

亚热带地区 3 种常绿阔叶植物光系统 II 和光系统 I 对冬季低温的响应

吴雯清^①, 王欣倩, 赵延宽, 张敏, 胡文海^①

(井冈山大学生命科学学院 生物入侵与生物安全江西省重点实验室, 江西 吉安 343009)

摘要: 为揭示常绿植物光系统 II (PS II) 和光系统 I (PS I) 功能协同性与植物耐冷性之间的关系, 以亚热带地区常绿阔叶植物红叶石楠 (*Photinia × fraseri* Dress)、荷花木兰 (*Magnolia grandiflora* Linn.) 和雅榕 [*Ficus concinna* (Miq.) Miq.] 为材料, 分别于秋季和冬季测定了 3 种植物阳生叶的叶绿素荧光快速光曲线和光诱导曲线, 并比较了 PS II 和 PS I 对冬季低温响应的差异。结果显示: 相较于秋季, 冬季红叶石楠的 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 和 P700 最大荧光信号 (P_m) 的降幅基本一致 (分别为 5.6% 和 5.5%), 荷花木兰和雅榕的 F_v/F_m 降幅 (分别为 52.6% 和 75.9%) 均高于 P_m 降幅 (分别为 40.2% 和 59.9%)。快速光曲线中, 冬季红叶石楠和荷花木兰 PS II 实际光化学量子产量 [$Y(II)$] 和 PS I 光化学量子产量 [$Y(I)$] 对光照强度的响应较为一致, 且 2 个光合系统在高光强下均能保持一定的光化学功能, 红叶石楠 $Y(II)$ 和 $Y(I)$ 明显高于荷花木兰; 然而冬季雅榕 PS II 较 PS I 对中高光强更敏感。光诱导曲线中, 诱导稳定后冬季红叶石楠和荷花木兰 $Y(I)$ 较秋季的降幅分别为 36.0% 和 33.9%, 但冬季红叶石楠 $Y(II)$ 降幅 (51.7%) 明显低于荷花木兰 (68.4%), 而冬季雅榕 $Y(II)$ 和 $Y(I)$ 的降幅分别高达 93.9% 和 80.5%。冬季 3 种植物 $Y(I)$ 下降主要是 PS I 供体侧限制引起的非光化学能量耗散量子产量 [$Y(ND)$] 增加所致, 且 $Y(ND)$ 增加与 $Y(II)$ 和光化学猝灭系数 (qP) 的降低密切相关。冬季低温诱导红叶石楠非光化学猝灭系数 (NPQ) 和 PS II 调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NPQ)$] 增加, 但导致荷花木兰和雅榕 NPQ 和 $Y(NPQ)$ 降低, 且对雅榕的影响尤为明显。冬季低温诱导 3 种植物环式电子传递速率占通过 PS I 的电子传递速率的比例 [$CEF/ETR(I)$] 增加, 其中雅榕增幅最大, 红叶石楠增幅最小。综合分析结果表明: 3 种植物 PS II 对冬季低温的敏感性高于 PS I, PS II 光抑制对 PS I 具有一定保护作用; 并且, 冬季 PS II 和 PS I 的功能协同性越高, 光抑制程度越低。红叶石楠通过增强热耗散和环式电子传递防御冬季低温光抑制, 荷花木兰的光保护策略是增强环式电子传递并维持一定的热耗散能力; 而冬季雅榕热耗散能力大幅下降, 环式电子传递增强也不能保护 PS I 免受低温伤害。

关键词: 常绿阔叶植物; 冬季低温; 光系统 II; 光系统 I; 光抑制; 亚热带地区

中图分类号: Q945.11; Q945.78 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2025)06-0040-10

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2025.06.05

Responses of photosystem II and photosystem I of three species of evergreen broad-leaved plants to winter low temperature in subtropical region WU Wenqing, WANG Xinqian, ZHAO Yankuan, ZHANG Min, HU Wenhai^① (Key Laboratory of Jiangxi Province for Biological Invasion and Biosecurity, School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2025, 34(6): 40-49

Abstract: To reveal the relationship of the functional coordination of photosystem II (PS II) and photosystem I (PS I) with cold tolerance in evergreen plants, evergreen broad-leaved plants *Photinia ×*

收稿日期: 2025-04-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(41961005)

作者简介: 吴雯清(1999—), 女, 福建沙县人, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态学研究。

^①通信作者 E-mail: huwenhai@jgsu.edu.cn

引用格式: 吴雯清, 王欣倩, 赵延宽, 等. 亚热带地区 3 种常绿阔叶植物光系统 II 和光系统 I 对冬季低温的响应[J]. 植物资源与环境学报, 2025, 34(6): 40-49.

fraseri Dress, *Magnolia grandiflora* Linn., and *Ficus concinna* (Miq.) Miq. in subtropical region were taken as materials, the rapid light curves and light induction curves of chlorophyll fluorescence in sun leaves of the three species were measured in autumn and winter, and the differences in responses of PS II and PS I to winter low temperature were compared. The results show that compared with autumn, the decrements in maximum photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m) and maximum fluorescence signal of P700 (P_m) of *P. × fraseri* in winter are basically consistent (which are 5.6% and 5.5%, respectively), while the decrements in F_v/F_m of *M. grandiflora* and *F. concinna* (which are 52.6% and 75.9%, respectively) are greater than those in P_m (which are 40.2% and 59.9%, respectively). In the rapid light curves, the responses of actual photochemical quantum yield of PS II [$Y(II)$] and photochemical quantum yield of PS I [$Y(I)$] of *P. × fraseri* and *M. grandiflora* to light intensity in winter are relatively consistent, and the two photosystems can maintain certain photochemical functions under high light intensity, and the $Y(II)$ and $Y(I)$ of *P. × fraseri* are evidently higher than those of *M. grandiflora*. However, the PS II of *F. concinna* in winter is more sensitive to moderate and high light intensity than PS I. In the light induction curves, after the light induction stabilized, the decrements in $Y(I)$ of *P. × fraseri* and *M. grandiflora* in winter are 36.0% and 33.9% respectively compared with autumn, however, the decrement in $Y(II)$ of *P. × fraseri* (51.7%) is significantly lower than that of *M. grandiflora* (68.4%), whereas the decrements in $Y(II)$ and $Y(I)$ of *F. concinna* are as high as 93.9% and 80.5%, respectively. The decline in $Y(I)$ of the three species in winter is primarily caused by increases in quantum yield of nonphotochemical energy dissipation in PS I due to donor side limitation [$Y(ND)$], which is closely correlated with the decreases in $Y(II)$ and photochemical quenching coefficient (qP). Winter low temperature induces an increase in non-photochemical quenching coefficient (NPQ) and quantum yield of regulated energy dissipation in PS II [$Y(NPQ)$] of *P. × fraseri*, but leads to decreases in NPQ and $Y(NPQ)$ of *M. grandiflora* and *F. concinna*, and the effect is particularly obvious in *F. concinna*. Winter low temperature induces an increase in the proportion of cyclic electron transport rate in the electron transport rate of PS I [$CEF/ETR(I)$] in the three species, among which the increment is the greatest in *F. concinna*, and the smallest in *P. × fraseri*. The comprehensive analysis result indicates that the sensitivity of PS II to winter low temperature is higher than that of PS I in the three species, and photoinhibition of PS II provides some protection to PS I; moreover, the higher the functional coordination between PS II and PS I in winter, the lower the degree of photoinhibition. *P. × fraseri* defends against winter low-temperature photoinhibition by enhancing thermal dissipation and cyclic electron flow, whereas the photoprotective strategy of *M. grandiflora* is to enhance cyclic electron transport and maintaining a certain capacity for thermal dissipation; while the thermal dissipation capacity of *F. concinna* in winter substantially reduces, and the enhancement of cyclic electron transport could not protect PS I from low-temperature damage.

Key words: evergreen broad-leaved plant; winter low temperature; photosystem II; photosystem I; photoinhibition; subtropical region

随着全球气候变暖,气候带北移导致部分植物向高纬度地区迁移^[1]。城市园林绿化中人们也常将分布于热带、亚热带温暖地区的常绿植物向北引种^[2]。植物光合作用包括对温度不敏感的光化学反应过程和对温度敏感的碳同化过程,冬季低温限制了常绿植物碳同化的进行,叶片吸收光能过剩导致光合机构过度激发,进而增加光抑制甚至光氧化损伤的可能性^[3-5]。因此,分布区域向北迁移增加了常绿植物,尤其是处于全光照高光强环境下的常绿植物,在冬季面临低温伤害的潜在风险。

高等植物光合机构由光系统I(PS I)和光系统II(PS II)组成,由于PS I比PS II更稳定,PS II被认

为是大多数逆境胁迫下光抑制的主要部位^[6-9]。然而,光合电子传递链为一个整体,低温光合碳同化受阻导致叶绿体内还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)积累,来自PS II的电子使PS I受体侧过度还原并产生大量活性氧,因此,植物还存在PS I低温光抑制的风险^[10-12]。通常认为,PS II是低温强光下光抑制的首要位点,低温弱光条件下PS I才会取代PS II成为光抑制的主要部位^[13-14]。例如:黄瓜(*Cucumis sativus* Linn.)在4℃、220 μmol·m⁻²·s⁻¹光强下^[15]以及杏(*Prunus armeniaca* Linn.)在7℃、200 μmol·m⁻²·s⁻¹光强下^[16]PS I比PS II更易发生光抑制。而Huang等^[17]研究表明:在4℃、250

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强处理 24 h 后, 4 种热带植物科特迪瓦非洲楝 (*Khaya ivorensis* A. Chev.)、番龙眼 (*Pometia pinnata* J. R. Forst. et G. Forst.)、降香 (*Dalbergia odorifera* T. C. Chen) 和几内亚格木 [*Erythrophloeum suaveolens* (Guill. et Perr.) Brenan] 的 PS II 均发生了光抑制, 但仅几内亚格木的 PS I 发生了光抑制。张子山等^[11] 研究发现, 4 °C 处理下, 当光强低于 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 黄瓜叶片 PS I 和 PS II 活性均随着光强增加而明显下降; 但当光强增加至 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, PS II 活性继续下降, 而 PS I 光抑制未进一步加剧。由此可见, 低温光照下 PS I 和 PS II 均有可能发生光抑制, 但 2 个光系统对温度和光照强度的敏感性不同, 其光抑制发生条件和光抑制程度受植物种类、温度及光照强度等因子影响^[10-11, 18-19]。然而, 植物 PS II 与 PS I 低温光抑制的研究大多在实验室模拟条件下进行, 供试植物材料通常由常温环境迅速进入低温环境, 其结果反映了植物光合机构对快速降温的响应, 并不能代表自然条件下经过秋季低温驯化后, 植物 PS II 和 PS I 对冬季低温的响应。虽然常绿植物 PS II 冬季光抑制及其光保护机制研究已有很多报道^[20-21], 但常绿植物 PS I 对冬季低温的响应尚不清楚。比较分析不同耐冷性常绿植物 PS II 和 PS I 活性对冬季低温的响应及其光保护机制, 有利于加深对常绿植物适应气候变化和越冬光保护策略的理解。

红叶石楠 (*Photinia × fraseri* Dress) 和荷花木兰 (*Magnolia grandiflora* Linn.) 是中国城市园林绿化中常见的常绿阔叶植物, 具有较强的耐冷性。雅榕 [*Ficus concinna* (Miq.) Miq.] 的分布北缘位于浙江和江西南部等亚热带地区, 对冬季低温较为敏感。研究表明: 种植于山东省泰安市的红叶石楠抗寒类型的半致死温度低至 $-19.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 不抗寒类型的半致死温度为 $-15.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[22]; 种植于河南省南召县的荷花木兰的半致死温度为 $-14.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[23]; 种植于浙江省临安区的雅榕的半致死温度为 $-8.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[24]。本研究以栽培于江西省吉安市的红叶石楠、荷花木兰和雅榕为材料, 比较了全光照环境下 3 种植物阳生叶秋季和冬季 PS II 和 PS I 叶绿素荧光参数的变化, 主要探讨 3 种常绿阔叶植物 PS II 和 PS I 光抑制对冬季低温全光照的响应差异、PS II 和 PS I 功能协同性与植物耐冷性之间的关系、3 种常绿阔叶植物冬季光保护机制的差异, 以期探索亚热带地区这 3 种常绿阔叶植物在越

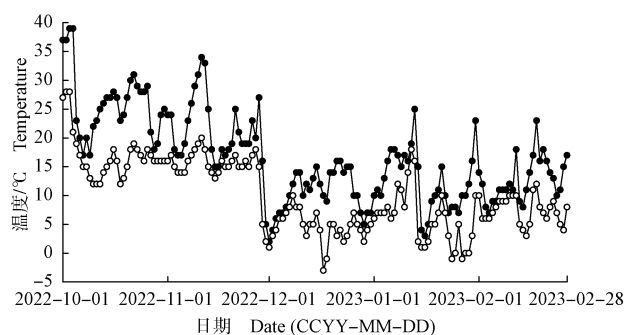
冬过程中的光保护策略。

1 材料和方法

1.1 材料

实验地位于江西省吉安市井冈山大学 (北纬 27.11° 、东经 115.02° , 海拔 80 m), 属于典型中亚热带湿润季风区。选择校园内全光照环境下栽培 10 a 以上的红叶石楠、荷花木兰和雅榕成年树各 5 株作为实验材料。于 2022 年 11 月 9—10 日 (秋季) 和 2023 年 1 月 18—19 日 (冬季) (均为晴天), 选取 3 种植物树冠中部南向、可连续接受阳光照射的外侧阳生叶, 每株采集至少带有 5 枚叶片的枝条 1 枝, 剪下后立即插入装满水的塑料瓶中, 带回实验室进行叶绿素荧光参数测定。

实验期间气温变化如图 1 所示。



●: 日最高气温 Daily maximum air temperature; ○: 日最低气温 Daily minimum air temperature

图 1 实验期间实验地的日最高气温与日最低气温的变化
Fig. 1 Changes in daily maximum and minimum air temperatures of the experimental site during experimental period

1.2 叶绿素荧光参数测定方法

采用 Dual-PAM-100/F (德国 Heinz Walz GmbH 公司) 的“P700+Fluo”模式同时测定 PS II 和 PS I 的叶绿素荧光参数, 选择“Slow Kinetics”进行光诱导曲线测定, 选择“Light Curve”进行快速光曲线测定。首先进行光诱导曲线测定, 叶片暗适应 30 min 后测定 PS II 的最小荧光 (F_0) 和最大荧光 (F_m) 及 P700 最大荧光信号 (P_m); 开启 $501 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光化光, 诱导时间为 240 s, 每隔 20 s 记录 1 次光适应下的叶绿素荧光参数。其次进行快速光曲线测定, 依次开启 $10 \sim 1455 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光化光, 照射 20 s 后记录

光适应下的叶绿素荧光参数。由仪器测定软件直接导出 PS II 实际光化学量子产量 $[Y(II)]$ 、PS II 调节性能量耗散的量子产量 $[Y(NPQ)]$ 和 PS II 非调节性能量耗散的量子产量 $[Y(NO)]$ 、光化学猝灭系数 (qP) 、非光化学猝灭系数 (NPQ) 、PS I 光化学量子产量 $[Y(I)]$ 、PS I 供体侧限制引起的非光化学能量耗散量子产量 $[Y(ND)]$ 、PS I 受体侧限制引起的非光化学能量耗散量子产量 $[Y(NA)]$ 、通过 PS I 的电子传递速率 $[ETR(I)]$ 、通过 PS II 的电子传递速率 $[ETR(II)]$ 。PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 根据公式“ $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ ”计算,环式电子传递速率 (CEF) 根据公式“ $CEF = ETR(I) - ETR(II)$ ”计算,并计算环式电子传递速率占通过 PS I 的电子传递速率的比例 $[CEF/ETR(I)]$ 。

1.3 数据分析

采用 SPSS 18.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差法(LSD)比较同一季节不同树种之间的差异和同一树种不同季节之间的差异。采用 Origin 8.5 软件作图。

2 结果和分析

2.1 冬季低温对 PS II 和 PS I 光抑制的影响

结果(图2)显示:与秋季相比,冬季低温导致3种植物 F_v/F_m 和 P_m 下降,降幅由大到小依次为雅榕、荷花木兰、红叶石楠。荷花木兰和雅榕的 F_v/F_m 分别下降了52.6%和75.9%,大于 P_m 降幅(分别为40.2%和59.9%)。虽然红叶石楠的 F_v/F_m 和 P_m 降幅基本一致,分别为5.6%和5.5%,但 F_v/F_m 在秋、冬季节间具有显著差异($p < 0.05$),而 P_m 差异不显著。

2.2 冬季低温对 PS II 吸收光能分配的影响

3种常绿阔叶植物 PS II 吸收光能分配的快速光曲线和光诱导曲线如图3所示。秋季,红叶石楠具有较高的 $Y(II)$,荷花木兰具有较高的 $Y(NPQ)$,雅榕的 $Y(II)$ 和 $Y(NPQ)$ 均较低。

冬季低温导致3种植物的 $Y(II)$ 明显下降,无论是快速光曲线还是光诱导曲线均表现为红叶石楠降幅最小,荷花木兰次之,雅榕最大。快速光曲线中,冬季红叶石楠的 $Y(II)$ 在各光强下均大于0,荷花木兰的 $Y(II)$ 仅在 $1455 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下为0,雅榕的 $Y(II)$ 则在光合有效辐射高于 $272 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时

即趋于0。光诱导曲线中,冬季红叶石楠和荷花木兰的 $Y(II)$ 随诱导时间整体持续上升,在诱导稳定(240 s)后分别为秋季的48.3%和31.6%;而雅榕的 $Y(II)$ 则一直维持在极低水平,诱导稳定后仅为秋季的6.1%。

3种植物的 $Y(NPQ)$ 对冬季低温呈现不同的响应。冬季低温促进了红叶石楠 $Y(NPQ)$ 增加,快速光曲线中 $Y(NPQ)$ 随着光合有效辐射增加而持续上升,光诱导曲线中 $Y(NPQ)$ 在60 s内快速上升。然而,冬季低温导致了荷花木兰和雅榕的 $Y(NPQ)$ 降低,尤其是在中高光强(光合有效辐射高于 $421 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)下,荷花木兰和雅榕的 $Y(NPQ)$ 分别为秋季的65.5%~68.1%和29.0%~35.1%;在诱导稳定后,荷花木兰和雅榕的 $Y(NPQ)$ 分别为秋季的88.8%和61.7%。

无论是快速光曲线还是光诱导曲线,冬季低温均未引起红叶石楠 $Y(NO)$ 的明显变化,但明显促进了荷花木兰和雅榕 $Y(NO)$ 的增加,其中雅榕 $Y(NO)$ 的上升幅度大于荷花木兰。

2.3 冬季低温对 PS I 吸收光能分配的影响

冬季低温对3种常绿阔叶植物 PS I 吸收光能分配的影响如图3所示。总体上冬季低温导致3种植物的 $Y(I)$ 和 $Y(NA)$ 下降, $Y(ND)$ 上升。

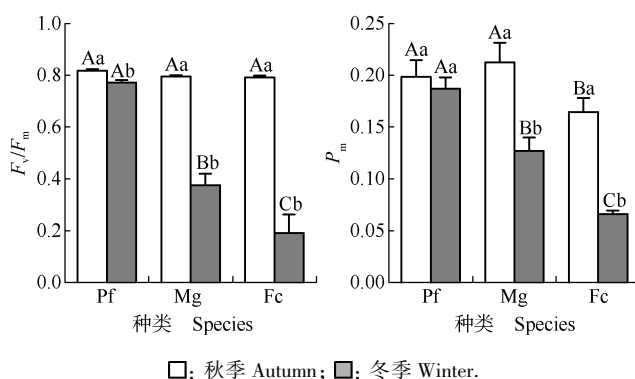
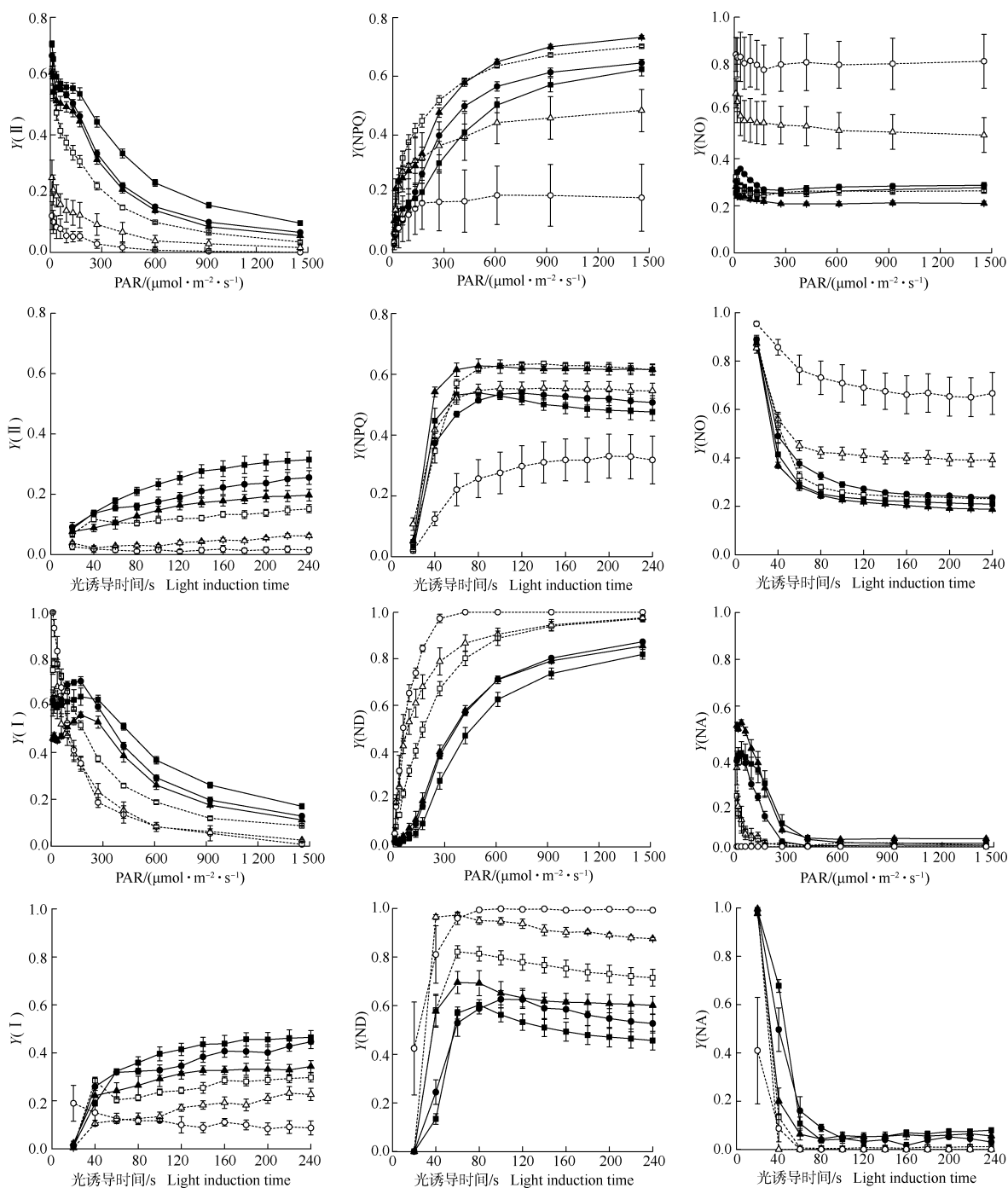


Fig. 2 Effects of winter low temperature on maximum photochemical efficiency of photosystem II (F_v/F_m) and maximum fluorescence signal of P700 (P_m) of three species of evergreen broad-leaved plants



—■—: 秋季的红叶石楠 *Photinia × fraseri* Dress in autumn; --□--: 冬季的红叶石楠 *P. × fraseri* in winter; —▲—: 秋季的荷花木兰 *Magnolia grandiflora* Linn. in autumn; --△--: 冬季的荷花木兰 *M. grandiflora* in winter; —●—: 秋季的雅榕 *Ficus concinna* (Miq.) Miq. in autumn; --○--: 冬季的雅榕 *F. concinna* in winter.

PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation; $Y(II)$: PS II 实际光化学量子产量 Actual photochemical quantum yield of PS II; $Y(NPQ)$: PS II 调节性能量耗散的量子产量 Quantum yield of regulated energy dissipation in PS II; $Y(NO)$: PS II 非调节性能量耗散的量子产量 Quantum yield of nonregulated energy dissipation in PS II; $Y(I)$: PS I 光化学量子产量 Photochemical quantum yield of PS I; $Y(ND)$: PS I 供体侧限制引起的非光化学能量耗散量子产量 Quantum yield of nonphotochemical energy dissipation in PS I due to donor side limitation; $Y(NA)$: PS I 受体侧限制引起的非光化学能量耗散量子产量 Quantum yield of nonphotochemical energy dissipation in PS I due to acceptor side limitation.

图3 冬季低温对3种常绿阔叶植物光系统II(PS II)和光系统I(PS I)吸收光能分配的影响
Fig. 3 Effects of winter low temperature on absorbed light allocation of photosystem II (PS II) and photosystem I (PS I) of three species of evergreen broad-leaved plants

由快速光曲线可知,冬季红叶石楠、荷花木兰和雅榕的 $Y(I)$ 在极弱光(光合有效辐射低于 $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)下高于秋季,但随着光强增加,冬季这3种植物的 $Y(I)$ 快速下降并明显低于秋季。冬季红叶石楠的 $Y(I)$ 降幅最小,光合有效辐射高于 $272 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时为秋季的 45.6%~59.5%。虽然荷花木兰和雅榕的 $Y(I)$ 在秋季和冬季无明显差异,但当光合有效辐射高于 $272 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,冬季荷花木兰 $Y(I)$ 为秋季的 22.9%~43.9%,而冬季雅榕 $Y(I)$ 则为秋季的 5.9%~31.3%。光诱导曲线中,虽然冬季红叶石楠 $Y(I)$ 明显高于荷花木兰,但当诱导时间超过 120 s 后,冬季红叶石楠和荷花木兰的 $Y(I)$ 分别为秋季的 62.0% 和 60.6%;而冬季雅榕 $Y(I)$ 维持在 0.09 左右,约为秋季的 23.6%。

冬季低温明显促进了3种植物 $Y(ND)$ 的增加,增幅由大到小依次为雅榕、荷花木兰、红叶石楠。快速光曲线中,冬季雅榕 $Y(ND)$ 在较低光强(光合有效辐射为 $272 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)下即达到 1,冬季红叶石楠和荷花木兰 $Y(ND)$ 在光合有效辐射高于 $611 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后才达到 0.9 以上,并且在光合有效辐射低于 $611 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的情况下冬季红叶石楠 $Y(ND)$ 低于荷花木兰。冬季3种植物 $Y(ND)$ 在光诱导初期(60 s 内)均快速上升,随后冬季红叶石楠和荷花木兰 $Y(ND)$ 随着诱导时间延长而下降,且冬季红叶石楠 $Y(ND)$ 低于荷花木兰,而冬季雅榕 $Y(ND)$ 维持在接近 1 的水平。

冬季低温则导致了3种植物 $Y(NA)$ 降低,但3种植物之间并未表现出明显差异。

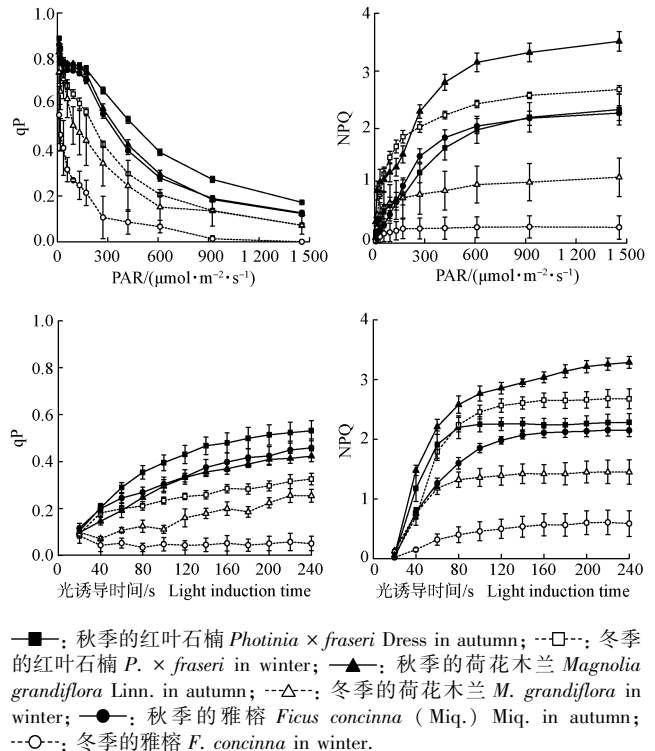
2.4 冬季低温对 PS II 反应中心开放程度和天线色素分子热耗散的影响

3种常绿阔叶植物 qP 和 NPQ 的快速光曲线和光诱导曲线如图4所示。秋季,红叶石楠的 qP 明显高于荷花木兰和雅榕,荷花木兰和雅榕之间没有明显差异;荷花木兰则具有较高的 NPQ ,红叶石楠和雅榕的 NPQ 快速光曲线没有明显差异,但光诱导前期(140 s 内)红叶石楠的 NPQ 高于雅榕,后期则没有明显差异。

冬季低温导致3种植物的 qP 明显下降。快速光曲线中,冬季红叶石楠 qP 在弱光(光合有效辐射低于 $172 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)下稍高于荷花木兰,随着光强增加,这2种植物的 qP 没有明显差异。光诱导曲线中,虽然冬季红叶石楠 qP 明显高于荷花木兰,但

二者 qP 降幅基本一致,光诱导稳定后分别为秋季的 61.2% 和 60.1%。冬季雅榕 qP 明显低于另2种植物,在高光强(光合有效辐射高于 $923 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)下降为 0,在光诱导曲线中则维持在 0.066 左右,光诱导稳定后该值仅为秋季的 10.9%。

3种植物的 NPQ 对冬季低温表现出不同的响应特征。冬季低温促进了红叶石楠 NPQ 增强,在所有测量光强下冬季红叶石楠 NPQ 均高于秋季,光诱导曲线中光诱导 120 s 后冬季 NPQ 才高于秋季。冬季低温导致荷花木兰和雅榕 NPQ 下降,但荷花木兰 NPQ 降幅小于雅榕。



PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation.

图4 冬季低温对3种常绿阔叶植物光化学猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(NPQ)的影响

Fig. 4 Effects of winter low temperature on photochemical quenching coefficient (qP) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) of three species of evergreen broad-leaved plants

2.5 冬季低温对环式电子传递的影响

3种植物 CEF 和 $CEF/ETR(I)$ 的快速光曲线和光诱导曲线如图5所示。总体上,冬季低温导致了3种植物 CEF 下降,但促进了 $CEF/ETR(I)$ 增加。

快速光曲线中,冬季3种植物 CEF 在弱光(光合有效辐射低于 $172 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)下均高于秋季,

并且冬季雅榕 *CEF* 明显高于红叶石楠和荷花木兰; 当光合有效辐射高于 $172 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 冬季 3 种植物的 *CEF* 则低于秋季, 其中冬季红叶石楠 *CEF* 维持相对较高水平, 荷花木兰和雅榕的 *CEF* 则随着光强增加而下降。光诱导曲线中, 冬季红叶石楠 *CEF* 表现为诱导初期 (40 s) 迅速上升至高于秋季水平, 荷花木兰则在诱导前期 (120 s 内) 低于秋季水平, 然后随着诱导时间延长 2 种植物冬季 *CEF* 维持在秋季水平; 冬季雅榕 *CEF* 则仅在诱导初期高于秋季, 然后迅速下降至低于秋季水平。

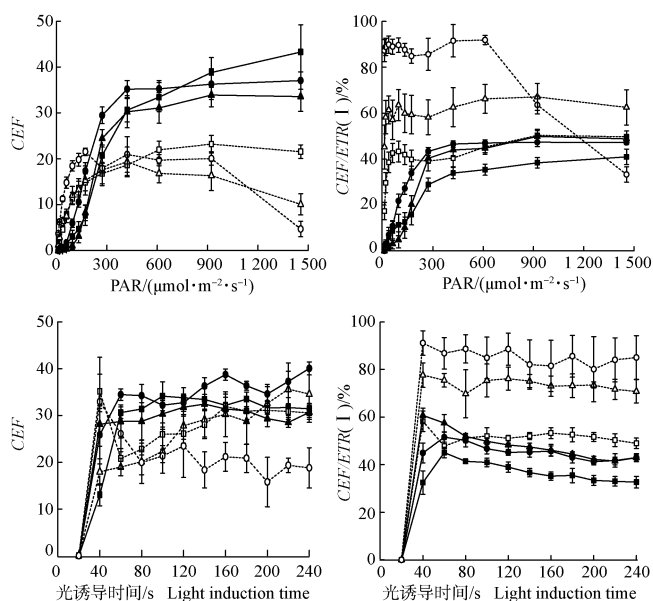
由于冬季低温导致 3 种植物的 *ETR* (II) 和 *ETR* (I) 明显下降 (数据未列出), 因此, 本研究比较了 *CEF* 占 *ETR* (I) 的比例。总体上冬季低温促进了 3 种植物 *CEF/ETR* (I) 增大, 增幅由大到小依次为雅榕、荷花木兰、红叶石楠。快速光曲线中, 随着光强增加, 冬季红叶石楠 *CEF/ETR* (I) 迅速上升并维持在 $38.6\% \sim 50.3\%$, 荷花木兰 *CEF/ETR* (I) 保持在 $45.3\% \sim 67.1\%$, 而雅榕 *CEF/ETR* (I) 则表现为中低

光强 (光合有效辐射 $10 \sim 611 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下维持在 $84.9\% \sim 91.9\%$, 然后随着光强增加而迅速下降。光诱导曲线中, 冬季 3 种植物 *CEF/ETR* (I) 在诱导初期 (60 s) 即迅速上升至高于秋季水平并保持稳定, 冬季红叶石楠、荷花木兰和雅榕 *CEF/ETR* (I) 分别稳定在 $47.8\% \sim 58.2\%$ 、 $69.8\% \sim 77.6\%$ 和 $80.1\% \sim 91.1\%$ 。

3 讨论和结论

低温强光是常绿植物越冬的胁迫因子, 常导致光合系统发生光抑制^[25]。自 PS I 低温光抑制报道以来, PS II 和 PS I 低温光抑制发生的决定因子越来越受到关注。传统观点中低温弱光下碳同化下降限制了 Calvin 循环对 NADPH 的利用, 使得 PS I 受体侧电子传递受阻, 从而发生 PS I 光抑制; 强光下则 PS II 首先发生光抑制, 并限制电子向 PS I 传递, 从而保护 PS I 免受光抑制^[9, 26-27]。

在冬季低温全光照环境下, 红叶石楠、荷花木兰和雅榕均发生不同程度的 PS II 光抑制, 并且除耐冷性强的红叶石楠外, 荷花木兰和雅榕也发生了 PS I 光抑制, 该结果与 Huang 等^[28] 在高山常绿阔叶植物冬季光抑制中的研究结果并不一致。虽然高山常绿阔叶植物帽斗栎 (*Quercus guyavifolia* H. Lév.)、大白杜鹃 (*Rhododendron decorum* Franch.) 和染用卫矛 (*Euonymus tingsens* Wall.) 的 PS II 光抑制对冬季低温全光照高光强环境表现出不同的响应, 但 PS I 活性均保持稳定^[28], 究其原因, 可能是这 3 种高山常绿植物是本地种, 在长期进化过程中已完全适应当地冬季低温全光照环境。事实上, 低温强光也可导致冷敏感植物 PS II 和 PS I 同时发生光抑制。例如: $4 \text{ } ^\circ\text{C}$ 、强光 ($2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 处理导致冷敏感植物笋瓜 (*Cucurbita maxima* Duchesne ex Lam.)、烟草 (*Nicotiana tabacum* Linn.) 和黄瓜叶片 PS I 和 PS II 同时发生光抑制, 但并未造成耐冷植物菠菜 (*Spinacia oleracea* Linn.) PS I 和 PS II 光抑制^[10]。阴生植物三七 [*Panax notoginseng* (Burkill) F. H. Chen ex C. H. Chow]^[29] 和 *Psychotria rubra* (Lour.) Poir.^[30] 突然暴露在高光强条件下也会导致 PS II 和 PS I 同时发生光抑制, 意味着即使 PS II 发生了光抑制也不能完全保护 PS I 免受强光伤害。常绿植物冬季光抑制是一个随着温度下降而逐渐加剧的低温驯化过程, 植物的



—■—: 秋季的红叶石楠 *Photinia × fraseri* Dress in autumn; --□--: 冬季的红叶石楠 *P. × fraseri* in winter; —▲—: 秋季的荷花木兰 *Magnolia grandiflora* Linn. in autumn; --△--: 冬季的荷花木兰 *M. grandiflora* in winter; —●—: 秋季的雅榕 *Ficus concinna* (Miq.) Miq. in autumn; --○--: 冬季的雅榕 *F. concinna* in winter.

PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation.

图5 冬季低温对3种常绿阔叶植物环式电子传递速率 (*CEF*) 及其占通过 PS I 的电子传递速率的比例 [*CEF/ETR* (I)] 的影响
Fig. 5 Effects of winter low temperature on cyclic electron transport rate (*CEF*) and its proportion in electron transport rate of PS I [*CEF/ETR* (I)] of three species of evergreen broad-leaved plants

耐冷性决定了 PS II 和 PS I 冬季光抑制发生与否及严重程度。但目前关于低温强光对植物 PS I 光抑制影响的研究主要在实验室模拟条件下进行, 自然环境条件下常绿植物经过秋季低温驯化过程后, 冬季低温全光照环境对不同耐冷性植物 PS II 和 PS I 光抑制的影响还需要更多研究证据。

PS II 是光合机构中对低温和光照敏感的组分, 其光抑制程度与低温和光照强度密切相关^[31-32]。冬季红叶石楠和荷花木兰在高光强下均能测出 qP, 雅榕则无法测出 qP; 中等光强诱导稳定后, 红叶石楠和荷花木兰冬季 qP 仍保持秋季 qP 的 61.2% 和 60.1%, 但雅榕冬季 qP 仅为秋季 qP 的 10.9%。qP 反映 PS II 反应中心开放程度^[3], 上述结果意味着冬季低温全光照对雅榕 PS II 反应中心造成了严重伤害, 但对红叶石楠和荷花木兰伤害较小。由于 PS I 处于光合电子传递链下游, 其发生光抑制取决于来自供体侧的电子^[9]。Y(ND) 为 PS I 供体侧限制引起的非光化学能量耗散量子产量, 受 PS II 功能下调或光损伤影响^[28]。在冬季低温全光照环境下, 红叶石楠、荷花木兰和雅榕 Y(I) 的下降主要归因于 Y(ND) 的显著增加, 且 Y(ND) 的增加与 Y(II) 和 qP 的降低有很大关联。由此可见, PS II 反应中心关闭和 PS II 电子传递减少导致冬季常绿植物 PS I 供体侧限制的增加。该研究结果与 Huang 等^[28]的研究结果一致, 也符合目前 PS II 光抑制限制了光合电子向 PS I 传递, 从而对 PS I 起到保护作用的观点^[11, 26-27]。

光合线性电子传递由 PS II 和 PS I 串联协同完成, 因此, PS II 和 PS I 功能协同对于逆境胁迫下光合机构的保护具有重要意义^[33-34]。耐冷性强的红叶石楠冬季 F_v/F_m 和 P_m 较秋季降幅基本一致, 冷敏感的雅榕 2 个指标的降幅最大, 耐冷性中等的荷花木兰的 2 个指标则处于前二者之间。该结果表明常绿阔叶植物 PS II 和 PS I 光抑制对冬季低温全光照环境响应的一致性与耐冷性呈正相关, 意味着植物耐冷性可能与冬季低温下 PS II 和 PS I 的功能协同性相关。

Y(II) 和 Y(I) 分别反映了 PS II 和 PS I 的有效性^[12, 32]。冬季红叶石楠在所有测量光强下均保持较荷花木兰和雅榕更高的 Y(II) 和 Y(I), 荷花木兰的 Y(II) 和 Y(I) 也仅在 $1\ 455\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的高光强下未能测出。说明冬季红叶石楠和荷花木兰的 PS II 和 PS I 在高光强下均可保持一定的光化学功能, 且对光照强度的响应具有协同性。但是, 冬季雅

榕的 2 个光系统对光照强度的响应并不一致。Y(II) 在光合有效辐射高于 $421\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 即无法测出, 而 Y(I) 仅在高光强下未能测出。由此可见, 冬季雅榕的 PS II 对中高光强极为敏感, PS I 则可忍耐一定程度的强光。进一步比较 Y(II) 和 Y(I) 光诱导曲线发现, 光诱导稳定后, 冬季红叶石楠和荷花木兰 Y(I) 较秋季的降幅基本一致, 分别为 36.0% 和 33.9%, 但是, 冬季红叶石楠 Y(II) 降幅为 51.7%, 明显低于荷花木兰, 这意味着冬季低温全光照环境下常绿植物 PS II 和 PS I 功能的协同性越高其耐冷性越强。而冬季雅榕 Y(II) 在光诱导初期即接近 0, Y(I) 虽然随着光诱导时间延长而下降, 但仍维持在可检测范围, 且 Y(I) 降幅低于 Y(II), 表明中高光强对雅榕 2 个光系统的活性均造成了抑制作用, 但对 PS II 的影响更显著。上述结果表明, 常绿植物 PS II 和 PS I 2 个光系统对冬季低温全光照环境响应的协同性与其耐冷性密切相关, 耐冷性越强的植物 PS II 和 PS I 对中高光强的响应越具有一致性, 但该结果是否具有普遍性, 还需要对更多越冬期常绿植物开展研究以进行验证。

由于 PS II 和 PS I 对光强的敏感性不同, 从而对光氧化胁迫具有不同的响应^[31], 不同常绿植物进化出了不同的越冬光保护策略^[35-37]。热耗散是光合机构缓解 PS II 光抑制、防止光破坏的主要能量耗散途径, NPQ 和 Y(NPQ) 分别代表 PS II 天线色素分子热耗散能力和吸收光能分配于热耗散的比例^[38-39]。本研究中, 无论是快速光曲线还是光诱导曲线, 红叶石楠冬季 NPQ 和 Y(NPQ) 均较秋季显著增加, 而 Y(NO) 并没有明显变化, 说明冬季低温驯化能促使红叶石楠热耗散能力提升, 从而调节 PS II 能量分配平衡, 防止全光照环境下冬季低温对 PS II 的伤害。但是, 冬季低温导致荷花木兰和雅榕 NPQ 和 Y(NPQ) 的降低和 Y(NO) 的增加, 且对雅榕的影响尤为显著, 说明冬季低温全光照环境下荷花木兰和雅榕 PS II 吸收的光能难以通过热耗散的形式安全耗散, 导致过剩光能对 PS II 造成了伤害。PS I 一旦发生光抑制通常需要较长时间才能得以恢复, 且 PS I 光损伤的积累对植物而言是致命的^[9, 40-42]。围绕 PS I 的环式电子传递对 PS I 起着重要的光保护作用^[29, 41-42]。本研究中, 虽然冬季低温抑制了 ETR(II) 和 ETR(I), 导致 3 种植物 CEF 下降, 但促进了 CEF/ETR(I) 的增加, 其促进作用由高到低依次为雅榕、荷花木兰、红叶石

楠,说明冬季低温全光照环境下常绿植物叶片中通过PS I的电子更多地进入环式电子传递,因此,环式电子传递在冬季常绿植物阳生叶的PS I光保护中起着重要作用。*CEF*的激活不仅可以缓解PS I受体端的过度还原,对PS I起到保护作用,还有利于跨类囊体膜质子梯度(ΔpH)的建立,从而驱动热耗散保护PS II免受过剩光能的损伤^[43-44]。但是,研究发现,*CEF*激活并不能完全保护耐冷性较弱的常绿植物PS I免受冬季低温光抑制伤害。

综上所述,冬季低温全光照环境下,3种常绿阔叶植物PS II对冬季低温的敏感性高于PS I,PS II的光抑制对PS I具有一定的保护作用。红叶石楠在冬季可保持较强的PS II和PS I光化学能力和功能协同性,诱导热耗散和环式电子传递增强,从而防御冬季光抑制伤害。荷花木兰在冬季也维持了一定的PS II和PS I光化学能力和功能协同性,并通过维持相对较强的热耗散能力保护PS II,增强环式电子传递保护PS I。冬季低温全光照环境下,榕的PS II和PS I功能协同性较差,热耗散能力大幅下降,环式电子传递增强也不能保护PS I免受低温高光强的伤害。

参考文献:

- [1] 黎磊, 陈家宽. 气候变化对野生植物的影响及保护对策[J]. 生物多样性, 2014, 22(5): 549-563.
- [2] 郝日明, 吴建忠, 王中磊, 等. 常绿阔叶植物在紫金山地区的引种及其适应性分析[C]//陈宜瑜. 生物多样性保护与区域可持续发展: 第四届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 北京: 中国林业出版社, 2000: 118-125.
- [3] MARTÍNEZ-FERRI E, MANRIQUE E, VALLADARES F, et al. Winter photoinhibition in the field involves different processes in four co-occurring Mediterranean tree species[J]. Tree Physiology, 2004, 24: 981-990.
- [4] ÖQUIST G, HUNER N P A. Photosynthesis of overwintering evergreen plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2003, 54: 329-355.
- [5] ENSMINGER I, BUSCH F, HUNER N P A. Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis[J]. Physiologia Plantarum, 2006, 126: 28-44.
- [6] POWLES S B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1984, 35: 15-44.
- [7] SCHELLER H V, HALDRUP A. Photoinhibition of photosystem I[J]. Planta, 2005, 221: 5-8.
- [8] SONOIKE K. Photoinhibition of photosystem I[J]. Physiologia Plantarum, 2011, 142: 56-64.
- [9] 张子山, 杨程, 高辉远. 植物光系统 I 的低温光抑制及恢复[J]. 植物生理学报, 2013, 49(4): 301-308.
- [10] BARTH C, KRAUSE G H. Inhibition of photosystems I and II in chilling-sensitive and chilling-tolerant plants under light and low-temperature stress[J]. Zeitschrift für Naturforschung C, 1999, 54: 645-657.
- [11] 张子山, 张立涛, 高辉远, 等. 不同光强与低温交叉胁迫下黄爪瓜PS I与PS II的光抑制研究[J]. 中国农业科学, 2009, 42(12): 4288-4293.
- [12] GREBE S, PORCAR-CASTELL A, RIIKONEN A, et al. Accounting for photosystem I photoinhibition sheds new light on seasonal acclimation strategies of boreal conifers[J]. Journal of Experimental Botany, 2024, 75(13): 3973-3992.
- [13] SONOIKE K, TERASHIMA I. Mechanism of photosystem-I photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L.[J]. Planta, 1994, 194: 287-293.
- [14] 段伟, 李新国, 孟庆伟, 等. 低温下的植物光抑制机理[J]. 西北植物学报, 2003, 23(6): 1017-1023.
- [15] TERASHIMA I, FUNAYAMA S, SONOIKE K. The site of photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. at low temperature is photosystem I, not photosystem II[J]. Planta, 1994, 193: 300-306.
- [16] 孙山, 张立涛, 王家喜, 等. 低温弱光胁迫对日光温室栽培杏树光系统功能的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(3): 512-516.
- [17] HUANG W, ZHANG S B, CAO K F. The different effects of chilling stress under moderate light intensity on photosystem II compared with photosystem I and subsequent recovery in tropical tree species[J]. Photosynthesis Research, 2010, 103: 175-182.
- [18] HAVAUX M, DAVAUD A. Photoinhibition of photosynthesis in chilled potato leaves is not correlated with a loss of photosystem-II activity: preferential inactivation of photosystem I[J]. Photosynthesis Research, 1994, 40: 75-92.
- [19] ZHANG Z S, JIA Y J, GAO H Y, et al. Characterization of PS I recovery after chilling-induced photoinhibition in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves[J]. Planta, 2011, 234: 883-889.
- [20] ADAMS W W, III, ZARTER C R, EBBERT V, et al. Photoprotective strategies of overwintering evergreens[J]. BioScience, 2004, 54(1): 41-49.
- [21] ADAMS W W, III, MULLER O, COHU C M, et al. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity? [J]. Photosynthesis Research, 2013, 117: 31-44.
- [22] 邵文鹏. 几种常绿阔叶植物抗寒性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2009: 35.
- [23] 裴文. 九种木兰科常绿植物低温冷害生理指标的测定及耐寒性评价[D]. 郑州: 河南农业大学, 2013: 16.
- [24] 林霞. 无柄小叶榕发芽与生长对不同生态因子的响应研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2010: 91.
- [25] VERHOEVEN A. Sustained energy dissipation in winter evergreens[J]. New Phytologist, 2014, 201: 57-65.

- [26] SONOIKE K. Photoinhibition of photosystem I: its physiological significance in the chilling sensitivity of plants[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1996, 37(3): 239-247.
- [27] SONOIKE K. The different roles of chilling temperatures in the photoinhibition of photosystem I and photosystem II [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 1999, 48: 136-141.
- [28] HUANG W, YANG Y J, HU H, et al. Seasonal variations in photosystem I compared with photosystem II of three alpine evergreen broad-leaf tree species[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2016, 165: 71-79.
- [29] 武洪敏, 双升普, 张金燕, 等. 短期生长环境光强骤增导致典型阴生植物三七光系统受损的机制[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(4): 404-419.
- [30] HUANG W, ZHANG S B, ZHANG J L, et al. Photoinhibition of photosystem I under high light in the shade-established tropical tree species *Psychotria rubra* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 801.
- [31] TIKKANEN M, MEKALA N R, ARO E M. Photosystem II photoinhibition-repair cycle protects photosystem I from irreversible damage [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2014, 1837: 210-215.
- [32] 肖飞, 杨延龙, 王娅婷, 等. 棉花花铃期低温对叶片PS I和PS II光抑制的影响[J]. *作物学报*, 2017, 43(9): 1401-1409.
- [33] HARBINSON J, GENTY B, BAKER N R. Relationship between the quantum efficiencies of photosystems I and II in pea leaves [J]. *Plant Physiology*, 1989, 90: 1029-1034.
- [34] 张子山, 杨程, 高辉远, 等. 低温光抑制恢复过程中黄瓜叶片PS II活性及其电子传递对PS I的影响[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(4): 1049-1054.
- [35] PORCAR-CASTELL A, JUUROLA E, ENSMINGER I, et al. Seasonal acclimation of photosystem II in *Pinus sylvestris*. II. Using the rate constants of sustained thermal energy dissipation and photochemistry to study the effect of the light environment[J]. *Tree Physiology*, 2008, 28: 1483-1491.
- [36] PENG J G, JIANG X R, JIA M X, et al. Contrasting patterns of sun-red and shade-green leaves of *Buxus microphylla* in response to gradients of excess light during winter acclimation [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38: 254.
- [37] 胡雪华, 袁晴雨, 詹明悦, 等. 冬季低温对3种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶光抑制的影响[J]. *植物资源与环境学报*, 2023, 32(2): 65-72.
- [38] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W, III. Photoprotection and other responses of plants to high light stress[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 599-626.
- [39] HENDRICKSON L, FURBANK R T, CHOW W S. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence [J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 82: 73-81.
- [40] TEICHER H B, MØLLER B L, SCHELLER H V. Photoinhibition of photosystem I in field-grown barley (*Hordeum vulgare* L.): induction, recovery and acclimation[J]. *Photosynthesis Research*, 2000, 64: 53-61.
- [41] ZIVCAK M, BRESTIC M, KUNDERLIKOVA K, et al. Repetitive light pulse-induced photoinhibition of photosystem I severely affects CO₂ assimilation and photoprotection in wheat leaves [J]. *Photosynthesis Research*, 2015, 126: 449-463.
- [42] YANG Y J, DING X X, HUANG W. Stimulation of cyclic electron flow around photosystem I upon a sudden transition from low to high light in two angiosperms *Arabidopsis thaliana* and *Bletilla striata*[J]. *Plant Science*, 2019, 287: 110166.
- [43] TAKAHASHI S, MILWARD S E, FAN D Y, et al. How does cyclic electron flow alleviate photoinhibition in *Arabidopsis*? [J]. *Plant Physiology*, 2009, 149: 1560-1567.
- [44] 黄伟, 张石宝, 曹坤芳. 高等植物环式电子传递的生理作用[J]. *植物科学学报*, 2012, 30(1): 100-106.

(责任编辑: 吴芯夷)