

遮荫对油用牡丹植株生长和光合特性的影响

蔡艳飞^{1,2,3,4}, 李世峰^{1,2,3,4}, 王继华^{1,2,3,4}, 熊灿坤⁵,
宋 杰^{1,2,3,4}, 李树发^{1,2,3,4*}

(1 国家观赏园艺工程技术研究中心, 昆明 650205; 2 云南省农业科学院花卉研究所, 昆明 650205; 3 云南省花卉育种重点实验室, 昆明 650205; 4 云南省花卉工程中心, 昆明 650205; 5 云南格桑花卉有限责任公司, 云南香格里拉 650000)

摘 要: 设置 100% 全光照(L0)、50% 全光照(L1)、25% 全光照(L2) 和 15% 全光照(L3) 4 种光环境, 分析不同遮荫环境对油用牡丹的生长、光合作用及叶绿素荧光参数的影响。结果表明: (1) 油用牡丹的花朵数量、比叶重、气孔密度在 L2 和 L3 处理下显著低于 L0 处理, 但 L1 较 L0 无显著变化; 随着遮荫水平增加, 油用牡丹种子数量、气孔器面积百分比逐渐下降, 且在 4 个不同处理间差异显著。 (2) 油用牡丹叶片最大净光合速率(P_{\max})、光补偿点(LCP) 和光饱和点(LSP) 在遮荫条件下均有不同程度降低, L2 和 L3 处理的 P_{\max} 和 LSP 显著低于 L0, 但 L1 较 L0 无显著变化。 (3) L3 处理的光系统 II (PS II) 的最大量子效率(F_v'/F_m') 为 0.76, 显著低于其余 3 个光照处理; 随光化光诱导时间的增加, 开放的 PS II 反应中心的激发能捕获效率(F_v'/F_m') 呈逐渐下降并趋于稳定的趋势, 而 PS II 的实际量子产量效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(NPQ) 呈逐渐增加并趋于稳定的趋势, 稳定后的 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 值表现为 $L0 > L1 > L2 > L3$, NPQ 大小顺序为 $L3 > L2 > L1 > L0$, 但不同处理间的 qP 无显著差异。研究发现: 过度遮荫(15%~25% 自然光强) 严重抑制了油用牡丹的净光合速率, 而且与产量直接相关的花朵数量和种子数量也显著下降, 最终造成严重减产; 在云南昆明地区 50%~100% 之间的自然光可能是油用牡丹较为合适的生长光强。

关键词: 油用牡丹; 遮荫; 生长; 光合特性; 叶绿素荧光

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Shading on Growth and Photosynthetic Characteristics of Oil Peony

CAI Yanfei^{1,2,3,4}, LI Shifeng^{1,2,3,4}, WANG Jihua^{1,2,3,4},
XIONG Cankun⁵, SONG Jie^{1,2,3,4}, LI Shufa^{1,2,3,4*}

(1 National Engineering Research Center for Ornamental Horticulture, Kunming 650205, China; 2 Flower Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China; 3 Key Lab of Yunnan Flower Breeding, Kunming 650205, China; 4 Yunnan Flower Research and Development Center, Kunming 650205, China; 5 Yunnan Ge-sang Flower Co., Ltd., Shangri-La, Yunnan 650000)

Abstract: The growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of oil peony were measured under 100% of full light (L0), 50% of full light (L1), 25% of full light (L2) and 15% of full light (L3), respectively. The results showed that: (1) the number of flowers, leaf dry mass per unit area (LMA) and

收稿日期: 2016-05-13; 修改稿收到日期: 2016-07-13

基金项目: 国家科技支撑计划项目“高山特色花卉高效生产技术集成”(2015BAD10B03); “科技部创新人才推进计划”中青年科技创新领军人才配套项目(2014HE002)

作者简介: 蔡艳飞(1982—), 女, 副研究员, 主要从事植物生理生态适应性研究。E-mail: caiyanfei1013@126.com

* 通信作者: 李树发, 硕士, 研究员, 主要从事植物栽培及遗传育种相关研究。E-mail: lsf206498@126.com

stomatal density of L0 treatment were significantly higher than that of L2 and L3, but there was no significant difference with L1 treatment; With the increase of shading levels, the number of seed, stomatal area percentage decreased gradually and there was significant difference among treatments; (2) the photosynthetic rate (P_{\max}), light compensation point (LCP) and light saturation point (LSP) decreased with the increase of shading; P_{\max} and LSP of L0 treatment were significantly higher than that of L2 and L3, but there was no significant difference with L1 treatment; (3) the maximum quantum efficiency of photosynthetic system II (F_v/F_m) of L3 treatment was 0.76, which was significantly lower than that of other treatments; With the increase of induction time by actinic light, the induction time by actinic light (F_v'/F_m') decreased gradually and tended to be stable; the PS II quantum yield efficiency (Φ PS II), photochemical quenching (qP) and non photochemical quenching (NPQ) increased gradually and tended to be stable. The order of F_v'/F_m' and Φ PS II after stable was L0>L1>L2>L3, while NPQ was L3>L2>L1>L0, and there was no significant difference in qP among treatments. It is indicated that over shading (15%–25% of full light) severely inhibited the net photosynthetic rate of oil peony, and the number of flowers and seeds which directly related to the yield was also significantly decreased, resulting in a serious reduction in production. Therefore, 50%–100% of full light may be more suitable for the growth of oil peony in Kunming area, Yunnan.

Key words:oil peony; shade; growth; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence

油用牡丹为毛茛科 (Ranunculaceae) 芍药属 (*Paeonia*) 多年生植物,其籽油富含 α -亚麻酸,现已成为集观赏价值、油用价值和药用价值为一身的特有油料植物资源^[1-2]。近年来,油用牡丹栽培面积不断扩大,油用牡丹产业在地方经济中的作用日益凸现。

光照是影响植物形态和功能的重要因子,对植物的生长、发育和形态建成具有极其重要的作用^[3-4]。植物在长期适应不同光环境的过程中,不同植物所接受的太阳辐射量存在明显差异,因此形成了自身特有的需光特性^[5]。目前,关于光照对牡丹生长发育的影响已有部分报道,如王燕^[6]认为牡丹具有较高的光补偿点和较低的光饱和点,对光能的利用范围较窄,对生境环境要求苛刻,而朱璁等^[7]则认为牡丹是阳生植物,其光照生态幅较宽,适度遮荫能促进光合作用,提高牡丹的观赏品质;郑国生等^[8]认为 50%遮光减轻了牡丹中午的光抑制,改善了叶片的光合功能;周曙光等^[9]则认为,30%遮光最适合牡丹的生长。实际生产中,人们常根据野生牡丹在林缘、树丛分布的特征,推测适当遮荫有利于其生长^[10],但是在油用牡丹的标准化栽培过程中,迫切需要了解油用牡丹对光强的需求和适应性,深入研究遮荫对油用牡丹植株生长和光合特性的影响可以更好地指导科学生产。

因此,本研究通过人工遮荫设置不同光照强度,对主要栽培油用牡丹品种‘凤丹’(*P. ostii*)的生长、光合作用及叶绿素荧光参数进行比较研究,分析油用牡丹对光能的需求和适应性,探明其生长发育最

有利的光照强度,为油用牡丹的优化栽培提供理论和实践指导。

1 材料和方法

1.1 材料与处理

2014 年 10 月份,将 3 年生油用牡丹品种‘凤丹’按照株行距 30 cm×50 cm 种植在云南省农业科学院花卉研究所大春河基地 (alt:2 019 m, E 102° 34′57″, N 24°34′53″) 试验大棚内,种植基质为沙壤土。2015 年 2 月 1 日开始,在植株发芽前利用人工遮荫的方法开始遮光处理,设置 4 种光环境梯度: L0(全光照)、L1(1 层遮荫网,相当于 50%全光照)、L2(2 层遮荫网,相当于 25%全光照)、L3(3 层遮荫网,相当于 15%全光照),每个光梯度处理 100 株,3 个重复。试验期间所有油用牡丹均进行相同的水分和施肥管理,遮荫 80 d 后进行生长、光合及叶绿素荧光参数的测定。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 生长环境光强和生长指标 在晴天,从 9:00 ~18:00,每隔 1 h 用 DRM-FQ 双辐射计(美国)分别测定 4 种不同光环境(L0、L1、L2 和 L3)下光照强度随时间的变化情况。每个处理重复 3 次。在油用牡丹的盛花期(4 月中下旬),用卷尺测量 30 株油用牡丹的株高,并统计花朵数量。待果实成熟后,随机选取 15 个果实,称量果实鲜重,统计种子数量和种子鲜重。每个处理重复 3 次。

1.2.2 比叶重和叶绿素含量 采集植株从顶端往下数第 3~5 片叶片,采收后立刻带回实验室。采用

叶面积仪 LI-3000A (LI-Cor Inc., Nebraska, USA)测定叶片面积,然后将叶片放入烘箱中 80 ℃ 烘烤 48 h,使叶片达恒重,称取叶片干重。根据叶面积和干重,计算比叶重(LMA, $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)。叶绿素含量参照 Inskeep 等^[11]的方法进行测定。每个处理 4 个重复。

1.2.3 叶片表皮特征 取叶片中间部分(避开叶脉),直接用镊子撕取表皮,将表皮制成临时装片,在生物显微镜(Nikon Eclipse E800, Yokohama, Japan)下观察并用 Nikon-DXM1200 数码显微摄影系统拍照。用图形分析软件(Image-Pro Plus 6.0)测量气孔密度(SD)、气孔器长度(l)、气孔器宽度(w)。 $SD = \text{视野内气孔个数} / \text{视野面积}$ 。单个气孔器的面积(A_s)= $\pi \times l \times w / 4$, $\pi = 3.14$,气孔器面积百分率(A_i)= $A_s \times SD \times 100$ ^[12]。每个处理取 30 个视野的平均值。

1.2.4 光响应曲线 采用便携式光合作用测定系统 LI-6400 XT(Li-Cor Inc. Nebraska, USA)测定不同光环境下油用牡丹叶片净光合速率的光响应曲线。以 LI-6400-02 LED 提供红蓝光源获得不同的光强梯度(2 000、1 600、1 200、1 000、800、600、400、300、200、150、100、50、25 和 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。测定时,CO₂ 浓度控制为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,叶室温度设为 20℃,相对湿度 50%~60%。在每一光强下平衡 150 s 后自动记录净光合速率(P_n)等光合参数。每植株测定 1 片叶片,每处理各 4 次重复。

用光合助手软件(Photosyn Assistant, V1. 1, Dundee Scientific, UK)拟合光响应曲线^[13],该软件应用的模型方程是非直角双曲线方程^[14]。根据此方程计算最大净光合速率(P_{\max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、光合量子效率(AQE)等光合参数。

1.2.5 叶绿素荧光参数 采用英国 Technologica 公司的叶绿素荧光快速成像系统 Chlorophyll Fluorescence Imager(CFI)测定叶绿素荧光参数。待测叶片经暗适应 30~60 min 后置于样品台,调节测量光(0.5 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)测定初始荧光 F_0 ,然后打开饱和脉冲光(6000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 0.8 s)测定最大荧光 F_m 。当饱和脉冲光结束后,打开光化光(400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),每 20 s 打开一次饱和脉冲光测定光下最大荧光 F_m' 、光化光下的稳态荧光 F_s 。据此,由仪器内部软件计算出相关的叶绿素荧光参数,包括光下最小荧光 F_0' 、光系统 II (PS II) 的最大量子效率(F_v/F_m)、开放的 PS II 反应中心的激发

能捕获效率(F_v'/F_m')、PS II 的实际量子产量效率($\Phi_{\text{PS II}}$)、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(NPQ)。连续测定 340 s,监测各叶绿素荧光参数随时间变化的曲线变化。每植株测定 1 片叶片,每处理各 4 次重复。

1.3 数据处理

所有数据采用统计软件 SPSS 16.0 for Windows 软件包(SPSS Inc., Chicago, USA)进行分析,处理间比较采用方差分析和 LSD 检验。统计图采用 SigmaPlot 11.0(Systat Software, Inc.)绘制。

2 结果与分析

2.1 试验区光合有效辐射日变化

试验区光合有效辐射(PAR)日变化如图 1 所示。其中,4 月份昆明地区晴天 PAR 在 9:00~16:00 均具有较高值,中午自然光强(L0)最高可达 1 851 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而在 50%(L1)、25%(L2)和 15%(L3)自然光强下,一天之中最大光强分别为 902、476 和 297 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

2.2 遮荫对油用牡丹植株生长和叶表皮特征的影响

2.2.1 生长特征 表 1 显示,与全光照处理(L0)相比,遮荫处理(L1、L2 和 L3)使油用牡丹株高显著升高 15.2%~20.5%($P < 0.05$),但 L1、L2、L3 处理间的株高没有显著差异;同时,油用牡丹花朵数量、果实鲜重、种子数量、种子鲜重均随遮荫程度的增加显现出逐渐下降趋势,且花朵数量和种子鲜重在 L2 和 L3 处理下显著低于全光照(L0)处理,而果

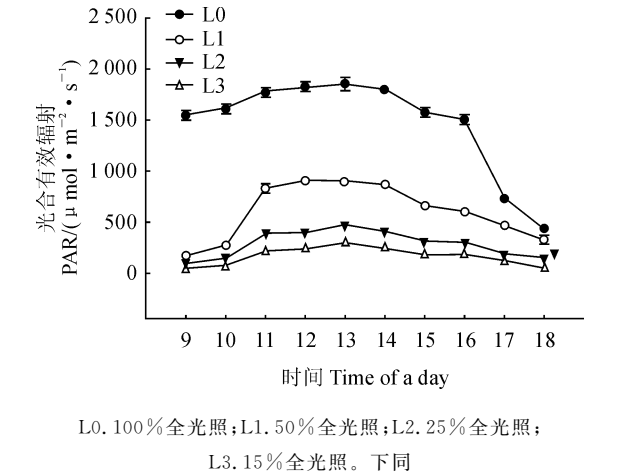


图 1 试验区光合有效辐射日变化
L0. 100% of full light; L1. 50% of full light; L2. 25% of full light; L3. 15% of full light. The same as below
Fig. 1 Diurnal course of photosynthetically active radiation at the experimental area

实鲜重和种子数量则在 L1、L2 和 L3 处理下均比 L0 显著降低,且遮光处理间也有显著差异。另外,随着遮荫程度的增加,油用牡丹的比叶重(LMA)呈逐渐下降趋势,其在 L1 处理下与 L0 处理无显著差异($P>0.05$),但在 L2 和 L3 处理下比 L0 处理显著降低。

从表 1 还可以看出,油用牡丹单位鲜重叶绿素 a 和叶绿素 b 含量均随着遮荫水平的增加呈先增加后降低的趋势,并均在 L2 处理下达到最大值,且各遮荫处理比全光照处理均有不同程度增加,但叶绿素 a 含量在不同处理间没有显著差异,叶绿素 b 含量仅 L2 处理与 L0 处理间具有显著差异。可见,遮荫显著抑制了油用牡丹的正常生长,且遮荫程度越重抑制越明显。

2.2.2 叶片表皮特征 经过对油用牡丹叶片上、下表皮进行观察,发现其上表皮均无气孔分布,下表皮气孔呈椭圆形(图 2)。其中,4 个光照处理油用牡丹

叶片的气孔密度变化范围在 74.41~87.99 个/ mm^2 之间,并以全光照处理(L0)最大,且 3 个遮荫处理的气孔密度均显著低于 L0 处理,而遮荫处理间无显著差异;气孔器长度、气孔器宽度和单个气孔器面积(A_s)则是在 L1 处理下具有最大值,且其气孔器长度和单个气孔器面积与 L0 差异达到显著水平;随着遮荫水平的增加,油用牡丹叶片总的气孔面积百分比(A_t)呈逐渐降低趋势,且各遮荫处理均与全光照处理存在显著性差异,如 L3 处理的 A_t 仅为 L0 处理的 80%(表 2)。说明油用牡丹能够通过调整叶片的气孔分布和气孔大小来适应不同程度的遮荫环境。

2.3 遮荫对油用牡丹植株光合特性的影响
2.3.1 光合-光响应曲线及特征参数 由图 3 可知,当光合有效辐射(PAR) $\leq 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,4 个光照处理油用牡丹植株的净光合速率(P_n)均随着 PAR 的增加迅速增加;当 $\text{PAR}>200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

表 1 不同遮荫条件下‘凤丹’牡丹的生长指标和叶绿素含量比较

Table 1 Comparison of plant growth characteristics and chlorophyll content of *P. ostii* under different shading treatments

处理 Treatment	株高 Plant height /cm	花朵数量 Flower number	果实鲜重 Fruit fresh weight/g	种子数量 Seed number	种子鲜重 Seed fresh weight/g	比叶重 (LMA)/ ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)	叶绿素 a (Chl a)/ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	叶绿素 b (Chl b)/ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)
L0	49.40±1.30 b	28.75±0.75 a	314.70±6.03 a	253.25±5.67 a	112.87±2.08 a	66.49±2.19 a	362.32±3.40 a	633.90±6.33 b
L1	59.53±1.32 a	26.25±1.89 a	286.96±4.96 b	219.75±2.87 b	108.02±2.98 a	57.41±2.35 a	374.71±8.06 a	644.76±9.48 ab
L2	56.93±1.37 a	19.75±0.85 b	243.41±3.41 c	169.00±5.18 c	94.15±2.76 b	47.18±5.19 b	382.11±8.89 a	665.66±7.72 a
L3	57.87±1.52 a	11.75±1.25 c	143.11±4.15 d	117.00±2.86 d	55.33±3.20 c	37.69±2.15 b	365.03±9.70 a	650.48±7.38 ab

注:同一列不同字母表示不同光照处理之间差异显著($P<0.05$);下同
Note: Different letters in the same column indicate significant differences among different shading treatments at 0.05 level. The same as below

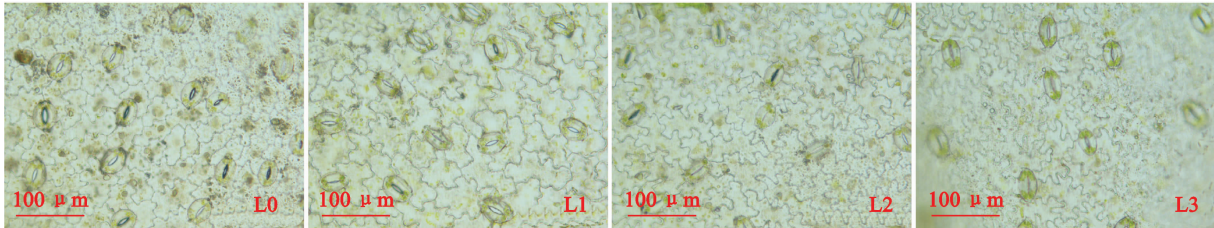


图 2 不同遮荫条件下‘凤丹’牡丹叶片气孔分布

Fig. 2 The distribution of stomata of *P. ostii* under different shading treatments

表 2 不同遮荫条件下‘凤丹’牡丹气孔特征比较

Table 2 Comparison of the stomata characterizes of *P. ostii* under different shading treatments

处理 Treatment	气孔密度 Stomatal density /(个· mm^{-2})	气孔器长度 Length of stomata/ μm	气孔器宽度 Width of stomata/ μm	单个气孔器面积 $A_s/\mu\text{m}^2$	气孔器面积百分比 $A_t/\%$
L0	87.99±2.31 a	42.24±0.50 b	28.62±0.42 a	951.28±20.18 b	8.41±0.25 a
L1	75.68±2.23 b	43.83±0.60 a	29.61±0.46 a	1022.20±24.31 a	7.67±0.21 b
L2	78.66±3.02 b	42.44±0.46 ab	28.78±0.26 a	958.51±12.93 b	7.50±0.26 b
L3	74.41±2.43 b	42.79±0.56 ab	27.15±0.38 b	912.81±18.56 b	6.73±0.17 c

表 3 不同遮荫条件下‘凤丹’牡丹叶片光合特征参数

Table 3 Photosynthetic paramters of <i>P. ostii</i> under different shading treatments				
处理 Treatment	最大净光合速率 $P_{\max}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点 $LCP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光饱和点 $LSP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	表观量子效率 $AQE/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$
L0	11.05±0.38 a	13.60±2.01 a	663.20±53.50 a	0.052±0.004 b
L1	10.64±0.33 ab	7.20±1.53 b	626.40±25.65 a	0.052±0.004 b
L2	10.22±0.02 b	8.00±0.92 b	558.40±37.24 a	0.059±0.006 b
L3	9.29±0.06 c	6.40±2.26 b	428.80±17.38 b	0.075±0.006 a

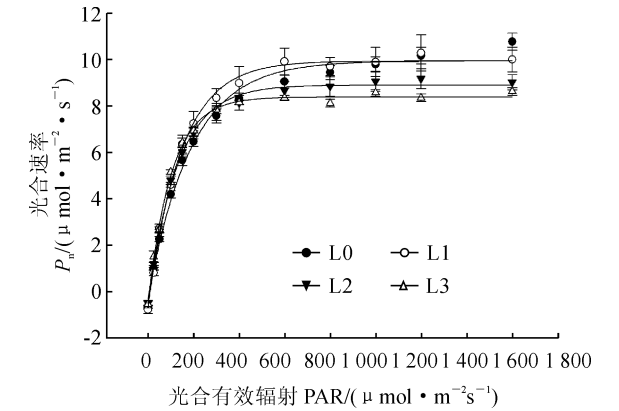


图 3 不同遮荫条件下油用牡丹的光合-光响应曲线
Fig. 3 Photosynthesis-light response curves of *P. ostii* under different shading treatments

后,各处理 P_n 随光照强度增加而变化幅度逐渐减缓;当 $PAR\geq 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后,各处理 P_n 均趋于稳定,且随着遮荫水平的提高, P_n 值有逐渐降低的趋势(图 3)。

另外,从光响应曲线模型拟合得到的光合特征参数(表 3)来看,遮荫对油用牡丹的最大净光合速率(P_{\max})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和表观量子效率(AQE)均产生显著影响。而且,随着遮荫水平提高,油用牡丹叶片的 P_{\max} 、LCP、LSP 均呈逐渐降低趋势,而 AQE 则呈逐渐升高趋势。其中, L1、L2 和 L3 处理植株的 P_{\max} 分别比 L0 处理降低了 3.71%、7.51% 和 15.93%,LCP 则分别降低了 47.06%、41.18% 和 52.94%,LSP 则分别降低了 5.55%、15.80% 和 35.34%,L3 处理的降幅达到显著水平;同时,植株 AQE 则在 L3 处理中具有最高值,且显著高于 L0、L1 和 L2 处理,比 L0 处理显著升高 44.23%。以上结果说明遮荫条件下,油用牡丹能够通过降低 LCP、LSP,增加 AQE 来提高对弱光的利用效率以适应弱光环境,但遮荫环境对油用牡丹的光合作用仍然产生了一定的抑制作用,且遮荫程度越高,抑制作用越强。

2.3.2 叶绿素荧光参数

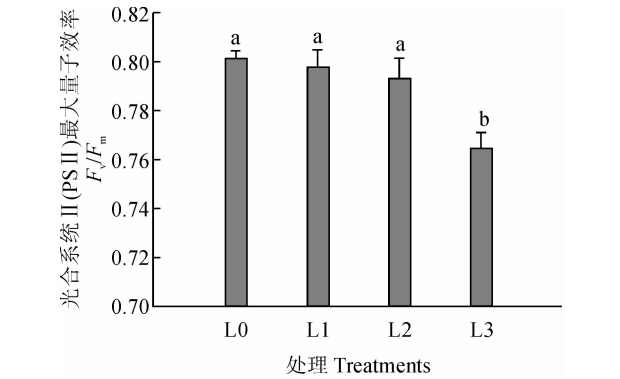


图 4 不同遮荫条件下凤丹牡丹光系统 II 最大量子效率(F_v/F_m)
Fig. 4 The maximum quantum efficiency of photo system II (F_v/F_m) of *P. ostii* under different shading treatments

荫均使油用牡丹叶片光系统 II (PS II) 的最大量子效率(F_v/F_m)有所降低,但 L1 和 L2 处理的 F_v/F_m 值与对照 L0 没有显著差异,而 L3 处理植株的 F_v/F_m 值(0.76)显著低于 L0、L1 和 L2 处理,其比 L0 降低了 4.54% ($P<0.05$)。

同时,如图 5 所示,遮荫还显著影响了油用牡丹叶片 PS II 的实际量子效率(Φ_{PSII})、PS II 反应中心的激发能捕获效率(F_v'/F_m')、光化学猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(NPQ)。首先,各光照处理植株的 Φ_{PSII} 均随光化光诱导时间逐渐增加,并有先快后慢趋势,且处理间存在差异。其中,当光化光诱导时间小于 80 s 时,随着光化光诱导时间的增加,4 个光照处理植株的 Φ_{PSII} 快速增加;当光化光诱导时间大于 80 s 后,L3 处理植株的 Φ_{PSII} 开始增加缓慢并趋于稳定,其 Φ_{PSII} 显著低于同期 L0、L1 和 L2 处理植株;当光化光诱导时间大于 200 s 后,L2 植株的 Φ_{PSII} 增加幅度也逐渐变缓,其植株叶片的 Φ_{PSII} 低于同期 L0 和 L1 植株;当光化光诱导时间大于 300 s 后,L0 和 L1 植株的 Φ_{PSII} 也趋于稳定,且此时 L0 处理具有最高的 Φ_{PSII} (图 5,A)。

其次,各光照处理叶片 F_v'/F_m' 随着光化光诱导

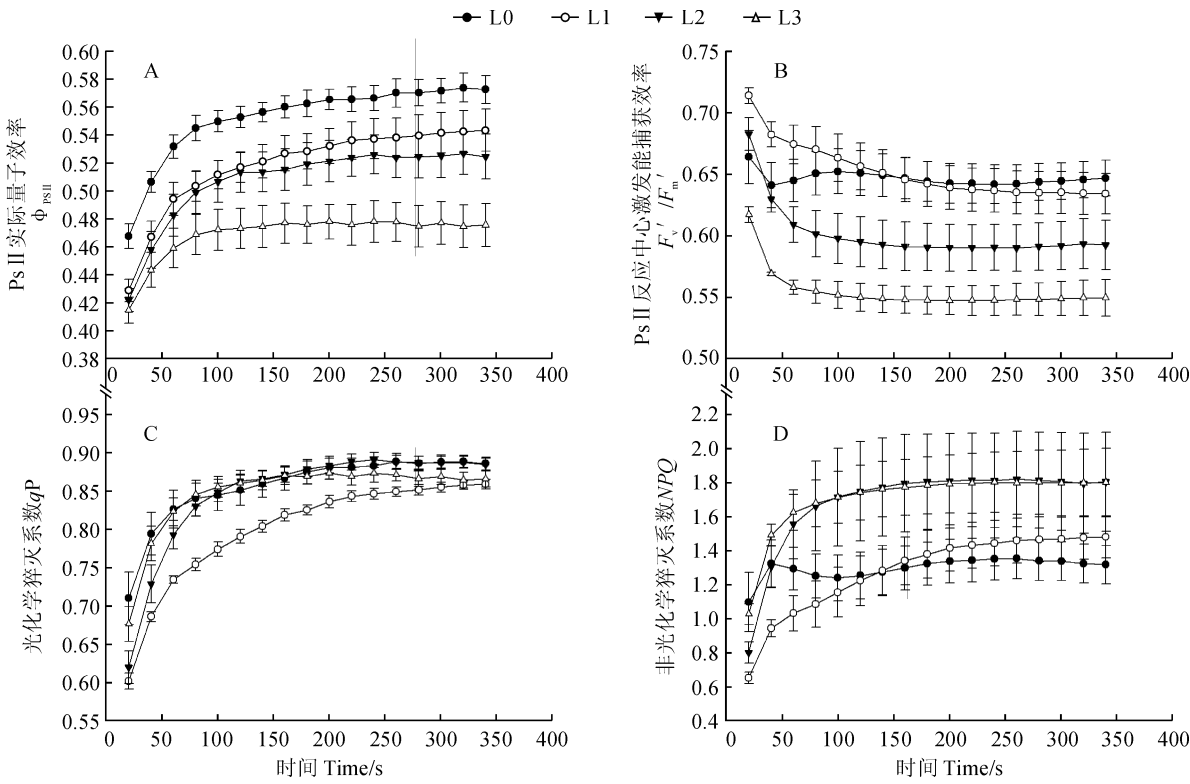


图 5 不同遮荫条件下‘凤丹’牡丹叶片叶绿素荧光参数随时间的变化

Fig. 5 The changes of chlorophyll fluorescence of *P. ostii* with time under different shading treatments

时间的增加呈逐渐下降并最终趋于稳定的趋势,但处理间存在差异(图 5,B)。其中,各处理 F_v'/F_m' 趋于稳定所需的光化光诱导时间表现为 $L3 < L2 < L1 < L0$; 在相同的光化光诱导时间下,植株叶片的 F_v'/F_m' 值表现为 $L0 > L1 > L2 > L3$ 。即遮荫程度越大,处理 F_v'/F_m' 趋于稳定所需的时间越短,值越小。

再次,随着光化光诱导时间的增加,各光照处理叶片 qP 、 NPQ 均呈逐渐增加并趋于稳定的趋势,但值稳定后 4 个处理间的 qP 差异较小,而其 NPQ 则有较大差异;在相同的光化光诱导时间下,各光照处理 qP 明显以 $L1$ 处理较低,其余处理间相近,而各处理 NPQ 则表现为 $L3 \approx L2 > L1 > L0$ (图 5,C、D)。以上结果说明,遮荫条件下油用牡丹叶片的潜在量子效率有所降低,同步降低的还有 PSII 反应中心的实际量子效率和光能捕获效率,而过剩的光能则主要以热耗散的方式被耗散。

3 结论与讨论

3.1 遮荫对油用牡丹生长的影响

植物在遮荫环境下形态的调整对于植株能否适应遮荫环境起到了至关重要的作用。为了最大程度地获取光照,植物往往会将同化的碳更多地分配于

植株的垂直生长,从而出现株高增加的现象^[15]。本研究中,遮荫对油用牡丹的株高产生了显著影响,遮荫处理 $L1$ 、 $L2$ 和 $L3$ 植株的株高显著高于光照最强的 $L0$ 处理;同时, $L2$ 和 $L3$ 处理的花朵数量和种子鲜重显著低于 $L0$ 处理,但 $L1$ 处理与 $L0$ 处理无显著差异,而果实鲜重和种子数量则随着遮荫水平的增加而降低,且 4 个不同遮荫处理间具有显著差异。说明与全光照生长的植株相比,遮荫后油用牡丹植株将更多的营养物质能量分配给株高的生长,而相应地分配到花朵、果实和种子的营养物质能量则相对减少。

叶片是植物进化过程中对环境变化敏感且可塑性较大的器官,在不同的选择压力下可形成各种适应类型,其结构特征最能体现环境因子对植物的影响或植物对环境的适应^[16]。比叶重是表征植物生长过程中碳收获的叶性状指标,比叶重的调整是植物对遮荫环境做出的典型形态学反应^[17]。本研究中,油用牡丹的比叶重(LMA)在遮荫条件下受到显著影响,并随着遮荫水平的增加呈逐渐下降趋势,光照较强的 $L0$ 和 $L1$ 处理的 LMA 无显著差异($P > 0.05$),但它们却与光照较弱的 $L2$ 和 $L3$ 处理间具有显著差异。油用牡丹 LMA 在弱光环境下降低,意味着相同生物量形成的叶面积较大,叶片较薄,从

而增强了叶片的捕光能力。说明油用牡丹在遮荫条件下能够通过增加单位质量的叶面积来提高其光能捕获能力,弥补遮荫环境带来的光照不足,满足光合作用所需,保证一定的光合积累,从而有利于油用牡丹在弱光环境中的生长,这与前人的研究结论一致^[18]。

叶片气孔是植物水分蒸腾的主要部位,气孔的大小和密度与植物的光合作用及水分利用效率密切相关。较大的气孔开度可使 CO_2 更容易进入光合器官,水分更容易蒸发,能有效提高 CO_2 进入光合器官和水分蒸发的速率,从而使植物具有较强的光合能力。一般来说,生长在高光强下的植物通常比低光强下的植物具有较高的气孔密度,弱光环境下叶片气孔密度减小、气孔开张度显著降低^[19-20]。本研究也得到相类似的结果,随着遮荫水平的增加,油用牡丹叶片气孔密度和气孔器面积百分比呈逐渐下降趋势,光照最强的 L0 处理植株具有最高的气孔密度和气孔器面积百分比,并与其余 3 个遮荫处理间具有显著差异。气孔密度和气孔导度共同控制着植物的水分、气体交换,L0 处理植株较高的气孔密度和气孔器面积百分比暗示其与外界水分、气体交换频率较高,植株的生理代谢活动较强,这可能是 L0 处理植株具有较高光饱和光合速率的原因之一,同时也表明油用牡丹能通过调整叶片气孔的分布来适应不同的遮荫环境。

3.2 遮荫对油用牡丹光合特性的影响

光饱和点和光补偿点是衡量植物需光特性的重要生理指标,分别代表植物对光强耐受性的上限和下限,其范围可以反映植物对光能的利用能力^[21]。在自然光下(L0 处理),油用牡丹的光饱和点在 $660 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,光补偿点在 $13.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。本研究中,L0 处理中午的光合有效辐射最强在 $1900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,其光强在较长时间内大大高于 L0 处理植株的光饱和点,与其余 3 个遮荫处理相比,L0 处理植株具有最高的净光合速率;同时,试验水平内的强光产生的过剩光能并没有对其光合器官产生严重损伤,其光合作用并没有表现出明显的光抑制。结果暗示油用牡丹植株对强光具有较强的耐受性和适应性,应属阳生植物。

随着遮荫水平的增加,油用牡丹通过降低光饱和点和光补偿点、增加表观量子效率来适应弱光环境。在弱光环境下,较低的光饱和点、光补偿点和较高的表观量子效率意味着植物在光照有限的条件下

能够以最大能力利用低光量子通量,进行最大可能的光合作用,从而利于在较弱光强下进行有机物的积累,满足遮荫环境下植株的正常生长,是植物对遮荫环境的适应性表现^[22]。光照不仅是植物进行光合作用的原动力,光照强度还会影响温度和湿度等与植物光合作用密切相关的环境因子,如高光强往往引起温度上升和湿度下降,而适度的遮荫可以在一定程度上缓解水分亏缺和避免强光伤害,从而有利于光合作用的进行。前人的研究也表明,适当遮荫的林缘生境和林窗生境是油用牡丹最适宜的生长环境^[2,9]。本研究中,L1 处理的光强较为接近油用牡丹的光饱和点,其净光合速率和光饱和点与 L0 处理无显著差异,而遮荫程度较高的 L2 和 L3 处理的光强最高分别能达到 480 和 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,远没有达到油用牡丹的光饱和点,不能满足光饱和需求,其净光合速率也较 L0 处理显著下降,光照严重不足可能是抑制 L2 和 L3 处理植株光合作用的主要因子。

叶绿素荧光可以反映光能吸收、激发能传递和光化学反应等的差异,在研究植物光合机制及植物光合作用对外界环境胁迫的响应中发挥了重要作用^[23]。首先, F_v/F_m 值表示 PS II 最大光化学效率,反映 PS II 的原初光能转化效率,常被用来作为环境胁迫程度的指标和探针。非胁迫条件下 F_v/F_m 值通常在 $0.80 \sim 0.85$ 之间,胁迫条件下该参数明显下降^[24-26]。本研究中,油用牡丹 F_v/F_m 值在 L0、L1 和 L2 处理间没有显著差异,其值为 0.80 左右,处于 F_v/F_m 值的正常范围内。过度遮荫处理(L3)油用牡丹植株的 F_v/F_m 值为 0.76 ,显著低于 L0、L1 和 L2 处理,说明遮荫后油用牡丹叶片 PS II 的潜在量子效率有所降低。其次, F_v'/F_m' 和 $\Phi_{\text{PS II}}$ 分别表示开放的 PS II 反应中心的激发能捕获效率和 PS II 的实际量子效率。随着光化光诱导时间的增加,油用牡丹叶片 F_v'/F_m' 逐渐降低, $\Phi_{\text{PS II}}$ 则逐渐增加,并在诱导一段时间后趋于稳定。 F_v'/F_m' 、 $\Phi_{\text{PS II}}$ 稳定后其大小表现为 $\text{L0} > \text{L1} > \text{L2} > \text{L3}$,说明遮荫降低了油用牡丹叶片 PS II 反应中心的光能捕获效率和实际量子效率,这可能是遮荫植株光合能力降低的又一主要原因。第三,光化学猝灭系数(qP)是对 PS II 原初电子受体 QA 氧化状态的一种量度,反映 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,在一定程度代表 PS II 反应中心开放程度^[27]。而非光化学猝灭系数(NPQ)反映 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的

光能部分,它对光合机构起一定的保护作用,是抵御光破坏的主要途径之一^[28]。本研究中,随着光化学诱导时间的增加,油用牡丹叶片 qP 逐渐增加,但 qP 稳定后不同处理间没有显著差异,说明遮荫对油用牡丹叶片 PSⅡ 的电子传递活性影响不大;同时,随着光化光诱导时间的增加, NPQ 逐渐增加并趋于稳定,且随着遮荫水平的增加, NPQ 逐渐增加,又说明在 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强下,遮荫植株的过剩光能较大,其以热耗散方式耗散光能的作用增大。

综上所述,油用牡丹是阳生植物,它在遮荫条件下能够通过增加株高、减少花朵和种子数量、降低比叶重和气孔密度等形态结构方面的调整来适应遮荫

环境,同时还可以通过降低光补偿点和光饱和点等光合生理方面的调整来尽可能多地捕获光能及提高对弱光的利用率。然而,过度遮荫(15%自然光强)会严重抑制油用牡丹的净光合速率, F_v/F_m 、 $\Phi_{PSⅡ}$ 和 F_v'/F_m' 显著下降, NPQ 显著上升,且与产量直接相关的花朵数量和种子数量显著下降,最终造成严重减产。据此建议:在油用牡丹的生产栽培过程中,可以采取适当的遮荫措施以创造其最适宜的生长光环境,但遮荫网密度不能过大,应根据各地的光照条件和天气状况进行调整。综合考虑,在云南昆明地区 50%~100%之间的自然光可能是油用牡丹较为合适的生长光强。

参考文献:

[1] 张涛,高天姝,白瑞英,等.油用牡丹利用与研究进展[J].重庆师范大学学报(自然科学版),2015,32(2):143-149.
ZHANG T, GAO T S, BAI R Y, *et al.* Utilization and research progress of oil tree peony[J]. *Journal of Chongqing Normal University*, (Natural Science), 2015, 32(2): 143-149.

[2] 张衷华,唐中华,杨逢建,等.两种主要油用牡丹光合特性及其微环境影响因子分析[J].植物研究,2014,34(6):770-775.
ZHANG Z H, TANG Z H, YANG F J, *et al.* Photosynthetic characteristics and its micro-environmental limiting factors of two main oil peony[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2014, 34(6): 770-775.

[3] ALERIC K M, KIRKMAN L K. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia*, to varied light environments[J]. *American Journal of Botany*, 2005,92(4): 682-689.

[4] SOFO A, DICHIO B, MONTA G. Shade effect on photosynthesis and photoinhibition in olive during drought and rewatering[J]. *Agricultural Water Management*, 2009,96(8): 1 201-1 206.

[5] PANDEY S K, SINGH H, SINGH J S. Species and site effects on leaf traits of woody vegetation in a dry tropical environment[J]. *Current Science*, 2009,96(8): 1 109-1 114.

[6] 王雁.北京市主要园林植物耐荫性及其应用的研究[D].北京:北京林业大学,1996.

[7] 朱璫,宋华,赵世伟,等.遮荫对牡丹光合特性及观赏品质的影响[J].西北植物学报,2012,32(4):731-738.
ZHU Y, SONG H, ZHAO S W. Effect of shading treatment on photosynthetic characteristics and flower quality of *Paeonia suffruticosa*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012,32(4): 731-738.

[8] 郑国生,何秀丽.夏季遮荫改善大田牡丹叶片光合功能的研究

[J]. 林业科学,2006,42(4):27-32.

ZHENG G S, HE X L. Studies on the photosynthetic improvement in the leaves of field tree peony through shading treatment in summer[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(4): 27-32.

[9] 周曙光,孔祥生,张妙霞,等.遮光对牡丹光合及其他生理生化特性的影响[J].林业科学,2010,46(2):56-60.
ZHOU S G, KONG X S, ZHANG M X, *et al.* Effects of shading on photosynthesis and other physiological and biochemical characteristics in tree peony[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010,46(2): 56-60.

[10] 左利娟,成仿云,张佐双.光照强度对牡丹生长发育的影响[J].东北林业大学学报,2009,37(1):27-29.
ZUO L J, CHENG F Y, ZHANG Z S. Effects of light intensity on growth and florescence of tree peonies[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2009,37(1): 27-29.

[11] INSKEEP W P, BLOOM P R. Extinction coefficients of chlorophyll a and b in N, N-dimethylformamide and 80% acetone[J]. *Plant Physiology*, 1985,77: 483-485.

[12] JAMES S A, BELL D T. Leaf morphological and anatomical characteristics of heteroblastic *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* (Myrtaceae)[J]. *Australian Journal of Botany*, 2001,49(2): 259-269.

[13] ROTHSTEIN D E, ZAK D R. Photosynthetic adaptation and acclimation to exploit seasonal periods of direct irradiance in three temperate, deciduous-forest herbs[J]. *Functional Ecology*, 2001,15(6): 722-731.

[14] PRIOUL J L, CHARTIER P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intercellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: a critical analysis of the methods used[J]. *Annals of Botany*, 1977,41(4): 789-800.

[15] 薛思雷,王庆成,孙欣欣,等.遮荫对水曲柳和蒙古栎光合生长和生物量分配的影响[J].植物研究,2012,32(3):354-359.

XUE S L, WANG Q C, SUN X X, *et al.* Effects of shading on the photosynthetic characteristics, growth, and biomass allocation in *Fraxinus mandshurica* and *Quercus mongolica* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2012, **32**(3): 354-359.

[16] AASAMAA K, SOBER A, RAHI M. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, **28**(8): 765-774.

[17] 张 林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J]. *植物生态学报*, 2004, **28**(6): 844-852.

ZHANG L, LUO T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, **28**(6): 844-852.

[18] 刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 等. 遮荫对中华蚊母树苗期生长及光合特性的影响[J]. *林业科学*, 2015, **51**(2): 129-136.

LIU Z B, CHENG R M, XIAO W F, *et al.* Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Distylium chinense* seedlings[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, **51**(2): 129-136.

[19] 贺安娜, 林文强, 姚 奕. 遮荫对虎耳草光合生理特性的影响[J]. *植物研究*, 2012, **32**(6): 657-661.

HE A N, LIN W Q, YAO Y. Effect of shading on the photosynthetic characteristics of *Saxifrage stolonifera* Curt[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2012, **32**(6): 657-661.

[20] 眭晓蕾, 毛胜利, 王立浩, 等. 辣椒幼苗叶片解剖特征及光合特性对弱光的响应[J]. *园艺学报*, 2009, **36**(2): 195-208.

SUI S L, MAO S L, WANG L H, *et al.* Response of anatomical structure and photosynthetic characteristics to low light in leaves of capsicum seedlings[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, **36**(2): 195-208.

[21] 尚海琳, 李方民, 林 玥, 等. 桃儿七光合生理特性的地理差异研究[J]. *西北植物学报*, 2008, **28**(7): 1 440-1 447.

SHANG H L, LI F M, LIN Y, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Sinopodophllum hexandrum* from different distribution areas in China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, **28**(7): 1 440-1 447.

[22] 解小娟, 杨晓红, 陈晓阳. 遮荫对转 *BADH* 基因的美丽胡枝子叶片形态和光合特性的影响[J]. *林业科学*, 2013, **49**(3): 33-42.

XIE X J, YANG X H, CHEN X Y. Effects of shading on leaf shape and photosynthetic characteristics of the transgenic *Lespeeza formosa* with expressing *BADH* gene[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, **49**(3): 33-42.

[23] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence: A practical guide [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**(345): 659-668.

[24] LICHTENTHALER H K, BABANI F, LANGSDORF G. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees[J]. *Photosynthesis Research*, 2007, **93**(1-3): 235-244.

[25] 寇伟锋, 刘兆普, 陈铭达, 等. 不同浓度海水对油葵幼苗光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2006, **26**(1): 73-77.

KOU W F, LIU Z P, CHEN M D, *et al.* Effect of sea water at different concentrations on the photosynthesis and chlorophyll-fluorescence properties of oil sunflower seedlings[J]. *Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, **26**(1): 73-77.

[26] 许大全. 光合作用效率大全[M]. 上海: 科学技术出版社, 2002: 33.

[27] MAO L Z, LU H F, WANG Q, *et al.* Comparative photosynthesis characteristics of *Calycanthus chinensis* and *Chimonanthus praecox*[J]. *Photosynthetica*, 2007, **45**(4): 601-605.

[28] MULLER P, LI X P, NIYOGI K K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy [J]. *Plant Physiology*, 2001, **125**(4): 1 158-1 166.

(编辑: 裴阿卫)