

## 玉米C<sub>4</sub>光合叶不同部位解剖结构和光抑制特性的比较

王燕鹏\*, 崔震海\*, 朱延姝, 樊金娟, 张立军\*\*

沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳110866

**摘要:** 以玉米第5位全展叶(C<sub>4</sub>光合叶)为材料, 分别测定基部、中部和顶部的光合速率后, 将叶片置于强光(2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )下处理3 h和暗中恢复3 h, 再测定这三个部位在处理期间的叶绿素荧光参数变化; 然后分别从叶片的基部、中部和顶部取样观察显微结构和超微结构, 测定叶绿素含量。结果表明, 3个部位光合速率和叶绿素含量的大小依次为: 中部>顶部>基部。基部的维管束鞘细胞叶绿体数量少, 体积小, 排列无规律, 类囊体膜有部分垛叠; 中部和顶部维管束鞘细胞叶绿体数量多, 体积大, 大部分围绕维管束呈离心排列, 类囊体膜垛叠消失。在强光下, 基部、中部和顶部均发生光抑制, 但光抑制程度不同, 根据严重度依次为: 基部>顶部>中部, 3个部位在暗中的光抑制恢复能力依次为: 中部>顶部>基部。与叶基部相比, 叶中部在强光下能维持较高的电子传递效率( $\phi\text{Eo}$ )和较低的热耗散比率( $\phi\text{Do}$ )。这表明, C<sub>4</sub>光合循环是保持较高电子传递效率、减轻光抑制的重要因子。

**关键词:** 玉米; 光抑制; 叶片解剖结构; C<sub>3</sub>光合循环; C<sub>4</sub>光合循环

## The Comparison of Anatomic Structure and Photoinhibition Characteristics between Different Regions of the C<sub>4</sub> Photosynthetic Leaf in Maize (*Zea mays* L.)

WANG Yan-Peng\*, CUI Zhen-Hai\*, ZHU Yan-Shu, FAN Jin-Juan, ZHANG Li-Jun\*\*

*Biotechnology and Bioscience College, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China*

**Abstract:** After the measurement of photosynthetic rate on the basal, middle and apical regions of the 5<sup>th</sup> fully expanded leaves (C<sub>4</sub> photosynthesis) in maize (*Zea mays* L.), the leaves were exposed to strong light (2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) for 3 h and then transferred to dark for 3 h. During the treatments, chlorophyll fluorescence parameters were determined. Then the samples were taken from the basal, middle and apical regions of the same leaf materials to determine the chlorophyll content and observe the microstructure and ultrastructure. The results showed that, in the basal regions, the chloroplasts in bundle sheath cells are few in number, small in size and irregular in arrangement, and some thylakoid membranes are appressed; whereas, more chloroplasts with larger size presented in bundle sheath cells of the middle and apical regions, where most of chloroplasts arranged in centrifugal direction away from the vascular bundle and whose thylakoid membrane stacks disappeared. The magnitude of photosynthesis rate and chlorophyll content in the three regions of the 5<sup>th</sup> leaves were in the order of the middle, the apical, the basal. Under strong light, photoinhibition occurred in the basal, middle and apical regions of the leaf but with varying degrees. The severities of photoinhibition in the three regions of leaves were in the order of the basal, the apical, the middle. The recovery capabilities of photoinhibition in dark followed the order of the middle, the apical, the basal. Compared with the basal, the middle regions maintained higher PSII electron transport efficiency ( $\phi\text{Eo}$ ) and less PSII heat dissipation efficiency ( $\phi\text{Do}$ ) under strong light. Those results showed that C<sub>4</sub> photosynthetic cycle was an important factor in maintaining higher electron transport efficiency and alleviating photoinhibition in leaves of maize.

**Key words:** maize; photoinhibition; leaf anatomy; C<sub>3</sub> photosynthesis cycle; C<sub>4</sub> photosynthesis cycle

光抑制是由过剩光能引起的植物光化学效率下降的现象, 人们对光抑制的发生机制已经做了大量的研究(Pokorska等2009; Vass 2011)。由于不同光合碳同化途径植物对强光抑制的响应存在很大差异, C<sub>4</sub>植物较C<sub>3</sub>植物发生光抑制的程度较轻(许大全和沈允钢1997; Hong和Xu 1999), 人们把关

收稿 2012-03-05 修定 2012-04-16  
资助 国家自然科学基金(31000673)、教育部博士点基金(2010-2103120001和20102103110001)和辽宁省科技厅科技攻关项目(201201238)。

\* 共同第一作者。

\*\* 通讯作者(E-mail: lijunzhang8@yahoo.com.cn; Tel: 024-88487163)。

注的重点放在了C<sub>3</sub>植物。所以,对于光抑制机理研究的数据主要来自C<sub>3</sub>植物,对C<sub>4</sub>植物的光抑制研究相对较少。但是,研究C<sub>4</sub>植物光抑制特性和机制,揭示C<sub>4</sub>植物光抑制不敏感的原因,对于深入理解植物光抑制的发生机理和防御机制具有重要的参考价值。C<sub>4</sub>植物叶片的光合途径是随着叶位和叶片发育时期而变化的(Cousins等2001;崔国瑞等2009)。Crespo等(1979)发现同一玉米植株不同叶位的光合碳同化途径不同。第1~3叶主要进行C<sub>3</sub>光合同化途径,而第4叶及以上叶片主要运行C<sub>4</sub>光合同化途径。而且,在同一C<sub>4</sub>光合成熟叶的不同部位(基部、中部、顶部)的光合碳同化途径也存在差异。在玉米的叶片基部C<sub>4</sub>循环所占的比例较小,而在叶中部和顶部则主要运行C<sub>4</sub>循环(Williams和Kennedy 1978; Dai等1995)。C<sub>4</sub>植物的这种光合特性,为我们利用一种C<sub>4</sub>植物研究C<sub>3</sub>途径和C<sub>4</sub>途径与光抑制的差异提供了可能。在C<sub>3</sub>植物中,光抑制的严重程度与叶片的发育阶段有关,幼叶对强光抑制更敏感(Bertamini和Nedunchezian 2003)。但是,目前尚未见到C<sub>4</sub>植物叶片不同部位光抑制响应差异的报道。本文以C<sub>4</sub>植物玉米全展第5叶(C<sub>4</sub>光合)为材料,观察叶片基部、中部和顶部的显微和超微结构,测定叶绿素含量和光合速率,及在强光(2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )处理3 h、暗恢复3 h过程中的叶绿素荧光参数变化,比较叶基部、中部和顶部光抑制特性,分析C<sub>4</sub>光合循环对光抑制特性的影响。

## 材料与方法

### 1 材料种植与培养

试验在沈阳农业大学生物科学技术学院进行,供试材料为C<sub>4</sub>植物玉米(*Zea mays* L.)‘郑丹958’。玉米种子经催芽处理后播种于直径25 cm、高30 cm的培养钵中,培养介质为取自农田的棕壤土。光周期为14 h/10 h(白天/晚上),温度控制在30  $^{\circ}\text{C}$ /25  $^{\circ}\text{C}$ (白天/晚上),白天的光照强度为900  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,光源为荷兰PHILIPS公司生产的农用高压钠灯SONTAGRO400WGES,空气湿度为70%~80%。每天浇一次Hongload营养液。

### 2 实验材料的选取和强光处理

玉米第5位叶全展后(长60 cm),以叶耳为起点,0~5 cm片段定义为基部,30~35 cm片段为中部,55~

60 cm片段为顶部。选择生长一致的植株置于强光下,使得待测部位的光强达到2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,强光处理3 h后把植株转入暗中恢复3 h。

### 3 叶绿素荧光参数的测定

将实验材料暗适应20 min后,利用连续激发式荧光仪Hand-PEA (Hansatech, 英国)的强红光(3 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )激发1 s,获得 $F_0$ 、 $F_m$ 等荧光参数。本实验中所涉及荧光指标及计算公式为:光系统II最大光化学效率:  $F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m$  (Kolber和Falkowski 1993; Roháček 2002); 光系统II反应中心用于电子传递的量子产额:  $\phi E_0=ET_0/ABS=(1-F_0/F_m)\times(1-V_j)$  (Strasser等2004); 光系统II反应中心用于热耗散的量子比率:  $\phi Do=(ABS-TR_0)/ABS=F_0/F_m$  (Strasser等2000)。公式中各符号的意义:  $F_0$ 为暗适应下最小荧光;  $F_m$ 为暗适应下最大荧光;  $F_v$ 为可变荧光;  $V_j$ : O-J-I-P曲线上J点的相对可变荧光; ABS为反应中心吸收的总能量;  $TR_0$ 为反应中心捕获的用于还原 $Q_A$ 电子传递的能量;  $ET_0$ 为反应中心捕获的用于电子传递的能量。

### 4 光合速率的测定

光合速率利用CIRAS-1便携式光合仪(PP-Systems, 英国)测定,测定光强为1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$ 浓度为340  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,温度为25  $^{\circ}\text{C}$ 。

### 5 叶绿素的提取及含量测定

参考Arnon (1949)的方法,用80%丙酮提取叶绿素,用紫外可见分光光度计U-3010型(日立, 日本)测定吸光度 $D_{663}$ 和 $D_{645}$ 。计算叶绿素a、叶绿素b、叶绿素a/b及叶绿素a+b的总量。

### 6 叶片显微和超微结构的观察

(1)采用石蜡切片法观察叶片横切面解剖结构。选取生长健壮、生长一致玉米植株第5位叶的基部、中部和顶部,分别切为长和宽各0.5 cm的小块,然后参考Li等(2010)方法制成石蜡切片。切片用OLYMPUS BH2-显微镜(Olympus, 日本)观察叶片的花环结构并拍照。

(2)采用透射电子显微镜观察叶片横切面的超微结构。将样品切为长和宽为0.5 cm $\times$ 0.3 cm的小片,按Majeran等(2010)方法处理,在透射电子显微镜(日本电子株式会社, 日本)下观察叶片超微结构,于58 000倍数下拍摄样品的亚显微结构照片。

### 7 数据分析

采用SPSS13.0数据处理系统进行方差分析。

## 实验结果

### 1 玉米第5位全展叶不同部位叶绿素含量和光合速率的变化

从表1可见, 玉米第5位叶叶绿素a+b的含量依次为中部>顶部>基部; 从叶基部到顶部叶绿素a/b有上升的趋势, 但差异不显著。与基部相比, 叶片中部光合速率升高, 达到极显著水平; 而与叶片中部相比, 顶部单位叶面积的光合速率下降, 也达到显著水平, 与单位叶绿素含量的光合速率变化趋势相同。

### 2 玉米第5位全展叶不同部位显微和超微结构的变化

在光学显微镜下(图1-D~F)可见, 玉米第5位全展叶的3个不同部位维管束鞘细胞都含有叶绿体, 但在叶绿体数量和排列方式上存在差异。基部维管束鞘细胞(BSC)中的叶绿体数量少, 体积小且相对于维管束呈无规则排列; 中部和顶部BSC中

表1 玉米第5位全展叶不同部位叶绿素含量和光合速率的变化

Table 1 Changes in chlorophyll content and photosynthesis rates in different regions of the 5<sup>th</sup> fully expanded leaves of maize

部位	叶绿素a+b 含量/mg·m <sup>-2</sup>	叶绿素a/b	光合速率/ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	
			单位叶面积	单位叶绿素含量
基部	417±12.5**	3.65±0.06	3.77±0.15**	0.009±0.0004**
中部	679±20.3	3.76±0.05	12.60±1.2	0.018±0.0009
顶部	594±15.6*	3.87±0.36	9.10±0.4*	0.015±0.0007*

三个部位间各指标的显著性分析都以中部为对照; \*表示显著, \*\*表示极显著。

的叶绿体数量增多, 体积变大且大多都围绕维管束呈离心分布。进一步用电子显微镜观察表明(图1-A~C), 从基部到顶部, 叶绿体类囊体膜垛叠发生显著变化, 第5位叶基部BSC中的叶绿体中有部分类囊体膜发生垛叠, 而中部和顶部这种垛叠几乎消失。

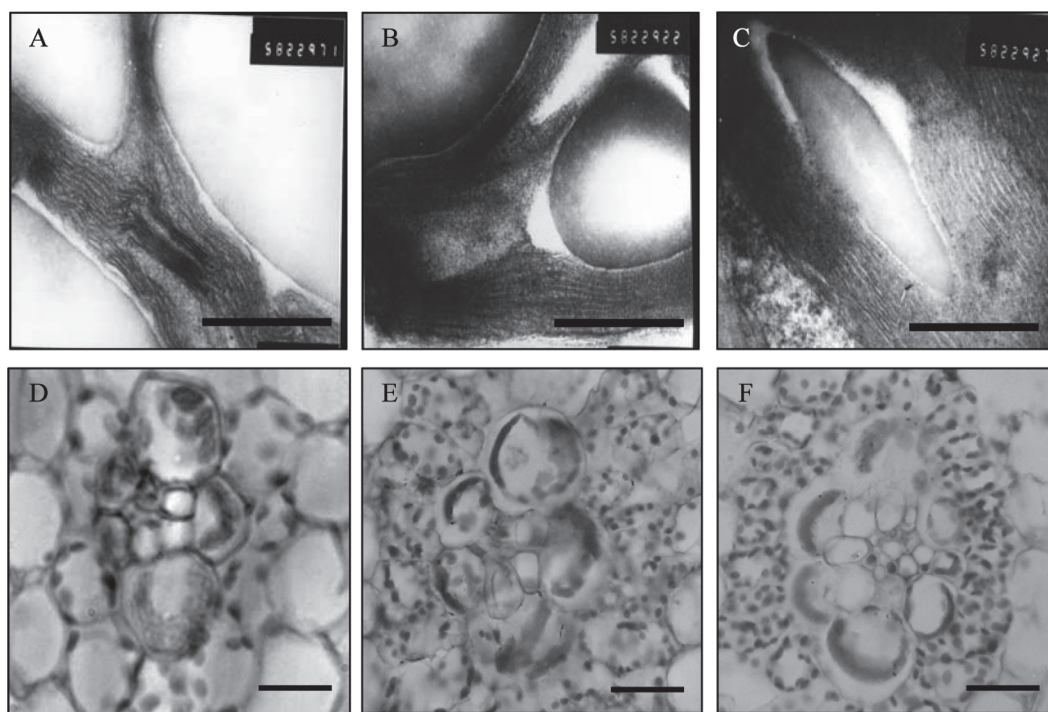


图1 用光学显微镜( $\times 100$ )和电子显微镜( $\times 58\ 000$ )观察的玉米第5位叶不同部位的解剖结构

Fig.1 Observations on the anatomical structure of different regions of the 5<sup>th</sup> leaf in maize under optical microscope ( $\times 100$ ) and electron micrograph ( $\times 58\ 000$ )

A: 第5位叶基部BSC叶绿体片层( $\times 58\ 000$ ); B: 第5位叶中部BSC叶绿体片层( $\times 58\ 000$ ); C: 第5位叶顶部BSC叶绿体片层( $\times 58\ 000$ ); D: 第5位叶基部叶片的横切面( $\times 100$ ); E: 第5位叶中部叶片的横切面( $\times 100$ ); F: 第5位叶顶部叶片的横切面( $\times 100$ )。电子显微镜照片的标尺均为0.5  $\mu\text{m}$ ; 光学显微镜照片的标尺均为50  $\mu\text{m}$ 。



### 3 玉米第5位全展叶不同部位PSII的最大光化学效率 $F_v/F_m$ 对强光的响应

PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )的下降程度是衡量植物光抑制强弱的典型指标(Melis 1999; Szabó等2005)。如图2所示,在充分暗适应后,玉米第5位全展叶基部、中部、顶部的 $F_v/F_m$ 分别为0.76、0.77、0.75,没有明显变化( $P>0.05$ );但在强光下( $2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )处理叶片3 h后,3个部位的 $F_v/F_m$ 均发生不同程度的下降,与处理前相比,基部、中部、顶部的 $F_v/F_m$ 分别下降54%、31%、47%;在暗中恢复3 h后,中部片段的 $F_v/F_m$ 能恢复到对照的92%,而基部和顶部只分别恢复到对照的54%和63%。这表明,第5位全展叶不同部位受光抑制的程度依次为:基部>顶部>中部,而在暗中的光抑制恢复能力依次为:中部>顶部>基部。

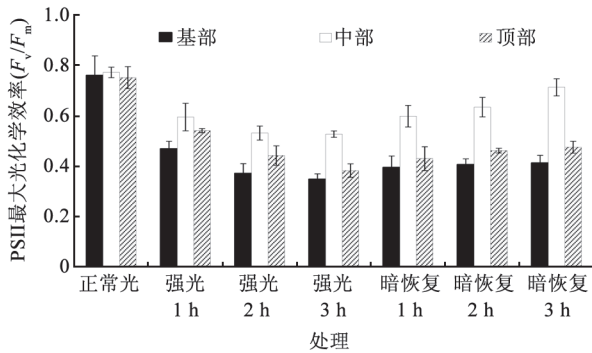


图2 玉米第5位全展叶不同部位PSII最大光化学效率 $F_v/F_m$ 在强光( $2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )处理和随后暗恢复过程中的变化  
Fig.2 Changes in the maximal efficiency of PSII photochemistry ( $F_v/F_m$ ) in different regions of the 5<sup>th</sup> fully expanded leaf of maize when exposed to a strong light ( $2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) for different time and in the subsequent dark recover

### 4 玉米第5位全展叶不同部位PSII电子传递效率( $\phi_{Eo}$ )对强光的响应

PSII电子传递效率( $\phi_{Eo}$ )反映植物PSII吸收的能量用于电子传递的效率(Iatrou等1995; Strasser等2004)。从图3可见,在正常光照条件下,玉米第5位全展叶基部、中部和顶部的 $\phi_{Eo}$ 分别为0.39、0.52和0.47,相互间差异显著( $P<0.05$ ),这说明,玉米第5位叶中部的PSII电子传递效率最大,顶部次之,基部最小;在强光处理3 h过程中,第5位叶不同部位的 $\phi_{Eo}$ 呈现出不同程度的下降,基部、中部和顶部分别下降65%、35%和58%;在暗中恢复3 h后,中

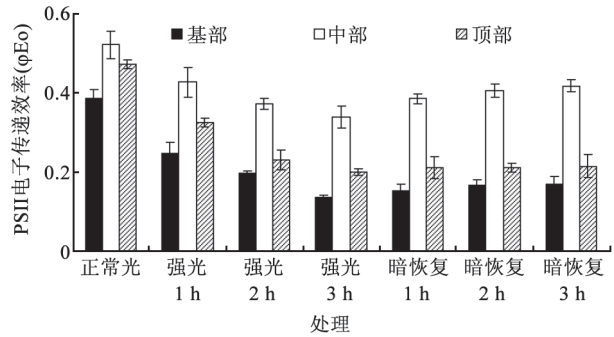


图3 玉米第5位全展叶不同部位PSII电子传递效率( $\phi_{Eo}$ )在强光处理和随后暗恢复过程中的变化

Fig.3 Changes in the quantum yield of electron transport ( $\phi_{Eo}$ ) of PSII in different regions of the fifth fully expanded leaf of maize when exposed to a strong light ( $2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) for different time and in the subsequent dark recovery

部的 $\phi_{Eo}$ 恢复到对照的80%,而基部和顶部只能恢复到各自对照的50%左右,但顶部恢复的效果略好于基部。这些结果表明,玉米第5位叶中部通过光化学反应转化激发能的能力强于基部和顶部,顶部又略好于基部。

### 5 玉米第5位全展叶不同部位PSII热耗散量子比率( $\phi_{Do}$ )对强光的响应

PSII热耗散量子比率( $\phi_{Do}$ )反映植物吸收的光能通过PSII天线以热耗散形式释放出去的比值(Force等2003)。从图4可见,在正常光照下,玉米的第5位全展叶基部、中部和顶部的 $\phi_{Do}$ 无明显差异( $P>0.05$ );强光( $2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )3 h处理后,叶基部、中部和顶部的 $\phi_{Do}$ 分别上升63%、50%和

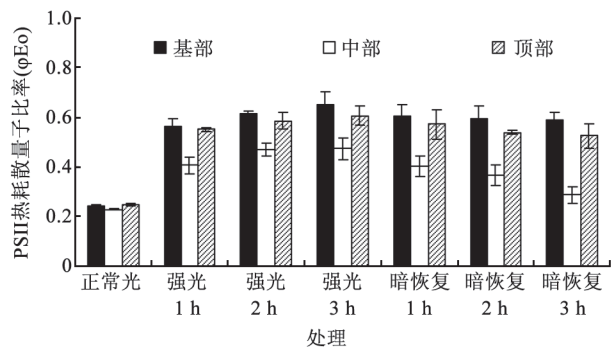


图4 玉米第5位全展叶不同部位PSII热耗散量子比率( $\phi_{Do}$ )在强光处理和随后暗恢复过程中的变化

Fig.4 Changes in the quantum yield of heat dissipation ( $\phi_{Do}$ ) of PSII in different regions of the fifth fully expanded leaf of maize when exposed to a strong light ( $2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) for different time and in the subsequent dark recovery

56%, 与 $\phi E_o$ 的变化趋势(图3)相反; 在暗恢复过程中,  $\phi D_o$ 的恢复程度依次为中部>顶部>基部, 中部基本上可恢复到对照水平, 基部和顶部只能恢复30%的水平。以上结果表明, 不管是C<sub>3</sub>光合循环所占比例较大的叶片基部, 还是以C<sub>4</sub>循环为主的叶片中部和顶部, 热耗散都是消耗过剩激发能的重要途径。但是, 中部的热耗散比率显著低于叶片基部和顶部。

## 讨 论

### 1 玉米C<sub>4</sub>光合叶不同部位光合速率差异分析

从表1可见, 玉米第5位叶不同部位的光合速率存在显著差异, 中部最高, 顶部次之, 基部最低。叶片基部不仅叶绿素含量低, 而且单位叶绿素含量的光合速率也低, 表明叶绿素含量并不是基部光合速率的限制因子; 同样, 叶基部叶绿素a/b比值与中部和顶部差异不显著, 也不会是光合速率的限制因子。已有研究表明, 叶片解剖结构和C<sub>4</sub>光合关键酶的活性影响光合速率(Matsuoka等2001)。本实验的第5位叶显微和超微观察结果(图1)表明, 叶片基部维管束鞘细胞的叶绿体数量少, 体积小, 且里面有部分类囊体膜发生垛叠, 也就是说含有较多的PSII复合体; 而叶片中部维管束鞘细胞中的叶绿体数量增多, 体积变大, 且类囊体膜的垛叠消失, 即PSII复合体消失。因此, 我们可以说, 叶片基部维管束鞘细胞叶绿体正处在从C<sub>3</sub>叶绿体向C<sub>4</sub>叶绿体分化的阶段, 所以, 叶片基部还不能高效率的运转C<sub>4</sub>光合循环。

从解剖结构上看, 第5位叶顶部的维管束鞘细胞叶绿体, 与中部相比没有明显的变化, 因此, 不会是光合速率低于中部的重要原因。然而, 叶顶部的叶绿素含量低于叶中部, 但叶绿素a/b比值与中部并不存在显著差异, 说明是叶顶部的叶绿素含量, 而不是a/b比值与光合速率的下降相关。此外, 叶顶部的单位叶绿素含量的光合速率也低于中部, 说明随着叶片衰老, 光合色素系统转化光能的能力也随之下降了。Williams和Kennedy (1978)报道, 随着C<sub>4</sub>植物叶片的衰老, Rubisco和PEPC活性也随之下降。所以, 玉米C<sub>4</sub>光合叶片顶部光合速率的下降受叶绿素含量、光合色素系统光能转化效率和CO<sub>2</sub>同化酶活性的影响。

### 2 玉米C<sub>4</sub>光合叶基部发生严重光抑制原因分析

本实验表明, 玉米C<sub>4</sub>光合叶(第5位全展叶)的光反应对强光的响应不同, 基部、中部和顶部PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )在强光处理后分别下降了54%、31%和47% (图2)。这说明叶片所有部位在强光下都发生光抑制, 但光抑制程度存在显著差异, 中部最轻, 顶部次之, 基部最严重。这个结果与3个部位的光合速率、叶绿素含量(表1)和C<sub>4</sub>光合循环所占比例存在一致的关系(Dai等1995)。虽然叶基部的叶绿素含量最低, 吸收的光能相对较少, 但是由于这个部位的光合速率低, 单位叶绿素转化光能的效率也低(表1), 实际上存在叶绿素含量与光合速率不匹配问题, 导致产生相对较多的过剩光能。在强光下, 叶片基部将会积累更多的过剩激发能, 发生严重的光抑制。比较叶基部和中部的维管束鞘细胞, 都含有叶绿体, 都能进行光合作用, 但是它们所含有的叶绿体类型和在光合作用中的分工不同。叶片基部含有C<sub>3</sub>叶绿体, 中部含有C<sub>4</sub>叶绿体(图1), 因此, 它们之间的主要区别是中部C<sub>4</sub>光合循环更强。因此, 叶片基部的C<sub>4</sub>光合较弱导致吸收的能量不能被充分利用, 可能这是产生较强光抑制的重要原因。这个推测的间接证据是, 与叶片基部相比, 具高光合速率的叶片中部, 在强光下仍保持较高的电子传递效率(图3)和较低的热耗散比例(图4), 尽管叶片中部的叶绿素含量较高。

### 3 玉米C<sub>4</sub>光合叶不同部位光抑制修复能力比较

本研究表明, 受到3 h强光处理的玉米C<sub>4</sub>光合叶片不同部位, 经过3 h的暗中恢复后, 叶绿素荧光参数的恢复存在显著差异。在暗中恢复3 h后, 基部、中部和顶部的PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )分别恢复到对照的54%、92%和63% (图2); PSII电子传递效率( $\phi E_o$ )分别恢复到对照的50%、80%和56% (图3); 而PSII热耗散比率( $\phi D_o$ )分别恢复到对照的28%、95%和32% (图4)。在所有的叶绿素荧光参数中, 叶片中部都是恢复最快的, 主要原因应该是在强光阶段该部分所受到的光抑制最轻, 过剩光能积累少和PSII反应中心破坏程度轻。对于主要运行C<sub>4</sub>光合循环的叶片中部, 在天线色素复合体和PSII反应中心结构上, 是否有更好的抵御光抑制的机制, 从本实验中还无法得出结论, 因为, 尽

管它的光抑制在暗中恢复较快,但是它在强光下受到的抑制程度与叶片基部和顶部不在一个水平上。

本实验表明,玉米C<sub>4</sub>光合叶基部的光合结构还未发育完全,叶绿素含量和光合速率都较低,是典型C<sub>3</sub>植物的光合特性;叶中部形成了典型的C<sub>4</sub>结构,叶绿素含量和光合速率升高,且达到C<sub>4</sub>植物的水平,运行C<sub>4</sub>光合循环;叶顶部也具备C<sub>4</sub>光合结构,但叶绿素含量和光合速率开始下降,说明叶片已经开始衰老。强光下,这3个部位发生的光抑制不同:基部最严重,主要原因是该部位叶绿素含量和光合速率不匹配,在强光下,叶片基部叶绿素吸收的光能通过光化学反应利用的比值较少,导致过剩光能在反应中心积累,所以,热耗散成为防御强光破坏的主要机制;叶片中部形成了典型的C<sub>4</sub>结构,运行C<sub>4</sub>光合循环,较强的CO<sub>2</sub>固定能力是抵御强光破坏的最有效机制;叶片顶部虽然也运行C<sub>4</sub>光合循环,但其光合能力已经下降,热耗散成为消耗过剩光能防御强光破坏的主要途径。

### 参考文献

- 崔国瑞,张立军,朱延姝,崔震海,李振华(2009).植物C<sub>4</sub>光合途径的形成及其影响因素.植物生理学通讯,45:711~720
- 许大全,沈允钢(1997).植物光合作用效率的日变化.植物生理学报,23:410~416
- Arnon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol, 24: 1~15
- Bertamini M, Nedunchezian N (2003). Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). Plant Sci, 164: 635~644
- Cousins AB, Adam NR, Wall GW, Kimball BA, Pinter Jr PJ, Leavitt SW, LaMorte RL, Matthias AD, Ottman MJ, Thompson TL, Webber AN (2001). Reduced photorespiration and increased energy-use efficiency in young CO<sub>2</sub>-enriched sorghum leaves. New Phytol, 150: 275~284
- Crespo HM, Frean M, Cresswell CF, Tew J (1979). The occurrence of both C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthetic characteristics in a single *Zea mays* plant. Planta, 147: 257~263
- Dai Z, Ku MSB, Edwards GE (1995). C<sub>4</sub> photosynthesis. The effects of leaf development on the CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism and photorespiration in maize. Plant Physiol, 107: 815~825
- Force L, Critchley C, van Rensen JJS (2003). New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. Photosynth Res, 78: 17~33
- Hong SS, Xu DQ (1999). Reversible inactivation of PSII reaction centers and the dissociation of LHCII from PSII complex in soybean leaves. Plant Sci, 147: 111~118
- Iatrou G, Cook CM, Stamou G, Lanaras T (1995). Chlorophyll fluorescence and leaf chlorophyll content of bean leaves injured by spider mites (Acari: Tetranychidae). Exp Appl Acarol, 19: 581~591
- Kolber Z, Falkowski PG (1993). Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis *in situ*. Limnol Oceanogr, 38: 1646~1665
- Li L, Shi ZY, Shen GZ, Wang XQ, An LS, Zhang JL (2010). Overexpression of *ACLI* (*abaxially curled leaf 1*) increased bulliform cells and induced abaxial curling of leaf blades in rice. Mol Plant, 3: 807~817
- Majeran W, Friso G, Ponnala L, Connolly B, Huang M, Reidel E, Zhang C, Asakura Y, Bhuiyan NH, Sun Q et al (2010). Structural and metabolic transitions of C<sub>4</sub> leaf development and differentiation defined by microscopy and quantitative proteomics in maize. Plant Cell, 22: 3509~3542
- Matsuoka M, Furbank RT, Fukayama H, Miyao M (2001). Molecular engineering of C<sub>4</sub> photosynthesis. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 52: 297~314
- Melis A (1999). Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage *in vivo*? Trends Plant Sci, 4: 130~135
- Pokorska B, Zienkiewicz M, Powikrowska M, Drozak A, Romanowska E (2009). Differential turnover of the photosystem II reaction centre D1 protein in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. Biochim Biophys Acta, 1787: 1161~1169
- Roháček K (2002). Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. Photosynthetica, 40: 13~29
- Strasser RJ, Srivastava A, Tsimilli-Michael M (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus M, Pathre U, Mohanty P (eds). Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation. London: Taylor & Francis, 445~483
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Srivastava A (2004). Analysis of the chlorophyll *a* fluorescence transient. In: Papageorgiou GC, Govindjee (eds). Advance in Photosynthesis and Respiration. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 321~362
- Szabó I, Bergantino E, Giacometti GM (2005). Light and oxygenic photosynthesis: energy dissipation as a protection mechanism against photo-oxidation. EMBO Rep, 6: 629~634
- Vass I (2011). Molecular mechanisms of photodamage in the Photosystem II complex. Biochim Biophys Acta, 1817: 209~217
- Williams LE, Kennedy RA (1978). Photosynthetic carbon metabolism during leaf ontogeny in *Zea mays* L.: enzyme studies. Planta, 142: 269~274