

引用格式: 卢新元, 张靓靓, 朱逸凡, 等. 基于生理驱动的花叶矢竹叶色变化的温度效应[J]. 浙江农林大学学报, 2026, 43(4): 775–783. LU Xinyuan, ZHANG Liangliang, ZHU Yifan, et al. Physiological responses of *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji* leaf color changes to temperature[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2026, 43(4): 775–783.

基于生理驱动的花叶矢竹叶色变化的温度效应

卢新元, 张靓靓, 朱逸凡, 杨海芸

(浙江农林大学 竹业科学与技术教育部重点实验室/竹子研究院, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】温度对植物叶色变化有重要影响, 花叶矢竹 *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji* 观赏价值高, 但叶色变化明显, 探讨温度对花叶矢竹白叶转绿的生理影响, 可为竹子叶色变异机制研究提供参考。【方法】将花叶矢竹花叶株分别置于不同温度 (15、25 和 35 °C) 处理 30 d, 以自然温度为对照 (ck), 分析温度对花叶矢竹白叶颜色、光合色素、叶绿素前体物质、叶绿体超微结构和光系统性能的影响。【结果】25 °C 处理下, 白叶全部复绿, 光合色素质量分数显著高于其他处理 ($P < 0.05$); 叶绿素合成前体物质中, 25 °C 处理下的白叶从粪卟啉原 III (Coprogen III) 到原卟啉 IX (Proto IX) 相对含量迅速提升, 提升的幅度显著高于 ck ($P < 0.05$), 且质量分数从大到小依次为: 25、35、15 °C 处理; 25 °C 处理下, 白叶的叶绿体基粒和片层类囊体清晰, 而 ck 和 15 °C 处理下均未形成正常的基粒类囊体, 35 °C 处理下类囊体降解多杂质; 25 °C 处理下叶片在光诱导后出现 O、J、I、P 相, 叶片单位反应中心密度 (RC/CS₀)、量子产额 (ΦP_0 、 ΦE_0) 和性能指数 (PI_{ABS}) 均显著高于 ck ($P < 0.05$), 从高到低依次为: 25、15、35 °C 处理, 光系统 II (PS II) 中 K 点的荧光强度变化 (W_k) 和 J 点的可变荧光 (V_j) 均下降, 白叶 25 °C 处理下光系统 II 的整体性能提升; 同时 25 °C 处理下白叶光系统 I (PS I) 最大氧化还原能力 ($\Delta I/I_0$) 和光系统间协调性 ($\Phi_{PS I/PS II}$) 均高于 15 和 35 °C 处理, PS I 活性提升。【结论】温度通过影响花叶矢竹的叶绿素前体物质造成光合色素累积水平的差异, 导致 PS I 和 PS II 性能的变化, 进而影响叶绿体基粒类囊体的组装, 综合表现为 25 °C 处理促进白叶复绿, 35 °C 处理抑制白叶复绿。图 6 表 3 参 29

关键词: 花叶矢竹; 温度处理; 叶色变化; 生理特性

中图分类号: S795 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2026)04-0775-09

Physiological responses of *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji* leaf color changes to temperature

LU Xinyuan, ZHANG Liangliang, ZHU Yifan, YANG Haiyun

(Key Laboratory of Bamboo Science and Technology, Ministry of Education/Bamboo Industry Institute, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] Temperature has a significant impact on the color changes of plant leaves. *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji* has high ornamental value, but its leaf color changes significantly. Exploring the physiological effects of temperature on greening of white leaves in *P. japonica* f. *akebonosuji* can provide a reference for the research on mechanism of leaf color variation in bamboo. [Method] *P. japonica* f. *akebonosuji* plants with variegated leaves were placed in constant temperature environments of 15, 25 and 35 °C for 30 days, with natural temperature as the control (ck). The effects of temperature on color of white leaves, content of photosynthetic pigments, content of chlorophyll precursor substances, ultrastructure of chloroplasts, and performance of photosystems were analyzed. [Result] Under 25 °C treatment, all the white leaves turned green again, and the content of photosynthetic pigments was significantly higher than the other treatments

收稿日期: 2025-05-15; 修回日期: 2026-03-17

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31901370)

作者简介: 卢新元 (ORCID: 0000-0001-9814-0412), 从事竹林培育研究。E-mail: 2392677924@qq.com。通信作者: 杨海芸 (ORCID: 0000-0001-8446-2007), 副教授, 博士, 从事分子育种与竹子种苗繁育研究。E-mail: yhy2006@zafu.edu.cn

($P < 0.05$). Among chlorophyll synthesis precursor substances, the relative content of coproporphyrinogen III to protoporphyrin IX in white leaves under 25 °C treatment increased rapidly, with a significantly higher increase than ck ($P < 0.05$), and the quality scores were ranked from highest to lowest as follows: 25, 35, 15 °C treatments. Under 25 °C treatment, the grana and lamellar thylakoids of chloroplasts in white leaves were clear, while no normal grana thylakoids were formed under ck and 15 °C treatment, and the thylakoids in 35 °C treatment were degraded with many impurities. After light induction, the white leaves under 25 °C treatment showed O, J, I, and P phases. Density of reaction centers per unit area (RC/CS_O), quantum yield (ϕP_O , ϕE_O), and performance index (PI_{ABS}) were significantly higher than ck ($P < 0.05$), from highest to lowest: 25, 15, 35 °C treatments. Fluorescence intensity change at point K (W_K) and variable fluorescence at point J (V_J) in photosystem (PS) II both decreased, indicating an overall improvement in the performance of PS II under 25 °C treatment with white leaves. At the same time, $\Delta I/I_O$ and $\Phi_{PS I / PS II}$ values of white leaves under 25 °C treatment were higher than those under 15 and 35 °C, and activity of PS I increased. [Conclusion] Temperature affects the content of chlorophyll precursor substances in leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji*, leading to differences in accumulation level of photosynthetic pigments, which in turn causes changes in performance of PS I and PS II, and affects the assembly of grana thylakoids in chloroplasts. The overall effect is that 25 °C treatment promotes the greening of white leaves, while 35 °C treatment inhibits it. [Ch, 6 fig. 3 tab. 29 ref.]

Key words: *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji*; temperature treatment; leaf color variation; physiological characteristics

竹类植物因其形态多样性和生态适应性在景观营造中具有独特价值,是园林植物中的重要观赏类群。花叶矢竹 *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji* 是原产于日本的珍稀观赏竹矢竹 *P. japonica* 的一个变型,为混生竹种。叶片分为白叶、绿叶以及白绿色条纹叶,具有较高的观赏价值,其叶色存在不规则的变异,部分花叶叶片白色部位会逐渐恢复绿色(复绿现象)。

关于花叶竹类的叶色变异规律,目前已开展了一些研究^[1-2]。陈凌艳等^[3]对银丝竹 *Bambusa multiplex* ‘Silverstripe’ 研究发现:造成叶片白化现象的原因是白叶叶片在叶绿素生物合成过程中明显受阻,导致叶绿体类囊体的形成受到抑制,进而影响了叶绿体的正常发育。徐薪璐等^[4]对靛竹 *Sasaella glabra* ‘Albostriata’ 不同发育时期的叶片研究发现:黄区相比于绿区,存在指状臂细胞层数少、叶绿体发育异常以及叶绿素合成受阻的现象。同时,植物叶色突变机制受外部环境的影响,温度是其中重要的影响因素^[5]。目前,温度对植物叶色变化的研究集中在水稻 *Oryza sativa*、小麦 *Triticum aestivum*、辣椒 *Capsicum annuum*、黄瓜 *Cucumis sativus* 以及羽衣甘蓝 *Brassica oleracea* var. *acephala* 等植物中^[6-10]。高温胁迫下,水稻在幼苗期会缺失 *TCM5* 基因,影响叶绿体发育,导致叶色白化^[11]。LIU 等^[12]对高温处理下中华金叶榆 *Ulmus pumila* ‘jinye’ 的研究发现:金叶榆叶片在高温胁迫下光合色素含量降低、叶绿体结构遭到破坏以及丧失了光合能力,其叶片颜色从金黄色转变为白色。这些研究都证明植物叶色受到温度的影响,但温度对竹类植物叶色变化的影响尚缺乏报道。因此,本研究以花叶矢竹白叶为研究对象,以自然温度下新生白叶为对照,通过3个恒定温度(15、25、35 °C)处理,研究其叶片光合色素水平、叶绿素合成前体物质相对含量、光系统(PS I、PS II)特性以及叶绿体超微结构,探讨温度对花叶矢竹白叶发育生理特性的影响,为进一步开展竹子叶色变异分子机制研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

试验地点为浙江省杭州市临安区浙江农林大学校园内,试验材料为浙江农林大学智能温室的花叶矢竹花叶株的盆苗(育苗盆口径为25 cm),选取有新展开白叶的花叶株(生长健壮、高度相差不大),标记同一时期、同一位置展开的白叶,分别放置于15、25和35 °C的人工培养箱(白天16 h,黑夜8 h,光照为 $180 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,空气相对湿度为70%),以自然温度下生长的花叶株白叶为对照组(ck),每处理6

盆, 共 24 盆。培养 30 d 后分别取样, 每处理取 18 片叶子。试验时间为 2024 年 4 月 (日最高和最低温度分别为 21 和 12 °C, 平均温度为 16.5 °C)、12 月 (日最高和最低温度分别为 18 和 -3 °C, 平均温度为 11 °C), 2 个时间段均为花叶株白叶伸展的时期, 且没有出现复绿现象。后续测定结果均取 2 次试验的平均值。

1.2 方法

1.2.1 叶片光合色素测定 花叶矢竹白叶光合色素测定参考李合生^[13]的方法: 称取 0.5 g 叶片, 去中脉并剪碎后, 置于带盖试管中, 加入 5.00 mL 叶绿素提取液 [$V(\text{丙酮}):V(\text{无水乙醇}):V(\text{纯水})=4.5:4.5:1.0$], 室温下遮光萃取 12 h, 以提取液为空白对照, 在波长 663、645 和 470 nm 处测定吸光度, 并计算叶绿素 a (Chl a), 叶绿素 b (Chl b) 及类胡萝卜素的质量分数, 重复 3 次。

1.2.2 叶绿素合成前体测定 δ -氨基乙酰丙酸 (ALA) 测定参照 DEI^[14]的方法: 称取 0.5 g 叶片, 在液氮中研磨成粉末, 加入质量分数为 4% 的三氯乙酸溶液, 将总体积调整至 20 mL。接着, 将混合液在 $12\,000\text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$ 条件下离心 15 min 后, 取 5.00 mL 上清液, 加入 0.15 mL 乙酰丙酮和 2.35 mL 醋酸钠溶液。将混合物置于沸水浴中加热 10 min, 之后冷却至室温。取 2.00 mL 处理后的液体, 加入 2.00 mL Ehrlich-Hg 试剂, 在避光条件下显色 15 min。最后, 在 553 nm 波长处测量吸光度。

胆色素原 (PBG) 测定参照 BOGORAD^[15]的方法: 称取 0.5 g 叶片, 在液氮中充分研磨后, 加入 5.00 mL 提取缓冲液 (含 $0.6\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Tris, $0.1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 EDTA, pH 为 5.8)。将混合液在 $12\,000\text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$ 条件下离心 15 min 后, 取 2.00 mL 上清液, 加入 2.00 mL Ehrlich-Hg 试剂, 在避光环境中显色 15 min。最后, 在 553 nm 波长处测定吸光度。

尿卟啉原 III (Urogen III) 和粪卟啉原 III (Coprogen III) 测定参照 BOGORAD^[15]的方法: 称取 1.0 g 叶片, 在液氮中研磨后, 加入 10.00 mL 提取缓冲液 ($0.067\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$, pH 为 6.8 的磷酸缓冲液), 混合液离心后, 取 5.00 mL 上清液, 加入 0.25 mL 质量分数为 1% 的亚硫酸钠溶液, 剧烈震荡后用强光照 20 min。随后, 用冰醋酸将溶液 pH 调至 3.5, 并用 10.00 mL 的乙醚萃取 3 次, 测定水相在 405.5 nm 处的吸光度。最后, 将上述乙醚萃取液用 $0.1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的盐酸萃取 3 次, 测定盐酸相在 399.5 nm 处的吸光度。

原卟啉 IX (Proto IX)、镁原卟啉 IX (Mg-Proto IX) 和原脱植基叶绿素 (Pchlide) 测定参照杨海芸^[16]的方法: 称取 1.0 g 叶片, 液氮研磨后加入 25.00 mL 质量分数为 80% 的丙酮, 离心后取上清液, 分别在波长 575、590 和 628 nm 处测定吸光度。

1.2.3 透射电镜样品制作与观察 取处理后的花叶矢竹白叶, 避开叶脉, 用刀片割成 $1\text{ mm}\times 3\text{ mm}\times 1\text{ mm}$ 大小, 在质量分数为 2.5% 的戊二醛中固定, 抽真空至样品沉底。在 4 °C 固定一晚后, 倾倒该固定液, 用磷酸缓冲液冲洗。接着, 将样品用质量分数为 1% 的锇酸溶液固定后, 用磷酸缓冲液清洗。在此基础上, 采用不同浓度的乙醇进行脱水处理, 再分别用质量分数为 90% 和 95% 的丙酮溶液处理, 最后经过 2 次纯丙酮处理。将样品使用包埋剂与丙酮的混合液 (体积比为 1:1) 处理, 再用其混合液 (体积比为 3:1) 处理; 置于纯包埋剂中一夜, 浸渍后在 70 °C 过夜处理, 经切片染色, 用 Hitachi H-7650 型透射电镜观察^[17]。

1.2.4 叶绿素荧光参数测定 参照王妮等^[18]的方法: 花叶矢竹叶片经过暗适应 15 min 后, 使用 M-PEA 多功能植物效率分析仪测量叶绿素荧光诱导动力学曲线, 计算 PS I 和 PS II 中的各项指标。

1.3 数据处理与分析

用 Excel 处理数据, 数据均为平均值 $\pm$ 标准差; 用 SPSS 27 进行方差分析, 显著水平为 0.05; 利用 Origin 2022 作图。

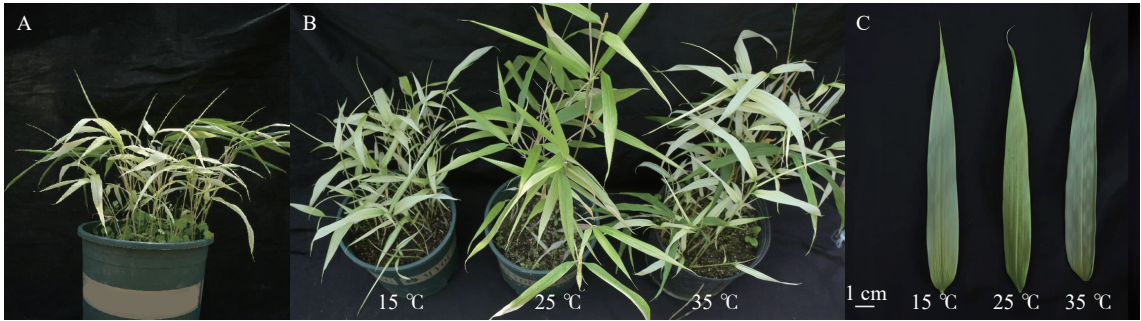
2 结果与分析

2.1 不同温度对花叶矢竹白叶叶色表型的影响

由图 1 可知: 花叶矢竹花叶在不同温度下培养 30 d 后, 叶片呈现出不同的复绿程度。25 °C 处理下, 花叶矢竹花叶株全盆白叶叶片复绿, 新展开叶从叶脉中部开始出现复绿现象 (图 1 C), 直至全株复绿; 而 15 °C 处理下全盆白叶叶片基部呈淡绿色, 35 °C 处理下花叶株白叶维持白色。

2.2 不同温度对花叶矢竹白叶光合色素的影响

由表 1 可知: 不同温度下花叶矢竹白叶光合色素存在差异。15 和 25 °C 处理下白叶 Chl a、Chl b 和



A. 对照组(ck); B. 不同温度处理30 d后花叶矢竹花叶株; C. 不同温度处理30 d后花叶矢竹白叶叶片。

图 1 不同温度处理前后花叶矢竹白叶的表型特征

Figure 1 Morphological characteristics of white leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji* before and after different temperature treatments

总叶绿素的质量分数均显著高于 ck ($P<0.05$), 而 35 °C 处理低于 ck。其中, 25 °C 处理下 Chl a、Chl b、总叶绿素的质量分数以及 Chl a/b 最高, 分别是 ck 的 3.8、2.6、3.4 及 1.5 倍, 是 15 °C 处理的 3.2、2.0、2.7 及 1.6 倍; 15 和 35 °C 处理的类胡萝卜素质量分数显著低于 ck ($P<0.05$), 而 25 °C 处理仍高于 ck, 达到最大, 是 ck 的 1.7 倍。总之, 不同处理叶绿素类质量分数从大到小依次为: 25 °C、15 °C、ck、35 °C 处理, 而类胡萝卜素质量分数从大到小依次为: 25 °C、ck、15 °C、35 °C 处理。这表明 25 °C 处理促进花叶矢竹白叶复绿, 而 35 °C 处理抑制花叶矢竹白叶复绿, 15 °C 处理则延缓复绿。

表 1 不同温度处理下花叶矢竹白叶的光合色素

Table 1 Photosynthetic pigment in white leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji* under different temperatures

温度/°C	Chl a/(μg·g ⁻¹)	Chl b/(μg·g ⁻¹)	总叶绿素/(μg·g ⁻¹)	类胡萝卜素/(μg·g ⁻¹)	Chl a/b
ck	62.41±0.16 c	39.66±0.29 c	102.07±0.25 c	57.35±0.07 b	1.57±0.01 b
15	75.60±0.14 b	51.44±0.49 b	127.05±0.63 b	29.81±0.10 c	1.47±0.01 b
25	239.10±0.61 a	103.30±0.67 a	342.48±1.29 a	95.67±0.13 a	2.31±0.01 a
35	31.48±1.24 d	33.96±2.05 d	65.44±1.71 d	24.04±0.44 d	0.92±0.07 c

说明: 同列不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。

2.3 不同温度对花叶矢竹白叶叶绿素合成前体物质的影响

由表 2 可知: 不同温度下花叶矢竹白叶叶绿素合成前体物质的质量分数存在显著差异 ($P<0.05$)。与 ck 相比, 虽然不同温度下 δ-氨基乙酰丙酸、尿卟啉原Ⅲ、粪卟啉原Ⅲ的质量分数均有显著差异 ($P<0.05$), 但其倍数均在 3 倍以内。而 25 °C 处理下, 白叶原卟啉Ⅸ、镁原卟啉Ⅸ、原脱植基叶绿素的质量分数分别是 ck 的 4.7、6.1、11.2 倍。结果表明: 花叶矢竹白叶 25 °C 处理下出现复绿, 可能与原卟啉Ⅸ、镁原卟啉Ⅸ、原脱植基叶绿素的增加有关。

表 2 不同温度处理下花叶矢竹白叶的叶绿素合成前体物质

Table 2 Chlorophyll synthesis precursors in white leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji* under different temperatures

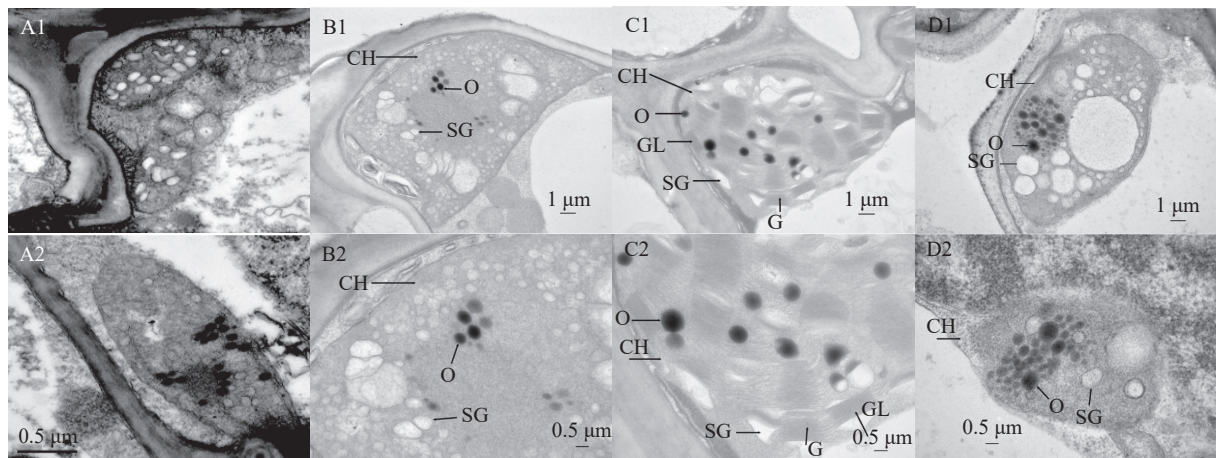
温度/°C	δ-氨基乙酰丙酸/ (μmol·g ⁻¹)	胆色素原/ (μmol·g ⁻¹)	尿卟啉原Ⅲ/ (mol·g ⁻¹)	粪卟啉原Ⅲ/ (mol·g ⁻¹)	原卟啉Ⅸ/ (μmol·g ⁻¹)	镁原卟啉Ⅸ/ (μmol·g ⁻¹)	原脱植基叶绿素/ (μmol·g ⁻¹)
ck	1.36±0.02 b	2.11±0.05 c	28.58±0.09 d	63.39±0.33 b	44.20±0.47 d	18.47±0.23 d	7.77±0.32 d
15	1.18±0.04 d	4.67±0.03 a	31.63±0.22 c	62.03±0.45 c	53.21±0.87 c	23.65±0.14 c	11.31±0.33 c
25	1.27±0.09 c	3.69±0.02 b	32.24±0.24 b	59.99±0.00 d	205.84±0.43 a	113.41±0.12 a	86.70±0.12 a
35	1.46±0.04 a	3.69±0.01 b	35.28±0.16 a	66.81±0.17 a	96.15±1.01 b	44.36±0.18 b	23.83±0.31 b

说明: 同列不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。

2.4 不同温度对花叶矢竹白叶超微结构的影响

通过对花叶矢竹白叶的叶绿体结构进行观察发现, 与 ck(图 2A1~A2) 相比, 15 °C 处理下的白叶叶绿体内, 淀粉粒堆叠在一起但未形成类囊体(图 2B1~B2); 25 °C 处理下的白叶叶绿体结构中, 类囊体片层结构堆叠紧实, 基粒结构清晰, 嗜锇颗粒零散分布在叶绿体内(图 2C1~C2); 35 °C 处理下的白叶叶绿体内, 淀粉粒仍分散分布, 且未见明显的堆叠(图 2D1~D2)。由此可知, 25 °C 处理下花叶矢竹白叶叶绿体

形成类囊体；15 ℃ 处理延缓了花叶矢竹白叶叶绿体类囊体的垛叠，而 35 ℃ 处理能抑制淀粉粒垛叠形成类囊体，15 和 35 ℃ 处理都造成了叶绿体发育异常，使花叶矢竹白叶没有出现复绿现象。



A1~A2. ck; B1~B2. 15 ℃ 处理下的白叶; C1~C2. 25 ℃ 处理下的白叶; D1~D2. 35 ℃ 处理下的白叶; CH. 叶绿体; SG. 淀粉粒; O. 嗜银颗粒; G. 基粒; GL. 基粒片层。

图 2 不同温度处理下花叶矢竹白叶的超微结构

Figure 2 Ultrastructure of white leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji* under different temperature treatments

2.5 不同温度对花叶矢竹白叶光系统性能的影响

2.5.1 不同温度下花叶矢竹白叶叶绿素荧光诱导曲线的差异 由图 3 可知：25 ℃ 处理下的花叶矢竹白叶与其他白叶的叶绿素荧光诱导曲线有明显差异。与 ck 相比，25 ℃ 处理下的白叶经过暗适应后，曝光的荧光强度高，且呈现 O、J、I、P 相，并伴随着明显的荧光上升和逐渐平缓的趋势；而 15 和 35 ℃ 处理下的白叶经暗适应后，曝光的荧光强度未见明显上升。这表明花叶矢竹白叶经 25 ℃ 处理后，其 PS II 活性得以恢复；而 15 和 35 ℃ 处理下，其 PS II 活性受到抑制，与 ck 相近。

2.5.2 不同温度对花叶矢竹白叶叶绿素荧光参数的影响 由表 3 可知：与 ck 相比，25 ℃ 处理下的花叶矢竹白叶反应中心密度 (RC/CS_0)、量子产额、能量分配比率以及性能指数中的各项指标都显著提高 ($P < 0.05$)。但在比活性参数中，单位反应中心吸收的光量 (ABS/RC)、单位反应中心热耗散的能量 (DI_0/RC) 均低于 ck，分别是 ck 的 7.3% 和 2.3%；15 ℃ 处理的 ABS/RC 、 DI_0/RC 也低于 ck，是 ck 的 42.1% 和 38.1%；35 ℃ 处理与 ck 无显著差异。

与 ck 相比，3 个温度下被单位反应中心捕获的光量 (TR_0/RC) 和单位反应中心用于电子传递的能量 (ET_0/RC) 均无显著差异，25 ℃ 处理的 RC/CS_0 增长了 150 倍，量子产额中最大 PS II 的光能转换效率 [$\phi P_0(F_v/F_m)$] 增长了 10.4 倍，PS II 吸收光能后进行电子转移的量子产额 (ϕE_0) 增长了 15 倍，能量分配比率中反应中心向下传递电子的能力 (ψ_0) 提高了 44.8%，从光子的吸收至电子传递链的还原性能指数 (PI_{ABS}) 从 0 提升至 0.66。

2.5.3 不同温度对花叶矢竹白叶 PS II 光反应中心电子供体侧及受体侧性能的影响 K 点的荧光强度变化 (W_k) 反映 PS II 供体侧的变化，J 点的可变荧光 (I_j) 反映受体侧的变化。由图 4A 可知：与 ck 相比，25 ℃ 处理下 W_k 显著降低 ($P < 0.05$)，下降了 44.2%；15 和 35 ℃ 处理白叶与 ck 无显著差异。这表明 25 ℃ 处理后的白叶 PS II 供体侧放氧复合体之后的电子传递链得到恢复，而 15 和 35 ℃ 处理的白叶 PS II 供体侧仍受到抑制。由图 4B 可知：与 ck 相比，35 ℃ 处理下 I_j 显著提升 ($P < 0.05$)，而 25 ℃ 处理的白叶 I_j 虽

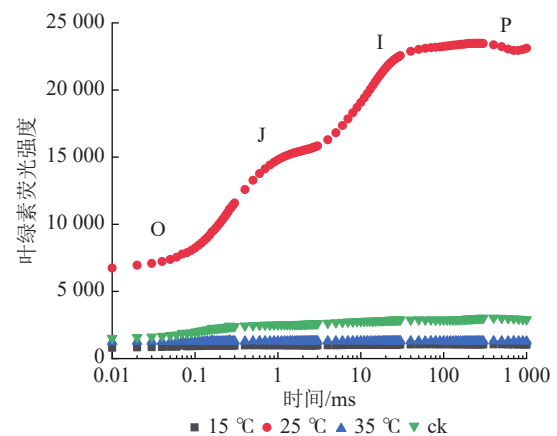


图 3 不同温度处理下花叶矢竹白叶之间的叶绿素荧光诱导动力学曲线

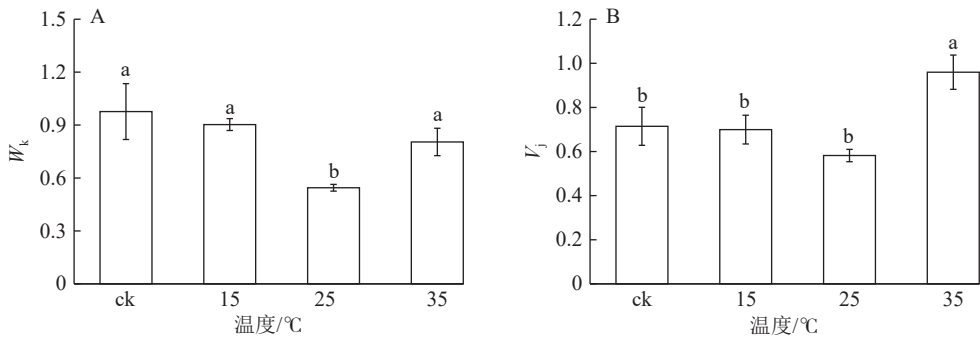
Figure 3 Dynamic curves for chlorophyll a fluorescence of white leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji* under different temperature treatments

表 3 不同温度处理下花叶矢竹白叶叶绿素荧光参数的变化

Table 3 Changes in chlorophyll fluorescence parameters of the white leaves of <i>P. japonica</i> f. <i>akebonosuji</i> under different temperatures					
温度/℃	ABS/RC	DI _O /RC	TR _O /RC	ET _O /RC	RC/CS _O
ck	41.23±2.19 a	37.42±3.15 a	3.41±0.96 a	2.32±0.26 a	12.5±3.91 b
15	17.35±5.49 b	14.27±5.49 bc	3.13±0.07 a	0.95±0.22 a	53.2±29.0 b
25	3.02±0.30 c	0.85±0.24 c	2.18±0.06 a	0.91±0.08 a	1 876.9±438.6 a
35	30.21±5.84 ab	28.13±6.54 ab	2.07±0.71 a	0.15±0.01 a	18.70±6.80 b

温度/℃	φP _O (F _v /F _m)	φE _O	ψ _O	PI _{ABS}
ck	0.07±0.04 b	0.02±0.01 b	0.29±0.11 a	0.00±0.00 b
15	0.17±0.09 b	0.05±0.02 b	0.27±0.06 a	0.00±0.00 b
25	0.73±0.05 a	0.30±0.02 a	0.42±0.03 a	0.66±0.18 a
35	0.08±0.02 b	0.01±0.00 b	0.04±0.00 b	0.00±0.00 b

说明：同列不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。



不同小写字母表示不同处理下差异显著 ($P<0.05$)。

图 4 不同温度处理下花叶矢竹白叶 K 点的荧光强度变化 (W_k) 和 J 点的可变荧光 (V_j)

Figure 4 Changes in fluorescence intensity at K point (W_k) and variable fluorescence at J point (V_j) of white leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji* under different temperatures

无显著差异，但与 ck 相比仍下降了 18.5%，表明 35 ℃ 处理的白叶 PS II 受体侧性能受到严重抑制，而 25 ℃ 处理白叶 PS II 受体侧性能开始恢复。

2.5.4 不同温度对花叶矢竹白叶 PS I 性能的影响

如图 5 所示：与 ck 相比，不同温度下白叶叶片 PS I 对 820 nm 处的光吸收量差异较小。PS I 的最大氧化还原活性 ($\Delta I/I_0$) 是对其性能的综合评价。由图 6A 可知：与 ck 相比，15 ℃ 处理下 $\Delta I/I_0$ 显著下降 ($P<0.05$)，降幅达 62.8%，而 25 和 35 ℃ 处理均无明显差异，表明 15 ℃ 处理下白叶 PS I 的最大氧化还原活性受到显著抑制 ($P<0.05$)。

2.5.5 不同温度对花叶矢竹白叶 PS II 与 PS I 间协调性 ($\Phi_{PS\ I/PS\ II}$) 的影响 如图 6B 所示：与 ck 相比，25 ℃ 处理的白叶叶片 PS I 与 PS II 间协调性未发生显著变化，但 15 和 35 ℃ 处理出现显著差异 ($P<0.05$)，分别下降了 66.1% 和 62.7%。结果表明：15 和 35 ℃ 处理后的白叶 PS II 与 PS I 间协调性受到抑制。

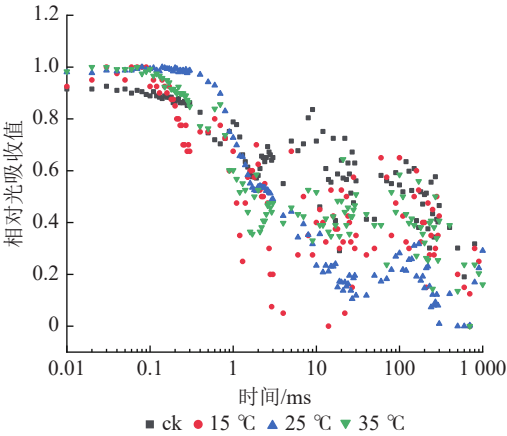


图 5 花叶矢竹白叶不同温度处理间的 PS I 820 nm 相对光吸收值变化

Figure 5 Changes of relative absorption of PS I 820 nm white leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji* under different temperature treatments

3 讨论

3.1 不同温度下叶绿素前体物质原卟啉IX的合成差异

高等植物叶色突变的主要原因是叶片中叶绿素含量的增加或减少^[19]，叶绿素含量变化受叶绿素合成

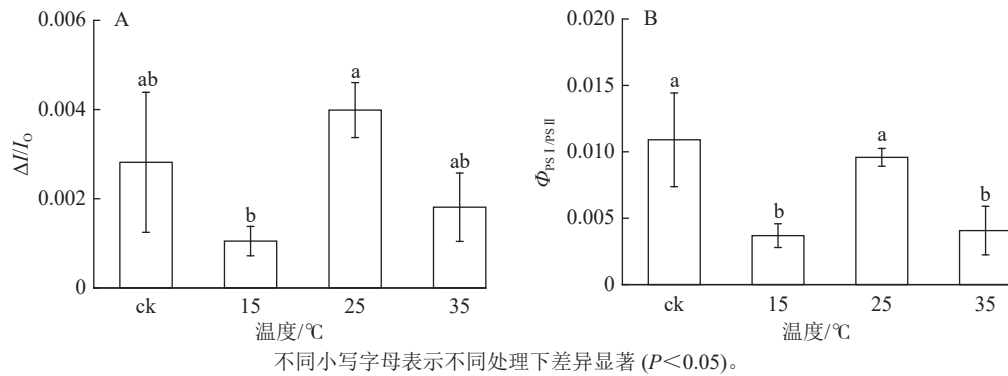


图 6 花叶矢竹白叶不同温度处理间的 PS I 最大氧化还原能力 ($\Delta I/I_0$) 及 PS I 与 PS II 之间的协调性变化 ($\Phi_{PS I/PS II}$)

Figure 6 PS I maximum ability of oxido-reduction ($\Delta I/I_0$) and coordination between PS I and PS II ($\Phi_{PS I/PS II}$) of the white leaves of *P. japonica* f. *akebonosuji* under different temperature treatments

前体物质的影响。本研究中,不同温度处理下花叶矢竹白叶叶绿素合成前体物质差异显著,变化位点位于粪卟啉原Ⅲ合成原卟啉Ⅸ;与ck相比,25℃处理后的白叶从原卟啉Ⅸ到原脱植基叶绿素的相对含量显著增加。毛晶晶等^[20]在分析低温胁迫下玉米幼苗转绿过程中叶绿素生物合成中间产物时发现:低温通过影响 δ -氨基乙酰丙酸到胆色素原和镁原卟啉Ⅸ向镁原卟啉甲酯的转化过程,抑制了玉米的转绿过程。在水稻突变体W1的研究中发现:低温下W1叶片叶绿素生物合成过程中 δ -氨基乙酰丙酸和胆色素原大量积累,而原卟啉Ⅸ、镁原卟啉Ⅸ和原脱植基叶绿素含量减少,表明低温使胆色素原转化原卟啉Ⅸ受阻^[21]。CHEN等^[22]对不同叶片表型的花叶唐竹 *Sinobambusa tootsik* ‘Huayetangzhu’ 研究中发现:叶色突变受叶绿素合成受阻影响,受阻位点位于粪卟啉原Ⅲ到原卟啉Ⅸ的转化。虽然不同植物叶绿素合成受阻点不同,但都导致叶绿素缺失,引起叶色突变。因此,花叶矢竹白叶在不同温度处理30 d后,叶绿素合成过程中原卟啉Ⅸ到原脱植基叶绿素质量分数的变化是导致叶色变化的直接原因。

3.2 不同温度下 PS I 和 PS II 性能的差异

温度作为重要的环境因素,能够影响并调节植物的光合作用。而叶绿素荧光参数是衡量光能吸收、利用、耗散和分配的重要指标,可通过叶绿素荧光参数研究 PS II 的功能变化,其中,利用植物对 820 nm 光的吸收,可以分析 PS I 的功能变化^[23]。耿仕丽等^[24]在对紫果西番莲叶 *Passiflora edulis* 进行低温胁迫后发现:随着低温胁迫时间的增加,紫果西番莲植株的叶绿素荧光参数各项指标都表现出下降趋势。夏溪等^[25]研究了杜鹃花 *Rhododendron simsii* 在高温胁迫下的叶绿素荧光响应,发现叶绿素荧光参数下降的幅度随高温胁迫程度的加强而增加。PS II 中, W_k 是反映 PS II 供体侧伤害程度的指标, V_j 代表受体侧 QA 之后电子传递链的受损程度, PI_{ABS} 能够衡量 PS II 整体性能, $\Delta I/I_0$ 则反映 PS I 的最大氧化还原能力,表示 PS I 的活性^[26]。本研究中,25℃处理后白叶的 PI_{ABS} 显著上升, W_k 、 V_j 下降,说明 25℃处理促进了花叶矢竹白叶 PS II 整体性能的提升,同时 $\Delta I/I_0$ 与 $\Phi_{PS I/PS II}$ 均未出现显著变化。15 和 35℃处理下的白叶 PI_{ABS} 和 W_k 均无显著差异,而 V_j 在 35℃处理下显著提高,说明 15 和 35℃处理下的花叶矢竹白叶 PS II 的整体性能无显著提升,但 35℃处理下的白叶 PS II 受体侧受伤,同时 $\Phi_{PS I/PS II}$ 均出现显著降低,而只有 15℃处理下的 $\Delta I/I_0$ 显著下降。因此,15℃处理下白叶是 PS I 本身受到损伤,导致协调性降低,而 35℃处理下白叶是由于 PS II 受体侧受损,导致协调性下降。

3.3 不同温度下类囊体垛叠对叶绿体结构差异的影响

植物叶绿体发育异常是导致叶色变化的主要原因之一。ZHANG 等^[27]在对海棠 *Malus spectabilis* 叶色突变体研究时发现:黄化叶片的叶绿体内包含不规则排列的小泡和更多的嗜锍颗粒,且类囊体层结构被破坏。在水稻突变体 *tcd9* 的研究中发现:20℃低温下的水稻叶绿体结构存在基粒片层堆叠不紧密以及缺乏结构良好的类囊体膜的问题^[28]。GAO 等^[29]在番茄 *Solanum lycopersicum* 突变体 *wv* 中发现:相比于成熟叶,低温处理下 *wv* 幼叶叶片叶绿体内缺乏规整的类囊体膜。不同植株叶色突变体的叶绿体结构存在差异,但都导致叶绿体发育异常。本研究中,与ck相比,25℃处理下的白叶叶绿体内具备完整的类囊体片层,且基粒结构清晰;而在 15℃处理下的白叶叶绿体内开始出现淀粉粒的垛叠,但未见明显

的类囊体; 35 ℃ 处理下的白叶叶绿体淀粉粒仍保持分散状态。因此, 不同温度对花叶矢竹白叶叶绿体中类囊体垛叠的影响, 阻碍了叶绿体的发育。

4 结论

花叶矢竹白叶发育与温度有着密切联系。25 ℃ 处理后的白叶叶绿素合成过程中, 从原卟啉IX到原脱植基叶绿素的相对含量显著增加, 致使光合色素显著增加, 叶绿体中出现完整的类囊体片层, PS II 供体侧和受体侧以及 PS I 的 $\Delta I/I_0$ 特性得到修复, PS II 和 PS I 协调性未明显降低, 光合性能得到提升; 15 ℃ 处理下白叶 Chl a 和 Chl b 质量分数显著提升, 叶绿体内出现淀粉粒的垛叠, 但 PS II 和 PS I 协调性显著降低; 35 ℃ 处理下白叶光和色素显著降低, 叶绿体内淀粉粒仍保持分散状态, 且协调性显著降低。因此, 25 ℃ 处理下花叶矢竹白叶出现复绿现象, 15 ℃ 处理延缓了白叶复绿现象, 35 ℃ 处理下白叶复绿现象受到了抑制。

5 参考文献

- [1] 安苗苗, 刘静, 郦元, 等. 花叶矢竹转录组中的转座子表达分析[J]. 浙江农林大学学报, 2016, 33(6): 935–943. AN Miaomiao, LIU Jing, LI Yuan, *et al.* Transposons expression analysis of transcriptome in *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji*[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2016, 33(6): 935–943. DOI: 10.11833/j.issn.2095-0756.2016.06.003.
- [2] 许冰清, 安苗苗, 姜可以, 等. 花叶矢竹叶绿体 *psbD* 基因的克隆与功能分析[J]. 浙江农林大学学报, 2015, 32(4): 557–565. XU Bingqing, AN Miaomiao, JIANG Keyi, *et al.* Cloning and functional analysis of the *psbD* gene in *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji*[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2015, 32(4): 557–565. DOI: 10.11833/j.issn.2095-0756.2015.04.010.
- [3] 陈凌艳, 何丽婷, 赖金莉, 等. 银丝竹不同叶色叶绿素合成及叶结构差异[J]. 森林与环境学报, 2017, 37(4): 385–391. CHEN Lingyan, HE Liting, LAI Jinli, *et al.* The variation of chlorophyll biosynthesis and the structure in different color leaves of *Bambusa multiplex* ‘Silverstripe’[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2017, 37(4): 385–391. DOI: 10.13324/j.cnki.jfcf.2017.04.001.
- [4] 徐薪璐, 蔡鸥, 赵婉琪, 等. 靛竹彩叶形成的细胞学以及光合色素[J]. 林业科学, 2023, 59(8): 40–51. XU Xinlu, CAI Ou, ZHAO Wanqi, *et al.* Changes in cytology and photosynthetic pigments during the formation of colored leaves of *Sasaella glabra* ‘Albostriata’[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2023, 59(8): 40–51. DOI: 10.11707/j.1001-7488.LYKX20220802.
- [5] 徐薪璐, 蔡鸥, 秦敏, 等. 植物叶色变异研究进展[J/OL]. 分子植物育种, 2022-05-17. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220517.1326.020.html>. XU Xinglu, CAI Ou, QIN Min, *et al.* Research progress on leaf color variation in plants[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2022-05-17. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220517.1326.020.html>.
- [6] GONG Xiaodi, JIANG Quan, XU Jianlong, *et al.* Disruption of the rice plastid ribosomal protein S20 leads to chloroplast developmental defects and seedling lethality[J]. *G3 Genes|Genomes|Genetics*, 2013, 3(10): 1769–1777. DOI: 10.1534/g3.113.007856.
- [7] DU Jingjing, WANG Junwei, SHAN Sicong, *et al.* Low-temperature-mediated promoter methylation relates to the expression of *TaPOR2D*, affecting the level of chlorophyll accumulation in albino wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(19): 14697. DOI: 10.3390/ijms241914697.
- [8] SUN Ying, MA Qilong, MAO Lianzhen, *et al.* Integrated transcriptome and metabolome analysis reveals the mechanism of carotenoid regulation in the yellowing-leaf mutant of pepper (*Capsicum annuum* L.) in response to different temperatures[J]. *Scientia Horticulturae*, 2024, 323: 112530. DOI: 10.1016/j.scienta.2023.112530.
- [9] LIU Weikang, CHEN Guangling, HE Mingming, *et al.* ABI5 promotes heat stress-induced chlorophyll degradation by modulating the stability of MYB44 in cucumber[J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(6): uhad089. DOI: 10.1093/hr/uhad089.
- [10] ZHANG Yuting, FENG Xin, LIU Yang, *et al.* A single-base insertion in *BoDFRI* results in loss of anthocyanins in green-leaved ornamental kale[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(6): 1855–1865. DOI: 10.1007/s00122-022-04079-y.
- [11] ZHENG Kailun, ZHAO Jian, LIN Dongzhi, *et al.* The rice *TCM5* gene encoding a novel deg protease protein is essential for chloroplast development under high temperatures[J]. *Rice*, 2016, 9(1): 13. DOI: 10.1186/s12284-016-0086-5.
- [12] LIU Yichao, WANG Shijie, FENG Shuxiang, *et al.* Combined whole transcriptome analysis and physical-chemical reveals the leaf color change mechanism of *Ulmus pumila* under heat stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 210:

105347. DOI: [10.1016/j.envexpbot.2023.105347](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105347).
- [13] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000. LI Hesheng. *Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment*[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [14] DEI M. Benzyladenine-induced stimulation of two components of chlorophyll formation in etiolated cucumber cotyledons[J]. *Physiologia Plantarum*, 1984, **62**(4): 521–526. DOI: [10.1111/j.1399-3054.1984.tb02793.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1984.tb02793.x).
- [15] BOGORAD L. Porphyrin synthesis[J]. *Methods in Enzymology*, 1962, **5**: 885–895.
- [16] 杨海芸. 花叶矢竹叶色变异机理研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2015. YANG Haiyun. *Study on Mechanism of Leaf Color Variation of Pseudosasa japonica f. akebonosuj*[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015.
- [17] 汪瑛琦. 遮荫和温度对光敏白化茶树“黄金芽”叶色影响及其潜在机制[D]. 杭州: 浙江大学, 2023. WANG Yingqi. *Effect of Shading and Temperature on the Leaf Color of the Light-sensitive Albino Tea Plant ‘Huangjinya’ and Its Potential Mechanism*[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2023.
- [18] 王妮, 李朝娜, 郑旭理, 等. 花叶矢竹叶片色素合成和光合特性[J]. *植物生态学报*, 2024, **48**(11): 1536–1546. WANG Ni, LI Zhaona, ZHENG Xuli, *et al.* Pigment synthesis and photosynthetic characteristics of leaves in *Pseudosasa japonica* f. *akebonosuji*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, **48**(11): 1536–1546. DOI: [10.17521/cjpe.2023.0258](https://doi.org/10.17521/cjpe.2023.0258).
- [19] ZHAO Minghui, LI Xiang, ZHANG Xinxin, *et al.* Mutation mechanism of leaf color in plants: a review[J]. *Forests*, 2020, **11**(8): 851. DOI: [10.3390/f11080851](https://doi.org/10.3390/f11080851).
- [20] 毛晶晶, 李泽娇, 赵雨晴, 等. 低温胁迫对玉米转绿过程中叶绿素生物合成的影响[J]. *四川农业大学学报*, 2019, **37**(5): 617–622. MAO Jingjing, LI Zejiao, ZHAO Yuqing, *et al.* The effects of low temperature on chlorophyll synthesis during greening of maize[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2019, **37**(5): 617–622. DOI: [10.16036/j.issn.1000-2650.2019.05.005](https://doi.org/10.16036/j.issn.1000-2650.2019.05.005).
- [21] 崔海瑞, 夏英武, 高明尉. 温度对水稻突变体 W1 叶色及叶绿素生物合成的影响[J]. *核农学报*, 2001, **15**(5): 269–273. CUI Hairui, XIA Yingwu, GAO Mingwei. Effects of temperature on leaf color and chlorophyll biosynthesis of rice mutant W1[J]. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 2001, **15**(5): 269–273. DOI: [10.3969/j.issn.1000-8551.2001.05.003](https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-8551.2001.05.003).
- [22] CHEN Lingyan, LAI Jinli, HE Tianyou, *et al.* Differences in photosynthesis of variegated temple bamboo leaves with various levels of variegation are related to chlorophyll biosynthesis and chloroplast development[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2018, **143**(2): 144–153. DOI: [10.21273/jashs04359-18](https://doi.org/10.21273/jashs04359-18).
- [23] 李璐瑶, 张君, 应学兵, 等. 红膜对 3 种蔬菜光合性能与果实品质的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2025, **42**(3): 564–571. LI Luyao, ZHANG Jun, YING Xuebing, *et al.* Effects of red film on photosynthetic abilities and fruit qualities in 3 vegetables[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2025, **42**(3): 564–571. DOI: [10.11833/j.issn.2095-0756.20240552](https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.20240552).
- [24] 耿仕丽, 王雪, 陈诗, 等. 低温胁迫下不同倍性紫果西番莲叶绿素荧光参数差异分析[J]. *中国南方果树*, 2026, **55**(2): 65–70. GENG Shili, WANG Xue, CHEN Shi, *et al.* Differential analysis of chlorophyll fluorescence parameters in different ploidy *Passiflora edulis* under low temperature stress[J]. *South China Fruits*, 2026, **55**(2): 65–70. DOI: [10.13938/j.issn.1007-1431.20240634](https://doi.org/10.13938/j.issn.1007-1431.20240634).
- [25] 夏溪, 龚睿, 冷寒冰, 等. 高温胁迫下杜鹃花叶绿素荧光响应及耐热性评价[J]. *北方园艺*, 2025(6): 82–89. XIA Xi, GONG Rui, LENG Hanbing, *et al.* Comprehensive evaluation of chlorophyll fluorescence response and heat tolerance of different Azalea cultivars to high-temperature stress[J]. *Northern Horticulture*, 2025(6): 82–89. DOI: [10.11937/bfyy.20243338](https://doi.org/10.11937/bfyy.20243338).
- [26] 王仁杰, 朱凡, 梁惠子, 等. 重金属 Mn 对苦楝叶片光系统性能的影响[J]. *生态学报*, 2020, **40**(6): 2019–2027. WANG Renjie, ZHU Fan, LIANG Huizi, *et al.* Effects of Manganese (Mn) on the performances of photosystems I and II in *Melia azedarach* young plant[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(6): 2019–2027. DOI: [10.5846/stxb201810282325](https://doi.org/10.5846/stxb201810282325).
- [27] ZHANG Lulu, ZHANG Junkang, MAO Yunfei, *et al.* Physiological analysis and transcriptome sequencing of a delayed-green leaf mutant ‘Duojiao’ of ornamental crabapple (*Malus* sp.)[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2022, **28**(10): 1833–1848. DOI: [10.1007/s12298-022-01248-7](https://doi.org/10.1007/s12298-022-01248-7).
- [28] JIANG Quan, MEI Jie, GONG Xiaodi, *et al.* Importance of the rice *TCD9* encoding α subunit of chaperonin protein 60 (Cpn60 α) for the chloroplast development during the early leaf stage[J]. *Plant Science*. 2014, **215/216**: 172–179. DOI: [10.1016/j.plantsci.2013.11.003](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.11.003).
- [29] GAO Shenghua, GAO Wenjing, LIAO Xiaoli, *et al.* The tomato *WV* gene encoding a thioredoxin protein is essential for chloroplast development at low temperature and high light intensity[J]. *BMC Plant Biology*, 2019, **19**(1): 265. DOI: [10.1186/s12870-019-1829-4](https://doi.org/10.1186/s12870-019-1829-4).