

低温胁迫对不同品种橡胶树叶片 PS II 和 PS I 光化学活性的影响

张强皓^{1,2}, 耿顺军^{1,2}, 杨继芬^{1,2}, 施晓玲^{1,2}, 杨春霞^{1,2}, 李明谦^{1,2*}

(1. 云南省天然橡胶可持续利用研究重点实验室, 云南景洪 666100;

2. 云南省热带作物科学研究所, 云南景洪 666100)

[摘要]为明确短时低温胁迫下不同品种橡胶树叶片光系统 II (PS II) 和光系统 I (PS I) 的光化学活性差异, 试验以云研 77-4、热研 8-79、云研 80-1983 和云研 73-46 无性系 1 年生幼苗为材料, 在 4 °C、180 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光照条件下分别处理 0、2、6、12 h, 使用 Dual-PAM-100 同步测定 PS II 叶绿素荧光与 PS I 的 P_{700} 氧化还原参数, 结合双因素方差分析与隶属函数法开展低温早期光抑制耐受性综合评价。结果表明: 低温处理时长对 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 实际光化学量子效率 [$Y(\text{II})$]、非调节性能量耗散量子产额 [$Y(\text{NO})$]、光化学淬灭系数 (q_p)、PS II 开放反应中心比例 (q_t)、PS I 实际光化学量子效率 [$Y(\text{I})$]、 P_{700} 最大氧化还原容量 (P_m) 等 7 项核心光化学指标均产生极显著影响 ($P < 0.001$), 品种与处理时间存在显著互作效应; 随胁迫时长增加, PS II 光化学活性持续下降, 云研 77-4 可维持更高的反应中心开放比例与光化学效率, 光抑制程度最轻; PSI 最大氧化还原容量整体呈降低趋势, 但热研 8-79 的 P_m 保持率最优, 且 PS I 实际光化学量子效率呈现与 PS II 不同步的早期升高特征; $Y(\text{NO})$ 持续累积, 环式电子流 $Y(\text{CEF})$ 在低温早期被诱导激活但无法完全抵消敏感品种的 PS II 损伤。隶属函数综合评价显示低温光抑制耐受性排序为: 云研 77-4 > 热研 8-79 > 云研 80-1983 > 云研 73-46。该研究明确了短时低温下橡胶树叶片 PS II 与 PS I 的差异化响应模式, 为抗寒种质快速筛选及光合抗逆生理机制研究提供了理论依据。

[关键词]橡胶树; 低温胁迫; 光化学活性; 光抑制

中图分类号: S794.101 文献标识码: A 文章编号: 1672-450X (2026) 04-0102-09

Effects of Low-Temperature Stress on the Photochemical Activities of PSII and PSI in Leaves of Different Rubber Tree Varieties

ZHANG Qianghao^{1,2}, GENG Shunjun^{1,2}, YANG Jifen^{1,2}, SHI Xiaoling^{1,2}, YANG Chunxia^{1,2}, LI Mingqian^{1,2*}

1. Yunnan Key Laboratory of Sustainable Utilization Research on Rubber Tree, Jinghong 666100, China;

2. Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong 666100, China

Abstract: To clarify the differences in photochemical activities of photosystem II (PSII) and photosystem I (PSI) in leaves of different rubber tree clones under short-term chilling stress. In this study, annual seedlings of four rubber tree clones (Yunnan 77-4, Reyan 8-79, Yunnan 80-1983, and Yunnan 73-46) were treated at 4 °C under 180 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ illumination for 0, 2, 6, and 12 h, respectively. PSII chlorophyll fluorescence and PSI P_{700} redox parameters were synchronously measured using a Dual-PAM-100 system, and two-way analysis of variance combined with membership function method was adopted to comprehensively evaluate the tolerance to early chilling-induced photoinhibition. The results showed that chilling duration exerted highly significant effects on seven core photochemical indicators including the maximum photochemical effi-

收稿日期: 2026-07-10

基金项目: 云南热带作物科学研究所青年成长基金项目 (QNCZ2026); 云南省热带作物科技创新体系建设专项资金项目 (RF2026); 云南省创新引导与科技型企业培育计划项目 (202504BW050005)

作者简介: 张强皓 (1994—), 男, 助理研究员, 硕士, 主要从事橡胶树割胶与抗逆生理研究。E-mail: zqh21149@163.com

*通信作者: 李明谦 (1975—), 男, 研究员, 主要从事橡胶树割胶与抗逆生理研究。E-mail: xsbnmq2@126.com

ciency of PSII (F_v/F_m), effective quantum yield of PSII [$Y(II)$], quantum yield of non-regulated energy dissipation [$Y(NO)$], photochemical quenching coefficient (q_p), fraction of open PSII reaction centers (q_L), effective quantum yield of PSI [$Y(I)$], and maximum P_{700} redox capacity (P_m) ($P < 0.001$), with significant interaction effects between clone and treatment duration. With the extension of stress time, PSII photochemical activity decreased continuously; Yunnan 77-4 maintained a higher proportion of open reaction centers and photochemical efficiency, with the slightest degree of photoinhibition. The maximum P_{700} redox capacity of PSI generally showed a decreasing trend, while Reyan 8-79 exhibited the optimal P_m retention rate, and the effective photochemical quantum yield of PSI presented an early increasing pattern asynchronous with that of PSII. The quantum yield of non-regulated energy dissipation [$Y(NO)$] accumulated continuously, and the quantum yield of cyclic electron flow [$Y(CEF)$] was activated in the early stage of chilling stress but could not fully offset PSII damage in sensitive clones. The comprehensive membership function evaluation ranked the clones by chilling photoinhibition tolerance as Yunnan 77-4 > Reyan 8-79 > Yunnan 80-1983 > Yunnan 73-46. This study clarified the differential response patterns of PSII and PSI in rubber tree leaves under short-term low temperature, providing theoretical evidence for rapid screening of cold-tolerant germplasms and research on the physiological mechanism of photosynthetic stress resistance.

Key words: *Hevea brasiliensis*; chilling stress; photochemical activities; photoinhibition

橡胶树 (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) 是天然橡胶生产的主要来源,也是我国热区重要的战略资源作物。橡胶树原产于高温高湿的热带雨林生态环境,对低温胁迫较为敏感^[1]。在我国云南、海南北缘及广东等植胶区,冬春低温和寒潮天气是限制橡胶树安全越冬、产量稳定和北移种植的重要环境因子^[2-4]。低温寒害不仅会造成叶片失绿、脱落和枝梢枯死,还会影响树体水分代谢、膜系统稳定、光合碳同化及后续产胶能力,因此建立低温早期生理响应评价指标,对橡胶树抗寒品种筛选和栽培管理具有重要意义^[3,5-6]。

叶片光合机构是植物感知低温胁迫并发生功能障碍的关键部位。低温会抑制碳同化酶活性和电子受体再氧化能力,使光反应吸收的能量不能被及时用于光化学过程,进而诱导光系统 II (PS II) 反应中心关闭、过剩激发能积累和活性氧生成,最终形成低温光抑制^[7-9]。叶绿素荧光参数能够无损、快速地反映 PS II 反应中心开放程度、电子传递效率和能量耗散特征^[10-12],已广泛用于低温、干旱、高温及污染胁迫下植物抗逆性评价^[13-15]。其中,PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 常用于表征 PS II 潜在最大光化学效率,PS II 实际光化学量子效率 [$Y(II)$] 反映光下 PS II 实际光化学效率,光化学淬灭系数 (q_p) 和 PS II 开放反应中心比例 (q_L) 分别从不同角度反映 PS II 反应中心开放状态及 Q_A 氧化还原平衡,非调节性能量耗散量子产额 [$Y(NO)$] 则可反映非调节性能量耗散

增强及光保护不足风险^[10-12]。

相较于 PS II,光系统 I (PS I) 对环境胁迫的响应具有更为复杂的调节特性。 P_{700} 氧化还原信号及其相关参数能够反映 PS I 供体与受体侧的限制状态、 P_{700} 最大氧化还原容量及实际光化学效率^[16]。在低温条件下,PS II 电子供给受限、PS I 受体侧电子积累、NADP⁺ 再生不足以及环式电子流 (CEF) 调节失衡,均可能改变 PS I 光化学状态^[17-18]。围绕 PS I 的环式电子流可增加跨类囊体膜质子梯度,促进 ATP 形成和能量耗散,在低温、高光等条件下对维持光系统间能量平衡、缓解过还原压力具有重要作用^[19-21]。因此,仅依赖 PS II 荧光指标来评价低温胁迫下橡胶树光合系统稳定性并不够充分,有必要同步解析 PS II 与 PS I 的协同或差异响应。

已有研究表明,低温胁迫会显著影响橡胶树光化学效率、气体交换特征^[4,22]和冷响应基因的表达,且不同种质或无性系之间存在耐冷差异^[6,23-25]。然而,针对橡胶树在短时低温条件下早期阶段 PS II 和 PS I 同步光化学活性变化的比较研究仍相对不足,尤其缺乏以多个生产性或育种相关品种为对象,结合叶绿素荧光参数与 P_{700} 进行综合评价的结果。本研究以云研 77-4、热研 8-79、云研 80-1983 和云研 73-46 为材料,设置 4 °C 短时低温处理 0、2、6 和 12 h,利用 Dual-PAM-100 同步测定 PS II 荧光和 P_{700} 信号,旨在分析主要光化学参数的时间动态变化、品种间差异及综合

响应特征,以期明确不同品种低温条件下早期光抑制敏感性差异,为后续橡胶树抗寒性评价指标体系构建提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料与低温处理

试验选用4个橡胶树无性系品种,分别为云研77-4、热研8-79、云研80-1983和云研73-46。选择生长状态一致、无病虫害的1年生幼苗植株作为材料,标记叶龄相近、健康的功能叶片用于测定。低温处理温度设为4℃,光照强度 $180 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。处理时间分别设为0、2、6和12 h,其中0 h设为低温处理前的对照;每个品种在每个时间点均设置5个生物学重复($n=5$)。

1.2 PS II 叶绿素荧光和 PS I P_{700} 相关参数测定与计算

采用Dual-PAM-100(Walz,德国)叶绿素荧光仪同步测定叶片PS II 荧光和PS I 的 P_{700} 信号。测定前使叶片处于一致的暗适应状态1 h,随后按仪器饱和脉冲程序测定初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)及PS I 最大氧化态(P_m);在作用光下测定光下最大荧光(F_m')、稳态荧光(F_s)、当前荧光(F)、光下稳态 P_{700} 氧化态(P)及光下最大氧化态(P_m')。仪器测量原理和参数计算参考PAM荧光及 P_{700} 分析方法^[10-12,16]。

根据上述参数计算PS II 最大光化学效率 $F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m$,PS II 实际光化学量子效率 $Y(\text{II})=(F_m'-F_s)/F_m'$,光化学淬灭系数 $q_p=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_0)$,PS II 开放反应中心比例 $q_L=(F_m'-F)/(F_m'-F_0) \times (F_0/F)$,PS I 实际光化学量子效率 $Y(\text{I})=(P_m'-P)/P_m$,非调节性能量耗散 $Y(\text{NO})=F_0/F_m$,环式电子流量子效率 $Y(\text{CEF})=Y(\text{I})-Y(\text{II})$ 。

1.3 隶属函数计算

为综合评价低温处理12 h后不同品种的光抑制耐受性,参考李小琴等^[26]的方法,选取 F_v/F_m 、 $Y(\text{II})$ 、 $Y(\text{I})$ 、 P_m 、 $Y(\text{NO})$ 、 q_p 和 q_L 共7个指标。 F_v/F_m 、 $Y(\text{II})$ 、 $Y(\text{I})$ 、 P_m 、 q_p 和 q_L 以12 h相对于0 h的保持率作为正向指标, $Y(\text{NO})$ 以12 h相对于0 h的增幅作为负向指标。采用标准隶属函数进行

无量纲化处理:正向指标 $U(X_i)=(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$,负向指标 $U(X_i)=1-(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$ 。式中: $U(X_i)$ 为第*i*个指标的隶属函数值; X_i 为第*i*个指标的实测值; $X_{\min}$ 和 $X_{\max}$ 分别为所有供试品种中该指标的最小值和最大值。各指标隶属值等权平均,得到低温早期光抑制耐受综合隶属值。

1.4 数据统计分析

采用WPS Excel 软件进行试验数据整理,计算各参数的平均值(Mean)和标准误(SEM)。采用Origin 2021 软件绘图。采用双因素方差分析检验品种、低温处理时间及其互作效应;同一品种不同时间点之间采用Tukey 多重比较,显著性水平设为 $P<0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 数据方差分析

本研究数据覆盖4个品种、4个低温处理时间,每个处理5个重复,能够满足品种差异评价和时间动态分析的统计要求。方差分析结果表明,低温处理时间对 F_v/F_m 、 $Y(\text{II})$ 、 $Y(\text{NO})$ 、 q_p 、 q_L 、 $Y(\text{I})$ 和 P_m 均产生极显著影响($P<0.001$),说明4℃短时低温胁迫即可显著改变橡胶树叶片的光系统活性。在不同品种效应方面, F_v/F_m 、 $Y(\text{II})$ 、 $Y(\text{NO})$ 、 q_p 、 q_L 和 P_m 等参数均达到显著或极显著水平,而 $Y(\text{I})$ 的品种效应未达到显著水平,这一结果表明4℃短时低温胁迫下不同品种间PS II 受抑制程度和PS I 容量变化存在明显差异。此外, F_v/F_m 、 $Y(\text{II})$ 、 $Y(\text{NO})$ 、 q_p 、 q_L 、 $Y(\text{I})$ 以及 P_m/P_m' 均存在显著品种 $\times$ 时间互作效应,这表明不同品种对低温持续时间的响应速率和幅度存在差异(表1)。

2.2 低温胁迫下PS II 光化学活性变化

4℃低温处理显著降低4个橡胶树品种的PS II 光化学活性,且不同品种间存在显著性差异(图1A)。在低温处理初期(0 h),各品种 F_v/F_m 值为0.79~0.81,表明处理前叶片PS II 潜在最大光化学效率较高,且材料初始生理状态基本一致。经2 h低温处理后,4个品种的 F_v/F_m 和 $Y(\text{II})$ 均明显下降(图1B),说明短时低温胁迫已对PS II 反应

中心活性和光化学电子传递效率产生了明显抑制作用。随着处理时间延长至 12 h, 云研 77-4、热研 8-79、云研 80-1983 和云研 73-46 的 F_v/F_m 较 0 h 分别下降 42.3%、52.2%、63.3% 和 44.3%, $Y(II)$ 的降幅分别为 47.9%、60.8%、69.3% 和 57.2%。其中, 云研 77-4 表现出较强的抗逆性, 在处理 12 h 时仍维持相对较高的 F_v/F_m (0.46) 和 $Y(II)$ (0.40); 相比较之下, 云研 80-1983 在低温处理 12 h 时, 其 F_v/F_m 和 $Y(II)$ 分别降至 0.28 和 0.23, 表现出明显的早期低温光抑制敏感性。

q_p 和 q_L 反映 PS II 反应中心开放程度及 Q_A 氧化还原状态。在 0~6 h 的低温处理阶段, 云研 77-4

的 q_p 和 q_L 整体维持在较高水平(图 1C, 图 1D), 说明该品种在低温胁迫早期仍能保持较多开放反应中心, 能够有效缓解 PS II 受体侧的过还原压力。随处理时间延长至 12 h 时, 云研 77-4 的 q_p 和 q_L 保持率分别为 90.2% 和 94.2%, 均显著高于其他品种; 相比较之下, 云研 73-46 的 q_L 值降至 0.602, 保持率最低, 表明其 PS II 开放反应中心比例显著下降。综合 F_v/F_m 、 $Y(II)$ 、 q_p 和 q_L 的动态变化分析可知, 4℃ 短时低温胁迫导致橡胶树叶片发生早期 PS II 光抑制, 其中云研 77-4 表现出较强的 PS II 光化学活性维持能力, 而云研 80-1983 则对低温胁迫下的光抑制最敏感。

表 1 主要荧光参数双因素方差分析

参数	品种			时间			品种×时间		
	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>	df	<i>F</i>	<i>P</i>
F_v/F_m	3	9.36	<0.001	3	99.63	<0.001	9	2.88	0.006
$Y(II)$	3	9.90	<0.001	3	116.36	<0.001	9	2.51	0.016
$Y(NO)$	3	9.58	<0.001	3	112.49	<0.001	9	2.07	0.045
q_p	3	4.64	0.005	3	66.94	<0.001	9	2.07	0.045
q_L	3	2.76	0.049	3	50.14	<0.001	9	2.27	0.028
$Y(I)$	3	2.61	0.059	3	229.44	<0.001	9	9.38	<0.001
P_m, P_m'	3	4.44	0.007	3	42.90	<0.001	9	3.25	0.003

注: 品种、时间及品种×时间分别表示 4 个品种、4 个低温处理时间及其互作效应; $P < 0.05$ 表示差异显著。

2.3 低温胁迫下 PS I 光化学活性变化

P_m 表示 P_{700} 最大氧化还原容量, 反映了 PS I 活性中心及其电子传递容量。在低温胁迫处理 12 h 时, 4 个品种的 P_m 值相较于低温处理初期(0 h)均出现明显下降, 云研 77-4、热研 8-79、云研 80-1983 和云研 73-46 的 P_m 降幅分别为 78.7%、41.9%、60.9% 和 74.2%, 且不同品种间的下降幅度差异达显著性水平(图 2A)。其中, 热研 8-79 表现出最高的 P_m 保持率, 暗示在短时低温胁迫下, 其 PS I 的 P_{700} 氧化还原容量的稳定性较好。

与 PS II 参数在低温胁迫下呈现持续下降的趋势不同, PS I 实际光化学量子效率 $Y(I)$ 在低温处理早期呈现出快速上升后维持稳定或小幅波动的动态特征(图 2B)。在低温处理初期(0 h), 4 个品种的 $Y(I)$ 均处于较低水平; 但经 2 h 的低温处理后, $Y(I)$ 均明显升高, 并在 6 h 时多数品种仍维持在较高水平。这说明低温胁迫早期迅速改变了 PS I 的电子传递状态。然而, 随低温胁

迫时间持续至 12 h 时, 不同品种间的 $Y(I)$ 值表现出显著性差异。

2.4 低温胁迫下非调节性能量耗散和环式电子流量子效率差异

低温胁迫显著改变了叶片吸收光能在光化学利用与能量耗散之间的分配(图 3)。随胁迫时间延长, 非调节性能量耗散 $Y(NO)$ 呈逐渐升高趋势; 在低温胁迫 12 h 时, 云研 77-4、热研 8-79、云研 80-1983 和云研 73-46 的 $Y(NO)$ 较 0 h 分别升高 178.4%、190.8%、212.5% 和 211.3%。其中, 云研 77-4 的增幅最低, 表明其在低温下非调节性能量耗散积累相对较少; 而云研 80-1983 和云研 73-46 增幅较高, 说明这 2 个品种在 PS II 光化学利用受限后, 面临过刺激发能压力更大, 潜在光损伤风险也较高。

此外, $Y(CEF)$ 作为环式电子流增强趋势的相对指标, 在低温处理后由初始负值向正值转变(图 3B)。在低温处理 2 h 后, 热研 8-79 和云研

73-46 的 $Y(\text{CEF})$ 迅速升高, 云研 77-4 和云研 80-1983 也由负值接近或转为正值; 在处理 6~12 h 期间, $Y(\text{CEF})$ 整体维持正值, 暗示 4 °C 低温早期可能诱导了围绕 PS I 的环式电子流的增强。但

在云研 80-1983 中, 尽管在处理后期其 $Y(\text{CEF})$ 较高, 但 F_v/F_m 和 $Y(\text{II})$ 仍显著下降, 说明其环式电子流的增强可能仅是一种补偿性响应, 未能完全抵消 PS II 光抑制。

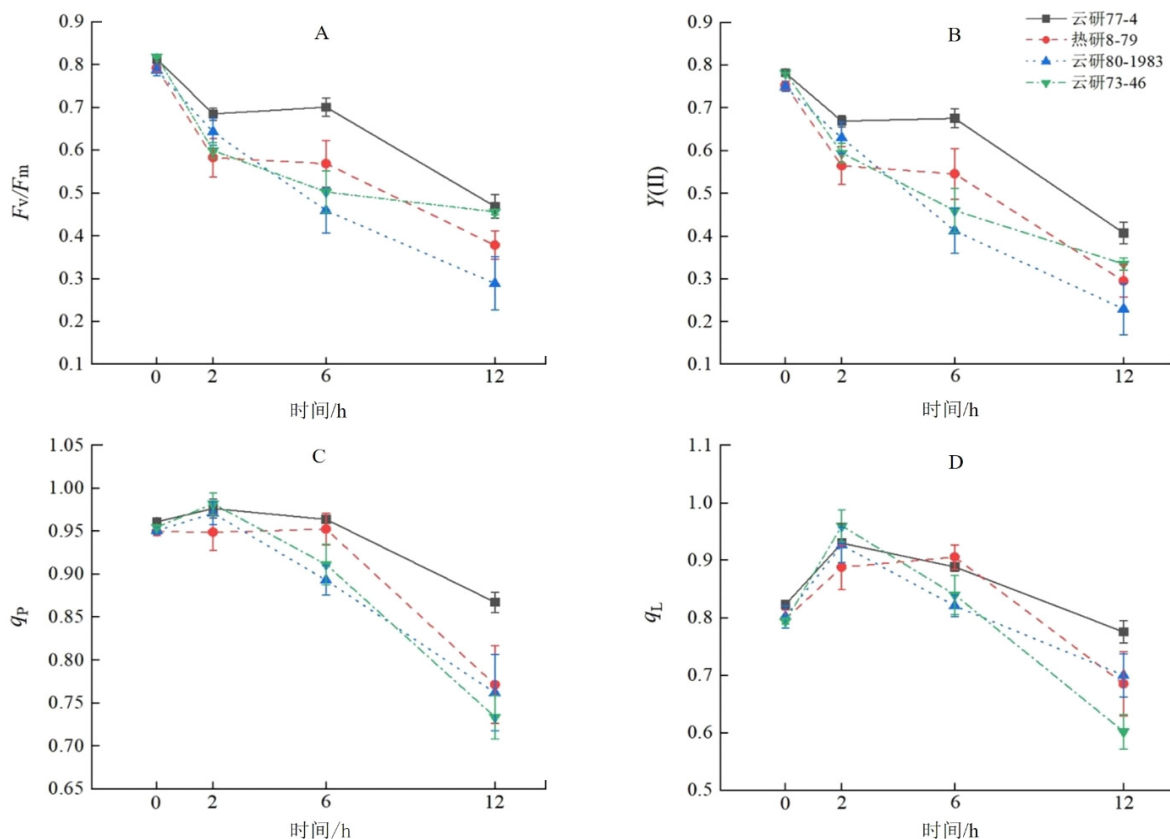


图 1 4 °C 低温胁迫下 4 个橡胶树品种 PS II 光化学活性变化

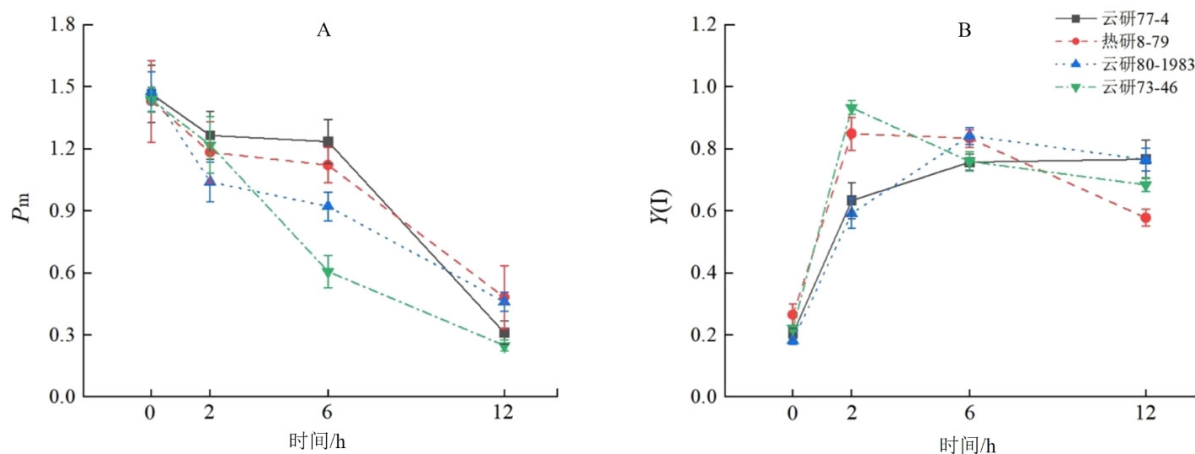


图 2 4 °C 低温胁迫下 4 个橡胶树品种 PS I 光化学活性变化

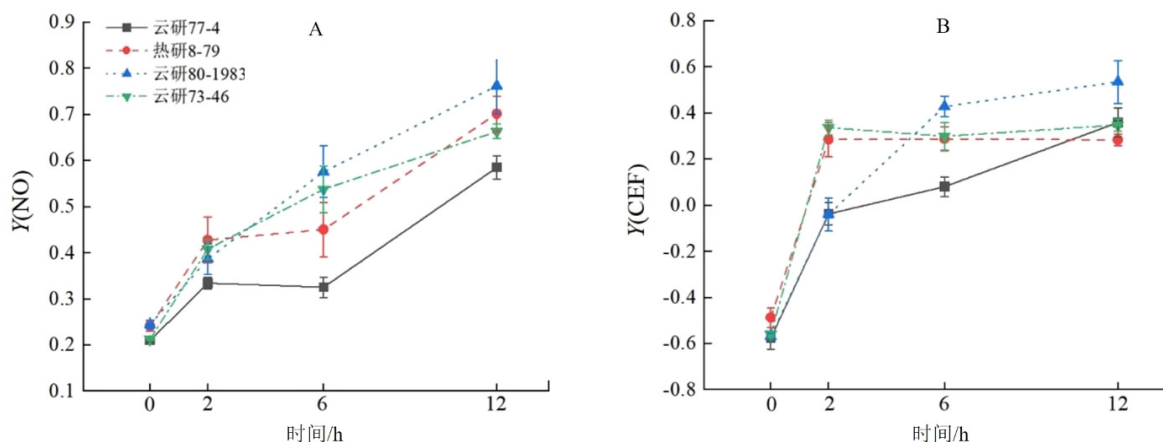


图 3 4 °C 低温胁迫下非调节性能量耗散和环式电子流量子效率变化

2.5 12 h 低温后关键参数变化率与品种综合评价

通过计算各品种在低温处理 12 h 时相对于 0 h 的 PS I 和 PS II 荧光参数变化率,用来比较不同品种对低温光抑制响应的强弱(图 4)。结果显示:云研 77-4 的 F_v/F_m 、 $Y(II)$ 、 q_p 和 q_L 保持率均最高,且 $Y(NO)$ 的增幅最小,表明在低温胁迫下该品种 PS II 光化学活性受抑制程度较轻,能够有效

维持相对较高的开放反应中心活性。相比较之下,云研 80-1983 的 F_v/F_m 和 $Y(II)$ 降幅最大,同时 $Y(NO)$ 增幅最高,表现出明显的早期光抑制。云研 73-46 的 F_v/F_m 降幅小于热研 8-79 和云研 80-1983,但其 q_L 和 P_m 下降较为明显,这说明在低温胁迫下,其 PS II 开放中心减少,同时 PS I 光化学容量也明显下降。热研 8-79 虽然 PS II 荧光参数显著下降,但 P_m 保持率最高,说明其在低温胁迫下具有相对较好的 PS I 容量稳定性。

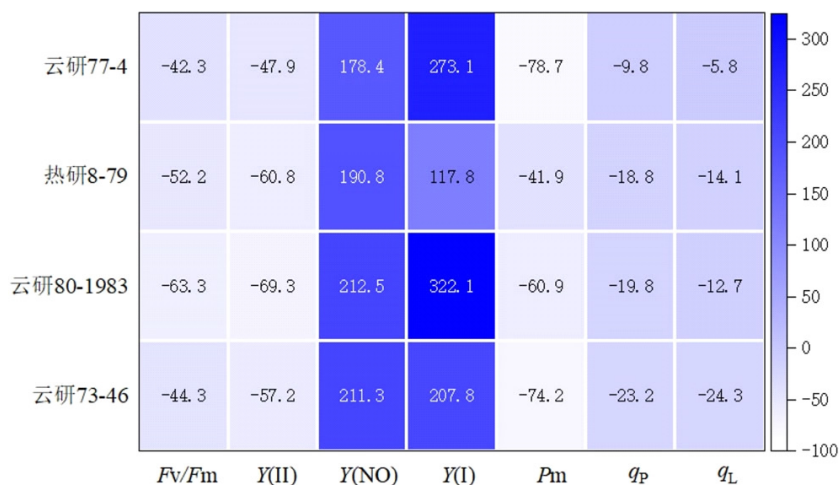


图 4 12 h 低温后 4 个橡胶树品种关键荧光参数相对于 0 h 的变化率

采用标准隶属函数法,对低温处理 12 h 后不同品种的 F_v/F_m 、 $Y(II)$ 、 $Y(I)$ 、 P_m 、 $Y(NO)$ 、 q_p 和 q_L 等 7 个关键荧光参数进行综合评价(表 2)。结果显示:云研 77-4 的综合隶属函数值最高,为

0.823,表明其在低温胁迫下具有较强的光抑制耐受性;热研 8-79 综合隶属函数值为 0.492,排名第 2;云研 80-1983 和云研 73-46 的综合隶属函数值分别为 0.337 和 0.297,分别排名第 3 和第 4。相较

于单一指标的比较和分析,隶属函数综合评价能够同时整合 PS II 光化学效率、PS I 响应、 P_{700} 容量、反应中心开放程度和非调节性能量耗散等的差异,更适合用于比较不同橡胶树品种在 4 °C 短

时低温下的早期光抑制耐受趋势。需要指出的是,该综合隶属函数值主要反映的是“低温早期光抑制耐受”趋势,并不等同于整株抗寒性或田间抗寒等级。

表 2 基于 7 个光化学指标隶属函数的低温早期光抑制耐受综合评价

品种	F_v/F_m	$Y(II)$	$Y(I)$	P_m	$Y(NO)$	q_p	q_L	综合隶属值	排序
云研 77-4	1.000	1.000	0.760	0.000	1.000	1.000	1.000	0.823	1
热研 8-79	0.529	0.400	0.000	1.000	0.637	0.329	0.548	0.492	2
云研 80-1983	0.000	0.000	1.000	0.485	0.000	0.249	0.625	0.337	3
云研 73-46	0.908	0.568	0.441	0.124	0.037	0.000	0.000	0.297	4

3 讨论

低温胁迫会抑制碳同化过程及电子受体的再氧化,导致 PS II 吸收的光能无法及时通过线性电子传递链耗散,极易引发反应中心关闭,进而诱发光抑制现象^[7-9]。本研究中,4 °C 低温处理 2 h 后,4 个橡胶树品种的 F_v/F_m 和 $Y(II)$ 出现显著下降;随处理时间延长至 12 h 后,各指标的降幅逐渐扩大,这说明橡胶树 PS II 对短时低温胁迫具有较高的敏感性。进一步比较品种间的差异发现,云研 80-1983 的各项荧光参数的降幅最大,相比之下,云研 77-4 能够维持较高的 F_v/F_m 、 $Y(II)$ 、 q_p 和 q_L ,这表明云研 77-4 在低温胁迫下能更有效地保持反应中心的开放状态,展现出短期低温下更稳定的光合能力与光抑制耐受潜力^[3,6]。

PS I 和 PS II 虽然在电子传递链中呈串联关系,但在低温胁迫下,二者的响应机制并非完全同步^[17-20]。本研究结果显示,在低温处理 2 h 后,PS I 的实际光化学量子效率 $Y(I)$ 显著升高,而 PS II 相关荧光参数已呈下降趋势,这表明 PS I 的光化学状态在低温初期发生了快速调整,这可能与低温胁迫抑制下游碳同化、PS II 线性电子供给受限,进而导致 P_{700} 氧化态比例变化及环式电子流增强有关^[19-21]。然而,随着低温胁迫时间的延长, $Y(I)$ 值在不同品种间表现出显著性差异,这说明在长时间的低温胁迫下,PS I 供体侧电子来源、受体侧的电子消耗以及 P_{700} 再氧化能力之间的动态平衡,可能会因品种遗传背景的差异而呈现出不同的响应模式。在短时低温胁迫下,热研 8-79 表现出较好的 P_{700} 氧化还原容量稳定性,然

而其 PS II 的 F_v/F_m 和 $Y(II)$ 仍呈现出较为明显的下降趋势,说明 PS I 容量的维持并不等同于整体光合机构具有最高的低温耐受性,仍需结合 PS II 反应中心的开放状态和能量耗散指标进行综合判断。此外,云研 77-4 虽然 P_m 保持率较低,却能较好维持 PS II 的光合效率,表现出更强的 PS II 稳定性,说明其可能拥有更高效的 PS II 修复机制,或具备更完善的非光化学淬灭 (NPQ) 机制,从而能够有效地耗散过剩光能,保护反应中心免受光损伤^[7,9,19]。

$Y(NO)$ 的升高表明非调节性能量耗散的增加,通常意味着 PS II 面临的光损伤风险增强^[12]。随着低温胁迫时间的延长, $Y(II)$ 呈持续下降趋势,而 $Y(NO)$ 则显著升高,这说明低温胁迫抑制了 PS II 的光化学电子传递效率,导致过剩的激发能转向非调节性能量耗散途径。在不同品种间,云研 80-1983 和云研 73-46 的 $Y(NO)$ 增幅较大,说明这 2 个品种在 4 °C 低温下 PS II 反应中心受损严重,光保护机制滞后或失效,进而导致两者 PS II 受到严重抑制;相比较之下,云研 77-4 的 $Y(NO)$ 增幅最小,说明该品种在低温胁迫下承受的过剩激发能压力相对较小,能够更有效地维持 PS II 反应中心的开放状态,或通过高效的 NPQ 将过剩光能以热能的形式耗散,从而避免 $Y(NO)$ 的积累,展现出更强的光保护能力^[7,9]。此外, $Y(CEF)$ 由负值转为正值,表明在低温处理早期,可能通过诱导围绕 PS I 的环式电子流增强,以维持能量的平衡^[19-20]。然而,云研 80-1983 在低温胁迫后期虽表现出较高的 $Y(CEF)$,但其 PS II 仍然严重受抑,这说明该品种在低温胁迫后期的环式电子流增

强可能仅是一种补偿性响应,难以完全抵消光损伤的累积效应。

综合评价结果表明,在 4 °C 低温胁迫下,4 个橡胶树品种的早期光抑制耐受能力排序依次为:云研 77-4 > 热研 8-79 > 云研 80-1983 > 云研 73-46。在评价体系构建上, F_v/F_m 和 $Y(II)$ 可作为 PS II 光抑制强弱的核心指标, q_p 、 q_L 和 $Y(NO)$ 作为辅助指标,可进一步补充反映反应中心的开放程度及非光化学淬灭等能量耗散风险;而 $Y(I)$ 和 P_m 则主要用于解析 PS I 电子传递状态及容量稳定性。基于上述 7 个指标构建的隶属函数综合评价模型有效降低了单一参数判断的片面性,可为橡胶树低温早期快速表型筛选提供参考。然而,本研究仅针对 1 年生幼苗叶片在 4 °C 短时低温下的光化学响应进行了评价,所得综合隶属函数值不宜直接等同于整株抗寒等级。后续研究仍需结合膜系统损伤程度、低温胁迫后的恢复生长能力,以及田间寒害表现等多方面进行综合验证^[23-25],以全面准确地评估品种的抗寒性。

4 结论

4 °C 短时低温显著影响 1 年生橡胶树叶片 PS II 和 PS I 光化学活性,其中 PS II 表现出更直接的光抑制响应,PS I 则表现出早期动态调整特征;其中, $Y(CEF)$ 由负值转为正值,标志着环式电子流在低温胁迫早期已积极参与能量协调与分配。供试的 4 个品种中,云研 77-4 对 PS II 光化学活性及开放反应中心比例的维持能力最强,非调节性能量耗散增幅最小,表现出相对较好的低温早期光抑制耐受性。云研 80-1983 对低温光抑制最为敏感;热研 8-79 则表现出较高 PS I 容量保持率;云研 73-46 则表现为 PS II 开放中心减少与 PS I 容量下降并存的复合受损特征。基于 PS II 和 PS I 的多参数综合评价可为橡胶树低温早期光抑制耐受性的筛选提供重要参考,但品种的最终田间抗寒性仍需结合整株生理响应及寒害表现进一步验证。

参考文献:

[1] 李国华,田耀华,倪书邦,等. 橡胶树生理生态学研究进

展[J]. 生态环境学报,2009,18(3):1146-1154.

[2] 刘世红,田耀华. 橡胶树抗寒性研究现状与展望[J]. 广东农业科学,2009(11):26-28.

[3] 李玲,桂明春,管艳,等. 恢复生长与电导法结合分析橡胶树抗寒性研究[J]. 热带作物学报,2021,42(2):370-377.

[4] CHENG LL, JIANG HC, XIE GS, et al. Photosynthesis and latex burst characteristics in different varieties of rubber trees (*Hevea brasiliensis*) under chilling stress, combining bark tensile property and chemical component analysis [J]. Forests, 2024, 15(8):1408.

[5] DING YL, SHI YT, YANG SH. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants[J]. New Phytologist, 2019, 222(4):1690-1704.

[6] MAO CL, LI L, YANG T, et al. Transcriptomics integrated with widely targeted metabolomics reveals the cold resistance mechanism in *Hevea brasiliensis* [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14:1092411.

[7] TAKAHASHI S, MURATA N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? [J]. Trends in Plant Science, 2008, 13(4):178-182.

[8] GAN P, LIU F, LI RB, et al. Chloroplasts—beyond energy capture and carbon fixation: tuning of photosynthesis in response to chilling stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(20):5046.

[9] GUIDI L, LO PICCOLO E, LANDI M. Chlorophyll fluorescence, photoinhibition and abiotic stress: does it make any difference the fact to be a C₃ or C₄ species? [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10:174.

[10] BAKER NR. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59:89-113.

[11] MAXWELL K, JOHNSON GN. Chlorophyll fluorescence—a practical guide [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345):659-668.

[12] KRAMER DM, JOHNSON G, KIIRATS O, et al. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes [J]. Photosynthesis Research, 2004, 79(2):209-218.

[13] 胡文海,胡雪华,闫小红,等. 低温胁迫及恢复对番茄快速叶绿素荧光诱导动力学特征的影响[J]. 中国农业气象, 2021, 42(10):859-869.

[14] 胡雪华,刘宁宁,陶慧敏,等. 低温胁迫对番茄幼苗不同叶龄叶片叶绿素荧光成像特性的影响[J]. 中国农业科学, 2022, 55(24):4969-4980.

[15] 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.
- [16] KLUGHAMMER C, SCHREIBER U. Saturation pulse method for assessment of energy conversion in PSI[J]. PAM Application Notes, 2008, 1: 11-14.
- [17] SONOIKE K. Photoinhibition of photosystem I: its physiological significance in the chilling sensitivity of plants [J]. Plant and Cell Physiology, 1996, 37(3):239-247.
- [18] SAVITCH LV, IVANOV AG, GUDYNAITE-SAVITCH L, et al. Cold stress effects on PSI photochemistry in *Zea mays*: differential increase of FQR-dependent cyclic electron flow and functional implications[J]. Plant and Cell Physiology, 2011, 52(6):1042-1054.
- [19] YAMORI W, SHIKANAI T. Physiological functions of cyclic electron transport around photosystem I in sustaining photosynthesis and plant growth[J]. Annual Review of Plant Biology, 2016, 67:81-106.
- [20] ZHOU Q, YAMAMOTO H, SHIKANAI T. Distinct contribution of two cyclic electron transport pathways to P_{700} oxidation[J]. Plant Physiology, 2023, 192(1):326-341.
- [21] MIYAKE C. Molecular mechanism of oxidation of P_{700} and suppression of ROS production in photosystem I in response to electron-sink limitations in C_3 plants[J]. Antioxidants, 2020, 9(3):230.
- [22] ALAM B, NAIR DB, JACOB J. Low temperature stress modifies the photochemical efficiency of a tropical tree species *Hevea brasiliensis*: effects of varying concentration of CO_2 and photon flux density[J]. Photosynthetica, 2005, 43(2):247-252.
- [23] CHENG H, CHEN X, FANG J, et al. Comparative transcriptome analysis reveals an early gene expression profile that contributes to cold resistance in *Hevea brasiliensis* (the Para rubber tree) [J]. Tree Physiology, 2018, 38(9): 1409-1423.
- [24] DENG XM, WANG JX, LI Y, et al. Comparative transcriptome analysis reveals phytohormone signalings, heat shock module and ROS scavenger mediate the cold-tolerance of rubber tree[J]. Scientific Reports, 2018, 8:4931.
- [25] WANG X, LIU WC, ZENG XW, et al. HbSnRK2.6 functions in ABA-regulated cold stress response by promoting *HbICE2* transcriptional activity in *Hevea brasiliensis*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(23): 12707.
- [26] 李小琴, 张凤良, 杨焱, 等. 57个橡胶树优树无性系表型多样性分析及抗旱性综合评价[J]. 植物遗传资源学报, 2026, 27(1):117-131.