

## 叶片发育影响紫罗勒花青素的强光诱导和激发能分配

李涛<sup>1,2</sup>, 李运丽<sup>2</sup>, 李志强<sup>3</sup>, 姜闯道<sup>2,\*</sup>, 石雷<sup>2</sup>, 刘玉军<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>北京林业大学生物科学与技术学院, 北京100083; <sup>2</sup>中国科学院植物研究所北方资源植物重点实验室, 北京100093; <sup>3</sup>北京农业职业技术学院, 北京102442

**摘要:** 通过气体交换、叶绿素荧光、反射光谱和显微技术等研究了叶片发育与花青素强光诱导的关系及其对激发能分配的影响。结果表明, 遮荫导致紫罗勒叶片变薄, 花青素含量显著降低。当弱光下生长的植株转入强光后, 转光前发育成熟的叶片花青素含量很低, 而此后强光下发育成熟的叶片花青素含量高。转强光后, 弱光下发育成熟的叶片光合速率低、光抑制严重, 且天线耗散增强; 强光下发育成熟的叶片净光合速率高, 光抑制程度轻, 天线耗散低。因此, 我们认为叶片发育影响紫罗勒花青素合成的强光诱导, 而转强光后花青素的诱导差异进一步改变了光合作用过程中的激发能分配。

**关键词:** 强光; 花青素; 光合速率; 光抑制

## Effects of Leaf Development on Anthocyanin Induced by High Light and Excited Energy Distribution in *Ocimum basilicum* L.

LI Tao<sup>1,2</sup>, LI Yun-Li<sup>2</sup>, LI Zhi-Qiang<sup>3</sup>, JIANG Chuang-Dao<sup>2,\*</sup>, SHI Lei<sup>2</sup>, LIU Yu-Jun<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; <sup>2</sup>Key Laboratory of Plant Resources, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; <sup>3</sup>Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China

**Abstract:** The effects of leaf development on anthocyanin synthesis induced by high light and excited energy distribution were investigated via the analysis of gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence, and reflectance spectrum and leaf structure with *Ocimum basilicum* seedlings. We observed that shading caused significant decrease in leaf thickness and anthocyanin content. When transferred from low to high light, leaves developed under shading had lower anthocyanin content. Moreover, net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and the maximum quantum yield of photosystem II photochemistry ( $F_v/F_m$ ) in leaves developed under shading condition were depressed markedly, and then recovered gradually. During this period, excessive excited energy was mainly dissipated by thermal dissipation. However, leaves developed under high light had higher net photosynthetic rate and slight photoinhibition under high light. In addition, with the increase of anthocyanin content, non-photochemical quenching ( $NPQ$ ) was significantly depressed. Therefore, we thought that the light induction of anthocyanin synthesis is influenced by leaf development, which further changes the distribution of excited energy when seedlings transferred from shading to high light.

**Key words:** high light; anthocyanin; photosynthetic rate; photoinhibition

光是光合作用的动力, 但光合作用对光的利用能力是有限的。当光强超出植物光合作用的利用能力时就会产生过剩激发能, 过剩激发能如果不能及时耗散掉就会导致光合机构的伤害。为避免强光伤害, 植物进化出了一系列的光破坏防御机制(姜闯道等2004, 2005; 阳成伟等2003; 吴长艾等2001), 其中位于天线的热耗散是植物的重要保护策略。前人已经针对该机制进行了大量研究。此外, 花青素在一些植物的光破坏防御中也发挥着重要作用(王良再等2012; 谢智华等2011)。花青素一方面能够通过吸收或屏蔽作用来减少进入叶肉细胞

的光强(Feild等2001; Karageorgou和Manetas 2006), 另一方面还能作为抗氧化剂有效清除活性氧(ROS)(Hughes等2005; Nielsen和Simonsen 2011)。因此, 花青素作为一种特殊的光破坏防御机制一直备受关注(Manetas等2002; Kytridis等2008)。

收稿 2014-01-02 修订 2014-03-26  
资助 中国科学院方向性项目(KSCX2-EW-B-9和KZCC-EW-103-3)和北京市自然科学基金(6122025)。  
致谢 中国科学院植物研究所植物分子生理学重点实验室董凤琴老师在切片制作过程中给予大力帮助。  
\* 共同通讯作者(E-mail: jcdao@ibcas.ac.cn, Tel: 010-62836657; E-mail: yjliubio@163.com, Tel: 010-62336012)。

目前研究认为,环境因子通过诱导代谢途径中的相关基因表达及酶活性来调控花青素合成(Cominelli等2008; Jaakola 2013; Weiss 2000),其中光照尤为重要(Albert等2009)。增加光强和光照时间能够促进花青素的MYB、CHS、F3H和LDOX等基因的表达量,从而诱导花青素的合成,提高花青素含量(胡可等2010; Lewis等1998; Cominelli等2008; Nguyen和Cin 2009)。此外,光强还能够通过影响花青素的稳定性进而影响其含量(孙明霞等2003; 谢焯等2013; Jaakola 2013)。然而,在以往的研究中强调强光诱导花青素合成时忽视了叶片发育的可能影响(Albert等2009; Chalker-Scott 1999; Lewis等1998),甚至有研究认为叶片发育过程对花青素强光诱导的影响很小(Nguyen和Cin 2009)。

通常情况下,幼嫩叶片花青素含量较高,而成熟后降低(Manetas等2002; Lan等2011);不过,也有些叶片衰老时花青素含量较高(Feild等2001),这说明在叶片的生长发育进程中花青素含量呈现一定的规律性变化(孙明霞等2003; 王良再等2012)。因此,花青素的合成和积累应该还与叶片的发育阶段有关(Manetas等2002; Dong等1998)。而且,叶片发育也影响与花青素合成相关的基因表达(文樵夫等2010; Rosati等1999)。所以,叶片发育很可能和强光共同影响花青素的合成。但是,前人在探讨花青素合成与叶片发育的关系时却往往又忽视了光强的诱导作用(Lan等2011)。因此,我们希望澄清光强和叶片发育交互作用对紫罗勒花青素含量及激发能分配的影响。

紫罗勒(*Ocimum basilicum* L. 'Purple Ruffles')为罗勒(*Ocimum basilicum* L.)的栽培变种,其叶片富含花青素,是一种药食两用的重要经济作物。因此,本文以紫罗勒为材料研究叶片发育是否影响花青素的强光诱导,以及该影响与光合作用过程中激发能分配的关系。这对理解花青素在抵御强光中的作用及紫罗勒的光适应策略具有重要意义。

## 材料与方 法

### 1 材料培养及实验设计

实验于2011~2012年5~9月在中国科学院植物研究所开展。5月初在温室内培育紫罗勒(*O. basilicum* L. 'Purple Ruffles')幼苗,待长出真叶后移到

花盆(直径26 cm,高20 cm)中(1株·盆<sup>-1</sup>)。装栽培基质为草炭、园土和蛭石(比例为3:1:1);培养期间的午间最大光强约900  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。当株高长到15 cm时,选择均一植株进行遮荫处理(正午最大光强小于300  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ),30 d后转到全光照下开始实验。当植株转入强光时,把在弱光环境中完全发育成熟的叶片标定为L1,而转到强光中能够继续发育成熟的叶片标定为L2,完全在强光中发育的叶片标定为L3。

### 2 气体交换参数的测定

参照李涛等(2012)和Jiang等(2011)的测定方法,在晴朗天气使用CIRAS-2便携式光合测定系统(PP-Systems,美国)分别测定叶片在8:00和14:00的净光合速率( $P_n$ )。光强、温度、湿度和CO<sub>2</sub>浓度由CIRAS-2自动控制。测定条件为光强1 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,CO<sub>2</sub>浓度380  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,相对湿度80%,叶室温度28  $^{\circ}\text{C}$ 。

### 3 叶绿素荧光参数的测定

参照Jiang等(2011)的测定方法,使用Handy-PEA非调制式荧光仪(Hansatech,英国)进行测定。植株经过一夜(10 h)的暗适应后,于8:00测定叶片光系统II(PSII)最大光化学效率( $F_v/F_m$ );14:00和18:00进行相同测定,测定前叶片均先暗适应20 min。

参照陈华新等(2008)和姜闯道等(2004)的测定方法,使用FMS-2脉冲调制式荧光仪(Hansatech,英国)测定以下参数:首先测定叶片暗适应后的初始荧光( $F_0$ ),然后打开强饱和和脉冲光(8 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )测其最大荧光( $F_m$ ),再施加作用光(1 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )并记录稳态荧光( $F_s$ ),随后打开强饱和脉冲光测定光适应下的最大荧光( $F_m'$ ),接着关闭作用光并打开远红光测定光适应下的最小荧光( $F_0'$ )。根据以上参数计算光下光系统II天线转化效率[ $F_v'/F_m'=(F_m'-F_0')/F_m'$ ]、光系统II实际量子效率[ $\Phi_{\text{PSII}}=(F_m'-F_s)/F_m'$ ]、光化学淬灭[ $q_p=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_0')$ ]和非光化学淬灭( $NPQ=F_m/F_m'-1$ ) (Demmig-Adams和Adams 1996)。

### 4 色素含量的测定

根据Arnon (1949)的方法略做修改,在主叶脉两侧用直径6 mm的打孔器打取20个叶圆片,在暗处用80%的丙酮溶液浸提48 h后再定容至25 mL;用紫外可见分光光度计(UV-8000S,中国)分别在

663 nm和646 nm处测定吸光度, 计算叶绿素含量。参照Pirie和Mullins (1976), Rabino和Mancinelli (1986)的方法略做修改, 同样在主叶脉两侧打取15个叶圆片, 在4 °C避光环境中用1%盐酸甲醇溶液浸提24 h后定容至25 mL, 获得花青素浸提液; 以提取液为空白对照, 用紫外可见分光光度计(UV-8000S, 中国)扫描浸提液在400~700 nm处的吸收光谱, 结果表明在530 nm和652 nm处有明显的吸收峰, 随后在530 nm和652 nm处测定其吸光度。按照Rabino和Mancinelli (1986)的公式略做调整( $A = A_{530} - 0.25A_{652}$ )计算花青素含量, 式中 $A$ 为花青素相对含量(色素单位)。

### 5 反射光谱的测定

使用UniSpec-SC光谱分析仪(PP-Systems, 英国)测定活体叶片的反射光谱。参照程明等(2008)、彭涛等(2009)和Li等(2009)的测定方法: 先将植株进行充分的暗适应, 然后在100%光强下测定叶片在310~1 130 nm波长范围内的叶片反射率, 每隔30 s记录1次(共31次)。计算光化学反射指数PRI(photochemical reflectance index)和 $\Delta PRI$ (changes in photochemical reflectance index),  $PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$ ,  $\Delta PRI = PRI_{(\text{in the light for different time})} - PRI_{(\text{in the dark})}$ (Gamon和Surfus 1999), 式中 $R_{531}$ 、 $R_{570}$ 表示相应波长下的反射率(薛忠财等2011)。

### 6 半薄切片的制作与观察

叶片经过充分暗适应后, 在叶片中部取材(2 mm×2 mm), 用标准固定液(FAA)前固定, 后用乙醇

系列脱水, 中性树脂包埋、切片(横切片厚度为1  $\mu\text{m}$ ), 再用甲苯胺蓝染色, 并利用光学显微镜(Nikon-800, 日本)进行观察照相。

### 7 统计分析

数据采用SPSS (Version 11.5)进行方差分析(One-way ANOVA), 检验其差异显著性( $P=0.05$ ), 并在Sigmaplot 10.0中作图。

## 实验结果

### 1 光强对叶片结构和色素含量的影响

从切片可以看出, 遮荫导致叶片变薄, 栅栏组织排列疏松。很显然, 紫罗勒形成了适应弱光环境的结构(图1)。活体叶片的光谱测定(图2-A)和花青素浸提液的光谱扫描(图2-B)均表明紫罗勒花青素的吸收峰在500~600 nm处。通过计算色素含量(图3)表明, 弱光下生长的紫罗勒的花青素含量明显低于强光下的植株, 同时叶绿素含量也下降。可见, 弱光环境不但改变了叶片结构, 还显著抑制了色素的积累。

### 2 遮荫转强光对叶片色素含量的影响

由图4可以看出, 转强光后3种叶片的花青素和叶绿素含量均呈升高趋势。其中L1叶片的花青素含量增加较少且含量最低, 而L3叶片的含量最高(图4-A)。叶绿素含量的变化与花青素相似, 也表现为 $L3 > L2 > L1$ (图4-B)。

### 3 遮荫转强光对叶片净光合速率和光抑制的影响

当植株由弱光转入强光后, L1叶片的 $P_n$ 迅速

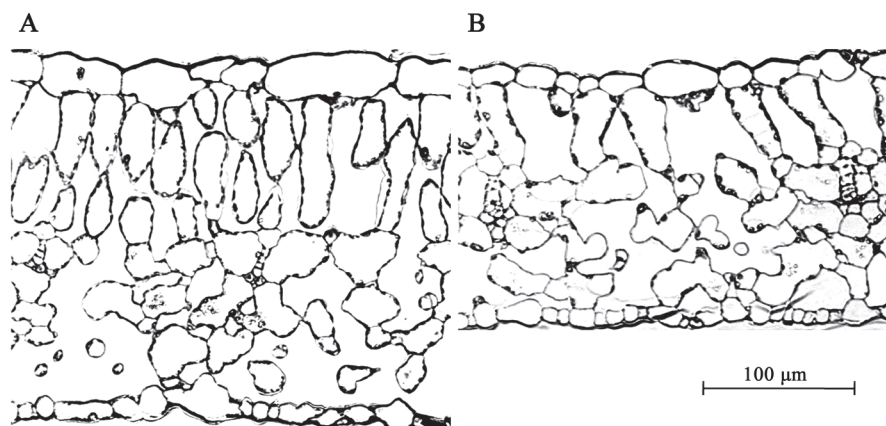


图1 光强对叶片结构的影响

Fig.1 Effects of light intensity on leaf structure

A: 强光环境; B: 弱光环境。

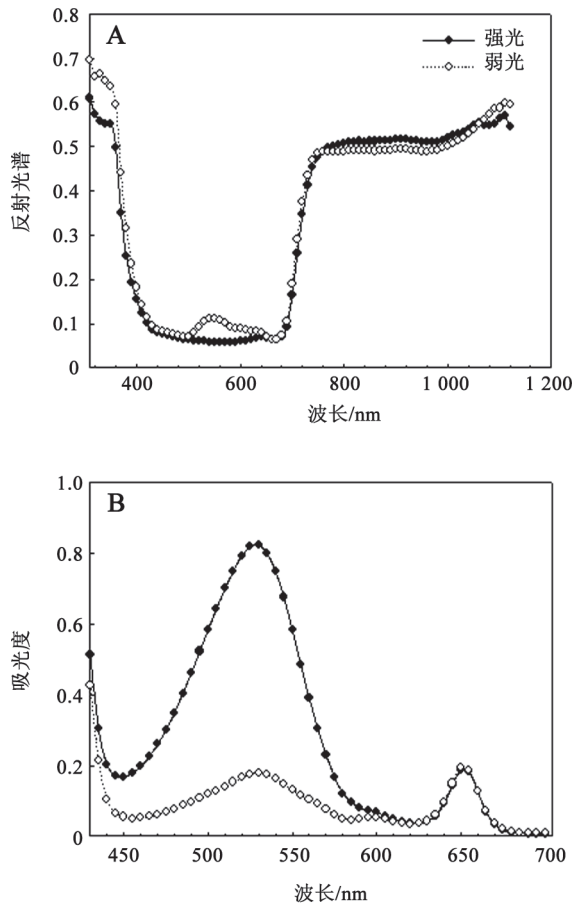


图2 光强对叶片花青素光谱特征的影响

Fig.2 Effects of light intensity on spectra of anthocyanin  
A: 活体叶片的反射光谱(UniSpec-SC光谱分析仪); B: 花青素浸提液的吸光度(UV-8000S紫外可见分光光度计)。

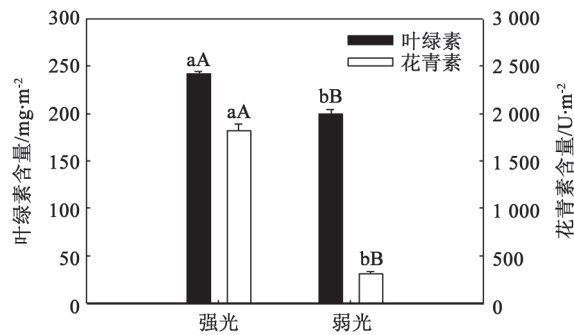


图3 光强对叶片花青素和叶绿素含量的影响

Fig.3 Effects of light intensity on content of anthocyanin and chlorophyll

图中同一测定项目柱形上不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ ), 大写字母表示差异极显著( $P < 0.01$ )。

下降(图5)。此后虽有恢复, 但仍然保持在较低水平。与L1叶片相比, L2和L3叶片的 $P_n$ 依次升高。

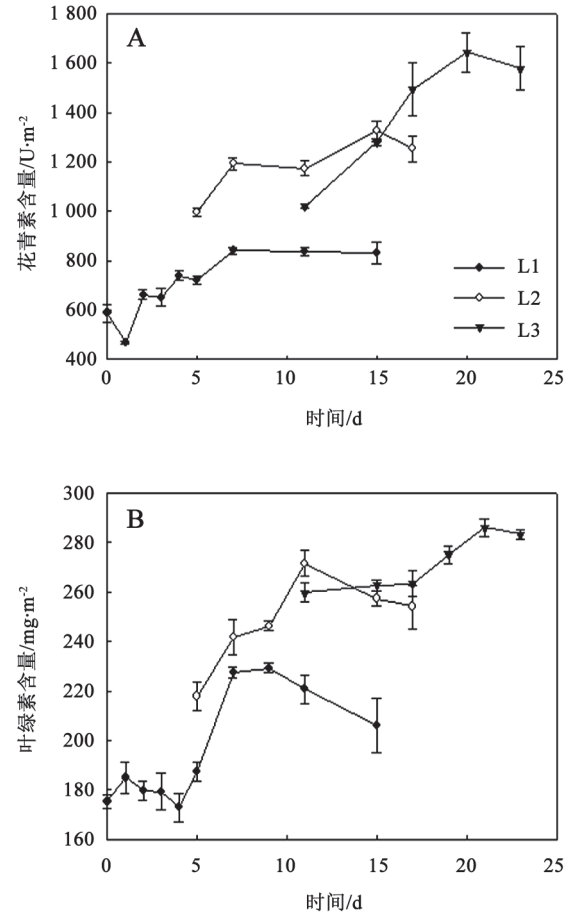


图4 遮荫转强光对叶片花青素(A)和叶绿素(B)含量的影响

Fig.4 Changes in content of anthocyanin and chlorophyll in the seedlings transferred from low to high light

L1为弱光下发育成熟的叶片, L2为转强光后能够继续发育成熟的叶片, L3为完全在强光中发育成熟的叶片, 下图同。

尽管各叶片在8:00和14:00时 $P_n$ 的变化趋势相似(图5), 但午间 $P_n$ 下降, 其中L1叶片的降幅最大。这表明转强光前发育成熟的叶片暴露在强光下时发生了较严重的光合速率下调。为进一步验证其是否发生了光抑制, 我们测定了光系统II的最大光化学效率。

如图6所示, 转强光后L1叶片的午间最大光化学效率( $F_v/F_m$ )下降最明显, 而L2和L3叶片的降幅较小。这些结果表明弱光下发育成熟的叶片转强光后发生了较严重的光抑制。

#### 4 遮荫转强光对光系统II激发能分配的影响

为分析叶片激发能分配, 我们测定了荧光猝灭动力学。如图7所示, L1叶片的 $F_v'/F_m'$ 、 $q_p$ 、 $\Phi_{PSII}$ 均小于L2和L3, 但稳态条件下的 $NPQ$ 却最

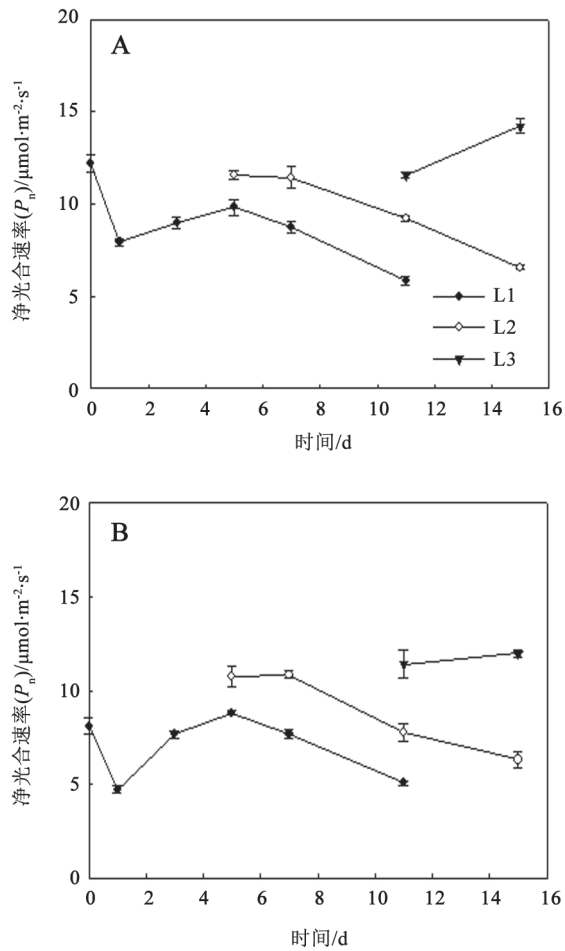


图5 遮荫转强光对叶片净光合速率( $P_n$ )的影响  
Fig.5 Changes in net photosynthetic rate ( $P_n$ ) in the seedlings transferred from low to high light  
A: 8:00测定 B: 14:00测定。

高。可见,弱光下发育成熟的叶片在转强光后其光系统II捕获的光能中用于光化学反应的比例较低,而用于热耗散的比例增加。

光谱学研究证明 $\Delta PRI$ 能够反映叶片的叶黄素库脱环氧化状态, $\Delta PRI$ 增大意味着叶黄素库脱环氧化程度升高(程明等2008; Gamon和Surfus 1999),更多的过剩光能将通过叶黄素循环被耗散掉。由图8可以看出,L1叶片的 $\Delta PRI$ 增幅最大,L2叶片次之,而L3最小,说明转强光前发育成熟的叶片更多的通过叶黄素循环耗散过剩激发能。

## 讨 论

本研究中,弱光处理明显降低了紫罗勒的花青素含量(图2和3),表明花青素的合成需要强光诱

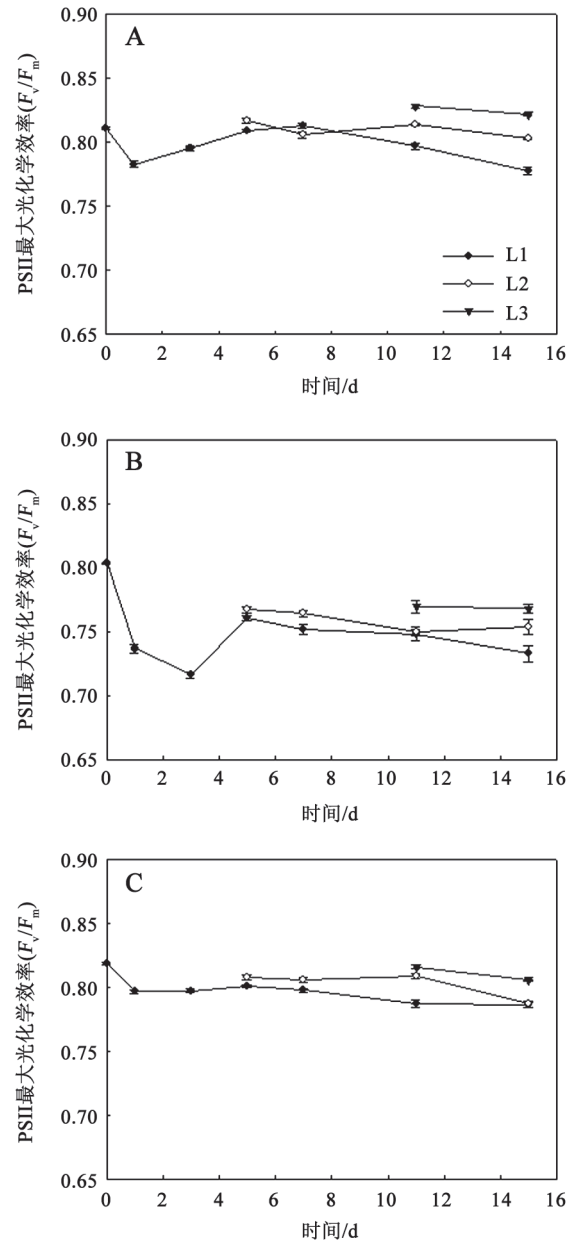


图6 遮荫转强光对叶片最大光化学效率( $F_v/F_m$ )的影响  
Fig.6 Changes in maximum quantum yield of photosystem II photochemistry ( $F_v/F_m$ ) in the seedlings transferred from low to high light

A: 8:00测定; B: 14:00测定; C: 18:00测定。

导。这与其他植物材料的研究结果一致(胡可等2010; Cominelli等2008; Lewis等1998; Nguyen和Cin 2009)。然而,转入强光后L1叶片的花青素含量依然保持在很低水平(图4-A),说明叶片发育成熟后再暴露于强光下不能诱导花青素的大量合成。因此,强光不是诱导紫罗勒花青素合成的唯

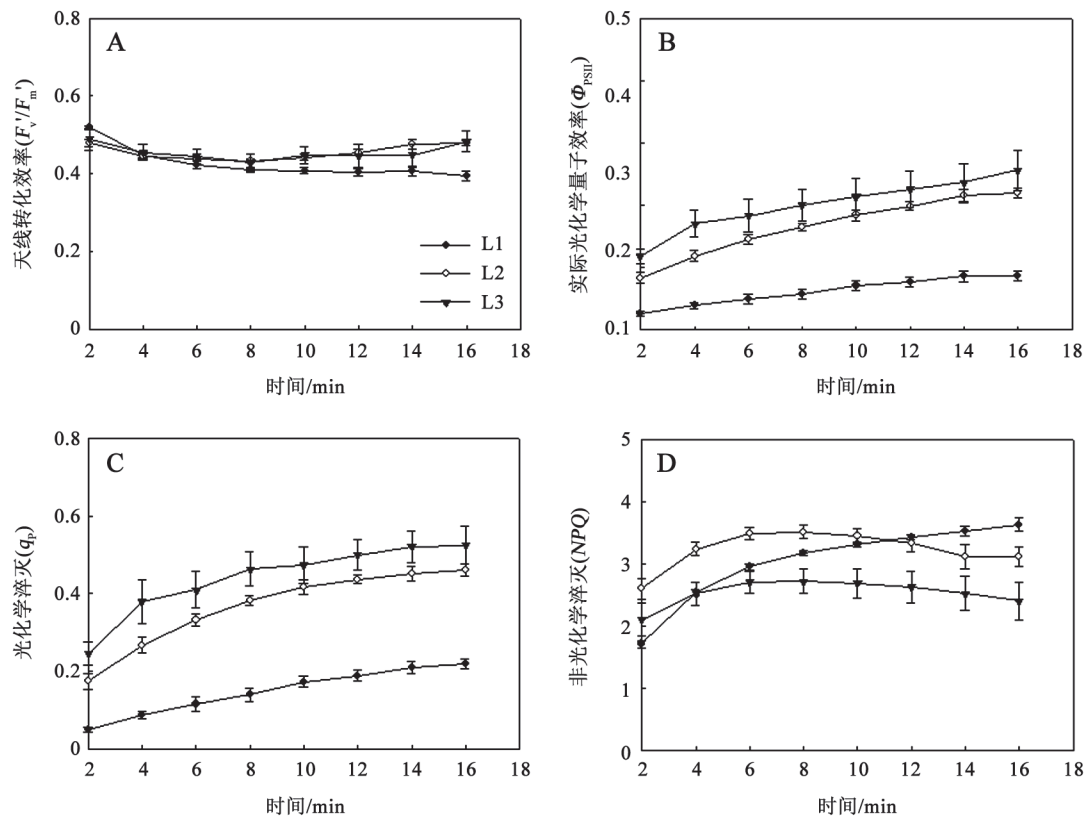


图7 遮荫转强光过程中对叶片(A)天线转化效率( $F_v'/F_m'$ )、(B)实际光化学量子效率( $\Phi_{PSII}$ )、(C)光化学淬灭( $q_p$ )、(D)非光化学淬灭(NPQ)的影响

Fig.7 Changes in (A) the antenna efficiency at open centers in the presence of non-photochemical quenching ( $F_v'/F_m'$ ), (B) actual photosystem II efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ), (C) photochemical quenching ( $q_p$ ), (D) non-photochemical quenching (NPQ) in the seedlings transferred from low to high light

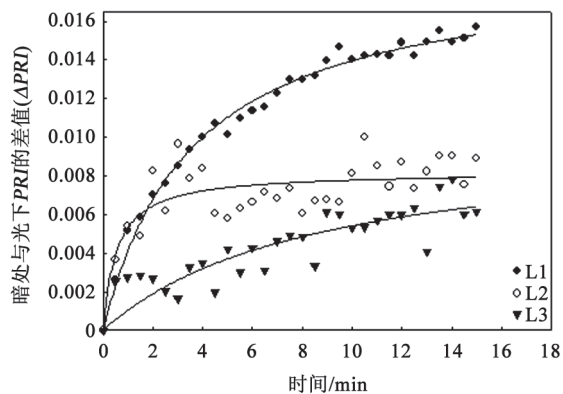


图8 转强光过程中叶片 $\Delta PRI$ 的变化

Fig.8 Changes in photochemical reflectance index ( $\Delta PRI$ ) in the seedlings transferred from low to high light

一因素。相反, L2和L3叶片转入强光后花青素含量迅速增加(图4-A), 而且转强光前叶龄越小, 花青素含量就越高。所以, 我们认为紫罗勒花青素合

成的强光诱导还受叶片发育阶段的影响。虽然, 研究表明光强可以通过影响花青素合成途径中的结构基因和调节基因, 并进而调控花青素合成(胡可等2010; Cominelli等2008)。但是, 并非花青素合成过程中的所有基因都受光强调控。有研究表明, *DFR*基因在花青素合成途径中参与催化二氢槲皮黄酮(dihydroquercetin, DHQ)生成无色花青素; *ANS*基因参与调节不稳定的花青素转变为稳定的花青苷(文樵夫等2010; Rosati等1999)。我们注意到, *DFR*和*ANS*基因的表达量均在幼叶中高, 随着叶片发育而逐渐减少, 成熟叶片中最低(文樵夫等2010; Rosati等1999)。很可能, 正是因为叶片发育过程中*DFR*和*ANS*基因表达量的差异, 所以导致弱光下发育成熟的紫罗勒叶片暴露于强光后仅具有较低的花青素含量, 而在强光下能够继续发育的叶片花青素含量高。紫罗勒转光过程中花青素的这种诱

导特性可能进一步影响其叶片对光能的吸收、利用和分配。

本研究中, 弱光下发育成熟的紫罗勒叶片表现为典型的阴生结构, 叶片和栅栏组织明显变薄, 而且细胞排列更加疏松(图1)。众所周知, 栅栏组织是光合作用的主要场所, 所以其厚度变化可以较好地解释弱光下叶片光合速率降低的原因。当植株由遮荫转入强光后, 由于L1叶片光合速率低, 所以稳态条件下过剩激发能较多; 相反, 强光下继续发育的叶片光合速率高(图5), 过剩激发能相对较少(图7)。过剩激发能是光合机构发生光抑制的重要诱因(韩霜和陈发棣2013; Jiang等2011), 所以弱光下发育成熟的叶片在强光环境中发生较严重的光抑制(图6)。我们注意到, L1叶片其较高的非光化学淬灭(NPQ)伴随着低的天线转化效率( $F_v'/F_m'$ ) (图7-A、D), 说明弱光下发育成熟的叶片其相当部分的过剩激发能在天线上就已经被耗散掉了。大量研究证明, 天线耗散的重要组成部分就是依赖叶黄素循环的热耗散。反射光谱的数据也证明L1叶片 $\Delta PRI$ 保持在较高水平(图8), 说明其可能因缺乏花青素积累而很大程度上通过叶黄素循环来耗散过剩激发能。而转强光后, L2和L3叶片花青素含量迅速增加(图4-A)。由于叶片的花青素具有屏蔽强光的作用, 从而使得进入到叶片内部的光强减弱, 再加上光合速率的提高, 所以两者天线上的耗散较弱。本研究中, 弱光下发育成熟的叶片暴露于强光下时分配到光合作用的激发能比例较少, 而较多的能量在天线上就耗散掉了; 相反, 转强光后继续发育的叶片由于花青素对强光的屏蔽作用, 使得捕获的光能中用于光合作用的比例较高, 而用于天线耗散的比例相对较少。因此, 我们认为叶片发育影响花青素的强光诱导, 而这种花青素的诱导差异则进一步导致不同叶龄叶片光能吸收、利用和分配策略的改变。

尽管很多研究认为花青素是抵御强光的重要策略, 但其诱导合成及相关调节相对较慢(胡可等2010; 王良再等2012; 谢焯等2013; 谢智华等2011; Cominelli等2008; Havaux和Kloppstech 2001)。本研究中花青素的光诱导需要2~3 d(图4-A), 而彩叶草在光诱导的7 d才呈现出明显的花青素积累(Nguyen和Cin 2009)。相反, 热耗散可以快速启动和耗散

过剩激发能(陈华新等2008; 姜闯道等2004, 2005; 吴长艾等2001; 叶梁等1998)。基于此, 我们认为花青素是一种针对强光的中长期保护策略。植物在应对强光时选择花青素, 还是选择热耗散可能取决于植物自身对投入和保护效果之间的权衡。但具体机制还有待于进一步研究。

综上所述, 我们认为叶片发育影响紫罗勒叶片花青素合成的强光诱导, 而不同叶龄叶片间花青素强光诱导的差异会进一步改变其光能吸收、利用和分配。

### 参考文献

- 陈华新, 陈玮, 姜闯道, 高辉远, 邹琦(2008). 光温交叉处理对小麦紫黄质脱环氧化酶活性及其热耗散能力的影响. 植物生态学报, 32 (5): 1015~1022
- 程明, 李志强, 姜闯道, 石雷, 唐宇丹, 张金政(2008). 青稞的光合特性及光破坏防御机制. 作物学报, 34 (10): 1805~1811
- 韩霜, 陈发棣(2013). 植物对弱光的响应研究进展. 植物生理学报, 49 (4): 309~316
- 胡可, 韩科厅, 戴思兰(2010). 环境因子调控植物花青素苷合成及呈色的机理. 植物学报, 45 (3): 307~317
- 姜闯道, 高辉远, 邹琦, 蒋高明(2004). 田间大豆叶片成长过程中的光合特性及光破坏防御机制. 植物生理与分子生物学报, 30 (4): 428~434
- 姜闯道, 高辉远, 邹琦, 蒋高明, 李陵浩(2005). 叶角、光呼吸和热耗散协同作用减轻大豆幼叶光抑制. 生态学报, 25 (2): 319~325
- 李涛, 刘玉军, 白红彤, 石雷, 姜闯道(2012). 栽培密度对薄荷生长策略和光合特性的影响. 植物生理学报, 48 (9): 895~900
- 彭涛, 姚广, 高辉远, 李鹏民, 王未未, 孙山, 赵世杰(2009). 植物叶片和冠层光化学反射指数与叶黄素循环的关系. 生态学报, 29 (4): 1987~1993
- 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
- 王良再, 胡彦波, 张会慧, 许楠, 张秀丽, 孙广玉(2012). 植物叶片花青素的光破坏防御机制研究进展. 应用生态学报, 23 (3): 835~841
- 文樵夫, 沈红香, 姚允聪, 田估, 宋婷婷(2010). 苹果属观赏海棠 *McDFR* 的克隆及不同叶色品种间的表达差异. 林业科学, 46 (11): 16~24
- 吴长艾, 孟庆伟, 邹琦(2001). 叶黄素循环及其调控. 植物生理学通讯, 37 (1): 1~5
- 谢焯, 孙毅, 黄继荣(2013). 拟南芥中花青素的修饰. 植物生理学报, 49 (2): 101~110
- 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影响的研究进展. 植物生理学报, 47 (6): 545~550
- 薛忠财, 高辉远, 彭涛, 姚广(2011). 光谱分析在植物生理生态研究中的应用. 植物生理学报, 47 (4): 313~320
- 阳成伟, 彭长连, 陈贻竹(2003). 植物光破坏防御机制的研究进展. 植物学通报, 20 (4): 495~500
- 叶梁, 高辉远, 邹琦(1998). 光温交叉胁迫对菜豆幼苗叶黄素循环启

- 动的影响. 植物生理学通讯, 34 (2): 88~91
- 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
- Arnon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol*, 24 (1): 1~15
- Chalker-Scott L (1999). Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochem Photobiol*, 70 (1): 1~9
- Cominelli E, Gusmaroli G, Allegra D, Galbiati M, Wade HK, Jenkins GI, Tonelli C (2008). Expression analysis of anthocyanin regulatory genes in response to different light qualities in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Physiol*, 165: 886~894
- Demmig-Adams B, Adams WW (1996). Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 198 (3): 460~470
- Dong YH, Beuning L, Davies K, Mitra D, Morris B, Kootstra A (1998). Expression of pigmentation genes and photo-regulation of anthocyanin biosynthesis in developing Royal Gala apple flowers. *Aust J Plant Physiol*, 25: 245~252
- 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
- Gamon JA, Surfus JS (1999). Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytol*, 143: 105~117
- Havaux M, Kloppstech K (2001). The protective function of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis npq* and *tt* mutants. *Planta*, 213: 953~966
- 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
- Jaakola L (2013). New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits. *Trends Plant Sci*, 18 (9): 477~483
- Jiang CD, Wang X, Gao HY, Shi L, Chow WS (2011). Systemic regulation of leaf anatomical structure, photosynthetic performance, and high-light tolerance in sorghum. *Plant Physiol*, 155: 1416~1424
- Karageorgou P, Manetas Y (2006). The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light. *Tree Physiol*, 26: 613~621
- Kytridis VP, Karageorgou P, Levizou E, Manetas Y (2008). Intra-species variation in transient accumulation of leaf anthocyanins in *Cistus creticus* during winter: Evidence that anthocyanins may compensate for an inherent photosynthetic and photoprotective inferiority of the red-leaf phenotype. *Plant Physiol*, 165: 952~959
- Lan JX, Li AL, Chen CX (2011). Effect of transient accumulation of anthocyanin on leaf development and photoprotection of *Fagopyrum dibotrys* mutant. *Biol Plant*, 55 (4): 766~770
- Lewis CE, Walker JRL, Lancaster JE, Conner AJ (1998). Light regulation of anthocyanin, flavonoid and phenolic acid biosynthesis in potato minitubers *in vitro*. *Aust J Plant Physiol*, 25: 915~922
- Li PM, Cheng L, Peng T, Gao HY (2009). CO<sub>2</sub> assimilation and chlorophyll fluorescence in green versus red *Berberis thunbergii* leaves measured with different quality irradiation. *Photosynthetica*, 47 (1): 11~18
- Manetas Y, Drinia A, Petropoulou Y (2002). High contents of anthocyanins in young leaves are correlated with low pools of xanthophyll cycle components and low risk of photoinhibition. *Photosynthetica*, 40 (3): 349~354
- Nguyen P, Cin VD (2009). The role of light on foliage colour development in coleus (*Solenostemon scutellarioides* (L.) codd). *Plant Physiol Biochem*, 47: 934~945
- Nielsen SL, Simonsen AM (2011). Photosynthesis and photoinhibition in two differently coloured varieties of *Oxalis triangularis* – the effect of anthocyanin content. *Photosynthetica*, 49 (3): 346~352
- Pirie A, Mullins MG (1976). Changes in anthocyanin and phenolics content of grapevine leaf and fruit tissues treated with sucrose, nitrate, and abscisic acid. *Plant Physiol*, 58: 468~472
- Rabino I, Mancinelli AL (1986). Light, temperature, and anthocyanin production. *Plant Physiol*, 81: 922~924
- Rosati C, Cadic A, Duron M, Ingouff M, Simoneau P (1999). Molecular characterization of the anthocyanidin synthase gene in *Forsythia × intermedia* reveals organ-specific expression during flower development. *Plant Sci*, 149: 73~79
- Weiss D (2000). Regulation of flower pigmentation and growth: Multiple signaling pathways control anthocyanin synthesis in expanding petals. *Physiol Plant*, 110: 152~157