

光强对紫罗勒花青素含量及光合特性的影响

李运丽^{1,2}, 侯喜林¹, 李志强³, 白红彤², 石雷², 姜闯道²

(1. 南京农业大学, 江苏 南京 210095; 2. 中国科学院 植物研究所, 北京 100093; 3. 北京市农业职业技术学院, 北京 102442)

摘要: 研究了不同光强对紫罗勒花青素含量、气体交换、叶绿素荧光特性及反射光谱的影响。结果表明: 强光下紫罗勒叶片较厚, 而弱光下叶片较薄。与弱光下生长的紫罗勒相比, 强光下单位叶面积叶绿素含量和花青素含量较高、叶片光补偿点和光饱和点升高、表观量子效率下降、净光合速率(P_n)明显提高、最大光化学效率(F_v/F_m)和光系统 II 性能参数(PI)增大, 同时, 天线转化效率(F_v'/F_m')、光化学猝灭系数(qP)、实际光化学效率($\Phi PSII$)升高, 而非光化学猝灭(NPQ)降低; 叶片光化学反射指数(PRI)下调幅度较小。由此, 可以认为光强通过影响紫罗勒叶片厚度、比叶面积、色素含量、光系统 II 性能从而改变其光合能力; 提高光合能力和花青素含量有助于紫罗勒适应强光环境。

关键词: 紫罗勒; 气体交换; 叶绿素荧光; 花青素; 叶黄素循环

中图分类号: S68 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2011)03-0231-08

Effects of Light Intensity on Anthocyanins Contents and Photosynthetic Characteristics in Purple Basil (*Ocimum basilicum* L.) Leaves

LI Yun-li^{1,2}, HOU Xi-lin¹, LI Zhi-qiang³, BAI Hong-tong²,
SHI Lei², JIANG Chuang-dao²

(1. Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 3. Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China)

Abstract: Anthocyanins contents, gas exchange, chlorophyll a fluorescence kinetics and reflectance spectroscopy of leaves under different light intensity were investigated in purple basil leaves. The results indicated that the leaves became thick under the high light and became thin under the weak light. Compared with the purple basil grown under the weak light, the chlorophyll and anthocyanins content per leaf area were significantly increased under the high light. In addition, the plant grown under the high light, the light compensation point (LCP) and light saturation point (LSP) were significantly raised; the apparent quantum yield (AQY), net photosynthetic rate (P_n), maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) and photosystem II capability index (PI) sharply increased; the efficiency of open centers of photosystem II (F_v'/F_m'), photochemical quenching (qP) and actual photosystem II efficiency ($\Phi PSII$) gradually enhanced, while non-photochemical quenching (NPQ) decreased; the photochemical reflectance index (PRI) of leaves were slightly down regulated. On these bases, we concluded that light intensity to regulate photosynthetic capacity by way of influencing leaves thickness, specific leaf area, pigment content, photosystem II activity; The enhanced of photosynthetic capacity and anthocyanins contents is beneficial to relieve strong light stress in purple basil leaves.

Key words: Purple basil; Gas exchange; Chlorophyll fluorescence; Anthocyanins; Xanthophyll cycle

罗勒 (*Ocimum basilicum* L.) 为唇形科罗勒属一年生草本植物, 原产亚洲和非洲的热带地区, 在我国的中部、南部和东部均有栽培, 以河南和安徽等地栽培较多^[1]。紫罗勒是罗勒的栽培变种, 其新鲜叶片

可作为芳香蔬菜在烹调中使用; 紫罗勒叶色独特且易于管理, 适合作为庭院观赏蔬菜或阳台观赏蔬菜栽培; 紫罗勒气味芳香, 能净化空气, 其芳香油具有药用功效且可用于制造香水。作为药食兼用植物,

收稿日期: 2011-01-05

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30871455); 国家高科技研究发展计划项目 (2007AA091705); 中国科学院知识创新工程重大项目 (KSCX2-EW-B-9; KSCX1-YW-09-04)

作者简介: 李运丽 (1983-), 女, 河南濮阳人, 硕士, 主要从事植物生理生态学研究。

通讯作者: 姜闯道 (1973-), 男, 山东人, 副研究员, 主要从事光合作用调控和植物生态学研究。

罗勒日益成为国内外医疗保健食品、化工领域的研究热点。

紫罗勒的另一个特点是富含花青素。花青素是一类广泛存在于植物中的水溶性色素,属于类黄酮化合物,也是植物的主要呈色物质。花青素作为一种天然食用色素,安全、无毒、资源丰富,而且具有一定的营养和药理作用,在食品、化妆品、医药领域有着巨大的应用潜力,因此目前国内外对花青素的研究主要集中在对各类植物中花青素的种类数量^[2]及对花青素的药理学方面研究^[3]。花青素的合成受遗传和环境因素制约,其中光照是影响花青素合成最重要的环境因子之一^[4]。长期以来,花青素受到了科学家们广泛关注,不仅因为花青素对人类有较为广泛的应用价值而且还因为花青素在植物生理生态学方面有着必不可少的作用。花青素在植物对环境的适应上可能有以下几个方面的作用:着色,吸引昆虫授粉和种子传播^[5];作为环境胁迫信号,反映植物生理状态^[6];吸收蓝光和绿光,减弱到达叶绿体的光强,保护叶绿体免受强光伤害^[7];减弱紫外光对植物的伤害^[8];具有抗氧化性,清除植物体内活性氧和自由基,减轻植物胁迫^[9]。本试验主要通过研究紫罗勒的光合生理特性理解其强光适应机制,从而为紫罗勒的科学种植提供理论依据,也为提高紫罗勒品质提供试验支持。

1 材料和方法

1.1 材料培养及处理

试验于2010年4-8月在中国科学院植物研究所进行。4月底在温室内育苗,待长出真叶后移苗于塑料花盆(直径26 cm,深20 cm),每盆种植1株,生长环境为中科院植物研究所温室,正午最大光强为 $900 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右,栽培基质为:草炭:园土:蛭石3:1:1,当幼苗长至20 cm高时选择生长一致的植株进行试验处理。

试验设计:试验材料分为2组,一组自然光下(对照),午间最大光强为 $1600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右,另一组为遮荫处理,午间最大光强小于 $400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。每个处理30盆。生长过程中保证水、肥等其他栽培条件一致,处理30 d后选择生长均一的植株进行各生理生化指标的测定。

1.2 气体交换参数的测定

选择晴朗天气的9:00-12:00,用CIRAS-2便携式光合仪(PP. Systems, UK)测定紫罗勒功能叶(第2或第3个叶位)的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等参数。光强按从

高到低的梯度设定 $1800, 1600, 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 100, 50, 0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,室温 25°C 、大气 CO_2 浓度($360 \sim 390 \mu\text{mol}/\text{mol}$)和大气相对湿度70%条件下,每间隔180 s记录1次,测定不同光强下的气体交换参数。将光响应曲线在低光量子通量密度下的净光合速率做直线回归,求得不同光强下的表观量子效率(AQY)^[10]。

1.3 叶绿素荧光参数的测定

PSII的最大光化学效率(F_v/F_m)使用Handy PEA(Hansatech UK)测定。初始荧光(F_o)在测量光下诱导产生,此时PSII反应中心全部处于开放状态,然后打开饱和脉冲光激发,使原初电子受体QA全部处于还原状态,测暗适应叶片的最大荧光(F_m),按照下面公式计算PSII最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ ^[11]。测定时选择黎明前充分暗适应(>10 h)的叶片,每棵植株选取6片功能叶,每个处理选择5盆进行测量。

使用英国Hansatech公司生产的FMS-2脉冲调制式荧光仪测定 F_o 、 F_m 、 F_m' 、 F_s 及 F_o' 等荧光参数。测量步骤是,首先测暗适应叶片的最小荧光(F_o),然后打开饱和脉冲光测暗适应叶片的最大荧光(F_m),然后再开启作用光(光强 $1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)使所测材料进行光合作用,当所测材料光合作用达到稳态后测稳态荧光(F_s),然后打开饱和脉冲光测光适应后的最大荧光(F_m'),关掉作用光,打开远红光优先激发PSI使PSII电子传递体处于氧化状态,测定光适应叶片的最小荧光(F_o')。根据这些参数可以计算光适应下光系统II的最大量子产额($F_v'/F_m' = (F_m' - F_o')/F_m'$)、光适应下的光系统II反应中心开放的比例($qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$)、光适应下光系统II的实际光化学效率($\Phi_{PSII} = (F_m - F_s)/F_m$)和光适应下的非光化学猝灭($NPQ = F_m/F_m' - 1$)^[12]。

1.4 叶面积、比叶面积测定

叶片于 105°C 烘箱中杀青30 min, 85°C 烘至恒重,进行称量,即为干质量。叶面积测定采用拍照法,把叶子展平放在坐标纸上,压上透明玻璃板对其拍照,采用图像处理软件Photoshop对叶片图像进行处理,计算叶面积。比叶面积(cm^2/g) = 叶面积/干质量。

1.5 叶绿体色素及花青素含量的测定

叶绿体色素含量的测定:按照Arnon^[13]的方法略做修改。选取成熟叶片,在主叶脉两旁用直径6 mm的打孔器打叶圆片,随机选取30片以80%丙酮15 mL于暗处浸提48 h,至叶片完全呈白色,用25

mL 容量瓶定容。用分光光度计(UV-8000S) 分别在 663 646 和 470 nm 波长下测定 OD 值,按照公式计算叶绿素和类胡萝卜素的含量。

花青素含量的测定: 选取成熟叶片,在主叶脉两旁用直径 6 mm 的打孔器打叶圆片,随机选取 15 片称重,然后用 15 mL 1% 盐酸甲醇溶液提取,在 4℃ 避光条件下浸提 24 h,用 25 mL 容量瓶定容。用 1% 盐酸甲醇溶液作为空白对照,浸提液在紫外可见光分光光度计上扫描 400 ~ 700 nm 吸收光谱,结果表明,可见光区域最大吸收波长在 500 ~ 550 nm 内,且在 530 nm 和 652 nm 有明显的吸收峰,在波长 530 nm 和 652 nm 处测定其吸光度。紫罗勒叶片中含有大量的叶绿素,当叶绿素是该样品中主要存在的干扰色素时,检测花青素含量时必须考虑叶绿素及其降解产物的干扰性吸收,必须消除叶绿素吸收含量的影响。计算公式参照袁明^[14]略作修改, $A = A_{530} - 0.25A_{652}$,式中 A 为花青素相对含量(色素单位)。

1.6 反射光谱的测定

使用 UniSpec 光谱分析仪(PP. Systems, UK) 测定叶片在不同波长下的反射光谱。先将植株进行充分暗适应,然后用光谱仪在 100% 光强下测定其在不同波长时的叶片反射率,每 30 s 记录 1 次,共记

录 31 次,计算光化学反射指数 PRI 及 ΔPRI 。PRI 是一个反映叶黄素循环相关色素含量的指标。 $PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$ ^[15],式中 R_{531} 、 R_{570} 分别表示波长在 531 nm 和 570 nm 时的反射率。由于紫黄质(Violaxanthin) 在紫黄质脱环氧化酶的作用下通过中间体环氧玉米黄质(Antheraxanthin) 去环氧转化为玉米黄质(Zeaxanthin),使叶片在 531 nm 波长处的反射发生变化,其 PRI 值迅速降低。暗处与光下 PRI 的差值为 ΔPRI ,它反映植物叶黄素库脱环氧化程度的相对大小^[16]。

1.7 统计分析

测量数据用统计分析软件 SPSS 14.0 进行统计分析,不同处理之间采用单因素方差分析进行差异显著性分析, Sigmaplot 11.0 作图。

2 结果与分析

2.1 光强对叶面积、比叶面积的影响

从图 1 可以看出,强光下叶面积为 8.06 cm²,遮荫后叶面积是 7.66 cm²,略有降低,但差异不显著,强光下比叶面积为 306.5 cm²/g,而遮荫后比叶面积为 754.0 cm²/g,遮荫处理使其比叶面积增加了 146%,说明光强主要影响了比叶面积的变化,对紫罗勒叶面积影响不显著。

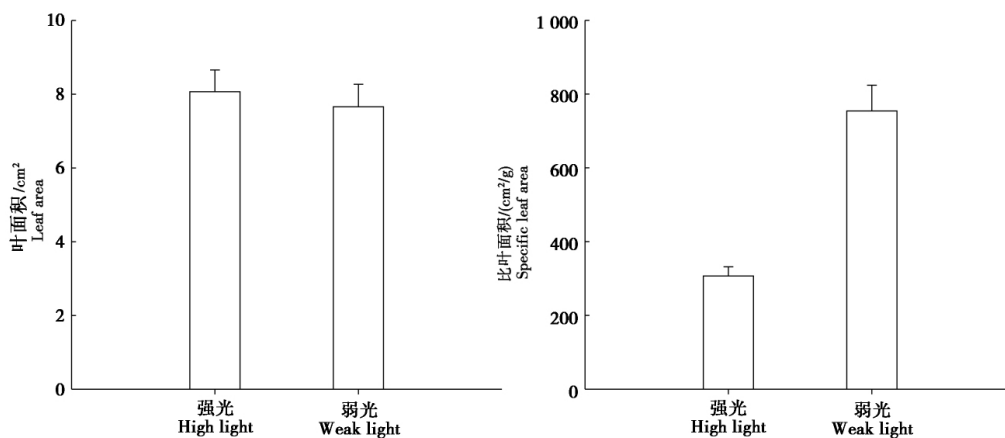


图 1 光照对紫罗勒叶片大小、比叶面积的影响

Fig. 1 Effects of light on leaf area and specific leaf area in purple basil leaves

2.2 光强对叶绿体色素及花青素含量的影响

由图 2 可以看出,遮荫后叶绿素含量、类胡萝卜素含量、叶绿素 a / b 值明显降低,并且发现单位叶面积叶绿素含量降低主要是因为叶绿素 a 含量的降低。

由图 3-A 可以看出,紫罗勒叶中花青素浸提液在可见光区域 500 ~ 550 nm 范围内有最大吸收峰,并且强光下吸收峰明显比遮荫后弱光下的吸收峰要高。计算可知,强光下单位叶面积花青素相对含量是 0.182 5 U/cm²,弱光下单位叶面积花青素相对含量

是 0.030 6 U/cm²,说明遮荫严重抑制了单位叶面积花青素的合成,光照是影响花青素合成的关键因素。

2.3 光强对紫罗勒光合特性的影响

由图 4 可以看出,紫罗勒叶片净光合速率(P_n) 刚开始随着光强的增加而增加,遮荫后净光合速率很快达到最大值 12.6 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,而强光下缓慢达到最大净光合速率 19.9 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。由表 1 看出,强光下光补偿点是 40 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,光饱和点是 1 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,表观量子效率是 0.032 8;

遮荫后光补偿点降低到 $14 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光饱和点降低为 $400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 表观量子效率是 0.046。这表明, 紫罗勒在弱光环境下, 可大幅降低光补偿点、

光饱和点和提升表观量子效率来提高对弱光的利用能力。在弱光下进行正常的光合作用以维持植株正常生长, 从而对弱光环境表现出了极强的适应能力。

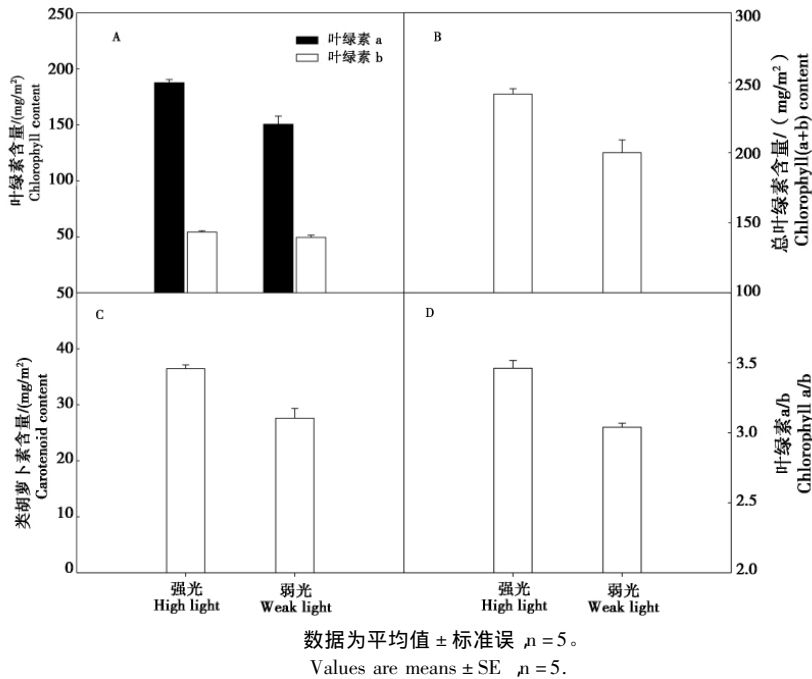
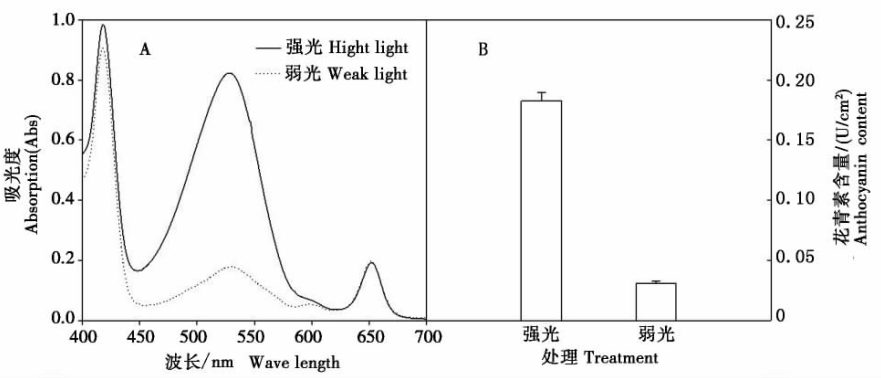


图2 光照对紫罗勒叶绿体色素含量的影响

Fig.2 Effects of light on chloroplast pigments in purple basil leaves



A. 花青素的吸收光谱; B. 花青素的含量。数据为平均值 \pm 标准误 $n=5$ 。
A. Absorption spectra of anthocyanins; B. Contents of anthocyanins. Values are means \pm SE $n=5$.

图3 光照对紫罗勒叶中花青素含量的影响

Fig.3 Effects of light on anthocyanins contents in purple basil leaves

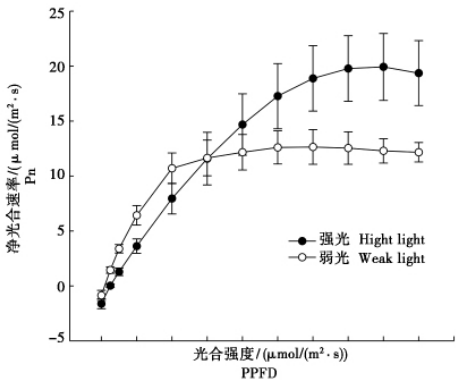


图4 紫罗勒净光合速率(P_n)对光强的响应
Fig.4 Responses of net photosynthetic rate(P_n) to different PPFD in purple basil leaves

表1 紫罗勒光补偿点、光饱和点及表观量子效率
Tab.1 Light compensation point, light saturation point, apparent quantum yield under the different lights in Purple basil leaves

试验处理 Treatment	光补偿点/ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) LCP	光饱和点/ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) LSP	表观量子效率 Apparent quantum yield (AQY)
强光 High light	40	1 400	0.032 8
弱光 Weak light	14	400	0.0460

2.4 光强对紫罗勒荧光特性的影响

从图5 可以看出, 经过充分暗适应后, 弱光下初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m)明显上升, 强光下 F_v/F_m

F_m 是 0.833, 弱光下 F_v/F_m 为 0.806, F_v/F_m 下降, PI 明显下降。这说明遮荫严重抑制了光系统 II 的性能。

由图 6 可以看出, 遮荫后 F_v'/F_m' 、 qP 、 $\Phi PSII$ 明显比强光下要低, 而 NPQ 却比强光下高, 差异极显著。说明遮荫改变了紫罗勒光系统 II 的激发能分配, 强光下 PSII 所捕获的光能中用于电子传递的比例下降, 而过剩的激发能增多。

2.5 光强对紫罗勒光化学反射指数 ΔPRI 的影响

大量光谱学研究证明 ΔPRI 反映植物叶黄素库脱环氧化程度的相对大小^[17]。由图 7 可以看出, 弱光下 PRI 下降的幅度比较大, ΔPRI 随着叶片暴露在光下时间的增长而不断增大, 说明叶片叶黄素库脱环氧化程度越来越高, 越来越多的光能通过叶黄素循环被耗散掉。

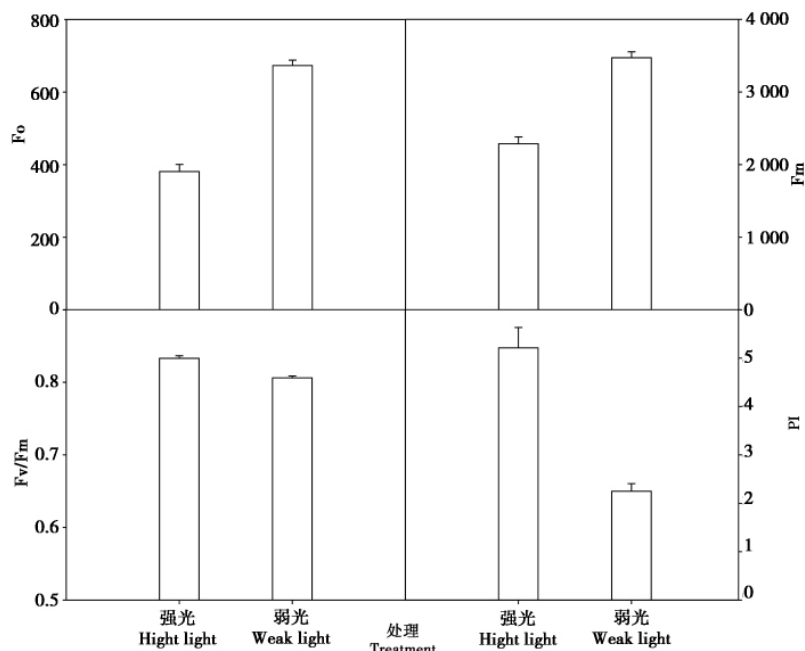


图 5 光照对紫罗勒初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、最大光化学效率(F_v/F_m)、(PI)的影响

Fig. 5 Effects of light on initial fluorescence(F_o), maximal fluorescence(F_m), maximal photochemical efficiency(F_v/F_m), photosystem II capability index(PI) in purple basil leaves

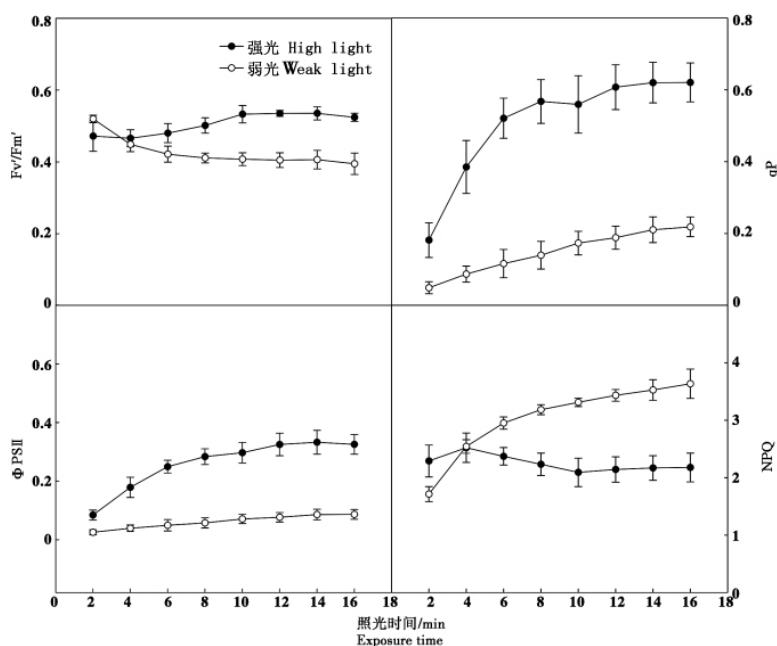


图 6 紫罗勒在 $1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强下天线转化效率(F_v'/F_m')、光化学猝灭系数(qP)、

实际光化学效率($\Phi PSII$)、非光化学猝灭(NPQ)随照光时间的变化

Fig. 6 Changes of the antenna efficiency at open centers in the presence of non-photochemical quenching (F_v'/F_m'), photochemical quenching (qP), actual photochemical efficiency ($\Phi PSII$), Non-photochemical quenching (NPQ) with the exposure time in Purple basil leaves under 40% (about $1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ PPFD) photosystem active radiation

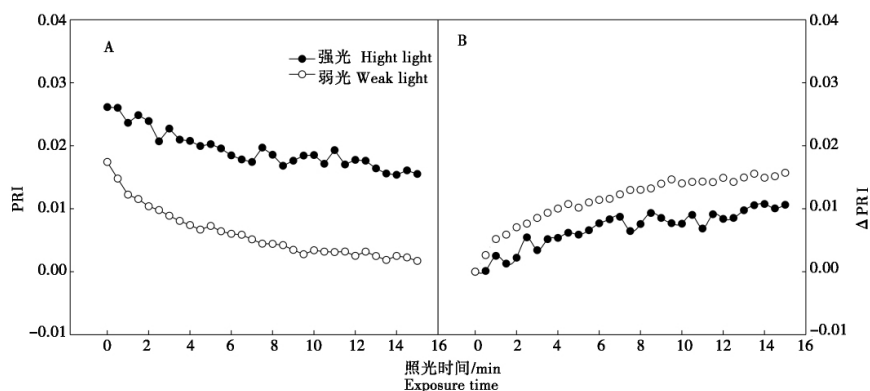


图7 紫罗勒叶片在100%光强下的叶黄素循环指标PRI的变化

Fig.7 Changes in Photochemical Reflectance Index(ΔPRI) in Purple basil leaves under 100%(about 2 000 μmol/(m²·s) PPFD) photosystem active radiation

3 讨论

3.1 光强对紫罗勒光合能力的影响

光是影响植物生长发育最重要的环境因子之一,它不仅是高等植物光合作用的能量来源,同时光还以环境信号的形式作用于植物,调节植物生长发育和形态建成,使植物更好地适应外界环境。试验发现,强光下紫罗勒净光合速率显著提高,碳同化能力增强,与此同时,叶片变厚,单位叶面积叶绿素含量增加,花青素含量大量增加,光补偿点和光饱和点升高,表观量子效率下降,PSII最大光化学效率(F_v/F_m)由弱光下0.806增加到0.833,光系统II性能参数(PI)由弱光下2.649增加到5.212。叶是植物进行光合作用的器官,叶的发育不仅受植物本身遗传控制,而且受环境因素制约。遮荫后紫罗勒叶片变薄,叶色由对照时的紫色变为绿色,单叶叶面积基本不变,比叶面积升高。植物长期生长在弱光环境中,为了适应弱光环境充分利用光能,植物比叶面积升高,这与对辣椒^[18]、苦瓜^[19]等的研究一致。

紫罗勒通过改变色素含量来适应不同的光强环境,强光下单位面积色素含量高,单位面积净光合速率也高。叶绿素是捕获光能的物质基础,一般认为弱光下生长的作物叶绿素含量增加,且叶绿素b的含量增加幅度更大^[20],也有研究认为遮荫后叶绿素含量下降^[21]。本试验遮光条件下单位叶面积叶绿素a、b含量均下降,并且叶绿素a含量下降的幅度较叶绿素b含量下降幅度要大,叶绿素a/b由3.46降为3.03。叶绿素b在蓝紫光部分的吸收带较宽,更有利于捕获遮荫条件下比重相对较多的短波光,因此叶绿素b含量下降幅度较小有利于紫罗勒在遮荫处生长,尽可能地吸收较多的光能,供光合作用需要,这是紫罗勒对弱光环境的一种生理适应。植物光补偿点和光饱和点的高低直接反映了植物对光能

利用能力的强弱。植物的光补偿点越低,对弱光的利用能力越强,有利于其同化产物的积累;光饱和点低表明植物可以较快达到最大的光合速率;光饱和点高则表明其在强光下进行光合作用而不易受到强光抑制。强光下紫罗勒可以有效提高光合能力,弱光下降低光饱和点和光补偿点以充分利用弱光光能。

叶绿素荧光的变化可以在一定程度上反映环境因子对植物的影响^[22],由图5可以看出,强光下 F_o 和 F_m 值下降, F_v/F_m 上升,PI增大,与光合速率变化的结果一致;弱光下结果与此相反。 F_o 与叶绿素浓度有关, F_m 大小与 Q_A 的氧化还原状态有关; F_v/F_m 反映PSII反应中心捕获激发能的效率,本试验结果 F_o 和 F_m 值下降可能是因为花青素吸收荧光的测量光,降低了叶绿素荧光的发射强度^[23], F_v/F_m 上升说明强光下PSII的最大光化学效率提高。

3.2 紫罗勒光破坏防御机制的变化

生长在强光下的植物尽可能的增大其光合能力来减轻光抑制,但是其叶片所捕获的激发能还是常常超过自身光合电子传递和碳同化所能利用的范围,导致产生过剩激发能,这些过剩激发能如果不能及时有效地耗散,很容易造成光系统II复合物的失活,甚至使光合机构受到伤害^[16]。因此,植物在进化过程中形成了一系列有效的光破坏防御机制,一种是光系统II捕光色素复合物及其捕光效率的调节,另一种能够调节PSII天线色素捕光效率的机制是叶黄素循环,叶黄素脱环氧化有利于耗散过剩的激发能,使PSII复合物天线色素的光能捕获效率下调,这种下调有助于使PSII的激发能捕获与利用之间保持较好的平衡^[24]。

弱光下大部分激发能用于碳同化,而强光下则有相当一部分激发能以热耗散的方式消耗掉^[25]。本试验中,遮荫处理后的植物在光强大约为1 200 μmol/(m²·s)作用光测定下 F_v'/F_m' 、 qP 、 $\Phi PSII$ 明

显比对照低,而 NPQ 却比对照高,差异极显著。说明遮荫改变了紫罗勒光系统 II 的激发能分配,PSII 原初光能捕获效率降低,PSII 所捕获的光能中用于电子传递的比例下降,而过剩的激发能增多。同时,遮荫后 PRI 下调幅度增大,ΔPRI 随着叶片暴露在光下时间的增长也在不断增大,说明叶片叶黄素库脱环氧化程度越来越高,越来越多的光能通过叶黄素循环被耗散掉。

花青素的合成与遗传、环境密切相关^[26],光照是影响花青素合成的重要因子,由于花色素苷的合成受光敏色素系统的控制,因此光谱中红光部分的作用是最有效的,据报道光照能诱使花青素的生成,强光导致花青素高水平表达,本试验结果也证明了这一点,强光下紫罗勒花青素含量明显比弱光下要高。花青素在植物对环境的适应过程中起着重要的作用。当花青素含量较高时,依赖叶黄素循环的热耗散较弱,光抑制较轻^[27]。花青素在强光照下的紫罗勒叶中大量合成,可能是紫罗勒叶对强光环境的一种适应,花青素在植物保护功能中可能存在的作用机制为:反射和吸收掉部分太阳光,减弱到达叶绿体的光强,保护叶绿体免受强光的伤害,从而减轻光抑制;具有抗氧化性,清除植物体内活性氧;保护叶片避免昆虫吞噬^[28]。

4 结论

紫罗勒具有较强的适应不同光环境的能力,在不同的光强下具有不同的光破坏防御机制。强光条件下,紫罗勒通过提高光合能力、增加叶片厚度、提高光补偿点和光饱和点、增加叶绿素含量、诱导花青素大量合成、提高 PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)和天线转化效率(F_v'/F_m')来适应强光环境。弱光下,为了能充分利用较少的光能,紫罗勒增大比叶面积、降低光补偿点和光饱和点、抑制花青素合成、增大表观量子效率来维持正常生长。当弱光下生长的紫罗勒遭遇强光时,由于缺少了花青素的保护,它主要通过迅速增加非光化学猝灭 NPQ 和叶黄素循环 ΔPRI 耗散掉过剩的激发能,使其避免产生光胁迫。

参考文献:

- [1] 王羽梅. 中国芳香植物[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 187 - 190.
- [2] Zhenchang Liang, Benhong Wu, Peige Fan *et al.* Anthocyanin composition and content in grape berry skin in *Vitis germplasm* [J]. *Food Chemistry*, 2008, 111: 837 - 844.
- [3] Jin-Ming Kong, Lian-Sai Chia, Ngho-Khang Goh *et al.* Analysis and biological activities of anthocyanins [J]. *Photochemistry* 2003, 64: 923 - 933.
- [4] Nick W Albert, David H Lewis, Huaibi Zhang, *et al.* Light-induced vegetative anthocyanin pigmentation in *Pentunia* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60 (7): 2191 - 2202.
- [5] Gould K S, Lister C. Flavonoid functions in plants [J]. *Chemistry Biochemistry and Applications*, 2006, 397 - 411.
- [6] Chalker-Scott L. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses [J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1999, 70: 1 - 9.
- [7] Merzlyak M N, Chivkunova O B, Solovchenko A E *et al.* Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59: 3903 - 3911.
- [8] Woodall G S, and Stewart G R. Do anthocyanins play a role in UV protection of the red Juvenile leaves of *Syzygium* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49 (325): 1447 - 1450.
- [9] Gould K S, Mckelvie J, Markham K R. Do anthocyanins function as antioxidants in leaves Imaging of H_2O_2 in red and green leaves after mechanical injury [J]. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25: 1261 - 1269.
- [10] Xu D Q. Non-uniform stomatal closure and non-stomatal limitation of photosynthesis [J]. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31(4): 246 - 252.
- [11] Schreiber U, Bilger W, Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a indicator for rapid assessment of in vivo Photosynthesis [J]. *Ecophysiology of Photosynthesis*, 1994, 49 - 70.
- [12] Demmig-Adams B, Adams W W. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species [J]. *Planta*, 1996, 198: 460 - 470.
- [13] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiology*, 1949(24): 1 - 5.
- [14] 袁明, 万兴智, 杜蕾等. 红花檵木叶色变化机理的初步研究 [J]. *园艺学报*, 2010, 37(6): 949 - 956.
- [15] Daniel A Sims, John A Gamon. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages [J]. *Remote Sensing of Environment*, 2002, 81: 337 - 354.
- [16] 程明, 李志强, 姜闯道等. 青稞的光合特性及光破坏防御机制 [J]. *作物学报*, 2008, 34(10): 1805 - 1811.
- [17] Gamon J A, Surfus J S. Assessing leaf pigment content and activity with a reflect meter [J]. *New Phytologist*,

- 1999 ,143: 105 – 117.
- [18] 睦晓蕾,毛胜利,王立浩,等. 弱光条件下辣椒幼苗叶片的气体交换和叶绿素荧光特性[J]. 园艺学报, 2007 ,34 (3): 615 – 622.
- [19] 陶建平,钟章成. 光照对苦瓜形态可塑性及生物量配置的影响[J]. 应用生态学报, 2003 ,14 (3): 336 – 340.
- [20] 刘悦秋,孙向阳,王 勇,等. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2007 ,8: 3457 – 3464.
- [21] 赵 平, Kriebitzsch W, 张志权. 欧洲 3 种常见乔木幼苗在两种光环境下叶片的气体交换、叶绿素含量和氮素含量[J]. 热带亚热带植物学报, 1999 ,7(2): 133 – 139.
- [22] Jiang C D, Gao H Y, Zou Q, *et al.* Photosynthetic characteristics and photoprotective mechanisms during leaf development of soybean plants grown in the field [J]. J Plant Physiol Mol Biol, 2004 ,30(4): 428 – 434.
- [23] Logan B A, Adams III W, Demmig-Adams B. Avoiding common pitfalls of chlorophyll fluorescence analysis under field conditions [J]. Plant Biol, 2007 ,3: 853 – 859.
- [24] 姜闯道,高辉远,邹 琦,等. 二硫苏糖醇处理导致大豆叶片两光系统间激发能分配失衡[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2003 ,29(6): 561 – 568.
- [25] 郝峰鸽,李保印,杨立峰,等. 几种彩叶植物生长期色素含量研究[J]. 华北农学报, 2007 ,22(1): 165 – 167.
- [26] Phippen W B, Simon J E. Anthocyanin Inheritance and instability in purple Basil(*Ocimum basilicum* L.) [J]. The American Genetic Association, 2000 ,91: 289 – 296.
- [27] Manetas Y, Drinia A, Petropoulou Y. High contents of anthocyanins in young leaves are correlated with low pools of xanthophyll cycle components and low risk of photoinhibition[J]. Photosynthetica, 2002 ,40(3): 349 – 354.
- [28] Panagiota Karageorgou, Yiannis Manetas. The importance of being red when young: anthocyanins and the protection of young leaves of *Quercus coccifera* from insect herbivory and excess light [J]. Tree Physiology, 2006 ,26 ,613 – 621.