

阴生和阳生植物在光合结构及功能中的差异概述*

靳红磊, 明宇, 王宏斌

广州中医药大学中药学院药用植物生理生态研究所, 广东 广州 510006

摘要: 阴生植物和阳生植物对于光的适应能力不同。在不同光强以及光质生长环境中, 阴生和阳生植物具有不同的光合结构和组分含量, 最终影响光合作用功能。特定的生长环境要求限制了阴生植物和阳生植物的广泛种植, 影响其产量。本文通过对阴生植物和阳生植物在光合结构及功能中的差异进行综述, 以期对阴生植物和阳生植物的改造提供参考。

关键词: 阴生植物; 阳生植物; 光合作用; 叶绿体

中图分类号: Q945 **文献标志码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2021) 06-0001-08

An overview of the differences between shade and sun plants in photosynthetic structure and function

JIN Honglei, MING Yu, WANG Hongbin

Institute of Physiological Ecology of Medicinal Plants, College of Traditional Chinese Medicine, Guangzhou University of Chinese Medicine, Guangzhou 510006, China

Abstract: Shade and sun plants have different adaptation to light. In different light intensity and light quality growing environment, shade and sun plants have different photosynthetic structure and component content, which ultimately affect the photosynthetic function. Specific environmental requirements limit the wide cultivation of shade plants and sun plants and affect their yield. In this paper, the differences of photosynthetic structure and function between shade plants and sun plants were reviewed in order to provide reference for the transformation of shade plants and sun plants.

Key words: shade plants; sun plants; photosynthesis; chloroplast

自然界中的植物通常分布在复杂的环境中, 其生长受到光照、水分、温度、盐分等因素的影响^[1]。比如, 有的植物可以生长在光照不足的阴

暗地, 有的可以生长在温度过低的冰山雪域, 还有的可以生长在极度缺水的沙漠中。虽然植物不能移动, 但是在这些不同的生长环境中, 植物仍

* 收稿日期: 2021-05-06

录用日期: 2021-07-26

网络首发日期: 2021-09-18

基金项目: 国家自然科学基金 (31770260, 31970261); 广东省特支计划项目 (2019TQ05N182)

作者简介: 靳红磊 (1986年生), 男; 研究方向: 植物光合生理; E-mail: jinhl@gzucm.edu.cn

明宇 (1998年生), 女; 研究方向: 药用植物学; E-mail: 20201110548@stu.gzucm.edu.cn

(靳红磊、明宇为共同第一作者)

通信作者: 王宏斌 (1977年生), 男; 研究方向: 植物光合生理; E-mail: wanghongbin@gzucm.edu.cn

王宏斌, 二级教授, 博士生导师; 广州中医药大学副校长; 先后获得国家杰出青年科学基金, 入选国家“万人计划”青年拔尖人才、国家“万人计划”科技创新领军人才、科技部“中青年科技创新领军人才”、“广东特支计划”百千万工程领军人才; 发表通讯作者 SCI 论文 30 余篇, 包括 Cell Host & Microbe、PNAS、Plant Cell、Cell Reports、Molecular Plant、Plant Physiology、Plant Journal、JIPB 等国际著名专业期刊。受邀担任国家自然科学基金委员会学科评审组专家、第五届国家农业转基因生物安全委员会委员、第五届“广东省青年科学家协会”副主席。

然能够通过光合作用来维持其基本的细胞代谢过程^[2]。这提示植物具有适应环境变化的能力,并且不同环境中的植物其适应能力各不相同。

光是影响植物最重要的环境因素之一,植物可以利用光能进行光合作用;同时光也是一种重要的环境信号^[3],调节植物生长发育^[4]。不同植物对光照的敏感性不同。在强光照下生长良好,而在荫蔽或弱光照下生长不良的植物,称为阳生植物,比如月季、向日葵等;在弱光照下生长的

比在强光照下好,具有较强耐阴性的植物,称为阴生植物,比如酢浆草、喜荫花等^[5-6]。因此,阴生植物和阳生植物最直接的差异就是对光适应性的不同,进而在光合作用中也表现出明显差异。当然,阴生植物和阳生植物是一个相对的概念,并没有绝对的界限。本文将从光合作用场所——叶绿体的形态结构、光合作用涉及的组分含量以及光合作用功能3个方面,对阴生植物和阳生植物在光合作用方面的差异进行综述(图1)。

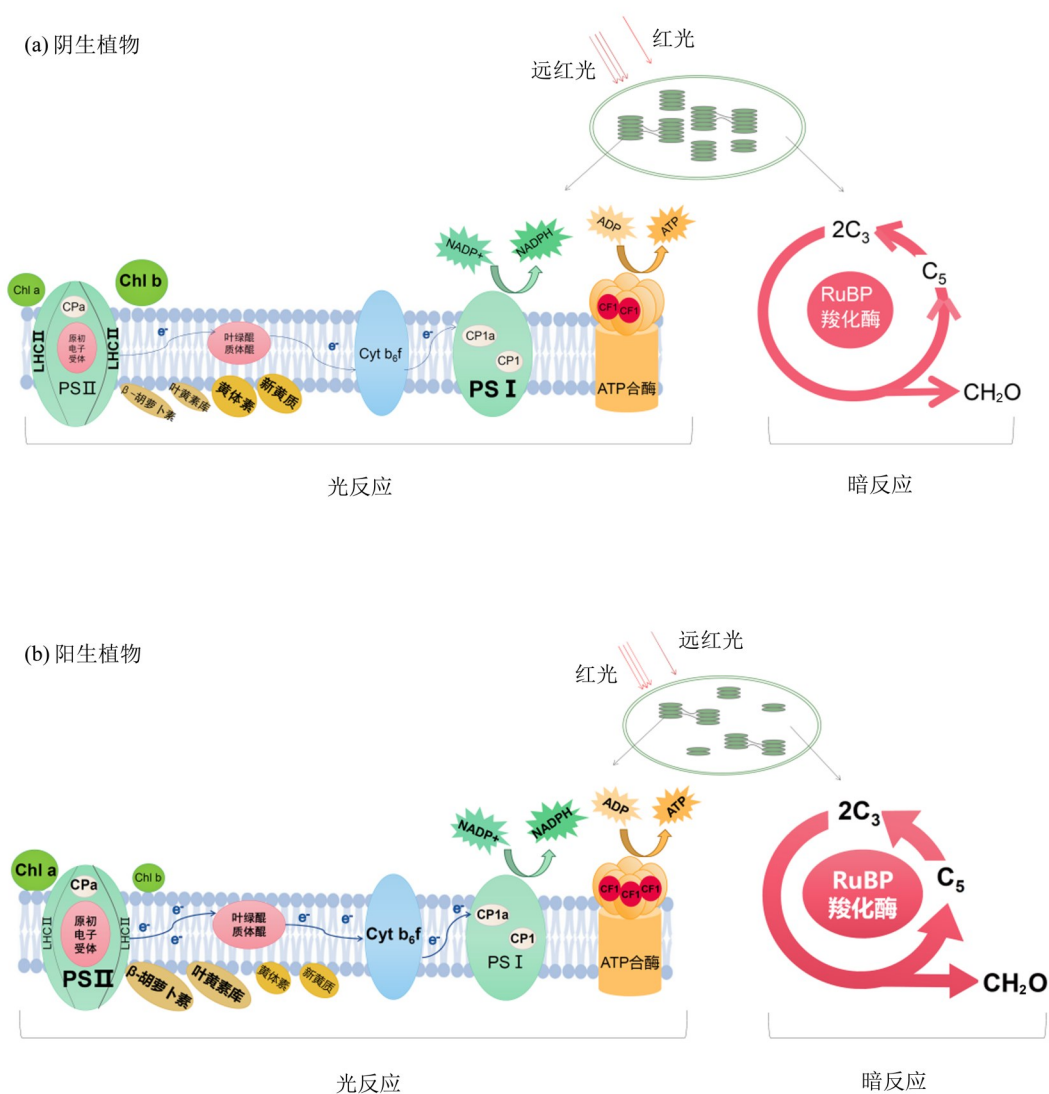


图1 阴生植物和阳生植物叶绿体结构及光合反应差异模式图

Chl a: 叶绿素 a; Chl b: 叶绿素 b; CPa: chlorophyll-protein complexes a; PSII: 光系统II; LHCII: 捕光复合体; Cyt_{b₆}f: 细胞色素 b₆f; PSI: 光系统I; CP1a: chlorophyll-protein complexes 1a; CP1: chlorophyll-protein complexes 1; CF1: coupling factor 1; NADP⁺: 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸; NADPH: 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸; ADP: 二磷酸腺苷; ATP: 三磷酸腺苷; C₃: 1,2-甘油醛-3-磷酸; C₅: 二磷酸核酮糖; RuBP: 1,5-二磷酸核酮糖; 字体大小、粗细反映了该组分含量的多少; 箭头粗细反映了反应速率的快慢。

Fig. 1 The model of the differences between shade and sun plants in chloroplast structure and photosynthetic

1 叶绿体结构差异

叶绿体是植物进行光合作用的细胞器, 由叶绿体外被膜、类囊体和基质三部分组成。其中, 类囊体是光合作用的光反应场所^[7]。Melis^[8]和Allen^[9]曾发现阴生植物的类囊体数量比阳生植物多, 并且其类囊体膜的垛叠程度更高。许多类囊体像圆盘一样叠在一起, 组成基粒。由于阴生植物中类囊体数量多、垛叠程度高, 因此阴生植物中的基粒数量也更多。这与苏吉虎等^[10]通过对珊瑚树阳生和阴生叶片亚显微结构观察得到的阴生叶片中基粒的数量和每个基粒的膜垛叠层数较多的结果一致。造成阴生植物叶绿体形态结构和阳生植物不同的原因就是阴生植物在低光照下生长, 自然环境给予的光照不足, 因此阴生植物需要通过扩大自身类囊体膜面积, 让捕获光能的机构高度聚集来捕获更多的光能, 然后通过光合作用将光能转换成化学能^[11], 满足自身生长发育的能量需求。

2 光合反应差异

植物的光合作用可以分为两个阶段, 即光反应和暗反应^[12]。这两个阶段都是复杂的生理过程, 需要一系列色素、蛋白、酶等物质的参与。阴生植物和阳生植物因为光照条件的不同, 它们在光反应阶段存在明显的组分含量差异。由于光反应为暗反应提供原料物质, 例如ATP、NADPH等^[13], 所以光反应的差异间接影响了阴生植物和阳生植物在碳循环上的区别。

2.1 光反应差异

2.1.1 光合色素含量差异 光合色素包括叶绿素和类胡萝卜素^[14]。叶绿素在光的吸收、传递、转化中起到了核心作用, 在绿色植物中主要包括叶绿素a (Chl a, chlorophyll a) 和叶绿素b (Chl b, chlorophyll b)^[15]。荫蔽条件下占优势的漫射光中蓝紫光最丰富^[16-17], 而叶绿素b主要吸收蓝紫光。因此阴生植物为了很好地利用荫蔽条件下的光能, 它的叶绿素总量以及叶绿素b的含量是明显高于阳生植物的。对于生长环境富含红光的阳生植物而言, 体内含有更多的叶绿素a有助于捕获更多的红光^[17]。所以阴生植物的Chla/Chlb的比值低于阳生植物, Murchie等^[18]的实验结果也说明了这一点。

而类胡萝卜素作为辅助色素, 在将吸收的光能传递给叶绿素的过程中也发挥了重要作用^[19]。

类胡萝卜素中主要发挥作用的色素包括: β -胡萝卜素、紫黄质、花药黄质、玉米黄质、黄体素、新黄质等^[20-21]。植物生长环境中不同的光照条件同样影响了这些辅助色素的含量。比如董高峰等^[22]、Hansen等^[23]发现阴生植物中的 β -胡萝卜素、叶黄素含量以及类胡萝卜素总量都是低于阳生植物的。当光照强度过高引起光抑制的时候, 植物中的叶绿素会降解成三线态叶绿素, 通过电子传递, 在类囊体和光系统II中产生单线态氧、羟自由基等, 单线态氧直接参与后续D1蛋白的降解, 对光系统II产生损伤^[24-25]。而 β -胡萝卜素能淬灭三线态叶绿素和单线态氧, 从而避免植物受到光抑制破坏^[26]。因此对于生长在高光照下, 更容易受到光抑制破坏的阳生植物而言, β -胡萝卜素的含量高于阴生植物。

另外依赖叶黄素循环和类胡萝卜素清除途径来耗散过剩热能也是植物重要的光保护机制^[27]。叶黄素循环和热耗散 (NPQ, non-photochemical quenching) 紧密联系, 包括了3种循环, 分别是紫黄质循环 (V循环)、环氧化叶黄质循环 (Lx循环)、硅甲藻黄素循环 (Ddx循环)^[28]。V循环在植物中非常保守: 在高光照环境下双环氧紫黄质在紫黄质脱环氧化酶的催化下形成玉米黄质^[29], 玉米黄质能直接淬灭三线态叶绿素和单线态氧^[30], 从而起到保护作用。所以相较于阴生植物而言, 阳生植物需要转化更多的玉米黄质来消耗过多的光能。

紫黄质、花药黄质、玉米黄质这三者之和统称为叶黄素库^[31]。在短时间内, 植物的叶黄素库大小维持不变^[32]。Thayer等^[33]通过对19种植物实验测量发现: 阳生植物的叶黄素库约为阴生植物的2~4倍。但是叶黄素库的大小并不与玉米黄质的转化率相关^[34]。Johnson等^[35]通过对22种阴生植物比较发现, 黄体素相对比例随着植物耐阴性的增加而增加, 而叶黄素库的相对含量随着耐阴性的增加而降低, 于是提出了以黄体素/叶黄素库来指示植物耐阴性的概念。Matsubara等^[36]对86种植物进行了测量, 发现阴生植物的新黄质含量高于阳生植物, 新黄质具有捕获光能和防御光破坏的功能, 提示阴生植物中较多的新黄质可以捕获更多的光能。

2.1.2 光系统组分差异 植物体中含有两种色素系统分别进行不同的光合反应, 包括光系统I (简称PSI)、光系统II (简称PSII)。每一个光系统都

含有两个主要成分:捕光复合物(LHC, light-harvesting complex)和光反应中心复合物(RC, reaction-center complex)^[37]。在早期的研究中,阴生植物的PSII/PSI的比值要么低于阳生植物^[38-39],要么高于阳生植物^[40],如此矛盾的数据可能是因为研究者们调查的植物物种不同,或者定量光系统反应中心浓度的方法不同,从而得出了不同的测量值。尤其是后者,始终存在争议。直到1988年,一种直接测量叶片中PSII浓度的方法被发明出来^[41-42],于是Chow等^[43]选择了一批澳大利亚的阴生植物和阳生植物,对其进行PSII和PSI的反应中心浓度测量以及光系统上的一些色素蛋白复合物的测量,发现阴生植物和阳生植物的光系统化学计量学存在差异。比如不同种类的阴生植物的PSII和PSI的反应中心浓度以及PSII/PSI的比值各不相同,而且PSII的含量普遍低于观察到的阳生植物。由于PSII吸收红光,PSI吸收远红光^[44-45],所以在阳生植物中PSII的浓度高于PSI,其PSII/PSI比值为1.7~1.8,高于大多数阴生植物,不过仍然存在少数阴生植物拥有更高比例的PSII/PSI。这与Melis等^[46-47]在同种植物类囊体中观察到的结果类似。实际上更高比例的光反应中心复合物有利于植物将激发能转化成生物化学能,提高转能效率,同时避免激发能的过度积累损伤反应中心。

光系统上还有一些色素蛋白复合物,比如PSI中有CP1a(chlorophyll-protein complexes 1a)、CP1(chlorophyll-protein complexes 1),PSII中有LHCII(light-harvesting complexes II)、CPa(chlorophyll-protein complexes a)。研究发现,阴生植物中的CP1a、CP1、CPa含量明显低于阳生植物,但是LHCII多于阳生植物^[43]。LHCII是一种外围天线系统,也能捕获光能^[48],如同阴生植物含有更多叶绿素一样,增加LHCII可能是为了提高光能捕获能力以满足自身需求。

2.1.3 光合电子载体的组分差异 植物通过光合色素吸收光能后,再经过光系统将捕获的光能激发成电子,然后利用光合作用的电子传递链,形成暗反应所需要的ATP和NADPH^[49]。在电子传递的过程中,涉及一系列的电子载体来帮助完成传递过程,阴生植物和阳生植物在电子传递过程中同样也体现出了差异。

在光合作用的光反应阶段,PSII的原初电子受体会接受来自反应中心色素分子传来的电子^[50],有研究者以叶绿素为基数计算,发现阳生植物中

的PSII原初电子受体、叶绿醌含量比阴生植物高,而且阳生植物叶绿体中的细胞色素b559、b563、f及质体醌含量是阴生植物的2~3倍^[51-52]。电子载体数量的增加说明阳生植物具有更大的电子传递能力。张其德等^[53]也曾对阴生植物和阳生植物的电子速率进行了测量,发现不论是PSII、PSI还是全链PSII+PSI的电子传递速率,均是阳生植物更高,这就说明了阳生植物不仅电子传递能力强,而且还有更高的电子传递速率。

从上面的概述中可以发现,阴生植物和阳生植物通过平衡光合机构中不同组分的分配比例,来为自身生长发育做出自我调节,从而获得自身对光能的最佳利用状态和外界环境对自身最小的伤害状态,这就是植物适应光环境的结果^[54]。

2.2 暗反应差异

光合作用除了在叶绿体类囊体膜上发生光反应,还包括在叶绿体基质上发生的暗反应。暗反应阶段是利用光反应生成同化力ATP和NADPH进行碳的同化作用,使二氧化碳还原为糖^[13]。因此光反应的组分含量差异也对阴生植物和阳生植物在暗反应上的差异产生了影响。上文概述中提到阳生植物比阴生植物含有更多的电子传递载体,所以阳生植物能够更高效率地将激发能转化成ATP、NADPH,从而为阳生植物暗反应的物质合成奠定了坚实的基础。

在植物类囊体膜表面有一种和光合磷酸化有关的偶联因子(CF1, coupling factor 1),其活性会直接影响到ATP的形成^[55]。Davies等^[56]曾发现CF1的含量会受到光照强度的影响,一般光照强度越高,植物体中CF1的含量越多,活性越强,因此阳生植物不仅有更多的CF1,而且更有利于ATP的形成。通常认为ATP、NADPH的含量是限制光合作用碳循环速率的主要因素之一,然而阳生植物不存在原料供应不足的情况,这就为阳生植物更快的碳循环运作提供了物质前提^[53]。

暗反应涉及很多酶的参与,比如同化二氧化碳的限速酶——RuBP羧化酶,是地球上最为丰富的一种蛋白^[57],它可以催化1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)和CO₂生成二分子的3-磷酸甘油酸反应,使CO₂进入卡尔文循环,然后进一步被还原成碳水化合物^[58]。RuBP羧化酶的基因表达和活性的高低可决定植物光合效率和碳水化合物的积累量^[59]。研究发现光照、温度、湿度等都对RuBP羧化酶有调节作用,尤其是光照可以活化此酶。所以理论

上, 接受光照更充分的阳生植物中的RuBP羧化酶应该含量更多, 活性更强。这与Boardman等^[60]发现的结果一致: 在阳生植物的叶绿体中, RuBP羧化酶约占叶绿体可溶性蛋白50%, 且含量高于阴生植物。同时Boardman等^[60]还发现阳生植物叶绿体中可溶性蛋白含量和可溶性蛋白与叶绿素比值均高于阴生植物。

由于阳生植物的物质合成更丰富, 相较于阴生植物而言, 受到的限制因素更少, 所以阳生植物的CO₂同化能力更高, 从而更有利于碳同化的运转和有机物的积累, 与生理状态上呈现出更大叶片的现象相吻合。

3 光合作用功能差异

由于生长期间的光强度不同还会直接影响到植物对光能的利用幅度, 具体体现在光饱和点和光补偿点上。Bohning等^[61]和Givnish^[62]曾经对阴生植物和阳生植物样本进行了光饱和和曲线研究, 发现阳生植物的光饱和点和光补偿点都高于阴生植物。阴生植物在较低的光照强度下就开始了有机物质的正向增长, 随着光照强度增加, 很快就达到了最大光合效率。因此, 较低的光饱和点和光补偿点使阴生植物在有限光条件下以最大能力充分利用光照, 进行最大化的光合作用, 从而提高有机物的积累, 满足其生存生长的能量需要^[63]。达到光饱和点后, 植物的光合速率不再随光照强度的增加而增加, 在这种条件下, RuBP羧化反应的速度决定总光合作用的速率^[58]。因为阳生植物中RuBP羧化酶含量高、活性强, 所以在饱和光下, 其RuBP羧化反应速度更快, 这就解释了为什么阳生植物的光饱和和速率大于阴生植物。

值得注意的是, 我们并不能简单地通过光补偿点和光饱和点的高低来区分阴生植物和阳生植物。Boardman等^[60]曾提出: 阴生植物和阳生植物对于光照的适应能力具有遗传性, 是植物对自然栖息地光照环境的遗传适应结果。因此植物的光合特性只能作为两者的差异特点, 不能作为区分标准。

一般阳生植物的光合作用强度也是高于阴生植物, 为了探究这一现象的原因, 王俊玲等^[64]对比了阴生植物和阳生植物的叶绿素荧光参数。叶绿素荧光参数是反映植物对光能的吸收、转化、传递、分配情况的灵敏探针, 能够反映逆境因子对植物光合生理状况的损伤程度^[65]。通常我们认

为 F_0 代表初始荧光、 F_m 代表最大荧光产量, $F_v = F_m - F_0$, F_v/F_0 能够反映PSII潜在活性, F_v/F_m 是植物叶片PSII的最大光化学量子产量, 能够反映植物潜在的最大光合能力^[66]。阳生植物的 F_0 、 F_m 都低于阴生植物, 但是 F_v/F_0 和 F_v/F_m 比值高于阴生植物^[64]。比值越高, 说明植物电子传递活性越大, 潜在的光合能力越强, 所以阳生植物将捕获的光能转化成化学能的效率更高, 更有利于植物的茁壮生长。

4 结语与展望

在自然界, 我们通过观察植物的生长环境不难发现其阴阳生属性。比如生长在阴湿处的草本、密林中层的乔木多是阴生植物, 生长在开阔或向阳处的多是阳生植物。包括药用植物中也有阴阳生的分类, 例如三七、半夏、草珊瑚就是典型的阴生植物, 而黄芩、地黄、红花是典型的阳生植物^[67]。这些植物所处光环境的差异会对其表型特征、生理生化、代谢产物等都有不同程度的影响。比如生于阳坡的金银花中绿原酸的含量高于阴坡^[68], 人参在20%的荫棚透光率时人参皂甙含量可达干重的4.5%^[69]。为了最大程度地有利于植物生长及生物量积累, 我们必须根据其耐阴性进行栽培。目前随着科技水平的不断提高, 人工调节光照条件提高植物产量已经成为趋势, 比如日光温室、塑料大棚的广泛化应用^[70]。但是在实际生产生活中, 不是所有的植物都有条件接受人工调节, 据调查, 目前城市中至少有1/4的植被因为建筑物、高大树木等遮挡而处于遮阴环境中^[71-72]。这些城市植物如何通过自身适应遮阴环境生存下来是一个严峻的问题。

光是植物生长必不可少的条件^[73], 通过改变植物内部结构从而使其内源性地适应不同的光环境是一个值得关注的问题。本文通过总结阴生植物和阳生植物在光合作用方面的差异就是以期为阴生植物和阳生植物的改造提供参考。植物虽然自身有适应环境变化的能力, 但是能力是有限度的, 我们通过对阴生植物和阳生植物进行改造, 比如可以通过EMS诱变随机筛选出不同生长习性的植物; 或者通过解析植物对光敏感性的机制^[74-75], 从而定向改造植物的捕光天线大小、NPQ释放速率或光系统损伤修复等, 最终达到让阴生植物可以在高光照的环境下茁壮生长或者让阳生植物也能自发地适应遮阴的环境, 使它们的生长

条件变得更易控制的目的,为其实现广泛栽培,提高产量,甚至改变未来的森林群落结构奠定基础^[76-77]。相较于农作物,药用植物有大量的阴生植物,只能采用林下或者遮阴种植,大大限制了其种植范围。因此,阴阳生改造方案可以运用到药

用植物上,扩大药用植物的种植范围,提高药材品质和中药产业经济效益。然而,阴生植物和阳生植物的改造还有很长的路要走,具体改造方案也有待科学家共同探索。

参考文献:

- [1] 张文珺,王子豪,王超,等. 极端环境条件下植物的形态变化[J]. 农村经济与科技,2018,29(21):20-22.
- [2] AYUMI T, AMANE M. Photosynthetic research in plant science[J]. Plant Cell Physiology, 2009, 50(4): 681-683.
- [3] LIU X, COHEN J D, GARDNER G. Low-fluence red light increases the transport and biosynthesis of Auxin [J]. Plant Physiology, 2011, 157(2):891-904.
- [4] 郑静静. 高温强光对小麦叶绿体 Deg5 蛋白酶与 PSII 功能的影响及 SA 的调节作用[D]. 郑州:河南农业大学,2013.
- [5] MURCHIE E H, HORTON P. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to the light environment are dependent on the differential expression of the responses to altered irradiance and spectral quality[J]. Plant, Cell & Environment, 1998, 21(2): 139-148.
- [6] HALLIK L, NIINEMETS U, KULL O. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field[J]. Plant Biol (Stuttg), 2012, 14(1): 88-99.
- [7] 胡锋,黄俊丽,秦峰,等. 植物叶绿体类囊体膜及膜蛋白研究进展[J]. 生命科学,2011,23(3):291-298.
- [8] MELIS A. Light regulation of photosynthetic membrane structure, organization, and function [J]. Cell Biochem, 1984, 24(3): 271-285.
- [9] ALLEN J F. Protein phosphorylation in regulation of photosynthesis [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, 1992, 1098(3):275-335.
- [10] 苏吉虎,沈允钢. 珊瑚树阳生和阴生叶片光合特性和状态转换的比较[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(5):443-448.
- [11] CHECCHETTO V, TEARDO E, CARRARETTO L, et al. Regulation of photosynthesis by ion channels in cyanobacteria and higher plants [J]. Biophysical Chemistry, 2013, 182:51-57.
- [12] 王羽鹏. 浅析不同波长的光对植物光合作用的影响[J]. 活力, 2015(9):32-32.
- [13] 赵继芬. 光合作用的光反应和暗反应[J]. 生物学教学, 1981(2):25-28.
- [14] FERET J B, FRANOIS C, ASNER G P, et al. Prospect-4 and 5: Advances in the leaf optical properties model separating photosynthetic pigments [J]. Remote Sensing of Environment, 2011, 112(6):3030-3043.
- [15] PAULINA K, MALGORZATA J R, KAZIMIERZ S. Photosynthetic pigments in diatoms [J]. Marine Drugs, 2015, 13(9):5847-5881.
- [16] BELL G E, DANNEBERGER T K, MCMAHON M J. Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade [J]. Crop Science, 2000, 40(1): 189-195.
- [17] 黄秋婵,韦友欢. 阳生植物和阴生植物叶绿素含量的比较分析[J]. 湖北农业科学, 2009, 48(8): 1923-1924+1929.
- [18] MURCHIE E H, HORTON P. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference [J]. Plant Cell Environment, 2010, 20(4):438-448.
- [19] MAOKA T. Carotenoids as natural functional pigments [J]. Natural Medicines, 2020, 74(1):1-16.
- [20] CONCEPCION M R, AVALOS J, BONET M L, et al. A global perspective on carotenoids: Metabolism, biotechnology, and benefits for nutrition and health [J]. Progress in Lipid Research, 2018, 70:62-93.
- [21] BELL G E, DANNEBERGER T K. Temporal shade on creeping bent grass turf[J]. Crop Science, 1999, 39(4):1142-1146.
- [22] 董高峰,陈贻竹,李耿光,等. 阳生植物和阴生植物的叶黄素循环与非辐射能量耗散[J]. 武汉植物学研究, 2001(2):128-134.
- [23] HANSEN U, FIEDLER B, RANK B. Variation of pigment composition and antioxidative systems along the canopy light gradient in a mixed beech/oak forest: a comparative study on deciduous tree species differing in shade tolerance [J]. Trees, 2002, 16: 354-364.
- [24] HIDEG V, VASS I. Singlet oxygen is not produced in photosystem I under photo inhibitory conditions [J].

- Photochemistry and Photobiology, 1995, 62 (5) : 949-952.
- [25] 周丽英, 付忠, 卜璐璐, 等. 植物光破坏防御机制研究进展[J]. 亚热带植物科学, 2016, 45(3):290-294.
- [26] 魏爱丽, 王志敏. 高等植物PS的光抑制与光破坏研究进展[J]. 西北植物学报, 2004(7):1342-1347.
- [27] YANG X H, ZHOU Q, WANG W. Photoinhibition in shaded cotton leaves after exposing to high light and the time course of its restoration [J]. Acta Botanica Sinica, 2001, 43(12):1255-1259.
- [28] WALTERS R G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(411):435-447.
- [29] KROMDIJK J, GLOWACKA K, LEONELLI L, et al. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection [J]. Science, 2016, 354(6314):857.
- [30] DALL'OSTO L, CAFFARRI S, BASSI R. A mechanism of nonphotochemical energy dissipation, independent from PsbS, revealed by a conformational change in the antenna protein CP26 [J]. Plant Cell, 2005, 17(4):1217-1232.
- [31] 孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. 植物生态学报, 2010, 34(8):989-999.
- [32] DEMMIG-ADAMS B, GILMORE A M, ADAMS III W W. Carotenoids 3: *in vivo* function of carotenoids in higher plants[J]. Faseb Journal, 1996, 10(4):403.
- [33] THAYER S S, BJÖRKMAN O. Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC [J]. Photosynthesis Research, 1990, 23(3):331-343.
- [34] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS III W W. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms [J]. Plant Cell & Environment, 1992, 15(4):411-419.
- [35] JOHNSON G N, SCHOLLES J D, HORTON P, et al. Relationships between carotenoid composition and growth habit in British plant species [J]. Plant Cell & Environment, 1993, 16(6):681-686.
- [36] MATSUBARA S, KRAUSE G H, ARANDA J, et al. Sun-shade patterns of leaf carotenoid composition in 86 species of neotropical forest plants [J]. Functional Plant Biology, 2009, 36(1):20-36.
- [37] 郑彩霞, 高荣孚. 光系统I的异质性及其在类囊体膜上分布的研究进展[J]. 北京林业大学学报, 1999, 21(5):79-87.
- [38] BOARDMAN N K, ANDERSON J M, THORNE S W, et al. Photochemical reactions of chloroplasts and components of the photosynthetic electron transport chain in two rainforest species [J]. Annual Rep Dep Plant Biol Carnegie Inst, 1972, 71:107-114.
- [39] CHU Z X, ANDERSON J M. Modulation of the light-harvesting assemblies in chloroplasts of a shade plant, *alocasia-macrorrhiza* [J]. Photobiochem Photophys, 1984, 8(1):1-10.
- [40] MELIS A, HARVEY G W. Regulation of photosystem stoichiometry, chlorophyll a and chlorophyll b content and relation to chloroplast ultrastructure [J]. Year Book Carnegie Institution of Washington, 1981, 637(1):138-145.
- [41] CHOW W S, ANDERSON J M, HOPE A B. Variable stoichiometries of photosystem II to photosystem I reaction centers [J]. Photosynthesis Research, 1988, 17(3):277-281.
- [42] CHOW W S, HOPE A B, ANDERSON J M. Oxygen per flash from leaf disks quantifies photosystem II [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, 1989, 973(1):105-108.
- [43] CHOW W S, ANDERSON J M, MELIS A. The photosystem stoichiometry in thylakoids of some Australian shade adapted plant species [J]. Functional Plant Biology, 1990, 17(17):665-674.
- [44] 许大全, 高伟, 阮军. 光质对植物生长发育的影响 [J]. 植物生理学报, 2015, 51(8):1217-1234.
- [45] ECKARDT N A. A role for PsbZ in the core complex of photosystem II [J]. Plant Cell, 2001, 13(6):1245-1248.
- [46] MELIS A, BROWN J S. Stoichiometry of system I and system II reaction centers and of plastoquinone in different photosynthetic membranes [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1980, 77(8):4712-4716.
- [47] MELIS A. Functional properties of photosystem II β in spinach chloroplasts [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, 1985, 808(2):334-342.
- [48] 孙钦秒, 冷静, 李良璧, 等. 高等植物光系统II捕光色素蛋白复合体结构与功能研究的新进展 [J]. 植物学通报, 2000, 17(4):289-301.
- [49] 薛娴, 许会敏, 吴鸿洋, 等. 植物光合作用循环电子传递的研究进展 [J]. 植物生理学报, 2017, 53(2):145-158.
- [50] 杨程, 李鹏民, 张子山, 等. 叶绿素延迟荧光的发生及其在光合作用研究中的应用 [J]. 植物生理学报, 2013, 49(12):1277-1285.
- [51] BOARDMAN N, BJÖRKMAN O, ANDERSON J, et al. Photosynthetic adaptation of higher plants to light intensity: Relationship between chloroplast structure,

- composition of the photosystems and photosynthetic rates [J]. *Photosynthesis Research*, 1974, 3: 1809-1827.
- [52] 廖飞勇,李鹤鸣. 植物对光强适应机制的研究进展[J]. *经济林研究*, 2008, 26(4): 104-108.
- [53] 张其德,郭宗华. 光强度对植物光合器官和光合功能的影响[J]. *北京农学院学报*, 1988(3): 76-86.
- [54] 王博轶,马洪军,苏腾伟,等. 两种热带雨林树苗对环境光强变化的生理响应和适应机制[J]. *植物生理学学报*, 2012, 48(3): 232-240.
- [55] 冷麟,季红俊,吴越,等. 水稻类囊体膜ATP酶性质的研究[J]. *复旦学报(自然科学版)*, 1987(4): 112-113+119.
- [56] DAVIES E C, CHOW W S, LE F J M, et al. Acclimation of tomato leaves to changes in light intensity; effects on the function of the thylakoid membrane[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1986, 37 (2): 211-220.
- [57] WEISSBACH A, HORECKER B L, HURWITZ J. The enzymatic formation of phosphoglyceric acid from ribulose diphosphate and carbon dioxide [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1956, 218(2): 795-810.
- [58] 罗红艺. 光合碳同化中的两个重要酶RuBP羧化酶和PEP羧化酶[J]. *高等函授学报(自然科学版)*, 1999(3): 49-52.
- [59] 侯泽豪,张迎新,王欢,等. 高温胁迫对小麦花药叶绿素质量分数及RuBP羧化酶基因表达的影响[J]. *西北农业学报*, 2018, 27(9): 1280-1286.
- [60] BOARDMAN N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants [J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1977, 28: 355-377.
- [61] BOHNING R H, BURNSIDE C A. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants [J]. *American Journal of Botany*, 1956, 43(8): 557-561.
- [62] GIVNISH T. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective [J]. *Functional Plant Biology*, 1988, 15(2): 63-92.
- [63] 王雁,苏雪痕,彭镇华. 植物耐荫性研究进展[J]. *林业科学研究*, 2002(3): 349-355.
- [64] 王俊玲,李晓峰,孟庆荣,等. 阳生植物与阴生植物光化学活性与荧光光谱的比较[J]. *湖北农业科学*, 2012, 51(8): 1612-1614+1621.
- [65] KALAJI H M, JAJOOL A, OUKARROUM A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38 (4): 102-113.
- [66] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659-668.
- [67] 赵永梅. 药用植物栽培与气候条件的关系[J]. *农技服务*, 2007, 24(1): 103-103.
- [68] LI Q, QIAN R, ZHANG Y. Effects of ecological environment, collecting stages and storage time on chlorogenic acid content of *lonicera ferdinandii franch* [J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 1994, 18: 594-595.
- [69] 张治安,徐克章,任跃英,等. 光照条件对参株碳水化合物和人参皂甙含量的影响[J]. *吉林农业大学学报*, 1994, 16(3): 15-17.
- [70] 胡阳,江莎,李洁,等. 光强和光质对植物生长发育的影响[J]. *内蒙古农业大学学报*, 2009, 30(4): 296-303.
- [71] BELL G E, DANNEBERGER T K, MCMAHON M J. Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade [J]. *Crop Science*, 2000, 40 (1): 189-195.
- [72] JIANG Y, DUNCAN R R, CARROW R N. Assessment of low light tolerance of seashore paspalum and bermudagrass [J]. *Crop Science*, 2004, 44(2): 587-594.
- [73] SAVVIDES A, NTAGKAS N, IEPEREN W V, et al. Impact of light on leaf initiation: a matter of photosynthate availability in the apical bud? [J]. *Functional Plant Biology*, 2014, 41(5): 547-556.
- [74] 武洪敏,双升普,张金燕,等. 短期生长环境光强骤增导致典型阴生植物三七光系统受损的机制[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(4): 404-419.
- [75] HUANG W, ZHANG S B, ZHANG J L, et al. Photoinhibition of photosystem I under high light in the shade established tropical tree species *Psychotria rubra* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6(1): 801-810.
- [76] FORRISTER D L, MARÍA-JOSÉ E, YOUNKIN G C, et al. Herbivores as drivers of negative density dependence in tropical forest saplings [J]. *Science*, 2019, 363 (6432): 1213-1216.
- [77] SILVERTOWN J. Plant coexistence and the niche [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19 (11): 605-611.

(责任编辑 张冰)