

阳生和阴生地木耳生理生化特性的比较

李运广^{1,2}, 胡征宇^{1*}

(1. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072; 2. 华中农业大学生命科学与技术学院, 武汉 430070)

摘 要: 以生长于不同光环境下的地木耳为材料, 对其 F_v/F_m 的日变化、光合作用特性、叶绿素和类胡萝卜素的含量进行了研究, 以了解其光适应的生理生化基础。同阴生地木耳相比, 阳生地木耳的光饱和点、类胡萝卜素含量、类胡萝卜素和叶绿素的比值均比较高, 但其 P-I 曲线光限制部分的斜率、暗呼吸速率、 F_v/F_m 、叶绿素、MAAs 含量和单位面积干重较低。二者最大光合速率和光补偿点无明显差异, 二者均无明显的光呼吸。同等条件的光抑制后, 阳生地木耳在暗处能更快、更大程度地恢复其 F_v/F_m 活性。原位研究表明, 阴生和阳生地木耳在雨后强光下均有不同程度的光抑制发生, 但在弱光下或夜晚时会及时恢复。阳生和阴生地木耳的光合特性及色素含量显著不同, 以此来适应不同环境中的光因子。

关键词: 地木耳; 光适应; 光合特性; 色素

中图分类号: Q945.79; Q949.22*5

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2006)02-0154-05

Comparative Studies on Physiological and Biochemical Characteristics of Sun and Shade Acclimated *Nostoc commune*

LI Yun-Guang^{1,2}, HU Zheng-Yu^{1*}

(1. Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 2. College of Life Science and Technology, Huazhong Agriculture University, Wuhan 430070, China)

Abstract: In order to clarify the physiological and biochemical basis of *Nostoc commune* lived in different environmental light levels, their daily changes of F_v/F_m , photosynthetic characteristics and content of carotenoids and chlorophyll were studied. Compared with shade-acclimated *N. commune*, sun-acclimated *N. commune* had higher light saturation point, higher content of carotenoids and higher ratios of carotenoids to chlorophyll as while as lower ascending slope of light-limited part of P-I curve, lower dark respiration, lower F_v/F_m and lower content of chl a and MAAs on the basis of dry weight or surface areas. And their maximum photosynthetic rate and light compensation point were insignificantly different. Both of them had no obvious photorespiration. Shade-acclimated *N. commune* was more sensitive to high light than sun-acclimated ones. If the sunlight was high enough after rain, they both were photoinhibited, but they could recover immediately at lower light levels or at night. Results showed that photosynthetic characteristics and pigmentation for sun-acclimated and shade-acclimated *N. commune* were significantly different and these might be responsible for their adaptations to different light levels.

Key words: *Nostoc commune*; Photoacclimation; Photosynthetic characteristics; Pigmentation

地木耳 (*Nostoc commune*) 是一种陆生念珠藻, 从赤道到两极都有分布^[1]。地木耳具有一定的食用价值和药用价值, 《本草纲目》上就有用其治疗疾病的记载。在生长周期中, 地木耳常经受周期性的干燥, 大多时间以干燥状态存在, 籍以度过极端干旱、极端温度和高光辐射等不利环境。并在雨后可迅速吸水, 体积膨大, 很快恢复各项生理活性; 随水

分蒸发, 又逐渐变干缩小, 并失去生理活性。所以常被误认为仅仅在雨后迅速长出。目前, 对地木耳的研究多集中于其抗干旱和 UV 辐射的机制^[2,3]。

地木耳既可生长于干旱且阳光直射的环境中, 又可分布在一些阴暗潮湿的地方。生境中光强的变化可以诱导植物生理特性、色素组成和含量发生改变。一般来讲, 同阴生植物相比, 阳生植物单位干重的叶

收稿日期: 2005-07-20, 修回日期: 2006-01-06。

基金项目: 国家级星火计划项目(2005E73005)资助。

作者简介: 李运广(1974-), 男, 博士, 讲师, 主要从事藻类生理生态学研究。

* 通讯作者(E-mail: huzy@ihb.ac.cn)。

绿素含量较低^[4],但类胡萝卜素和叶绿素比值较高^[5-7]。高含量类胡萝卜素可以起到很好的光保护作用^[5]。同时,阳生植物还具有较高的光饱和点和光补偿点,但对低光的利用能力较差^[4,8]。笔者对采集于不同光环境下地木耳的生理和生化特性进行了分析,并在原位生境下研究了 PS II 活性的日变化,以初步了解它对不同光环境的适应及机理。

1 材料和方法

1.1 实验材料

地木耳(*Nostoc commune*)采集于原武汉水利电力大学校园内。阳生地木耳,生长于开阔草坪中间空地,周围无遮光物体,直接暴露于太阳光下;阴生地木耳,生长于墙角树荫下,由于树荫和墙体的遮掩,全天均无太阳光直射情况发生。所有样本均采集于雨后,采样后迅速测定生理活性。

1.2 F_v/F_m 测定

用植物效率分析仪(Hansatech Inc. England)测定,每次测定时样品在暗处适应 15 min。

1.3 光合作用的测定和计算

用红外气体分析仪(CGT-7000, Shimadzu, Japan),采用封闭系统测定 CO_2 的吸收来表示光合作用强度。反应室用微培养器(Radnoti Glass Tech. Inc.)改装而成,通过循环水浴控制温度。光源为碘钨灯,从上面照光。每次测定时所用样品的干重约为 0.2 g。

光合和呼吸速率计算公式如下:

$$P_n(R_d) = (C_{t_2} - C_{t_1}) \div (t_2 - t_1) \times V \div 22.4 \div W \times 273 \div (273 + T) \times 60$$

式中, P_n 和 R_d 分别表示净光合作用速率和暗呼吸速率,单位为 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{DW} \cdot \text{h}^{-1}$ 或 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{chl a} \cdot \text{h}^{-1}$; C_{t_1} 和 C_{t_2} 分别为 t_1 (min)和 t_2 (min)时刻密闭系统中的 CO_2 浓度($\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$); V 为密闭系统的体积,约为 0.547 L; W 为干重(g); T 为测定时的温度($^{\circ}\text{C}$), 25°C 。

1.4 P-I 曲线的测定

在 25°C 下测定,测定方法和步骤参照邱保胜描述的方法^[9]。

1.5 光抑制和暗恢复

用 BG11 浸湿地木耳,在 25°C 、 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

光强条件下恢复 15 h,作为完全恢复活性的样品。然后,将地木耳呈单层平铺在尼龙网上,置于太阳光下(光照强度约为 $1\,000 \sim 1\,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),温度约为 $(21 \pm 1)^{\circ}\text{C}$,其间定时取样,暗适应 15 min 后测定 F_v/F_m ,并于暗处恢复。在测定过程中定时喷洒培养基以补偿丢失的水分。部分样品以 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 氯霉素处理,以观测蛋白质合成对光恢复过程的影响。

1.6 光呼吸的测定

将样品分别置于普通空气(含 21% O_2)及含 2% O_2 的空气中,于 25°C 、 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强下测定。配制含 2% O_2 的空气时,以氩气作平衡气,将空气稀释,然后再充入 CO_2 气体,直至浓度和空气中 CO_2 浓度($350 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$)相当,用红外气体分析仪标定。

1.7 吸收光谱及色素的测定

测整细胞吸收光谱时,将群体贴于聚氯乙烯材料制成的装置的小孔上^[10],然后用紫外可见分光光度计(UV-1601, Shimadzu)扫描;甲醇抽提物放在比色杯中测定。

叶绿素和类胡萝卜素的测定参照 Scherer 和 Zhong 的方法^[11]; MAAs (mycosporine-amino acids) 的测定参照 Scherer 等的方法^[12]。

2 结果和分析

2.1 PS II 光化学效率的日变化

在夏季雨后晴朗无云、有云和阴天的情况下,生长于遮阴环境(阴生)和高光环境(阳生)中的地木耳所受太阳辐射、温度和 PS II 光化学效率(F_v/F_m)的日变化情况有所不同(见图 1)。随着太阳辐射强度的不同,阴生地木耳所受日光辐射强度在阳生地木耳所受日光辐射强度的 30% ~ 67% 内波动。阴生和阳生地木耳的 F_v/F_m 表现出相似的日动态变化趋势。在雨后接近中午的强光条件下, F_v/F_m 会出现一定程度的下降,表现出光抑制现象,但当环境中的光变弱或夜晚时会及时恢复,并且阴生地木耳的 F_v/F_m 一直较高,这同 Hamerlynck 等^[6]对阳生和阴生苔藓的研究结果类似。在雨后的晴朗天气下,阳生地木耳由于所受到的太阳光的辐射较强,其光系统受抑制的时间会更长一些。在雨后的阴天条件下,阳生和阴生地木耳的 F_v/F_m 一直保持在较高水平,日变化不明显。

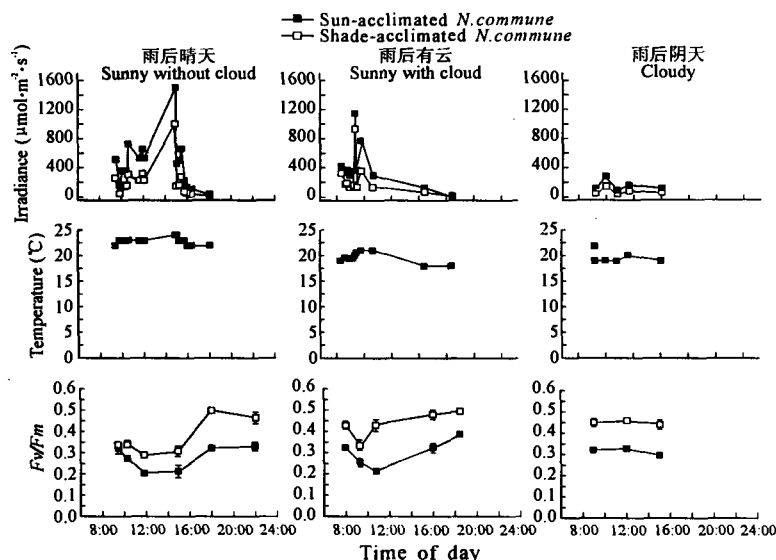


图 1 阳生和阴生地木耳环境光强、温度和 PS II 光化学效率 (F_v/F_m) 的日变化

Fig. 1 Diurnal photosynthetic photon flux density (PPFD), temperature and F_v/F_m for sun and shade *N. commune*. Data points for F_v/F_m are means $\pm$ SD ($n \geq 6$)

2.2 光合作用对光强的响应

在较低的光强下,阴生地木耳具有较高的净光合作用速率;随着光强的增强,阳生和阴生地木耳净光合速率之间的差异逐渐缩小(见图 2)。阳生地木耳的光饱和点(I_k)明显高于阴生地木耳(ANOVA, $p < 0.05$);而 P-I 曲线的初始斜率(α)和暗呼吸(R_d)则明显低于阴生地木耳(ANOVA, $p < 0.05$)。阳生地木耳的最大光合作用速率(P_m)比阴生地木耳的低 19%,但二者之间的差异并不显著(见表 1)。Tuba

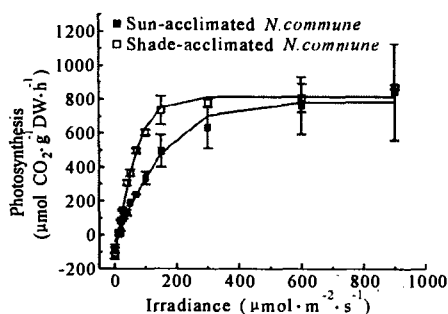


图 2 阳生和阴生地木耳光合 CO_2 固定对光强的响应

Fig. 2 Photosynthetic CO_2 assimilation as a function of irradiance for sun and shade acclimated *N. commune* (means $\pm$ SD, $n = 3$)

表 1 阳生和阴生地木耳光 P-I 曲线参数

Table 1 Parameters for P-I curves of sun and shade acclimated *N. commune*

Parameters	Sun-acclimated <i>N. commune</i>	Shade-acclimated <i>N. commune</i>
P_m ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{DW} \cdot \text{h}^{-1}$)	830 ± 175	1017 ± 130
α ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{DW} \cdot \text{h}^{-1} \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$)	$4.9 \pm 0.76^{**}$	$9.8 \pm 1.3^{**}$
I_k ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$217 \pm 37^{**}$	$102 \pm 4^{**}$
I_c ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	9.7 ± 2.1	10.6 ± 1.1
R_d ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{DW} \cdot \text{h}^{-1}$)	$60 \pm 13^{**}$	$104 \pm 16^{**}$

** are significant at $p = 0.01$ level (ANOVA).

等^[13]在对一种耐干旱苔藓的研究中也发现,在水分充足的情况下,适应高光环境苔藓的光饱和和最大光合 CO_2 固定速率比适应弱光环境的低。另外,阳生和阴生地木耳的光补偿点相似(I_c),约为 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。如此低的光补偿点,可让它们在雨后较低光强下具有较高的光合速率,以累积较多的物质进行生长和其他代谢活动。

2.3 光抑制及暗恢复

光抑制时间对阳生和阴生地木耳的暗恢复程度有明显影响,暗恢复过程明显依赖于蛋白质的合成(见图 3)。光复活后的阳生和阴生地木耳暴露在 $1000 \sim 1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的太阳光下仅 15 min 后就检测不到 F_v/F_m ,但此时仍能检测到光合 CO_2 的固定。在 $1000 \sim 1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 太阳光下处理 50 和 90 min,然后置于暗处恢复 7 h,阳生和

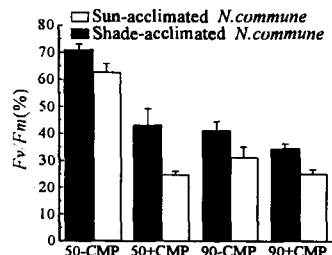


图 3 光抑制时间和氯霉素对阴生和阳生地木耳暗恢复的影响 (means $\pm$ SD, $n = 10$)

Fig. 3 Effects of exposure time and chloramphenicol on the dark recovery of photoinhibited sun and shade acclimated *N. commune*

地木耳在阳光下暴露 50 和 90 min 后,在有 (+ CMP) 和无 (- CMP) 氯霉素下,暗恢复 7 h 后的 F_v/F_m Fully recovered *N. commune* were exposed to full sun light at the moon of a sunny day for 50 and 90 min respectively and then recovered in the dark with (+) or without (-) chloramphenicol (CMP) for 7 h

阴生地木耳的 F_v/F_m 可分别恢复为处理前的 70.7% 和 62.4%、41% 和 31%，阳生地木耳的恢复程度明显高于阴生地木耳。蛋白合成抑制剂氯霉素 (CMP) 对经光照 50 min 的样品的暗恢复过程产生了明显抑制 (ANOVA, $p < 0.05$)，显示暗恢复过程依赖于蛋白质的合成。但 CMP 对光照 90 min 样品暗恢复的抑制并不明显，可能是由于较长时间的强光作用导致了大部分光系统受到了不可恢复的损伤。本结果显示，地木耳在雨后持续无云的正午阳光直射下，光系统会受到较严重的损伤。但是，地木耳可以较快地速度失水，迅速失去活性，这可在一定程度上避免高光对其光系统的损伤。

2.4 阳生和阴生地木耳的光呼吸

在 2% O_2 条件下，阳生和阴生地木耳的净光合速率虽然有一定的升高，但升高幅度不大，均未超过 5% (见图 4)，且同在 21% O_2 条件下的净光合速率无显著差异 (ANOVA, $p > 0.05$)，表明阳生和阴生地木耳均无明显的光呼吸作用。在蓝藻中曾报道有光呼吸的存在，但蓝藻中同时存在 CCM 机制，胞内存在较高的 CO_2 ，这在一定程度上也抑制了光呼吸的发生^[14]。在某些高等植物特别是一些 C_3 植物中，光呼吸释放的 CO_2 量可以占到光合作用 CO_2 固定量的 20% ~ 27%，光呼吸在减轻光抑制和光氧化伤害及减缓叶绿素的降解方面有一定作用^[15]。在测定过程中，地木耳的 CO_2 补偿点较低，要小于 1 ~ 10 $\mu L \cdot L^{-1}$ ，同高等植物的 C_4 植物相似^[16]，显示其可能存在 CCM 机制，这可能是其光呼吸不明显的原因之一。

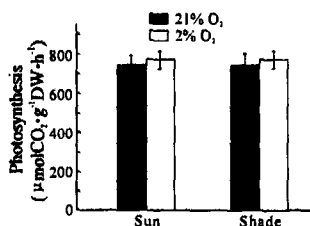


图 4 阳生和阴生地木耳在 21% 和 2% O_2 浓度下的光合作用 (means $\pm$ SD, $n = 4$)

Fig. 4 Photosynthesis of sun and shade acclimated *N. commune* at 21% and 2% O_2 levels

2.5 阳生和阴生地木耳群体吸收光谱、色素含量和生物量

阳生地木耳群体及其甲醇抽提物在类胡萝卜素吸收区和紫外区都有较高的光吸收 (图 5:A, B); 而阴生地木耳在叶绿素及藻胆蛋白的吸收区有较高的光吸收。阴生地木耳在 570 nm (来自于藻红蛋白) 处有明显的吸收峰，阳生地木耳则没有。100% 和 30% 甲醇抽提物 (图 5:C) 的光谱扫描结果显示他们之间各

色素比例和含量存在较明显差异。测定结果表明 (表 2)，阳生地木耳单位干重或单位面积的叶绿素和紫外吸收色素 (MAAs) 的含量均显著低于阴生地木耳，但阳生地木耳具有较高的类胡萝卜素含量及较高的类胡萝卜素和叶绿素的比值。另外阴生地木耳群体单位面积的干重要明显高于阳生地木耳。

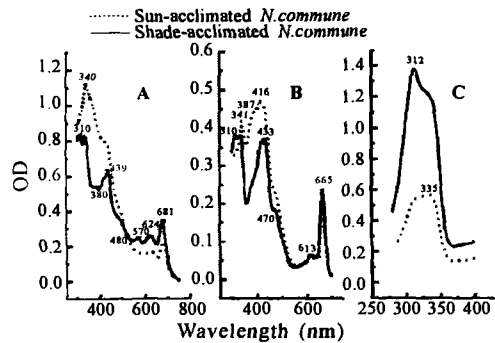


图 5 阳生和阴生地木耳群体 (A)、100% 甲醇抽提物 (B) 和 30% 甲醇抽提物紫外区 (C) 的吸收光谱
Fig. 5 Absorption spectrum of whole colony (A), 100% (B) and 30% (C) methanol extractions for sun and shade acclimated *N. commune*

表 2 阳生和阴生地木耳色素和片状群体单位面积的干重
Table 2 Pigment contents and biomass of sun and shade *N. commune*

Parameters	Sun-acclimated <i>N. commune</i>	Shade-acclimated <i>N. commune</i>
Chl a ($mg \cdot g^{-1} DW$)	$2.89 \pm 0.11^*$	$3.50 \pm 0.30^*$
($\mu g \cdot cm^{-2}$)	$6.84 \pm 0.32^*$	$9.38 \pm 0.68^*$
Car ($mg \cdot g^{-1} DW$)	$1.20 \pm 0.07^*$	$0.92 \pm 0.12^*$
($\mu g \cdot cm^{-2}$)	$3.03 \pm 0.11^*$	$2.72 \pm 0.10^*$
Car/Chl a	$0.42 \pm 0.04^*$	$0.28 \pm 0.03^*$
MAAs ($mg \cdot g^{-1} DW$)	$60.8 \pm 5.7^{**}$	$131.6 \pm 15.8^{**}$
MAAs/Chl a	21	37.4
DW ($\mu g \cdot cm^{-2}$)	$2.34 \pm 0.07^*$	$3.10 \pm 0.34^*$

* are significant at $p = 0.05$ level, ** are significant at $p = 0.01$ level (ANOVA).

3 讨论

阴生和阳生地木耳所处的光环境有着明显的区别 (图 1)，并且它们所处环境的干湿周期也存在差异，阴生环境由于不受阳光直射，在雨后的温度会较低，因而环境中水分蒸发较慢，地木耳群体内的水分可以保持较长时间。由于遮光作用，光强不会太高，不会造成很强的光抑制，这就导致阴生地木耳进行光合作用和其他生理活动的时间较长，可从环境中吸收更多的营养物质以获得较高的生物量和合成较多的储藏物质 (如 MAAs) (表 2)。生活在不同光水平环境中的地木耳外观有明显差别，低光环境中的地木耳群体肥厚，呈较深的蓝绿色，表明积累了较多

的胶质和藻胆蛋白;而高光环境中的群体较薄,呈黄绿色,表明类胡萝卜素的比例较高。

生境中的光水平,明显影响了地木耳光捕获和对高光伤害的保护能力(图2,图3)。处于低光环境中的地木耳叶绿素含量较高,从而导致其对低光的利用效率较高。阳生地木耳具有较高的光饱和点、类胡萝卜素含量、类胡萝卜素与叶绿素的比值,而这对于避免高光伤害是非常有效的^[5]。虽然阳生地木耳表现出了较强的避免高光损伤的能力,但是在人为条件下吸水恢复活性后,暴露在晴朗无云的正午太阳光下15 min后就检测不到 F_v/F_m 的活性,表明其PS II中的电子传递链完全被抑制。可是此时仍能检测到光合 CO_2 的固定,表明暗反应仍在继续,但其速率仅为对照的10%~20%。在照光50 min后,即使在暗处恢复7 h, F_v/F_m 也仅恢复为对照的71%。但是在自然状态下,如雨后晴朗无云的条件下,光强也可以达到甚至超过 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图1),但其 F_v/F_m 值一直都保持在0.2以上,在下午和傍晚时都能恢复到最大值。在光抑制后的恢复过程中,无论是高光还是低光环境中生长的地木耳都必需依赖新蛋白质的合成(图3)。在光抑制及恢复中,D1蛋白起着关键作用,光抑制的发生同D1蛋白的破坏有关,恢复过程同其降解和重新合成有关^[17]。光在D1蛋白的降解和合成中都是必需的^[18],所以光抑制的恢复在弱光下最快^[19,20]。

在雨后,当地木耳仍保持湿润状态时,强太阳光持续时间不会很长,且有间歇的弱光(图1),对地木耳光抑制产生后的恢复过程是较为有利的,也是在自然状态下地木耳受抑制较小且能够迅速恢复的原因之一。不过,以下几点对于高光环境中地木耳有效避免高光伤害是有一定作用的:首先,地木耳含有较高的类胡萝卜素,且对紫外有较强的吸收;其次,它可以较快速失水,在持续的强太阳辐射来临之前失去水分,进入对于外界环境因子不敏感的失活状态;再者,地木耳群体在失水过程中收缩,直接减少受光面积,这对于避免强光伤害也有重要作用。

参考文献:

- [1] Potts M. *Nostoc* [A]. In: Whitton B A, Potts M eds. *The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space* [M]. Netherlands: Kluwer Academic Publisher, 2000. 465–504.
- [2] Potts M. The anhydrobiotic cyanobacterial cell[J]. *Phys Plant*, 1996, **97**: 788–794.
- [3] Dodds W K, Gudder D A, Mollenhauer D. The ecology of *Nostoc*

- [J]. *J Phycol*, 1995, **31**: 2–18.
- [4] Lambers H, Chapin F S, Pons T J. *Plant Physiological Ecology* [M]. New York: Springer, 1998. 40–45.
- [5] Demmig-Adams B. Survey of thermal energy dissipation and pigment composition in sun and shade leaves [J]. *Plant Cell Physiol*, 1998, **39**(5): 474–482.
- [6] Hamerlynck E P, Csintalan Z, Nagy Z, Tuba Z, Goodin D, Henebry G M. Ecophysiological consequences of contrasting microenvironments on the desiccation tolerant moss *Tortula ruralis* [J]. *Oecologia*, 2002, **131**: 498–505.
- [7] Payri C E, Maritorena S, Bizeau C, Rodière M. Photoacclimation in the tropical alga *Hydrolython onkodes* (Rhodophyta, Corallinales) from a French Polynesian reef [J]. *J Phycol*, 2001, **37**: 223–234.
- [8] Rodrigues M A, Santos C P, Valentin Y Y, Strbac D, Hall D O. Photosynthetic light-response curve and photoinhibition of the deep-water *Laminaria abyssalis* and the intertidal *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) [J]. *J Phycol*, 2000, **36**: 97–106.
- [9] 邱保胜. 发状念珠藻和铜绿微囊藻的光合作用研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2000. 6.
- [10] 李运广. 几种经济念珠藻类光合特征及生境适应的研究[D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2004. 6.
- [11] Scherer S, Zhong Z P. Desiccation independence of terrestrial *Nostoc commune* ecotypes (cyanobacteria) [J]. *Microbiol Ecol*, 1991, **22**: 271–283.
- [12] Scherer S, Chen T W, Böger P. A new UV-A/B protecting pigment in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* [J]. *Plant Physiol*, 1988, **88**: 1 055–1 057.
- [13] Tuba Z, Csintalan Z S, Proctor M C F. Photosynthetic responses of a moss, *Tortula ruralis* ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: a baseline study at present-day CO_2 concentration [J]. *New Phytol*, 1996, **133**: 353–361.
- [14] Colman B. Photosynthetic carbon assimilation and the suppression of photorespiration in the cyanobacteria [J]. *Aquat Bot*, 1989, **34**: 211–231.
- [15] 李朝霞, 赵世杰, 孟庆伟. 光呼吸途径及其功能[J]. 植物学通报. 2003, **20**: 192–197.
- [16] 蔡时青, 许大全. 大豆叶片 CO_2 补偿点和光呼吸的关系[J]. 植物生理学报, 2000, **26**: 545–550.
- [17] Aro E-M, Virgin I, Andersson B. Photoinhibition of photosystem II-inactivation, protein damage and turnover [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1993, **1143**: 113–134.
- [18] Prasil O, Adir N, Ohad I. Dynamics of photosystem II: mechanism of photoinhibition and recovery processes [J]. *Top Photosynth*, 1992, **11**: 293–348.
- [19] Skogen P, Chaturvedi R, Weidemann F, Nilsen S. Photoinhibition of photosynthesis: effect of light quality and quantity on recovery from photoinhibition in *Lemna gibba* [J]. *J Plant Physiol*, 1986, **126**: 195–205.
- [20] Greer D H, Laing W A. Photoinhibition of photosynthesis in intact kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) leaves: effect of light during growth on photoinhibition and recovery [J]. *Planta*, 1988, **175**: 355–363.