

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201911043

董益, 陈军文, 谢世清, 等. 半夏光系统对光照和温度日变化的适应 [J]. 广西植物, 2021, 41(9): 1486-1496.
DONG Y, CHEN JW, XIE SQ, et al. Adaptation of *Pinellia ternate* photoreaction system to diurnal changes of light and temperature [J]. *Guihaia*, 2021, 41(9): 1486-1496.



半夏光系统对光照和温度日变化的适应

董 益^{1,2,3}, 陈军文^{1,2,3}, 谢世清^{1,2,3}, 张金燕^{1,2,3*}

(1. 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, 昆明 650201; 2. 云南农业大学 云南省药用植物生物学重点实验室, 昆明 650201; 3. 云南农业大学 农学与生物技术学院, 昆明 650201)

摘 要: 为探讨半夏 (*Pinellia ternate*) 光系统对光照强度和温度日变化的适应机理, 该文连续 3 d 模拟了在同一种变化的光照强度 ($0 \sim 1\ 600\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 日变化下低温 ($10 \sim 18\ ^\circ\text{C}$)、中温 ($20 \sim 28\ ^\circ\text{C}$) 和高温 ($28 \sim 38\ ^\circ\text{C}$) 的环境条件, 测定了光系统 II (PS II) 和光系统 I (PS I) 的叶绿素荧光参数, 通过 PS II 和 PS I 光合活性和电子传递能力的变化来研究半夏光合系统对光照强度和温度日变化的适应。结果表明: (1) PS II 最小荧光 (F_o') 和 PS II 反应中心激发能捕获效率 (F_v'/F_m') 随光照强度的增加而降低, 光照强度的增加是导致光系统的活性降低的主要原因, 低温会进一步导致光系统活性的降低; (2) 光照强度和温度的增加使 PS I 受体端热耗散效率 [$Y(ND)$] 上升, 而 PS I 供体端热耗散效率 [$Y(NA)$] 则降低, 光照强度的增加不会导致供体侧较大的激发压, 但会使受体侧开始积累较大的激发压, 而较低的温度会导致受体侧活性降低, 使供体侧积累较高的激发压; (3) 高光 (光强 $> 900\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 对半夏的光抑制和光损伤导致了 PS II 实际光化学量子产量 [$Y(II)$] 和 PS I 实际光化学量子产量 [$Y(I)$] 的降低, 低温进一步加剧了 $Y(II)$ 和 $Y(I)$ 的降低; (4) 在高光下, PS I 的电子传递速率 $ETR(I)$ 的增加启动了环式电子传递 (CEF), 较高的 CEF 稳定了高温下的 PS II 电子传递速率 $ETR(II)$ 的同时也保护 PS II 免受光的损伤; (5) 在 3 d 的处理中, 虽然非光化学猝灭系数 (NPQ) 随光照强度的增加而上升, 但是相对于高温, 在低温处理下, 半夏较低的 NPQ 使 PS II 非调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NO)$] 一直处于最高水平, 表现出明显的光抑制。综上所述, 低温降低了半夏对高光环境的适应能力, 而高温通过增强 NPQ, 加速 CEF 的产生, 减少光抑制的产生, 从而加速光反应的电子传递和维持光反应系统的稳定性。因此, 低温胁迫会加剧半夏光系统的损伤, 适当提高温度可以增强半夏光反应系统对高光的适应性。

关键词: 半夏, 光照, 温度, 光系统, 叶绿素荧光参数

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2021)09-1486-11

Adaptation of *Pinellia ternate* photoreaction system to diurnal changes of light and temperature

DONG Yi^{1,2,3}, CHEN Junwen^{1,2,3}, XIE Shiqing^{1,2,3}, ZHANG Jinyan^{1,2,3*}

(1. National & Local Joint Engineering Research Center on Germplasm Innovation & Utilization of Chinese Medicinal Materials in Southwestern China, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. Key Laboratory of Medicinal Plant Biology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 3. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

收稿日期: 2020-03-13

基金项目: 云南省科技重大专项项目 (2017AB002); 云南省科技厅中药现代化科技产业云南基地建设项目 (2012CG008) [Supported by Yunnan Provincial Major Science Technology Project (2017AB002); Traditional Chinese Medicine Modern Science and Technology Industry Yunnan Base Construction Project of Yunnan Provincial Science and Technology Department (2012CG008)].

作者简介: 董益 (1993-), 硕士研究生, 研究方向为药用植物光合生理生态, (E-mail) 1633143103@qq.com。

* 通信作者: 张金燕, 博士, 研究方向为植物生理生态, (E-mail) 2510846720@qq.com。

Abstract: In order to explore the adaptation mechanisms of *Pinellia ternate* photoreaction system to daily variations of light intensity and temperature, we simulated the low temperature (10–18 °C), moderate temperature (20–28 °C) and high temperature (28–38 °C) under the diurnal variation of the same light intensity (0–1 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) for three consecutive days, and the chlorophyll fluorescence parameters of Photosystem II (PS II) and Photosystem I (PS I) were measured. The adaptation of photosynthetic system to diurnal changes of light intensity and temperature in *P. ternate* was researched by detecting the changes of PS II and PS I photosynthetic activity and electron transfer capacity. The results were as follows: (1) Minimal fluorescence intensity at actinic light (F_o') and photochemical efficiency of PS II in the light (F_v'/F_m') was decreased with increased light intensity, and the low temperature further led to the F_v'/F_m' decrease and the F_o' increase. (2) PS I donor end heat dissipation efficiency [$Y(ND)$] increased with the increase of light intensity and high temperatures, PS I acceptor end heat dissipation efficiency [$Y(NA)$] decreased with the increase of light intensity and high temperatures. (3) Effective photochemical quantum yield of PS II [$Y(II)$] and the quantum yield of PS I [$Y(I)$] were inhibited by high light ($> 900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), and the low temperature further significantly decreased $Y(II)$ and $Y(I)$. (4) The increasing electron transport rate $ETR(I)$ of the PS I under the high light initiated the ring electron transfer (CEF), and the higher CEF stabilized the electron transfer rate $ETR(II)$ of the PS II at high temperatures. (5) The non-photochemical quenching coefficient (NPQ) increased with the increase of light intensity, low NPQ keeps the quantum yield of non-regulated energy dissipation in PS II [$Y(NO)$] on its highest level at low temperature. These results suggest that high temperature will reduce the photo-inhibition of *P. ternate* under high light by enhancing NPQ and CEF , accelerating the electron transfer and stability of the light reaction, in sharp contrast of low temperature. Therefore, low temperature can aggravate the damage of photoreaction system, and moderate temperature promotes the adaptation of plant photoreaction system to high light.

Key words: *Pinellia ternate*, light, temperature, photoreaction system, chlorophyll fluorescence parameters

半夏 (*Pinellia ternate*) 为天南星科 (Araceae) 半夏属 (*Pinellia*) 药用植物 (贾君君等, 2009), 以干燥块茎入药, 市场需求及应用前景广阔, 具有较高的研究价值 (高振杰等, 2019)。大量的研究发现, 高温和强光照制约了半夏的光合作用, 进而影响半夏的生长发育, 导致半夏产量和品质的降低 (薛建平等, 2007; 郑永敏, 2008; 张丽霞, 2015)。在光合作用机制中光系统 [主要是光系统 II (PS II)] 及其放氧复合体 (OEC)、ATP 合成和碳同化过程是对温度和光照敏感位点 (Nishiyama et al., 2006; Murata et al., 2007), 其中光系统受温度和光照影响最大 (Gururani et al., 2015)。因为温度和光照制约半夏的生长和发育, 所以研究半夏光系统对光照和温度的适应是很有必要的。

光照和温度是影响植物光合作用的重要因子, 短期内高光使植物的叶绿体捕获过多的光能 (Szymańska et al., 2017), 光合膜中有害的激发能、活性氧 (ROS) 积累, 对 PS II 造成损伤 (Takahashi & Badger, 2011); 在长期的高光胁迫下, CO_2 同化作用的限制会导致光合系统 I (PS I) 过度的还原, 对 PS I 造成损伤 (Li et al., 2009)。在高光下, 植物可通过光保护策略来降低高光胁迫下激发能的

产生, 植物可以通过非光化学猝灭 (NPQ) 途径以热能的形式耗散多余的能量来减少 PS II 能量的积累 (Gururani et al., 2015; Pessaraki, 2016); 在电子传递中, 植物可以通过氧化还原的反馈机制, 降低细胞色素复合体 ($\text{Cyt } b_6/f$) 的活性, 限制 PS I 供体侧电子传递而使 PS I 氧化, 从而防止 PS I 过度还原 (Joliot & Johnson, 2011); 环式电子流 (CEF) 的激活, 加速 PS I 受体侧的电子流出, 从而避免了 PS I 的过度还原, 保护 PS I 免受光损伤 (Shikanai, 2014)。在低温环境中, 植物叶片 Rubisco 酶活性降低, 三羧酸循环 (TCA) 受阻 (Eberhard et al., 2008), ATP 和 NADPH 还原能力的减弱导致类囊体膜内质子的增加, 加速了水循环和 ROS 的产生, ROS 对光系统造成氧化损伤和抑制光合蛋白的修复, 降低了光合电子传递速率, 使 PS II 的活性受到抑制 (Falcone et al., 2004; Tyystjärvi, 2013; Khanal et al., 2017)。高温加快了光呼吸速率和光合碳同化速率, 促进了光反应的进行 (Wahid et al., 2007), 但在高温下, 类囊体膜内质子外流, 可能导致 ATP 合成与电子输运耦合的破坏, 而 CEF 的增加可以补偿囊体膜内外流的质子, 使 ATP 合成得以继续 (Schrader et al., 2004;

Allakhverdiev et al., 2008)。在半夏的光合生理研究中,靳忠英等(2006)研究表明半夏净光合速率的日变化呈双峰形,光照强度变化是影响半夏光合速率的主要原因之一;薛建平等(2010)对半夏进行连续高温胁迫后发现,高温会降低半夏光合速率和电子传递速率,长期的高温胁迫还会导致PS II的损伤;杨卫星等(2014)研究发现外源Ca²⁺和脯氨酸可以降低高温对半夏叶片光合作用的抑制作用,以及对PS II系统的损伤,从而提高半夏的产量。尽管前人对半夏适应环境的特性和光合作用相关的机理进行了研究,但是对不同温度和光强对半夏光合作用的研究则相对较少,特别是对光照和温度日变化适应的研究更少。

本研究连续3 d模拟了在同一种变化的光照强度(0~1 600 μmol·m⁻²·s⁻¹)日变化下低温(LT, 10~18℃)、中温(MT, 20~28℃)和高温(HT, 28~38℃)的环境条件,使用Dual-PAM-100对PS II和PS I的叶绿素荧光参数进行测定,分析半夏光反应系统对日变化的光照和温度的适应特性,研究半夏对光照和温度的光合生理适应机制。

1 材料与方 法

1.1 材料的培养

选择株芽完好,直径1 cm左右的半夏地下球茎,播种前用多菌灵(1 000倍液)浸种20 min。基质为红壤土和有机质按1:1(V/V)拌匀。拌匀的土壤称重6 kg,置于高度为30 cm,内径为15 cm的花盆中,共计装盆21个。2018年5月1日,精选种茎15棵均匀播种于花盆,上层覆盖2 cm厚的有机质。将其置于云南农业大学后山教学农场的遮荫棚内。育苗用的遮荫棚采用半夏专用遮阳网搭建,透光率为60%,后期统一进行田间管理,当半夏齐苗后开始间苗,每盆留半夏20株。试验样地所在的云南农业大学位于昆明市盘龙区(102°45' E、25°08' N),海拔1 966.00 m,年平均气温15.10℃,年降水量1 000.00 mm,干湿季节分明,5月到10月为雨季,11月至次年的4月为干季,属亚热带季风气候。

1.2 试验设计

1.2.1 光强测定 为了解栽培地光强日变化,试验使用Li-190R量子传感器和Li-1500光量子记录仪(Li-Cor, USA)于6:00—18:00每隔10 s采集1次

数据来记录光强有效辐射(光量子通量密度:PPFD)。2018年6月13日测量了云南农业大学后山教学农场全天(晴天)的光强日变化情况(图1)。

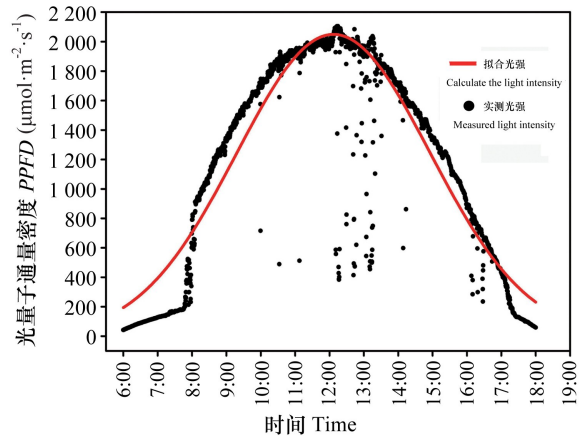


图1 云南农业大学教学农场日光强有效辐射的变化
Fig. 1 Diurnal changes of photosynthetically active radiation at Yunnan Agricultural University teaching farm

1.2.2 试验处理 通过光强的测定,2018年10月1日开始在人工气候箱内进行模拟日变化(光强和温度)试验。3种温度处理均选取长势一致的5盆半夏植株(平均株高>15 cm)放置于人工气候箱内待处理,使用人工气候箱和LED灯控制不同温度和光照强度,模拟1 d的温度和光照的变化,白天和夜晚都设置为12 h,白天每2 h测定一次叶绿素荧光参数,夜晚处理12 h后于第2天6:00测定叶绿素荧光参数。测量时随机选取半夏最上一层长势一致的半夏叶片,每盆选1片叶并避开主叶脉测量三叉叶的中间叶片1次。在相同日变化的光照条件下,分别模拟低温、中温和高温3种不同温度环境条件,每种环境条件模拟并连续处理3 d。具体的光照和温度设定如表1所示。

1.3 叶绿素荧光测量

参考Kramer et al. (2004)的测量方法,使用Dual-PAM-100叶绿素荧光仪(Walz, 德国)进行叶绿素荧光参数和P700吸收变化测定。在人工气候箱内处理时,打开光化光,用Bal对两个测量系统进行平衡,待荧光信号稳定后(4~5 min),测定光适应后的叶绿素最小荧光(F_o')、光适应后的叶绿素最大荧光(F_m')、叶绿素稳态荧光(F_s)和P700中光下最大量子产量(P_m')。各荧光参数意义及计算公式如下(Genty et al., 1989; Kooten et

表 1 连续 3 d 处理的每天日变化的光强和不同温度的设定

Table 1 One daily variation of light intensity and different temperature settings for three days

处理时间 Treatment time	18:00 —6:00	6:00 —8:00	8:00 —10:00	10:00 —12:00	12:00 —14:00	14:00 —16:00	16:00 —18:00
测定时间 Testing time	6:00	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00	18:00
光强 Light intensity ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0	500	900	1 200	1 600	1 600	1 200
低温 Low temperature (LT, $^{\circ}\text{C}$)	10	10	12	14	16	18	16
中温 Middle temperature (MT, $^{\circ}\text{C}$)	20	20	22	24	26	28	26
高温 High temperature (HT, $^{\circ}\text{C}$)	28	28	30.5	33.5	35	38	35

al., 1990)。最大光化学效率: $F_v'/F_m' = (F_m' - F_o')/F_m'$; 非光化学猝灭系数: $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$; PS II 非调节性能量耗散的量子产量: $Y(NO) = F/F_m$; PS II 的电子传递速率: $ETR(II) = Y(II) \times PPFD \times 0.85 \times 0.5$; PS I 的电子传递速率: $ETR(I) = Y(I) \times PPFD \times 0.85 \times 0.5$; PS II 实际光化学量子产量: $Y(II) = (F_m' - F_s)/F_m'$; PS I 实际光化学量子产量: $Y(I) = (P_m' - P)/P_m$; PS I 供体端热耗散效率: $Y(ND) = P/P_m$; PS I 受体端热耗散效率: $Y(NA) = (P_m - P_m')/P_m$; 环式电子传递速率: $CEF = ETR(I) - ETR(II)$ 。

1.4 数据处理

使用 Microsoft Excel 2013 软件对数据进行统计, 用 SPSS 19.0 软件对数据进行单因素方差分析 (One-way ANOVA)。图表数据为平均值 \pm 标准差。采用 SigmaPlot 10.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 PS II 活性对日变化的光照和不同日变化的温度的适应

F_o' 为光下 PS II 最小荧光, 试验中每天 6:00 测定的 F_o' 都经过一夜的黑暗处理且在黑暗条件下测定, 能代表 PS II 初始荧光 (F_o) 的变化。在 3 d 的处理中, 不同温度处理的 F_o' 均表现为先下降后缓慢上升最后趋于稳定 (图 2:A-C)。试验中, LT 处理的 F_o' 在 3 d 中均高于其他两个处理, 特别是在夜间 10 $^{\circ}\text{C}$ 处理后升高明显。第 3 天的 MT 处理的 F_o' 比第 1 天和第 2 天的有小幅上升, 高温处理则相反 (图 2:C)。

F_v'/F_m' 为光化光下 PS II 有效光化学量子产

量, 为反应中心激发能捕获效率。6:00 测定的 F_v'/F_m' 同样经过暗适应处理, 因此能代表最大 PS II 的光能转换效率 (F_v/F_m)。3 d 的变化温度处理中, 变化的低温对 F_v'/F_m' 的影响最大 (图 2:F)。随光照强度的增加, 3 个变化温度处理的 F_v'/F_m' 均急速下降, 说明先对 F_v'/F_m' 有影响的是光照 (图 1:D); 随着处理时间的加长, 温度处理对 F_v'/F_m' 的影响越来越明显。第 2 天和第 3 天处理中的 F_v'/F_m' 变化趋势都是随光照强度的增加而降低, 但 LT 处理下的 F_v'/F_m' 从第 2 天的 6:00 开始就一直处于最低水平并在 3 d 的同一时段连续降低 (图 2:E); HT 和 MT 处理的 F_v'/F_m' 在 3 d 同一时段内都处于稳定状态, 表明低温确实导致了 F_v'/F_m' 降低, 特别是第 2 天和第 3 天的 6:00 测定的 F_v'/F_m' 均低于 0.8, 而 6:00 测定的 HT 和 MT 处理的 F_v'/F_m' 则能稳定在 0.8。经过 3 d 的处理可知, 光照强度的增加是引起 F_o' 升高和 F_v'/F_m' 降低的主要原因, 低温条件会进一步引起 F_o' 、 F_v'/F_m' 的变化。

2.2 PS I 对日变化光照下不同温度的适应

$Y(NA)$ 是由受体侧限制引起的 PS I 非光化学能量耗散的量子产量, 是 PS I 光损伤或光抑制的重要指标。MT 和 HT 处理的 $Y(NA)$ 在第 1 天的 8:00 达到了最高水平 (图 3:A), 光照的增加使半夏受体侧开始积累了较大的激发压, 但随处理时间的增加, HT 处理的 $Y(NA)$ 始终处于最高水平, 而在同样光强下, LT 处理的 $Y(NA)$ 则在第 1 天的 10:00 降低后始终处于最低水平。MT 处理的 $Y(NA)$ 则始终介于 LT 和 MT 之间。说明 HT 处理的半夏受体侧激发压增加可能引起了 PS I 光抑制或者 PS I 受到了损伤。

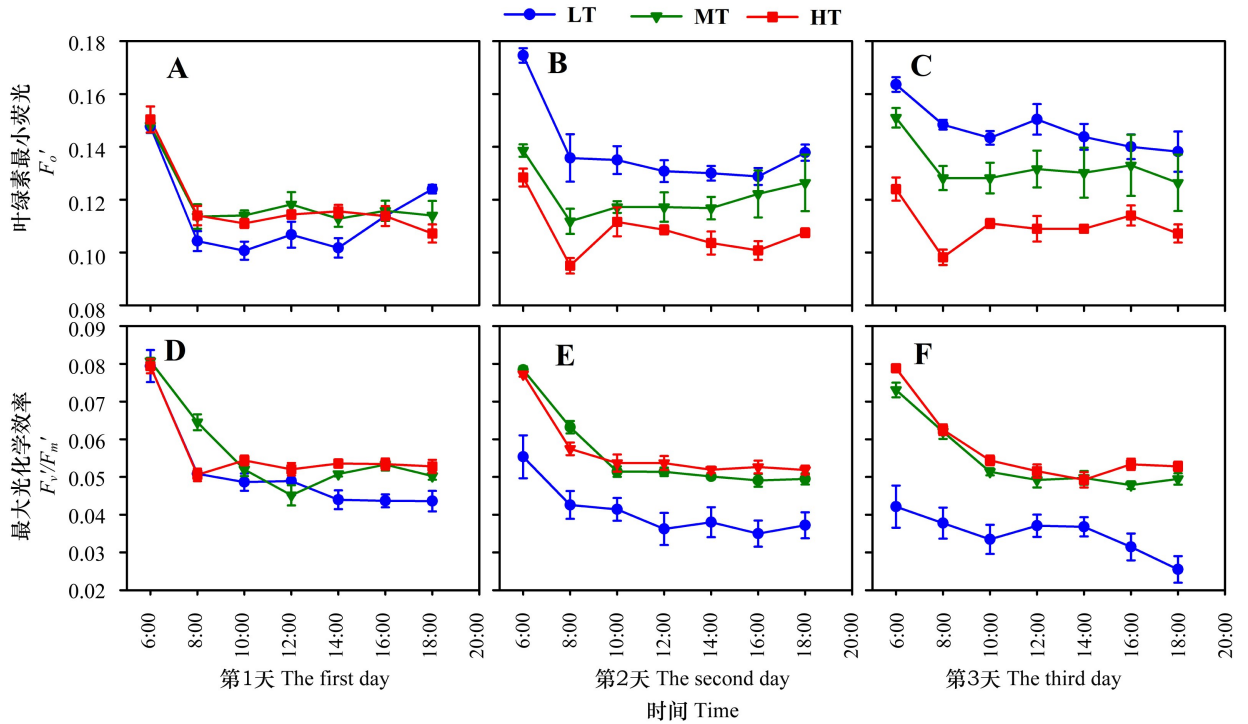


图2 日变化的光照和不同温度对 F_o' 、 F_v'/F_m' 的影响

Fig. 2 Effects of diurnal light intensity and different daily temperatures on F_o' and F_v'/F_m'

$Y(ND)$ 是由于供体侧限制引起的PS I 处非光化学能量耗散的量子产量。第1天,3种处理的 $Y(ND)$ 在8:00至12:00的时间段内都处于一个上升的水平(图3:D),这与光照强度增加有关,但低温下的 $Y(ND)$ 一直处于最高水平,而高温则维持较低水平,这与 $Y(NA)$ 的变化相反(图3:E), $Y(ND)$ 的增加表明半夏在LT的处理下供体侧积累了较大的激发压。通过第2天、第3天的处理,不同温度处理下的 $Y(NA)$ 开始存在较大的差异,低温下的 $Y(ND)$ 一直高于其他两个温度处理(图3:F),而HT处理的 $Y(ND)$ 越来越低。通过 $Y(NA)$ 的日变化可知,光照的加强是引起受体侧激发压增加的主要原因,而3d的 $Y(ND)$ 变化主要由温度变化引起,低温加强了供体侧的激发压,高温则降低了供体侧的激发压。

2.3 日变化光照和温度对PS II和PS I量子产量的影响

在3d的处理中,低温处理PS II的量子产量 $Y(II)$ 均小于其他2个温度处理(图4:A-C),每天6:00后光照的增加使 $Y(II)$ 急速下降。在第2天和第3天的处理中,3个温度处理的 $Y(II)$ 存在

明显的差异(图4:B,C),LT处理的 $Y(II)$ 始终低于其他2个温度处理,在第3天无限接近于零,这可能与PS II已经处于闭合的状态或者已经受损有关(图4:C)。MT处理的 $Y(II)$ 、 $Y(I)$ 在第2天和第3天也有下降的趋势,可能与接受过强的光照而产生光抑制有关。高温处理的 $Y(II)$ 则一直处于正常水平,到第3天的14:00后才有下降的趋势(图4:C)。

PS I的光化学效率 $Y(I)$ 在3d的处理中,均为先下降然后上升的趋势(图4:D),HT的 $Y(I)$ 一直处于较高的水平,第2天和第3天有上升的趋势(图4:E,F)。LT处理的 $Y(I)$ 在第2天和第3天的6:00时达到最高水平,之后一直处于最低水平。MT处理 $Y(I)$ 在3d中都处于稳定的水平,变化的趋势都是随光照变化先下降后上升。HT处理的 $Y(I)$ 一直处于最高水平,除了第2天和第3天的16:00,其余的均维持在稳定水平,而16:00 $Y(I)$ 的下降可能与38℃的高温处理有关,但短期的38℃处理结束后,在35.5℃的温度下, $Y(I)$ 恢复正常水平。在3d的处理中,在相同光照下, $Y(II)$ 和 $Y(I)$ 受到了温度的影响,适宜温度的增加

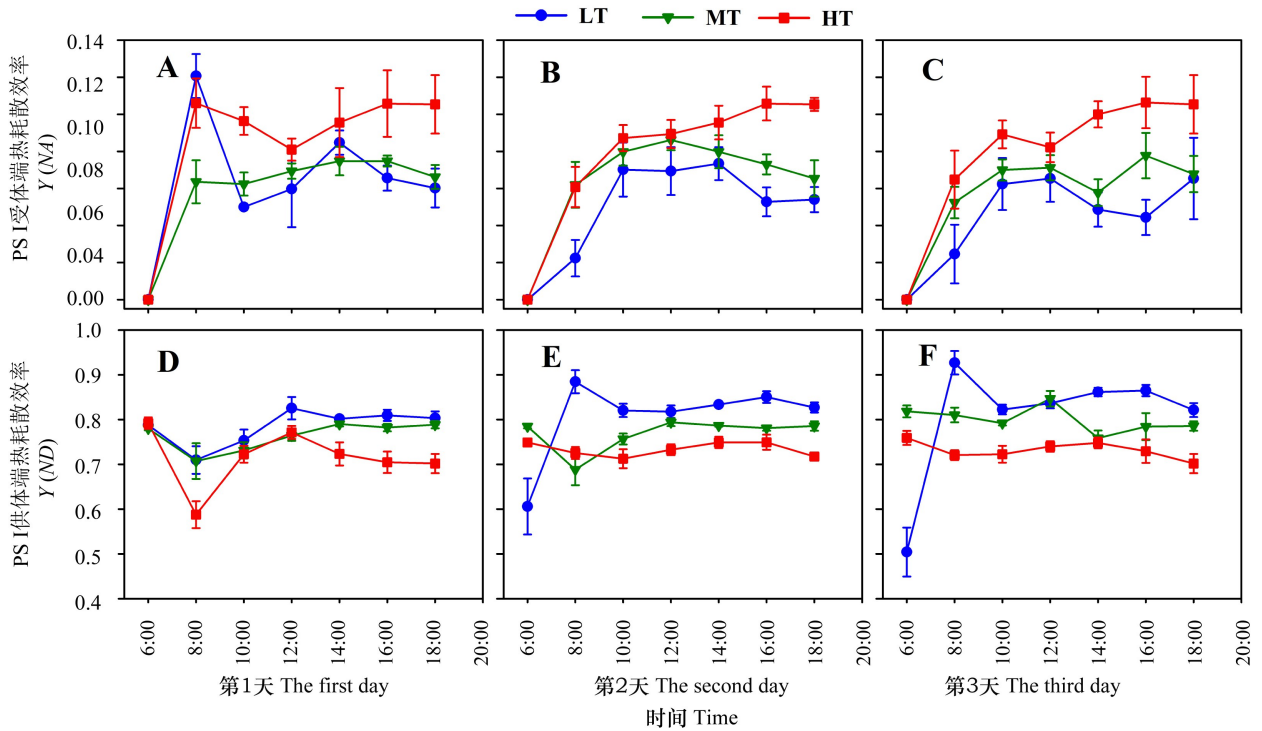


图 3 日变化的光照和不同温度对 $Y(NA)$ 、 $Y(ND)$ 的影响

Fig.3 Effects of diurnal light intensity and different daily temperatures on $Y(NA)$ and $Y(ND)$

提高了 $Y(II)$ 和 $Y(I)$ 。

2.4 日变化光照下的不同日变化温度处理对线性电子传递及环式电子循环影响

PS II 的相对电子传递速率 $ETR(II)$ 可以反映线性电子传递的活性。从第 1 天开始(图 5:A), 3 个温度处理的线性电子传递能力均处于较高的一个水平, $ETR(II)$ 的变化也随温度的增加而增加, 其中 HT 处理的线性电子传递能力一直高于其他 2 个温度处理, 在 1 d 的 14:00 达到最高值, 这与 1 d 中 12:00 到 14:00 光照最强有关。而 LT 的 $ETR(II)$ 在第 1 天上升后, 在第 2 天和第 3 天一直处于最低水平(图 5:B, C), 低温处理抑制了线性电子传递。MT 处理的 $ETR(II)$ 则基本维持在同一个水平, 3 d 处理对 $ETR(II)$ 的影响并不明显。

PS I 的相对电子传递速率 $ETR(I)$ 可反映 PS I 线性电子和环式电子传递的能力, 3 d 中 $ETR(I)$ 与 $ETR(II)$ 变化一致(图 5:D-F)。3 d 的环式电子传递速率(CEF) 和每天的光强变化趋势一样(图 5:I), 但环式电子传递速率却存在很大的差异。低温下的 CEF 大小相近, 且一直处于最低水平(图 5:I-K), 常温处理的 CEF 在第 3 天的 14:00 后有微

弱的上升, 高温处理下的 CEF 则在每天的 16:00 达到最高水平。第 2 天和第 3 天常温处理和高温处理的 CEF 有了明显的上升且一直高于其他 2 个处理。在高温下, 半夏维持较高 $ETR(I)$ 与 $ETR(II)$ 的同时, 较高 CEF 的介入, 进一步提高了半夏对高温环境的适应; 低温下 PS II 和 PS I 活性变化可能导致线性电子传递速率的降低, 而 CEF 不能介入, 可能进一步导致了半夏在低温下的光抑制。

2.5 NPQ 的增加可提高变化的光照下半夏对高温环境的适应

NPQ 是植物耗散过剩光能为热能的能力, 反映了植物的光保护能力。在 3 d 的处理中, HT 处理的半夏叶片 NPQ 一直处于最高水平(图 6:A-C), 低温处理的 NPQ 一直处于最低水平, 相比于低温处理, 常温处理也处于较高水平。在第 1 天低温下, NPQ 有上升的趋势(图 6:A); 在第 2 天的 8:00 上升后迅速下降(图 6:B), 下降后一直处于最低水平; 在第 2 天和第 3 天的 16:00 温度最高时(图 6:C), NPQ 有了缓慢回升, 这说明 NPQ 受到温度的影响。随光照强度的增加, HT 处理的半夏一直维持较高的 NPQ, 说明高温下的半夏能通过

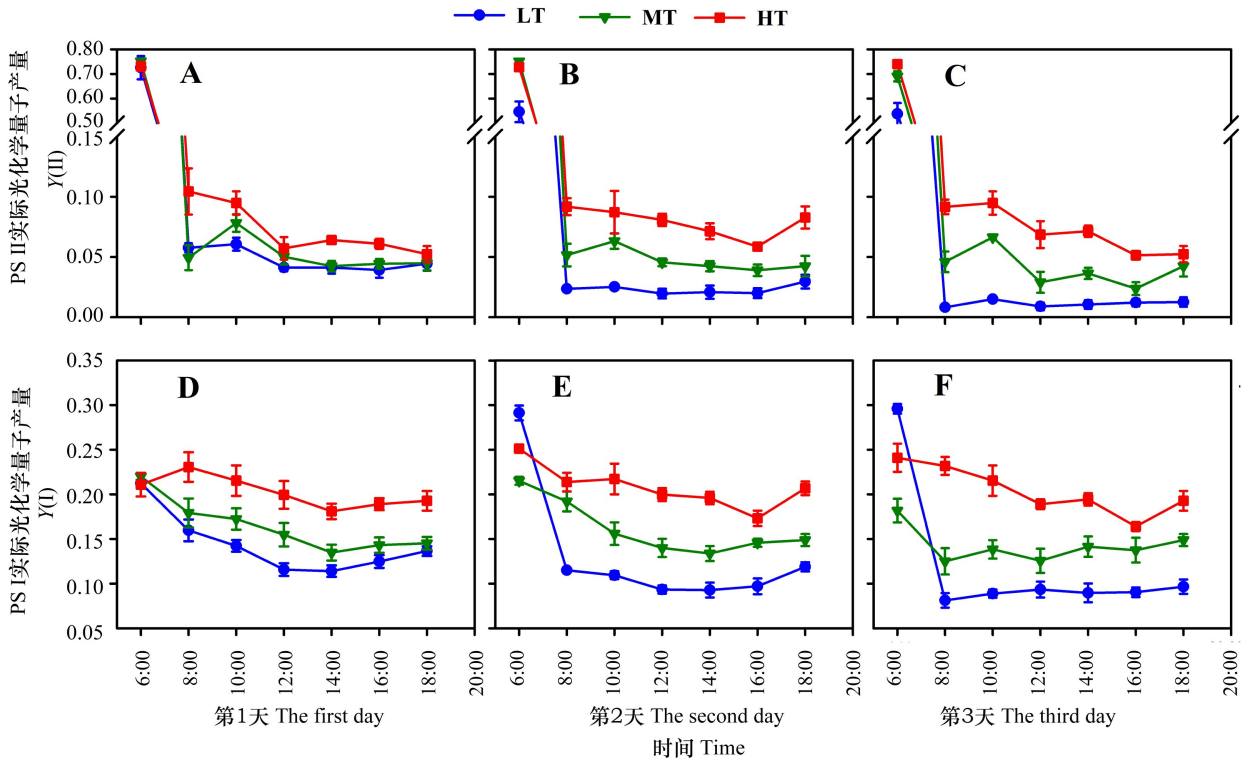


图 4 日变化的光照和不同温度对 $Y(II)$ 和 $Y(I)$ 的影响

Fig. 4 Effects of diurnal light intensity and different daily temperatures on $Y(II)$ and $Y(I)$

高的热耗散来保护自身不受损伤。

$Y(NO)$ 是 PS II 非调节性能量耗散的量子产量, 是光损伤的重要指标。第 1 天, LT 处理的 $Y(NO)$ 一直处于较高的水平, 在下午 18:00 时降低 (图 6:D), 但在第 2 天的 10:00 后又升高到接近 1 (图 6:E), 第 3 天继续维持在这个水平 (图 6:F), 表明低温下的光化学能量转换、光保护性调节机制 (如热耗散) 的不足 (图 6:B 和 C), 不能将半夏叶片吸收的光能完全耗散, 半夏 PS II 受到了很强的光抑制或造成光损伤, 从而使 $Y(NO)$ 处于最高水平。MT 处理的 $Y(NO)$ 也有一定的上升, 但上升的幅度较低温处理不明显, 在 1 d 处理后总能回到正常水平; 而高温处理则一直处于最低水平, 表明高温处理受到的光抑制最小。

3 讨论

3.1 高光低温条件加剧半夏 PS II 光抑制和光损伤

高光会导致植物的光抑制, 而温度胁迫叠加会加剧光抑制, 对 PS II 造成光损伤 (Khanal et al.,

2017)。植物受到光抑制时会导致光抑制或光损伤指标 $Y(NO)$ 的升高 (Kalaji et al., 2016); 高等植物在暗适应的条件下测定的 PS II 捕光能力的大小 F_v'/F_m' 的值在 0.8 左右, PS II 抑制会导致 F_v'/F_m' 的降低 (Björkman & Demmig, 1987); PS II 的失活或损伤、能量耗散的变化会造成 PS II 完整性指标 F_o' 的升高 (Kalaji et al., 2014)。本研究中, $Y(NO)$ 的变化表明在高光 ($>900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 低温的条件下, 半夏 PS II 受到严重的光抑制。LT 处理中 F_v'/F_m' 在第 2 天、第 3 天的 6:00 均低于 0.8, 表明低温加剧了半夏高光下的光抑制; 半夏在 LT、MT 处理下的 F_o' 上升, 这可能与半夏的 PS II 已经受到严重的损伤有关。梁芳等 (2010) 也发现对菊花 (*Dendranthema morifolium*) 的研究也证明低温和高光同时存在的条件下会导致 F_o' 上升; 而王莹博等 (2018) 对白及 (*Bletilla striata*) 的研究中发现, 高温会造成在暗适应的条件下测定的 F_o' 上升和 F_v'/F_m' 下降, 薛建平等 (2010) 也发现长期使用 37°C 高温处理会导致 F_o' 上升和 F_v'/F_m' 下降, 但在本研究中高温却稳定了 F_o' 和

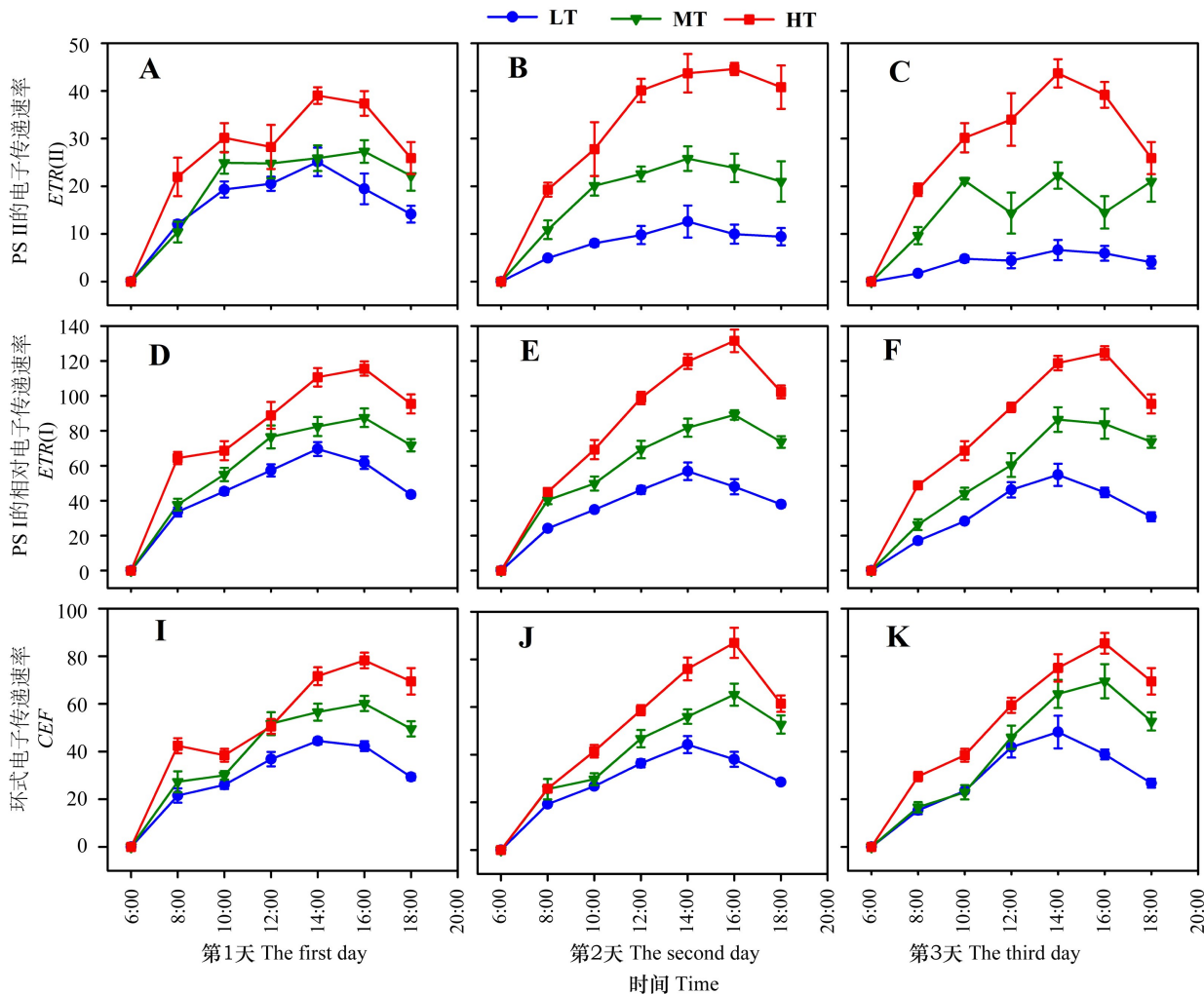


图 5 日变化的光照和不同温度对 $ETR(I)$ 、 $ETR(II)$ 和 CEF 的影响

Fig. 5 Effects of diurnal light intensity and different daily temperatures on $ETR(I)$, $ETR(II)$ and CEF

F_v'/F_m' , 这可能与本研究中高温处理时间较短(最高温度 38 °C 仅处理 2 h)和日变化处理的半夏在适宜的 28 °C 夜间温度下可能修复了部分损伤的 PS II 有关。综上结果表明高光会导致半夏的光抑制, 低温会加剧这种光抑制造成的半夏光损伤。

3.2 高光低温条件降低了半夏光系统活性

$Y(II)$ 和 $Y(I)$ 分别反映的是 PS II 和 PS I 的实际原初光能捕获效率, 作为植物光合电子传递速率快慢的相对指标 (Kalaji et al., 2014)。在 3 d 的处理中, LT 处理的半夏 $Y(II)$ 和 $Y(I)$ 一直处于最低水平。 $Y(II)$ 显著降低, 这表明低温处理的半夏叶片的光反应受到了强烈抑制 (Bailey et al., 2008)。半夏叶片 PS II 光损伤的指标 $Y(NO)$ 显著升高与 $Y(II)$ 降低的结果一致, 半夏叶片 PS II 的损伤导致

电子传递速率的降低。在低温下, $Y(II)$ 的降低也进一步导致了 PS I 和 PS II 的线性电子传递速率 $ETR(I)$ 与 $ETR(II)$ 的降低, 而低温下的供体侧 $Y(ND)$ 一直处于最高水平, 导致 PS II 产生的电子无法传递到 PS I 是 $ETR(I)$ 与 $ETR(II)$ 降低的主要原因, 同时低温下的受体侧 $Y(NA)$ 一直处于最低水平, 这也表明低温处理的半夏 PS I 受到抑制。虽然高温下处理的 $Y(NA)$ 上升应该造成线性电子传递速率的降低, 但是高温下的 $ETR(I)$ 与 $ETR(II)$ 一直维持在最高的水平, 这与在高温处理下一直保持较高的 $Y(I)$ 有关。而 Ballottari et al. (2007) 研究也表明 PS I 比 PS II 有更强的稳定性, 高温处理的 PS I 快速的电子传递表明 $Y(NA)$ 增大不是由光损伤造成, PS II 较大的 $Y(II)$ 导致了 $Y(I)$ 增加, $Y(I)$

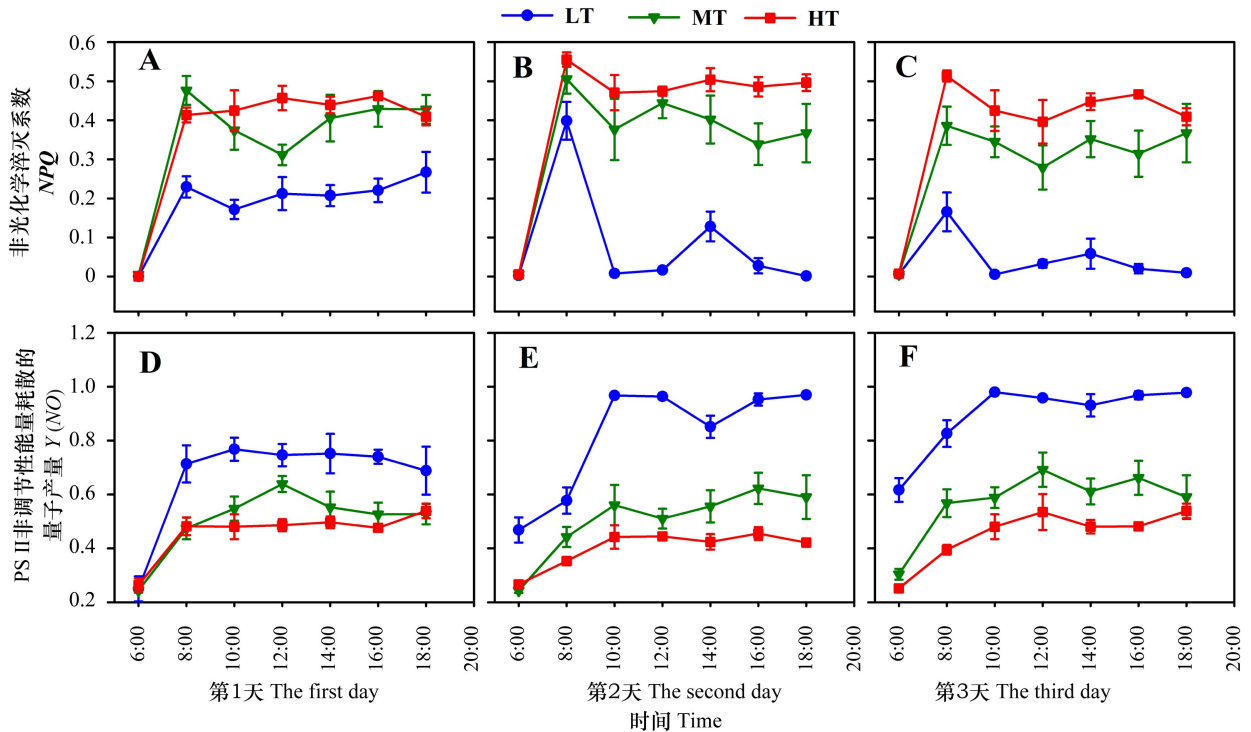


图 6 日变化的光照和不同温度对 NPQ 和 $Y(NO)$ 的影响

Fig. 6 Effects of diurnal light intensity and different daily temperatures on NPQ and $Y(NO)$

增加会使PS I 受体端积累较高的激发压,半夏增强了PS I 的热耗散 $Y(NA)$,从而避免光对PS I 的损伤并维持原初光能捕获效率。在低温下,光系统的损伤造成了 $Y(I)$ 和 $Y(II)$ 的降低, $Y(NA)$ 的降低进一步抑制了半夏光系统活性;在高温下,维持较高的 $Y(I)$ 可能与 CEF 的启动有关,且较低的 $Y(ND)$ 进一步促进PS II 的活性,增强了半夏线性电子传递速率。

3.3 NPQ 和 CEF 的启动增强了半夏适应高温和高光的能力

NPQ 能有效地消耗过剩的光能 (Pospíšil, 2016)。陈华新等 (2008) 研究表明,随着光照强度和温度的增加,小麦 (*Triticum aestivum*) 的热耗散能力逐渐增加,植物的热耗散能力与光照强度呈线性关系;胡文海等 (2010) 研究发现高温能促进 NPQ 的增加。在本研究中, NPQ 随光照强度的增加而增加, NPQ 日变化规律与冯志立等 (2002) 的研究结果一致,在高温的环境下,半夏叶片总是保持较高的 NPQ ,较高的 NPQ 加强了半夏在高光下对PS II 保护能力,使 F_v'/F_m' 一直保持在稳定的范围。在高温环境下,半夏较高的 NPQ 保证了高

速的线性电子传递速率的进行,而在低温下, NPQ 的降低则加剧了PS II 的损伤,进一步导致 $Y(NO)$ 上升,表现出明显的光损伤,PS II 损伤后导致了线性电子传递速率 $ETR(I)$ 与 $ETR(II)$ 的降低。

在高光下,叶绿体捕获过多的光能,会造成PS II 的抑制 (Szymańska et al., 2017)。短期内植物为了保护PS II 不被损伤和减少 ROS 的产生,通过 NPQ 的增加来保护PS II 和降低激发能的产生 (Gururani et al., 2015);长期处于高光环境时,植物通过启动 CEF 保护光系统免受强光的损伤 (黄伟等, 2012)。在高温环境下,半夏通过 CEF 的增加来促进跨类囊体膜质子梯度的建立,进一步加强了PS II 的 NPQ ,稳定了放氧复合体,从而保护PS II 免受光抑制,使 $Y(NO)$ 一直处于最低水平;膜质子梯度的建立可以激发 ATP 合成酶来合成 ATP,稳定了 ATP 和 NADPH 适宜的比例,保证了高温处理的 TCA 高速运转 (Rumeau et al., 2007)。在高温环境下,高水平 CEF 还缓解了PS I 电子受体的过度还原,减少超氧阴离子在PS I 的合成 (黄伟等, 2012),防止PS I 受到光抑制。因此, NPQ 的增加和 CEF 的启动是半夏能够适应日变

化的高温和高光, 稳定 PS II 和 PS I 的主要原因。

低温会造成 Rubisco 酶的抑制, 使 TCA 代谢受阻 (Khanal et al., 2017), 对 ATP 和 NADPH 还原的能力减弱, 导致类囊体内的水循环活性的增加, 造成了大量活性氧的产生 (Sawicki et al., 2016)。本研究发现, 较低的热耗散和环式电子循环, 导致了半夏 PS II 和 PS I 抑制和损伤。长时间低温会抑制 PS II 中心 D1 蛋白的修复速率, 进一步降低了 PS II 的活性 (Wahid et al., 2007), 低温还可能降低了类囊体膜脂流动性 (Falcone et al., 2004), 类囊体膜流动性的降低影响了膜内蛋白的构象, 减弱 Cyt b_6/f 复合物与质体醌和质体蓝素蛋白之间的相互作用, 降低类囊体膜的电子传递能力, 这可能是 LT 处理的半夏电子传递能力降低的主要原因。虽然高温会导致类囊体膜的流动性增加, 使质子外流, 造成 ATP 合成与电子输运耦合的破坏 (Schrader et al., 2004), 但是短期的 38 °C 高温并没有造成半夏光系统的损伤, 且 PS I 周围环式电子流的增加会补偿外流的质子, 使 ATP 合成得以继续 (Allakhverdiev et al., 2008)。因此, 在高光下, 适宜的温度可以保持半夏光反应系统的稳定性。

4 结论

高光会对半夏光反应造成抑制, 而低温加剧这种光抑制的产生; 长期的低温会导致半夏叶片光反应系统损伤, 降低其对高光环境的适应。适当提高环境温度可以促进 NPQ 和 CEF 的产生, 加速了光反应的电子传递, 并维持了光反应系统的稳定, 减少光抑制的产生, 从而使半夏光反应系统获得适应高光环境的能力。在生产中, 应搭建遮荫棚降低半夏在高光下的光抑制, 在半夏规模化栽培过程中可选用大棚设施栽培, 以便更好地控制栽培环境的光强和温度。

参考文献:

ALLAKHVERDIEV SI, KRESLAVSKI VD, KLIMOV VV, et al. 2008. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis [J]. *Photosynth Res*, 98(1-3): 541-550.
 BAILEY S, MELIS A, MACKEY KRM, et al., 2008. Alternative photosynthetic electron flow to oxygen in marine *Synechococcus* [J]. *BBA-Bioenergetics*, 1777(3): 269-276.
 BALLOTTARI M, DALL'OSTO L, MOROSINOTTO T, et al.,

2007. Contrasting behavior of higher plant photosystem I and II antenna systems during acclimation [J]. *J Biol Chem*, 282(12): 8947-8958.
 BJÖRKMANN O, DEMMIG B, 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins [J]. *Planta*, 170(4): 489-504.
 CHEN HX, CHEN W, JIANG CD, et al., 2008. Effects of temperature and light treatment on violaxanthin de-epoxidase activity and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in wheat leaves [J]. *Chin J Plant Ecol*, (5): 1015-1022. [陈华新, 陈玮, 姜闯道, 等, 2008. 光温交叉处理对小麦紫黄质脱环氧化酶活性及其热耗散能力的影响 [J]. *植物生态学报*, (5): 1015-1022.]
 EBERHARD S, FINAZZI G, WOLLMAN F, 2008. The dynamics of photosynthesis [J]. *Ann Rev Gene*, 42: 463-515.
 FALCONE DL, OGAS JP, SOMERVILLE CR, 2004. Regulation of membrane fatty acid composition by temperature in mutants of *Arabidopsis* with alterations in membrane lipid composition [J]. *BMC plant biology*, 4(1): 17.
 FENG ZL, FENG YL, CAO KF, 2002. Effects of light intensity on photoinhibition of photosynthesis and thermal dissipation in *amomum villosum* Lour [J]. *Chin J Plant Ecol*, (1): 77-82. [冯志立, 冯玉龙, 曹坤芳, 2002. 光强对砂仁叶片光合作用光抑制及热耗散的影响 [J]. *植物生态学报*, (1): 77-82.]
 GAO ZJ, LUO S, ZHOU JX, et al., 2019. Research progress of *Pinellia ternata* [J]. *Sichuan J Tradit Chin Med*, 37(4): 212-215. [高振杰, 罗沙, 周建雄, 等, 2019. 半夏的研究进展 [J]. *四川中医*, 37(4): 212-215.]
 GENTY B, BRIANTAIS J, BAKER NR, 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *BBA-General Subjects*, 990(1): 87-92.
 GURURANI MA, VENKATESH J, TRAN LSP, 2015. Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition [J]. *Mol Plant*, 8(9): 1304-1320.
 HU WH, HU XH, ZOU GH, et al., 2010. Effects of Heat and Drought stresses on the PS II functions and absorbed light allocation in two pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivars [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 32(4): 695-699. [胡文海, 胡雪华, 邹桂花, 等, 2010. 高温干旱对 2 个辣椒品种 PS II 功能与光能分配的影响 [J]. *江西农业大学学报*, 32(4): 695-699.]
 HUANG W, ZHANG SB, CAO KF, 2012. Physiological role of cyclic electron flow in higher plants [J]. *Plant Sci J*, 32(1): 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 [J]. *植物科学学报*, 32(1): 100-106.]
 JIA JJ, LI T, LI M, et al., 2009. The factors influencing the production of *Pinellia ternata* [J]. *World Sci Technol*, 11(4): 562-565. [贾君君, 李婷, 李敏, 等, 2009. 影响半夏产量因素分析 [J]. *世界科学技术: 中医药现代化*,

- 11(4): 562-565.]
- JIN ZY, PENG ZS, LI YM, et al., 2006. Photosynthetic characteristics of *Pinellia ternata* (Thunb.) Breit. [J]. Acta Agron Sin, 32(10): 1542-1548. [靳忠英, 彭正松, 李育明, 等, 2006. 半夏的光合特性 [J]. 作物学报, 32(10): 1542-1548.]
- JOLIOT P, JOHNSON GN, 2011. Regulation of cyclic and linear electron flow in higher plants [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 108(32): 13317-13322.
- KALAJI HM, JAJOO A, OUKARROUM A, et al., 2016. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions [J]. Acta Physiol Plant [J]. 38(4): 102-104.
- KALAJI, HM, ACHANKER G, LADLE RJ, et al., 2014. Frequently asked questions about *in vivo* chlorophyll fluorescence: Practical issues [J]. 122(2): 121-158.
- KHANAL N, BRAY G, GRISNICH A, et al., 2017. Differential mechanisms of photosynthetic acclimation to light and low temperature in *Arabidopsis* is and the extremophile *Eutrema salsugineum* [J]. Plants, 6(3): 32.
- KOOTEN O, SNEL JFH, 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology [J]. Photosynth Res, 25(3): 430-433.
- KRAMER DM, JOHNSON G, KIIRATS O, et al., 2004. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes [J]. Photosynth Res, 79(2): 209-213.
- LI Z, WAKAO S, FISCHER BB, et al., 2009. Sensing and responding to excess light [J]. Ann Rev Plant Biol, 60: 239-260.
- LIANG F, ZHENG CS, SUN XZ, et al., 2010. Effect of low temperature and weak light stress and its recovery on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of cut flower chrysanthemum [J]. Chin J Appl Ecol, 21(1): 29-35. [梁芳, 郑成淑, 孙宪芝, 等, 2010. 低温弱光胁迫及恢复对切花菊光合作用和叶绿素荧光参数的影响 [J]. 应用生态学报, 21(1): 29-35.]
- MURATA N, TAKAHASHI S, NISHIYAMA Y, et al., 2007. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress [J]. BBA-Bioenergetics, 1767(6): 414-421.
- NISHIYAMA Y, ALLAKHVERDIEV SI, MURATA N, 2006. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II [J]. BBA-Bioenergetics, 1757(7): 742-749.
- PESSARAKLI M, 2016. Handbook of photosynthesis [M]. Pohammad Pessarakli; CRC Press.
- POSPÍŠIL P, 2016. Production of reactive oxygen species by photosystem II as a response to light and temperature stress [J]. Front Plant Sci, 7(1): 1950.
- RUMEAU D, PELTIER G, COURNAC L, 2007. Chlororespiration and cyclic electron flow around PS I during photosynthesis and plant stress response [J]. Plant, Cell & Environ, 30(9): 1041-1051.
- SCHRADER SM, WISE RR, WACHOLTZ WF, et al., 2004. Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in *Pima cotton* [J]. Plant, Cell & Environ, 27(6): 725-735.
- SHIKANAI T, 2014. Central role of cyclic electron transport around photosystem I in the regulation of photosynthesis [J]. Curr Opin Biotechnol, 26: 25-30.
- SZYMAŃSKA R, ŚLESIAK I, ORZECZOWSKA A, et al., 2017. Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants [J]. Environ Exp Bot, 139(1): 165-177.
- TAKAHASHI S, BADGER MR, 2011. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage [J]. Trends Plant Sci, 16(1): 53-60.
- TYYSTJÄRVI E, 2013. Photoinhibition of photosystem II [M]//International review of cell and molecular biology. Elsevier: 243-303.
- WAHID A, GELANI S, ASHRAF M, et al., 2007. Heat tolerance in plants: An overview [J]. Environ Exp Bot, 61(3): 199-223.
- WANG YB, XU SP, MA J, et al., 2018. Effects of heat and drought stress on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Bletilla striata* [J]. J. Henan Agric Univ, 52(2): 199-205. [王莹博, 许申平, 马杰, 等, 2018. 高温干旱胁迫对白及光合特性及叶绿素荧光参数的影响 [J]. 河南农业大学学报, 52(2): 199-205.]
- XUE JP, WANG X, ZHANG AM, et al., 2010. Changes of photosynthesis parameters and chlorophyll fluorescence around sprout tangle of *Pinellia ternata* under high temperature stress [J]. Chin J Chin Mat Med, 35(17): 2233-2235. [薛建平, 王兴, 张爱民, 等, 2010. 高温胁迫下半夏倒苗前后光合参数及叶绿素荧光特性的变化 [J]. 中国中药杂志, 35(17): 2233-2235.]
- XUE JP, ZHANG AM, YANG J, et al., 2007. Change of endogenous hormone around sprout tangle of *Pinellia* under high temperature stress [J]. Chin J Chin Mat Med, 32(23): 2489-2491. [薛建平, 张爱民, 杨建, 等, 2007. 高温胁迫下半夏倒苗前后内源激素的变化 [J]. 中国中药杂志, 32(23): 2489-2491.]
- YANG WX, HEI GG, LI LL, et al., 2014. Effects of calcium on quality and yield of *Pinellia ternata* under high temperature stress during daytime [J]. J SW Univ Nat Sci Ed, 36(8): 20-26. [杨卫星, 黑刚刚, 李琳琳, 等, 2014. 钙对昼间亚高温胁迫下半夏质量和产量的影响 [J]. 西南大学学报 (自然科学版), 36(8): 20-26.]
- ZHANG LX, 2015. Effects of different light intensity on the growth of *Pinellia ternate* (Thunb.) Breit [J]. J Tianjin Agric Sci, 21(4): 110-112. [张丽霞, 2015. 不同光照强度对半夏生长的影响 [J]. 天津农业科学, 21(4): 110-112.]
- ZHENG YM, 2008. The effect factors on the yield of *Pinellia* [J]. Mod Agric Sci, 15(3): 20-23. [郑永敏, 2008. 半夏产量的影响因素 [J]. 现代农业科学, 15(3): 20-23.]