

紫外线-B 辐射对植物的影响研究进展

侯扶江

(甘肃草原生态研究所,兰州 730020)

贲桂英

(中国科学院西北高原生物研究所,西宁 810001)

ADVANCES IN THE STUDY ON EFFECTS OF ULTRAVIOLET-B RADIATION ON PLANT

Hou Fu-jiang

(Gansu Grassland Ecological Research Institute, Lanzhou 730020)

Ben Gui-ying

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

人类活动加剧了大气臭氧(O₃)层的减弱、变薄,增加了到达地面的紫外线(UV,200 nm~400 nm)辐射。当太阳UV辐射经过O₃层时,UV-C(200 nm~280 nm)辐射几乎全部被O₃吸收,UV-A(320 nm~400 nm)辐射可穿过O₃层而全部到达地面,UV-B(280 nm~320 nm)辐射除90%左右被O₃吸收外,其余可到达地面,所以,大气O₃量的变化主要影响地面的UV-B辐射(杨志敏等,1994)。全球范围内的O₃浓度在过去20年中平均减少了1%~3%(王少彬等,1993;王少彬,1993),目前呈继续降低趋势,1979~1994年,O₃量以每10年4%~5%的速度下降,虽然国际上已开始实施保护O₃层行动,但是O₃层的最薄期仍将提前(岳华,1995;Kerr等,1994;Newman,1994)。据报道,大气中的O₃减少1%,地面的生物有效UV-B辐射增加2%(Scotto等,1988;Sivalingam等,1990),在瑞士高山地区(47°N,海拔3745 m)的观测表明,由于大气O₃减少,从1981年到1990年,北半球人口密集区的太阳UV-B辐射以每年1%的速度增加(Blumthaler等,1990)。增加的UV-B辐射已经并且还会对植物产生较大影响。

本世纪60年代以来,国外在UV-B辐射影响植物生理、生化和生长发育等方面的研究比较活跃,在我国,这方面的工作刚刚起步,有关报道很少。本文结合自己的工作,就国际上在这方面的研究现状、最新进展作简单介绍,并提出一些今后值得深入研究的问题。

UV-B 辐射对植物的影响

(一) 对植物核酸和蛋白质的影响

国家自然科学基金课题。

核酸和蛋白质分别在 260 nm 和 280 nm 有吸收峰,UV-B 辐射对它们有破坏作用(Caldwell,1981);所以,增加 UV-B 辐射使植物的核酸和可溶性蛋白质含量降低(Dai,1992;He 等,1993)。

UV-B 辐射减少紫花苜蓿(*Medicago sativa*)叶片中的 DNA(Quaite 等,1992),使大豆(*Glycine max*)叶片中的 DNA 完整度(integrity)下降,并直接影响到植株中的物质合成(D'Surney 等,1993)。

1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)构成植物叶片 50% 以上的总可溶性蛋白(Li,1992),其含量变化很大程度上决定着植物的可溶性蛋白含量;因此 Jordan 等(1992)认为 UV-B 辐射减少 Rubisco 含量是豌豆(*Pisum sativum*)叶片总可溶性蛋白减少的主要原因。另外,UV-B 辐射也诱导豇豆(*Vigna sinensis*)合成一些多肽(Nedunchezhiain 等,1991a,b)。研究表明,UV-B 辐射降低编码 Rubisco 的 mRNA 含量(Jordan 等,1992,1994);因为细胞中蛋白合成速率主要是正比于编码此蛋白的 mRNA 含量,决定细胞中 mRNA 含量的因素有二:(1)基因转录、前体 RNA 加工与 mRNA 转运等步骤的速率,(2)合成后 mRNA 在细胞中的稳定性,两者相比,后者更重要(余叔文,1992);由此推测,UV-B 辐射可能主要通过增加 mRNA 的降解速率而降低蛋白的合成速率,最终减少可溶性蛋白含量。

以上结果反映出 UV-B 辐射可能在复制、转录和翻译水平上调控植物的基因表达,并且,它对核酸和蛋白质的作用有三,即增加核酸和蛋白质的降解速率、降低它们的合成速率及诱导合成一些核酸和蛋白质,UV-B 辐射条件下,核酸和蛋白质的变化是这三种作用,主要是前两种作用叠加的结果。

(二) 对细胞形态、结构与功能的影响

一些实验结果显示 UV-B 辐射能够使植物细胞质膜的透性发生变化,原因主要有两方面:(1)改变植物细胞质膜的酶系统,如启动高等植物细胞质膜氧化还原系统的 H^+ -ATPase 工作排出 H^+ 而改变细胞的膜电位(Khalilov 等,1990),打开 *Rhodotorula minuta* 质膜的 K^+ 通道并导致 Ca^{2+} 在 *Euglena gracilis* 细胞内积累(Hada 等,1993;Tirlapur 等,1993),(2)破坏植物细胞质膜的结构物质,在黄瓜(*Cucumis sativus*)幼苗上的检测结果显示,UV-B 辐射增强其叶片的细胞膜质过氧化程度,降低质膜的饱和脂肪酸/未饱和脂肪酸比值(Kramer 等,1991),同时,它还破坏质膜上的蛋白质(Caldwell,1981)。

UV-B 辐射可以增大 *Phaeodactylum tricorutum* 细胞的体积(Behrenfeld 等,1992),破坏玉米(*Zea mays*)叶片近轴面的表皮细胞,改变其叶肉细胞中内质网、高尔基体、微泡之间的联系(Santos 等,1993),延迟 *Anabaena aequalis* 细胞的分化和分裂(Bekelfield 等,1994)。Staxen (1993)发现 UV-B 辐射将 *Petunia hybrida* 皮层细胞中的微管切成短的片断,并且,微管组织的这种聚合状态与细胞分化关系密切,他认为 UV-B 辐射通过影响细胞周期中 G_1 、 G_2 和 S 期的活动而影响细胞分裂和分化。可见,UV-B 辐射直接导致细胞中核酸和蛋白质的合成以及细胞器结构和功能的变化,是其影响植物细胞分裂和分化的物质基础。

植物细胞、分子结构与功能的变化会引起它的其它生理生化、生长过程的改变。

(三) 对光合作用的影响

UV-B 辐射抑制许多植物的光合作用,已是公认的事实(Strid 等,1990;Agrawal,1992;Hader 等,1991;Hsu,1993;Lingakumar 等,1993),探讨其作用机理是目前 UV-B 辐射生物效应

研究最重要的组成部分之一。

UV-B 辐射增加使植物总叶绿素 (Chl)、Chl a 和 Chl b 含量下降 (Strid 等, 1990; Hader 等, 1991), Chl a 的降幅大于 Chl b (Agrawal, 1992), 这反映了 UV-B 辐射对叶绿素-蛋白质复合物, 特别是光合作用反应中心的破坏 (Thornher, 1975)。光合机构遭到破坏, 植物很容易发生光合作用的光抑制, 从而使光合作用能力下降, 这已得到了大量的证据 (Strid 等, 1990; Nedunchezhiain 等, 1991a; Hsu, 1993; Lingakumar 等, 1993; Ziska 等, 1993)。

根据掌握的资料, 可将 UV-B 辐射抑制光合作用的原因归纳为以下三点 (表 1): (1) 破坏光反应系统, 特别是光系统 (PS) 的反应中心, 引起光合电子传递效率下降并导致发生光合作用的光抑制, 以至于叶绿体的放氧活性下降, (2) 破坏光合作用关键酶——Rubisco, 尤其是它的大亚基 (rbc L), 从而使其羧化效率下降, (3) UV-B 辐射增加了植物 (气孔) 对外界环境变化的敏感程度, 导致光合作用能力降低 (表 1)。

表 1 UV-B 辐射对光合作用的影响

	UV-B 辐射对光合作用的影响	参考文献
光系统	Fv/ Fm 和 Fm 的半升期 (half-rising time) 降低。 PS 和 Cyt f 稳定, PS 活性下降。 PS 活性降低, 用人工电子供体 Mn^{2+} 仍不能恢复, 叶绿体丢失 23 KDa 和 33 KDa 蛋白各一条。 类囊体膜堆积 (membrane stacking), 使植物不能有效地阻止 PS 发生光合作用光抑制。	Lingakumar 等, 1993 Strid 等, 1990 Nedunchezhiain 等, 1991a, b Hsu 等, 1993
酶	Rubisco 活性随补充 UV-B 辐射时间的增加而降低, 叶绿体丢失一条 55 KDa 多肽。 编码 rbc L 和 rbc S 的 mRNA 减少, 前者的 mRNA 减少量大于后者, rbc S 能部分恢复光合活性。	Nedunchezhiain 等, 1991a, b Nedunchezhiain 等, 1991a, b
气孔	气孔限制增加导致 CO_2 净同化速率降低。 叶片气孔对大气湿度的敏感程度增加。	Musil 等, 1993 侯扶江等, 1995

说明: Fv 可变荧光, Fm 最大荧光, PS 光系统, PS 光系统, rbc S Rubisco 的小亚基。

光合作用受抑制, 物质合成减少, 必然导致植物的生长速度下降和植株形态的改变。

(四) 对植物生长发育的影响

1. UV-B 辐射在植物光形态建成中的作用

近年来, UV-B 辐射在植物光形态建成中的作用愈来愈受关注, 焦点是 UV-B 的光受体 (UV-B receptor)。

Bartolomeo 等 (1989) 的实验表明在红甘蓝 (*Brassica Oleracea* CV Rosso Olandese tardivo-vernale) 中光敏色素起着 UV 光受体的作用, 但 Ballare 等 (1991) 的实验又表明, 黄瓜黄化苗转绿过程中 UV-B 对其上胚轴生长的抑制与可见光几乎没有关系, 他认为 UV-B 在植物中有单独的光受体。

因为 UV-B 辐射条件下, 黄素可调节玉米等植物体内类黄酮物质和花色素苷的合成, 所以, 也有人认为黄素就是的 UV-B 的光受体 (Ensminger 等, 1992; Khare 等, 1993)。

UV-B 辐射的作用光谱与蓝光/近紫外光 (UV-A) 接近, 二者对植物的某些生长、生理活动的作用效果也相似 (李韶山等, 1993; Krize 等, 1993), 人们很容易将它们的光受体看作同一物

质——隐花色素。欧白芥(*Sinapis alba*)黄化苗上胚轴中一些物质的合成可被 UV-B 辐射抑制,又能被蓝光/UV-A 部分逆转(Bucholz 等,1995)。因此,UV-B 和蓝光/UV-A 的光受体有可能不是同一物质,目前尚无更多的证据。

总之,UV-B 有光受体在植物的光形态建成中发挥重要作用(Ballare 等,1991),这个物质是什么?至今没有确定的结论,需要作深入的研究。

2. 对生长和植株形态、结构的影响

在田间或植物生长室中的实验都说明,UV-B 辐射降低许多植物的株高、叶面积和地上、地下部分的干鲜重(Teramura 等,1991;Searles 等,1995),此外,它还减少大豆的豆荚和种子数目以及豆荚的重量(Miller 等,1994),抑制烟草(*Nicotiana glauca*)花粉管的生长(Feder 等,1990;Musil 等,1993)。可以说,UV-B 辐射对营养生长和生殖生长的影响直接导致了植物的生物产量和种子产量下降。

UV-B 辐射处理过的植物,除了株高、叶长和叶面积小于对照外,叶片厚度则比对照大(Seabo 等,1993),而几种单子叶植物的叶片数目和节间长度都比对照少了(Bartolomeo 等,1989)。

植物生长发育受到 UV-B 辐射的影响当然与其抑制光合作用物质合成有直接关系,除此之外,可能与它对植物生长调节物质的影响也关系密切。生长素(IAA)在 280 nm 有吸收峰(Hader 等,1987),它的合成与分布自然会因 UV-B 辐射而变化,同时,UV-B 辐射还对植物体内乙烯和多胺的合成有促进作用,强度越大越有效(Kramer 等,1991,1992)。这些生长调节物质的代谢与分布的变化将影响到生长等许多植物生命过程,目前的研究还没有把 UV-B 辐射对植物生长调节物质的影响和对植物其它生理活动的影响很好地结合起来。

UV-B 辐射降低地下部分的干、鲜重反映了它对根系生长发育的抑制,这必然影响植物对营养物质的吸收。

(五) 对矿质营养和水分代谢的影响

UV-B 辐射使植物吸收的硝酸盐减少(Doehler,1991,1992),同时施以营养限制,植物生长的受抑程度亦增加(Musil 等,1994)。

水分是植物吸收、运输矿质营养的载体,可由此推测,UV-B 辐射也影响植物对水分的吸收、运输和分配,最近的一些工作证实了这一点(侯扶江等,1995)。

从以上研究可以看出,UV-B 辐射抑制根系生长,植物营养条件恶化,又进一步限制植物的生长及其它生理活动。

(六) 对呼吸作用的影响

到目前为止,有两种不同的实验结果,即 UV-B 辐射促进暗呼吸和不影响暗呼吸(Musil 等,1993;Larkum 等,1993)。究其原因,除了 UV-B 辐射强度和作用时间的因素外,可能与植物的种和植物(叶片)发育阶段有关。

这方面的报道不多,工作尚未涉及机理。

(七) 对植物种群、群落和生态系统的影响

近几年来,在群落、生态系统水平开展 UV-B 辐射生物效应的研究逐渐兴起。

有人报道,UV-B 辐射改变陆地植物间竞争并由此导致种群、群落的结构发生变化(Caldwell,1981;Runeckles 等,1994),抑制海洋上层藻类的光合作用,影响海洋生态系统的初级生产

力和碳循环(Behrenfeld 等,1993;Osmond 等,1993)。Best 等人(1993)也指出 UV-B 辐射增加和温度升高是长期威胁荷兰湿地生态系统的两个主要环境因素。

UV-B 辐射与其它环境因子对植物的共同影响

自然界的生物接受的是环境因子的综合作用,因此,把 UV-B 辐射与其它环境因子结合起来,研究它们对植物的共同影响,更能反映实际情况。这方面的工作近几年才开展起来。

增加 UV-B 辐射的同时,增加 CO₂ 浓度,小麦(*Triticum aestivum*)、水稻(*Oryza sativa*)、大豆等植物的生长和光合作用降低(Teramura 等,1990;Bake 等,1994;Sullivan 等,1994);提高 O₃ 浓度则加速植物次级代谢,导致酚类化合物积累(Runeckles 等,1994);温度升高,大豆光合作用光系统受伤害的程度增加(Dai,1992);施以水分胁迫降低大豆的表观量子效率(Caldwell,1994;Sullivan 等,1994)。Hilde 等(1994)用 *Nicotiana plumbaginifolia* 所做的实验表明,O₃、SO₂ 和 UV-B 辐射三者对编码 SOD 等保护酶基因的作用相近。

结束语

综上所述,UV-B 辐射可以在分子、细胞、个体、种群、群落和生态系统水平作用植物,导致农作物减产,威胁人类生存;因此,由于大气 O₃ 减少而导致的 UV-B 辐射增加对植物、尤其是农作物的影响将是人类长期关注的研究课题。

在 UV-B 辐射生物效应研究方面,除了继续重视对光合作用物质生产的研究外,建议加强以下研究:(1)开展定量研究,探索 UV-B 辐射对植物的作用规律,(2)研究 UV-B 辐射对酶活性的调节机理及其诱导的原初反应及信号传递链、对基因表达的调控,(3)植物对 UV-B 辐射的适应机制。

参 考 文 献

- 王少彬、苏维瀚,1993,环境科学学报,13(1):114~119
王少彬,1993,中国科学(B 辑),23(2):139~144
李韶山、潘瑞炽,1993,植物生理学通讯,29(4):248~252
余叔文主编,1992,植物生理与分子生物学,科学出版社,北京,第 141~146 页
杨志敏等,1994,植物生理学通讯,30(4):241~248
岳华,1995,资源生态环境网络研究进展,6(1):48
侯扶江、贲桂英,1995,全国高原植物生理学术讨论会论文摘要汇编,西宁,第 28 页
Agrawal S. B.,1992, *Environ. Exp. Bot.*, 32(2):137~143
Bake J. T. and L. H. Allem,1994, *Environment Pollution*, 83(1-2):223~235
Ballare C. L. et al.,1991, *Physiol. Plant.*, 83(4):652~658
Banes P. W. et al.,1990, *A. M. J. Bot.*, 77(10):1354~1360
Bartolomeo L. et al.,1989, *Plant Physiol.*, 90:345~350
Behrenfeld M. J. et al.,1992, *Mar. Biol.*, 118(3):523~530
Behrenfeld M. J. et al.,1993, *Mor. Environ. Res.*, 35(4):349~363
Behrenfeld M. J. et al.,1994, *Photochem. Photobiol.*, 59(2):204~208
Best P. H. et al.,1993, *Hydrobiologia*, 265(1-3):35~320
Blumthaler M. et al.,1990, *Science*, 248:206~207
Bucholz G. et al.,1995, *Plant Physiol.*, 108:227~234
Caldwell M. M.,1981, *Physiol. Plant Ecol.*, Encycloped. Plant. Physiol. (New Series), Springer Verlag Berlin, pp. 169~197
Caldwell M. M.,1994, *Plant Cell and Environ.*, 17(13):267~276

Dai J. J. ,1992 ,*Crop Sic.* ,**32**:1269 ~ 1274

Doehler G. ,1991 ,*Physiol. Plant.* ,**187**(5) :347 ~ 355

Dochler G. ,1992 ,*Mar. Biol.* ,**112**(3) :485 ~ 489

D' Surney S.J. et al. ,1993 ,*Environ, Exp. Bot.* ,**33**(3) :347 ~ 358

Ensminger P. A. and E. Schaeter ,1992 ,*Photochem. Photobiol.* ,**55**(3) :437 ~ 447

Feder W. A. and R. Shirier ,1990 ,*Environ. Exp. Bot.* ,**30**(4) :451 ~ 454

Hada M. et al. ,1993 ,*J. Photochem. Photobiol. B Biol.* ,**21**(1) :77 ~ 80

Hader Donat-P. et al. ,1987 ,*General Photobiology* ,Pergamon Press Oxford ,3 ~ 64

Hader Donat-P. and M. Hader ,1991 ,*Environ. Exp. Bot.* ,**31**(1) :33 ~ 41

He J. et al. ,1993 ,*Aust. J. Plant Physiol.* ,**20**(2) :129 ~ 142

Hilde W. et al. ,1994 ,*Plant Physiol.* ,**106**:1007 ~ 1014

Hsu Ban-Dar ,1993 ,*J. Photochem. Photobiol. B Biol.* ,**21**(1) :41 ~ 45

Jordan B. R. et al ,1992 ,*Plant Cell and Environment* ,**15**(1) :91 ~ 98

Jordan B. R. et al. ,1994 ,*Plant Cell and Environment* ,**17**(1) :45 ~ 54

Kerr L. B. et al. ,1994 ,*Science* ,**262**:1032 ~ 1034

Khalilov R. L. and L. S. Akhmedov ,1990 ,*Fiziol. Rast.* ,**39**(1) :15 ~ 23

Khare M. and K. N. Guruprased ,1993 ,*Plant Science* ,**91**(1) :1 ~ 5

Kramer G. F. et al. ,1991 ,*Phytochemistry* ,**30**(7) :2101 ~ 2108

Kramer G. F. et al. ,1992 ,*Phytochemistry* ,**31**(4) :1119 ~ 1125

Krize D. T. et al. ,1993 ,*Physiol. Plant.* ,**88**:350 ~ 358

Larkum A. W. D. and W. F. Wood ,1993 ,*Photosynth. Res.* ,**36**(1) :17 ~ 23

Li L. R. 1992 ,*Acta Phytophysiol. Sinica* ,**18**(2) :217 ~ 223

Lingakumar K. and G. Kulandaivelu ,1993 ,*Photosynthetica* ,**29**(3) :341 ~ 351

Miller J. E. et al. ,1994 ,*J. Environ. Quality* ,**23**(1) :83 ~ 91

Musil G. F. and S. J. E. Wand ,1993 ,*Environ. Exp. Bot.* ,**33**(2) :233 ~ 242

Musil G. F. and S. J. E. Wand ,1994 ,*Plant Cell and Environment* ,**17**(3) :245 ~ 255

Nedunchezian N. and G. Kwlandaivelu ,1991a ,*Photosynthetica* ,**25**(3) :431 ~ 435

Nedunchezian N. and G. Kwlandaivelu ,1991b ,*Physiol. Plantn.* ,**81**(4) :558 ~ 562

Newman P. A. ,1994 ,*Science* ,**264**:543 ~ 546

Osmond Holnr Hansen et al. ,1993 ,*Photochem. Photobiol.* ,**58**(4) :567 ~ 570

Predieri F. et al. ,1993 ,*Physiol. Plant.* ,**87**:109 ~ 117

Quate F. E. et al. ,1992 ,*Appltheor Electropher.* ,**2**(6) :171 ~ 176

Runeckles V. C. and S. V. Krepa ,1994 ,*Environmental Pollution* ,**83**(1-2) :1991 ~ 213

Saebo A. ,et al. 1993 ,*Norsk Landbruksforskning* ,**7**(3-4) :235 ~ 253

Santos I. et al. ,1993 ,*J. Plant Physiol.* ,**14**(4) :450 ~ 456

Scotto J. et al. ,1988 ,*Science* ,**239**:762 ~ 764

Searles P. S. et al. ,1995 ,*Am. J. Bot.* ,**82**(4) :445 ~ 453

Sivalingam P. M. et al. ,1990 ,*Jpn. J. Physiol.* ,**38**(4) :365 ~ 370

Staxen I. ,1993 ,*Yrotoplasma* ,**173**(1-2) :70 ~ 76

Strid A. et al. ,1990 ,*Biocim. Biophys. Acta* ,**1020**(3) :260 ~ 265

Sullivan J. et al. ,1994 ,*Plant Cell and Environment* ,**17**(3) :311 ~ 317

Teramura A. H. et al. ,1990 ,*Plant Physiol.* ,**94**:470 ~ 475

Teramura A. H. et al. ,1991 ,*Physiol. Plant.* ,**83**(1) :373 ~ 380

Thornher J. P. ,1975 ,*Ann. Rew. Plant Physiol.* ,**26**:127 ~ 158

Tirlapur U. K. et al. ,1993 ,*Beitraege zur Biologie der Pflanzen* ,**67**(2) :305 ~ 317

Ziska L. H. et al. ,1993 ,*Plant Cell and Environ.* ,**16**(1) :73 ~ 79