

DOI:10.12403/j.1001-1498.20220455

# 不同种源地木榄光合作用对低温寒害的响应

吴中华, 赵昊阳, 曾思洁, 朱俊杰\*

(广西大学林学院, 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广西南宁 530004)

**摘要:** [目的] 对比研究不同种源地喜温的红树植物木榄 (*Bruguiera gymnorhiza* (L.) Savigny) 光合作用光、碳反应对低温寒害胁迫的响应及其差异。[方法] 以我国深圳福田 (FT)、福建云霄 (YX) 及日本冲绳 (UR) 3 个不同地区 (最冷月平均温度分别为 14.1、13.3、16.1 °C) 采集的木榄果实萌发的 5 年生幼树为材料, 分别测定自然常温 (20 °C) 和低温寒害 (10 °C) 条件下它们的叶绿素荧光特性和光合气体交换特性。[结果] (1) 和常温相比, 经低温寒害胁迫处理 3 d 后, FT、UR、YX 的光系统 II (PSII) 凌晨最大光能转换效率 ( $F_v/F_m$ ) 分别降低了 39.04%、25.69%、22.83%; 光系统 I (PSI) 最大光能转换效率 ( $P_m$ ) 分别降低了 21.80%、20.19%、42.84%。经低温后, UR、YX 的 PSII 有效光化学量子产额 ( $Y(II)$ ) 占比均下降, 3 类木榄的非调节性能量耗散 ( $Y(NO)$ ) 比率均上升, 以 YX 上调比例最大; 3 类木榄的 PSI 有效光化学量子产额 ( $Y(I)$ ) 均下降, UR、YX 的非调节性能量耗散 ( $Y(NA)$ ) 占比轻微下调。(2) 经寒害处理后, FT、UR、YX 的净光合速率 ( $P_n$ ) 分别降低 92.12%、97.50%、86.44%, 蒸腾速率 ( $T_r$ )、气孔导度 ( $G_s$ ) 也相应下降, 三者显著正相关; 3 类木榄的气孔限制值 ( $LS$ ) 均显著降低, 而胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 显著升高。(3)  $F_v/F_m$ 、 $P_n$  和水分利用效率相互间呈显著正相关。[结论] 无论是光合作用的光反应还是碳反应, 3 类木榄均表现出对寒害的高敏感, 短期低温处理 PSII 即受到显著抑制, PSI 则相对稳定。寒害条件下, 非气孔因素比气孔因素对碳同化速率的限制更大。从 3 类木榄的光合作用对寒害的综合效应看, FT 受寒害冲击最大, 而 YX 受害相对较轻, 种源地温度条件与红树光合耐寒性密切关联。

**关键词:** 红树植物; 叶绿素荧光特性; 光合气体交换特性; 低温胁迫; 同质园

**中图分类号:** S718.43

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2023)02-0195-08

温度是限制植物分布和生长发育的主要环境因子之一<sup>[1]</sup>。虽然全球变暖是大趋势, 但近年极端高、低温频发, 一次短时极限低温即致一些喜温植物死亡<sup>[2]</sup>。温度低于 14 °C 时, 热起源喜温植物易遭受寒害影响, 8 ~ 12 °C 是其寒害临界低温<sup>[3]</sup>。光合作用是植物物质和能量生产的主要来源, 因此, 光合低温响应和适应的生理生态机制一直是植物寒害研究中的核心问题<sup>[4]</sup>。热起源的  $C_4$  植物普遍比中温的  $C_3$  植物更易受寒害危害<sup>[5]</sup>。喜温植物光合作用的光能转化分配、电子传递、光合磷酸化

及碳同化进程各环节均易受寒害胁迫<sup>[6-7]</sup>。

红树林植物是生长在亚热带、热带河流入海口或海岸潮间带的木本植物群落<sup>[8]</sup>。低温对红树植物光合作用的影响已有零星报道。如低温降低红树植物秋茄 (*Kandelia obovata* Sheue) 和白骨壤 (*Avicennia marina* (Forsk.) Vierh.) 叶片光系统反应中心的活性和电子传递速率<sup>[9]</sup>, 降低秋茄叶片光合气体交换能力<sup>[10]</sup>。虽然红树植物主要分布在热带和亚热带的热区, 但纬向范围跨度大, 从北半球的日本九州本岛海岸 (31° 34' N) 至南半球的澳大

收稿日期: 2022-09-17 修回日期: 2022-12-03

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31860109)

作者简介: 吴中华 (2000-), 硕士研究生, 主要研究方向: 植物光合生理生态。Email: zhonghuawu2000@163.com

\* 通讯作者: 朱俊杰, 博士, 副研究员, 主要研究方向: 植物光合生理生态。Email: 20150067@gxu.edu.cn

利亚 Westonport 海湾 (38° 45' S), 间断分布着不同种类的红树植物<sup>[11-12]</sup>。本研究假设不同纬度地区的红树植物遭受寒害时, 它们光合作用受害程度与种源地温度条件密切关联, 种源地最冷月温度越低, 其幼苗适应低温的能力越强, 受寒害程度越低。为验证该假设, 以典型的广布种红树科植物木榄 (*Bruguiera gymnorhiza* (L.) Savigny) 为材料, 分别从日本冲绳、深圳福田、福建云霄 3 地收集其成熟果实, 在我国典型亚热带地区同质园 (广西大学校园内) 培养成苗, 监测比较它们在寒害低温胁迫前后的光合作用光反应和碳反应特性的差别。研究结果将为喜温植物光合低温寒害生理生态研究提供新资料, 同时为红树植物的生态保育、生态恢复和生态规划提供理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

于 2016 年 6—9 月, 从日本冲绳 (26°39'19.3" N, 128°00'39.0" E)、深圳福田 (22°31'29.0" N, 114°00'34.4" E)、福建云霄 (23°51'32.3" N, 117°30'23.1" E) 3 地收集木榄成熟果实, 经消毒后播种于半径约为 10 cm、高约 30 cm 的聚乙烯塑料袋中 (表 1)。每袋装 3 kg 干燥的天然红树林淤泥, 播种子 1 粒, 出苗后培养于广西大学林学院温室大棚内 (同质园) (22°50'44" N, 108°17'20" E)。树苗培育期间, 每周浇施 1 次 0.5 mol·L<sup>-1</sup> Hoagland's 的培养液和 0.2 mol·L<sup>-1</sup> 的 NaCl 溶液, 每天定时顶喷适量淡水, 使袋子内土壤始终保持湿润。

### 1.2 材料处理

于 2022 年 3 月, 选取生长旺盛、长势均匀的 3 类木榄苗各 3 株, 从温室大棚移至室外处理 3 d, 于第 4 天测定叶绿素荧光特性和光合气体交换特性。然后将这些树苗移入多级智能编程光照培养箱 (宁波江南仪器厂) 培养 15 d。箱内温度条

件设置为 20 °C / 20 °C (昼/夜); 光强为 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 光周期为 12 h / 12 h (昼/夜), 相对湿度保持在 60% 左右。第 16 天将温度从 20 °C / 20 °C 逐渐降至 10 °C / 10 °C, 于此温度下进行低温处理。低温处理期的第 4 天, 再次测定叶绿素荧光特性和光合气体交换特性。

### 1.3 实验指标测定

**1.3.1 叶绿素荧光特性的测定** 选取植株枝顶倒数第 2 叶, 用 Dual-PAM-100 测量系统 (Walz, 德国) 于凌晨 5: 00 测定受暗适应处理叶的光系统 II (PS II) 最大光能转换效率 ( $F_v/F_m$ ) 和光系统 I (PSI) 最大光能转换效率 ( $P_m$ )。上午 7: 00 用 1 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 光化光测定经 30 min 暗适应的叶片荧光动力学曲线, 达到稳态后记录 PSI 有效光化学量子产额 ( $Y(I)$ )、PSI 供体侧限制 ( $Y(ND)$ )、PSI 受体侧限制 ( $Y(NA)$ )、PSII 有效光化学量子产额 ( $Y(II)$ )、调节性能量耗散 ( $Y(NPQ)$ ) 和非调节性能量耗散 ( $Y(NO)$ ) 等参数。

**1.3.2 光合气体交换特性的测定** 测完叶绿素荧光特性的叶片立即使用 LI-6800 光合系统仪 (Li-Cor, 美国) 测定光合气体交换参数。测定条件中流速为 500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 用小钢瓶控制 CO<sub>2</sub> 浓度为 400 μmol·mol<sup>-1</sup>, 设置相对湿度为 60%, 叶室温度为 10 °C。先在 1 500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 光强下诱导, 到达稳态后记录净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、蒸腾速率 ( $Tr$ )、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ )、叶外 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_o$ ) 等指标参数。计算瞬时水分利用效率 ( $WUE$ ) ( $WUE = P_n/Tr$ )、内禀水分利用效率 ( $WUE_i$ ) ( $WUE_i = P_n/G_s$ ) 和气孔限制值 ( $LS=1-C_i/C_o$ )。

### 1.4 统计分析

使用 Microsoft Excel 2021 软件进行数据整理。使用 SPSS 26.0 软件判断数据属于正态分布, 满足方差齐次要求, 在此基础上作温度、种源地双因素的方差分析和多重比较, 用 Duncan 检验

表 1 红树木榄植物种源的地理位置及其气候特点

Table 1 Geographic locations and climatic characteristics of *Bruguiera gymnorhiza*

种源地 Region	材料编号 Material number	纬度 (N) Latitude	经度 (E) longitude	最冷月平均温度 Average temperature of the coldest month/°C	最热月平均温度 Average temperature of the hottest month/°C
福田Futian	FT	22°31'29.0"	114°00'34.4"	14.1	28.2
云霄Yunxiao	YX	23°51'32.3"	117°30'23.1"	13.3	28.2
冲绳Okinawa	UR	26°39'19.3"	128°00'39.0"	16.1	27.9

注: 气象数据来源于 <http://www.worldclim.org.cn>。

Note: Meteorological data from <http://www.worldclim.org.cn>.

法进行显著性检验 ( $P < 0.05$ ), 采用皮尔森法作相关性分析。采用 Origin 2021 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 低温对不同种源地木榄光反应特性的影响

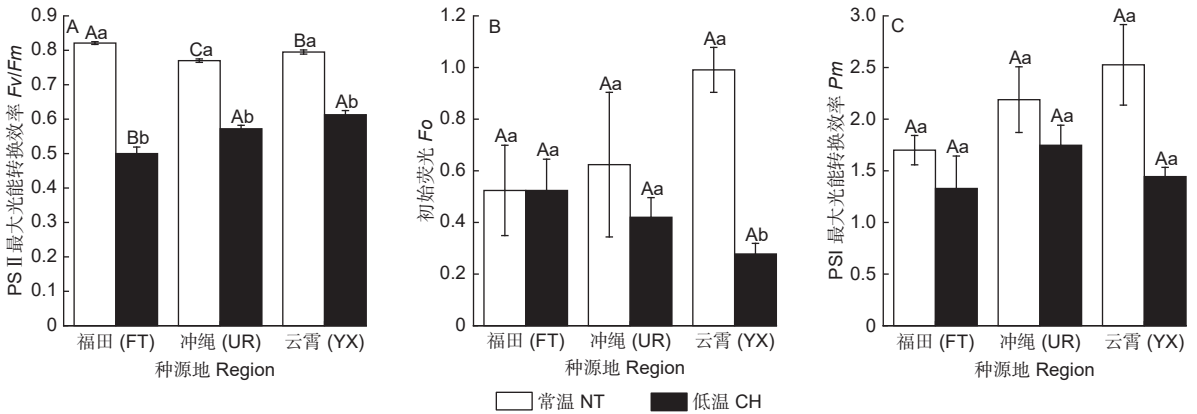
2.1.1 低温对木榄植物光系统活性的影响 和常温对照相比, 低温处理后 3 类木榄 (福田 (FT)、冲绳 (UR)、云霄 (YX))  $Fv/Fm$  值分别降低了 39.04%、25.69%、22.83%, 其中, FT 的  $Fv/Fm$  值降幅最大 (图 1A); YX 的  $F_o$  显著下降, 其他 2 类无显著差异 (图 1B); FT、UR、YX 的  $P_m$  值分别降低了 21.80%、20.19%、42.84%, 但无显著变化 (图 1C)。

2.1.2 光能能量分配 图 2 表明: 经低温后, 3 类木榄的  $Y(NO)$  占比均有升高; FT 的  $Y(II)$  占比升高, 而其他 2 类木榄的  $Y(II)$  均降低; YX 的  $Y(NPQ)$  占比升高, 而其他 2 类木榄的  $Y(NPQ)$  均降低。3 类木榄的  $Y(I)$  占比均降低; FT 的  $Y(ND)$  占比降低, 其他 2 类木榄的  $Y(ND)$  均升高; FT 的  $Y(NA)$  占比升高, 其他 2 类木榄的  $Y(NA)$  均降低。

### 2.2 低温对不同种源地木榄碳反应特性的影响

2.2.1 净光合速率 ( $P_n$ ) 常温下 UR 的  $P_n$  值最高, 为  $3.784 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。经低温后, FT、UR、YX 的  $P_n$  值分别下降了 92.12%、97.50%、86.44% (图 3A)。

2.2.2 气孔导度 ( $G_s$ )  $G_s$  的表现和  $P_n$  类似,



注: 图中不同大写字母表示同一温度处理下木榄不同种源地间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同小写字母表示同一种源地木榄不同温度处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Notes: The different uppercase letters in the figure indicate that the differences between different sources of *Bruguiera gymnorhiza* under the same temperature treatment ( $P < 0.05$ ) and different lowercase letters indicate that the differences between different temperature treatments of the same source of *Bruguiera gymnorhiza* are significant ( $P < 0.05$ ). The same below.

图 1 不同种源地木榄常温和低温处理的叶绿素荧光特性参数

Fig. 1 Chlorophyll fluorescence characteristic parameters of different regions of *Bruguiera gymnorhiza* at normal temperature and chill temperature treatment

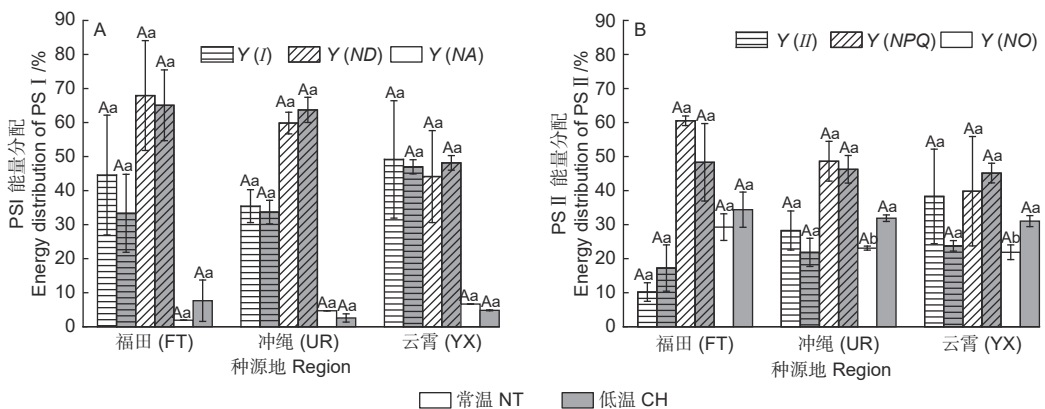


图 2 不同种源地木榄常温和低温处理的能量分配

Fig. 2 Energy distribution of normal temperature and chill temperature treatment of different regions of *B. gymnorhiza*

常温中 UR 的  $G_s$  值 ( $0.0454 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 显著高于其它 2 类木榄。经低温处理后, FT、UR、YX 的  $G_s$  值分别降低了 83.12%、95.17%、75.02% (图 3B)。

2.2.3 蒸腾速率 ( $Tr$ ) 常温下 3 类木榄的  $Tr$  无显著差异, 经低温后, FT、UR、YX 的  $Tr$  值分别

降低了 79.99%、94.16%、83.89%, 其中, UR 的  $Tr$  值低至  $0.041 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 气孔蒸腾近乎停止 (图 3C)。

2.2.4 胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 常温时, 3 类木榄的  $C_i$  值无显著差异。经低温后  $C_i$  均显著上升, FT、UR、YX 分别上升 60.97%、24.1%、48.62% (图 3D)。

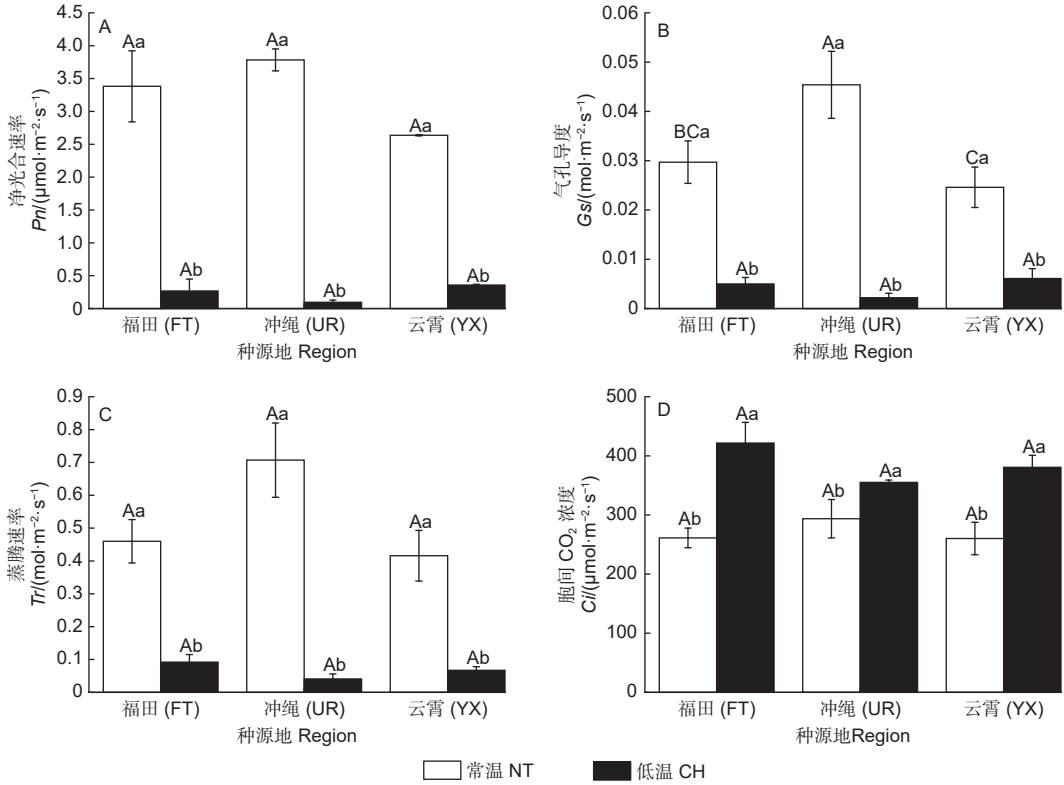


图 3 不同种源木榄常温和低温处理的光合气体交换特性参数

Fig. 3 Photosynthetic gas exchange characteristic parameters of different regions of *B. gymnorhiza* were treated under normal and chill temperature

2.2.5 气孔限制值 ( $LS$ ) 常温下 3 类木榄的  $LS$  值无显著差异, 经低温后, FT、UR、YX 的

$LS$  分别显著降低 63.55%、41.88%、42.45% (图 4A)。

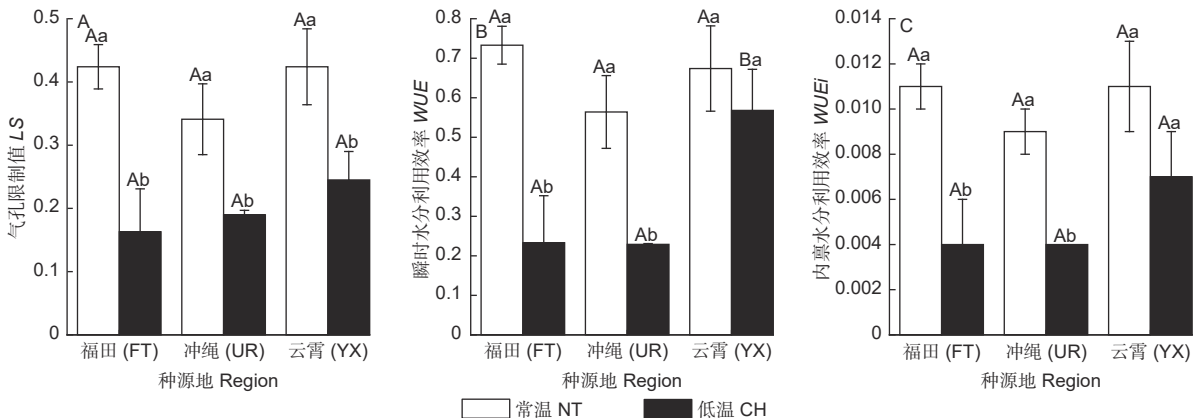
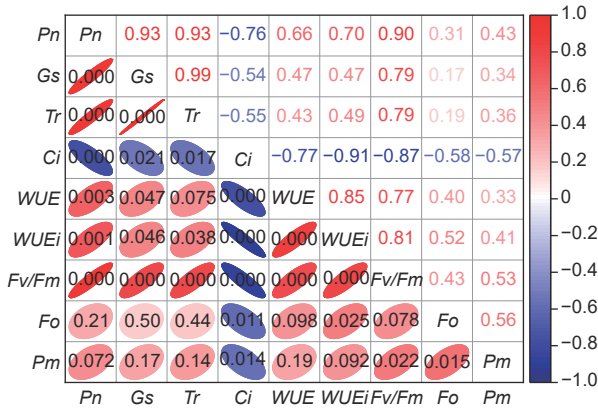


图 4 不同种源木榄常温和低温处理的气孔限制值和水分利用效率

Fig. 4  $LS$  and water use efficiency of different regions of *B. gymnorhiza* under normal and chill temperature



注: 显著水平  $P < 0.05$ , 图 6 同此。

Note: The significant level is  $P < 0.05$ , Figure 6 is the same.

图 5 木榄光合气体交换特性与叶绿素荧光特性低温前后的相关关系

Fig. 5 Correlation between the photosynthetic gas exchange characteristics of *B. gymnorhiza* and chlorophyll fluorescence characteristics before and after chill stress

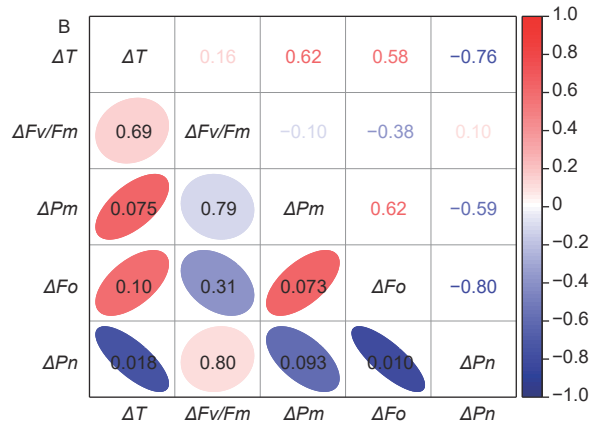
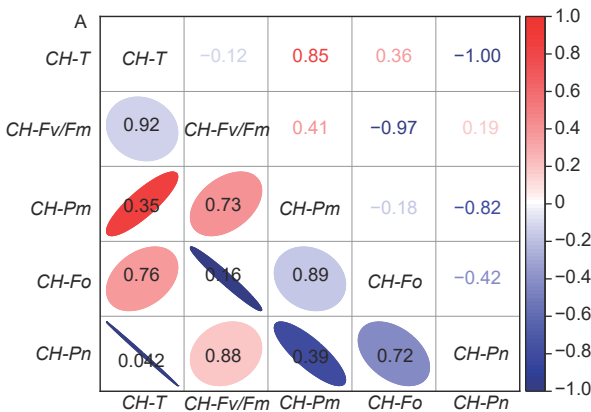
2.2.6 水分利用效率 常温下 3 类木榄的瞬时水分利用效率 ( $WUE$ ) 无显著差异; 经低温后, FT 和 UR 的  $WUE$  分别降低了 68.23%、59.38%, 而 YX 降幅较小 (图 4B); 内禀水分利用效率 ( $WUE_i$ ) 变化趋势和  $WUE$  相似, 经低温后, FT、UR 的  $WUE_i$  分别显著降低了 62.54%、49.06%, 而 YX 无显著变化 (图 4C)。

### 2.3 低温前后叶片光合指标间的相关性

图 5 表明: 经低温后, 3 类木榄的  $Fv/Fm$  和  $Pm$  间呈显著正相关;  $Ci$  与  $Pn$ 、 $Gs$ 、 $Tr$  间呈显著负相关;  $Pn$  与  $Fv/Fm$ 、 $Gs$  与  $Fv/Fm$  及  $Tr$  与  $Fv/Fm$  间呈显著正相关,  $Ci$  与  $Fv/Fm$ 、 $Pm$  间呈显著负相关。

### 2.4 种源地温度指标与叶片光合指标间的相关性

图 6A 表明: 最冷月平均温度分别与 3 类木榄的  $Pn$  呈显著负相关; 图 6B 表明: 最热月平均温度与最冷月平均温度差值与木榄的  $Pn$  差值呈显著负相关。



注:  $CH-T$  为最冷月平均温度;  $CH-Fv/Fm$ 、 $CH-Pm$ 、 $CH-Fo$ 、 $CH-Pn$  分别为低温时不同种源地木榄的  $Fv/Fm$ 、 $Pm$ 、 $Fo$ 、 $Pn$ 。  $\Delta T$  为最热月平均温度与最冷月平均温度差值;  $\Delta Fv/Fm$ 、 $\Delta Pm$ 、 $\Delta Fo$ 、 $\Delta Pn$  分别为木榄的  $Fv/Fm$  差值、 $Pm$  差值、 $Fo$  差值、 $Pn$  差值。

Notes:  $CH-T$ : the average temperature of the coldest month;  $CH-Fv/Fm$ ,  $CH-Pm$ ,  $CH-Fo$ ,  $CH-Pn$ :  $Fv/Fm$ ,  $Pm$ ,  $Fo$ ,  $Pn$  of *B. gymnorhiza* at low temperature.  $\Delta T$ : the D-value of the average temperature of the hottest month and the average temperature of the coldest month;  $\Delta Fv/Fm$ ,  $\Delta Pm$ ,  $\Delta Fo$ ,  $\Delta Pn$ : the D-value of  $Fv/Fm$ ,  $Pm$ ,  $Fo$ ,  $Pn$  of different regions of *B. gymnorhiza*.

图 6 种源地温度指标与低温前后木榄苗光合参数的相关关系

Fig. 6 Correlation between the temperature of the *B. gymnorhiza* regions and photosynthetic parameters before and after chilling stress

## 3 讨论

### 3.1 不同种源地木榄光合作用对寒害均高敏感

本研究发现, 即使只遭受到短时寒害冲击, 3 类木榄凌晨  $Pm$  值降低,  $Fv/Fm$  值和上午  $Pn$  值显著降低, 表现出明显的低温光抑制 (图 1、3)。叶绿素荧光特性通常作为植物进行光合作用生理过程的内在探头<sup>[13]</sup>, 可以快速反映植物对低温的响

应。有研究认为,  $Fv/Fm$  不仅能够反映出植物的潜在光合能力, 还是体现植物遭外界胁迫程度的可靠指标<sup>[14]</sup>, 本研究结果支持这一观点。综合 2 个光系统的监测结果, 短时低温对 3 类木榄的光合机构有冲击, 但没有形成毁灭性伤害, 尤其是  $PSII$  低温前后始终维持相对稳定。Tjus 等<sup>[15]</sup> 研究发现, 在 4 °C 温度条件下,  $PSII$  的主要电子受体极度变少, 电子从  $PSII$  转移到  $PSI$  过程受阻, 产生对

PSII 的光抑制作用, 可视为保护 PSI 中心避免遭受光损伤的机理机制。郭菊兰等<sup>[16]</sup>研究表明, 严酷低温对红树植物秋茄幼苗叶片的光合机构造成较严重的损伤, 可能是因为位于 PSII 反应中心的 D<sub>1</sub> 蛋白受损, 从而导致其在低温环境条件下的修复被限制, D<sub>1</sub> 蛋白的降解途径受到阻碍, 从而导致新 D<sub>1</sub> 蛋白的合成被阻止<sup>[17]</sup>。本研究进一步比较不同种源地木榄光合作用对低温的响应, 发现木榄遭受短时低温冲击后, 其碳同化能力与种源地最冷月平均温及最热月平均温和最冷月平均温的差值线性相关 (图 6), 显然, 红树植物的光合机构受害程度与低温的胁迫程度有关, 且直接受种源地温度条件的影响, 该研究结果支持前文的假设。由于研究地点较少, 该假说是否适合所有地点的红树植物有待进一步验证。

### 3.2 不同种源地木榄光合作用响应寒害的策略及差异

**3.2.1 光反应阶段光能分配利用策略及差异** 本研究发现, 根据 Kramer 等<sup>[18]</sup>研究模型, 经寒害处理后 3 类木榄 PSI 通过光化学途径耗能比例均下降, 而 UR、YX 通过热耗散耗能的比例则增加 (图 2), 表明低温通过影响光系统活性改变了光能的分配。低温作用下, 木榄叶片吸收的光能用于光化学反应占比降低的直接后果是易在光系统内形成过剩光能。热耗散途径没能消耗掉所有过剩光能, 叶绿体内存留的过剩光能引发了低温光抑制, 表现为凌晨 Pm 的降低 (图 1)。需要注意的是, FT 叶片的 Y(NA) 较常温增加了 2 倍, UR 和 YX 叶片的则只下降了 1 倍, 显然 FT 的 PSI 受害最重。这些研究结果还表明, 3 类木榄 PSII 反应中心对低温的敏感度有差异, 对能量的微调也有不同, 造成这种结果的原因究竟是结构的差异, 如 PSII 捕光蛋白或中心蛋白构象和组成的变化<sup>[19]</sup>, 还是生理代谢活动因素, 如叶黄素循环、光呼吸耗散光能<sup>[20]</sup> 等的差异引起, 尚需进一步研究。

经寒害处理后, 3 类木榄 PSII 均表现出明显的低温光抑制, 但 PSII 的光能分配则较 PSI 相对更复杂。FT 叶片的 Y(II) 占比经寒害处理后不降反升, 表现出相对较强的抗寒能力, YX 叶片的 Y(II) 比例则大幅下降, 主要通过增加 Y(NO) 的占比维持能量平衡, 显然不同于 PSI 的表现<sup>[21]</sup>。有观点认为, PSI 较 PSII 更稳定<sup>[22]</sup>, 可能原因是, 从光合机构电子传递体的排布看, PSII 在前, 而

PSI 在后, PSII 对 PSI 有保护作用<sup>[23]</sup>; PSII 破坏后易修复, 而 PSI 破坏后则难修复<sup>[24]</sup>。这些结果表明, 木榄光系统可以通过多种机制灵活应对寒害胁迫。

**3.2.2 碳反应阶段的策略及差异** 本研究结果显示, 3 类木榄经寒害后碳同化能力均显著下降 (图 3、4)。逆境胁迫下, 植物光合叶片碳同化下降既有气孔因素, 也有非气孔因素的影响<sup>[25-26]</sup>。依据 Farquhar 等<sup>[27]</sup>研究理论, 当植物的 Pn、Gs 值下降, 而 Ci 值升高时, 碳同化速率下降主要受非气孔因素的影响, 相反则是气孔因素起主导作用。本研究中, 寒害条件下 3 类木榄叶片碳同化速率的下降均是非气孔因素起主导作用。有报道指出, 低温环境条件下, 碳同化速率的非气孔限制主要是由 RuBP 活性下降或者 RuBP 合成速率降低所致<sup>[28]</sup>, Rubisco 活性减弱, 导致 CO<sub>2</sub> 与 RuBP 的结合被限制, 进而对光合作用产生影响<sup>[28]</sup>。此外, 非气孔限制条件下, ATP 合酶活性也会减弱, 通过光合磷酸化合成 ATP 的途径受阻<sup>[29]</sup>, 反馈限制细胞固定 CO<sub>2</sub>, 从而导致 CO<sub>2</sub> 在细胞间积累。

寒害处理后, 随着 Pn 值的降低, 3 类木榄叶片的 Gs、Tr 值也直线下降, 进一步影响叶片的水分利用效率 (图 3)。水分利用效率是衡量植物应对逆境胁迫能力的重要生理生态指标<sup>[30-31]</sup>。本研究中, 经寒害低温处理后, FT 和 UR 水分利用效率显著下降, 而 YX 的表现相对稳定, 这主要与其 Pn 值和 Tr 值的降幅较小有关, 该结果进一步证实了 YX 光合作用有相对较强的耐低温寒害胁迫能力。Lin 等<sup>[32]</sup> 研究结果表明, 低温胁迫期间, 白骨壤幼苗的 Pn 和 Gs 间存在显著正相关。有研究指出, 低温胁迫进程中, Pn 与 Gs 的同步变化, 有助于植物叶肉细胞以相同的方式保持细胞气孔导度、叶肉细胞导度, 用以维持相对稳定的叶肉细胞间水分和 CO<sub>2</sub> 分压<sup>[33]</sup>, 进而维持相对稳定的水分利用效率。

**3.2.3 光、碳反应的可能内在联系机制** 综合分析 3 类木榄的光、碳反应参数, 二者间相关性明显 (图 5)。植物叶绿体中叶绿素分子吸收的光能通过 ETR 途径以 ATP 和 NADPH 方式储藏, 这二者随后用于 CO<sub>2</sub> 的同化过程。在低温寒害胁迫下, 木榄的 PSII 反应中心受到光抑制或者光损伤时, 叶绿体内光化学反应速率下降, 电子传递受到受阻或改变方式, 使得 ATP 和 NADPH 的转化效率降低, 无法为碳同化提供充足的同化力, 进一步使

得 CO<sub>2</sub> 的同化效率下降<sup>[34]</sup>; 另一方面, 低温胁迫下, 非气孔因素进一步削弱碳同化活性, 助长了碳同化效率的下降<sup>[28]</sup>, 而碳同化效率的大幅下降反馈到叶绿体光合反应中心, 引发对 ATP 和 NADPH 需求量降低, 最终导致光反应能力的下降。

## 4 结论

本研究认为, 3 类木榄光合作用的光、碳反应阶段均对低温敏感。总体看, 三者光反应阶段的差异较碳反应阶段更明显, 尤其 PSII 响应策略表现更多样。FT 叶片 PSI 较其他二者受寒更明显, 而 YX 叶片 PSII 受寒害相对较重。非气孔因素是低温限制 3 类木榄碳反应的主要方式, 综合碳、水调节结果, YX 碳反应受低温冲击最小, 这与其种源地的气温条件密切关联。研究结果为喜温植物的光合低温响应、适应生理生态机制研究增加了新资料, 为红树植物生态修复和国家红树生境建设提供了理论参考。

## 参考文献:

- [1] 何洁, 刘鸿先, 王以柔, 等. 低温与植物的光合作用[J]. 植物生理学报, 1986, 2(3): 1-6.
- [2] SENEVIRATNE S I, DONAT M G, MUELLER B, *et al.* No pause in the increase of hot temperature extremes[J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4(3): 161-163.
- [3] 王毅, 方秀娟, 徐欣, 等. 黄瓜幼苗低温锻炼对叶片细胞叶绿体结构的影响[J]. 园艺学报, 1995, 22(3): 299-300.
- [4] POWLES S B, BERRY J A, BJÖRKMANN O. Interaction between light and chilling temperature on the inhibition of photosynthesis in chilling-sensitive plants[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1983, 6(2): 117-123.
- [5] SAGE R F, STATA M. Photosynthetic diversity meets biodiversity: the C<sub>4</sub> plant example[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 172: 104-119.
- [6] ALLEN D J, ORT D R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants[J]. *Trends in plant science*, 2001, 6(1): 36-42.
- [7] 邵怡若, 许建新, 薛立, 等. 低温胁迫时间对4种幼苗生理生化及光合特性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(14): 4237-4247.
- [8] 郭菊兰, 朱耀军, 武高洁, 等. 海南省清澜港红树林湿地健康评价[J]. 林业科学, 2015, 51(10): 17-25.
- [9] KAO W Y, SHIH C N, TSAI T T. Sensitivity to chilling temperatures and distribution differ in the mangrove species *Kandelia candel* and *Avicennia marina*[J]. *Tree physiology*, 2004, 24(7): 859-864.
- [10] LIU W, ZHENG C, CHEN J, *et al.* Cold acclimation improves photosynthesis by regulating the ascorbate-glutathione cycle in chloroplasts of *Kandelia obovata*[J]. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30(3): 755-765.
- [11] TOMLINSON P B. The botany of mangroves[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2016.
- [12] QUISTHOUDT K, SCHMITZ N, RANDIN C F, *et al.* Temperature variation among mangrove latitudinal range limits worldwide[J]. *Trees*, 2012, 26(6): 1919-1931.
- [13] JIANG C D, GAO H Y, ZOU Q. Changes of donor and acceptor side in photosystem 2 complex induced by iron deficiency in attached soybean and maize leaves[J]. *Photosynthetica*, 2003, 41(2): 267-271.
- [14] 段爱国, 保尔江, 张建国, 等. 华山松不同叶龄、部位针叶叶绿素荧光参数的动态变化规律[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(5): 26-32.
- [15] TJUS S E, MØLLER B L, SCHELLER H V. Photosystem I is an early target of photoinhibition in barley illuminated at chilling temperatures[J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(2): 755-764.
- [16] 郭菊兰, 朱耀军, 文苑玉, 等. 秋茄幼苗光合特性对寒害的响应[J]. 林业科学研究, 2018, 31(6): 63-68.
- [17] ARO E M, HUNDAL T, CARLBERG I, *et al.* In vitro studies on light-induced inhibition of photosystem II and D1-protein degradation at low temperatures[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1990, 1019(3): 269-275.
- [18] KRAMER D M, JOHNSON G, KIIRATS O, *et al.* New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes[J]. *Photosynthesis research*, 2004, 79(2): 209-218.
- [19] 逯久幸, 苗润田, 王司琦, 等. 低温胁迫下秋菊叶片光系统特性分析[J]. 植物生理学报, 2022, 58(2): 425-434.
- [20] SINGH S, CHAUDHARY H K, SETHI G S. Distribution and allelic expressivity of genes for hybrid necrosis in some elite winter and spring wheat ecotypes[J]. *Euphytica*, 2000, 112(1): 95-100.
- [21] 李治鑫, 李鑫, 范利超, 等. 高温胁迫对茶树叶片光合系统的影响[J]. 茶叶科学, 2015, 35(5): 415-422.
- [22] SONOIKE K. Photoinhibition of photosystem I[J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 142(1): 56-64.
- [23] 肖飞, 杨延龙, 王娅婷, 等. 棉花花铃期低温对叶片PSI和PSII光抑制的影响[J]. 作物学报, 2017, 43(9): 1401-1409.
- [24] 黄伟. 环式电子传递在植物抗环境胁迫过程中的重要作用[D]. 合肥: 中国科学技术大学, 2012.
- [25] 郭燕, 沈雅飞, 程瑞梅, 等. 水淹持续胁迫对湿地松光合特性及生理生化的影响[J]. 林业科学研究, 2021, 34(2): 141-148.
- [26] GONG X, CHAO L, ZHOU M, *et al.* Oxidative damages of maize seedlings caused by exposure to a combination of potassium deficiency and salt stress[J]. *Plant and Soil*, 2011, 340(1): 443-452.
- [27] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.
- [28] CARMO-SILVA A E, SALVUCCI M E. The temperature response of CO<sub>2</sub> assimilation, photochemical activities and Rubisco activation in *Camelina sativa*, a potential bioenergy crop with limited capacity for acclimation to heat stress[J]. *Planta*, 2012, 236(5): 1433-1445.
- [29] TEZARA W, MITCHELL V J, DRISOLL S D, *et al.* Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP[J]. *Nature*, 1999, 401(6756): 914-917.
- [30] 黄绢, 陈存, 张伟溪, 等. 干旱胁迫对转JERF36银中杨苗木叶

- 片解剖结构及光合特性的影响[J]. 林业科学, 2017, 53 ( 5 ): 8-15.
- [31] 倪 霞, 曹永慧, 周本智, 等. 干旱处理对毛竹光响应的影响: 基于4种模型比较分析[J]. 林业科学研究, 2017, 30 ( 3 ): 465-471.
- [32] LIN G H, STERNBERG L S L. Effect of growth form, salinity, nutrient and sulfide on photosynthesis, carbon isotope discrimination and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.)[J]. Functional Plant Biology, 1992, 19(5): 509-517.
- [33] WONG S C, COWAN I R, FARQUHAR G D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity[J]. Nature, 1979, 282(5737): 424-426.
- [34] ÖGREN E. Prediction of photoinhibition of photosynthesis from measurements of fluorescence quenching components[J]. Planta, 1991, 184(4): 538-544.

## Response of Photosynthesis to Chill Temperature in Different Regions of *Bruguiera gymnorhiza*

WU Zhong-hua, ZHAO Hao-yang, ZENG Si-jie, ZHU Jun-jie

(State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, Guangxi, China)

**Abstract:** [Objective] This study aims to compare the photosynthetic responses and carbon assimilation of the thermophilic mangrove plant *Bruguiera gymnorhiza* (L.) Savigny from different regions under chilling stress. [Method] The 5-year-old seedlings were collected from three different provenances Futian (FT) in Shenzhen, Yunxiao (YX) in Fujian and Okinawa (UR) in Japan (the average temperature of the coldest month was 14.1, 13.3, and 16.1 °C, respectively). The seedlings were treated under normal temperature (20 °C) and chilling temperature (10 °C). For each treatment, the chlorophyll fluorescence properties and gas exchange were monitored. [Result] (1) Compared with normal temperature treatment, after 3 days of chill temperature and cold stress treatment, the maximum light energy conversion efficiency of photosystem II (PSII) ( $F_v/F_m$ ) in FT, UR, and YX decreased by 39.04%, 25.69%, and 22.83%, respectively. The maximum light energy conversion efficiency of photosystem I (PSI) ( $P_m$ ) decreased by 21.80%, 20.19% and 42.84%, respectively. Under low temperature treatment, the proportion effective photochemical quantum yield of PSII ( $Y(II)$ ) of UR and YX all decreased, and the ratio of non-regulatory energy dissipation ( $Y(NO)$ ) of the three types of *B. gymnorhiza* all increased, and the proportion of YX increased the most. The effective photochemical quantum yield of PSI ( $Y(I)$ ) of *B. gymnorhiza* from the three regions decreased significantly, and the proportion of non-regulated energy dissipation ( $Y(NA)$ ) of UR and YX decreased slightly. (2) After 4 days of cold damage treatment, net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of FT, UR and YX decreased by 92.12%, 97.50% and 86.44%, respectively. Transpiration rate ( $T_r$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) also decreased and  $P_n$ ,  $T_r$  and  $G_s$  were positively correlated. The stomatal limitation value ( $L_S$ ) of the three types of *B. gymnorhiza* decreased significantly, while the intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) increased significantly. (3)  $F_v/F_m$ ,  $P_n$  and water use efficiency were significantly positively correlated with each other. [Conclusion] Regardless of the photoreaction of photosynthesis or the carbon reaction, *B. gymnorhiza* from the three provenances show high sensitivity to short-term chilling. PSII was significantly inhibited, while PSI was relatively stable. Mesophyll damages limited the carbon assimilation more than stomata traits. In summary, FT highly suffers from chilling, while YX is less affected. Hence, cold tolerance of mangroves is closely related to the average temperature at the region sites.

**Keywords:** mangrove; chlorophyll fluorescence properties; photosynthetic gas exchange characteristics; chill temperature stress; homogeneous garden