沈阳农业大学学报,2024,55(4):385-394 http://syny.cbpt.cnki.net
Journal of Shenyang Agricultural University DOI:10.3969/j.issn.1000-1700.2024.04.001

刘 柱,谢立勇,张 正,等.遮荫对花生形态结构可塑性的影响[J].沈阳农业大学学报,2024,55(4):385-394.
LIU Zhu, XIE Liyong, ZHANG Zheng, et al.Effect of shading on the plasticity of peanut morphology and structure[J].Journal of Shenyang Agricultural University,2024,55(4):385-394.

遮荫对花生形态结构可塑性的影响

刘 柱[1,2],谢立勇[1],张 正[2],赵新华[1],南镇武[2],孟维伟[2],万书波[2]
(1.沈阳农业大学 农学院,沈阳 110161;2.山东省农业科学院,济南 250100)

摘 要:明确花生植株形态和叶片结构可塑性对不同程度遮荫的适应性,以期为缓解作物遮荫胁迫和黄河下游间套作栽培质效提升提供参考依据。以花育36为研究对象,通过盆栽试验,研究无遮荫(CK)、中度遮荫(S1,遮光40%)和重度遮荫(S2,遮光80%)下花生植株形态与叶片结构的可塑性。结果表明:S1和S2较CK显著提高主茎高度(30.59%和51.87%)、第一对侧枝长度(21.83%和36.40%)和比叶面积(32.86%和59.22%),显著降低分枝数(19.81%和47.17%)、单株叶面积(20.87%和41.52%)、产量(39.06%和66.95%)、生物量(36.45%和59.25%)和叶片气孔密度(9.19%和18.53%),但对主茎节数无显著影响;S1和S2处理花生叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度均显著低于CK,且表现出S2<S1<CK的趋势;S1和S2处理的每细胞叶绿体个数与CK差异不显著,但S1处理较S2处理显著提高21.44%;S1处理叶片细胞叶绿体呈稍扁平化,基粒片层数增加且分布密集;S2处理叶绿体被膜部分破损缺失,基粒片层模糊不清,淀粉粒数量明显减少,嗜锇颗粒数量则呈增加趋势。花生的植株形态和叶片结构均表现出较高的可塑性,可塑性指数排名前十的指标依次为分枝数、叶面积、比叶面积、主茎高度、叶片厚度、上表皮厚度、第一对侧枝长、叶绿体宽度、栅栏组织厚度和气孔面积。由此可见,花生植株形态和叶片结构的差异是其对遮荫胁迫的表型适应性与可塑性反应,表达了花生在不同程度遮荫环境下的生存策略。

关键词:花生;遮荫;可塑性;植株形态;叶片结构
中图分类号:S565.2 **文章编号:**1000-1700(2024)04-0385-10
文献标识码:A **开放科学(资源服务)标识码(OSID):**

Effect of Shading on the Plasticity of Peanut Morphology and Structure

LIU Zhu[1,2], XIE Liyong[1], ZHANG Zheng[2], ZHAO Xinhua[1], NAN Zhenwu[2], MENG Weiwei[2], WAN Shubo[2]
(1. College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China;
2. Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China)

Abstract: By clarifying the adaptability of peanut plant morphology and leaf structural plasticity to different degrees of shade, we aim to provide a reference basis for alleviating crop shade stress and improving the quality and efficiency of intercropping cultivation in the lower reaches of the Yellow River. The morphology and leaf structure plasticity of peanut plants under no shade (CK), moderate shade (S1, 40% shade) and heavy shade (S2, 80% shade) were investigated in a pot experiment using Huayu 36 as the research subject. The results showed that S1 and S2 significantly increased the height of main stem (30.59% and 51.87%), length of first pair of lateral branches (21.83% and 36.40%), and specific leaf area

收稿日期:2024-02-10
基金项目:山东省重点研发计划项目(2023TZXD017);国家花生产业技术体系项目(CARS-13)
第一作者:刘 柱(1994-),女,博士研究生,从事作物生理与耕作生态研究,E-mail:liuzhuzhuer@163.com
通信作者:谢立勇(1969-),男,博士,教授,博士生导师,从事气候变化与低碳农业研究,E-mail:xly0910@163.com

(32.86% and 59.22%), and significantly decreased the number of branches (19.81% and 47.17%), leaf area of single plant (20.87% and 41.52%), yield (39.06% and 66.95%), biomass (36.45% and 59.25%) and leaf stomatal density (9.19% and 18.53%), but did not significantly affect the number of nodes in the main stem; the thickness of peanut leaf blades, thickness of the upper epidermis, thickness of the lower epidermis, thickness of the fenestrated tissues and thickness of the spongy tissues of S1 and S2 were significantly lower than those of CK, and showed a trend of S2<S1<CK. The number of chloroplasts per cell of S1 and S2 did not differ significantly from that of CK, but S1 was 21.44% higher than that of S2. The chloroplasts of S1 leaf cells were slightly flattened, and the number of basal lamellae was increased and densely distributed. The chloroplast peridium of S2 was partially damaged and missing, and the basal lamellae were ambiguous, the number of starch grains was significantly reduced, and the number of osmiophilic granules showed a tendency to increase. The plant morphology and leaf structure of peanut showed high plasticity, and the top ten indexes of plasticity were, in order, branch number, leaf area, specific leaf area, main stem height, leaf thickness, upper epidermal thickness, first pair of lateral branch length, chloroplast width, and palisade tissue thickness, stomatal area. Thus, the differences in morphology and leaf structure of peanut plants are their phenotypic adaptations and plastic responses to shade stress, expressing the survival strategies of peanut under different degrees of shade environments.

Key words: peanuts; shading; plasticity; plant morphology; leaf structure

作物表型可塑性是指同一作物受不同环境的影响而产生的不同表型特征,是作物对异质环境的一种适应策略[1]。植株形态和叶片结构作为作物表型的关键性状,与环境因素密切相关。形态结构的可塑性也是作物适应环境变化的最有效途径和最直观表现[2]。遮荫作为一种环境胁迫,可以触发作物体内一系列的生理生化反应,使作物调整其形态结构以适应光照强度的变化[3]。例如,遮荫胁迫导致作物表型最直接的变化是植株茎杆、叶柄的伸长反应,使株高增加,以截获更多光能[4];此外,间作遮荫会使作物叶片变薄,比叶面积增大,以增加叶片的光反射和散射,最大限度地使光渗透到叶片中,增加叶绿体的光吸收,提高作物的光捕获[5]。尽管这些变化是作物为捕获有限的光资源做出的适应性反应,但是由于过多的光合产物转移至茎杆,而影响叶片的发育,不足以使作物克服遮荫胁迫,最终导致作物的减产[6]。

叶片是作物进行光合作用和蒸腾作用的主要器官,同时也是对环境变化敏感且可塑性较强的器官[7]。在遮荫条件下,作物冠层光环境的变化导致叶片厚度随遮荫胁迫增加而降低,细胞排列稀疏,细胞间隙增大,栅栏组织变薄,叶绿体数量减少,不利于CO_2的运输和吸收[8]。气孔是控制CO_2和水分进出的通道[9]。叶片表皮气孔形态的变化会影响作物的光合特性和蒸腾速率,作物通常通过降低气孔密度来适应遮荫环境[10]。大豆与玉米间作中,间作大豆的叶片气孔密度显著低于单作[11]。气孔密度减小也是气孔导度降低的主要原因[12]。此外,遮荫也会导致作物叶绿体结构中的淀粉粒变小、数量减少,嗜锇颗粒、基粒和基粒片层数目增加[13]。

在遮荫或间作条件下,尽管作物植株形态和叶片结构等表型可塑性的研究较多,但是关于花生的遮荫研究,尤其是黄河下游地区花生遮荫胁迫的研究鲜有报道。因此,本研究通过盆栽试验模拟遮荫胁迫,分析不同程度遮荫对花生植株形态和叶片结构的影响,揭示花生的表型可塑性对不同遮荫程度的响应机理,阐明花生形态结构可塑性对遮荫胁迫的适应性,以期为缓解作物遮荫胁迫和黄河下游间套作栽培质效提升提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试花生(*Arachis hypogaea* L.)品种为花育36,遮荫材料为黑色遮阳网(由尼龙制成的网状结构材料,规格为5针和16针),试验用盆高30 cm、盆口直径30 cm、盆底直径25 cm。

1.2 试验设计

本试验于2021年5-8月在山东省农业科学院作物研究所济南核心基地(117.08°E,36.71°N)采用盆栽方式进行。于5月21日种植270盆,2粒花生对称播种,粒距10 cm,试验以自然光强为对照(CK),

于花生开花期采用遮阳网设置中度遮荫(S1,遮光40%)和重度遮荫(S2,遮光80%)2个遮荫处理,每个处理30盆,设3次重复,共计90盆。在遮荫处理30 d时,随机选取代表性样株,测定相关指标。

1.3　测定项目与方法

1.3.1　植株性状　每个处理随机选取3盆(6株),测量花生主茎高、第一对侧枝长(均值)、分枝数和主茎节数。

1.3.2　叶面积　采用鲜样打孔称重法测定花生叶面积(leaf area,LA)[14];并计算比叶面积(specific leaf area,SLA),计算公式:

$$单株叶面积(cm^2)=小孔叶片面积/小孔叶片干重\times单株叶片干重$$

$$比叶面积(g\cdot cm^{-2})=单株叶片干重/单株叶面积$$

1.3.3　叶片气孔形态　每个处理随机选取3盆(每盆选1株,下同),用吸水纸吸干主茎倒3叶表面上的水分,将无色透明指甲油用干净毛笔在花生叶片下表皮均匀涂抹薄层,待指甲油干燥、薄膜翘起时,用镊子轻轻将薄膜从叶片剥离,放置于载玻片上,然后用盖玻片轻轻覆盖制成临时装片。用装有相机的显微镜观察气孔分布和结构,统计视野内气孔个数,并计算气孔密度,随机观察3个视野。使用ImageJ软件测量10个气孔的长度和面积。

1.3.4　叶片显微结构观察　切片制定与观察参考林松明[15]的方法,略有改进。每个处理随机选取3盆,取主茎倒3叶投入FAA固定液,固定24 h,修切完好,脱水机内梯度酒精、醇苯、二甲苯依次脱水,65 ℃融化石蜡浸蜡,包埋凝固后取出蜡块修整,置于石蜡切片机切片,厚度4 μm,切片于二甲苯、无水乙醇、75%酒精依次脱蜡,自来水清洗,番红染液中染色1 ~ 2 h,洗去多余染料,加拿大树胶封片。每张切片挑选3个不同倍数的典型视野用显微镜观察并拍照;拍照时组织充满整个视野,保证背景光一致。

1.3.5　叶绿体超微结构观察　切片制定与观察参考吴正锋等[16]的方法,略有改进。每个处理随机选取3盆,切取主茎倒3 叶中部主脉两侧的4 mm^2,用电镜固定液(4%戊二醛)前固定,pH7.4磷酸缓冲液冲洗,1%锇酸后固定,梯度乙醇、丙醇依次脱水,Epon-812 环氧树脂包埋,60 ℃烤箱聚合48 h,LKB-5 型超薄切片机60 ~ 80 nm超薄切片,经2%醋酸铀-2.6%枸橼酸铅双重染色,JEM-1200EX 型透射电镜(JEOL,Tokyo,Japan)观察观察细胞结构,采集图像分析。

1.3.6　生物量和产量测定　收获期,将花生植株从盆内移出,自来水洗净,于105 ℃下杀青30 min,80 ℃下烘干至恒重,测定生物量,并计算单株产量。

1.3.7　可塑性指数　可塑性指数(plasticity index,PI)计算公式[17]为:

$$PI=(X_{max}-X_{min})/X_{max}$$

式中:X_{max}和X_{min}分别代表各个性状在处理间的最大均值和最小均值。

1.4　数据分析方法

采用Microsoft Excel 2019和SPSS 26.0进行数据处理与统计分析,利用Origin 2023绘图;采用单因素方差分析(ANOVA)、最小显著差异(LSD)检验($p<0.05$)进行差异统计分析。

2　结果与分析

2.1　遮荫对花生植株形态的影响

2.1.1　遮荫对花生植株性状的影响　不同程度遮荫对花生植株性状的影响存在差异(表1)。S1处理和S2处理的花生主茎高度较CK分别显著提高30.59%和51.87%;第一对侧枝长度与主茎高度的变化趋

表1　遮荫对花生植株性状的影响

Table 1　Effect of shading on peanut plant traits

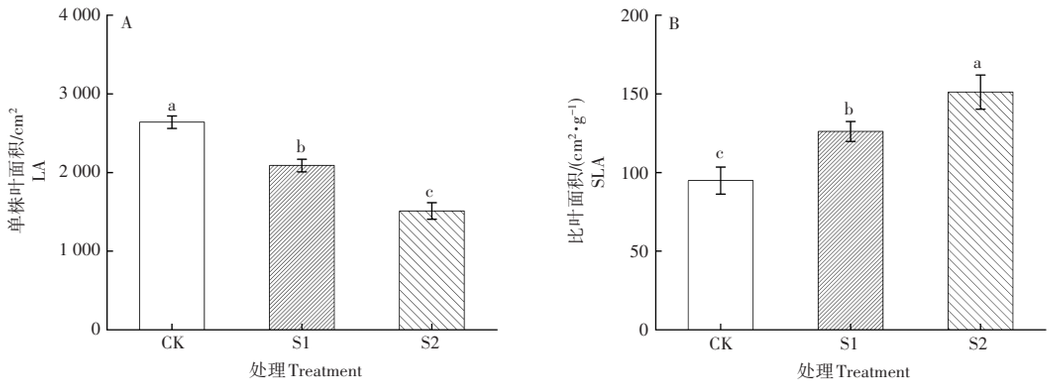
处理 Treatment	主茎高度/cm Main stem height	第一对侧枝长度/cm First pair lateral branches length	分枝数/条 Branch number	主茎节数/个 Node number
CK	30.21±1.51[c]	34.86±0.36[c]	10.60±0.53[a]	12.00±1.00[a]
S1	39.45±2.37[b]	43.07±1.46[b]	8.50±0.51[b]	11.67±0.58[a]
S2	45.88±3.21[a]	47.55±0.50[a]	5.60±0.22[c]	11.33±1.15[a]

注:同列不同小写字母表示差异显著($p<0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences ($p<0.05$). The same below.

势一致,S1处理和S2处理较CK的显著增加21.83%和36.40%;分枝数则表现出相反趋势,S1处理和S2处理的分枝数较CK分别显著减少19.81%和47.17%;而遮荫对花生主茎节数的影响差异不显著。

2.1.2 遮荫对花生叶面积的影响 不同程度遮荫对花生的单株叶面积和比叶面积均存在显著影响(图1)。随着遮荫程度增加,花生单株叶面积呈递减趋势(图1A);而比叶面积则随遮荫程度的增加而增大(图1B)。S1处理和S2处理的单株叶面积较CK分别显著降低20.87%和41.52%,S1处理和S2处理的比叶面积较CK则分别显著增加32.86%和59.22%。



不同小写字母表示差异显著(p<0.05)。下同

Different lowercase letters in the same figure indicate significant differences (p<0.05). The same below

图1 遮荫对花生单株叶面积和比叶面积的影响

Figure 1 Effect of shading on leaf area per plant and specific leaf area of peanut

2.1.3 遮荫对花生生物量和单株产量的影响 遮荫导致花生生物量和产量显著降低(图2)。与CK相比,S1处理和S2处理花生生物量分别显著降低36.45%和59.25%,单株产量分别显著降低39.06%和66.95%。

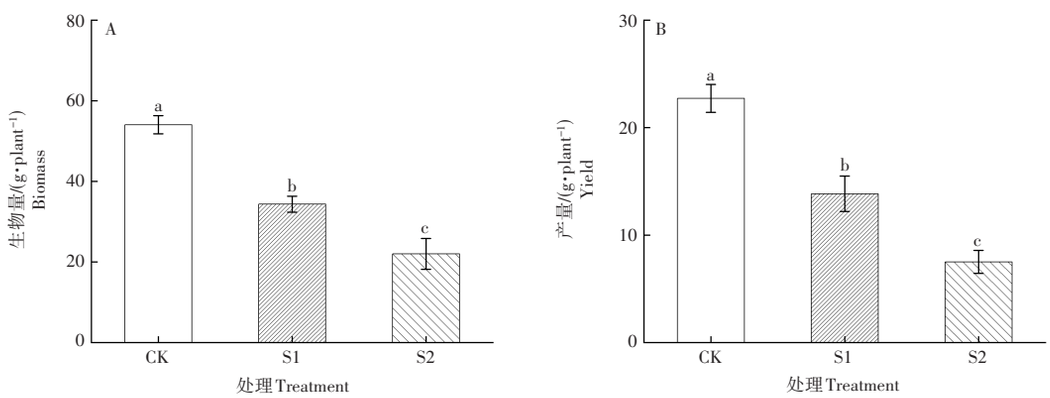


图2 遮荫对花生生物量和产量的影响

Figure 2 Effect of shading on peanut biomass and yield

2.2 遮荫对花生叶片结构的影响

2.2.1 遮荫对花生叶片解剖结构的影响 花生叶片的解剖结构在不同程度遮荫处理下存在显著差异(图3和表2)。遮荫处理(S1和S2)花生叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度均显著低于对照(CK),且表现出S2<S1<CK的趋势。由图3可知,CK的花生叶片具有相对较大且排列紧密的上下表皮细胞、栅栏组织细胞和海绵组织细胞;而S1处理和S2中则相对瘦小,排列疏松,且细胞间隙增大。由图3可知,CK花生的叶片厚度是S1的1.20倍、S2的1.39倍。其中,S1处理和S2处理的叶片上表皮厚度较CK分别显著降低12.87%和21.91%,叶片下表皮厚度分别显著降低6.43%和12.32%,叶片栅栏组织厚度分别显著降低10.99%和21.34%,叶片海绵组织厚度分别显著降低13.45%和19.44%。

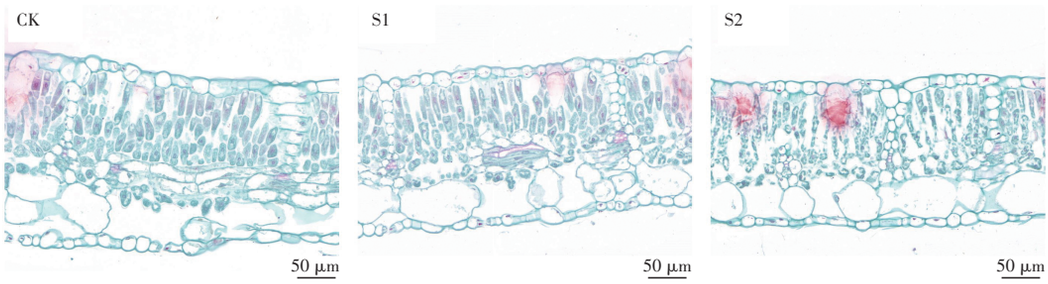


图3　遮荫对花生叶片细胞结构的影响

Figure 3　Effect of shading on the cellular structure of peanut leaves

表2　遮荫对花生叶片解剖结构的影响

Table 2　Effect of shading on leaf anatomical characteristics of peanut

处理 Treatment	叶片厚度/μm Leaf thickness	上表皮厚度/μm Upper epidermis thickness	下表皮厚度/μm Lower epidermis thickness	栅栏组织厚度/μm Palisade tissue thickness	海绵组织厚度/μm Spongy tissue thickness
CK	304.82±7.08[a]	30.54±2.32[a]	18.50±0.53[a]	110.74±4.05[a]	101.17±2.97[a]
S1	254.97±1.36[b]	26.61±0.51[b]	17.31±0.28[b]	98.57±3.78[b]	87.56±2.31[b]
S2	219.01±3.94[c]	22.19±0.83[c]	16.22±0.16[c]	87.11±5.28[c]	81.50±3.37[c]

2.2.2　遮荫对花生叶片气孔形态的影响　不同程度遮荫导致花生叶片气孔形态产生差异(图4和表3)。遮荫处理(S1和S2)的花生叶片气孔密度、气孔长度、气孔宽度和气孔面积均显著低于CK。其中,S1处理和S2处理的叶片气孔密度较CK分别显著降低9.19%和18.53%,且S1处理和S2处理差异显著;而S1处理和S2处理的叶片气孔长度、气孔宽度和气孔面积差异不显著,气孔长度较CK显著降低15.26%~19.78%,气孔宽度显著增加9.61%~11.61%,气孔面积显著降低15.96%~20.91%。

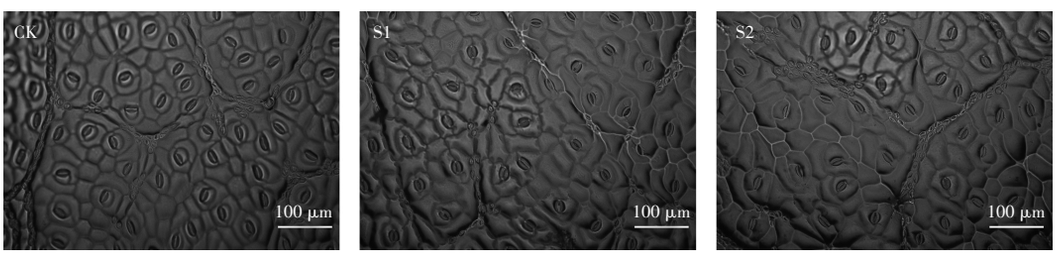


图4　遮荫对花生叶片气孔的影响

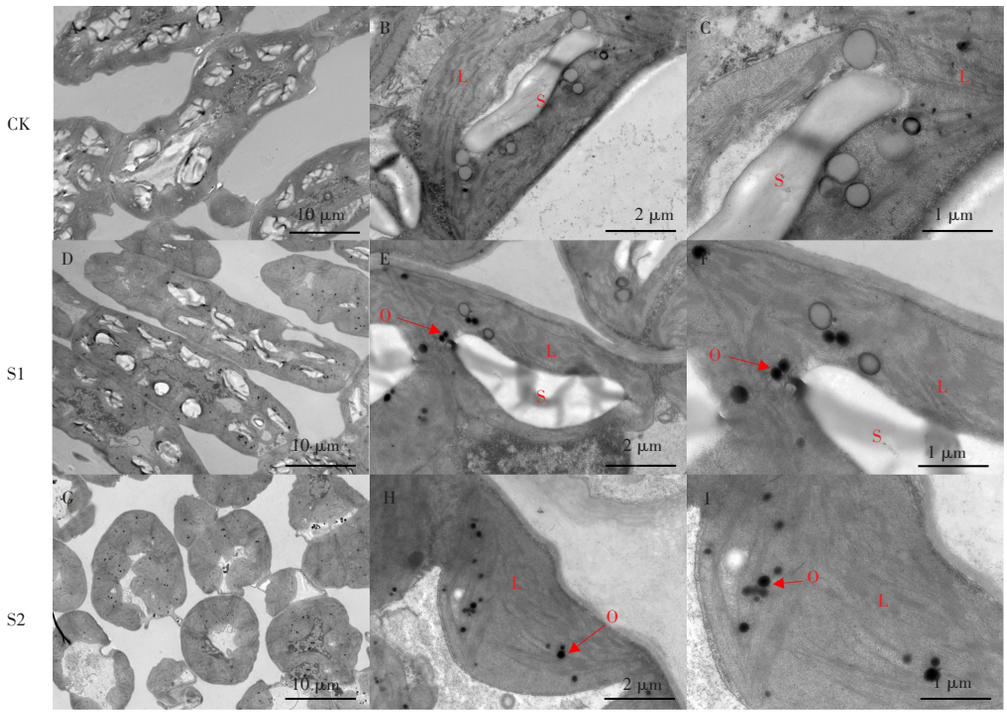
Figure 4　Effect of shading on stomata of peanut leaves

表3　遮荫对花生叶片气孔形态的影响

Table 3　Effect of shading on stomatal morphology of peanut leaves

处理 Treatment	气孔密度/(个·mm^{-2}) Stomatal density	气孔长度/μm Stomatal length	气孔宽度/μm Stomatal width	气孔面积/μm^2 Stomatal area
CK	199.67±6.11[a]	23.00±1.13[a]	14.99±0.45[b]	323.89±11.76[a]
S1	181.33±3.21[b]	19.49±0.32[b]	16.43±0.44[a]	272.21±6.52[b]
S2	162.67±4.73[c]	18.45±0.14[b]	16.73±0.20[a]	256.16±6.69[b]

2.2.3　遮荫对花生叶片叶绿体超微结构的影响　遮荫导致花生叶片叶绿体超微结构产生变化(图5和表4)。由图5可知,与CK相比,S1处理叶片细胞叶绿体呈稍扁平化,基粒片层数增加且分布密集;S2处理叶绿体被膜部分破损缺失,基粒片层模糊不清,淀粉粒数量明显减少,嗜锇颗粒数量则呈增加趋势。由表4可知,S1处理和S2处理的每细胞叶绿体个数与CK差异不显著,但S1处理较S2处理显著提高21.44%;S1处理的叶绿体长度和宽度与CK差异不显著,但S2处理较CK和S1处理分别显著增加13.44%~15.47%和21.22%~29.11%。



O.嗜锇颗粒;L.基粒片层;S.淀粉粒
O. Osmium-loving granules;L. Basal granules;S. Starch granules

图5 遮荫对花生叶片叶绿体超微结构的影响

Figure 5 Effect of shading on the ultrastructure of chloroplasts in peanut leaves

表4 遮荫对花生叶片叶绿体数目和形状的影响

Table 4 Effect of shading on the number and shape of chloroplasts in peanut leaves

处理 Treatment	每细胞叶绿体个数 Number of chloroplasts per cell	叶绿体长度/μm Chloroplast length	叶绿体宽度/μm Chloroplast width
CK	10.33±0.58[ab]	6.14±0.27[b]	2.92±0.08[b]
S1	11.33±1.15[a]	6.25±0.16[b]	3.11±0.26[b]
S2	9.33±0.58[b]	7.09±0.40[a]	3.77±0.15[a]

2.3 遮荫影响花生植株性状和解剖结构的综合评估

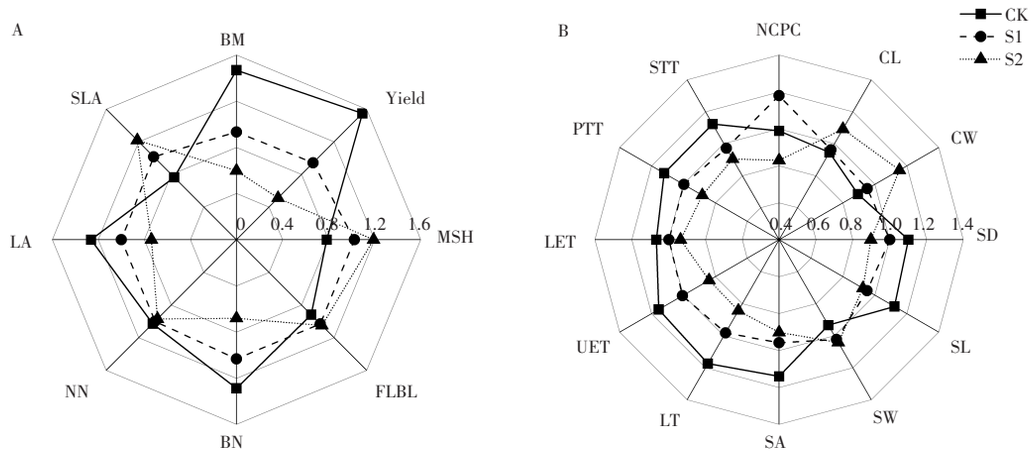
利用雷达图综合评估不同遮荫处理对花生植株形态和叶片结构的影响(图6)。遮荫导致花生生物量、花生产量、单株叶面积和分枝数减少,促使花生的主茎高度、第一对侧枝长和比叶面积增加,且重度遮荫(S2)的影响大于中度遮荫(S1);遮荫对主茎节数则无明显影响(图6A)。遮荫对叶片气孔密度、气孔长度、气孔面积、叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度具有负面影响,且趋势均为S2<S1<CK;对气孔宽度、叶绿体长度、叶绿体宽度产生正向影响,趋势为S2>S1>CK;而每细胞叶绿体个数则表现出S1>S2>CK的规律(图6B)。

2.4 花生植株形态与叶片结构的可塑性指数

不同遮荫处理下花生植株形态、叶片结构的可塑性指数(PI)如图7。可塑性指数排名前十的指标依次为生物量(BM)、分枝数(BN)、叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、主茎高度(MSH)、叶片厚度(LT)、上表皮厚度(UET)、第一对侧枝长(FLBL)、叶绿体宽度(CW)和栅栏组织厚度(PTT)。花生的植株形态和叶片结构均表现出较高的可塑性。

2.5 相关性分析

将花生植株形态与叶片结构各指标与花生生物量和产量进行斯皮尔曼相关性分析(图8)。结果发现,产量与BM、BN、LA、LT、UET、LET、PTT、STT、SD、SL和SA呈显著正相关;与MSH、FLBL、SLA、SW、CL和CW呈显著负相关,与NN、NCPC相关性不显著。BM与各指标的相关性,和产量与各指标相关性的趋势基本一致。



BM. 生物量;Yield. 产量;MSH. 主茎高度;FLBL. 第一对侧枝长;BN. 分枝数;NN. 主茎节数;LA. 叶面积;SLA. 比叶面积;SD. 气孔密度;SL. 气孔长度;SW. 气孔宽度; SA. 气孔面积;LT. 叶片厚度;UET. 上表皮厚度;LET. 下表皮厚度;PTT. 栅栏组织厚度;STT. 海绵组织厚度;NCPC. 每细胞叶绿体个数;CL. 叶绿体长度;CW. 叶绿体宽度。 下同

BM. Biomass; Yield. Pod yield;MSH. Main stem height;FLBL. First pair lateral branches length;BN. Branch number;NN. Node number;LA. Leaf area;SLA. Specific leaf area;SD. Stomatal density;SL. Stomatal length;SW. Stomatal width;SA. Stomatal area;LT. Leaf thickness;UET. Upper epidermis thickness;LET. Lower epidermis thickness;PTT. Palisade tissue thickness;STT. Spongy tissue thickness;NCPC. Number of chloroplasts per cell;CL. Chloroplast length;CW. Chloroplast width.　The same below

图6　遮荫影响花生植株形态(A)和叶片结构(B)的综合评估

Figure 6　Comprehensive evaluation of shading effects on peanut plant morphology (A) and leaf structure (B)

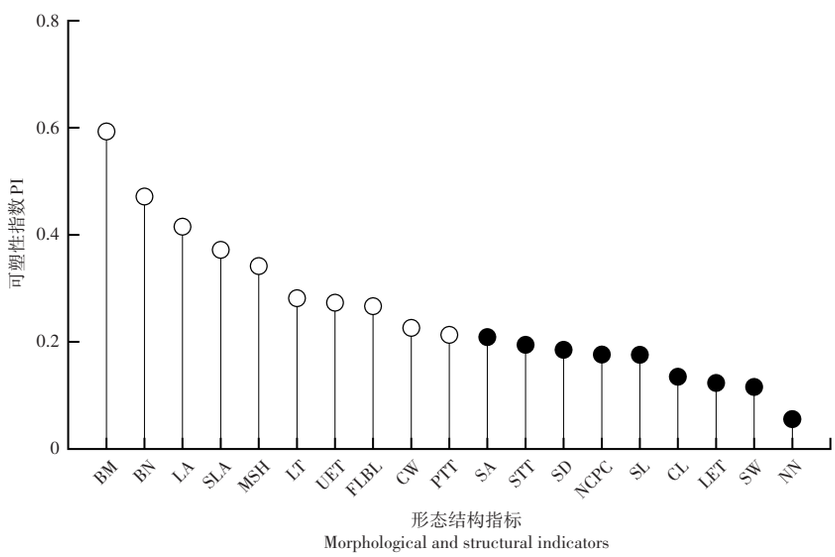


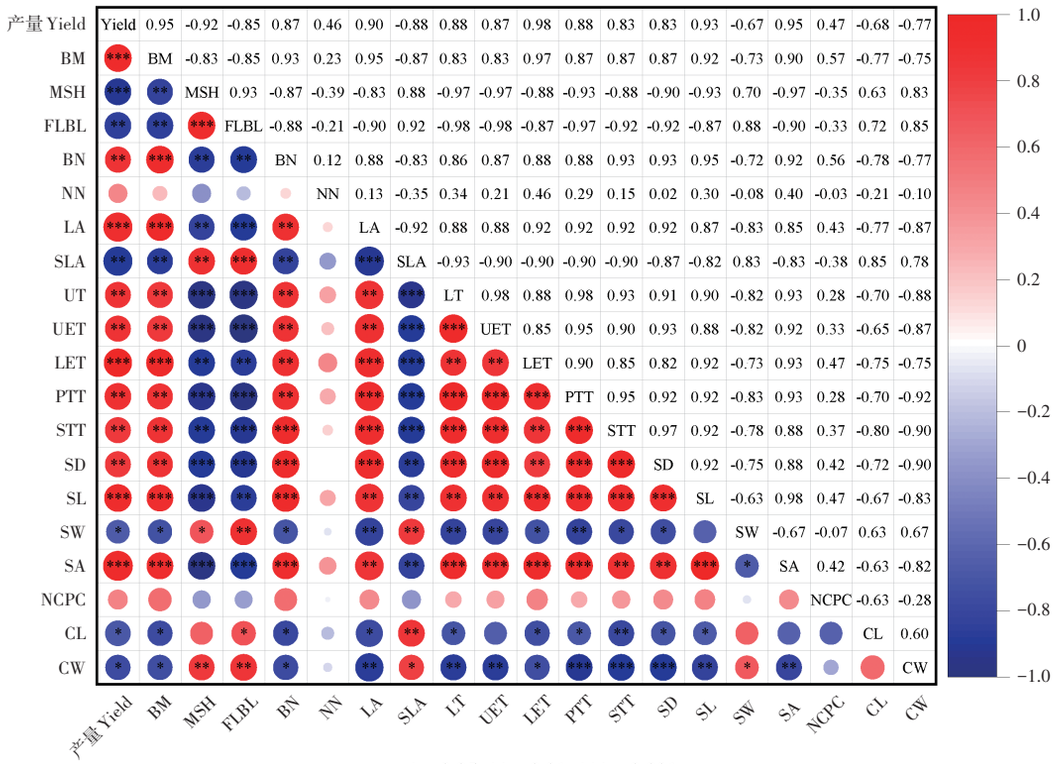
图7　花生植株形态与叶片结构的可塑性指数

Figure 7　Plasticity index of peanut plant morphology and leaf structure

3　讨论与结论

3.1　遮荫对花生植株形态可塑性的影响

遮荫作为一种环境胁迫,能够触发植物体内一系列的生理生化反应,可以使植物调整其生长模式和形态结构以适应光照强度的变化。本研究发现,花生在遮荫环境下具有很强的植株形态可塑性,花生主茎高度与第一对侧枝长度的随遮荫的程度增加而增长,分枝数则表现出相反趋势。这说明遮荫具有促进花生植株垂直生长,但抑制其分枝的趋势。这可能是因为在光照不足、资源有限的情况下,作物优化资源分配,将能量和养分更多地分配给徒长中的主茎和侧枝,而不是产生新的分枝[18]。本研究中遮荫对花生主茎节数的影响差异不显著,则说明遮荫主要影响植株的生长方向和枝条发展,而不



*p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001

图8 花生植株形态与叶片结构各指标的相关性分析

Figure 8 Correlation analysis of plant morphology and leaf structure indexes of peanut

是节点的数量。这表明花生在植株形态上的可塑性反应具有选择性，花生调整主茎高度、第一对侧枝长度等形态特征以适应光照变化，而保持着主茎节数的稳定性。这种稳定性可能是因为主茎节数与遗传特性和发育阶段有关，不易受环境因素的影响。此外，相关性分析也发现，主茎高度与生物量和产量均呈负相关，这说明增加主茎高度不会增加生物量，而是以牺牲生物量和产量为代价。

随着遮荫程度增加，花生单株叶面积呈递减趋势，而比叶面积反之。这应该是花生叶片适应遮荫胁迫的形态可塑性表现。叶面积直接关系到作物进行光合作用的能力，叶面积减小可能是作物在光照不足时做出的权衡，将有限的能量更多地分配到其他器官以维持生长和发育[19]。GOMMERS 等[20]研究也发现，遮荫导致光合产物更多地分配给茎杆，而牺牲了叶和根的发育。叶片比叶面积的增加有助于提高单位质量叶片的光捕获效率，最大限度增加对 CO_2 的吸收，但比叶面积增加会对叶片的羧化效率产生不利影响，导致作物减产[3]。这与本研究中比叶面积和花生产量呈显著负相关的结果相似。这可能是由于比叶面积增加导致花叶片变薄、叶绿体减少而引起的[21]。

3.2 遮荫对花生叶片结构可塑性的影响

叶片是植物进行光合作用的主要场所。叶片结构对遮荫环境的可塑性适应，与植物光合能力密切相关。本研究发现，正常光环境下花生叶片的上下表皮、栅栏组织和海绵组织细胞相对较大且排列紧密的；遮荫处理下则相对瘦小，排列疏松，且细胞间隙增大。这表明花生可能存在通过调整其叶片结构以适应低光照环境的潜在能力。这与李芳兰等[22]关于叶片对弱光环境的适应性变化，特别是表皮细胞和栅栏组织形状和排列结构的研究结果基本一致。这种变化可能会使光辐射穿透叶表皮而直达叶肉组织，提升叶肉细胞的光能捕获效率，以便有助于增强植物的光合作用能力，使其在弱光环境中也可以有效地进行能量转换[23]。本研究中遮荫处理下叶片变薄，这也可能是导致叶片比叶面积的增大的原因。WU 等[24]也认为弱光可以降低叶片厚度，减少栅栏细胞数目。但是由于栅栏组织变薄，可能会不利于 CO_2 的运输和溶解，导致变薄的叶片表现出较弱的光合能力[25]。

气孔在调节植物的气体交换和水分蒸腾中起着至关重要的作用。本研究发现，花生叶片的气孔密度、长度和面积随遮荫程度增加而降低，气孔宽度则随遮荫程度增加而增加。单位面积气孔的数量

减少应该是花生对遮荫做出的适应性响应,通过减少气孔数量,降低叶片的蒸腾速率,从而在光照不足时减少水分损失,提高水分利用效率。这与李盛蓝等[26]关于遮荫降低豆科作物叶片气孔密度、长度、宽度和面积的研究基本一致。花生叶片气孔长度减小的情况下,宽度增加,可能是为了增加气孔相对的有效面积,以增强气体交换效率。

叶绿体作为光合作用的工厂,其数量与光合速率成正比。本研究发现,遮荫对花生叶片叶绿体存在不利影响。中度遮荫使叶片细胞叶绿体呈现扁平化,可以增加叶绿体表面积,以便更有效地截获光能[27];基粒片层数增加且分布密集,可能是为了在有限的光照下促进光合作用效率最大化,使光能在较小的光合作用单位面积内被更有效利用[28]。而重度遮荫使叶片叶绿体被膜损伤和基粒片层模糊,表明叶绿体结构受到严重破坏,干扰光合作用的正常进行;淀粉粒数量减少、嗜锇颗粒数量增加,则可能是因为遮荫导致光合作用产物合成和物质转运变缓。这与FAN等[29]关于花生对弱光环境适应性研究结果一致。花生为适应弱光环境,增强对光的吸收和向光系统Ⅱ的反应中心转移,但这些光能并没有完全转化为光合产物。吴正锋等[16]研究也发现,花生处于严重的弱光胁迫时,其叶绿体基粒片层遭到破坏,基粒发育不完全,导致叶片捕获光能的能力显著降低。中度遮荫使花生叶片叶绿体数量增加,而重度遮荫减少。这可能是因为一定程度的遮荫促使花生产生相对较多的叶绿体,以吸收更多光能;但在遮荫超过一定程度后,弱光抑制叶绿体合成[30]。

综上所述,在遮荫胁迫下,花生植株形态的可塑性表现出主茎高度和侧枝长度增加、叶面积减小和比叶面积的增大,以适应弱光环境,但这种适应性生长是以牺牲生物量和产量为代价的;花生植株通过调整叶片结构和叶绿体功能来适应不同程度的遮荫环境,减少气孔密度以降低水分损失,优化叶肉细胞结构以提高光能捕获效率,但过度遮荫容易导致叶绿体结构损坏,影响光合作用。植株形态和叶片结构的差异是花生对遮荫胁迫的表型适应性与可塑性反应,表达了花生在不同程度遮荫环境下的生存策略。

参考文献:

[1] 朱润军,杨　巧,李仕杰,等.植物表型可塑性对环境因子的响应研究进展[J].西南林业大学学报(自然科学),2021,41(1):183-187.

[2] LI G J,HU S Q,ZHAO X Y,et al.Mechanisms of the morphological plasticity induced by phytohormones and the environment in plants[J].International Journal of Molecular Sciences,2021,22(2):765.

[3] WU Y S,CHEN P,GONG W Z,et al.Morphological and physiological variation of soybean seedlings in response to shade[J].Frontiers in Plant Science,2022,13:1015414.

[4] HUSSAIN S,PANG T,IQBAL N,et al.Acclimation strategy and plasticity of different soybean genotypes in intercropping[J].Functional Plant Biology:FPB,2020,47(7):592-610.

[5] SHAFIQ I,HUSSAIN S,ALI RAZA M,et al.Crop photosynthetic response to light quality and light intensity[J].Journal of Integrative Agriculture,2021,20(1):4-23.

[6] LYU X G,MU R L,LIU B.Shade avoidance syndrome in soybean and ideotype toward shade tolerance[J].Molecular Breeding:New Strategies in Plant Improvement,2023,43(4):31.

[7] 覃凤飞,李　强,崔棹茗,等.越冬期遮阴条件下3个不同秋眠型紫花苜蓿品种叶片解剖结构与其光生态适应性[J].植物生态学报,2012,36(4):333-345.

[8] 范元芳,杨　峰,刘沁林,等.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.

[9] 段贝贝,赵成章,徐　婷,等.兰州北山不同坡向刺槐叶脉密度与气孔性状的关联性分析[J].植物生态学报,2016,40(12):1289-1297.

[10] AJMI A,VÁZQUEZ S,MORALES F,et al.Prolonged artificial shade affects morphological,anatomical,biochemical and ecophysiological behavior of young olive trees (cv.Arbosana)[J].Scientia Horticulturae,2018,241:275-284.

[11] 雷　怡,高　静,王　琪,等.弱光对南北大豆品种叶片结构与光合特性的影响[J].四川农业大学学报,2023,41(5):755-764.

[12] WEI H B,KONG D X,YANG J,et al.Light regulation of stomatal development and patterning:Shifting the paradigm from Arabidopsis to grasses[J].Plant Communications,2020,1(2):100030.

[13] 孟宪敏,季延海,孙旺旺,等.两个番茄品种叶绿体超微结构及光合生理对弱光胁迫的响应[J].中国农业科学,2021,54

(5):1017-1028.

[14] 刘 柱,孟维伟,南镇武,等.盐碱地不同种植模式对谷子花生生长发育及产量形成的影响[J].花生学报,2019,48(2):31-37.

[15] 林松明.玉米花生间作对花生产量形成的影响及其钙调控生理机理研究[D].长沙:湖南农业大学,2020.

[16] 吴正锋,孙学武,王才斌,等.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[J].植物生态学报,2014,38(7):740-748.

[17] SHI G R,CAI Q S.Leaf plasticity in peanut (*Arachis hypogaea* L.) in response to heavy metal stress[J].Environmental And Experimental Botany,2009,67(1):112-117.

[18] WU Y S,YANG F,Gong W Z,et al.Shade adaptive response and yield analysis of different soybean genotypes in relay intercropping systems[J].Journal of Integrative Agriculture,2017,16(6):1331-1340.

[19] 范元芳,杨 峰,王 锐,等.弱光对大豆生长、光合特性及产量的影响[J].中国油料作物学报,2016,38(1):71-76.

[20] GOMMERS C M M,VISSER E J W,ST ONGE K R,et al.Shade tolerance:When growing tall is not an option[J].Trends in Plant Science,2013,18(2):65-71.

[21] LIU Z,NAN Z W,LIN S M,et al.Organ removal of maize increases peanut canopy photosynthetic capacity,dry matter accumulation,and yield in maize/peanut intercropping[J].Frontiers in Plant Science,2023,14:1266969.

[22] 李芳兰,包维楷.植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J].植物学通报,2005,40(增刊1):118-127.

[23] CARRIQUÍ M,NADAL M,FLEXAS J.Acclimation of mesophyll conductance and anatomy to light during leaf aging in Arabidopsis thaliana[J].Physiologia Plantarum,2021,172(4):1894-1907.

[24] WU Y S,GONG W Z,YANG W Y.Shade inhibits leaf size by controlling cell proliferation and enlargement in soybean[J].Scientific Reports,2017,7:9259.

[25] TERASHIMA I,HANBA Y T,THOLEN D,et al.Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis[J].Plant Physiology,2011,155(1):108-116.

[26] 李盛蓝,谭婷婷,范元芳,等.玉米荫蔽对大豆光合特性与叶脉、气孔特征的影响[J].中国农业科学,2019,52(21):3782-3793.

[27] HAN S,CHEN S M,SONG A P,et al.Photosynthetic responses of Chrysanthemum morifolium to growth irradiance:Morphology,anatomy and chloroplast ultrastructure[J].Photosynthetica,2017,55(1):184-192.

[28] 姚允聪,王绍辉,孔 云.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[J].中国农业科学,2007,40(4):855-863.

[29] FAN Y F,CHEN J X,WANG Z L,et al.Soybean (Glycine max L.Merr.) seedlings response to shading:Leaf structure,photosynthesis and proteomic analysis[J].BMC Plant Biology,2019,19(1):34.

[30] REN B Z,CUI H Y,CAMBERATO J J,et al.Effects of shading on the photosynthetic characteristics and mesophyll cell ultrastructure of summer maize[J].The Science of Nature,2016,103(7):67.

[责任编辑 马迎杰]