果 树 学 报 2021,38(9):1524-1539
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20200465

增强UV-B辐射对杧果叶片光合生理和超显微结构的影响

杨玉皎[1,2],郭淑萍[1,2],杨顺林[1,2],张永辉[1,2],刘海刚[1,2],孟富宣[1,2],段元杰[1,2],杨子祥[1,2],杨晓琼[1,2],袁建民[1,2],岳学文[1,2*],方海东[1,2*]

([1]云南省农业科学院热区生态农业研究所,云南元谋 651300;[2]元谋干热河谷植物园,云南元谋 651300)

摘 要:【目的】探讨紫外(UV-B)辐射胁迫对杧果生物量、叶片光合生理和细胞超微结构的影响。**【方法】**采用2年生三年芒和马切苏杧果树为材料,以自然光照为对照(CK),设置2种不同强度的UV-B辐射(T1:2.5 kJ·m^{-2}·d^{-1}和T2:5.0 kJ·m^{-2}·d^{-1}),测定植株生长、叶片光合参数和细胞超微结构。**【结果】**2个品种的杧果树对不同UV-B辐射强度的响应存在显著差异。与CK相比,T1、T2处理下三年芒的生长发育、叶片光合色素含量和光合特性指标呈增加趋势,而马切苏下降。随着UV-B辐射的增强,叶片细胞超微结构遭到不同程度的破坏,T1处理下2个品种的杧果叶片表皮蜡质增多,气孔萎缩,叶绿体趋向于椭圆形,积累较多嗜锇颗粒,其中马切苏局部出现断裂,细胞内有大量黑色脂滴形成;T2处理下马切苏细胞结构层次排列不清,黑色脂滴数量显著增加,叶片光合能力降低。**【结论】**叶片质地较厚的三年芒对UV-B辐射具有较高的耐受性,而叶片质地较薄的马切苏对UV-B辐射具有较强的敏感性,因此三年芒较马切苏更适合于在UV-B辐射较强环境下栽培。

关键词:杧果;UV-B辐射;光合生理;叶绿素荧光;超微结构

中图分类号:S667.7 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2021)09-1524-16

Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic physiology and ultrastructure of leaves in mango (*Mangifera indica* L.)

YANG Yujiao[1,2], GUO Shuping[1,2], YANG Shunlin[1,2], ZHANG Yonghui[1,2], LIU Haigang[1,2], MENG Fuxuan[1,2], DUAN Yuanjie[1,2], YANG Zixiang[1,2], YANG Xiaoqiong[1,2], YUAN Jianmin[1,2], YUE Xuewen[1,2*], FANG Haidong[1,2*]

(*[1]Institute of Tropical Eco-Agricultural Sciences, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Yuanmou 651300, Yunnan, China; [2]Yuanmou Dry-hot Valley Botanical Garden, Yuanmou 651300, Yunnan, China*)

Abstract:【Objective】With the deterioration of global climate, the attenuation of stratospheric ozone results in the enhancement of ultraviolet (UV-B) radiation on the surface of the earth, which has a wide impact on the physiology and growth of surface plants. In recent years, there were extensive studies about the adverse effects of enhanced UV-B radiation on the leaf structure and photosynthesis in mango, but few research have been carried out to compare the impacts of UV-B on mango varieties with different leaf texture. Thus, the objective of this study was to explore the effects of enhanced UV-B radiation on the growth and development, photosynthetic physiology, and leaf ultrastructure of two mango varieties with different leaf texture, so as to provide reference for the selection of mango varieties with UV-B radiation tolerance under dry and hot valley climate.【Methods】The field experiments were conducted in an experimental orchard of Institute of Tropical Eco-agriculture, Yunnan Academy of Ag-

收稿日期:2020-12-02 **接受日期:**2021-05-10

基金项目:云南省农业基础研究农业联合青年项目(2018FG001-094);云南省农业科学院应用基础研究专项(YJQ201701);国家重点研发计划(2017YFC0505102);云南省重点研发计划(2019BC001-2)

作者简介:杨玉皎,女,助理研究员,硕士,研究方向为果树栽培与生理。Tel:18208738739,E-mail:yangyujiao11@163.com

*通信作者 Author for correspondence. E-mail:xue3721wen@126.com;E-mail:406373828@qq.com

ricultural Sciences from November 2018 to March 2020. Two-years-old mango seedlings cultivar Sannianmang and Maqiesu were used as experimental materials to investigate their leaf texture and response to UV-B treatments. Three UV-B radiation intensities were sett, including natural radiation (CK), and two enhanced UV-B radiation on the basis of natural light, which were 2.5 kJ · m^{-2} · d^{-1} (T1) and 5.0 kJ · m^{-2} · d^{-1} (T2), respectively. The outdoor rainproof lamp holder and 40 W ultraviolet lamp were used to simulate and supplement the UV-B radiation. The distance between the lamp and mango canopy was kept at 0.6 m. The mango canopy was irradiated for 6 h every day from 9:00 to 12:00 and 14:00 to 17:00 (irradiation was suspended in rainy days), and the irradiation lasted for 16 months. The measurement indices included the growth and development, photosynthetic pigment content, photosynthetic characteristics, light response curve, fluorescence induction kinetic parameters, and leaf ultrastructure.【Results】There were significant differences in growth and development, photosynthetic pigment content, photosynthetic characteristics and leaf ultrastructure between the two mango varieties under different UV-B radiation intensity. Compared with CK, the increment of the plant height, stem diameter and leaf number of Sannianmang significantly increased under T1 and T2 treatments, while the growth of Maqiesu significantly decreased with the enhancement of UV-B radiation intensity. This result indicated that enhanced UV-B radiation could promote the growth of Sannianmang, but could inhibit the growth of Maqiesu. The contents of chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoid and chlorophyll a+b in Sannianmang were not significantly different under T1 treatment from those under the CK treatment, but significantly increased under T2 treatment. When the UV-B radiation intensity was enhanced, leaf photosynthetic pigment content of Maqiesu decreased significantly. There was no significant difference in the chlorophyll a/b of Sannianmang and Maqiesu under different UV-B radiation intensities. Compared with CK, T1 treatment increased the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and water use efficiency (*WUE*) of Sannianmang by 16.1%, 25.0% and 7.9%, respectively, but there was no significant difference in photosynthetic characteristics between T2 treatment and CK. The P_n, G_s, C_i and T_r of Maqiesu decreased with the enhancement of UV-B radiation intensity, but WUE firstly decreased and then increased with the enhancement of UV-B radiation intensity. There was no significant difference in the light response curve of Sannianmang under different UV-B radiation intensities, but the difference was significant in that of Maqiesu when photosynthetically active radiation (*PAR*) was higher than 200 μmol · m^{-2} · s^{-1}. The enhancement of UV-B radiation intensity decreased the P_n of Maqiesu under higher *PAR*. The initial fluorescence value (F_0), maximal fluorescence value (F_m) and variable fluorescence value (F_v) of Sannianmang and Maqiesu significantly decreased with the enhancement of UV-B radiation intensity, and T2 treatment had the highest decline range. Under different UV-B radiation intensities, there were no significant differences in the PSII maximum photochemical quantum yield (F_v/F_m) and PSII potential photochemical activity (F_v/F_0) of Sannianmang, but the F_v/F_m and F_v/F_0 of Maqiesu significantly decreased with the enhancement of UV-B radiation intensity. The ultrastructure of leaf cells was damaged in varying degrees under the enhanced UV-B radiation. Under T1 treatment, the epicuticular wax increased, stomata atrophied, chloroplasts tended to be oval, and more osmiophilic particles were accumulated in the leaves of two mango varieties, among them, the leaves of Maqiesu were partly broken, and a large number of black lipid droplets were formed in the cells. The arrangement of cell structure was disordered, the number of black lipid droplets significantly increased and the photosynthetic capacity decreased in the leaves of Maqiesu under T2 treatment.【Conclusion】Sannianmang with thicker leaf texture had higher tolerance to the enhanced UV-B radiation,

while Maqiesu with thinner leaf texture was sensitive to the enhanced UV-B radiation. Therefore Sannianmang was more suitable for cultivation in the environment with stronger UV-B radiation than Maqiesu.

Key words: Mango; UV-B radiation; Photosynthetic physiology; Chlorophyll fluorescence; Mesophyll ultrastructure

全球气候恶化，臭氧层不断衰减导致到达地表的紫外线辐射（UV-B，波长208~320 nm）增强，对生态系统产生了广泛的影响[1]。近年来许多研究表明增强的UV-B辐射会导致植物发生植株矮化、茎粗增加、叶面积减小、叶片卷曲等形态方面的变化[2-3]。增强UV-B辐射也会改变植物生理代谢，其中叶片相对电导率、丙二醛（MDA）含量、超氧化歧化酶（SOD）和过氧化物酶（POD）活性和类黄酮含量等指标增加，而可溶性蛋白含量减少[4]。此外UV-B辐射增强还降低叶片光合色素和气孔导度，抑制光合作用[5]。其他相关研究表明，不同植物的生长发育、光合生理、物质代谢、分子机制也会随着UV-B辐射的增强而受到不同程度的影响[6]。

叶片作为植物光合作用的营养器官，对环境变化较为敏感，可塑性较强。在弱光中生长的植物叶片一般较薄，在强光下生长的则较厚[7]。增强UV-B辐射会使植株叶面积减小、叶片退绿变黄、表皮蜡质增厚，叶片气孔发生改变以控制气体与水分的交换量，叶片抗氧化能力增强[8]。高强度UV-B辐射会抑制植物光合作用，破坏叶片的组织、细胞、叶绿体、线粒体等器官的形态与结构，叶片自身会发生一系列生理代谢变化以适应高强度UV-B辐射造成的损伤，并在长期的进化过程中形成对不同环境条件的形态生理适应机制[9]。叶片结构特征最能体现环境因子对植物的影响，也是表征植物是否对环境适应的重要器官[10]。

杧果（*Mangifera indica* L.）为漆树科杧果属植物，是重要的热带亚热带水果。云南杧果种植区域主要集中在金沙江、澜沧江、红河及怒江等沿线的低纬度干热河谷区[11]。近年来，前人[12]已对逆境胁迫（如增强UV-B辐射）下杧果的生理生化变化进行了较多报道，但主要涉及植株生长、叶片光合生理和抗氧化酶活性[11]以及果实产量和营养品质等方面。然而，针对不同叶片质地的杧果品种，探索增强UV-B辐射对干热河谷区杧果叶片光合参数和超显微结构影响的研究还比较少。

笔者在本研究中以叶片质地不同的乡土栽培品种三年芒和马切苏杧果幼树为试验材料，在大田试验的基础上，研究不同UV-B辐射强度对杧果植株生长发育、叶片光合色素、光合参数、荧光参数以及叶片超显微结构的影响，以期阐明叶片质地不同的杧果光合生理对UV-B辐射胁迫的响应，为干热河谷低纬度区杧果的UV-B辐射耐受性品种筛选提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料及试验设计

试验在云南省农业科学院热区生态研究所苴林试验基地（101°35′E，25°23′N，海拔1050 m）内进行，该地处于楚雄彝族自治州元谋县，属于典型的干热河谷气候[13]。于2018年4月种植2 a生三年芒和马切苏2个杧果品种，其中三年芒叶片质地较厚为革质，马切苏叶片质地较薄为纸质。缓苗5个月，待苗高度约0.5 m时，选取长势相近的幼苗开始进行试验处理。试验以自然光照射为对照（CK），在自然光照射的基础上增补设置2个UV-B辐射强度，分别为2.5（T1）和5.0 kJ·m^{-2}·d^{-1}（T2）。每个处理3次重复，每个重复小区有10株杧果树。2018年11月采用户外防雨灯架和40 W紫外灯管（UV-B，波长为280~320 nm，南京华强电子仪器厂）模拟增补UV-B辐射，辐射强度通过灯管与杧果冠层高度和灯管数量进行控制，并采用UV-B型紫外辐照计（北京师范大学光电仪器厂）测定辐射强度。紫外灯管的高度可以随着杧果的生长情况进行调节，始终保持灯管与杧果冠层的距离为0.6 m，并用辐照计测定300 nm波长处的辐射强度，以保证试验期间冠层叶片接受的辐射不会发生改变。每天9:00—12:00和14:00—17:00进行6 h的辐照处理（阴雨天不进行处理），连续照射16个月。

1.2 指标测定与方法

1.2.1 植株生长指标测定 在试验开始前（2018年10月）测定杧果幼树的初始株高度、茎粗度和叶片

数，并进行标记，在试验结束时（2020年3月）再次测定生长指标，茎粗在标记位置测定。生长增长量按下列公式计算：

株高增长量/cm=结束株高－初始株高；

株高增长率/%=（结束株高－初始株高）/初始株高×100；

茎粗增长量/mm=结束茎粗－初始茎粗；

茎粗增长率/%=（结束茎粗－初始茎粗）/初始茎粗×100；

叶片增长数=结束叶片数－初始叶片数；

叶片增长率/%=（结束叶片数－初始叶片数）/初始叶片数×100。

1.2.2　叶片光合色素测定　光合色素含量采用95%（φ）无水乙醇浸提，以浸提试剂为空白测定吸光度，波长分别选择665 nm（叶绿素a）、649 nm（叶绿素b）、470 nm（类胡萝卜素），并按公式计算叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量（w，后同）[14]。

叶绿素a色素含量Ca（$mg \cdot g^{-1}$）=（$13.95 \times OD_{665} - 6.88 \times OD_{649}$）$\times 0.025 \times 10$

叶绿素b色素含量Cb（$mg \cdot g^{-1}$）=（$24.96 \times OD_{649} - 7.32 \times OD_{665}$）$\times 0.025 \times 10$

类胡萝卜素含量（$mg \cdot g^{-1}$）=（$1000 \times OD_{470} - 2.05Ca - 114.8Cb$）$/ 245 \times 0.025 \times 10$

1.2.3　叶片光合参数测定　利用LI-6400便携式光合仪测定叶片光合参数和光响应曲线，时间为9:00—11:00，每个小区随机选择5株，选取植株的中上部向阳的新生成熟的叶片进行测定。在光合有效辐射（PAR）为800 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-2}$的条件下，测定净光合速率（$P_n$）、气孔导度（$G_s$）、胞间$CO_2$浓度（$C_i$）和蒸腾速率（$T_r$）[6]，水分利用效率（$WUE$）=$P_n/T_r$。光响应曲线共测定3个叶片，测定时使用开放气路，仪器自带红蓝光源，设置光强梯度：1800、1500、1200、1000、600、400、200、100、50、20、0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$。依据试验数据绘制光合作用的光响应曲线（$P_n$-PAR），采用非直角双曲线模型进行拟合[15]，表达式为：

$$P_n = \frac{\alpha \times PAR + P_{nmax} - \sqrt{(\alpha \times PAR + P_{nmax})^2 - 4 \times \theta \times \alpha \times PAR \times P_{nmax}}}{2 \times \theta} - R_d$$

式中：P_n为净光合速率；α为初始量子效率；PAR为光合有效辐射；P_{nmax}为最大净光合速率；θ为光合曲线弯曲程度曲度；R_d为暗呼吸速率。

1.2.4　叶绿素荧光参数测定　利用植物效率分析仪[16]（Handy-PEA，英国）测定叶片快速叶绿素荧光，诱发光由650 nm的LED提供集中到测定的区域（直径4 mm），光强为3000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$。经过20 min暗适应过程后，测定初始荧光（$F_0$）、最大荧光（$F_m$）、可变荧光（$F_v$）、PSⅡ最大光能转换效率（$F_v/F_m$）以及PSⅡ潜在活性（$F_v/F_0$），绿色植物叶绿素a荧光显示明显的O-J-I-P期，通过以下公式计算叶绿素a荧光诱导动力学曲线的JIP-test参数，按公式$V_t=(F_t-F_0)/(F_m-F_0)$求得各时间点的相对可变荧光，$\Delta V_t=V_t$（处理）$-V_t$（对照），F_t为各时间点相对应的荧光强度。

1.2.5　叶片超显微结构　每个处理采集相同部位的成熟叶片，用剪刀将冲洗干净的杧果叶片切成4 mm × 4 mm和8 mm × 8 mm的条状（去主脉），即刻放入pH为6.8的3.5%（φ）戊二醛溶液中进行前固定，低温保存（4 ℃）。固定后的叶片样品送至昆明医科大学科研实验中心电镜室用Hitanchi S-3000N（Japan）扫描电镜检测分析叶片的近轴面，并用JEM-1011EX透射电镜观察、拍照[6]。

1.3　统计与分析

试验数据采用Microsoft Office Excel 2007进行分析和处理，采用Origin 2018进行作图。采用SPSS 22.0进行单因素方差（ANOVA）分析，并采用Duncan法比较处理间的差异显著性（$\alpha = 0.05$）。文中数据为平均值±标准差。

2　结果与分析

2.1　增强UV-B辐射对杧果植株生长发育的影响

从表1可以看出，在增强UV-B辐射下，与CK相比，2个杧果品种的株高、茎粗、叶片数的变化均存在种间差异。三年芒在增强UV-B辐射下，株高增长量、茎粗增长量和叶片增长数均呈现增加趋势，T1处理下株高增长量、茎粗增长量、叶片增长数分别比CK增加了22.9%、35.8%、457.1%；T2处理下株高增长量、茎粗增长量、叶片增长数分别比CK增加了92.4%、93.4%、428.6%。三年芒在UV-B辐射下表现出增长趋势，生长活力旺盛，适应性较强，表明低强度辐射对三年芒的植株生长有促进作用。在增强UV-B辐射下，马切苏的株高增长量、茎粗增长量均呈现下降趋势，T1处理下株高增长量、茎粗增长量、叶片增长数分别比CK减少了11.1%、24.8%、40.9%；T2处理下株高增长量、茎粗增长量、叶片增长数分别比CK减少了22.5%、32.3%、52.8%。增强UV-B辐射抑制马切苏的株高和茎粗生长，致使植株矮

表1 增强UV-B辐射对杧果植株生长的影响

Table 1 Effects of enhanced UV-B radiation on growth of mango

品种 Varieties	处理 Treatment	株高增长量 Height increment/cm	株高增长率 Height growth rate/%	茎粗增长量 Stem diameter increment/mm	茎粗增长率 Stem diameter growth rate/%	叶片增长数 Leaf increment	叶片增长率 Leaf growth rate/%
三年芒 Sannianmang	CK	14.40±1.86 b	39.00±0.05 b	3.16±0.19 b	38.00±0.03 b	1.40±0.47 b	9.00±0.03 b
	T1	17.70±2.78 ab	47.00±0.06 ab	4.29±0.42 b	52.00±0.04 b	7.80±2.10 a	55.00±0.15 a
	T2	27.70±3.24 a	64.00±0.14 a	6.11±0.49 a	78.00±0.06 a	7.40±1.53 a	40.00±0.09 a
马切苏 Maqiesu	CK	37.70±2.89 a	78.00±0.07 a	9.41±0.53 a	100.00±0.03 a	20.30±3.44 a	81.00±0.20 a
	T1	33.50±3.44 a	69.00±0.09 a	7.08±0.74 b	88.00±0.04 ab	12.00±2.24 b	59.00±0.12 ab
	T2	29.20±1.98 a	66.00±0.05 a	6.37±0.44 b	81.00±0.06 b	9.58±1.14 b	31.00±0.08 b

注：同列不同小写字母代表同一品种在不同UV-B辐射强度下差异显著($p < 0.05$)。下同。

Note: Different small letters in the same column indicated that different UV-B radiation intensity of the same varieties were significantly different ($p < 0.05$). The same below.

化。在不同UV-B辐射强度下三年芒和马切苏的株高增长率、茎粗增长率和叶片增长率与株高增长量、茎粗增长量和叶片增长数的变化趋势一致。

2.2 增强UV-B辐射对杧果叶片光合色素的影响

从表2可以看出，UV-B辐射强度对杧果叶片叶绿素含量的影响存在显著的种间差异。叶绿素含量可作为衡量UV-B辐射增强对植物造成伤害的一个重要指标，在一定的UV-B辐射下，植物会通过增加叶片叶绿素含量来抵御胁迫。与CK相比，T1处理下三年芒的叶绿素含量没有显著差异，而T2处理下叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素以及叶绿素a+b含量显著上升。马切苏随着UV-B辐射的增强，叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素和叶绿素a+b含量逐渐降低，并且达到显著差异水平。

表2 增强UV-B辐射对杧果叶片光合色素含量的影响

Table 2 Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic pigment contents in mango leaves

品种 Varieties	处理 Treatment	w(叶绿素) Chlorophyll content /(mg·g^{-1})			叶绿素a/b Chlorophyll a/b	叶绿素a+b Chlorophyll a+b
		叶绿素a Chlorophyll a	叶绿素b Chlorophyll b	类胡萝卜素 Carotenoids		
三年芒 Sannianmang	CK	0.220±0.008 b	0.100±0.002 b	0.26±0.01 b	2.20±0.03 a	0.33±0.01 b
	T1	0.210±0.013 b	0.100± 0.008 b	0.25±0.01 b	2.10±0.06 a	0.31±0.02 b
	T2	0.430±0.014 a	0.200±0.007 a	0.44±0.02 a	2.15±0.01 a	0.63±0.02 a
马切苏 Maqiesu	CK	0.470±0.008 a	0.230±0.005 a	0.47±0.01 a	2.04±0.02 a	0.70±0.01 a
	T1	0.380±0.014 b	0.180±0.006 b	0.37±0.01 b	2.11±0.01 a	0.55±0.02 b
	T2	0.270±0.004 c	0.130±0.001 c	0.28±0.01 c	2.07±0.01 a	0.40±0.01 c

2.3 增强UV-B辐射对杧果叶片光合特性的影响

如表3所示，在T1处理下三年芒叶片P_n、G_s和WUE显著提高，分别比CK增加16.1%、25.0%和7.9%，C_i和T_r提高不明显，而在T2处理下叶片光合特性与CK相比没有显著差异。马切苏的叶片P_n、G_s、C_i和T_r均随着UV-B辐射的增强而减小，与CK相

表3 增强UV-B辐射对杧果叶片光合特性的影响

Table 3 Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic characteristics of mango leaves

品种 Varieties	处理 Treatment	净光合速率 P_n/(μmol·m^{-2}·s^{-1})	气孔导度 G_s/(mol·m^{-2}·s^{-1})	胞间CO_2浓度 C_i/(μmol·mol^{-1})	蒸腾速率 T_r/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	水分利用效率 WUE/(μmol·m^{-2}·s^{-1})
三年芒 Sannianmang	CK	12.20±0.38 b	0.160 0±0.013 0 b	234.37±7.60 a	3.490 0±0.190 0 a	3.550±0.115 b
	T1	14.16±0.23 a	0.200 0±0.006 0 a	238.17±1.40 a	3.690 0±0.010 0 a	3.830±0.052 a
	T2	12.31±0.22 b	0.180 0±0.005 0 ab	244.40±6.10 a	3.530 0±0.020 0 a	3.490±0.079 b
马切苏 Maqiesu	CK	14.73±0.01 a	0.320 0±0.000 1 a	288.81±0.04 a	3.050 0±0.000 5 a	4.840±0.002 b
	T1	12.49±0.06 b	0.240 0±0.002 1 b	272.33±0.26 b	2.750 0±0.022 9 b	4.530±0.013 c
	T2	10.04±0.03 c	0.120 0±0.000 3 c	235.03±0.11 c	1.650 0±0.002 5 c	6.080±0.007 a

比，在T1处理下分别减少15.2%、25.0%、5.7%和9.8%，在T2处理下分别减少31.8%、62.5%、18.6%和45.9%，而*WUE*在T1处理下显著降低，在T2处理下显著升高。

2.4　增强UV-B辐射对杧果叶片光响应曲线的影响

由图1可以看出，在不同UV-B辐射强度下，不同杧果品种间的光响应曲线存在较大差异。增强UV-B辐射对三年芒叶片光响应曲线的影响相对较小，T1、T2处理与CK的光响应曲线几乎重叠在一起，差异不显著。在光合有效辐射（*PAR*）低于200 μmol·m^{-2}·s^{-1}时，马切苏的P_n在不同UV-B辐射强度下表现相似，均呈直线升高，此后随*PAR*增大呈曲线式上升到光饱和点，此时光响应过程因UV-B辐射强度不同而出现显著差异。随着UV-B辐射的增强，马切苏的P_n逐渐降低。

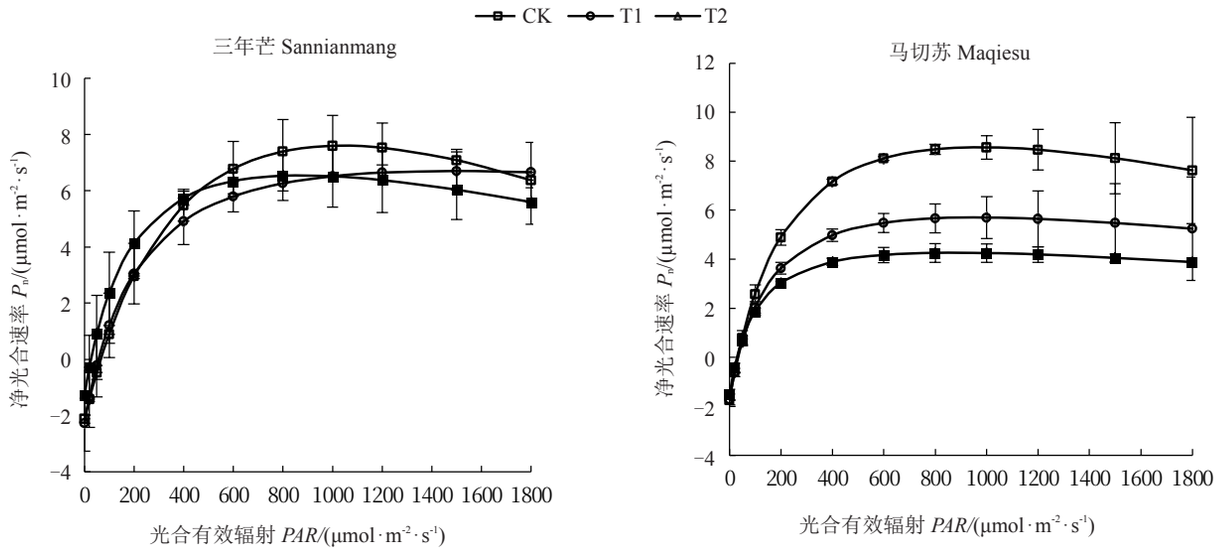


图1　不同UV-B辐射下杧果叶片的光响应曲线

Fig. 1　Light response curve of mango leaf under different UV-B radiation

2.5　增强UV-B辐射对杧果叶片荧光诱导动力学参数的影响

增强UV-B辐射对三年芒和马切苏叶片荧光诱导动力学参数的影响见表4。与CK相比，在UV-B辐射胁迫下三年芒和马切苏的叶片荧光诱导动力学参数F_0、F_m、F_v均显著降低，三年芒的F_0在T1、T2处理下的下降幅度为36.5%~38.4%，马切苏的下降幅度为15.2%~23.3%。F_m在T1、T2处理下，与CK相比，三年芒的下降幅度为35.8%~50.4%，马切苏的下降幅度为44.1%~48.8%。F_v在T1、T2处理下，与CK相比，三年芒的下降幅度为35.3%~58.6%，马切苏的下降幅度为54.3%~65.3%。在不同UV-B辐射强度下，三年芒的F_v/F_m和F_v/F_0差异不显著，而与CK相比，马切苏的F_v/F_m和F_v/F_0下降幅度分别为19.4%~34.3%和41.5%~59.5%，差异显著，说明增强UV-B辐射使马切苏PSⅡ反应中心光化学转换效率降低。

2.6　增强UV-B辐射对杧果叶片快速叶绿素荧光诱导动力学（OJIP）曲线的影响

不同UV-B辐射强度对三年芒和马切苏叶绿素

表4　增强UV-B辐射对杧果叶片荧光诱导动力学参数的影响

Table 4　Effects of enhanced UV-B radiation on fluorescence induction kinetics parameters of mango leaves

品种 Varieties	处理 Treatment	初始荧光F_o	最大荧光F_m	可变荧光F_v	PSⅡ原初光能转换效率F_v/F_m	PSⅡ潜在活性F_v/F_0
三年芒 Sannianmang	CK	516.6±38.4 a	1 278.0±113.1 a	761.3±78.8 a	0.59±0.01 a	1.47±0.08 a
	T1	327.8±23.6 b	820.3±124.9 b	492.5±104.6 ab	0.57±0.05 a	1.46±0.27 a
	T2	318.5±17.3 b	633.8±93.9 b	315.3±77.5 b	0.47±0.06 a	0.96±0.20 a
马切苏 Maqiesu	CK	377.5±13.3 a	1 150.0±32.7 a	772.5±20.5 a	0.67±0.01 a	2.05±0.04 a
	T1	320.0±9.3 b	643.0±73.9 b	353.3±64.7 b	0.54±0.06 b	1.20±0.17 b
	T2	289.7±18.7 b	588.3±101.3 b	268.3±84.6 b	0.44±0.04 b	0.83±0.22 b

OJIP曲线的影响见图2。在T1和T2处理下三年芒J点、I点和P点的相对荧光强度均高于CK，而马切苏O点、J点、I点和P点的相对荧光强度与CK相比均升高，2个品种间变化不显著。对OJIP曲线进行标准化处理后，三年芒的T1、T2处理J点、I点、P点明显高于CK；马切苏K点出现，马切苏的T1、T2处理K点、J点、P点明显高于CK；K点的出现是由于PSⅡ的供体侧受到伤害，马切苏叶绿素荧光随着时间的增加迅速上升，经过J点之前，叶绿素荧光强度上升，变为OKJIP荧光曲线。OJIP曲线形状的改变，致使PSⅡ反应中心供体侧和受体侧的电子传递体受损，进而导致马切苏叶片光合能力下降。

2.7 增强UV-B辐射对杧果叶片超微结构的影响

2.7.1 增强UV-B辐射对杧果叶片表皮细胞的影响 从图3叶片表面的扫描照片可看出，在CK处理下，2个品种杧果叶片表皮光滑平整，叶肉细胞形态结构正常，叶肉纹理清晰，分布整密，表面光洁，有少量蜡质分布（图3-A~B）；在T1处理下，三年芒叶片表皮不规则排列、皱缩，向内收紧形状突起、有蜡纸结晶；马切苏的叶片表皮部分区域有集结隆起、失水皱缩现象，与CK相比，叶片表面较为粗糙，局部出现断裂现象，有块状蜡质分布，马切苏受损较三年芒

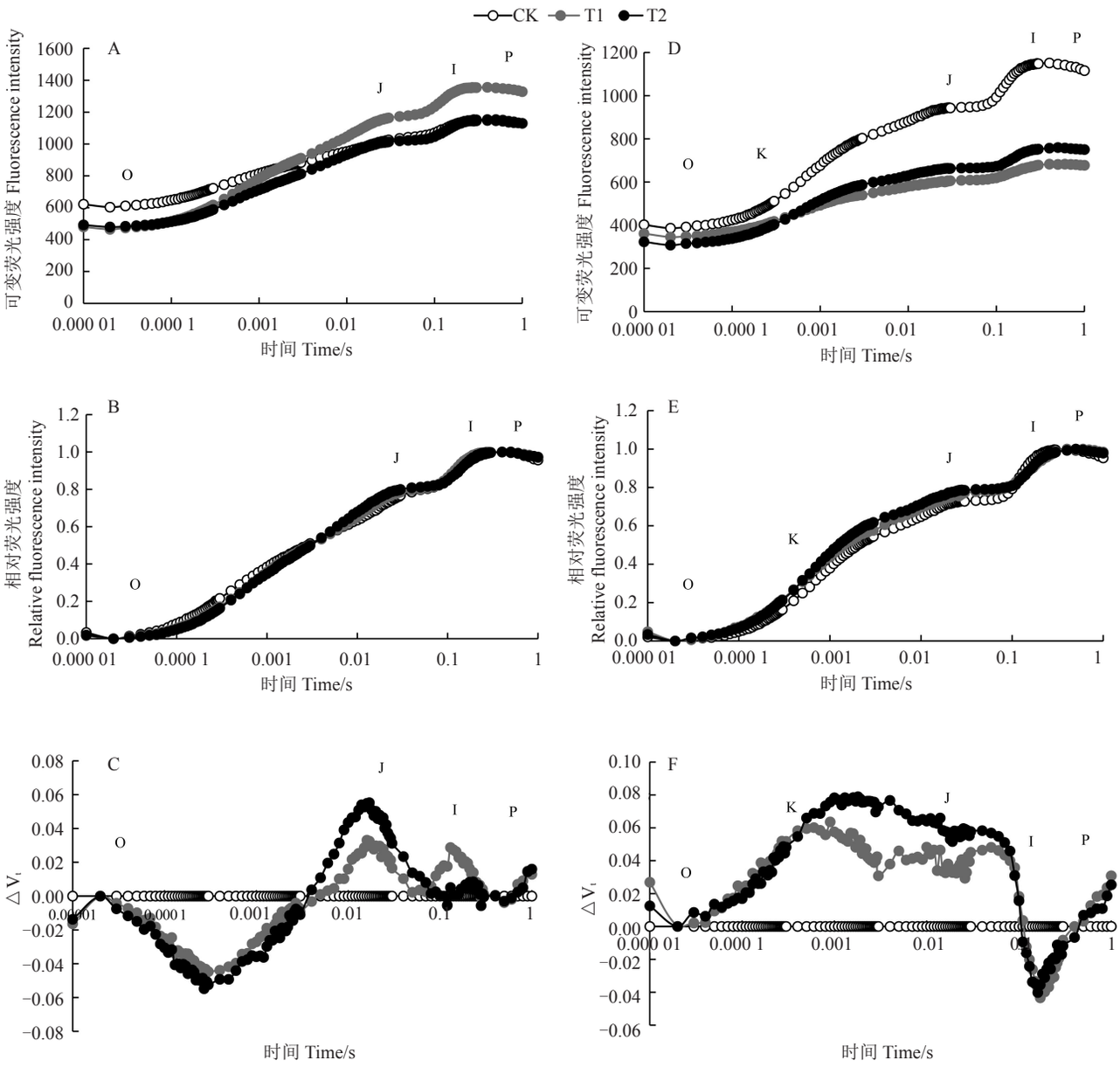
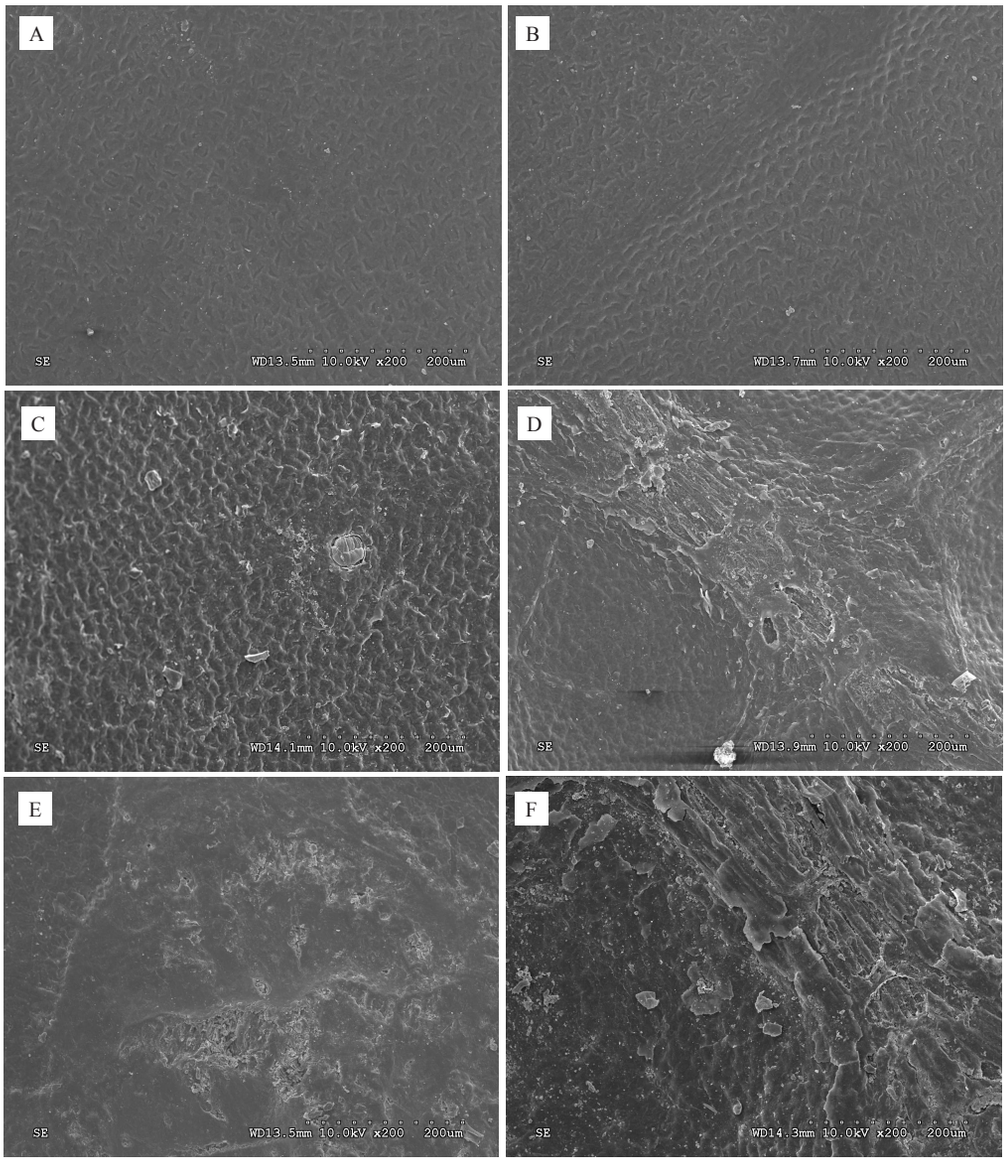


图2 不同UV-B辐射下的三年芒（A，B，C）和马切苏（D，E，F）叶绿素OJIP曲线

Fig. 2 The OJIP curve of chlorophyll in Sannianmang (A, B, C) and Maqiesu (D, E, F) under different UV-B radiation



A. 自然光照射处理的三年芒；B. 自然光照射处理的马切苏；C. T1 处理的三年芒；D. T1 处理的马切苏；E. T2 处理的三年芒；F. T2 处理的马切苏。下同。

A. Sannianmang exposure to natural light; B. Maqiesu exposure to natural light; C. Sannianmang treated with T1 treatment; D. Maqiesu treated with T1 treatment; E. Sannianmang treated with T2 treatment; F. Maqiesu treated with T2 treatment. The same below.

图3　不同UV-B辐射下杧果叶片表面的形态特征变化

Fig. 3　Morphological changes of mango leaves under different UV-B radiation

严重（图3-C~D）；在T2处理下，三年芒叶片角质层厚度增加，蜡质晶体增多，表皮细胞不规则，细胞轮廓模糊，出现局部性的断裂现象，存在一定程度受损；马切苏细胞表面有明显角质层堆叠、增厚蜡质片状分布，叶肉表皮细胞分布混乱，叶肉细胞结构凌乱，簇状蜡质晶体堆积，出现断裂片层，受损较严重（图3-E~F）。

2.7.2　增强UV-B辐射对杧果叶片表皮气孔的影响

从图4气孔扫描照片可看出，在CK处理下，三年芒和马切苏气孔形状多为呈圆形，气孔完全打开时呈近圆形（图4-A~B）；在T1处理下，三年芒和马切苏气孔结构受胁迫影响呈萎缩状态，保卫细胞部分失水收缩，叶片表皮层的气孔下陷，气孔呈逐渐半关闭和关闭状态（图4-C~D）；在T2处理下，三年芒、马切苏与CK相比，三年芒周围表皮细胞的蜡质明显增多，气孔呈关闭状态，周围布满块状、颗粒状蜡质，而马切苏保卫细胞周围簇状蜡质堆积，附着严重（图4-E~F）。

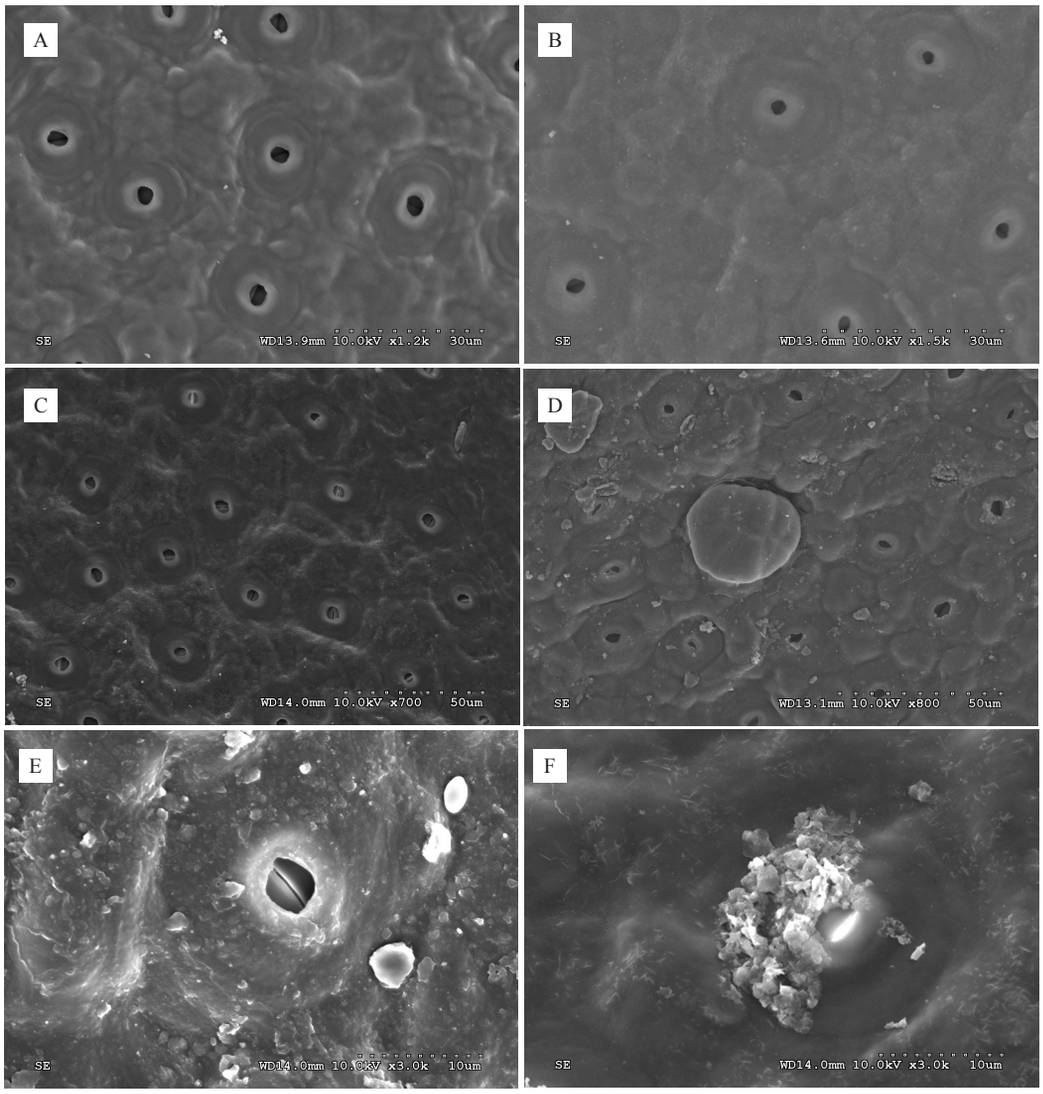


图4 不同UV-B辐射下杧果叶片表皮气孔的形态特征变化

Fig. 4 Changes of stomatal morphology of mango leaves under different UV-B radiation

2.7.3 增强UV-B辐射对杧果叶片表皮分泌腔形态的影响 从分泌腔的扫描电镜照片(图5)可看出,在CK处理下,三年芒、马切苏分泌腔均未表现出渗透胁迫症状,细胞器形态正常,细胞饱满,分泌液未流出(图5-A~B);在T1处理下,可看到三年芒分泌腔有部分分泌液流出,而马切苏分泌腔凹陷,周围细胞表面有块状蜡质(图5-C~D);在T2处理下,三年芒分泌腔有破裂,凹陷程度较深,而马切苏分泌腔周围角质层因皱缩导致成块状断裂,有大量的块状蜡质结晶,分泌腔周围表皮细胞凹凸不平,角质层增厚堆积隆起(图5-E~F)。

2.7.4 增强UV-B辐射对杧果叶肉细胞超微结构的影响 由图6可看出,CK处理下,三年芒、马切苏叶肉细胞排列整齐,分布均匀,叶绿体紧贴细胞边缘分布,细胞膜紧贴着细胞壁,多数叶绿体内均有白色的淀粉粒形成(图6-A~B)。T1处理后,三年芒叶绿体趋向于椭圆形,肿胀,内部叶绿体数量减少,体积呈球形或不规则形状,积累了较多的嗜锇颗粒,马切苏细胞结构有皱缩,细胞内有大量黑色脂滴形成(图6-C~D)。T2处理后,三年芒线粒体被膜模糊且部分破裂,辐射越强,马切苏脂滴数量越多,最后覆盖整个叶肉细胞,且部分叶绿体降解严重,膜被严重破损呈纺锤形或球形(图6-E~F)。

2.7.5 增强UV-B辐射对杧果叶肉细胞局部超微结构的影响 由图7中可看出,CK处理下,叶绿体和线粒体外被膜清晰,有完整的双层膜结构,基质类囊体膜片层结构明显,基粒排列整齐,堆叠有序,紧贴细胞边缘分布,胞间隙较小,细胞膜紧贴着细胞壁,

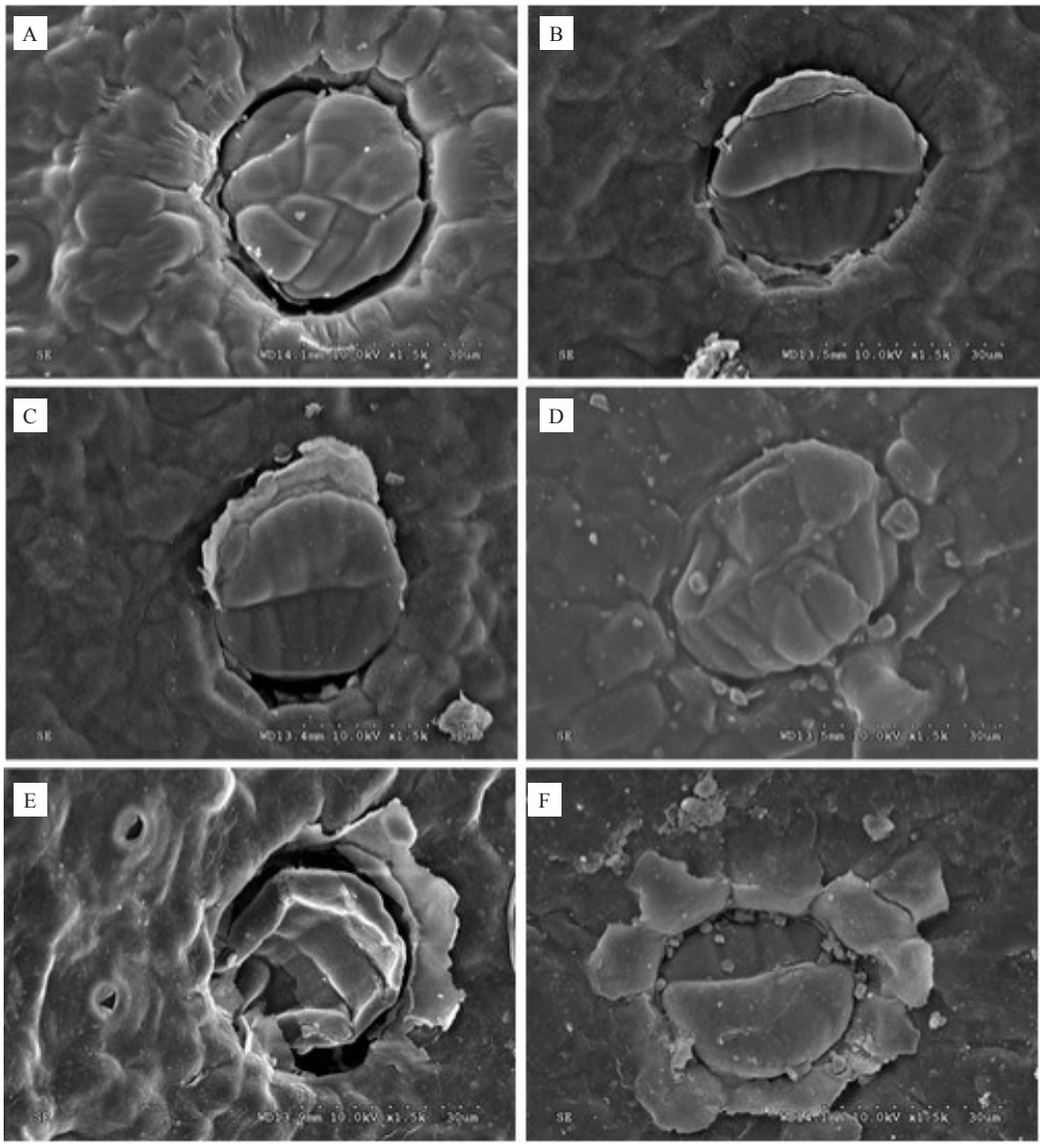


图5　不同UV-B辐射下杧果叶片分泌器官的形态特征变化

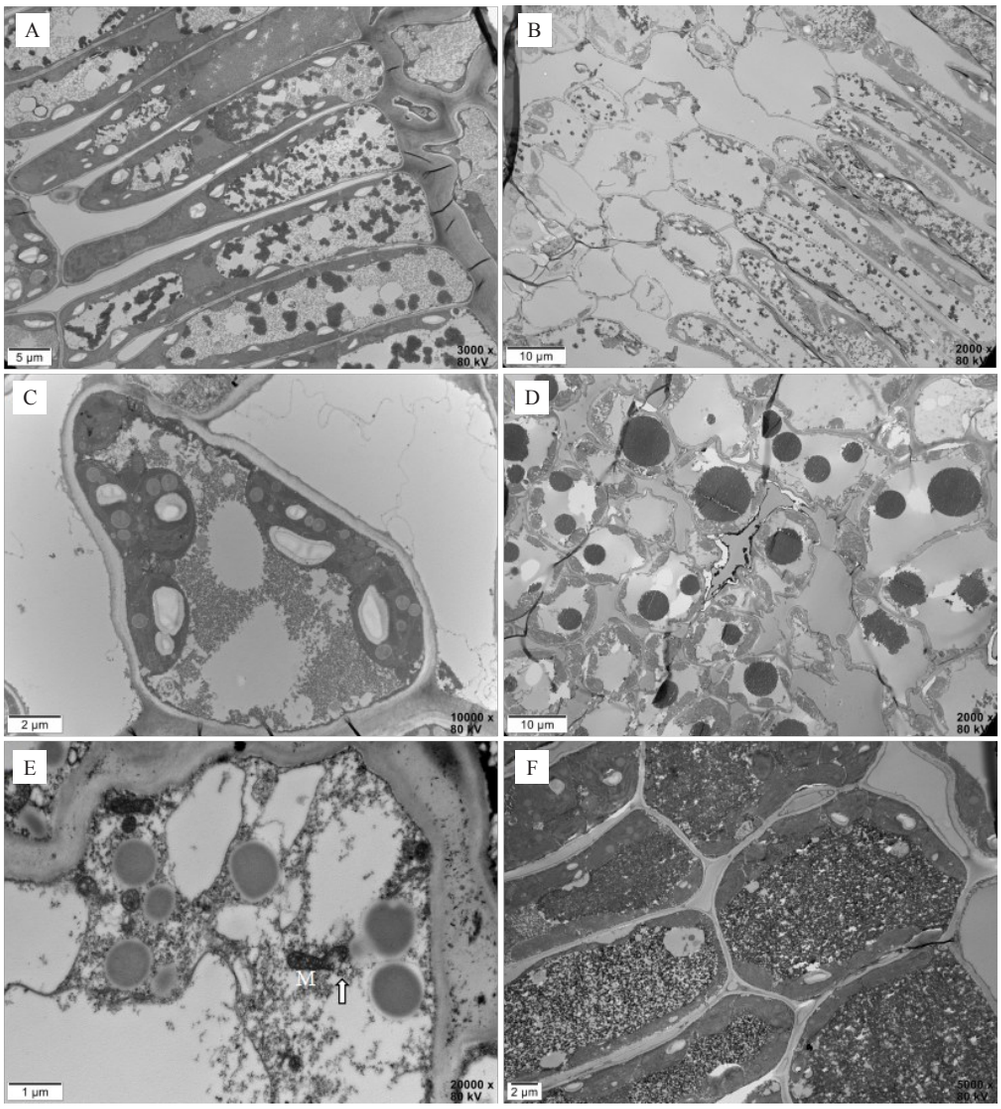
Fig. 5　Morphological changes of secretory organs in mango leaves under different UV-B radiatio

多数均有白色的淀粉粒形成，各细胞器结构都发育完好，能正常进行光合作用（图7-A~B）。T1处理后，三年芒叶绿体基粒和基质类囊体内含有随机分布的大量嗜锇颗粒，细胞结构开始肿胀；马切苏叶绿体趋向于椭圆形，肿胀，呈球形或不规则形状，淀粉粒减少，积累了较多的嗜锇颗粒，且部分叶绿体降解严重，膜被严重破损呈纺锤形或球形，类囊体分化出片层，无淀粉粒，嗜锇颗粒数量多（图7-C~D）。T2处理后，三年芒叶绿体被膜模糊且部分破裂，马切苏细胞壁结构不清晰，叶绿体形态扭曲，叶绿体细胞中间膨大，被膜模糊，淀粉粒体积巨大，受淀粉粒的挤压，类囊体片层扭曲，叶绿体变形，向内皱缩，排列紊乱，受损严重（图7-E~F）。

3　讨　论

3.1　增强UV-B辐射对杧果植株生长的影响

2个杧果品种在不同强度的UV-B辐射下生物学和生理学响应差异显著。本研究结果显示，在不同UV-B辐射强度下，三年芒和马切苏的生长发育、光合参数、荧光参数以及叶片超显微结构的变化差异显著。主要原因是三年芒叶片质地较厚为革质，而马切苏叶片质地较薄为纸质，对UV-B辐射存在不同的响应。这与Mariz-Ponte等[17]和刘鹏等[18]的增强UV-B辐射对杧果不同叶龄叶片影响的研究结果一致，老叶较厚受损程度最轻，成年叶居中，幼叶较薄受损最严重，杧果老叶的蜡质层和角质层较厚，高



M. 线粒体的外形和膜受到破坏。

M. The structure of mitochondria and mitochondrial membrane were destroyed.

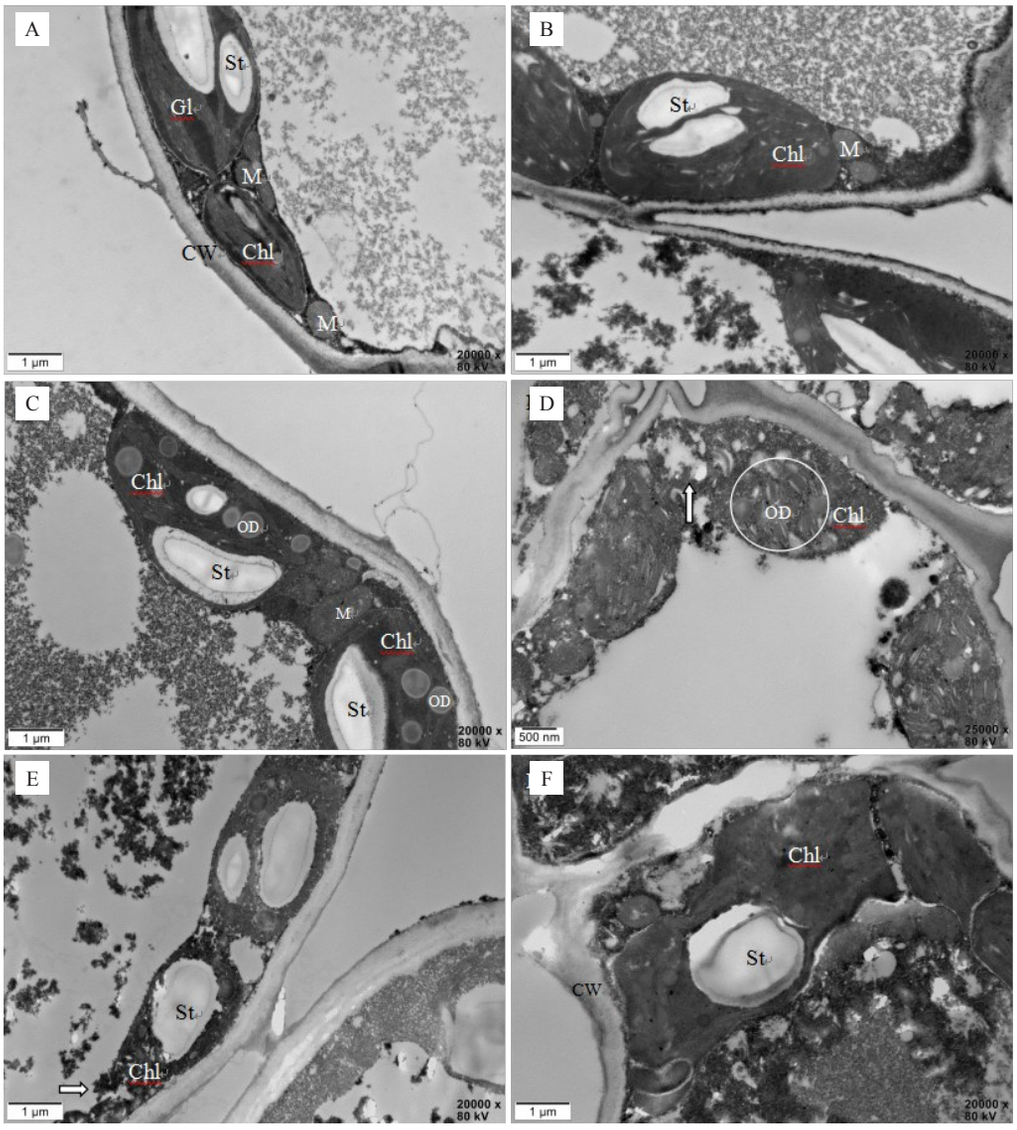
图6 不同UV-B辐射下杧果的叶肉细胞超微形态特征变化

Fig. 6 Ultrastructural changes of mesophyll cells of mango under different UV-B radiation

度革质化，对UV-B辐射起到一定的阻挡作用，叶片厚度的增加也可降低辐射增强对叶细胞的伤害。三年芒叶片较厚，低强度辐射（T1）可促进生长发育，株高增长量、茎粗增长量和叶片增长数与CK相比均呈现增加趋势，三年芒在低UV-B辐射下表现出增长趋势，生长活力旺盛，适应性较强；马切苏叶片质地较薄，增强UV-B辐射，直接导致叶片受损，阻碍光合作用，株高增长量、茎粗增长量均呈现下降趋势，这与在棉花[19]、玉米[20]、拟南芥[21]等作物上的研究结果一致。增强UV-B辐射可抑制马切苏的株高度和茎粗度生长，致使植株矮化，导致生物量的积累减少，产生自身调节的形态响应[22]。

3.2 增强UV-B辐射对杧果叶片光合生理的影响

光合色素含量是评价光合作用强度的指标之一，光合色素含量的变化，既可反映植物光合作用功能的强弱，又可表征在逆境胁迫下植物组织、器官的衰老状况[23]。不同UV-B辐射强度对不同品种杧果光合作用的影响机制存在差异。三年芒的光合色素含量发生了显著的变化，在增强UV-B辐射下叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量有明显上升，这可能与辐射强度没有到达三年芒抑制阈值有关，未能诱发三年芒自身防御系统应激启动；类胡萝卜素作为保护色素，增强UV-B辐射后，类胡萝卜素含量升高，这可能是叶片吸收UV-B辐射而分散胁迫的一



CW. 细胞壁；Chl. 叶绿体；M. 线粒体；St. 淀粉粒；OD. 嗜锇颗粒；Gl. 基粒片层。

CW. Cell wall; Chl. Chloroplast; M. Mitochondrion; St. Starch grai; OD. Osmiophilic globule; Gl. Granalamella.

图7　不同UV-B辐射下杧果的叶肉细胞局部超微结构变化

Fig. 7　Ultrastructural changes of mango local mesophyll cells under different UV-B radiation

种保护机制，同时也能增强清除活性氧能力[24]。另外，UV-B辐射增强存在刺激叶片光合色素含量升高的现象[25]，三年芒叶片革质较厚，这有可能是叶片厚度增加引起的，而叶片厚度增加可能会降低UV-B辐射对细胞的伤害[26]，这与在甘蔗[18,27]等作物上的研究结果一致，品种间叶片越厚则耐辐射性越强。而马切苏随着UV-B辐射强度的增加叶片叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量呈降低趋势，这与在甘薯[28]、番茄[29]、水稻[30]、农台1号杧果[31]等作物上的研究结果一致。马切苏叶片质地为相对较薄的纸质，UV-B辐射强度已超出马切苏的耐受能力，导致叶绿素发生光氧化或破坏了叶绿体结构，且叶绿素a/b显著低于CK，说明类囊体的垛叠程度减小，光抑制增强，从而使马切苏幼苗光系统Ⅱ光化学效率降低，光合速率下降[32-33]。

在T1处理下，三年芒叶片的净光合速率和气孔导度均有显著提高，可能是在冬季进行试验，UV-B照射下杧果叶片温度增加，在合成抗性物质时所需要的运转力增加[34]，呼吸作用加强，导致净光合速率和气孔导度有所增加。在T2处理下，UV-B辐射强度较高导致叶片气孔关闭，光合反应速率下降，CO_2利用率降低，进而导致胞间CO_2浓度升高。随着

UV-B辐射强度的增加，马切苏叶片的净光合速率、气孔导度、胞间CO_2浓度和蒸腾速率呈下降趋势，表明叶片气孔限制是抑制马切苏叶片光合作用的主要原因。在较高强度的UV-B辐射下，2个品种杧果叶片的气孔导度均有下降的趋势，这会影响CO_2同化效率，导致叶片光合作用减弱和生产力下降，这可能是一种对逆境的适应性反应[34]。

T2处理导致马切苏叶片F_v/F_m与F_v/F_0显著降低，且UV-B辐射强度越高，影响越显著。这可能是由于在较高强度的UV-B辐射下马切苏叶片叶绿素结构受到破坏或可逆性失活，PSⅡ反应中心受损，PSⅡ系统电子传递受到抑制，光合作用原初反应过程受到影响[35-36]，不利于激发天线色素蛋白复合体向PSⅡ传递，使得光合速率降低[37-38]。马切苏叶片叶绿素荧光随着时间的增加迅速上升，经过J点之前，叶绿素荧光强度上升，K点的出现，是由于PSⅡ的供体侧受到伤害，OJIP曲线变为OKJIP荧光曲线，伤害PSⅡ反应中心供体侧和受体侧的电子传递体受损[39]，使得马切苏叶片光合能力下降[40]。

3.3 增强UV-B辐射对杧果叶片超微结构的影响

在UV-B辐射增强条件下，大多数植物叶片的光合生理都会受到直接和间接的抑制[6]，直接抑制表现为破坏植物冠层结构、叶片表皮和角质层，以及叶片细胞膜结构，特别是叶绿体、线粒体膜结构，尤其是对光合色素、气孔、叶片厚度的影响会导致植物整体的光合系统及细胞膜等受到损伤[3,41]；间接抑制则表现为色素蛋白、光合链电子传递蛋白、膜蛋白和膜脂等含量的变化，导致植物整体的光合性能下降，抑制光合作用[6,42]。

T1处理的杧果叶片质膜收缩质壁分离，叶片表皮、角质层和蜡质增厚，叶绿体内淀粉粒增多；高强度的UV-B辐射导致叶绿体膨胀，类囊体膨胀粘连，线粒体破裂及出现空泡化[43]。T1处理下，三年芒叶绿体趋向于椭圆形，肿胀，内部叶绿体数量减少，体积呈球形或不规则形状，积累了较多的嗜锇颗粒，而马切苏细胞结构有皱缩，细胞内有大量黑色脂滴形成[44]。随着UV-B辐射强度的升高，三年芒线粒体被膜模糊且部分破裂，马切苏的细胞壁扭曲，叶绿体肿胀呈球形，结构层次排列不清，细胞器溶解消失，膜系统溃解等，叶肉细胞内有黑色脂滴且数量显著增加，最后覆盖整个叶肉细胞，并且部分叶绿体降解严重，膜被严重破损呈纺锤形或球形，叶绿体膜结构的损伤导致叶绿体蛋白的稳定性降低[45]，表现为加速叶绿素的降解，从而引起叶绿体结构的损伤，这与本文对杧果光合色素含量的测定结果一致。在CK处理下的叶肉细胞中未发现脂滴，表明脂滴应是增强UV-B辐射后诱导产生的次生代谢物，抵御增强UV-B辐射对细胞的损伤[46]。有研究认为植物因UV-B辐射诱导体内产生一些非酶促保护物质，并能强烈吸收UV-B辐射，从而有效地抑制其对叶绿素的破坏作用[47]。

4 结 论

2个品种的杧果对增强UV-B辐射的生物学和生理学响应存在显著差异。在轻度UV-B辐射下，三年芒和马切苏有一定的自我调节适应能力，其中本土三年芒优势性强，低强度辐射有促进株高和茎粗增长的趋势，对光合作用的影响不显著，而马切苏的光合效率显著下降，植株矮化，叶绿素含量降低，荧光参数F_v/F_m和F_v/F_0下降。随着UV-B辐射强度的增加，马切苏各项形态生长指标显著降低。三年芒叶片为质地较厚的革质，抵御胁迫能力较强，对增强UV-B辐射具有较强的耐受性，而马切苏叶片质地相对较薄，对增强UV-B辐射较为敏感。因此，在UV-B辐射较强的地区，杧果栽培品种可以选择叶片质地较厚的品种。为了进一步了解杧果对UV-B辐射的耐受机制，后续研究可探索在UV-B辐射增强的条件下，杧果叶片成分的变化以及生理防御反应和调节机制。

参考文献 References:

[1] 马瑄，李涛涛，赵亚男，杨玉龙，罗宇霞，高永峰. 2种杨树光合色素和抗氧化系统对UV-B与NaCl胁迫的响应[J]. 西北植物学报，2015，35(10)：2042-2049.
MA Xuan，LI Taotao，ZHAO Yanan，YANG Yulong，LUO Yuxia，GAO Yongfeng. Response of photosynthetic pigments and antioxidant systemto Ultraviolet-B radiation and NaCl stress in two species of *Populus*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，2015，35(10)：2042-2049.

[2] AVNERY S，MAUZERALL D L，LIU J，HOROWITZ L W. Global crop yield reductions due to surface ozone exposure：2 Year 2030 potential crop production losses and economic damage under two scenarios of O_3 pollution[J]. Atmospheric Environment，2011，45(13)：2297-2309.

[3] KATARIA S，JAJOO A，GURUPRASAD K N. Impact of increasing Ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic pro-

cesses[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B Biology，2014，137：55-66.

[4] 李想，谢春梅，何永美，祖艳群，王灿，李虹茹，李元 . UV-B 辐射与稻瘟病菌复合胁迫对元阳梯田水稻生长和光合特性的影响[J]. 农业环境科学学报，2018，37（4）：613-620.
LI Xiang，XIE Chunmei，HE Yongmei，ZU Yanqun，WANG Can，LI Hongru，LI Yuan. Effects of complex UV-B radiation and *Magnaporthe oryzae* stresses on the growth and photosynthetic characteristics of rice in Yuanyang Terrace，China[J]. Journal of Agro-Environment Science，2018，37(4)：613-620.

[5] 安黎哲，冯虎元，王勋陵 . 增强的紫外线 UV-B 辐射对几种作物和品种生长的影响[J]. 生态学报，2001，21（2）：249-253.
AN Lizhe，FENG Huyuan，WANG Xunling. Effects of enhanced UV-B radiation on the growth of some crops[J]. Acta Ecologica Sinica，2001，21(2)：249-253.

[6] 李俊，杨玉皎，王文丽，郭华春 . UV-B 辐射增强对马铃薯叶片结构及光合参数的影响[J]. 生态学报，2017，37（16）：5368-5381.
LI Jun，YANG Yujiao，WANG Wenli，GUO Huachun. Effects of enhanced UV-B radiation on potato leaf structure and photosynthetic parameters[J]. Acta Ecologica Sinica，2017，37(16)：5368-5381.

[7] 徐佳妮，雷梦琦，鲁瑞琪，赵杨阳，黄萱 . UV-B 辐射增强对植物影响的研究进展[J]. 基因组学与应用生物学，2015，34（6）：1347-1352.
XU Jiani，LEI Mengqi，LU Ruiqi，ZHAO Yangyang，HUANG Xuan. Research progress on the effect of enhanced UV-B radiation on plants[J]. Genomics and Applied Biology，2015，34(6)：1347-1352.

[8] 袁孟玲 . 增强 UV-B 辐射对杧果产量、果实品质和光合作用的影响[D]. 海口：海南大学，2018.
YUAN Mengling. The effects of the enhanced UV-B radiation on the fruit yield and quality and photosynthesis of mango[D]. Haikou：Hainan University，2018.

[9] 岳堃 . 增强 UV-B 辐射影响杧果叶片光合作用显微结构损伤机制[D]. 海口：海南大学，2019.
YUE Kun. Effects of enhanced UV-B radiation on damage mechanism of photosynthesis microstructure of mango leaves[D]. Haikou：Hainan University，2019.

[10] 解德宏，张永超，张翠仙，张发明，陈于福，尼章光，龙亚芹，彭忠良 . 6 个东南亚引种杧果品种在云南的综合比较试验[J]. 南方农业学报，2015，46（7）：1243-1247.
XIE Dehong，ZHANG Yongchao，ZHANG Cuixian，ZHANG Faming，CHEN Yufu，NI Zhangguang，LONG Yaqin，PENG Zhongliang. Comprehensive comparison on six mango varieties introduced from Southeast Asia in Yunnan[J]. Journal of Southern Agriculture，2015，46(7)：1243-1247.

[11] 袁孟玲，岳堃，王红，郭钰柬，周开兵 . 增强 UV-B 辐射对杧果成年树光合作用及其产量与常规品质的影响[J]. 南方农业学报，2018，49(5)：930-937.
YUAN Mengling，YUE Kun，WANG Hong，GUO Yujian，ZHOU Kaibing. Effects of enhanced UV-B radiation treatment on photosynthesis，yield and conventional quality of adult mango tree[J]. Journal of Southern Agriculture，2018，49(5)：930-937.

[12] 袁孟玲，岳堃，王红，郭钰柬，周开兵 . 台农一号杧果成年树在增强 UV-B 辐射处理下的损伤及其抗氧化响应[J]. 热带作物学报，2018，39（9）：1724-1731.
YUAN Mengling，YUE Kun，WANG Hong，GUO Yujian，ZHOU Kaibing. Damages and responses on antioxidance of Tainong No. 1 mango adult trees under treatment of enhanced UV-B radiation[J]. Chinese Journal of Tropical Crops，2018，39(9)：1724-1731.

[13] 杨玉皎，段元杰，孟富宣，郭淑萍，刘海刚，方海东 . 8 个优良杧果品种在元谋果实品质特性分析[J]. 江西农业学报，2020，32（3）：70-74.
YANG Yujiao，DUAN Yuanjie，MENG Fuxuan，GUO Shuping，LIU haigang，FANG haidong. Fruit quality characteristics analysis of eight excellent mango varieties in Yuanmou[J]. Acta Agriculturae Jiangxi，2020，32(3)：70-74.

[14] 胡秉芬，黄华梨，季元祖，赵晓芳，戚建莉，张露荷，张广忠 . 分光光度法测定叶绿素含量的提取液的适宜浓度[J]. 草业科学，2018，35（8）：1965-1974.
HU Bingfen，HUANG Huali，JI Yuanzu，ZHAO Xiaofang，QI Jianli，ZHANG Luhe，ZHANG Guangzhong. Evaluation of the optimum concentration of chlorophyll extract for determination of chlorophyll content by spectrophotometry[J]. Pratacultural Science，2018，35(8)：1965-1974.

[15] LI Y L，LIU X G，HAO K，YANG Q L，YANG X Q，ZHANG W H，CONG Y. Light-response curve of photosynthesis and model fitting in leaves of *Mangifera indica* under different soil water conditions[J]. Photosynthetica，2019，57(3)：796-803.

[16] STRASSERF R J，SRIVASTAVA A. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. Photochemistry and Photobiology，1994，61(1)：32-42.

[17] MARIZ-PONTE N，MENDES R J，SARIO S，MELO P. SANTOS C. Moderate UV-A supplementation benefits tomato seed and seedling invigoration：A contribution to the use of UV in seed technology[J]. Scientia Horticulturae，2018，235：357-366.

[18] 刘鹏，周开兵，王爽，王丽文，潘学峰 . 杧果不同叶龄叶片在增强 UV-B 辐射处理下的损伤和保护响应[J]. 热带生物学报，2010，1（4）：350-356.
LIU Peng，ZHOU Kaibing，WANG Shuang，WANG Liwen，PAN Xuefeng. Damages and protection responses of *Mangifera indica* L. leaves with different age under enhanced UV-B radiation[J]. Journal of Tropical Biology，2010，1(4)：350-356.

[19] 祁虹，段留生，王树林，王燕，张谦，冯国艺，杜海英，梁青龙，林永增 . 全生育期 UV-B 辐射增强对棉花生长及光合作用的影

响[J]. 中国生态农业学报，2017，25(5)：708-719.
QI Hong，DUAN Liusheng，WANG Shulin，WANG Yan，ZHANG Qian，FENG Guoyi，DU Haiying，LIANG Qinglong，LIN Yongzeng. Effect of enhanced UV-B radiation on cotton growth and photosynthesis[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture，2017，25(5)：708-719.

[20] YIN L N，WANG S W. Modulated increased UV-B radiation affects crop growth and grain yield and quality of maize in the field[J]. Photosynthetica，2012，50(4)：595-601.

[21] 韩雯，韩榕 . 不同时间的 UV-B 辐射对拟南芥幼苗生长的影响[J]. 植物学报，2015，50(1)：40-46.
HAN Wen，HAN Rong. Effect of different times of UV-B radiation on seedling growth of *Arabidopsis thaliana*[J]. Bulletin of Botany，2015，50(1)：40-46.

[22] ZHANG C Y，CHEN M H，LIU G，HUANG G Q，XU X. Enhanced UV-B radiation aggravates negative effects more in females than in males of *Morus alba* saplings under drought stress [J]. Environmental and Experimental Botany，2019，169：103903.

[23] 龚双姣，马陶武，李菁，刘应迪 . 镉胁迫下三种藓类植物的细胞伤害及光合色素含量的变化[J]. 应用生态学报，2010，21(10)：2671-2676.
GONG Shuangjiao，MA Taowu，LI Jing，LIU Yingdi. Leaf cell damage and changes in photosynthetic pigment contents of three moss species under cadmium stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology，2010，21(10)：2671-2676.

[24] LIU M L，CAO B，ZHOU S H，LIU Y B. Responses of the flavonoid pathway to UV-B radiation stress and the correlation with the lipid antioxidant characteristics in the desert plant *Caryopteris mongolica*[J]. Acta Ecologica Sinica，2012，32(3)：150-155.

[25] 师生波，贲桂英，赵新全，韩发 . 增强 UV-B 辐射对高山植物麻花艽净光合速率的影响[J]. 植物生态学报，2001，5(5)：520-524.
SHI Shengbo，BEN Guiying，ZHAO Xinquan，HAN fa. Effect of supplementary UV-B radiation on net photosynthetic rate in the alpine plant *Gentiana straminea*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology，2001，5(5)：520-524.

[26] 王红，岳堃，杨成坤，郭钰柬，王珮璇，周开兵 . UV-B 辐射增强处理抑制杧果叶片光合作用的生理原因分析[J]. 园艺学报，2020，47(2)：242-252.
WANG Hong，YUE Kun，YANG Chengkun，GUO Yujian，WANG Peixuan，ZHOU Kaibing. Physiological reasons for iInhibiting photosynthesis of mango leaves by enhanced UV-B radiation[J]. Acta Horticulturae Sinica，2020，47(2)：242-252.

[27] 秦茜 . 七个甘蔗品种叶片解剖结构特征与光合能力和耐旱性的关联[D]. 南宁：广西大学，2017.
QIN Xi. The correlations of leaf anatomical characteristics with photosynthetic capacity and drought tolerance in seven sugarcane cultivars[D]. Nanning：Guangxi University，2017.

[28] 孟凡来，郭华春 . UV-B 辐射增强对甘薯光合特性和紫外吸收物质的影响[J]. 作物杂志，2019，192(5)：119-124.
MENG Fanlai，GUO Huachun. Effects of enhanced UV-B on photosynthetic characteristics and UV-B bsorbing compounds of sweet potato[J]. Crops，2019，192(5)：119-124.

[29] 蒋翔，祖艳群，蒋超，韦莉梅，李元 . 不同番茄品种生长和生理特征对增强 UV-B 辐射响应的差异[J]. 云南农业大学学报(自然科学)，2015，30(4)：599-606.
JIANG Xiang，ZU Yanqun，JIANG Chao，WEI Limei，LI Yuan. The response differences of growth and physiology properties of different tomatoes varieties to enhanced UV-B radiation[J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)，2015，30(4)：599-606.

[30] LI H T，LIAO Y C，DONG M，LIANG T. Effects of modulated UV-B supplementation on the growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.) in fields[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin，2006，6：349-355.

[31] 王红，岳堃，郭钰柬，杨成坤，周开兵 . UV-B 辐射诱导杧果叶片抗氧化响应研究[J]. 热带亚热带植物学报，2020，28(1)：70-77.
WANG Hong，YUE Kun，GUO Yujian，YANG Chengkun，ZHOU Kaibing. Characteristics of antioxidant responses of *Mangifera indica* leaves by enhanced UV-B radiation[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany，2020，28(1)：70-77.

[32] TEVINI M，BRAUN J，FIESER G. The protective function of the epidermal layer of rye seedlings against ultraviolet-B radiatuon[J]. Photochemistry and Photobiology，2010，53(3)：329-333.

[33] MARIZ-PONTE N，MENDES R J，SARIO S，FERREIRA DE OLIVEIRA J M P，MELO P，SANTOS C. Tomato plants use non-enzymatic antioxidant pathways to cope with moderate UV-A/B irradiation：A contribution to the use of UV-A/B in horticulture[J]. Journal of Plant Physiology，2018，221：32-42.

[34] 吴能表，张红敏 . 增强 UV-B 辐射对柑橘叶片光合特性的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版)，2014，36(6)：1-10.
WU Nengbiao，ZHANG Hongmin. The Effect of enhanced UV-B radiation intensity on photosynthetic characteristics of *Citrus reticulata* Banco[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition)，2014，36(6)：1-10.

[35] GONZALEZ-MENDOZA D，FRANCISCO E Y G，SANTAMARÍA J M，ZAPATA-PEREZ O. Multiple effects of cadmium on the photosynthetic apparatus of *Avicennia germinans* L. as probed by OJIP chlorophyll fluorescence measurements[J]. Ztschrift Für Naturforschung C，2007，62(3/4)：265-272.

[36] ZAVAFER A，KOINUMA W，CHOW W S，CHEAH M H，MINO H. Mechanism of photodamage of the oxygen evolving Mn cluster of photosystem II by excessive light energy[J]. Scientific Reports，2017，7(1)：7604.

[37] 王锦旗，郑有飞，薛艳 . UV-B 辐射对菹草成株叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学杂志，2015，34(7)：1898-1904.

WANG Jinqi，ZHENG Youfei，XUE Yan. Effects of ultraviolet-B radiation on chlorophyll fluorescence parameters of *Potamogeton crispus*[J]. Chinese Journal of Ecology，2015，34(7)：1898-1904.

[38] YOKONO M，AKIMOTO S. Energy transfer and distribution in photosystem super megacomplexes of plants[J]. Current Opinion in Biotechnology，2018，54：50-56.

[39] ZUSHI K，KAJIWARA S，MATSUZOE N. Chlorophyll a fluorescence OJIP transient as a tool to characterize and evaluate response to heat and chilling stress in tomato leaf and fruit[J]. Scientia Horticulturae，2012，148(9)：39-46.

[40] STIRBET A，GOVINDJE E. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II：Basics and applications of the OJIP fluorescence transient[J]. Journal of Photochemistry & Photobiology B Biology，2011，104(1/2)：236-257.

[41] 郭巍，战莘晔，殷红，李雪莹，吕晓，杨璐，王一. UV-B 辐射增强对粳稻光合电子传递与光响应特性的影响[J]. 南京农业大学学报，2016，39(4)：603-610.
GUO Wei，ZHAN Shenye，YIN Hong，LI Xueying，LÜ Xiao，YANG Lu，WANG Yi. Effect of enhanced UV-B radiation on photosynthetic electron transport and light response characteristics of *Japonica*[J]. Journal of Nanjing Agricultural University，2016，39(4)：603-610.

[42] 田雪. 增强 UV-B 辐射对拟南芥叶绿体蛋白质组影响的研究[D]. 临汾：山西师范大学，2015.
TIAN Xue. Research of the enhanced UV-B radiation on *Arabidopsis thaliana* chloroplast proteomic[D]. Linfen：Shanxi Normal University，2015.

[43] 陈健辉，李荣华，郭培国，夏岩石，田长恩，缪绅裕. 干旱胁迫对不同耐旱性大麦品种叶片超微结构的影响[J]. 植物学报，2011，46(1)：28-36.
CHEN Jianhui，LI Ronghua，GUO Peiguo，XIA Yanshi，TIAN Chang'en，MIAO Shenyu. Impact of drought stress on the ultrastructure of leaf cells in three barley genotypes differing in level of drought tolerance[J]. Bulletin of Botany，2011，46(1)：28-36.

[44] STRID K，CHOW W S，ANDERSON J M. Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on photosynthesis in *Pisum sativum*[J]. BBA - Bioenergetics，1990，1020(3)：260-268.

[45] 回嵘，赵锐明，李刚，朱瑞清，王艳莉. UV-B 辐射及光修复对真藓生理特性和细胞超微结构的影响[J]. 生态学报，2016，36(11)：3450-3458.
HUI Rong，ZHAO Ruiming，LI Gang，ZHU Ruiqing，WANG Yanli. Effects of UV-B radiation and light recovery on physiological property and cell ultrastructure of *Bryum argenteum*[J]. Acta Ecologica Sinaca，2016，36(11)：3450-3458.

[46] 何永美，湛方栋，高召华，祖艳群，李元. 水稻对 UV-B 辐射响应的敏感性差异[J]. 生态环境学报，2012，21(3)：489-495.
HE Yongmei，ZHAN Fangdong，GAO Zhaohua，ZU Yanqun，LI Yuan. Differences of UV-B radiation sensitivity of rice[J]. Ecology and Environment，2012，21(3)：489-495.

[47] 贺军民，胡洁，余小平. NaCL 胁迫对 UV-B 辐射诱导的绿豆环丁烷嘧啶二聚体和紫外吸收物质含量变化的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报，2007，33(5)：441-448.
HE Junmin，HU Jie，YU Xiaoping. Effects of NaCl stress on changes in the Ultraviolet-B radiation-induced cyclobutyl pyrimidine dimer and ultraviolet absorbing compound contents in mung bean[J]. Journal of Physiology and Molecular Biology，2007，33(5)：441-448.

欢迎订阅2022年《北方园艺》

《北方园艺》是由黑龙江省农业科学院主管、主办的园艺类综合性学术期刊。创刊以来，《北方园艺》始终与时代同频，策划新栏目，报道行业热点，不断推出具有创新价值、学术价值和实用价值的科研成果，在全国园艺类核心期刊中排名第三；在新时代背景下，《北方园艺》积极推动传统媒体与新兴媒体的融合发展，探索新型出版模式，设有专属投稿网站和微信公众号，学术传播力不断提升。2020年获得农林领域高质量科技期刊T2行列。

为增加文章的可读性和更好的体现研究成果，本刊增加了内文和封二新品种彩版宣传；作者也可将团队试验成果以音视频形式在本刊微信公众号传播，具体事宜联系编辑部。

栏目设置：研究论文、研究简报、设施园艺、园林花卉、资源环境生态、贮藏加工检测、中草药、食用菌、专题综述、产业论坛、农业信息技术、农业经济、农业经纬、实用技术、新品种（彩版封二）。

国际标准刊号：ISSN 1001-0009 国内统一刊号：CN 23-1247/S

邮发代号：14-150

半月刊 每月15、30日出版 单价：35.00元 全年：840.00元

全国各地邮局均可订阅，或直接向编辑部汇款订阅。

投稿网址：www.haasep.cn

地址：黑龙江省哈尔滨市南岗区学府路368号《北方园艺》编辑部

邮编：150086

电话：0451-86694145

E-mail：bfyybjb@vip.163.com