

越冬返青期间小叶黄杨叶色与叶绿素荧光动力学变化

彭金根¹ 刘燕¹ 郭翎² 高荣孚³

(1 北京林业大学园林学院 2 北京植物园 3 北京林业大学生物科学与技术学院)

摘要: 利用英国皇家园艺学会比色卡 (RHSCC) 与调制式叶绿素荧光分析技术, 研究了由国外引种北京 10 余年的 3 个小叶黄杨品种‘绿美’、‘阳光’及‘冬绿’的越冬及返青过程中叶色时空变化规律以及叶绿素荧光动力学曲线及参数。结果表明: 3 个品种阳生叶的叶色在整个过程中均有不同程度的变化, 其中‘绿美’变化最小, ‘阳光’和‘冬绿’均发生严重变色现象, 而其阴生叶叶色几乎没有变化; 越冬及返青期间, 3 个品种不同生态型叶的叶绿素荧光动力学诱导曲线 (FI) 及后稳态叶绿素荧光多阶段曲线 (SMS) 动力学变化均有明显差异, 且该差异具有品种特征; 返青前阳生叶 FI 动力学活性及 SMS 波动幅度均明显低于同期的阴生叶, 返青期间前者恢复速度也明显低于后者; 冬季‘绿美’阳生叶能保持一定的光暗反应活性和电子传递速率, 而‘阳光’和‘冬绿’则几乎停止活动。

关键词: 小叶黄杨; 越冬返青; 叶色变化; RHSCC; 叶绿素荧光动力学

中图分类号: S718.43 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2011)06-0027-08

PENG Jin-gen¹; LIU Yan¹; GUO Ling²; GAO Rong-fu³. **Color change and chlorophyll fluorescence kinetics characteristics of *Buxus microphylla* leaves during the period of overwintering and regreening.** *Journal of Beijing Forestry University* (2011) **33**(6) 27-34 [Ch, 24 ref.]

1 College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China;

2 Beijing Botanical Garden, 100093, P. R. China;

3 College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China.

The Royal Horticultural Society Color Chart (RHSCC) and modulated chlorophyll fluorescence analysis technique were used in this paper to study the spatial and temporal color changes as well as chlorophyll fluorescence kinetics curve and parameters of leaves during the period of overwintering and regreening in three *Buxus microphylla* cultivars ‘Green Beauty’, ‘Sunny Side’ and ‘Winter Green’, which have been introduced from abroad to Beijing for more than ten years. The results indicated that sun leaf color of three cultivars of *B. microphylla* showed different levels of changes during the whole period. The color of ‘Green Beauty’ changed least, while ‘Sunny Side’ and ‘Winter Green’ showed serious discoloration. By contrast, shade leaf color of all cultivars almost presented no changes during the process. In addition, significant differences were observed in the chlorophyll fluorescence kinetics induction curve (FI) and the steady-state multistep fluorescence curve (SMS) from sun and shade leaves of three cultivars during periods of overwintering and regreening, and those differences were cultivars dependent. Before regreening, sun leaves FI dynamics activity and fluctuations of SMS were significantly lower than those of shade leaves in the same period, and the recovery rate of the former was also slower than the latter during regreening. In winter, sun leaves of ‘Green Beauty’ maintained a certain activity of light and dark reactions and electrons transport rate, while ‘Sunny Side’ and ‘Winter Green’ were almost inactive.

Key words *Buxus microphylla*; overwintering and regreening; color change; RHSCC; chlorophyll fluorescence kinetics

北京地区广泛应用的常绿阔叶植物中黄杨 (*Buxus sinica*)、锦熟黄杨 (*Buxus sempervirens*) 等在

冬季因受逆境影响, 其叶片常变褐或发黄, 在很大程度上影响了其景观功能的发挥。对此现象国内虽有

收稿日期: 2011-05-31

基金项目: 北京市科委项目 (Z08050602970801)。

第一作者: 彭金根。主要研究方向: 园林植物栽培及生理生态。电话: 15210716498 Email: pengjingen@163.com 地址: 100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学园林学院。

责任作者: 高荣孚, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 植物生理生态及光生物学。电话: 010-62338647 Email: gaorf@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学生物科学与技术学院。

本刊网址: <http://journal.bjfu.edu.cn>

不少研究报道,但其关注点主要在越冬过程中的叶片生态适应性表现及抗寒性生理指标上^[1-3],虽然也有部分报道叶色变化可能由光抑制产生的光氧化造成^[4-5],然而未能涉及具体光合生理和光抑制等问题。近年来由于叶绿素荧光分析技术的发展^[6-7],常绿阔叶植物冬季叶片的光合生理生态特征受到关注,如钟传飞^[8]通过结合经典叶绿素荧光理论与稳态(2010年国际光合作用大会已统一名称为“后稳态”)叶绿素荧光动力学理论及相应分析技术,从PS II-PSI-碳同化动力学转变机制和能量分配机制出发,发现北京地区越冬进程中大叶黄杨(*Euonymus japonicus*)和锦熟黄杨不同生态型叶在抵御冬季低温以及低温强光两种胁迫的能力及其光保护机制上存在显著的差异。国外在常绿阔叶植物冬季变色这方面的研究则相对较多,不过大多数的研究主要是围绕越冬过程中叶片色素消长与叶色变化的关系展开^[9-11],认为锦熟黄杨冬季叶色变红是其叶片在低温及光胁迫条件下重要的光保护机制^[12-13],然而对于变色期间不同呈色叶片的光合生理特性,尤其是叶绿素荧光动力学诱导变化过程及后稳态荧光多阶段曲线的研究尚未见报道。

本研究以北京地区同一种植地3个冬季叶色表现差异较大的小叶黄杨(*Buxus microphylla*)品种为对象,结合越冬及返青过程中种植地的气温变化情况,通过英国皇家园艺学会比色卡对其冬季叶色变化过程进行追踪观测,同时结合叶绿素荧光诱导曲线及荧光参数综合分析这3个品种在该时期不同呈色叶片的光合生理生态特征,以期揭示它们越冬光保护机制的差异,为进一步研究常绿阔叶植物冬季叶色变化关键调控机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料选自北京植物园种苗中心从国外引进的3个小叶黄杨品种‘绿美’(‘Green Beauty’)、‘阳光’(‘Sunny Side’)和‘冬绿’(‘Winter Green’)。以正南面顶层全光及正北面遮光两种环境下1年生枝条第4~5对(从该枝顶生叶开始计算)成熟叶片进行RHSCC比色卡比色及叶绿素荧光测定。种植地地理位置为:40°01′N、116°19′E,属暖温带大陆性季风气候。

1.2 方法

1.2.1 种植地气温监测

于2010年12月下旬—2011年4月初用Onset HOBO公司生产的HOBO温度/外部温度数据记录器U23-004进行实时监测,气温每小时自动采集1次。

1.2.2 英国皇家园艺学会比色卡监测叶色变化

分别于2010年12月、2011年1、2、3月23日08:30—10:00之间采集新鲜叶片,选择其中的阳生叶和阴生叶,用自封袋装好带回,经湿润纱布擦净叶片表面后,在室内自然光下与英国皇家园艺学会比色卡(Royal Horticultural Society Colour Chart, RHSCC)进行颜色比较,用相机拍照并记录。RHSCC将颜色从黄绿色到黑褐色分为202个数量级(1,2,…,201,202),并将每个数量级依色彩明度的深浅分为4个等级(A、B、C、D)。叶色表示方法参考文献[14]。

1.2.3 叶绿素荧光动力学测定

用PAM2100(Pulse-Amplitude-Modulated Fluorometer, Heinz Walz GmbH公司生产)便携调制式荧光仪分别于2010年12月28日、2011年1、2、3月28日08:30开始测定,每品种各选3片阳生叶和阴生叶进行活体叶片单机测定,测定部位为叶片近轴侧(即叶正面)。测定之前暗适应15 min,然后选择 F_0' (光适应下最小荧光)一饱和脉冲模式进行叶绿素荧光诱导曲线(chlorophyll fluorescence kinetics induction curve, FI)的测定,每条曲线测定时间为320 s左右,采样速率为10 ms/点,测定过程中测量光(ML, Red LED, 650 nm, 0.1 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)始终保持开放,光化光(AL, Red LED, 665 nm, 218 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 10 s一饱和脉冲光(SP, 卤素灯, 白光, 8 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),该过程中光化光不关闭) 1 s一光化光(AL, Red LED, 665 nm, 218 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 3 s一远红光(FR, LED, 730 nm, 6.071 W/m^2) 6 s相继打开形成1个诱导周期,每个周期持续20 s。在一系列诱导周期作用下,将叶片诱导到光稳态。具体测定的荧光参数参见文献[15]。

荧光参数 qP (光化学猝灭系数) = $(F_m' - F) / (F_m' - F_0')$ (F_m' 为光适应下最大荧光, F 为实时荧光); ETR(电子传递速率) = $(F_m' - F_s) / F_m' \times \text{PAR} \times 0.84 \times 0.5$ (F_s 为稳态荧光, PAR为有效光合辐射, 0.84为经验性吸光系数, 0.5表示假设植物吸收的光能被两个光系统均分)。

1.2.4 叶绿素荧光动力学诱导曲线与后稳态叶绿素荧光多阶段曲线描述方法

根据现在国际上的统一命名,可把荧光诱导曲线划分为: O(原点) → I(偏转) → D(小坑) 或 PL(台阶) → P(最高峰) → S(半稳态) → M(次峰) → T(终点)这几个相(phase),有时在O和I之间还可辨认出一个拐点称为J相。其中O→P相为荧光快速上升阶段(1~2 s),可用于研究植物PS II的异质性及原初光化学反应;从P→T为荧光慢速下降(淬灭)

阶段(可持续几分钟),此阶段因叶片的生理状态不同而异,有时没有 M 峰,有时出现几个渐次降低的峰^[16-17]。

通过增加 PAM2100 脉冲间远红光,可使稳态条件下 PS I 在 730 nm 的远红光驱动下被氧化,PS II 则因光化光关闭而暂停运转,这样在远红光条件下电子链氧化还原状态发生变化,当光化光再次启动时,又可以发生荧光动力学诱导过程进而达到稳态过程。每个饱和脉冲间把时间坐标放大,又是一个荧光动力学过程,该过程即为后稳态叶绿素荧光动力学(Steady-state Kinetics of chlorophyll fluorescence)。当植物处于光合稳态时,在光化光、饱和脉冲和远红光的交替作用下,每个周期重复 O'-P'-F-C-S(O'即 F_0' , P'为 0~0.1 s 间的拐点, F 为 0.1~2 s 间的波峰, C 为 2 s 之后另一个波峰, S 为 C 之后下降并达到稳态的 F_s 简称)的诱导过程而且是多阶段变化的,不加远红光这个变化过程很小或者没有。我们称这个过程为后稳态荧光多阶段变化(steady-state multistep of fluorescence, SMS)^[18]

叶绿素荧光参数及诱导曲线测定与输出用 Pamwin 软件(版本为 v2.00f, Heinz Walz GMBH); 数据处理用 Excel 2007、Origin 7.5 及 SPSS 18.0。

2 结果与分析

2.1 植株越冬及返青过程中种植地气温变化

由图 1 可以看出,从 2010 年深冬到次年年初春小叶黄杨品种种植地昼夜温差表现较大,但是逐渐升高。其中日最低气温出现于 2011 年 1 月中旬(16 号左右),低温维持约 10 d 后,于 2011 年 1 月底到 2 月初气温迅速上升,并在随后的 1 周时间内日平均

温维持在 0℃ 左右。然而在 2 月中旬时气温又有一个急剧下降的过程。随后气温在波动中稳步上升,2 月底日均温开始稳定在 0℃ 以上,3 月 5 日左右日最低温开始在 0℃ 以上。图 1 中箭头所示日期为叶片取样及叶绿素荧光测定日期。

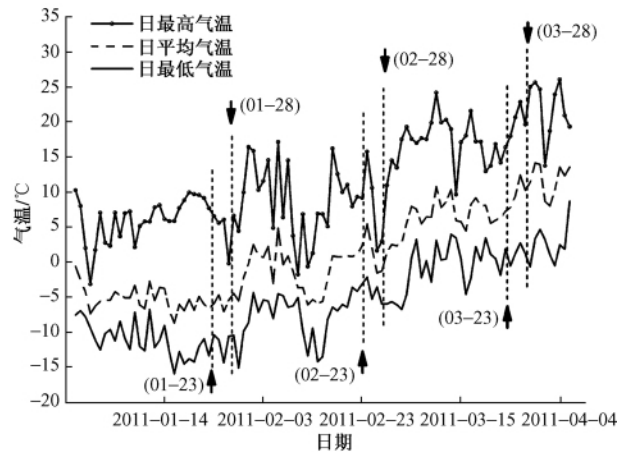


图 1 2010—2011 年深冬至初春种植地气温变化

Fig. 1 Temperature changes from late winter to early spring of the planting site from 2010 to 2011

2.2 小叶黄杨不同品种越冬及返青期间叶色变化

随着越冬的深入及返青的来临,不同品种阳生叶近轴侧及远轴侧的 RHSCC 监测值均有一定程度的变化,结果如表 1 及图 2 所示。‘绿美’叶色变化最小,表明其保绿效果最好,而变化最大的是‘阳光’;‘冬绿’介于两者之间,但和‘绿美’相比有较大差异。各品种阴生叶与阳生叶相比, RHSCC 监测值在整个过程中几乎没有变化,只是不同月份的叶片在其色彩明度的深浅上稍有差异。此外,观察中还发现即便是同一叶片,因局部受光角度的不同,在叶片呈色上也表现出不均一的特征。

表 1 小叶黄杨不同品种越冬及返青过程中叶色 RHSCC 监测值

Tab. 1 RHSCC motivating results of the overwintering and regreening leaf color of different *B. microphylla* cultivars

小叶黄杨品种	不同生态型叶	英国皇家园艺学会比色卡(RHSCC)监测值			
		2010-12-23	2011-01-23	2011-02-23	2011-03-23
‘绿美’	I	148-A	147-A	146-A	146-A
	II	148-C	152-B	199-A	146-C
‘阳光’	阳生叶 I	199-A	200-D	165-B	146-B
	II	199-B	164-B	161-A	152-C
‘冬绿’	I	199-A	199-A	152-A	146-B
	II	152-C	164-B	161-A	146-C
‘绿美’	I	146-A	147-A	137-A	137-A
	II	146-C	146-B	146-C	146-B
‘阳光’	阴生叶 I	146-B	146-A	146-A	146-A
	II	146-C	146-C	146-C	146-C
‘冬绿’	I	146-A	146-A	146-A	146-A
	II	146-C	146-C	146-C	146-C

注: I 为近轴侧即叶正面, II 为远轴侧即叶背面。表中所示值如“148-A”中数字代表 RHSCC 划分的颜色数量级,字母代表该数量级下的等级,字母由 A 到 D,色彩明度依次递减。图 2 同此。

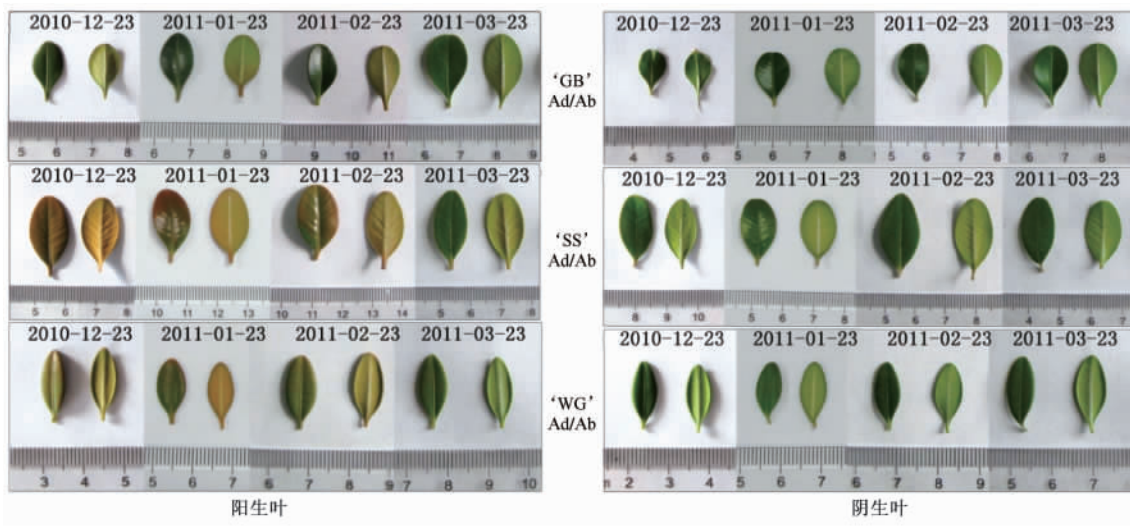


图2 小叶黄杨不同品种越冬及返青期间阳生叶和阴生叶的叶色变化

Fig. 2 Changes of overwintering and regreening sun and shade leaf color of *B. microphylla* cultivars

注: GB. '绿美'; SS. '阳光'; WG. '冬绿'; Ad. 近轴侧; Ab. 远轴侧。

2.3 叶绿素荧光动力学变化

2.3.1 叶片越冬返青期间叶绿素荧光动力学变化

2.3.1.1 不同品种阳生叶变化情况

图3A表明,深冬时期日平均气温在 -5°C 左右,最低气温在 -10°C 以下,所有品种均遭受了较严重的光抑制,从暗适应到光稳态整个光诱导过程中,只有'绿美'叶片的FI有轻微波动,但仅有很小的动力学活性,而'阳光'和'冬绿'几乎成了一条直线。晚冬(图3B)'绿美'有轻微恢复,另外两个品种仍然没发生变化。进入春季后(图3C)日平均气温回升到 10°C 左右,最低温在 0°C 左右,所有品种均有不同程度恢复,其中'冬绿'恢复最快,和'绿美'几乎重合,整个诱导过程FI具有明显的P—S—M转变,从 F_0' — F_s — F_m' 动力学变化来看,'阳光'小叶黄杨恢复能力最弱,其恢复水平相当于深冬季节(图3A)的'绿美'。当植物进入生长季之后(图3D),品种'阳光'的P—S—M过程也基本恢复,品种间差异变小。

2.3.1.2 不同品种阴生叶变化情况

深冬(图3a),品种间差异和同期阳生叶类似,但阴生叶3个品种都能保持绿色,其叶绿素荧光诱导曲线的动力学活性相对较高,且'阳光'和'冬绿' F_0' — F_s — F_m' 的动力学变化还可以辨认,但P—S—M动力学变化很小,说明阴生叶在冬季低温胁迫下,其叶片也遭受了光抑制,不过相比低温与光照双重胁迫的阳生叶而言,其程度明显较轻。晚冬(图3b)3个品种阴生叶均有较明显恢复,且品种间差异减小。进入春季后(图3c)三者的FI得到恢复,P—S—M动力学变化明显,而到生长季初期(图3d)3品种进一步恢复,出现P—S—M—T转变。阴生叶荧光恢复明显受温度影响为主,相同时期内比阳生恢复快。

2.3.2 越冬及返青过程中叶片后稳态叶绿素诱导荧光动力学变化

2.3.2.1 不同品种阳生叶变化情况

图4A显示,深冬3个品种阳生叶的SMS在光化光作用10s内的O'—P'—F—C—S除'绿美'有轻微波动外,其他两个品种SMS波动完全消失,说明此时这两品种PS II—PSI—碳同化反应基本停止,且该状态在晚冬(图4B)仍旧存在,只是到晚冬时'绿美'波动有了轻微加强,另外两个品种则仍无波动。进入春季后(图4C)'冬绿'基本恢复到和'绿美'同等水平,且有明显的SMS波动现象,说明当气温回升时,'冬绿'恢复速度很快,而'阳光'虽有一定波动但不明显(可参见图3C),表明其返青过程恢复速度较慢。3个品种进入生长季后(图4D),其SMS波动幅度明显,表明光暗反应动力学明显恢复,其中'冬绿'在光化光作用10s内C峰出现,说明碳同化已基本恢复。

2.3.2.2 不同品种阴生叶变化情况

图4a显示,阴生叶与阳生叶相比,因只遭受冬季低温的胁迫,其O'—P'—F—C—S波动程度及叶绿素荧光强度均相对较高,同时,阴生叶随着气温的回升其光合活性恢复速度比阳生叶快,且不同品种间阴生叶差异要比阳生叶小。深冬(图4a)3个品种阴生叶差异较明显,其中,'绿美'O'—P'—F—C—S波动幅度最大。但到晚冬(图4b)时其差异已经很小,进入春季后(图4c)'阳光'和'冬绿'其荧光强度开始高于'绿美',但除'阳光'外,其余两个品种在光化光作用10s内出现C峰,说明PS II—PSI—碳同化已基本恢复,而进入生长季后(图4d),'绿美'与'冬绿'与初春表现相反,且该时期3个品

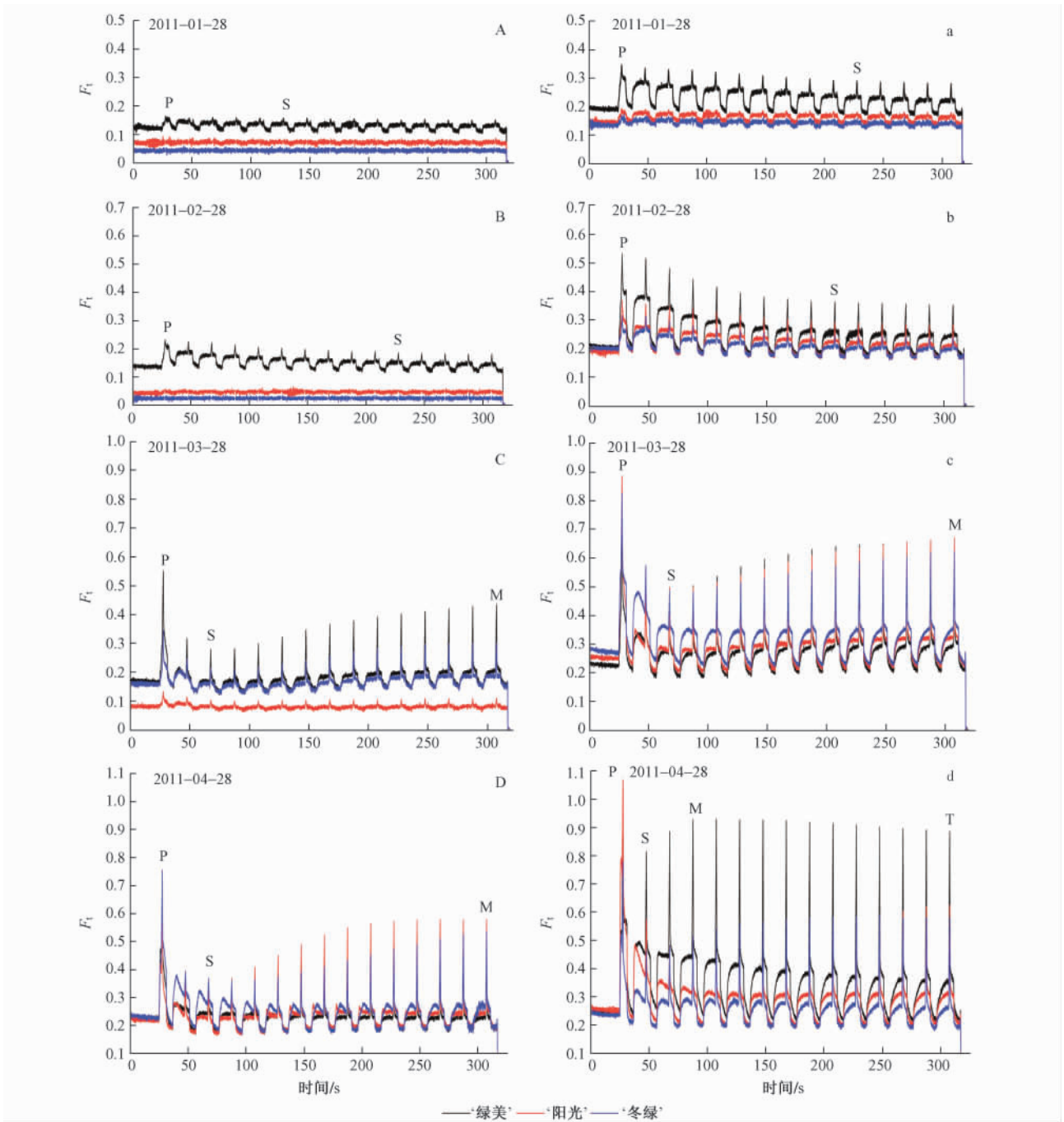


图 3 小叶黄杨不同品种阳生叶与阴生叶越冬及返青不同时期叶绿素荧光动力学诱导曲线
 Fig. 3 Chlorophyll fluorescence kinetics induction curves measured with both sun and shade leaves of *B. microphylla* cultivars during different periods of overwintering and regreening

注：试验设 3 次重复，上图所示诱导曲线为每个品种 3 次重复内的中等水平。图中所示的“PS (M) (T)”为品种‘绿美’ F_i (黑色线所示) 的动力学变化，其中 P 为第 1 次开启光化光时达到的 F 值所示位置，而 S、M、T 则代表 F_i 每个诱导周期内饱和脉冲前的 F 值(与 F_m 变化趋势同步)下降或上升的拐点。 F_i 表示实时荧光，图 4 同此。

种的阳生叶基本已恢复到和阴生叶同等水平。

2.3.3 叶绿素荧光参数变化

从图 5 中可以看到冬季 1—2 月阳生叶品种间虽有差异但 F_m 均很小，其 F_v/F_m 仍然很低；在 3—4 月中‘绿美’恢复得较快，3 月底其 F_v/F_m 值已接近 0.8，‘阳光’和‘冬绿’也有明显的恢复，而在 4 月 3 个品种基本相似，不过其 F_m 值仍低于‘绿美’；ETR 变化趋势与 F_v/F_m 类似。各品种阴生叶表现和阳

生叶相似的结果，但其抑制程度明显低于阳生叶。qP 由于 F_m 值低，在阳生叶中表现误差较大，其平均值实际无多大意义，而阴生叶则相对较稳定一些。

3 结论与讨论

3.1 影响小叶黄杨不同品种冬季及返青叶色变化的环境因素

本文通过对小叶黄杨 3 个品种越冬及返青进程

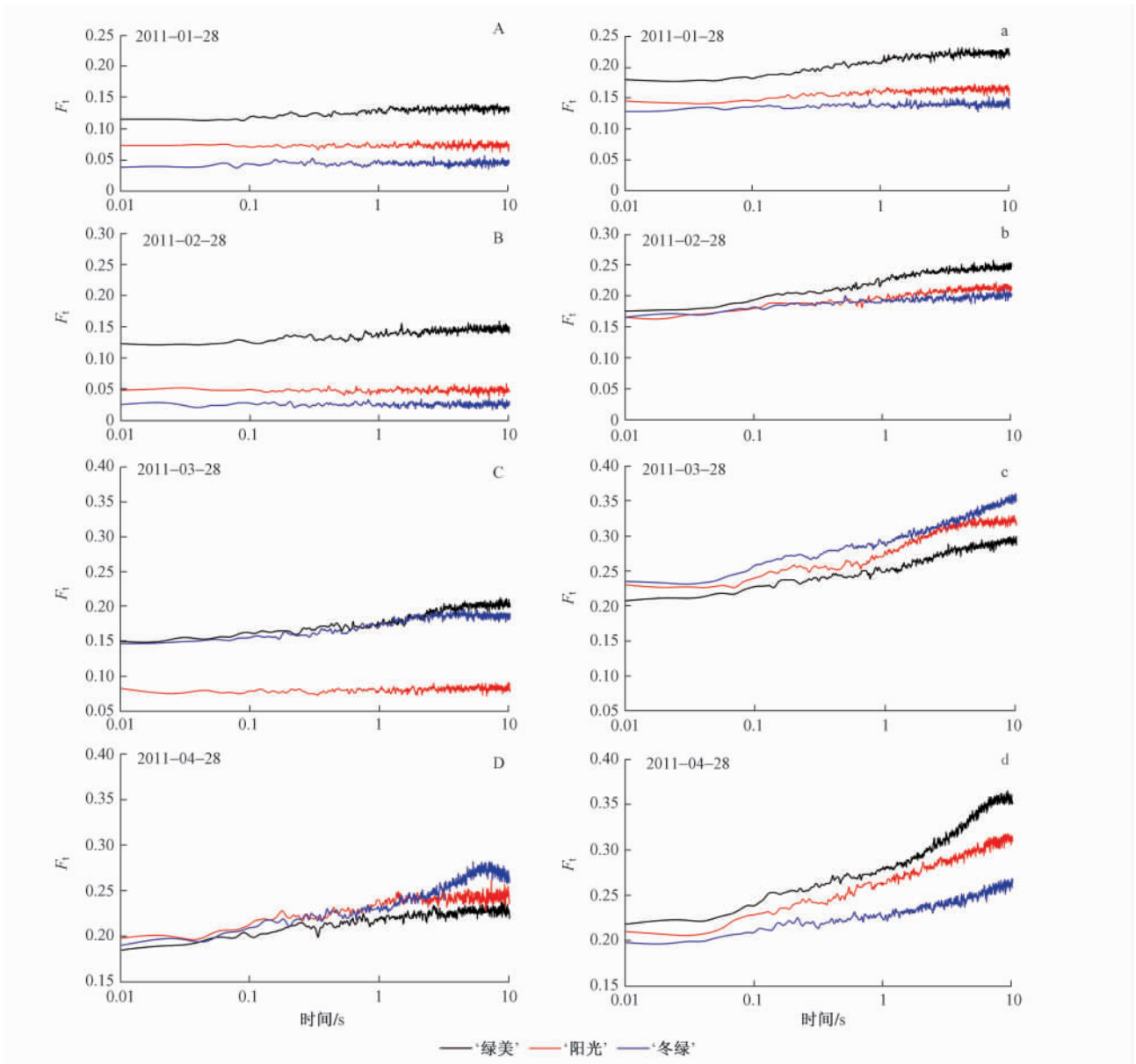


图4 小叶黄杨不同品种阳生叶与阴生叶越冬及返青不同时期后稳态叶绿素荧光多阶段曲线
 Fig.4 Steady-state multistep chlorophyll fluorescence curves measured with both sun and shade leaves of *B. microphylla* cultivars during different periods of overwintering and regreening

注:取叶绿素荧光诱导全过程的动力学曲线(图3)中达到光稳态阶段的倒数第2个诱导周期(276.68~296.68 s,共20 s)作为后稳态叶绿素荧光诱导动力学曲线,以该周期的前10 s(光化光开启到饱和脉冲打开之前)作图,将横坐标(时间)对数化,即得上图,并定义其为后稳态叶绿素荧光多阶段曲线(SMS)。

中种植地气温变化的追踪监测及它们各自阳生叶及阴生叶叶色变化的定量分析,初步得出该过程中3个品种叶色变化的时空变化规律。结果表明:3个品种阳生叶在整个越冬及返青过程中均有不同程度叶色变化,其中‘绿美’变化最小,‘阳光’和‘冬绿’均发生严重的变色,而其阴生叶则几乎没有变化。由此可见,越冬过程中的光照强度的强弱是导致小叶黄杨叶片呈色差异的原因之一。从种植地气温监测(图1)来看,阳生叶叶色明显变化阶段(3月份之前)日最低气温基本在-5~-15℃之间,而日平均气温多处于0℃以下,3月份之后,日平均气温回升到0℃以上,之前呈红褐色的叶片开始复绿,因而长

期处于冰点以下的低温对阳生叶叶色变化也起一定作用,不过从处于较低光照强度下的阴生叶在整个越冬过程中能保持绿色分析,低温下的相对高光在冬叶变色中起着决定作用。小叶黄杨‘阳光’和‘冬绿’阳生叶叶色在初冬已经有明显变褐现象(图2),而进入深冬后,叶色变化只是略微加深,因而霜降后的由秋转冬可能是叶色转变的关键时期。

冬季常绿植物变红是较普遍的现象^[19]。马海慧^[3]对北京常绿阔叶植物越冬表现的调查结果表明黄杨、胶东卫矛(*Euonymus kiautschowicus*)、蚊母树(*Distylium racemosum*)等在半光或者全光条件下,叶片变成黄褐色或红褐色,其中以黄杨最为明显,且其

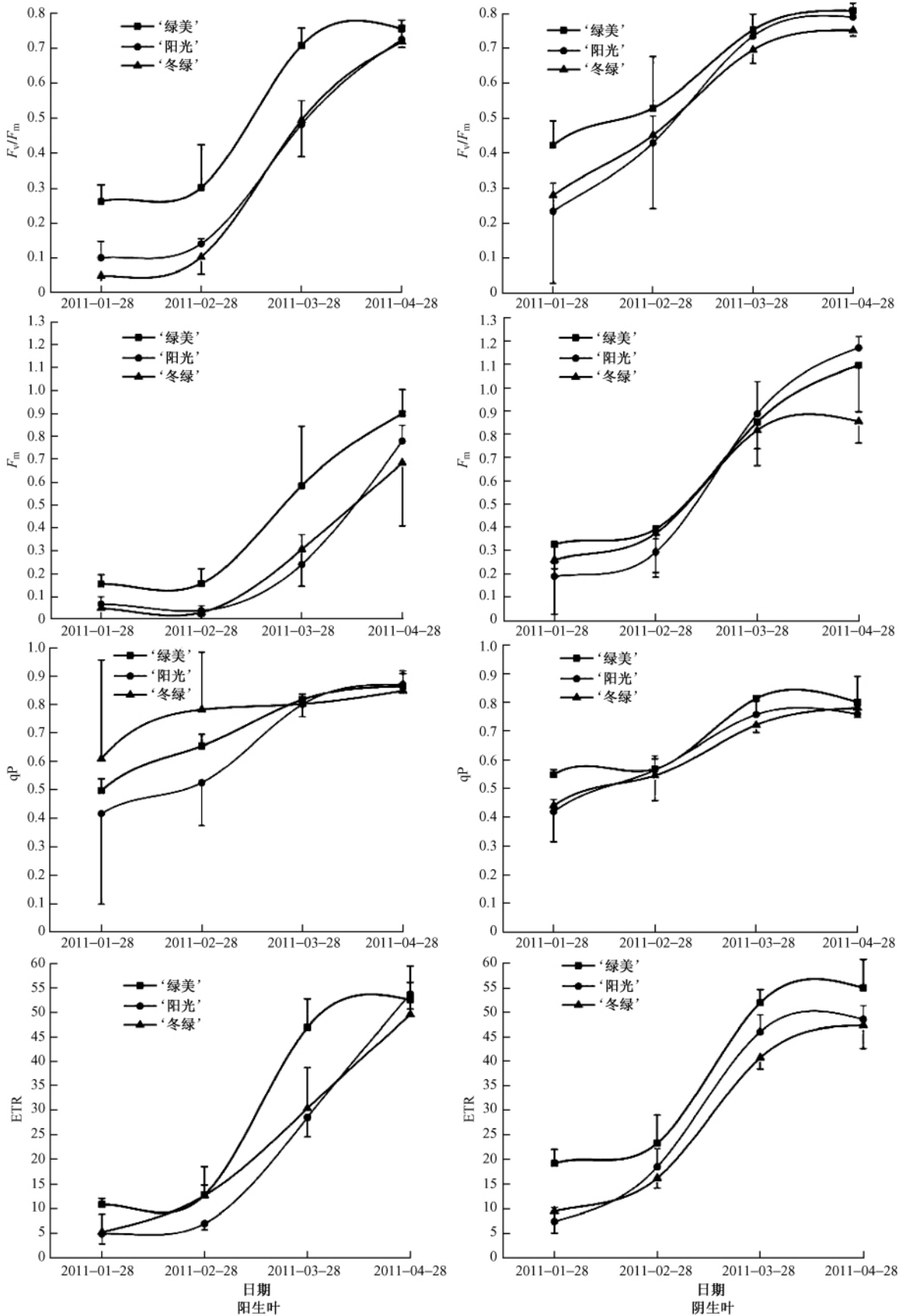


图 5 不同小叶黄杨品种越冬及返青不同时期阳生叶与阴生叶 F_v/F_m 、 F_m 、 qP 、ETR 参数变化

Fig. 5 Changes of F_v/F_m , F_m , qP , ETR with both sun and shade leaves of *B. microphylla* cultivars during different periods of overwintering and regreening

叶片变色程度与光照强度成正比,而在林下则能保持绿色。Hughes^[20]在常绿阔叶植物加莱克斯草

(*Galax urceolata*) 以及 Ida^[21]在常绿针叶植物日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)上也发现了类似的现象。

有研究表明在低温胁迫下,即使中低光强也会使植物发生光抑制^[22],当低温及高光强交互作用时则会加剧对植物的光氧化作用^[1,9,23-24],而这种作用与常绿阔叶植物冬叶的变色紧密相关^[5]。不过对越冬进程中低温下具体的光强度值或光照积累量与常绿阔叶植物叶片发生光氧化程度及冬叶呈色之间关系的定量研究目前尚未见报道,有待进一步研究。

3.2 影响常绿阔叶植物冬季及返青叶色变化可能的内在机制

对越冬及返青过程中3个小叶黄杨品种叶绿素荧光及后稳态叶绿素荧光诱导动力学的研究表明:不同生态型叶片在P—S—M、 F_0' — F_s — F_m' 动力学转变及SMS的O'—P'—F—C—S波动情况上均有显著差异,而这种差异又具有品种特征;从叶绿素荧光参数来看,3个品种中小叶黄杨‘绿美’表现最好,其冬季阳生叶仍能保持一定的光暗反应活性和电子传递速率,而‘阳光’和‘冬绿’则几乎停止活动。冬季3个品种阳生叶FI动力学活性及SMS波动幅度均明显低于同期的阴生叶,说明遭遇冬季低温高光双重胁迫的阳生叶光抑制程度比阴生叶严重,这与钟传飞^[8]对越冬进程中 大叶黄杨及锦熟黄杨的研究结果一致。结合图2~5来看,3个小叶黄杨品种阳生叶所遭受的光抑制程度与叶色变红程度也有关,‘绿美’冬季基本呈绿色,虽然也表现明显的光抑制,但仍有微弱的光反应,而变色明显的‘阳光’和‘冬绿’则几乎完全无反应。仅遭受低温胁迫的阴生叶在冬季能保持较高的光暗反应活性且返青时恢复速度比阳生叶更快。低温对叶绿素荧光动力学的影响从 F_m 和 F_v/F_m 的相互关系来看是比较复杂的,表明光合反应中心和天线色素间在低温胁迫作用机理是值得进一步研究的问题。

国外围绕常绿阔叶植物叶色变化与光抑制产生的色素变化展开了大量的研究^[9-11,13,20-21],认为叶色变红或变褐与其因光氧化而合成了红色类胡萝卜素或花色素苷密切相关,通过对生长在落叶林下的锦熟黄杨季节性光照辐射量变化(由冬入春,光辐射量减少;从夏入秋,光辐射量增加)与其叶片光保护响应机制的研究表明,色素含量与比例变化是其长期适应环境的一种表现^[12]。不过对于同一生境下不同植物种类越冬期间叶片呈色差异的原因目前仍不清楚^[19],因而结合越冬返青期间3个品种的生理生态特性与色素消长关系进行深入研究,有望为揭示其原因提供新的思路。

致谢 北京农林科学院林果研究所钟传飞博士在叶绿素荧光诱导曲线测定及数据处理方面给予了热忱帮助,特此致谢!

参 考 文 献

[1] 徐娜,董晓红,关旻,等. 低温胁迫下不同光照条件对锦熟黄杨

- 抗氧化酶活性的影响[J]. 植物研究, 2007, 27(5): 574-577.
- [2] 谢晓金. 南京地区引种常绿阔叶树种的抗寒性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2005.
- [3] 马海慧. 北京地区引种常绿阔叶植物主要限制因子的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2004.
- [4] 路艳红. 栽培措施对北京几种常绿阔叶植物越冬适应性的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2004.
- [5] 董丽. 北京园林中常绿阔叶植物引种栽培现状及思考[J]. 北京林业大学学报, 2001, 23(增刊2): 68-70.
- [6] BAKER N R. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo[J]. *Annual Review of Plant Biology* 2008, 59: 89-113.
- [7] SCHREIBER U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: An overview[M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004: 279-319.
- [8] 钟传飞. 稳态叶绿素荧光动力学理论构建和常绿阔叶植物越冬光合生理生态研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
- [9] HORMAETXE K, BECERRIL J M, HERNÁNDEZ A, et al. Plasticity of photoprotective mechanisms of *Buxus sempervirens* L. leaves in response to extreme temperatures[J]. *Plant Biology*, 2007, 9(1): 59-68.
- [10] HORMAETXE K, BECERRIL J M, FLECK I, et al. Functional role of red (retro)-carotenoids as passive light filters in the leaves of *Buxus sempervirens* L.: Increased protection of photosynthetic tissues[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(420): 2629-2636.
- [11] IDA K, MASAMOTO K, MAOKA T, et al. The leaves of the common box, *Buxus sempervirens* (Buxaceae), become red as the level of a red carotenoid, anhydroeschscholtzianthin, increases[J]. *Journal of Plant Research*, 1995, 108(3): 369-376.
- [12] GARCÍA-PLAZAOLA J I, ESTEBAN R, HORMAETXE K, et al. Seasonal reversibility of acclimation to irradiance in leaves of common box (*Buxus sempervirens* L.) in a deciduous forest[J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2008, 203(3): 254-260.
- [13] HORMAETXE K, HERNÁNDEZ A, BECERRIL J M, et al. Role of red carotenoids in photoprotection during winter acclimation in *Buxus sempervirens* leaves[J]. *Plant Biology* 2004, 6(3): 325-332.
- [14] 李崇晖, 王亮生, 舒庆艳, 等. 迎红杜鹃花色素组成及花色在开花过程中的变化[J]. 园艺学报, 2008, 35(7): 1023-1030.
- [15] 钟传飞, 武晓颖, 姚洪军, 等. 北京地区大叶黄杨春初返青过程的叶绿素荧光动力学研究[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(6): 9-15.
- [16] 李晓, 冯伟, 曾晓春. 叶绿素荧光分析技术及应用进展[J]. 西北植物学报, 2006, 26(10): 2186-2196.
- [17] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报, 2006, 18(1): 51-55.
- [18] 钟传飞, 高志奎, 姚洪军, 等. 植物稳态叶绿素荧光动力学研究[C]//中国植物生理学会光合与代谢专业委员会. 纪念殷宏章先生百年诞辰暨全国光合作用学术研讨会论文摘要汇编. 北京, 2008.
- [19] HUGHES N M. Winter leaf reddening in ‘evergreen’ species[J]. *New Phytologist* 2011, 190(3): 573-581.
- [20] HUGHES N M, NEUFELD H S, BURKEY K O. Functional role of anthocyanins in high-light winter leaves of the evergreen herb *Galax urceolata*[J]. *New Phytologist* 2005, 168(3): 575-587.
- [21] IDA K, SAITO F, TAKEDA S. Isomers of rhodoxanthin in reddish brown leaves of gymnosperms and effect of daylight intensity[J]. *Journal of Plant Research*, 1991, 104(2): 157-169.
- [22] SIMILLIE R M, HETHERINGTON S E, HE J, et al. Photoinhibition at chilling temperature[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1988, 15: 207-222.
- [23] ADAMS W W, DEMMING-ADAMS B, ROSENSTIEL T N, et al. Dependence of photosynthesis and energy dissipation activity upon growth form and light environment during the winter[J]. *Photosynthesis Research* 2001, 67(1-2): 51-62.
- [24] 许大全, 张玉忠, 张荣铎. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.

(责任编辑 赵 勃)