

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

王玉卓¹, 谷宇琛¹, 巢建国^{1*}, 谷巍^{1*}, 盛业龙², 夏蕴¹, 王凯¹

(1. 南京中医药大学药学院, 南京 210023;

2. 常州市孟河双峰中草药科技有限公司, 江苏常州 213000)

[摘要] **目的:** 探究不同梯度的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, 为规范化栽培茅苍术提供科学依据。**方法:** 以两年生茅苍术种苗为实验材料, 杨树林下(透光率 18.26% ~ 36.04%) 作为对照组(ck), 采用不同密度的遮荫网于7月下旬模拟不同程度(51.10%, 80.73%, 100%)的强光进行胁迫。观察茅苍术生长状态, 于第0, 5, 10, 15, 20天测定茅苍术叶片的生理生化指标丙二醛(MDA)含量、细胞膜透性、脯氨酸(Pro)含量、抗氧化酶活性及叶绿素含量。通过实时荧光定量聚合酶链式反应(Real-time PCR)技术测定强光胁迫后茅苍术叶片中3-羟基-3-甲基戊二酸单酰辅酶A还原酶(3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A, HMGR)和法呢基焦磷酸合酶基因(farnesyl pyrophosphate synthase, FPPS)的相对表达量。**结果:** 经过强光胁迫后, 茅苍术叶片颜色由深绿色变为浅绿、黄绿色, 叶片灼伤越来越严重; MDA含量、电导率及Pro含量随光强的增加总体呈上升趋势; 过氧化物酶(POD), 超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)均呈先升高再降低的趋势; 叶绿素含量随光强的增加呈下降趋势; 茅苍术叶片中HMGR相对表达量随光强的增加呈下降趋势而FPPS表达量呈先升后降的趋势。**结论:** 实验结果表明在一定的强光胁迫下, 茅苍术可通过提高抗氧化酶活性及调节渗透压物质含量以缓解强光胁迫的抑制作用; 过高的强光胁迫则会导致茅苍术代谢机制失调, 严重抑制植株生长。

[关键词] 茅苍术; 强光胁迫; 3-羟基-3-甲基戊二酸单酰辅酶A还原酶; 法呢基焦磷酸合酶基因

[中图分类号] R289; R284.1; R22; R2-031 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2020)10-0119-09

[doi] 10.13422/j.cnki.syfjx.20201011

[网络出版地址] <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.r.20200121.1124.001.html>

[网络出版时间] 2020-01-21 15:03

Effect of Strong Light Stress on Growth, Physiological and Biochemical and Gene Expression of Key Enzymes in *Atractylodes lancea*

WANG Yu-zhuo¹, GU Yu-chen¹, CHAO Jian-guo^{1*}, GU Wei^{1*}, SHENG Ye-long², XIA Yun¹, WANG Kai¹

(1. College of Pharmacy, Nanjing University of Chinese Medicine, Nanjing 210023, China;

2. Changzhou Menghe Shuangfeng Chinese Herbal Medicine Technology Co. Ltd., Changzhou 213000, China)

[Abstract] **Objective:** To explore the effect of strong light stress on the growth, physiological and biochemical and key enzyme gene expression of the *Atractylodes lancea*, in order to provide the scientific basis for the standardized cultivation of the *A. lancea*. **Method:** The two-year-old *A. lancea* seedlings were taken as experimental materials. Poplar forest (light transmittance between 18.26% -36.04%) was taken as control group (ck). Different density shading networks were used to simulate different degrees of high light stress (51.10%, 80.73%, 100%) in late July. The growth state of *A. lancea* was observed. On the 0th, 5th, 10th, 15th, 20th days, the physiological and biochemical indexes of malondialdehyde (MDA) content, cell membrane

[收稿日期] 20191208(016)

[基金项目] 国家自然科学基金项目(81573520); 中医药公共卫生服务补助专项(财社[2017]66号); 2019年医疗服务与保障能力提升补助资金(中医药事业传承与发展部分)全国中药资源普查项目(财社[2019]39号); 江苏省基础研究计划(自然科学基金)面上项目(BK20171312)

[第一作者] 王玉卓, 在读硕士, 从事中药资源与资源化学研究, E-mail: 928648668@qq.com

[通信作者] *巢建国, 硕士, 教授, 从事中药资源利用与品质评价研究, E-mail: jgchao1016@163.com;

*谷巍, 博士, 教授, 从事中药资源生产与合成生物学研究, E-mail: guwei9926@126.com

permeability, proline (Pro) content, antioxidant enzyme activity and chlorophyll content in the leaves of *A. lancea* were measured. The relative expression levels of 3-hydroxy-3-methylglutarate monoacyl coenzyme A reductase (3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A, HMGR) and farnesyl pyrophosphate synthase gene (farnesyl pyrophosphate synthase, FPPS) in leaves of *A. lancea* under intense light stress were determined by real-time fluorescence quantitative PCR (Real-time PCR). **Result:** After strong light stress, the color of the leaves of *A. lancea* changed from dark green to light green and yellowish green, and the burn of leaves became more and more serious. The contents of MDA, conductivity and Pro showed an upward trend with the increase of transmittance. Peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) tended to increase first and then decrease. The chlorophyll content decreased with the increase of light transmittance. The relative expression of HMGR in leaves of *A. lancea* decreased with the increase of light transmittance, while FPPS increased first and then decreased. **Conclusion:** The results showed that *A. lancea* could alleviate the inhibition of strong light stress by increasing the activity of antioxidant enzymes and regulating the content of osmotic pressure under certain strong light stress. Excessively strong intensity light stress leads to disequilibrium of metabolic mechanism of *A. lancea*, and seriously inhibits the plant growth.

[**Key words**] *Atractylodes lancea*; strong light stress; 3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductase; farnesyl pyrophosphate synthase gene

茅苍术为菊科苍术属多年生草本植物,其干燥根茎入药,具有燥湿健脾、祛风散寒、明目的功效^[1]。它具有抗溃疡、降压、保肝、抗肿瘤等作用^[2]。茅苍术中有效成分含量较高的为倍半萜类,主要包括 β -桉叶醇、茅术醇等^[3],另外还有苍术素等聚乙炔类成分。

倍半萜类成分在植物体内主要通过甲戊二羟酸 (mevalonate pathway, MVA) 途径合成,3-羟基-3-甲基戊二酸单酰辅酶 A 还原酶 (3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A, HMGR) 在此途径中主要催化 MVA 的生成^[4]。法呢基焦磷酸合酶 (farnesyl pyrophosphate synthase, FPPS) 是 MVA 生物合成途径中的关键酶^[5-6],能催化生成法呢基二磷酸 (farnesyl diphosphate, FPP)^[7],FPP 为倍半萜类等化合物提供 C15 骨架,所以这两个酶在 MVA 生物合成途径中有重要作用。陆奇杰等^[8]研究表明茅苍术根茎在铜胁迫下 HMGR 和 FPPS 的相对表达量与药效成分呈正相关,都是随着铜胁迫浓度的增加呈逐渐下降的趋势。

植物除了自身调控和基因遗传外,环境也是植株生长发育的重要影响因子。植物在逆境环境下,细胞膜脂过氧化作用增强,丙二醛 (MDA) 含量及电导率的大小可反应细胞膜的受损程度。植物可通过自身调节体内脯氨酸 (Pro) 含量,提高抗氧化酶活性以减轻伤害^[9]。逆境胁迫包括盐碱、干旱、涝害、酸雨、低温、高温、光质、光强等。不同植物需要的光强不同,只有合适的光强才能提高植物光合作用,提

高营养物质吸收及生物量分配等过程。目前国内外有文献表明不同光强胁迫使植物生理功能受损^[10],细胞膜通透性增加,细胞代谢紊乱,植物体内渗透调节物质增加,抗氧化酶活性降低,影响植株的正常生长^[11]。杜杰等^[12]研究发现夏季高强度光对植物造成光抑制,膜脂过氧化严重,MDA 含量升高,加快植物衰老进程。何静雯等^[13]研究表明适当遮阴较利于鄞红葡萄生长,但重度胁迫会对植株造成不可逆损害。由此可见,外界光环境条件与植物生长发育息息相关。

野生茅苍术喜温凉气候,生长于向阳或半阴半阳的山坡灌木丛、林下等地^[14-15]。目前茅苍术的人工栽培多在山间梯田或缓坡地带,单一品种露地栽培^[16]。此前顾永华等^[17]研究表明全光照并不利于茅苍术生物量和挥发油含量的积累,但强光胁迫对茅苍术生长、生理生化及基因表达的影响,并未见文献报道。本文通过设置不同透光率,测定不同程度的强光胁迫对茅苍术叶片的生理生化指标及 HMGR, FPPS 关键酶基因表达来考察强光胁迫对茅苍术生长的影响。探讨了茅苍术在受到强光胁迫过程中生理适应机制及耐受力,为茅苍术优良品种的选育及生产中引种保护提供了理论依据。

1 材料

取 2 年生茅苍术种苗为实验材料,由南京中医药大学中药资源教研室巢建国教授鉴定为菊科植物茅苍术 *Atractylodes lancea*。

2-硫代巴比妥酸 (分析纯,北京索莱宝科技有限

公司,批号 1218E033);茛三酮(分析纯,天津市科密欧化学试剂有限公司,批号 20170110);超氧化物歧化酶(SOD)试剂盒(南京建成生物工程研究所,批号 20180723);无水乙醇、磷酸和 30% 过氧化氢(分析纯,广东光华科技股份有限公司);愈创木酚(分析纯,上海阿拉丁生化科技股份有限公司,批号 D1719036);总 RNA 提取试剂盒(北京 Tiangen 生化科技有限公司,批号 Q5312);反转录试剂盒(美国 Invitrogen 公司,批号 C28025021);DDS-11A 型电导率仪(上海康仪仪器有限公司);实时荧光定量试剂盒(上海捷瑞生物工程有限公司,批号 GK8020-600);7500 型实时荧光定量聚合酶链式反应(Realtime PCR)仪(美国 ABI 公司);SIGMA3-18K 型高速冷冻离心机(北京博励行仪器有限公司);FA1104N 型 1/1 万电子分析天平(上海菁华仪器有限公司);SB25-12DTD 型超声波清洗器(南京以马内利仪器设备有限公司,功率 500 w,频率 40 kHz);AS823 型光照度计(江苏希玛仪器仪表有限公司);UV-1800 型紫外分光光度计(上海美谱达仪器有限公司)。

2 方法

2.1 实验设计 本研究属盆栽试验,于 2018 年 3 月至 2019 年 1 月在江苏省南京市南京中医药大学药用植物园(北纬 N32°06'19.36"东经 E118°56'23.16")中完成。3 月份将茅苍术种苗剪去须根,切为同等大小,经多菌灵(稀释成 1 000 倍液)浸泡 20 min 后取出晾晒 2 d,种植于圆形塑料花盆中,再放置在稀疏杨树林下自然生长。

待茅苍术营养生长后期,在无树木遮挡的药用植物园空地用不同孔径黑色遮阴网搭建 2 个长 3 m,宽 2 m,高 1.7 m 的弓形遮阴棚。于晴天利用照度计测量林下,2 个遮阴棚和自然光下的光强,计算林下和 2 个遮阴棚占自然光的百分比,取平均值,见表 1。设计以下实验梯度,林下 ck 组(透光率 18.26%~36.04%),T1 组(透光率 51.10%),T2 组(透光率 80.73%),T3 组(100% 全光照)。

表 1 茅苍术各梯度组相应的光照强度

Table 1 Light intensity of different gradient groups of *Atractylodes lancea*

处理组	光照强度/lx	相对光照强度/%
ck	19 750 ~ 38 893	18.26 ~ 36.04
T1	54 943	51.10
T2	87 005	80.73
T3	107 683	100

根据南京市历年紫外辐射强度最大月份为 7,8 月份^[18],于 7 月 20 日进行强光胁迫实验,并记录每日中午的光照强度。选长势一致的茅苍术随机分成 4 组,每组 10 盆,每盆 3 株,放在不同处理组内。

2.2 取样方法 自 2018 年 7 月 20 日起,每隔 5 d 测量 1 次生理生化指标。于上午 8:00~9:00 采茅苍术叶片,每组随机选 10 株,每株取 2~3 片功能叶去除叶脉,剪碎混匀,进行生理生化实验。

于胁迫 20 d 后取各组茅苍术新鲜叶片,用纯净水洗净后,纸巾吸干水分,迅速将叶片剪成小块,分装置冻存管中,经液氮速冻后放于 -80 °C 冰箱保存,以用于 RNA 提取。

2.3 茅苍术的生长情况 观察茅苍术在强光胁迫期间的生长状态,包括叶片颜色、叶片质地及植株死亡情况。

2.4 生理生化指标的测定^[19] 丙二醛(MDA)含量测定用硫代巴比妥酸(TBA)法;细胞膜透性采用 DDS-11A 型电导率仪测定;脯氨酸(Pro)含量测定用酸性茛三酮比色法;过氧化氢酶(CAT)活性用紫外吸收法;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法;SOD 活性用来自南京建成生物工程研究所的试剂盒测定;叶绿素含量参照李合生^[19]的方法。

2.4.1 MDA 含量测定 MDA 含量测定用硫代巴比妥酸法,以 1 g 样品中 MDA 的摩尔数表示。

2.4.2 电导率及脯氨酸含量测定 细胞膜透性采用 DDS-11A 型电导率仪测定,按照公式计算电导率 $L = k_1/k_2 \cdot 100\%$;Pro 含量测定用酸性茛三酮比色法。

2.4.3 抗氧化酶活性测定 取茅苍术叶片 0.25 g,加入 pH 7.0 磷酸盐缓冲液(PBS)5 mL,冰浴研磨,以 13 000 r·min⁻¹ 冷冻离心 5 min,上清液即为酶提取液。

SOD 活性用来自南京建成生物工程研究所试剂盒测定,以每克组织在 1 mL 反应液中 SOD 抑制率达 50% 为 1 个酶活力单位;CAT 活性用紫外吸收法,以每分钟吸光度变化 0.01 定义为 1 个酶活力单位;POD 活性采用愈创木酚法,以每分钟吸光度变化 0.01 作为 1 个酶活力单位。

2.4.4 叶绿素含量测定 叶绿素含量测定对李合生^[19]方法加以改进,称取各组新鲜茅苍术叶片 0.1 g 左右,加 95% 乙醇研磨至叶片组织发白,将匀浆倒入 10 mL 离心管,定容,离心,取上清液以 95% 乙醇为空白,在波长 665,649 nm 下测定吸光度。

2.5 基因表达

2.5.1 RNA 提取和反转录 总 RNA 的提取采用

Tiangen 公司试剂盒进行,方法参照试剂盒说明书。用 1% 琼脂糖凝胶电泳,100 V 电压下跑 30 min,用紫外投射光观察条带,18 S 和 28 S 条带清晰,没有明显降解。说明提取的总 RNA 纯度与质量较高,可以进行后续实验。

反转录使用美国 Invitrogen 公司的试剂盒,10 μL 反转录体系: ddH₂O 8 μL, dNTP 和 Oligodt 各 1 μL。7 μL 体系: 5 × First-Strand Buffer 4 μL, 0.1 mol·L⁻¹ DTT 2 μL, m-MLV 1 μL。

20 μL 反转录体系: ddH₂O 8 μL, dNTP Mix 1 μL, Oligodt 1 μL, RNA 3 μL, 5 × First-Strand Buffer 4 μL, 0.1 mol·L⁻¹ DTT 2 μL, m-MLV 1 μL。

反转录条件: 65 °C 5 min, 4 °C 5 min, 25 °C 2 min, 25 °C 1 min, 37 °C 50 min, 70 °C 15 min, 4 °C 结束。并将 cDNA 置于 -20 °C 保存。

2.5.2 Real-time PCR 基于本课题组前期的研究结果,选择茅苍术转录数据库中的 EF-1α 作为内参基因进行关键酶基因 HMGR 和 FPPS 的表达分析^[20],引物序列见表 2。采用上海捷瑞生物工程实时荧光定量 PCR 试剂盒及美国 ABI-7500 型实时荧光定量 PCR 仪进行 Real-time PCR 扩增。实验在冰浴条件下进行,20 μL 反应体系包括 ddH₂O 3.6 μL, 2 × Power qPCR PreMix 10 μL, Forward 2 μL, Reverse 2 μL, 50 × Rox Reference Dye 0.4 μL, cDNA 2 μL。PCR 反应条件: 94 °C 5 min, 94 °C 30 s, 62 °C 30 s, 72 °C 40 s, 循环 45 次;溶解曲线的条件: 95 °C 15 s, 60 °C 1 min, 95 °C 30 s, 60 °C 15 s。以林下 ck 组的 C_t 值作对照,采用 2^{-ΔΔC_t} 法计算强光胁迫下茅苍术叶片中 HMGR 和 FPPS 的相对表达量。

表 2 Real-time PCR 引物序列

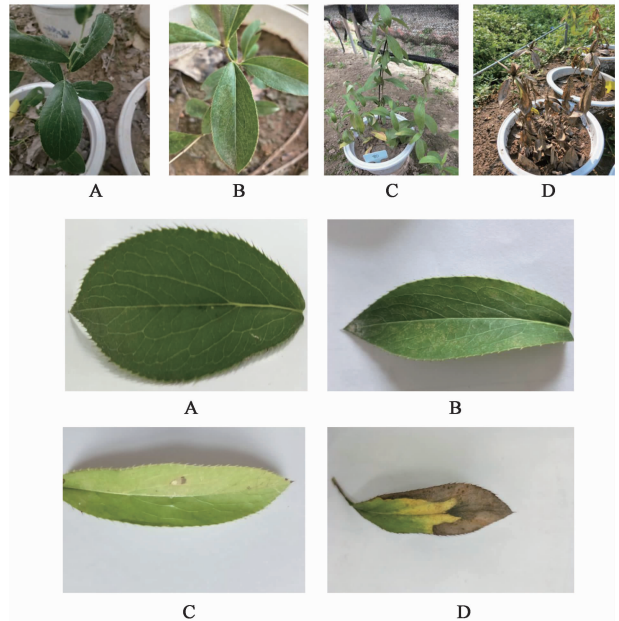
Table 2 Primer sequences of Real-time PCR

引物	序列(5'-3')	扩增长度 /bp
EF-1α	ACCAACTGGGTTGACAACTGAAGT	64
	AGCCTCGGTAAGGGCTTCAT	
HMGR	AAACAACATAAATCCGGCGAACT	61
	AGCGCTCGATGGCTTTTG	
FPPS	CTGCCCTTGGTTGGTGCGTT	206
	TTCTTGGGACATGGTTGCGA	

2.6 数据处理 采用 Excel 2008 对原始数据进行绘图分析,SPSS 20.0 数据统计软件进行数据分析,用单因素方差分析(one-way ANOVA)进行数据显著性分析。

3 结果与分析

3.1 强光胁迫对茅苍术表观伤害症状及生长状态的影响 在强光胁迫下,最直观表现在茅苍术的叶片发生变化,由于叶片蒸腾速率和呼吸速率失常,叶绿体超微结构和蛋白质变性,渗透压失衡,细胞代谢紊乱。轻微胁迫使茅苍术叶片叶尖和叶片边缘褐化,逐渐褪绿,颜色变浅,出现黄白色小斑点,叶片变薄,质地变轻;严重导致茅苍术叶片出现“烧伤”症状,褐色“烧”斑^[21],使整株茅苍术叶片逐渐变黄,最终干枯致死。各光强下茅苍术植株生长情况和叶片情况见图 1。



A. ck 组; B. T1 组; C. T2 组; D. T3 组

图 1 强光胁迫下茅苍术生长的情况

Fig. 1 Under strong light stress in indicated growth of *Atractylodes lancea*

ck 组茅苍术叶片质地厚,颜色为深绿色,叶脉清晰,叶片偏大;T1 组茅苍术叶片浅绿色,质地轻薄,叶片中有部分出现淡黄白色斑点,叶片边缘褐化,少数茅苍术整株干枯;T2 组茅苍术叶片颜色偏浅,质地轻薄,部分出现灼斑,部分茅苍术整株干枯;T3 组茅苍术叶片黄绿色,质地薄脆,叶片多数出现灼斑,叶片组织受到伤害,超过一半数目的茅苍术逐渐干枯致死。

3.2 强光胁迫对生理生化特征的影响

3.2.1 强光胁迫对 MDA 含量的影响 由表 3 可以看出 T1 组 0 ~ 5 d 与 ck 组没有显著性差异,第 10 天出现显著性增加,说明 T1 组强光程度低,膜脂过氧化产物积累速度较慢;第 10 天至第 15 天和第 15

至第 20 天期间 T1 组比 ck 组有小幅度增加但无显著性差异,表明一定胁迫范围内植物可以自身调节来抵御外界的伤害。T2 处理组在胁迫前期与 ck 组有显著性增加,且增加程度比 T1 大,第 5 天至第 10 天时 T1 是 ck 的 1.21 倍而 T2 组是 ck 组的 1.44 倍,这说明了光越强,膜损伤越重,与 MDA 含量呈正相关;第 15 天和第 20 天时 T2 组与 ck 组和 T1 组

无显著性差异,说明 T2 组强光没有对植物造成不可逆伤害,经过自身调节可以适应外界轻度的胁迫。T3 全光照组 MDA 含量除原点外均显著高于 ck 组,分别是 ck 组的 1.69,1.41,1.26,1.62 倍,并与其他处理组有显著性差异($P < 0.05$),说明全光照下茅苍术叶片会产生较多的氧自由基造成膜脂过氧化损伤。

表 3 强光胁迫对茅苍术 MDA 含量的影响($\bar{x} \pm s, n = 3$)

组别	0 d	5 d	10 d	15 d	20 d
ck	0.030 3 ± 0.000 7 ^a	0.030 9 ± 0.003 4 ^a	0.033 2 ± 0.001 5 ^a	0.031 2 ± 0.000 4 ^a	0.035 2 ± 0.001 1 ^a
T1	0.029 3 ± 0.000 7 ^a	0.033 6 ± 0.002 7 ^a	0.040 1 ± 0.000 8 ^b	0.032 7 ± 0.000 2 ^a	0.038 2 ± 0.001 4 ^a
T2	0.031 3 ± 0.001 2 ^a	0.041 7 ± 0.001 5 ^{ab}	0.047 8 ± 0.003 6 ^c	0.035 4 ± 0.001 6 ^a	0.043 8 ± 0.002 3 ^a
T3	0.029 4 ± 0.005 0 ^a	0.052 2 ± 0.003 2 ^b	0.047 0 ± 0.006 5 ^c	0.039 4 ± 0.001 2 ^b	0.057 3 ± 0.003 3 ^b

注:不同字母者表示差异显著 $P < 0.05$ (表 3~9 同)。

3.2.2 强光胁迫对电导率的影响 电导率是植物生理学中反应细胞膜通透性变化趋势的一项基本指标^[22]。植物在受到逆境或者其他机械损伤的情况下细胞膜容易破裂,膜蛋白受伤害致使细胞质的胞液外渗,造成电导率增大。

超过 50% 的透光率,茅苍术叶片很快受到强光的影响,导致细胞膜保护屏障功能出现障碍,电解质外渗,T2 组叶片电导率在 0~5 d 内上升为 ck 组的 1.15 倍,而 T3 组上升为 ck 组的 1.21 倍。胁迫后期,各组电导率随着光强的增加呈显著性增加趋势,说明 T1 组轻度胁迫虽然短时间之内未对茅苍术叶片造成伤害,但随着胁迫时间的延长叶片膜损伤蓄积物达到一定限度,表现为植株叶片出现淡黄白色斑点。总体来看,光强越大,对植物伤害越大。

由表 4 可知,随着光强的增加各组电导率总体呈上升趋势。胁迫前期为 0~10 d,ck 组与 T1 组无显著性差异,T2 和 T3 组电导率显著高于 ck 组,说明 T1 组强光短时间之内在茅苍术可承受范围之内;

表 4 强光胁迫对茅苍术电导率的影响($\bar{x} \pm s, n = 3$)

组别	0 d	5 d	10 d	15 d	20 d
ck	0.698 8 ± 0.007 1 ^a	0.697 2 ± 0.001 4 ^a	0.742 0 ± 0.007 3 ^a	0.734 4 ± 0.002 3 ^a	0.745 9 ± 0.006 6 ^a
T1	0.711 6 ± 0.003 4 ^a	0.710 1 ± 0.002 9 ^a	0.751 1 ± 0.006 6 ^a	0.760 4 ± 0.001 3 ^b	0.833 2 ± 0.004 9 ^b
T2	0.705 1 ± 0.008 2 ^a	0.799 8 ± 0.006 7 ^b	0.851 9 ± 0.001 6 ^b	0.859 0 ± 0.002 9 ^c	0.909 8 ± 0.001 3 ^c
T3	0.707 6 ± 0.012 4 ^a	0.844 3 ± 0.009 0 ^c	0.930 9 ± 0.001 0 ^c	0.959 5 ± 0.002 0 ^d	0.970 4 ± 0.003 2 ^d

3.2.3 强光胁迫对脯氨酸含量的影响 脯氨酸是植株体内最有效的渗透调节物质之一^[23]。如表 5 所示,ck 组其脯氨酸含量没有明显变化,仅有轻微的上升和下降。T1 组呈缓慢上升趋势,具体表现为第 5 天和第 10 天比对照组有轻微上升,但无显著性变化;从第 15 天起有显著性差异,第 15 天和第 20 天分别比 ck 组增加了 28.85% 和 47.96%。T2 组比 T1 组脯氨酸含量上升速度快,0~5 d 时 Pro 含量比 ck 组显著增加了 45.66%,说明 T2 组光强对茅苍术的损害更大,且随着胁迫时间的延长呈上升趋势。T3 全光照组总体呈急剧上升后缓慢下降的趋势,在

第 10 天达到最高值 2 454.27 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,脯氨酸含量为 ck 组的 6.71 倍;第 15 天出现下降趋势,说明高强度光的伤害已超出了茅苍术的承受范围,导致代谢紊乱 Pro 含量出现下降现象,尽管如此 Pro 含量仍高于同时段的其他组,并有显著性差异($P < 0.05$)。

3.2.4 强光胁迫对抗氧化酶活性的影响 植物在逆境胁迫下会产生大量自由基,使植物体内活性氧失衡,抗氧化系统清除活性氧的能力相对不足,进而引发膜脂过氧化作用,影响植株细胞的正常生长。SOD, CAT, POD 是植物体内酚类抗氧化防御系统的重要组成部分,而各种植物在应对紫外胁迫时发挥

表 5 强光胁迫对茅苍术 Pro 含量的影响 ($\bar{x} \pm s, n=3$)

Table 5 Effect of strong light stress on content of free proline of *Atractylodes lancea* ($\bar{x} \pm s, n=3$)

$\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$

组别	0 d	5 d	10 d	15 d	20 d
ck	318.282 ± 27.912 ^a	355.006 ± 48.104 ^a	365.913 ± 1.341 ^a	409.827 ± 4.318 ^a	371.054 ± 2.686 ^a
T1	325.551 ± 33.524 ^a	410.693 ± 7.385 ^a	463.485 ± 6.639 ^a	528.047 ± 2.053 ^b	548.999 ± 2.798 ^b
T2	318.748 ± 13.269 ^a	517.098 ± 4.326 ^b	614.093 ± 3.547 ^b	879.582 ± 7.663 ^c	965.945 ± 14.155 ^c
T3	310.776 ± 9.408 ^a	1 850.902 ± 9.427 ^c	2 454.265 ± 67.254 ^c	2 139.550 ± 16.605 ^d	1 316.975 ± 12.208 ^d

主要作用的抗氧化酶不同。SOD 作为植物体内第一道防线,催化活性氧(如 $\text{O}_2^{\cdot-}$, H_2O_2 等)歧化生成 O_2 和 H_2O_2 ^[24]。

从表 6 可知,各处理组均呈先升后降的趋势。T1 组 0~10 d 与 ck 组有小幅升势但无显著性差异,第 15 天出现最大值是 ck 组的 1.10 倍,第 20 天又有所下降与 ck 组无明显差异,说明茅苍术叶片通

过自身调节已经适应 T1 组的环境。T2 组在第 10 天出现峰值,是 ck 组的 1.22 倍;第 15 天至 20 天, T2 组 SOD 活性不再增加,呈小幅度下降趋势。T3 组在胁迫初期 SOD 活性就显著高于其他组 ($P < 0.05$),第 5 天至 10 天持续增加至最大值是 ck 组的 1.29 倍;胁迫后期由于强光的作用使 SOD 活性受到抑制出现下降趋势。

表 6 强光胁迫对茅苍术 SOD 活性的影响 ($\bar{x} \pm s, n=3$)

Table 6 Effect of strong light stress on activity of SOD of *Atractylodes lancea* ($\bar{x} \pm s, n=3$)

$\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$

组别	0 d	5 d	10 d	15 d	20 d
ck	75.346 ± 2.929 ^a	74.157 ± 0.381 ^a	77.838 ± 3.005 ^a	76.612 ± 2.253 ^a	73.832 ± 0.954 ^b
T1	75.437 ± 5.065 ^a	77.058 ± 1.115 ^a	83.202 ± 0.193 ^a	84.182 ± 1.510 ^b	71.791 ± 3.055 ^b
T2	73.228 ± 3.412 ^a	86.060 ± 0.701 ^b	95.095 ± 0.710 ^b	90.104 ± 2.435 ^b	79.555 ± 0.949 ^b
T3	75.069 ± 0.263 ^a	97.972 ± 2.688 ^c	100.594 ± 0.844 ^b	73.044 ± 0.188 ^c	61.707 ± 2.089 ^a

CAT 是防御体系的关键酶之一,能促进 H_2O_2 迅速分解成无毒的水和氧气,与 SOD 协同作用一起清除生物体内自由基,使细胞免遭毒害作用^[25]。从表 7 可知,ck 组呈轻微波动走势,整体无明显起伏,在第 10 天时达到最大值,随后下降,说明 ck 组对茅苍术而言处于适宜光强,并无蓄积较多抗氧化酶。T1 组总体呈先升后降的趋势,0~5 d CAT 活性增加了 27.58%,第 15 天增加到最大值是对照组的 1.64 倍,第 20 天随着胁迫时间的延长,植株已能适应此环境,故其 CAT 酶活性不再上升。T2 处理组第 5 天增长率为 46.14%,说明此时植物对 T2 组光强已有响应,激活了过氧化物酶活性从而使其含量增多;第 10 天出现峰值与其他组有显著性差异 ($P < 0.05$),说明此时植物体内活性氧大量增加,CAT 酶活性被大大激发,从而维持体内活性氧的平衡;第 15 天至第 20 天时,此组 CAT 酶活性下降,光强已超出植物可承受范围,CAT 活性出现下降。T3 组从胁迫初期 CAT 活性就小于 ck 组说明过度的强光能很快对茅苍术造成严重的膜脂过氧化损伤,第 10 天至第 20 天先有所上调后急剧下降,可能与植物本身的自我调节和恢复能力有关,植物本身又启动了新一轮酶活机制,从而抵御逆境,但当周遭环境超出植株承受限度时,其酶活性

不再激动使 CAT 活性处于低活跃状态。

POD 与 H_2O_2 的亲合力较高,能清除植物体内剩余的 H_2O_2 ^[25]。从表 8 可知,各处理组的 POD 活性随处理时间的延长总体呈先升后降的趋势。具体表现为,T1,T2 处理组胁迫初期 POD 活性就显著高于 ck 组,分别是 ck 组的 1.44,1.54 倍,说明 POD 酶对低浓度的 H_2O_2 有较好的响应,且 T3 处理组上升速度更快,达到峰值是对照组的 1.83 倍。胁迫后期第 10 天至第 20 天,T3 全光照组呈缓慢下降趋势,T1 和 T2 处理组均在第 15 天时出现最大值,第 15 天至第 20 天分别下降 10.29% 和 11.82%,这些表现说明胁迫在植物可承受范围之内时可通过自我调节抵御伤害,一旦超过限度则对植物抗氧化酶活性产生抑制作用。

3.2.5 强光胁迫对叶绿素含量的影响 植物的光合作用与光合色素含量密切相关。叶绿素是光敏催化剂^[26],其中叶绿素在光合作用中起光能吸收、传递和转化的作用。

由表 9 可知,随着光强的增加,各组茅苍术叶片中叶绿素含量总体呈不同程度的下降趋势。第 0 天至第 5 天时,各处理组叶绿素含量分别下降 27.65%,33.56% 和 56.42%,说明透光率越大对叶

表 7 强光胁迫对茅苍术 CAT 活性的影响 ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

Table 7 Effect of strong light stress on activity of CAT of *Atractylodes lancea* ($\bar{x} \pm s, n = 3$) U · g⁻¹ · min⁻¹

组别	0 d	5 d	10 d	15 d	20 d
ck	2 657.082 ± 319.367 ^a	2 942.436 ± 78.880 ^b	3 381.257 ± 139.440 ^a	2 819.698 ± 141.269 ^a	2 537.393 ± 145.585 ^b
T1	2 654.938 ± 140.874 ^a	3 753.838 ± 17.508 ^c	3 299.906 ± 173.882 ^a	4 614.771 ± 312.603 ^b	3 429.564 ± 159.872 ^c
T2	2 774.278 ± 151.483 ^a	4 300.040 ± 113.549 ^d	4 240.000 ± 113.231 ^a	3 700.475 ± 175.821 ^a	2 464.115 ± 54.281 ^b
T3	2 786.777 ± 14.666 ^a	2 488.676 ± 10.658 ^a	3 172.707 ± 256.216 ^a	3 118.877 ± 385.242 ^a	1 467.305 ± 104.280 ^a

表 8 强光胁迫对茅苍术 POD 活性的影响 ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

Table 8 Effect of strong light stress on activity POD of *Atractylodes lancea* ($\bar{x} \pm s, n = 3$) U · g⁻¹ · min⁻¹

组别	0 d	5 d	10 d	15 d	20 d
ck	3 666.134 ± 100.504 ^a	3 594.041 ± 60.839 ^a	4 113.419 ± 95.958 ^a	3 833.731 ± 193.057 ^a	3 896.902 ± 108.527 ^a
T1	3 675.863 ± 144.992 ^a	5 187.558 ± 294.595 ^b	5 003.343 ± 368.694 ^{a,b}	5 556.886 ± 67.903 ^c	4 985.298 ± 109.987 ^b
T2	3 611.549 ± 134.960 ^a	5 532.825 ± 140.971 ^b	5 448.000 ± 125.730 ^b	6 038.035 ± 49.485 ^d	5 324.296 ± 136.605 ^b
T3	3 761.359 ± 87.042 ^a	6 560.085 ± 69.432 ^c	5 193.150 ± 395.477 ^{a,b}	5 041.038 ± 34.419 ^b	4 362.042 ± 236.606 ^a

绿素破坏越大。第 10 天至第 20 天时 T1 组有小幅
度回升趋势,说明轻度强光胁迫茅苍术叶片会逐渐

适应此环境;T2 和 T3 组仍缓慢下降,说明高强度光环
境下会抑制和破坏叶绿素形成。

表 9 强光胁迫对茅苍术叶绿素含量的影响 ($\bar{x} \pm s, n = 3$)

Table 9 Effect of strong light stress on content of chlorophyll of *Atractylodes lancea* ($\bar{x} \pm s, n = 3$) mg · g⁻¹

组别	0 d	5 d	10 d	15 d	20 d
ck	2.757 6 ± 0.020 1 ^a	2.806 3 ± 0.020 3 ^d	2.207 0 ± 0.047 4 ^c	2.034 2 ± 0.014 8 ^d	2.125 5 ± 0.001 5 ^d
T1	2.697 2 ± 0.031 2 ^a	2.030 4 ± 0.011 5 ^c	1.807 3 ± 0.012 1 ^b	1.980 8 ± 0.001 3 ^c	2.070 5 ± 0.008 4 ^c
T2	2.707 3 ± 0.012 2 ^a	1.864 5 ± 0.007 9 ^b	1.833 0 ± 0.070 1 ^b	1.267 3 ± 0.000 9 ^a	1.432 0 ± 0.010 8 ^b
T3	2.752 0 ± 0.029 5 ^a	1.335 2 ± 0.008 1 ^a	1.567 3 ± 0.001 7 ^a	1.496 6 ± 0.003 3 ^b	1.139 3 ± 0.002 5 ^a

3.3 强光胁迫下茅苍术叶片基因表达

3.3.1 强光胁迫下茅苍术叶片总 RNA 提取 强光
胁迫后茅苍术叶片总 RNA 提取经 1.0% 的琼脂糖
凝胶电泳鉴定,18 S 和 28 S 条带清晰,没有明显降
解。说明提取的总 RNA 纯度与质量较高,可以进行
后续实验。

3.3.2 强光胁迫对茅苍术关键酶基因表达的影响

由表 10 可知,茅苍术叶中 HMGR 相对表达量随
光强的增加呈下降趋势,具体表现为各处理组的
相对表达量分别下降 69.52%, 84.93% 和
95.31%,说明强光胁迫会抑制茅苍术叶片中
HMGR 的表达。

表 10 强光胁迫下茅苍术关键酶基因 HMGR 和 FPPS 相对表达量
**Table 10 Relative expression of key enzyme genes HMGR and
FPPS of *Atractylodes lancea* under strong light stress**

组别	HMGR	FPPS
ck	1	1
T1	0.304 8	1.529 6
T2	0.150 7	0.633 9
T3	0.046 9	0.214 8

表 10 中显示,与 ck 对照组相比,随着遮阴网透
光率的增加 FPPS 的相对表达量呈先上升后下降的
趋势。当透光率为 50% 时,FPPS 的表达量达到最
大值 1.53,与 ck 组相比有显著性增加。随着透光
率的继续增加,FPPS 的表达量呈急剧下降趋势。透
光率为 80% 时,FPPS 的相对表达量为 0.63,相比 ck
组下降了 36.61%。当达到 100% 时,FPPS 的相对
表达量只有 0.21,相比 ck 组下降了 78.52%,有极
显著性差异。由此表明,适当的增加光照强度有利
于促进 FPPS 基因的表达量,而过高的光照强度则
会降低 FPPS 的表达量。

4 讨论

光照是影响植物生长发育过程中最重要的环境
影响因子之一,通过设置不同梯度的强光胁迫模型,
考察强光胁迫对茅苍术叶片生理生化指标随胁迫时
间的变化趋势,探究不同程度的强光胁迫对茅苍术
叶片中关键酶基因的影响。从茅苍术生长状态和外
观形态可以看出,随着光强的增加,茅苍术叶片出现
灼伤呈褐色斑点的情况愈发严重,与 ck 组相比透光
率达到 100% 时,植株死亡率达到一半以上。说明

过度强光对植物造成不可逆的伤害,严重影响到植物的正常生长。

对于茅苍术的抗逆性,茅苍术叶片中 MDA 的含量随着光强的增加有不同程度的变化。其中 T3 全光照组与其他组相比有显著性增加,说明过度的强光导致吸收光能过剩,大量的氧自由基造成膜脂过氧化损伤,这与关蕾等^[27],周传凤等^[28]研究结果类似。当植物遭受强光逆境胁迫时,主要表现为细胞失水、叶片颜色变浅叶片变薄变脆。通过电导率指标的高低正好反映了细胞渗透物质的多少,反映植物细胞膜的受损程度。本研究结果总体表现为随着光强的增加,茅苍术叶片的电导率也随之增加。

脯氨酸作为植物体内最有效的渗透压调节物质,在正常条件下脯氨酸含量较低,但受到逆境胁迫或植物衰老时,体内游离脯氨酸含量可增加 10 ~ 100 倍,通过测量 Pro 的含量可以判断植物对逆境的抵抗能力和环境胁迫对植物的危害程度^[29]。本研究发现,随着光强的增加,茅苍术叶片中 Pro 含量也在增加,其中 T3 全光照组增加的速度最快。这说明光照强度越高对茅苍术叶片渗透压破坏也越大,植物体通过自身调节产生更多的渗透调节物质来缓解伤害。这与柴胜丰等^[30]研究不同光强对毛瓣金花茶影响中结果显示 Pro 含量与光照强度呈正相关的研究结果一致。

植物体内的 SOD, CAT, POD 等是酶促防御系统重要的保护酶。本实验研究发现,轻度的强光胁迫茅苍术可通过增加抗氧化酶活性抵御强光带来的伤害,且各处理组随着胁迫时间的延长总体呈现先升后降的趋势。这说明强光胁迫使植物体内的活性氧自由基和过氧化物增加从而激发了茅苍术体内的抗氧化酶系统,植物通过增强抗氧化酶活性来抵御强光胁迫带来的损害。在胁迫后期又出现下降现象,说明过度的强光胁迫会抑制茅苍术抗氧化酶活性。这与赵喆等^[31]研究光强对烤烟生理特性中全光照下抗氧化酶类活性整体较低,适度光照(85%和76%自然光)下抗氧化酶活性较高的结果一致。

叶绿素含量是判断植物光合作用强弱的指针,当植物体受强光胁迫时也可以用叶绿素含量来判断^[32]。本研究结果发现,光强越大,叶绿素含量下降越明显,这应该与过度强光导致光合色素降解、叶绿体结构遭到破坏有关。这也与茅苍术叶片的外观表现一致,随着光强的增加,茅苍术叶片颜色由深绿变为黄绿、黄褐色。茅苍术在 T1 组强光胁迫下大多数能正常生长,T3 全光照组胁迫下茅苍术叶片出现

严重灼伤、有褐色坏死斑块。随着胁迫时间的延长,斑块逐渐扩大,最后脱落,植株干枯致死,在试验期间,全光照组有近 50% 的叶片脱落而死亡。说明植物遭受强光胁迫出现光抑制、甚至光氧化现象,从而破坏光合机构,使植株叶片叶绿素含量降低,影响植物正常生长^[33]。

有研究表明,不同胁迫条件可选择性地调控不同基因家族^[34]。本研究表明,强光胁迫会抑制茅苍术叶片中 HMGR 的表达这与蒋佳宏等^[35]研究光强与拟南芥 *tak* 基因表达量呈负相关的结果一致。尹航等^[36]研究表明适当的强光胁迫有利于绿色杜氏藻 *chyb1*, *chyb2* 和 *cyp97c* 基因的表达量。孙化雨等^[37]研究表明 *PeBCH* 基因的表达随着光强的增加呈先上升后下降的趋势,说明过度强光会抑制基因的表达量,这与本研究中强光胁迫对茅苍术叶片中 FPPS 表达量的影响一致。

综上所述,从茅苍术生理生化指标和关键酶基因表达来看,轻度的强光胁迫茅苍术可通过自身抗氧化酶系统和渗透调节物质等来抵御外界环境带来的伤害,但过度的强光胁迫会抑制茅苍术正常生长及关键酶基因表达。接下来可进一步研究强光胁迫对茅苍术根茎中有效成分的影响,探讨根茎中关键酶基因表达与有效成分的关系。

[参考文献]

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典:一部[M]. 北京:中国医药科技出版社,2015:161.
- [2] 樊敏,方成武. 苍术药材质量研究概况与探讨[J]. 中国中医药科技,2007,14(2):143-144.
- [3] 蒋玲,谷巍,巢建国,等. 濒危药用植物茅苍术法呢基焦磷酸合酶基因克隆及其表达分析[J]. 中草药,2017,48(4):760-766.
- [4] BHAMBHANI S, LAKHWANI D, SHUKLA T, et al. Genes encoding members of 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase (HMGR) gene family from *Azadirachta indica* and correlation with azadirachtin biosynthesis[J]. Acta Physiol Plant,2017,39(2):65.
- [5] AHMED S, ZHAN C, YANG Y, et al. The transcript profile of a traditional Chinese medicine, *Atractylodes lancea*, revealing its sesquiterpenoid biosynthesis of the major active components [J]. PLoS One,2017,11(3):1-19.
- [6] 王凌健,方欣,杨长青,等. 植物萜类次生代谢及其调控[J]. 中国科学:生命科学,2013,43(12):1030-1046.
- [7] 李永波,樊庆琦,王宝莲,等. 植物法呢基焦磷酸合酶

- 基因(FPPS)研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2012, 20(3):321-330.
- [8] 陆奇杰,巢建国,谷巍,等. 铜胁迫对茅苍术3种药效成分积累及其生物合成2种关键酶基因表达的影响[J]. 中草药, 2019, 50(3):710-715.
- [9] 张燕,王红兰,蒋舜媛,等. 不同氮浓度对羌活幼苗生长及抗氧化酶系统的效应[J]. 中国实验方剂学杂志, 2018, 24(7):38-44.
- [10] GEHRING C A. Growth responses to arbuscular mycorrhizae by rain forest seedlings vary with light intensity and tree species [J]. Plant Ecol, 2003, 167(1):127-139.
- [11] 杨婷. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害[J]. 科技与创新, 2018(8):61-62.
- [12] 杜杰,徐金光,吕梦雯,等. 夏季遮光减缓芍药叶片衰老的光合机制研究[J]. 植物生理学报, 2018, 54(5):773-782.
- [13] 何静雯,李晨,邱甜,等. 弱光胁迫下鄞红葡萄生理生化特性及相关基因的研究[J]. 华北农学报, 2018, 33(6):123-129.
- [14] 侯芳洁. 茅苍术的种质资源调查及品质评价[D]. 南京:南京中医药大学, 2008:5.
- [15] 张燕,樱井美希,杨光,等. 不同小生境对苍术生长和4种挥发油的影响[J]. 中国中药杂志, 2015, 40(21):4142-4148.
- [16] 李强,姚霞,孙楷,等. 不同光质对茅苍术生长、抗氧化酶活性及挥发油含量的影响[J]. 中国实验方剂学杂志, 2018, 24(10):27-32.
- [17] 顾永华,冯煦,夏冰. 光照强度对茅苍术根茎生物量及挥发油含量的影响[J]. 江苏农业科学, 2008(4):148-151.
- [18] 沈澄. 南京市紫外线辐射强度特征分析[A]. 浙江省气象学会、上海市气象学会、江苏省气象学会. 第七届长三角气象科技论坛论文集[C]. 浙江省气象学会、上海市气象学会、江苏省气象学会:浙江省气象学会, 2010:5.
- [19] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2000:130-261.
- [20] 桑晓华,谷巍,巢建国,等. 茅苍术内参基因筛选及其在活性成分生物合成研究中的应用[J]. 植物生理学报, 2017, 53(9):1680-1686.
- [21] 郭家轩,夏奕婷,贺建,等. 两种观赏植物对光照与遮荫的生理响应[J]. 广东农业科学, 2010, 37(12):67-70, 74.
- [22] 陈爱葵,韩瑞宏,李东洋,等. 植物叶片相对电导率测定方法比较研究[J]. 广东教育学院学报, 2010, 30(5):88-91.
- [23] 李品明,杨丙贤,孙玉芳,等. 高温胁迫对黄连幼苗活性氧代谢及保护酶活性的影响[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(18):10796-10798.
- [24] 杨庆贺,郑成淑. 低温弱光胁迫下外源ASA与CaCl₂对菊花叶片AsA-GSH循环的影响[J]. 山东农业大学学报:自然科学版, 2018, 49(3):495-499.
- [25] 张俊霞,刘晓鹏,向极钎. 植物抗氧化系统对逆境胁迫的动态响应[J]. 湖北民族学院学报:自然科学版, 2015, 33(4):435-439.
- [26] 严晓芦,郭巧生,史红专,等. 光照强度对紫花地丁生长、生理及化学成分的影响[J]. 中国中药杂志, 2019, 44(6):1119-1125.
- [27] 关蕾,樊洪泓,陈沙沙,等. 强光下H₂S对石斛DNA甲基化及抗氧化系统的影响[J]. 核农学报, 2013, 27(8):1090-1098.
- [28] 周传凤,郑国生,张玉喜,等. 强光胁迫对牡丹叶片抗氧化系统的影响[J]. 江苏农业科学, 2011, 39(3):232-233.
- [29] 李向梅,解岳,黄廷林. 生态组合技术净化城市景观水体的现场试验研究[J]. 中国给水排水, 2010, 26(21):102-105.
- [30] 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.
- [31] 赵喆,赵东杰,张蕊,等. 光照强度对成熟期烤烟衰老生理特性的影响[J]. 中国农业科技导报, 2017, 19(3):90-97.
- [32] 甘龙,罗玉红,李晓玲,等. Cd胁迫下一年蓬的生长、Cd积累及叶绿素荧光特性[J]. 武汉大学学报:理学版, 2018, 64(1):70-78.
- [33] 柴胜丰,韦霄,史艳财,等. 强光胁迫对濒危植物金花茶幼苗生长和叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物研究, 2012, 32(2):159-164.
- [34] 刘佳,全雪丽,姜明亮,等. 低温胁迫对人参皂苷生物合成途径基因家族表达特性的影响研究[J]. 中草药, 2016, 47(11):1956-1961.
- [35] 蒋佳宏,王东,胡源,等. 光照与温度对拟南芥tak基因表达与LHC磷酸化的影响[J]. 生物化学与生物物理进展, 2009, 36(9):1202-1207.
- [36] 尹航,龚一富,俞凯,等. 绿色杜氏藻类胡萝卜素羟化酶基因家族分子特征及胁迫表达分析[J]. 农业生物技术学报, 2019, 27(2):269-279.
- [37] 孙化雨,陈颖,赵韩生,等. 毛竹β-胡萝卜素羟化酶基因的分子特征及其功能[J]. 林业科学, 2015, 51(10):53-59.

[责任编辑 顾雪竹]