

人工高温下苋菜叶的抗热特征和光合性能

陈雄伟, 梁广坚, 周丽萍, 邵玲*

(肇庆学院生命科学学院, 广东 肇庆 526061)

摘要: 研究了连续 6 昼夜人工热胁迫(40℃/35℃)对苋菜(*Amaranthus tricolor*)两个栽培品种绿叶苋和花红苋叶片的组织结构、苋菜红素和热稳定蛋白含量及光合特性的影响。结果表明:6 昼夜高温胁迫后,花红苋叶中苋菜红素大量积累,第 6 天时的含量是绿叶苋的 1.81 倍。苋菜红素在花红苋叶片下表皮、维管束细胞和上表皮中积累,但绿叶苋则不明显。花红苋栅栏组织结构正常,但绿叶苋出现部分断裂,叶绿体受损较为严重。花红苋叶片的叶绿素和类胡萝卜素含量降幅较绿叶苋低,热稳定蛋白含量轻微上升,其光补偿点和饱和光强比绿叶苋明显滞后。高温胁迫 6 d 后,绿叶苋的光合速率、胞间 CO₂ 浓度和气孔导度等光合参数均显著低于花红苋($P < 0.01$)。可见,高温下苋菜红素在组织或细胞中的积累与花红苋的耐热性密切相关,较好地维持了花红苋叶片相对稳定的光合性能。

关键词: 苋菜叶; 高温胁迫; 苋菜红素; 光合特性; 叶片结构

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2012.02.008

Photosynthetic Performance and Thermal-resistant Characteristics in Leaves of Amaranth (*Amaranthus tricolor* L.) under Artificial High Temperature

CHEN Xiong-wei, LIANG Guang-jian, ZHOU Li-ping, SHAO Ling*

(College of Life Science, Zhaoqing University, Zhaoqing 526061, China)

Abstract: The leaf structure, amaranthin and heat stable protein contents, as well as photosynthetic characteristics were studied in leaves of two cultivars of *Amaranthus tricolor* L., such as 'Red flower' and 'Green leaf', under the artificial thermal stress of 40℃/35℃ (day/night) for 6 days. The results showed that the amaranthin accumulated greatly in leaves of 'Red flower', its content was 1.81 times of that in 'Green leaf' under high temperature for 6 days. Under light microscope, amaranthin distributed in lower and upper epidermis, vascular bundle of 'Red flower', but did not appear in 'Green leaf'. The palisade tissue structure remained normal in 'Red flower', but it partially discontinued and chloroplasts damaged seriously in 'Green leaf' after 6 days under high temperature stress. Compared with 'Green leaf', the chlorophyll and carotenoids contents in 'Red flower' decreased slightly, the content of heat stable proteins slightly rise, and its light compensation points and saturated light intensity obviously delay. After high temperature stress, the photosynthetic parameters, such as net photosynthesis rate (Pn), intercellular CO₂ concentration (Ci) and stomatal conductance (Gs) in 'Green leaf' were significantly lower than those in 'Red flower' ($P < 0.01$). It suggested that the accumulation of amaranthin was closely correlated with the thermostability of 'Red flower' under high temperature, which was benefited to maintained a stable photosynthetic performance.

收稿日期: 2011-06-20 接受日期: 2011-11-07

基金项目: 肇庆学院自然科学研究项目(编号: 1002)资助

作者简介: 陈雄伟(1958~), 男, 副教授, 主要从事园艺植物学、植物生理学研究。E-mail: cxw@zqu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shaoling@zqu.edu.cn

Key words: Amaranth leaves; High temperature stress; Amaranthin content; Photosynthetic characteristics; Leaf structure

苋菜 (*Amaranthus tricolor* L.) 为苋科 (Amaranthaceae) 一年生草本植物, 又名苋、米苋、青香苋等, 其品种资源十分丰富, 几乎所有苋属植物的叶子均能食用^[1]。目前, 苋菜在我国长江流域以南地区栽培较多, 是广东省肇庆市多个供应澳门蔬菜种植基地备案的叶菜品种之一^[2-3]。在常见的苋菜栽培品种中, 依据其茎、叶形态与色泽可分为绿苋、红苋和花红苋 3 大类^[4]。其中, 成熟的红苋和花红苋植株中含有丰富的红色素, 是食品加工业天然红色素提取的主要原材料^[5]。

目前对苋菜红色素的提取工艺及理化性质分析已有一些报道, 但对苋菜红色素的称谓相当不统一, 有花青苷、苋菜苷、苋菜红和苋红素等^[5-7], 这反映了人们对该类色素生物属性的认识还存在偏差。Cai 等^[8]用高效液相色谱仪对苋菜红色素进行了系统的鉴定和分析, 根据其波谱特性, 鉴定出苋属植物体内的红色素为甜菜素 (Betain) 类中甜菜红素 (Betacyanins) 亚型的生物色素, 又名苋菜红素 (Amaranthine)。苋菜红素是一种含氮的植物次生代谢产物, 属于酮类和醌类衍生物色素, 主要存在于苋科植物细胞的液泡中^[9-10]。

近年来一些研究指出, 甜菜红素具有与花色素苷相类似的抗氧化性能^[11]。Cai 等^[12]报道, 从苋科植物提取纯化的 7 种甜菜色素均具有很强的抗氧化性, 其抗氧化能力比抗坏血酸、芸香苷和儿茶酸的抗氧化性都强。Vogt 等^[13]用高强度紫外线处理冰叶日中花 (*Mesembryanthemum crystallinum*) 植株, 甜菜红素在叶子表皮细胞的液泡中快速积累, 说明甜菜红素可作为紫外线的过滤器保护植物免受或降低紫外线的伤害。Sepúlveda-Jiménez 等^[14]将外源 H_2O_2 注射到甜菜的叶片中, 同样很快诱导了甜菜红素的合成, 有效降低了植物体内的氧化胁迫。然而, 对于苋属植物中苋菜红素的生理特性及其相关的生物学意义至今尚未见详尽的报道。

当前, 随着区域气候逐渐变暖, 高温较早入夏及高温日数持续的现象常见。据统计报告, 1998 年以后, 广东省高温日数 (日最高气温 $\geq 35^\circ\text{C}$) 年均达到 20 d 以上^[15]。地处粤西地区的肇庆市蔬菜基地夏季高温持续期的田间实测温度常高于 40°C 。那么, 苋属植物中的苋菜红素是否参与了高温胁迫

过程, 其生理机制是什么? 据此, 我们对高温条件下两种叶色苋菜品种的生理特性进行了初步探讨。前期的研究结果表明^[16], 红叶苋与绿叶苋存在一定的品种抗性差异, 红叶苋较好的抗热性可能与其具有较高的苋菜红素含量及抗氧化酶活性水平相关。光合作用的变化是植物对环境改变的综合体现, 光合机构对逆境胁迫非常敏感, 目前有关苋菜对高温条件下的光合响应尚未见报道。本研究在前文的基础上, 进一步结合苋菜红素的活组织定位及光合生理特性的变化, 探究叶片颜色对比明显的绿叶苋和花红苋在高温逆境下的光合生理变化, 为深入阐明苋菜红素在植物体内的生物学功能, 提高对光合机构热胁迫防御机制的认识提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料和处理

苋菜 (*Amaranthus tricolor* L.) 品种为肇庆市蔬菜基地主栽的‘新选大红苋菜’ (花红苋) 和‘严选青叶苋菜’ (绿叶苋), 于肇庆学院生物园盆栽种植用于试验。当幼苗生长到 4~5 片叶时 (约 35 d 苗龄), 选取生长状态和盆栽株数一致的幼苗置于光强约为 $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、光周期为 12 h 光照/12 h 黑暗、相对湿度为 65% 的人工气候箱 (RXZ 智能型, 宁波江南仪器厂生产) 中进行昼夜 $40^\circ\text{C}/35^\circ\text{C}$ 全株高温胁迫处理。处理过程中每 2 d 取样 1 次, 随机选取自顶部向下数的第 4 片成熟叶进行指标检测。每个处理为 10 盆, 试验重复 3 次。

1.2 叶片组织切片

切取叶片中部, 制作横切面薄片, 置于载玻片上, 先在连续变倍体视显微镜找到合适装片, 再参考 Gould 等^[17]方法加入 5% 蔗糖溶液, 封片后在摄影生物显微镜 (BM-CC-520 Wassion) 进行观察和拍照。

1.3 苋菜红素的测定

参考 Stintzing 等^[18]的方法。胁迫过程中每 2 d (下同) 称取 0.1 g 叶片用少许甲醇研磨成匀浆后移入试管中, 在 4°C 下 $12000 \times g$ 离心 10 min, 弃上清液, 连续 3 次。沉淀用 15 mL 纯水浸提 30 min, 在 $12000 \times g$ 下于 4°C 离心 15 min, 取上清液测定

OD₅₃₈, 苋菜红素以 A₅₃₈ (100 mg)⁻¹ FW 的相对值表示。

1.4 叶绿素和类胡萝卜素含量的测定

采用丙酮浸提法^[19]。称取 0.05 g 叶片剪碎, 加入 90% 丙酮 10 mL, 4℃ 下黑暗浸提约 24 h, 期间震荡数次, 直至叶片无色后, 置 8000 × g 下离心 5 min 去残渣, 上清液用岛津 UV-2550 紫外分光光度计检测 400 ~ 700 nm 的吸收光谱。按照朱广廉等^[19]中所列公式计算叶绿素和类胡萝卜素含量, 用 mg g⁻¹ FW 表示。

1.5 热稳定蛋白含量测定

参照欧志英等^[20]的方法, 取 0.5 g 叶子加入 5 mL 磷酸缓冲液 (pH 7.0) 提取, 于 100℃ 沸水浴加热 15 min 后, 冰浴 20 min, 于 12000 × g 下离心 15 min, 上清液即为热稳定蛋白提取液。其含量用考马斯亮蓝法^[21]测定。

1.6 叶片气体交换参数的测定

测定前晚将热胁迫后的盆栽植株置于室外恢复 12 h 后, 于第 2 天的 8 : 00 - 10 : 00, 用美国 LI-COR 公司生产的 LI-COR 6400 便携式光合作用测定系统, 测定苋菜叶片的气体交换参数。CO₂ 浓度

为 360 μmol mol⁻¹, 空气流速为 0.5 L s⁻¹, 相对湿度为 60%, 先将叶片置于 2000 μmol m⁻² s⁻¹ 的光强下充分诱导, 然后依次测定各叶片在 0、50、100、150、200、300、400、600、900、1200、1500、1800、2000 μmol m⁻² s⁻¹ 下的净光合速率, 作 Pn-PAR 响应曲线, 并根据 Bassman 和 Zwier 的方法^[22], 利用最小二乘法拟合计算各处理植株叶片的光补偿点、饱和光强和最大净光合速率。同时, 光照强度设为 800 μmol m⁻² s⁻¹, 测定叶片的净光合速率 (Pn, μmol m⁻² s⁻¹)、胞间 CO₂ 浓度 (Ci, μmol mol⁻¹)、气孔导度 (Gs, mol m⁻² s⁻¹) 等相关参数。

数据用 Duncan 新复极差法检验差异显著性, P < 0.01 表示差异极显著; P < 0.05 表示差异显著。

2 结果和分析

2.1 高温胁迫后苋菜叶片结构的比较

高温胁迫开始时 (图 1: A, B), 绿叶苋和花红苋叶片横切面的组织结构基本一致, 栅栏组织排列整齐、有序, 维管束密集, 维管束鞘细胞较大且无色透明, 具有 C₄ 植物典型的“花环型” (Kranz) 结构^[2], 叶肉细胞和维管束鞘细胞含有大量的叶绿体。此时, 唯一的区别就是花红苋的下表皮细胞含有大量

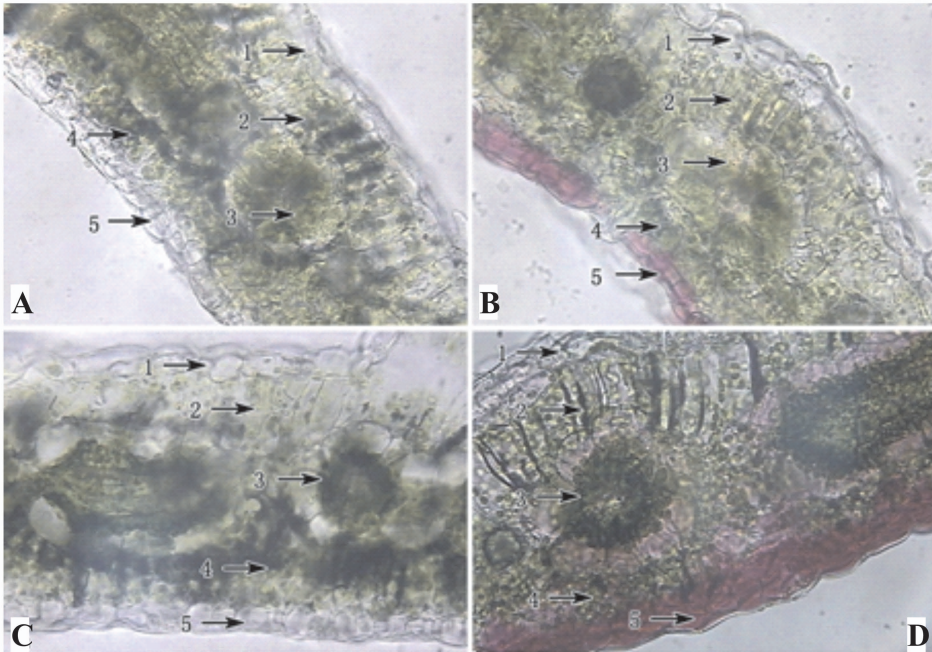


图 1 高温胁迫前和胁迫 6 d 后绿叶苋和花红苋叶片的横切面。A, B: 高温胁迫前; C, D: 高温胁迫 6 d; A, C: 绿叶苋; B, D: 花红苋; 1. 上表皮; 2. 栅栏组织; 3. 维管束; 4. 海绵组织; 5. 下表皮。A ~ D. ×40

Fig. 1 Transection ‘Green leaf’ and ‘Red flower’ leaves under high temperature stress before and after 6 days. A, B: Before high temperature stress; C, D: High temperature stress for 6 days; A, C: ‘Green leaf’; B, D: ‘Red flower’; 1. Upper epidermis; 2. Palisade tissue; 3. Vascular bundle; 4. Spongy tissue; 5. Lower epidermis. A ~ D. ×40

的苋菜红素而呈现紫红色,绿叶苋的下表皮则不具有苋菜红素。

两种苋菜经 40℃/35℃ 昼夜持续胁迫 6 d 后,叶片的解剖结构有明显区别(图 1: C,D)。花红苋叶片的维管束鞘细胞、叶肉组织细胞和上表皮细胞均呈现紫红色,下表皮苋菜红素的积累比开始时更为显著;但绿叶苋叶片结构中并未见苋菜红素显现。同时,高温胁迫使绿叶苋叶片栅栏组织结构瓦解,部分细胞破裂,叶绿体明显降解。

2.2 高温对叶中苋菜红素含量的影响

高温胁迫下苋菜叶中苋菜红素含量发生变化(图 2)。持续高温处理 6 d,绿叶苋叶中苋菜红素的含量与处理前变化不大;而花红苋叶中苋菜红素含量在处理 4 d 时显著上升,第 6 天时其含量已达处理前的 1.81 倍,显著高于绿叶苋 ($P<0.01$)。这与图 1 所观察到的结果相一致。据此推测,高温逆境可诱导花红苋植株苋菜红素的生物合成,叶片组织内苋菜红素次生产物的富集可较好地保护细胞结构的完整性(图 1: D)^[13-14]。

2.3 高温对叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

高温胁迫下,苋菜叶片的叶绿素和类胡萝卜素

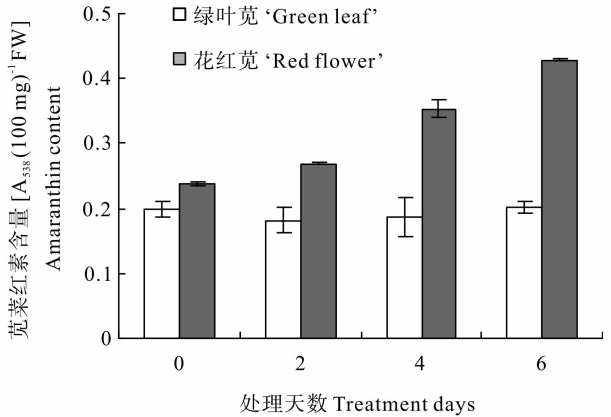


图 2 高温胁迫下两种苋菜叶片苋菜红素含量的变化
Fig. 2 Changes in the amaranthin contents in leaves of two amaranth cultivars under high temperature stress

含量下降,但花红苋的降幅明显小于绿叶苋的,达显著差异($P<0.01$)。胁迫前绿叶苋叶片的叶绿素和类胡萝卜素含量均明显高于花红苋,经持续高温处理 6 d 后,绿叶苋的叶绿素含量减少了 47.12%,花红苋仅减少 24.84%。而绿叶苋和花红苋叶中类胡萝卜素含量分别是开始时的 50.91% 和 73.33%,显示花红苋在昼夜 40℃/35℃ 胁迫环境下叶片仍维持较高的光合色素含量(表 1)。

表 1 高温胁迫对两种苋菜叶绿素和类胡萝卜素含量的影响
Table 1 Effect of high temperature stress on chlorophylls and carotenoid contents in leaves of two amaranth cultivars

品种 Cultivars	叶绿素 Chlorophyll (mg g ⁻¹ FW)				类胡萝卜素 Carotenoid (mg g ⁻¹ FW)			
	0 d	2 d	4 d	6 d	0 d	2 d	4 d	6 d
绿叶苋 'Green leaf'	1.91 ± 0.17*	0.80 ± 0.02	0.99 ± 0.17	1.01 ± 0.01	0.55 ± 0.02*	0.24 ± 0.01	0.25 ± 0.03	0.28 ± 0.00
花红苋 'Red flower'	1.61 ± 0.33	1.27 ± 0.52**	1.38 ± 0.24**	1.21 ± 0.35*	0.45 ± 0.01	0.29 ± 0.03	0.30 ± 0.02	0.33 ± 0.01*

* : $P<0.05$; ** : $P<0.01$.

2.4 高温对叶中热稳定蛋白含量的影响

高温对植物的伤害主要是破坏细胞膜系统与蛋白质结合的稳定性。热稳定蛋白在植物抵御逆境胁迫中具有重要的作用^[14]。从图 3 可见,高温胁迫 2 d 时,苋菜叶片的热稳定蛋白含量均有轻微下降;第 4 天时则有所上升,到第 6 天时叶片中的热稳定蛋白含量分别比处理前增加 9.93%(绿叶苋)和 17.41%(花红苋),达显著差异($P<0.05$),揭示花红苋对高温胁迫引致的细胞结构损伤具有较好的修复能力^[23]。

2.5 高温对叶片光合性能的影响

图 4 显示,在 30℃、RH 60%、CO₂ 380 μmol mol⁻¹

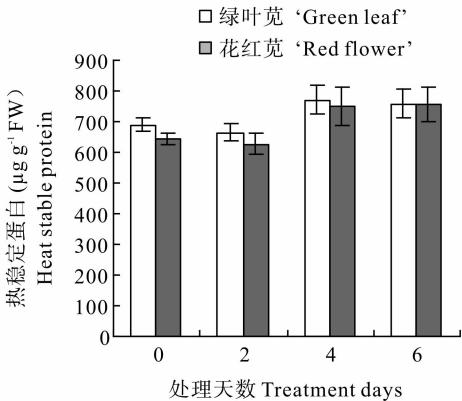


图 3 高温胁迫下苋菜叶片热稳定蛋白含量的变化
Fig. 3 Changes in heat stable protein content in leaves of two amaranth cultivars under high temperature stress

条件下,高温胁迫 0 d 时绿叶苋和花红苋的光补偿点分别为 63.37 和 51.60 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 左右,饱和光强均接近 1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,两者的最大光合速率约为 28.26 ~ 29.40 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,绿叶苋略高于花红苋。然而,经高温处理 6 d 后,绿叶苋的光补偿点下降为 5.95 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,饱和光强约为 283.36 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$;而花红苋的光补偿点为

9.79 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,饱和光强约 413.75 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$;此时,绿叶苋的最大光合速率为 4.43 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,明显小于花红苋的 6.06 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($P < 0.01$),显示经 6 d 高温处理后,苋菜表现出一定的品种差异,花红苋对高温的耐受性优于绿叶苋。此后随着光强的进一步提高,高温下绿叶苋比花红苋表现出较为明显的光抑制作用($P < 0.05$)。

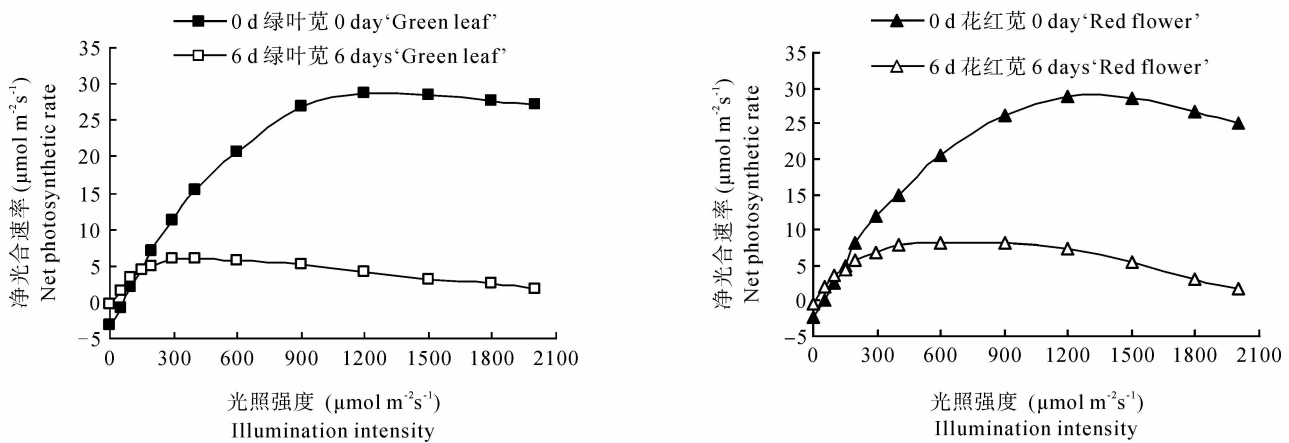


图 4 高温胁迫 0 d 和 6 d 时两种苋菜叶片光响应曲线的变化
Fig. 4 Changes in the photosynthesis-light response curves in leaves of two amaranth cultivars under 0 day and 6 days high temperature stress

从图 5 可见,高温胁迫导致苋菜净光合速率显著下降,绿叶苋的降幅明显大于花红苋。叶片的胞间 CO_2 浓度与光合作用有密切的关系。高温处理 4 d 内花红苋的 Ci 无明显变化(图 5),但绿叶苋的 Ci 约有 50% 的升幅;4 d 后,花红苋的 Ci 缓慢上升,而绿叶苋的则显著下降。苋菜叶片 Ci 的升高与 Pn 下降相关,显示其对 CO_2 的固定能力减弱,4 d 后绿叶苋 Ci 的明显下降则可能与气孔导度降低和光合机构受损有关(图 1)。气孔运动是一个相当复杂的生理活动,可受多种内外因子的影响,如光

照过强、温度过高或者过度失水,都会导致气孔关闭,表现为气孔导度的下降^[24]。图 5 中,在持续高温胁迫下,苋菜的 Gs 均呈下降的趋势,处理 0 ~ 4 d 时,绿叶苋和花红苋气孔导度的下降幅度相似;随后绿叶苋急剧下降,处理 6 d 时的气孔导度只有开始时的 39.95%,但花红苋的气孔导度为开始时的 63.95%,表现出较好的品种优势。

3 讨论

高温是不利于植物生长的环境因素。高温往

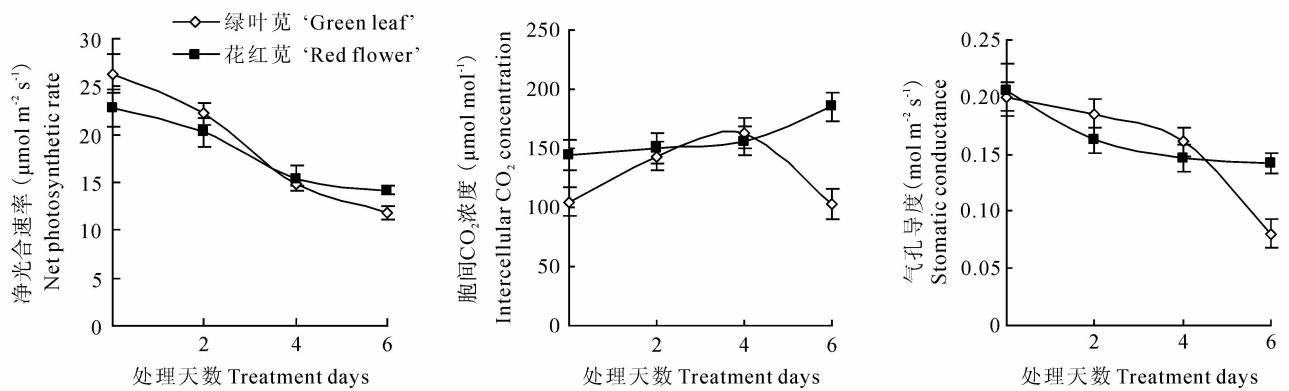


图 5 高温对苋菜叶片气体交换的影响
Fig. 5 Effect of high temperature on gas exchange parameters in leaves of two amaranth cultivars

往会破坏植物细胞膜,导致蛋白质变性,严重时甚至会出现由过多活性氧积累引起的氧化伤害现象^[25]。当植物处于逆境条件时,其细胞结构和生理状态往往会发生相应的变化,以抵御或适应不良环境。我们前期的研究工作证实^[16],生长状态下红色苋菜品种可通过迅速积累苋菜红素,减少活性氧 H_2O_2 的产生,从而提高植株的耐热性。

从苋菜叶肉组织横切面的结构来看,40℃/35℃的昼夜持续高温激发了花红苋体内的保护机制,叶片中苋菜红素积累显著,大量存在于叶片的维管束鞘薄壁细胞、叶肉组织细胞和下表皮细胞等部位,苋菜红素在这些组织细胞中的积聚有利于增强其渗透调节能力,一定程度上提高了花红苋叶片细胞对高温的耐受性^[3,13]。然而,绿叶苋由于缺失或较低的苋菜红素生物合成能力,长时间的高温胁迫最终导致细胞结构(尤其是叶绿体)发生过氧化伤害^[16,26],叶片组织结构解体明显。

研究表明,高温胁迫使叶绿素含量降低,抗热性强的品种叶绿素含量下降幅度小于抗性弱的品种^[27-28]。本研究中,高温下花红苋叶片维持较高的叶绿素和类胡萝卜素含量,其热稳定蛋白的增幅略高于绿叶苋。热稳定蛋白作为渗透保护蛋白,或脱水伤害修补蛋白,可与受热变性的蛋白相结合,维持其可溶状态而阻止生物膜和蛋白质的脱水伤害作用^[29],因此,以上指标显示出花红苋应对中度高温胁迫较好的调节能力。

高温可以直接对植物的光合机构(光反应中心、光合酶系统等)造成伤害,使固碳能力受到影响,引起光合速率的下降^[30]。比较高温胁迫前后(0 d和6 d)苋菜叶片的光响应曲线可知,高温下花红苋的光补偿点和饱和光强明显高于绿叶苋,高光下绿叶苋更容易表现出光抑制作用。净光合速率是植物光合特性中的关键指标,通过叶片对 CO_2 的吸收同化作用,可直接、综合地反映植物生理代谢功能对外界环境变化的响应^[31],同时也可作为判断植物生长势和抗逆性强弱的指标^[32]。本研究中,高温处理前花红苋的 P_n 和 C_i 均低于绿叶苋,这与庄猛等^[33]报道红叶李(*Prunus cerasifera* var. *atro-purpurea*)的光合能力不如绿叶李(*P. salicina*)强的研究结果相似,可能充盈于叶片表层细胞或叶肉组织间的苋菜红色素具有一定的滤光作用。经高温持续胁迫6 d后,花红苋 P_n 的降幅明显低于绿叶苋,此时 C_i 升高,说明花红苋的 P_n 受到了非气孔

因素的限制,而绿叶苋的 P_n 、 C_i 、 G_s 均急剧下降,显示其光合机构的某些组分已经受到了伤害,造成叶片净光合速率的明显下降。

综上所述,高温逆境下苋菜红素在组织和细胞中的积累与花红苋的耐热性状密切相关,是植物对外界环境变化的一种保护机制响应,较好地维持了花红苋植株相对稳定的光合性能。与绿叶苋的热敏感性相比,并结合以往的研究结果^[3,16],我们认为,花红苋是一种较为耐热的苋菜栽培品种。

参考文献

- [1] Yue S X(岳绍先). The Research and Development of Grain Amaranth in China [M]. Beijing: China Agricultural Science & Technology Press, 1993: 32-35. (in Chinese)
- [2] Guan P C(关佩聪), Li B X(李碧香), Chen J Q(陈俊权). The Vegetable Groups and Cultivars of Guangzhou [M]. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press, 1993: 1-256. (in Chinese)
- [3] Shao L(邵玲), Liu G L(刘光玲), Li Y Y(李芸瑛), et al. Comparison of physiological characteristics in leaves of *Amaranthus tricolor* L. 'Red flower' and 'Green leaf' under high temperature [J]. J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报), 2009, 17(4): 378-382. (in Chinese)
- [4] Xiao S G(肖深根), Liu Z M(刘志敏), Song Y(宋勇), et al. Classification of vegetable amaranth variety resources [J]. J Hunan Agri Univ(湖南农业大学学报), 2000, 26(4): 274-277. (in Chinese)
- [5] Zhan C M(张萃明). Study on extraction natural red pigment from joseph's coat and its properties [J]. Sci Techn Food Ind(食品工业科技), 2001, 22(5): 13-15. (in Chinese)
- [6] Zhan F J(詹福建), Huang Z L(黄卓烈), Wu G H(巫光宏), et al. Stability of red pigment from *Resine herbsii* [J]. Subtrop Plant Sci(亚热带植物科学), 2003, 32(2): 5-9. (in Chinese)
- [7] Gu Y(顾勇), Liang P F(梁佩芳), Ding X(丁晓), et al. Chemical constituents from plants of Amaranthaceae [J]. Nat Prod Res Dev(天然产物研究与开发), 2008, 20(5): 944-948. (in Chinese)
- [8] Cai Y Z, Sun M, Corke H. Antioxidant activity of betalains from plants of the Amaranthaceae [J]. J Agric Food Chem, 2003, 51(8): 2288-2294.
- [9] Cai Y Z, Sun M, Wu H X, et al. Characterization and quantification of betacyanin pigments from diverse *Amaranthus* species [J]. J Agric Food Chem, 1998, 46(6): 2063-2070.
- [10] Ptushenko V V, Gins M S, Gins V K, et al. Interaction of amaranthin with the electron transport chain of chloroplasts [J]. Russ J Plant Physiol, 2002, 49(5): 585-591.
- [11] Stintzing F C, Carle R. Functional properties of anthocyanins and betalains in plants, food, and in human nutrition [J]. Trends Food Sci Techn, 2004, 15(1): 19-38.
- [12] Cai Y Z, Sun M, Corke H. Characterization and application of betalain pigments from plants of the Amaranthaceae [J].

- Trends Food Sci Techn, 2005, 16(9): 370–376.
- [13] Vogt T, Ibdah M, Schmidt J, et al. Light-induced betacyanin and flavonol accumulation in bladder cells of *Mesembryanthemum crystallinum* [J]. Phytochemistry, 1999, 52(4): 583–592.
- [14] Sepúlveda-Jiménez G, Rueda-Benítez P, Porta H, et al. Betacyanin synthesis in red beet (*Beta vulgaris*) leaves induced by wounding and bacterial infiltration is preceded by an oxidative burst [J]. Physiol Mol Plant Pathol, 2004, 64(3): 125–133.
- [15] Composing Team for Assessment Report on Climate Change of Guangdong(广东省气候变化评估报告编制课题组). Assessment report on climate change of Guangdong (Selection) [J]. Guangdong Meteorol(广东气象), 2007, 29(3): 1–6.(in Chinese)
- [16] Shao L(邵玲), Li Y Y(李芸瑛), Wu X L(吴晓莉), et al. Comparison on antioxidative capability in leaves of red and green amaranth (*Amaranthus tricolor* L.) under high temperature stress [J]. Plant Physiol Commun(植物生理学通讯), 2008, 44(5): 923–926.(in Chinese)
- [17] Gould K S, Markham K R, Smith R H, et al. Functional role of anthocyanins in the leaves of *Quintinia serrata* A. Cunn. [J]. Cunn J Exp Bot, 2000, 51(4): 1107–1115.
- [18] Stintzing F C, Schieber A, Carle R. Betacyanins in fruits from red-purple pitaya, *Hylocereus polyrhizus* (Weber) Britton and Rose [J]. Food Chem, 2002, 77(1): 101–106.
- [19] Zhu G L(朱广廉), Liu G F(刘庚峰), Zhang Y N(张映南). Plant Physiology Experiment [M]. Beijing: Peking University Press, 1990: 51–54.(in Chinese)
- [20] Ou Z Y(欧志英), Lin G Z(林桂珠), Peng C L(彭长连). Response of flag leaves of super high-yielding rice Pei' ai 64S/E32 and Liangyoupeijiu to high temperature [J]. Chin J Rice Sci(中国水稻科学), 2005, 19(3): 249–253.(in Chinese)
- [21] Zhang Z L(张志良), Qu W J(瞿伟菁). Guidance of Plant Physiology Experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2003: 52–59.(in Chinese)
- [22] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones [J]. Tree Physiol, 1991, 8(2): 145–159.
- [23] Zhu C(朱诚), Liu X(刘信), Zeng G W(曾广文), et al. Difference of ultra-drying tolerance and heat-stable proteins in seeds of different rice cultivars [J]. Chin J Rice Sci(中国水稻科学), 2001, 15(4): 287–290.(in Chinese)
- [24] Liu Y M(刘玉梅). The effect of photosynthetic physiology in the vegetable crop under low temperature and weak light [J]. J Anhui Agri Sci(安徽农业科学), 2008, 36(13): 5274–5277.(in Chinese)
- [25] Guo P G(郭培国), Li R H(李荣华). Effects of high nocturnal temperature on photosynthetic organization in rice leaves [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 2000, 20(7): 89–94.(in Chinese)
- [26] Wang C Q, Chen M, Wang B S. Betacyanin accumulation in the leaves of *C₃* halophyte *Suaeda salsa* L. is induced by watering roots with H₂O₂ [J]. Plant Sci, 2007, 172(1): 1–7.
- [27] Huang Y J(黄英金), Luo Y F(罗永锋), Huang X Z(黄兴作), et al. Varietal difference of heat tolerance at grain filling stage and its relationship to photosynthetic characteristics and endogenous polyamine of flag leaf in rice [J]. Chin J Rice Sci(中国水稻科学), 1999, 13(4): 205–210.(in Chinese)
- [28] Zhan J(张洁), Li T L(李天来). Effects of daytime sub-high temperature on photosynthesis and chloroplast ultrastructure of tomato leaves in greenhouse [J]. Acta Hort Sin(园艺学报), 2005, 32(4): 614–619.(in Chinese)
- [29] Wang G L(王国莉), Guo Z F(郭振飞). The progress of researches on molecular mechanism of chilling tolerance in plants [J]. Chin Bull Bot(植物学通报), 2003, 20(6): 671–679.(in Chinese)
- [30] Yu S W(余叔文), Tang Z C(汤章城). Plant Physiology and Molecular Biology [M]. Beijing: Science Press, 1998: 262–276.(in Chinese)
- [31] Zhu J L(朱建玲), Xu Z F(徐志防), Cao H L(曹洪麟), et al. Effect of cadmium on photosynthetic traits in *Wedelia trilobata* [J]. Ecol Environ(生态环境), 2008, 17(2): 657–660.(in Chinese)
- [32] Hui H X(惠红霞), Xu X(许兴), Li Q R(李前荣). Exogenous betaine improves photosynthesis of *Lycium barbarum* under salt stress [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin(西北植物学报), 2003, 23(12): 2137–2142.(in Chinese)
- [33] Zhan M(庄猛), Jiang W B(姜卫兵), Song H F(宋宏峰), et al. Comparison of photosynthetic characteristics between purple-leaf plum and red beauty plum (green leaf) [J]. Jiangsu J Agri Sci(江苏农业学报), 2006, 22(2): 154–158.(in Chinese)