

## 两种变异类型沙地柏冬季叶色变化及其与抗氧化系统的关系

曹盼盼, 贾桂霞\*

北京林业大学园林学院, 花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室, 国家花卉工程技术研究中心, 城乡生态环境北京实验室, 北京100083

**摘要:** 为探讨冬季叶色变化原因及其与抗氧化的关系, 本文以黄绿色和灰绿色变异类型的沙地柏为研究对象, 观测叶色及色素含量、胁迫程度和抗氧化系统等生理指标的变化。结果表明, 在自然越冬过程中, 黄绿色的叶色由黄绿色转为橙红色, 灰绿色的由绿色变为灰绿或灰色; 与此同时, 黄绿色叶片的花色素苷(Acy)显著升高, 叶绿素(Chl)及类胡萝卜素(Car)含量变化不明显, 灰绿色叶片的Chl含量显著降低, Car及Acy含量显著升高。在反应植物胁迫程度的指标中, 过氧化氢( $H_2O_2$ )、相对电导率(EL)及丙二醛(MDA)的含量在入冬后逐渐升高, 次年1或2月份达到最高, 之后下降; 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )则表现为相反的变化趋势, 次年1月份最低。在抗氧化系统中, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸(AsA)及黄绿色变异类型中的还原型谷胱甘肽(GSH)呈现与 $H_2O_2$ 相似的变化趋势, 而灰绿色中的GSH含量则呈现高-低-高-低的变化趋势。相关性分析结果表明, 两种变异类型的沙地柏色素和抗氧化系统各组分之间存在着共调节, 以避免或降低冬季造成的氧化伤害, 且灰绿色变异类型的比黄绿色的更能建立较完善的保护系统。

**关键词:** 沙地柏; 变异类型; 叶色; 抗氧化系统

## Changes of Leaf Color and Relationship with Antioxidant System in Two Types of *Sabina vulgaris* in Winter

CAO Pan-Pan, JIA Gui-Xia\*

Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation & Molecular Breeding, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

**Abstract:** To study the phenomenon of leaf color changes and their relationships with antioxidant system of both yellow-green and gray-green types of *Sabina vulgaris* in winter, the leaf color, pigments content, physiological indexes of antioxidant systems were observed and measured in this study. The results demonstrated that, in the natural course of the winter, the color of *S. vulgaris* with yellow-green leaves changed from bright yellow-green to dark orange-red, while the gray-green types changed from green to gray-green cedar or gray. Meanwhile, for the yellow-green types, the content of anthocyanin (Acy) increased significantly, and chlorophyll (Chl) and carotenoid (Car) changed unobviously. However, for gray-green types, the content of Chl reduced significantly, and Car and Acy increased significantly. For the physiological indexes reflecting the degree of stress, the content of hydrogen peroxide ( $H_2O_2$ ), relative conductivity leakage (EL) and malondialdehyde (MDA) increased at first and reached to the peak in January or February next year; while the maximum photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) showed the opposite trends and decreased to the bottom in January. For the antioxidant system, superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), ascorbic acid (AsA) and reduced glutathione (GSH) in yellow-green types presented the same trends as  $H_2O_2$ ; while GSH content in gray-green types presented the trends of high-low-high-low. The correspondence analyses naturally came to the conclusion that there was a common regulation mechanism which was composed of pigment and antioxidant system to avoid or reduce the oxidative damage in winter. Furthermore, the gray-green types of *S. vulgaris* could establish a more perfect protection system than the yellow-green types.

**Key words:** *Sabina vulgaris*; variation type; leaf color; antioxidant system

低温是制约植物生长、发育、生产及分布的重要环境因子(Xin和Browse 2000; Miura和Furumoto 2013)。有研究表明, 冬季高强度的阳光照射

收稿 2014-12-17 修定 2015-03-15

资助 国家林业局科技成果推广计划([2010]27)。

\* 通讯作者(E-mail: gxjia@bjfu.edu.cn; Tel: 13521615634)。

被叶片吸收后, 由于冬季低温的环境下通常不能被光合作用所利用(Adams等2004); 光合器官内过剩的能量能够导致活性氧的产生, 给植物组织造成损害, 如影响细胞膜透性、引发或加剧膜脂过氧化反应, 产生膜脂过氧化产物丙二醛(malonaldehyde, MDA)等(García-Plazaola等2000; Gill和Tuteja 2010)。一般说来, 植物体内避免冬季光氧化主要有两个保护途径: 一是通过增强清除体内活性氧的能力来抵御光氧化, 如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)等抗氧化物酶类, 抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)、还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH)等抗氧化剂类; 另一个是通过叶绿素非光学猝灭能力的增强来抵御光氧化(Scandalios 1993; Krivosheeva等1996; Rada等2001)。国外关于冬季叶色变化与逆境胁迫、光保护的关系的研究发现, 冬季叶色变红的植株可以对光抑制起到缓解作用, 且大多研究集中在被子植物中, 在裸子植物日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)及大白叶冷杉(*Abies mariesii*)中也有少量的报道(Han和Mukai 1999; Neill和Gould 2003; Hughes等2005; Yamazaki等2007)。但是, 国内关于针叶树冬季叶色变化与抗氧化、抗逆境胁迫相关的研究还基本没有报道。

沙地柏主要分布在中国西北部, 在北方园林绿化中广泛应用, 有多种变异类型, 按叶色分类, 最常见的为黄绿色与灰绿色(李云章等1998)。本文以两种变异类型的沙地柏为研究对象, 对比分析黄绿色和灰绿色的沙地柏在自然越冬过程中叶色、色素含量及抗氧化系统相关生理指标的变化, 以探讨越冬期间不同变异类型的沙地柏对低温胁迫的抵御能力及叶色变化及其与抗氧化系统的关系。

## 材料与方 法

### 1 试验地介绍

试验地位于北京市门头沟区华北林业实验中心苗圃, 地理坐标为北纬39°28'~41°05'、东经115°20'~117°30'。2013年11月~2014年3月, 最低气温为-11.1℃; 日最低温于11月20日首次低于0℃, 于2月23日首次高于0℃; 12月中旬至次年2月初为最冷时段。

### 2 试验材料

供试材料为生长在同一环境中, 长势良好、无病虫害的黄绿色和灰绿色变异类型的沙地柏(*Sabina vulgaris* L.)。自2013年11月~2014年3月, 于每月中旬天气晴朗的上午取材。

### 3 试验方法

#### 3.1 叶色与色素含量的测定

叶色采用英国皇家园艺协会RHS比色卡比色; 叶绿素(chlorophyll, Chl)及类胡萝卜素(carotenoid, Car)的含量参照朱广廉等(1990)的方法测定, 花色素苷 anthocyanin, Acy)采用浸提法测定(何弈昆等1995)。

#### 3.2 逆境指标的测定

过氧化氢(hydrogen peroxide, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)参照Sergiev等(1997)的方法测定, 最大光化学效率 $F_v/F_m$ 采用便携式调制叶绿素荧光仪PAM-2100测定, 相对电导率(relative electrolytic leakage, EL)采用电导率仪法测定(郝建军等2006), MDA采用硫代巴比妥酸法测定(李合生等2006)。

#### 3.3 抗氧化系统的测定

SOD采用NBT氧化法, POD采用愈创木酚法; CAT活性采用紫外吸收法测定(李合生等2006); AsA采用Kampfenkel等(1995)的方法测定; GSH参照Griffith(1980)的方法测定。

### 4 分析方法

试验数据及相关分析用Excel 2013、SPSS 19.0软件进行统计分析。

## 实验结果

### 1 越冬期间沙地柏叶色及色素含量的变化

在整个越冬过程中, 对两种变异类型的沙地柏叶色进行观测, 结果见表1。黄绿色变异类型的沙地柏, 11月中旬叶色为色泽鲜艳的黄绿色(154C); 12月至次年2月份全株橙红色(23B和167A); 3月份新叶萌动, 叶色为色泽暗淡的灰黄绿色(162B)。灰绿色变异类型的沙地柏, 11月叶色为绿色(137A); 12月中旬开始变色, 12月至次年2月为灰绿色或灰色(191A、201C和N189C); 3月份叶色转绿(139C)。

与此同时, 两种变异类型沙地柏叶片的色素含量发生了相应的变化。由图1可以看出: 灰绿色

变异类型的沙地柏的Chl含量随着温度的下降而降低, 在次年1月份达到最小值 $0.65 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ; Car含量随着温度的下降而上升, 1月份达到峰值 $0.38 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ; 而黄绿色变异类型的沙地柏Chl和Car含量变化不明显(图1-A和B)。两种变异类型沙地柏的Acy含量自11月份有明显升高, 1月份达到峰值(黄绿色 $2.56 \text{ U}$ , 灰绿色 $3.08 \text{ U}$ ), 之后随着气温的升高而下降(图1-C)。越冬期间, 灰绿色变异类型沙地柏Chl

和Car含量显著高于黄绿色变异类型的(图1-A和B)。此外, 灰绿色变异类型沙地柏Chla/Chlb值较黄绿色的小, 且变化浮动不大(图1-D)。

## 2 越冬期间沙地柏叶片的 $\text{H}_2\text{O}_2$ 、 $F_v/F_m$ 、EL及MDA的变化

$\text{H}_2\text{O}_2$ 、 $F_v/F_m$ 、EL和MDA能很好地反应植物受胁迫的程度。由图2可以看出, 在整个越冬期间两种变异类型沙地柏叶片的 $\text{H}_2\text{O}_2$ 含量随着降温而

表1 越冬期间不同变异类型沙地柏的叶色变化

Table 1 Changes in leaf color of different types of *S. vulgaris* in winter

植物类型	叶色变化(RHS比色卡)				
	2013-11	2013-12	2014-1	2014-2	2014-3
沙地柏(黄绿)	154C	23B	N167D	167A	162B
沙地柏(灰绿)	137A	191A	201C	N189C	139C

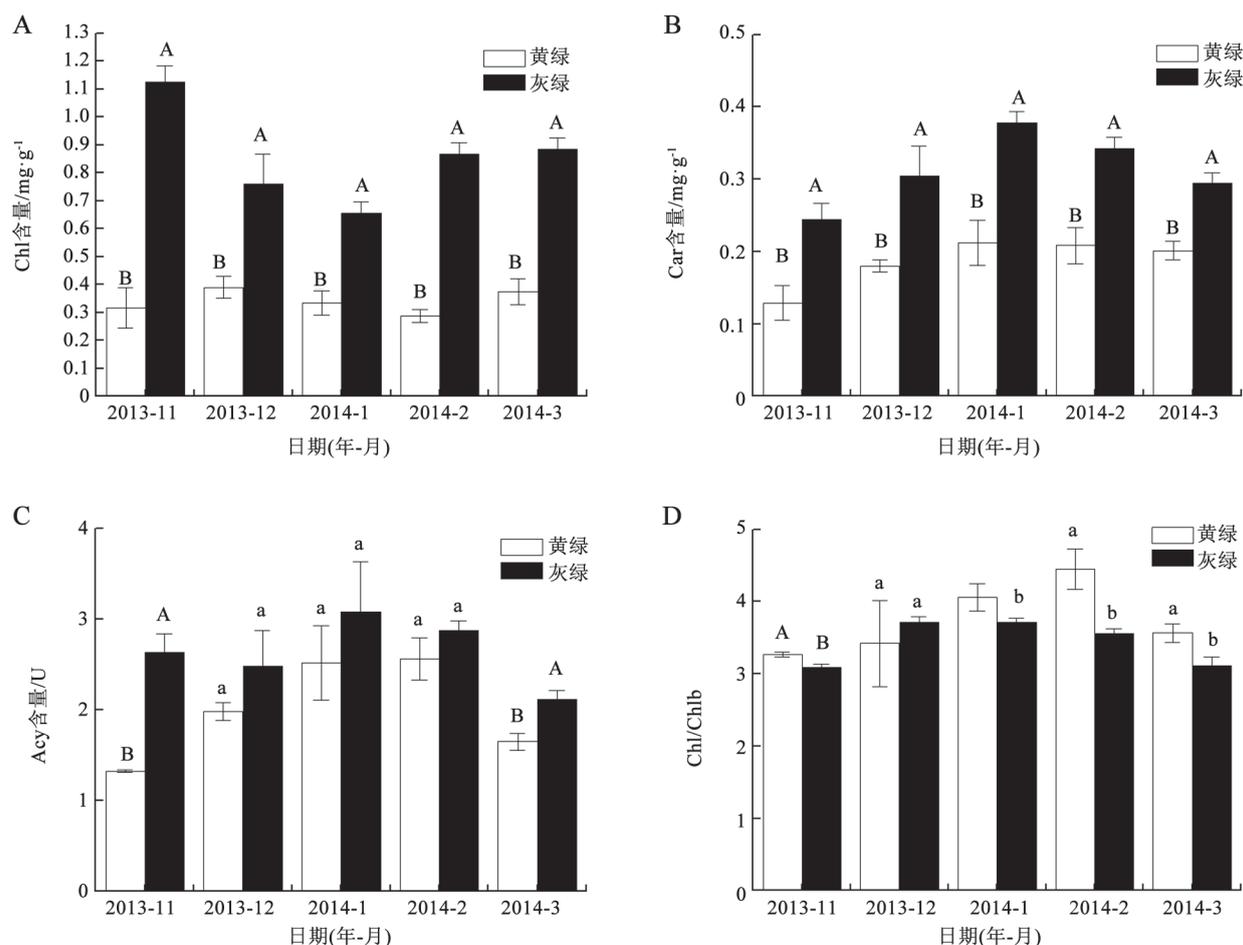


图1 越冬期间不同类型沙地柏Chl、Car、Acy含量和Chla/Chlb的变化

Fig.1 Changes in contents of Chl, Car, Acy and Chla/Chlb of different types of *S. vulgaris* in winter

不同小写和大写字母表示同一时间不同类型沙地柏间差异达0.05和0.01显著水平, 图2和3同此。

持续升高,在次年2月份达到峰值(黄绿色1 056.02  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ ,灰绿色1 104.42  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ ),3月份 $\text{H}_2\text{O}_2$ 的含量回落到11月份水平,且整个期间黄绿色变异类型的沙地柏 $\text{H}_2\text{O}_2$ 含量略低于灰绿色(图2-A)。两种变异类型沙地柏的 $F_v/F_m$ 值在整个越冬期间变化趋势一致, $F_v/F_m$ 值自11月份下降(黄绿色0.57,灰绿色0.78),次年1月份达到最低(黄绿色0.27,灰绿色0.34),3月份回升到11月份水平(图2-B)。黄绿色变异类型沙地柏的EL呈现双峰曲线,分别在12月份和次年2月份达到峰值(51.56%、54.17%);灰绿色变异类型的沙地柏的EL呈现单峰曲线,在1月份达到峰值56.55%(图2-C)。黄绿色变异类型的沙地柏MDA含量在1月份达到峰值12.95  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ ,而灰绿色变异类型的沙地柏MDA含量在整个越冬期间变化不大(图2-D)。

### 3 越冬期间沙地柏叶片的抗氧化系统变化

由图3可以看出,在越冬过程中,两种变异类型的沙地柏叶片3种抗氧化酶活性的变化趋势基本一致,均为单峰曲线。SOD活性在12月份较高(黄绿色3 497.58  $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ,灰绿色3 303.95  $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ),且越冬过程中二者含量相当。CAT活性在次年1月份达到峰值(黄绿色36.39  $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ,灰绿色47.22  $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ),黄绿色变异类型的沙地柏显著低于灰绿色。POD活性也在次年1月份达到峰值(黄绿色994.44  $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ,灰绿色4 016.67  $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ),且灰绿色变异类型的沙地柏显著高于黄绿色的(图3-A~C)。

越冬期间,两种抗氧化剂的含量也发生了相应的变化。两种变异类型的沙地柏叶片的AsA含量为单峰曲线,黄绿色变异类型的沙地柏在次年1

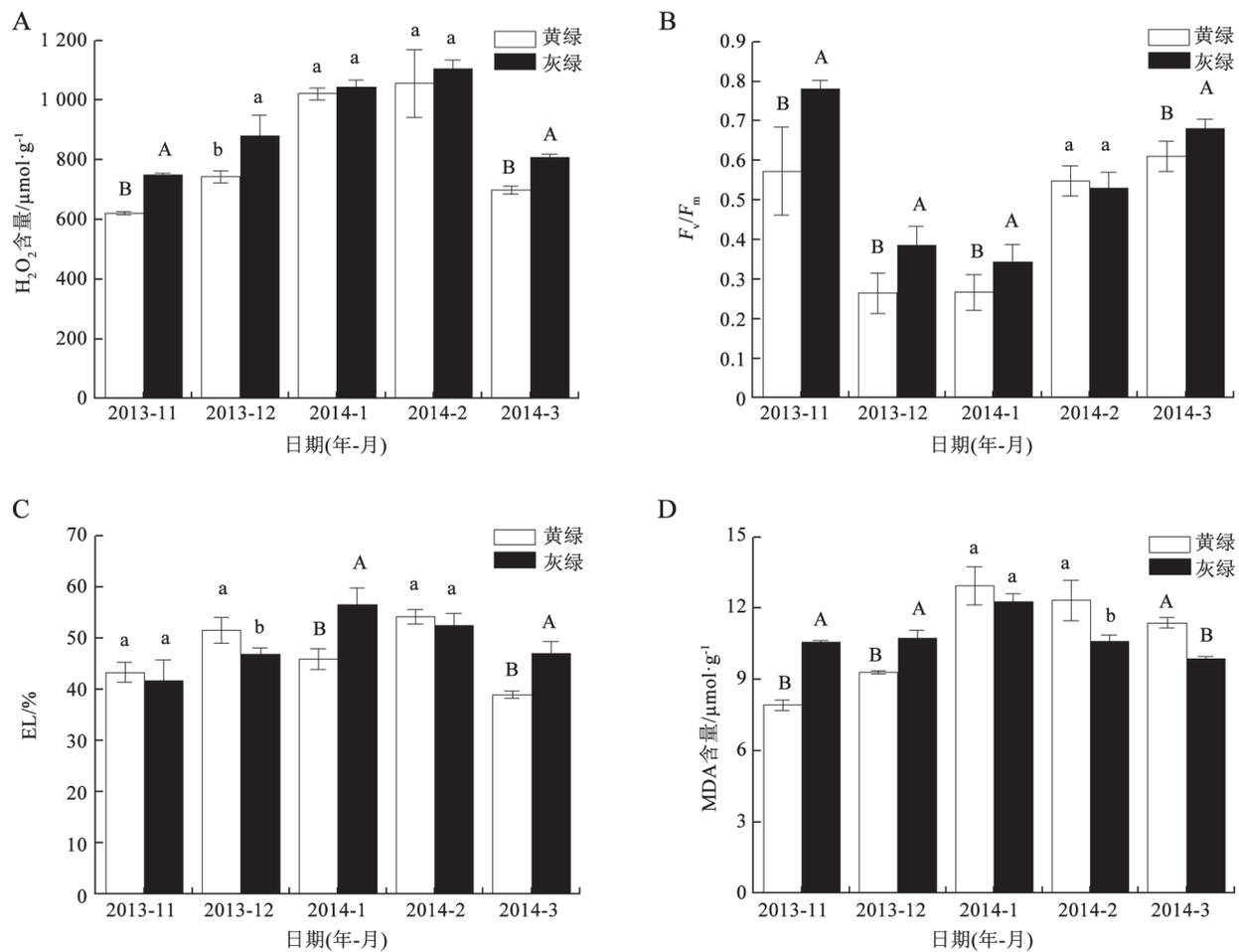


图2 越冬期间不同类型沙地柏 $\text{H}_2\text{O}_2$ 含量、 $F_v/F_m$ 、EL和MDA含量的变化

Fig.2 Changes in  $\text{H}_2\text{O}_2$  content,  $F_v/F_m$ , EL and MDA content of different types of *S. vulgaris* in winter

月份出现峰值, 早于灰绿色, 且含量也高于灰绿色(图3-D)。两种变异类型的沙地柏叶片GSH的含量在12月份都显著增高, 黄绿色变异类型的沙地柏的为单峰曲线, 在1月份达到峰值; 灰绿色变异类型的沙地柏的为双峰曲线, 分别在12月份和次年2

月份出现峰值(图3-E)。

#### 4 沙地柏各生理指标与平均温度的相关性分析

在越冬过程中, 随着温度的变化, 两种变异类型的沙地柏叶片各生理指标发生了相应的变化, 各生理指标与平均温度的相关性结果见表2。在

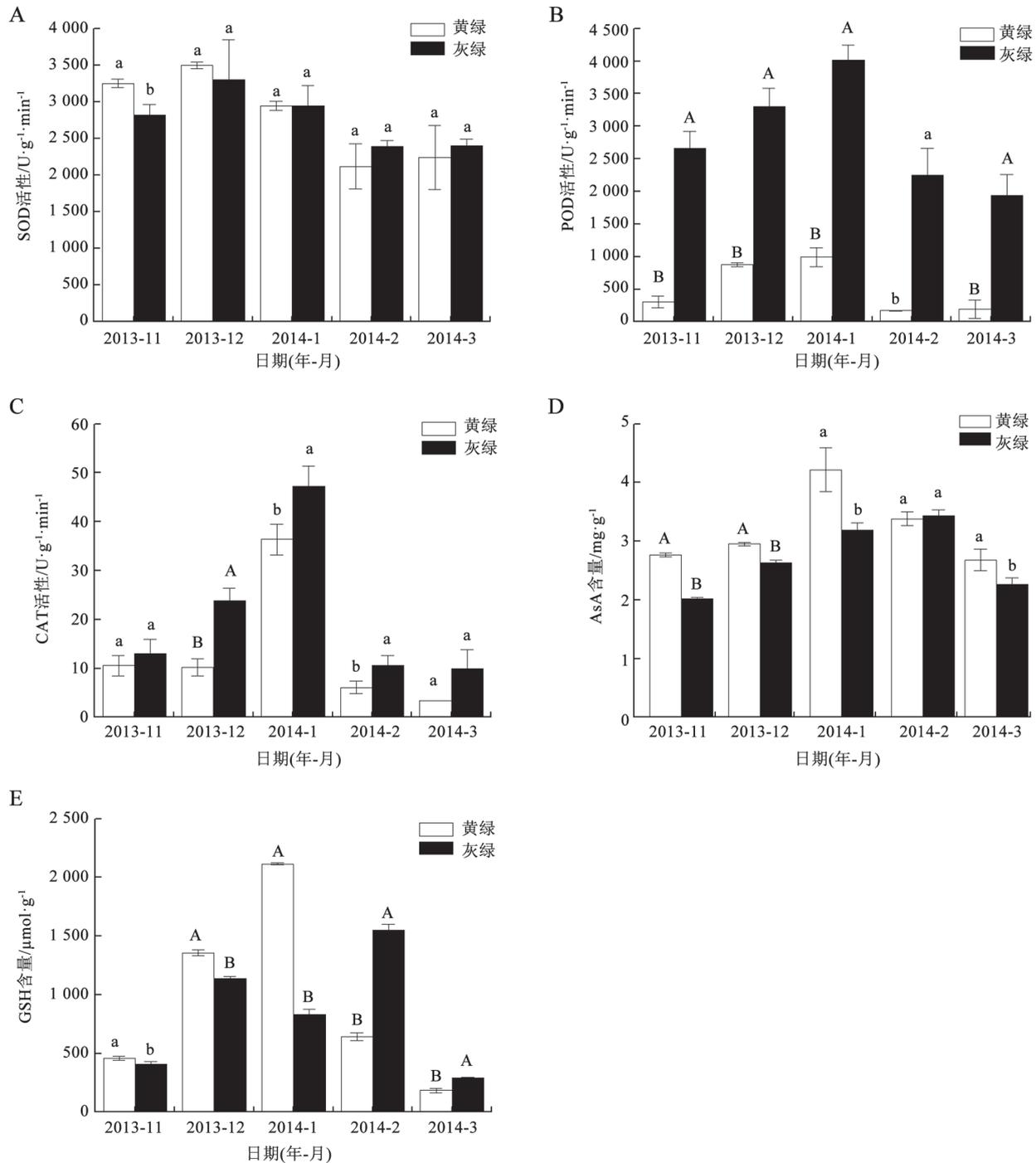


图3 越冬期间不同类型沙地柏抗氧化系统的变化

Fig.3 Changes in antioxidant system of different types of *S. vulgaris* in winter

反应逆境胁迫程度的4种指标中,  $H_2O_2$ 、EL和MDA与平均温度呈现负相关,  $F_v/F_m$ 与平均温度呈现正相关; 两种变异类型的沙地柏叶片逆境胁迫指标与平均温度显著或极显著相关的数量上有所差异。其中, 黄绿色变异类型的沙地柏叶片的 $H_2O_2$ 、 $F_v/F_m$ 和EL与平均温度呈现极显著的相关性; 灰绿色变异类型的沙地柏叶片的4种指标均与平均温度均呈现显著或极显著的相关性。在抗氧化胁迫的5种指标中, 3种抗氧化酶和2种抗氧化剂均与平均温度呈负相关。其中, 黄绿色变异类型的沙地柏叶片的POD、AsA与平均温度呈现显著或极显著的负相关; 灰绿色变异类型的沙地柏叶片的POD、CAT、AsA、GSH与平均温度呈现显著或极显著的负相关。在3种色素中, Chl与平均温度呈正相关, Car、Acy与平均温度呈负相关。其中, 灰绿色变异类型的沙地柏叶片的3种色素与平均温度的均显著性相关, 而黄绿色变异类

型只有Acy与平均温度的显著性相关。

### 5 沙地柏色素与各生理指标的相关性分析

各色素与逆境生理指标的相关性结果见表3。越冬过程中, 灰绿色变异类型的沙地柏叶片的Chl、Car含量与4个受胁迫指标均呈现显著或极显著相关, Acy含量与 $H_2O_2$ 、EL、MDA也呈现显著或极显著的正相关; 而黄绿色变异类型的沙地柏叶片的Car含量与 $H_2O_2$ 、MDA呈现极显著正相关, Acy含量与 $H_2O_2$ 、EL、MDA呈现极显著正相关外, 其他的相关性均不显著。为了抵抗氧化胁迫, 植物自身可以形成多种有效的防御系统, 各色素与抗氧化系统部分生理指标的相关性结果可以看出, 灰绿色变异类型的沙地柏叶片中3种色素与POD、CAT、AsA呈现显著或极显著的相关性, 而黄绿色变异类型的只有Acy与AsA、GSH呈现显著或极显著正相关。

表2 沙地柏各生理指标与平均温度的相关性

Table 2 Correlations between physiological indexes and mean temperature of *S. vulgaris*

项目	$H_2O_2$	$F_v/F_m$	EL	MDA	SOD	POD	CAT	AsA	GSH	Chl	Car	Acy
平均温度 沙地柏(黄绿)	-0.749**	0.704**	-0.835**	-0.378	-0.163	-0.560*	-0.490	-0.697**	-0.740**	0.194	-0.348	-0.787**
沙地柏(灰绿)	-0.799**	0.828**	-0.615*	-0.662**	-0.335	-0.593*	-0.543*	-0.831**	-0.864**	0.593*	-0.652**	-0.612*

\*\* :  $P < 0.01$ , \* :  $P < 0.05$ ; 表3同此。

表3 沙地柏色素与各生理指标的相关性

Table 3 Correlations between pigments and physiological indexes of *S. vulgaris*

项目	$H_2O_2$	$F_v/F_m$	EL	MDA	SOD	POD	CAT	AsA	GSH
Chl 沙地柏(黄绿)	-0.311	-0.269	-0.283	-0.183	0.332	0.246	-0.040	-0.228	0.083
沙地柏(灰绿)	-0.606*	0.889**	-0.678**	-0.575*	-0.281	-0.498	-0.662**	-0.613*	-0.384
Car 沙地柏(黄绿)	0.655**	-0.233	0.145	0.763**	-0.438	0.166	0.251	0.439	0.299
沙地柏(灰绿)	0.794**	-0.743**	0.816**	0.590*	-0.072	0.466	0.602*	0.833**	0.509
Acy 沙地柏(黄绿)	0.863**	-0.437	0.646**	0.812**	-0.269	0.339	0.435	0.679**	0.562*
沙地柏(灰绿)	0.530*	-0.385	0.536*	0.633*	0.027	0.543*	0.500	0.581*	0.414

## 讨 论

冬季随着温度的降低植物叶色发生改变, 春季回暖时叶色恢复的现象十分常见。本研究发现, 越冬期间黄绿色变异类型的沙地柏叶色由鲜亮的黄绿色转为暗淡的橙红色, 3月份叶色回转; 灰绿色变异类型的沙地柏叶色由绿色变为灰绿或灰色, 3月份叶色转绿。且与此同时, 黄绿色变异类型沙地柏叶片的Acy含量显著升高, Chl和Car含量变化

不明显; 灰绿色变异类型沙地柏叶片的Chl含量显著降低, Car和Acy含量显著升高。因此, 冬季叶色变化可能是由于植物体内叶绿素含量下降, 类胡萝卜素和花色素苷的积累造成的。

色素在活性氧清除中有重要作用, 叶绿素是一种光合色素, 含量直接影响植物光合能力的强弱。类胡萝卜素是一种捕光色素, 它虽不直接参与光合作用, 但可以在强光下吸收并耗散多余的

光能, 从而猝灭 $^3\text{Chl}$ 和 $^1\text{O}_2$ , 对光合器官起到保护作用(Mimuro和Kato 1991; Ramel等2012)。花色素苷既可以通过吸收高能的天线色素来保护细胞免受强光带来的光抑制和光氧化, 也可以通过有效的清除自由基和活性氧物质来缓解叶片的光氧化伤害(Gould 2004; Lev-Yadun和Gould 2009)。本研究中, 越冬期间灰绿色变异类型的沙地柏可以通过降低Chl含量、增加Car含量来减少对多余光能的吸收, 从而降低光氧化。此外, 两种变异类型的沙地柏都可以通过增加Acy含量, 来更多地吸收并耗散多余的光能, 保护光合器官免受伤害, 清除活性氧, 从而对光氧化起到一定的保护作用。因此, 两种变异类型的沙地柏逆境下具有较好的色素保护系统以防御光抑制, 对其顺利越冬生长起到重要作用。

抗氧化酶和抗氧化剂在活性氧清除中也有重要作用, 抗氧化系统中某种组分受到限制时, 可通过其他组分的上调进行弥补(Willekens等1997)。本研究发现, 在越冬过程中, 两种变异类型的沙地柏的SOD、POD、CAT活性及AsA、GSH含量随温度的下降有不同幅度的上升, 其中灰绿色变异类型的沙地柏POD和CAT活性明显高于黄绿色的。这表明两种变异类型的沙地柏叶片抗氧化酶活性及抗氧化剂均有不同幅度的积累, 抗氧化系统各组分之间存在一定的协同作用, 对植物体起到保护作用; 且灰绿色变异类型的沙地柏在逆境条件下能积累更多的抗氧化酶活性, 可以清除更多的活性氧, 具有更强的抗氧化胁迫能力。

从色素与抗氧化系统的相关分析结果可以看出, 在越冬过程中, 两种变异类型的沙地柏叶片Car、Acy与POD、CAT、AsA、GSH呈现显著或极显著正相关。色素Car和Acy具有抗低温和光保护作用, 抗氧化酶POD、CAT和抗氧化剂AsA、GSH也具有抗氧化胁迫的功能, 色素与抗氧化系统各组分含量的增加可以对由于低温引起的氧化胁迫起到防护抵御作用。因此, 两种变异类型的沙地柏的色素和抗氧化系统各组分之间可能存在共调节, 共同抵制冬季低温高光造成的氧化伤害。

综上所述, 在越冬过程中, 两种变异类型的沙地柏通过外在叶色的变化、内在抗氧化酶活性增强、色素及抗氧化剂含量积累, 以及时清除活性

氧防止组织伤害, 进而降低氧化伤害。此外, 从逆境胁迫指标、色素组分和抗氧化系统、叶片生理指标与平均温度的相关分析结果来看, 灰绿色变异类型的沙地柏在越冬过程中积累了更多的物质来够抵御低温和氧化胁迫, 比黄绿色变异类型的沙地柏具有更强的应对逆境能力, 能建立更加完善的防御保护系统。这或许与其自身的营养成分、遗传多样性等有关, 具体原因还有待于进一步研究。

### 参考文献

- 郝建军, 康宗利, 于洋(2006). 植物生理学实验技术. 北京: 化学工业出版社
- 何奔昆, 代庆阳, 苏学辉(1995). 雁来红叶色转变与超微结构及色素含量的关系. 四川师范学院学报(自然科学版), 16 (3): 195~197
- 李合生, 孙群, 赵世杰, 章文华(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社
- 李云章, 温国胜, 李春和(1998). 毛乌素沙地臭柏变异类型的研究. 内蒙古林学院学报(自然科学版), 20 (3): 9~14
- 朱广廉, 钟海文, 张爱琴(1990). 植物生理学实验. 北京: 北京大学出版社
- Adams III WW, Zarter CR, Ebbert V, Demmig-Adams B (2004). Photoprotective strategies of overwintering evergreens. *Bioscience*, 54: 41~49
- García-Plazaola J, Hernández A, Becerril J (2000). Photoprotective responses to winter stress in evergreen Mediterranean ecosystems. *Plant Biol*, 2: 530~535
- Gill SS, Tuteja N (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem*, 48: 909~930
- Gould KS (2004). Nature's Swiss army knife: the diverse protective roles of anthocyanins in leaves. *Biomed Res Int*, 5: 314~320
- Griffith OW (1980). Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine. *Anal Biochem*, 106: 207~212
- Han Q, Mukai Y (1999). Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis accompanied by needle color changes in *Cryptomeria japonica* during the winter. *J Forest Res-JPN*, 4: 229~234
- Hughes N, Neufeld H, Burkey K (2005). Functional role of anthocyanins in high-light winter leaves of the evergreen herb *Galax urceolata*. *New Phytol*, 168: 575~587
- Kampfenkel K, Van Montagu M, Inzé D (1995). Effects of iron excess on *Nicotiana plumbaginifolia* plants (implications to oxidative stress). *Plant Physiol*, 107: 725~735
- Krivosheeva A, Tao DL, Ottander C, Wingsle G, Dube SL, Öquist G (1996). Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis in *Scots pine*. *Planta*, 200: 296~305
- Lev-Yadun S, Gould KS (2009). Role of anthocyanins in plant defence. In: Winefield C, Davies K, Gould K (eds). *Anthocyanins*. New York: Springer, 22~28
- Mimuro M, Kato T (1991). Carotenoids in photosynthesis: absorption, transfer and dissipation of light energy. *Pure Appl Chem*,

- 63: 123~130
- Miura K, Furumoto T (2013). Cold signaling and cold response in plants. *Int J Mol Sci*, 14: 5312~5337
- Neill SO, Gould KS (2003). Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants?. *Funct Plant Biol*, 30: 865~873
- Rada F, García-Núñez C, Boero C, Gallardo M, Hilal M, Gonzalez J, Prado F, Liberman-Cruz M, Azocar A (2001). Low-temperature resistance in *Polylepis tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world. *Plant Cell Environ*, 24: 377~381
- Ramel F, Birtic S, Cuine S, Triantaphylides C, Ravanat JL, Havaux M (2012). Chemical quenching of singlet oxygen by carotenoids in plants. *Plant Physiol*, 158: 1267~1278
- Scandalios JG (1993). Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiol*, 101: 7~12
- Sergiev I, Alexieva V, Karanov E (1997). Effect of spermine, atrazine and combination between them on some endogenous protective systems and stress markers in plants. *Compt Rend Acad Bulg Sci*, 51: 121~124
- Willekens H, Chamnongpol S, Davey M, Schraudner M, Langebartels C, Van Montagu M, Inzé D, Van Camp W (1997). Catalase is a sink for H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and is indispensable for stress defence in C<sub>3</sub> plants. *EMBO J*, 16: 4806~4816
- Xin Z, Browse J (2000). Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant Cell Environ*, 23: 893~902
- Yamazaki JY, Tsuchiya S, Nagano S, Maruta E (2007). Photoprotective mechanisms against winter stresses in the needles of *Abies mariesii* grown at the tree line on Mt. Norikura in Central Japan. *Photosynthetica*, 45: 547~554