

遮荫对景宁玉兰幼苗生理生化季节变化的影响

陈超^{1,2,3,4}, 金则新^{2,3}, 袁梦^{1,2,3}, 罗光宇^{1,2,3}, 李月灵^{2,3}, 单方权⁵

(1. 上海师范大学 生命科学学院, 上海 200234; 2. 台州学院 生态研究所, 浙江 台州 318000; 3. 台州学院 浙江省植物进化生态学与保护重点实验室, 浙江 台州 318000; 4. 台州南水环保科技有限公司, 浙江 台州 318000; 5. 台州市绿心旅游开发促进中心, 浙江 台州 318000)

摘要:以2年生景宁玉兰 *Yulania sinostellata* 幼苗为研究对象,通过遮阳网设置自然光强的100%(I_{100})、40%(I_{40})和10%(I_{10})3种遮荫处理,探讨不同遮荫处理下景宁玉兰生理生化特性的季节变化规律。结果表明:(1)景宁玉兰幼苗的净光合速率(P_n)春季为 I_{100} 处理显著高于 I_{40} 、 I_{10} 处理($P<0.05$),夏、秋季为 I_{40} 处理显著高于 I_{100} 、 I_{10} 处理($P<0.05$)。 I_{100} 、 I_{40} 处理的 P_n 在夏季显著高于春、秋季($P<0.05$),而 I_{10} 处理的 P_n 在夏季则显著低于春、秋季($P<0.05$)。(2)3个季节的叶绿素(Chl)含量均随着遮荫强度的增加而增加,而类胡萝卜素/叶绿素(Car/Chl)值随着遮荫强度的增加而下降。3种遮荫处理的叶绿素、类胡萝卜素含量均以春季最高,叶绿素a/b(Chl a/b)、Car/Chl值均以夏季最大。(3)春、秋季超氧化物歧化酶(SOD)活性随着遮荫强度的增加而下降。夏、秋季过氧化物酶(POD)随着遮荫强度的增加而升高,过氧化氢酶(CAT)活性以 I_{100} 处理较低。3种遮荫处理SOD活性以秋季最高,POD、CAT活性均以春季最高。(4)3个季节的抗坏血酸(AsA)含量以 I_{10} 处理最低。谷胱甘肽(GSH)含量夏季以 I_{100} 处理最高,秋季以 I_{40} 处理最高。(5) I_{100} 处理夏季的电导率显著高于 I_{10} 处理($P<0.05$),秋季则显著高于 I_{40} 、 I_{10} 处理($P<0.05$)。3种处理电导率均以秋季最高,春季最低。总之, I_{100} 处理的景宁玉兰幼苗在夏、秋季叶绿素含量较低,并且POD、CAT活性较弱,无法有效清除活性氧,致使细胞膜透性增加,叶片受到光胁迫。而 I_{10} 处理由于光强过低使得光合能力弱。因此在栽培过程中,适当遮荫有利于景宁玉兰的生长,但光照强度不应低于40%。

关键词:遮荫; 景宁玉兰; 净光合速率; 光合色素; 抗氧化系统; 季节动态

中图分类号: Q948 ; S685.15 文献标志码: A 文章编号: 1001-3776(2024)02-0035-08

Effect of Shading on Seasonal Change of Physiology and Biochemistry of *Yulania sinostellata* Seedlings

CHEN Chao^{1,2,3,4}, JIN Zexin^{2,3}, YUAN Meng^{1,2,3}, LUO Guangyu^{1,2,3}, LI Yueling^{2,3}, SHAN Fangquan⁵

(1. College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China; 2. Institute of Ecology, Taizhou University, Taizhou 318000, China; 3. Key Lab of Evolutional Ecology and Protection of Zhejiang, Taizhou University, Taizhou 318000, China; 4. Taizhou Nanshui Environmental Protection Technology Co., Ltd; Taizhou 318000, China; 5. Taizhou Luxin Tourism Center of Zhejiang, Taizhou 318000, China)

Abstract: In early January 2020, two-year *Yulania sinostellata* seedlings were transplanted in pot in Linhai, Zhejiang province. Experiments were conducted on seedlings by full light intensity (I_{100}) (CK), shading of 40% (I_{40}) and 10% (I_{10}) of natural light intensity. Net photosynthetic rate (P_n), photosynthetically active radiation (PAR) and photosynthetic pigment of treated seedlings was determined on April 17th, July 12th and October 15th

收稿日期: 2022-01-02; 修回日期: 2023-12-29

基金项目: 浙江省林业发展和资源保护专项计划资助((2017)74号)

作者简介: 陈超, 硕士研究生, 从事植物生态学研究; E-mail: 316188591@qq.com。通信作者: 金则新, 教授, 从事植物生态学研究; E-mail: jzx@tzc.edu.cn。

2020. The result showed that P_n of the control was significantly higher than that under I_{40} and I_{10} in spring, and that under I_{40} was significantly higher than that of the control and I_{10} in summer and autumn. P_n of the control and I_{40} was significantly higher in summer than in spring and autumn, while P_n of I_{10} was significantly lower in summer than in spring and autumn. Chlorophyll (Chl) content had positive relation with shading intensity in the experimental period, while carotenoid/chlorophyll (Car/Chl) had negative one. The chlorophyll and carotenoid contents of treated seedlings were the highest in spring, and the chlorophyll a/b (Chl a/b) and Car/Chl were the highest in summer. The activity of superoxide dismutase (SOD) decreased with the increase of shade intensity in spring and autumn. The peroxidase (POD) activity increased with the increase of shade intensity in summer and autumn, and the catalase (CAT) activity was lower in the control. SOD activity was the highest in autumn, POD and CAT activity was the highest in spring under the three shade treatments. The content of ascorbic acid (AsA) in three seasons was the lowest under I_{10} treatment. The content of glutathione (GSH) was the highest in the control in summer and under I_{40} in autumn. The electrical conductivity of the control in summer was significantly higher than that under I_{10} , and in autumn was significantly higher than that under I_{40} and I_{10} . The electrical conductivity of treated seedlings was the highest in autumn and the lowest in spring with significant difference. The experiment demonstrated that chlorophyll content of *Y. sinostellata* seedlings of the control was lower in summer and autumn, and POD and CAT activities were weaker, which could not effectively remove reactive oxygen, causing increase of cell membrane permeability and light stress on leaves. However, seedlings under I_{10} had lower photosynthetic capacity.

Key words: shading; *Yulania sinostellata*; net photosynthetic rate; photosynthetic pigment; antioxidant system; seasonal change

光照是植物生长发育的主要环境因子^[1]。光照对植物的光合作用、蒸腾作用以及各种代谢活动都有一定的影响,光照过强可能损害植物光合机构,并通过光抑制来影响光合作用;而光照过弱则会影响碳的积累,从而影响生物量的积累^[2],并且光照也是限制植物幼苗或幼树存活、生长和更新的重要环境因子^[3]。目前,关于濒危植物与其光环境的研究受到重视,如毛瓣金花茶 *Camellia pubipetala* 在光照强度较高的环境下能提高开花结实率,但由于生境破坏导致其受到强光抑制而生长不良^[4]。弱光环境会限制濒危植物风吹楠 *Horsfieldia amygdalina*、长序榆 *Ulmus elongata*、连香树 *Cercidiphyllum japonicum* 等幼苗的光合能力,这可能是其幼苗在林下的自然更新能力受限的原因之一^[5-7]。这些研究成果为濒危植物种群恢复和扩繁技术提供了丰富的理论依据。

植物生理生化研究能揭示植物与其环境之间的适应机制,从而为濒危植物的保护提供新的思路和方法^[8]。叶片是植物进行光合作用的场所,植物能够通过叶绿素捕获光能进行光合作用,但当其受到光照胁迫时会产生大量的活性氧,从而导致植物细胞功能紊乱甚至导致其死亡^[9]。为减缓活性氧带来的伤害,植物会通过复杂的抗氧化系统来清除活性氧^[10]。植物抗氧化系统包括酶促和非酶促两类活性氧清除系统,在正常情况下能够维持植物体内活性氧的产生和清除平衡^[11]。如高光强和低光强下杜鹃红山茶 *Camellia azalea* 均通过产生较高的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性来清除过量的活性氧^[12]。滨海沙地植物厚藤 *Ipomoea pes-caprae* 的SOD和过氧化氢酶(CAT)活性均在春季最高,与其余季节之间有显著差异^[13]。珙桐 *Davidia involucrata* 的SOD、POD活性均在夏季最高。这些都能说明植物会通过生理调节来适应变化的环境条件^[14]。

景宁玉兰 *Yulania sinostellata* 为木兰科 Magnoliaceae 玉兰属 *Yulania* 落叶灌木或小乔木,主要分布于中国浙江南部的丽水和温州,由于分布区极其狭窄,为浙江省重点保护野生植物^[15]。景宁玉兰主要生长在海拔 900 m 以上的灌丛、黄山松 *Pinus taiwanensis* 林、落叶阔叶林、杉木 *Cunninghamia lanceolata* 林和林缘等生境,多分布于群落灌木层,所处生态环境由于受到乔木层的长期荫蔽,导致其生长发育受到限制^[16]。目前,景宁玉兰种群数量少,在野生环境中,自然结实率不足 1%,加上人为的乱采乱挖,使得该种处于濒临灭绝状态^[17]。因此,开展对景宁玉兰种群的濒危机制和保护措施研究迫在眉睫。本研究通过设置不同的遮荫强度,分析不同季节景宁玉兰幼苗叶片净光合速率、光合色素含量和抗氧化系统的差异,试图阐明不同季节景宁玉兰对不同光强的适应能力以及生长发育的最适宜光照条件,为景宁玉兰的迁地保护和种群的繁衍复壮提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

在浙江省台州学院临海校区试验基地(28°87' N, 127°17' E)进行试验。2020年1月上旬,将长势相似的

景宁玉兰 2 年生幼苗移栽到花盆中, 每盆干土 9.00 kg, 花盆上口径为 23.50 cm, 下口径为 20.80 cm, 高为 26.30 cm, 栽培基质为泥炭土: 水稻土: 河沙=6: 6: 1 按体积比混合。景宁玉兰幼苗来自浙江景宁县草鱼塘林场。基质理化性质见表 1。

表 1 基质理化性质
Tab. 1 Physical and chemical properties of matrix

pH	有机质/(mg·g ⁻¹)	全氮/(mg·g ⁻¹)	速效磷/(mg·g ⁻¹)	全磷/(mg·g ⁻¹)	速效钾/(mg·g ⁻¹)	全钾/(mg·g ⁻¹)
6.19±0.05	103.509±0.783	2.845±0.065	0.043±0.001	0.477±0.007	1.161±0.011	8.397±0.519

1.2 试验设计

设置全光照 (I_{100}) 为对照, 通过搭建不同层数的黑色遮阳网 (规格: 6 针) 进行遮荫处理, 分别是一层遮阳网覆盖 (光照强度约为 40% 全光照, I_{40}) 和两层遮阳网覆盖 (光照强度约为 10% 全光照, I_{10})。光照强度通过照度计 (TES1332A, 台湾泰仕, 中国) 测定。景宁玉兰幼苗每个处理 3 盆。在测定净光合速率的同时, 于中午 12:00 测定光合有效辐射 (PAR)。4 月 17 日, 在 I_{100} 、 I_{40} 、 I_{10} 处理下景宁玉兰幼苗叶片的 PAR 分别为 $1\ 810\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $757\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $181\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。7 月 12 日, 在 I_{100} 、 I_{40} 、 I_{10} 处理下景宁玉兰幼苗叶片的 PAR 分别为 $1\ 981\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $889\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $203\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。10 月 15 日, 在 I_{100} 、 I_{40} 、 I_{10} 处理下景宁玉兰幼苗叶片的 PAR 分别为 $1\ 682\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $624\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $174\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

1.3 测定方法

1.3.1 净光合速率的测定 2020 年 4 月 17 日 (春季)、7 月 12 日 (夏季)、10 月 15 日 (秋季) 天气晴朗, 使用 LI-6400XT 便携式光合作用仪 (Li-Cor, USA) 进行景宁玉兰幼苗叶片净光合速率的测定。使用仪器自带的红蓝光源叶室, 设定光强为 $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 叶室温度为 $25\ ^\circ\text{C}$, 气体流速为 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 相对湿度控制在 50%~60%。在相同叶位选取 3 片功能叶测量净光合速率 (P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 每个样叶测定 3 次, 结果取平均值^[18]。

1.3.2 光合色素含量的测定 在景宁玉兰气体交换参数测完后通过冰盒采集叶片带回实验室进行生理实验。将 0.2 g 景宁玉兰幼苗叶片磨成匀浆后 $4\ 000\ \text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 离心 10 min, 定容到 10 mL。取 1 mL 提取液, 加 2 mL 80% 丙酮稀释后, 以 80% 丙酮为对照, 测定 645、663、440 nm 波长下的吸光度并计算叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和类胡萝卜素 (Car) 含量^[19]。

1.3.3 抗氧化酶活性测定超氧化物歧化酶 (SOD) 活性通过氮蓝四唑 (NBT) 光还原法测定, SOD 活性单位以抑制 NBT 光还原的 50% 为一个酶活性单位。过氧化氢酶 (CAT) 活性采用紫外吸收法测定, 以每分钟样品 240 nm 吸光值降低 0.1 为 1 个酶活性单位。过氧化物酶 (POD) 活性采用愈创木酚法测定, 以每分钟样品 470 nm 吸光值降低 0.1 为 1 个酶活性单位^[18]。

1.3.4 抗氧化剂含量测定 抗坏血酸 (AsA) 含量采用红菲罗啉显色法进行测定^[20]。谷胱甘肽 (GSH) 含量采用 DTNB 法进行显色反应^[21]。

1.3.5 质膜相对透性测定 叶片质膜相对透性采用电导率法进行测定^[18]。

1.4 数据处理

用 Excel 对所测数据进行整理。SPSS 21.0 软件对不同处理叶片净光合速率、光合色素和抗氧化系统指标进行单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和 Duncan 新复极差法比较不同处理间的差异。绘图软件使用 Origin 9.1 软件。图中数据均为平均值 ± 标准误 (SE)。

2 结果与分析

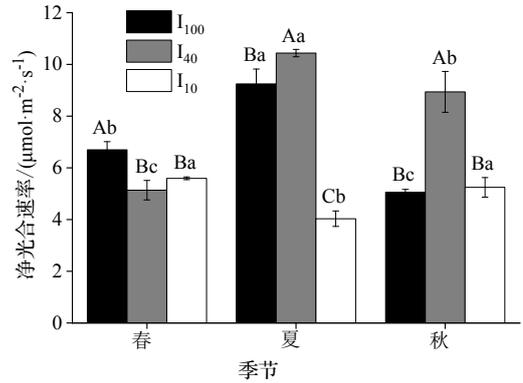
2.1 不同遮荫处理景宁玉兰净光合速率的季节变化

由图 1 可知, 春季, 景宁玉兰 I_{100} 处理的 P_n 值显著高于 I_{40} 、 I_{10} 处理 ($P < 0.05$)。夏季、秋季的 P_n 在 I_{40} 处理显著高于 I_{100} 、 I_{10} 处理 ($P < 0.05$)。 I_{100} 处理在 3 个季节的 P_n 大小为夏季>春季>秋季, I_{40} 处理为夏季>秋

季>春季,各季节之间均差异显著($P < 0.05$), I_{10} 处理的 P_n 在夏季显著低于春、秋季($P < 0.05$)。

2.2 不同遮荫处理景宁玉兰光合色素含量的季节变化

由图2可知,春季、夏季、秋季3个季节,景宁玉兰幼苗叶片Chl a、Chl b、Chl a+b含量均随着遮荫强度的增加而增加,各季节叶片Chl a、Chl b、Chl a+b含量在 I_{10} 处理下均显著高于 I_{100} 处理($P < 0.05$)。类胡萝卜素(Car)含量在夏季为 I_{10} 处理显著高于 I_{100} 处理($P < 0.05$),春季、秋季3种遮荫处理均无显著差异。春季Chl a/b值在 I_{100} 、 I_{40} 处理显著高于 I_{10} 处理($P < 0.05$),夏季、秋季3个处理的Chl a/b值差异均不显著。Car/Chl值3个季节均随着遮荫强度的增加而下降, I_{100} 处理的Car/Chl值显著大于 I_{40} 、 I_{10} 处理($P < 0.05$)。3种遮荫处理景宁玉兰幼苗叶片的Chl a、Chl b、Chl a+b、Car含量均以春季最高,而Chl a/b、Car/Chl值均以夏季最大。



注:不同大写字母表示同一季节不同遮荫处理差异显著($P < 0.05$),不同小写字母表示同一遮荫处理在不同季节间差异显著($P < 0.05$)。下同。

图1 遮荫对景宁玉兰净光合速率季节变化的影响

Fig. 1 Effect of shading on seasonal change of net photosynthetic rate of *Y. sinostellata*

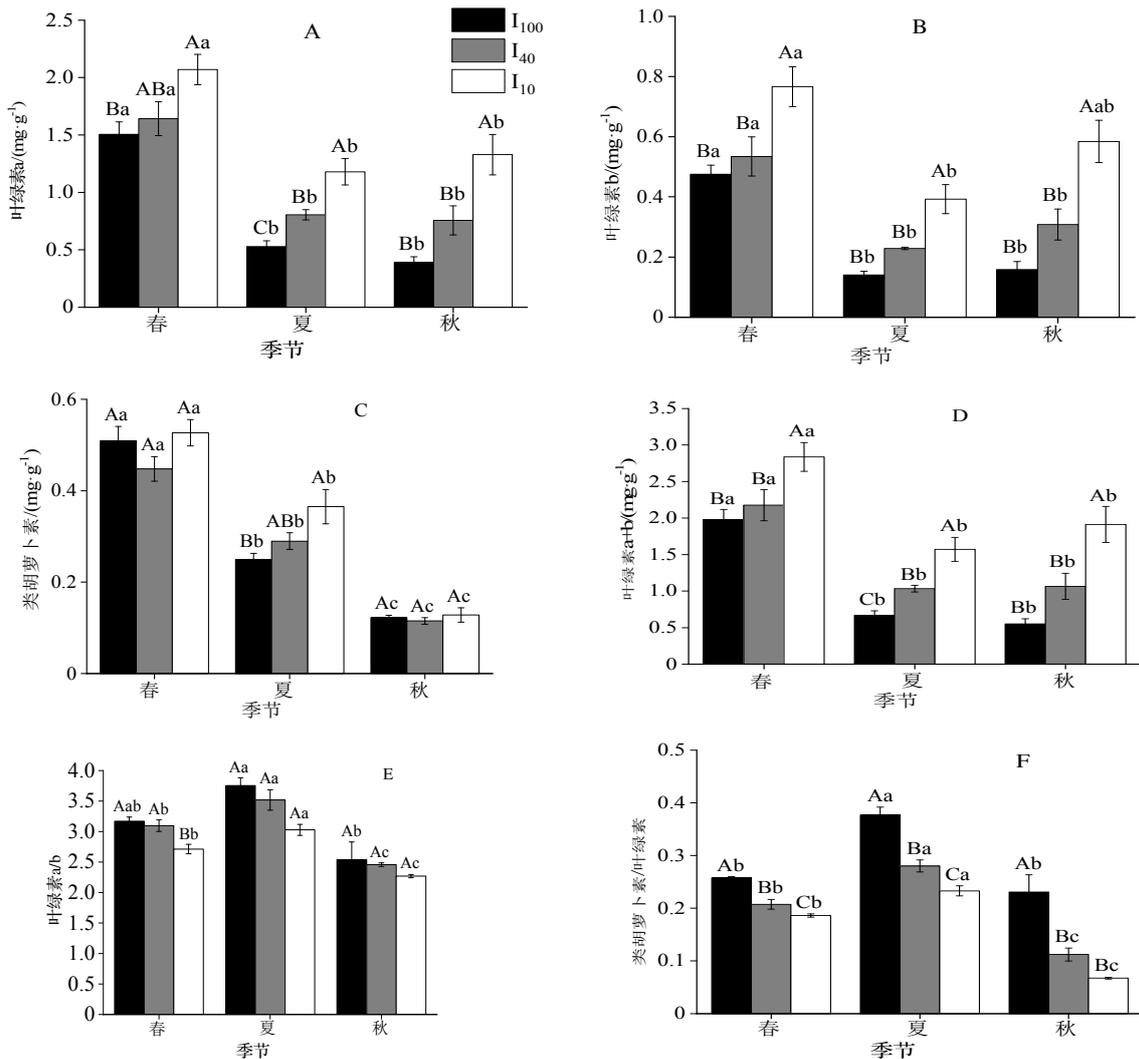


图2 遮荫对景宁玉兰光合色素季节变化的影响

Fig. 2 Effect of shading on seasonal change of photosynthetic pigment of *Y. sinostellata*

2.3 不同遮荫处理景宁玉兰抗氧化系统的季节变化

2.3.1 不同遮荫处理景宁玉兰抗氧化酶活性的季节变化 春季、秋季景宁玉兰的 SOD 活性随着遮荫强度的增加而不断降低, 其中春季 I_{10} 处理的 SOD 活性显著低于 I_{100} 、 I_{40} 处理 ($P < 0.05$), 秋季 I_{100} 处理的 SOD 活性显著高于 I_{40} 、 I_{10} 处理 ($P < 0.05$), 而夏季 3 种遮荫处理的 SOD 活性差异不显著 (图 3)。春季 3 种遮荫的 POD、CAT 活性均无显著性差异。景宁玉兰 POD 活性在夏季、秋季随着遮荫强度的降低不断升高, 其中夏季 I_{100} 处理的 POD 活性显著低于 I_{40} 、 I_{10} 处理 ($P < 0.05$), 秋季 I_{100} 处理的 POD 活性显著低于 I_{10} 处理 ($P < 0.05$)。夏季 I_{10} 处理的 CAT 活性显著高于 I_{100} 、 I_{40} 处理, 秋季 I_{40} 处理的 CAT 活性显著高于 I_{100} 处理 ($P < 0.05$)。

3 种遮荫处理的景宁玉兰的 SOD 活性均为秋季最高, I_{100} 和 I_{40} 处理的 SOD 活性大小为秋季>春季>夏季, 各季节间差异显著; I_{10} 处理的 SOD 活性为秋季显著高于春季、夏季 ($P < 0.05$)。 I_{100} 、 I_{40} 处理的 POD 活性在春季显著高于夏季、秋季 ($P < 0.05$), I_{10} 处理的 POD 活性在 3 个季节间差异不显著。3 种遮荫处理的 CAT 活性均以春季最高, 与夏季、秋季差异显著 ($P < 0.05$)。

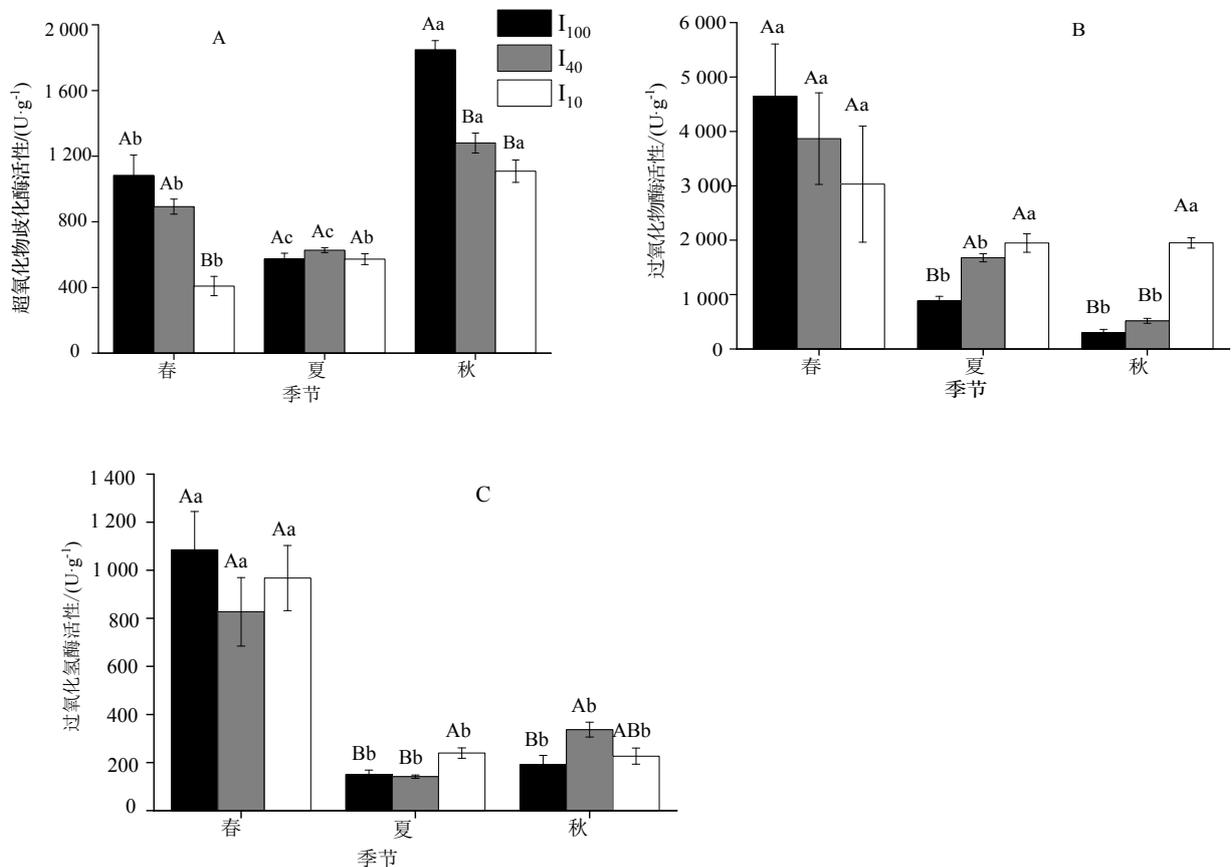


图 3 遮荫对景宁玉兰抗氧化酶活性季节变化的影响

Fig. 3 Effect of shading on seasonal change of antioxidant enzymes of *Y. sinostellata*

2.3.2 不同遮荫处理景宁玉兰抗氧化剂含量的季节变化 3 个季节 I_{10} 处理的 AsA 含量显著低于 I_{100} 、 I_{40} 处理, 秋季, I_{40} 处理的 AsA 含量显著低于 I_{100} 处理 ($P < 0.05$)。夏季, GSH 含量高低依次为 $I_{100} > I_{40} > I_{10}$, 秋季为 $I_{40} > I_{100} > I_{10}$, 它们之间均差异显著 ($P < 0.05$); 春季, 3 种遮荫处理的 GSH 含量无显著差异 (图 4)。

I_{100} 处理的 AsA、GSH 含量以及 I_{40} 处理的 AsA 含量均为秋季>夏季>春季, 且不同季节之间均差异显著 ($P < 0.05$)。 I_{40} 处理的 GSH 含量为秋季显著高于春季和夏季 ($P < 0.05$)。 I_{10} 处理的 AsA 含量为春季显著低于夏季和秋季 ($P < 0.05$), GSH 含量为秋季>春季>夏季, 不同季节之间差异显著 ($P < 0.05$)。

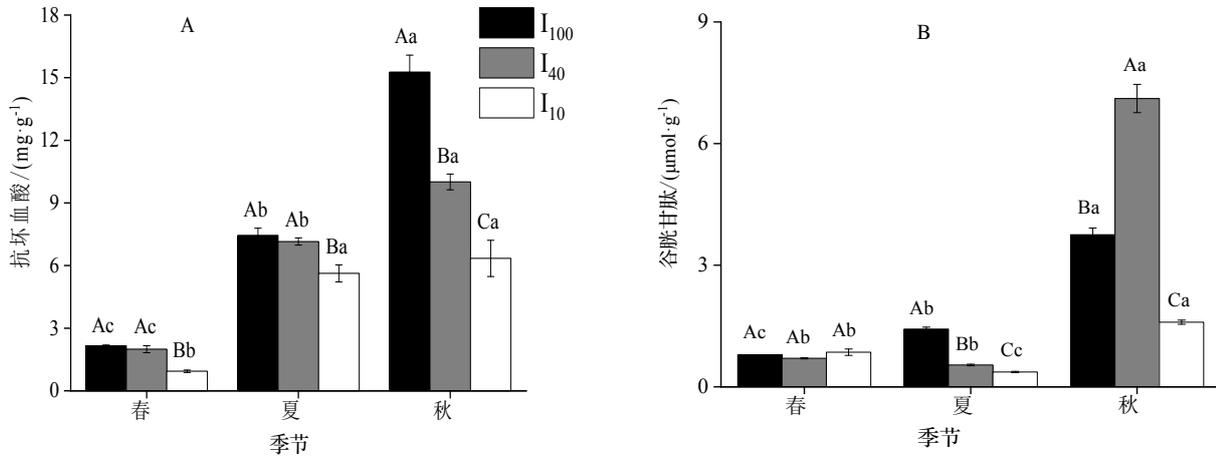


图4 遮荫对景宁玉兰抗氧化剂季节变化的影响

Fig. 4 Effect of shading on seasonal change of antioxidants of *Y. sinostellata*

2.3.3 不同遮荫处理景宁玉兰质膜相对透性的季节变化 由图5可知,春季,景宁玉兰叶片电导率在3种遮荫处理下无显著差异,夏季 I₁₀₀ 处理的电导率显著高于 I₁₀ 处理 ($P < 0.05$), 秋季 I₁₀₀ 处理的电导率显著高于 I₄₀、I₁₀ ($P < 0.05$)。I₁₀₀、I₄₀ 处理的电导率高低均为秋季>夏季>春季,且不同季节之间均差异显著 ($P < 0.05$); 在 I₁₀ 处理下,秋季的电导率显著高于春季 ($P < 0.05$)。

3 讨论与结论

3.1 讨论

光照是植物生长发育的一个重要的环境因素,在植物生理生化方面有着重要的影响^[22]。植物在适宜的光照强度下能够提高光合速率,而过度光照则会抑制光合作用甚至损伤光合机构^[4]。春季光照、温度等环境因子较为适宜植物生长,景宁玉兰叶片处于生长发育旺盛季节,在 I₁₀₀ 处理景宁玉兰幼苗受到的光照比遮荫环境下充足,使得春季 P_n 在 I₁₀₀ 下最高。夏季, I₁₀₀ 处理光照强度过强,叶片受到光胁迫,而 I₄₀ 处理光照强度适宜,这可能是夏季 I₄₀ 处理 P_n 显著高于 I₁₀₀ 处理的原因之一。说明景宁玉兰不利于长时间在 I₁₀₀ 处理下生长,适当遮荫有利于其光合能力的提高。秋季 I₁₀₀ 处理下的植物,因受夏季长时间强光胁迫,导致部分叶片变成黄褐色甚至枯萎,叶片灼伤严重,产生不可逆的伤害,因而到秋季 I₁₀₀ 处理光合能力下降;而 I₄₀ 处理,景宁玉兰受到的光照强度从春季到秋季均处于较适宜的范围,叶片没有受到明显的强光胁迫,表现为夏季和秋季均有着较高的光合能力。I₁₀ 处理,由于遮荫强度过高,夏季 P_n 显著低于春季和秋季,说明夏季高温环境会抑制弱光下的光合速率^[23]。说明景宁玉兰不利于长时间在 I₁₀₀ 处理下生长,适当遮荫有利于其光合能力的提高。

光合色素在光合作用中起着光能吸收、传递和转化的作用^[24]。Chl a、Chl b 和 Chl a+b 含量的增加以及 Chl a/b 的降低都是植物对弱光环境适应的表现^[25]。景宁玉兰在3个季节 Chl a、Chl b、Chl a+b 含量均随着遮荫强度的增加而增加, I₁₀ 处理叶绿素含量显著高于 I₁₀₀ 和 I₄₀ 处理 ($P < 0.05$), 这是由于 I₁₀ 处理所受光照强度过低,为

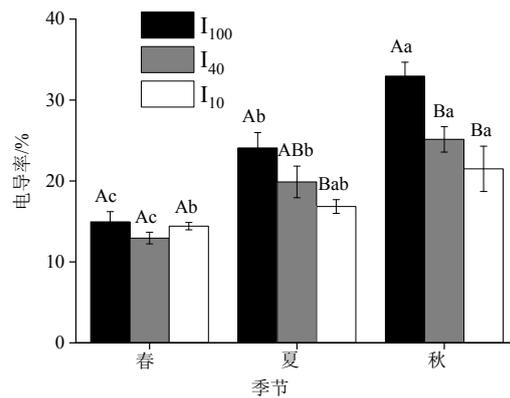


图5 遮荫对景宁玉兰质膜相对透性季节变化的影响

Fig. 5 Effect of shading on seasonal change of membrane relative permeability of *Y. sinostellata*

了在有限的空间内获得更多的光能, 植物会通过增加叶绿素含量来提高对光能的捕获和利用能力, 是对弱光环境的一种适应性变化, 这与三叶崖爬藤 *Tetrastigma hemsleyanum* 中叶绿素含量随着遮荫强度的增加而不断增加的现象一致^[26]。Car/Chl 能够反映植物光能吸收和光保护之间的关系, 其值的高低能够反映植物耐受逆境的能力^[4]。本研究中, 3 个季节的 Car/Chl 值均随着遮荫强度的加强而下降, I_{100} 处理显著大于 I_{40} 、 I_{10} 处理 ($P < 0.05$), 这表明在 I_{100} 处理的环境下, 景宁玉兰为了抵抗强光胁迫, 能够通过增加 Car 在光合色素中的比例来保护光合机构免受破坏, 是对强光胁迫的一种保护机制^[27]。

正常情况下抗氧化酶以及抗氧化剂能够维持自由基在植物体内产生和清除的动态平衡, 但当胁迫水平过高时会导致活性氧积累超过了抗氧化系统的清除能力而导致氧化损伤的发生^[11,28]。春季, 景宁玉兰抗氧化酶活性较高, 可能是由于景宁玉兰为落叶植物, 在春季叶片刚形成, 对外界环境的抵抗能力较差, 需要通过产生大量抗氧化酶来清除活性氧, 并且通过 POD 酶加速细胞壁的形成与加厚, 而 3 个处理均较低的电导率说明植物细胞未受到损伤^[29]。夏季 I_{100} 处理的 SOD、POD、CAT 的活性均大量下降, 可能是景宁玉兰所受高温、强光胁迫, 超过了其耐受阈值, 导致抗氧化酶活性下降, 无法有效清除光照胁迫所产生的活性氧, 使得活性氧积累到一定的程度并诱发膜脂过氧化, 电导率明显上升^[30]。而经过遮荫处理后, POD 和 CAT 活性随着遮荫强度的增加而增加, 且 I_{40} 、 I_{10} 处理的质膜相对透性比 I_{100} 处理明显下降, 说明遮荫能明显提高 POD 活性, 能更有效清除植物体内活性氧, 从而减少对植物的伤害, 保护细胞膜结构免受损伤, 这与在榆叶梧桐 *Guazuma ulmifolia* 中发现低光照环境下其 POD 含量显著高于高光照的结果相似^[31]。秋季 I_{100} 处理的 SOD 活性最高, 但 POD、CAT 活性较低, 说明景宁玉兰在经过夏季长时间的高温高光环境, 叶片被灼伤, 无法产生较高的抗氧化酶活性来清除活性氧, 细胞膜透性受到损伤, 电导率在秋季显著上升, 这与茅苍术 *Atractylodes lancea* 在长时间的强光胁迫下抗氧化酶活性下降的结果相似^[32]。而遮荫处理下景宁玉兰并未受到严重的光照胁迫, 抗氧化酶活性较高, 使得秋季电导率明显低于 I_{100} 处理, 也表明景宁玉兰不适合长时间在全光照环境下生长。

AsA 和 GSH 也是植物体内重要的抗氧化物质, 其中 AsA 是减少 H_2O_2 的最重要的还原底物, 也能抑制膜脂过氧化, GSH 能通过催化谷胱甘肽过氧化物酶将 H_2O_2 清除成 H_2O ^[33-34]。本研究中 3 个处理下的 AsA 和 GSH 含量均随着季节变化不断增加, 说明景宁玉兰在生长过程中能通过不断积累 AsA 和 GSH 含量来保护叶片免受活性氧的损伤。在 I_{100} 处理下, 夏季 AsA 和 GSH 含量在 3 个处理下均为最高, 这可能是因为景宁玉兰能够产生较多的抗氧化剂来缓解细胞损伤, 但由于其较低的抗氧化酶活性导致植物无法有效清除活性氧, 从而导致膜脂过氧化, 电导率上升。同时 AsA 和 GSH 的分配也是植物调节细胞周期的一个强有力的信号, 叶片中的 GSH 在防止细胞死亡的情况下更容易被氧化, 这可能是 3 个处理下 AsA 和 GSH 含量在秋季均高于春、夏季的原因之一^[35]。

3.2 结论

景宁玉兰幼苗 I_{100} 处理的 P_n 以夏季最大, 秋季则显著下降; I_{40} 处理的 P_n 在夏季和秋季均显著高于其余两个处理。在 3 个季节下 Chl a、Chl b、Chl a+b 含量均随着遮荫强度的增强而不断增加, I_{10} 处理通过增加叶绿素含量来提高对光的捕获能力。 I_{100} 处理下的景宁玉兰长期处于一个光照胁迫的环境, 虽然能够通过增加 SOD 活性、AsA 和 GSH 含量来缓解活性氧的损伤, 但由于 POD 和 CAT 活性较低, 无法有效清除活性氧, 导致叶片被灼伤, 夏季、秋季电导率均显著升高, 叶片膜结构受到损伤。 I_{40} 和 I_{10} 处理下其抗氧化酶活性与抗氧化剂活性较高, 能够有效缓解环境带来的胁迫, 保持较高的光合能力, 而 I_{10} 处理由于所处光照强度较低, 其光合能力在 3 个季节均较低。

综上所述, 景宁玉兰在强光和过度遮荫条件下生长均会受到抑制, 在其生产过程中需要对其进行遮荫处理, 但遮荫强度不宜过高, 光照强度不应低于正常光照强度的 40% 为宜。

参考文献

- [1] HROUDOVA Z, ZAKRAVSKY P. Germination responses of diploid *Butomus umbellatus* to light, temperature and flooding[J]. Flora, 2003, 198 (1): 37-44.
- [2] MONNEVEUX P, PASTENES C, REYNOLDS M P. Limitations to photosynthesis under light and heat stress in three high-yielding wheat

- genotypes[J]. *J Plant Physiol*, 2003, 160 (6): 657–666.
- [3] KATAHATA S, NARAMOTO M, KAKUBARI Y, et al. Photosynthetic capacity and nitrogen partitioning in foliage of the evergreen shrub *Daphniphyllum humile* along a natural light gradient[J]. *Tree Physiol*, 2007, 27 (2): 199–208.
- [4] 柴胜丰, 庄雪影, 韦霄, 等. 光照强度对濒危植物毛瓣金花茶光合生理特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2013, 33 (3): 547–554.
- [5] 李小琴, 张凤良, 杨浩, 等. 遮阴对濒危植物风吹楠幼苗叶形态和光合参数的影响[J]. *植物生理学报*, 2019, 55 (1): 80–90.
- [6] 罗光宇, 陈超, 李月灵, 等. 光照强度对濒危植物长序榆光合特性的影响[J]. *生态学杂志*, 2021, 40 (4): 980–988.
- [7] 李冬林, 金雅琴, 崔梦凡, 等. 遮光对连香树幼苗光合特性及其叶片解剖结构的影响[J]. *西北植物学报*, 2019, 39 (6): 1053–1063.
- [8] 黄相玲, 朱栗琼, 陈惠昕, 等. 三种罗汉松季节性生理生化指标变化比较[J]. *广东农业科学*, 2018, 45 (6): 44–49.
- [9] 熊静, 王臣, 邢文黎, 等. 朱砂根幼苗在不同光照强度下的形态和生理响应[J]. *植物科学学报*, 2018, 36 (5): 736–744.
- [10] LIU Y J, ZHANG W, WANG Z B, et al. Influence of shading on photosynthesis and antioxidative activities of enzymes in apple trees[J]. *Photosynthetica*, 2019, 57 (3): 857–865.
- [11] 王穗子, 金则新, 李月灵, 等. 铜胁迫条件下 AMF 对海州香薷光合色素含量、抗氧化能力和膜脂过氧化的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35 (23): 7699–7708.
- [12] 李先民, 刘新亮, 李春牛, 等. 不同光照条件下杜鹃红山茶幼苗的生长效应及抗氧化生理响应[J]. *热带作物学报*, 2019, 40 (4): 688–692.
- [13] 金贇, 朱栗琼, 招礼军, 等. 滨海沙地植物厚藤叶片生理特征的季节变化[J/OL]. *广西植物*, 2021: 1–14. [2021–12–07]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20210818.1723.014.html>.
- [14] 江洁蓓, 梁玲, 张腾驹, 等. 粉红珙桐叶片呈色相关生理特性的季节变化[J]. *西北植物学报*, 2019, 39 (11): 2019–2027.
- [15] 刘饶, 徐端妙, 潘智慧, 等. 景宁木兰濒危原因初探[J]. *河北农业科学*, 2009, 13 (6): 31–32.
- [16] 杜有新, 吴伟建, 季志利, 等. 濒危植物景宁玉兰的萌条形态特征分析[J]. *生态科学*, 2018, 37 (5): 152–156.
- [17] 卢璐, 作泽智, 刘雪燕, 等. 景宁木兰花粉萌发与贮藏特性研究[J]. *植物研究*, 2014, 34 (2): 182–187.
- [18] YU W W, YANG L, SONG L L, et al. Effect of differential light quality on morphology, photosynthesis, and antioxidant enzyme activity in *Camptotheca acuminata* seedlings[J]. *J Plant Grow Regul*, 2017, 36 (1): 148–160.
- [19] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导: 第4版[M]. 北京: 高等教育出版社, 2008: 46–48.
- [20] 李合生, 孙群, 赵世杰. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 246–250.
- [21] 李玲, 李娘辉, 蒋素梅, 等. 植物生理学模块实验指导[M]. 北京: 科学出版社, 2009: 175–177.
- [22] NI Y W, LIN K H, CHEN K H, et al. Flavonoid compounds and photosynthesis in *Passiflora* plant leaves under varying light intensities[J]. *Plants*, 2020, 9 (5): 633.
- [23] ZHANG J, LIU J, YANG C, et al. Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity[J]. *S Afric J Bot*, 2016, 105: 279–287.
- [24] ZHANG J J, ZHU L, ZHANG X, et al. Photosynthetic performance and growth responses of *Liriope muscari* (Decne.)L.H. Bailey (Asparagaceae) planted within poplar forests having different canopy densities[J]. *BMC Ecol*, 2020, 20 (1): 25.
- [25] 石凯, 李泽, 张伟建, 等. 不同光照对油桐幼苗生长、光合日变化及叶绿素荧光参数的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38 (8): 35–42, 50.
- [26] DAI Y J, SHEN Z G, LIU Y, et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg[J]. *Environ Exp Bot*, 2009, 65 (2–3): 177–182.
- [27] TANG H, HU Y Y, YU W W, et al. Growth, photosynthetic and physiological responses of *Torreya grandis* seedlings to varied light environments[J]. *Trees*, 2015, 29 (4): 1011–1022.
- [28] HAO C Y, FAN R, WU H S, et al. Physiological response of *Monimopetalum chinense* to light stress under habitat fragmentation[J]. *Plant Soil Environ*, 2010, 56 (12): 551–556.
- [29] 康娜娜, 杜海焯, 成莎, 等. 彩色棉抗氧化酶活性与棉纤维发育相关性研究[J]. *山西农业科学*, 2018, 46 (3): 365–370.
- [30] LIU X Z, HUANG B R. Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bentgrass[J]. *Crop Sci*, 2000, 40 (2): 503–510.
- [31] CONTIN D R, SORIANI H H, HERNANDEZ I, et al. Antioxidant and photoprotective defenses in response to gradual water stress under low and high irradiance in two Malvaceae tree species used for tropical forest restoration[J]. *Trees-struct Funct*, 2014, 28 (6): 1705–1722.
- [32] 王玉卓, 谷宇琛, 巢建国, 等. 强光胁迫对茅苍术生长、生理生化及关键酶基因表达的影响[J]. *中国实验方剂学杂志*, 2020, 26 (10): 119–127.
- [33] 孙思淼, 常伟, 宋福强. 丛枝菌根真菌提高盐胁迫植物抗氧化机制的研究进展[J]. *应用生态学报*, 2020, 31 (10): 3589–3596.
- [34] SHAFIQ I, HUSSAIN S, RAZA M A, et al. Crop photosynthetic response to light quality and light intensity[J]. *J Integr Agr*, 2021, 20 (1): 4–23.
- [35] CHRISTINE H F, GRAHAM N. Ascorbate and glutathione: The heart of the redox hub[J]. *Plant Physiol*, 2011, 155 (1): 2–18.