

He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对水稻幼苗光合作用的影响

张美萍¹ 梁志英² 韩榕¹ 陕永杰^{3*}

¹ 山西师范大学生命科学学院, 山西 临汾 041004; ² 晋中学院生物科学与技术学院, 山西 榆次 030600

³ 山西师范大学城市与环境科学学院, 山西 临汾 041004

摘要 为探讨 He-Ne 激光对紫外线-B(UV-B)辐射损伤修复途径,采用 He-Ne 激光辐照($5 \text{ mW} \cdot \text{mm}^{-2}$)进行照射,对增强 UV-B($13.08 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)辐射下水稻幼苗的叶绿素含量、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(rubisco)亚基含量及反映植物光系统II(PSII)的荧光参数值进行测定。结果表明,经 UV-B 处理后,水稻叶片中的叶绿素含量、rubisco 亚基含量及荧光参数值(除 qN 以外)低于对照组(CK),差异显著($P < 0.05$),其中荧光参数 F_v/F_m 对环境胁迫反映最为敏感;而单独 He-Ne 激光(L)处理组均高于对照组(CK),差异不显著($P > 0.05$);经 He-Ne 激光和 UV-B 复合组(BL)均高于 UV-B 处理组,低于对照组,差异显著($P < 0.05$);说明 UV-B 辐射对水稻幼苗的光合系统有损伤作用,而一定剂量的 He-Ne 激光可以提高水稻的光合能力,表明 He-Ne 激光对增强 UV-B 辐射造成的损伤具有一定修复作用。

关键词 生物光学; He-Ne 激光; 光合作用; 紫外线-B; 叶绿素荧光参数; 水稻幼苗

中图分类号 Q631; Q691.9 文献标识码 A doi: 10.3788/CJL201441.0804001

Effects of He-Ne Laser and Enhanced UV-B Radiation on the Photosynthesis on Rice Flags

Zhang Meiping¹ Liang Zhiying² Han Rong¹ Shan Yongjie³

¹ College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China

² College of Life Science, School of Jinzhong, Yuci, Shanxi 030600, China

³ College of Urban and Environment Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China

Abstract In order to investigate the influence of photosynthesis on rice flag under enhanced UV-B radiation and He-Ne laser. He-Ne laser ($5 \text{ mW} \cdot \text{mm}^{-2}$) irradiation and enhanced UV-B ($13.08 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) radiation were used, the chlorophyll content and Rubisco of rice seedling leaves, chlorophyll fluorescence parameters about plant photosystem II (PSII) are measured. The results show that, after UV-B treatment, the chlorophyll content in rice leaves, and fluorescence parameters (other than qN) is lower than the control group (CK) and has significant differences ($P < 0.05$). The fluorescence parameter photochemical quantum yield (F_v/F_m) is the most sensitive to environmental stress reflection. In indicator group treated by He-Ne laser (L), the chlorophyll content and Rubisco in rice leaves are higher than the control group (CK) ($P > 0.05$), fluorescence parameters does not change significantly ($P > 0.05$). Compared with the control group ($P < 0.05$), groups treated with He-Ne laser and UV-B, chlorophyll content, rubisco, and fluorescence parameters (except for qN) of the rice leaves are higher than UV-B treated group. UV-B radiation on rice seedlings has injury to PSII, and a certain dose of He-Ne laser can improve the photosynthetic efficiency of rice. He-Ne laser can repair damage of enhanced UV-B to rice.

Key words biotechnology; He-Ne laser; photosynthesis; ultraviolet-B; chlorophyll fluorescence parameter; rice seedling

OCIS codes 140.1340; 040.7190; 170.1420

收稿日期: 2014-01-26; 收到修改稿日期: 2014-03-10

基金项目: 国家自然科学基金(31301245)、山西省留学基金(2013-067)、山西省青年基金(20090211030-2)、国家重点实验室开放基金(2014KF03)、山西师范大学校基金(ZR1305)

作者简介: 张美萍(1975—),女,博士,副教授,主要从事环境植物学和生物物理学等方面的研究。

E-mail: mz327@cornell.edu

* 通信联系人。E-mail: shanyongjie2005@163.com

1 引 言

臭氧层的破坏导致到达地表紫外线辐射增强^[1-2],其中主要是紫外线B(UV-B, 280~320 nm)到达地面,使得地球上动植物受到严重伤害,作物产量下降。如何减轻增强UV-B辐射对生物造成的损伤已成为国内外科学家研究的一个热点。研究表明,增强UV-B辐射可以使水稻叶片叶绿素含量降低、可溶性蛋白和类胡萝卜素含量提高^[3-4]。增强UV-B辐射抑制了大豆光系统II(PSII)的电子传递活性,损伤了捕光系统和耗散保护机制,破坏了大豆的光合系统,使其光合效率下降^[5]。不同豆类对增强UV-B辐照的敏感程度不同^[6]。增强UV-B辐射使小麦叶片叶绿素含量显著下降,腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)酶和过氧化物同工酶活性降低^[6-9]。

激光对生物体有一定的刺激效应和修复作用^[10-11]。研究表明,He-Ne激光辐照甜菜种子后可以显著提高其产糖量^[12]。He-Ne激光对UV-B辐射造成小麦的类囊体膜损伤有一定的修复效应,可以使增强UV-B辐射小麦叶片的ATP酶和同工酶活性增强^[8-9,13]。

叶绿素荧光作为一种探针可以快速、灵敏和无损伤地反映完整植株光合作用的真实行为,在植物的抗性研究得到广泛地研究,已有研究通过荧光参数评价了大豆的耐寒性、苹果树坚硬度、水稻抗逆性和早熟花椰菜的高温胁迫反应等^[14-18]。从叶绿素荧光角度分析增强UV-B辐射造成的修复损伤还尚未见报道。本文试图从光合机理方面来探究He-Ne激光对增强UV-B辐射下水稻幼苗光合作用的影响,为如何减轻UV-B辐射对水稻造成的伤害提供理论依据。

2 材料与方 法

2.1 供试材料

供试材料为“两优培九”水稻,由江苏省农科院提供。

2.2 方 法

2.2.1 材料的培养

选取籽粒饱满、大小均一的水稻种子,经0.1% (质量分数)HgCl₂消毒,均匀放入盛有湿纱布的培养盘中,每盘25粒,暗适应24 h后,25℃培养,设3次重复,等种子露白时处理。设置一个对照组(CK),即日光照射8 h后,进行暗培养;三个处理组分别为激

光处理组(L)、UV-B处理组(B)、UV-B和激光复合处理组(BL)。L组在日光照射后用He-Ne激光辐照4 min,再进行暗培养;B组经过日光与UV-B同时照射8 h后,进入暗培养;BL组在日光照射与UV-B同时辐照8 h后,He-Ne激光照射4 min,然后暗培养。

2.2.2 UV-B辐射及He-Ne激光处理

根据前期研究结果,模拟自然条件下的紫外线环境,选择UV-B辐射强度为13.08 kJ·m⁻²·d⁻¹^[9,19],UV-B辐射发生采用UV-B灯(秦牌,宝鸡制造,30 W,297 nm),将其垂直悬于培养盘上方。调整培养盘与UV-B灯的距离控制UV-B强度。

经过前期大量研究,He-Ne激光辐照剂量选用了5 mW·mm⁻²,波长632.8 nm^[8-9]。激光辐照处理在夜间进行,以排除杂光影响,由西安激光仪器厂生产的大功率He-Ne激光发生器提供激光辐照。

2.2.3 叶绿素含量的测定

叶片叶绿素含量参照Zhang等^[20]的方法测定。称取水稻叶片0.1g,加入预冷的80%丙酮、少许石英砂和CaCO₃研磨,6000 r/min冷冻离心10 min,取上清。用纯度为80%的丙酮洗涤沉淀1次,再次6000 r/min冷冻离心10 min,将两次离心得到的上清液合并。在上清液中加入80%丙酮定容至10 ml,测定其在645 nm和663 nm处的光吸收值,计算叶片叶绿素含量。

2.2.4 叶绿素荧光参数的测定

荧光参数采用调制叶绿素荧光仪PAM-2100(德国WALE公司)参照Strauss等^[14-15]的方法测定。

2.2.5 Rubisco大、小亚基含量的测定

参照杨梅等^[21]的方法并略加修改,测定核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(rubisco)大、小亚基含量。称取叶片0.5g,加蛋白提取液[Tris-Hcl 50 mmol/L,2% (质量分数)十二烷基磺酸钠(SDS),3% (体积分数)巯基乙醇,5% (体积分数)甘油,乙二胺四乙酸(EDTA) 2 mmol/L,苯甲基磺酰氟(PMSF) 1 mmol/L,pH 8.5]研磨,冷冻离心(15 000×g,15 min)去沉淀,上清液用4倍体积的-20℃冷丙酮沉淀蛋白,离心(1000×g,10 min),弃上清液,沉淀溶于溶解液(Tris-Hcl 62.5 mmol/L,pH6.8,2% SDS,10%甘油)。电泳、染色、脱色,用凝胶成像分析系统分析电泳图谱中大、小亚基的含量。

2.3 数据分析

采用SPSS数据分析软件进行结果分析。

3 结果与分析

3.1 He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对水稻幼苗叶绿素的影响

3.1.1 He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对水稻幼苗叶绿素 C_a/C_b 的影响

叶绿素在光合作用中光的吸收起到核心作用。由图 1 可知,与 CK 组相比,B 组 C_a/C_b 降低了, $P=0.043<0.05$,差异显著,经研究叶绿素 a 和 b 的含量均下降,但叶绿素 a 下降的最多,说明紫外线对叶绿素都有破坏作用,对叶绿素 a 的破坏作用更大,即对反应中心的影响更大。而 L 组的 C_a/C_b 也下降了, $P=0.63>0.05$,差异不显著,说明激光对叶绿素 a 和叶绿素 b 的破坏作用差异不显著。与 B 组相比,BL 组的 C_a/C_b 升高了, $P=0.045<0.05$,差异显著。说明激光对 UV-B 造成的破坏具有一定的修复作用。

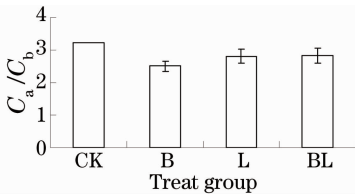


图 1 不同处理对水稻叶片叶绿素 C_a/C_b 的影响

Fig. 1 Influence of different treatments on the rice leaf chlorophyll C_a/C_b

3.1.2 He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对水稻幼苗叶绿素含量的影响

叶绿素含量变化可以作为反映植物对环境适应性的参数。由图 2 可知,与 CK 组相比,B 组降低了水稻叶绿素总含量, $P=0.025<0.05$,差异显著,说明 UV-B 对叶绿素具有破坏作用;He-Ne 激光处理提高了水稻的叶绿素总含量, $P=0.35>0.05$,差异不显著;与 B 组相比,BL 组的叶绿素总含量提高了, $P=0.076>0.05$,差异不显著。说明激光和紫外线对总叶绿素含量造成的影响修复作用不显著。

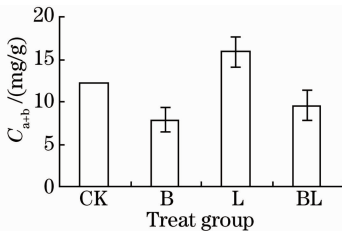


图 2 不同处理对水稻叶片叶绿素含量的影响

Fig. 2 Influence of different treatments on the rice leaf chlorophyll content

3.2 叶绿素荧光参数的变化

3.2.1 He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对水稻幼苗叶绿素荧光参数 F_v/F_m 的影响

F_v/F_m 是对环境胁迫非常敏感的一个指标,反映了光合系统原初光能转换效率的高低。由图 3 可知,与 CK 组相比,B 组的 F_v/F_m 下降了, $P=0.01<0.05$,差异显著,说明 UV-B 对水稻叶绿素结构造成破坏,将捕获的光能用于电子传递的光能显著降低,影响了原初光能转换效率,这与前面叶绿素含量的降低结果是一致的。而 L 组的 F_v/F_m 升高了, $P=0.577>0.05$,差异不显著。与 B 组相比,BL 组的 F_v/F_m 升高了, $P=0.003<0.05$,差异显著,说明激光对 UV-B 造成的损伤具有一定修复作用。

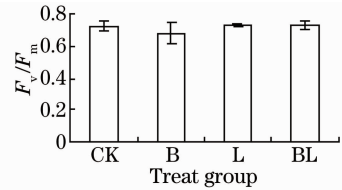


图 3 不同处理对叶绿素荧光参数 F_v/F_m 的影响

Fig. 3 Influence of different treatments on the rice leaf chlorophyll fluorescence parameters F_v/F_m

3.2.2 He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对水稻幼苗叶绿素荧光参数 ETR 的影响

ETR 反映了实际光强条件下的总电子传递效率。由图 4 可知,与 CK 组相比,B 组 ETR 下降了, $P=0.049<0.05$,差异显著,说明 UV-B 影响水稻叶片光合时用于电子传递的吸收光能,光合能力下降;L 组的 ETR 略低, $P=0.995>0.05$,差异不显著,说明激光对光系统电子传递速率影响不大。与 B 组相比,BL 组的 ETR 升高了, $P=0.007<0.05$,差异显著,说明激光对 UV-B 引起的电子传递速率下降有一定修复作用。

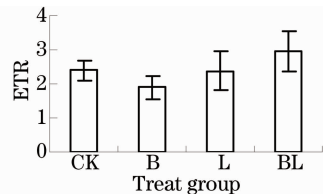


图 4 不同处理对叶绿素荧光参数 ETR 的影响

Fig. 4 Influence of different treatments on the rice leaf chlorophyll fluorescence parameters ETR

3.2.3 He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对水稻幼苗叶绿素荧光参数 q_N 的影响

q_N 反映植物耗散过剩光能为热的能力,对植物起光保护作用。由图 5 可知,与 CK 组相比,B 处理

组 qN 升高了, $P=0.436>0.05$, 差异不显著, 说明由色素吸收的光能用来热耗散部分增加了, 在一定程度上保护了 PSII 反应中心。L 组的 qN 下降了, $P=0.647>0.05$, 差异不显著。与 B 处理组相比, BL 组的 qN 下降了, $P=0.037<0.05$, 差异显著。说明 He-Ne 激光使得 UV-B 处理组的热耗散降低了, 则电子传递的光能增加, 使得水稻幼苗的光合能力升高。表明激光对 UV-B 造成的伤害有一定修复作用。

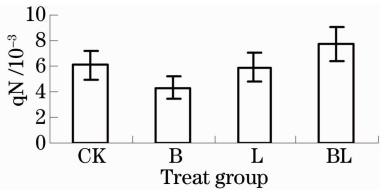
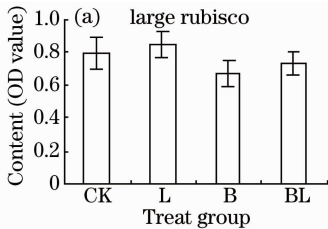


图 5 不同处理对叶绿素荧光参数 qN 的影响

Fig. 5 Influence of different treatments on the rice leaf chlorophyll fluorescence parameters qN

3.3 He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对水稻幼苗 rubisco 大、小亚基含量

不同处理对水稻幼苗 rubisco 大、小亚基的含量影响结果如图 7 所示。从图 6, 7 看出, L 组



rubisco 酶的大、小亚基含量分别高于对照组 14% ($P<0.01$)、2% ($P>0.05$), 说明 He-Ne 激光促进了 rubisco 的合成; B 组 rubisco 大、小亚基的含量都分别显著低于对照组大、小亚基的含量 ($P<0.01$), 并且增强 UV-B 辐射对大亚基含量的降低程度小于对小亚基含量的降低程度; BL 组的 rubisco 大、小亚基含量分别高于 B 组 11% ($P<0.05$)、6% ($P>0.05$), 但显著低于 CK 组。说明 He-Ne 激光辐照对增强 UV-B 辐射引起的小麦叶片 rubisco 含量降低有一定修复作用。

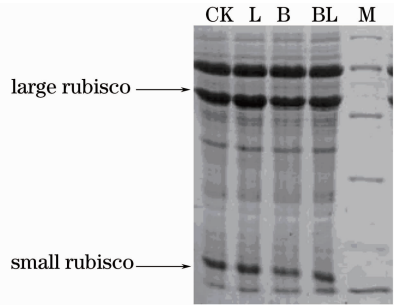


图 6 不同处理组的小麦幼苗 rubisco 的 SDS-PAGE 电泳图谱

Fig. 6 Electrophoretogram of different treatments on the rice leaf of rubisco SDS-PAGE

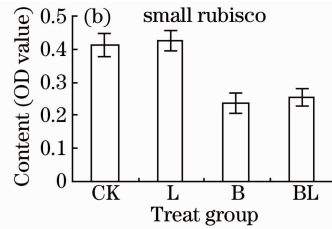


图 7 不同处理组水稻幼苗 rubisco 大小亚基的含量

Fig. 7 Influence of different treatments on the contents of large and small rubisco of rice leaf

4 讨 论

光合作用是植物最基本的生命活动。UV-B 辐射增强导致水稻光合能力下降, 叶片早衰, 产量下降。叶绿素是植物进行光合作用的主要色素, 色素含量的变化可以反映光合系统的结构变化, 叶绿素 a 和 b 的比值 (Chl a/b) 的变化反映了叶绿体类囊体膜在受到环境胁迫时其稳定性的变化^[22]。研究中发现, L 组中叶绿素 a 和 b 的含量均升高, 两者上升幅度基本一致, 和 CK 组差异不显著; B 组叶绿素 a 和 b 的含量降低, 叶绿素 a 比叶绿素 b 的下降幅度大, 说明叶绿素 a 比叶绿素 b 对紫外线更敏感; BL 组叶绿素 a 的上升幅度高于叶绿素 b, Chl a/b 比 B 组高, 说明 UV-B 损伤了光合系统的结构, He-Ne

激光对这种损伤进行了修复, 并且对叶绿素 a 的修复能力大于叶绿素 b。

植物自身的生理变化如衰老、逆境胁迫如缺素、高温、低温、盐胁迫等都直接或间接地影响植物光合系统 II 的功能。植物体内叶绿素荧光的变化可以在一定程度上反映环境因子对植物的影响。通过对比不同环境条件下叶绿素荧光参数可以反映光合机构对环境的适应机制^[14-17]。 F_v/F_m 表示 PSII 的原初光化学效率, 直接反映了植物的光合能力。与 B 组相比, BL 组的 F_v/F_m 显著提高, 表明激光可以提高 UV-B 辐照后水稻叶片的光合能力。ETR 反映光合作用时电子传递速率, 增强 UV-B 处理后, 其电子传递速率下降, 光合能力下降, 进而影响水稻产量; 当用激光进行修复时, 两种电磁波的作用使得电

子传递速率增加,加快 ATP 的合成。qN 指示 PSII 天线色素吸收的光能以热能方式耗散的程度,B 组 qN 最高,表明叶片受到增强 UV-B 辐射色素吸收的光能大部分用于热耗散,而非光合电子传递,光合产物下降;BL 组的 qN 下降,用于热耗散的能量减少,则用于电子传递的光能增加,ATP 合成增多,有机产物含量增高。

植物通过光合作用的碳同化过程将太阳能转化为 ATP 储存于碳水化合物中。卡尔文循环是最基本、最普遍的碳同化途径,其中 rubisco 酶起主要催化作用。rubisco 酶由 56kD 的大亚基和 14kD 的小亚基组成,由叶绿体基因编码,由核基因编码。研究表明,增强 UV-B 辐射下,rubisco 大、小亚基的含量明显降低,增强 UV-B 辐射下大亚基含量下降的幅度小于小亚基。这与姜振升等^[24-25]的研究结果一致。说明增强 UV-B 辐射对编码 rubisco 大、小亚基的基因转录活性、含量抑制不同。增强 UV-B 辐射一方面引起 rubisco 的分解代谢加强,同时导致它的合成速率降低,进而引起小麦幼苗 rubisco 含量减少。He-Ne 激光减轻了 UV-B 辐照造成的 rubisco 分解代谢,进一步提高了 rubisco 的酶活性和含量,增强了水稻的光合能力。说明 He-Ne 激光对 UV-B 辐照造成的损伤有一定的修复作用。

激光对生物体的作用主要表现为光效应和电磁效应^[14]。He-Ne 激光通过其磁场作用采用多种方式影响了光合系统的结构和功能的改变,包括蛋白质结构的修复、酶活性提高等变化,导致光合能力提高。前期大量研究表明:5 mW·mm⁻² 的 He-Ne 激光对增强 UV-B 辐照造成水稻损伤有一定修复作用。

5 结 论

一定剂量的 He-Ne 激光提高了增强 UV-B 辐照后水稻剑叶的光合能力,减轻了 UV-B 对水稻造成的伤害。

参 考 文 献

- 1 M Schreiner, I Mewis, S Huyskens-Keil, *et al.*. UV-B-induced secondary plant metabolites-potential benefits for plant and human health[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2012, 31(3): 229-240.
- 2 Éva Hideg, Marcel A K Jansen, Åke Strid. UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? [J]. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(2): 107-115.
- 3 Y Wang, N Zhang, W Y Qing, *et al.*. Effects of reduced, ambient, and enhanced UV-B radiation on pollen germination and pollen tube growth of six alpine meadow annual species[J].

- Environmental and Experimental Botany*, 2006, 57(3): 296-302.
- 4 Yin Hong, Guo Wei, Mao Xiaoyan, *et al.*. Effect of enhanced UV-B radiation on physiological response of rice [J]. *Crops*, 2009, (4): 41-45.
- 殷红,郭巍,毛晓艳,等. 增强的 UV-B 辐射对水稻光合作用的影响[J]. *作物杂志*, 2009, (4): 41-45.
- 5 Li Maohan, Hu Zhenghua, Yang Yanping, *et al.*. Influence of enhanced UV-B radiation on chlorophyll fluorescence characteristics [J]. *Environmental Science*, 2009, 30(12): 3669-3675.
- 李茂涵,胡正华,杨燕萍,等. UV-B 辐射增强对大豆叶绿素荧光特性的影响[J]. *环境科学*, 2009, 30(12): 3669-3675.
- 6 He Lillian, Zu Yanqun, Li Yuan, *et al.*. Intraspecific differences in physiological responses of different wheat cultivars to enhanced UV-B radiation[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(1): 163-165.
- 何丽莲,祖艳群,李元,等. 不同小麦品种对 UV-B 辐射增强响应的生理特性差异[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(1): 163-165.
- 7 Yang Jinghong, Chen Tuo, Wang Xunling. The influence of enhanced ultraviolet-B radiation on chloroplast membrane composition and membrane fluidity in wheat leaves [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(1): 102-105.
- 杨景宏,陈拓,王勋陵. 增强紫外线 B 辐射对小麦叶绿体膜组分和膜流动性的影响[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 102-105.
- 8 Zhang Meiping, Shan Yongjie, Wang Xiaohua, *et al.*. Influence of He-Ne laser radiation on the ATPase activity of wheat seedling by enhanced ultraviolet-B radiation[J]. *Chinese J Lasers*, 2009, 36(9): 2455-2459.
- 张美萍,陕永杰,王小花,等. He-Ne 激光对增强紫外线-B 辐射小麦叶片胞质 ATP 酶活性的影响[J]. *中国激光*, 2009, 36(9): 2455-2459.
- 9 Zhang Meiping, Wang Xiaohua, Shan Yongjie, *et al.*. Effects of He-Ne laser and enhanced ultraviolet-B radiation on the isozymes gene expression of wheat seedlings[J]. *Chinese J Lasers*, 2011, 38(5): 0504002.
- 张美萍,王小花,陕永杰,等. He-Ne 激光和增强紫外线-B 辐射对小麦幼苗同工酶基因表达的影响[J]. *中国激光*, 2011, 38(5): 0504002.
- 10 Xu Sulian, Piao Tiefu. Study progress of laser applied in biology [J]. *Laser Journal*, 2007, 28(3): 3-4.
- 许素莲,朴铁夫. 激光在生物学领域中应用研究进展[J]. *激光杂志*, 2007, 28(3): 3-4.
- 11 Yang Liyan, Han Rong, Sun Yi. Damage repair effect of He-Ne laser on wheat exposed to enhanced ultraviolet-B radiation [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 57: 218-221.
- 12 Sun Hongning, Feng Li, Zhang Xiaoying, *et al.*. Analysis on effect of sugar beet seeds irradiated with He-Ne laser [J]. *Sugar Corps of China*, 2002, 7(2): 24-26.
- 孙宏宁,冯丽,张晓英. 氦氖激光辐射甜菜种子效果分析[J]. *中国糖料*, 2002, 7(2): 24-26.
- 13 Guo Junyu, Han Rong. Effects of He-Ne laser on thylakoid membrane characteristic of wheat seedling exposed to enhanced UV-B radiation [J]. *Chinese J Lasers*, 2009, 36(3): 758-764.
- 郭君瑜,韩榕. He-Ne 激光对增强 UV-B 辐射小麦类囊体膜特性的影响[J]. *中国激光*, 2009, 36(3): 758-764.
- 14 A J Strauss, G H J Kruger, R J Strasser, *et al.*. Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(2): 147-157.
- 15 D Moshou, S Wahlen, R Strasser, *et al.*. Chlorophyll fluorescence as a tool for online quality sorting of apples [J]. *Biosystems Engineering*, 2005, 91(2): 163-172.

- 16 Shi Zhengjun, Fan Xiaolin. Effect of drought stress on chlorophyll fluorescence induction kinetics in leaves of different rice genotypes [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2003, 21(3): 123-126.
史正军, 樊小林. 干旱胁迫对不同基因型水稻光合特性的影响 [J]. *干旱地区农业研究*, 2003, 21(3): 123-126.
- 17 Wang Bingliang, Xu Min, Shi Qinghua, *et al.*. Effects of high temperature stress on antioxidant systems, chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in early cauliflower leaves [J]. *Chinese Agricultural Science*, 2004, 37(8): 1245-1250.
汪炳良, 徐敏, 史庆华, 等. 高温胁迫对早熟花椰菜叶片抗氧化系统和叶绿素及其荧光参数的影响 [J]. *中国农业科学*, 2004, 37(8): 1245-1250.
- 18 Hina Kanwal, Muhammad Ashraf, Muhammad Shahbaz. Assessment of salt tolerance of some newly developed and candidate wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars using gas exchange and chlorophyll fluorescence attributes [J]. *Pak J Bot*, 2011, 43(6): 2693-2699.
- 19 Zhang Meiping. Effects of Enhanced Ultraviolet-B Radiation on Thylakoid Membrane Photosynthesis Function and Proteins of Hybrid Rice Flag Leaves (*Oryza sativa* L.) During Senescence [D]. Nanjing: Nanjing Normal University, 2010. 21-22.
张美萍. 杂交水稻剑叶衰老过程中增强 UV-B 辐射对光合膜功能及蛋白组分的影响 [D]. 南京: 南京师范大学, 2010. 21-22.
- 20 Zhang Meiping, Zhang Chengjun, Yu Guanghui, *et al.*. Changes in chloroplast ultrastructure, fatty acid components of thylakoid membrane and chlorophyll a fluorescence transient in flag leaves of a super-high-yield hybrid rice and its parents during the reproductive stage [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(4): 277-285.
- 21 Yang Mei, Li Hailan, Xie Jin, *et al.*. Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 43(2): 363-369.
杨梅, 李海蓝, 谢晋, 等. 核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco) [J]. *植物生理学通讯*, 2007, 43(2): 363-369.
- 22 Subhan D, Murthy S D S. Senescence retarding effect of metal ions: pigment and protein contents and photochemical activities of detached primary leaves of wheat [J]. *Photosynthetica*, 2001, 39(1): 53-58.
- 23 Sarijeva G, Knapp M, Lichtenthaler H K, *et al.*. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of Ginkgo and Fagus [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(7): 950-955.
- 24 Jiang Zhensheng, Liu Peipei, Wang Meiling, *et al.*. Response of rubisco and rubisco activase in cucumber seedlings to light intensity [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2011, 20(9): 95-99.
姜振升, 刘培培, 王美玲, 等. 黄瓜幼苗 Rubisco 与 Rubisco 活化酶对光强的响应 [J]. *西北农业学报*, 2011, 20(9): 95-99.
- 25 Li Rui, Zhou Wei, Li Li, *et al.*. Changes in relative content of rubisco large subunit in naturally senescing rice leaves [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2009, 23(5): 555-558.
李瑞, 周玮, 李丽, 等. 水稻叶片自然衰老过程中 Rubisco 大亚基的含量变化 [J]. *中国水稻科学*, 2009, 23(5): 555-558.

栏目编辑: 韩峰