叶角、光呼吸和热耗散协同作用减轻大豆幼叶光抑制

姜闯道¹,高辉远²,邹 琦²,蒋高明^{1*},李凌浩¹

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室,北京 100093; 2. 山东农业大学植物科学系,山东泰安 271018)

摘要:研究了大豆叶片逐步展开过程中的色素组成、气体交换、荧光动力学以及叶片角度等特性。随着叶片展开程度的增加,叶 绿素含量和叶绿素 a/b 比值增加;光合速率(P_n)也增加,揭示叶片展开过程中光合机构是逐步完善的。

自然状态下,不同展开程度的叶片均未发生明显的光抑制;但将叶片平展并暴露在 1200 μmol/(m²・s)光下时幼叶发生严 重的光抑制,伴随叶面积的增加光抑制程度减轻。

强光下,尽管幼叶光呼吸(*Pr*)的测定值较低,但幼叶光呼吸与总光合之比(*P_r/P_m*)较高。将叶片平展置于强光下时,幼叶的 实际光化学效率(Φ_{PSII})明显下调,非光化学猝灭(NPQ)大幅增加;幼叶叶黄素库较大,光下积累较多的脱环氧化组分,揭示幼叶 依赖叶黄素循环的热耗散增强。

自然条件下测量叶片角度,观察到在叶片展开过程中叶柄夹角逐渐增加;日动态过程中幼叶的悬挂角随光强增加而明显减小,完全展开叶的悬挂角变化幅度很小。叶片角度的变化使实际照射到幼叶叶表的光强减少。推测较强的光呼吸、依赖叶黄素循 环的热耗散以及较大的叶角变化可能是自然状态下幼叶未发生严重光抑制的原因。

关键词:光合作用;叶绿素荧光;光抑制;叶黄素循环;光呼吸;叶角

The co-operation of leaf orientation, photorespiration and thermal dissipation alleviate photoinhibition in young leaves of soybean plants

JIANG Chuang-Dao¹, GAO HUI-Yuan², ZOU Qi², JIANG Gao-Ming^{1*}, LI Ling-Hao¹ (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093; 2. Department of Plant Science, Shandong Agricultural University, Taian 271018). Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(2); 319~325.

Abstract:Chloroplast pigments, gas exchange, chlorophyll a fluorescence kinetics and leaf orientation were extensively studied in soybean leaves from emergency to full expansion. During the development of soybean leaves, chlorophyll content, the ratio of Chl a/ Chl b and photosynthesis increased, indicating a gradual development of photosynthetic apparatus during leaf expansion. During daily courses, not only fully expanded leaves, but also young leaves were not seriously photoinhibited by strong irradiance under field condition. However, serious photoinhibition occurred in young leaves when vertically exposed to 1200 μ mol/(m² • s) irradiance, and the photoinhibition was alleviated with leaf expansion. It can be referred that there might be some regulative mechanisms behind these controversial phenomena. Under 1200 μ mol/(m² • s) irradiance, photorespiration (P_r) in young leaves measured by gas exchange were obviously low, whereas the ratio of photorespiration/mass photosynthesis (P_r/P_m) were distinctly enhanced, demonstrating that photorespiration might play a mild role against photoinhibition in young leaves. When leaves were placed in a horizontal position and vertically subjected to 1200 μ mol/(m² • s) irradiance, the actual photosystem II (PSII) efficiency (Φ_{PSII}) in young leaves were drastically down regulated, whereas, non-photochemical quenching (NPQ) were increased significantly. The significant down-regulation of Φ_{PSII} in young leaves under high irradiance was relieved gradually with leaf expanding, and NPQ declined during this process. Compared with the fully expanded leaves,

基金项目:中国科学院王宽诚博士后工作奖励基金资助项目;中国博士后科学基金资助项目

收稿日期:2003-10-17;修订日期:2004-06-04

作者简介:姜闯道(1973~),男,山东人,博士,主要从事植物光合生理生态研究。E-mail;jcdao@ibcas.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail:jgm@ht.rol.cn.net

Foundation item K. C. Wong Education Foundation (Hong Kong) and China Postdoctoral Science Foundation

Received date: 2003-10-17; Accepted date: 2004-06-04

Biography:JIAPC就抽包Dao,Ph. D. ,mainly engaged in photosynthesis and eco-physiology. E-mail:jcdao@ibcas.ac.cn

young leaves, containing higher xanthophyll pool, exhibited a much higher level of zeaxanthin (Z) + antheraxanthin (A) to Chl when exposure to high irradiance. Remarkably, during the development of leaf, the petiole angle gradually increased over time. In addition, the midrib angle decreased with the increasing of irradiance during the diurnal courses in young leaves, whereas, in mature leaves no distinct changes was observed. These data indicated that the leaf orientation might reduce the irradiance reaching surface of young leaves under natural condition. Thus, we deduced that the co-operation of leaf angle, photorespiration and thermal dissipation depending on xanthophyll cycle under natural condition might alleviate the photoinhibion in young leaves.

Key words:photosynthesis; chlorophyll a fluorescence; photoinhibition; xanthophyll cycle; photorespiration; leaf orientation 文章编号:1000-0933(2005)02-0319-07 中图分类号:Q14,Q948 文献标识码:A

一般来讲,叶片刚伸出时位于冠层顶部或枝条先端,容易暴露在强光下。光是影响植物生命活动的重要环境因子之一,它具 有双重功能。一方面,光可以推动植物的光合作用,是植物最重要的能量来源;另一方面,强光可以伤害光合机构。有大量证据表 明,当叶片捕获的激发能超过碳同化的利用能力时,过剩光能会导致活性氧生成量的急剧增加,活性氧分子的大量存在能够致 使色素氧化或光合机构伤害^[1,2]。但是,植物在进化过程中形成了一系列适应强光的机制。

植物叶片能够随着入射光强的变化进行运动,以改善所处光环境^[3~5]。弱光下,植物叶片能够通过运动使叶片与入射光保 持垂直来增加光能截获,以便最大限度的进行碳同化^[4];强光下,叶片可以通过叶片运动使其尽可能与入射光保持在平行状态, 以便减少光能截获,从而减少强光可能带来的伤害^[6]。还有实验证明在 CO₂ 同化限制条件下,光呼吸能够维持一定的线性电子 传递和光能利用率,对光合器官起保护作用^[7]。此外,强光下依赖叶黄素循环的热耗散也是一种重要的光破坏防御机制,它能够 将过剩激发能以热的形式耗散掉,从而减轻光系统 II 反应中心的激发能压力,缓解光抑制^[8~11]。

Krause 等^[12]在几种不同的植物幼叶中观察到明显的光抑制现象,而且 Bertamini 和 Nedunchezhian 于 2003 年也观察到幼 叶较成熟叶片对强光敏感^[13];但 Ogren 的实验却表明,幼叶很少发生严重的光抑制^[14]。因此,希望搞清楚自然状态下幼叶到底 是否会发生明显的光抑制?以及幼叶如何防御光抑制?针对以上问题,以盆栽大豆为材料进行了细致的研究。

1 材料方法

1.1 材料种植

以大豆(*Glycine max* L)鲁豆 11 为实验材料。室外自然条件下盆栽,盆径 15 cm,高 14 cm,装干土 3.8 kg 左右。每盆留苗 3 株,正常水肥管理。实验材料生长 1 个月后取刚刚伸出的叶片(叶面积约为完全展开叶的 33%)、近完全展开叶片(叶面积约 78%)和完全展开叶片(叶面积为完全展开叶的 100%)进行试验。

1.2 气体交换参数的测定

以英国 PP-Systems 公司生产的 CIRAS-1 便携式光合系统测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)等参数。采用 CIRAS-1 光 合系统的人工可调光源在 340 μ mol/mol CO₂室温为 25 C下,按 2000、1600、1200、800、600、400、300、200、150、100 μ mol/(m² • s)及 0 μ mol/(m² • s)的光强顺序作 P_n -PFD 响应曲线。

用 N₂、CO₂ 和空气配制含 2% O₂、340 μ mol/mol CO₂ 的低氧气体,分别在大气和低氧条件下测定的同一叶片光合速率,分 别为净光合速率(P_n)和总光合速率(P_m),两者之差为该叶片的光呼吸速率。

选择 8 月份清朗的天气进行气体交换参数日变化的测定,选取受光良好的叶片,6:00~18:00 每隔 2 h 测定 1 次。

用 CIRAS-1 便携式光合系统的光量子探头测量到达叶片表面光强的变化。

1.3 荧光参数的测定

使用 FMS2 脉冲调制式荧光仪(FMS2, Hansatech, 英国)测定 F_o 、 F_m 、 F_m 、及 F_s 等荧光参数。初始荧光 F_o 是用充分暗适 应叶片在弱调制监测光下诱导产生,此时 PSII 反应中心全部处于开放状态。在 F_o 之后用强饱和脉冲光激发,使原初电子受体 Q_A 全部处于还原状态,此时测定得的荧光值称为最大荧光 F_m 。 F_v 为暗适应叶片的最大可变荧光,其值为 F_m 与 F_o 之差。充分 暗适应的大豆叶片突然暴露在光下,作用光下任一时间的荧光值为 F_o 在施加作用光的同时,使用饱和脉冲光进行闪光,使 Q_A 处于瞬时最大还原状态得到的荧光值称为 F_m ',当荧光下降达到稳态时的值称为稳态荧光(F_o)。

根据以上荧光参数,PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII 实际光化学效率(Φ_{PSII})和非光化学猝灭(NPQ)按 Genty 等^[15]和 Demmig-Adams 等^[16]公式计算。

选择清朗的天气,在测定气体交换参数日变化的同时进行荧光参数的测定,从 6:00~18:00 每隔 2 h 测定 1 次。控制条件 下进行光抑**持续接效排** 24V、400W 直流式溴钨灯做人工光源,将联体叶片平展置于 1200µmol/(m² • s)光下处理 2h。叶片与 光源之间有流动水层隔热。处理同时进行荧光参数的测定。 1.4 叶角的测定

选取受光良好的叶片,进行叶柄倾角的测定;方法参考张守仁和高荣孚等^[3~6]。叶柄倾角为叶柄与着生位置铅垂线间夹角; 悬挂角为叶中脉垂直运动离开水平面的角度。在清朗无风的天气使用直尺和量角器测量以上角度。

1.5 叶绿体色素的测定

参考 Arnon 的方法^[17],选择合适的叶片用直径 1 cm 打孔器打取叶圆片,混匀,随意抽取其中 10 片以 80%丙酮 20 ml 于暗 处浸提 48 h,至叶片呈白色。其间每隔 12 h 左右取出振荡片刻,使色素均匀分布于丙酮溶液中。

用日本岛津公司生产的 UV-120 分光光度计分别在 663 nm,646 nm 及 470 nm 测定 OD 值,计算出叶绿素 a (Chl a),叶绿素 b (Chl b) 及类胡萝卜素 (Car) 的含量。

1.6 叶黄素组分的测定

大豆叶片经充分暗适应后,平展置于 1200 µmol/(m² • s)强光下分别处理 0、1、2 h,随后迅速用液氮冷冻。环氧玉米黄质 (A)、紫黄质(V)、玉米黄质(Z)等组分用高效液相色谱(HPLC)按 Thayer 和 Björkman^[18]方法测定。

叶片剪碎后用 85%丙酮于暗处研磨提取,0~4 C下 2500×g 离心 10 min。上清液用 0.45 μ m 微孔滤膜过滤后,每次取 10 μ l 进样。

色谱柱为 Spherisorb C₁₈5 μ,流动相流量为 5 ml/min;梯度洗脱程序为 A 液洗脱 4 min,接着 2.5 min 的线性梯度洗脱,再 换成 100%B 液。流动相 A 液为乙睛:甲醇:Tris-HCl 缓冲液(0.05 mol/l pH 7.5)(72:8:3);B 液为甲醇:正己烷(5:1);检 测波长 440 nm。

色素含量根据色素峰面积及 Thayer 和 Björkman^[17]的转换系数计算。

以上每个实验至少重复3次。

2 结果分析

2.1 叶片展开过程中叶绿素含量的变化

从表 1 中可以看出,在刚伸出叶片(33% A)、近完全展开叶(78% A)和完全展开叶(100% A)中单位叶面积的叶绿素总量 分别为 92.4、166.4 和 243.6 mg/m²,大豆幼叶的叶绿素含量显然比完全展开叶片低;不同展开时期 Chl a 的增加量明显高于 Chl b,所以 Chl a/Chl b 比值依次增加,分别为 2.20±0.07, 3.06±0.12 和 3.59±0.11(表 1)。尽管随叶片的展开单位面积类 胡萝卜素的含量也增加,但 Car/Chl(a+b)比值变化很小(表 1)。

表1 大豆叶片展开过程中叶绿体色素含量(mg/m²)*的变化

		8	10 0		i		
叶型①Leaf types	Chl a	Chl b	Car	Chl (a+b)	Chl a/Chl b	Car/Chl (a+b)	
33% A	63.57 \pm 8.4	28.86 ± 1.8	19.92 ± 1.1	92.43	2.20	0.22	
78% A	125.40 ± 9.6	40.99±2.4	37.80±1.3	166.39	3.06	0.23	
100% A	190.49 \pm 9.1	53.11 \pm 2.6	51.31 \pm 1.4	243.60	3.59	0.21	
							2

Table 1 Changes of chloroplast pigments during the development of soybean leaves

* 平均值±SE Values are means±SE, n=5;① 33% A 刚伸出叶片面积 Just emerged leaves area; 78% A 近完全展开叶面积 Almost fully expanded leaves area; 100% A 完全展开叶面积 Full expanded leaves area, 下同 the same below

2.2 叶片展开过程中光合速率及光呼吸的变化

由图 1 观察到在叶片展开过程中光饱和光合速率依次增 加,刚伸出叶片最低,近完全展开叶居中,完全展开叶最高。以上 结果揭示大豆叶片从伸出到展开过程中伴随光合机构的完善光 饱和光合速率发生了明显变化。1200 μmol/(m²・s)强光下,尽 管刚伸出叶片的净光呼吸速率低,但光呼吸速率与总光合速率 之比(*P_r/P_m*)高,随着叶片的展开 *P_r/P_m* 逐渐下降(图 2),说明 幼叶通过光呼吸消耗的能量相对较多,此后,随着大豆叶片的展 开以这种方式耗散的激发能比例减少。

2.3 不同展开程度叶片的光抑制差异

经充分暗适应后,刚伸出叶片、近完全展开叶和完全展开叶 的最大光化学效率(F_v/F_m)分别为 0.78±0.01、0.81±0.01、 0.84±0.01**万子 有数** 2000 (5000) (5000



图 1 不同展开程度大豆叶片的光合-光响应曲线

Fig. 1 Light response curves of different expanding soybean leaves



图 2 大豆叶片展开过程中净光呼吸(Pr)及光呼吸与总光合比值(Pr/Pm)的变化

Fig. 2 Changes of net photorespiration (P_r) and the ratio of photorespiration to mass photosynthesis (P_r/P_m) during development of soybean leaves

在 1200μmol/(m² • s)光强下测定 Measurements were made under 1200 μmol/(m² • s) irradiance



图 3 不同大豆叶片最大光化学效率(F_v/F_m)的日变化

Fig. 3 Diurnal variation of the maximal efficiency of PS II photochemistry (F_v/F_m) in different expanding soybean leaves under natural condition

All measurements were made in attached leaves in situ

生明显的光抑制。但将叶片平展置于强光下处理 1 h 后,刚伸 出叶片、近完全展开叶和完全展开叶的 F_v/F_m 分别下降 43%, 29%和 18%;而 2 h 后, F_v/F_m 分别下降 53%,33%和 21%(图 4)。以上结果证明幼叶垂直暴露在强光下时发生严重的光抑 制,随叶片的展开光抑制逐渐减轻(图 4)。

2.4 叶片展开过程中的光化学调节

将叶片平展置于强光下,3种不同展开时期叶片的实际光 化学效率(Φ_{PSII})都下降,但刚伸出叶片Φ_{PSII}降低最明显,近完 全展开叶片次之,完全展开叶片下降幅度最小(图 5),说明强 光下幼叶的激发能分配发生了变化,用于光化学反应的激发 能少。图 6表明光下刚伸出叶片的非光化学猝灭(NPQ)很高, 随叶片的逐步展开 NPQ 降低,此结果证明幼叶耗散掉了更多 的激发能。因为 NPQ 的主要组分是依赖叶黄素循环的热耗 散,所以检测**了月数状态**叶黄素组分。测定结果证实幼叶有较 高的叶黄素库;而且经强光处理后幼叶脱环氧化组分的比例



图 4 将不同展开程度的大豆叶片平展垂直暴露于强光 $1200\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 下的最大光化学效率 (F_v/F_m) 变化

Fig. 4 Time course of maximal efficiency of PS II photochemistry (F_v/F_m) in different expanding soybean leaves exposed to 1200μ mol/(m² • s) irradiance

All measurements were made in attached leaves placed in a horizontal position vertically subjected to irradiance

表 2 将不同展开程度的大豆叶片平展置于 1200 µmol/(m² · s)强光 下叶黄素组分的变化*

Table 2 Changes of xanthophylls cycle pigments in different expanding soybean leaves exposed to 1200 μ mol/(m² · s) irradiance for different time

	叶黄素	暴露时间 Exposure time				
Xanthophylls(mmol/mol)		0 h	1 h	2 h		
33%A	(V+A+Z)/Chl	164 ± 7.6	172 ± 8.2	169 ± 7.9		
	(A+Z)/Chl	0 ± 2.7	87 ± 4.6	94 ± 5.3		
78%A	(V+A+Z)/Chl	138 ± 6.8	134 ± 9.1	141 ± 8.7		
	(A+Z)/Chl	0 ± 3.1	61 ± 4.3	68 ± 4.5		
100%A	(V+A+Z)/Chl	102 ± 6.7	105 ± 6.5	106 ± 6.3		
	(A+Z)/Chl	0 ± 2.9	49 ± 3.7	51 ± 3.9		

All measurements were made in attached leaves placed in a horizontal position vertically subjected to irradiance * 平均值 \pm SE Mean \pm SE,n=4

高(表2)。

2 期

2.5 叶片展开过程中的叶角变化及其自然条件下对叶表光强的影响

图 7 表明刚伸出叶片、近完全展开叶和完全展开叶的叶柄倾角分别约为 26°、48°和 61°,揭示大豆叶片从伸出到展开过程中 逐渐由直立状态转变为水平状态。不同展开程度叶片的悬挂角在一天之中也随光强发生变化,如图 8 所示。刚伸出叶片和近完 全展开叶的悬挂角变化幅度较大,完全展开叶变化很小(图 8),揭示幼叶随入射光强的变化发生明显的运动。叶柄夹角和悬挂 角的变化都可能会影响叶片的叶表光强和光能截获^[3,4]。自然条件下,使用光合测定系统的光量子探头在叶片原位测量其光强 的日变化,观察到一天之中刚伸出叶片、近完全展开叶和完全展开叶实际叶表最大光强分别为 800、1100 µmol/(m² • s)和 1400 µmol/(m² • s)左右(图 9)。很显然,随着叶片的展开辐射到叶表的最大光强增加。



图 5 将不同展开程度的大豆叶片平展垂直暴露于 1200 μ mol/ (m²•s)强光下时光系统 II 实际光化学效率(Φ_{PSII})的变化 Fig. 5 Time course of actual photosystem II efficiency (Φ_{PSII}) in different expanding soybean leaves exposed to 1200 μ mol/(m²•s)

All measurements were made in attached leaves placed in a horizontal position vertically subjected to irradiance



图 7 大豆叶片展开过程中叶柄夹角的变化

Fig. 7 Changes of petiole angle during development of soybean leaves



图 6 将不同展开程度的大豆叶片平展垂直暴露于 1200 μmol/ (m²・s)强光下时非光化学猝灭(NPQ)的变化

Fig. 6 Time course of non-photochemical quenching (NPQ) in different expanding soybean leaves exposed to 1200 μ mol/(m² · s) irradiance

All measurements were made in attached leaves placed in a horizontal position vertically subjected to irradiance



图 8 不同展开程度大豆叶片悬挂角的日变化

Fig. 8 Diurnal variation of midrib angle in different expanding soybean leaves under natural condition

All measurements were made in attached leaves in situ

3 讨论

irradiance

(1)叶**/开开 数/指**的光破坏防御机制 尽管大豆幼叶叶绿素含量低(表 1),捕获激发能少,但由于其光合机构不完善,光 饱和光合速率低(图 1),所以捕获的激发能不能完全用于碳同化,也会发生激发能过剩(图 5,图 6)。依赖叶黄素循环的热耗散 是一种重要的光破坏防御机制,也是 NPQ 的主要组分^[8~11]。实验证明幼叶的叶黄素库大,同时强光下有较高的脱环氧化组分 (表 2),提示幼叶依赖叶黄素循环的热耗散能力很强。Havaux 等^[11,19]认为玉米黄质(Z)除了参与激发能耗散外,还能够作为活 性氧清除剂清除活性氧,保护类囊体膜和光系统 II 反应中心。

此外,强光下幼叶通过光合作用形成的同化产物中有相当一部分以光呼吸的形式消耗掉了(图 2),这可能是幼叶在光合暗 反应受限的情况下维持光合电子传递和避免电子递体过度还原的一种机制。总之,幼叶一伸出,它们的光破坏防御机制就首先 完善起来,这对幼叶的存活可能是至关重要的。

(2)光合机构的完善与叶角变化 大豆叶片从伸出到完全 展开总叶绿素含量、叶绿素 a/b 和光合速率都呈现逐渐增加趋 势(表 1,图 1),揭示叶片光合机构经历一个逐步完善的过程。但 在此过程中,光系统 II (PSII)的最大光化学效率(F_v/F_m)变化较 小,说明光系统 II 在叶片伸出初期就具有很高的活性,因此可能 不是光合作用的限速步骤。随着叶片光合能力的提高,不仅叶柄 夹角逐渐增加(图 7),而且叶片垂直运动离开水平面的幅度也减 小(图 8)。因为叶片角度的变化能够改变叶片的光能截获^[3~6], 所以推测伴随光合机构的完善,叶片同化二氧化碳所需光能增 加,因此就要求通过调节叶片角度尽可能地截获光能。这可能是 叶片在展开过程中对光环境的一种适应。

(3)叶角变化减轻了幼叶的光抑制 尽管幼叶拥有较完善的光破坏防御机制,但是当幼叶与完全展开叶同样暴露在强光下时,幼叶仍然发生严重的光抑制(图 4),推测幼叶捕获的过剩 激发能可能远远超出了其光破坏防御机制的耗散能力。而在自



图 9 不同展开程度大豆叶片叶表光强的日变化

Fig. 9 Diurnal variation of irradiance reaching surface of different expanding soybean leaves under natural condition All measurements were made in attached leaves *in situ*

然状态下,即使午间 1500 μmol/(m²・s)的强光也没有导致幼叶发生严重的光抑制(图 3)。这是因为幼叶的叶柄夹角小(图 7), 同时叶片悬挂角随着入射光强的变化而改变(图 8),叶片角度的变化极大地减小了辐射到幼叶表面的光强(图 9),因此,自然状 态下幼叶即使暴露在强光下也不会发生明显的光抑制。Feng 和 Cao 等^[20]也观察到叶片运动能够减缓叶片光抑制,这与本文实 验结果是一致的。因此,认为大豆幼叶的叶角变化是避免强光伤害的一种适应。

总之,在幼叶光合速率较低时可以通过叶角变化、提高光呼吸比例和增加热耗散有效地保护幼叶免遭强光伤害。

References:

- [1] Osmond C B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker NR, Bowyer JR eds. Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field. Oxford: Bios Scientific, 1994. 1~24.
- [2] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-Photochemical Quenching. A Response to Excess Light Energy. Plant Physiol., 2001, 125: 1558~ 1566.
- [3] Kao W Y, Forseth I N. Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in soybean grown under different nitrogen and water availability. *Plant Cell Enciro.*, 1992, **15**: 703~710.
- [4] Zhang S R, Gao R F. Light induces leaf orientation and chloroplast movements of hybrid poplar clones. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21 (1): 68~74.
- [5] Zhang Y J, Feng Y L, Feng Z L, et al. Morphological and physiological acclimation to growth light intensities in Pometica tomentosa. J. Plant Physiol. and Molecul. Biol., 2003, 29 (3): 206~214.
- [6] Forseth I N, Ehleringer J. Solar tracking response to drought in a desert annual. Oecologia, 1980, 44: 159~163.
- [7] Kozaki A, Takeba G. Photorespiration protects C_3 plants from photooxidation. *Nature*, 1996, **384**: 557~560.
- [8] Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochim. Biophys. Acta*, 1990, 1020: 1~24.
- [9] Gilmore AM. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiol. Plant*, 1997, 99: 197~209.
- [10] Bilger W, Björkman O. Relationship among violaxanthin deepoxidation, thylakoid membrane conformation, and non-photochemical chloro the chl
- [11] Havaux M, Niyogi KK. The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. Proc. Natl.

Acad. Sci. USA, 1999, 96: 8762~8767.

- [12] Kause GH, Virgo A, Winter K. High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. Planta, 1995, 197: 583 ~591.
- [13] Bertamini M, Nedunchezhian N. Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine (Vitis vinifera L.). Plant Science, 2003, 164: 635~644.
- [14] Ogren E. Prediction of photoinhibition of photosystems from measurements of fluorescence quenching components. *Planta*, 1991, 184: 538~544.
- [15] Genty B, Briantais JM, Baker NR. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta*, 1989, **990**: 87~92.
- [16] Demmig-Adams B, Adams WW. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 1996, **198**: 460~470.
- [17] Arnon, D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in Bera vulgaris. Plant Physiol., 1949, 24: 1~15.
- [18] Thayer SS, Björkman O. Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. Photosynth Res., 1990, 23: 331~343.
- [19] Havaux M, Bonfils J P, Lütz C, et al. Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the npq1 Arabidopsis mutant deficient in the xanthophyll-cycle enzyme violaxanthin deepoxidase. Plant Physiol., 2000, 124: 273~ 284.
- [20] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L. Thermal dissipation, leaf rolling and inactivation of PSII reaction centers in Amomum villosum. J. Trop. Ecol., 2002, 18: 865~876.

参考文献:

- [1] 张守仁,高荣孚.光诱导下杂种杨无性系叶角和叶绿体的运动.生态学报,2001,21(1):68~74.
- [5] 张亚杰,冯玉龙,冯志立,等. 绒毛番龙眼对生长光强的形态和生理适应. 植物生理与分子生物学学报,2003,**29**(3):206~214.