

UV-B 辐射胁迫对水稻叶绿素荧光动力学的影响*

林文雄 吴杏春 梁义元 陈芳育 郭玉春

(福建农林大学 福州 350002)

摘要 研究表明,增强的紫外线-B(UV-B,280~320nm)辐射会导致水稻植株矮化4.71%~16.59%,叶面积减少,干物质生产量减少11.79%~60.57%。究其原因主要是叶片光合色素(叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素)含量的降低和叶绿素a荧光动力学参数的改变,光合系统II受到破坏,光合作用能力下降,生长发育受阻。

关键词 叶绿素a荧光动力学参数 光合色素 UV-B辐射 水稻秧苗

Effects of enhanced UV-B radiation stress on kinetics of chlorophyll fluorescence in rice *Coryza sativa* L. LIN Wen-Xiong, WU Xing-Chun, LIANG Yi-Yuan, CHEN Fang-Yu, GUO Yu-Chun (Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002), (CJEA, 2002, 10(1): 8~12

Abstract Enhanced UV-B radiation would shorten plant height by 4.71%~16.59%, decrease leaf area and reduce dry matter of rice seedlings by 11.79%~60.57%, which is attributed to content decrease of chlorophyll-a, chlorophyll-b and carotenoid, parameter change of chlorophyll-a fluorescence, photosystem II (PS II) damage, photosynthesis decrease and retard growth and development of rice plant

Key words Kinetic parameters of chlorophyll fluorescence, Photosynthetic pigment, UV-B radiation, Rice seedlings

人类大量使用氯氟烃(CFCs)等物质引起臭氧层的衰减、变薄,从而导致到达地面的紫外线辐射、特别是紫外线-B(UV-B,200~320nm)辐射大为增强,影响生物的生长发育^[9,11]。水稻植株受增强的UV-B辐射处理后,植株的形态建成和生理生化代谢均受到不同程度的影响^[2,4,6,7]。光合作用是植物物质积累的基础,本研究旨在通过对水稻光合色素和叶绿素a荧光动力学系统的测定,探讨UV-B辐射胁迫对水稻生长的抑制效应,以期预测未来气候变化对水稻的影响提供科学依据。

1 试验材料与方法

试验于2000年早季在福建农林大学作物科学学院标本园网室内进行,供试材料为籼型杂交稻“汕优63”、籼粳交常规稻“南川”和新株型稻“IR₆₃₀₀₀₋₉₈”3个不同类型的水稻品种(组合),其种子经浸种催芽后分别均匀播种于长、宽、高为45cm×33cm×15cm,内装大田水稻土(其有效氮、磷、钾含量分别为29.62mg/kg,126.61mg/kg和354.57mg/kg,干土20kg)的盆钵中,每个品种分处理(TR)和对照(CK),并设3个重复,每盆播150粒种子,并于播前1次性施纯N7g、P₂O₅5g和K₂O6g。UV-B灯管(北京光源研究所生产)悬挂于水稻植株上方,用于UV-B辐射模拟(波长280~315nm),辐射剂量为18.6kJ/m²·d,每日照射时间为9:00~15:00。于秧苗长至2.5叶龄时进行UV-B辐射处理,以自然光为对照(CK)。在处理第7d、14d、21d分别取样,每个重复取样20株,测定株高、叶长宽、地上部干物质和地下部干物质(形态指标取其平均值,再将3次重复的平均值平均而得该品种的平均值)、光合色素和荧光动力学参数。形态指标的测定参照张龙步等方法^[5]进行。光合色素含量的测定参照陈福明等方法^[1]并略作修改,根据下列公式求算叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量:

$$C_a = 12.72 \cdot D_{663} - 2.59 \cdot D_{645} \tag{1}$$

$$C_b = 22.88 \cdot D_{645} - 4.67 \cdot D_{663} \tag{2}$$

$$C_{car} = (1000 \cdot D_{440} - 3.27 \cdot C_a - 104 \cdot C_b) \div 229 \tag{3}$$

利用OS5-FL调制式荧光分析仪测定水稻叶片叶绿素荧光诱导动力学参数^[3],测定前叶片暗适应

* 国家自然科学基金项目(39970441)和教育部资助优秀年轻教师基金项目(2000-11)共同资助

收稿日期:2001-05-10 改回日期:2001-07-26

10min,检测光光强为 $0.1\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,作用光光强为 $225\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,饱和脉冲光光强为 $7000\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,闪光时间为 0.8s 。Fast act 模式用强光激发最大荧光(F_m),连续记录荧光衰减过程 1min。根据初始荧光产量(F_0)、最大荧光产量(F_m)和稳态荧光产量(F_s)计算可变荧光产量($F_v = F_m - F_0$),可变荧光衰减($\Delta F = F_m - F_s$),水稻叶片光合系统 II 原初光能转换效率(F_v/F_m),光合系统 II 潜在活性(F/F_0),可变荧光下降比值($R_{fd} = \Delta F_v/F_s$),可变荧光淬灭速率($\Delta F_s/F_0$)。以 IR 表示抑制率,抑制率(%) = (处理值 - 对照值) ÷ 对照值 · 100, IR > 0 表示促进, IR < 0 表示抑制。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射增强对水稻秧苗生长的影响

研究表明,UV-B 辐射增强对水稻幼苗生长有明显的影响。就株高而言,UV-B 辐射胁迫造成秧苗高度明显下降(见表 1),且随着 UV-B 辐射处理时间的延长其影响程度加剧,但不同材料表现有别,如 UV-B 辐射处理 7d 时“汕优 63”株高下降 4.71%，“南川”下降 5.15%，“IR₆₅₅₀₀₋₀₅”下降 12.89%；处理 21d 时则 3 品种株高分别比对照下降 10.42%、15.40% 和 16.59%。

表 1 UV-B 辐射增强对水稻株高的影响*

Tab. 1 The effect of enhanced UV-B radiation on plant height of rice seedling

处理时间/d Treatment time	“汕优 63” 株高/cm Height of Shanyou63			“南川”株高/cm Height of Nanchuan			“IR ₆₅₅₀₀₋₀₅ ”株高/cm Height of IR ₆₅₅₀₀₋₀₅		
	对照	处理	抑制率/%	对照	处理	抑制率/%	对照	处理	抑制率/%
	CK	Treatment	Inhibitory rate	CK	Treatment	Inhibitory rate	CK	Treatment	Inhibitory rate
7	27.40a	26.11b	-4.71	27.20a	25.80b	-5.15	16.52a	14.39b	-12.89
14	40.48a	38.65b	-4.52	36.25a	34.21b	-5.63	33.05a	29.69b	-10.17
21	55.56a	49.77b	-10.42	48.97a	41.43b	-15.40	49.01a	40.88b	-16.59

* 平均数的比较限于同一处理时间同一品种的处理值与对照值之间,不同小写字母为 5% 差异显著,相同小写字母则为 5% 差异不显著;抑制率: IR, % = (处理值 - 对照值) ÷ 对照值 · 100, IR > 0 为促进, IR < 0 为抑制,下同。

表 2 UV-B 辐射增强对水稻叶片大小的影响

Tab. 2 The effect of UV-B radiation on the leaves of rice seedling

测定项目 Items	处理时间/d Treatment time	“汕优 63” Shanyou63			“南川” Nanchuan			“IR ₆₅₅₀₀₋₀₅ ”		
		对照	处理	抑制率/%	对照	处理	抑制率/%	对照	处理	抑制率/%
		CK	Treatment	Inhibitory rate	CK	Treatment	Inhibitory rate	CK	Treatment	Inhibitory rate
叶长/cm	7	20.22a	19.82a	-1.98	14.55a	13.32b	-8.45	12.12a	10.49b	-13.45
	14	27.42a	25.07b	-8.74	22.83a	20.21b	-11.48	20.97a	18.42b	-12.16
	21	35.45a	33.09b	-6.66	34.47a	30.62b	-11.17	47.21a	42.84b	-9.26
叶宽/cm	7	0.43a	0.41a	-0.45	0.39a	0.37a	-5.13	0.41a	0.38a	-7.32
	14	0.75a	0.70b	-6.67	0.69a	0.62b	-10.14	0.81a	0.73b	-9.88
	21	1.14a	1.02b	-10.53	0.93a	0.83b	-10.75	1.25a	1.03b	-17.60

表 3 UV-B 辐射增强对水稻干物质质量的影响

Tab. 3 The effect of UV-B radiation on dry matter weight of rice seedling

测定项目 Items	处理时间/d Treatment time	“汕优 63” Shanyou63			“南川” Nanchuan			“IR ₆₅₅₀₀₋₀₅ ”		
		对照	处理	抑制率/%	对照	处理	抑制率/%	对照	处理	抑制率/%
		CK	Treatment	Inhibitory rate	CK	Treatment	Inhibitory rate	CK	Treatment	Inhibitory rate
地上部干物 质量/g·株 ⁻¹	7	0.0280a	0.0247b	-11.79	0.0187a	0.0150b	-19.79	0.0150a	0.0130b	-15.03
	14	0.1337a	0.0933b	-30.22	0.0910a	0.0607b	-33.30	0.0793a	0.0513b	-35.31
	21	0.3660a	0.1953b	-46.64	0.2840a	0.1457b	-48.70	0.2667a	0.1323b	-50.39
地下部干物 质量/g·株 ⁻¹	7	0.0083a	0.0063b	-24.10	0.0033a	0.0023b	-30.30	0.0023a	0.0014b	-39.13
	14	0.0157a	0.0080b	-49.04	0.0143a	0.0093b	-34.97	0.0143a	0.0080b	-44.06
	21	0.0527a	0.0260b	-50.66	0.0313a	0.0143b	-54.31	0.0260a	0.0103b	-60.38

由表 2 可知,UV-B 辐射胁迫对秧苗叶片生长有明显的抑制作用,3 个供试材料经 UV-B 处理后其叶长、叶宽均有不同程度的减少,如处理 7d 时“汕优 63”叶长和叶宽分别比对照减少 1.98% 和 0.45%，“南川”分

别减少 8.45% 和 5.13%，“IR₅₅₀₀₋₈₅”却分别下降 13.45% 和 7.32%；处理 21d 后表现趋势相同，但影响程度加重（见表 2）。就干物质生产而言，增强的 UV-B 辐射对水稻地上部干物质质量和地下部干物质质量均具有明显的抑制作用（见表 3），且对植株地下部比地上部的影响大，不同品种对 UV-B 辐射胁迫反应亦表现差异。以 UV-B 处理 21d 为例，“汕优 63”经 UV-B 辐射胁迫后其地上部干物质质量和地下部干物质质量分别减少 46.64% 和 50.66%，“南川”则比对照分别减少 48.70% 和 54.31%，“IR₅₅₀₀₋₈₅”却分别下降 50.39% 和 60.38%。可见水稻对 UV-B 辐射胁迫的响应存在着基因型差异，“汕优 63”在苗期较耐 UV-B 辐射胁迫，“南川”则次之，而“IR₅₅₀₀₋₈₅”最易受 UV-B 辐射胁迫的不良影响，这可能与其生理生化适应性表现差异有关。

2.2 UV-B 辐射胁迫对稻苗叶片主要光合色素的影响

表 4 表明，3 个供试材料经过增强的 UV-B 辐射处理后，其叶绿素 a 和叶绿素 b 含量均有不同程度的降低，其中叶绿素 a 含量的处理与对照间的差异均达显著水平（ $P < 0.05$ ），且处理的叶绿素 a/b 比值小于对照，这表明 UV-B 辐射增强对叶绿素 a 的破坏较叶绿素 b 严重。不同品种的叶绿素 a/b 值降幅不一，处理的第 21d 时“IR₅₅₀₀₋₈₅”的抑制率高达 21.64%，明显大于“汕优 63”（4.96%）和“南川”（16.49%），说明“IR₅₅₀₀₋₈₅”耐受 UV-B 辐射胁迫的能力较弱，这与上述研究结果相一致。此外 UV-B 处理后水稻叶片类胡萝卜素含量均比对照低，其中“汕优 63”的类胡萝卜素含量下降相对较小（1.70% ~ 11.11%），而“南川”和“IR₅₅₀₀₋₈₅”则相对较大，分别下降 15.15% ~ 15.52% 和 20.67% ~ 33.87%，均达显著水平（ $P < 0.05$ ）。UV-B 辐射胁迫导致类胡萝卜素含量降低必将引起细胞内自由基含量的增加，光合色素破坏，光合系统 II 活性下降，从而导致光合能力降低，影响水稻幼苗生长与干物质质量积累。

表 4 UV-B 辐射增强对水稻叶片叶绿素与类胡萝卜素含量的影响*

Tab.4 The effect of UV-B radiation on the chlorophyll and carotenoid contents in rice leaves

处理时间/d		“汕优 63” Shanyou63				“南川” Nanchuan				“IR ₅₅₀₀₋₈₅ ”			
Treatment/Day		叶绿素 a	叶绿素 b	叶绿素 a/b	类胡萝卜素	叶绿素 a	叶绿素 b	叶绿素 a/b	类胡萝卜素	叶绿素 a	叶绿素 b	叶绿素 a/b	类胡萝卜素
		(mg·g ⁻¹)	(mg·g ⁻¹)	Chl a/b	(mg·g ⁻¹)	(mg·g ⁻¹)	(mg·g ⁻¹)	Chl a/b	(mg·g ⁻¹)	(mg·g ⁻¹)	(mg·g ⁻¹)	(mg·g ⁻¹)	(mg·g ⁻¹)
		Chl a	Chl b	Chl a/b	Carotenoid	Chl a	Chl b	Chl a/b	Carotenoid	Chl a	Chl b	Chl a/b	Carotenoid
7	对照	3.33a	1.80a	2.83	0.60a	3.26a	1.14a	2.86	0.66a	3.56a	1.25a	2.85	0.62a
	处理	3.09b	1.20b	2.74	0.59a	3.08b	1.11b	2.77	0.56b	3.06b	1.12b	2.73	0.41b
	抑制率/%			-3.18	-1.70				-3.15	-15.15			-4.21
14	对照	2.75a	0.93a	2.96	0.49a	2.91a	1.02a	2.85	0.52a	2.54a	0.87a	2.92	0.48a
	处理	2.61b	0.92a	2.84	0.43b	2.37b	0.87a	2.72	0.45b	2.32a	0.86a	2.69	0.39b
	抑制率/%			-4.05	-12.24				-4.56	-13.46			-7.88
21	对照	2.85a	1.01a	2.82	0.63a	2.93a	1.01a	2.91	0.58a	3.86a	1.14a	3.65	0.58a
	处理	2.65b	0.99b	2.68	0.56a	2.25b	0.93	2.43	0.49b	3.20b	1.04a	2.86	0.46b
	抑制率/%			-4.96	-11.11				-16.49	-15.52			-21.64

* 表中类胡萝卜素为鲜物质量。

2.3 UV-B 辐射增强对水稻叶绿素 a 荧光动力学参数的影响

植物叶绿素 a 荧光动力学过程及其表现参数可作为植物光合作用的内在探针，通过分析叶绿素荧光动力学参数可以揭示植物光能吸收、传递、转换过程的生理状态及其光合作用效果^[1,6]。可变荧光产量（ F_v ）是指荧光在初始荧光（ F_0 ）基础上升到最大值（ F_m ）的那部分荧光，它代表参与光化学反应的光能， F_v 的强度可随时间的进程发生变化，其大小及变化与光合系统 II 的原初反应过程，特别是光合系统 II 的原初电子受体 Q_A 的氧化还原电位的高低密切相关，因此可作为光合系统 II 的反应中心活性大小的尺度。由表 5 可知，除“汕优 63”在处理的第 7d F_v 值比对照高 10.81% 外，处理的第 14d，第 21d 及其他 2 个供试材料的 F_v 值均比对照低，说明 UV-B 辐射胁迫会导致水稻叶片光合系统 II 原初电子受体 Q 的光还原，造成 Q 的累积及水裂解放氧过程受抑制以及 PQ 库存的光还原和与其相伴随的光合电子传递过程受阻。 F_v/F_m 可作为表征光合系统 II 原初光能转换效率高低的荧光参数，测定结果表明（见表 5）3 个供试材料经 UV-B 处理后光合系统 II 原初光能转换效率（ F_v/F_m ）存在差异，且随处理时间的延长而 F_v/F_m 值下降趋势加剧，“汕优 63”在处理的第 7d、14d 时 F_v/F_m 值分别比对照高 1.00% 和 2.87%，而在处理的第 21d 却比对照低 4.96%；“南川”仅在

处理的第 7d 比对照高,其后分别比对照低 6.28% 和 10.56%;“IR₆₅₀₀₋₈₅”在整个处理期间均比对照低,这说明处理初期由于光强的增大(自然光 + UV-B 的有效辐射)可能对某些供试材料的原初光能转化效率有促进作用,但随着 UV-B 辐射胁迫时间的延长,光合系统 II 活性中心受损加剧,导致光能转化效率下降。进一步分析 F_v/F_m 比值的变化情况可探明 UV-B 处理后光合系统 II 的潜在活性,测试结果表明(见表 5)3 个供试材料除“汕优 63”分别在处理的第 7d 和第 14d、“南川”在处理的第 7d 比对照高外,其余的 F_v/F_m 值均比对照低,且在处理的第 21d 时“南川”和“IR₆₅₀₀₋₈₅”的 F_v/F_m 抑制率分别为 23.00% 和 28.16%,明显高于“汕优 63”(13.00%),这说明“南川”和“IR₆₅₀₀₋₈₅”的光合系统 II 活性中心受损较严重,光合系统 II 的电子传递受抑制,致使叶片光合系统 II 水裂解放氧过程受阻,电子由光合系统 II 反应中心向 Q_A 、 Q_B 及 PQ 的传递过程将受到影响。由此可知,“汕优 63”在苗期具有较强的协调适应能力。 $T_{1/2}$ 是从初始荧光 F_0 到最大荧光 F_m 所

表 5 UV-B 辐射增强对水稻叶绿素荧光动力学参数的影响

Tab. 5 The effect of enhanced UV-B radiation on the kinetics of chlorophyll fluorescence in rice

处理时间/d Treatment time	荧光参数 Fluor parameters	“汕优 63” Shanyou63			“南川” Nanchuan			“IR ₆₅₀₀₋₈₅ ”		
		对 照 CK	处 理 Treatment	抑制率/% Inhibitory rate	对 照 CK	处 理 Treatment	抑制率/% Inhibitory rate	对 照 CK	处 理 Treatment	抑制率/% Inhibitory rate
7	F_v	222a	246a	10.81	339a	222b	-34.51	441a	202b	-54.20
	F_v/F_m	0.699a	0.706a	1.00	0.766a	0.772a	0.78	0.766a	0.762a	-0.52
	F_v/F_0	2.00a	2.41b	20.50	3.29a	3.39b	3.04	3.07a	2.85b	-17.87
	$T_{1/2}$	272a	260b	-4.41	276a	261b	-5.44	275a	266b	-3.27
	ΔF_v	211a	189b	-10.43	273a	178b	-34.80	349a	151b	-56.73
	$\Delta F_v/F_m$	1.34a	1.19b	-11.19	1.47a	1.13b	-23.13	1.59a	1.24b	-22.01
	$\Delta F_v/F_0$	1.90a	1.55a	-2.63	2.78a	1.56b	-43.88	2.75a	2.04b	-25.82
	F_m	401a	369b	-7.98	299a	224b	-25.08	397a	313b	-21.16
	F_v/F_m	0.732	0.753b	2.87	0.798a	0.748b	-6.28	0.786a	0.757b	-3.69
14	F_v/F_0	2.91a	3.05b	4.81	2.83a	1.95b	-31.09	3.68a	3.12b	-12.77
	$T_{1/2}$	303a	276b	-8.91	277a	265b	-4.33	302a	268b	-11.25
	ΔF_v	283a	211b	-25.11	234a	159b	-32.05	312a	238b	-23.72
	$\Delta F_v/F_m$	1.22a	1.06b	-13.11	1.50a	1.21b	-23.97	1.62a	1.36b	-16.10
	$\Delta F_v/F_0$	2.05a	1.74b	-15.12	2.57a	2.21b	-14.01	2.89a	2.38b	-17.65
	F_v	434a	367b	-15.44	389a	325b	-16.45	418a	318b	-23.91
	F_v/F_m	0.806a	0.766b	-4.96	0.738a	0.660b	-10.56	0.776a	2.739b	-4.77
	F_v/F_0	3.77a	3.28b	-13.10	3.21a	2.95b	-23.00	3.48a	2.50b	-28.16
	$T_{1/2}$	279a	278b	-0.36	271a	260b	-4.06	267a	237b	-12.73
21	$\Delta F_v/F_m$	342a	256b	-25.16	289a	213b	-26.30	316a	251b	-20.57
	$\Delta F_v/F_0$	1.36a	1.15b	-15.44	1.31a	0.96b	-26.72	1.42a	1.29b	-9.57
	$\Delta T_{1/2}$	2.97a	2.29b	-22.90	2.39a	2.00b	-16.32	2.63a	1.98b	-24.71

需时间的 1/2, $T_{1/2}$ 的大小说明 PQ 库的大小^[1]。 $T_{1/2}$ 大则说明其 PQ 库大,从光合系统 II 反应中心接受电子的能力强,使光合系统 II 反应中心更有可能处于开放状态,则光合系统 II 的光化学效率增高。经过 UV-B 辐射处理后 3 个供试水稻材料“汕优 63”、“南川”和“IR₆₅₀₀₋₈₅”的 $T_{1/2}$ 均比对照分别降低 0.36%~8.91%、4.06%~5.44% 和 3.27%~12.73%,表明其叶绿体 PQ 库变小,从光合系统 II 接受电子的能力弱,使光合系统 II 反应中心更有可能处于关闭状态,由光合系统 II 向光合系统 I 转移的激发能减少,导致光合系统 II 的光化学效率降低,光合作用潜力下降。另外 3 个供试材料经 UV-B 辐射处理后可变荧光衰减(ΔF_v)、可变荧光下降比值($\Delta F_v/F_m$)和可变荧光淬灭速率($\Delta F_v/\Delta F_0$)均明显降低也充分说明这一点(见表 5)。由此可知,紫外线-B 胁迫必然导致水稻叶绿素荧光动力学参数发生变化,影响其光合电子传递,降低同化力和光合效率

3 小 结

UV-B 辐射增强能使水稻植株矮化,叶面积减少,光合作用下降,干物质积累减少,这一研究结果与以往

研究结论相一致^[2,3,6,7]。究其原因,可能主要与UV-B辐射增强严重破坏水稻的光合系统有关。本研究表明,UV-B辐射增强严重抑制光合保护色素——类胡萝卜素的合成,并促进其分解,从而间接或直接影响光合色素,引起叶绿素(尤其是叶绿素a)含量、叶绿素a/b值的显著下降,影响光合系统II效能的发挥,这是导致作物光合作用下降、干物质积累减少的主要原因之一。水稻在UV-B辐射逆境胁迫下叶绿素荧光动力学参数发生明显变化,具体表现在可变荧光产量、原初光能转化效率、光合系统II的潜在活性、叶绿素荧光半衰期、可变荧光衰减及其可变荧光淬灭速率等的明显降低,从而导致光合作用潜在活力下降、光合链中的电子传递严重受阻、类囊体质子梯度下降、同化力(ATP和NADPH)减少,最终影响光能转化与干物质形成。本研究的结果还揭示了增强的UV-B辐射对水稻植株地下部生长的抑制要比其对地上部生长的抑制大,这可能主要与其影响水稻内源生长调节物质如多胺和激素的生物合成及根系营养生理有关(待后报)。

参 考 文 献

- 1 陈福明,陈顺伟 混合液法测定叶绿素含量的研究 浙江林业科技,1984,4(1):19~23
- 2 黄少白等 紫外线B对作物的影响及其适应性对策 世界农业,1994(11):21~22
- 3 林世青等. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的应用 植物学通报,1992,9(1):1~16
- 4 林文雄,梁义元,金吉雄 水稻对UV-B辐射增强的抗性遗传及其生理生化特性研究 应用生态学报,1999,10(1):31~34
- 5 张龙步,董克主编 水稻田间试验方法与测定技术 沈阳:辽宁科学技术出版社,1993 30~41
- 6 吴杏春,林文雄,郭玉春等 植物对UV-B辐射响应的研究进展 中国生态农业学报,2001,9(3):52~55
- 7 吴杏春,林文雄,郭玉春等 UV-B辐射增强对水稻叶片抗氧化系统的影响 福建农业大学学报,2001,21(3):51~55
- 8 Bolhar-Nordenkamp H R *et al*. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Function Ecol*,1989,3:497~501
- 9 Caldwell M M *et al*. Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystem. *J Photochem photobiol B: Biol*,1998,46:40
- 10 Kerr L B *et al*. Evidence for large upward trend of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion. *Science*,1993,262:1032~1034
- 11 Sato J *et al*. Biological effective ultraviolet radiation: surface measurements in the United States,1974 to 1985. *Science*,1988,239:762