

# 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

武洪敏<sup>1,2</sup> 双升普<sup>1,2</sup> 张金燕<sup>1,2</sup> 寸竹<sup>1,2</sup> 孟珍贵<sup>1,2</sup> 李龙根<sup>1,2</sup> 沙本才<sup>1</sup> 陈军文<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>云南农业大学西南中药材种质创新与利用国家地方联合工程研究中心, 云南农业大学云南省药用植物生物学重点实验室, 昆明 650201; <sup>2</sup>云南农业大学农学与生物技术学院, 昆明 650201

**摘要** 阴生植物突然暴露在强光下造成光损伤的情况时有发生, 但其对高光敏感的潜在机制尚不清楚。为阐明阴生植物无法在自然全光照环境下生存的相关机制, 该研究以典型阴生植物三七(*Panax notoginseng*)为材料, 将遮阴环境下(10%透光率)生长的植株转移到全日光环境下3天, 研究其相对叶绿素含量(SPAD值)、光合参数以及叶绿素荧光参数的变化。结果表明, 全光环境下三七光合日变化呈现“双峰”曲线特征, 且净光合速率在处理期间逐日降低。全日光下三七叶片SPAD值、水分利用率和光能利用率显著降低; 叶片光系统I (PSI)反应中心P700最大荧光信号、光系统II (PSII)电子传递速率、暗适应下PSII最大量子效率和光下PSII最大量子效率显著低于遮阴环境下的植株, 且至傍晚不能完全恢复。而参与调节性能量耗散的量子产量、PSI受体侧限制引起的非光化学量子产量、环式电子流则显著高于遮阴环境下的三七。此外, 生长环境光照强度骤增导致荧光诱导动力学曲线发生明显变化, 并显著升高了PSII供体侧和受体侧的荧光产量。当阴生植物三七突然暴露于全光环境下时, 强烈的光照会导致PSII供体侧的放氧复合体活性受损, 抑制受体侧的电子传递, 过度还原PSI的受体侧进而引发PSI光抑制。该研究结果揭示, 全日光导致的PSII不可逆损伤和PSI光抑制可能是典型阴生植物三七为什么不能在全日照光环境下存活的重要原因。

**关键词** 阴生植物; 全日照; 光合作用; 光系统; 光保护; 三七

武洪敏, 双升普, 张金燕, 寸竹, 孟珍贵, 李龙根, 沙本才, 陈军文 (2021). 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. 植物生态学报, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0013

## Photodamage to photosystem in a typically shade-tolerant species *Panax notoginseng* exposed to a sudden increase in light intensity

WU Hong-Min<sup>1,2</sup>, SHUANG Sheng-Pu<sup>1,2</sup>, ZHANG Jin-Yan<sup>1,2</sup>, CUN Zhu<sup>1,2</sup>, MENG Zhen-Gui<sup>1,2</sup>, LI Long-Gen<sup>1,2</sup>, SHA Ben-Cai<sup>1</sup>, and CHEN Jun-Wen<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>National & Local Joint Engineering Research Center on Germplasm Innovation & Utilization of Chinese Medicinal Materials in Southwestern China, Yunnan Provincial Key Laboratory of Medicinal Plant Biology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; and <sup>2</sup>College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

### Abstract

**Aims** Photodamage to a shade-tolerant species is common due to a sudden increase in growth light intensity. However, it is unknown about the underlying mechanism of the sensitivity of the shade-tolerant species to high light. The objective of the present study was to elucidate the mechanisms involved in the inability of the typically shade-tolerant species *Panax notoginseng* to survive under natural full-light condition.

**Methods** The relative chlorophyll content (SPAD), photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence parameters were continuously examined in *P. notoginseng* when transferred from shade (10% of full sunlight) to full sunlight for three days.

**Important findings** The net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of *P. notoginseng* exposed to full sunlight condition showed a “double-peaked” diurnal curve, and  $P_n$  decreased with the prolonged days of full light treatment. The SPAD value, water utilization efficiency and light use efficiency were significantly decreased under full sunlight

收稿日期Received: 2021-01-12 接受日期Accepted: 2021-03-14

基金项目: 国家自然科学基金(81860676和81360609)和云南省科技重大专项(2016ZF001和2017ZF001)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (81860676 and 81360609), and the Key Science and Technology Project of Yunnan Province (2016ZF001 and 2017ZF001).

\* 通信作者Corresponding author (cjw31412@163.com)

condition. Furthermore, the maximum fluorescence signal of the P700 reaction center, electron transfer rate of photosystem II (PSII), the maximum quantum efficiency of PSII under dark adaptation and maximum quantum efficiency of PSII under light adaptation were significantly lower in full sunlight than those under shading condition, while the fraction of energy passively dissipated in the forms of heat and fluorescence, energy dissipation due to acceptor side limitation of PSI, and cyclic electron flow were significantly higher under the full light condition. Moreover, the sudden increase in growth light intensity caused a significant change in the fluorescence induction kinetic curve and significantly increased the fluorescence yield on the donor and acceptor side of PSII. The oxygen-evolving complex activity in the donor side of PSII was impaired under full sunlight. Furthermore, the electron transfer in the acceptor side of PSII was inhibited and the over-reduction of the acceptor side of PSI was caused by PSI photoinhibition. The study reveals that the full sunlight might induce the irreversible damage to PSII and the moderate photoinhibition to PSI in shade-tolerant species, and it may be an important underlying mechanisms why the shade-tolerant species *P. notoginseng* cannot survive under full sunlight.

**Key words** shade-tolerant species; full sunlight; photosynthesis; photosystem; photoprotection; *Panax notoginseng*

Wu HM, Shuang SP, Zhang JY, Cun Z, Meng ZG, LI LG, Sha BC, Chen JW (2021). Photodamage to photosystem in a typically shade-tolerant species *Panax notoginseng* exposed to a sudden increase in light intensity. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0013

自然环境中的植物必须应对多样化、高度动态和不可预测的环境变化(Yamori, 2016)。光照强度无疑是自然环境中变化最大的因素,因受到植物冠层、云层移动以及光照日变化或季节变化的影响,光照强度无论是在时间尺度还是在空间尺度上都是高度动态变化的(Rascher & Nedbal, 2006; Hallik *et al.*, 2012)。因此,对植物而言,可将动态变化的光环境分为两种,一是植物长期处于不适宜其生长的光照环境(Shimizu *et al.*, 2005; Ma *et al.*, 2014),二是植物在生长过程中所遇到的短期剧烈变化的光环境(李志真等, 2014; 董立花等, 2015)。然而,从现有的研究来看,有关植物对光环境变化的响应及其适应性机制的研究都主要集中于长期稳定的光环境方面(刘柿良等, 2012; 顾洪涛等, 2017; 郑芬等, 2020),而关于短期剧烈变化的光环境对植物影响的研究则相对较少;另一方面,关于短期剧烈变化的光环境研究主要集中于环境稳定和控制条件下(董立花等, 2015; Yamori, 2016; Huang *et al.*, 2018b),对植物在剧烈波动的自然光环境下的动态调节的理解仍然十分有限。因此,研究植物对短期自然光环境变化的光适应机制具有重要意义。

植物依赖于光照进行光合作用;另一方面,又不得不克服和适应光照的这种高度异质化,这种高度异质化的自然光照使得植物在长期的进化过程中形成了两种截然不同的需光型:喜光植物与喜阴植物(Kitajima, 1994; 潘瑞炽等, 2004)。水稻(*Oryza sativa*)、醉香含笑(*Michelia macclurei*)和马尾松

(*Pinus massoniana*)等喜光植物一般具有较厚叶片和较强的光合能力(Yamaguchi *et al.*, 2001; 孙谷畴等, 2004; Zhang *et al.*, 2015)。栀子(*Gardenia jasminoides*)和胡椒(*Piper nigrum*)等植物更适宜生长于阴蔽环境中(公绪云等, 2018; Oliveira *et al.*, 2018),这可能与其光合特性有关,因喜阴植物一般都具有较低的光饱和点和光合速率,以及较大的基粒和较高的叶绿素含量等光合生理特征以适应低光照环境(潘瑞炽等, 2004; Hallik *et al.*, 2012)。在自然条件下生长的植物,常常因为不良气候条件、自然灾害或是人为因素的影响,导致原来生长在林下阴蔽光环境中的植物暴露在强光照射下并造成光抑制甚至光损伤(Way & Pearcy, 2012)。在喜阴植物的人工栽培过程中,植物突然暴露在强光下造成伤害的情况也时有发生。

当冠层间隙产生时,阳光直射会导致喜阴植物叶片光合机构受损(Huang *et al.*, 2015b)。Krause等(2004)研究表明,全日照处理会造成林下树种的叶绿素含量和光系统II (PSII)最大量子效率显著下降。为了避免强光照射造成伤害,植物会通过形态和生理的可塑性响应其生存的光环境(Valladares & Pearcy, 1998)。胡文海等(2015)研究表明,短期光环境变化并不能引起植物形态上的快速响应,植物更多的是从生理尤其是光合生理层面上对光环境变化产生快速响应和适应。当光强骤增时,光叶水青冈(*Fagus lucida*)和鹿角锥(*Castanopsis lamontii*)叶片光合速率和气孔导度均显著增加以应对光环境的变

化(Bai *et al.*, 2008)。Barth等(2001)研究发现, 高光处理导致先锋树种和演替后期树种叶片的PSII活性大幅下降, P700大部分处于氧化态以调节能量耗散。当遮阴植物九节(*Psychotria asiatica*)暴露在阳光下, 会导致光系统I (PSI)和PSII发生严重的光抑制, 从而表现出较高的P700氧化比(Huang *et al.*, 2015b)。尽管关于植物对生长环境光照强度骤增的光响应已经有一些研究, 但其主要集中在木本阴生植物, 而对草本阴生植物的相关研究则相对较少。由低光环境转入到全光照环境下, 典型草本阴生植物其叶片光合速率会如何变化以应对环境光强的骤增? 其叶片对光能的吸收、利用和耗散能力会有何变化? 其光合系统是否会因此受到损伤? 或者又将如何进行自我保护? 这些问题都还不十分清楚。

三七(*Panax notoginseng*)为五加科人参属的多年生草本植物, 是中国传统名贵中药材。三七是一种典型的阴生植物, 需要在遮阳网或林下遮阴栽培, 为避免强光的伤害, 无法露天栽培(Chen *et al.*, 2014)。近年来, 关于光强对三七光合作用的影响已有大量的研究, Huang等(2018b, 2018c)研究表明, 高光处理( $2\,258\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )会抑制三七叶片的线性电子流(LEF), 而围绕PSI的循环电子流可促进ATP的合成, 从而有助于PSII的光损伤在弱光( $54\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )下快速修复。本课题组前期大量研究发现, 三七最低可在1%透光率下生存, 能承受的光强极限为30%透光率, 在全光环境下无法生存; 当透光率为9.6%–11.5%时, 三七能够保持较高的有效非光化学热耗散能力和最大净光合速率等光合生理特征, 而当受到高光( $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )胁迫时, 可通过非光化学淬灭(NPQ)有效耗散过剩光能保护光合机构不受损(Chen *et al.*, 2014, 2016; 徐祥增等, 2018)。总的来看, 关于三七对生长环境光强骤增的光适应的研究较少。

本研究以三年生三七为材料, 将遮阴环境下(平均透光率为10%, 瞬时最大光照强度为 $230\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右)生长的三七植株转入自然全光照环境后, 对其相对叶绿素含量、气体交换参数和叶绿素荧光参数进行连续3天的无损光合参数测定, 以确定(1)典型阴生植物三七在高光下PSII和PSI是否均会发生光抑制; (2)短期全日照强光处理是否导致阴生植物三七PSII受到的损伤可能是不可逆的; (3) NPQ和围绕PSI的循环电子流的激活是否可能无

法有效地保护光系统。本研究旨在阐明三七对短期环境光强骤增的光合响应特征, 以期解析阴生植物三七无法在自然全光照环境下生存的相关光合生理机制。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

本试验设在云南农业大学后山教学农场(位于昆明市盘龙区,  $25.13^\circ\text{N}$ ,  $102.75^\circ\text{E}$ ), 海拔1 966 m, 干湿季节分明, 属亚热带季风气候。试验地年平均气温为 $15.1\ ^\circ\text{C}$ , 最热月(7月)平均气温 $19.7\ ^\circ\text{C}$ , 最冷月(1月)平均气温 $7.5\ ^\circ\text{C}$ , 年温差 $12.0\text{--}13.0\ ^\circ\text{C}$ , 全年降水量约1 031 mm, 相对湿度为74%。种植土壤为未栽种过三七的红壤, 其土壤基本理化性状: 有机质含量为3.18%, pH为6.84, 全氮(N)含量为0.17%, 全磷(P)含量为0.23%, 全钾(K)含量为0.24%, 速效钾含量为 $127.32\ \text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ , 速效磷含量为 $11.04\ \text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

### 1.2 试验材料及设计

于2018年12月, 将购自文山苗乡三七股份有限公司的当年生三七苗移栽至装有6 kg土的花盆中(口径32 cm, 底径19 cm, 深21 cm), 共计56盆, 每盆3株。将其随机划分为7个小区, 每个小区8盆, 一并置于云南农业大学后山教学农场透光率为10%左右的遮阴棚内, 试验所用的遮阴棚为东西朝向, 棚高5.0 m, 南北设有纱网, 便于通风透气。在整个生长时期, 对其进行统一管理, 定期除草, 浇水, 并按正常生产水平施用复合肥(N:P:K = 32:0:4,  $1.8\ \text{g}\cdot\text{pot}^{-1}$ )、 $\text{KH}_2\text{PO}_4$  ( $\text{P}_2\text{O}_5 \geq 51.5\%$ ,  $\text{K}_2\text{O} \geq 34\%$ ,  $1.8\ \text{g}\cdot\text{pot}^{-1}$ )和 $\text{K}_2\text{SO}_4$  ( $\text{K}_2\text{O} \geq 51\%$ ,  $3.6\ \text{g}\cdot\text{pot}^{-1}$ )。于2020年6月7日6:30, 随机选取每个小区的4盆移至空旷且无遮阴的棚外, 即阴棚内外各7个小区, 每个小区4盆, 分别从棚内(遮阴处理)、棚外(全日光处理)的每个小区随机选取1株生长健壮、长势一致的三七苗, 连续监测72 h, 并对其中间小叶测定相关光合参数。数据的重复来自小区的重复, 实验统计重复数等于7 ( $n = 7$ )。

### 1.3 相关指标测定及方法

#### 1.3.1 环境因子日变化的测定

2020年6月7日07:00至10日07:00期间, 同时使用两套LI-1500光量子测量仪(LI-COR, Lincoln, USA), 配置6个LI-190R量子传感器(LI-COR,

Lincoln, USA; 棚内棚外各3个), 每隔10 s采集一次遮阴棚内和棚外全日光环境的光照强度( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。

使用 Vantage Pro2 便携式气象站 (Davis Instruments Corporation, Davis, USA) 对大棚内外的环境温度( $T_a$ )和空气湿度(RH)进行检测。在6月7–10日, 连续72 h, 每隔2 h手动记录一次。

### 1.3.2 相对叶绿素含量(SPAD值)的测定

于6月7日至10日使用SPAD-502测定仪(Konica Minolta, Tokyo, Japan), 每隔2 h测定一次三七中间小叶的SPAD值, 每个叶片同一叶位测3次, 并取其平均值代表该叶片的SPAD值。

### 1.3.3 光合相关参数的日变化测定

相同时间内使用开放气路状态下的LI-6400XT光合-荧光记录仪(LI-COR, Lincoln, USA), 每隔2 h对受光充分、同一叶位的三七功能叶的净光合速率( $P_n$ )、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )、气孔导度( $G_s$ )、空气 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_a$ )等光合参数进行测定。参考杨浩等(2019)的方法计算水分利用效率( $WUE$ ) =  $P_n/T_r$ , 光能利用效率( $LUE$ ) =  $P_n/PAR$ , 式中,  $T_r$ 为蒸腾速率,  $PAR$ 为光合有效辐射。

### 1.3.4 叶绿素荧光参数的测定

**1.3.4.1 叶绿素荧光参数的日变化测定** 测定光合参数的同时, 用PAM-2500叶绿素荧光仪(Walz, Effeltrich, Germany)测定三七叶片叶绿素荧光的日变化相关参数(Almeida-Rodríguez *et al.*, 2016)。待荧光信号( $F'$ )处于相对稳定的水平后, 测定光下叶绿素初始荧光( $F'_0$ )、最大荧光( $F'_m$ )、PSII光下最大量子效率 $F'_v/F'_m = (F'_m - F'_0)/F'_m$ 。将三七叶片用暗适应夹暗适应20 min后, 测定初始荧光( $F_0$ )、最大荧光( $F_m$ )、暗适应下最大量子效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 、非光化学淬灭系数 $NPQ = (F_m - F'_m)/F'_m$ 等参数的日变化值。

**1.3.4.2 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P曲线)的测定** 于6月6–9日每天20:00使用双通道叶绿素荧光仪Dual-PAM-100 (Walz, Effeltrich, Germany)在“Fast Acquisition”模式下对PSII叶绿素荧光进行测定。先用 $3\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和光诱导叶片, 叶绿素荧光信号记录从10 ms开始, 至1 s结束。根据Strasser等(2004)的方法对O-J-I-P曲线进行分析。荧光诱导曲线的初始斜率 $M_0 = 4(F_K - F_0)/(F_M - F_0)$ ,  $F_K$ 为100  $\mu\text{s}$ 时的荧光值,  $F_0$ 为20  $\mu\text{s}$ 时的荧光值,  $F_M$

为300 ms时的荧光值。将快速叶绿素荧光诱导动力学曲线O-J相进行标准化:  $W = (F_t - F_0)/(F_J - F_0)$ ,  $F_t$ 为任意时刻的荧光值,  $F_J$ 为2 ms时的荧光值。为进一步揭示 $W$ 相(100  $\mu\text{s}$ 处特征位点)的变化, 计算 $\Delta W$ 。 $\Delta W$ 为强光处理后叶片( $W_{(dayT)}$ )与未处理叶片的 $W$ 相( $W_{(day0)}$ )之差, 即 $\Delta W = W_{(dayT)} - W_{(day0)}$ ,  $T$ 为强光处理的天数。PSII传递供体侧和受体侧荧光相对变化幅度计算(Srivastava *et al.*, 1997; 李志真等, 2014)如下:  $K$ 点( $K = 100\,\mu\text{s}$ )的相对可变荧光强度:  $W_K = (F_K - F_0)/(F_J - F_0)$ ;  $J$ 相相对可变荧光:  $V_J = (F_J - F_0)/(F_M - F_0)$ ; 以吸收光能为基础的性能指数:  $PI_{ABS} = 10 \times F_M \times (1 - V_J)/(2 \times F_0 \times V_J \times M_0)$ ; 电子传递的量子产额:  $\phi E_0 = (1 - V_J) \times (F_0/F_M)$ ; 用于热耗散的量子比率:  $\phi D_0 = F_0/F_M$ , 式中 $F_0$ 、 $F_K$ 、 $F_J$ 、 $F_M$ 分别代表时间为20  $\mu\text{s}$ 、100  $\mu\text{s}$ 、2 ms、300 ms的荧光值。

**1.3.4.3 模拟环境强光下三七叶绿素荧光参数的测定** 因仪器PAM-2500只能测PSII的相关参数, 而Dual-PAM-100没有透明叶室无法完成日变化的测定, 因此采用Dual-PAM-100进行模拟环境光强下荧光参数的测定。

于6月7–9日每天13:00, 根据1.3.1中光量子测量仪所采集的全日光环境下光照强度( $2\,300\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右)和遮阴棚内的光照强度( $230\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右), 使用Dual-PAM-100对遮阴(LL, 设置光强为:  $230\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )和光照下(HL, 设置光强为:  $2\,300\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )的三七进行模拟环境光强下荧光参数的测定。

于7至9日3:00, 采用Dual-PAM-100的“SP-Analysis”和“P700+Fluo”模式对荧光参数进行采集, 测量暗适应下PSII最小荧光( $F_0$ )、最大荧光( $F_m$ )和PSI反应中心P700最大荧光信号( $P_m$ )。

相关参数参考Miyake (2005)和Huang等(2015a, 2015b, 2019)的方法计算。PSII暗适应下最大量子效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ; PSII反应中心的潜在活性 $F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0$ ; PSII实际光化学量子产量 $Y(II) = (F'_m - F_s)/F'_m$ ; PSII参与调节性能量耗散的量子产量 $Y(NO) = F_s/F'_m$ ; PSII参与热耗散的量子产量 $Y(NPQ) = F_s/F'_m - F_s/F_m$ ; 通过PSII的电子传递速率 $ETR(II) = Y(II) \times PPFD \times 0.84 \times 0.5$ ; PSI光化学量子产量 $Y(I) = (P'_m - P)/P_m$ ; PSI受体端热耗散效率 $Y(NA) = (P_m - P'_m)/P_m$ ; PSI供体端热耗散效率 $Y(ND) = 1 - Y(I) - Y(NA)$ ; 通过PSI的电子传递速率 $ETR(I) =$

$Y(I) \times PPFD \times 0.84 \times 0.5$ ; PSI周围循环电子流 $CEF = ETR(I) - ETR(II)$ , 其中 $F_s$ 是光适应下稳态荧光,  $F_m'$ 为光下最大荧光,  $PPFD$ 为光照强度,  $P700^+$ 信号( $P$ )可以在最小值( $P700$ 完全还原时)和最大值( $P700$ 完全氧化)之间变化, 最大值( $P_m$ )是用远红光预照明10 s后施加一个饱和脉冲(300 ms和10 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )确定的,  $P_m$ 则是使用光化性光代替远红光获得。

#### 1.4 数据处理

数据通过统计分析软件SPSS 20.0 进行配对 $t$ 检验和单因子方差分析及差异显著性分析, 所有参数

均以平均值 $\pm$ 标准误( $n = 7$ )表示,  $p < 0.05$ 为差异显著; 用SigmaPlot 10.0和Graphpad Prism 8.3.0软件作图。

## 2 结果和分析

### 2.1 环境因子日变化

试验期间, 13:00时棚外最高光强接近2 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (图1)。日平均湿度58%, 平均气温23.3  $^{\circ}\text{C}$ , 13:00时温度最高可达32.2  $^{\circ}\text{C}$ , 大气 $\text{CO}_2$ 浓度整体在410–470  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 内波动(图2)。总的来看, 棚内外的温度、湿度和大气 $\text{CO}_2$ 浓度差异均不显

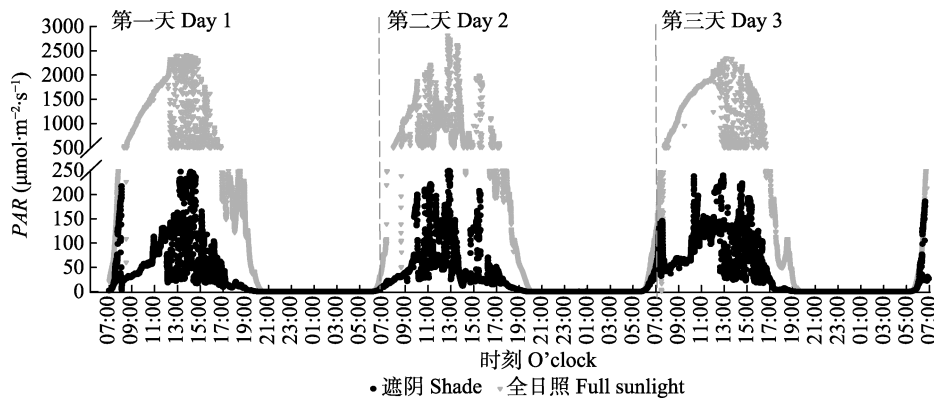


图1 遮阴和全日光下的光合有效辐射(PAR)日变化。

Fig. 1 Diurnal pattern of photosynthetically active radiation (PAR) in shade treatment and full sunlight treatment.

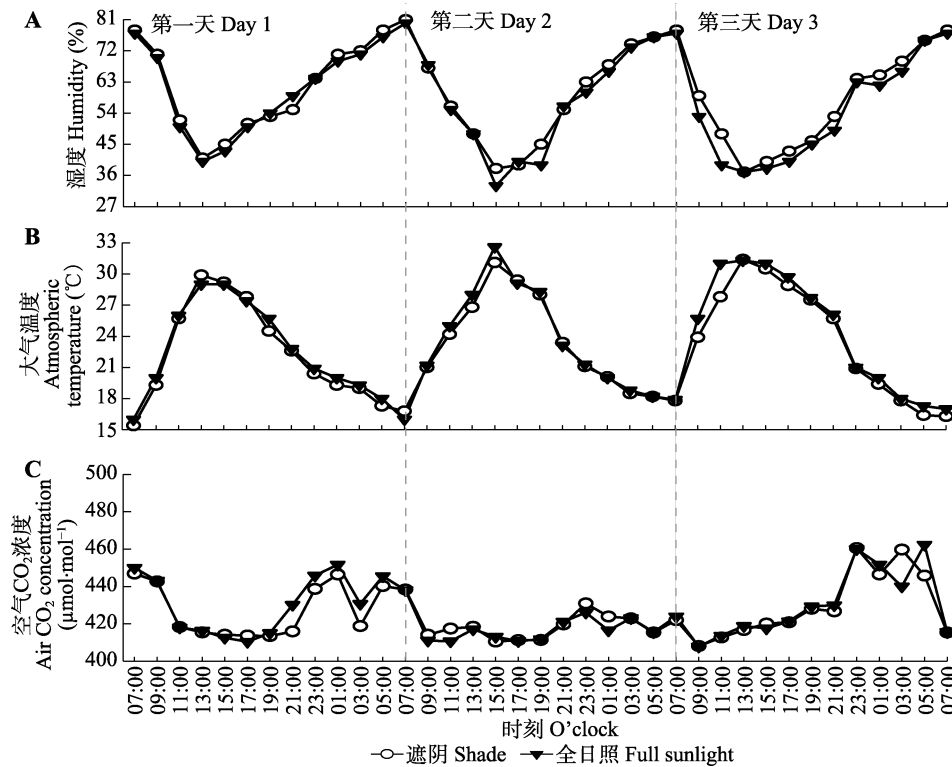


图2 湿度(A)、大气温度(B)和大气 $\text{CO}_2$ 浓度(C)在遮阴和全日光下的日变化特征。

Fig. 2 Diurnal pattern of humidity (A), air temperature (B) and atmospheric  $\text{CO}_2$  concentration (C) in shade treatment and full sunlight treatment.

著( $p > 0.05$ )。

## 2.2 短期环境强光对三七SPAD值的影响

由图3可知, 在7:00–19:00时间段三七SPAD值有明显的降低, 且该时段内全日光下三七的SPAD值显著低于遮阴三七( $p < 0.05$ )。

## 2.3 短期环境强光对三七叶片光合参数日变化的影响

遮阴三七叶片呈现“单峰型”特征, 在13:00时出现峰值(图4A)。试验前两天, 全日光环境下三七叶片日变化呈现“双峰型”曲线, 但不具有“光合午休”

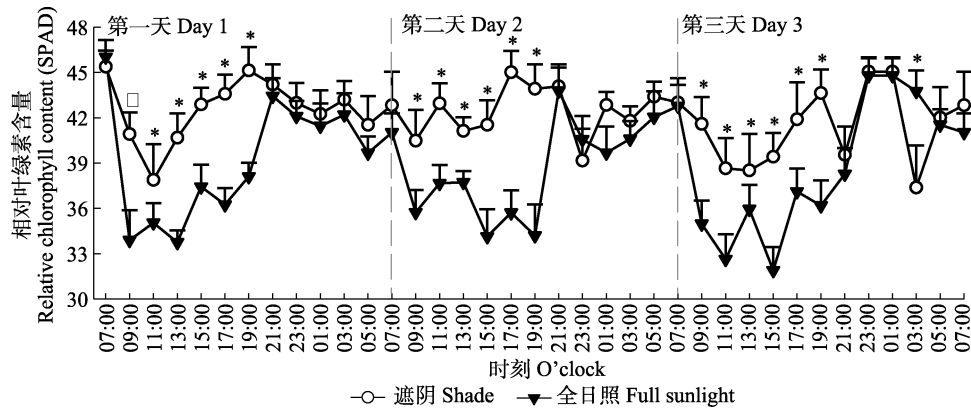


图3 遮阴和全日光下相对叶绿素含量(SPAD值)的日变化(平均值±标准误,  $n = 7$ )。\*, 两处理间差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 3 Diurnal pattern of relative chlorophyll content (SPAD value) in shade treatment and full sunlight treatment (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). \*, significant difference between the two treatments at same measurement time ( $p < 0.05$ ).

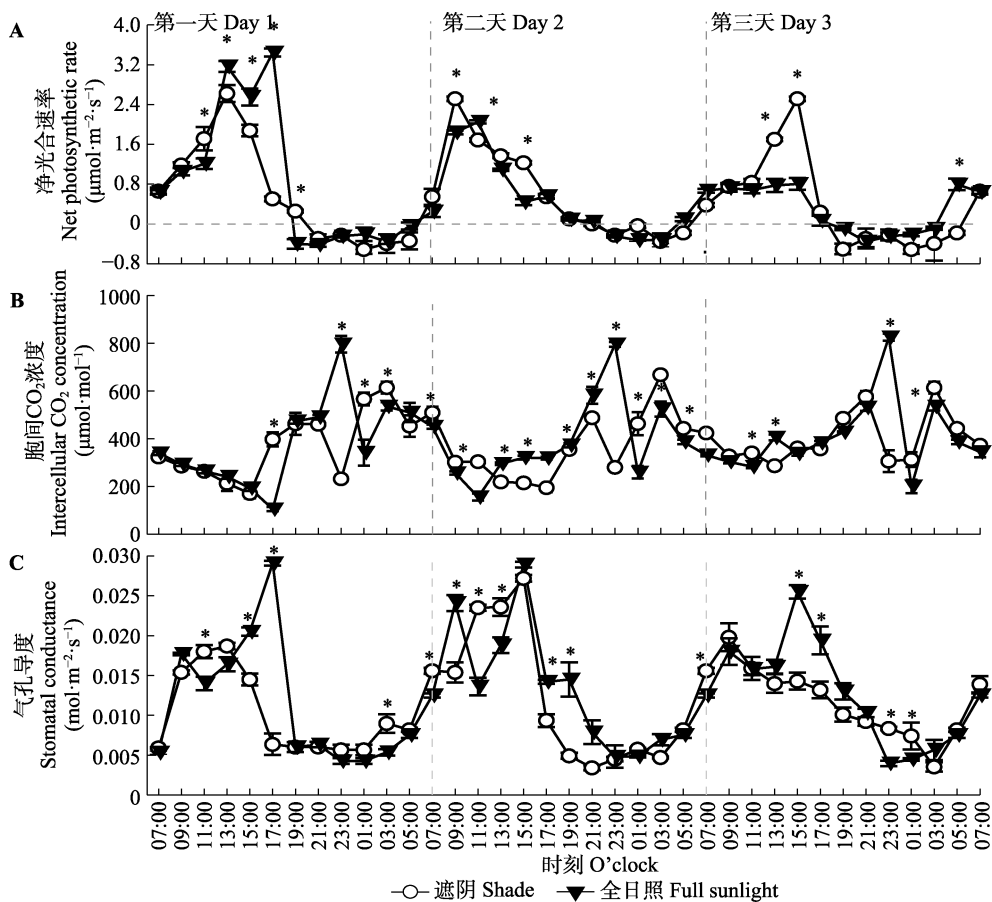


图4 遮阴和全日光下净光合速率(A)、胞间CO<sub>2</sub>浓度(B)和气孔导度(C)的日变化特征(平均值±标准误,  $n = 7$ )。\*, 两处理间气体交换参数差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 4 Diurnal pattern of net photosynthetic rate (A), intercellular CO<sub>2</sub> concentration (B) and stomatal conductance (C) in shade and full sunlight treatments (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). \*, significant difference in gas exchange parameters between the two treatments at same measurement time ( $p < 0.05$ ).

特征; 而试验第三天时, 全日光下 $P_n$ 无明显峰值; 另一方面, 全日光下三七叶片 $P_n$ 峰值在第一天时显著高于遮阴叶片( $p < 0.05$ ), 但第二天后 $P_n$ 显著下降, 并低于遮阴环境下的三七叶片( $p < 0.05$ ), 即全日光环境下的三七在试验期间的 $P_n$ 峰值呈每日递减状态; 此外, 19:00到次日5:00的 $P_n$ 均为负值, 二者间没有显著性差异( $p > 0.05$ ), 说明全日光环境下三七叶片在夜间开始自我恢复, 并不会影响其呼吸作用。

全日光下的三七叶片在7:00–17:00时 $C_i$ 值降至最小(图4B), 19:00–23:00时 $C_i$ 突增, 并在23:00时达到全天中的最高值 $795.58 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$ , 并在3:00时达到第二个峰值; 其他两天的全日光处理下叶片也是相同的变化趋势。 $G_s$ 在遮阴处理下的日变化曲线呈“单峰型”, 而全光下的日变化呈现“双峰型”(图4C)。遮阴和全日光下三七叶片在夜间的 $G_s$ 基本在 $0.005\text{--}0.010 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内波动, 差异不明显( $p > 0.05$ )。

不同环境处理下的 $WUE$ 和 $LUE$ 日均值也表现出明显差异(图5)。遮阴处理下, 试验3天内的 $WUE$ 和 $LUE$ 日均值均无显著差异( $p > 0.05$ ); 全日光处理的三七在试验期间的 $WUE$ 显著降低( $p < 0.05$ ),  $LUE$ 也有所下降。由此说明, 全日光环境下, 三七叶片的资源利用效率被抑制。

## 2.4 短期环境强光对三七叶片叶绿素荧光的影响

遮阴环境下的三七叶片荧光参数显示,  $F_v/F_m$ 基本稳定在 $0.60\text{--}0.78$ 之间。而全日光环境下三七叶片的 $F_v/F_m$ 有较大波动, 最低至 $0.30$ 左右, 最高为 $0.58$ (图6A)。遮阴下三七叶片荧光参数显示,  $F_v/F_m$ 基本稳定保持在 $0.75\text{--}0.80$ 之间。全日光下三七叶片的

$F_v/F_m$ 波动较大, 显著低于遮阴三七( $p < 0.05$ ), 傍晚也最多只能恢复到 $0.60$ 左右(图6B)。全日光环境下的 $NPQ$ 日变化呈“双峰型”(图6C), 仅在试验第一天能显著高于遮阴叶片的 $NPQ$  ( $p < 0.05$ ), 而试验第二天和第三天 $NPQ$ 与遮阴环境下的 $NPQ$ 一致。

测定PSII和PSI活性时发现, 全日光环境下的 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 和 $P_m$ 均显著低于遮阴三七( $p < 0.05$ )(图7), 说明PSII和PSI的活性均受到了抑制。

## 2.5 短期环境强光对三七OJIP曲线的影响

三七叶片突然暴露在强光下导致OJIP诱导曲线发生了明显变化(图8)。暴露在全日光下的OJIP曲线显著降低, 且在试验第三天时O-J初始斜率( $M_o$ )也显著降低(图8A)( $p < 0.05$ ); 而K点( $100 \mu\text{s}$ 处的特征位点, 又称W相)的荧光产量则迅速增加(图8B), 表明放氧复合体(OEC)可能受到损伤(黄伟, 2012)。

全日光处理导致 $W_K$ 、 $V_J$ 和 $\phi D_o$ 均显著升高(图9), 全日光环境下的 $W_K$ 平均升高 $21.1\%$ ,  $V_J$ 分别增加 $5.9\%$ 、 $10.6\%$ 和 $20.6\%$ , 平均增幅为 $12.4\%$ ,  $\phi E_o$ 则显著降低( $p < 0.05$ ),  $PI_{\text{ABS}}$ 在试验第一天的环境强光下显著下降 $59.1\%$ , 第二天又回升 $42.6\%$ , 后又下降 $78.4\%$ 。

## 2.6 模拟环境强光对三七叶片叶绿素荧光的影响

午间强光会显著影响叶片的光能吸收以及光系统间的电子传递、能量分配(图10)。在13:00时遮阴三七处于 $230 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的低光强(LL)下, 而全日光三七处于 $2\,300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的高光强下(HL)。

高光强与低光强处理在PSI能量分配上有明显的差异( $p < 0.05$ )。低光强下 $67\%$ 的能量用于 $Y(I)$ ,  $29\%$ 的能量用于 $Y(ND)$ , 平均 $4\%$ 用于 $Y(NA)$ 。而高光强下叶片 $Y(I)$ 明显减少,  $Y(ND)$ 和 $Y(NA)$ 显著升高, 在

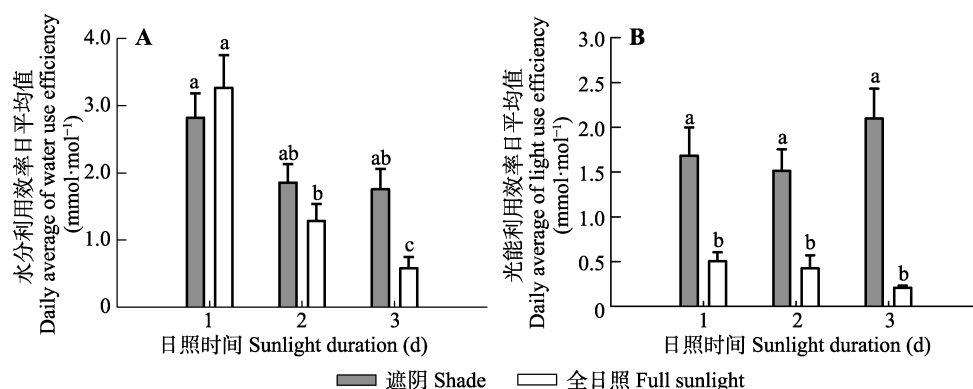


图5 遮阴和全日光下三七的水分利用率(A)和光能利用率(B)日均值(平均值±标准误,  $n = 7$ )。不同字母表示处理间差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 5 Water use efficiency (A) and light use efficiency (B) of *Panax notoginseng* exposed to shade and full sunlight conditions on the first, second and third day of the experiment, respectively (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). Different letters between shade and full sunlight conditions indicate significant difference ( $p < 0.05$ ).

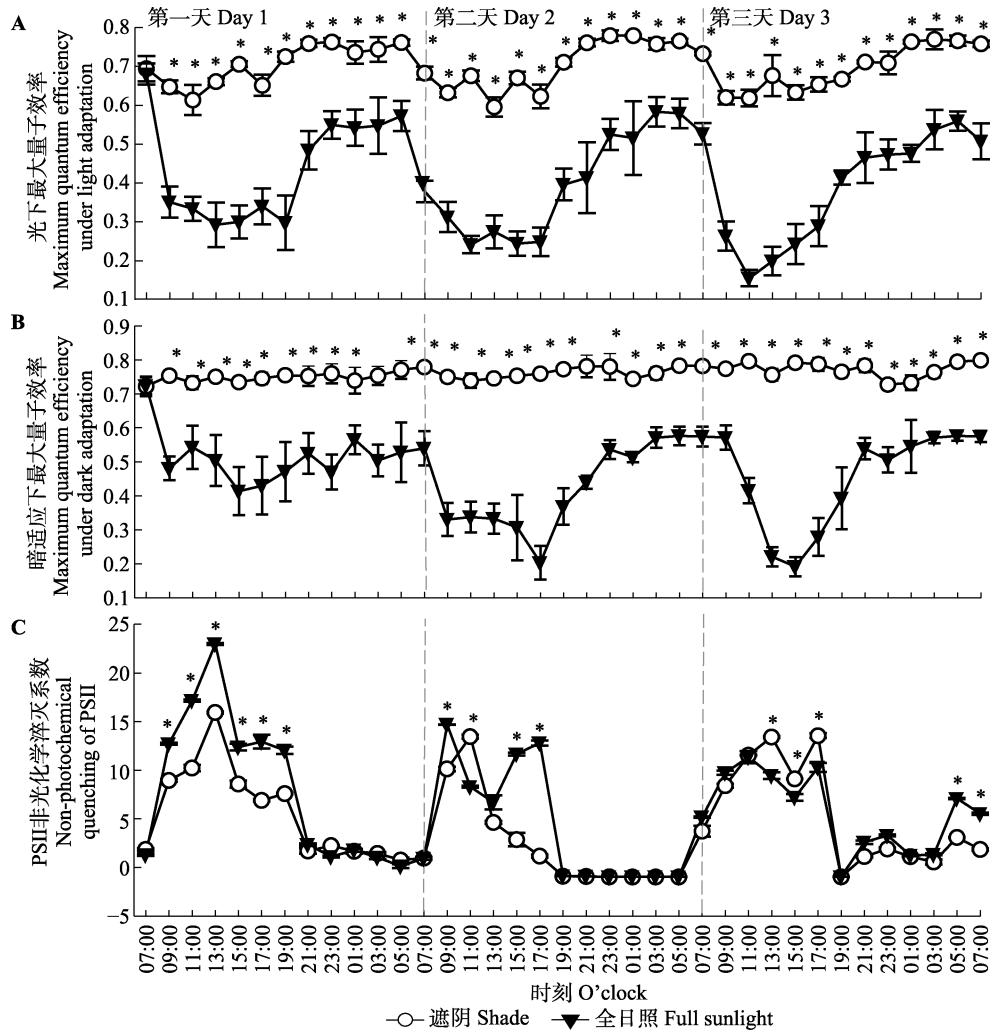


图6 遮阴与全日光下三七的光适应下最大量子效率(A)、暗适应下最大量子效率(B)和PSII的非光化学猝灭系数(C)的日变化曲线(平均值 $\pm$ 标准误,  $n = 7$ )。\*, 两处理间叶绿素荧光参数差异显著( $p < 0.05$ )。  
**Fig. 6** Diurnal pattern of maximum quantum efficiency under light adaptation (A), maximum quantum efficiency under dark adaptation (B) and non-photochemical quenching of PSII (C) in shade and full sunlight treatments (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). \*, significant difference between the two treatments at same measurement time ( $p < 0.05$ ).

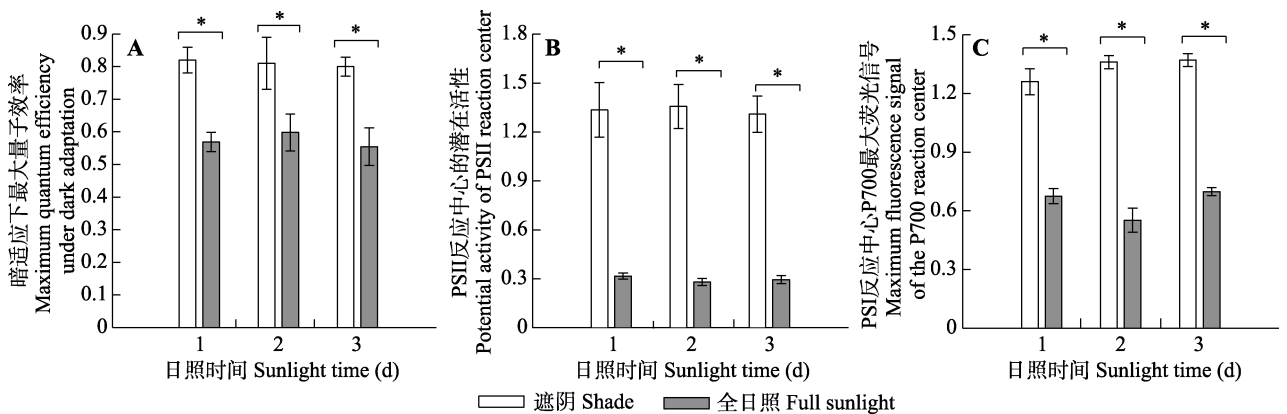


图7 遮阴与全日光下三七的暗适应下的最大量子效率(A)、PSII反应中心的潜在活性(B)和P700反应中心的最大荧光信号(C) (平均值 $\pm$ 标准误,  $n = 7$ )。\*, 两处理间PSII和PSI活性差异显著( $p < 0.05$ )。  
**Fig. 7** The maximum quantum efficiency under dark adaptation (A), potential activity of PSII reaction center(B) and the maximum fluorescence signal of the P700 reaction center (C) of *Panax notoginseng* exposed to shade and full sunlight conditions on the first, second and third day of the experiment, respectively (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). \*, significant difference between the two treatments at each measurement day ( $p < 0.05$ ).



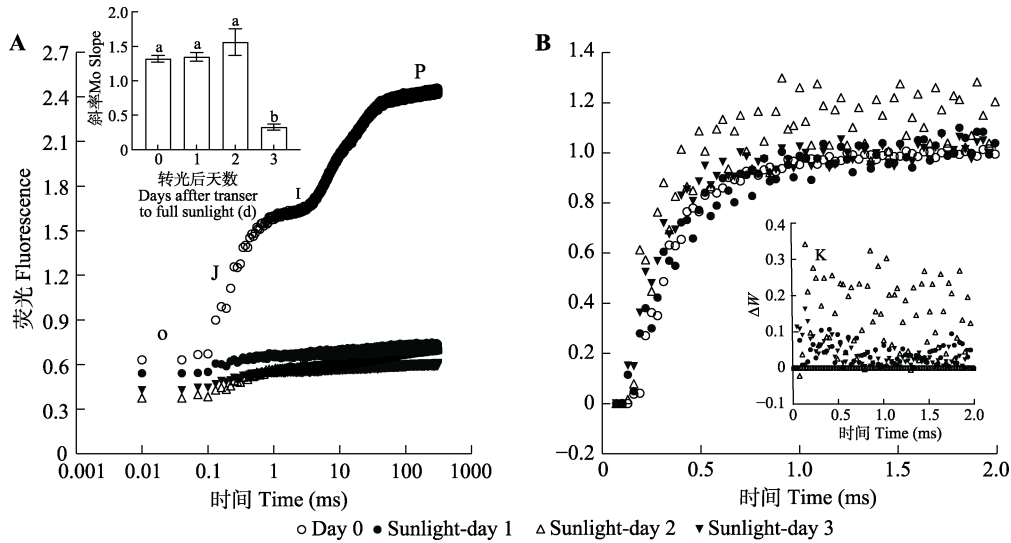


图8 遮阴转入全日光后叶片快速荧光诱导动力学曲线 $W_{O-J}$ 和 $\Delta W_{O-J}$ 的变化(时间坐标为线性形式)。W、K点(100  $\mu$ s)处的特征位点。day 0、Sunlight-day 1、Sunlight-day 2和Sunlight-day 3分别表示转入全日光前和转入全日光后1天、2天和3天。不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 8** Changes in rapid fluorescence induction kinetic curves ( $W_{O-J}$  and  $\Delta W_{O-J}$ ) in leaves of *Panax notoginseng* transferred from a shade environment with 10% transmittance to full sunlight. The abscissa is plotted on a linear time scale. W, K point is the characteristic point at 100  $\mu$ s. Day 0, Sunlight-day 1, Sunlight-day 2, Sunlight-day 3 represent the exposure to low light, and the transfer to full sunlight for one, two and three days. Different lowercase letters indicate significant differences ( $p < 0.05$ ).

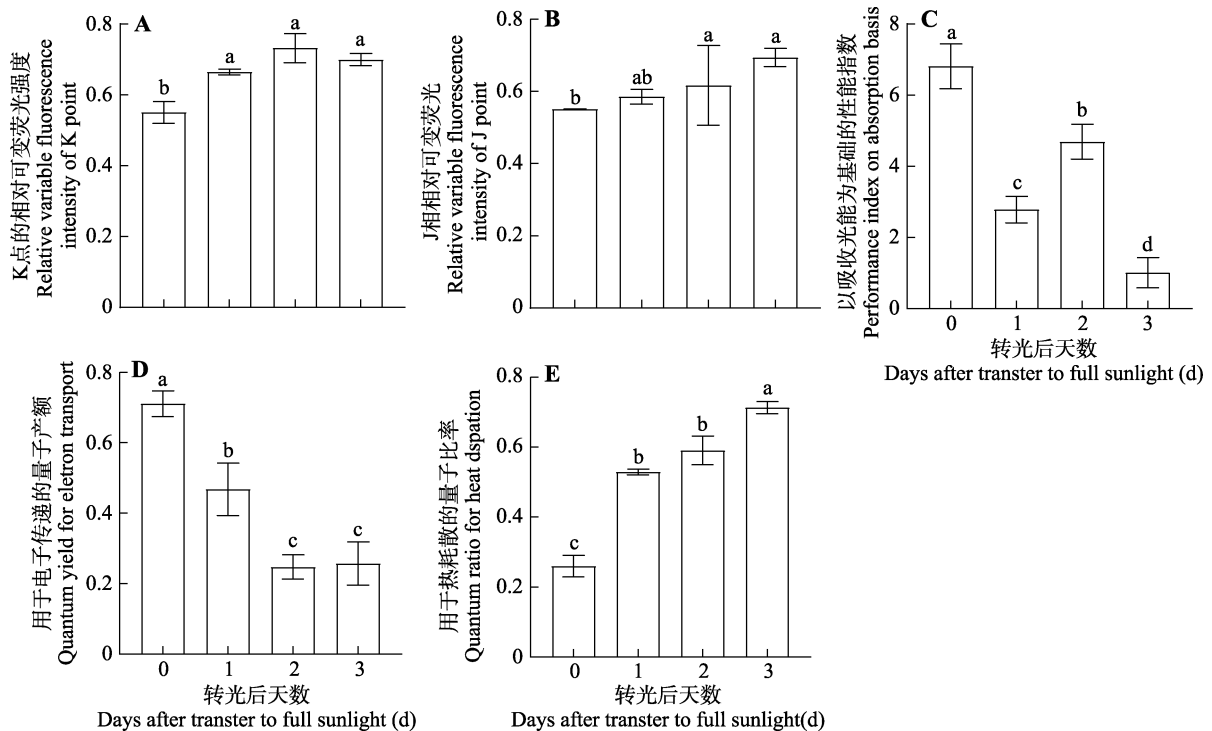


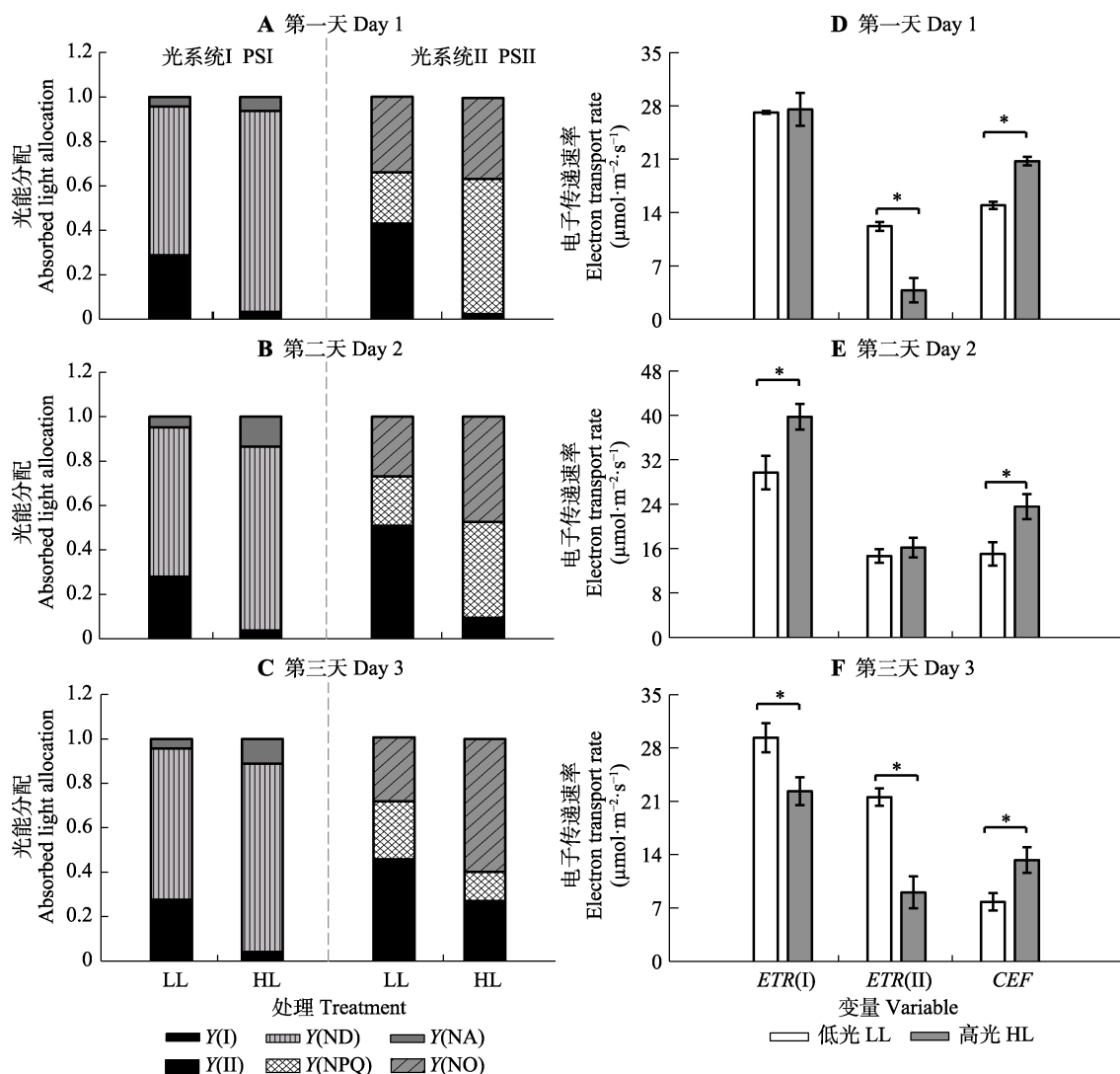
图9 10%透光率下生长的三七转入全日光后OJIP曲线相关参数的变化(平均值 $\pm$ 标准误,  $n = 7$ )。不同字母表示不同处理间差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 9** Daily pattern of parameters related to the rapid fluorescence induction kinetic curve in leaves of *Panax notoginseng* transferred from a shade environment with 10% transmittance to full sunlight (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). Different letters indicate significant difference between shade and full sunlight conditions ( $p < 0.05$ ).

试验第三天时(图10C), 高光强处理下能量主要分配给 $Y(ND)$ , 占85%,  $Y(NA)$ 为11%, 仅有4%能量用于 $Y(I)$ 。这些参数表明, HL下叶片 $Y(I)$ 降低是由于PSI

供体侧和受体侧受到限制引起的。

低光强下叶片所吸收的能量大部分用于 $Y(II)$ , 一部分用于 $Y(NPQ)$ , 少量用于 $Y(NO)$ 。而在高光强



**图10** 遮阴与全日光叶片对电子传递和光系统能量分配的影响(平均值±标准误,  $n = 7$ )。LL, 低光( $230 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 13:00), HL, 高光强( $2\ 300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 13:00)。Y(I), PSI光化学量子产量; Y(ND), PSI供体侧限制引起的热耗散量子产量; Y(NA), PSI受体侧限制引起的非光化学量子产量; Y(II), PSII光化学量子产量; Y(NPQ), PSII参与热耗散的量子产量; Y(NO), PSII参与调节性能量耗散的量子产量。ETR(I), 通过PSI的电子传递速率; ETR(II), 通过PSII的电子传递速率; CEF, PSI周围的环式电子流。\*, 两处理间差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 10** Effect of shade and full sunlight treatment on electron transfer and photosystem energy partitioning (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). LL, 10% transmittance-grown *Panax notoginseng* ( $230 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 13:00); HL, full sunlight-grown *Panax notoginseng* ( $2\ 300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 13:00). Y(I), effective quantum yield of PSI; Y(ND), heat dissipation efficiency at the donors quantum yield of PSI; Y(NA), quantum yield of PSI non-photochemical energy dissipation due to acceptor; Y(II), effective quantum yield of PSII; Y(NPQ), quantum yield of energy dissipation in PSII; Y(NO), fraction of energy passively dissipated in forms of heat and fluorescence. ETR(I), electron transport rate of PSI; ETR(II), electron transport rate of PSII; CEF, cyclic electron flow around PSI. \*, significant difference between the two treatments at each measurement day ( $p < 0.05$ ).

处理下, Y(NO)明显增多而Y(NPQ)显著降低。由此说明, 全日照高光环境下叶片光系统可能受到损伤。

不同处理下的电子传递在试验的3天内表现出明显的差异(图10D–10F)。第一天时, 低光强下三七 ETR(II)显著高于高光强处理( $p < 0.05$ ), 而CEF则表现出相反趋势(图10D); 第二天时高光强下三七 ETR(I)和CEF显著高于低光强三七( $p < 0.05$ ) (图10E); 第三天时, 高光强下三七CEF显著高于低光

强, 而ETR(I)和ETR(II)则显著低于低光强处理( $p < 0.05$ ) (图10F)。

遮阴处理下三七的ETR(I)/ETR(II)在1.3–2.2之间(图11A), 但在全日光处理下, ETR(I)/ETR(II)的值在2.4以上, 第一天全日光下的ETR(II)较低, 导致其比值高达7.2。CEF/ETR(II)因CEF在第一天全日光处理下的强烈激发(图11B), 导致CEF和ETR(I)比例增多。

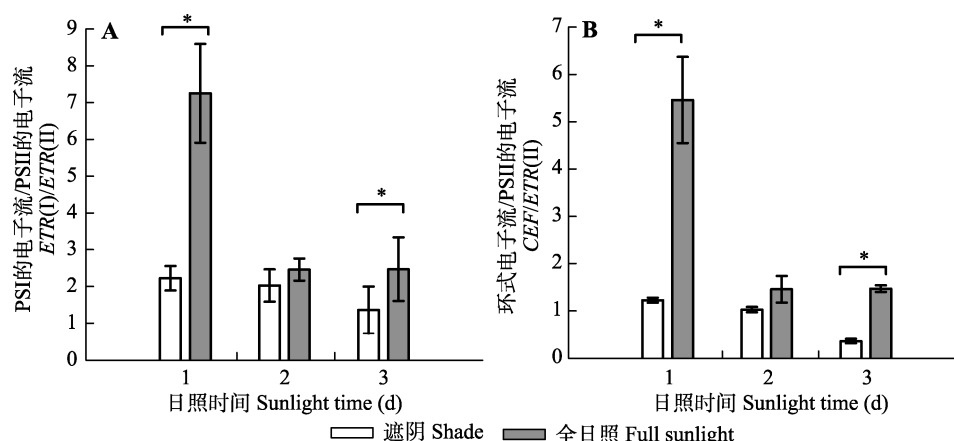


图11 遮阴与全日光下叶片电子传递比值的变化(平均值±标准误,  $n = 7$ )。ETR(I), 通过PSI的电子传递速率; ETR(II), 通过PSII的电子传递速率; CEF, PSI周围的环式电子流。\*, 表示两处理间差异显著( $p < 0.05$ )。

**Fig. 11** Changes in electron transfer ratio in leaves of *Panax notoginseng* exposed to shade and full sunlight conditions on the first, second and third day of the experiment, respectively (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). ETR(I), electron transport rate of PSI; ETR(II), electron transport rate of PSII; CEF, cyclic electron flow around PSI. \*, significant difference between the two treatments ( $p < 0.05$ ).

### 3 讨论

#### 3.1 短时环境高光强影响了三七的光合能力

光合作用受多种因子共同影响, 如环境生态因子和生理因子, 在环境因子中, 光和 $\text{CO}_2$ 是植物进行光合作用的能量来源及底物, 是影响光合作用效率最直接的因子(许大全, 2013)。本研究中, 遮阴和全日光下的 $T_a$ 、 $RH$ 、 $C_a$ 均无显著性差异, 说明在本试验中 $PAR$ 是影响三七光合能力的主要因素。为适应光环境的突然变化, 植物会产生相应的应对机制。Yamori等(2020)研究发现, 高光照射导致植物气孔关闭, 蒸腾失水、光合酶活性降低。本研究中, 全日光下三七的 $P_n$ 和 $WUE$ 显著增加(图4A, 图5A), 该结果与光强骤增后导致鹿角锥和脂松(*Pinus resinosa*)的光合速率增高的研究结果(Parker & Mohammed, 2000; Bai *et al.*, 2008)一致, 这可能是因为植株由遮阴环境转入自然光照后, 其叶片适应光环境变化的一种表现。但因三七适应全日照强光的能力较弱, 导致叶片光合速率降低, 水分利用受限。此外, 全日光下 $P_n$ 和 $LUE$ 随处理天数增加逐日降低(图4A, 图5B), 且至傍晚不能完全恢复, 说明光合速率降低可能与短时环境高光导致光合机构受损有关。总之, 短期环境光强的增加导致三七的光合速率先升高后下降, 光合速率的升高是三七对光环境的适应性表现, 而后光合速率下降可能与光合机构受损有关。

#### 3.2 短时环境高光强导致叶片PSII受到不可逆的损伤

高光强下的植物会因叶片光合机构吸收过剩光

能而产生光抑制, 诱导活性氧化物产生, 引起光氧化伤害, 最终导致植物死亡(Murata *et al.*, 2007; Sae-Tang *et al.*, 2016)。有研究表明, 非环境胁迫条件下叶片的 $F_v/F_m$ 极少变化, 且不受物种和生长条件的影响, 但当植物受到光抑制时, 这一参数就会显著降低, 因此,  $F_v/F_m$ 降低也被认为是光抑制发生的明显标志(许大全等, 1992; Maxwell & Johnson, 2000)。本研究中, 全日光下三七 $F_v/F_m$ 显著降低(图6B, 图7A), 这表明短时环境高光强下三七发生了光抑制。而van Heerden等(2004)发现, 性能指数 $PI_{ABS}$ 是光能捕获、吸收和转化的综合指标, 比 $F_v/F_m$ 能更好地反映胁迫对光合机构的整体影响。本研究中, 环境高光导致 $PI_{ABS}$ 显著降低(图9C), 说明环境光强的骤增使得三七光能转化效率下降, 并限制了光合作用的正常进行。总之, 环境光强的骤增不但会使三七PSII发生光抑制, 还会影响其光能的捕获、吸收和转化。

光抑制的发生往往伴随着光合电子传递速率的下降(Huang *et al.*, 2018c)。短时环境高光下三七的 $F_v/F_m$  (图7A)和 $ETR(II)$ 显著降低(图10), 此结果与Huang等(2018c)用高光处理二年生三七后PSII活性受损导致 $ETR(II)$ 减少的结果一致, 说明 $ETR(II)$ 的减少可能是由PSII活性降低引起。通常, 热耗散可以防御PSII光抑制的破坏, 这在强光处理下的金心吊兰(*Chlorophytum capense*)和玉簪(*Hosta plantaginea*)中均得到了证实(李志真等, 2014; 董立花等, 2015)。本研究中, 全日光下三七初始时表现出较高的 $NPQ$

(图6C)、 $\phi D_0$  (图9E)和 $Y(NPQ)$ (图10B), 说明环境光强骤增导致三七跨膜质子梯度( $\Delta pH$ )提高, 依赖于 $\Delta pH$ 的热耗散途径被激活, 耗散过剩激发能, 从而调节植物内部光能的均衡以减轻对光合机构的破坏(郭连旺和沈允钢, 1996; 路涛, 2016)。而 $NPQ$ 、 $Y(NPQ)$ 和 $\phi D_0$ 的显著下降以及 $Y(NO)$ 的增加(图10B), 则说明了短时环境强光下植物因接受的光强过剩, 已不能将过剩的光能以热能形式安全耗散, 并有可能受到光损伤。总之, 环境光强的骤增导致PSII活性下降, 抑制光合电子传递从而降低对光能的利用; 同时过剩的光能不能以热或光化学形式耗散, 造成PSII严重光抑制, 甚至光损伤。

PSII的损伤首先发生在PSII供体侧OEC上, 而OJIP曲线中K点(100  $\mu s$ 处的特征位点, 又称W相)的迅速增加被作为衡量OEC损伤的指标(黄伟, 2012; 李志真等, 2014)。本研究中, 遮阴下生长的三七短期暴露于全日光环境后K点上升(图8B),  $W_K$ 也显著增加(图9A), 由此说明环境强光导致PSII的电子供体向反应中心提供电子出现阻碍, PSII供体侧OEC受损(黄伟, 2012)。大量研究发现,  $M_0$ 、 $V_J$ 、 $\phi E_0$ 等参数主要反映了PSII受体侧的变化(李鹏民等, 2005; 李旭新等, 2013)。PSII受体侧主要包括 $Q_A$ 、 $Q_B$ 和质体醌(PQ)库等(李鹏民等, 2005)。 $V_J$ 反映的是照光2 ms时有活性的反应中心的关闭程度;  $M_0$ 反映 $Q_A$ 被还原的最大速率, 它与反应中心色素、捕光色素和 $Q_A$ 所处的状态有关(Strasser *et al.*, 2000)。本研究中,  $V_J$ 显著升高(图9B),  $M_0$ 则显著下降(图8A), 说明PSII反应中心被关闭, 大量氧化态的 $Q_A$ 被累积,  $Q_A$ 后的电子传递受到抑制, 导致PSII反应中心受体侧受损。有研究表明, 通过比较K和J点相对荧光强度的变化( $W_K$ 和 $V_J$ ), 可以计算OEC和 $Q_A$ 之后电子传递链的受损程度(Lu & Zhang, 2000; 李耕等, 2009; 李志真等, 2014)。本研究中, 环境强光下 $W_K$ 和 $V_J$ 均增加(图9), 且 $W_K$  (21.1%)升幅大于 $V_J$  (12.4%), 说明光环境改变对PSII供体侧的损害重于受体侧(李耕等, 2009), 该结果与遮阴下生长的玉簪转入强光环境后PSII受体侧损伤可能更严重的结果不一致(李志真等, 2014), 推测这可能与种间光适应能力差异(玉簪最适透光率为30%)有关(于瀚翔, 2017)。总之, 短时环境强光导致三七PSII反应中心供体侧的OEC活性受损, 受体侧的电子传递被抑制, 且PSII供体侧的损伤更严重。

一般情况下, 自然条件下正午强光引起的PSII光损伤可以在傍晚得到快速地修复(黄伟等, 2012)。但本研究中,  $F_v/F_m$  (图6B)和 $PI_{ABS}$  (图9C)虽然在晚间弱光环境下有所恢复, 但却始终无法恢复到遮阴对照水平, 这是因为PSII损伤速度超过了修复速度, 致使PSII无法被完全修复。Allakhverdiev等(2005)研究表明, PSII光损伤的修复速率受ATP合成的影响。本研究中,  $ETR(II)$ 的显著降低使得通过 $ETR(II)$ 合成ATP的速率也明显降低, 只能通过激发围绕PSI的循环电子流, 形成 $\Delta pH$ , 推动ATP合成以修复PSII的核心蛋白D1, 但因PSII损伤速度和修复速度的失调, 使得PSII的修复速度较慢, 导致PSII发生光损伤(黄伟等, 2012)。这说明, 短期环境光强骤增导致典型阴生植物三七PSII发生的光损伤是不可被完全修复的。

### 3.3 围绕PSI的循环电子流不能完全保护强光下的PSI免受光抑制

自然环境中生长的植物, 其PSI通常对高光环境不敏感(Barth *et al.*, 2001)。一般只有在低温弱光、常温频闪光或是饱和脉冲处理植物时, PSI才会发生光抑制(Zhang & Scheller, 2004; 梁英等, 2018; Yamamoto & Shikanai, 2019)。而滇南九节(*Psychotria henryi*)和镰叶肾蕨(*Nephrolepis falciformis*)等喜阴植物叶片的PSI却在恒定高光处理下发生光抑制(Huang *et al.*, 2017, 2018a)。PSI发生光抑制的显著特征是PSI活性下降(Huang *et al.*, 2018b; 梁英等, 2018)。Huang等(2018b)研究发现, 三七在高光下处理30和60 min时,  $P_m$ 不受影响, 说明三七的PSI对高光胁迫不敏感。但本研究中, 短时环境强光导致三七的 $P_m$ 显著下降, 该结果与上述的结果不一致, 可能是因为本研究采用的是全日照下的全天高光连续处理3天, 而Huang等(2018b)研究的高光处理时间较短(处理时间仅为30和60 min)从而尚未影响到PSI的活性。另有研究表明,  $Y(NA)$ 增加也可作为PSI发生光抑制的指标(Kim *et al.*, 2005; Yamori *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2019a)。本研究中, 正午强光下三七具有较高的 $Y(NA)$ (图10A), 该结果与拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和白及(*Bletilla striata*)从低到高光转变后 $Y(NA)$ 升高的结果(Huang *et al.*, 2019; Yang *et al.*, 2019a)一致, 由此推测, 环境光强增加后, 因无法形成足够的pH, 类囊体管腔酸化水平低, 从PSII到PSI的电子流引起受体侧羟基自由基的积

累, 最终导致PSI发生光抑制(黄伟, 2012; Yang *et al.*, 2019a)。这说明, 短时环境光强的骤增导致典型阴生植物三七的PSI发生光抑制。与PSII不同, PSI发生光抑制通常需要一周或更长的时间才能得以恢复, 若是造成光损伤则会直接导致植株的死亡(Zivcak *et al.*, 2015; Yang *et al.*, 2019a)。因此, 植物必须具有可行的机制来保护PSI在波动光下不受损。围绕PSI的循环电子流对PSI起到重要的光保护作用, 这在从弱光转到强光环境下的九节、三七和高盆樱桃(*Cerasus cerasoides*)中均得到了证实(Huang *et al.*, 2015b, 2018b; Yang *et al.*, 2019b)。本研究中, 短期环境光照骤增导致围绕PSI的循环电子流被大量激活(图10, 图11), 不仅接收了来自PSI的电子, 还能使P700保持高氧化态以保护PSI不受损(黄伟等, 2012; Huang *et al.*, 2018c)。但围绕PSI的循环电子流的激发也不能完全保护强光下的PSI免受光抑制。

#### 4 结论

综上所述, 典型阴生植物三七从遮阴环境转入全日光环境后, 因光适应能力较弱, 其水分和光能的利用均受到限制, 导致PSII供体侧的OEC活性受损, 受体侧的电子传递被抑制, 结果使得PSII光抑制严重, 甚至光损伤; 而CEF的高度激活也不能阻止PSI受体侧的过度还原而引发光抑制。本研究结果揭示, 全日光导致的PSII不可逆损伤和PSI光抑制可能就是典型阴生植物三七为什么不能在全日光下存活的重要原因。

#### 参考文献

- Allakhverdiev SI, Nishiyama Y, Takahashi S, Miyairi S, Suzuki I, Murata N (2005). Systematic analysis of the relation of electron transport and ATP synthesis to the photodamage and repair of photosystem II in *Synechocystis*. *Plant Physiology*, 137, 263-273.
- Almeida-Rodríguez AM, Gómes MP, Loubert-Hudon A, Joly S, Labrecque M (2016). Symbiotic association between *Salix purpurea* L. and *Rhizophagus irregularis*: modulation of plant responses under copper stress. *Tree Physiology*, 36, 407-420.
- Bai KD, Liao DB, Jiang DB, Cao KF (2008). Photosynthetic induction in leaves of co-occurring *Fagus lucida* and *Castanopsis lamontii* saplings grown in contrasting light environments. *Trees*, 22, 449-462.
- Barth C, Krause GH, Winter K (2001). Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and Sun leaves. *Plant, Cell & Environment*, 24, 163-176.
- Chen JW, Kuang SB, Long GQ, Meng ZG, Li LG, Chen ZJ, Zhang GH, Yang SC (2014). Steady-state and dynamic photosynthetic performance and nitrogen partitioning in the shade-demanding plant *Panax notoginseng* under different levels of growth irradiance. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36, 2409-2420.
- Chen JW, Kuang SB, Long GQ, Yang SC, Meng ZG, Li LG, Chen ZJ, Zhang GH (2016). Photosynthesis, light energy partitioning, and photoprotection in the shade-demanding species *Panax notoginseng* under high and low level of growth irradiance. *Functional Plant Biology*, 43, 479-491.
- Dong LH, Han QH, Yang Y, Yuan M (2015). Photosynthetic characteristics of *Chlorophytum capense* var. *medium-pictum* under short duration high light intensity. *Acta Prataculturae Sinica*, 24, 245-252. [董立花, 韩巧红, 杨勇, 袁明 (2015). 短时强光处理对金心吊兰光合特性的影响. 草业学报, 24, 245-252.]
- Gong XY, Rao XQ, Zhou LX, Wang XL, Zhu XL, Cai XA (2018). Dynamics of shade tolerance, biomass, and individual growth of five understory plant species in *Eucalyptus urophylla* plantations. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 1124-1133. [公绪云, 饶兴权, 周丽霞, 王晓玲, 朱小林, 蔡锡安 (2018). 尾叶桉林下5种植物的耐阴性、生物量及其个体消长. 生态学报, 38, 1124-1133.]
- Guo LW, Shen YG (1996). Protective mechanisms of higher plants avoid photodamage in photosynthetic apparatus. *Plant Physiology Communications*, 32, 1-8. [郭连旺, 沈允钢 (1996). 高等植物光合机构避免强光破坏的保护机制. 植物生理学报通讯, 32, 1-8.]
- Hallik L, Niinemets Ü, Kull O (2012). Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field. *Plant Biology*, 14, 88-99.
- 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. [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.]
- Huang W (2012). *The Significant Role of Cyclic Electron Flow in Plants Adaptation to Environmental Stresses*. PhD dissertation, University of Science and Technology of China, Hefei. [黄伟 (2012). 环式电子传递在植物抗环境胁迫过程中的重要作用. 博士学位论文, 中国科学技术大学, 合肥.]
- Huang W, Tikkanen M, Zhang SB (2018a). Photoinhibition of photosystem I in *Nephrolepis falciiformis* depends on reactive oxygen species generated in the chloroplast stroma. *Photosynthesis Research*, 137, 129-140.

- Huang W, Yang YJ, Hu H, Zhang SB (2015a). Different roles of cyclic electron flow around photosystem I under sub-saturating and saturating light intensities in tobacco leaves. *Frontiers in Plant Science*, 6, 923. DOI: 10.3389/fpls.2015.00923.
- Huang W, Yang YJ, Zhang JL, Hu H, Zhang SB (2017). Superoxide generated in the chloroplast stroma causes photoinhibition of photosystem I in the shade-establishing tree species *Psychotria henryi*. *Photosynthesis Research*, 132, 293-303.
- Huang W, Yang YJ, Zhang SB (2019). Photoinhibition of photosystem I under fluctuating light is linked to the insufficient  $\Delta pH$  upon a sudden transition from low to high light. *Environmental and Experimental Botany*, 160, 112-119.
- Huang W, Yang YJ, Zhang SB, Liu T (2018b). Cyclic electron flow around photosystem I promotes ATP synthesis possibly helping the rapid repair of photodamaged photosystem II at low light. *Frontiers in Plant Science*, 9, 239. DOI: 10.3389/fpls.2018.00239.
- Huang W, Zhang SB, Cao KF (2012). Physiological role of cyclic electron flow in higher plants. *Plant Science Journal*, 30, 100-106. [黄伟, 张石宝, 曹坤芳 (2012). 高等植物环式电子传递的生理作用. 植物科学学报, 30, 100-106.]
- Huang W, Zhang SB, Liu T (2018c). Moderate photoinhibition of photosystem II significantly affects linear electron flow in the shade-demanding plant *Panax notoginseng*. *Frontiers in Plant Science*, 9, 637. DOI: 10.3389/fpls.2018.00637.
- Huang W, Zhang SB, Zhang JL, Hu H (2015b). Photoinhibition of photosystem I under high light in the shade-established tropical tree species *Psychotria rubra*. *Frontiers in Plant Science*, 6, 801. DOI: 10.3389/fpls.2015.00801.
- Kim JH, Kim SJ, Cho SH, Chow WS, Lee CH (2005). Photosystem I acceptor side limitation is a prerequisite for the reversible decrease in the maximum extent of P700 oxidation after short-term chilling in the light in four plant species with different chilling sensitivities. *Physiologia Plantarum*, 123, 100-107.
- Kitajima K (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98, 419-428.
- Krause GH, Grube E, Koroleva OY, Barth C, Winter K (2004). Do mature shade leaves of tropical tree seedlings acclimate to high sunlight and UV radiation? *Functional Plant Biology*, 31, 743. DOI: 10.1071/FP03239.
- Li G, Gao HY, Zhao B, Dong ST, Zhang JW, Yang JS, Wang JF, Liu P (2009). Effects of drought stress on activity of photosystems in leaves of maize at grain filling stage. *Acta Agronomica Sinica*, 35, 1916-1922. [李耕, 高辉远, 赵斌, 董树亭, 张吉旺, 杨吉顺, 王敬锋, 刘鹏 (2009). 灌浆期干旱胁迫对玉米叶片光系统活性的影响. 作物学报, 35, 1916-1922.]
- Li PM, Gao HY, Strasser R (2005). Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Acta Photophysiological Sinica*, 31, 559-566. [李鹏民, 高辉远, Strasser R (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学学报, 31, 559-566.]
- Li XX, Liu BX, Guo ZT, Chang YX, He L, Chen F, Lu BS (2013). Effects of NaCl stress on photosynthesis characteristics and fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of *Pistacia chinensis* leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 2479-2484. [李旭新, 刘炳响, 郭智涛, 常越霞, 贺磊, 陈芳, 路丙社 (2013). NaCl胁迫下黄连木叶片光合特性及快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的变化. 应用生态学报, 24, 2479-2484.]
- 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. [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.]
- Liang Y, Li YT, Che XK, Li YN, Luo J, Zhang KH, Zhang ZS, Zhao SJ (2018). Effect of PSI photoinhibition on photosynthetic electron transport chain in wheat (*Triticum aestivum*) leaves. *Plant Physiology Journal*, 54, 1426-1432. [梁英, 李玉婷, 车兴凯, 李月楠, 罗蛟, 张珂豪, 张子山, 赵世杰 (2018). 小麦叶片PSI光抑制对光合电子传递链的影响. 植物生理学报, 54, 1426-1432.]
- Liu SL, Ma MD, Pan YZ, Wei LL, He CX, Yang KM (2012). Effects of light regimes on photosynthetic characteristics and antioxidant system in seedlings of two alder species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1062-1074. [刘柿良, 马明东, 潘远智, 魏刘利, 何成相, 杨开茂 (2012). 不同光强对两种桤木幼苗光合特性和抗氧化系统的影响. 植物生态学报, 36, 1062-1074.]
- Lu CM, Zhang JH (2000). Heat-induced multiple effects on PSII in wheat plants. *Journal of Plant Physiology*, 156, 259-265.
- Lu T (2016). *The Response Mechanisms of Photoinhibition and Photoprotection in Tomato (Solanum Lycopersicum L.) Leaves to Sub-high Temperature and High Light Intensity Stress*. PhD dissertation, Shenyang Agricultural University, Shenyang. [路涛 (2016). 亚高温强光胁迫下番茄幼苗光抑制及光保护机制研究. 博士学位论文, 沈阳农业大学, 沈阳.]
- Ma ZY, Behling S, Ford ED (2014). The contribution of dynamic changes in photosynthesis to shade tolerance of two conifer species. *Tree Physiology*, 34, 730-743.
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence—A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668.
- Miyake C, Miyata M, Shinzaki Y, Tomizawa KI (2005). CO<sub>2</sub> 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.
- Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev SI (2007). Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1767, 414-421.
- Oliveira MG, Oliosi G, Partelli FL, Ramalho JC (2018). Physiological responses of photosynthesis in black pepper plants under different shade levels promoted by intercropping with rubber trees. *Ciência e Agrotecnologia*, 42, 513-526.
- Pan RC, Wang XJ, Li NH (2004). *Plant Physiology*. Higher Education Press, Beijing. [潘瑞炽, 王小菁, 李娘辉 (2004). 植物生理学. 高等教育出版社, 北京.]
- Parker WC, Mohammed GH (2000). Photosynthetic acclimation of shade-grown red pine (*Pinus resinosa* Ait.) seedlings to a high light environment. *New Forests*, 19, 1-11.
- Rascher U, Nedbal L (2006). Dynamics of photosynthesis in fluctuating light. *Current Opinion in Plant Biology*, 9, 671-678.
- Sae-Tang P, Hihara Y, Yumoto I, Orikasa Y, Okuyama H, Nishiyama Y (2016). Overexpressed superoxide dismutase and catalase act synergistically to protect the repair of PSII during photoinhibition in *Synechococcus elongatus* PCC 7942. *Plant and Cell Physiology*, 57, 1899-1907.
- Shimizu M, Ishida A, Hogetsu T (2005). Root hydraulic conductivity and whole-plant water balance in tropical saplings following a shade-to-sun transfer. *Oecologia*, 143, 189-197.
- Srivastava A, Guissé B, Greppin H, Strasser RJ (1997). Regulation of antenna structure and electron transport in Photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1320, 95-106.
- Strasser RJ, Srivastava A, Tsimilli-Michael M (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples//Yunus M, Pathre U, Mohanty P. *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation*. Taylor and Francis Press, London. 445-483.
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Srivastava A (2004). *Analysis of the Chlorophyll a Fluorescence Transient*. *Chlorophyll a Fluorescence*. Springer, Netherlands. 321-362.
- Sun GC, Zhao P, Zeng XP (2004). Photosynthetic acclimation to growth-irradiance in two tree species of Magnoliaceae. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1111-1117. [孙谷畴, 赵平, 曾小平 (2004). 两种木兰科植物叶片光合作用的光驯化. 生态学报, 24, 1111-1117.]
- Valladares F, Pearcy RW (1998). The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia*, 114, 1-10.
- van Heerden PDR, Strasser RJ, Krüger GHJ (2004). Reduction of dark chilling stress in N<sub>2</sub>-fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll a fluorescence kinetics. *Physiologia Plantarum*, 121, 239-249.
- Way DA, Pearcy RW (2012). Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology*, 32, 1066-1081.
- Xie HT, Yu MK, Cheng XR (2017). Effects of light intensity variation on nitrogen and phosphorus contents, allocation and limitation in five shade-enduring plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 559-569. [颀洪涛, 虞木奎, 成向荣 (2017). 光照强度变化对5种耐阴植物氮磷养分含量、分配以及限制状况的影响. 植物生态学报, 41, 559-569.]
- Xu DQ, Zhang YZ, Zhang RX (1992). Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications*, 28, 237-243. [许大全, 张玉忠, 张荣铎 (1992). 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯, 28, 237-243.]
- Xu DQ (2013). *Photosynthesis*. Science Press, Beijing. [许大全 (2013). 光合作用学. 科学出版社, 北京.]
- Xu XZ, Zhang JY, Zhang GH, Long GQ, Yang SC, Chen ZJ, Wei FG, Chen JW (2018). Effects of light intensity on photosynthetic capacity and light energy allocation in *Panax notoginseng*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 193-204. [徐祥增, 张金燕, 张广辉, 龙光强, 杨生超, 陈中坚, 魏富刚, 陈军文 (2018). 光强对三七光合能力及能量分配的影响. 应用生态学报, 29, 193-204.]
- Yamaguchi N, Makino A, Mae T (2001). Responses of Rubisco activity *in vivo* to light intensity and CO<sub>2</sub> in rice leaves. *Science Access*, 3(1), 1-4.
- Yamamoto H, Shikanai T (2019). PGR5-dependent cyclic electron flow protects photosystem I under fluctuating light at donor and acceptor sides. *Plant Physiology*, 179, 588-600.
- Yamori W (2016). Photosynthetic response to fluctuating environments and photoprotective strategies under abiotic stress. *Journal of Plant Research*, 129, 379-395.
- Yamori W, Kusumi K, Iba K, Terashima I (2020). Increased stomatal conductance induces rapid changes to photosynthetic rate in response to naturally fluctuating light conditions in rice. *Plant, Cell & Environment*, 43, 1230-1240.
- Yamori W, Makino A, Shikanai T (2016). A physiological role of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis under fluctuating light in rice. *Scientific Reports*, 6, 20147. DOI: 10.1038/srep20147.
- Yang H, Han WD, Gao XM (2019). Diurnal photosynthetic characteristics of *Uvaria grandiflora* Roxb. and its correlation with environmental factors. *Ecological Science*, 38, 92-97. [杨浩, 韩维栋, 高秀梅 (2019). 山椒子光合特性日变化与其环境因子的相关性分析. 生态科学, 38, 92-97.]

- Yang YJ, Ding XX, Huang W (2019a). Stimulation of cyclic electron flow around photosystem I upon a sudden transition from low to high light in two angiosperms *Arabidopsis thaliana* and *Betula striata*. *Plant Science*, 287, 110166. DOI: 10.1016/j.plantsci.2019.110166.
- Yang YJ, Zhang SB, Wang JH, Huang W (2019b). Photosynthetic regulation under fluctuating light in field-grown *Cerasus cerasoides*: a comparison of young and mature leaves. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA): Bioenergetics*, 1860, 148073. DOI: 10.1016/j.bbabi.2019.148073.
- Yu HX (2017). *The Effects on the Growth of Hosta Cultivar under Shading and Interactive Effects of Nitrogen and Light Condition and Comprehensive Evaluation about Hosta Cultivar*. Master degree dissertation, Shenyang Agricultural University, Shenyang. [于瀚翔 (2017). 遮阴与光氮互作对玉簪品种生长影响及引种玉簪品种综合评价. 硕士学位论文, 沈阳农业大学, 沈阳.]
- Zhang Q, Zhang TJ, Chow WS, Xie X, Chen YJ, Peng CL (2015). Photosynthetic characteristics and light energy conversions under different light environments in five tree species occupying dominant status at different stages of subtropical forest succession. *Functional Plant Biology*, 42, 609-619.
- Zhang SP, Scheller HV (2004). Photoinhibition of photosystem I at chilling temperature and subsequent recovery in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 45, 1595-1602.
- Zheng F, Li ZJ, Qiu ZJ, Zhao HB, Zhou GY (2020). Effects of understory light on functional traits of evergreen broad-leaved forest saplings in Nanling Mountains, Guangdong Province. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 4516-4527. [郑芬, 李兆佳, 邱治军, 赵厚本, 周光益 (2020). 广东南岭天然常绿阔叶林林下光环境对林下幼树功能性状的影响. 生态学报, 40, 4516-4527.]
- Zivcak M, Brestic M, Kunderlikova K, Sytar O, Allakhverdiev SI (2015). Repetitive light pulse-induced photoinhibition of photosystem I severely affects CO<sub>2</sub> assimilation and photoprotection in wheat leaves. *Photosynthesis Research*, 126, 449-463.

责任编辑: 彭长连 责任编辑: 李 敏