

田间增加紫外线(UV)辐射对大豆幼苗 生长和光合作用的影响

侯扶江*

(甘肃草原生态研究所, 兰州 730020)

贲桂英 颜景义* 韩发 师生波 魏捷

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 两个增加的UV(UV-AB, 280~ 400nm)辐射强度分别相当于大气臭氧减少3.6%和5.1%时增加的UV-B辐射。UV辐射增强明显降低大豆的株高、叶面积、干重、水分含量和叶绿素含量,大豆生长受抑程度随人工UV光源照射时间和强度增加而增强,是增加UV辐射剂量的累积效应,叶绿素b的降幅大于叶绿素a,表明UV辐射对大豆幼苗捕光色素的破坏较严重。同时,增加UV辐射还使大豆幼苗的表观光合速率、蒸腾速率、水分利用效率、气孔导度下降,作用效果与辐射强度正相关。与生长等比较,UV辐射条件下,冠/根比值减少幅度不大。分析认为,大豆幼苗生长和光合能力的下降可以使植物避免或减轻UV辐射的进一步伤害,对植物适应UV辐射有利。

关键词 UV辐射 生长 光合作用 臭氧层

EFFECTS OF SUPPLEMENTAL ULTRAVIOLET (UV) RADIATION ON THE GROWTH AND PHOTOSYNTHESIS OF SOYBEAN GROWING IN THE FIELD

Hou Fujiang

(Gansu Grassland Ecological Research Institute, Lanzhou 730020)

Ben Guiying, Yan Jingyi, Han Fa, Shi Shengbo and Wei Jie

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Science, Xining 810001)

Abstract Soybean seedlings were subjected to two treatments of enhanced UV radiation simulating 3.6% and 5.1% deletions in the ozone layer, respectively, in a field experiment. The significant decreases in plant height, leaf area, dry matter weight, water and chlorophyll content of the seedlings were observed. The inhibition of growth of the plants depended on the time and density of UV radiation, showing a cumulative effect of UV radiation dose. The decrease in chl b more than that in chl a indicates that UV radiation damaged light-harvesting pigment substantially. A

* 本文于1996-06-18收稿, 1997-02-03收到修改稿。

国家自然科学基金课题。

* 南京气象学院, 南京 210044。

higher density of UV radiation lead smaller values of apparent photosynthetic rate, transpiration rate, water use efficiency (WUE) and stomata conductance of plants. The decrease in the shoot/root ratio was far less than that in the growth of the plants growing under supplemental UV radiation. The present work shows that the reduced growth and photosynthesis of the plants could avoid or lighten the further injury due to UV radiation, it benefits plant to adapt itself to enhanced UV radiation.

Key words UV radiation, Growth, Photosynthesis, Ozone layer

太阳UV-A (320~400nm)辐射和部分UV-B (280~320nm)辐射能够穿透大气臭氧(O₃)层到达地面,影响植物的生长生理活动,是重要的生态环境因子。南极地区季节性出现的大气“O₃空洞”逐年扩大,是全球O₃减少的明显例证(Kerr *et al.*, 1994)。大气O₃减少会增加地面的太阳UV辐射(主要是UV-B辐射),危害陆地植物(Scotto *et al.*, 1988)。国际上在UV辐射增加的植物效应方面做过大量工作,但是在自然条件下,研究增加UV辐射对植物生长和光合作用影响的报道却不多。本研究参照地面的太阳UV辐射波谱,在田间用人工UV-AB (280~400nm)光源增加UV-AB辐射来模拟大气O₃减少,探讨大豆幼苗生长和光合作用的变化。

1 材料与方法

1994年5月6日,大豆宁镇1号(*Glycine max* Ningzhen No. 1)条播于南京气象学院实验地(32°N, 119°E附近),行距0.4m。大豆第一对真叶萌生后间苗,每米留15株左右生长一致的幼苗,随即用人工光源增加UV辐射,开、关灯时间基本与日出、日落同步,每天照射约12小时。处理期间,光源与植株顶部始终保持0.8m左右,适时浇水。对照为自然条件下的太阳辐射,处理除自然界的太阳辐射外,用国产人工UV光源增加UV辐射,人工UV光源的波谱范围280~400nm,近似太阳UV辐射。两个处理增加的UV辐射强度分别为0.020J·m⁻²·s⁻¹(Treatment1, T₁)和0.035J·m⁻²·s⁻¹(Treatment2, T₂),各相当于大气O₃减少3.6%和5.1%时增加的太阳UV辐射(按Gerstl, 1981的方法计算,辐射放大因子为2)¹⁾。

随机取样,测定株高、叶面积和干鲜重,植株的干重减去鲜重得水分含量,两天一次。

叶绿素含量:80%丙酮提取,在751分光光度计上读出663nm和645nm处的光密度值,用Arnon(1949)的方法算得叶绿素a(Chl a)、叶绿素b(Chl b)和总叶绿素含量,重复3次,取平均值。

用Li-Cor 6000光合仪测定光合作用气体交换速率,同时测定叶片蒸腾速率、气孔阻力、气孔下腔CO₂浓度和大气湿度等数据。水分利用效率(WUE)为光合速率与蒸腾速率的比值。UV辐射处理16天后,从上午8时开始,每隔2小时分别对各处理和对照植株进行4轮测定。测定时,选取已完全展开的生长、生理状况和叶龄相近的第二片三出复叶(从植株基部数)。

1) 辐射放大因子是大气臭氧每减少1%,地面增加的有害UV辐射剂量(%)。

2 结果与分析

2.1 田间增加UV 辐射对大豆幼苗生长的影响

表1的结果表明,人工UV 光源处理18天后, T_1 和 T_2 的株高分别比对照低9.9% 和16.6%, 叶面积分别比对照小12.7% 和30.6%, 干物质分别比对照少13.9% 和31.9%, T_2 生长的降幅大于 T_1 。可见,增加UV 辐射强度越大,对大豆幼苗生长的抑制越强(表1)。

表1 田间增加UV 辐射对大豆幼苗生长的影响

Table 1 Effects of supplemental UV radiation on plant height, leaf area, dry matter weight and water content of soybean grown in field

	株高 Shoot height (cm)	减少 Reduce (%)	叶面积 Leaf area (cm ²)	减少 Reduce (%)	植株干重 Plant dry matter weight (g)	减少 Reduce (%)	水分含量 Water content (g)	减少 Reduce (%)
对照 Control	22.3 ± 0.3		227.2 ± 10.0		1.462		4.336	
T_1	20.1 ± 0.2	9.9	198.3 ± 5.0	12.7	1.259	13.9	3.857	11.7
T_2	18.6 ± 0.4	16.6	157.7 ± 12.7	30.6	0.995	31.9	2.663	39.0

研究还表明,随着人工UV 光源照射时间的增加,处理植株的生长受抑程度亦逐渐增加。如图1(a, b, c)所示,与对照相比,增加UV 辐射6天时, T_2 的地上、地下部分干重和叶面积分别减少14.5%、10.0% 和7.2%, 而12天时则分别降低29.0%、21.7% 和20.2%。当 T_1 和 T_2 的叶面积分别下降12.7% 和12.2% 时, T_1 用了18天时间, 而 T_2 只用了8天(表1和图1C)。同理分析,当 T_1 和 T_2 的株高和干物质下降幅度相近时,前者需要比后者长,可见,低强度的UV 光源(T_1)经过长时间照射对大豆幼苗生长的抑制,与强度较高的UV 辐射在较短时间内的作用效果相似,UV 辐射剂量(Dose)可以用强度与时间的乘积表示,以上实验结果也反映出UV 辐射对大豆幼苗生长的抑制是其辐射剂量的累积效应。

地下部分干物质减少,说明光合作用产物向根系的运输受到影响,使根系发育受到抑制,这必然减少根系对水分、矿质的吸收以及向地上部分的运输,从而又制约植物的生长。由于根系生长发育所需的物质多在叶片合成,并通过维管系统(韧皮部)运来,其中,水分是运输介质,所以,增加UV 辐射条件下,探讨大豆幼苗体内的水分变化很有必要。

2.2 田间增加UV 辐射对大豆幼苗水分含量的影响

根据实验结果,UV 辐射处理18天后, T_1 和 T_2 的水分含量(包括地上和地下两部分)分别比对照下降了11.7% 和39.0% (其中根的含水量分别降低了15.6% 和26.4%) (表1); T_2 的减少幅度明显大于 T_1 , 说明较强的UV 辐射强度不利于大豆幼苗吸收水分。另外,在UV 辐射处理6天和12天时, T_2 植株茎、叶中水分含量的降幅分别为14.0%、21.5% 和22.5%、30.0% (图1, d), 表现出随人工UV 光源照射时间的增加,植物吸水逐渐减少,吸水受抑是增加UV 辐射剂量的累积效应,与根系生长发育受抑程度逐渐增强相符。那么,水分及其运载的矿质和光合作用产物在地上部分与根系之间的分配情况怎样,需进一步分析。

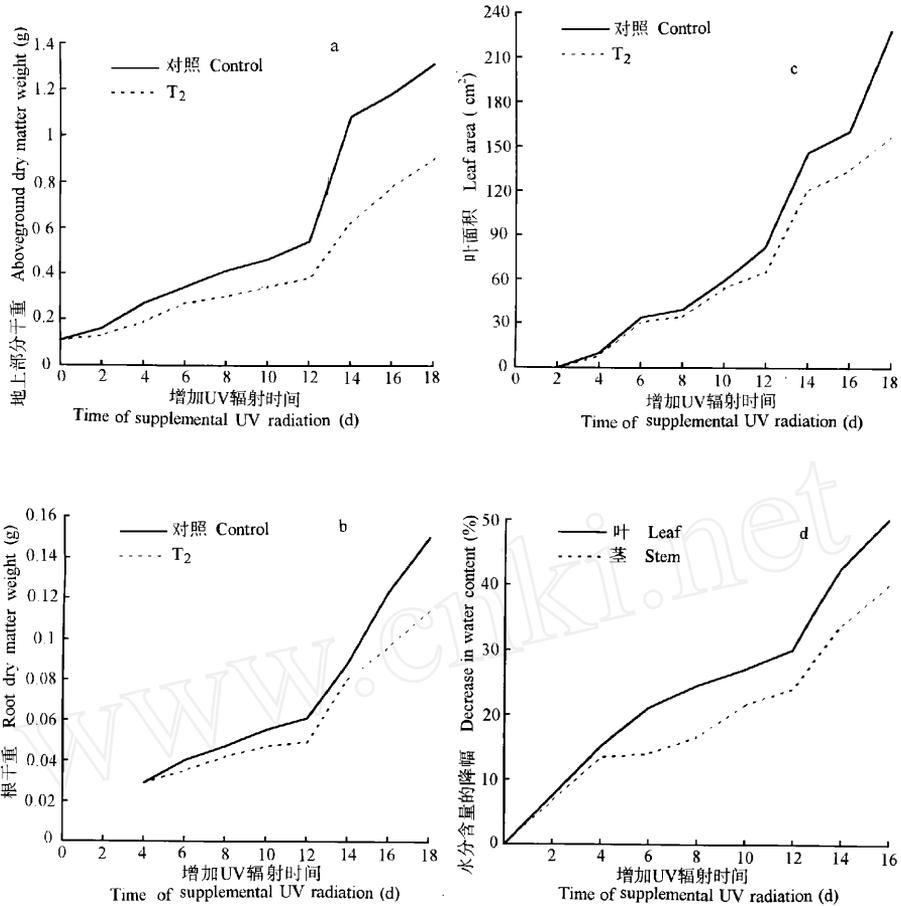


图1 增加UV 辐射对大豆幼苗(T₂)地上部分干重(a)、根干重(b)、
叶面积(c)和水分含量(d)的影响。

Fig 1 Effects of supplemental UV radiation on the aboveground dry matter weight (a),
root dry matter weight (b), leaf area (c) and water content (d) of soybean seedling (T₂)

实验期间, T₂的平均冠/根值为7.9, 对照平均为8.7, 前者低于后者9.2%, 与上述其它指标相比, 这个差距不算大。分析认为, UV 辐射条件下, 大豆植株通过调整水分、矿质和光合作用产物的运输与分配使自身生长保持了相当好的协调性。

2.3 田间增加UV 辐射对大豆幼苗叶绿素含量的影响

人工UV 光源处理18天后, T₁和T₂的总叶绿素含量分别比对照降低了4.7%和16.1%, 其中, Chl a 含量分别减少了3.5%和18.3%, Chl b 含量分别下降了7.6%和20.9% (图2), Chl b 的破坏程度略大于Chl a, 显示出光合作用光系统捕光色素所受破坏较严重。T₂的叶绿素减少幅度明显大于T₁, 表明强UV 辐射的破坏能力大, 其原因可能与叶绿体的耐受阈值和修复能力有关 (Strid *et al* , 1992)。

实验期间, UV 辐射对叶绿素的破坏作用随时间而增强。UV 辐射处理6天和12天后, T₂的总叶绿素含量分别少于对照4.4%和7.6%。所以, 叶绿素的破坏也是UV 辐射剂量

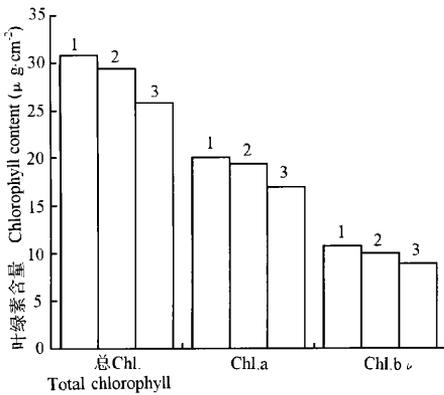


图2 增加UV 辐射对大豆幼苗叶绿素含量影响

Fig. 2 Effect of supplemental UV radiation on the chlorophyll content of soybean seedling

1. 对照 Control 2. T₁ 3. T₂

的累积效应。

植物的叶绿素多以叶绿素-蛋白质复合体的形式存在,UV 辐射破坏叶绿素也就是破坏光合作用器官,会导致光合作用能力下降。

2.4 田间增加UV 辐射对大豆幼苗光合作用的影响

田间研究的此类报道较少。表2显示,经过16天的人工UV 光源处理,与对照相比,T₁和T₂的表观光合速率分别降低37.1%和61.1%(根据午间所测的值为46.3%和71.4%,略高),蒸腾速率分别减少33.6%和49.4%,WUE 分别下降26.5%和43.7%,T₁和T₂的气孔阻力则比对照分别增加35.8%和48.6%,可见,较强的UV 辐射对田间生长的大豆幼苗生理活动的影响较强。

表2 田间增加UV 辐射对大豆幼苗表观光合速率、蒸腾速率、水分利用效率和气孔导度的影响。

Table 2 Effects of supplemental UV radiation on apparent photosynthetic rate, transpiration rate, water use efficiency and stomatal conductance of soybean grown in field

	表观光合速率 Apparent photosynthetic rate ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	减少 Reduce (%)	蒸腾速率 Transpiration rate ($\mu\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	减少 Reduce (%)	水分利用效率 Water use efficiency ($\mu\text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)	减少 Reduce (%)	气孔导度 Stomatal conductance ($\text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)	减少 Reduce (%)
对照 Control	17.02		2.59		8.62		5.56	
T ₁	10.70	37.1	1.72	33.6	6.34	26.5	3.57	35.8
T ₂	6.62	61.1	1.31	49.4	4.85	43.7	2.86	48.6

以上数据为一天测值的平均 All value come from the mean of one day

Nedunchezhan 和 Kalandaivelu (1991; 1993) 在温室中的工作证实,UV 辐射破坏光合作用光系统、Rubisco 等,致使光合作用下降。本研究则注重植物受UV 辐射后,其它环境因素变化对光合作用的影响。用净光合速率的降幅作为其受UV 辐射的抑制程度,与太阳总辐射、气温和大气相对湿度的日变化回归,发现光合作用受抑制与大气相对湿度显著相关(T₁ $r=0.896, > \alpha 0.05$; T₂ $r=0.966, > \alpha 0.01$), 本文认为,可能是UV 辐射增加了叶片气孔对空气湿度的敏感程度,当湿度降低时,植物光合作用能力降低。

植株矮化使节间缩短,叶片相互遮掩增加了保护能力,叶面积变小,减少了UV 辐射的伤害面积,从而使植物能够避免或减轻UV 辐射的进一步伤害,这些都与光合作用关系密切,所以,从适应的角度说,光合作用能力下降也是植物针对UV 辐射的一种保护性反应。

3 讨论

增加UV 辐射后,植物矮化除与光合物质合成减少有直接关系外,由于IAA 在UV

波段有吸收峰, 所以还可能与UV 辐射改变 IAA 的合成与分配有关。

增加UV 辐射抑制根系发育, 直接导致植物吸收水分矿质减少, 影响到地上部分的生理功能。水分供应减少引起叶片水势和膨压下降, 使植物内源激素, 如 IAA、CTK、ABA 等的合成、运输和分配发生变化, 致使细胞伸长受抑制、气孔关闭、光合速率下降(Davies *et al.*, 1991)。

根据实验结果, 可以推测增加UV 辐射抑制大豆幼苗光合作用的原因主要有两方面: 一是UV 辐射破坏了类囊体光系统, 尤其是捕光色素系统, 导致叶绿体吸收光能减少、光能转换效率下降, 再就是UV 辐射改变了叶片的水分运输和分配, 导致气孔阻力增大、气孔下腔CO₂浓度下降(本实验中处理大豆植株气孔下腔CO₂浓度低于对照)所致。光合作用受抑, 减少了物质合成, 不利于地上部分和根系生长发育; 根系吸收功能的降低又进一步限制了地上部分的生长和光合作用等生理活动。

Teramura 和Murali(1986)对比研究了温室和田间的植物生长, 发现植物生长在室中比在田间对增加UV 辐射敏感, 究其原因, 可能是由于自然界瞬息万变的环境条件锻炼了植物的抗逆能力, 包括抗UV 辐射的能力, 其主要原因, Aro(1993)和 Strid 等人(1992)认为自然条件下, 太阳可见光辐射强, 与UV 辐射的比值高, 对UV 辐射损伤有一定的修复作用。自然条件下, 植物在适应太阳UV 辐射增加的同时也要适应温度和CO₂浓度升高等环境变化, 把增加UV 辐射与这些环境因子变化结合起来, 研究它们对植物的综合影响, 这方面的工作亟待开展。

参 考 文 献

- Aron D. I., 1949: Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beet vulgaris* *Plant Physiology*, **24**: 1.
- Aro Eva-Mari, 1993: Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiance, *Plant Physiology*, **103**: 815~ 843
- Davis W. J. and Zhang J. H., 1991: Root singles and the regulation of growth and development of plants in drying soil *Ann. Rev. Plant Physiol. & Plant Mol. Biol.*, **42**: 55~ 76
- Gerstl S. A. W. and Zardecki A., 1981: Biologically damaging radiation amplified by ozone depletions *Nature*, **294**: 352~ 354
- Kerr L. B. *et al.*, 1994: Evidence for large upward trends of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion *Science*, **262**: 1032~ 1034
- Nedunchezhan N. and Kalandaivelu G., 1991: Effect of UV-B enhanced radiation on ribulose-1, 5-bisphosphate-carboxylase in leaves of *Vigna sinensis*, *Photosynthetica*, **25**(3) 431~ 435
- Nedunchezhan N. and Kalandaivelu G., 1993: Increased stability of thylakoid components in *Vigna sinensis* grown under ultraviolet-B enhanced radiation *Photosynthetica*, **29**(3) 369~ 375
- Scotto J. G. *et al.*, 1988: Biologically effective ultraviolet radiation: surface measurements in the United States, 1974 to 1985. *Science*, **239**: 762~ 764
- Strid A. and Porra R. J., 1992: Alterations in pigment content in leaves of *Pisum sativum* after exposure to supplementary UV-B, *Plant Cell Physiol.*, **33**(7) 1015~ 1023
- Temkura A. H. and Murali N. S., 1986: Interspecific differences in growth and yield of soybean exposed to ultraviolet-B radiation under greenhouse and field conditions *Environ. Exp. Bot.*, **26**(1) 89~ 95