

不同叶色矢竹叶片反射光谱及光化学特性

王 洁, 陈柯伊, 金 海, 李朝娜, 成敏敏, 杨海芸

(浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】通过解析矢竹 *Pseudosasa japonica* 不同叶色叶片反射光谱特性、光系统Ⅱ(PSⅡ)和光系统Ⅰ(PSⅠ)特性之间的差异,探索不同叶色竹种光合能力差异,从生理角度分析矢竹叶色变异特性并为进一步探究叶色变异机制奠定基础。【方法】取生长健壮的矢竹叶片(GL)、花叶矢竹 *P. japonica* f. *akebonosuji* 复绿叶片(AL)、花叶矢竹条纹叶片[(SL)包括白色部分(SA)和绿色部分(SG)]、曙筋矢竹 *P. japonica* f. *akebono*(VL)4种不同叶色叶片为材料,测定光合色素质量分数、叶绿素归一化指数(ChlNDI)、光化学植被指数(PRI)、快速荧光动力学参数及820 nm相对吸收值。【结果】叶片叶绿素质量分数从大到小依次为GL、SL、VL、AL;不同叶色矢竹叶片的叶绿素归一化指数、光化学植被指数变化趋势一致,从大到小依次均为GL、SG、VL、SA、AL;4个色叶的光系统Ⅰ最大氧化还原能力从大到小依次为GL、VL、SG、AL;花叶矢竹复绿叶、条纹绿叶和曙筋矢竹都具有叶绿素荧光曲线动力学活性,但光系统Ⅱ反应中心开放降低程度与矢竹差异显著($P<0.05$),能量用于电子传递份额变小;缺乏叶绿素使得单位反应中心吸收的光能不断增加,可能是因为它需要更多的反应中心来应对其较低的转化效率,但最大光化学效率(F_v/F_m)和叶片性能指数(PI_{ABS})都逐渐降低,可能是光系统Ⅱ反应中心发生可逆失活,能吸收光能但不能推动电子传递。【结论】叶色变异导致矢竹叶片光合色素质量分数存在差异,进而影响叶绿素归一化指数和光化学反射指数特征参数,叶绿素缺乏会影响光系统Ⅱ活性反应中心发生可逆性失活。花叶矢竹条纹叶片反应中心较少,但仍具有较好的光系统Ⅱ活性和叶绿素水平,维持较好的光合能力,这可能与它独特的花叶性状有关。图8表2参31

关键词: 矢竹;叶色变异;反射光谱;光系统

中图分类号: Q945.1

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2021)02-0271-09

Reflection spectrum and photochemical characteristics of different colors' leaves in *Pseudosasa japonica*

WANG Jie, CHEN Keyi, JIN Hai, LI Zhaona, CHENG Minmin, YANG Haiyun

(State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] This study is aimed to explore the differences in photosynthetic capacity of different colors' leaves of *Pseudosasa japonica*, analyze the leaf color variation from a physiological point of view and lay the foundation for the further exploration of the mechanism of leaf color variation. [Method] With the strong bamboo leaves of *Pseudosasa japonica*(GL), regreened leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji*(AL), striped leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji*(SL), including the white part(SA) and the green part(SG), and the leaves of *P. japonica* f. *akebono*(VL) selected as the subjects, an investigation was conducted of the photosynthetic pigment content, ChlNDI, PRI, fast fluorescence kinetic parameters and 820 nm relative absorption. [Result] a) The relative content of chlorophyll in leaves was as follows: GL> SL> VL> AL and the change trend of chlorophyll normalized difference index (ChlNDI) and photochemical reflectance index(PRI) in different leaves

收稿日期: 2020-05-31; 修回日期: 2020-12-28

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31901370); 宜宾市引进高层次人才项目(2018YG02); 浙江农林大学大学生科研训练项目(20161010123)

作者简介: 王洁(ORCID: 0000-0001-6442-3334), 从事植物生物技术研究。E-mail: 1219986501@qq.com。通信作者: 杨海芸(ORCID: 0000-0001-8446-2007), 副教授, 博士, 从事竹类植物发育特性研究。E-mail: yhy2006@zafu.edu.cn

of *Pseudosasa japonica* is the same, which is $GL > SG > VL > SA > AL$; b) The maximum redox capacity of Photosystem I (PS I) of three bamboo species was $GL > VL > SG > AL$; the regreened leaves and the striped green leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji* and the *P. japonica* f. *akebono* demonstrate chlorophyll fluorescence curve kinetic activity, but the Photosystem II (PS II) reaction center had a significantly lower degree of openness than that of the *Pseudosasa japonica*, and the share of energy used for electron transfer becomes smaller; c) The lack of chlorophyll makes the light energy absorbed by the unit reaction centers increase continuously, probably because it requires more reaction centers to cope with its lower conversion efficiency, however, the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and the leaf performance index on absorption basis (PI_{ABS}) are gradually reduced, possibly due to the fact that the PS II reaction center is reversibly deactivated, able to absorb light energy yet unable to promote electron transfer. [Conclusion] The variation of leaf color will lead to the difference of photosynthetic pigment content in different kinds of *Pseudosasa japonica*, and then affect the chlorophyll normalization index and photochemical reflectance index characteristic parameters. Chlorophyll deficiency will affect the active reaction center of PS II, causing reversible inactivation. There are fewer reaction centers in the striped leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji*, but it still demonstrates good PS II activity, chlorophyll level, and maintains good photosynthetic capacity, usually subject to the uniqueness of flowers and features of leaves. [Ch, 8 fig. 2 tab. 31 ref.]

Key words: *Pseudosasa japonica*; leaf color variation; reflectance spectrum; photoreaction system

植物常因具有独特的叶片斑纹而观赏价值倍增。引种于日本的矢竹 *Pseudosasa japonica* 是园林绿化中的重要材料^[1], 变型有花叶矢竹 *P. japonica* f. *akebonosuji* 和曙筋矢竹 *P. japonica* f. *akebono*。前者有3种叶色, 白叶、白绿相间条纹叶和白色渐渐复绿的复绿叶^[2], 后者叶色多为放射状暗条纹的淡绿叶。3种矢竹叶色丰富、秆型挺拔, 是研究叶色变异的理想材料。不同叶色会影响植物光合能力, 主要由叶片中色素种类和含量决定。王振兴等^[3]对狗枣猕猴桃 *Actinidia kolomikta* 彩叶和绿叶研究发现, 色素含量是影响叶色的重要因素; 吴雪霞等^[4]揭示了遮光使得光化学反应的能量在茄子 *Solanum melongena* 叶片所吸收的光能中占比逐渐增加, 天线色素耗散的能量逐渐减少; 银丝竹 *Bambusa multiplex* ‘Silverstripe’ 不同叶色间的光合色素含量存在显著差异, 随绿色叶片面积的下降而下降^[5]。叶色是各种色素含量的综合表现, 通常表现为绿色是因为叶绿素含量较高, 而其他的色素含量比较低^[6]。研究发现: 随着色素累积水平的改变, 植物叶色也发生相应变化^[7], 这种叶色变异与色素类物质合成降解、叶绿体发育等因素密切相关。张向娜等^[8]发现: 叶色中叶绿素和类胡萝卜素对茶树 *Camellia sinensis* 光合作用、抗逆性、鲜叶适制性等具有重要影响。在可见光波段, 水稻 *Oryza sativa* 不同叶色的冠层光谱反射率随着植株生长而不断变化, 叶绿素含量与一阶微分光谱的相关系数呈极显著正相关^[9]。色素也反映了植物的光合能力和生理状态, 光合色素在光能的吸收、传递和转换过程中起着关键的作用, 能驱动光合作用把光能转变为化学能^[10], 载体为光系统 I (PS I) 和光系统 II (PS II)。有研究发现: 光胁迫下的杂种杨无性系光化学能量储存分配到 PS II 的份额要比分配到 PS I 的多^[11]。本研究以3种矢竹不同叶色叶片为对象, 解析不同叶色叶片反射光谱特性、PS II 和 PS I 特性之间的差异, 探索不同叶色竹种光合能力差异, 为进一步探究叶色变异机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

于2019年6月下旬, 在浙江省杭州市浙江农林大学翠竹园进行采样测定。测量和取样位点均为中部。取竹高、叶位及长势一致, 生长健壮的当年成竹, 枝位第2档第2片完全展开叶。取样叶包括矢竹的深绿色叶片 (green leaf, GL), 花叶矢竹正在复绿叶片 (alobino leaf, AL, 相对矢竹复绿30%, SPAD值为12.5), 花叶矢竹条纹叶片 (trip leaf, SL。包括白色部分 albino sector in leaf with strips, SA;

绿色部分 green sector in leaf with strips, SG), 曙筋矢竹淡绿色叶片 (virescent leaf, VL)。

1.2 方法

1.2.1 光合色素测定与计算 取植株新鲜成熟功能叶片, 去叶脉后剪碎混合均匀, 称 0.5 g, 用体积分数为 80% 的丙酮溶液 25 mL 提取叶片叶绿素, 静置 48 h, 重复 3 次。具体操作方法和步骤参照参考文献 [12]。用紫外-可见分光光度计 (UV-255) 对 350~1 000 nm 波长范围内的光吸收值进行全光谱扫描。根据 ARNON 法 [13] 修正公式计算叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和类胡萝卜素 (Car) 质量分数。

1.2.2 叶片反射光谱测定 观测仪器为光谱分析仪 (UniSpec-SC, 美国), 波段为 310~1 150 nm, 采样间隔 1 nm。每个处理选取 10 个样株, 每个样株选取 3 片叶片, 取平均值作为该样品的光谱反射率。测量过程中用白板对其进行校正。用 Multispec 5.1 读取反射光谱原始数据, 对原始光谱数据进行微分变换一阶求导, 增强叶片反射光谱特征, 减少背景噪声的影响和提高生化参数的监测效果。 $D_{\lambda i}=R_{\lambda i+1}-R_{\lambda i-1}/(\lambda_{i+1}-\lambda_{i-1})$, 其中: $D_{\lambda i}$ 为反射率光谱的一阶导数光谱; $R_{\lambda i}$ 为波长 λ_i 处的光谱反射率值 [14-15]。为了进一步研究不同叶色矢竹反射光谱与色素、光系统之间的关系, 根据已有研究, 选择与叶片色素关系密切的 2 个植被指数, 即叶绿素归一化指数 (ChINDI) [16] 和光化学植被指数 (PRI) [17]。 $I_{\text{ChIND}}=(R_{750}-R_{705})/(R_{750}+R_{705})$; $I_{\text{PR}}=(R_{531}-R_{570})/(R_{531}+R_{570})$ 。其中: I_{ChIND} 为叶绿素归一化指数, I_{PR} 为光化学植被指数, R_{λ} 为波长 λ 处的光谱反射率。

1.2.3 快速叶绿素荧光诱导动力曲线测定 采用非调制式叶绿素荧光仪 (Yaxin-1 611) 测定叶片快速叶绿素荧光动力学参数, 方法参照 STRASSER 等 [18]。测量前, 叶片暗适应 15 min, 以二极管 (465 nm, 谱线半宽 20 nm) 为光源发出强度为 $3\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和脉冲光照射叶片, 以 10 μs (2 ms 之前) 和 1 ms (2 ms 之后) 的间隔记录荧光信号, 并检测激发的叶绿素荧光。测定 5 次 $\cdot\text{株}^{-1}$, 计算平均值及标准误。将得到的数据经 $V_t=(F_t-F_0)/(F_M-F_0)$ 标准化之后得到快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 [19], 快速叶绿素荧光诱导动力学得到的参数反应了 PS II 供体侧、受体侧、反应中心等光合机构的特性。

1.2.4 820 nm 光吸收值测定 以 4 种不同叶色矢竹叶片为材料, 测量和取样位点均为中部。将叶片经过暗适应 20 min 后利用 M-PEA 植物效率仪 (Hansatech, 英国) 测定 820 nm 的光吸收值, 以 820 nm 相对吸收值 ($\Delta I/I_0$) 作为衡量 PS I 最大氧化还原能力的指标 [20]。计算公式参照 SCHANSKER 等 [21]。4 种矢竹不同叶色叶片重复测定 5 次, 计算平均值及标准误。

1.3 数据分析

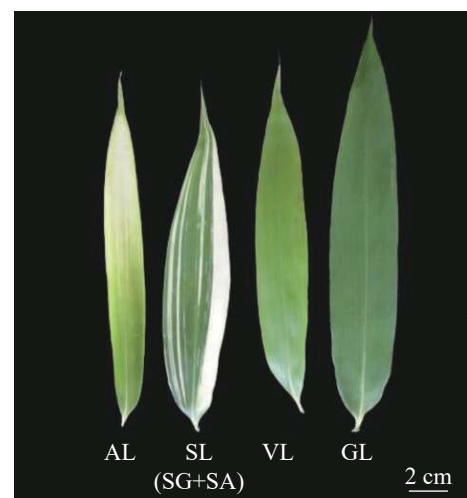
采用 Excel 2019 整理、计算数据, 用 SPSS 22.0 和 Duncan 法进行方差分析和多重比较, 用 Origin 9.0、SigmaPlot 及 Photoshop CS5 作图。

2 结果与分析

2.1 叶色及光合色素变化

对同一发展期的叶片调查发现: 不同种矢竹叶片颜色差异较大 (图 1)。花叶矢竹的叶色会出现白叶 (AL) 和具绿色条纹的花叶 (SL), 其中白叶能逐渐复绿, 但是绿度小且泛黄; 曙筋矢竹叶片 (VL) 为淡绿色; 矢竹叶片 (GL) 呈深绿色。

由表 1 可知: AL 中叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素质量分数最低, 与其他叶片差异极显著 ($P<0.05$)。GL 的叶绿素 a、叶绿素 b 质量分数为最高, 叶绿素 a 较 VL 高 29.8%, 较 SL 高 8.8%; 叶绿素 b 较 VL 高 25.1%, 较 SL 高 7.6%; 类胡萝卜素较 VL 高 20.1%, 较 SL 低 11.4%; 而 SG 与 VL 的差异不显著 ($P>0.05$)。AL 的 Chl a/b、Car/Chl 均为最高, 显著高于其他 3 种叶片; 其中 SA 为叶片白色部分, 未测出光合色素。



GL. 矢竹深绿色叶片; AL. 花叶矢竹正在复绿叶片; SL. 花叶矢竹条纹叶片, SA 为白色部分, SG 是绿色部分; VL. 曙筋矢竹淡绿色叶片

图 1 不同叶色矢竹叶片

Figure 1 Leaf color observation

表1 不同叶色矢竹光合色素差异

Table 1 Difference of photosynthetic pigment content in different colors' leaves of *P. japonica*

材料	Chla/(mg·g ⁻¹)	Chlb/(mg·g ⁻¹)	Car/(mg·g ⁻¹)	Chl a+b/(mg·g ⁻¹)	Chl a/b	Car/Chl
AL	0.34±0.015 a	0.26±0.010 a	0.32±0.015 c	0.60±0.035 a	1.3±0.007 a	0.53±0.022 b
SG	20.39±0.170 b	18.27±0.120 b	5.52±0.020 a	38.66±0.250 c	1.1±0.020 b	0.14±0.010 a
VL	17.09±0.080 b	15.72±0.070 b	4.07±0.184 b	33.81±0.140 b	1.0±0.013 b	0.12±0.007 a
GL	22.19±0.120 c	19.66±0.150 b	4.89±0.020 a	41.85±0.220 c	1.14±0.024 b	0.11±0.005 a

说明: 同列内不同小写字母表示材料间差异显著($P<0.05$)

2.2 反射光谱特征

2.2.1 反射光谱及其一阶导数 除AL外, 其他的反射光谱曲线均具有典型的绿色植被反射光谱特征, 在500与670 nm左右的位置有2个低反射区。不同叶片反射光谱的反射率在蓝光区(430~470 nm)、绿光区(500~560 nm)不同, SA在绿光区明显高于SG、VL、GL, 在556 nm处达最高值, 为0.385, 比VL、SG和GL分别高8.0%、46.7%和51.2%; GL在近红外区(780~1 000 nm)最高, 达0.600, 其他叶片趋于一致(图2A)。由一阶导数(图2B)可以看出, 除AL外, 其他叶片在绿光区(550~560 nm)和红光区(650~760 nm)均出现最大峰值, 黄光区(560~600 nm)出现最小峰值。

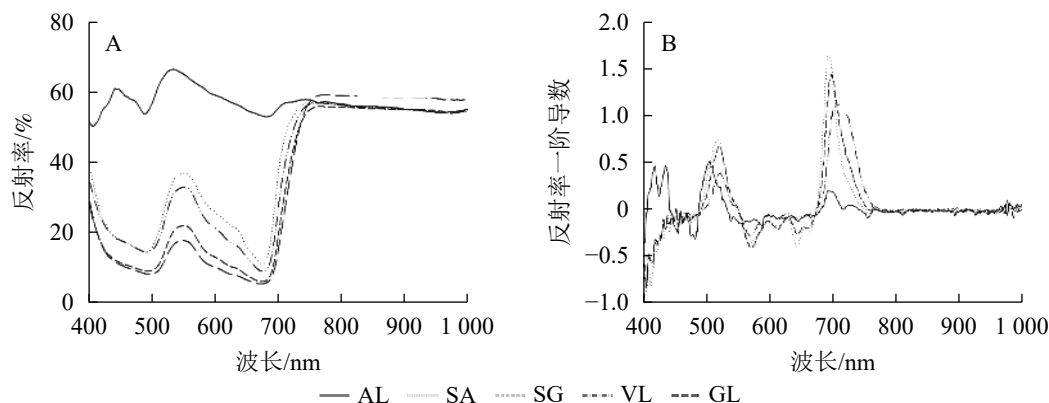


图2 叶片反射光谱曲线(A)和一阶导数曲线(B)

Figure 2 Leaf reflectance curve (A) and first derivative curve (B)

2.2.2 植被指数 图3所示: 不同叶色矢竹叶片的叶绿素归一化指数、光化学植被指数变化趋势一致, 从大到小依次为GL、SG、VL、SA、AL。GL(0.420)与SG(0.350)叶绿素归一化指数无显著差异, 但显著($P<0.05$)高于其他叶片, AL的2种植被指数值均为最低, 分别为0.180和0.165。

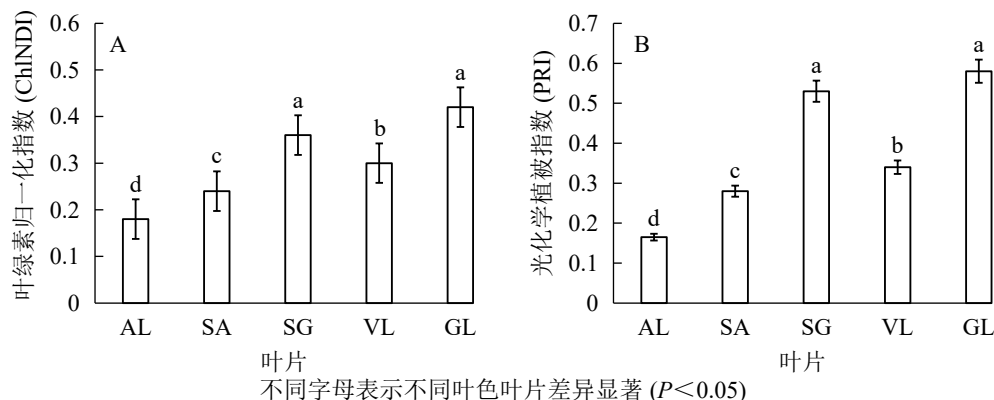


图3 植被指数

Figure 3 Spectral reflectance indices

2.3 快速荧光特性的差异分析

2.3.1 最大光化学效率(F_v/F_m)和叶片性能指数(PI_{ABS})的变化 由图4可以看出: GL的 F_v/F_m 为0.80,

SG 和 VL 的 F_v/F_m 降低为 0.72 和 0.75, 说明它们反应中心的活性有所下降。而 AL 显著 ($P < 0.05$) 低于其他叶片, 仅为 0.32。GL 的 F_v/F_m 显著 ($P < 0.05$) 高于 AL 和 SG, VL 的 F_v/F_m 占 GL 的 94%。说明反应中心活性从大到小依次为 GL、VL、SG、AL。叶片光化学性能指数 PI_{ABS} 可以更为准确地反映植物光合机构的状态^[22]。其中: ψ_{P0} 为暗适应后的最大光化学效率, ψ_0 为反应中心捕获的激子将电子传递到电子传递链中 Q_A^- 下游电子受体的概率。SG 与 VL 的 PI_{ABS} 差异不显著 ($P > 0.05$), 但都与 GL 差异显著 ($P < 0.05$), 分别为 GL 的 46.2% 与 42.1%。AL 的 PI_{ABS} 最低, 为 0.32。VL 与 GL 的 F_v/F_m 无显著差异 ($P > 0.05$), PI_{ABS} 存在显著差异 ($P < 0.05$), GL 较 VL 高 56.3%。

2.3.2 叶绿素荧光拐点变化及诱导曲线 如图 5A 所示: AL 的初始荧光 (F_0) 最大, SG 的 F_0 最小, 说明 AL 的反应中心发生可逆性失活, SG 的反应中心活性或类囊体的完整性均大于其他叶片。2 ms 时的荧光强度 (F_J) 和 30 ms 时的荧光强度 (F_I)、最大荧光产量 ($F_P = F_m$) 均表现为 AL 大于其他叶片, SG 均小于其他叶片。SA 为花叶矢竹条纹叶 (SL) 中的白色部分, 未检测出相关数据。GL 和 VL 的荧光诱导动力学曲线 (OJIP 曲线) 差异不大, 在 O、J、I 点近乎相同, 大于 SG 且小于 AL。将 OJIP 曲线双重归一化后得到快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (图 5B), 3 个竹种的不同叶色叶片均存在 O、J、I、P 点, 说明光合电子链仍然能够有效运转。J 点和 I 点主要反映 PS II 受体侧活性。VL 的曲线与 GL 没有重合, 在 J 点处明显分开。J 点出现是由于电子传递时间差而还原态质体醌 A (Q_A^-) 大量累积导致的荧光迅速上升, 说明 VL 累积的 Q_A^- 最多。I 点与 P 点一致, 从大到小依次为 VL、AL 和 SG、GL, 当达到 P 点时, 说明 PS II 完全关闭, 荧光产量最高。

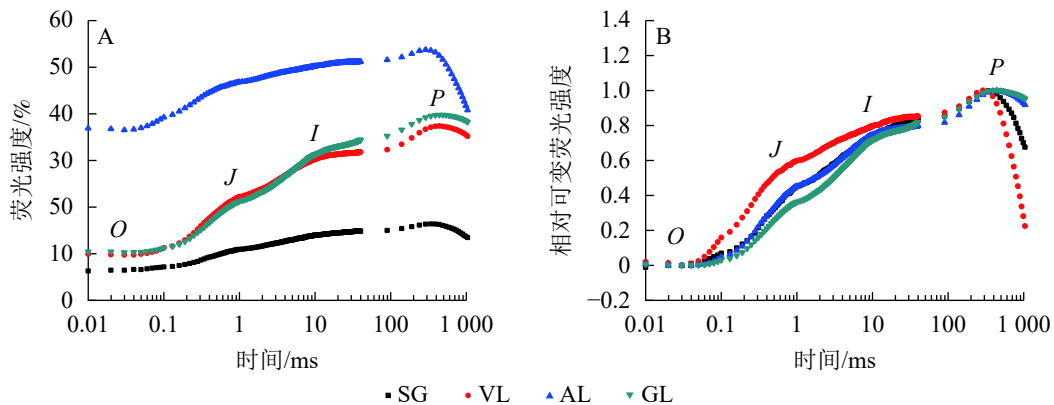


图 5 不同叶色叶片的 OJIP 荧光曲线 (A) 与相对可变荧光强度随时间的变化 (B)

Figure 5 Changes of OJIP fluorescence curves (A) and relative variable fluorescence intensity (B) of different colors' leaves

2.3.3 不同叶色矢竹 PS I 性能差异 由图 6 可以看出: 各叶片在 t 时的 820 nm 相对吸收值 (I_t) 呈“V”型变化, 且 SG、VL、GL 变化趋势相同。在 16 ms 时, 各叶片的 820 nm 相对光吸收值达到最低点, 1~16 ms, 各叶片的 820 nm 相对吸收值均呈现下降趋势, 且下降速度从大到小依次为 SG、VL、GL、AL、SA。180 ms 时, 820 nm 相对光吸收值达到最大值, 从大到小依次为 SG、VL、GL、SA、AL。16~180 ms, 各叶片的 820 nm 相对吸收值整体呈现上升趋势。由图 7 可以看出: GL 的 $\Delta I/I_0$ 最大, 且与其他叶片差异显著 ($P < 0.05$), SA 的 $\Delta I/I_0$ 最低, AL 与 SA 的 $\Delta I/I_0$ 差异不显著 ($P > 0.05$), 与其他叶片差异显著 ($P < 0.05$)。PS I 最大氧化还原能力从大到小依次为 GL、VL、SG、AL、SA。花叶矢竹条纹叶白色部分 (SA) 复绿之后 (AL) $\Delta I/I_0$ 上升, 说明 PS I 活性上升。

2.3.4 不同叶色矢竹能量传递效率及单位反应中心性能变化 如图 8 所示: 在能量传递效率方面, 捕获

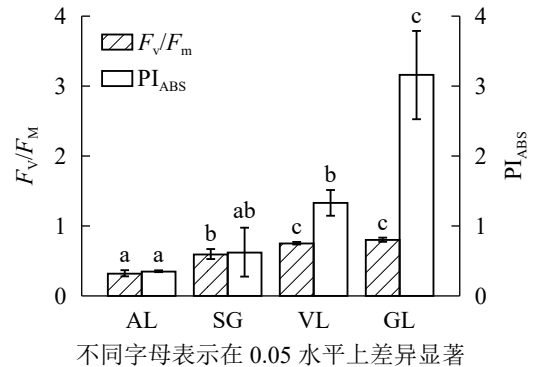


图 4 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 的比较

Figure 4 Concentration on the F_v/F_m and PI_{ABS}

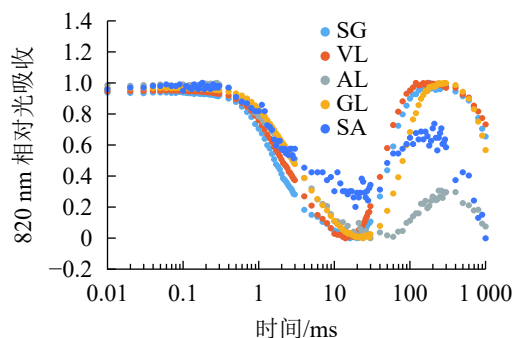


图6 不同叶色叶片 820 nm 相对吸收值变化

Figure 6 Changes in relative absorption values of PSI 820 nm of different color leaves

的光量子进入电子传递的效率 (ψ_0) 和吸收的光能进入电子传递的效率 (ϕ_{E0}) 的趋势一致, 均从大到小依次为 AL、SG、VL、SG, 且 AL 与其他叶片差异显著 ($P < 0.05$)。在单位反应中心的性能方面, 不同叶片的反应中心吸收光能 (ABS/RC)、PS II 的最大捕获量 (TR₀/RC)、用于电子传递的能量 (ET₀/RC)、单位反应中心的热耗散 (DI₀/RC) 这 4 个代表单位反应中心的性能的参数趋势较为一致。ABS/RC 从大到小依次为 AL(8.13)、SG(2.97)、VL(2.38)、GL(1.96)。AL 吸收的光能远远高于其他叶片, 还原 Q_A 的能量及用于电子传递的能量最高。但是 GL 的单位面积反应中心 (RC/CS₀) 的数量最多, SG 的 RC/CS₀ 数量为最少。

2.4 相关性分析

相关分析表明 (表 2): 矢竹类叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b、类胡萝卜素质量分数与叶绿素归一化指数 (ChINDI)、光化学植被指数 (PRI) 都显著正相关 ($P < 0.05$)。且叶绿素 a、叶绿素 b 与 ChINDI、PRI 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。ChINDI 和吸收的光能进入电子传递的效率 (ϕ_{E0}) 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 F_v/F_m 、 PI_{ABS} 显著正相关 ($P < 0.05$); 但 PRI 与 PI_{ABS} 相关性不显著 ($P > 0.05$), PRI 与 F_v/F_m 、 ϕ_{E0} 为显著 ($P < 0.05$) 相关。

表 2 叶片 ChINDI 和 PRI 与色素质量分数、 F_v/F_m 、 PI_{ABS} 、 ϕ_{E0} 的相关性

Table 2 Correlation between reflectance spectrum parameters and pigment contents

光谱参数	Chla	Chlb	Chl a+b	Car	F_v/F_m	PI_{ABS}	ϕ_{E0}
ChINDI	0.966**	0.961**	0.924**	0.898*	0.883*	0.802*	0.937**
PRI	0.969**	0.977**	0.931**	0.929**	0.759*	0.648	0.823*

说明: *表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$

3 结论与讨论

不同叶色变异现象与光合色素含量的差异有关。在高等植物中, 决定叶片颜色的色素主要有叶绿素、类胡萝卜素和花青素等^[23]。季鹏章等^[24]研究发现: 茶树紫色变异品种‘紫娟’*Camellia sinensis* var. *assamica* 叶绿素含量随着叶片的成熟度增加呈上升趋势。WANG 等^[25]发现: 黄色变异茶树‘中黄 2 号’*C. sinensis* ‘Zhonghuang 2’ 的叶绿素和类胡萝卜素含量显著低于正常绿色品种‘龙井 43’*C. sinensis* ‘Longjing 43’。本研究中, 不同叶色矢竹叶片的光合色素质量分数存在差异, 导致叶色变异。

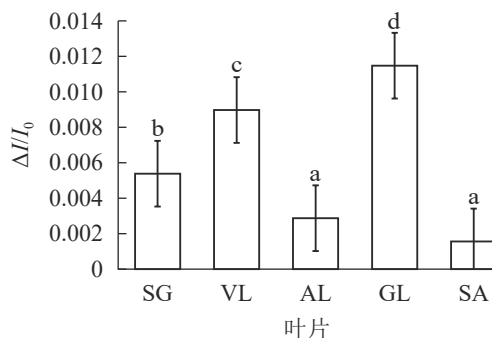
不同字母表示不同叶色矢竹叶片差异显著 ($P < 0.05$)图7 不同叶色叶片 PS I 最大氧化还原能力 $\Delta I/I_0$ 的差异

Figure 7 PSI maximum ability of oxido-reduction $\Delta I/I_0$ of different color leaves

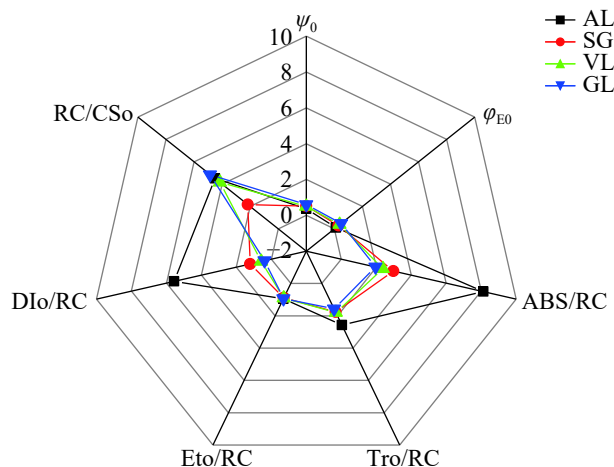


图8 快速荧光特征参数

Figure 8 Characteristics of fluorescence transient

3 种矢竹不同叶色叶片的光合色素质量分数均不同, 矢竹叶片 GL 叶绿素和类胡萝卜素质量分数最高, 叶绿素 a 质量分数显著高于其他叶片; AL 的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素质量分数不到 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 显著低于其他叶片, 所以叶色主要呈白色。

植物色素是植物体内主要吸收光能的物质, 且植物叶片色素质量分数与光谱参数也有着紧密的联系^[26]。叶绿素参与吸收和传递光能、光化学反应, 在光合作用中起着非常重要的作用。且叶绿素 a 是构成反应中心的重要组分, 叶绿素的质量分数会影响反应中心的数量^[27-29]。反射光谱特征能反映光合能力。本研究中, 色素质量分数的差异导致矢竹不同叶色叶片光谱曲线也存在较大差异。不同绿度叶片的反射光谱曲线整体变化趋势一致, 且相同波长下反射率差异较大, 而花叶矢竹白叶 (AL) 反射光谱无典型的绿色植被光谱曲线特征, 表明白叶复绿过程中光能吸收存在异常。矢竹叶片的叶绿素及类胡萝卜素质量分数与叶绿素归一化指数 (ChlNDI)、光化学植被指数 (PRI) 都存在显著相关性, 说明光合色素质量分数会影响反应中心数量, 进而影响叶绿素归一化指数和光化学反射指数特征参数。

不同叶色叶片 PS I、PS II 之间的活性存在差异且相互作用, 叶绿素缺乏会影响 PS II 活性反应中心和 PS II 天线的合成^[30]。当吸收、转化的光能在 PS I 和 PS II 间达到平衡时, 植物的光化学效率和光化学活性才能达到最大; 光合作用电子传递是由 PS I 和 PS II 协调作用共同完成的, PS I 或 PS II 受到伤害, 都会导致光合能力下降^[31]。不同叶色矢竹叶片均具有叶绿素荧光曲线动力学活性。但 PS II 反应中心开放降低程度差异显著 ($P < 0.05$), 花叶矢竹的复绿叶和淡绿叶显著 ($P < 0.05$) 低于矢竹, 且能量用于电子传递份额变小; $\Delta F/F_0$ 是作为衡量 PS I 最大氧化还原能力的指标, $\Delta F/F_0$ 越高说明其最大氧化还原能力越强^[20]。不同叶片间参数 $\Delta F/F_0$ 的变化, 表明了 PS I 的氧化还原能力存在显著差异, PS I 抑制会限制 PS II 向受体侧的电子传递, 导致 PS II 的受体侧电子传递链受损, PS II 反应中心发生可逆性失活。叶绿素质量分数最低的 AL 叶片最大光化学效率 F_v/F_m 和叶片性能指数 PI_{ABS} 均为最低, PS II 反应中心活性最低, 植物光合机构状态未恢复, 充分表明 PS II 活性最弱。这些结果表明: 矢竹叶片随着相对叶绿素的减少会降低光能的吸收, 而花叶矢竹白叶色素质量分数低可能与叶色变异有关。花叶矢竹条纹叶片反应中心较少, 但仍具有较好的 PS II 活性和叶绿素水平, 这可能与叶色变异有密切关系。

综上所述, 不同叶色矢竹叶片均具有典型的反射光谱特征, 但是不同叶色叶片间光谱特征与光系统特性存在差异, 这与叶绿素质量分数的变化有直接的关系。叶绿素减少会大大降低光能的吸收, 而光抑制会限制 PS II 向受体侧的电子传递, 电子传递链受损, 反应中心失活。花叶矢竹条纹叶片反应中心数量较少, 但仍具有较好的 PS II 活性和叶绿素水平, 维持较好的光合能力。

4 参考文献

- [1] 王啸晨. 4 种观赏竹花叶色素组成、结构分析及相关调控基因的研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012.
WANG Xiaochen. Study on Pigment Composition, Structure of Variegated Leaf and Related Genes from Four Ornamental Bamboos[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2012.
- [2] 杨海芸, 王晓芹, 张宁, 等. 日本花叶矢竹组织培养与叶色变异研究[J]. 竹子研究汇刊, 2010, 29(4): 15 - 20.
YANG Haiyun, WANG Xiaoqin, ZHANG Ning, et al. Tissue culture and leaf color variation of *Pseudosasa japonica* cv. *akebonosuji* [J]. *J Bamboo Res*, 2010, 29(4): 15 - 20.
- [3] 王振兴, 曹建冉, 秦红艳, 等. 狗枣猕猴桃彩叶色素含量和结构共同影响叶色[J]. 植物生理学报, 2016, 52(12): 1921 - 1926.
WANG Zhenxing, CAO Jianran, QIN Hongyan, et al. Common effect of pigment content and leaf structure on leaf color in *Actinidia kolomikta* [J]. *Plant Physiol Commun*, 2016, 52(12): 1921 - 1926.
- [4] 吴雪霞, 龚静, 查丁石. 遮荫对茄子幼苗叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 吉林蔬菜, 2010(4): 35 - 38.
WU Xuexia, GONG Jing, ZHA Dingshi. Effects of shading on chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of eggplant seedlings [J]. *Veg Jilin*, 2010(4): 35 - 38.
- [5] 陈凌艳, 何丽婷, 赖金莉, 等. 银丝竹不同叶色叶绿素合成及叶结构差异[J]. 森林与环境学报, 2017, 37(4): 385 - 391.
CHEN Lingyan, HE Liting, LAI Jinli, et al. The variation of chlorophyll biosynthesis and the structure in different color leaves of *Bambusa multiplex* 'Silverstripe' [J]. *J For Environ*, 2017, 37(4): 385 - 391.

- [6] 刘儒, 原勤勤, 袁小平, 等. 不同枫香家系叶片色素含量变化及其与叶色变化的关系[J]. 南方林业科学, 2017, **45**(4): 46 – 49.
- LIU Ru, YUAN Qin, YUAN Xiaoping, *et al.* The relationship with change of pigment content in leaves of different Liquidambar formosana families and change of leaf color [J]. *Nanfang For Sci*, 2017, **45**(4): 46 – 49.
- [7] 成敏敏, 陈柯伊, 朱雪玉, 等. 花叶矢竹复绿期光合特性及叶绿体结构[J]. 林业科学, 2018, **54**(4): 1 – 10.
- CHENG Minmin, CHEN Keyi, ZHU Xueyu, *et al.* Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji* during green-revertible albino stage [J]. *Sci Silv Sin*, 2018, **54**(4): 1 – 10.
- [8] 张向娜, 熊立瑰, 温贝贝, 等. 茶树叶色变异研究进展[J]. 植物生理学报, 2020, **56**(4): 643 – 653.
- ZHANG Xiangna, XIONG Ligui, WEN Beibei, *et al.* Advances in leaf color variation of tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. *J Plant Physiol*, 2020, **56**(4): 643 – 653.
- [9] 刘芬, 屈成, 肖楠, 等. 水稻高光谱变化特征与叶绿素含量监测研究[J]. 激光生物学报, 2017, **26**(4): 326 – 333.
- LIU Fen, QU Cheng, XIAO Nan, *et al.* A study on spectral characteristics and chlorophyll content in rice [J]. *Acta Laser Biol Sin*, 2017, **26**(4): 326 – 333.
- [10] JOLY D, BIGRAS C, HARNOIS J, *et al.* Kinetic analyses of the OJIP chlorophyll fluorescence rise in thylakoid membranes [J]. *Photosynth Res*, 2005, **84**(1/3): 107 – 112.
- [11] ZHANG Shouren, GAO Rongfu. Effects of light stress on oxygen evolution and photochemical energy storage of hybrid poplar clones determined by photoacoustic technique [J]. *Acta Bot Sin*, 2000, **42**(8): 818 – 823.
- [12] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: pigment photosynthetic biomembranes [J]. *Methods Enzymol*, 1987, **148**(1): 350 – 382.
- [13] 张宪政. 植物叶绿素含量测定: 丙酮乙醇混合液法[J]. 辽宁农业科学, 1986(3): 26 – 28.
- ZHANG Xianzheng. Measurement of chlorophyll content in plants: acetone ethanol mixture [J]. *Liaoning Agric Sci*, 1986(3): 26 – 28.
- [14] GITELSON A A, MERZLYAK M N. Signature analysis of leaf reflectance spectra: algorithm development for remote sensing of chlorophyll [J]. *J Plant Physiol*, 1996, **148**(3/4): 494 – 500.
- [15] GITELSON A A, GRITZ Y, MERZLYAK M N. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves [J]. *J Plant Physiol*, 2003, **160**(3): 271 – 282.
- [16] LIU Caifeng, GUO Jiali, CUI Yanlan, *et al.* Effects of cadmium and salicylic acid on growth, spectral reflectance and photosynthesis of castor bean seedlings [J]. *Plant Soil*, 2011, **344**(1/2): 131 – 141.
- [17] GAMON, J A, SERRANO L, SURFUS J S. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels [J]. *Oecologia*, 1997, **112**(4): 492 – 501.
- [18] STRASSER R J, SRIVASTAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples[M]//YUNUS M, PATHRE U, MOHANTY P. *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation*. London: Taylor and Francis Press, 2000: 445–483.
- [19] 李鹏民, 高辉远, STRASSER R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, **31**(6): 559 – 566.
- LI Pengmin, GAO Huiyuan, STRASSER R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis [J]. *Study J Plant Physiol Mol Biol*, 2005, **31**(6): 559 – 566.
- [20] RICHARDSON A D, DUGAN S P, BERLYN G P. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content [J]. *New Phytol*, 2010, **153**(1): 185 – 194.
- [21] SCHANSKER G, SRIVASTAVA A, STRASSER R J. Characterization of the 820-nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves [J]. *Funct Plant Biol*, 2003, **30**(7): 785 – 796.
- [22] APPENROTH K J, STÖCKEL J, SRIVASTAVA A, *et al.* Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements [J]. *Environ Pollut*, 2001, **115**(1): 49 – 64.
- [23] 周云龙. 植物生物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1999.
- [24] 季鹏章, 梁名志, 宋维希, 等. 茶树珍稀品种‘紫娟’的叶片色素含量与叶色变化的关系研究[J]. 西南农业学报, 2010,

- 23(6): 1860 – 1862.
- JI Pengzhang, LIANG Mingzhi, SONG Weixi, *et al.* Relationship between changes of pigments content and leaf color changing in ‘Zijuan’ (*Camellia sinensis* var. *assamica*) [J]. *Southwest China J Agric Sci*, 2010, 23(6): 1860 – 1862.
- [25] WANG Lu, YUE Chuan, CAO Hongli, *et al.* Biochemical and transcriptome analyses of a novel chlorophyll-deficient chlorina tea plant cultivar [J]. *BMC Plant Biol*, 2014, 14(1): 352.
- [26] GITELSON A A, MERZLYAK M N, LICHTENTHALER H K. Detection of red edge position and chlorophyll content by reflectance measurements near 700 nm [J]. *J Plant Physiol*, 1996, 148(3/4): 501 – 508.
- [27] 李涛, 姜闯道. 密植对薄荷叶片光系统 II 功能的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(7): 1279 – 1286.
- LI Tao, JIANG Chuangdao. Effects of close planting on photosystem II functions in *Mentha haplocalyx* leaves [J]. *Plant Physiol Commun*, 2017, 53(7): 1279 – 1286.
- [28] 孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 989 – 999.
- SUN Xiaoling, XU Yuefei, MA Luyi, *et al.* A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34(8): 989 – 999.
- [29] 卢玉生, 官凤英, 彭超, 等. 竹笋截梢对绿竹生长及叶绿素荧光特性的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(1): 51 – 59.
- LU Yusheng, GUAN Fengying, PENG Chao, *et al.* Effects of bamboo shoot truncation on growth and chlorophyll fluorescence characteristics of *Dendrocalamopsis oldhami* [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2020, 37(1): 51 – 59.
- [30] 韩涛. 叶绿素缺乏对水稻光系统光化学功能的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2010.
- HAN Tao. *Effect of Chlorophyll Deficiency on Photosystem Photochemistry and Photoinhibition in Rice* [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2010.
- [31] 徐秀玉, 程来亮, 金立桥, 等. AOX 途径在苹果离体叶片失水过程中的光破坏防御作用[J]. 西北植物学报, 2016, 36(5): 964 – 970.
- XU Xiuyu, CHENG Lailiang, JIN Liqiao, *et al.* Role of mitochondrial alternative oxidase(AOX) in photoprotection in apple detached leaf under water stress [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2016, 36(5): 964 – 970.