

## 稳态和动态光源下澳洲坚果光系统反应及光保护机制

吴海斌, 高小俊, 李忆凡, 黄帅峰, 岩坎嫩, 彭文红, 杨耀文, 赵红\*, 张强皓\*  
(云南省热带作物科学研究所, 云南景洪 666100)

**[摘要]**为明确澳洲坚果对动态光环境的适应机制,以澳洲坚果‘O.C’品种为材料,采用 Dual-PAM-100 荧光仪,研究稳态光(100、800、1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )与动态光(100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下 4 min 后,分别置于 800、1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下 3 min)下,PS II 和 PS I 的功能响应及能量分配规律。结果表明,稳态光下,光系统 II (PS II) 的光下最大光化学量子效率( $F_v'/F_m'$ )随光强升高显著下降,而非光化学淬灭系数(NPQ)呈递增趋势,800  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下快速上升后逐渐趋于稳定;100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下,PS II 主要通过提高实际光化学量子效率( $\Phi_{\text{PSII}}$ )消耗吸收的光能,而 800、1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下,主要通过提高光依赖的热耗散量子效率( $\Phi_{\text{NPQ}}$ )消耗过剩光能。光系统 I (PS I) 在 800、1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下,主要通过增强供体端热耗散效率[Y(ND)]和受体端热耗散效率[Y(NA)]维持电子传递稳态,两个光系统形成协同保护效应。在动态光下, $F_v'/F_m'$  呈现高光抑制,低光修复的周期性波动,NPQ 呈反向响应且存在记忆效应,随周期重复光系统适应性增强。总的来看,澳洲坚果通过 PS II 与 PS I 协同调节,构建以 NPQ 热耗散为核心的光保护机制,800  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强为光适应高效光强。该研究以期为澳洲坚果光环境精准调控及高光效品种选育提供生理依据。

**[关键词]** 澳洲坚果; 光合特性; 能量分配; 非光化学淬灭; 光保护

中图分类号: S664.9; Q945 文献标识码: A 文章编号: 1672-450X(2026)01-0034-06

### Photosystem Responses and Photoprotection in Macadamia under Steady and Fluctuating Light

WU Haibin, GAO Xiaojun, LI Yifan, HUANG Shuaifeng, YAN Kannen, PENG Wenhong, YANG Yaowen, ZHAO Hong\*, ZHANG Qianghao\*

Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong 666100, China

**Abstract:** To clarify the adaptive mechanisms of Macadamia to dynamic light environments, we used cultivar O.C as the experimental material and employed a Dual-PAM-100 fluorometer to investigate the functional responses and energy partitioning patterns of photosystem II (PS II) and photosystem I (PS I) under steady light (100, 800, and 1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) and fluctuating light (alternating 4 min of low light at 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  and 3 min of high light at 800/1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Results showed that under steady light, the maximum photochemical quantum efficiency of PS II under light ( $F_v'/F_m'$ ) decreased significantly with increasing light intensity, remaining persistently at a low level under 1600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . In contrast, the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) exhibited an increasing trend, rising rapidly to a high plateau and stabilizing under 800  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . For PS II energy partitioning, the effective photochemical quantum yield ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ) was enhanced under 100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , whereas the light-dependent thermal dissipation quantum yield ( $\Phi_{\text{NPQ}}$ ) was upregulated under 800/1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . At 800/1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , PS I primarily maintained electron transport homeostasis by boosting donor-side thermal dissipation efficiency [Y(ND)] and acceptor-side thermal dissipation efficiency [Y(NA)],

收稿日期: 2025-11-27

基金项目: 云南省热带作物科技创新体系建设专项资金项目(RF2025)

作者简介: 吴海斌(1998—), 男, 助理农艺师, 主要从事热带作物栽培管理。E-mail: 18387148535@163.com

\*通信作者: 赵红(1995—), 男, 农艺师, 主要从事热带作物栽培管理。E-mail: zhaohong0256@126.com

张强皓(1994—), 男, 助理研究员, 硕士, 主要从事热带作物光合生理研究。E-mail: zqh21149@163.com

thereby forming a synergistic protective effect between the two photosystems. Under fluctuating light,  $F_v/F_m'$  displayed periodic fluctuations characterized by high-light inhibition and low-light recovery, with NPQ showing an opposite response and exhibiting a "memory effect"; the adaptability of the photosystems improved with repeated cycles. Collectively, Macadamia constructs a photoprotective mechanism centered on NPQ-mediated thermal dissipation through the synergistic regulation of PS II and PS I, with  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  identified as the optimal light intensity for photosynthetic adaptation. This study aims to provide a physiological basis for the precise regulation of light environments and the breeding of high-photosynthetic-efficiency cultivars in Macadamia.

**Key words:** Macadamia; photosynthetic characteristics; energy distribution; non-photochemical quenching; photoprotection

澳洲坚果 (*Macadamia* spp.) 作为山龙眼科多年生常绿乔木, 是全球极具经济价值的木本油料与食用坚果树种, 其果仁富含不饱和脂肪酸与多种营养成分, 被誉为“坚果之王”<sup>[1]</sup>。自 20 世纪 70 年代商业性引进以来, 我国已发展成为全球澳洲坚果种植面积最大的国家, 产业规模持续扩张<sup>[2]</sup>。然而, 我国澳洲坚果主产区集中于云南干热河谷及华南等亚热带地区, 动态变化的光照强度与高温叠加常引发光合“午休”、叶片黄化等生理现象<sup>[3-4]</sup>, 严重制约光合效率与果实品质提升<sup>[5]</sup>。此外, 引进品种在我国山地种植模式下的环境适应性不足<sup>[6]</sup>, 如何通过解析光环境适配机制优化栽培措施、选育高光效品种, 已成为产业高质量发展的关键瓶颈。

叶绿素荧光技术作为解析光合系统功能的无创探针, 已在澳洲坚果光合特性研究中得到广泛应用。马静等、王文林等<sup>[7-8]</sup>研究表明, 不同澳洲坚果品种的叶绿素含量、光系统 II (PS II) 潜在活性 ( $F_v/F_o$ )、原初光能转换效率 ( $F_v/F_m$ ) 等光合参数存在极显著差异, ‘O.C.’ ‘A16’ 等品种光合性能优异, 且叶片发育阶段显著影响光合功能, 成熟叶与中等成熟叶是光合作用核心<sup>[2]</sup>。马静等<sup>[9]</sup>还证实直角双曲线修正模型为拟合澳洲坚果光合-光响应曲线的最佳模型, 其光饱和点 (介于  $1\,092.83 \sim 1\,522.572 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 与光补偿点存在品种间差异。尽管水氮互作、整形修剪等措施可间接提升光合系统抗逆性<sup>[5,10]</sup>, 但现有研究多聚焦于稳态光环境下的光合参数, 对动态光源下 PS II 与光系统 I (PS I) 的协同响应、光能分配量化关系尚未明确, 光系统层面的调控机制仍缺乏系统解析, 且多关注 PS II 的荧光响应, 对 PS I 的功能变化及两个光系统间的能量平衡调控还

未深入探索, 对非光化学猝灭 (NPQ) 等光保护途径的协同作用网络尚未明确<sup>[7-8]</sup>。

因此, 本研究聚焦低、中、高 3 个光强梯度下澳洲坚果光反应变化过程, 探究 PS II 与 PS I 的光能捕获、转化及分配规律, 分析 NPQ 等光保护机制的响应特征, 明确不同光强下光系统功能的调控路径, 以期为澳洲坚果高光效品种选育与栽培措施优化提供理论支撑。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验地位于云南省热带作物科学研究所澳洲坚果试验示范基地。该地处北热带与南亚热带过渡带, 属热带季风气候, 年均气温  $22.6 \text{ }^\circ\text{C}$ , 年均降水量  $1\,200 \sim 1\,600 \text{ mm}$ , 雨季集中在 5—10 月, 旱季为 11 月至次年 4 月, 年均日照时数为  $1\,800 \sim 2\,200 \text{ h}$ 。试验地海拔  $550 \text{ m}$ , 土壤类型为砖红壤, pH 值  $5.5 \sim 6.5$ 。

### 1.2 材料

选取基地内生长一致、健康的澳洲坚果 ‘O.C.’ 品种为试材, 于 2024 年 6 月将其栽培于直径  $45 \text{ cm}$ 、深  $35 \text{ cm}$  的盆中, 期间定时浇水施肥, 保证其健康生长。于次年 9 月生长旺盛时, 选择长势一致的坚果苗材料, 每个处理 3 株, 选取树冠中上部当年生枝条完全成熟叶片进行叶绿素荧光参数的测定。

### 1.3 试验设计及叶绿素荧光参数的测定

结合澳洲坚果光响应特性, 设置 3 个梯度光强:  $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强 (低光, 光补偿点以上低光区)、 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强 (中光, 适宜光强区)、 $1\,600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强 (高光, 光饱和点以

上胁迫区)。测定前将叶片暗适应 1 h 以上, 确保 PS II 反应中心完全开放, 随后在  $0 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下测定初始荧光 ( $F_0$ )、最大荧光 ( $F_m$ ) 及 PS I 最大氧化态  $P_m$ 。稳态光参数测定时, 分别在 3 个光强下连续测定 20 min, 每 30 s 记录 1 次光下的叶绿素最小荧光 ( $F_0'$ )、最大荧光 ( $F_m'$ )、稳定荧光 ( $F_s$ )、光下稳态氧化态 P 及光下最大氧化态  $P_m'$ ; 动态光参数测定时, 以  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  为相对低光、 $800/1600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  为相对高光, 按“低光 4 min + 高光 3 min”为 1 个周期, 共测定 4 个周期, 全程每 30 s 采集 1 次数据。

采用 Dual-PAM-100 双通道叶绿素荧光仪 (Walz, 德国) 同步测定 PS II 与 PS I 荧光参数, PS II 参数测定参照 Kramer 等<sup>[11]</sup>的方法, PS I 参数测定参照 Huang 等<sup>[12]</sup>的方法, 所有参数均重复测定 3 次 ( $n=3$ )。

### 1.4 参数计算及数据分析

PS II<sup>[11]</sup> 与 PS I<sup>[12]</sup> 相关参数及计算方法见表 1。采用 Microsoft Excel 2010 软件进行试验数据的整理与计算, 计算各参数的平均值 (Mean) 和标准差 (SEM)。采用 Origin 2021 软件绘图。

表 1 叶绿素荧光参数及计算方法

参数类别	参数名称	计算公式
PS II 相关参数	光下最大光化学量子效率	$F_v'/F_m' = (F_m' - F_0')/F_m'$
	非光化学淬灭系数	$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$
	实际光化学量子效率	$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$
	荧光和组成型热耗散量子效率	$\Phi_{f,d} = F_s/F_m$
	光依赖的热耗散量子效率	$\Phi_{NPQ} = F_s/F_m' - F_s/F_m$
PS I 相关参数	光化学量子产量	$Y(I) = (P_m' - P)/P_m$
	供体端热耗散效率	$Y(ND) = 1 - P700red = P/P_m$
	受体端热耗散效率	$Y(NA) = (P_m - P_m')/P_m$

## 2 结果与分析

### 2.1 不同光强下澳洲坚果光下 PS II 最大光化学量子效率 ( $F_v'/F_m'$ ) 变化特征

如图 1 所示, 光强显著影响澳洲坚果成熟叶片光下 PS II 最大光化学量子效率  $F_v'/F_m'$ 。在光照瞬间,  $F_v'/F_m'$  都迅速下降, 说明澳洲坚果叶片在

接受到光照的瞬间, PS II 活性明显下降; 随着光照时间的延长,  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下  $F_v'/F_m'$  迅速恢复, 而  $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  和  $1600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下  $F_v'/F_m'$  逐渐下降最后趋于平稳, 其中  $1600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下  $F_v'/F_m'$  始终处于相对较低水平, 说明高光强使 PS II 活性受到抑制。

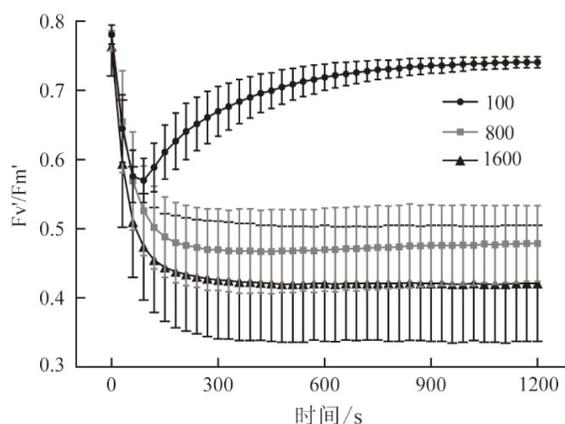


图 1 不同光强下澳洲坚果叶片  $F_v'/F_m'$  的变化特征

### 2.2 不同光强下澳洲坚果非光化学猝灭系数 (NPQ) 的变化特征

不同光强对澳洲坚果 PS II 非光化学猝灭系数 (NPQ) 的影响如图 2 所示, NPQ 值随光强升高呈显著递增趋势。  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  低光强下, NPQ 先上升, 120 s 后转为下降, 之后处于较低水平; 而  $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  和  $1600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下, NPQ 值随光照时间延长迅速上升, 于 300 s 后逐渐趋于相对平稳, 说明中适宜光强和高光强下, 大量过剩光能通过 NPQ 耗散。但  $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下, 随着时间推移 NPQ 值略微下降,  $1600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  下无下降趋势, 表明适宜光强下经过一段时间的光适应后, 光能利用率有所提高, 但大部分光能仍需通过 NPQ 来耗散, 以保护过剩光能对光合结构的损伤。

### 2.3 不同光强下澳洲坚果 PS II 能量分配特征

处于黑暗环境中的澳洲坚果叶片突然接受不同强度光照时, PS II 吸收光能在光化学途径 ( $\Phi_{PSII}$ )、光依赖热耗散途径 ( $\Phi_{NPQ}$ ) 及荧光与组成型热耗散途径 ( $\Phi_{f,d}$ ) 的动态分配情况如图 3, 且所有光强下均满足  $\Phi_{PSII} + \Phi_{NPQ} + \Phi_{f,d} \approx 1$  的能量守恒关系。

在  $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  低光强下(图 3A), PS II 能量前期通过  $\Phi_{\text{NPQ}}$  耗散较多过剩光源, 后期以  $\Phi_{\text{PSII}}$  为主,  $\Phi_{\text{Fd}}$  在前期占比较少, 随时间推移, 比例变化不大, 表明低光强下叶片吸收的光能主要通过光化学途径被利用。  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (图 3B) 和  $1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (图 3C) 下, PS II 能量分配大量向  $\Phi_{\text{NPQ}}$  倾斜,  $\Phi_{\text{Fd}}$  在稳定后基本不变; 光适应一段时间后,  $\Phi_{\text{PSII}}$  小幅度增加, 其中  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  比  $1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强下的增加幅度稍大, 说明在  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强下经过光适应后, 部分原本用于热耗散的“过剩光能”可转向光能吸收和利用, 表现出澳洲坚果较强的光适应能力。整体来看, 在 3 种光强下,  $\Phi_{\text{Fd}}$  的相对比例变化不大,

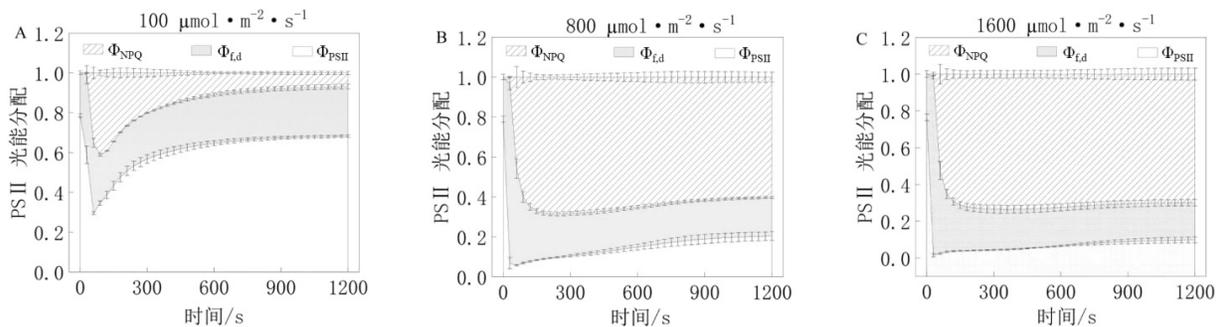


图 3 不同光强下澳洲坚果 PS II 能量分配特征

#### 2.4 不同光强下澳洲坚果 PS I 能量分配特征

澳洲坚果 PS I 吸收光能在实际光化学途径[Y(I)]、受体端热耗散途径[Y(NA)]及供体端热耗散途径[Y(ND)]的分配动态情况如图 4, 且所有光强中均满足  $Y(I) + Y(NA) + Y(ND) \approx 1$  的能量守恒关系。  $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  低光强下, 供体端与受体端热耗散占比均较低, 其中 Y(NA) 仅在黑暗转光照的一瞬间出现, 之后随时间变化平缓, 都处于相对稳定状态。而 PS I 能量分配以 Y(I) 为主, 是能量耗散的主要途径, 表明低光下光能可有效驱动 PS I 光化学反应。  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  中光强下, PS I 能量分配向 Y(ND) 显著倾斜, Y(I) 适度降低, Y(NA) 维持相对稳定的水平, 整体体现“适度热耗散和高效光化学利用”的光保护策略。  $1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  高光强下, PS I 能量分配向 Y(ND) 和 Y(NA) 显著偏移, Y(I) 占比显

而  $800/1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强下主要通过  $\Phi_{\text{NPQ}}$  耗散掉过剩光能, 降低  $\Phi_{\text{PSII}}$  途径, 以实现能量平衡。

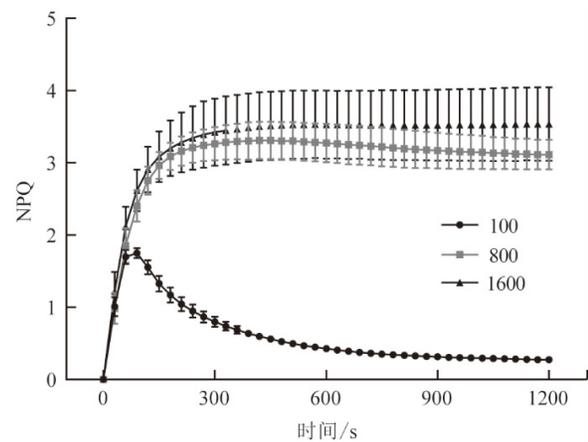


图 2 不同光强下澳洲坚果叶片 NPQ 的变化特征

著下降, 形成“以供体端热耗散为主导”的光保护模式。总的来看, 随着光强增加, PS I 吸收光能通过降低光化学和增强供体端和受体端热耗散, 以实现能量平衡的保护策略。

#### 2.5 动态光下澳洲坚果 PS II 的 $F_v'/F_m'$ 和 NPQ 的动态变化特征

在“4 min 低光 ( $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) + 3 min 中/高光 ( $800/1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )”交替波动光模式下, 澳洲坚果 PS II 的  $F_v'/F_m'$  与 NPQ 呈显著负相关, 二者协同呈现周期性动态响应(图 5)。  $F_v'/F_m'$  整体表现为“中/高光抑制、低光修复”的波动规律(图 5A): 3 min 中/高光阶段  $F_v'/F_m'$  均降至较低水平且无显著差异, 而 4 min 低光阶段其值均呈回升趋势, 其中  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光照后的低光阶段恢复程度显著高于  $1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  处理; 随着 4 个波动周期的重复,  $F_v'/F_m'$  的波动幅度逐渐收窄并趋于稳定, 表明波动的低光对 PS II 活性恢复具有

关键作用,且光系统的环境适应性随周期重复逐步增强。与之反向的是NPQ的响应特征(图5B):中/高光阶段NPQ可快速升至稳定峰值,且诱导速率与光照强度呈正相关;低光阶段NPQ则呈缓慢弛豫下降趋势,其弛豫程度与前一阶段光照强度

呈负相关,1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照后NPQ弛豫不完全,存在明显“记忆效应”;随波动周期重复,NPQ的诱导效率逐步提升,过剩光能越强,NPQ诱导幅度越大,热耗散能力越强,可有效缓解PS II的高光抑制。

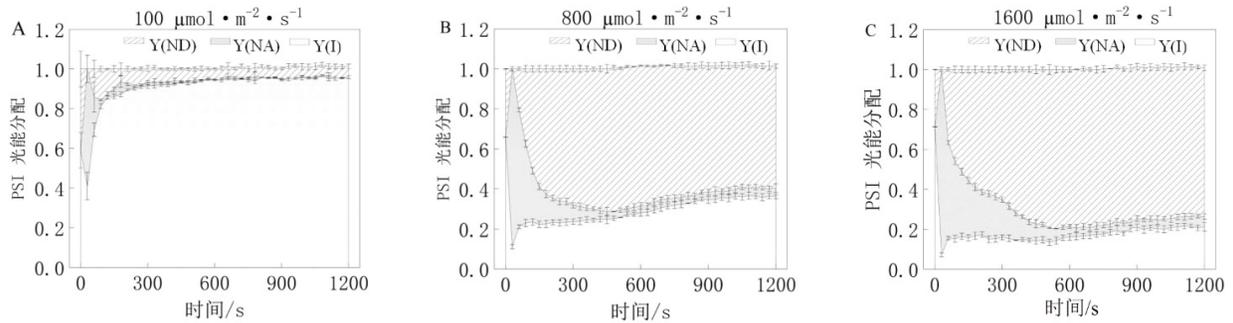


图4 不同光强下澳洲坚果PSI能量分配特征

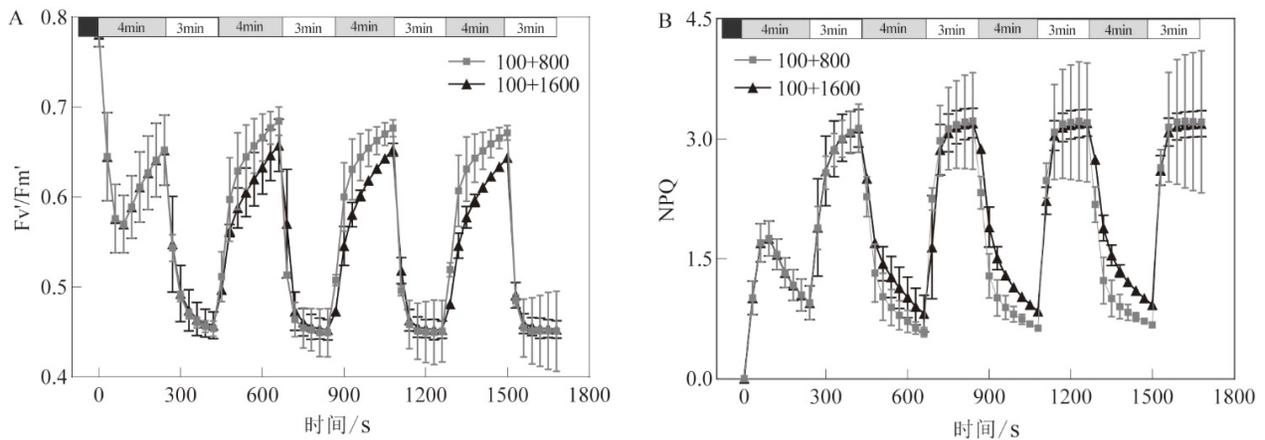


图5 波动光下澳洲坚果Fv'/Fm'和NPQ的动态变化特征

### 3 讨论

本研究以澳洲坚果为对象,通过叶绿素荧光技术解析动态与稳态光照下PS II与PS I的功能协同性及能量分配规律,明确了其以NPQ热耗散为核心的光保护机制,为高光效栽培与品种选育提供了生理依据。植物光系统对异质光环境的适应性调控是光合生理研究的重要议题,澳洲坚果的光响应特征与其热带亚热带分布区的光照波动特性高度适配,这与Zhang等<sup>[13]</sup>对耐阴植物三七(*Panax notoginseng*)的研究结论相似,即此类植物均进化出特异性策略平衡光能利用与机构保护。在稳态光环境中,PS II的Fv'/Fm'随光强升高显著下降,高光下持续维持低值,而NPQ呈递

增趋势,该现象与杨为海等<sup>[4]</sup>在高温胁迫下观察到的澳洲坚果光合参数变化特征一致,体现了光系统“效率下调-机构保护”的共性响应逻辑;PS II能量分配在低光下以 $\Phi_{PSII}$ 为主、中/高光下向 $\Phi_{NPQ}$ 倾斜,PS I则通过增强Y(ND)和Y(NA)维持电子传递稳态,二者形成的协同保护效应,与Huang等<sup>[12]</sup>在复苏植物中发现的光保护机制相符,且800  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 因处于光适应高效区间而表现出更优的光能利用与保护平衡,1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 则超出光保护阈值<sup>[9]</sup>。

与稳态光环境不同,波动光下澳洲坚果光系统呈现“高光抑制-低光修复”的周期性特征,Fv'/Fm'波动幅度随周期重复逐渐减小,NPQ与之呈显著负相关且存在“记忆效应”,该响应印证了

Allahverdiyeva 等<sup>[14]</sup>提出的波动光“渐进适应”理论,其本质与类囊体膜质子梯度及 PsbS 蛋白活性的动态调节相关<sup>[15]</sup>。现有澳洲坚果光合研究多聚焦稳态光下的参数差异<sup>[3,7]</sup>,而本研究通过同步解析 PS II 与 PS I 的协同响应,明确了动态光下的能量分配量化关系与光保护网络核心路径,填补了该领域研究空白;从生产实践来看,为应对云南干热河谷主产区的高光高温胁迫,可通过将冠层透光率调控至  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  区间,以兼顾光合效率与光抑制的平衡。

总的来看,澳洲坚果通过 PS II 与 PS I 的协同调节,构建起以 NPQ 热耗散为核心、能量分配动态优化为支撑的光保护机制,其光响应的剂量效应与周期适应性特征,是对热带亚热带异质光环境的高效适应策略。本研究结果可为澳洲坚果光环境精准调控与高光效品种选育提供生理依据,也为木本经济植物的光生理研究提供参考范式。

## 参考文献:

- [1] 康专苗,郭广正,王代谷,等. 不同澳洲坚果品种果实矿质营养特性的综合评价[J]. 经济林研究,2024,42(3): 86-94.
- [2] 贺熙勇,倪书邦. 世界澳洲坚果种质资源与育种概况[J]. 中国南方果树,2008,37(2):34-38.
- [3] 杨虹霞,付小猛,龙春瑞,等. 三个澳洲坚果品种在云南干热河谷区的光合特性分析[J]. 热带农业科学,2022,42(6):1-6.
- [4] 杨为海,曾辉,万继锋,等. 高温条件下澳洲坚果叶片黄化的生理特性[J]. 热带作物学报,2021,42(3): 830-838.
- [5] 李思敏,贺熙勇,杨丽萍,等. 水氮互作对澳洲坚果光合生理效应和果实品质的研究[J]. 中国南方果树,2025,54(5):13-20.
- [6] 艾静汶,刘功德,黄欣欣,等. 澳洲坚果产业发展现状与趋势[J]. 食品工业,2018,39(11):282-285.
- [7] 马静,宫丽丹,彭志东,等. 不同品种澳洲坚果叶片叶绿素荧光特性的研究[J]. 中国南方果树,2020,49(5): 73-77.
- [8] 王文林,陈海生,郑树芳,等. 6个澳洲坚果品种光合特性差异分析[J]. 热带农业科学,2019,39(9):74-80.
- [9] 马静,吴超,贺熙勇,等. 澳洲坚果光合-光响应曲线模型拟合比较[J]. 热带农业科技,2023,46(3):1-6.
- [10] 岳海,何双凌,陈宇春,等. 不同整形方式对澳洲坚果植株冠层生理特性、产量及品质的影响[J]. 中国油料作物学报,2024,46(6):1382-1389.
- [11] 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.
- [12] HUANG W, YANG SJ, ZHANG SB, et al. Cyclic electron flow plays an important role in photoprotection for the resurrection plant *Paraboea rufescens* under drought stress [ J ]. Planta,2012,235(4):819-828.
- [13] ZHANG JY, ZHANG QH, SHUANG SP, et al. The responses of light reaction of photosynthesis to dynamic sunflecks in a typically shade-tolerant species *Panax notoginseng* [ J ]. Frontiers in Plant Science,2021,12:718981.
- [14] ALLAHVERDIYEVA Y, SUORSA M, TIKKANEN M, et al. Photoprotection of photosystems in fluctuating light intensities [ J ]. Journal of Experimental Botany,2015,66(7):2427-2436.
- [15] MÜLLER P, LI XP, NIYOGI KK. Non-photochemical quenching: a response to excess light energy [ J ]. Plant Physiology,2001,125(4):1558-1566.