

自然条件下滤减 UV-B 辐射对烤烟光合色素含量的影响

董陈文华, 陈宗瑜*, 纪鹏, 钟楚

(云南农业大学农学与生物技术学院, 昆明 650201)

摘要: 在自然环境中, 以烟草栽培品种 K326 为材料, 通过覆盖不同透明薄膜滤减 UV-B 辐射, 研究 100% (CK)、75% (T1)、50% (T2)、35% (T3) UV-B 辐射透过率处理下, 不同强度 UV-B 辐射对烟草光合色素含量的影响。结果表明: 烤烟三类光合色素对 UV-B 辐射有不同响应。类胡萝卜素对 UV-B 辐射响应较敏感。成熟初期, 类胡萝卜素含量与 UV-B 辐射强度变化具有较好的正相关性, 而 chl a 和 chl b 含量基本与 UV-B 辐射强度呈反向变化关系。成熟后期, 由于 UV-B 辐射累积效应, 光合色素含量变化没有明显规律。现蕾期至成熟采收烤烟初期, chl a:chl b 与 UV-B 辐射的反向变化关系较明显, 后期则无明显规律, 其含量的下降与 UV-B 辐射的累积效应有关。

关键词: UV-B 辐射; 云南烤烟; 光合色素; 动态变化

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2009)06-0637-06

Effects of Attenuated UV-B Radiation on Dynamic Changes of Photosynthetic Pigment Contents in Flue-cured Tobacco under Natural Conditions

DONG Chen-Wen-Hua, CHEN Zong-Yu*, JI Peng, ZHONG Chu

(College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: In the outside field condition, Yunnan flue-cured tobacco variety-K326 was potted under different types of transparent films which were used to reduce solar UV-B radiation, and the UV-B penetration rate was 100% (CK), 75% (T1), 50% (T2), 35% (T3), respectively. The dynamic changes of flue-cured tobacco photosynthetic pigment contents under different radiant intensity of UV-B radiation treatments were studied. The results showed that three kinds of flue-cured tobacco photosynthetic pigment contents had different sensibility to UV-B radiation. Carotenoid was more sensitive to UV-B radiation than other photosynthetic pigments. In the earlier stage of mature, the sensitivity of carotenoid had preferable coherence to UV-B radiation, while the contents of chlorophyll a and chlorophyll b had a counter-relation of change to it, due to the accumulative effect of UV-B radiation, there was no significant change of photosynthetic pigments contents in the late stage of mature. During the earlier period of budding and maturation-baking, the ratio of chlorophyll a and chlorophyll b had a significant counter-relationship to responding UV-B radiation, by contrast, there was no significant difference in the late stage. The downtrend of photosynthetic pigment contents was related to the accumulative effect of solar UV-B radiation.

Key words: UV-B radiation; Yunnan flue-cured tobacco; Photosynthetic pigments; Dynamic changes

由于平流层中臭氧减弱趋势增强, 使来自太阳中的 UV-B 辐射对地表光合植物的影响进一步加剧, 植物对 UV-B 辐射的响应日益受到研究者的关注。研究证明 UV-B 辐射对植物光合作用的影响直接与光合色素的变化有关^[1,2], 叶片吸收太阳光能的多少主要依赖于光合色素浓度的高低, 低浓度的光合色素直接限制植物的光合能力^[3]。光合色素的主要组分叶绿素分子吸收光量子后从基态变为激

发态, 通过光合作用转换能量而达到平衡稳定状态。类胡萝卜素是光系统的重要组分, 作为光吸收的辅助色素, 担负着吸收和传递电子的功能, 同时发挥抗氧化能力, 清除 UV-B 辐射下产生的叶绿素三线态和单线态及超氧阴离子等自由基, 对叶绿素分子起重要的保护作用^[4,5]。研究表明植物光合色素含量变化对 UV-B 辐射的响应呈多样性, 一般情况下, 增强 UV-B 辐射胁迫光合色素含量降低^[6,7]。而某些

收稿日期: 2008-12-01, 修回日期: 2009-04-10。

基金项目: 红塔集团玉溪烟叶生态评价体系 (KX140346) 子课题——玉溪烟区紫外辐射强度变化对烤烟质量影响的机理研究。

作者简介: 董陈文华 (1983-), 女, 汉族, 在读硕士研究生, 主要从事高原气候生态与植物生理生化研究 (E-mail: vena_tong@yahoo.com.cn)。

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: zchen191@vip.sohu.com)。

种类植物,如高海拔地区生长的植物,增强 UV-B 辐射后其光合色素含量变化不大或导致升高^[8-10]。目前,UV-B 对植物生理生态效应的研究多采用室内或自然环境中增强 UV-B 辐射效应的研究,而在自然条件下滤减的 UV-B 对植物可能产生的影响研究不多。栽培实践表明,在云南适宜烟草种植的海拔高度为 1000 ~ 2000 m,而最适宜海拔高度为 1400 ~ 1600 m。在云南大尺度地域范围内,UV-B 辐射强度随海拔高度增加而增强^[11],为在自然环境下研究 UV-B 辐射的生物学效应提供了优越的条件。本研究以云南种植较广的烤烟品种 K326 为试验材料,选择在玉溪烟区种植烤烟海拔最高的通海县(海拔 1806 m)自然条件下,滤减太阳 UV-B 辐射对烤烟整个大田生长期中各类光合色素含量产生的影响,探讨在低纬高原自然环境条件下 UV-B 辐射对 K326 产生的生理生态效应。

1 材料与方法

1.1 试验设计与材料

在云南省玉溪市通海县的桑园育苗场(24°07'N, 102°45'E,海拔 1806.0 m,四周地形为盆地)进行烤烟盆栽试验,盆高 40 cm,口径 40 cm,盆底直径 35 cm。土壤为菜地土,肥力中等,每盆装土 15 kg。2008 年 5 月 9 日选取健壮、长势均一的 5 ~ 6 叶龄的烟苗进行移栽,每盆栽 1 株。施肥:底肥——烟草专用肥(N:P₂O₅:K₂O = 12:6:24)47 g,钙镁磷肥 47 g;追肥——烟草专用肥 20 g,硫酸钾 8 g,期间施烟草提苗肥(N:P₂O₅:K₂O = 12:6:24)3 次。大田栽培管理方式管理,烟株行间距 120 cm × 50 cm,上方搭棚,高 1.8 m。供试烟草(*Nicotina tabacum* L.)品种 K326 移栽 18 d 成活后,进行 UV-B 辐射滤减处理,持续至采收结束。

1.2 UV-B 辐射滤减处理

试验设 4 个处理,T1:覆盖 0.04 mm 聚乙烯膜;T2:覆盖 0.068 mm 聚乙烯膜;T3:覆盖 0.125 mm 聚酯薄膜(Mylar 膜)(为便于雨水通透,在各膜顶部用电烙铁烫成分布均匀的 20 cm × 20 cm、直径约 0.5 cm 的小孔),分别模拟不同程度的 UV-B 滤减,并设置对照(CK),即自然环境处理,每处理 20 盆,上方搭 1.8 m 高的长方形架子用于盖膜,4 个处理南北方向随机排列,其中盖膜的 3 个处理四周分别用膜封住,下部留 90 cm 高度利于通风,采用大田优质烟生产方法管理。

考虑到一天中不同时间段膜的 UV-B 透过率的

改变,在试验期间选具有典型天气条件的 5 个不同阶段,定时测定了不同膜处理内外 150 cm 高度处 UV-B 辐射强度和光照强度。8:00 ~ 18:00 各处理内部 UV-B 辐射透过率发生了变化(见图 1),T1、T2、T3 的 UV-B 平均透过率分别约为 75%、50% 和 35%,而 T1、T2、T3 的光照强度平均透过率分别约为 79%、72% 和 76%。

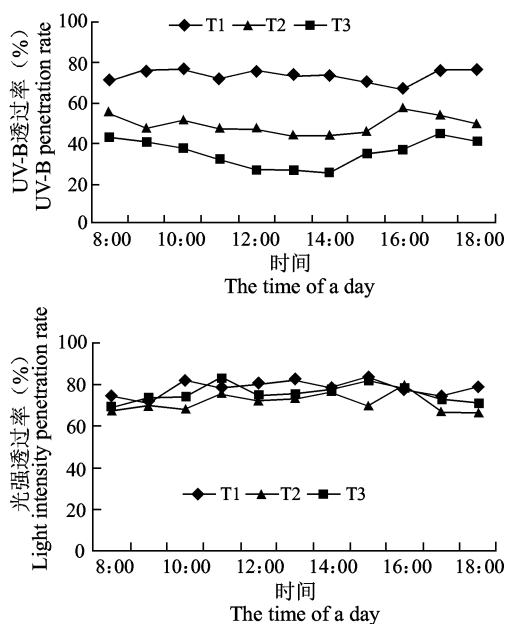


图 1 各处理棚内一天中 UV-B 辐射和光照强度平均透过率变化

Fig. 1 Daily changes of average penetration rates of UV-B radiation and illuminance in treatments

1.3 测定方法

K326 处理 30 d 后开始采样测定,7 月 22 日以前每 12 d 采样一次,之后则视烟叶生长情况逐步缩短采样间隔时间,控制在 7 ~ 10 d 以内,时间跨度为烤烟大田生长期的团棵中后期至工艺成熟期。每次随机选取 2 株长势相似的烟株,分别取中部第 8 和第 9 叶位的叶片。

1.3.1 光合色素含量的测定

根据提取液中各种色素对可见光光谱吸收的不同,使用分光光度计测量叶绿素含量^[12]。称取 0.1 g(精确到 0.001 g)鲜样,放入具塞试管,加入混合浸提剂(无水乙醇:丙酮 = 1:1)20 mL,加盖后置于暗处,浸泡至叶片完全变白,用浸提剂定容后,以浸提剂做空白,在 663、646、470 nm 下比色。计算公式为:

$$Ca \text{ (mg/L)} = 12.21A_{663} - 2.81A_{646};$$

$$Cb \text{ (mg/L)} = 22.9A_{646} - 4.68A_{663};$$

$$C_{a+b} = Ca + Cb;$$

$$Cx \text{ (mg/L)} = (1000A_{470} - 3.27Ca - 104Cb)/229.$$

式中, C_a 、 C_b 、 C_{a+b} 、 C_x 分别为叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素的浓度; A_{663} 、 A_{646} 、 A_{470} 分别为色素提取液在波长 663、646、470 nm 下的吸光度。

1.3.2 数据分析

数据经 Microsoft Excel 处理后作图,用 STATISTICA 统计软件对测定数据进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 通海县烤烟大田生长期各采样时段 UV-B 辐射强度观测平均值

经测定,各时间段 UV-B 辐射强度在波动中呈减

弱趋势,8月1日前,波动幅度较大,位于 0.30 mW/cm^2 与 0.65 mW/cm^2 之间,6月16日(团棵后期)UV-B 辐射达最高值 0.602 mW/cm^2 ,6月28日(旺长期)为最低值 0.306 mW/cm^2 。整个波动强度范围围绕 0.42 mW/cm^2 这一强度上下波动。在这一时段内出现明显的3个峰值期,第1次峰值出现在6月16日,第2个峰值出现在7月10日(封顶期),第3个峰值出现在7月22日(成熟初期)。出现3个峰值的间隔时间从24 d减少为12 d,峰值之间的间隔时间逐渐缩短,依次下降,强度分别为 0.602 mW/cm^2 、 0.537 mW/cm^2 和 0.45 mW/cm^2 。8月1日后 UV-B 辐射强度下降趋势趋于平稳(见表1)。

表1 通海试验点 UV-B 辐射强度平均值(2008年5月18日~8月22日)
Table 1 The average value of UV-B radiation intensity in Tonghai (18th May ~22nd Aug, 2008)

时间段 Time-period	5.18 ~ 6.16	6.17 ~ 6.28	6.29 ~ 7.10	7.11 ~ 7.22	7.23 ~ 8.1	8.2 ~ 8.7	8.8 ~ 8.15	8.16 ~ 8.22
UV-B 辐射强度平均值 The average value of UV-B radiation intensity (mW/cm^2)	0.602	0.306	0.537	0.389	0.450	0.383	0.349	0.323

2.2 UV-B 辐射与烤烟 chl a 的含量变化

在 UV-B 滤减条件下,烟草生育期 chl. a 含量总体呈波动下降趋势,与 UV-B 辐射强度总体变化趋势相一致,但两者基本呈反向波动变化(7月10日除外),如:6月16日,8月1日,当 UV-B 辐射强度相对较高时,chl. a 含量呈现下降趋势;6月28日、7月22日,当 UV-B 辐射强度相对较低时,chl. a 含量呈现相对上升趋势,表明 UV-B 辐射强度的动态变化与 chl. a 含量存在反向变化关系(见图2)。相关分析 chl. a 含量与 UV-B 辐射强度差异不显著, T1、T2、T3、CK 同 UV-B 相关系数分别为 0.587、0.450、0.572、0.497。

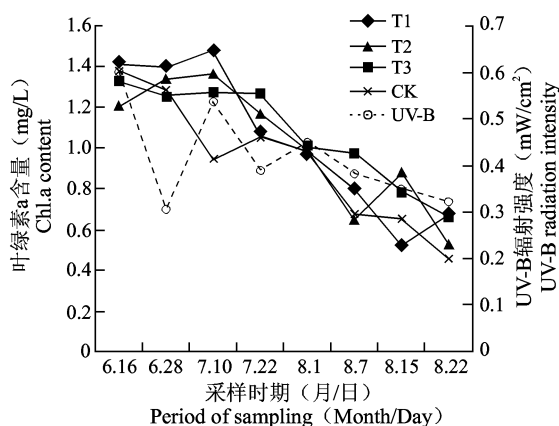


图2 UV-B 辐射与烤烟 chl. a 含量变化趋势
Fig. 2 Variation trend of UV-B radiation and chl. a content of flue-cured tobacco

对照 CK 的 chl. a 含量在整个生育期内有两个突降阶段,即6月28日~7月10日和8月1日~8月7日,前一阶段,对照与所有进行滤减的处理之间呈反向变化,7月10日最为明显;后一阶段,对照与所有进行滤减的处理之间基本呈同向变化。从6月28日~7月10日,进行滤减的处理其 chl. a 含量高于对照,具体为: $T1 > T2 > T3 > CK$,从变化趋势上看,滤减25%左右的处理和滤减50%左右的处理之间波动趋势较为稳定一致。T3 的 chl. a 含量变化曲线下下降速率较慢,是所有处理中变化相对最为平缓的一条,7月10日前其 chl. a 含量低于其他两个处理,7月10日后(8月15日除外),T3 的 chl. a 含量基本高于其他处理类型。

2.3 UV-B 辐射与烤烟 chl. b 的含量变化

在烟草主要生育期 UV-B 滤减条件下 chl. b 含量总体呈波动下降趋势,类似 chl. a 变化情况(见图3)。8月1日前各个处理间变化趋势较为一致。在整个生育期内,对照 CK 的 chl. b 含量只有一个较明显的突降阶段,即8月1日~8月7日,但降幅较小。T3 的 chl. b 含量变化曲线在所有处理中相对稳定,7月10日前,其 chl. b 含量略低于 T1 和 T2,7月10日后,chl. b 含量相对较高(8月1日除外),这与 chl. a 变化极为相似。T2 的 chl. b 含量变化有两个明显的峰值期:7月10日与8月15日,其 chl. b 含量几乎是同一时期所有处理中最高的。T1 的 chl. b 含量

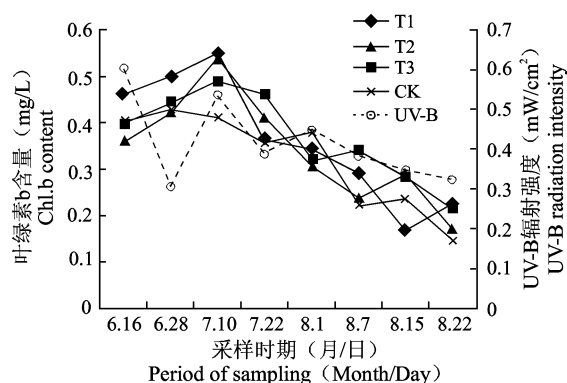


图3 UV-B辐射与烤烟 chl. b 含量变化趋势

Fig. 3 Variation trend of UV-B radiation and chl. b content of flue-cured tobacco

总体上类似于 T2 的变化。从变化趋势上看, chl. b 变化趋势与 chl. a 总体变化趋势十分相似, 但变化程度存在差异, 即前者波动较大, 后者则较为缓和。相关分析表明, chl. b 含量与 UV-B 辐射强度差异不显著, T1、T2、T3、CK 同 UV-B 相关系数分别为 0.541、0.451、0.414、0.522。

2.4 UV-B 辐射与烤烟 chl. (a + b) 含量及 chl. a 与 chl. b 含量比值变化

实验表明, 叶绿素含量与 UV-B 辐射强度呈反向变化关系(见图4), 在烟草生育期总体呈现波动下降趋势, 与 UV-B 辐射强度变化趋势相一致。值得一提的是, 叶绿素总量变化趋势与叶绿素 a 含量变化趋势极为吻合。

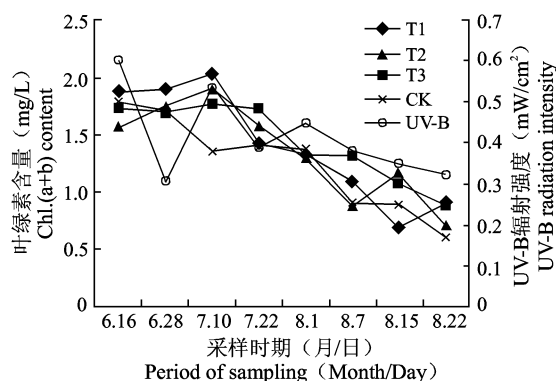


图4 UV-B辐射与烤烟 chl. (a + b) 含量变化趋势

Fig. 4 Variation trend of UV-B radiation and chl. (a + b) content of flue-cured tobacco

烟草生育期不同 UV-B 辐射处理下 chl. a 与 chl. b 比值(chl. a : chl. b)的波动幅度较小且趋势平缓(见图5)。7月22日前, chl. a 与 chl. b 比值围绕着 UV-B 辐射强度上下交替波动, 3类 UV-B 辐射滤减处理与对照 CK 变化趋势基本一致。7月22日后, 不同处理之间开始出现各自的变化规律, 两类曲线逐渐反向分离。总体来看, 在整个生育期中 CK

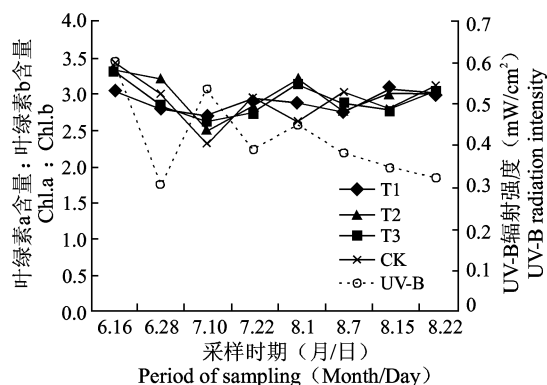


图5 UV-B辐射与烤烟 chl. a 与 chl. b 含量比值变化趋势

Fig. 5 Variation trend of UV-B radiation and chl. a : chl. b of flue-cured tobacco

的 chl. a 与 chl. b 的比值与 UV-B 反向变化关系较明显, 尤其在中前期更突出。

2.5 UV-B 辐射与烤烟类胡萝卜素含量变化

实验还表明, 类胡萝卜素含量总体变化呈现波动下降趋势(图6)。7月10日几乎所有处理的类胡萝卜素含量达到整个生育期的最高值。7月22日前, 所有处理的类胡萝卜素含量与 UV-B 辐射强度同向变化, 两者波动状况极为一致。T1、T3 类胡萝卜素与 UV-B 相关性高, 达显著水平($P < 0.05$), 相关系数为 0.768 和 0.833, 而 CK 与 T2 相关系数分别为 0.589、0.687。从变化速率上看出, 类胡萝卜素含量波动下降速率低于 UV-B 辐射强度。而7月22日后, 所有处理的类胡萝卜素含量波动下降速率高于 UV-B 辐射强度, 推测7月22日是这两类变化曲线的拐点。这与叶绿素含量变化曲线情况极为不同。

在整个大田生育期内, 7月22日前, T3 的类胡萝卜素与其他处理相比含量最低, 而对照 CK 则相对较高, 7月22日后 T3 逐渐高于其他处理, 而 CK 于6月28日就开始下降, 提前了近25 d。7月10日后, T2 的含量最高, 变化趋势也最剧烈, 并于7月10

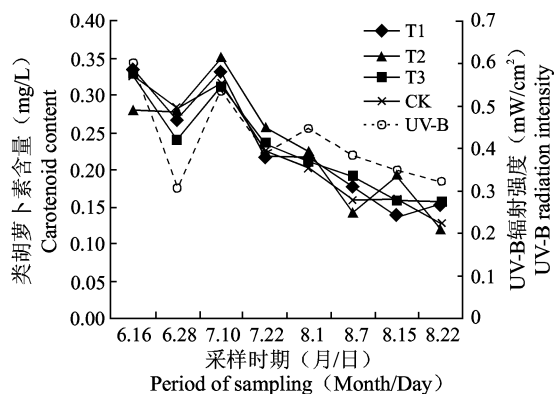


图6 UV-B辐射与烤烟类胡萝卜素含量变化趋势

Fig. 6 Variation trend of UV-B radiation and carotenoid content of flue-cured tobacco

日与8月15日分别出现两个峰值。所有处理下的类胡萝卜素含量与对照相比差异极显著($P < 0.01$), T1、T2、T3 相关系数分别为:0.972、0.928 和 0.959。

3 讨论

有研究表明,在80%左右全光照条件下,烤烟的生长指标变化不大^[13]。从实验结果看出,整个生育期内,随着 UV-B 辐射强度的周期改变,烤烟光合色素含量呈现相应变化,两者之间存在一定的相关性,3类光合色素的绝对含量关系为 chl. a > chl. b > 类胡萝卜素。在不同强度的 UV-B 辐射下,3类光合色素对 UV-B 变化响应存在明显差异,不仅表现在含量上,还表现在烤烟各个生长阶段的动态变化上。整个生育期内,从变化趋势上比较,chl. a 的变化频率、幅度远远大于其他两类光合色素。虽然类胡萝卜素的变化频率、幅度小于其他两类光合色素,但在生长初期,其含量随 UV-B 辐射强度的变化而变化,与之呈现极好的正相关性,滤减程度最高的处理 T3 的相关系数(0.833)是所有处理中最大的,这表明 UV-B 强度越高,类胡萝卜素合成代谢越旺盛。这也从另外的角度说明了类胡萝卜素的敏感性与 chl. a 不同的敏感原因,即:存在于类胡萝卜素分子中的共轭双键系统决定了在光谱紫外区域的强烈吸收,类胡萝卜素一方面可吸收过多的光能,避免叶绿素的光氧化,另一方面,可通过直接吸收紫外辐射,减少紫外线对植物的伤害^[14,15]。作为带有保护性质的辅助光合色素,其保护性的发挥要依靠信号因子的传递,UV-B 作为一种信号因子激发了一系列的防御反应^[16,17],前期类胡萝卜素敏感度高,UV-B 作为信号因子激发防御反应,两者变化呈良好的正相关关系,然而 UV-B 辐射对植物的胁迫有累积效应,较长时间内,前期过高的辐射带来的影响会在生长后期放大表现,原因可能是植物自身防御系统随着植株生长进入衰亡阶段而衰退、适应性下降,损伤与保护机能无法平衡所致,使得类胡萝卜素合成含量变化没有前期所表现的特征。

团棵后期、旺长期,烤烟代谢水平高,主要进行营养生长,光合色素含量较高,此时期为6月中旬至7月上旬,紫外辐射处于增强阶段,并且波动剧烈。当 UV-B 辐射较强时,处理同对照相比,光合色素含量处于相对较高的水平,说明较强的 UV-B 辐射会减少光合色素含量,这与大量室内增强实验的结果类似,短期内较高强度的 UV-B 辐射照射将使光合

色素含量相对下降^[18,19]。研究表明,长时期生长在较高海拔的植物会形成对较强辐射的适应性,对辐射没有低海拔地区植物敏感^[20]。本试验研究发现,UV-B 辐射与叶绿素含量相关但不显著,而类胡萝卜素与 UV-B 相关达到显著($P < 0.05$),原因有可能在于长期生长在高原地区的烤烟形成了对紫外辐射的适应性。UV-B 辐射对光合色素的影响要考虑植株所处生长时期及其所处的生理状态。

chl. a 与 chl. b 的比值可反映叶绿体中类囊体的垛叠程度,即垛叠状态的类囊体膜比例的大小。比值越高说明类囊体的垛叠程度高,即整个光合系统结构完整,具备进行光合能力的功能。有研究表明,叶绿素 a/b 比值与最大光合能力呈正相关,而与强辐射下的光抑制呈负相关^[21]。本试验中,整个生育期两者的比值相对比较稳定,在 UV-B 滤减条件下,烤烟叶绿体的结构没有受到严重损害,这是否可以暗示生长初期 UV-B 作为调节信号因子的程度大于其作为损伤信号因子的程度等还有待于进一步研究。师生波等^[22]对高山植物光合适应性研究表明,高山植物比低海拔植物具有较低的叶绿素含量,且 chl. a:chl. b 升高。许多进行增强 UV-B 的研究表明,与对照相比较,chl. a:chl. b 升高^[23]。本试验结果表明,在烤烟现蕾期至成熟采收期(7月初至8月底)同未进行滤减的处理相比,当 UV-B 辐射强度较高时,所有进行滤减处理的比值高于对照,同时还观察到当 UV-B 辐射强度较低时,所有进行滤减处理的比值低于对照。chl. a 与 chl. b 的比值与辐射剂量并非呈单一的线性关系,而是在一定的范围内才出现特定的线性关系,这是否揭示 UV-B 辐射作为特殊的环境因子,在植物特定生理代谢阶段可能存在不同的特定阈值范围。而且对照与 UV-B 呈反向变化的关系比其它三类处理表现的更明显,即7月22日前,chl. a:chl. b 比值围绕着 UV-B 辐射强度上下交替波动,8月1日后,UV-B 辐射强度平稳下降,chl. a:chl. b 比值呈反向变化。其原因可能是在生育前期,chl. a 对 UV-B 较为敏感,在 UV-B 辐射影响下其降低程度大于 chl. b。这与 Li^[24]对20个小麦品种进行研究发现有13个品种的叶绿素有明显变化,chl. a 降低的程度大于 chl. b 的情况类似。此外,前期类胡萝卜素对 UV-B 也很敏感,使得 chl. a、chl. b 两类光合色素在类胡萝卜素等一系列保护机制作用下波动,而后期 chl. a 与 chl. b 虽然比值变化不大,但 chl. a 与 chl. b 的含量呈下降趋势,并且很可能是由 UV-B 的累积损伤效应所致,表现为

chl. a 下降幅度明显降低,而 chl. b 含量波动状况较为缓和,两者比值才趋于较稳定状态,表明在不同 UV-B 辐射胁迫下,各类色素之间协同机理的复杂性。

参考文献:

- [1] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [2] 周党卫, 韩发, 滕中华, 朱文琰, 师生波. UV-B 辐射增强对植物光合作用的影响及植物的相关适应性研究[J]. 西北植物学报, 2002, 22 (4): 1004 - 1010.
- [3] 张友胜, 张苏峻, 李镇魁. 植物叶绿素特征及其在森林生态学研究中的应用[J]. 安徽农业科学, 2008, 36 (3): 1014 - 1017.
- [4] 王镜岩, 朱圣庚, 徐长法. 生物化学下册[M]. 第3版. 北京: 高等教育出版社, 2002: 201 - 205.
- [5] Tracewell C A, Vrettos J S, Bautista J A, Frank H A, Brudvig G W. Carotenoid photooxidation in photosystem II [J]. *Arch Biochem Biophys*, 2001, 385 (1): 61 - 69.
- [6] Premkumar A, Kulandaivelu G. Photosynthetic characteristics of five rice cultivars grown under increased solar UV-B radiation [J]. *Biologia Plantarum*, 1998, 41 (4): 533 - 538.
- [7] 黄少白, 刘晓忠, 戴秋杰, 王志霞. 紫外光 B 辐射对菠菜叶片脂质过氧化作用的影响[J]. 植物学报, 1998, 40 (6): 542 - 547.
- [8] Li X (李鑫), Jia S J (贾顺姬), Jian J (简嘉), Lin M Y (林孟仪), Li Q A (李骑昂), Huang X C (黄晓春), Zhang C (张超), Zhang R Q (张荣庆), Zhang G Y (张贵友). Physiological defense mechanism of *Ligularia intermedia* against UV-B radiation on Dongling Mountain [J]. *Tsinghua Science and Technology*, 2003, 8 (4): 481 - 486.
- [9] 师生波, 贲桂英, 赵新全, 韩发. 增强 UV-B 辐射对高山植物麻花苣荬净光合速率的影响[J]. 植物生态学报, 2001, 25 (5): 520 - 524.
- [10] Lud D, Huiskes A H L, Moerdijk T C W, Rozema J. The effects of altered levels of UV-B radiation on an Antarctic grass and lichen [J]. *Plant Ecology*, 2001, 154: 89 - 99.
- [11] 周平, 陈宗瑜. 云南高原紫外辐射强度变化时空特征分析[J]. 自然资源学报, 2008, 23 (3): 487 - 493.
- [12] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 36 - 39.
- [13] 刘国顺, 乔新荣, 王芳, 杨超, 郭桥燕, 云菲. 光照强度对烤烟光合特性及其生长和品质的影响[J]. 西北植物学报, 2007, 27 (9): 1833 - 1837.
- [14] Caldwell C R, Britz S J. Effect of supplemental ultraviolet radiation on the carotenoid and chlorophyll composition of green house-grown leaf lettuce (*Lactuca sativa* L.) cultivars [J]. *J Food Compos Anal*, 2006, 19: 637 - 644.
- [15] 黎峥, 段舜山, 武宝环. UV-B 对两种藻光合色素和多糖含量的影响[J]. 生态科学, 2003, 22 (1): 42 - 44.
- [16] 刘敏, 李荣贵, 范海, 杜桂彩. UV-B 辐射对烟草光合色素和几种酶的影响[J]. 西北植物学报, 2007, 27 (2): 291 - 296.
- [17] Sävénstrand H, Brosché M, Strid Å. Ultraviolet-B signalling: *Arabidopsis* brassinosteroid mutants are defective in UV-B regulated defence gene expression [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2004, 42: 687 - 694.
- [18] 李元, 祖艳群, 高召华, 高光凯. UV-B 辐射对报春花的生理生化效应[J]. 西北植物学报, 2006, 26 (1): 179 - 182.
- [19] Yao Y N, Xuan Z Y, Li Y, He Y M, Korpelainen H, Li C Y. Effects of ultraviolet-B radiation on crop growth, development, yield and leaf pigment concentration of tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) under field conditions [J]. *Europ J Agronomy*, 2006, 25: 215 - 222.
- [20] 卢存福, 贲桂英. 高海拔地区植物的光合特性[J]. 植物学通报, 1995, 12 (2): 38 - 42.
- [21] Anderson J M. Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes [J]. *Annu Rev Plant physiol*, 1986, 37: 93 - 136.
- [22] 师生波, 贲桂英, 韩发. 不同海拔地区紫外线 B 辐射状况及植物叶片紫外线吸收物质含量的分析[J]. 植物生态学报, 1999, 23 (6): 529 - 535.
- [23] 吴兵, 韩发, 岳相国, 师生波, 王学英. 长期增强 UV-B 辐射对高寒草甸植物光合速率和抗氧化系统的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25 (10): 2010 - 2016.
- [24] Li Y, Zu Y Q, Chen J J, Chen H Y, Yang J L, Hu Z D. Intraspecific differences in physiological response of 20 wheat cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation under field conditions [J]. *Environ Exp Bot*, 2000, 44 (2): 95 - 103.