

文章编号:1000-8551(2020)10-2360-08

套作模式下玉米荫蔽对大豆叶片叶绿体结构及光合特性的影响

谭婷婷 范元芳 李盛蓝 王仲林 杨峰* 杨文钰

(四川农业大学农学院/农业部西南作物生理生态与耕作重点实验室/四川省作物带状复合种植工程技术研究中心,四川 成都 611130)

摘要:为探讨玉米大豆套作模式下大豆叶片叶绿体及光合荧光特性对荫蔽的响应,本研究选用南豆12、桂夏3号为试验材料,设置大豆单作(CK)、单行玉米行间套作大豆(A1)和两行玉米带间套作大豆(A2)3个处理,分析大豆叶片叶绿体超微结构和光合荧光参数。结果表明,与CK相比,套作玉米荫蔽下两品种大豆叶片叶绿体基粒厚度、基粒面积/叶绿体面积、淀粉粒面积和淀粉粒面积/叶绿体面积增加,且荫蔽下南豆12基粒厚度和淀粉粒面积/叶绿体面积高于桂夏3号;叶绿体基粒数量在品种间存在差异,南豆12较CK增加,而桂夏3号降低。与CK相比,荫蔽下大豆叶片厚度、栅栏组织厚度显著降低,南豆12在A1、A2下叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度和栅栏组织厚度均高于桂夏3号。荫蔽下大豆叶片PS II潜在活性(F_v/F_o)和PS II原初光能转化效率(F_v/F_m)显著增加,但气孔导度(G_s)、蒸腾速率(Tr)、净光合速率(P_n)和实际光化学效率(F_q'/F_m')显著降低。南豆12在A1、A2下的 P_n 和 F_q'/F_m' 高于桂夏3号。综上,套作玉米荫蔽直接影响大豆叶片结构特征和光合荧光特性,但品种间响应存在显著差异。本研究可为耐荫性套作大豆品种的选育提供一定的理论参考。

关键词:套作;大豆;叶绿体;光合参数;荧光参数

DOI:10.11869/j.issn.100-8551.2020.10.2360

大豆是我国重要的植物油和植物蛋白来源^[1],随着生活水平提升,人们对大豆的需求量日渐增加^[2]。近十年来,我国大豆进口量远高于出口量^[3],2018年我国大豆进口量约8 800万t^[4],但大豆年产量仅约为1 300万t^[5],进口依存度大。间套作种植是农业生产集约化、提高土地当量比的重要农艺措施^[6-7],玉米大豆间套作是禾本科和豆科间套作模式之一^[8]。玉米大豆带状套作是西南地区主推的种植模式,可在增加大豆种植面积的同时不影响玉米产量,对保障区域和国家粮食安全起到了重要作用^[9-11]。在玉米大豆带状套作种植中,大豆营养生长期易受到玉米荫蔽而导致后期产量显著降低^[12],而提升光合作用是提高大豆产量的生理基础^[13]。

叶片光合作用过程中叶绿体负责光能的吸收、传递、转化和电子传递等^[14-16],而叶片和叶绿体的结构

特征直接影响植物的光合能力^[17-18]。在玉米大豆带状套作系统下,大豆叶片的叶面积、叶绿素含量和非光化学荧光猝灭系数(non-photochemical quenching, NPQ)增加^[19-20],而叶片碳氮比、叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度和叶片光系统II的潜在活性(potential activity of PS II, F_v/F_o)降低^[21-22]。前人主要围绕大豆农艺性状、叶绿素含量、叶绿素荧光参数和叶肉组织结构进行研究,对荫蔽下大豆叶片栅栏组织内叶绿体结构变化的研究较少,且前人研究多围绕叶绿体大小、基粒数量、淀粉粒大小等指标,而探讨不同品种叶片叶绿体结构和光合荧光对不同荫蔽程度响应的较少^[23-25]。因此,本研究在前人研究基础上,深入分析了不同品种叶片叶绿体结构特征、基粒面积以及淀粉粒面积和叶绿体面积的比例关系对荫蔽的响应,揭示不同品种叶片结构特征与光合荧光特性对不同荫

收稿日期:2019-08-12 接受日期:2019-10-17

基金项目:国家自然科学基金项目(31571615)

作者简介:谭婷婷,女,主要从事作物生理生态研究。E-mail: 1241356697@qq.com

*通讯作者:杨峰,男,教授,主要从事作物生理生态及信息农业研究。E-mail: f.yang@sicau.edu.cn

蔽程度的响应差异,旨在为耐荫性大豆品种的选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试玉米(*Zea mays* L.)品种选用川单 418(春播生育期 109 d 左右^[26],株型半紧凑,由四川农业大学玉米研究所提供);供试大豆[*Glycine max*(L.) Merr]品种选用南豆 12(四川省主推品种^[27],光不敏感型^[28],夏播生育期 127 d 左右^[29],株型收敛,由四川农业大学农学院提供)和桂夏 3 号(适合玉米套作^[30],光敏感型^[31],夏播生育期 115 d 左右^[32],株型收敛,由四川农业大学农学院提供)。

1.2 试验设计

试验于 2018 年在四川农业大学成都校区进行,采用盆栽试验,模拟大田玉米大豆套作种植,供试土壤为有机质与大田土(紫色土, pH 值 6.99, 有机质含量 1.19%)按 2:1 比例混合。大豆设置 3 个处理:大豆单作(CK),单行玉米间套作大豆(A1;玉米行距 100 cm,大豆放置在玉米行间,大豆行与玉米行间距为 50 cm)和两行玉米带间套作大豆(A2;玉米窄行 40 cm,宽行 160 cm,两行大豆放置在玉米宽行内,大豆行与玉米行间距为 70 cm)。玉米于 3 月 18 日育苗,4 月 1 日移栽,定植于直径 30 cm、高 25 cm 的花盆中,每盆 1 株,每行 12 盆,8 月 3 日收获。大豆于 5 月 25 日播种于长 50 cm、宽 20 cm、高 15 cm 的花盆中,每盆 1 行 4 株,株距 10 cm,每个处理种植 10 盆。期间对盆栽玉米大豆进行科学的水肥管理。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 大豆冠层光量子通量密度 于大豆 V5 时期(大豆第 5 片复叶全展,玉米进入灌浆期),在晴天 9:00-17:00 每间隔 2 h 对大豆冠层光量子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFD)的日变化进行测定。测定时,将 HR-350 手持式光谱计(中国台湾 Hi-Point 公司)放在大豆冠层顶部上方 10 cm 处,由西向东依次测定 5 个点^[33],取平均值作为大豆冠层的光环境数据。

1.3.2 大豆叶片光合参数 于大豆 V5 时期,采用 Li-6400XT 光合仪(美国 Li-Cor 公司)在晴天 11:00 测定大豆叶片的净光合速率(net photosynthesis rate, Pn)、蒸腾速率(transpiration rate, Tr)、气孔导度(stomatal conductance, Gs)、胞间 CO₂ 浓度(intercellular CO₂ concentration, Ci)。设定 PPFD 恒定

为 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹, CO₂ 浓度为 450 μmol·mol⁻¹, 温度为 25℃^[34]。测定时,选择大豆植株倒三复叶(从上往下数第 3 片全展复叶)的中间叶片进行测定。各处理选择 3 株具有代表性的大豆植株进行测定,取平均值。

1.3.3 大豆叶片叶绿素荧光参数 于大豆 V5 时期,采用 CF Image 叶绿素荧光成像系统(英国 Technologica 公司)测定大豆叶片 PS II 的潜在活性(F_v/F_o)、PS II 原初光能转化效率(maximal PS II quantum yield in the dark, F_v/F_m)、非光化学荧光猝灭系数(NPQ)、PS II 有效光化学量子产量(photochemical efficiency of PS II in the light, F_v'/F_m')、PS II 实际光化学效率(actual light quantum yield of PS II, F_q'/F_m')。

测定时,剪下大豆植株倒三复叶的中间叶片,让叶片暗适应 0.5 h 后获得 F_v/F_m 参数,随后设置 PPFD 为 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,让叶片充分适应 10 min 后获得 F_v'/F_m' 、 F_q'/F_m' 和 NPQ 参数,然后根据公式计算 F_v'/F_o ^[35]:

$$F_v'/F_o = (F_m - F_o)/F_o \quad (1)$$

式中, F_m 指最大荧光, F_o 指最小初始荧光。各处理选择 3 株具有代表性的大豆植株进行测定,取平均值。

1.3.4 大豆叶片叶绿体超微结构 于大豆 V5 时期,在大豆倒三复叶中间叶片靠近主叶脉基部的 1/3 处取样(0.5 cm×1 cm),先用 3% 戊二醛进行预固定,1% 四氧化锇再固定,丙酮逐级脱水,再用 Epon812 环氧树脂(美国 Sigma 公司)包埋,半薄切片光学定位,超薄切片,然后用醋酸铀及枸橼酸铅双重染色,最后用 H-600IV 型透射电镜(日本 Hitachi 公司)观察拍照^[36]。各处理选择 3 株具有代表性的大豆植株,采用 Image J 软件测定叶绿体内基粒数量、叶绿体内基粒厚度、基粒面积、淀粉粒面积和叶绿体面积。

1.3.5 大豆叶片解剖结构 于大豆 V5 时期,选取倒三复叶的中间叶片,在靠近主脉基部的 1/3 处取样(0.5 cm×0.5 cm)。将剪下的材料快速放入标准固定液(formaldehyde-acetic acid-ethanol fixative, FAA)中固定保存,先用酒精和正丁醇系列脱水,石蜡包埋,随后用 Leica 切片机(德国 Leica 公司)切片,然后使用松节油和酒精系列脱蜡、复水后进行番红-固绿染色,最后用中性树胶封片,做成石蜡切片。用 Nikon eclipse 50i 显微镜(日本 Nikon 公司)观察并拍照^[37],用 Image J 软件测量大豆叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度等参数。各处理选择 3 株具有代表性的大豆植株进行分析。

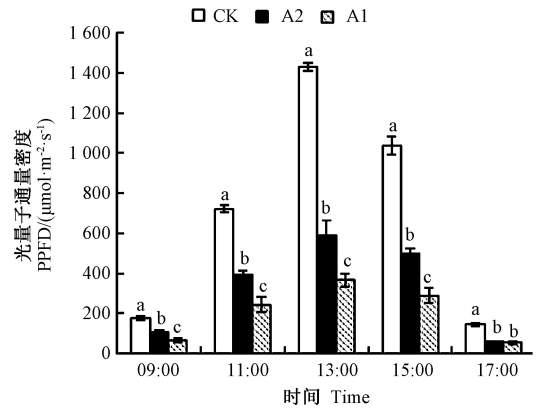
1.4 数据处理分析

采用 Origin Pro 2018 软件作图, SPSS 18.0 软件进行数据统计与分析, 对试验结果进行单因素方差分析, 并采用 SSR 法 (shortest significant ranges) 进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 大豆冠层光量子通量密度

由图 1 可知, 3 个处理下两品种大豆冠层 PPFD 在一天内均呈先增加后降低的变化趋势。A1、A2 的 PPFD 显著低于 CK, 其中, A1、A2 在 13:00 的 PPFD 分别较 CK 显著降低 82.99% 和 72.64%。这些结果与套作大豆行与玉米行之间的距离 (A1 和 A2 的玉米行和大豆行间距分别为 50 和 70 cm) 及玉米的行距 (A1 的玉米行距为 100 cm, A2 的玉米宽行行距为 160 cm) 有关。



注: 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 level among treatments.

图 1 不同处理下大豆冠层 PPFD

Fig.1 Soybean canopy photosynthetic photon flux density under different treatments

表 1 玉米荫蔽对大豆叶片光合参数的影响

Table 1 Effects of maize shading on photosynthetic parameters of soybean leaves

品种 Varieties	处理 Treatments	净光合速率 Pn/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 Gs/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 Ci/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	蒸腾速率 Tr/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
南豆 12 Nandou 12	A1	15.27±0.52c	0.27±0.02c	251.67±20.17a	3.06±0.22c
	A2	17.03±0.76b	0.33±0.01b	248.67±8.06a	4.69±0.14b
	CK	27.91±0.78a	0.46±0.00a	238.67±3.30a	5.17±0.06a
桂夏 3 号 Guixia 3	A1	14.97±0.39b	0.24±0.01c	258.33±11.44a	3.08±0.36c
	A2	16.10±2.19b	0.29±0.03b	239.00±12.08a	4.87±0.14b
	CK	26.40±1.70a	0.44±0.02a	235.00±1.41a	5.50±0.02a

注: 同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different lowercase in the same column letters indicate significant difference at 0.05 level. The same as following.

2.2 大豆叶片光合参数

由表 1 可知, 荫蔽下大豆叶片 Pn、Gs、Tr 显著低于 CK, 但 3 个处理的 Ci 差异不显著。在 A1 和 A2 条件下, 两品种大豆叶片 Pn、Gs、Tr 平均较 CK 分别降低 44.32% 和 39.00% (A1 和 A2, 下同)、43.33% 和 31.11%、42.46% 和 10.22%。同时, 除桂夏 3 号的 Pn 外, 两大豆品种在 A2 的 Pn、Gs、Tr 显著高于 A1, 且相同处理条件下, 南豆 12 的 Pn 和 Gs 高于桂夏 3 号。

2.3 大豆叶片叶绿素荧光

由表 2 可知, 荫蔽下大豆叶片的 F_v/F_o 和 F_v/F_m 显著高于 CK, F_q'/F_m' 显著低于 CK, 但 3 个处理的 NPQ 和 F_v'/F_m' 差异不显著。两品种在 A1 和 A2 的叶片 F_v/F_o 和 F_v/F_m 平均较 CK 增加 24.96% 和 22.34%、4.52% 和 3.87%, F_q'/F_m' 平均较 CK 降低 8.93% 和 16.07%。此外, 除桂夏 3 号在 A1 的 F_q'/F_m'

显著高于 A2 外, 两品种在 A1 的 F_v/F_o 、 F_v/F_m 和 F_q'/F_m' 与 A2 差异均不显著。相同处理条件下, 南豆 12 叶片的 F_v/F_o 、 F_v/F_m 和 F_q'/F_m' 均高于桂夏 3 号。

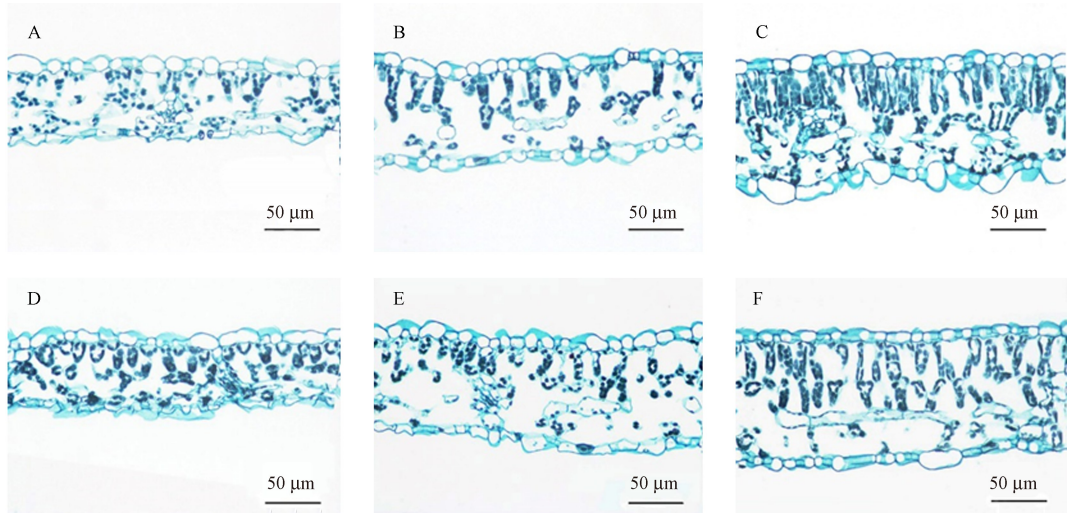
2.4 大豆叶片解剖结构

由图 2 和表 3 可知, 与 CK 相比, 荫蔽下大豆叶片厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度降低, 海绵组织和栅栏组织排列稀疏。南豆 12 在 A1 和 A2 的叶片厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度较 CK 分别显著降低 38.09% 和 21.36%、45.24% 和 30.94%、54.04% 和 44.89%, 桂夏 3 号在 A1 和 A2 的叶片厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度较 CK 分别显著降低 48.15% 和 32.04%、51.12% 和 38.75%、63.58% 和 58.79%。南豆 12 和桂夏 3 号在 A1 的上表皮厚度分别较 CK 显著降低 12.60% 和 14.39%, 但南豆 12 和桂夏 3 号在 A2 的上表皮厚度与 CK 差异不显著。此外, 桂夏 3 号在

表 2 玉米荫蔽对大豆叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of maize shading on chlorophyll fluorescence parameters of soybean leaves

品种 Varieties	处理 Treatments	PS II 的潜在 活性 F_v/F_o	PS II 原初光能 转化效率 F_v/F_m	非光化学荧光 猝灭系数 NPQ	PS II 有效光化学 量子产量 F_v'/F_m'	PS II 实际光化学 效率 F_v''/F_m''
南豆 12 Nandou 12	A1	4.53±0.01a	0.82±0.01a	2.34±0.06a	0.58±0.00a	0.26±0.01b
	A2	4.32±0.20a	0.81±0.01a	2.43±0.25a	0.56±0.02a	0.24±0.01b
	CK	3.70±0.30b	0.78±0.01b	2.21±0.15a	0.54±0.03a	0.29±0.01a
桂夏 3 号 Guixia 3	A1	4.03±0.45a	0.80±0.02a	2.46±0.19a	0.54±0.02a	0.25±0.01b
	A2	4.06±0.38a	0.80±0.01a	2.44±0.21a	0.55±0.02a	0.23±0.01c
	CK	3.15±0.14b	0.77±0.01b	2.43±0.24a	0.51±0.01a	0.27±0.01a



注: A、B、C 分别为南豆 12 在 A1、A2、CK 的叶片解剖结构图, D、E、F 分别为桂夏 3 号在 A1、A2、CK 的叶片解剖结构图。

Note: A, B, and C are the leaf anatomical structure of Nandou 12 under A1, A2, and CK, respectively. D, E, and F are the leaf anatomical structure of Guixia 3 under A1, A2, and CK, respectively.

图 2 玉米荫蔽对大豆叶片解剖结构的影响

Fig.2 Effects of maize shading on anatomical structure of soybean leaves

A1 的海绵组织厚度较 CK 显著降低 47.41%, 但 A2 的海绵组织厚度与 CK 差异不显著; 南豆 12 在 3 个处理的海绵组织厚度差异均不显著。两大豆品种在 A2 的叶片厚度和下表皮厚度显著高于 A1。玉米荫蔽下, 南豆 12 的叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度均高于相同处理的桂夏 3 号。

2.5 大豆叶片叶绿体超微结构

由图 3 和表 4 可知, 荫蔽下, 两大豆品种叶绿体基粒厚度和基粒面积/叶绿体面积较 CK 显著增加; 桂夏 3 号淀粉粒面积和淀粉粒面积/叶绿体面积较 CK 显著增加, 南豆 12 在 A1 的淀粉粒面积和淀粉粒面积/叶绿体面积较 CK 显著增加, 但 A2 的淀粉粒面积和淀粉粒面积/叶绿体面积与 CK 差异不显著; 两大豆品种基粒数量变化规律不同, 荫蔽下南豆 12 的基粒数量较

CK 增加, 桂夏 3 号则较 CK 降低。此外, 两大豆品种在 A1 的基粒厚度、基粒面积/叶绿体面积、淀粉粒淀粉粒面积/叶绿体面积均显著高于 A2, 且南豆 12 的基粒厚度、淀粉粒面积和淀粉粒面积/叶绿体面积均高于桂夏 3 号。

3 讨论

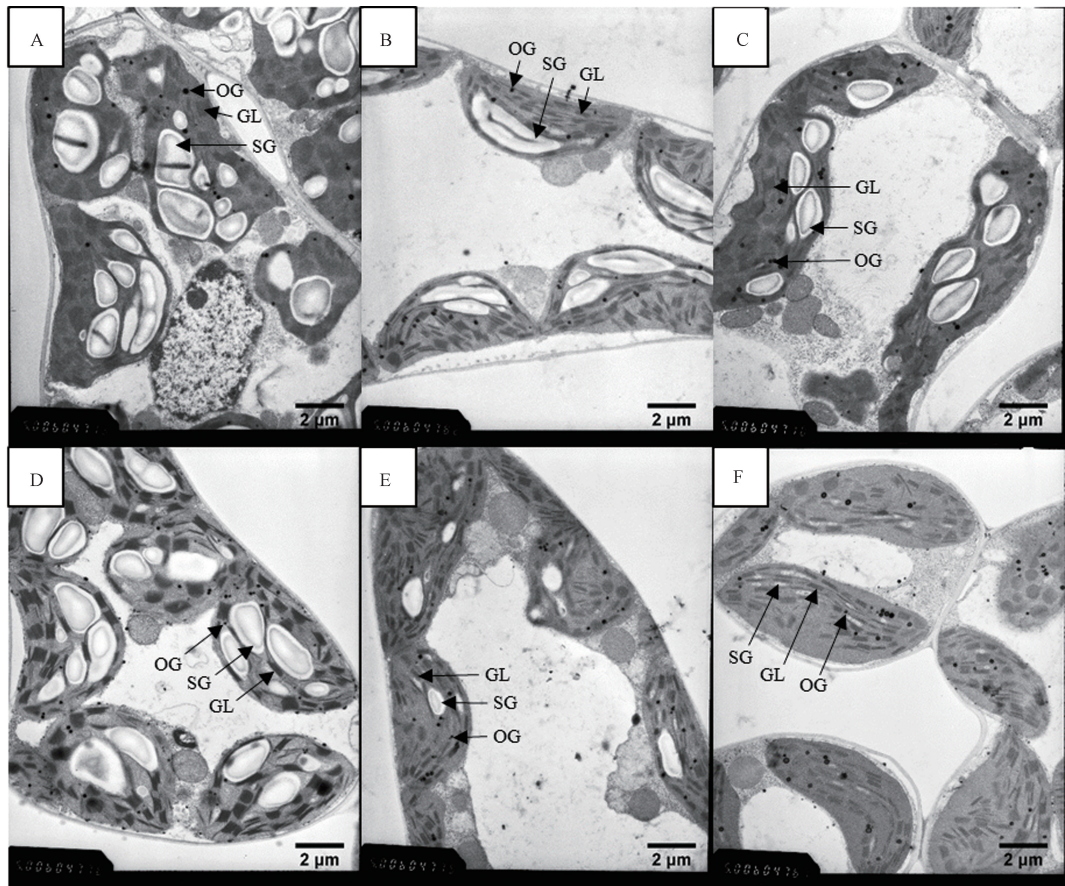
光照强度影响大豆的生长发育^[22]。本研究中套作条件下玉米荫蔽导致大豆冠层 PPFD 显著降低, 同时导致大豆叶片 Pn、Gs 和 Tr 显著降低, 这与程亚娇等^[38]使用遮阴网设置不同光强分析大豆光合特性的研究结果相似。许大全^[39]研究表明, 若叶片 Pn 降低的主要因素是气孔部分关闭, 则 Ci 降低; 若 Pn 降低的

表3 玉米荫蔽对大豆叶片解剖结构的影响

Table 3 Effects of maize shading on anatomical structure of soybean leaves

/μm

品种 Varieties	处理 Treatments	叶片厚度 Leaf thickness	上表皮厚度 Upper epidermal thickness	下表皮厚度 Lower epidermal thickness	栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness	海绵组织厚度 Sponge tissue thickness
南豆 12 Nandou 12	A1	73.37±5.35c	11.93±1.08bc	6.97±1.03c	21.48±1.29b	32.70±2.55a
	A2	93.21±4.13b	12.42±1.24ab	8.75±0.69b	25.76±1.58b	37.02±2.37a
	CK	118.52±5.28a	13.65±1.32a	12.67±0.96a	46.74±2.33a	38.92±3.02a
桂夏 3 号 Guixia 3	A1	65.99±3.25c	10.65±1.22c	6.32±0.71c	20.89±1.42b	24.36±2.63b
	A2	86.49±4.23b	11.43±0.99bc	7.92±0.84b	23.64±1.36b	43.70±2.34a
	CK	127.26±5.76a	12.44±1.02ab	12.93±1.23a	57.36±2.36a	46.32±1.66a



注:A、B、C分别为南豆12在A1、A2、CK的叶绿体超微结构,D、E、F分别为桂夏3号在A1、A2、CK的叶绿体超微结构;GL:基粒片层;SG:淀粉粒;OG:嗜锇颗粒。

Note: A, B, and C are the chloroplast ultrastructure of Nandou 12 under A1, A2, and CK, respectively.

D, E, and F are the chloroplast ultrastructure of Guixia 3 under A1, A2, and CK, respectively.

GL: Grana lamellae. SG: Starch grain. OG: Osmiophilic granule.

图3 玉米荫蔽对大豆叶片叶绿体超微结构的影响

Fig.3 Effects of maize shading on chloroplast ultrastructure of soybean leaves

主要因素是叶肉细胞光合活性降低,则 C_i 升高。在本研究中,随着玉米荫蔽程度增加,大豆叶片 P_n 、 G_s 和

T_r 降低,而 C_i 略有增加但差异不显著,说明荫蔽下大豆叶片 P_n 下降的主要因素不是气孔限制。

表 4 玉米荫蔽对大豆叶片叶绿体超微结构的影响

Table 4 Effects of maize shading on chloroplast ultrastructure of soybean leaves

品种 Varieties	处理 Treatments	基粒厚度 Base thickness / μm	基粒数量 Numbers of base particles	基粒面积/叶绿体面积 The base area/ the chloroplast area	淀粉粒面积 Starch granule area/ μm^2	淀粉粒面积/叶绿体面积 Starch grain area/ chloroplast area
南豆 12 Nandou 12	A1	0.28±0.01a	34.33±1.25a	0.28±0.01a	9.14±0.47a	0.40±0.03a
	A2	0.21±0.01b	31.33±2.05a	0.21±0.01b	4.33±0.94b	0.22±0.03b
	CK	0.18±0.01c	22.67±0.94b	0.18±0.01c	4.24±0.47b	0.21±0.03b
桂夏 3 号 Guixia 3	A1	0.27±0.01a	24.00±0.82b	0.28±0.00a	6.73±0.60a	0.28±0.04a
	A2	0.18±0.00b	31.33±2.49a	0.18±0.01b	1.58±0.15b	0.13±0.01b
	CK	0.16±0.01c	32.00±0.82a	0.16±0.01c	0.52±0.04c	0.09±0.03c

叶绿素荧光能反映环境因子对植物光合作用的影响^[40]。在本研究中,玉米荫蔽下大豆叶片 F_v/F_o 和 F_v/F_m 较 CK 显著增加,但 F_q'/F_m' 显著降低,与范元芳等^[41]关于荫蔽环境下大豆叶片 F_v'/F_m' 和 F_q'/F_m' 增加, F_v/F_m 和 NPQ 下降的研究结果不一致。荫蔽导致大豆冠层 PPFD 降低,捕光复合体 II (light harvesting complex II, LHC II) 捕获的光能降低,进而使 PS II 可利用的光能降低。以上变化可能使电子载体质体醌 (plastoquinones, PQ) 还原减少,导致 PS II 至细胞色素 b_6/f 复合体 (cytochrome b_6/f) 的电子传递效率降低,而电子传递又推动一系列光合反应,因此大豆叶片实际光效率降低。但大豆叶片捕获的光能降低,可能促使 F_v'/F_o' 和 F_v'/F_m' 增加,光能利用潜力增加。荫蔽环境下南豆 12 叶片的 F_v/F_o 、 F_v/F_m 及 F_q'/F_m' 高于桂夏 3 号, NPQ 低于桂夏 3 号,说明南豆 12 捕获的光能用于光化学反应的比例更高,能够更好地通过增强光能捕获效率来弥补弱光对自身发育的影响。

植物能通过调节光合器官的结构来适应不同光环境^[42]。叶片作为光合作用的主要器官,荫蔽环境下其形态结构会发生改变^[43-44]。本研究中,荫蔽下大豆叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度均降低,栅栏组织和海绵组织排列稀疏。叶片厚度和栅栏组织厚度与叶片光合能力密切相关^[45-47],荫蔽下南豆 12 的叶片厚度和栅栏组织厚度高于桂夏 3 号,说明南豆 12 在荫蔽环境下栅栏组织更发达,有较好的叶片结构来容纳更多的叶绿体,降低荫蔽对自身光合作用的影响。

叶绿体是高等植物进行光合作用的场所,大豆叶片光合速率的改变必然与叶绿体紧密相关^[48]。本研究中,荫蔽导致大豆叶片叶绿体长边背向细胞壁凸起,变为不规则的椭圆形状,叶绿体基粒厚度和基粒面积/叶绿体面积增加,说明大豆受荫蔽胁迫后,叶绿体可能通过增加类囊体垛叠程度来增加光合膜面积,增加光合反应场所,提高光能捕获能力,促进光能吸收传递、

电子传递和 ATP 的产生。此外,玉米荫蔽下可使叶绿体内淀粉粒面积较 CK 显著增加,这可能是由于荫蔽使淀粉运输受阻,以淀粉粒形式储存在叶绿体内,导致淀粉粒面积增加,其具体机理还需通过试验进一步研究。荫蔽环境下大豆叶片叶绿体基粒数量变化在品种间表现不一致,南豆 12 的基粒数量较 CK 增加,桂夏 3 号则降低,且南豆 12 叶绿体的基粒厚度、淀粉粒面积及淀粉粒面积/叶绿体面积均高于桂夏 3 号,说明与桂夏 3 号相比,套作玉米荫蔽下南豆 12 的类囊体垛叠程度和基粒总面积更高,捕光结构更加密集,淀粉积累量更多,制造光合产物的能力更强。盆栽种植条件下,花盆将玉米和大豆的根系分隔开,不存在养分与水分等的竞争^[49],这与大田种植存在一定的差异,故下步试验将探讨大田种植下,玉米荫蔽对大豆叶片的影响。

4 结论

套作玉米荫蔽下大豆叶片叶绿体基粒垛叠程度增加,叶肉组织排列稀疏, P_n 和 F_q'/F_m' 下降,随着荫蔽程度增加,大豆叶片叶绿体基粒厚度、基粒面积/叶绿体面积、淀粉粒面积和 F_v/F_m 增加,叶片厚度、栅栏组织厚度、 P_n 、 G_s 和 T_r 降低。荫蔽下,南豆 12 的叶片叶绿体基粒厚度、基粒面积/叶绿体面积、栅栏组织厚度、 P_n 等均高于桂夏 3 号,说明与桂夏 3 号相比,荫蔽环境下南豆 12 具有较好的叶绿体结构和叶片结构来提高捕光能力。

参考文献:

- [1] 杨文钰,雍太文,任万军,樊高琼,牟锦毅,卢学兰. 发展套作大豆,振兴大豆产业[J]. 大豆科学, 2008, 27(1): 1-7
- [2] 孙致陆. 世界大豆产品贸易变动及其效应分解[J]. 华南农业大学学报(社会科学版), 2019, 18(2): 84-96
- [3] 林学贵. 大豆进口增长成因及对策[J]. 中国国情国力, 2018, 309(10): 55-56

- [4] 袁艳云, 何忠伟, 刘芳. 中美贸易战对大宗饲料粮进口的影响研究[J]. 中国畜牧杂志, 2019, 55(7): 164-168
- [5] 崔戈, 焦玉平. 国家粮食安全视角下的中国大豆贸易[J]. 社会科学, 2019, 462(2): 15-30
- [6] Fan Y F, Chen J X, Cheng Y J, Raza M A, Wu X L, Wang Z L, Liu Q L, Wang R, Wang X C, Yong T W, Liu W G, Liu J, Du J B, Shu K Yang W Y, Yang F. Effect of shading and light recovery on the growth, leaf structure, and photosynthetic performance of soybean in a maize-soybean relay-strip intercropping system [J]. PLoS One, 2018, 13(5): e0198159
- [7] 范元芳, 刘沁林, 王锐, 蒋晓蓉, 杜维维, 杨文钰, 杨峰. 玉米-大豆带状间作对大豆生长、光合荧光特性及产量的影响[J]. 核农学报, 2017, 31(5): 972-978
- [8] 李隆. 间套作强化农田生态系统服务功能的研究进展与应用展望[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(4): 403-415
- [9] 王娟, 韩玉军, 鲁海玥. 中国与巴西大豆贸易比较研究[J]. 现代管理科学, 2018, 308(11): 17-19
- [10] Amossé C, Jeuffroy M H, David C. Relay intercropping of legume cover crops in organic winter wheat: Effects on performance and resource availability[J]. Field Crops Research, 2013, 145(4): 78-87
- [11] Feng L Y, Muhammad A R, Chen Y K, Muhammad H B K, Tehseen A M, Faiza A, Fan Y F, Du J B, Wu X L, Song C, Liu C Y, George B, Zhang Z W, Yuan S, Yang F, Yang W Y. Narrow-wide row planting pattern improves the light environment and seed yields of intercrop species in relay intercropping system [J]. PLoS One, 2019, 14(2): e0212885
- [12] Yang F, Huang S, Gao R C, Liu W G, Yong T W, Wang X C, Wu X L, Yang W Y. Growth of soybean seedlings in relay strip intercropping system in relation to light quantity and red: Far-red ratio[J]. Field Crops Research, 2014, 155: 245-253
- [13] 范元芳, 杨峰, 何知舟, 王锐, 刘沁林, 袁小琴, 雍太文, 武晓玲, 杨文钰. 套作大豆形态、光合特征对玉米荫蔽及光照恢复的响应[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(5): 608-617
- [14] Fan H Y, Jin M K, Wang H, Xu Q R, Xu L, Wang C X Z, Du S T, Liu H J. Effect of differently methyl-substituted ionic liquids on *Scenedesmus obliquus* growth, photosynthesis, respiration, and ultrastructure[J]. Environmental Pollution, 2019, 250: 155-165
- [15] Driever S M, Simkin A J, Alotaibi S, Fisk S J, Madgwick P J, Sparks C A, Jones H D, Lawson T, Parry M A J, Raines C A. Increased SBPase activity improves photosynthesis and grain yield in wheat grown in greenhouse conditions[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2017, 372(1730): 10.1098/rstb.2016.0384
- [16] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较[J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 90-98, 130-131
- [17] Nasir I, Sajad H, Zeeshan A, Yang F, Wang X C, Liu W G, Yong T W, Du J B, Shu K, Yang W Y, Liu J. Comparative analysis of maize-soybean strip intercropping systems: A review [J]. Plant Production Science, 2018, 22(2): 131-142
- [18] 吴涛, 耿云芬, 柴勇, 郝佳波, 袁春明. 三叶爬山虎叶片解剖结构和光合生理特性对 3 种生境的响应[J]. 生态环境学报, 2014, 23(10): 1586-1592
- [19] 刘国华, 徐强, 丁雨龙, 林树燕. 不同生长期淡竹叶叶片解剖结构及其光响应研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(4): 32-38
- [20] Satarupa B. Isolation and characterization of a novel ATPase-photosystem I reaction center complex in the chloroplast thylakoid membrane[J]. Biophysical Journal, 2018, 114(3): 519a-520a
- [21] 周颖, 陈平, 杜青, 庞婷, 付智丹, 张晓娜, 任建锐, 杨文钰, 雍太文. 不同间套作模式对大豆农艺性状及系统经济效益的影响[J]. 四川农业大学学报, 2018, 36(6): 745-750
- [22] 苏本营, 宋艳霞, 陈圣宾, 杨文钰. 大豆幼苗对套作玉米遮荫环境的光合生理生态响应[J]. 生态学报, 2015, 35(10): 3298-3308
- [23] 陈斌, 李洪瑶, 刘筱玮, 夏斌, 孙绍文, 孙颖, 何森. 不同光照强度对新娘草叶片形态建成及超微结构的影响[J]. 草业学报, 2019, 28(7): 175-185
- [24] 熊静, 王臣, 邢文黎, 虞木奎, 成向荣, 张翠. 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
- [25] 陈玉锋, 黄旭峰, 古锐, 钟世红, 魏晓东. 不同光照强度下红毛五加光合及生理特性研究[J]. 中国中药杂志, 2018, 43(5): 926-933
- [26] 夏秋, 赖雄, 王小春. 种植密度与施氮量对玉米杂交种川单 418 产量的影响[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(30): 16805-16807
- [27] 李华. 超高蛋白高产多抗冬大豆新品种南豆 12 及栽培技术[J]. 中国农技推广, 2009, 25(6): 13-14
- [28] 任胜茂, 邓榆川, 文凤君, Sajad H, 蒲全明, 于晓波, 刘卫国, 杨文钰. 套作对大豆苗期茎秆纤维素合成相关糖类物质转化的影响及其与叶片光合的关系[J]. 中国农业科学, 2018, 51(7): 1272-1282
- [29] 王一, 张霞, 杨文钰, 孙歆, 苏本营, 崔亮. 不同生育时期遮荫对大豆叶片光合和叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(11): 2072-2081
- [30] 汤飞跃, 陈渊, 韦清源, 曾维英, 陈文杰, 钟开珍, 梁江. 适宜与广西春玉米套种的夏大豆品种筛选试验[J]. 南方农业学报, 2011, 42(11): 1340-1343
- [31] 龚万灼, 吴雨珊, 雍太文, 刘卫国, 杨峰, 杨文钰. 玉米-大豆带状套作中荫蔽及光照恢复对大豆生长特性与产量的影响[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(4): 475-480
- [32] 韦佑霖, 韦玉坚, 韦春琴, 韩焯君, 刘永贤. 广西大化县玉米间套种大豆新品种试验研究[J]. 中国园艺文摘, 2013, 29(7): 37-38
- [33] 杨峰, 崔亮, 黄山, 刘卫国, 雍太文, 杨文钰. 不同株型玉米套作大豆生长环境动态及群体产量研究[J]. 大豆科学, 2015, 34(3): 402-407
- [34] 宋艳霞, 杨文钰, 李卓玺, 于晓波, 郭凯, 向达兵. 不同大豆品种幼苗叶片光合及叶绿素荧光特性对套作遮荫的响应[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(4): 474-479
- [35] 杨峰, 黄山, 武晓玲, 刘卫国, 雍太文, 杨文钰. 根腐病胁迫对大豆光谱特征和叶绿素荧光特性的影响[J]. 大豆科学, 2013, 32(4): 490-495
- [36] 谢红江, 陶炼, 杨文渊, 潘翠萍, 涂美艳, 陈栋, 廖明安, 赵晨宇. 川藏高海拔不同生态区苹果叶肉细胞叶绿体超微结构的比较[J]. 果树学报, 2016, 33(2): 164-171
- [37] 陈光荣, 杨文钰, 张国宏, 王立明, 杨如萍, 雍太文, 刘卫国. 薯/豆套作模式下不同熟期大豆品种的生长补偿效应[J]. 中国农业科学, 2016, 49(3): 455-467
- [38] 程亚娇, 范元芳, 谌俊旭, 王仲林, 谭婷婷, 李佳凤, 李盛蓝, 杨峰, 杨文钰. 光照强度对大豆叶片光合特性及同化物的影响[J]. 作物学报, 2018, 44(12): 129-136
- [39] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244

- [40] 邵瑞鑫,李蕾蕾,郑会芳,张寄阳,杨慎娇,马野,信龙飞,苏小雨,冉午玲,毛俊,郑博元,杨青华. 外源一氧化氮对干旱胁迫下玉米幼苗光合作用的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(2): 251-259
- [41] 范元芳,杨峰,刘沁林,谌俊旭,王锐,罗式伶,杨文钰. 套作荫蔽对苗期大豆叶片结构和光合荧光特性的影响[J]. 作物学报, 2017, 43(2): 277-285
- [42] 熊静,王臣,邢文黎,虞木奎,成向荣,张翠. 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): 108-116
- [43] 杨才琼,胡宝予,吴海军,秦雯婷,张潇文,刘卫国,杨文钰,刘江. 黑豆种质苗期耐荫性评价及其根系对弱光胁迫的响应[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(6): 893-902
- [44] 温冰消,刘卫国,杨文钰. 植物面对荫蔽的两种策略:避荫与耐荫反应机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2019, 17(3): 346-351
- [45] Terashima I, Hikosaka K. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis[J]. Plant Cell and Environment, 1995, 18(10): 1111-1128
- [46] 韩晓,王海波,王孝娣,史祥宾,王宝亮,郑晓翠,刘凤之. 不同砧木对“87-1”葡萄叶片质量及净光合速率的影响[J]. 中国南方果树, 2017, 46(3): 143-147
- [47] 胡晓雪,宗毓铮,张仟雨,董琦,尹美强,李萍,郝兴宇. CO₂浓度升高对万寿菊生长发育与光合生理的影响[J]. 核农学报, 2017, 31(6):1210-1216
- [48] 甄伟,张福墁. 弱光对黄瓜功能叶片光合特性及超微结构的影响[J]. 园艺学报, 2000, 27(4): 290-292
- [49] 雍太文,刘小明,宋春,周丽,李星辰,杨峰,王小春,杨文钰. 种植方式对玉米大豆套作体系中作物产量、养分吸收和种间竞争的影响[J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(6): 659-667

Effects of Maize Shading on Chloroplast Structure and Photosynthetic Characteristics of Soybean Leaves Under Intercropping Pattern

TAN Tingting FAN Yuanfang LI Shenglan WANG Zhonglin YANG Feng* YANG Wenyu
(College of Agronomy, Sichuan Agricultural University/Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in Southwest, Ministry of Agriculture/Sichuan Engineering Research Center for Crop Strip Intercropping System, Chengdu, Sichuan 611130)

Abstract: In order to investigate the response of chloroplast and photosynthetic fluorescence characteristics of soybean leaves to the shading under the maize-soybean intercropping model, Nandou 12 and Guixia 3 were chosen as experiment materials in this study, setting soybean monocropping (CK), single row of maize intercropping (A1) and two rows of maize ribbons intercropping (A2) three treatments to analyze the chloroplast ultrastructure and photosynthetic fluorescence parameters of soybean leaves. The results showed that the chloroplast basal thickness, granule area/chloroplast area compared with CK, starch granule area and starch granule area/chloroplast area compared with CK soybean leaves increased under shading of intercropping maize, Not only that the basal grain thickness and starch granule area/chloroplast area under shading of Nandou 12 were higher than Guixia 3 under the shading, but the number of chloroplast granules varied significantly between varieties, with Nandou 12 increasing and Guixia 3 decreasing. The thicknesses of the leaf, palisade tissue and sponge tissue were significantly reduced under the shading compared with CK. The leaf thickness, upper epidermis thickness, lower epidermis thickness and palisade thickness of Nandou 12 in A1 and A2 were all higher than Guixia 3. In addition, under the shading, the potential activity of PS II (F_v/F_o) and the maximal PS II quantum yield in the dark (F_v/F_m) of soybean leaves were significantly increased, and the stomatal conductance (G_s), transpiration rate (Tr), net photosynthetic rate (P_n) and actual photochemical efficiency (F_q'/F_m') were significantly reduced. Moreover, P_n and F_q'/F_m' of Nandou 12 under A1 and A2 were both higher than Guixia 3. Therefore, the intercropping of maize shading directly affects the structural characteristics and photosynthetic fluorescence characteristics of soybean leaves, but there is a significant difference in response between varieties. This study can provides a theoretical reference for the breeding of shade-tolerant intercropped soybean varieties.

Keywords: intercropping, soybean, chloroplast, photosynthetic parameters, fluorescence parameters