

夏季遮光减缓芍药叶片衰老的光合机制研究

杜杰¹, 徐金光², 吕梦雯¹, 杲承荣³, 卢洁³, 张青侠¹, 王桐霖¹, 孙霞^{1,*}

¹山东农业大学园艺科学与工程学院/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

²山东省林业科学研究院, 济南250014

³山东省林木种苗和花卉站, 济南250014

摘要: 为探究夏季强光和轻度遮荫对芍药(*Paeonia lactiflora*)衰老生理的影响, 以主栽品种‘紫凤羽’、‘红凤羽’及芍药野生种为供试材料, 设大田全光照及轻度遮荫处理, 分析夏季强光(SL)和轻度遮荫(SS)对芍药叶片光合特性、叶绿素荧光参数、叶绿体超微结构、膜脂过氧化等的影响。结果表明: SS处理92 d后, 各供试材料叶绿体呈典型的椭圆状, 内外膜结构清晰完整, 基粒和类囊体膜结构垛叠紧密; 野生种、‘红凤羽’和‘紫凤羽’绿色期分别延长了40、20和10 d, 且根增重率分别增加了119.76%、67.74%和1.42%。在SS处理下‘红凤羽’和野生种净光合速率(P_n)和表观量子效率(AQY)降低幅度均小于‘紫凤羽’, 说明‘红凤羽’和野生种的遮荫效果明显好于‘紫凤羽’。在SS处理下‘红凤羽’和野生种的电子传递速率(ETR)和实际光化学反应效率(Φ_{PSII})的增加幅度均大于‘紫凤羽’, 说明在SS处理下‘红凤羽’和野生种的光抑制程度受影响更小。在光保护机制方面, ‘红凤羽’和野生种在轻度遮荫处理下其调节性能量耗散(NPQ)下降幅度大于‘紫凤羽’, 且叶黄素循环(A+Z)/(A+Z+I)上升幅度大于‘紫凤羽’, 说明SS处理下‘红凤羽’和野生种与‘紫凤羽’相比更倾向于通过叶黄素循环途径耗散过量的激发能, 以保护光合器官免受伤害。在膜脂过氧化方面, 各供试材料在前期SS处理下其超氧化物歧化酶(SOD)活性、超氧化物歧化酶活性/丙二醛含量(SOD/MDA)和相对电导率(RIL)变化幅度不显著, 其中‘红凤羽’和野生种更稳定; 但在9月1日的SS处理下, 各供试材料SOD活性显著降低, 且RIL显著上升, 说明因外界光强降低而轻度遮荫表现为弱光逆境, 使得遮荫延缓衰老进程效果具有阶段性。研究结果为选育强光耐受性强的品种和实现根高产栽培提供依据。

关键词: 芍药; 强光; 遮荫; 衰老

植物利用太阳光能进行光合作用, 以获得生长发育必需的养分, 其对光照强度的适应范围有种属及基因型的特异性。夏季光照强度往往超过植物光饱和点, 导致光能的过剩, 植物通过叶黄素循环途径耗散掉部分过剩激发能, 但仍有相当多的激发能传递给质体内外的 O_2 形成可引起膜脂过氧化的活性氧(reactive oxygen specie, ROS), 从而伤害生物膜系统, 包括质体色素降解、光合作用减弱、抗氧化胁迫的能力波动、叶绿体超微结构破坏等方面, 进而加速植物的衰老进程(Niyogi 1999; Anderson等1997)。研究表明适度遮荫可减轻或避免强光对植物的伤害, 利于光合机构的修复(李德全等1999)。近年来, 有关遮荫对植物生长发育的影响在生产中越来越受重视, 研究者已在果树、蔬菜及观赏植物上对不同光强下光合特性和生理响应做了深入的研究(李丽丽2016; 孙鲁龙等2016; 孙克香等2015; 吕晋慧等2013; 陶佩琳等2008)。

芍药(*Paeonia lactiflora*)是芍药科芍药属多年

生宿根草本植物, 是我国传统名花, 其花色、花型多样, 具有较高的观赏价值, 广泛用于医药、园林景观、盆栽及鲜切花观赏(中国科学院中国植物志编辑委员会1979)。芍药根作药用时, 需要种子繁殖经3~5年的营养生长才能采收, 观赏用栽培主要用分株繁殖, 分株后经3~4年营养生长才能再行分株(杨洋2009), 繁殖系数低, 限制了优良品种的发展规模。芍药生长期光合生成的有机物储存到根中, 形成富含养分的膨大宿根, 以供冬季鳞芽发育及翌年春季开花耗用。尽管芍药是喜光的阳性植物(吴敬越2015), 但在我国芍药主产区如山东、河南、江苏、安徽、浙江等地, 每年7、8月份也会出现光照过强的逆境, 此时芍药正值当年储存营养关键时期, 强光照的胁迫环境造成大田芍药过早失绿进入枯叶衰老期, 影响芍药宿根养分积累

收稿 2018-02-01 修定 2018-04-16

资助 国家自然科学基金(31670663)和山东省农业良种工程林木良种选育项目子课题(2130106)。

* 通讯作者(sunxia65@sina.com)。

及花芽分化,进一步影响翌年的生长发育。已有研究在春季进行遮荫,会大幅降低叶片光合速率(P_n)和可溶性糖含量,不利于芍药生长及养分积累(康晓飞等2011)。芍药不同品种对遮荫条件的响应不同(李丽丽2016)。目前对在夏季强光和轻度遮荫下不同芍药品种的耐受性及影响芍药衰老的生理机理未见报道。

本研究旨在通过分析夏季强光逆境及轻度遮荫措施下,芍药不同品种叶绿体超微结构及光合、荧光特性的应答变化,分析夏季强光逆境对芍药衰老生理的影响,为生产上选择适合的季节、适度的遮荫条件减缓光照逆境,进一步延长绿色期、提高养分积累提供指导,同时为选育耐强光品种和实现芍药高效、高产栽培提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料与设计

实验于2015年6月~2016年10月在山东农业大学园艺实验站芍药资源圃(35°38'N 116°02'E)进行。从芍药(*Paeonia lactiflora* Pall.)主栽品种‘紫凤羽’、‘红凤羽’及芍药野生种分株后三年生苗中选取健康无病虫害、长势旺盛一致的植株作为供试材料,行株距80 cm×70 cm,每墩保留>6个长势一致的芽,埋根栽植常规管理。自2016年6月20日起至枯叶率80%,对3个芍药品种进行全光照(strong light, SL)及轻度遮荫(slight shading, SS)处理。实验所用的遮阳网选用3针遮阳网(遮荫率30%左右)。每处理3次重复,每重复有15墩用于实验取材和5墩用于形态观察,共60墩。根据2015年遮光预试验结果,遮阳网离地高度1.8 m左右,通过调整网的高度,保持稳定的遮荫率(非弱光逆境),光强用TES-1339型照度计进行测定。

枯叶率=枯黄叶片数/总叶片数。界定枯叶率≥80%时为进入枯叶期,枯叶期之前均为绿色期。当SL和SS组的枯叶率达到≥80%时为其采样截止日期。在SL组采样截止日期时,同步取SL组及SS组中的正常功能性叶片,进行叶绿体超微结构观察。2016年10月中旬测定根重,3次重复取平均值,根增重率(%)=2016年根净增重/2015年定植时根重。

1.2 实验方法

从2016年6月20日开始,分别于6月20日、7月1日、8月1日、9月1日上午8:00取样,经液氮速冻

带回实验室-80°C冰箱保存待测。光合-光响应曲线、叶绿素(Chl)荧光指标选择在晴朗和风的9:00~10:30时间段测定。

叶绿素含量参照赵世杰和苍晶(2016)的方法,采用80%乙醇浸提比色法测定。光合-光响应曲线用CIRAS-3便携式光合测定仪(美国PP Systems公司)进行测定,其相关参数用光合计算软件(井冈山大学数理学院设计)进行计算。叶绿素荧光参数用FMS-2便捷式脉冲调制式荧光仪(英国Hansatech公司)进行测定。根据赵世杰和苍晶(2016)的氯化硝基四唑氮蓝(nitro blue tetrazolium, NBT)光还原法测定超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性;根据赵世杰和苍晶(2016)的方法测定丙二醛(malonic dialdehyde, MDA)含量和相对电导率(relative ion leakage, RIL);叶绿体超微结构观察参照吴正锋等(2014)的方法,在JEM-1200EX型透射电镜(JEOL, Tokyo, Japan)下观察;叶黄素循环测定参照赵世杰等(1995)的高效液相色谱法(high-performance liquid chromatography, HPLC),稍加改动,测定全过程在暗处进行。

所有数据采用Excel 2010处理,用DPS 7.05软件进行单因素实验统计和检验多重比较最小显著差数法(least significant difference, LSD),并用Origin 2016作图。

2 实验结果

2.1 夏季强光和轻度遮荫对芍药枯叶率及叶片色素含量的影响

2.1.1 枯叶率和根增重率变化

由图1所示,轻度遮荫处理下3个供试材料达到80%枯叶率所需时间均明显晚于夏季强光下。SL组3个供试材料枯叶率在整个时期呈上升趋势直至80%,而轻度遮荫处理的3个供试材料枯叶率在前60 d内保持7%左右,在后30 d内快速上升达到80%。在形态观察中夏季强光下芍药野生种发生了叶斑病,提前进入枯叶衰老期,推测是野生种叶片在前期更容易受到强光灼伤以及自身抗病性不强。SS组‘紫凤羽’、‘红凤羽’和芍药野生种的根增重率比SL组芍药分别增加了1.42%、67.74%和119.76%,表明轻度遮荫增加了芍药根系养分的积累,同时也显示对实验地的夏季强光耐受性依次为‘紫凤羽’>‘红凤羽’>芍药野生种。

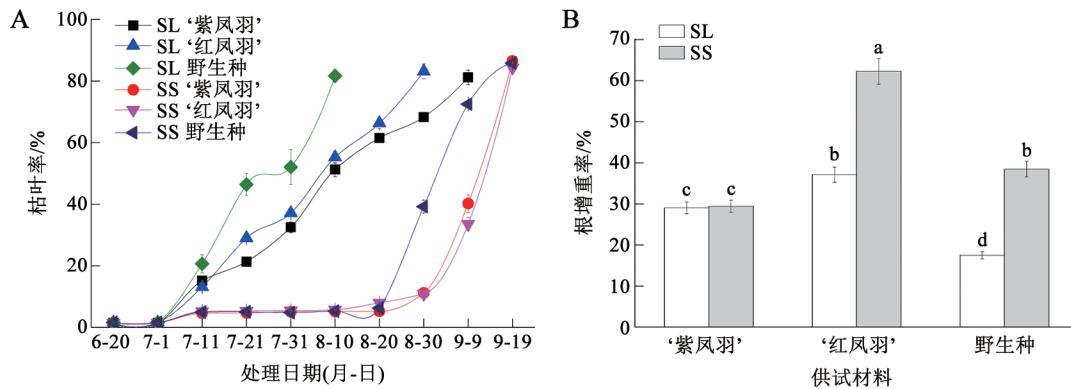


图1 夏季强光和轻度遮荫下叶片枯叶率(A)和根增重率(B)的变化

Fig.1 Changes in percentage of dead leaves (A) and root weight gain rate (B) under strong light and slight shading
柱形上用不同小写字母标识表示有显著差异($P < 0.05$), 图2~7同。

2.1.2 叶片色素含量变化

由图2-A~D所示, SS处理的3个供试材料叶片Chl $a+b$ 、Chl a 、Chl b 、Chl a/b 在6月20日~8月1日低于或接近于SL组, SL和SS组‘紫凤羽’和‘红凤羽’叶片Chl $a+b$ 、Chl a 、Chl b 总体呈降低趋势, 而‘红凤羽’叶片Chl a/b 呈上升趋势; 在8月1日~9月1日, 轻度遮荫处理的3个供试材料叶片Chl $a+b$ 、

Chl a 、Chl b 、Chl a/b 总体呈上升趋势。在6月20日~8月1日, SL组芍药野生种Chl a 、Chl a/b 总体呈上升趋势, 而Chl b 呈下降趋势; 轻度遮荫处理的芍药野生种叶片、Chl a 、Chl a/b 在整个时期呈上升趋势, 而其Chl b 在前期保持稳定, 后期为上升趋势。

由图2-E所示, SS处理的各供试材料叶片的类胡萝卜素(carotenoid, Car)低于SL组。在6月20日~

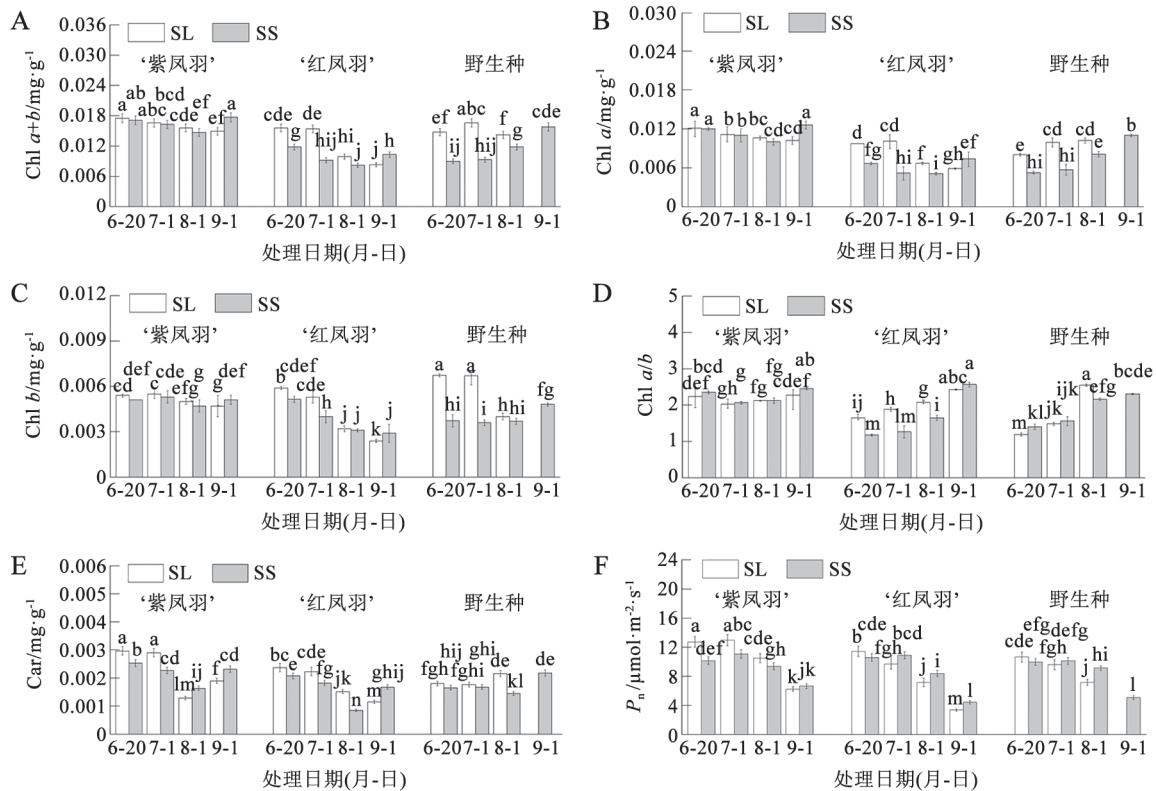


图2 夏季强光和轻度遮荫下叶片色素含量(A~E)及光合速率(P_n ; F)变化

Fig.2 Changes in percentages of pigment contents (A~E) and net photosynthetic rate (P_n ; F) in leaves under strong light and slight shading

8月1日, SL和SS组的‘紫凤羽’和‘红凤羽’叶片Car呈降低趋势, 而8月1日~9月1日Car呈上升趋势。在6月20日~9月1日, SL组野生种叶片Car呈上升趋势, 而SS组野生种叶片Car变化趋势与‘红凤羽’和‘紫凤羽’一致。

比较相同供试材料的Chl *a/b*在不同实验处理之间的区别显示出(图2-D): SL和SS组‘紫凤羽’叶片Chl *a/b*在6月20日~8月1日间无显著差异, 实验结果显示了轻度遮荫并未影响‘紫凤羽’质体色素的形成; SL和SS组‘红凤羽’叶片Chl *a/b*在6月20日~8月1日间呈显著差异且SL组高于SS组, 在9月1日无显著差异, 实验结果显示了轻度遮荫更利于‘红凤羽’形成Chl *b*; 在6月20日~7月1日, SL和SS组芍药野生种叶片Chl *a/b*无显著差异, 但在8月1日, 其Chl *a/b*呈显著差异且SL组大于SS组, 实验结果显示了轻度遮荫在前期并未影响芍药野生种质体色素的形成, 但在后期夏季强光下芍药野生种Chl *b*含量急剧降低。综上所述, 实验结果显示了在不同处理环境下, 芍药质体色素的形成情况存在不同种属及基因型的特异性, 同时显示了质体色素稳定性表现: ‘紫凤羽’>‘红凤羽’>芍药野生种。

2.1.3 光合速率变化

如图2-F所示, 轻度遮荫处理下‘红凤羽’和野生种叶片净光合速率(P_n)在7月1日~9月1日间显著高于夏季强光下, 而‘紫凤羽’叶片 P_n 低于或接近于夏季强光下。在7月1日~9月1日, SS和SL组各供试品种叶片 P_n 呈下降趋势, 表明‘红凤羽’和野生种与‘紫凤羽’相比在遮荫条件下其 P_n 高于夏季强光下。

2.2 夏季强光和轻度遮荫对芍药叶片光合-光响应曲线的影响

2.2.1 光补偿点和光饱和点变化

由图3所示, SS处理的3个供试材料叶片光补偿点(light compensation point, LCP)和光饱和点(light saturation point, LSP)总体低于SL组。在6月20日~8月1日, SS和SL组3个供试材料叶片LCP和LSP总体呈降低趋势; 在8月1日~9月1日, SS和SL组3个供试材料叶片LSP总体呈上升趋势, SS和SL组‘紫凤羽’叶片LCP总体呈上升趋势, 而SL和SS组‘红凤羽’和芍药野生种叶片LCP总体呈下降趋势。比较不同供试材料之间的LCP和LSP大小关系显示: 在夏季强光下, ‘紫凤羽’>野生种>‘红凤羽’。推测在轻度遮荫下3个供试材料叶片LCP和LSP降低以适应轻度遮荫的环境; 在夏季强光下紫凤羽通过提高LCP和LSP增加利用光能的能力, 以减轻强光对光合机构的破坏。

2.2.2 表观量子效率和最大净光合速率变化

由图4所示, SS处理的3个供试材料叶片表观量子效率(apparent quantum efficiency, AQY)高于或接近SL组, 而最大净光合速率[maximum net photosynthetic rate, $P_{n(max)}$]低于或接近SL组。在6月20日~8月1日, SS和SL组芍药叶片AQY和 $P_{n(max)}$ 分别保持在0.04和12 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右; 在8月1日~9月1日, SS和SL组芍药叶片AQY和 $P_{n(max)}$ 呈降低趋势, 且分别保持在0.02和4 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右。实验结果显示了在轻度遮荫下, 芍药对光能的利用效率更高, 更有利于光合产物的积累。

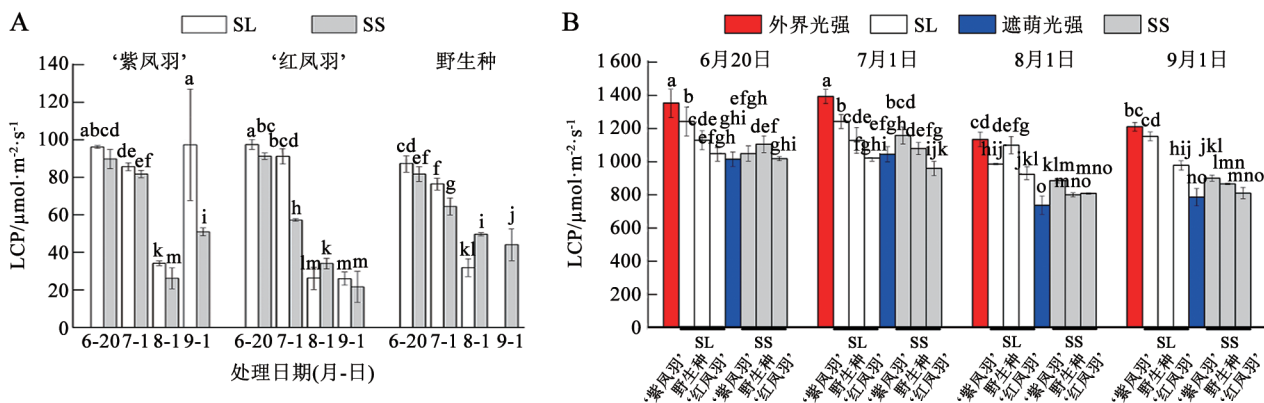


图3 夏季强光和轻度遮荫下叶片LCP (A)和LSP (B)变化

Fig.3 Changes in LCP (A) and LSP (B) in leaves under strong light and slight shading

B中倒数第6个柱形无数据, 是因为9月1日全光照下野生种枯叶率已经达到80%以上, 无法用光合仪测定其光合-光响应曲线了。

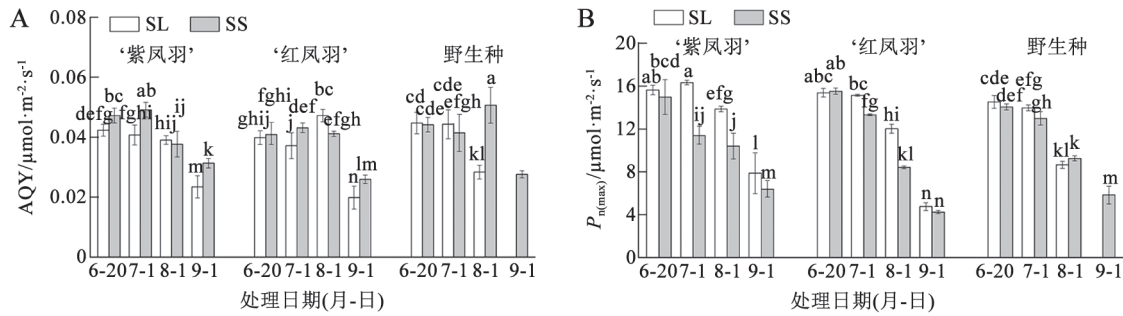


图4 夏季强光和轻度遮荫下叶片AQY (A)和 $P_{n(\text{max})}$ (B)变化
Fig.4 Changes in AQY (A) and $P_{n(\text{max})}$ (B) in leaves under strong light and slight shading

2.2.3 叶片叶绿素荧光参数变化

由图5所示, SS的3个供试材料叶片电子传递速率(electron transfer rate, ETR)、实际光化学效率(actual photochemical efficiency, Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(photochemical quenching coefficient, q_p)总体高于SL组, 而非光化学淬灭系数(non-photochemical quenching coefficient, NPQ)总体低于SL组。在6月20日~8月1日, SS和SL组芍药叶片ETR呈上升趋势; 在8月1日~9月1日, SS和SL组芍药叶片ETR呈降低趋势。在6月20日~8月1日, 除SL组‘紫凤羽’外‘红凤羽’和野生种叶片 Φ_{PSII} 呈上升趋势; 在8月1日~9月1日, SS和SL组芍药叶片 Φ_{PSII} 呈降低趋势。在6月20日~8月1日, SS和SL组芍药叶片 q_p 保持在0.9左右; 在8月1日~9月1日, 除SL组‘紫凤羽’外其他品种芍药叶片 q_p 均高于0.6。在6月20日~8月1日, SS和SL组芍药叶片NPQ总体呈降低趋势; 在8月1日至9

月1日, 夏季强光下‘紫凤羽’和‘红凤羽’以及轻度遮荫下‘红凤羽’叶片NPQ呈上升趋势, 而夏季强光下‘紫凤羽’和轻度遮荫下芍药野生种叶片NPQ呈下降趋势。实验结果显示了在轻度遮荫下芍药电子传递速率和光化学效率更高, 通过降低热耗散, 提高光化学反应效率, 来维持较高的能量代谢水平。

2.2.4 叶片叶黄素循环变化

由图6所示, 轻度遮荫处理的‘红凤羽’和野生种叶片叶黄素循环 $(A+Z)/(A+Z+V)$ 比值高于夏季强光下, 并且‘红凤羽’和野生种上升幅度大于‘紫凤羽’。在6月20日~8月1日, SS和SL组‘红凤羽’叶片 $(A+Z)/(A+Z+V)$ 比值呈上升趋势, 8月1日~9月1日SS和SL组‘红凤羽’叶片 $(A+Z)/(A+Z+V)$ 比值呈降低趋势; 在6月20日~9月1日, SS和SL组野生种叶片 $(A+Z)/(A+Z+V)$ 比值呈降低趋势。实验结果表明在轻度遮荫下, ‘红凤羽’和野生种与‘紫凤羽’相比能

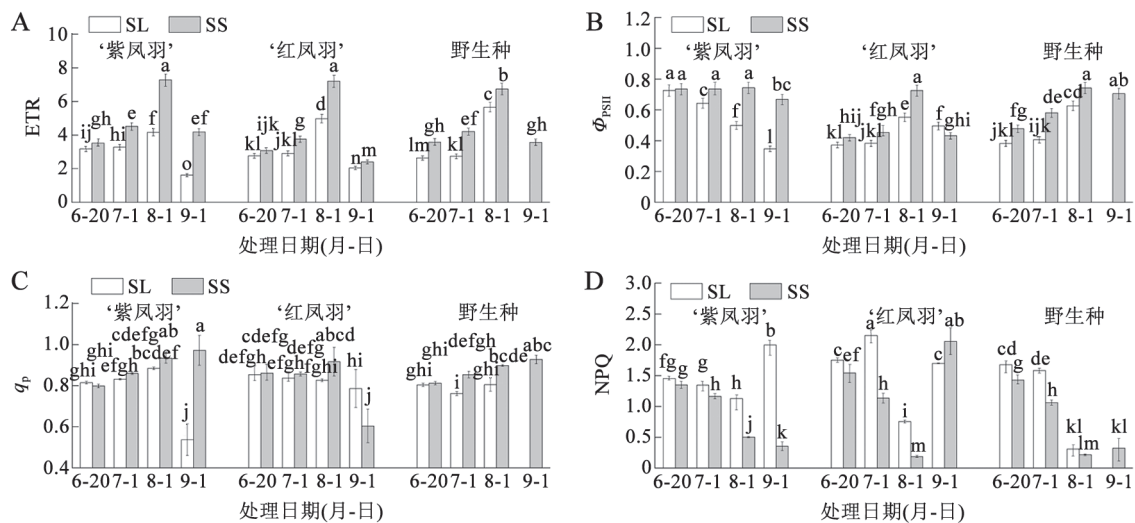


图5 夏季强光和轻度遮荫下叶片ETR (A)、 Φ_{PSII} (B)、 q_p (C)和NPQ (D)变化
Fig.5 Changes in ETR (A), Φ_{PSII} (B), q_p (C) and NPQ (D) in leaves under strong light and slight shading

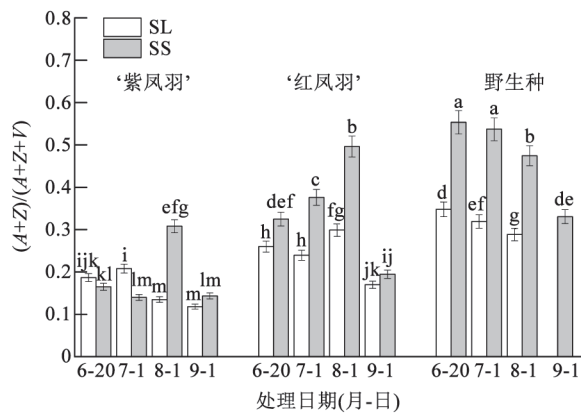


图6 夏季强光和轻度遮荫下叶片叶黄素循环变化
Fig.6 Changes in xanthophyll cycle in leaves under strong light and slight shading

更有效增加叶黄素循环来消耗过剩的激发能,从而更好地保护光系统免受伤害。

2.2.5 叶片膜脂过氧化及质膜透性变化

由图7所示, SS组芍药叶片SOD活性在6月20日~7月1日高于或接近SL组, SS组芍药叶片SOD活性在7月1日~9月1日低于SL组。野生种在整个过程中的叶片MDA含量整体大于‘紫凤羽’和‘红凤羽’。在6月20日~8月1日, SS和SL组‘紫凤羽’叶片SOD/MDA呈上升趋势;在8月1日~9月1日, SS和SL

组‘紫凤羽’叶片SOD/MDA则呈降低趋势。SL和SS组芍药野生种叶片SOD/MDA在整个时期呈降低趋势。SS和SL组3个供试材料叶片RIL变化与SOD/MDA大体呈相反趋势。实验结果显示夏季光照对植株形成了强光逆境, 轻度遮荫下芍药避免了光抑制而延缓了衰老进程; 而在秋季光照下, 强光对植物影响减弱, 此时轻度遮荫降低了SOD活性及SOD/MDA且增加了RIL, 从而加速了芍药衰老进程。

2.2.6 叶片叶绿体超微结构变化

如图8所示, SL组采样截止时, 同步取SL组及SS组中的正常功能性叶片进行超微结构观察。与SL相比, 遮荫下SS组芍药叶片非正常叶绿体比例下降, 非正常叶绿体比例下降幅度表现为: SS组‘红凤羽’>SS组‘紫凤羽’>SS组芍药野生种。SS组‘紫凤羽’正常叶绿体呈椭圆形, 有少量小体积分布的嗜锻颗粒, 被膜清晰完整, 基粒片层垛叠紧密, 而非正常叶绿体基粒片层呈松散状态, SS组‘红凤羽’和芍药野生种与SS组‘紫凤羽’基本一致; SL组‘紫凤羽’正常叶绿体呈波浪状, 有较多大体积的嗜锻颗粒, 被膜清晰少, 不完整, 基粒和基粒类囊体膜结构基本清晰, 而不正常叶绿体呈球状膨胀, 被膜膨胀断裂, 基粒和基粒类囊体膜结构出现较宽间

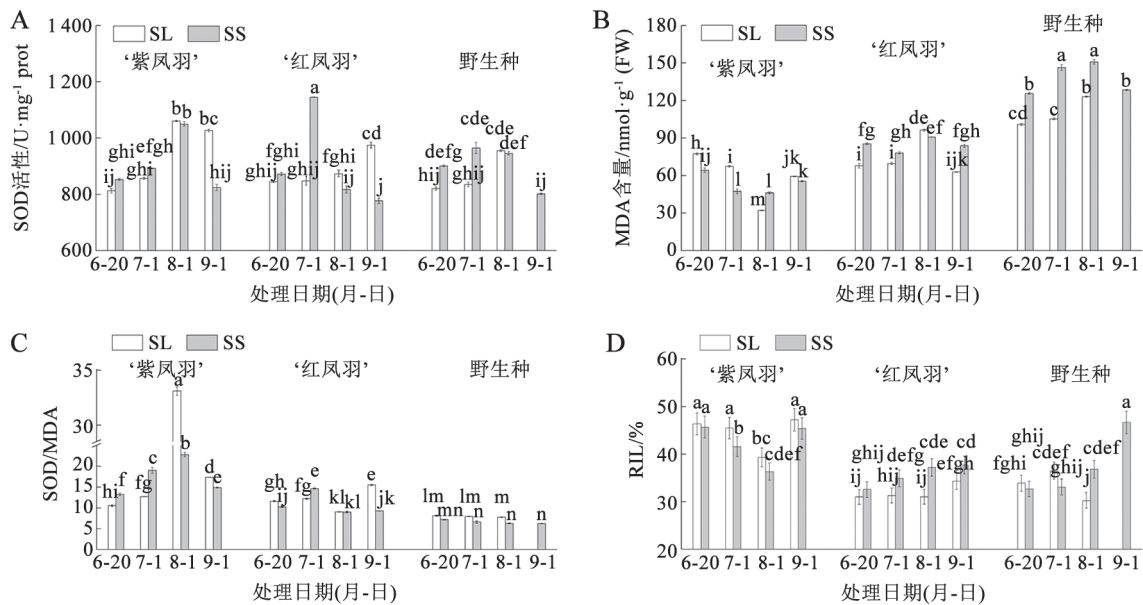


图7 夏季强光和轻度遮荫下叶片SOD活性(A)、MDA含量(B)、SOD/MDA (C)和RIL (D)变化
Fig.7 Changes in SOD activity (A), MDA content (B), SOD/MDA (C) and RIL (D) in leaves under strong light and slight shading
prot表示SOD酶活性按照样本蛋白浓度计算得出。

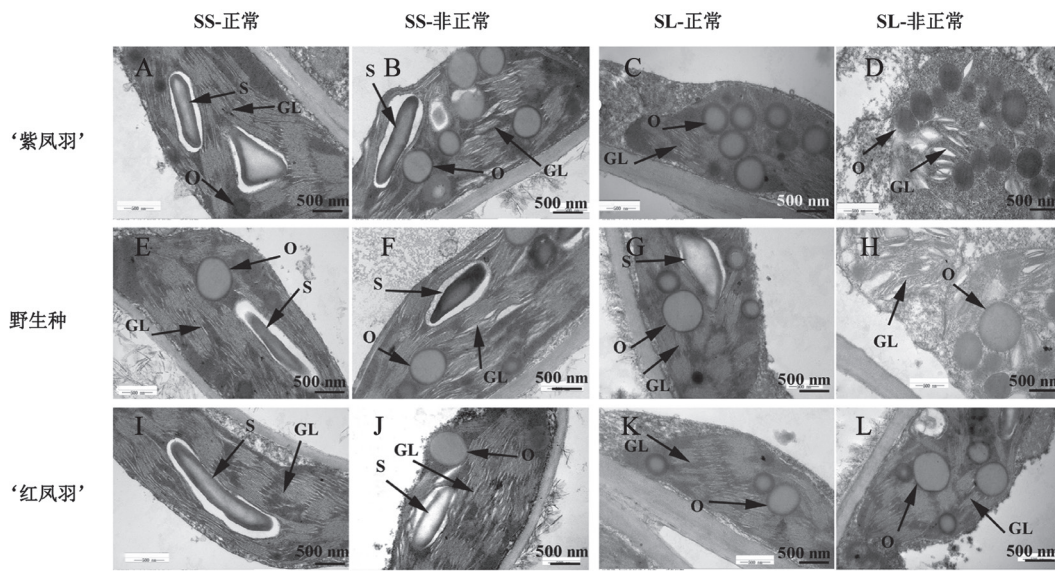


图8 夏季强光及轻度遮荫下‘紫凤羽’(A~D)、野生种(E~H)和‘红凤羽’(I~L)叶片叶绿体超微结构

Fig.8 Ultrastructure of chloroplasts in leaves of ‘Zi Fengyu’ (A~D), wild species (E~H) and ‘Hong Fengyu’ (I~L) under strong light and slight shading

A: ‘紫凤羽’, SS组正常形态; B: ‘紫凤羽’, SS组不正常形态; C: ‘紫凤羽’, SL组正常形态; D: ‘紫凤羽’, SL组不正常形态; E: 野生种, SS组正常形态; F: 野生种, SS组不正常形态; G: 野生种, SL组正常形态; H: 野生种, SL组不正常形态; I: ‘红凤羽’, SS组正常形态; J: ‘红凤羽’, SS组不正常形态; K: ‘红凤羽’, SL组正常形态; L: ‘红凤羽’, SL组不正常形态。GL: 基粒片层; O: 嗜铁颗粒; S: 淀粉粒。

距, SL组‘红凤羽’和芍药野生种与SL组‘紫凤羽’基本一致。

3 讨论

夏季遮光能使环境光强不超过植物光饱和点, 光合机构免受光抑制与光破坏, 又能保证植物充分地进行光合作用, 进而延缓植物的衰老进程, 但是植物对夏季遮光效果的响应有种属及基因型的特异性(李丽丽2016)。本实验发现, 轻度遮荫处理明显增加了表观量子效率和绿色期时间, 此外遮荫环境光强接近于光饱和点, 叶片免受太阳光灼伤, 本实验结果与李丽丽(2016)研究相一致。叶绿体超微结构观察结果也反映了各供试材料在轻度遮荫下其叶绿体形状呈典型的椭圆状, 内外膜结构清晰完整, 基粒和类囊体结构垛叠紧密, 有少量小体积分布的嗜铁颗粒, 这与姚允聪等(2007)研究结果相一致。李丽丽(2016)研究表明夏季遮光效果因种属及基因型而异。‘红凤羽’和野生种绿色期延长大于‘紫凤羽’, 根增重率与净光合速率增加幅度大于‘紫凤羽’, Chl含量及Chl *a/b*比值降低幅度高于‘紫凤羽’, 可能对外界环境做出了适应

性调节, 并未对光合能力产生负面影响(祁祥2013), 这进一步证明了轻度遮荫效果因种属及基因型而异, 且‘红凤羽’和野生种的遮荫效果明显好于‘紫凤羽’。

植物叶绿素分子吸收光能之后, 激发能主要以单线激发态(^1Chl)和三线激发态(^3Chl)为形式进入光系统II (PSII)反应中心(Foyer和Harbinson 1999)。PSII受体侧的光抑制被认为是PSII电子传递及 D_1 蛋白降解的主要机制(Aroe等1993)。 D_1 蛋白对光照十分敏感, 在强光和弱光下均存在 D_1 蛋白的降解, 无论在供体侧还是受体侧都受到抑制, 甚至长时间的弱光都可以导致 D_1 蛋白的伤害(魏爱丽和王志敏2004)。 D_1 蛋白的降解会降低PSII反应中心的电子传递速率和光化学反应效率(Anderson等1997; Niyogi 1999), 而PSII反应中心滞留过多激发能, 会使PSII受到光氧化伤害。本实验中, 轻度遮荫处理显著提高了叶片电子传递速率、实际光化学效率和光化学淬灭系数, 说明轻度遮荫措施有效地减轻了光抑制对PSII反应中心的破坏程度, 实验结果与康晓飞等(2011)的研究结果相一致。‘红凤羽’和野生种在处理期间叶片电子传递速率

和实际光化学效率上升幅度显著高于‘紫凤羽’,说明‘红凤羽’和野生种相比于‘紫凤羽’能更有效地通过遮荫措施来提高PSII反应中心的电子传递速率与光化学反应效率。

在光保护机制方面,主要由调节性能量耗散非光化学淬灭和叶黄素循环途径来起光保护机制作用,但二者的作用原理不同,前者通过调节类囊体膜两侧的质子梯度来阻止过多的光能传递到PSII,但降低吸收光能的转换效率(Gilmore等1996; Horton等1994);后者则通过非辐射耗散过量的激发能从而淬灭三线态叶绿素(³Chl)(Foyer和Harbinson 1999)。前人研究,在强光条件下,叶黄素各组分会发生V→A→Z的转化,并且A和Z的含量与叶黄素循环途径热耗散呈正相关(Yamamoto和Satoh 1998)。本实验发现,轻度遮荫处理显著增加了(A+Z)/(A+Z+I),而显著降低了NPQ,并且‘红凤羽’和野生种的(A+Z)/(A+Z+I)和NPQ变化幅度高于‘紫凤羽’,作者推测:在光保护机制方面,各供试材料在遮荫下更倾向于叶黄素循环途径来起光保护机制作用;‘红凤羽’和野生种与‘紫凤羽’相比可以更有效地通过叶黄素循环帮助消耗过多的激发能,从而更好地保护PSII免受光抑制伤害。

热耗散-光保护机制有效地减少了PSII中过剩的激发能,但仍有相当多的激发能传递给质体内外的O₂引起膜脂过氧化的ROS,伤害了生物膜系统,进而加速植物的衰老进程。用于评价细胞自由基损伤程度的指标有SOD活性、MDA含量以及SOD/MDA比值,SOD/MDA能够反映自由基引起的膜脂过氧化与清除速率(赵广高等2011)。本实验发现,各供试材料在前期遮荫处理下SOD活性、SOD/MDA比值与RIL变化不显著,其中‘红凤羽’和野生种在前期轻度遮荫处理下其SOD/MDA和RIL变化幅度较‘紫凤羽’更稳定,说明‘红凤羽’和野生种与‘紫凤羽’相比在前期遮荫处理下更有效地保持了膜脂过氧化程度稳定,延缓了衰老进程。

许多研究表明夏季遮荫能保证植物充分地进行光合作用,从而延缓植物地上部衰老进程(李丽丽2016; 祁祥2013; 贾士芳2007),但当后期遮荫表现为随着夏秋季更替而遮荫密度增大时,SOD活性出现降低趋势,ROS产生与清除系统的平衡遭到破坏,进而RIL显著上升,衰老进程加速(祁祥2013;

贾士芳2007)。本实验发现,9月1日的遮荫处理显著降低了各供试材料的SOD活性,并显著增加了RIL,枯叶率急剧上升,实验结果与祁祥(2013)的研究相一致,表明外界光强降低而轻度遮荫表现为弱光逆境,使遮荫措施延缓地上部衰老效果具有阶段性。

参考文献(References)

- Anderson JM, Park YI, Chow WS (1997). Photoinactivation and photoprotection of photosystem II in nature. *Physiol Plant*, 100: 214–223
- Aro EM, Virgin I, Andersson B (1993). Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim Biophys Acta*, 1143 (2): 113–134
- CAS Editorial Committee of the Flora of China (1979). *Flora of China*. 37. Beijing: Science Press, 51–52 (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会(1979). 中国植物志. 37. 北京: 科学出版社, 51–52]
- Foyer CH, Harbinson J (1999). Relationships between antioxidant metabolism and carotenoids in the regulation of photosynthesis. In: Frank HA, Young AJ, Britton G, Cogdell RJ (eds). *The Photochemistry of Carotenoids*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 305–325
- Gilmore AM, Hazlett TL, Debrunner PG, Govindjee (1996). Photosystem II chlorophyll *a* fluorescence lifetimes and intensity are independent of the antenna size differences between barley wild-type and *chlorina* mutants: photochemical quenching and xanthophyll cycle-dependent nonphotochemical quenching of fluorescence. *Photosynth Res*, 48: 171–187
- Horton P, Ruban AV, Walters RG (1994). Regulation of light harvesting in green plants. *Plant Physiol*, 106: 415–420
- Jia S (2007). Effect of shading during late growth stage on physiological characteristics of yield and quality in maize (*Zea Mays* L.) (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [贾士芳(2007). 生育后期遮光对玉米产量和品质及生理特性的影响(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- Kang XF, Guo XF, Xu SL, et al (2011). Effect of shading in summer on photosynthetic characteristics of *Paeonia veitchii*. *Shandong Agr Sci*, 3: 43–46 (in Chinese with English abstract) [康晓飞, 郭先锋, 许世磊等(2011). 夏季遮光对川赤芍光合特性的影响. 山东农业科学, 3: 43–46]
- Li D, Zhao Q, Gao H (1999). *Plant Physiology*. Beijing: China Agricultural Science and Technique Press (in Chinese) [李德全, 赵会杰, 高辉远(1999). 植物生理学. 北京: 中国农业科技出版社]
- Li L (2016). Photosynthetic physiology of peony under different light conditions (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [李

- 丽丽(2016). 不同光照处理下芍药的光合生理研究(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- LÜ JH, Li YF, Wang X, et al (2013). Impact of shading on growth, development and physiological characteristics of *Trollius chinensis* Bunge. *Sci Agr Sin*, 46 (9): 1772–1780 (in Chinese with English abstract) [吕晋慧, 李艳锋, 王玄等(2013). 遮荫处理对金莲花生长发育和生理响应的的影响. *中国农业科学*, 46 (9): 1772–1780]
- Niyogi KK (1999). Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 50: 333–359
- Qi X (2013). Effect of shading on physiological characteristics and yield in millet (dissertation). Taigu: Shanxi Agricultural University (in Chinese with English abstract) [祁祥(2013). 遮阴对谷子生理特性及产量的影响 (学位论文). 太谷: 山西农业大学]
- Sun KX, Yang S, Guo F, et al (2015). Effects of exogenous calcium on photosynthetic characteristics of sweet pepper (*Capsicum frutescens* L.) seedlings. *Plant Physiol J*, 51 (3): 280–286 (in Chinese with English abstract) [孙克香, 杨莎, 郭峰等(2015). 高温强光胁迫下外源钙对甜椒 (*Capsicum frutescens* L.)幼苗光合生理特性的影响. *植物生理学报*, 51 (3): 280–286]
- Sun LL, Geng QW, Song W, et al (2016). The role of different light intensities in the recovery of PSII photochemical activity in grape leaves after frost. *Plant Physiol J*, 52 (8): 1243–1247 (in Chinese with English abstract) [孙鲁龙, 耿庆伟, 宋伟等(2016). 不同光强对霜冻后葡萄叶片PSII光化学活性恢复的影响. *植物生理学报*, 52 (8): 1243–1247]
- Tao PL, Lian LJ, Zhang KW (2008). Changes in some photosynthetic parameters of maize inbred lines under strong light and low phosphorus level. *Plant Physiol Commun*, 44 (3): 459–464 (in Chinese with English abstract) [陶佩琳, 连丽君, 张可炜(2008). 低磷和高照度光下两种不同磷效率玉米幼苗的几种光合参数变化. *植物生理学通讯*, 44 (3): 459–464]
- Wei AL, Wang ZM (2004). Research advances of molecular mechanism of photoinhibition and photodamage mechanism in PSII of higher plants. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 24 (7): 1342–1347 (in Chinese with English abstract) [魏爱丽, 王志敏(2004). 高等植物PSII的光抑制与光破坏研究进展. *西北植物学报*, 24 (7): 1342–1347]
- Wu J (2015). Research on the photosynthetic characteristic parameters and palynology of 20 *Paeonia lactiflora* varieties (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [吴敬越(2015). 20个芍药品种的光合特性和孢粉学的研究(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- Wu ZF, Sun XW, Wang CB, et al (2014). Effects of low light stress on rubisco activity and the ultrastructure of chloroplast in functional leaves of peanut. *Chin J Appl Ecol*, 38 (7): 740–748 (in Chinese with English abstract) [吴正锋, 孙学武, 王才斌等(2014). 弱光胁迫对花生功能叶片RuBP羧化酶活性及叶绿体超微结构的影响. *植物生态学报*, 38 (7): 740–748]
- Yamamoto Y, Satoh K (1998). Competitive inhibition analysis of the enzyme-substrate interaction in the carboxy-terminal processing of the precursor D1 protein of photosystem II reaction center using substituted oligopeptides. *FEBS Lett*, 430: 261–265
- Yang Y (2009). Research on biological characteristics of *Paeonia lactiflora* seed's germination and dormancy breaking technique (dissertation). Harbin: Northeast Forestry University (in Chinese with English abstract) [杨洋(2009). 芍药种子萌发的生物学特性及破眠技术的研究(学位论文). 哈尔滨: 东北林业大学]
- Yao YC, Wang SH, Kong Y (2007). Characteristics of photosynthesis mechanism in different peach species under low light intensity. *Sci Agr Sin*, 40 (4): 855–863 (in Chinese with English abstract) [姚允聪, 王绍辉, 孔云(2007). 弱光条件下桃叶片结构及光合特性与叶绿体超微结构变化. *中国农业科学*, 40 (4): 855–863]
- Zhang GG, Su QS, Chou NM, et al (2011). Effects of aerobic exercise and heat stress on rates blood IL-2, SOD, MDA and SOD/MDA level. *J Chengdu Sport Univ*, 37 (4): 86–90 (in Chinese with English abstract) [赵广高, 苏全生, 仇乃民等(2011). 高温环境下大鼠一次性有氧运动后血IL-2、SOD、MDA、SOD/MDA指标的变化研究. *成都体育学院学报*, 37 (4): 86–90]
- Zhao S, Cang J (2016). *Guidance for Plant Physiology Experiments*. Beijing: China Agriculture Press (in Chinese) [赵世杰, 苍晶(2016). *植物生理学实验指导*, 北京: 中国农业出版社]
- Zhao SJ, Meng QW, Xu CC, et al (1995). Analysis of the xanthophyll cycle components in plant tissues by high performance liquid chromatography. *Plant Physiol Commun*, 31 (6): 438–442 (in Chinese) [赵世杰, 孟庆伟, 许长成等(1995). 植物组织中叶黄素循环组分的高效液相色谱分析法. *植物生理学通讯*, 31 (6): 438–442]

Study on photosynthetic mechanism of summer shading slowing aging of herbaceous peony (*Paeonia lactiflora*) leaves

DU Jie¹, XU Jin-Guang², LÜ Meng-Wen¹, GAO Cheng-Rong³, LU Jie³, ZHANG Qing-Xia¹, WANG Tong-Lin¹, SUN Xia^{1,*}

¹College of Horticulture, Shandong Agricultural University / State Key Laboratory of Crop Biology, Taian, Shandong 271018, China

²Shandong Academy of Forestry, Jinan 250014, China

³Forestry Seedlings and Flower Department, Forestry Bureau of Shandong, Jinan 250014, China

Abstract: In order to investigate the effect of strong light (SL) and slight shading (SS) on the senescence physiology of herbaceous peony (*Paeonia lactiflora*) in summer, main cultivars ‘Zi Fengyu’, ‘Hong Fengyu’ and wild species were used as test materials. We Set up full field lighting and mild shading treatment, and analyzed the effects of summer SL and SS on photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence parameters, chloroplast ultrastructure and membrane lipid peroxidation in herbaceous peony leaves. The results show that: after 92 days of SS treatment, the chloroplasts of all tested materials were typically elliptic, the structures of internal and external membranes were clear and complete, and the structures of basal granules and thylakoid membranes were tightly stacked. The green period of wild species, ‘Hong Fengyu’ and ‘Zi Fengyu’ were prolonged by 40, 20 and 10 days, respectively, and the root weight gain rate increased by 119.76%, 67.74% and 1.42%, respectively. Under SS treatment, the net photosynthetic rate (P_n) and apparent quantum efficiency (AQY) of ‘Hong Fengyu’ and wild species were lower than those of ‘Zi Fengyu’. This result indicates that the shade effects of ‘Hong Fengyu’ and wild species were significantly better than those of ‘Zi Fengyu’. The increases in electron transfer rate (ETR) and actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) of ‘Hong Fengyu’ and wild species under SS treatment were greater than those of ‘Zi Fengyu’, showing that the degrees of photoinhibition of ‘Hong Fengyu’ and wild species are less affected by SS treatment. In terms of photoprotective mechanisms, ‘Hong Fengyu’ and wild species decreased their non-photochemical quenching coefficient (NPQ) more than ‘Zi Fengyu’ under the SS treatment, and xanthophyll cycle $(A+Z)/(A+Z+V)$ increased more than ‘Zi Fengyu’, indicating that in order to protect photosynthetic organs from injury, ‘Hong Fengyu’ and wild species are more prone to xanthophyll cycle pathway to dissipate excess excitation energy when compared to ‘Zi Fengyu’ under SS treatment. In terms of membrane lipid peroxidation, the changes of superoxide dismutase (SOD) activity, SOD activity/malonaldehyde content (SOD/MDA) and relative electrical conductivity (RIL) of each test material under previous SS treatment were not significant, but ‘Hong Fengyu’ and wild species were more stable among them. However, under SS treatment on September 1, the activity of SOD of each test material was significantly reduced, and RIL increased significantly, indicating that SS showed low light stress due to the decrease of external light intensity, which made the shading delaying the aging process in stages. This provides a theoretical basis for the breeding of varieties with SL tolerance and the realization of high yield root cultivation.

Key words: herbaceous peony; strong light; shading; aging

Received 2018-02-01 Accepted 2018-04-16

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31670663), and the Subproject of Shandong Agricultural Engineering Forest Tree Breeding Project Corpus (2130106).

*Corresponding author (sunxia65@sina.com).