



油茶叶片捕光色素分子内禀特性和 光能利用效率对光照强度的响应

何玉琳¹, 吴 杨^{1*}, 叶子飘², 周赛霞³, 叶思诚¹, 刘文鑫¹

(1 九江学院 江西油茶研究中心, 江西九江 332005; 2 井冈山大学 数理学院, 江西吉安 343009; 3 中国科学院庐山植物园, 江西九江 332900)

摘 要:以油茶品种‘长林4号’2年生幼苗为材料,在人工气候箱内设置盆栽实验,研究不同光照强度(10%、40%、70%光照和全光照)对油茶光能利用特性的影响。结果显示:(1)油茶叶片净光合速率(P_n)、电子传递效率(ETR)、光补偿点(I_c)、 CO_2 补偿点(Γ)、饱和光强(I_{sat})、饱和胞间 CO_2 浓度(C_{isat})、光呼吸速率(R_p)、暗呼吸速率(R_d)以及在叶片水平与植株水平上的光能利用效率均随光照强度的增强而提高。(2)在弱光条件下,油茶叶片光化学淬灭系数(qP)提高,非光化学淬灭系数(NPQ)降低,所吸收的光能被更多地分配向光化学耗散和过剩激发能,使PSII光化学效率(F_v/F_m 、 Φ_{PSII})提高。(3)油茶通过提高叶片叶绿素含量、捕光色素分子数(N_0)和本征光能吸收截面(σ_{ik})来增强对光的捕获能力,但随光照强度降低,其捕光色素分子的有效光能吸收截面(σ_{ik}')减小,捕光色素分子处于最低激发态的最小平均寿命(τ_{min})变长,累积在最低激发态的天线色素分子数(N_k)增多。研究表明,在低光照强度环境下,电子在捕光色素分子之间的传递和光合电子流的产生受到限制,油茶叶片光能捕获与光合电子传递效率无法同时提高,最终导致其光合碳同化能力和光能利用效率下降。

关键词:油茶;捕光色素分子;光合效率;光能利用效率;叶绿素荧光

中图分类号:Q945.79; S794.4

文献标志码:A

Response of Intrinsic Characteristics of Light-harvesting Pigment Molecules, Light Use Efficiency to Light Intensity for Oil-tea (*Camellia oleifera*)

HE Yulin¹, WU Yang^{1*}, YE Zipiao², ZHOU Saixia³, YE Sicheng¹, LIU Wenxin¹

(1 Research Center of Jiangxi Oil-tea Camellia, Jiujiang University, Jiujiang, Jiangxi 332005, China; 2 College of Mathematics and Physics, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; 3 Lushan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang, Jiangxi 332900, China)

Abstract: To study the effects of different light intensities (10% light, 40% light, 70% light and full light) on light utilization characteristics for oil-tea, we used 2-year old seedlings of oil-tea cultivar ‘Changlin No. 4’ as pot experimental materials, which were performed in an artificial climate incubator. The results showed that: (1) the net photosynthetic rate (A_n), electron transfer efficiency (ETR), light compensation point (I_c), CO_2 compensation point (Γ), saturated light intensity (I_{sat}), saturated CO_2 concentration (C_{isat}), light respiration rate (R_p), dark respiration rate (R_d), light use efficiencies at leaf and plant levels were improved as light intensity increasing. (2) Under weak light condition, the photochemi-

收稿日期:2022-04-10;修改稿收到日期:2022-08-18

基金项目:江西省自然科学基金(20202BABL215003);江西省教育厅项目(GJJ201835)

作者简介:何玉琳(2002—),女,学士,生物科学专业。E-mail:sunlight33@126.com

* 通信作者:吴 杨,讲师,主要从事作物高产机理研究。E-mail:yangwu15@126.com

cal efficiency of photosystem II (F_v/F_m , Φ_{PSII}) was improved as the photochemical quenching coefficient (qP) increased, while the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) decreased, and the absorbed light energy was more allocated to the photochemical dissipation and excess excitation energy. (3) The ability of light absorption was enhanced by increasing chlorophyll content, light-harvesting pigment molecule numbers (N_o), and intrinsic absorption cross-section (σ_{ik}). However, the effective light absorption cross section (σ_{ik}') was increased, the minimum average life time at the lowest excited state (τ_{min}) was extended, and the light-harvesting pigment molecules at the lowest excited state (N_k) was increased as light intensity reducing. It can be concluded that the electron transfer between light-capturing pigment molecules and the generation of photosynthetic electron flow were limited, and thus oil-tea leaves were failure to coordinate the improvement of light energy capture and electron transfer efficiency under low light environment, which declined the ability of photosynthetic carbon assimilation and the light use efficiency.

Key words: *Camellia oleifera*; light-harvesting pigment molecule; photosynthetic efficiency; light energy utilization efficiency; chlorophyll fluorescence

光照是影响植物生长发育最重要的生态因子之一。光调控作物物质生产是一个复杂的生化和生物物理过程,涉及光合机构的组成、光合色素和光合酶的生物合成、光驱动的电子传递、 CO_2 的固定和同化^[1]。植物生长需要特定的光照强度,高于或低于正常光强度对植物光合作用和干物质积累都有很大影响。植物在生长过程中常常遭遇弱光胁迫,如大气环境变化导致的光照辐射降低,间套作种植方式造成的荫蔽等。一般而言,弱光条件下的叶片为收获更多光能,会表现出叶片变薄,叶面积变小,栅栏组织变薄,叶绿素含量增加等特征,但同时气孔密度和气孔导度降低, CO_2 传递受阻,光合速率下降。较高的光照强度则会扰乱植物的能量平衡。在夏季或日间等光强较高的条件下,超过代谢所需的多余能量会在叶绿体类囊体膜中积累,从而造成光合系统结构受损,引起光合活性降低^[1-4]。

建立数学模型是研究植物光合特性的有效手段。前人利用直角双曲线模型、非直角双曲线模型对光响应曲线、 CO_2 响应曲线进行了大量的拟合分析。普遍认为,弱光条件下植物叶片光补偿点和光饱和点降低、表观量子效率提高,使其在光限制条件下能够最大限度地利用光能来制造有机物。但弱光环境中生长的叶片往往具有较低的暗呼吸速率、 CO_2 饱和点、 CO_2 羧化效率以及较高的 CO_2 补偿点^[5-7]。不同种类、品种或品系间植物光合效率的高低及其光环境的适应能力,以及不同模型的拟合效果都有很大差别。叶子飘等^[8-10]提出的光合机理模型能较好拟合光合速率对光和 CO_2 的响应曲线,特别是光合电子传递效率对光响应模型能进一步明确叶片光系统功能和捕光色素分子物理特性,为深入研究植物光合生理奠定了基础,近年来被国内外学者广泛应用。

油茶是中国独有的食用性、多年生木本油料作物。它虽然具有较强的抗逆性和生态适应能力,但较低的叶片光合速率和粗放的栽培模式导致其产量常年低而不稳。不同光强环境条件下,油茶光能利用特征与光合碳生产潜力目前亦缺乏深入研究。为此,本研究通过设置不同光照强度处理,系统分析油茶叶片光能吸收、电子传递、捕光色素分子内禀特性与光能利用效率之间的关系,为实现油茶高光效育种和生产提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验于 2020 年在九江学院江西油茶研究中心进行,供试材料为油茶品种‘长林 4 号’。选取生长良好、均匀一致的 2 年生油茶苗,移栽于 250 mm × 190 mm 的种植盆内,每盆 1 株。将油茶苗放置于自然生长条件下缓苗 1 个月后,再将其放入人工气候室内(宁波江南仪器厂, GXZ-280E)进行光照处理。试验设置 L_{100} (全光照, 450~500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 L_{70} (70%光照, 300~350 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 L_{40} (40%光照, 180~200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 L_{10} (10%光照, 45~50 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 共 4 个光照强度处理;每个处理 30 盆,共 120 株;光周期设定为 12 h/12 h (昼/夜),培养温度为 28 °C/22 °C (昼/夜),栽植后保持一致的管理,并保证土壤水分充分供应。

1.2 测定项目与方法

在不同光照条件下处理 40 d 后,选择完全展开的功能叶片(上数 2~3 叶)进行以下光合指标的测定和相关参数的估算。

1.2.1 光合色素含量 采用丙酮和无水乙醇(2:1)的混合液法对叶片光合色素进行提取,提取液利

用紫外分光光度计分别在 470、645、663 nm 波长下测定吸光度值,叶绿素含量(叶绿素 a 与叶绿素 b 之和)按照 Arnon 方法^[11]进行计算。每处理随机选取 5 株油茶苗测定,取其平均值。

1.2.2 光合气体交换和叶绿素荧光参数 每处理分别随机选取 5 株油茶苗,用于叶片光合气体交换和叶绿素荧光参数的测定。利用 Li-6800XT 便携式光合仪,在各处理生长光强下测定得到净光合速率(P_n)、光系统 II(PSII)有效光化学量子产量(F_v'/F_m')、PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)、PS II 实际光化学效率(Φ_{PSII})、电子传递效率(ETR)、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)。然后参照 Demmig-Adams 等^[12]的方法计算光能分配:

$$\text{光化学耗散} = qP \times F_v' / F_m' \times 100\%;$$
$$\text{天线热耗散} = (1 - F_v' / F_m') \times 100\%;$$
$$\text{过剩激发能} = (1 - qP) \times F_v' / F_m' \times 100\%。$$

1.2.3 光与 CO₂ 响应曲线及参数 每处理分别随机选取 5 株油茶苗,进行光响应曲线和 CO₂ 响应曲线的测定。在光响应曲线测定时,叶室温度为 25℃,红蓝光源,由 CO₂ 气体小钢瓶控制 CO₂ 浓度为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光合有效辐射梯度设定为:2 000、1 800、1 500、1 200、900、600、400、200、150、100、70、40、10 和 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在 CO₂ 响应曲线测定时,叶室 CO₂ 梯度设定为:400、300、200、100、50、30、400、500、600、800、1 000、1 200、1 500 和 1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,设定光强为 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

首先,利用测定数据根据叶子飘等^[9]非直角双曲线修正模型进行拟合,并计算光合速率-光响应曲线对应的暗呼吸速率(R_d)、最大净光合速率($P_{n\text{-max}}$)、饱和光强(I_{sat})、光补偿点(I_c)、光合速率-CO₂ 响应曲线对应的光呼吸速率(R_p)、最大净光合速率

($P_{n\text{-max}}$)、饱和胞间 CO₂ 浓度(C_{isat})、CO₂ 补偿点(Γ)。

另外,利用电子传递效率-光响应模型^[10]拟合计算得最大电子传递效率(J_{max})、最大电子传递效率相对应的饱和光强($I_{J\text{-sat}}$),以及捕光色素分子内禀参数:捕光色素分子数(N_0)、处于最低激发态的捕光色素分子数(N_k)、捕光色素分子本征光能吸收截面(σ_{ik})、捕光色素分子有效光能吸收截面(σ'_{ik})、捕光色素分子处于最低激发态的最小平均寿命(τ_{min})。光合速率与所吸收的光强比值为叶片水平光能利用效率(LUE_L),根据植物叶片光能利用效率-光响应模型^[13]拟合计算得最大光能利用效率($LUE_{L\text{-max}}$)、最大光能利用效率相对应的饱和光强($I_{L\text{-sat}}$)。

1.2.4 植株水平光能利用效率 植株水平光能利用效率(LUE_p)参考以下公式计算:

$$LUE_p = (D \cdot f) / R$$

其中, D 为光处理期间植株地上部分增长的干物质量($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$),每处理随机选取 5 株油茶苗测定,取其平均值; f 为本本植物干物质的化学能,20 $\text{MJ} \cdot \text{kg}^{-1}$ ^[14]; R 为光处理期间植株接受的 300~800 nm 内的光辐射能($\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$),用 Spectra Pen 光谱仪进行测定。

1.3 数据分析

采用 SPSS 19 统计分析软件对数据进行差异显著性检验(LSD 法, $\alpha = 0.05$)。利用光合计算软件(<http://photosynthetic.sinaapp.com/index.html>)对光合作用参数曲线进行拟合分析。

2 结果与分析

2.1 光强对油茶叶片气体交换参数和叶绿素荧光参数的影响

表 1 显示,随光照处理强度的降低,油茶叶片净光合速率(P_n)、电子传递效率(ETR)及非光化学淬

表 1 不同光强对油茶叶片气体交换与叶绿素荧光参数的影响

Table 1 Effects of different light intensities on gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in oil-tea leaves

处理 Treatment	净光合速率 P_n /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	PSII 最大光化学 量子产量 F_v/F_m	PSII 实际光 化学效率 Φ_{PSII}	电子传递效率 ETR /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光化学 淬灭系数 qP	非光化学 淬灭系数 NPQ
L ₁₀₀	4.64±0.85a	0.77±0.02b	0.26±0.05c	48.25±1.85a	0.58±0.07b	1.93±0.38a
L ₇₀	3.65±0.74b	0.78±0.02b	0.27±0.04c	33.60±1.49b	0.59±0.09b	1.86±0.26a
L ₄₀	2.59±0.67c	0.80±0.01a	0.36±0.04b	27.27±1.29c	0.66±0.09a	1.57±0.41b
L ₁₀	1.17±0.25d	0.81±0.01a	0.43±0.06a	8.20±0.62d	0.68±0.09a	1.27±0.42c

注:L₁₀₀、L₇₀、L₄₀、L₁₀ 分别表示全光照以及 70%、40%和 10%光照处理;同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著;下同

Note: L₁₀₀, L₇₀, L₄₀, L₁₀ indicate the treatments with 100%, 70%, 40% and 10% light intensities, respectively; Different normal letters within same column indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same as following

灭系数(NPQ)均呈现逐渐下降趋势,且各处理间大多差异显著($P<0.05$);与 L_{100} 处理(对照)相比, L_{10} 处理叶片 P_n 、ETR 和 NPQ 分别显著降低了 74.78%、83.00%和 34.20%。同时,随光照处理强度的降低,油茶叶片 PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)、PS II 实际光化学效率(Φ_{PSII})和光化学淬灭系数(qP)则逐渐升高,且 L_{100} 处理与 L_{40} 和 L_{10} 处理间存在差异显著,而与 L_{70} 处理间无显著差异;与 L_{100} 处理相比, L_{10} 处理叶片 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 qP 值分别显著提高了 5.19%、65.38%和 17.24%。可见,在高光强下,油茶叶片的净光合速率和电子传递效率提高,热耗散增加,而其 PS II 最大光化学量子产量、PS II 实际光化学效率和光化学淬灭系数则显著降低,而在低光强条件下则表现出相反规律。

2.2 光强对油茶叶片光能分配比例的影响

由表 2 可知,光照强度强烈影响着油茶叶片所吸收光能的分配比例。 L_{100} 、 L_{70} 和 L_{40} 处理油茶叶片的吸收光能分配比例排序均为天线热耗散>光化学耗散>过剩激发能,而 L_{10} 处理排序则为光化学热耗散>天线热耗散>过剩激发能。随着光照强度的降低,油茶叶片所吸收光能中的光化学耗散和过剩激发能逐渐增加,天线热耗散逐渐降低。其中,

表 2 不同光强下油茶叶片吸收光能分配比例的变化

Table 2 The distribution ratio of light energy in oil-tea leaves under different light intensities			
处理 Treatment	光化学耗散 Photochemistry dissipation	天线热耗散 Thermal energy dissipation	过剩激发能 Excess excitation energy dissipation
L_{100}	25.53±2.21c	55.77±1.90a	18.70±1.50a
L_{70}	26.66±1.98c	54.26±2.25a	19.07±1.51a
L_{40}	36.07±2.03b	44.30±2.32b	19.63±1.96a
L_{10}	43.39±1.03a	36.14±1.34c	20.47±1.34a

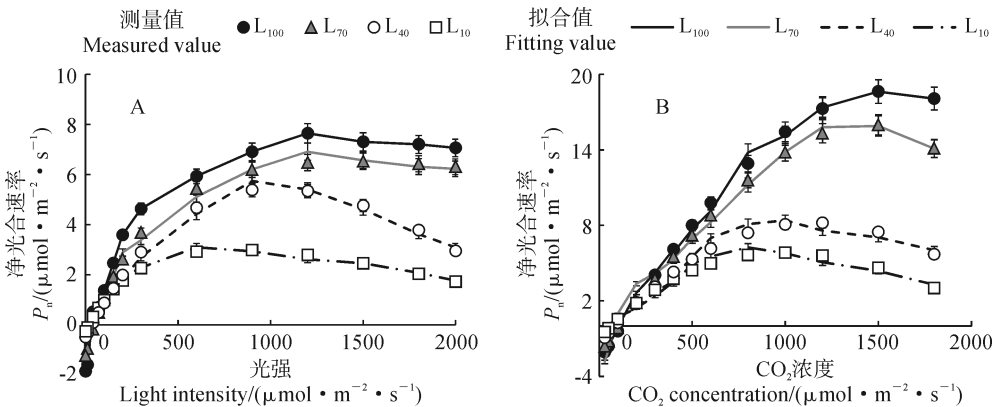


图 1 不同光强下油茶叶片光响应曲线与 CO_2 响应曲线

Fig. 1 Light and CO_2 response curves of oil-tea leaves under different light intensities

表 3 不同光强下油茶叶片光响应曲线特征参数的变化

Table 3 The parameters of light response curve in oil-tea leaves under different light intensities

处理 Treatment	暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	最大净光合速率 $P_{\text{na-max}}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	饱和光强 $I_{\text{sat}}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光补偿点 $I_c/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
L ₁₀₀	1.77±0.42a	7.30±1.40a	1 519.51±58.90a	44.80±1.16b
L ₇₀	1.23±0.18b	6.53±1.32ab	1 435.91±44.01a	47.52±0.43a
L ₄₀	0.49±0.14c	5.44±1.06b	1 029.45±12.28b	33.23±0.94c
L ₁₀	0.26±0.07d	3.00±0.71c	799.96±12.99c	17.11±0.56d

表 4 不同光强下油茶叶片 CO₂ 响应曲线特征参数的变化

Table 4 The parameters of CO₂ response curve in oil-tea leaves under different light intensities

处理 Treatment	光呼吸速率 $R_p/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	最大净光合速率 $P_{\text{nc-max}}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	饱和胞间 CO ₂ 浓度 $C_{\text{isat}}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	CO ₂ 补偿点 $\Gamma/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
L ₁₀₀	2.81±0.51a	18.70±2.73a	1 567.33±22.24a	117.94±4.09a
L ₇₀	2.25±0.29b	16.07±2.12a	1 452.85±33.54b	108.61±2.59b
L ₄₀	1.47c	8.22±1.41b	1 150.60±6.56c	85.63±2.32c
L ₁₀	0.98d	5.83±1.23c	968.73±3.96d	61.52±0.57d

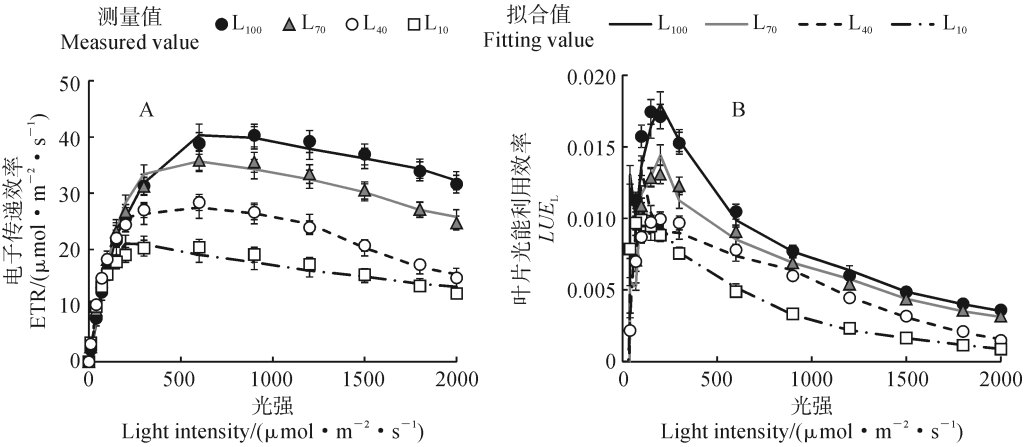


图 2 油茶电子传递效率和叶片水平光能利用效率对光响应曲线

Fig. 2 Light response curves of electron transport rate and light use efficiency at leaf level in oil-tea

速增加,随后增长较为平缓,ETR 值在达到峰值后呈现缓慢降低的趋势;其中,与 L₁₀₀ 处理相比,L₇₀、L₄₀ 和 L₁₀ 处理油茶叶片最大电子传递效率(J_{max})分别显著降低了 10.60%、29.31%和 48.68%,最大电子传递效率相对应的饱和光强($I_{\text{J-sat}}$)分别显著降低了 20.24%、41.17%和 48.10%,且各处理间差异均达到显著水平(表 5)。同时,随着光照强度的增加,各光强处理油茶叶片水平光能利用效率(LUE_L)均急剧上升,在达到峰值后逐渐下降;在光照强度大于 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,高光强处理 LUE_L 开始明显高于低光强处理(图 2,B)。其中,油茶叶片最大光能利用效率($LUE_{L\text{-max}}$)在 L₇₀、L₄₀ 和 L₁₀ 处理下分别比 L₁₀₀ 处理显著降低了 25.03%、43.05%和 43.32%;而最大光能利用效率

相对应的饱和光强($I_{L\text{-sat}}$)在 L₇₀ 和 L₄₀ 处理下分别较 L₁₀₀ 处理显著提高 18.22%和 29.72%,在 L₁₀ 处理下则较 L₁₀₀ 处理显著降低 40.34%(表 5)。

2.5 光强对油茶叶片叶绿素含量和捕光色素分子内禀参数的影响

油茶叶片叶绿素含量与捕光色素分子数(N_0)均随着光强的降低而逐渐增加,且 L₇₀、L₄₀ 和 L₁₀ 处理均显著高于 L₁₀₀ 处理,L₄₀ 和 L₁₀ 处理又高于 L₇₀ 处理;本征光能吸收截面(σ_{ik})以 L₇₀ 与 L₁₀ 处理较大,并显著高于 L₁₀₀ 和 L₄₀ 处理,而前两者间和后两者间均无显著差异;捕光色素分子处于最低激发态的最小平均寿命(τ_{min})随着光照处理强度的降低而逐渐显著增加,且各处理间均差异显著(表 6)。由处于最低激发态的捕光色素分子数(N_k)的光响应曲

表 5 不同光强下油茶叶片水平光能利用效率、最大电子传递效率光响应特征参数的变化

Table 5 The light response curve parameters of light use efficiency at leaf level, and electron transport rate in oil-tea under different light intensities

处理 Treatment	最大电子传递效率 $J_{\max}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	最大电子传递效率 对应的饱和光强 $I_{J-\text{sat}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	叶片水平最大光能利用效率 $LUE_{L-\max}$ $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	叶片水平最大光能利用 效率对应的饱和光强 $I_{L-\text{sat}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
L ₁₀₀	40.39±1.84a	893.77±43.95a	0.017±0.003a	159.73±9.30b
L ₇₀	36.11±1.44b	712.88±36.16b	0.013±0.002b	188.84±6.04a
L ₄₀	28.55±1.05c	525.84±29.17c	0.010±0.002c	207.20±4.55a
L ₁₀	20.73±0.95d	463.86±35.87d	0.010±0.002c	95.29±0.97c

表 6 不同光强下油茶叶片叶绿素含量和捕光色素分子内禀参数的变化

Table 6 The chlorophyll content and intrinsic parameters of light- harvesting pigment molecules in oil-tea leaves under different light intensities

处理 Treatment	叶绿素含量 Chlorophyll content/(mg·m ⁻²)	捕光色素分子数 $N_0/(\times 10^{16})$	本征光能吸收截面 $\sigma_{ik}/(\times 10^{-21}\text{m}^2)$	最小平均寿命 $\tau_{\min}/\text{ms}$
L ₁₀₀	573.80±58.49c	2.30±0.23c	1.52±0.008b	0.06±0.0006d
L ₇₀	671.13±46.63b	2.69±0.19b	1.64±0.005a	0.08±0.0006c
L ₄₀	926.68±53.10a	3.72±0.21a	1.45±0.002b	0.14±0.001b
L ₁₀	914.86±45.32a	3.67±0.18a	1.69±0.001a	0.22±0.001a

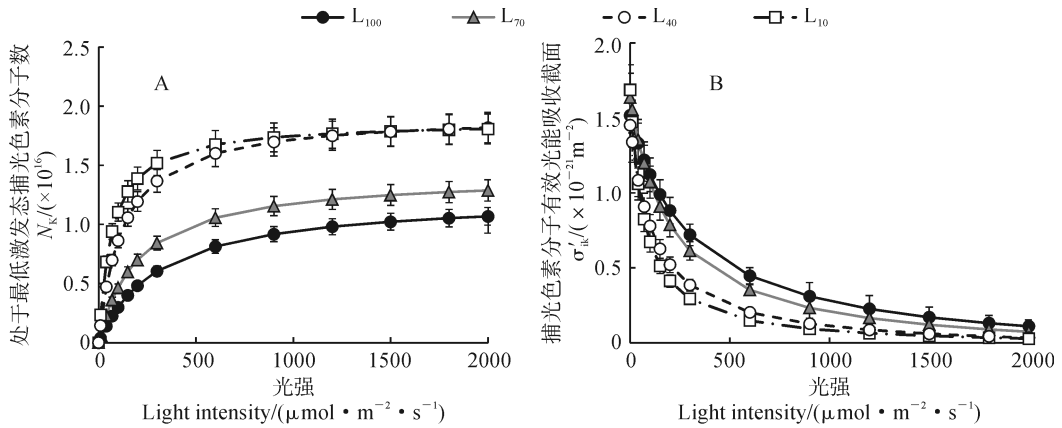


图 3 油茶叶片处于最低激发态的捕光色素分子数和捕光色素分子有效光能吸收截面的光响应曲线
Fig. 3 Light response curves of light-harvesting pigment molecule numbers at the lowest excited state, and effective light absorption cross section of light-harvesting pigment molecule in oil-tea leaves

线可知,在光照强度较低时,各光照处理油茶叶片 N_k 随光强增加而迅速增加并达到峰值,随后则趋于平缓;不同处理间 N_k 值表现为 $L_{10}>L_{40}>L_{70}>L_{100}$ (图 3,A);同时,捕光色素分子的有效光能吸收截面(σ'_{ik})的光响应特征则与 N_k 表现相反,在光照强度较低时,各光照处理 σ'_{ik} 随光强增加而迅速下降,随后则趋于稳定,不同处理间 σ'_{ik} 值表现为 $L_{100}>L_{70}>L_{40}>L_{10}$ (图 3,B)。

2.6 光强对油茶干物质增长量和植株水平光能利用效率的影响

图 4 显示,油茶干物质增长量在 L_{70} 处理下与

L_{100} 处理没有显著差异,而在 L_{40} 、 L_{10} 处理下分别较 L_{100} 处理显著下降了 77.73%和 95.55%;油茶植株水平光能利用效率(LUE_p)以 L_{70} 处理最大,其比 L_{100} 处理显著增加了 51.52%,而 L_{40} 处理稍低于 L_{100} 处理, L_{10} 处理则较 L_{100} 处理显著降低了 56.26%。

3 讨论

为明确油茶的光合特性,前人针对不同油茶栽培品种间光合气体交换参数、光响应曲线和 CO_2 响应曲线特征进行了大量的对比研究。总结前人结果

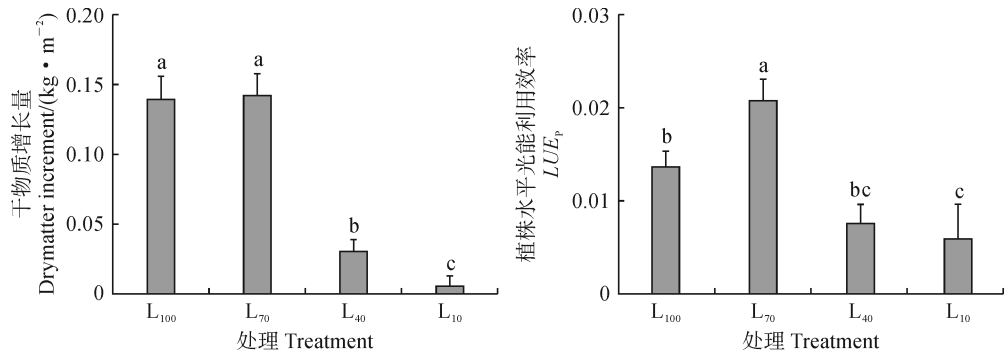


图 4 不同光照强度下油茶干物质增长量和植株水平光能利用效率的变化

Fig. 4 The dry matter increment and light use efficiency at plant level in oil-tea under different light intensities

发现,不同品系间油茶的光能吸收利用率和 CO₂ 同化效率存在着较大差异。大多数油茶具有较高的光呼吸速率(R_p),光合作用过程中的能量损耗较多,但油茶能够同时较好地适应强光和弱光环境,具有较宽的光能利用范围^[15-16]。然而油茶对不同光照环境的适应机制尚缺乏深入研究。光呼吸和暗呼吸会消耗一部分能量和有机物,但对于维持植株体内正常的碳、氮代谢活动和应对环境变化具有重要意义,与光合作用一起构成了植物维持自身生命活动的复杂代谢网络^[17]。生长旺盛、光合速率高的植株往往也伴随着较高的光呼吸速率和暗呼吸速率^[18-19]。本研究结果表明,油茶叶片净光合速率(P_n)、潜在最大光合能力(P_{na-max} 、 P_{nc-max})、光呼吸速率(R_p)、暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(I_c)、CO₂ 补偿点(Γ)、饱和光强(I_{sat})、饱和胞间 CO₂ 浓度(C_{isat})、电子传递效率(ETR)、最大电子传递效率(J_{max})及最大电子传递效率相对应的饱和光强(I_{j-sat})均随光照强度的降低而呈现下降趋势。说明在弱光条件下,油茶光合产物净积累以及光合速率达到最大值所需的光照辐射和 CO₂ 浓度更低,并且代谢活动也趋向缓慢;而在强光条件下,油茶较高的光合速率、光饱和点、饱和胞间 CO₂ 浓度以及 PS II 反应中心的电子传递活性可以减轻强光胁迫对植株的危害,有利于固碳能力的提高和有机物的积累^[6,20-21]。

本试验中不同光照处理油茶叶片 PS II 反应中心的最大光能转化效率(F_v/F_m)值处于 0.77~0.81 之间,说明强光和弱光处理均未对光系统造成明显伤害。弱光下油茶叶片光化学淬灭系数 qP 和光化学耗散比例增加,非光化学淬灭系数 NPQ 和天线热耗散比例减少,且 F_v/F_m 和 PS II 实际光化学效率(Φ_{PSII})随光照强度的降低而升高。说明在光照强度较低的情况下,油茶叶片吸收的光能大部分用于进行光化学反应,PS II 系统对原初光能的实

际利用能力在弱光下得到提升,这与代大川等^[7]、贾浩^[22]、黄亚丽等^[23]的研究结果类似。利用叶片光能利用效率的光响应模型进一步拟合分析可知,油茶 LUE_L 值在光照强度较低时,随光照强度增加而急剧上升,当光照强度大于 $100 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时,高光强处理 LUE_L 开始明显高于低光强处理,并获得了最高的 LUE_{L-max} 值,即光能利用潜能较大。周新华等^[24]、吴艺梅等^[25]研究结果表明适当减少光照能够促进油茶苗木株高、叶面积以及干物质的增长。但本试验结果表明,植株水平上,全光照和 70%光照处理均显著提高了油茶干物质的增长量,而 70%光照处理则获得了最高的光能利用效率。

叶绿素在光合作用的光吸收过程中起核心作用。大量研究证明,为获取更多光能,在弱光下生长的植物叶片往往具有较高的叶绿素含量^[26-27],然而叶绿素含量的提高却并没有相应地增强其光合效率和光合产物的累积。叶子飘等^[28]和周振翔等^[29]也指出,单纯地维持叶片高叶绿素含量并不是提高光合速率或饱和光强的必要条件。为探究这一内在机制,本研究进一步分析了捕光色素分子物理参数。结果表明,低光强处理有效提高了油茶叶片叶绿素含量和天线色素分子数(N_0)。捕光色素分子吸收光能后,从基态跃迁到激发态,并通过共振传递的方式将大部分能量传递到光反应中心,产生光合电子流。在弱光处理下,处于最低激发态的捕光色素分子数(N_k)明显增加,说明其电子传递受阻,不利于光合电子流的产生和 CO₂ 的同化作用。天线色素分子的本征光能吸收截面(σ_{ik})随光照强度的降低波动较大,其在 70%和 10%光照处理下达到最大值。原因可能是 σ_{ik} 代表了光合色素分子吸收光的能力,主要取决于光的频率(波长),而不是光的强度^[10]。低光强处理降低了捕光色素分子的有效光能吸收截面(σ'_{ik}),即任意光强下的光能吸收能力降

低,无法将吸收的光能快速有效地传递到光反应中心^[28]。捕光色素分子处于最低激发态的最小平均寿命($\tau_{\min}$)较小时有利于激子传递到 PS II 产生电荷分离并产生光合电子流。但是过量的激子不断快速地传递到 PS II,并在光合电子传递链上产生堆积也将对光反应系统产生伤害,因此 $\tau_{\min}$ 值并非越小越好^[28,30]。本研究结果表明,由于高光强处理下电子传递较为活跃,最低激发态的最小平均寿命($\tau_{\min}$)值随处理光强的减弱而显著降低。

由此可见,油茶在低光强下可以通过增加叶绿素含量、天线色素分子数和本征光能吸收截面来增加其对光能的吸收。然而捕光色素分子的有效光能吸收截面降低,捕光色素分子处于最低激发态的平均寿命变长,累积在最低激发态的天线色素分子数增多,容易产生大量活性氧^[8]。虽然尚未对光反应

系统造成严重破坏,但限制了电子在捕光色素分子之间的传递和光合电子流的产生,光能捕获与电子传递效率不能同时提高,不利于光能的吸收和利用。

4 结 论

油茶叶片净光合速率、光呼吸速率、暗呼吸速率以及电子传递效率随光照强度的增强而提高。弱光环境中油茶叶片能够提高 PS II 系统光化学效率,分配更多光能用于光化学反应,并通过提高叶绿素含量、天线色素分子数和本征光能吸收截面来增强其叶片对光能的吸收,然而捕光色素分子的有效光能吸收截面降低,捕光色素分子处于最低激发态的平均寿命变长,累积在最低激发态的天线色素分子数增多,限制了光合电子流的产生和电子传递效率的提高,降低了油茶植株的光合生产力与光能利用效率。

参考文献:

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

[2] 何静雯,明 萌,卢 丹,等. 弱光胁迫对植物生理特性影响的研究进展[J]. 中国农学通报, 2018,**34**(6): 123-130.

HE J W, MING M, LU D, *et al.* Effects of low-light stress on plant growth and physiological characteristics[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2018,**34**(6): 123-130.

[3] 许大全,陈根云. 植物光合作用中的捕光调节[J]. 植物生理学报, 2016,**52**(11): 1 649-1 662.

XU D Q, CHEN G Y. Light-harvesting regulation in plant photosynthesis[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016,**52**(11): 1 649-1 662.

[4] CATONI R, GRATANI L, SARTORI F, *et al.* Carbon gain optimization in five broadleaf deciduous trees in response to light variation within the crown: correlations among morphological, anatomical and physiological leaf traits[J]. *Acta Botanica Croatica*, 2015,**74**(1): 71-94.

[5] 刘文海,高东升,束怀瑞. 不同光强处理对设施桃树光合及荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2006,**39**(10): 2 069-2 075.

LIU W H, GAO D S, SHU H R. Effects of different photon flux density on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of peach trees in protected culture[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006,**39**(10): 2 069-2 075.

[6] 王成孜,高丽敏,孙玉明,等. 弱光胁迫对分蘖期超级稻与常规稻叶片光合特性的影响[J]. 南京农业大学学报, 2019,**42**(1): 111-117.

WANG C Z, GAO L M, SUN Y M, *et al.* The effect of weak light stress on leaf photosynthetic characteristics in super hybrid rice and conventional rice at tillering stage[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2019,**42**(1): 111-117.

[7] 代大川,胡红玲,陈 洪,等. 遮阴对桢楠幼苗生长和光合生理特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020,**48**(4): 56-64+74.

DAI D C, HU H L, CHEN H, *et al.* Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Phoebe zhenan* seedlings[J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2020,**48**(4): 56-64+74.

[8] 贺 俐,罗 辉,贺晓鹏,等. 基于光合电子流的超级早稻光合特性研究[J]. 核农学报, 2020,**34**(2): 418-424.

HE L, LUO H, HE X P, *et al.* Photosynthetic characteristics of different super early rice based on mechanistic model of light-response of photosynthetic electron flow[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2020,**34**(2): 418-424.

[9] 叶子飘,于 强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学报, 2008,**32**(6): 1 356-1 361.

YE Z P, YU Q. Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008,**32**(6): 1 356-1 361.

[10] YE Z P, ROBAKOWSKI P, SUGGETT D J. A mechanistic model for the light response of photosynthetic electron transport rate based on light harvesting properties of photosynthetic pigment molecules [J]. *Planta*, 2013,**237**(3): 837-847.

[11] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiology*, 1949,**24**(1): 1-15.

[12] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W, BARKER D H, *et al.* Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. *Physiologia Plantarum*, 1996,**98**(2): 253-264.

[13] 叶子飘,张海利,黄宗安,等. 叶片光能利用效率和水分利用效率对光响应的模型构建[J]. 植物生理学报, 2017,**53**(6): 1 116-1 122.

YE Z P, ZHANG H L, HUANG Z A, *et al.* Model construction of light use efficiency and water use efficiency based on a photosynthetic mechanistic model of light response[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017,**53**(6): 1 116-1 122.

[14] 陶骏骏,王海晖,姚泰奇,等. 木本植物叶片热值测试和分析[J]. 林业科学研究, 2018,**31**(2): 48-54.

TAO J J, WANG H H, YAO F Q, *et al.* Heating value of woody plant foliage and its correlations with the property parameters[J]. *Forest Research*, 2018,**31**(2): 48-54.

[15] 吴 杨,姚小华,何正盛,等. 光对油茶光合作用及生长发育影响的研究进展[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2021,**47**(2): 147-157.

WU Y, YAO X H, HE Z S, *et al.* Research progress of light effects on photosynthesis, growth and development of oil-tea(*Camellia oleifera*)[J]. *Journal of Zhejiang University* (Agriculture and Life Sciences), 2021,**47**(2): 147-157.

[16] 陈隆升,陈永忠,彭邵锋. 油茶光合特性研究进展与高光效育种前景[J]. 湖南林业科技, 2010,**37**(3): 33-39.

CHEN L S, CHEN Y Z, PENG S F. Research progress on photosynthetic characteristics of *Camellia oleifera* and the prospect of its high photosynthetic efficiency breeding[J]. *Hunan Forestry Science & Technology*, 2010,**37**(3): 33-39.

[17] FOYER C H, NOCTOR G, VERRIER P. Control of Primary Metabolism in Plants[M]. Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2006.

[18] 侯学文,李英杰,钟 琪,等. 光呼吸代谢途径及其调控的研究进展[J]. 植物生理学报, 2019,**55**(3): 255-264.

HOU X W, LI Y J, ZHONG Q, *et al.* Recent progress of photorespiration pathway and its regulation[J]. *Plant Physiology Journal*, 2019,**55**(3): 255-264.

[19] BAUWE H. Annual Plant Review[M]. New Jersey: Wiley, 2018.

[20] 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.

WU H M, SHUANG S P, ZHANG J Y, *et al.* Photodamage to photosystem in a typically shade-tolerant species *Panax notoginseng* exposed to a sudden increase in light intensity[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021,**45**(4): 404-419.

[21] 崔海岩,靳立斌,李 波,等. 大田遮阴对夏玉米光合特性和叶黄素循环的影响[J]. 作物学报, 2013,**39**(3): 478-485.

CUI H Y, JIN L B, LI B, *et al.* Effects of shading on photosynthetic characteristics and xanthophyll cycle of summer maize in the field[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013,**39**(3): 478-485.

[22] 贾 浩,郝建博,曹洪波,等. 遮荫对‘保佳红’桃树叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响[J]. 西北植物学报, 2015,**35**(9): 1 861-1 867.

JIA H, HAO J B, CAO H B, *et al.* Effects of shading on fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of ‘Baojiahong’ peach leaves[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015,**35**(9): 1 861-1 867.

[23] 黄亚丽,张 军,樊英利,等. 遮荫对中华金叶榆和鑫叶栎叶片呈色及相关生理指标的影响[J]. 林业科学, 2019,**55**(10): 171-180.

HUANG Y L, ZHANG J, FAN Y L, *et al.* Effects of shading treatments on leaf color and related physiological indexes of *Ulmus pumila* ‘Jinye’ and *Koelreuteria paniculata* ‘Xinye’[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019,**55**(10): 171-180.

[24] 周新华,桂尚上,厉月桥,等. 遮光对油茶苗期生长及光合特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2016,**36**(9): 23-28.

ZHOU X H, GUI S S, LI Y Q, *et al.* Shading effects on growth and photosynthetic characteristics of *Camellia oleifera* seedling[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2016,**36**(9): 23-28.

[25] 吴艺梅,谢少义,江泽鹏,等. 弱光胁迫下普通油茶岑软3号苗期光合速率及生长特性研究[J]. 广西林业科学, 2012,**41**(3): 232-236.

WU Y M, XIE S Y, JIANG Z P, *et al.* Study on the photosynthetic rate and growth characteristics of *Camellia oleifera* Cenruan 3 in seedling stage under low light stress[J]. *Guanxi Forestry Science*, 2012,**41**(3): 232-236.

[26] 王建华,任士福,史宝胜,等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011,**31**(7): 1 811-1 817.

WANG J H, REN S F, SHI B S, *et al.* Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspensa*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011,**31**(7): 1 811-1 817.

[27] 熊 宇,杨再强,薛晓萍,等. 遮光处理对温室黄瓜幼龄植株叶片光合参数的影响[J]. 中国农业气象, 2016,**37**(2): 222-230.

XIONG Y, YANG Z Q, XUE X P, *et al.* Effect of shading on photosynthetic parameters in greenhouse cucumber leaves[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2016,**37**(2): 222-230.

[28] 叶子飘,闫小红,段世华. 高产水稻剑叶的叶绿素含量、捕光色素分子的内禀特性与饱和光强关系的研究[J]. 井冈山大学学报(自然科学版), 2015,**36**(2): 25-32+53.

YE Z P, YAN X H, DUAN S H. Investigation on the relationship between saturation irradiance and chlorophyll contents of flag leaves and intrinsic characteristics of light-harvesting pigment molecules in high-yielding rice[J]. *Journal of Jinggangshan University* (Natural Science), 2015,**36**(2): 25-32+53.

[29] 周振翔,李志康,陈 颖,等. 叶绿素含量降低对水稻叶片光抑制与光合电子传递的影响[J]. 中国农业科学, 2016,**49**(19): 3 709-3 720.

ZHOU Z X, LI Z K, CHEN Y, *et al.* Effects of reduced chlorophyll content on photoinhibition and photosynthetic electron transport in rice leaves[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016,**49**(19): 3 709-3 720.

[30] NIYOGI K K, TRUONG T B. Evolution of flexible non-photochemical quenching mechanisms that regulate light harvesting in oxygenic photosynthesis[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013,**16**(3): 307-314.