

# 冬季低温对3种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶光抑制的影响

胡雪华, 袁晴雨, 詹明悦, 周水云, 胡文海<sup>①</sup>

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

**摘要:** 以栽植于亚热带的常绿阔叶植物榕树 (*Ficus microcarpa* Linn. f.)、广玉兰 (*Magnolia grandiflora* Linn.) 和红叶石楠 (*Photinia × fraseri* Dress.) 为研究对象, 比较了冬季低温胁迫下3种植物阳生叶和阴生叶的叶绿素荧光参数及其分布特征, 并探讨了冬季低温对不同耐冷性植物叶片光抑制的影响。结果显示: 榕树阳生叶和阴生叶的 PS II 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 均显著 ( $p < 0.05$ ) 低于广玉兰和红叶石楠, 但广玉兰和红叶石楠之间阳生叶和阴生叶的  $F_v/F_m$  差异不显著。3种植物阴生叶的调节性能量耗散的量子产额 [ $Y(NPQ)$ ] 和非光化学猝灭系数 ( $NPQ$ ) 均较高, 且轻度光抑制区和健康区的总比例达 96% 以上。3种植物阳生叶的  $F_v/F_m$  显著低于阴生叶, 其中榕树阳生叶受到严重光抑制, 其无光合活性区和重度光抑制区总比例达 93.88%, 远高于广玉兰 (20.53%) 和红叶石楠 (8.22%)。在冬季低温下, 红叶石楠阳生叶的有效光化学效率 ( $Y(II)$ ) 和光化学猝灭系数 ( $qP$ ) 较高, 且  $Y(NPQ)$  和  $NPQ$  相对较高, 其中, 阳生叶的  $Y(II)$  和  $qP$  分别为 0.196 和 0.481, 显著高于榕树和广玉兰; 广玉兰阳生叶的  $Y(II)$  和  $qP$  较低, 但  $Y(NPQ)$  和  $NPQ$  较高; 榕树阳生叶的  $Y(II)$ 、 $qP$ 、 $Y(NPQ)$  和  $NPQ$  均处于较低水平, 分别为 0.152、0.159、0.333 和 0.841。综合分析结果表明: 冬季低温导致3种植物叶片发生光抑制, 阳生叶的光抑制程度更大。榕树叶片光化学反应和热耗散能力均较低, 因而对冬季低温更敏感。广玉兰主要通过维持较高的热耗散能力以防御低温光抑制, 而红叶石楠则通过维持相对较高的光化学反应和热耗散能力以防御低温光抑制。

**关键词:** 冬季低温; 常绿阔叶植物; 阳生叶; 阴生叶; 光抑制; 叶绿素荧光成像

中图分类号: Q945.78; Q948.112+.2 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2023)02-0065-08  
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2023.02.08

**Effects of low temperature in winter on photoinhibition of sun leaves and shade leaves in three evergreen broad-leaved plants** HU Xuehua, YUAN Qingyu, ZHAN Mingyue, ZHOU Shuiyun, HU Wenhai<sup>①</sup> (The Key Laboratory of Biodiversity and Ecological Engineering of Jiangxi Province, School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2023, 32(2): 65-72

**Abstract:** Taking the evergreen broad-leaved plants *Ficus microcarpa* Linn. f., *Magnolia grandiflora* Linn., and *Photinia × fraseri* Dress. planted in subtropics as research objects, the chlorophyll fluorescence parameters and their distribution characteristics of sun leaves and shade leaves of the three species under low temperature stress in winter were compared, and the effects of low temperature in winter on photoinhibition in leaves of plants with different cold tolerance were investigated. The results show that the maximum photochemical efficiency of PS II ( $F_v/F_m$ ) in sun leaves and shade leaves of *F. microcarpa* are significantly ( $p < 0.05$ ) lower than those of *M. grandiflora* and *P. × fraseri*, but there is no significant difference in  $F_v/F_m$  in sun leaves and shade leaves between *M. grandiflora* and *P. × fraseri*.

收稿日期: 2022-07-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(41961005)

作者简介: 胡雪华(1977—), 女, 江西峡江人, 硕士, 高级实验师, 主要从事园艺植物生理生态与栽培方面的研究。

<sup>①</sup>通信作者 E-mail: huwenhai@jgsu.edu.cn

引用格式: 胡雪华, 袁晴雨, 詹明悦, 等. 冬季低温对3种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶光抑制的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(2): 65-72.

The regulatory energy dissipation quantum yield [ $Y(NPQ)$ ] and non-photochemical quenching coefficient ( $NPQ$ ) in shade leaves of the three species are all high, the total proportion of mild light suppression area and healthy area is greater than 96%.  $F_v/F_m$  in sun leaves of the three species are significantly lower than those in shade leaves, in which, the sun leaves of *F. macrocarpa* are under severe photoinhibition, and the total proportion of its non-photosynthetic activity area and severe photoinhibition area is 93.88%, which is much higher than those of *M. grandiflora* (20.53%) and *P. × fraseri* (8.22%). Under low temperature in winter, the effective photochemical efficiency [ $Y(II)$ ] and photochemical quenching coefficient ( $qP$ ) in sun leaves of *P. × fraseri* are high, and its  $Y(NPQ)$  and  $NPQ$  values are relatively high; in which,  $Y(II)$  and  $qP$  in sun leaves are 0.196 and 0.481, respectively, which are significantly higher than those of *F. microcarpa* and *M. grandiflora*.  $Y(II)$  and  $qP$  in sun leaves of *M. grandiflora* are low, but  $Y(NPQ)$  and  $NPQ$  are high.  $Y(II)$ ,  $qP$ ,  $Y(NPQ)$ , and  $NPQ$  in sun leaves of *F. microcarpa* are all low, which are 0.152, 0.159, 0.333, and 0.841, respectively. The comprehensive analysis result shows that low temperature in winter induces photoinhibition of leaves of the three species, and photoinhibition of sun leaves is aggravated. The photochemical reaction and thermal dissipation capacity are both low in leaves of *F. macrocarpa*, therefore, it is more sensitive to low temperature in winter. *M. grandiflora* defends against photoinhibition under low temperature by maintaining high thermal dissipation capacity, while *P. × fraseri* defends against photoinhibition under low temperature by maintaining high photochemical reaction and thermal energy dissipation capacity.

**Key words:** low temperature in winter; evergreen broad-leaved plant; sun leaf; shade leaf; photoinhibition; chlorophyll fluorescence imaging

常绿阔叶植物在城市园林绿化中占有非常重要的地位。然而,常绿阔叶植物大多分布于年温差较小的热带和亚热带温暖湿润地区,许多引种至亚热带及其以北区域的常绿阔叶植物在冬季会发生不同程度的低温伤害<sup>[1]</sup>,因此,常绿阔叶植物如何适应冬季低温是生态学和园林植物栽培学的研究热点之一<sup>[2]</sup>。

低温和强光常绿阔叶植物在冬季遭受的2种主要胁迫<sup>[3]</sup>。冬季低温可抑制常绿阔叶植物叶片光合碳同化过程,导致叶片吸收的光能超过碳同化所需,造成叶绿体能量代谢失衡,从而产生光抑制甚至光氧化伤害<sup>[4-6]</sup>。虽然常绿阔叶植物可以通过降低叶绿素含量、改变叶片角度等方式减少光能吸收<sup>[7-10]</sup>,同时通过增强热耗散、环式电子传递、光呼吸和水水循环等光保护途径防御低温伤害,但低温光抑制仍会不同程度地发生<sup>[5,11-13]</sup>。研究表明:冬季低温可导致地中海常绿树种 *Juniperus phoenicea* Linn., *Pinus halepensis* Mill., *Quercus coccifera* Linn.和 *Q. ilex* ssp. *ballota* (Desf.) Samp. 发生光抑制,其中 *P. halepensis* 的光抑制程度最轻,*Q. coccifera* 的光抑制程度最重<sup>[14]</sup>。本课题组前期研究表明:冬季第1次剧烈降温导致栽培于中亚热带的海桐 [*Pittosporum tobira* (Thunb.) Ait.] 和榕树 (*Ficus microcarpa* Linn. f.) 叶片发生光抑制,其中原产于热带和南亚热带的榕树对低温和强光更敏感,其叶片的光抑制程度更

高<sup>[15]</sup>。原产于亚热带的大叶黄杨 (*Euonymus japonicus* Thunb.) 和锦熟黄杨 (*Buxus sempervirens* Linn.) 引种到北京后,冬季低温导致这2种植物阳生叶的光抑制程度明显高于阴生叶<sup>[16]</sup>。由此可见,冬季低温胁迫下常绿阔叶植物光抑制程度受树种冷敏感性和环境的影响。

植物叶片光合作用表现出高度的异质性,且受到叶片发育程度和环境因子的影响<sup>[17-18]</sup>。自然条件下冬季低温和强光对常绿阔叶植物叶片的伤害并不均匀,然而,当前研究大多是利用微光纤点式荧光仪检测叶片局部的叶绿素荧光值,无法正确评估全叶的荧光特性<sup>[19]</sup>。为此,作者选择栽植于中亚热带江西省吉安市的榕树、广玉兰 (*Magnolia grandiflora* Linn.) 和红叶石楠 (*Photinia × fraseri* Dress.) 为材料,对3种植物的阳生叶和阴生叶的叶绿素荧光进行测定,从全叶水平上比较冬季低温对3种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶光抑制的影响。由于原产于热带和南亚热带的榕树对冬季低温较为敏感<sup>[20]</sup>,广泛栽培于中国大部分省份的红叶石楠耐冷性较强<sup>[13]</sup>,而广玉兰则主要栽培于中国长江流域以南各城市,其耐冷性可能介于榕树与红叶石楠之间,因此,本研究将有助于了解冬季低温对不同冷敏感性常绿阔叶植物光抑制伤害作用,可为常绿阔叶植物在亚热带区园林配置中的应用提供理论依据。

## 1 研究地概况和研究方法

### 1.1 研究地概况

研究地位于江西省吉安市井冈山大学校园(东经 115°01'18"、北纬 27°06'41",海拔 80 m),属于中亚热带季风性湿润气候,年平均气温 17.5 °C~18.6 °C,平均最低气温 5.2 °C~6.9 °C,平均最高气温 28.6 °C~29.7 °C,极端低温 -10.0 °C~-7.2 °C,年日照时数 1 660~1 770 h,年降水量 1 400~1 600 mm<sup>[21]</sup>。

### 1.2 材料

供试的 3 种常绿阔叶植物为校园内全光照环境下栽培 5 a 以上的榕树、广玉兰和红叶石楠成年株,每种植物 5 株。于 2020 年 12 月 20 日至 22 日每日 10:00,每株分别选取 2 年生树冠外向阳侧阳生枝和树冠内阴生枝各 3 枝,剪下插入水中带回实验室。实验期间为连续晴天,夜间最低气温 2 °C~6 °C,日间最高气温 11 °C~15 °C,阳生叶环境光照强度 1 500~1 700  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,阴生叶环境光照强度 100~200  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

### 1.3 方法

1.3.1 叶绿素荧光图像采集 参照王树凤等<sup>[22]</sup>的方法,使用调制式 IMAGING-PAM 叶绿素荧光成像仪(德国 Walz 公司)采集叶片的叶绿素荧光图像。将叶片暗适应 30 min,在 281  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光化光下采集叶绿素荧光诱导曲线,持续 260 s。

1.3.2 叶绿素荧光参数分布特征定量分析 利用 ImagingWin v2.47 软件,对最后 1 次叶绿素荧光成像的图像进行各叶绿素荧光参数荧光值及其分布特征分析。选择全叶为 AOI(area of interest),选用“Mean over AOI”功能获得的参数即全叶平均值,包括 PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、有效光化学效率 $[Y(\text{II})]$ 、调节性能量耗散的量子产额 $[Y(\text{NPQ})]$ 、非调节性能量耗散的量子产额 $[Y(\text{NO})]$ 、光化学猝灭系数( $qP$ )、非光化学猝灭系数( $\text{NPQ}$ )等叶绿素荧光参数和叶片面积像素值(size)。由于叶绿素荧光成像记录了全叶所有像素点的叶绿素荧光参数信息,因此可以统计出全叶各叶绿素荧光参数 0~1 范围内荧光值由 0 开始以 a(本研究中 a 为 0.04)为间隔的连续区间荧光值的面积,并计算荧光值在 $(t-a) \sim t$  区间内的面积占叶片面积的比例( $P_{\Delta\text{St}}$ ),在此基础上分析  $P_{\Delta\text{St}}$  最大值( $P_{\Delta\text{St max}}$ )及其荧光值和占比、 $P_{\Delta\text{St}} > 1$  荧

光值区间及其占比等分布特征值,具体分析和计算方法参照文献<sup>[23]</sup>。

### 1.4 数据统计

利用 PASW Statistics 18 数据分析软件对实验数据进行统计分析。采用独立样本  $t$  检验分析同一植物阳生叶和阴生叶之间的差异,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)中的 LSD 法进行差异分析,当  $p < 0.05$  时认为差异显著。

## 2 结果和分析

### 2.1 冬季低温对 3 种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶 $F_v/F_m$ 的影响

冬季低温对 3 种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶  $F_v/F_m$  及其分布特征的影响见表 1。冬季低温下 3 种植物阳生叶的  $F_v/F_m$ 、 $P_{\Delta\text{St max}}$  荧光值及其占比、 $P_{\Delta\text{St}} > 1$  荧光值区间值均明显低于阴生叶。榕树阳生叶和阴生叶的  $F_v/F_m$  值均显著低于广玉兰和红叶石楠,但广玉兰和红叶石楠之间没有显著差异;榕树阳生叶和阴生叶的  $F_v/F_m$ 、 $P_{\Delta\text{St max}}$  荧光值和  $P_{\Delta\text{St}} > 1$  荧光值区间值均最小,红叶石楠最大。

由于榕树对低温敏感,但冬季低温并未引起榕树阴生叶明显的光抑制伤害,因此,本研究以榕树阴生叶  $P_{\Delta\text{St}} > 1$  荧光值区间下限值(0.667)为重度光抑制区和轻度光抑制区的分界线,以 0.800 为轻度光抑制区和健康区的分界线,将全叶划分为无光合活性区( $F_v/F_m = 0$ )、重度光抑制区( $0 < F_v/F_m < 0.667$ )、轻度光抑制区( $0.667 \leq F_v/F_m < 0.800$ )和健康区( $F_v/F_m \geq 0.800$ )。结果(表 1)显示:榕树阳生叶 8.33% 的区域为无光合活性区,高达 85.55% 的区域为重度光抑制区。而广玉兰和红叶石楠阳生叶则以轻度光抑制区为主,比例分别为 79.30% 和 88.32%,未出现无光合活性区。广玉兰阳生叶的重度光抑制区比例为 20.53%,明显高于红叶石楠阳生叶(8.22%)。对阴生叶而言,榕树阴生叶有 96.82% 的区域为轻度光抑制区,且有 2.40% 的区域为重度光抑制区;广玉兰阴生叶的轻度光抑制区和健康区比例分别为 73.65% 和 26.31%,红叶石楠阴生叶的轻度光抑制区和健康区比例分别为 42.56% 和 57.18%。由此可见,3 种植物对冬季低温的耐性表现为红叶石楠最强、广玉兰次之、榕树最弱;而且,3 种植物阳生叶在冬季低温下的光抑制程度均强于阴生叶,尤其以榕树为甚。

表1 冬季低温对榕树、广玉兰和红叶石楠叶片 PS II 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 及其分布特征的影响<sup>1)</sup>Table 1 Effects of low temperature in winter on maximum photochemical efficiency of PS II ( $F_v/F_m$ ) and its distribution characteristics in leaves of *Ficus microcarpa* Linn. f., *Magnolia grandiflora* Linn., and *Photinia × fraseri* Dress.<sup>1)</sup>

种类 Species	叶型 Leaf type	$F_v/F_m$ ( $\bar{X} \pm SE$ )	$P_{\Delta St \max}$ 荧光值 Fluorescence value of $P_{\Delta St \max}$	$P_{\Delta St > 1}$ 荧光值区间 Fluorescence value range of $P_{\Delta St > 1}$	$P_N/\%$	$P_S/\%$	$P_M/\%$	$P_H/\%$
S1	Su	0.549±0.113bB	0.549(25.32%)	0.431–0.706(90.50%)	8.33	85.55	6.10	0.02
	Sh	0.725±0.008aB	0.745(56.36%)	0.667–0.784(96.82%)	0.00	2.40	96.82	0.78
S2	Su	0.679±0.024bA	0.667(27.03%)	0.549–0.784(99.50%)	0.00	20.53	79.30	0.17
	Sh	0.774±0.003aA	0.784(67.85%)	0.745–0.824(99.42%)	0.00	0.05	73.65	26.31
S3	Su	0.701±0.021bA	0.706(29.21%)	0.588–0.824(99.34%)	0.00	8.22	88.32	3.47
	Sh	0.791±0.009aA	0.824(52.88%)	0.745–0.863(98.67%)	0.00	0.26	42.56	57.18

<sup>1)</sup> S1: 榕树 *Ficus microcarpa* Linn. f.; S2: 广玉兰 *Magnolia grandiflora* Linn.; S3: 红叶石楠 *Photinia × fraseri* Dress.; Su: 阳生叶 Sun leaf; Sh: 阴生叶 Shade leaf.  $P_{\Delta St}$ : 荧光值在  $(t-a) \sim t$  区间内的面积占叶片面积的比例 Proportion of leaf size in the fluorescence value range from  $(t-a)$  to  $t$ ;  $P_{\Delta St \max}$ :  $P_{\Delta St}$  最大值 Maximum of  $P_{\Delta St}$ ;  $P_N$ : 无光合活性区比例 Proportion of non-photosynthetically active area;  $P_S$ : 重度光抑制区比例 Proportion of severe photoinhibition area;  $P_M$ : 轻度光抑制区比例 Proportion of mild photoinhibition area;  $P_H$ : 健康区比例 Proportion of healthy area. 括号中百分数表示比例 The percentage in brackets indicates the proportion. 不同小写字母表示在同一植物阳生叶和阴生叶之间差异显著 ( $p < 0.05$ ) Different lowercases indicate the significant ( $p < 0.05$ ) difference between sun leaves and shade leaves of the same species; 不同大写字母表示同一叶型不同植物间差异显著 ( $p < 0.05$ ) Different uppercases indicate the significant ( $p < 0.05$ ) difference among different species of the same leaf type.

## 2.2 冬季低温对3种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶光能分配的影响

冬季低温对3种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶  $Y(II)$ 、 $Y(NPQ)$  和  $Y(NO)$  及其分布特征的影响见表2。榕树和红叶石楠阳生叶  $Y(II)$  显著高于阴生叶,  $Y(NPQ)$  则显著低于阴生叶; 广玉兰阳生叶  $Y(II)$  显著低于阴生叶,  $Y(NPQ)$  则与阴生叶无显著差异; 3种植物阳生叶  $Y(NO)$  均显著高于阴生叶。3种植物阳生叶  $Y(II)$  由高到低依次为红叶石楠、榕树、广玉兰, 且两两之间差异显著, 但阴生叶  $Y(II)$  无显著差异; 榕树阳生叶和阴生叶  $Y(NPQ)$  均显著低于广玉兰和红叶石楠,  $Y(NO)$  则显著高于广玉兰和红叶石楠; 广玉兰和红叶石楠间阴生叶  $Y(NPQ)$  和  $Y(NO)$  均无显著差异, 广玉兰阳生叶  $Y(NPQ)$  显著高于红叶石楠, 而广玉兰和红叶石楠阳生叶和阴生叶间  $Y(NO)$  无显著差异。

在  $Y(II)$  分布特征方面, 榕树和广玉兰阳生叶  $Y(II) = 0$  的比例分别为 46.55% 和 68.14%, 均高于阴生叶 (39.12% 和 8.67%); 而红叶石楠阳生叶  $Y(II) = 0$  的比例则为 6.37%, 低于阴生叶 (15.03%)。广玉兰阳生叶  $Y(II) = 0$  的比例明显高于榕树, 而红叶石楠阳生叶  $Y(II) = 0$  的比例远低于广玉兰和榕树; 3种植物阳生叶  $Y(II)$  的  $P_{\Delta St \max}$  荧光值和  $P_{\Delta St > 1}$  荧光值区间最大值及其比例也表现为红叶石楠最大、榕树次之、广玉兰最小。3种植物阴生叶  $Y(II) = 0$  的比例表现为榕树最高、红叶石楠次之、广玉兰最小; 榕树阴生叶  $Y(II)$  的  $P_{\Delta St \max}$  荧光值最小 (0.078), 广玉兰和

红叶石楠阴生叶  $Y(II)$  的  $P_{\Delta St \max}$  荧光值相同 (均为 0.118); 而榕树和红叶石楠阴生叶  $Y(II)$  的  $P_{\Delta St > 1}$  荧光值区间均为 0.078~0.157, 其最大值低于广玉兰阴生叶 (0.078~0.196)。

在  $Y(NPQ)$  分布特征方面, 榕树阳生叶  $Y(NPQ) = 0$  的比例为 11.11%, 明显高于阴生叶 (1.89%); 而广玉兰和红叶石楠阳生叶  $Y(NPQ) = 0$  的比例 (0.50% 和 1.43%) 与阴生叶 (0.35% 和 2.00%) 相差较小。榕树阳生叶  $Y(NPQ) = 0$  的比例远高于广玉兰和红叶石楠阴生叶, 3种植物阳生叶  $Y(NPQ)$  的  $P_{\Delta St \max}$  荧光值和  $P_{\Delta St > 1}$  荧光值区间均表现为广玉兰最大、红叶石楠次之、榕树最小。3种植物阴生叶  $Y(NPQ)$  的分布特征参数相差不大, 仅榕树阴生叶  $Y(NPQ)$  的  $P_{\Delta St \max}$  荧光值和  $P_{\Delta St > 1}$  荧光值区间值及其比例稍低于广玉兰和红叶石楠。

在  $Y(NO)$  分布特征方面, 榕树阳生叶  $Y(NO) = 1$  的比例为 10.37%, 明显高于阴生叶 (1.08%); 广玉兰和红叶石楠阳生叶  $Y(NO) = 1$  的比例分别为 0.50% 和 1.42%, 与阴生叶 (0.35% 和 1.99%) 相差较小。榕树阳生叶  $Y(NO) = 1$  的比例远高于广玉兰和红叶石楠阳生叶, 但 3种植物阴生叶  $Y(NO) = 1$  的比例相差较小。榕树阳生叶和阴生叶  $Y(NO)$  的  $P_{\Delta St \max}$  荧光值和  $P_{\Delta St > 1}$  荧光值区间值均高于广玉兰和红叶石楠, 而这 2 个指标在广玉兰和红叶石楠间无明显差异。

## 2.3 冬季低温对3种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶 $qP$ 和 $NPQ$ 的影响

冬季低温对3种常绿阔叶植物阳生叶和阴生叶

表2 冬季低温对榕树、广玉兰和红叶石楠叶片有效光化学效率[ $Y(\text{II})$ ]、调节性能量耗散的量子产额[ $Y(\text{NPQ})$ ]和非调节性能量耗散的量子产额[ $Y(\text{NO})$ ]及其分布特征的影响<sup>1)</sup>Table 2 Effects of low temperature in winter on effective photochemical efficiency [ $Y(\text{II})$ ], regulatory energy dissipation quantum yield [ $Y(\text{NPQ})$ ], and non-regulatory energy dissipation quantum yield [ $Y(\text{NO})$ ] and their distribution characteristics in leaves of *Ficus microcarpa* Linn. f., *Magnolia grandiflora* Linn., and *Photinia × fraseri* Dress.<sup>1)</sup>

种类 Species	叶型 Leaf type	$Y(\text{II})$ ( $\bar{X} \pm SE$ )	$Y(\text{II})$ 分布特征参数 Parameters of $Y(\text{II})$ distribution characteristics		
			$Y(\text{II})=0$ 的比例/% Proportion of $Y(\text{II})=0$	$P_{\Delta\text{St max}}$ 荧光值 Fluorescence value of $P_{\Delta\text{St max}}$	$P_{\Delta\text{St}}>1$ 荧光值区间 Fluorescence value range of $P_{\Delta\text{St}}>1$
S1	Su	0.152±0.011aB	46.55	0.196(23.47%)	0.157-0.275(50.43%)
	Sh	0.050±0.025bA	39.12	0.078(33.18%)	0.078-0.157(59.83%)
S2	Su	0.042±0.022bC	68.14	0.118(12.65%)	0.078-0.196(30.73%)
	Sh	0.088±0.001aA	8.67	0.118(42.11%)	0.078-0.196(91.09%)
S3	Su	0.196±0.027aA	6.37	0.235(25.47%)	0.118-0.353(92.58%)
	Sh	0.085±0.013bA	15.03	0.118(39.02%)	0.078-0.157(83.98%)

  

种类 Species	叶型 Leaf type	$Y(\text{NPQ})$ ( $\bar{X} \pm SE$ )	$Y(\text{NPQ})$ 分布特征参数 Parameters of $Y(\text{NPQ})$ distribution characteristics		
			$Y(\text{NPQ})=0$ 的比例/% Proportion of $Y(\text{NPQ})=0$	$P_{\Delta\text{St max}}$ 荧光值 Fluorescence value of $P_{\Delta\text{St max}}$	$P_{\Delta\text{St}}>1$ 荧光值区间 Fluorescence value range of $P_{\Delta\text{St}}>1$
S1	Su	0.333±0.037bC	11.11	0.431(11.12%)	0.118-0.667(86.85%)
	Sh	0.621±0.007aB	1.89	0.627(39.02%)	0.549-0.745(96.56%)
S2	Su	0.717±0.033aA	0.50	0.784(30.77%)	0.588-0.824(98.25%)
	Sh	0.695±0.002aA	0.35	0.706(43.76%)	0.627-0.824(98.78%)
S3	Su	0.569±0.032bB	1.43	0.588(20.10%)	0.392-0.824(97.23%)
	Sh	0.709±0.012aA	2.00	0.706(36.98%)	0.627-0.863(97.49%)

  

种类 Species	叶型 Leaf type	$Y(\text{NO})$ ( $\bar{X} \pm SE$ )	$Y(\text{NO})$ 分布特征参数 Parameters of $Y(\text{NO})$ distribution characteristics		
			$Y(\text{NO})=1$ 的比例/% Proportion of $Y(\text{NO})=1$	$P_{\Delta\text{St max}}$ 荧光值 Fluorescence value of $P_{\Delta\text{St max}}$	$P_{\Delta\text{St}}>1$ 荧光值区间 Fluorescence value range of $P_{\Delta\text{St}}>1$
S1	Su	0.515±0.047aA	10.37	0.471(13.86%)	0.314-0.745(87.99%)
	Sh	0.329±0.029bA	1.08	0.471(15.27%)	0.314-0.745(96.95%)
S2	Su	0.240±0.013aB	0.50	0.235(53.00%)	0.196-0.353(98.04%)
	Sh	0.217±0.001bB	0.35	0.235(76.76%)	0.196-0.275(99.26%)
S3	Su	0.234±0.009aB	1.42	0.235(41.52%)	0.196-0.353(97.82%)
	Sh	0.206±0.003bB	1.99	0.235(72.65%)	0.196-0.275(97.35%)

<sup>1)</sup> S1: 榕树 *Ficus microcarpa* Linn. f.; S2: 广玉兰 *Magnolia grandiflora* Linn.; S3: 红叶石楠 *Photinia × fraseri* Dress.; Su: 阳生叶 Sun leaf; Sh: 阴生叶 Shade leaves.  $P_{\Delta\text{St}}$ : 荧光值在  $(t-a) \sim t$  区间内的面积占叶片面积的比例 Proportion of leaf size in the fluorescence value range from  $(t-a)$  to  $t$ ;  $P_{\Delta\text{St max}}$ :  $P_{\Delta\text{St}}$  最大值 Maximum of  $P_{\Delta\text{St}}$ . 括号中百分数表示比例 The percentage in brackets indicates the proportion. 不同小写字母表示在同一植物阳生叶和阴生叶之间差异显著 ( $p < 0.05$ ) Different lowercases indicate the significant ( $p < 0.05$ ) difference between sun leaves and shade leaves of the same species; 不同大写字母表示同一叶型不同植物间差异显著 ( $p < 0.05$ ) Different uppercases indicate the significant ( $p < 0.05$ ) difference among different species of the same leaf type.

$qP$  和  $NPQ$  及其分布特征的影响见表3。红叶石楠阳生叶  $qP$  显著高于阴生叶,但榕树和广玉兰阳生叶和阴生叶间  $qP$  无显著差异;榕树和红叶石楠阴生叶  $NPQ$  显著高于阳生叶,而广玉兰阳生叶和阴生叶间  $NPQ$  无显著差异。红叶石楠阳生叶  $qP$  显著高于榕树和广玉兰,而榕树阴生叶  $qP$  显著低于广玉兰和红叶石楠;3种植物阳生叶  $NPQ$  表现为广玉兰最大、红叶石楠次之、榕树最小,而广玉兰和红叶石楠阴生叶  $NPQ$  无显著差异,但均显著高于榕树阴生叶。

在  $qP$  分布特征方面,榕树阳生叶和阴生叶  $qP=0$  的比例均高于60%,二者间没有明显差别;广玉兰和红叶石楠阳生叶  $qP=0$  的比例分别为69.17%和

50.10%,高于阴生叶(48.26%和36.82%)。榕树阳生叶  $qP=0$  的比例与广玉兰阳生叶没有明显差异,但均高于红叶石楠;榕树阴生叶  $qP=0$  的比例明显高于广玉兰和红叶石楠,而广玉兰和红叶石楠间阴生叶  $qP=0$  的比例则没有明显差异。无论是阳生叶还是阴生叶,榕树  $qP$  的  $P_{\Delta\text{St max}}$  荧光值和  $P_{\Delta\text{St}}>1$  荧光值区间值均明显高于广玉兰和红叶石楠,而广玉兰和红叶石楠间  $qP$  的  $P_{\Delta\text{St max}}$  荧光值和  $P_{\Delta\text{St}}>1$  荧光值区间值则没有较大差异。

在  $NPQ$  分布特征方面,榕树阳生叶  $NPQ=0$  的比例高于阴生叶,而广玉兰和红叶石楠阳生叶和阴生叶间  $NPQ=0$  的比例差异不明显。榕树阳生叶

表3 冬季低温对榕树、广玉兰和红叶石楠叶片光化学猝灭系数( $qP$ )和非光化学猝灭系数( $NPQ$ )及其分布特征的影响<sup>1)</sup>Table 3 Effects of low temperature in winter on photochemical quenching coefficient ( $qP$ ) and non-photochemical quenching coefficient ( $NPQ$ ) and their distribution characteristics in leaves of *Ficus microcarpa* Linn. f., *Magnolia grandiflora* Linn., and *Photinia × fraseri* Dress.<sup>1)</sup>

种类 Species	叶型 Leaf type	$qP$ ( $\bar{X} \pm SE$ )	$qP$ 分布特征参数 Parameters of $qP$ distribution characteristics		
			$qP=0$ 的比例/% Proportion of $qP=0$	$P_{\Delta St \max}$ 荧光值 Fluorescence value of $P_{\Delta St \max}$	$P_{\Delta St > 1}$ 荧光值区间 Fluorescence value range of $P_{\Delta St > 1}$
S1	Su	0.159±0.059aB	65.61	0.784 (4.00%)	0.745–0.863 (10.12%)
	Sh	0.106±0.053aB	62.11	0.784 (4.41%)	0.510–0.863 (21.86%)
S2	Su	0.107±0.073aB	69.17	0.510 (4.41%)	0.275–0.667 (25.55%)
	Sh	0.197±0.015aA	48.26	0.235 (10.37%)	0.196–0.510 (50.22%)
S3	Su	0.481±0.060aA	36.82	0.510 (7.75%)	0.314–0.902 (56.32%)
	Sh	0.187±0.034bA	50.10	0.235 (8.94%)	0.196–0.549 (47.78%)

  

种类 Species	叶型 Leaf type	$NPQ$ ( $\bar{X} \pm SE$ )	$NPQ$ 分布特征参数 Parameters of $NPQ$ distribution characteristics		
			$NPQ=0$ 的比例/% Proportion of $NPQ=0$	$P_{\Delta St \max}$ 荧光值 Fluorescence value of $P_{\Delta St \max}$	$P_{\Delta St > 1}$ 荧光值区间 Fluorescence value range of $P_{\Delta St > 1}$
S1	Su	0.841±0.063bC	8.38	0.784 (15.10%)	0.312–1.884 (89.88%)
	Sh	1.919±0.167aB	1.72	2.040 (16.23%)	1.256–2.668 (95.09%)
S2	Su	2.991±0.123aA	0.45	3.136 (11.79%)	1.884–4.000 (97.75%)
	Sh	3.200±0.024aA	0.31	3.296 (17.08%)	2.508–4.000 (98.77%)
S3	Su	2.447±0.217bB	1.18	2.196 (20.10%)	1.568–4.000 (97.44%)
	Sh	3.445±0.060aA	1.74	3.452 (15.95%)	2.824–4.000 (96.49%)

<sup>1)</sup> S1: 榕树 *Ficus microcarpa* Linn. f.; S2: 广玉兰 *Magnolia grandiflora* Linn.; S3: 红叶石楠 *Photinia × fraseri* Dress.; Su: 阳生叶 Sun leaf; Sh: 阴生叶 Shade leaf.  $P_{\Delta St}$ : 荧光值在  $(t-a) \sim t$  区间内的面积占叶片面积的比例 Proportion of leaf size in the fluorescence value range from  $(t-a)$  to  $t$ ;  $P_{\Delta St \max}$ :  $P_{\Delta St}$  最大值 Maximum of  $P_{\Delta St}$ . 括号中百分数表示比例 The percentage in brackets indicates the proportion. 不同小写字母表示在同一植物阳生叶和阴生叶之间差异显著 ( $p < 0.05$ ) Different lowercases indicate the significant ( $p < 0.05$ ) difference between sun leaves and shade leaves of the same species; 不同大写字母表示同一叶型不同植物间差异显著 ( $p < 0.05$ ) Different uppercases indicate the significant ( $p < 0.05$ ) difference among different species of the same leaf type.

$NPQ=0$  的比例为 8.38%, 远高于广玉兰和红叶石楠 (0.45% 和 1.18%); 3 种植物阳生叶  $NPQ$  的  $P_{\Delta St \max}$  荧光值和  $P_{\Delta St > 1}$  荧光值区间值表现为广玉兰最大、红叶石楠次之、榕树最小。榕树和红叶石楠阴生叶  $NPQ=0$  的比例相近, 分别为 1.72% 和 1.74%, 高于广玉兰 (0.31%); 榕树阴生叶  $NPQ$  的  $P_{\Delta St \max}$  荧光值和  $P_{\Delta St > 1}$  荧光值区间值明显低于广玉兰和红叶石楠阴生叶, 而广玉兰和红叶石楠  $NPQ$  的  $P_{\Delta St \max}$  荧光值和  $P_{\Delta St > 1}$  荧光值区间值阴生叶间无明显差异。

### 3 讨 论

叶绿体是植物能量代谢的主要场所之一, 逆境胁迫下叶绿体能量代谢失衡是引起植物细胞损伤的主要原因<sup>[5]</sup>。本研究结果表明冬季低温对榕树、广玉兰和红叶石楠 3 种常绿阔叶植物的阳生叶和阴生叶光抑制造成了不同程度的影响。植物叶片光抑制程度常用  $F_v/F_m$  值来反映, 正常情况下叶片的  $F_v/F_m$  大于等于 0.80<sup>[24-25]</sup>。冬季低温导致 3 种植物阳生叶和阴生叶全叶的  $F_v/F_m$  均低于 0.80, 且阳生叶的  $F_v/F_m$

显著低于阴生叶, 说明在中亚热带地区, 冬季低温可导致榕树、广玉兰和红叶石楠叶片发生光抑制, 并且阳生叶的光抑制更严重。

相关研究结果表明: 榕树叶片的半致死温度为  $-3.95 \text{ }^\circ\text{C}$ <sup>[26]</sup>, 广玉兰和红叶石楠的耐受温度在  $-12 \text{ }^\circ\text{C}$  以下<sup>[27]</sup>。本研究中榕树阳生叶和阴生叶的  $F_v/F_m$  均显著低于广玉兰和红叶石楠, 表明原产于热带和南亚热带的榕树对低温最为敏感。进一步分析叶片  $F_v/F_m$  的分布特征, 榕树阳生叶有高达 8.33% 的无光合活性区和 85.55% 的重度光抑制区, 而阴生叶基本为轻度光抑制区 (96.82%)。由此可见, 冬季低温对榕树阳生叶造成严重光抑制伤害。虽然无论是阳生叶还是阴生叶, 广玉兰和红叶石楠叶片的  $F_v/F_m$  无显著差异, 但广玉兰阳生叶的重度光抑制区比例明显高于红叶石楠, 红叶石楠阳生叶和阴生叶的健康区均明显高于广玉兰, 这意味着红叶石楠对冬季低温的耐性可能高于广玉兰。观察发现, 栽植于全光照环境下的榕树和广玉兰阳生叶冬季均会出现黄色斑点, 尤其是榕树还会出现黑色坏死斑点, 但栽植于荫蔽处的植株则均未出现明显的上述症状。

植物光抑制发生主要是由于光合机构吸收的光

能超过其利用的光能<sup>[28]</sup>。PS II 反应中心吸收光能的分配途径有光化学反应、调节性能量耗散和非调节性能量耗散<sup>[29]</sup>。本研究中3种植物阴生叶  $Y(\text{II})$  均低于0.1且彼此间无显著差异,但3种植物阴生叶的  $Y(\text{NPQ})$  均较高,榕树阴生叶  $Y(\text{NPQ})$  虽然显著低于广玉兰和红叶石楠,但仍高达0.621,榕树、广玉兰和红叶石楠阴生叶  $\text{NPQ}$  也分别高达1.919、3.200和3.445。表明3种植物阴生叶均具有较强的热耗散能力,能够防御冬季低温导致的光抑制,叶片吸收光能主要分配于以热耗散途径为主的调节性能量耗散<sup>[30]</sup>。

本研究中广玉兰和红叶石楠阳生叶的  $F_v/F_m$  无显著差异,且叶片以轻度光抑制区为主。此外,广玉兰和红叶石楠阳生叶的  $Y(\text{NO})$  仅为0.240和0.234,说明冬季低温并未对这2种植物阳生叶造成严重伤害<sup>[31]</sup>。进一步分析这2种植物阳生叶光能分配和PS II 功能可知二者防御低温的机制并不一致。红叶石楠阳生叶的  $Y(\text{II})$  显著高于榕树和广玉兰,其92.58%叶片面积的  $Y(\text{II})$  在0.118~0.353之间,而榕树和广玉兰阳生叶  $Y(\text{II})=0$  的比例分别为46.55%和68.14%,表明红叶石楠阳生叶可保持较强的光化学能力。 $qP$  可反映PS II 反应中心开放程度,数值越大表明PS II 的电子传递活性越强<sup>[14,32]</sup>。红叶石楠阳生叶  $qP$  和荧光活性区域(即  $qP$  大于0的区域)均高于榕树和广玉兰,说明红叶石楠阳生叶具有较强的电子传递能力。此外,红叶石楠阳生叶具有相对较高的  $Y(\text{NPQ})$  和  $\text{NPQ}$ ,即具有较强的热耗散能力,表明红叶石楠阳生叶可通过保持相对较高的光化学反应和热耗散能力来防御冬季低温伤害。而广玉兰阳生叶  $Y(\text{II})$  和  $qP$  仅为0.042和0.107,其叶片中  $Y(\text{II})=0$  的比例和  $qP=0$  的比例分别高达68.14%和69.17%,表明冬季低温严重抑制了广玉兰阳生叶的光合电子传递,阻碍了光化学反应。但广玉兰阳生叶  $Y(\text{NPQ})$  和  $\text{NPQ}$  分别为0.717和2.991,约98%叶片面积的  $Y(\text{NPQ})$  和  $\text{NPQ}$  分别在0.588和1.884之上,均优于红叶石楠。另外,广玉兰阴生叶也具有相对较高的  $Y(\text{NPQ})$  和  $\text{NPQ}$ ,表明广玉兰主要通过维持较高的热耗散能力来防御冬季低温光抑制。

叶片吸收的光能若不能通过光化学反应转化为还原力并被碳同化利用,也不能通过热耗散等能量耗散途径消耗,则会形成激发压,从而对光合机构造成伤害<sup>[33]</sup>。研究表明:亚热带地区的园林植物常会遭

受冬季低温伤害<sup>[34-37]</sup>。本研究中,榕树处于亚热带地区冬季零上低温环境时,其阳生叶和阴生叶的  $Y(\text{II})$ 、 $qP$ 、 $Y(\text{NPQ})$  和  $\text{NPQ}$  均处于较低水平,即冬季低温胁迫下榕树的光化学反应和热耗散能力均较低,导致榕树叶片PS II 反应中心积累激发压,从而对叶片造成低温光抑制伤害。虽然本研究发现榕树阳生叶的  $Y(\text{II})$  略高于阴生叶,但其  $Y(\text{II})=0$  的比例为46.55%,而其无光合活性区域比例仅为8.33%,这意味着榕树阳生叶还有38.22%的区域具有光合活性但其吸收的光能不能被光化学反应利用。此外,榕树阳生叶的  $Y(\text{NPQ})$  和  $\text{NPQ}$  显著低于阴生叶,也显著低于广玉兰和红叶石楠阳生叶,说明榕树阳生叶不能通过热耗散途径消耗过量光能。而本研究发现,榕树阴生叶的重度光抑制区比例仅为2.40%,高达96.82%的区域为轻度光抑制区,表明榕树在亚热带地区园林应用中应配置在荫蔽环境下以顺利越冬。

综上所述,广玉兰和红叶石楠均能够较好地适应亚热带地区的冬季低温环境,但其光保护策略并不相同。广玉兰阳生叶和阴生叶的光化学反应能力均较低,主要是通过维持较高的热耗散能力来防御冬季低温光抑制;红叶石楠阳生叶和阴生叶均具有相对较高的光化学反应和热耗散能力以防御低温光抑制;而冬季低温下榕树阳生叶和阴生叶的光化学反应和热耗散能力均较低,并且冬季低温对榕树阳生叶造成了严重的光抑制伤害。

#### 参考文献:

- [1] 黄亦工,孙宜,董丽,等.北京地区常绿植物引种、筛选与示范的研究[J].农业科技与信息(现代园林),2011(7):14-19.
- [2] 张强,郭传友,张兴旺,等.基于光合作用和抗氧化机制的南方铁杉和褐叶青冈越冬策略研究[J].植物研究,2015,35(2):200-207.
- [3] GREBE S, TROTTA A, BAJWA A A, et al. Specific thylakoid protein phosphorylations are prerequisites for overwintering of Norway spruce (*Picea abies*) photosynthesis[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(30):17499-17509.
- [4] ÖQUIST G, HUNER N P A. Photosynthesis of overwintering evergreen plants[J]. Annual of Review Plant Biology, 2003, 54:329-355.
- [5] ADAMS W W, III, ZARTER C R, EBBERT V, et al. Photoprotective strategies of overwintering evergreens [J]. BioScience, 2004, 54(1):41-49.
- [6] ARORA R, ROWLAND L J. Physiological research on winter-

- hardiness: deacclimation resistance, reacclimation ability, photoprotection strategies, and a cold acclimation protocol design [J]. *HortScience*, 2011, 46(8): 1070-1078.
- [7] NILSEN E T. The relationship between freezing tolerance and thermotropic leaf movement in five *Rhododendron* species [J]. *Oecologia*, 1991, 87: 63-71.
- [8] POLLE A, MÖSSNANG M, VON SCHÖNBORN A, et al. Field studies on Norway spruce trees at high altitudes: I. Mineral, pigment and soluble protein contents of needles as affected by climate and pollution [J]. *New Phytologist*, 1992, 121(1): 89-99.
- [9] WANG X, PENG Y H, SINGER J W, et al. Seasonal changes in photosynthesis, antioxidant systems, and *ELIP* expression in a thermonastic and non-thermonastic *Rhododendron* species: a comparison of photoprotective strategies in overwintering plants [J]. *Plant Science*, 2009, 177: 607-617.
- [10] LIU B, WANG X Y, CAO Y, et al. Factors affecting freezing tolerance: a comparative transcriptomics study between field and artificial cold acclimations in overwintering evergreens [J]. *The Plant Journal*, 2020, 103: 2279-2300.
- [11] TAKAHASHI S, BADGER M R. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage [J]. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(1): 53-60.
- [12] MÍGUEZ F, FERNÁNDEZ-MARÍN B, BECERRIL J M, et al. Diversity of winter photoinhibitory responses: a case study in co-occurring lichens, mosses, herbs and woody plants from subalpine environments [J]. *Physiologia Plantarum*, 2017, 160: 282-296.
- [13] 胡文海, 肖宜安, 闫小红, 等. 越冬期红叶石楠和桂花防御低温强光伤害的光保护机制 [J]. *植物研究*, 2021, 41(6): 938-946.
- [14] MARTÍNEZ-FERRI E, MANRIQUE E, VALLADARES F, et al. Winter photoinhibition in the field involves different processes in four co-occurring Mediterranean tree species [J]. *Tree Physiology*, 2004, 24: 981-990.
- [15] 胡文海, 肖宜安, 龙婉婉. 夜间低温后日间光照对海桐和榕树叶片的光抑制以及光系统 II 功能的影响 [J]. *植物生理学通讯*, 2005, 41(4): 467-470.
- [16] 钟传飞, 张运涛, 武晓颖, 等. 两种常绿阔叶植物越冬光系统功能转变的特异性 [J]. *生态学报*, 2012, 32(23): 7483-7491.
- [17] 邓培雁, 刘威, 韩博平, 等. 宝山堇菜 (*Viola baoshanensis*)、紫花地丁 (*V. yedoensis*) 光合异质性比较 [J]. *生态学报*, 2007, 27(7): 2983-2989.
- [18] 樊大勇, 付增娟, 谢宗强, 等. 调制式荧光影像新技术: 叶片内部最大光化学量子效率及其异质性的活体测定 [J]. *植物生态学报*, 2016, 40(9): 942-951.
- [19] RALPH P J, MACINNIS-NG C M O, FRANKART C. Fluorescence imaging application: effect of leaf age on seagrass photokinetics [J]. *Aquatic Botany*, 2005, 81: 69-84.
- [20] 张晓勉, 高智慧, 李明良, 等. 无柄小叶榕耐寒性研究 [J]. *浙江林业科技*, 2015, 35(3): 26-30.
- [21] 刘云荫, 刘云霞, 曾广旭, 等. 基于 GIS 的吉安地区井冈蜜柚特色果业种植气候区划 [J]. *江西农业学报*, 2015, 27(6): 130-133.
- [22] 王树凤, 王松, 舒婉钦, 等. 基于光合色素含量和叶绿素荧光参数的杞柳叶片 Cd 积累能力预测 [J]. *植物资源与环境学报*, 2022, 31(3): 65-74.
- [23] 胡文海, 肖宜安. 基于叶绿素荧光成像及荧光参数分布特征的叶片光合异质性定量分析 [J]. *植物研究*, 2022, 42(6): 1052-1061.
- [24] 许大全. 光合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 33.
- [25] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659-668.
- [26] 张晓勉, 高智慧, 李明良, 等. 无柄小叶榕耐寒性研究 [J]. *浙江林业科技*, 2015, 35(3): 26-30.
- [27] 徐冬梅. 2008 年上海城市绿地植物冻害调查分析 [J]. *江西林业科技*, 2010(5): 35-37, 43.
- [28] 刘鹏, 孟庆伟, 赵世杰. 冷敏感植物的低温光抑制及其生化保护机制 [J]. *植物生理学通讯*, 2001, 37(1): 76-82.
- [29] KRAMER D M, JOHNSON G, KHIRATS O, et al. New fluorescence parameters for the determination of  $Q_A$  redox state and excitation energy fluxes [J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 79: 209-218.
- [30] ZIVCAK M, BRESTIC M, KALAJI H M, et al. Photosynthetic responses of sun- and shade-grown barley leaves to high light: is the lower PS II connectivity in shade leaves associated with protection against excess of light? [J]. *Photosynthesis Research*, 2014, 119: 339-354.
- [31] URBAN L, AARROUF J, BIDEL L P R. Assessing the effects of water deficit on photosynthesis using parameters derived from measurements of leaf gas exchange and of chlorophyll a fluorescence [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 2068.
- [32] 付延松, 谭植, 李文阳. 拔节期低温对小麦籽粒产量与灌浆期旗叶荧光参数的影响 [J]. *生态科学*, 2022, 41(6): 33-40.
- [33] 胡文海, 张斯斯, 肖宜安, 等. 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 [J]. *植物生态学报*, 2015, 39(11): 1093-1100.
- [34] 姜蕾, 卓静娴, 薛莲, 等. 昆明城市园林树木低温危害评价 [J]. *西部林业科学*, 2015, 44(3): 143-147, 163.
- [35] 蔡欣, 罗建勋, 严贤春. 南充市小叶榕冻害情况的调查研究: 以西华师范大学为例 [J]. *四川林业科技*, 2017, 38(4): 62-69.
- [36] 王炜, 左翔, 郑伟. 昆明市呈贡区 2016 年 1 月主要园林植物的冻害调查与分析 [J]. *中国园林*, 2017, 33(9): 93-97.
- [37] 刘敏, 何孟璐, 梅瑜, 等. 园林植物小叶榕的研究与应用现状 [J]. *热带农业科学*, 2020, 40(10): 108-112.

(责任编辑: 吴蕊夷)