

## 叶片花色素苷对植物光合作用影响的研究进展

谢智华, 姜卫兵\*, 韩键, 翁忙玲

南京农业大学园艺学院, 南京210095

**摘要:** 近年来, 花色素苷在彩叶植物呈色机制的研究中备受关注, 但目前有关其对彩叶植物光合特性影响的机制仍缺乏系统的评述。本文简单介绍了花色素苷的基本特性, 并基于国内外相关研究进展, 综述了叶片花色素苷对植物光合特性的影响机制及其对叶片光合机构的保护意义, 对彩叶植物光合作用的研究方向提出了建议。

**关键词:** 花色素苷; 光保护; 光合能力; 机制

## Progress of Effects of Leaf Anthocyanins on Plant Photosynthesis

XIE Zhi-Hua, JIANG Wei-Bing\*, HAN Jian, WENG Mang-Ling

College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

**Abstract:** The studies on roles of anthocyanins in the coloration of colored-leaf plants have been popularly reported. However, the mechanism about the influence of anthocyanins on plant photosynthesis has not been thoroughly introduced. Based on the progress in the related studies, this paper briefly introduces the characteristics of anthocyanins, and further reviews the influences of anthocyanins on plant photosynthesis. The important roles of anthocyanins in protecting photosynthetic apparatus are also presented. At last, some suggestions about further key researches on the photosynthesis of colored-leaf plants are put forward.

**Key words:** anthocyanins; photoprotection; photosynthetic ability; mechanism

花色素苷(anthocyanin)一词是Mgaruart在1835年命名矢车菊花朵中的蓝色提取物时首先使用的, 后来作为同类物质的总称。1905年Molihis获得花色素苷结构, 现已确定是一类类黄酮(flavonoid)化合物, 由15个C构成两个环——A环和B环, 在B环第3个C或A环第5个C上的羟基处联结1个或2个糖分子(葡萄糖、半乳糖或鼠李糖)。花色素苷是广泛存在于植物中的水溶性天然色素, 也是某些植物叶片、果皮以及其他器官主要的呈色物质(姜卫兵等2009; Blank 1947)。植物叶片中花色素苷的积累量不仅受到遗传物质的控制, 还与温度、光照等环境因子密切相关(孙明霞等2003; Chalker-Scott 1999), 其中光是最重要的调节因子(Grace等1998)。

近年来, 本课题组对红叶桃(*Prunus persica* f. *atropurpurea*) (王虹2008; 姜卫兵等2006; 庄猛2005)、紫叶李(*Prunus cerasifera* var. *atropurpurea*) (崔培强2008; 庄猛等2006)、红叶石楠(*Photinia serrulata*) (曹晶2006)、红花檵木(*Loropetalum 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, 发现红叶品种较绿叶品种有着更强的抵御光破坏的

能力(庄猛2005), 且强光具有诱导叶片花色素苷积累的效应(张斌斌等2010)。总体来看, 叶片花色素苷对植物光合特性具有明显的影响, 但目前对其影响机制仍缺乏明确的概念和系统的阐述。据此, 本文基于国内外相关文献, 总结和展望了叶片花色素苷对植物光合作用影响的机制, 以期今后的研究方向提供参考。

### 1 叶片花色素苷对光合机构的保护

研究认为, 高等植物在系统发育过程中形成了对光合机构起重要保护作用的依赖叶黄素循环和光系统II (PSII)反应中心可逆失活与热能耗散的生理生化机制(Demming-Adams和Adams 1992)。Havaux和Kloppstech (2001)提出, 类黄酮物质在对植物光合器官的长时期保护上可能比叶黄素更为重要。Steyn等(2002)和Gould等(2002a)也证实, 花色素苷作为一种重要的类黄酮化合物, 在光保护方面有着极其关键的作用。

收稿 2011-02-11 修定 2011-05-25

资助 江苏省农业科技示范推广项目(BC2005344)。

\* 通讯作者(E-mail: weibingj@sohu.com; Tel: 025-84396964)。

20世纪80年代以来,植物光抑制研究发展迅速(Long等1994; Powles 1984),发现其机制包括耗散过剩光能的光保护机制运转和过剩光能对光合机构的破坏两个过程(Long等1994; Demming-Adams和Adams 1992),花色素苷正是同时作用于上述两个过程来减轻或解除光抑制的。其一,花色素苷的遮蔽可以减少过剩光能进入光系统,从而减轻由光保护机制运转导致的光合速率下降现象;其二,花色素苷主要通过光能吸收、抗氧化和过剩光能耗散三方面作用能抵御强光对植物光合器官的破坏。

### 1.1 对光能的吸收

有证据表明,花色素苷能够为植物的光合器官提供“保护罩”,以防止强光造成的光合机构损伤(Albert等2009),特别是能吸收高能量的蓝绿光,从而减少进入叶绿体的光量(Merzlyak等2008; Hughes等2005; Neill和Gould 2003; Feild等2001)。Neill和Gould (1999)发现,红色叶片比结构相近的绿色叶片吸收的黄绿波段的光更多,这与Gitelson等(2001)的结论一致,且红色叶片多吸收的光并没有到达叶绿体(Gould等2002b)。Pfundel等(2007)对猬实(*Kolkwitzia amabilis*)等红叶植物叶片光屏蔽机制的研究表明,叶片中的花色素苷对PSII主要天线吸收的波长为470 nm的太阳辐射屏蔽率约为50%,从而能减少PSII复合体中的过刺激发能,与Steyn等(2002)和Hoch等(2001)的研究结论相近。薛占军等(2009)发现,茄子(*Solanum melongena*)叶片紫色花色素苷能截获波长范围为500~600 nm(黄绿光)的可见光,从而有效地保护光系统I (PSI)和PSII反应中心,降低电子传递体的还原程度和热耗散机构的运转压力,较好地维持了PSI和PSII之间的功能协调性,减轻了强光下的光抑制。在矮叶松(*Pinus banksiana*)针叶(Krol等1995)、洋紫荆(*Bauhinia variegata*)豆荚表皮(Smillie和Hetherington 1999),以及芒果(*Mangifera indica*) (Hetherington 1997)果皮中,花色素苷均被证实有类似的作用。

大多数的花色素苷,尤其是经酰化的花色素苷,在吸收可见光的同时,还可以通过屏蔽紫外辐射来缓解紫外光对植物组织的损伤(Kooststra 1994; Li等1993)。在红、绿苹果(*Malus domestica* ‘Royal

Gala’)果皮提取液抗UV-B辐射的比较试验中能看到花色素苷显著抑制UV-B诱导的DNA损伤(Kooststra 1994)。Hada等(1996)以UV-B照射二色高粱(*Sorghum bicolor*)幼苗,其活体叶片中的花色素苷含量降低且DNA损伤加剧。Burger和Edwards (1996)将锦紫苏属(*Coleus*)植株用UV-B和UV-C照射处理后,红叶品种的光合能力显著高于绿叶品种。

但花色素苷对紫外线强效应波(UV-B, 280~320 nm)的防护作用仍有争议,原因可能是其吸收光谱会随苷元结构的不同而变化(吕福梅2005; 孙明霞等2003)。很多时候植物叶片中的花色素苷都以未酰化的形式存在,对紫外光的吸收作用反而不如其他类黄酮类化合物强烈(Woodall和Stewart 1998)。针对这一问题,孙明霞等(2003)指出,了解不同共价修饰的花色素苷的吸光差异非常重要。Woodall和Stewart (1998)提出经酚类物质(如苯丙烯酸)酰化的花色素苷能吸收310~320 nm的UV-B射线,缺少这些花色素苷将会直接引起红甘蓝(*Brassica oleracea* var. *rubra*)幼苗的UV-B损伤。已经证实,某些胁迫会促进花色素苷的甲基化和酰基化(Woodall和Stewart 1998),从而必定会影响其吸收光谱。吕福梅(2005)对花色素苷的光谱特性进行研究后,提出其苷元结构对紫外吸收光谱的影响规律为:如果结构中存在3-羟基,或B环上存在相邻的羟基,最大吸收峰总是向红外位移,例如,洋芹色素最大吸收峰476 nm,天竺葵色素最大吸收峰520 nm,翠雀色素546 nm;如果6位中存在羟基,最大吸收峰一般向紫外位移,例如矢车菊色素为535 nm,而6-羟基矢车菊色素为518 nm;如果存在8-羟基,最大吸收峰可能向红外位移,也可能向紫外位移;如果B环存在甲氧基,最大吸收峰位置向紫外稍有位移;如果B环中只有一个羟基,A环中存在甲氧基,最大吸收峰向紫外位移。

### 1.2 抗氧化作用

一般来说,光合作用过程中能量的吸收、传递和转换都发生在类囊体膜上,而类囊体膜上分布的膜蛋白复合体中,PSII蛋白复合体对逆境胁迫最为敏感(Havaux 1992; Berry和Bjorkman 1980)。强光胁迫下花色素苷的屏蔽作用虽然能在一定程度上减轻光合机构的损伤,却依然会在叶片中产生过剩的激发能。这些过剩的激发能不可能被及

时完全耗散掉, 从而增加活性氧产生的几率(Foyer和Noctor 2005), 导致 $Q_A^-$ 积累增多, 电子传递受阻, PSII反应中心活性降低(Srivastava等1997)。

花色素苷是天然的抗氧化剂, 可以清除逆境胁迫引起的活性氧伤害。Lee和Gould (2002)发现, 花色素苷能够清除 $H_2O_2$ 、 $O_2^-$ 、 $\cdot OH$ 等活性氧分子, 且其抗氧化能力约为 $\alpha$ -生育酚( $\alpha$ -tocopherol)和抗坏血酸(ascorbic acid)的4倍; Mittler (2002)的试验也证实了这一结论。Tsuda等(1996)对脂质体、微粒体和膜系统的研究表明, 所有膜系统中经诱导产生的花色素苷均能清除自由基, 抑制脂质过氧化。Gould等(2002a)在显微镜下观察到含有花色素苷的细胞清除 $H_2O_2$ 的速度远远快于绿色细胞。Neill等(2002)的研究表明, 在楼梯草属植物*Elatostema rugosum*红色叶片的甲醇提取物中, 花色素苷对其总抗氧化库的贡献约占70%, 高于其他酚类、黄烷醇和黄酮等抗氧化组分。活体研究中, 富含花色素苷的红色莴菜和紫叶水稻均被证实具有明显的抵抗外源活性氧介导的光氧化伤害的能力(彭长连等2006)。宋莉英等(2009)对入侵植物三裂叶蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)进行总抗氧化能力的测定, 结果显示红叶清除1,1-二苯基-2-苦基苯肼自由基(1,1-diphenyl-2-picrylhydrazyl free radical, DPPH)的能力显著高于绿叶, 在用甲基紫精(methyl viologen, MV)模拟光氧化胁迫的过程中, 红叶的最大量子产量( $F_v/F_m$ )和实际量子产量(yield)的下降幅度显著低于绿叶, 随着胁迫的加剧, 红叶的热耗散(non-photochemical quench, NPQ)较绿叶下降的时间晚、幅度小。

花色素苷抗氧化的另一条重要途径是阻止活性氧在胞间连丝间的传播, 防止细胞中产生的活性氧向其他细胞扩散(Mittler等2004)。Hatier和Gould (2009)认为, 一些游离的自由基和氧化剂, 如 $H_2O_2$ , 由于其相对稳定性和能在细胞膜结构快速传播的特性, 一直被认为是重要的信号转导物质, 而花色素苷很可能与细胞内的胁迫信号转导事件存在着非常直接的互作。这与在人类肿瘤细胞中得到的结论一致, 矢车菊色素和翠雀色素两种花色素苷元在肿瘤细胞中能够有效阻断下游信号事件的传入(Meiers等2001)。同时, Hatier和Gould (2009)还推测, 花色素苷可能与活性氧信号传递途

径的下游第二信使之间也存在着交互作用。

### 1.3 对过剩光能的耗散

有研究认为耗散光能也是叶片花色素苷保护光合机构免受光破坏的途径之一(Pietrini等2002; Chalker-Scott 1999; Thomas 1997)。然而, Pomar和Ros Barcelo (2007)对一品红(*Euphorbia pulcherrima*)的研究却得到了相反的结论。从而推测, 耗散过剩光能并非花色素苷保护光合器官的主要途径, 前面所提到的光吸收和抗氧化作用可能更为重要(Pomar和Ros Barcelo 2007)。

### 1.4 减少光破坏导致的细胞损伤

最新的医学研究认为, 花色素苷能通过抑制氧化损伤, 减少细胞内钙流入, 减轻线粒体功能障碍, 降低天冬氨酸特异性半胱氨酸蛋白酶-3 (caspase-3)的活性等途径减少细胞凋亡(programmed cell death, PCD)和DNA的破碎(Ye等2010)。caspase-3蛋白酶是PCD过程中的关键执行者, 它的活化是凋亡进入不可逆阶段的标志(Cryns和Yuan 1998), 通过抑制其表达可以减少各种原因导致的PCD (毛德文等2008)。Danon等(2004)发现UV-C的过度辐照引发的植物PCD中也存在类caspase-3蛋白酶的表达, 叶片中的花色素苷对该酶是否也具有类似的抑制作用仍有待进一步研究。

## 2 叶片花色素苷对光合能力的影响

在对花叶、金叶植物光合作用的研究中发现, 彩叶草(*Coleus blumei*) (Weisburg等1988)、日本花叶卫矛(*Eupatorium makinoi*) (Funayama等1997)、龙舌兰(*Agave americana*) (Raveh等1998)等的叶色变异叶片的光合能力与绿叶相比都有不同程度的下降。金叶女贞(*Ligustrum vicaryi*) (庄猛等2007)和金叶国槐(*Sophora japonica* var. *golden*) (刘桂林等2003)的净光合速率(net photosynthetic rate,  $P_n$ )也低于同期的小叶女贞和普通国槐植株。但对红(紫)叶植物的研究结论却并不一致, 红花檵木红叶期的 $P_n$ 比绿叶期低许多(唐前瑞2003), 春夏季美国红栎(*Cotinus coggygria*) (红叶)的 $P_n$ 反而明显高于普通黄栎(绿叶) (姚砚武等2000), 而茄子叶片上表皮紫色花色素苷的形成和积累对表观量子效率(apparent quantum yield, AQY)、光补偿点(light compensation point, LCP)和光饱和点(light saturation point, LSP)无显著影响, 最大净光合速率( $P_{nmax}$ )

明显降低(薛占军等2009)。我们对红叶桃叶片花色素苷与 $P_n$ 的相关性分析表明,夏季红叶桃叶片花色素苷积累与 $P_n$ 之间存在显著正相关,相关系数为0.782(徐莉莉等2011);与吕福梅(2005)的研究结果相近。红叶桃与紫叶李的 $P_n$ 、AQY和羧化效率(carboxylation efficiency, CE)在春季和夏季均显著低于绿叶桃和绿叶李,而秋季 $P_n$ 值和CE与绿叶相比则没有显著差异, AQY高于绿叶品种,并且在9月中旬红叶桃与紫叶李 $P_n$ 的峰值和“光合午休”的时间较之绿叶桃和绿叶李均出现了延迟(庄猛2005)。在对一品红的光合研究中发现,红色叶与绿色叶虽然叶片色素组成差异巨大,但在光合能力上并未表现出显著的差异(Pomar和Ros Barcelo 2007);这与Burger和Edwards (1996)对富含花色素苷的锦紫苏属植物的光合研究中的结论一致。

综上所述,叶片花色素苷对光合能力的影响依植物种类、季节和环境因子等的不同而异,适宜条件下,其对光能的吸收和耗散作用减少了光合作用所能利用的光能(Zhu等2008),表现为光合速率较低;另一方面,在强光或高温等逆境条件下,通过减少进入光系统的光能,清除活性氧分子以及耗散过剩光能(Tsuda等1996; Yamasaki等1996)可在一定程度上减轻或解除光抑制,延缓光合能力的衰退(庄猛2005; Hoch等2001),从而实现光合作用日积分值和年积累量的增加。

### 3 结语

有关花色素苷的生物化学特性及其对光合作用的影响研究已经取得一定的进展。但是由于花色素苷的苷元结构和在叶片组织分布的多样性,在外界环境条件作用下的不稳定性,以及在植物中的许多生理生化作用还未能从假说上升为理论,大大增加了研究的难度。

目前对红(紫)叶植物光合特性的研究大都局限在某一时间段或是某一季节,而叶片花色素苷对光合作用的影响不但取决于其在叶片组织中的含量、种类和分布,还与温度、光照、大气湿度等环境因子以及植物的生长状况和发育阶段等因素密切相关,因此对其与上述各个影响因子的相关性以及整个年周期或是完整生长季的光合特性进行系统研究和量化分析有利于深入探讨叶片花色素苷对红(紫)叶植物光合特性的影响机制。

此外,逆境导致的光合器官受损,很大一部分都归结于活性氧对光合机构的破坏。因此,花色素苷的抗氧化功能在植物光保护的研究上意义重大。而其作为一种强效的自由基清除剂,近年来在动物和人类细胞抗氧化过程中备受关注,在植物体,尤其是在活体叶片中的相关研究却尚未深入。因此,对逆境下花色素苷在植物光合器官中的反应机制进行深入探讨,如红(紫)叶植物的光抑制机制、花色素苷在植物体内的系统生理生化作用、对植物细胞PCD过程的影响机制,对揭示其对植物光合机构的保护机制有着深刻的意义,可能成为进一步探究红(紫)叶植物光合特性的方向。

### 参考文献

- 曹晶(2006). 不同水分逆境对红叶石楠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
- 姜卫兵, 徐莉莉, 翁忙玲, 韩键(2009). 环境因子及外源化学物质对植物花色素苷的影响. 生态环境学报, 18 (4): 1546~1552
- 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
- 刘桂林, 梁海永, 刘兴菊(2003). 国槐光合特性研究. 河北农业大学学报, 26 (4): 68~70
- 吕福梅(2005). 四种李属彩叶树木叶片色素及光合特性研究[学位论文]. 泰安: 山东农业大学
- 毛德文, 陈月桥, 王丽, 武建华(2008). Caspase-8及Caspase-3与细胞凋亡. 辽宁中医药大学学报, 10 (10): 148~150
- 彭长连, 林植芳, 林桂珠, 陈少微(2006). 富含花色素苷的紫叶稻叶片的抗氧化作用. 中国科学C辑: 生命科学, 36 (3): 209~216
- 宋莉英, 孙兰兰, 舒展, 李伟华, 彭长连(2009). 夏季高光下入侵植物三裂叶蟛蜞菊叶片变红的生理功能. 生物多样性, 17 (2): 188~194
- 孙明霞, 王宝增, 范海, 赵可夫(2003). 叶片中的花色素苷及其对植物适应环境的意义. 植物生理学通讯, 39 (6): 688~694
- 唐前瑞(2003). 红檵木和檵木叶绿体超微结构的比较. 湖南农业大学学报(自然科学版), 29 (1): 41~42
- 王虹(2008). 夏秋季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, 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 $KH_2PO_4$ 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
- 姚砚武, 周连第, 李淑英, 常力(2000). 美国红栎光合作用季节性变化的研究. 北京农业科学, 18 (5): 32~34
- 张斌斌, 姜卫兵, 翁忙玲, 韩键(2010). 遮荫对红叶桃叶片光合生理的影响. 园艺学报, 37 (8): 1287~1294
- 庄猛(2005). 不同季节红叶桃与紫叶李光合作用及相关生理特性的研究[学位论文]. 南京: 南京农业大学
- 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
- 庄猛, 姜卫兵, 翁忙玲, 李刚, 曹晶(2007). 金叶女贞与小叶女贞光合特性的比较研究. 南京农业大学学报, 30 (2): 39~43
- Albert NW, Lewis DH, Zhang HB, Irving LJ, Jameson PE, Davies KM (2009). Light-induced vegetative anthocyanin pigmentation in *Petunia*. *J Exp Bot*, 60 (7): 2191~2202
- Berry J, Bjorkman O (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol*, 31: 491~543
- Blank F (1947). The anthocyanin pigments of plants. *Bot Rev*, 13 (5): 241~317
- Burger J, Edwards GE (1996). Photosynthetic efficiency and photo-damage by UV and visible in red versus green leaf coleus varieties. *Plant Cell Physiol*, 37 (3): 395~399
- Chalker-Scott L (1999). Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochem Photobiol*, 70: 1~9
- Cryns V, Yuan JY (1998). Protease to die for. *Genes Dev*, 12 (11): 1551~1570
- Danon A, Rotari VI, Gordon A, Mailhac N, Gallois P (2004). Ultraviolet C overexposure induces programmed cell death in *Arabidopsis*, which is mediated by caspase-like activities and which can be suppressed by caspase inhibitors, p35 and defender against apoptotic death. *J Boil Chem*, 279: 779~787
- Demming-Adams B, Adams WW III (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 43: 599~626
- Feild TS, Lee DW, Holbrook NM (2001). Why leaves turn red in autumn. The role of anthocyanins in senescing leaves of red-osier dogwood. *Plant Physiol*, 127: 566~574
- Foyer CH, Noctor G (2005). Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant Cell Environ*, 28: 1056~1071
- Funayama S, Hikosaka K, Yahara T (1997). Effects of virus infection and growth irradiance on fitness components and photosynthetic properties of *Eupatorium makinoi* (Compositae). *Amer J Bot*, 84 (6): 823~829
- Gitelson AA, Merzlyak MN, Chivkunova OB (2001). Optical properties and nondestructive estimation of anthocyanin content in plant leaves. *Photochem Photobiol*, 74: 38~45
- Gould KS, McKelvie J, Markham KR (2002a). Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in red and green leaves after mechanical injury. *Plant Cell Environ*, 25: 1261~1269
- Gould KS, Vogelmann TC, Han T, Clearwater MJ (2002b). Profiles of photosynthesis of red and green leaves of *Quintinia serrata*. *Physiol Plant*, 116: 127~133
- Grace SC, Logan BA, Adams WW (1998). Seasonal differences in foliar content of chlorogenic acid, a phenylpropanoid antioxidant, in *Mahonia repens*. *Plant Cell Environ*, 21: 513~521
- Hada M, Tsurumi S, Suzuki M, Wellmann E, Hashimoto T (1996). Involvement and non-involvement of pyrimidine dimer formation in UV-B effects on *Sorghum bicolor* Moench seedlings. *J Plant Physiol*, 148: 92~99
- Hatier JHB, Gould KS (2009). Anthocyanin function in vegetative organs. In: Gould K (ed). *Anthocyanins*. New York: Springer, 1~19
- Havaux M (1992). Stress tolerance of photosystem II *in vivo*: antagonistic effects of water, heat, and photoinhibition stresses. *Plant Physiol*, 100: 424~432
- Havaux M, Kloppstech K (2001). The protective functions of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis npq* and *tt* mutants. *Planta*, 213: 953~966
- Hetherington SE (1997). Profiling photosynthetic competence in mango fruit. *J Horticult Sci*, 72: 755~763
- Hoch WA, Zeldin EL, McCown BH (2001). Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence. *Tree Physiol*, 21: 1~8
- Hughes NM, Neufeld HS, Burkey KO (2005). Functional role of anthocyanins in high-light winter leaves of the evergreen herb *Galax urceolata*. *New Phytol*, 168: 575~587
- Koostra A (1994). Protection from UV-B induced DNA damage by flavonoids. *Plant Mol Biol*, 26: 771~774
- Krol M, Gray GR, Hurry MV, Oquist G, Malek L, Huner NPA (1995). Low-temperature stress and photoperiod affect an increased tolerance to photoinhibition in *Pinus banksiana* seedlings. *Can J Bot*, 73: 1119~1127
- Lee DW, Gould KS (2002). Why leaves turn red. *Amer Sci*, 90: 524~531
- Li J, Ou-Lee TM, Raba R, Amundson RG, Last RL (1993). *Arabidopsis* flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation. *Plant Cell*, 5: 171~179
- Long SP, Humphries S, Folkowski PG (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 45: 633~662
- Meiers S, Kemeny M, Weyand U, Gastpar R, von Angerer E, Marko D (2001). The anthocyanidins cyanidin and delphinidin are potent inhibitors of the epidermal growth-factor receptor. *J Agric Food Chem*, 49: 958~962
- Merzlyak MN, Chivkunova OB, Solovchenko AE, Naqvi KR (2008). Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves. *J Exp Bot*, 59: 3903~3911
- Mittler R (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance.

- Trends Plant Sci, 7 (9): 405~410
- Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Van Breusegem F (2004). Reactive oxygen gene network of plants. Trends Plant Sci, 9: 490~498
- Neill SO, Gould KS (1999). Optical properties of leaves in relation to anthocyanin concentration and distribution. Can J Bot, 77: 1777~1782
- Neill SO, Gould KS (2003). Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants? Funct Plant Biol, 30: 865~873
- Neill SO, Gould KS, Kilmartin PA, Mitchell KA, Markham KR (2002). Antioxidant activities of red versus green leaves in *Elatostema rugosum*. Plant Cell Environ, 25: 539~547
- Pfundel EE, Ben Ghazlen N, Meyer S, Cerovic ZG (2007). Investigating UV screening in leaves by two different types of portable UV fluorimeters reveals *in vivo* screening by anthocyanins and carotenoids. Photosynth Res, 93 (1~3): 205~221
- Pietrini F, Iannelli MA, Massacci A (2002). Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photoinhibitory risks at low temperature, without further limitation to photosynthesis. Plant Cell Environ, 25: 1251~1259
- Pomar F, Ros Barcelo A (2007). Are red leaves photosynthetically active? Biol Plant, 51 (4): 799~800
- Powles SB (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. Ann Rev Plant Physiol, 35: 15~44
- Raveh E, Wang N, Nobel PS (1998). Gas exchange and metabolite fluctuations in green and yellow bands of variegated leaves of the monocotyledonous CAM species *Agave americana*. Physiol Plant, 103 (1): 99~106
- Smillie RM, Hetherington SE (1999). Photoabatement by anthocyanin shields photosynthetic systems from light stress. Photosynthetica, 36 (3): 451~463
- Srivastava A, Guisse B, Greppin H, Strasser RJ (1997). Regulation of antenna structure and electron transport in PSII of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. Biochim Biophys Acta, 1320: 95~106
- Steyn WJ, Wand SJE, Holcroft DM, Jacobs G (2002). Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. New Phytol, 155: 349~361
- Thomas H (1997). Chlorophyll: a symptom and a regulator of plastid development. New Phytol, 136: 163~181
- Tusda T, Shiga K, Ohshima K, Kawakishi S, Osawa T (1996). Inhibition of lipid peroxidation and the active oxygen radical scavenging effect of anthocyanin pigments isolated from *Phaseolus vulgaris* L. Biochem Pharmacol, 52: 1033~1039
- Weisburg LA, Wimmers LE, Turgeon R (1988). Photoassimilate-transport characteristics of nonchlorophyllous and green tissue in variegated leaves of *Coleus blumei* Benth. Planta, 175 (1): 1~8
- Woodall GS, Stewart GR (1998). Do anthocyanins play a role in UV protection of the red juvenile leaves of *Syzygium*? J Exp Bot, 49: 1447~1450
- Yamasaki H, Uefuji H, Sakihama Y (1996). Bleaching of the red anthocyanin induced by superoxide radical. Arch Biochem Biophys, 332: 183~186
- Ye JL, Meng XJ, Yan CL, Wang CB (2010). Effect of purple sweet potato anthocyanins on  $\beta$ -amyloid-mediated PC-12 cells death by inhibition of oxidative stress. Neurochem Res, 35 (3): 357~365
- Zhu XG, Long SP, Ort DR (2008). What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? Curr Opin Biotechnol, 19: 153~159