

紫外线-B 辐射增强对葡萄叶片抗氧化系统的影响

吴业飞^{1,2}, 吴鲁阳³, 张振文^{1,2}

(1 西北农林科技大学 葡萄酒学院, 陕西 杨凌 712100; 2 陕西省葡萄与葡萄酒工程技术研究中心, 陕西 杨凌 712100;

3 陕西科技大学 研究生部, 陕西 咸阳 710021)

【摘要】【目的】为葡萄 UV-B 辐射的适应机制研究及抗紫外线品种的选育提供科学依据。【方法】在室外自然光的基础上,用 $0 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ (CK)、 $10.8 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ (T1)、 $25.6 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ (T2) 3 种强度紫外线-B (UV-B, 280~320 nm) 辐射处理葡萄植株 30 d, 研究 UV-B 辐射增强对葡萄叶片抗氧化系统的影响。【结果】在整个辐射处理期间, T1 处理叶片的超氧化物歧化酶(SOD)活性总体高于 CK, T2 处理叶片的 SOD 活性较 CK 有先升高后降低的变化趋势; T1 和 T2 处理葡萄叶片的过氧化氢酶(CAT)活性均呈不断降低的变化趋势, 过氧化物酶(POD)活性呈现出先升高后降低再升高的变化趋势。UV-B 辐射处理组(T1 和 T2)类胡萝卜素(Car)含量在辐射初期(6~12 d)均低于 CK, 且差异不显著, 但在辐射第 30 天显著高于 CK。T1 处理与 CK 抗坏血酸(ASA)含量均呈逐渐升高的趋势; 在辐射初期(6~9 d), T2 处理 ASA 含量低于 CK, 随着辐射量的累积, 其 ASA 含量逐渐升高, 24 d 后呈下降趋势。随着辐射时间的延长, 叶片中丙二醛(MDA)的含量明显增加, 且始终为 $T2 > T1 > CK$ 。UV-B 辐射处理 30 d 后, CAT、POD 活性升高, Car、MDA 含量增加, ASA 含量降低, 而 SOD 活性变化不大。【结论】UV-B 辐射增强对葡萄叶片的抗氧化系统产生了影响, 这可能是在 UV-B 辐射下活性氧的积累引起的。

【关键词】 葡萄叶片; UV-B 辐射; 抗氧化系统; 丙二醛

【中图分类号】 S663.1

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2008)12-0161-06

Effect of enhanced Ultraviolet-B radiation on antioxidant systems in grapevine seedling leaves

WU Ye-fei^{1,2}, WU Lu-yang³, ZHANG Zhen-wen^{1,2}

(1 College of Enology, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2 Shaanxi Engineering Research Center for Viti-Viniculture, Yangling, Shaanxi 712100, China;

3 Graduate Faculty, Shaanxi University of Science and Technology, Xi'an, Shaanxi 710021, China)

Abstract: 【Objective】The study was done to reveal the changes of antioxidant systems in grapevine seedling leaves and to provide supports for the investigation of the adaption mechanism of grapevine to UV-B radiation and selection of anti-ultraviolet varieties. 【Method】On the basis of the natural light of the outdoor, the changes of antioxidant systems in grapevine seedling leaves exposed to three radiations of $0 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ (CK), $10.8 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ (T1) and $25.6 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ (T2) of ultraviolet-B radiation (UV-B, 280 to 320 nm) were studied. 【Result】The activities of SOD were higher than that of CK except for the 24 days under T1 treatment; under the treatment of T2, the earlier changes of SOD activation was strengthened, and its activities were weakened with the radiated time lengthened. During the whole treatment, the activities of CAT gradually decreased in the order of $T1 > T2 > CK$. The activities of POD were heightened at the first

* [收稿日期] 2008-01-11

[基金项目] 陕西省“13115”科技创新工程重大科技专项计划(2007ZDKG-09)

[作者简介] 吴业飞(1982-), 男, 山东临沂人, 在读硕士, 主要从事葡萄生理生化研究。

[通讯作者] 张振文(1960-), 男, 陕西耀县人, 教授, 博士生导师, 主要从事葡萄育种及生理生化研究。

E-mail: zhangzhw60@163.com

12 days under T1 treatment, and began to reduce till the radiation of 18 days, subsequently, its activities turned to elevate all through; under T2 treatment, POD activity was remarkably increased, and the highest relative content presented at the radiation of 18 days was 243.33% compared with CK. Relative contents of Car were less than that of CK at the earlier stage of radiation and no significant difference. But the contents were significantly higher than that of CK eventually. The contents of ASA gradually increased under T1 radiation, and the same with CK; its contents were lower than that of CK at the earlier stage of T2 radiation, however, with the increase of accumulation, ASA contents were more than that of CK and its relative contents gradually decreased. The MDA contents of the treatments noticeably increased with the accumulating of radiation, and always in the order of T2>T1>CK. After accumulative radiation of 30 days, the CAT and POD activities tended to increase, the contents of Car and MDA elevated, the reverse was true in ASA. The activities of SOD almost remained constant. 【Conclusion】 The analysis indicates that the accumulation of Reactive Oxygen Species (ROS) induced by UV-B radiation may influence the biosynthesis of antioxidant systems.

Key words: grapevine leaf; UV-B radiation; antioxidant system; MDA

自 1985 年南极臭氧空洞被发现以来,大气平流层中臭氧层的破坏,已成为人们最关注的全球环境问题之一^[1]。由此引起的紫外线-B(UV-B)增加对植物的影响,也成为生态学的一个研究热点。有研究表明,紫外线辐射到达地表的剂量与大气臭氧浓度有关,臭氧浓度每减少 1%,地表的 UV-B 辐射将增加 2%^[2]。UV-B 辐射的增加,不仅会导致植物生长发育和生理生化过程发生一系列的变化^[3],而且对植物有胁迫效应,Murphy^[4]认为,植物膜系统是 UV-B 胁迫伤害的靶位,而膜脂过氧化是其标志。目前普遍认为,抗氧化系统是高等植物清除活性氧的重要防御系统。UV-B 增强引起的植物叶绿体伤害、生物量减少等,与活性氧的代谢紊乱相关,因此能否及时消除细胞内活性氧的伤害,从某种程度上就意味着植物能否适应环境^[5-6]。

然而,目前有关 UV-B 辐射增强对植物抗氧化系统影响的研究并不多,且主要集中在生育期较短的农作物(如小麦、水稻等)方面,对于木本植物的研究还是空白;而且不同试验方法和不同材料的研究结果也有差异。本试验研究了不同强度 UV-B 辐射对葡萄抗氧化系统的影响,并探讨了其变化的原因,以期对葡萄 UV-B 辐射的适应机制研究及抗性品种的选育提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料与处理方法

1.1.1 供试材料 试验于 2005-05~12 进行。葡萄品种为欧洲葡萄(*V. vinifera* L.)赤霞珠(Cabernet Sauvignon),幼苗为 2005 年当年扦插苗。5 月

下旬,从苗圃移栽生长势一致的赤霞珠幼苗 120 株,进行盆栽。试验用盆直径 25 cm,高 20 cm;每盆配制土(*m*(搂土):*m*(营养土)=3:2) 8.5 kg。试验前从中选取 90 株生长一致的幼苗,随机分为 3 组,对选取的幼苗自新梢生长点下第 5~9 枚全展叶进行标记。08-19 开始进行 UV-B 辐射处理,每天处理 7 h(9:00~16:00),累计处理 30 d(阴雨天气终止 UV-B 辐射处理)。试验期间,每累计辐射处理 6 d,随机采集各组内 6 株扦插苗的标记叶片(每节位取 3 枚,共 15 枚叶片)进行相关指标的测定。

1.1.2 UV-B 辐射处理 UV-B 光源由 8 支 40 W 中波紫外线灯组成(购于北京电光源研究所),发射光谱为 280~320 nm,主峰值为 308 nm。将可调高度的 UV 灯管架于葡萄植株正上方,用双通道 UV-B 紫外辐照计(北京师范大学光电仪器厂生产)测定 297 nm 处的紫外辐射强度(以植株顶部计)。根据植株生长情况,不断调整灯管与葡萄植株顶部之间的高度(间距为 30~50 cm),确保增加辐射强度的恒定性。试验共设 3 个处理:CK 为对照组,只接受自然光照辐射,即 UV-B 辐射强度为 0 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$; T1、T2 为人工增加 UV-B 辐射处理组,辐射强度分别为 10.8 和 25.6 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ 。

1.2 测定项目与方法

类胡萝卜素(Car)含量参照李合生等^[7]的方法测定。采用氮蓝四唑(NBT)法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性,钼蓝比色法测定抗坏血酸(ASA)活性^[7-8]。丙二醛(MDA)含量参照高俊凤^[8]的方法测定,其中,Car、

ASA 与 MDA 的含量均以样品鲜重表示。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射增强对葡萄叶片超氧化物歧化酶 (SOD) 活性的影响

植物在逆境下出现的伤害或植物对逆境的不同抵抗能力,往往与植物体内的 SOD 活性水平有关。SOD 具有清除超氧阴离子(O_2^-),减轻膜脂过氧化的作用。图 1 表明,两种 UV-B 辐射强度对 SOD 活性均有一定的影响。在辐射处理 30 d 内,T1 处理的 SOD 活性总体高于 CK,但升高幅度不明显,最多升高了 12.93%。T2 处理的 SOD 活性呈先升高后降低的变化趋势,最高值出现在第 12 天,较 CK 升高了 71.09%;随后迅速下降,最低值出现在第 24 天,仅为 CK 的 86.76%,辐射前期(6~12 d)T2 处理的 SOD 活性增加,有助于清除 O_2^- ,但后期(12~30 d)

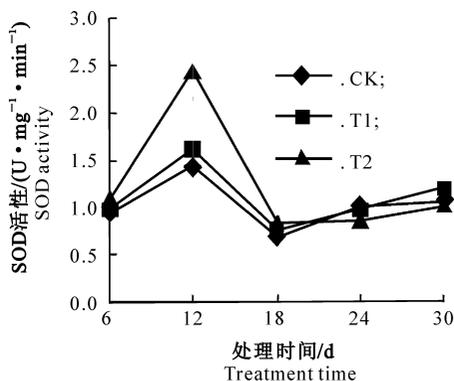


图 1 UV-B 辐射增强对葡萄叶片 SOD 活性的影响

Fig.1 Effect of enhanced UV-B radiation on the activity of SOD in grape leaves

2.3 UV-B 辐射增强对葡萄叶片过氧化物酶 (POD) 活性的影响

通常认为,POD 与 CAT 共同承担着清除植物体内 H_2O_2 的作用。图 3 表明,两种辐射强度下,POD 活性的总体变化趋势为 $T2 > T1 > CK$ 。T1 处理下的 POD 活性呈明显“S”型变化;在 T2 处理下,POD 活性较 T1 处理有明显的升高,最高值出现在第 12 天,相对于 CK 升高了 243.22%。辐射处理 30 d 内,T2 处理的 POD 活性较 CK 平均升高 118.08%,对于清除植物体内的 H_2O_2 有较强的促进作用。

2.4 UV-B 辐射增强对葡萄叶片抗坏血酸(ASA)含量的影响

ASA 既是植物体内非酶促活性氧清除剂中的

T2 处理的 SOD 活性迅速下降,则不可避免地造成 O_2^- 在植株体内积累,对植物膜脂产生过氧化胁迫。

2.2 UV-B 辐射增强对葡萄叶片过氧化氢酶 (CAT) 活性的影响

CAT 与 H_2O_2 专一结合,将 H_2O_2 转化为 H_2O 和 O_2 ,避免 H_2O_2 在植物体内的积累,其与 SOD 共同作用,可使植物体内的活性氧维持在一个较低的水平,防止活性氧产生毒害。图 2 表明,两种辐射强度下,CAT 活性变化与 CK 呈现出相同的变化趋势,且始终表现为 $T1 > T2 > CK$ 。在 T1 处理下,CAT 活性呈逐渐下降趋势,在辐射处理 30 d 内,与 CK 和 T2 处理相比,T1 处理的 CAT 活性较高,这有助于防止活性氧毒害的产生。辐射处理 6~12 d,T2 处理的 CAT 活性缓慢降低,12 d 后,随处理时间的延长,其 CAT 活性明显降低,防止活性氧毒害的能力逐渐减弱。

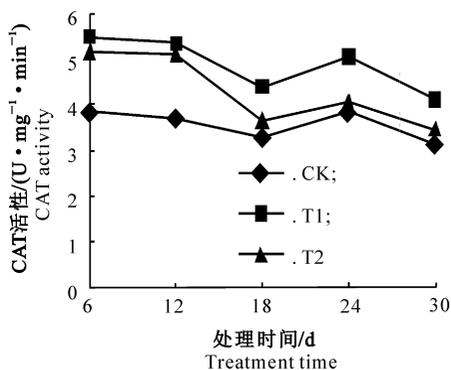


图 2 UV-B 辐射增强对葡萄叶片 CAT 活性的影响

Fig.2 Effect of enhanced UV-B radiation on the activity of CAT in grape leaves

重要抗氧化剂,能有效清除植物体内 O_2^- 和 $\cdot OH$,也是单线态氧(1O_2)的猝灭剂,可以清除膜脂过氧化过程中产生的多聚不饱和脂肪酸(PUFA)自由基,因而具有多种抗氧化功能。

图 4 表明,T1 处理与 CK ASA 含量的变化趋势基本一致,但 T1 处理的 ASA 含量始终低于 CK。辐射处理初期(6~9 d),T2 处理的 ASA 含量明显低于 CK,但随处理时间的增加,UV-B 辐射量累积,其 ASA 含量逐渐增加,于辐射处理的第 24 天,ASA 含量达到最高值,此后又呈缓慢降低的趋势。

2.5 UV-B 辐射增强对葡萄叶片类胡萝卜素(Car)含量的影响

Car 是叶绿体色素的三大类色素之一,一方面,其具有收集光能的作用,并将吸收的光能传递给叶

绿素 a,使其发出荧光;另一方面,其是植物体内最重要的 1O_2 猝灭剂,可以保护叶绿素免受光氧化的损伤,本试验将其作为防止叶绿素光氧化作用的指标,即一种抗氧化剂进行研究。

图 5 表明,在处理初期(6~12 d),UV-B 辐射处理组的 Car 含量均低于 CK,但与 CK 无显著差异;随着处理时间增加,UV-B 辐射处理组的 Car 含量均不断增加,且 $T_2 > T_1 > CK$;辐射累计处理 30 d 时,T1 和 T2 处理叶片的 Car 含量与 CK 差异均达到显著水平,但 T1 与 T2 处理间差异不显著,这对防止 UV-B 辐射增强所引起的叶绿素光氧化起到了一定的作用。

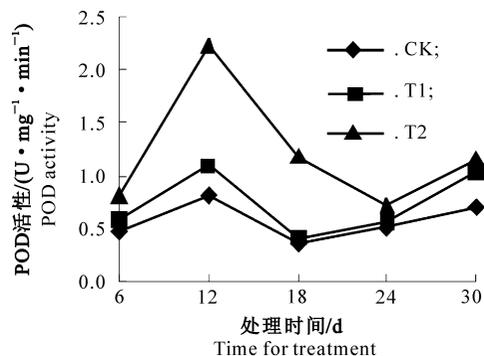


图 3 UV-B 辐射增强对葡萄叶片 POD 活性的影响
Fig. 3 Effect of enhanced UV-B radiation on the activity of POD in grape leaves

2.6 UV-B 辐射增强对葡萄叶片丙二醛(MDA)含量的影响

MDA 含量是衡量植物在逆境中膜脂过氧化程度的重要指标之一。图 6 表明,在 UV-B 辐射增强条件下,葡萄叶片中的 MDA 含量明显升高,MDA 的含量与辐射强度成正比。随着辐射剂量的不断增加,MDA 含量有明显的累积效应,MDA 含量始终表现为 $T_2 > T_1 > CK$ 。累计辐射处理 30 d 时,T1、T2 处理叶片 MDA 含量分别较 CK 高出 49.93% 和 96.85%,表明 UV-B 辐射增强诱使葡萄叶片生物膜发生了膜脂过氧化。

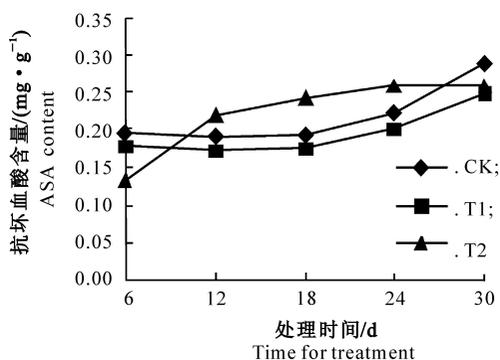


图 4 UV-B 辐射增强对葡萄叶片 ASA 含量的影响
Fig. 4 Effect of enhanced UV-B radiation on ASA content in grape leaves

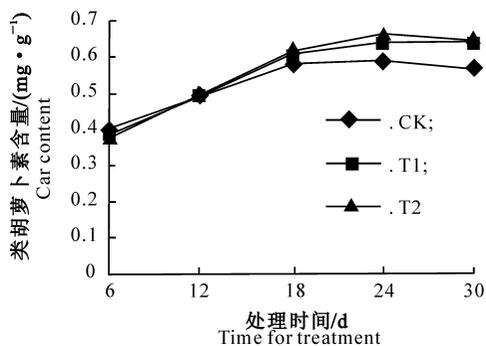


图 5 UV-B 辐射增强对葡萄叶片 Car 含量的影响
Fig. 5 Effect of enhanced UV-B radiation on Car content in grape leaves

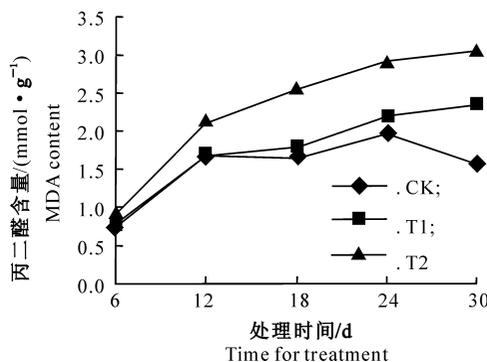


图 6 UV-B 辐射增强对葡萄叶片 MDA 含量的影响
Fig. 6 Effect of enhanced UV-B radiation on MDA content in grape leaves

3 讨论

在植物体内,抗氧化酶和抗氧化物质共同构成了活性氧清除系统,活性氧(包括 O_2^- 、 H_2O_2 、 1O_2 等)导致的氧化胁迫是不能避免的。在正常的生理条件下,植物体内活性氧的产生与清除处于一种动

态平衡,以保持体内正常的代谢过程,这主要是高等植物体内抗氧化系统在灭活活性氧中起了重要作用^[9]。植物体内的活性氧清除系统包括:保护酶系统和非酶促活性氧清除剂,保护酶系统主要是 SOD、CAT、POD 等;非酶促活性氧清除剂则主要包括 ASA、Car、 V_E 、谷胱甘肽(GSH)等非酶类^[10-11]。

在保护酶系统中,SOD将 O_2^- 歧化为 H_2O_2 和 O_2 ,因 H_2O_2 和 O_2^- 可以产生毒性更强的 $\cdot OH$,因此要防止活性氧伤害就必须将 H_2O_2 和 O_2^- 迅速清除;植物体内的CAT和POD则主要清除 H_2O_2 ,它们将 H_2O_2 还原成为 H_2O 。SOD、CAT和POD相互协调,才能有效地清除代谢过程中产生的活性氧,使生物体内活性氧维持在一个较低的水平,防止活性氧引起的膜脂过氧化以及其他伤害。在非酶促活性氧清除剂中,ASA是植物体内清除活性氧的重要物质,具有多种抗氧化功能,可溶性ASA在保护植物免受氧化损伤过程中有着至关重要的作用^[12-13]。Car是高能短波辐射的猝灭剂,其既可以通过与三线态叶绿素作用防止 1O_2 的产生,也可将已经产生的 1O_2 转变成基态氧分子,因而能保护光系统免受光氧化的损害^[14]。

本试验结果表明,UV-B辐射增强对葡萄叶片的保护酶系统和非酶促活性氧清除剂均产生了一定的影响。在UV-B辐射增强条件下,葡萄植株首先启动了保护酶系统。在辐射处理初期,SOD、POD活性较对照均有较大程度的升高,且与辐射强度表现出正相关;而高强度UV-B辐射处理,对CAT活性产生了一定的抑制作用,表明在辐射初期,SOD、POD和CAT3种酶协同作用有利于清除辐射诱导产生的大量 O_2^- 和 H_2O_2 等活性氧,降低了活性氧的伤害。这与冯国宁等^[15]和陈拓等^[16]提出的在增强UV-B辐射处理下,抗氧化酶活性增强的结论相吻合。但随着辐射时间的延长,抗氧化酶活性逐渐降低,即对活性氧的清除作用逐渐减弱,这有可能导致膜脂过氧化伤害的不断加剧,从而产生其他生理上的连锁性伤害,这与晏斌等^[17]在水稻,以及刘芸等^[18]在栝楼幼苗中的研究结论相一致。本研究中,低强度UV-B辐射处理的ASA含量变化趋势与CK一致,这与刘清华^[19]对银杏的研究结果相一致,这可能与低强度UV-B辐射条件下植物体内活性氧的迅速积累有关^[20],或与低强度UV-B辐射强度下非酶促活性氧清除剂的清除作用未启动,使植株体内产生的活性氧不能得到有效地清除有关。随着辐射时间的延长,UV-B处理组的Car含量不断增加。辐射累计处理30d时,两种强度UV-B辐射条件下,葡萄叶片Car含量与对照差异达到显著水平,表明Car对防止UV-B辐射所引起的叶绿素光氧化有一定作用。这与吴兵等^[21]对高寒草甸植物抗氧化系统的研究结果一致。在高强度UV-B辐射条件下,ASA含量的变化与两种强度UV-B辐射条件下

Car含量的变化一致,均随处理时间延长呈现出逐渐增高的变化趋势。由此可知,在辐射前期保护酶系统起到了主要的抗氧化作用,而辐射后期在抗氧化酶活性整体下降的情况下,葡萄自身有通过非酶促活性氧清除剂,来减少活性氧对其正常生理活动影响的倾向。

本研究中,在UV-B辐射增强条件下,MDA含量明显增加,反映出UV-B辐射量的累积加剧了葡萄叶片细胞的膜脂过氧化。这与Tevini等^[22]和陈拓等^[23]在其他大多植物上的研究结论基本一致。而MDA含量的显著升高,说明UV-B辐射增强对植物膜系统的破坏表现在膜脂过氧化上,并可能破坏了膜结构^[24]。

[参考文献]

- [1] Anderson J G, Toohey D W, Brune W H. Free radicals within the antarctic vortex; the role of CFCs in antarctic ozone loss [J]. Science, 1991, 251: 39-46.
- [2] Scotto J, Cotton G, Urbach F. Biological effective ultraviolet radiation: surface measurements in the Unites States, 1974 to 1985 [J]. Science, 1988, 239: 762-764.
- [3] Caldwell M M, Bronman J F. Effects of increased solar ultraviolet on terrestrial ecosystem [J]. Photochem Photobiol, 1998, 46(6): 40-52.
- [4] Murphy T M. Membranes as targets of ultraviolet radiation [J]. Physiologia Plantarum, 1983, 58(2): 381-388.
- [5] Tevini M, Teramura A H. UV-B effects on terrestrial plants [J]. Photochem Photobiol, 1989, 50: 479-487.
- [6] 李惠梅, 师生波. 增强UV-B辐射对麻花苜叶片的抗氧化酶的影响 [J]. 西北植物学报, 2005, 25(3): 519-524.
Li H M, Shi S B. Effects of enhanced UV-B radiation on antioxidant enzymes in *Gentiana straminea* leaves [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(3): 519-524. (in Chinese)
- [7] 李合生, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
Li H S, Sun Q, Zhao S J, et al. The experimental principle and technology of plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: High Education Press, 2000. (in Chinese)
- [8] 高俊凤. 植物生理学实验技术 [M]. 西安: 世界图书出版社, 2000.
Gao J F. Experimental technology of plant physiology [M]. Xi'an: World Publishing Press, 2000. (in Chinese)
- [9] Willekens H, Van Camp W, Van Montagu M. Ozone, sulfur dioxide and ultraviolet-B have similar effects on mRNA accumulation of antioxidant genes in *Nicotiana plumbaginifolia* [J]. Physiol Plant, 1994, 106: 1007-1014.
- [10] 刘家忠, 龚明. 植物抗氧化系统研究进展 [J]. 云南师范大学学报, 1999, 19(6): 1-11.
Liu J Z, Gong M. Advances in antioxidant systems of plants

- [J]. Journal of Yunnan Normal University, 1999, 19(6): 1-11. (in Chinese)
- [11] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制 [J]. 生物工程学报, 2001, 17(2): 121-125.
Du X M, Yin W X, Zhao Y X, et al. The production and scavenging of reactive oxygen species in plants [J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2001, 17(2): 121-125. (in Chinese)
- [12] Noctor C, Foyer C H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1998, 49: 249-279.
- [13] Forti G, Elli G. The function of ascorbic acid in photosynthetic phosphorylation [J]. Physiol Plant, 1995, 109: 1207-121.
- [14] Demmig-Adams B, Adams W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43: 599-626.
- [15] 冯国宁, 安黎哲, 冯虎元, 等. 增强 UV-B 辐射对菜豆蛋白质代谢的影响 [J]. 植物学报, 1999, 41(8): 833-836.
Feng G N, Aa L Z, Feng H Y, et al. Effects of enhanced UV-B radiation on protein metabolism of bean leaves [J]. Acta Botanica Sinica, 1999, 41(8): 833-836. (in Chinese)
- [16] 陈拓, 任红旭, 王勋陵. UV-B 辐射对小麦抗氧化系统的影响 [J]. 环境科学学报, 1999, 19(4): 451-455.
Chen T, Ren H X, Wang X L. Influence of enhanced UV-B radiation on antioxidant systems in wheat leaves [J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 1999, 19(4): 451-455. (in Chinese)
- [17] 晏斌, 戴秋杰. 紫外线 B 对水稻叶组织中活性氧代谢及膜系统的影响 [J]. 植物生理学报, 1996, 22(4): 373-378.
Yan B, Dai Q J. Effects of ultraviolet-B radiation on active oxygen metabolism and membrane system of rice leaves [J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1996, 22(4): 373-378. (in Chinese)
- [18] 刘芸, 钟章成, Marinus J A W, 等. α -NAA 和 UV-B 辐射对栝楼幼苗光合色素及保护酶活性的影响 [J]. 生态学报, 2003, 23(1): 8-13.
Liu Y, Zhong Z C, Marinus J A W, et al. Effects of α -NAA and UV-B radiation on photosynthetic pigments and activities of protective enzymes in *Trichosanthes kirilowii maxim* leaves [J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(1): 8-13. (in Chinese)
- [19] 刘清华. 紫外线-B(UV-B)辐射增强下银杏(*Ginkgo biloba*)叶的生理生态机理研究 [D]. 重庆: 西南师范大学, 2002.
Liu Q H. Studies on eco-physiological mechanisms of *Ginkgo biloba* leaves under enhanced Ultraviolet-B Radiation [D]. Chongqing: Southwest China Normal University, 2002. (in Chinese)
- [20] Krause G H. Photoinhibition of photosynthesis: An evaluation of damaging and protective mechanisms [J]. Physiol Plant, 1988, 74: 566-574.
- [21] 吴兵, 韩发, 岳相国, 等. 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.
Wu B, Han F, Yue X G, et al. Effects of long-term intensified UV-B radiation on the photosynthetic rates and antioxidative systems of three plants in alpine meadows [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(10): 2010-2016. (in Chinese)
- [22] Tévini M, Braun J, Fieser G. The protective function of the epidermal layer of rye seedling against ultraviolet-B radiation [J]. Photochem Photobiol, 1991, 53: 329-333.
- [23] 陈拓, 安黎哲, 冯虎元, 等. UV-B 辐射对蚕豆叶膜脂过氧化物的影响及其机制 [J]. 生态学报, 2001, 21(4): 579-583.
Chen T, Aa L Z, Feng H Y, et al. The effect Of UV-B radiation on membrane lipid peroxidation and mechanisms in broad bean leaves [J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(4): 579-583. (in Chinese)
- [24] 聂磊, 刘鸿先, 彭少麟. 增强 UV-B 辐射对柚树苗生长和生理特性效应研究 [J]. 生态科学, 2001, 20(3): 31-38.
Nie L, Liu H X, Peng S L. Effects of enhanced UV-B irradiation on growth and physiological characteristics in pomelo seedlings [J]. Ecologic Science, 2001, 20(3): 31-38. (in Chinese)