

两种杜鹃花属植物对长期遮阴后全光照环境的生理响应及其光保护机制

胡文海^{1,2*} 张斯斯² 肖宜安^{1,2} 闫小红^{1,2}

¹井冈山大学生命科学学院, 江西吉安 343009; ²江西省生物多样性与生态工程重点实验室, 江西吉安 343009

摘要 植物通过提高光能利用能力和光保护途径以响应环境光强的增加, 但不同植物对环境光强增加的生理响应存在差异, 从而导致植物对光环境的适应性不一致。为探讨植物对光环境变化的生理响应及其适应机制, 该文以遮阴条件下培养1年的2种杜鹃属(*Rhododendron*)植物比利时杜鹃(*R. hybrida*)和杜鹃(*R. simsii*)为材料, 对其由遮阴后转入全光照下培养5天时的叶片叶绿素荧光参数及其快速光曲线变化进行了比较研究, 以期从叶片吸收光能分配和光保护机制的角度探讨这2种植物对光环境变化的适应机制。结果表明: 全光照降低了喜阴植物比利时杜鹃叶片的光化学反应和热耗散能力, 且其吸收光能分配于光化学反应和调节性能量耗散部分的比例减少, 导致光系统II反应中心过量激发能积累, 造成了叶片光抑制甚至光破坏。杜鹃作为耐阴喜光植物对光环境变化具有较强的适应性, 具有较高的光化学反应、热耗散和环式电子传递能力等内在生理特性; 在遮阴和全光照两种光环境下均能维持较高的吸收光能在光化学反应和调节性能量耗散部分的分配比例, 从而保护了光合机构的正常运行, 是其全光照强光未造成叶片光抑制的原因。

关键词 杜鹃花属, 全光照, 光抑制, 光保护, 遮阴

引用格式: 胡文海, 张斯斯, 肖宜安, 闫小红 (2015). 两种杜鹃花属植物对长期遮阴后全光照环境的生理响应及其光保护机制. 植物生态学报, 39, 1093–1100. doi: 10.17521/cjpe.2015.0106

Physiological responses and photo-protective mechanisms of two *Rhododendron* plants to natural sunlight after long term shading

HU Wen-Hai^{1,2*}, ZHANG Si-Si², XIAO Yi-An^{1,2}, and YAN Xiao-Hong^{1,2}

¹School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; and ²Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Jiangxi Province, Ji'an, Jiangxi 343009, China

Abstract

Aims Responses of plants to increased irradiance are governed by two strategies: an increase in the utilization of absorbed light and photo-protective mechanisms. Varied physiological responses to increased irradiance were observed in plant species with differing adaptabilities to light regimes. This research aims to explore the physiological responses and photo-protective mechanisms of two *Rhododendron* plants to changes in light regimes.

Methods Chlorophyll fluorescence parameters and rapid light curves were measured for leaves of *R. hybrida* (a shade-tolerant species) and *R. simsii* (a light-loving and shade-tolerant species) following exposure to sunlight for five days after growing in the shade for one year.

Important findings Natural sunlight decreased the efficiency of photochemical reaction by reducing the fraction of incident light in photochemical energy utilization and decreased thermal dissipation through regulating energy dissipation in photosystem II (PSII) in the leaves of *R. hybrida*. As a result, natural sunlight induced the accumulation of excess excitation energy in PSII, and caused photo-inhibition and even photodamage in the leaves of *R. hybrida*, which was suddenly transferred from long-term shading to sun exposures. The acclimation capacity to changes of growth light regimes was stronger in *R. simsii* than in *R. hybrida*, due to a higher capability for photochemical reaction, thermal dissipation and cyclic electron flows around photosystem I in the leaves of *R. simsii*. *Rhododendron simsii* could utilize a high fraction of incident light in photochemistry and regulate energy dissipation in PSII to protect the photosynthetic apparatus under both shading and natural sunlight condition. Therefore, high light intensity under natural sunlight did not cause photo-inhibition in *R. simsii*.

Key words *Rhododendron*, natural sunlight, photoinhibition, photoprotection, shading

Citation: Hu WH, Zhang SS, Xiao YA, Yan XH (2015). Physiological responses and photo-protective mechanisms of two *Rhododendron* plants to natural sunlight after long term shading. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1093–1100. doi: 10.17521/cjpe.2015.0106

光是植物光合作用的唯一能量来源。Murchie 和 Horton (1998) 依据植物对光照强度需求的不同将植物分为阳生植物、阴生植物和中间型植物3种类型。然而, 由于受到地理环境、气象因素和生态环境的影响, 植物常生长于异质光环境中。为了提高光能利用效率或避免强光伤害, 植物通过形态和生理的可塑性响应其生存的异质光环境(段宝利等, 2005)。弱光环境下植物通过比叶面积增大、比叶重和叶片厚度降低等形态上的变化, 以及叶绿素(Chl)含量和表观量子效率增加、Chl a/b和光补偿点下降等生理变化增强对弱光的吸收利用能力(Aleric & Kirkman, 2005; 胡启鹏等, 2008; 薛伟等, 2011)。强光环境下的植物则具有相对较高的光合电子传递速率、碳同化能力、热耗散能力和光饱和点, 以增强叶片对强光的利用和耗散能力, 防止强光下光抑制的发生(Demmig-Adams, 1998; Urban *et al.*, 2007; 唐辉等, 2010)。植物对异质光环境具有一定的适应性, 适应性强弱决定了物种的分布特性及其在群落演替过程中的地位(冯玉龙等, 2002; 管铭等, 2014)。对植物而言, 异质光环境包括两方面: 一是植物长期处于不适宜其生长的异质光环境, 一是植物在生长过程中所遭遇到的短期剧烈变化的光环境。目前, 有关植物对异质光环境变化的响应及其适应性的研究主要集中于长期稳定的异质光环境方面(齐欣等, 2004; 段宝利等, 2005; Wyka *et al.*, 2007; 胡启鹏等, 2008; 杜宁等, 2011; 王满莲等, 2015), 而关于短期剧烈变化的异质光环境对植物的影响研究较少。

李志真等(2014)的研究表明, 阴生植物玉簪(*Hosta* spp.)如果长期生长于全光照下, 其叶片会发育形成适应强光的形态特征和光合生理特征, 强光并未造成光抑制; 但阴生下的玉簪由弱光转入强光后会导致光系统II (PSII)的不可逆失活。由此可见, 植物对环境光强骤变, 尤其是由阴生环境突然转入强光环境的适应能力可能是植物对异质光环境适应的关键。事实上, 当长期生长于荫蔽环境中的植物突然暴露在强光照下时常会遭受严重光抑制伤害, 但不同类型植物所受到的伤害程度并不一样

(王博轶等, 2012; Way & Pearcy, 2012)。而且, 短期光环境变化并不能引起植物形态上的快速响应, 在这种情况下, 植物更多的是从生理尤其是光合生理上对光环境变化产生快速响应和适应。我们推测: 相对于阴生植物而言, 中间型植物由弱光环境转入到全光照后, 其叶片对光能的吸收、利用和耗散能力可随着光环境的转换而快速适应, 既维持了其在弱光下较强的弱光利用能力, 同时也保护了植物免受强光伤害。

杜鹃(*Rhododendron simsii*)是杜鹃花科杜鹃属的半落叶灌木, 广泛分布于我国南方的低山及丘陵地区, 喜光耐半阴(陈定如, 2008)。比利时杜鹃(*R. hybrida*)最早是由比利时园艺学家用皋月杜鹃(*R. indicum*)、杜鹃和白花杜鹃(*R. mucronatum*)等反复杂交选育而成, 喜半阴环境, 忌阳光直射, 栽培中需遮阴以避免强光伤害(尚冰, 2000)。为此, 我们选择同属于杜鹃属的比利时杜鹃和杜鹃为研究材料, 对长期遮阴生长的植株突然暴露在全光照下一段时间后的叶片叶绿素荧光快速光曲线进行比较, 以探索这两种杜鹃花属植物叶片吸收光能分配及能量耗散途径对光环境变化的响应及其适应机制。

1 材料和方法

1.1 实验材料 with 处理

供试比利时杜鹃和杜鹃均为在塑料温室内遮阴栽培1年的盆栽植株, 植株种植于18 cm × 16 cm的花盆中, 培养基质为草炭:椰糠(V:V = 3:1), 正常水肥管理。于2013年10月16日测定遮阴条件下植株叶片的叶绿素荧光参数, 并对所测叶片进行标记, 然后将植株转移到室外自然全光照下处理5天后再次测定标记叶片的叶绿素荧光参数。其中遮阴下最大光强约为700 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 室外最大光强约为1 350 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。实验重复5次。

1.2 叶绿素荧光参数的测定方法

叶绿素荧光参数采用Dual-PAM-100/F (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany)进行测定。测量前将供试植株移入实验室置于暗处暗适应一夜, 于凌

晨测定其叶绿素荧光参数, 测定时室内温度为30℃。首先测定叶片的最小荧光(F_0)和最大荧光(F_m), 然后依次开启7–1 450 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光化光, 每个强度的光化光照射叶片10 s后, 依据Dual-PAM-100使用说明进行叶绿素荧光快速光曲线的测定。光化光由仪器内置的LED光源提供635 nm光线, 由仪器测定软件直接给出PSII光化学反应所利用的能量($Y(\text{II})$)、PSII调节性能量耗散($Y(\text{NPQ})$)和非调节性的能量耗散($Y(\text{NO})$)、光化学猝灭系数(q_P)、非光化学猝灭系数(NPQ)、PSII光合电子传递速率($\text{ETR}(\text{II})$)、光系统I (PSI)光合电子传递速率($\text{ETR}(\text{I})$)等叶绿素荧光参数, 并计算PSII最大光化学效率: $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 。利用Ye等(2013)光合电子流对光响应的机理模型, 由模型建立者叶子飘博士提供计算软件(光合计算4.1.1版本), 拟合 $\text{ETR}(\text{II})$ 快速光曲线, 计算初始斜率(α)、最大光合电子流(J_{max})和饱和光强(PAR_{sat})。

1.3 实验数据统计

利用SPSS 11.5数据分析软件进行实验数据的统计检验。采用 t 检验分析同物种内不同处理间的差异性; 进一步使用双因素分析(Tukey)检验不同物种、不同处理间的差异性, 并考虑交互作用影响的显著性, 当 $p < 0.05$ 时认为差异显著。论文中所列数据均为平均值 \pm 标准误差, $n = 5$ 。采用OriginPro 8.5软件做图。

2 结果

2.1 长期遮阴后全光照对叶片光抑制、 $\text{ETR}(\text{II})$ 快速光曲线和 $\text{ETR}(\text{I})/\text{ETR}(\text{II})$ 的影响

长期遮阴下生长的两种杜鹃属植物转入全光照5天后, 叶片 F_v/F_m 下降, 比利时杜鹃下降幅度为

37.7%, 明显高于杜鹃4.5%的降幅(表1)。

遮阴下生长的两种杜鹃属植物叶片 $\text{ETR}(\text{II})$ 快速光曲线没有差异, 但全光照5天显著降低了比利时杜鹃的 $\text{ETR}(\text{II})$, 对杜鹃没有明显影响(图1)。对 $\text{ETR}(\text{II})$ 快速光曲线的拟合结果表明, 由遮阴转入全光照5天后明显降低了比利时杜鹃的 α 和 J_{max} , 未影响 PAR_{sat} ; 而全光照促进了杜鹃 PAR_{sat} 的增加, 但 α 和 J_{max} 没有变化(表1)。

遮阴下生长的比利时杜鹃叶片 $\text{ETR}(\text{I})/\text{ETR}(\text{II})$ 在弱光($<150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下约为1, 高于此光强其比值则大于1, 全光照5天处理促进了比利时杜鹃叶片 $\text{ETR}(\text{I})/\text{ETR}(\text{II})$ 的增加; 而遮阴下及随后全光照5天处理的杜鹃叶片 $\text{ETR}(\text{I})/\text{ETR}(\text{II})$ 均大于1, 且两者间的比值无明显差异(图1)。

2.2 长期遮阴后全光照对 q_P 和 NPQ 快速光曲线的影响

由图2可知: q_P 随光强的增强而下降, 长期遮阴后比利时杜鹃和杜鹃叶片的 q_P 没有差异; 全光照5天对比利时杜鹃没有明显影响, 但增强了杜鹃叶片 q_P , 当测定光强高于250 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 其增幅(12.9%–30.2%)随着光强的增加而上升。 NPQ 随光强的增强而上升, 长期遮阴后比利时杜鹃叶片 NPQ 显著低于杜鹃; 全光照5天显著降低了比利时杜鹃叶片的 NPQ ; 对杜鹃而言测定光强低于400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 遮阴植株叶片的 NPQ 高于全光照5天后的植株, 而在强光下两者间没有显著差异。

2.3 长期遮阴后全光照对吸收光能分配快速光曲线的影响

由图3可知: 在各测定光强下, 遮阴的比利时杜鹃和杜鹃叶片 $Y(\text{II})$ 没有差异, 但比利时杜鹃 $Y(\text{NPQ})$ 明显低于杜鹃, $Y(\text{NO})$ 大于杜鹃。全光照5天

表1 长期遮阴后全光照5天对比利时杜鹃和杜鹃叶片PSII最大光化学效率(F_v/F_m)、初始斜率(α)、最大光合电子传递速率(J_{max})和饱和光强(PAR_{sat})的影响(平均值 \pm 标准误差, $n = 5$)

Table 1 Effects of natural sunlight exposure after long-term shading on the maximal quantum efficiency of PSII (F_v/F_m), initial slope (α), maximum photosynthetic electron flow (J_{max}) and maximum irradiance (PAR_{sat}) in *Rhododendron hybrida* and *R. simsii* leaves (mean \pm SE, $n = 5$)

参数 Parameter	比利时杜鹃 <i>R. hybrida</i>		杜鹃 <i>R. simsii</i>	
	遮阴 Shade	全光照 Sun	遮阴 Shade	全光照 Sun
F_v/F_m	0.793 \pm 0.004 ^a	0.494 \pm 0.029 ^b	0.817 \pm 0.002 ^a	0.780 \pm 0.002 ^b
α	0.392 \pm 0.013 ^a	0.238 \pm 0.018 ^b	0.333 \pm 0.003 ^a	0.327 \pm 0.007 ^a
J_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	64.9 \pm 6.8 ^a	37.8 \pm 5.3 ^b	63.1 \pm 8.3 ^a	74.9 \pm 4.4 ^a
PAR_{sat} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	808.8 \pm 37.0 ^a	818.4 \pm 21.2 ^a	849.4 \pm 24.3 ^b	943.2 \pm 17.2 ^a

同物种内不同处理间字母不同表示差异性显著($p < 0.05$)。

Different letters within the same species in different treatment indicate significant different ($p < 0.05$).

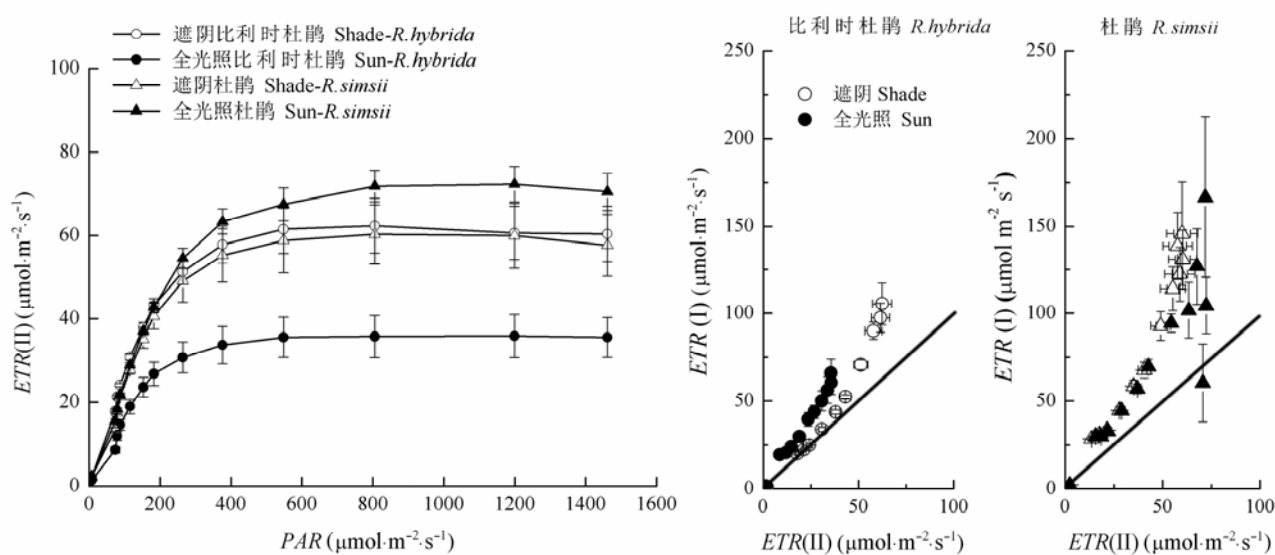


图1 长期遮阴后全光照5天比利时杜鹃和杜鹃叶片 $ETR(II)$ 快速光曲线和 $ETR(I)/ETR(II)$ (平均值 \pm 标准误差, $n=5$)。 $ETR(I)$ 、 $ETR(II)$, 光系统I、光系统II电子传递速率; PAR , 光合有效辐射。

Fig. 1 Rapid light curves of $ETR(II)$ and $ETR(I)/ETR(II)$ in *Rhododendron hybrida* and *R. simsii* leaves during transition from long-term shading to 5 days of sun exposures (mean \pm SE, $n=5$). $ETR(I)$, $ETR(II)$, apparent electron transport rate at PSI and PSII; PAR , photosynthetic active radiation.

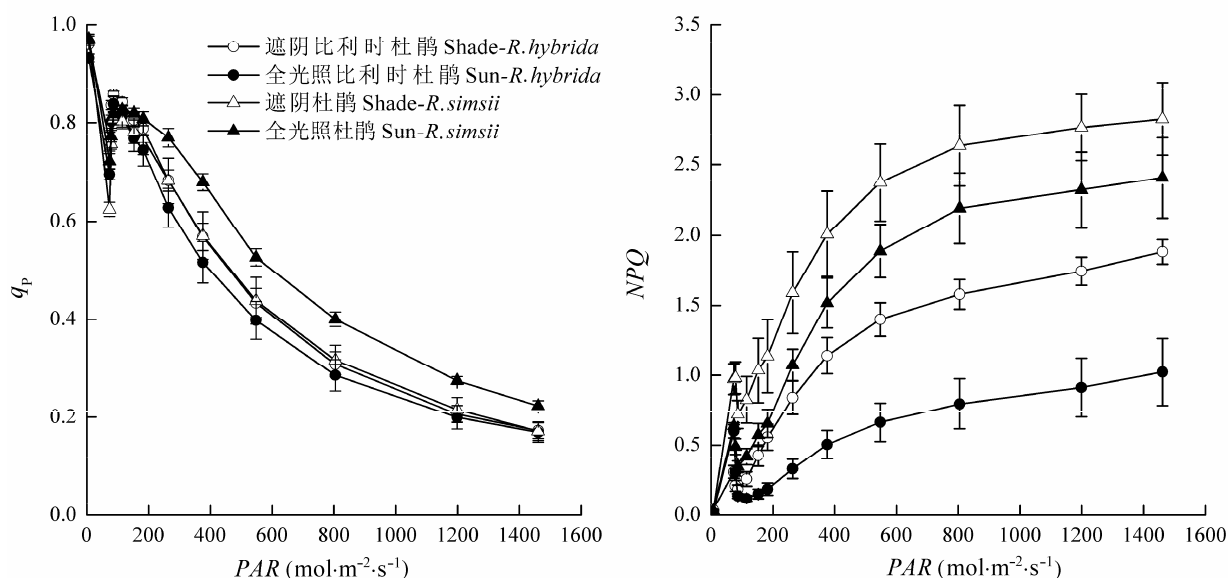


图2 长期遮阴后全光照5天比利时杜鹃和杜鹃叶片光化学淬灭(q_P)和非光化学淬灭(NPQ)的快速光曲线(平均值 \pm 标准误差, $n=5$)。 PAR , 光合有效辐射。

Fig. 2 Rapid light curves of photochemical quenching (q_P) and non-photochemical quenching (NPQ) in *Rhododendron hybrida* and *R. simsii* leaves during transition from long-term shading to 5 days of sunlight exposures (mean \pm SE, $n=5$). PAR , photosynthetic active radiation.

显著降低了比利时杜鹃叶片的 $Y(II)$ 和 $Y(NPQ)$, 由此导致了 $Y(NO)$ 的上升, 其增幅高达37.9%–96.4%。而全光照处理并未引起杜鹃 $Y(II)$ 、 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$ 的显著变化, 仅表现为较低光强下($<550 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的 $Y(NPQ)$ 稍有下降, 而在高于 $250 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光

强下 $Y(II)$ 有所增加。

3 讨论

F_v/F_m 的降低表示植物受到光抑制(Nikiforou *et al.*, 2011)。我们的试验结果表明, 全光照处理导

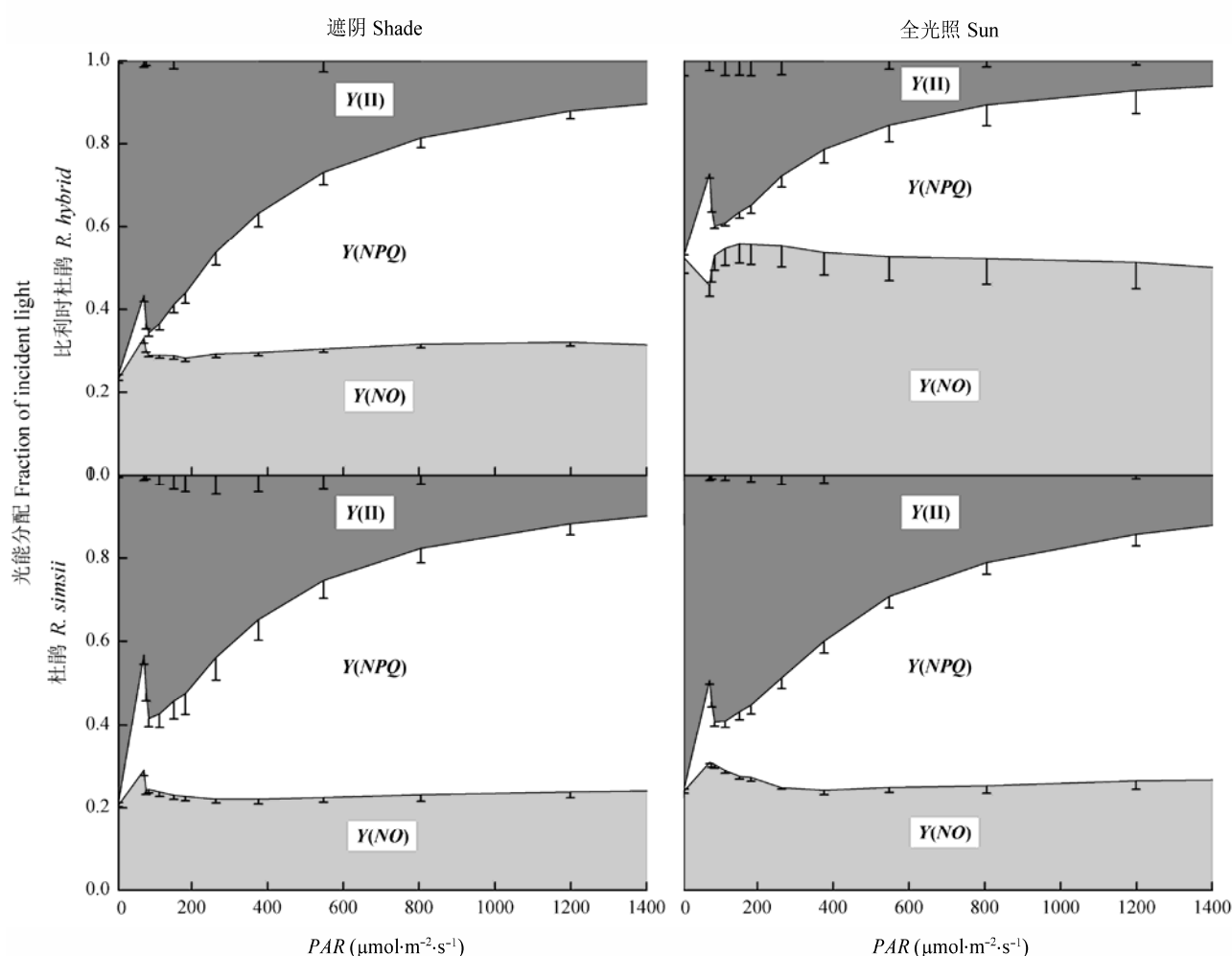


图3 长期遮阴后全光照5天比利时杜鹃和杜鹃叶片PSII光化学反应所利用的能量(Y(II))、PSII调节性能量耗散(Y(NPQ))和PSII非调节性能量耗散(Y(NO))的快速光曲线(平均值 \pm 标准误差, $n = 5$)。PAR, 光合有效辐射。

Fig. 3 Rapid light curves of effective PSII quantum ($Y(II)$), quantum yield of regulated energy dissipation ($Y(NPQ)$) and quantum yield of nonregulated energy dissipation ($Y(NO)$) in *Rhododendron hybrida* and *R. simsii* leaves during transition from long-term shading to 5 days of sunlight exposures (mean \pm SE, $n = 5$). PAR, photosynthetic active radiation.

致比利时杜鹃叶片发生严重的光抑制, 而只引起杜鹃轻微光抑制的发生(表1)。这说明长期处于遮阴环境中的杜鹃对全光照强光环境的适应性明显高于比利时杜鹃, 能较好地适应光环境的剧烈变化。

叶绿素荧光快速光曲线(rapid light curves, RLCs)是近年发展出来的一种光响应测定方法, 与传统的稳态光合作用光响应曲线一样, 能够提供可靠的光合活性评价(Ralph & Gademann, 2005)。然而, 由于RLCs测定时间短, 在测量过程中不足以诱导叶片碳同化的启动, RLCs反映的是叶绿素荧光对光强变化的瞬间响应, 与光合机构的内在功能直接相关, 而不受碳同化的影响。通过解析RLCs, 可使了解植物叶片对光强瞬间变化的适应机制, 并

判断其对强光的适应性。我们在试验中发现长期遮阴后比利时杜鹃和杜鹃在 $ETR(II)$ 和 q_p 对瞬间的光响应, 以及 J_{max} 和 PAR_{sat} 之间均没显著差异, 仅表现为比利时杜鹃的初始斜率 α 高于杜鹃(图1, 图2; 表1)。初始斜率 α 代表了植物叶片对弱光的利用效率, 而 J_{max} 和 PAR_{sat} 分别代表了叶片潜在的最大光合电子传递速率和饱和光强(Ye *et al.*, 2013)。这意味着长期处于遮阴条件下的杜鹃和比利时杜鹃叶片光合机构对瞬间光强变化的响应和利用能力基本一致, 杜鹃仅表现为对弱光的利用能力稍低于阴生植物比利时杜鹃。然而, 比利时杜鹃对全光照强光较为敏感, 全光照处理导致其光能利用能力的下降, 显著降低了 $ETR(II)$ 、初始斜率 α 和 J_{max} (图1; 表1)。而杜鹃对光

环境变化的适应性较强,无论是在遮阴还是全光照下均可保持较高的瞬间光能利用能力,表现为全光照处理5天后未明显影响到杜鹃 $ETR(II)$ 、初始斜率 α 和 J_{max} 的变化,但促进了 PAR_{sat} 和 q_P 的升高(图1,图2;表1)。这与杜鹃耐阴喜光,比利时杜鹃喜阴忌阳的生物学特性相一致(尚冰, 2000; 陈定如, 2008)。

PSII天线色素吸收光能的分配有3部分: PSII光化学反应所利用的能量部分 $Y(II)$ 、PSII调节性能量耗散部分 $Y(NPQ)$ 和非调节性的能量耗散部分 $Y(NO)$, $Y(II) + Y(NPQ) + Y(NO) = 1$ (Kramer *et al.*, 2004; 向芬等, 2014), 分析吸收光能的分配将有利于了解植物叶片对吸收光能的处理策略。高 $Y(NPQ)$ 表示叶片具有较高的可调控生理代谢,如热耗散等形式耗散过剩的光能,而高 $Y(NO)$ 值表示PSII光化学反应和保护性调节机制没有发挥作用,过量的激发能将对PSII产生光破坏。我们的试验结果表明,在光强由低向高的快速变化过程中,遮阴下2种植物的 $Y(II)$ 并没有差异,但杜鹃的 $Y(NPQ)$ 明显高于比利时杜鹃(图3),这说明在遮阴条件下比利时杜鹃和杜鹃叶片PSII天线色素的吸收光能分配给光化学反应部分的能量份额没有差异,但杜鹃具有较强的通过调节性热耗散机制,以防御过刺激发能的积累(Baker, 2008)。全光照处理显著降低了比利时杜鹃 $Y(II)$ 和 $Y(NPQ)$,由此导致了 $Y(NO)$ 的上升,其增幅高达37.9%–96.4%;而全光照处理并未引起杜鹃 $Y(II)$ 、 $Y(NPQ)$ 和 $Y(NO)$ 的显著变化(图3)。由此可见,全光照处理降低了比利时杜鹃叶片吸收光能向PSII光化学反应和热耗散等PSII调节性能量耗散途径的分配,从而导致了反应中心过量激发能的积累,产生严重的光抑制;而杜鹃对遮阴和全光照光环境具有较强的适应能力,在不同光环境下均能维持稳定的吸收光能分配比例。

植物在长期的进化适应过程中形成了多种防御强光照抑制的光保护机制,对光环境变化的光保护机制存在种间差异(陈婕等, 2008; 王博轶等, 2012; 胡文海等, 2014; 李志真等, 2014)。 NPQ 反映了PSII天线色素吸收光能通过热的形式耗散,是植物光合机构的主要光保护机制之一(Demmig-Adams & Adams, 1992; Heraud & Beardall, 2000)。我们的研究表明,遮阴下比利时杜鹃 NPQ 明显低于杜鹃(图2),这说明处于遮阴弱光下生长的杜鹃具有较比利时杜鹃更强的热耗散能力,这与遮阴下杜鹃具有

较比利时杜鹃更高的 $Y(NPQ)$ 的结果相一致。杜鹃具有较强的热耗散能力,为其防御强光照抑制奠定了内在的生理基础。进一步分析全光照处理后这两种植物 NPQ 的变化,发现全光照处理显著降低了比利时杜鹃的 NPQ ,但对杜鹃的 NPQ 影响不大(图2),该结果也与上述全光照下比利时杜鹃 $Y(NPQ)$ 显著下降而杜鹃 $Y(NPQ)$ 变化不大的结果相互对应(图3)。由此可见,在剧烈的光环境转换过程中,全光照强光降低了比利时杜鹃热耗散能力,吸收光能难以通过热耗散等保护途径安全耗散,从而对PSII反应中心造成伤害。

吸收光能分配到PSII后还可通过下游围绕PSI的环式电子传递(PSI-CEF)以减轻PSII激发压的积累,因此PSI-CEF也是植物重要的光保护机制(Huang *et al.*, 2010)。 $ETR(I)/ETR(II)$ 的比值超过1表示叶片出现了PSI-CEF (Miyake *et al.*, 2005; 李维等, 2012)。试验表明,遮阴下生长的比利时杜鹃叶片在弱光下并未启动PSI-CEF,但随着光照强度的增加PSI-CEF也随之启动并增加,全光照处理则诱导了PSI-CEF的增强(图1)。PSI-CEF不仅可以减轻PSII激发压的积累,还可以形成较高的跨膜质子梯度,有助于ATP的合成以及PSII的修复(李维等, 2012),这可能是比利时杜鹃对强光环境的一种防御措施。同时,我们感兴趣地发现,遮阴下和全光照处理后的杜鹃叶片 $ETR(I)/ETR(II)$ 均大于1,且两者间无显著差异(图1),其表现与吸收光能分配($Y(II)$ 、 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$)和热耗散(NPQ)对光环境变化的响应相一致(图2, 图3)。我们推测,杜鹃具有耐阴喜光的生物学特性,在遮阴弱光环境和全光照强光环境下,其对光能的吸收、利用和耗散能力均可维持一个稳定的分配比例,全光照下光化学反应所形成的同化力可被碳同化充分利用,因此并不需要额外增加热耗散和环式电子传递等能量耗散途径以消耗过量的电子,也未造成PSII激发能的积累,因此全光照强光也未造成杜鹃叶片光抑制的发生。

综上所述:喜阴植物比利时杜鹃对全光照强光环境较为敏感,从遮阴弱光环境转入全光照强光环境后,强光导致其光合机构对光能利用和耗散能力下降,从而诱发光合机构发生严重光抑制;杜鹃作为耐阴喜光植物对光环境变化的适应性较强,在不同光环境下均能维持稳定的吸收光能分配比例,并具有较高的光化学反应、热耗散和环式电子传递能

力等内在生理特性,从而保护了光合机构的正常运行。

基金项目 江西省教育厅科技计划项目(GJJ12724)和江西省高校科技落地计划项目(KJLD13067)。

参考文献

- Aleric KM, Kirkman LK (2005). Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. *American Journal of Botany*, 92, 682–689.
- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89–113.
- Chen DR (2008). *Rhododendron simsii*, *Rh. pulchrum*, *Rh. mucronatum*, *Rh. indicum*. *Guangdong Landscape Architecture*, 30, 77–78. (in Chinese with English abstract) [陈定如 (2008). 映山红、锦绣杜鹃、白花杜鹃、皋月杜鹃. 广东园林, 30(2), 77–78.]
- Chen J, Mao ZJ, Ma LX, Xia YY (2008). Response of photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in *Quercus mongolica* and *Tilia amurensis* seedlings after light intensity transfer. *Bulletin of Botanical Research*, 28, 471–476. (in Chinese with English abstract) [陈婕, 毛子军, 马立祥, 夏莹莹 (2008). 蒙古栎和紫椴幼苗对光环境转变的光合作用响应. 植物研究, 28, 471–476.]
- Demmig-Adams B (1998). Survey of thermal energy dissipation and pigment composition in sun and shade leaves. *Plant and Cell Physiology*, 39, 474–482.
- Demmig-Adams B, Adams III WW (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43, 599–626.
- Du N, Zhang XR, Wang W, Chen H, Tian XF, Wang RQ, Guo WH (2011). Foliar phenotypic plasticity of a warm-temperate shrub, *Vitex negundo* var. *heterophylla*, to different light environments in the field. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6049–6059. (in Chinese with English abstract) [杜宁, 张秀茹, 王炜, 陈华, 谭向峰, 王仁卿, 郭卫华 (2011). 荆条叶性状对野外不同光环境的表型可塑性. 生态学报, 31, 6049–6059.]
- Duan BL, Lü YW, Yin CY, Li CY (2005). Morphological and physiological plasticity of woody plant in response to high light and low light. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 11, 238–245. (in Chinese with English abstract) [段宝利, 吕艳伟, 尹春英, 李春阳 (2005). 高光和低光下木本植物形态和生理可塑性响应. 应用与环境生物学报, 11, 238–245.]
- Feng YL, Cao KF, Feng ZL, Ma L (2002). Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 901–910. (in Chinese with English abstract) [冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 马玲 (2002). 四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. 生态学报, 22, 901–910.]
- Guan M, Jin ZX, Wang Q, Li YL, Zuo W (2014). Response of photosynthesis traits of dominant plant species to different light regimes in the secondary forest in the area of Qian-dao Lake, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1615–1622. (in Chinese with English abstract) [管铭, 金则新, 王强, 李月灵, 左威 (2014). 千岛湖次生林优势种植物光合特性对不同光环境的响应. 应用生态学报, 25, 1615–1622.]
- Heraud P, Beardall J (2000). Changes in chlorophyll fluorescence during exposure of *Dunaliella tertiolecta* to UV radiation indicate a dynamic interaction between damage and repair processes. *Photosynthesis Research*, 63, 123–134.
- Hu QP, Guo ZH, Li CY, Ma LY (2008). Leaf morphology and photosynthetic characteristics of seedlings of a deciduous and an evergreen broad-leaved species under different light regimes in subtropical forests. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3262–3270. (in Chinese with English abstract) [胡启鹏, 郭志华, 李春燕, 马履一 (2008). 不同光环境下亚热带常绿阔叶树种和落叶阔叶树种幼苗的叶形态和光合生理特征. 生态学报, 28, 3262–3270.]
- Hu WH, Zhang SS, Yan XH, Xiao YA (2014). Effects of natural sunlight on photoinhibition and photoprotection mechanisms in *Rhododendron molle* leaves from long term shading to sunny days. *Journal of Jianggangshan University (Natural Science)*, 35(5), 42–46. (in Chinese with English abstract) [胡文海, 张斯斯, 闫小红, 肖宜安 (2014). 长期遮荫后全光照对羊躑躅叶片光抑制及光保护机制的影响. 井冈山大学学报(自然科学版), 35(5), 42–46.]
- Huang W, Zhang SB, Cao KF (2010). Stimulation of cyclic electron flow during recovery after chilling-induced photoinhibition of PSII. *Plant and Cell Physiology*, 51, 1922–1928.
- Kramer DM, Johnson G, Kiirats O, Edwards GE (2004). New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 79, 209–218.
- Li W, Zhang YL, Hu YY, Yang MS, Wu J, Zhang WF (2012). Research on the photoprotection and photosynthesis characteristics of young cotton leaves under field conditions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 662–670. (in Chinese with English abstract) [李维, 张亚黎, 胡渊渊, 杨美森, 吴洁, 张旺锋 (2012). 田间条件下棉花幼叶光合特性及光保护机制. 植物生态学报, 36, 662–670.]
- Li ZZ, Liu DH, Zhao SW, Jiang CD, Shi L (2014). Mechanisms

- of photoinhibition induced by high light in *Hosta* grown outdoors. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 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, 720–728.]
- Miyake C, Miyata M, Shinzaki Y, Tomizawa KI (2005). CO₂ response of cyclic electron flow around PSI (CEF-PSI) in tobacco leaves—relative electron fluxes through PSI and PSII determine the magnitude of non-photochemical quenching (NPQ) of Chl fluorescence. *Plant and Cell Physiology*, 46, 629–637.
- Murchie EH, Horton P (1998). Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to the light environment are dependent on the differential expression of the responses to altered irradiance and spectral quality. *Plant, Cell & Environment*, 21, 139–148.
- Nikiforou C, Nikolopoulos D, Manetas Y (2011). The winter-red-leaf syndrome in *Pistacia lentiscus*: Evidence that the anthocyanic phenotype suffers from nitrogen deficiency, low carboxylation efficiency and high risk of photoinhibition. *Journal of Plant Physiology*, 168, 2184–2187.
- Qi X, Cao KF, Feng YL (2004). Photosynthetic acclimation to different growth light environments in seedlings of three tropical rainforest *Syzygium* species. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 31–38. (in Chinese with English abstract) [齐欣, 曹坤芳, 冯玉龙 (2004). 热带雨林蒲桃属3个树种的幼苗光合作用对生长光强的适应. *植物生态学报*, 28, 31–38.]
- Ralph PJ, Gademann R (2005). Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 82, 222–237.
- Shang B (2000). *Rhododendron hybrid*'s ecological features and cultivated techniques. *Journal of Fuyang Teachers College (Natural Science)*, 17(3), 26–28. (in Chinese with English abstract) [尚冰 (2000). 比利时杜鹃的生态特性与栽培技术. *阜阳师范学院学报(自然科学版)*, 17(3), 26–28.]
- Tang H, Wang ML, Wei JQ, Wei X, Jiang YS, Chai SF (2010). Comparison on leaf morphological and photosynthetic characteristics of *Illicium difengpi* K. I. B. et K. I. M grown in full light and under canopy. *Plant Physiology Communications*, 46, 949–952. (in Chinese with English abstract) [唐辉, 王满莲, 韦记青, 韦霄, 蒋运生, 柴胜丰 (2010). 林下与全光下地枫皮叶片形态和光合特性的比较. *植物生理学通讯*, 46, 949–952.]
- Urban O, Košvancová M, Marek MV, Lichtenthaler HK (2007). Induction of photosynthesis and importance of limitations during the induction phase in sun and shade leaves of five ecologically contrasting tree species from the temperate zone. *Tree Physiology*, 27, 1207–1215.
- Wang BY, Ma HJ, Su TW, Liu T, Wang Q (2012). Physiological response and acclimation to changes in light regimes in two tropical rainforest species. *Plant Physiology Journal*, 48, 232–240. (in Chinese with English abstract) [王博轶, 马洪军, 苏腾伟, 刘涛, 王齐 (2012). 两种热带雨林树苗对环境光强变化的生理响应和适应机制. *植物生理学报*, 48, 232–240.]
- Wang ML, Wei X, Tang H, Liang HL, Zhou R (2015). Effects of light intensity on growth and photosynthesis of three karst plant seedlings. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 604–610. (in Chinese with English abstract) [王满莲, 韦霄, 唐辉, 梁惠凌, 邹蓉 (2015). 光强对三种喀斯特植物幼苗生长和光合特性的影响. *生态学杂志*, 34, 604–610.]
- Way DA, Pearcy RW (2012). Sunflecks in trees and forests: From photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology*, 32, 1066–1081.
- Wyka T, Robakowski P, Zytowski R (2007). Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. *Tree Physiology*, 27, 1293–1306.
- Xiang F, Zhou Q, Tian XR, Chen GX, Xiao Y (2014). Leaf morphology and PS II chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Sinosenecio jishouensis* in different habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 337–344. (in Chinese with English abstract) [向芬, 周强, 田向荣, 陈功锡, 肖艳 (2014). 不同生境吉首蒲儿根叶片形态和叶绿素荧光特征的比较. *生态学报*, 34, 337–344.]
- Xue W, Li XY, Zhu JT, Lin LS, Wang YJ (2011). Effects of shading on leaf morphology and response characteristics of photosynthesis in *Alhagi sparsifolia*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 82–90. (in Chinese with English abstract) [薛伟, 李向义, 朱军涛, 林丽莎, 王迎菊 (2011). 遮阴对疏叶骆驼刺叶形态和光合参数的影响. *植物生态学报*, 35, 82–90.]
- Ye ZP, Robakowski P, Suggett DJ (2013). A mechanistic model for the light response of photosynthetic electron transport rate based on light harvesting properties of photosynthetic pigment molecules. *Planta*, 237, 837–847.

责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 李 敏