

密植对薄荷叶片光系统II功能的影响

李涛^{1,2}, 姜闯道^{2,*}

¹山西农业大学林学院植物科学系, 山西太谷030801; ²中国科学院植物研究所北方资源植物重点实验室, 北京100093

摘要: 通过气体交换、荧光诱导动力学和荧光淬灭动力学等技术探讨了种植密度对薄荷光合特性及光系统II (PSII)功能的影响。结果显示: 增加种植密度会显著降低单株的总叶面积、叶绿素含量和光饱和光合速率, 但对叶片的表现量子效率(AQY)影响较小。随着种植密度的升高, 叶片的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)明显改变, 但最大光化学效率(ϕ_{Po})变化不大; 进一步分析表明, 叶片单位截面有活性反应中心的数量(RC/CS_0)和单位面积吸收(ABS/CS_0)、捕获(TR_0/CS_0)及用于电子传递的能量(ET_0/CS_0)均下降。在光下, 密植还诱导PSII实际光化学量子效率(Φ_{PSII})下降, 而非光化学淬灭(NPQ)升高。因此, 密植抑制了薄荷叶片的光合能力和PSII功能, 并进而导致光下PSII的光能利用下降和激发能耗散增强。

关键词: 薄荷; 光合速率; 叶绿素荧光; 激发能分配

农业生产是一个群体过程, 而合理密植是作物获得高产的有效途径之一(Hashemi等2005; López-Bellido等2005)。增加种植密度能在一定范围内提高单位土地面积的作物生物量与产量, 但不可避免的会降低单株的生物量和产量(刘伟等2011; Tokatlidis和Koutroubas 2004), 这通常会涉及个体与群体对生长资源的竞争(吕丽华等2008; Hashemi等2005; Marchiori等2014)。一方面, 提高种植密度会增强植株间的相互遮阴, 限制单株对光能的捕获与利用, 影响叶片的形态结构, 导致光合速率降低, 进而制约作物的生长发育(张永丽等2005; Marchiori等2014; Li等2015); 另一方面, 种植密度升高还会加剧根系对地下水肥资源和生长空间的竞争(Hashemi等2005; Jensen等2011), 影响地上部器官(如叶片)的结构与功能。因此, 密植条件下单株光合速率的下降可能同时与个体对地上、地下生长资源的双重竞争压力有关。

光系统II (PSII)作为光合机构的重要组分, 主要与光能吸收、传递及转化有关, 对环境胁迫非常敏感(孙小玲等2010; Baker 1991)。大量研究表明, 遮阴条件下植物会通过增加PSII天线色素的含量来弥补因光强减弱而降低的光能捕获, 从而维持弱光下的光合作用(韩霜和陈发棣2013; 李志真等2014; 孙小玲等2010; Niinemets 2010; Wittmann等2001)。相反, 强光下植物则会通过减少PSII天线色素的含量来避免捕获过多的光能, 同时增强激发能耗散和抗氧化能力去抵御强光对PSII及相关光合机构的伤害(杨兴洪等2005; Anderson等1988; Green和Kruger 2001; Zhao等2012)。在大田生产中, 密植群体较高的叶面积指数会加剧植株

间的相互遮阴, 群体中的单株就类似于生长在一个弱光环境中(吕丽华等2008; Li等2015)。但密植条件下PSII的功能将如何调整, 以及是否与遮阴时的变化相一致尚不清楚。因此, 我们希望揭示叶片PSII响应密植环境时的规律, 以及光下激发能分配的变化。

薄荷作为一种药食两用的重要经济作物, 社会需求量大。为实现薄荷的优质高产, 合理密植始终是人们关注的焦点。薄荷地下茎具有较强的无性快繁能力, 定植后能迅速扩大群体密度, 进而加剧个体间对地上部光照和地下矿质资源的竞争。为阐述密植环境对薄荷PSII功能的影响, 本文通过气体交换、叶绿素荧光诱导动力学及淬灭动力学等技术, 研究了密度增加时叶片PSII光能吸收、捕获、传递和分配的变化, 为理解密植条件下薄荷光合作用的变化规律及栽培中的提质增效提供实验参考。

材料与方法

1 材料培养与试验设计

薄荷(*Mentha haplocalyx* Briq.)幼苗于中国科学院植物研究所繁育, 随后开展试验。在苗圃挑选均一健壮的薄荷苗, 按低密度(45株·m⁻²)、中密度(112株·m⁻²)和高密度(171株·m⁻²) 3个密度梯度将幼苗定植到底部留有孔并装填有栽培基质的培育箱(长×宽×高=42 cm×32 cm×22 cm)中, 栽培基质

收稿 2017-04-17 修定 2017-06-23

资助 国家自然科学基金(31571576)和山西农业大学科技创新基金及博士科研启动项目(2015YJ25)。

* 通讯作者(E-mail: jcdao@ibcas.ac.cn)。

按照草炭:黄土:沙子:蛭石:活性炭=5:3:1:1:0.3的体积比进行充分混匀。每个密度各设置6个重复,单叶参数的测定选择第6叶位的新生功能叶(从上至下)。

2 植株叶面积的测定

在植株生长到40 d,使用AM100叶面积仪(ADC, 英国)测定薄荷的单叶面积,并统计单株与群体的总叶面积。

3 叶片气体交换参数的测定

参照Jiang等(2011)的实验方法,采用CIRAS-2型便携式光合仪(PP-Systems, 美国),在6~7月晴天上午的8:30~11:00测定薄荷叶片的气体交换参数。测定光响应曲线时采用LED光源控制光量子通量密度(PPFD),光强梯度设定为2 000、1 600、1 200、1 000、800、600、400、300、200、100、50、20、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,空气相对湿度控制在80%,大气 CO_2 浓度处于370~390 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,温度为28~30°C,测定过程中每间隔180 s记录一次数据。根据上述测定结果,参考Farquhar等(2001)的方法分析光合-光响应曲线,获得薄荷叶片的表现量子效率(AQY)和最大净光合速率(A_{max})。

4 叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线及荧光参数的测定

参考李鹏民等(2005)、Jiang等(2011)和Zhang等(2012)的实验方法,选择连续激发式荧光仪Handy-PEA (Hansatech, 英国)测定叶绿素荧光参数。先将薄荷植株经过一夜的充分暗适应,在凌晨6:00测定快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P曲线),获得叶片暗适应下的初始荧光产量(F_0)、暗适应下的最大荧光产量(F_m)、2 ms时的荧光强度(F_j)、30 ms时的荧光强度(F_i)、暗适应下光系统II (PSII)的最大光化学效率(ϕ_{Po}),以及单位面积吸收的光能(ABS/CS_0)、单位面积捕获的光能(TR_0/CS_0)、单位面积电子传递的量子产额(ET_0/CS_0)和单位面积有活性反应中心的数量(RC/CS_0)等参数。

5 叶片叶绿素荧光淬灭动力学参数的测定

参考姜闯道等(2004)、杨兴洪等(2005)、Demmig-Adams和Adams (1996)、Genty等(1989)的测定及计算方法,使用调制脉冲式荧光仪FMS-2 (Hansatech, 英国)测定下列参数:首先测定薄荷叶片暗适应后的初始荧光产量(F_0),然后打开强饱和脉冲光(8 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)获得最大荧光产量(F_m),再

施加作用光(1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)测定稳态叶绿素荧光产量(F_s),接着打开强饱和脉冲光测定光适应下的最大荧光(F_m'),随后关闭作用光并打开远红光记录光适应下的最小荧光(F_0')。根据上面的测定结果计算以下参数:光适应下的PSII实际光化学效率 $[\Phi_{\text{PSII}}=(F_m'-F_s)/F_m']$ 和非光化学淬灭 $[\text{NPQ}=(F_m/F_m'-1)]$ 。

6 叶片叶绿素含量的测定

参考Arnon (1949)的实验方法并略作修改,首先用蒸馏水原位清洗掉叶片表面灰尘。晾干后剪下新鲜叶片并称量鲜样1 g,切成5 mm²左右的细块放入试管中,加入20 mL 80%的丙酮溶液。摇匀并在暗处浸提48 h后再定容至25 mL,用紫外可见分光光度计(UV-8000S, 中国)分别在663、646和470 nm处测定提取液的吸光度,计算叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素和类胡萝卜素的含量。

7 数据分析

通过统计分析软件SPSS (Version 18.0)对数据进行方差分析(One-way ANOVA),并检验差异显著性($P=0.05$),采用Sigmaplot 10.0软件进行数据制图。

实验结果

1 密植对薄荷总叶面积和光合色素含量的影响

种植密度增加时,单株总叶面积显著降低,群体的总叶面积却明显升高(表1)。如图1所示,总叶绿素、叶绿素a、叶绿素b和类别胡萝卜素含量在密植群体中均显著下降。因此,种植密度升高明显降低了单株的总叶面积和叶绿素含量。

2 密植对薄荷叶片光合速率的影响

如图2所示,薄荷的光合速率-光响应曲线在各种种植密度间的变化趋势相似。在弱光条件下,不同密度处理间薄荷的光合速率(P_n)无明显差异,但随着光强的升高,低密度的光合速率逐渐大于中密

表1 密植对薄荷单株与群体总叶面积的影响

Table 1 Effects of close planting on the total leaf area in single plant and population of *M. haplocalyx*

种植密度	单株总叶面积/cm ²	群体总叶面积/cm ²
低密度	924.8040±24.4006 ^a	5 548.8239±107.1434 ^c
中密度	525.8142±14.6538 ^b	8 938.8406±237.6768 ^b
高密度	403.2765±8.8018 ^c	9 678.6352±98.8591 ^a

表中同一测定项目内不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$),表2同此。

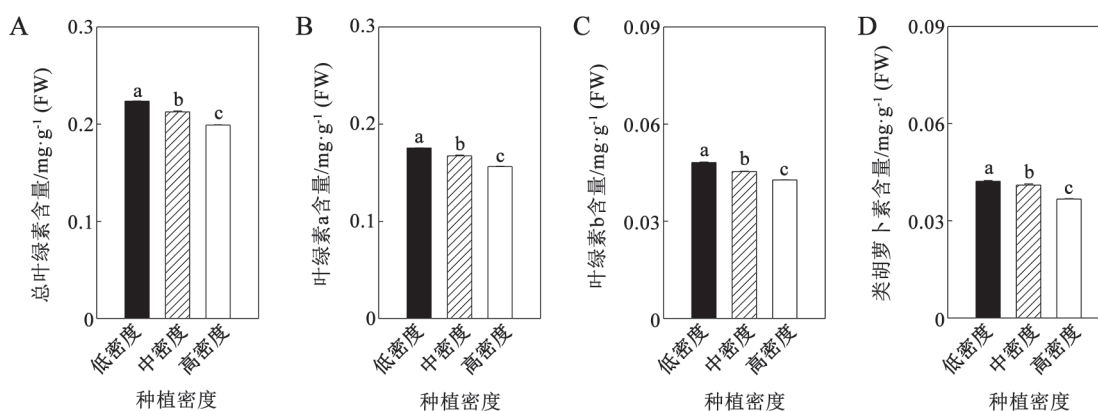


图1 密植对薄荷叶片光合色素含量的影响

Fig.1 Effects of close planting on the photosynthetic pigments content in *M. haplocalyx* leaves

图中同一测定项目内柱形上的不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$), 图3、5同此。

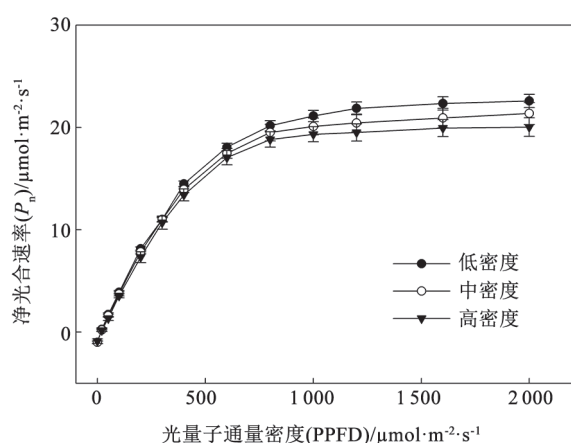


图2 密植对薄荷叶片光合-光响应曲线的影响

Fig.2 Effects of close planting on the photosynthetic light response curve in *M. haplocalyx* leaves

度和高密度的(图2)。在光强约为 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 不同密度条件下薄荷的光合速率都接近光饱和(图2), 但在饱和光强下薄荷的最大净光合速率(A_{max})随种植密度的增加而降低(图2和3-A)。此外, 薄荷的表观量子效率(AQY)也随种植密度的升高而略有下降, 但差异并不显著(图3-B)。因此, 增加种植密度能够在一定程度上抑制薄荷的饱和光合速率, 但未明显提高叶片的弱光利用能力。

3 密植对薄荷叶片快速叶绿素荧光诱导动力学的影响

叶绿素荧光诱导动力学可以反映叶片PSII的功能和状态变化(李鹏民等2005; 张葳等2013; Zhang等2012)。图4表明, 薄荷叶片的快速叶绿素

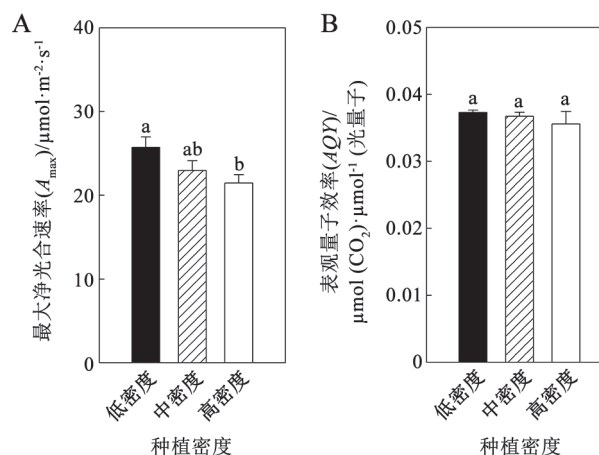


图3 密植对薄荷叶片(A)最大净光合速率和(B)表观量子效率的影响

Fig.3 Effects of close planting on (A) the maximum net photosynthetic rate (A_{max}) and (B) the apparent quantum yield (AQY) in *M. haplocalyx* leaves

荧光诱导动力学曲线(OJIP)在3个种植密度间有明显差异。统计各特征位点的荧光参数表明, 暗适应下叶片的初始荧光产量(F_0)、最大荧光产量(F_m)、2 ms时的荧光强度(F_j)和30 ms时的荧光强度(F_i)均随种植密度的升高而显著下降, 但PSII的最大光化学效率(ϕ_{p0})无明显变化(表2)。因此, 密植栽培虽然降低了OJIP曲线的荧光强度, 但对暗适应叶片PSII最大光化学效率(ϕ_{p0})的影响较小。为更准确的探讨种植密度对叶片PSII光化学特性的影响, 我们又分析了激发能分配的变化。如图5所示, 叶片单位截面有活性反应中心的数量(RC/CS_0)和单位

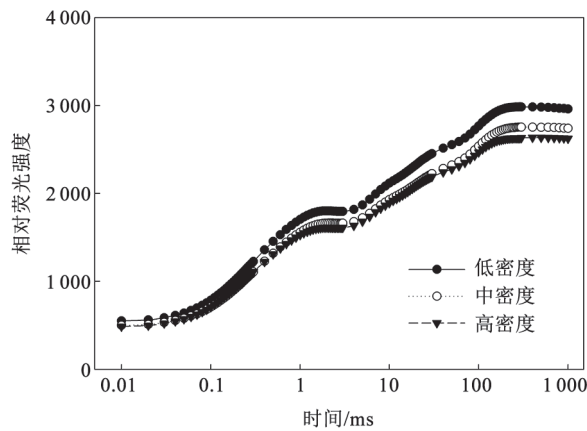


图4 密植对薄荷叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)的影响

Fig.4 Effects of close planting on the chlorophyll a fluorescence transient (OJIP) in *M. haplocalyx* leaves

表2 密植对薄荷叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)特征参数的影响

Table 2 Effects of close planting on the parameters of chlorophyll a fluorescence transient (OJIP) in *M. haplocalyx* leaves

种植密度	F_0	F_m	F_j	F_i	ϕ_{Po}
低密度	498.95±6.48 ^a	2 986.63±40.49 ^a	1 801.58±18.26 ^a	2 453.00±41.23 ^a	0.83±0.00 ^a
中密度	452.26±8.52 ^b	2 755.63±45.65 ^b	1 662.26±31.87 ^b	2 225.00±35.41 ^b	0.84±0.00 ^a
高密度	439.78±10.35 ^b	2 635.44±51.33 ^b	1 611.13±30.82 ^b	2 190.26±38.75 ^b	0.83±0.00 ^a

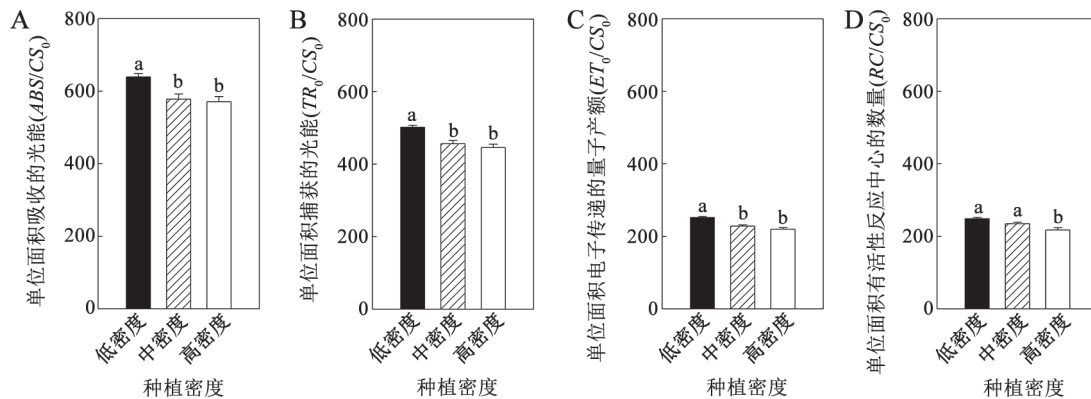


图5 密植对薄荷叶片光化学活性参数的影响

Fig.5 Effects of close planting on the parameters of photochemistry activity in *M. haplocalyx* leaves

讨 论

本研究中,密植导致薄荷单株的叶面积和叶片叶绿素含量明显降低(表1和图1),这减少了个体的光能吸收;而且,叶片光合能力的下降更是直接限制了光合产物的合成(图2和3)。在前期的研究中,我们也证实了种植密度升高能显著降低薄荷

面积吸收(ABS/CS_0)、捕获(TR_0/CS_0)及用于电子传递的能量(ET_0/CS_0)均随种植密度的升高而明显降低。进一步分析表明,不同密植条件下 RC/CS_0 还随叶绿素含量的下降而降低(图6)。因此,种植密度在一定程度上能够影响薄荷暗适应叶片PSII的功能和激发能分配。

4 密植对薄荷叶片荧光淬灭动力学的影响

在分析暗适应下快速荧光的基础上,我们又进一步探讨了光下荧光淬灭动力学特征参数的变化。如图7所示,低密度条件下薄荷叶片的PSII实际光化学量子效率(Φ_{PSII})一直大于中、高密度的,但非光化学淬灭(NPQ)最低。上述结果表明,密植时PSII捕获的光量子中用于光化学反应的比例下降,而用于热耗散的比例升高(图7)。因此,密植栽培会影响光下叶片PSII的激发能分配。

单株的生物量(李涛等2012)。不过,密植条件下薄荷饱和光合速率降低较小,而单株叶面积的下降幅度可达40%以上(表1和图2、3)。很显然,后者对密植环境更敏感。因此,单株总叶面积的大幅减小应是薄荷个体生长受限的主要原因。

叶绿体是植物进行光合作用的场所,而叶绿

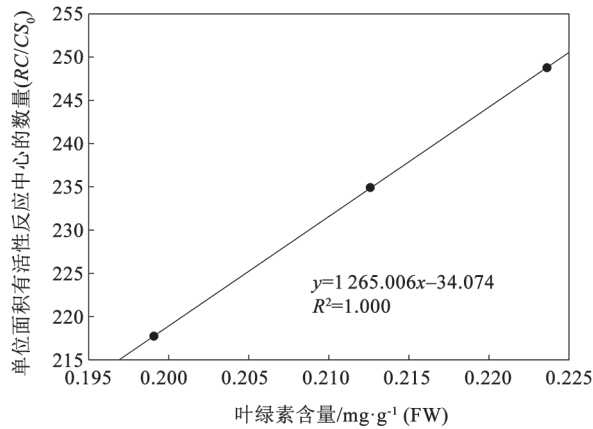


图6 不同密植条件下薄荷叶片 RC/CS_0 与叶绿素含量的关系
Fig.6 Relationship between RC/CS_0 and total chlorophyll content in *M. haplocalyx* leaves under different close planting

素含量常被用来衡量叶片的光能吸收(Lin等2009; Zhang等2012)。相对于强光下生长的植株,人为遮阴条件下叶片的叶绿素含量通常较高(李志真等2014; Zhao等2012),这有利于植株在弱光环境下增强叶片的光能捕获,从而维持光合作用(韩霜和陈发棣2013; Niinemets 2010; Wittmann等2001)。在生产实践中,密植会因单株间的相互遮阴而易形成局部的弱光环境(吕丽华等2008; Li等2015; Marchiori等2014)。本研究中,高密度群体的冠层光强较低密度群体下降了约40% (数据未列出)。但薄荷的叶绿素含量并没有增加,而是下降的(图1)。显然,人工模拟的弱光环境与高密度的自遮阴对叶绿素含量的影响是有差异的。有研究表明,在不排除田

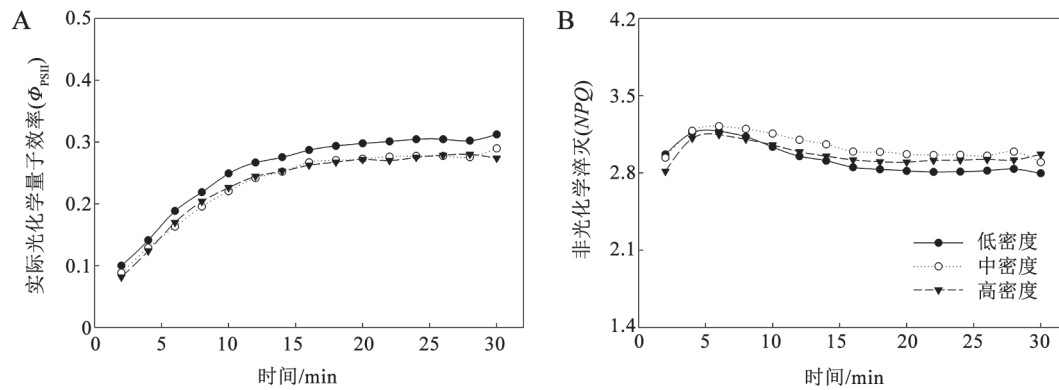


图7 密植对薄荷叶片(A) PSII实际光化学量子效率(Φ_{psii})和(B)非光化学淬灭(NPQ)的影响
Fig.7 Effects of close planting on (A) the actual photosystem II efficiency (Φ_{psii}) and (B) non-photochemical fluorescence quenching (NPQ) in *M. haplocalyx* leaves

间根系竞争的前提下,增加种植密度能够降低叶片的叶绿素含量(陈传永等2010; 刘伟等2011; 吕丽华等2008; 张永丽等2005)。但当排除田间根系竞争时,我们发现增加种植密度会引起叶片的叶绿素含量升高(Li等2014, 2015)。因此,密植很可能加剧了薄荷根系对地下土壤资源的竞争而在一定程度上致使弱光下叶片的叶绿素含量不升反降,并进而减少了叶片的光能吸收。通常,遮阴下生长的叶片叶绿素含量的大幅增加往往伴随着表观量子效率的提高,从而增强植物的弱光吸收和捕获能力(韩霜和陈发棣2013; 孙小玲等2010; Zou等2015)。但在本研究中,密植条件下叶片叶绿素含量的下降可能是高密度植株 AQY 没有明显升高的重要原因(图3-B),同时也限制了薄荷的弱光利用能力。

叶绿素(包括叶绿素a和b)不仅是PSII的捕光色素,而且叶绿素a还是构成反应中心的重要组分,所以叶绿素含量会影响反应中心的数量(孙小玲等2010; 张葳等2013; Zhang等2012)。因此,伴随着种植密度的增加,叶片PSII反应中心的数量(RC/CS_0)会随着叶绿素含量的降低而减少(图1、5-D和6)。而且,密植条件下的薄荷植株即使经过充分的暗适应,其叶片的 ABS/CS_0 、 TR_0/CS_0 和 ET_0/CS_0 仍表现为下降(图5-A、B、C),这说明密植栽培能够影响PSII的功能。因此,光系统II数量和功能的改变可能是薄荷对密植环境的一种适应,也可能在一定程度上与光合能力的降低有关。不过,我们也观察到PSII最大光化学效率(ϕ_{p_0})未发生明显变化(表2)。众所周知,最大光化学效率是PSII捕获光能占

吸收光能的比例(Strasser等2000)。由于本研究中单位截面的光能吸收和捕获同时下降,而且降幅相似(图5),所以这可能是该比例变化较小的原因。此外,高密度植株光下叶片不仅饱和光合速率显著小于低密度群体(图2和3),而且叶片捕获的光能中用于光化学反应的比率(Φ_{PSII})明显较低,但热耗散(NPQ)增强(图7)。因此,密植还会通过影响薄荷叶片的光合速率,进而反馈调节光下PSII的激发能分配。

综上所述,密植条件下薄荷单株叶面积的大幅减小和光合能力的下降是个体光合效率降低的重要原因;密植能够抑制薄荷叶片的光合能力和PSII功能,致使光下PSII光能利用下降而激发能耗散增强。

参考文献

- Anderson JM, Chow WS, Goodchild DJ (1988). Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation. *Aust J Plant Physiol*, 15: 11–26
- Arnon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts: Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol*, 24 (1): 1–5
- Baker NR (1991). A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol Plant*, 81: 563–570
- Chen CY, Hou HP, Li Q, Zhu P, Zhang ZY, Dong ZQ, Zhao M (2010). Effects of planting density on photosynthetic characteristics and changes of carbon and nitrogen in leaf of different corn hybrids. *Acta Agron Sin*, 36 (5): 871–878 (in Chinese with English abstract) [陈传永, 侯海鹏, 李强, 朱平, 张振勇, 董志强, 赵明 (2010). 种植密度对不同玉米品种叶片光合特性与碳、氮变化的影响. *作物学报*, 36 (5): 871–878]
- Demmig-Adams B, Adams III WW (1996). Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 198: 460–470
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (2001). Models of photosynthesis. *Plant Physiol*, 125: 42–45
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 990: 87–92
- Green DS, Kruger EL (2001). Light-mediated constraints on leaf function correlate with leaf structure among deciduous and evergreen tree species. *Tree Physiol*, 21: 1341–1346
- Han S, Chen FD (2013). Research progress in plant response to weak light. *Plant Physiol J*, 49 (4): 309–316 (in Chinese with English abstract) [韩霜, 陈发棣(2013). 植物对弱光的响应研究进展. *植物生理学报*, 49 (4): 309–316]
- Hashemi AM, Herbert SJ, Putnam DH (2005). Yield response of corn to crowding stress. *Agron J*, 97: 839–846
- Jensen AM, Löf M, Gardiner ES (2011). Effects of above- and below-ground competition from shrubs on photosynthesis, transpiration and growth in *Quercus robur* L. seedlings. *Environ Exp Bot*, 71: 367–375
- Jiang CD, Gao HY, Zou Q, Jiang GM (2004). Photosynthetic characteristics and photoprotective mechanisms during leaf development of soybean plants grown in the field. *J Plant Physiol Mol Biol*, 30 (4): 428–434 (in Chinese with English abstract) [姜闯道, 高辉远, 邹琦, 蒋高明(2004). 田间大豆叶片成长过程中的光合特性及光破坏防御机制. *植物生理与分子生物学学报*, 30 (4): 428–434]
- Jiang CD, Wang X, Gao HY, Shi L, Chow WS (2011). Systemic regulation of leaf anatomical structure, photosynthetic performance, and high-light tolerance in sorghum. *Plant Physiol*, 155: 1416–1424
- Li PM, Gao HY, Strasser RJ (2005). Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *J Plant Physiol Mol Biol*, 31 (6): 559–566 (in Chinese with English abstract) [李鹏民, 高辉远, Strasser RJ (2005). 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. *植物生理与分子生物学学报*, 31 (6): 559–566]
- Li T, Liu LN, Jiang CD, Liu YJ, Shi L (2014). Effects of mutual shading on the regulation of photosynthesis in field-grown sorghum. *J Photoch Photobio B*, 137: 31–38
- Li T, Liu YJ, Bai HT, Shi L, Jiang CD (2012). Effects of planting density on growth strategies and photosynthetic characteristics of *Mentha haplocalyx* Briq. *Plant Physiol J*, 48 (9): 895–900 (in Chinese with English abstract) [李涛, 刘玉军, 白红彤, 石雷, 姜闯道(2012). 栽培密度对薄荷生长策略和光合特性的影响. *植物生理学报*, 48 (9): 895–900]
- Li T, Liu YJ, Shi L, Jiang CD (2015). Systemic regulation of photosynthetic function in field-grown sorghum. *Plant Physiol Bioch*, 94: 86–94
- Li ZZ, Liu DH, Zhao SW, Jiang CD, Shi L (2014). Mechanisms of photoinhibition induced by high light in *Hosta* grown outdoors. *Chin J Plant Ecol*, 38 (7): 720–728 (in Chinese with English abstract) [李志真, 刘东焕, 赵世伟, 姜闯道, 石雷(2014). 环境强光诱导玉簪叶片光抑制的机制. *植物生态学报*, 38 (7): 720–728]
- Lin ZH, Chen LS, Chen RB, Zhang FZ, Jiang HX, Tang N (2009). CO₂ assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tea leaves in response to phosphorus supply. *BMC Plant Biol*, 9: 43
- Liu W, Zhang JW, Lü P, Yang JS, Liu P, Dong ST, Li DH, Sun QQ (2011). Effect of plant density on grain yield dry matter accumulation and partitioning in summer maize cultivar denghai 661. *Acta Agron Sin*, 37 (7): 1301–1307 (in Chinese with English abstract) [刘伟, 张吉旺, 吕鹏, 杨今胜, 刘鹏, 董树亭, 李登海, 孙庆泉(2011). 种植密度对高产夏玉米登海661产量及干物质积累与分配的影响. *作物学报*, 37 (7): 1301–1307]
- López-Bellido FJ, López-Bellido L, López-Bellido RJ (2005). Competition, growth and yield of faba bean (*Vicia faba* L.). *Eur J Agron*, 23: 359–378
- Lü LH, Tao HB, Xia LK, Zhang YJ, Zhao M, Zhao JR, Wang P (2008). Canopy structure and photosynthesis traits of summer maize under different planting densities. *Acta Agron Sin*, 34 (3): 447–455

- (in Chinese with English abstract) [吕丽华, 陶洪斌, 夏来坤, 张雅杰, 赵明, 赵久然, 王璞(2008). 不同种植密度下的夏玉米冠层结构及光合特性. 作物学报, 34 (3): 447-455]
- Marchiori PER, Machado EC, Ribeiro RV (2014). Photosynthetic limitations imposed by self-shading in field-grown sugarcane varieties. *Field Crop Res*, 155: 30-37
- Niinemets (2010). A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol Res*, 25: 693-714
- Strasser RJ, Srivastava A, Tsimilli-Michael M (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus M, Pathre U, Mohanty P (eds). *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation*. London: Taylor and Francis Press, 445-483
- Sun XL, Xu YF, Ma LY, Zhou H (2010). A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment. *Chin J Plant Ecol*, 34 (8): 989-999 (in Chinese with English abstract) [孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 周禾(2010). 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应. 植物生态学报, 34 (8): 989-999]
- Tokatlidis IS, Koutroubas SD (2004). A review of maize hybrids' dependence on high plant populations and its implications for crop yield stability. *Field Crop Res*, 88: 103-114
- Wittmann C, Aschan G, Pfanz H (2001). Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*) and aspen (*Populus tremula*) trees grown under different light regime. *Basic Appl Ecol*, 2: 145-154
- Yang XH, Zou Q, Zhao SJ (2005). Photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence in leaves of cotton plants grown in full light and 40% sunlight. *Acta Phytocologica Sin*, 29 (1): 8-15 (in Chinese with English abstract) [杨兴洪, 邹琦, 赵世杰(2005). 遮荫和全光下生长的棉花光合作用和叶绿素荧光特征. 植物生态学报, 29 (1): 8-15]
- Zhang D, Chen CS, Li PM, Ma FW (2013). Effects of drought on the photosynthetic apparatus in *Malus hupehensis* leaves explored by simultaneous measurement of prompt fluorescence, delayed fluorescence and modulated light reflection at 820 nm. *Plant Physiol J*, 49 (6): 551-560 (in Chinese with English abstract) [张葭, 陈昌盛, 李鹏民, 马锋旺(2013). 利用快速荧光、延迟荧光和820 nm光反射同步测量技术探讨干旱对平邑甜茶叶片光合机构的伤害机制. 植物生理学报, 49 (6): 551-560]
- Zhang YL, Xiao K, Li YM (2005). Effects and physiological mechanism of planting densities on photosynthesis characteristics of flag leaf and grain yield in wheat hybrid C6-38/Py85-1. *Acta Agron Sin*, 31 (4): 498-505 (in Chinese with English abstract) [张永丽, 肖凯, 李雁鸣(2005). 种植密度对杂种小麦C6-38/Py85-1旗叶光合特性和产量的调控效应及其生理机制. 作物学报, 31 (4): 498-505]
- Zhang ZS, Li G, Gao HY, Zhang LT, Yang C, Liu P, Meng QW (2012). Characterization of photosynthetic performance during senescence in stay-green and quick-leaf-senescence *Zea mays* L. inbred lines. *PLoS One*, 7 (8): e42936
- Zhao DQ, Hao ZJ, Tao J (2012). Effects of shade on plant growth and flower quality in the herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *Plant Physiol Bioch*, 61: 187-196
- Zou CM, Wang YQ, Liu Y, Zhang XH, Tang S (2015). Responses of photosynthesis and growth to weak light regime in four legume species. *Chin J Plant Ecol*, 39 (9): 909-916 (in Chinese with English abstract) [邹长明, 王允青, 刘英, 张晓红, 唐杉(2015). 四种豆科作物的光合生理和生长发育对弱光的响应. 植物生态学报, 39 (9): 909-916]

Effects of close planting on photosystem II functions in *Mentha haplocalyx* leaves

LI Tao^{1,2}, JIANG Chuang-Dao^{2,*}

¹Department of Plant Science, College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China; ²Key Laboratory of Plant Resources, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract: Gas exchange, prompt fluorescence and fluorescence quenching kinetics were investigated to explore the effects of close planting on photosynthetic characteristics and the photosystem II (PSII) function of *Mentha haplocalyx* in this study. The results showed that close planting not only induced a significant decrease in leaf area in individual plant, but also resulted in a marked decline in chlorophyll content and the net photosynthetic rate (P_n), while the apparent quantum yield (AQY) exhibited a slight decrease. With increased planting density, the chlorophyll a fluorescence transients (OJIP) showed a distinct changed and the maximum quantum yield of primary photochemistry (ϕ_{P_0}) remained stable. Relative to a low planting density, plants grown at a high planting density had lower the absorption flux per excited cross-section (ABS/CS_0), the trapped energy flux per excited cross-section (TR_0/CS_0) and the electron transport flux per excited cross-section (ET_0/CS_0) as well as the amount of active PSII reaction centers per excited cross-section (RC/CS_0). Moreover, the actual photosystem II efficiency (Φ_{PSII}) declined with increased planting density, whereas the non-photochemical fluorescence quenching (NPQ) increased. Accordingly, we suggest that the depression of photosynthetic capacity caused by close planting changes the PSII function, which further limits the light utilization and enhances the dissipation of excited energy.

Key words: *Mentha haplocalyx* Briq; photosynthetic rate; chlorophyll a fluorescence; excitation energy distribution

Received 2017-04-17 Accepted 2017-06-23

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31571576) and the Science Innovation Foundation of Shanxi Agricultural University (Grant No. 2015YJ25).

*Corresponding author (E-mail: jcdao@ibcas.ac.cn).