

## 早熟桃夏季叶色转红过程中的光化学响应特征

谢智华<sup>1</sup>, 姜卫兵<sup>1,\*</sup>, 韩健<sup>1</sup>, 彭丽丽<sup>1</sup>, 张斌斌<sup>2</sup>, 马瑞娟<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>南京农业大学园艺学院, 南京210095; <sup>2</sup>江苏省农业科学院园艺研究所, 南京210014

**摘要:** 比较研究了‘早美’和‘春蕾’2个早熟桃品种夏季叶色转红对太阳光能的利用和光系统II的叶绿素荧光特征的影响。结果表明: 早熟桃叶片色素组成的变化会显著影响其光合和叶绿素荧光特性。叶色转红后, 早熟桃净光合速率( $P_n$ )日均值、PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、PSII实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )均上升, 无显著光抑制, 而绿叶对照‘红花碧桃’的电子传递速率(ETR)、 $F_v/F_m$ 和 $\Phi_{PSII}$ 值均显著下降, 7月光合明显受抑制。叶色转红程度较深的‘早美’在夏季高温强光下表现优于‘春蕾’和对照。淬灭分析表明: 叶片花色素苷的积累能在短时间内增加PSII天线色素吸收的光能用于光化学反应的份额( $P$ )与用于反应中心热耗散的相对份额( $D$ )。转红后的叶片光化学淬灭系数( $q_p$ )显著高于绿叶, PSII光化学效率较高, 但耗散过剩激发能的能力显著低于绿叶对照。

**关键词:** 早熟桃; 红叶现象; 花色素苷; 光合特性; 叶绿素荧光

## Photochemical Response Characteristics of Early-Maturing Peach during Leaf Color Turned to Be Red in Summer

XIE Zhi-Hua<sup>1</sup>, JIANG Wei-Bing<sup>1,\*</sup>, HAN Jian<sup>1</sup>, PENG Li-Li<sup>1</sup>, ZHANG Bin-Bin<sup>2</sup>, MA Rui-Juan<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; <sup>2</sup>Institute of Horticulture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China

**Abstract:** Taking two early-maturing peach cultivars ‘Zaomei’ and ‘Chunlei’ as materials, the changes of solar utilization and chlorophyll fluorescence characteristics of photosystem II were studied during leaf discoloration period in summer. The results showed that, early-maturing peach had great changes in photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics despite the strong differences in leaf pigment composition. Net photosynthetic rate ( $P_n$ ), PSII maximal photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) and PSII actual photochemical efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ) of early-maturing peach increased, and there was no significantly photosynthetic inhibition during the experiment. While green leaf control ‘Honghuabitao’ showed obvious photo inhibition in July, electron transport rate (ETR),  $F_v/F_m$  and  $\Phi_{PSII}$  values decreased. ‘Zaomei’, which was more intensely colored, was more adaptive to high temperature and strong light in summer than ‘Chunlei’ and control. Chlorophyll fluorescence quenching analysis indicate that leaf anthocyanin accumulation lead to a transitory increase of relative share of photochemical reaction ( $P$ ) and heat dissipation ( $D$ ) from antenna pigment absorbed light. The reddened leaves had higher photochemical quenching coefficient ( $q_p$ ) than green leaves, and more effective PSII photochemical reactions. However, the lower non-photochemical quenching coefficient (NPQ) values shown by reddened leaves probably indicate a lower ability to dissipate safely excess photon energy than that of green leaves.

**Key words:** early-maturing peach; red leaf phenomena; anthocyanins; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence

植物花色素苷被证实具有明显的光化学特性(薛占军等2009; Zhu等2008), 叶片中积累的花色素苷会影响光合色素对光能的吸收, 改变吸收光能在光合机构中的分配。并且, 研究表明, 花色素苷还具有清除活性氧分子以及耗散过剩光能的作用(谢智华等2011)。近年来本课题组对红叶桃(*Prunus persica* f. *atropurpurea*) (徐莉莉等2011; 王虹2008; 姜卫兵等2006)、紫叶李(*Prunus cerasifera* f.

*atropurpurea*) (崔培强2008; 庄猛等2006)、红叶石楠(*Photinia serrulata*) (曹晶2006)、红花檵木(*Loro-*

收稿 2012-05-09 修定 2012-05-18

资助 南京农业大学青年科技创新基金(KJ09010)和江苏省农业科技自主创新资金[cx(10)107]。

\* 共同通讯作者(E-mail: weibingj@sohu.com, Tel: 025-84396964; E-mail: rjmajaas@yahoo.com.cn, Tel: 025-84390220)。

*petalum chinense* var. *rubrum*) (谢智华等2010)等园林绿化中常用的红(紫)叶树种的光合特性进行了探讨,证实叶片花色素苷对植物光合特性具有明显的影响,红叶品种较绿叶品种有着更强的抵御光破坏的能力。

许多早熟桃品种在果实采收前叶色浓绿,叶片中几乎不含花色素苷,夏季果实采收后从新稍基部叶片开始出现花色素苷的大量积累,叶片从叶柄、主脉开始并沿叶脉逐渐变为紫红色。这一特殊现象在前人的研究中也有提及(孙山等2004;施泽斌等1999;庄恩及等1989),李雪飞等(2010)对早熟桃‘麦香’叶色转变的超微结构进行了研究,‘麦香’夏季叶色转红期合成花色素苷,然后运输到栅栏组织的液泡和上表皮细胞,使叶片呈现紫红色。超微结构研究发现,转红的叶片表现出叶绿体基粒片层松散,线粒体膜降解等早衰现象,但早熟桃夏季叶色变红对光合和叶绿素荧光特性的影响尚未见报道。

本研究以‘早美’和‘春蕾’2个夏季采果后叶色变红明显的早熟桃品种为试材,对其6月中旬叶片转色开始到8月中旬转色完成过程中的色素含量、光合能力以及叶绿素荧光动力学参数进行测定,分析了早熟桃夏季叶片转色期光系统功能及光合作用的变化特征,以期丰富彩叶植物的光合特性研究和深入了解早熟桃的生长发育特性。

## 材料与方法

试验于2011年6~10月在江苏省农业科学院国家果树种质南京桃资源圃中进行。试验材料为6年生生长正常一致的桃(*Prunus persica* L.)早熟品种‘早美’和‘春蕾’成年树,株高约3 m,冠幅3.5~4.0 m,树干周长约40 cm。以临近生长较为一致的桃绿叶品种‘红花碧桃’作为对照。南北成行种植,相互不遮挡,常规管理。试验地以棕壤土为主,肥力中等。

为避免因枝条挂果因素导致叶片“源-库”强度差异带来的试验误差,于‘早美’和‘春蕾’果实采收后的6月中旬开始试验,对照‘红花碧桃’亦进行除果处理。选择生长基本一致的植株树冠南向、无病虫害的枝梢成熟功能叶(由枝顶往下数第3~5片叶)为测定对象,8月中旬叶色稳定后结束,每月中

旬进行测定,3次重复。

选择晴朗无风天气,自7:00~17:00每隔2 h在完全模拟自然环境的条件下,选取完好的成熟功能叶为测定对象,使用CIRAS-1型光合测定系统(PP-System, 英国),开放式气路测定大气温度( $T_a$ )、光量子通量密度(PFD)、大气水汽压( $V_p$ )、大气 $CO_2$ 浓度( $C_a$ )等气候环境参数和净光合速率( $P_n$ )。每次测定3次重复,取平均值。

采用FMS-2便携脉冲调制式荧光仪(Hansatech, 英国),与光合作用日变化同时测定叶绿素荧光参数日变化。相关指标包括光系统II (PSII)最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、PSII实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )、PSII有效光化学量子产量( $F_v'/F_m'$ )等。光化学淬灭系数( $q_p$ )和非光化学淬灭系数(NPQ)分别参照以下方法计算:  $q_p = (F_m' - F_s)/F_v'$ ,  $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$  (Schreiber等1986)。PSII天线色素吸收光能被用于光化学反应和热耗散的相对份额( $P$ 和 $D$ )根据Demmig-Adams等(1996)的方法计算:  $P = F_v'/F_m' \times q_p$ 和  $D = 1 - F_v'/F_m'$ 。电子传递速率 $ETR = 0.5 \times 0.85 \times \Phi_{PSII} \times PFD$  (Maxwell和Johnson 2000)。全部光合和叶绿素荧光参数均取日均值。

同时进行叶片花色素苷(anthocyanin, Ant) (何奕昆等1995)、叶绿素(chlorophyll, Chl)和类胡萝卜素(carotenoid, Car)含量测定(朱广廉等1990)。所有色素含量以干重表示。

所有测定数据均以平均值表示,并计算标准差;所得数据用EXCEL和SPSS数据统计软件进行统计分析。

## 结果与讨论

### 1 叶片色素含量的变化

如图1所示,6月中旬‘早美’和‘春蕾’叶片中以叶绿素为主要色素,几乎无花色素苷,7月中旬叶片花色素苷含量大幅增加,至8月中旬,叶片花色素苷分别增加了3 237.7% (‘早美’)和1 785.9% (‘春蕾’),对照(‘红花碧桃’)始终维持在极低水平。到8月中旬叶片转色完成,‘早美’和‘春蕾’叶片总叶绿素含量较6月中旬分别减少了17.4%和29.2%,对照增加了5.3%。其中‘早美’转色开始得较早,变色速度和程度均大于‘春蕾’,随着叶片花色素苷的积累,‘春蕾’叶片叶绿素含量降低特别显著。总体来看,8月

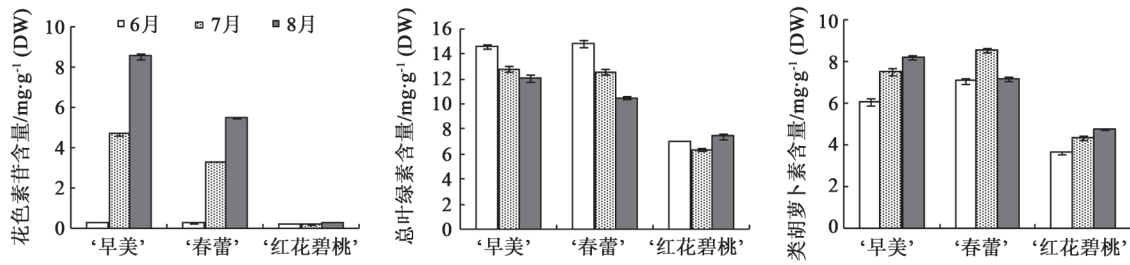


图1 叶片转色期色素含量的变化

Fig.1 Variation on pigments content during leaf color changing

中旬三者叶片类胡萝卜素含量均比6月中旬略高。

### 2 试验期间的环境因子变化

表1显示, 试验期间, PFD、 $T_a$ 、 $V_p$ 和 $C_a$ 日均值总体均呈上升趋势, 最高日平均值都出现在8月。桃为喜光树种, 其光合能力与光强显著相关, 在

PFD 1 000~1 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间表现最佳, 气温30  $^{\circ}\text{C}$ 、PFD高于1 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时则很可能出现光抑制(张斌斌等2011)。可知试验期间环境条件较适于桃光合作用, 但午间出现光抑制的可能性较大。

表1 试验期间主要环境因子

Table 1 Main environment factors during experiment

月份	光量子通量密度日均值 (PFD)/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	大气温度日均值 ( $T_a$ )/ $^{\circ}\text{C}$	大气水汽压日均值 ( $V_p$ )/Pa	大气 $\text{CO}_2$ 浓度日均值 ( $C_a$ )/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$
6	964.16 $\pm$ 2.79	31.80 $\pm$ 0.55	1 905 $\pm$ 17	371.17 $\pm$ 2.09
7	1 113.23 $\pm$ 7.51	33.21 $\pm$ 1.44	2 419 $\pm$ 205	380.77 $\pm$ 5.10
8	1 318.93 $\pm$ 1.57	35.32 $\pm$ 0.21	2 720 $\pm$ 48	384.57 $\pm$ 1.89

### 3 夏季叶色转红对早熟桃光合和荧光特性的影响

夏季植物接收太阳光能进行光合作用的同时也遭受强太阳辐射的胁迫。叶片光合机构吸收过剩光能后会引引起开放PSII反应中心最大光能捕获效率 $F_v/F_m$ 的降低即产生光抑制现象, 严重的光抑制可以导致反应中心的不可逆破坏(尤鑫等2008)。结合叶片色素、 $P_n$ 日均值及试验期间环境因子分析, 夏季叶片花色素苷积累最多的‘早美’光合能力最强, 无花色素苷积累的对照有较明显的降低, ‘春蕾’表现介于两者之间(表2)。表明叶片的转红并未造成光合能力的衰退, 反而有利于夏季高温强光下的光合积累。

随着气温和光强的上升, 3个品种的叶绿素荧光参数变化明显, 光合机构对夏季高温强光的适应存在较大差异。对照对环境因子的变化最敏感, 夏季高温强光下,  $q_p$ 、 $F_v/F_m$ 和 $\Phi_{\text{PSII}}$ 值显著下降(表2), 表明其PSII反应中心的能量捕捉和转换效率显著降低,  $Q_A$ 的还原程度增加, 开放的反应中心显著

减少, 电子传递受阻, 从而导致PSII的光抑制加剧。而早熟桃一直保持着较高的光能捕获和光能转化能力, 其中红叶现象最明显的‘早美’, 随着夏季光强的增加, 开放的PSII反应中心所占的比例及其激发能捕获效率显著增加, 电子传递顺畅, 未出现明显的光抑制。‘春蕾’由于衰老、环境条件等可能的原因引起叶绿素含量显著下降, 天线色素的大量降解或者天线结构改变导致开放的反应中心显著减少, 但同时 $F_v'/F_m'$ 、 $F_v/F_m$ 值上升, 表明减少的PSII反应中心通过提高能量捕捉和转换效率仍可以维持一定的净光合速率。‘春蕾’与‘早美’的这种差异可能与品种间差异有关, 具体原因尚不明确。

试验期间ETR值增幅的大小顺序与叶色变红程度深浅程度一致。8月中旬‘早美’的ETR值比6月增加了12.99%, ‘春蕾’下降了7.49%, 对照下降了20.67% (表2), 对照的ETR值显著低于早熟桃。

由表2可知, 7月中旬3个品种的 $q_p$ 值比6月都有所增加, 其中‘早美’(19.98%)与对照(18.73%)增幅



表2 叶片转色期的光合和叶绿素荧光指标

Table 2 Photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters during leaf color changing

品种月份	$P_n/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$F_v/F_m$	$\Phi_{\text{PSII}}$	$F_v'/F_m'$	$q_p$	NPQ	ETR	$P$	$D$	
‘早美’	6	13.56±0.26 <sup>f</sup>	0.866±0.005 <sup>e</sup>	0.583±0.028 <sup>f</sup>	0.823±0.025 <sup>e</sup>	0.691±0.045 <sup>e</sup>	0.247±0.040 <sup>i</sup>	263.289±0.039 <sup>h</sup>	0.605±0.024 <sup>c</sup>	0.185±0.003 <sup>d</sup>
	7	16.20±0.16 <sup>b</sup>	0.866±0.007 <sup>e</sup>	0.691±0.055 <sup>d</sup>	0.820±0.021 <sup>f</sup>	0.830±0.022 <sup>c</sup>	0.327±0.047 <sup>e</sup>	312.490±0.044 <sup>d</sup>	0.685±0.095 <sup>b</sup>	0.203±0.017 <sup>e</sup>
	8	16.63±0.40 <sup>a</sup>	0.870±0.007 <sup>b</sup>	0.699±0.040 <sup>e</sup>	0.935±0.024 <sup>b</sup>	0.753±0.049 <sup>e</sup>	0.298±0.041 <sup>h</sup>	297.495±0.044 <sup>c</sup>	0.699±0.004 <sup>b</sup>	0.065±0.002 <sup>h</sup>
‘春蕾’	6	13.38±0.21 <sup>f</sup>	0.871±0.004 <sup>b</sup>	0.742±0.021 <sup>b</sup>	0.808±0.026 <sup>e</sup>	0.901±0.045 <sup>b</sup>	0.403±0.046 <sup>f</sup>	316.204±0.018 <sup>c</sup>	0.757±0.021 <sup>a</sup>	0.174±0.024 <sup>e</sup>
	7	15.14±0.25 <sup>d</sup>	0.871±0.006 <sup>b</sup>	0.761±0.061 <sup>a</sup>	0.836±0.024 <sup>e</sup>	0.903±0.065 <sup>a</sup>	0.438±0.055 <sup>d</sup>	350.352±0.026 <sup>a</sup>	0.756±0.060 <sup>b</sup>	0.151±0.024 <sup>e</sup>
	8	15.46±0.35 <sup>c</sup>	0.879±0.004 <sup>a</sup>	0.685±0.013 <sup>e</sup>	0.975±0.050 <sup>a</sup>	0.707±0.030 <sup>f</sup>	0.421±0.052 <sup>e</sup>	292.527±0.043 <sup>f</sup>	0.684±0.012 <sup>b</sup>	0.025±0.002 <sup>i</sup>
‘红花碧桃’	6	14.12±0.32 <sup>e</sup>	0.851±0.006 <sup>d</sup>	0.583±0.023 <sup>f</sup>	0.792±0.063 <sup>b</sup>	0.760±0.078 <sup>d</sup>	0.677±0.045 <sup>c</sup>	271.059±0.029 <sup>e</sup>	0.613±0.023 <sup>c</sup>	0.209±0.033 <sup>b</sup>
	7	12.72±0.40 <sup>e</sup>	0.838±0.020 <sup>e</sup>	0.692±0.070 <sup>d</sup>	0.762±0.061 <sup>i</sup>	0.902±0.052 <sup>b</sup>	0.713±0.056 <sup>b</sup>	332.841±0.035 <sup>b</sup>	0.700±0.077 <sup>b</sup>	0.238±0.007 <sup>a</sup>
8	15.19±0.59 <sup>cd</sup>	0.836±0.026 <sup>e</sup>	0.495±0.014 <sup>e</sup>	0.833±0.070 <sup>d</sup>	0.624±0.086 <sup>b</sup>	1.230±0.052 <sup>a</sup>	215.026±0.040 <sup>i</sup>	0.495±0.014 <sup>d</sup>	0.167±0.010 <sup>f</sup>	

同列不同小写字母表示5%差异显著水平。 $P_n$ : 净光合速率;  $F_v/F_m$ : PSII最大光化学效率;  $\Phi_{\text{PSII}}$ : PSII实际光化学效率;  $F_v'/F_m'$ : PSII有效光化学量子产量;  $q_p$ : 光化学淬灭系数; NPQ: 非光化学淬灭系数; ETR: 电子传递速率;  $P$ : PSII天线色素吸收光能被用于光化学反应的相对份额;  $D$ : PSII天线色素吸收光能被用于热耗散的相对份额。

相近; ‘春蕾’增幅最小, 为0.26%。到8月中旬, ‘早美’  $q_p$  值比6月略有增加, 与PFD的变化基本一致, 而‘春蕾’和对照与6月相比分别下降了21.49%和17.92%。叶片转色初期‘早美’和‘春蕾’ NPQ的增幅分别为32.34%和8.76%, 增幅显著大于对照(5.22%) ( $P<0.05$ ), 表明叶片花色素苷的积累在短时间内增加了反应中心的热耗散, 有利于保护反应中心不受过剩激发能的破坏。随着‘早美’和‘春蕾’的叶片继续转红NPQ值回落, 而对照持续上升, 到8月中旬‘早美’、‘春蕾’和对照的NPQ值比6月中旬时分别增加了20.63%、4.71%和81.56%, 转色完成时, 2个早熟桃品种的  $q_p$  值显著高于对照 ( $P<0.05$ ), NPQ值显著低于对照 ( $P<0.05$ ), 表明夏季红叶有利于维持PSII的光化学效率, 但转红的叶片耗散过剩激发能的能力反而低于绿叶对照。这与Pomar和Barceló (2007)对一品红(*Euphorbia pulcherrima*)的研究结论一致。

光合机构吸收的光能被用于光化学反应的相对份额( $P$ )和天线热耗散的相对份额( $D$ )是由激发能分配到开放反应中心的效率 $F_v'/F_m'$ 估算的, 并且反映PSII反应中心光合电子传递能力的 $P$ 等于作用光存在时PSII的 $\Phi_{\text{PSII}}$ , 两者都是估算PSII天线吸收光能中用于光化学反应效率或份额( $Q_A$ 的还原)的参数, 在给定光强下表示通过PSII反应中心的线性电子传递的量子效率。它们不仅与碳同化有关, 也与光呼吸和依赖 $O_2$ 的电子流有关(尤鑫等2008)。由表2可知, 随着叶色的转变, ‘早美’的 $P$ 值上升了

15.60%, ‘春蕾’和对照分别下降了9.55%和19.17%, 而被用于天线热耗散的相对份额的变化却相反, 到8月中旬, 2个早熟桃品种 $D$ 值都显著小于对照 ( $P<0.05$ ), 与NPQ的分析结论一致。意味着叶片转色前后早熟桃的光合机构在对光合有效光能的利用和分配上有较大差异, 转色后PSII天线色素吸收的光能中用于光化学反应的相对份额或发生光化学淬灭的比例较大, 而分配于天线热耗散的相对份额或进行非光化学淬灭的比例较小, 因此与对照相比, 其 $\Phi_{\text{PSII}}$ 值也较高, 在夏季高温强光下变红的叶片能更有效地利用光能。Lee等(2001)认为关闭的反应中心具有热耗散的能力, 对于PSII反应中心的重建以及维持剩余开放反应中心的功能具有重要意义。因此红叶热耗散能力低于绿叶对照的原因可能是关闭的反应中心所占比例较低, 具体还有待进一步研究。

综上所述, 早熟桃叶片夏季转红能很好的保护PSII反应中心, 有助于维持PSII反应中心的开放程度、光能捕获和转化能力以及电子传递速率, 增加被用于光化学反应的光能的相对份额, 从而一定程度上减轻或解除光抑制, 有效地延缓光合能力的衰退, 有利于早熟桃适应夏季高温强光环境, 且叶色越红其光合机构在夏季高温强光环境下表现越稳定。

## 参考文献

- 曹晶(2006). 不同水分逆境对红叶李桶幼苗光合作用及相关生理特性的影响研究[学位论文]. 南京: 南京农业大学

- 崔培强(2008). 夏秋季遮荫对紫叶李幼苗叶片呈色及光合生理生态特性的影响[学位论文]. 南京: 南京农业大学
- 何奕昆, 代庆阳, 苏学辉(1995). 雁来红叶色转变与超微结构及色素含量的关系. 四川师范学院学报(自然科学版), 16 (3): 195~198
- 姜卫兵, 庄猛, 沈志军, 宋宏峰, 曹晶, 李刚(2006). 不同季节红叶桃、紫叶李的光合特性研究. 园艺学报, 33 (3): 577~582
- 李雪飞, 胡静静, 沈向, 赵静, 李欣, 张鲜鲜(2010). ‘麦香’桃叶片变色期色素含量及超微结构的变化. 电子显微学报, 29 (4): 391~398
- 施泽彬, 过鑫刚, 胡征龄(1999). 早熟水蜜桃品种生物学特性及栽培技术. 浙江农业科学, (5): 231~233
- 孙山, 王少敏, 高华君, 王家喜(2004). 特早熟油桃新品种‘超五月火’. 园艺学报, 31 (1): 133
- 王虹(2008). 夏秋季节干旱胁迫对红叶桃光合特性及相关生理指标的影响[学位论文]. 南京: 南京农业大学
- 谢智华, 姜卫兵, 韩键, 翁忙玲(2011). 叶片花色素苷对植物光合作用的影响的研究进展. 植物生理学报, 47 (6): 545~550
- 谢智华, 姜卫兵, 张斌斌, 徐莉莉, 韩键, 翁忙玲(2010). 不同酸度营养液对红花檵木叶片色素及光合特性的影响. 江苏农业科学, (6): 239~243
- 徐莉莉, 姜卫兵, 韩键, 翁忙玲, 程春燕, 化香平(2011). 初夏叶面喷施 $\text{KH}_2\text{PO}_4$ 和蔗糖对红叶桃叶片色素变化及净光合速率的影响. 林业科学, 47 (3): 170~174
- 薛占军, 高志奎, 王梅, 钟传飞, 高荣孚(2009). 茄子(*Solanum melongena* L.)叶上表皮紫色花色素苷对光合机构的保护效应. 生态学报, 29 (3): 1374~1381
- 尤鑫, 龚吉蕊, 段庆伟, 葛之葳, 闫美芬, 张新时(2008). 两种杂交杨品系光合系统II叶绿素荧光特征. 生态学报, 28 (11): 5641~5648
- 张斌斌, 姜卫兵, 韩键, 化香平, 谢智华, 马瑞娟(2011). 桃光合性能杂种优势的秋季日变化特征. 中国生态农业学报, 19 (1): 82~86
- 朱广廉, 钟海文, 张爱琴(1990). 植物生理学实验. 北京: 北京大学出版社, 51~54
- 庄恩及, 吴钰良, 徐祝英, 蔡奚平(1989). 特早熟桃‘春蕾’及其在国内的应用. 上海农业学报, (2): 4~7
- 庄猛, 姜卫兵, 宋宏峰, 马瑞娟(2006). 紫叶李与红美丽李(绿叶)光合特性的比较. 江苏农业学报, 22 (2): 154~158
- Demmig-Adams B, Adams WW, Barker DH, Logan BA, Bowling DR, Verhoeven AS (1996). Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant*, 98: 253~264
- Lee HY, Hong YN, Chow WS (2001). Photoinactivation of photosystem II complexes and photoprotection by non-functional neighbours in *Capsicum annuum* L. leaves. *Planta*, 212: 332~342
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J Exp Bot*, 51 (345): 659~668
- Pomar F, Barceló AR (2007). Are red leaves photosynthetically active? *Biol Plant*, 51 (4): 799~800
- Schreiber U, Schliwa U, Bilger W (1986). Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth Res*, 10: 51~62
- Zhu XG, Long SP, Ort DR (2008). What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Cur Opin Biotechnol*, 19: 153~159