

浅析植物对太阳紫外线-B 辐射的适应*

侯扶江

(甘肃草原生态研究所, 兰州 730020)

贲桂英 韩发 师生波 魏捷

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

Preliminary Analysis of Plant Adaptation to Solar Ultraviolet-B Radiation. Hou Fujiang (*Gansu Grassland Ecological Research Institute, Lanzhou 730020*). Ben Guiying, Han Fa, Shi Shengbo, Wei Jie (*Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001*). *Chinese Journal of Ecology*, 1997, **16**(2): 31- 35

Plants have an integral adaptive mechanism to solar UV-B radiation from plant morphology to physiological action and the formation of UV-B radiation absorption pigment is very significant. There is the close interrelation between plant adaptive mechanism and its origin and distribution, which has the profound molecular basis. It is important to strengthen study on the enhancing solar UV-B radiation instead of being afraid of or optimistic about it in order to solve the uncertainties and make scientific decision.

Key words: plant, adaptation, solar UV-B radiation.

大气臭氧(O₃)减少和由此导致的太阳紫外线-B(UV-B, 280~320nm)辐射增强是世界环境科学的研究热点之一。国际上从20世纪30年代中期开展UV-B辐射影响植物的研究^[1],距今已有60多年历史,特别是70年代中期以来,大气臭氧(O₃)减少引起了各国的普遍关注,UV-B辐射植物效应的研究进入高峰时期;我国开展此类研究比较晚,有关报道不多。大量研究表明,增加UV-B辐射会给植物生长、生理生化过程带来不利影响。本文探讨了植物对UV-B辐射的适应机制,为针对太阳UV-B辐射增强采取有效对策提供一些理论依据。

1 太阳UV辐射在植物进化过程中的作用

大多数高等植物和真菌受到小于280nm的太阳UV辐射(UV-C辐射)几乎立即死亡,只有少数植物如玉米、小麦、海滨麦瓶草和某些高山柳叶菜等有一定抵抗

能力,由于大气臭氧层的存在,地面没有这部分太阳UV辐射;315~400nm的太阳UV辐射(主要是UV-A辐射)对植物基本无害,甚至对植物的生命活动起调节作用;虽然有大气O₃的强烈吸收,目前仍有10%左右的太阳UV-B辐射到达地面,它对植物的作用介于UV-C辐射和UV-A辐射之间,即对植物有一定的不利影响^[1-3]。因此,大气O₃的保护作用和植物对太阳UV-B辐射的适应是陆地植物生存的前提之一。

原始生命约出现于35亿年前,太阳UV辐射是化学进化的主要能源之一。那时,大气中没有氧,生命很容易被太阳UV辐射破坏,从异养向自养进化的原始生命只能依赖于海水的保护(几厘米厚的水层

* 国家自然科学基金课题。

作者简介:侯扶江,男,25岁,1995年毕业于中国科学院西北高原生物研究所。从事植物生理生态、草原生态等方面工作,发表论文3篇。

贲桂英,女,58岁,研究员,60年代初毕业于南开大学植物生理专业。主要从事高山植物生理生态适应性等方面的研究,发表论文数十篇。

就能全部吸收具破坏作用的太阳UV 辐射)。地质史上的太古代后期和元古代前期(约18亿年前)是生物进化史上的菌藻时代,出现了具光合作用能力的生物,其发展增加了大气中的氧气含量,在太阳UV 辐射的作用下,高空中逐渐形成O₃层,阻挡了太阳对地面的UV 辐射,为生命向陆地发展创造了条件。

距今约4亿4千万年~3亿5千万年前(包括地质史上的志留纪和泥盆纪)是植物进化史上的裸蕨时代,植物开始从海洋走上陆地。此时的大气含氧量达到现在的10%,同时,大气中的O₃屏蔽层阻挡了对植物有破坏作用的UV 辐射,使陆地完全具备了生命生存的条件。登上陆地后,光合生物的进化速度大大加快,不到5亿年的时间里,就从原始的陆地植物发展到高等的种子植物^[2]。

大气O₃量如果达到现在的10%,就可以吸收全部的太阳UV-C 辐射^[3],意味着裸蕨时代至今,地面的对植物有杀伤作用的太阳UV 辐射主要是UV-B 部分,在植物走向陆地并在陆地进化的过程中必然以适应太阳UV-B 辐射作为重要前提之一。试验表明,用UV-B 辐射处理平地植物 *S tellaria media* 和 高山植物 *L upinus meridanus*,前者很快死亡,后者仍存活^[4],这与高山植物长期生活在强太阳UV-B 辐射的环境中有密切关系,体现自然选择对植物分布的影响。相同的实验条件下,植物对UV-B 辐射的敏感性存在种间差异,也说明植物对太阳UV-B 辐射的适应与其起源或分布过程有关。

2 陆地植物对太阳UV-B 辐射的适应

在自然界中,目前的太阳UV-B 辐射不对植物生长、发育及繁殖产生可见的伤害,可以认为现存的植物种对太阳UV-B

辐射都具有一定的适应能力。然而,历史的原因和植物生境的差别造成植物对太阳UV-B 辐射适应能力的水平和范围存在着种间差异。

2.1 植株和叶形态的适应

植物对UV-B 辐射的敏感性一定程度地反映了其对太阳UV-B 辐射的适应能力。这种敏感程度与植物的形态、解剖结构和生理生化等活动密切相关。

太阳UV-B 辐射进入植物冠层时,由于叶片之间的相互遮盖,每一叶片受到的UV-B 辐射都被削弱了^[5]。实验表明,增加UV-B 辐射可使植物矮化、节间缩短^[6],虽没有人指出这种现象是植物对UV-B 辐射的一种适应,但它的确有利于叶片间的相互保护。另外,强太阳UV-B 辐射地区(高山、高海拔地区等)的植物矮化、聚生成丛状都有利于上层叶和外部叶对下层和内部叶片的保护,一些植物上层叶和下层叶形态的差异可能也与此有关。

太阳短波(400nm)辐射约90%的能量以直射的形式到达地面,直立生长的叶片在一天中的大多数时间里比水平生长的叶片受到的太阳辐射少,可以减轻太阳UV-B 辐射的伤害^[7],这一点很容易使人联想到禾本科植物对UV-B 辐射不甚敏感。事实上,叶倾角大小对植物避免太阳UV-B 辐射的作用不大,原因是地面的太阳UV-B 辐射中,散射辐射占40%~75%,即使在太阳高度角很大的低纬度地区,叶片垂直生长,仍接收到太阳UV-B 辐射的70%^[3]。叶片对太阳UV-B 辐射有一定的反射作用,然而,即使在光滑的叶表面,反射回去的太阳UV-B 辐射也不超过到达叶表面的10%^[1]。

可以看出,尽管有植株和叶片形态的适应,至少还有60%的太阳UV-B 辐射可能通过叶表皮。如果这些太阳UV-B 辐

射全部穿过叶表皮到达叶肉组织, 植物将完全失去光合作用能力^[3], 所以, 叶表皮细胞是阻挡太阳UV-B辐射的重要屏障。

2.2 叶表皮细胞的保护作用

2.2.1 叶表皮解剖结构的适应 统计分析表明, UV-B辐射敏感的植物种叶片角质层和叶表皮一般都很薄^[7], Gausman等^[8]进一步研究后指出, 叶片具有厚的角质层和表皮能够对UV-B辐射起散射和吸收作用, 这是进入叶片的UV-B辐射被削弱的主要原因之一。叶表皮的其它附属物, 如绒毛等, 吸收的UV-B辐射较少^[1, 3, 8]。

2.2.2 叶表皮细胞中色素的过滤作用 研究证明^[9], 增加UV-B辐射可以诱导植物合成多种色素, 其中的大部分物质具有很强的UV-B辐射吸收能力, 习惯上称之为UV-B辐射吸收色素, 或根据其来源称其为UV-B诱导色素, 这些色素吸收UV-B辐射后对叶肉组织起到了保护作用, 因此, 也有人称之为UV-B保护色素。UV-B辐射吸收色素包括类黄酮、黄酮和花色素苷等物质, 其中, 类黄酮物质最重要^[3]。

UV-B辐射吸收色素常常分布在叶的上表皮, 通过吸收太阳UV-B辐射而使植物免遭伤害, 它们的合成也是植物为了逃避UV-B辐射伤害的一种保护反应^[10]。Robberecht等^[11]在野外调查中发现, 25种不同生活型、生态型的植物, 尽管叶表皮解剖特征不尽相同, 由于表皮中类黄酮物质的存在, 有16个种表皮的UV-B辐射透射率不同程度地下降了20%~57%(平均为38.5%), 他们又在温室中用人工UV-B光源照射植物, 与对照相比, 处理植物叶表皮中增加的那部分UV-B辐射吸收色素使表皮透射率下降了31%~47%。

2.3 植物生长、生理活动的适应

以上适应机制可以使到达叶肉组织的

太阳UV-B辐射削弱90%左右, 其余10%左右的UV-B辐射到达叶肉组织后会引引起植物生长、生理生化等活动的适应性反应。植物生长是植物体内各种生理过程的综合表现和产量形成的基础, 也决定着植物的繁殖性能, 光合作用是与植物生长关系最密切的生理过程之一, 也是对UV-B辐射最敏感的生理过程之一, 因此, 具有较强的适应太阳UV-B辐射能力的植物, 确保其光合作用等生命活动不受UV-B辐射影响的能力也应该较强。

由于光氧化等对光合机构的破坏作用, UV-B辐射很容易导致发生光合作用的光抑制^[3, 12], 部位主要在PS II的反应中心^[13, 14], 为了减轻或避免光抑制的破坏作用, 植物形成了一套适应机制, 主要有以下几方面: UV-B辐射条件下, 植物株高降低, 叶面积减小、变厚^[3], 捕光色素含量减少, 能够有效地减少光吸收, 一定程度地避免光合机构受到伤害; 植物PS II的电子传递效率下降^[15], 降低了饱和光强下PS II的光化学效率, 避免或减轻了光抑制的破坏作用; 启动保护酶工作, 如超氧化物歧化酶(SOD)活性升高, 清除伤害叶绿体的含氧自由基^[16]。

高山地区的太阳UV-B辐射比平原地区强, 高山植物适应UV-B辐射的能力也相对较强^[4], 研究高山植物有助于揭示植物适应UV-B辐射的机制。卢存福等^[4]发现, 海拔升高, 植物叶片总叶绿素含量减少, 并因此减少了叶片对光的吸收, 使植物免受强辐射的伤害。贲桂英等^[1]的测定结果也表明, 随海拔升高植物叶片中的类胡萝卜素含量显著增加, 这有利于阻止叶绿素光氧化的发生。受强辐射的作用, 高山植物还发展了花色素苷, 它和类胡萝卜素均能强烈地吸收UV辐射, 起着过滤器的作用, 使光合机构免受UV辐射的危害。此

外,高山植物细胞液中的光合产物对UV-B辐射也有吸收能力。

Kulaandaivelli等^[17]研究发现,C₃植物要比C₄植物对UV-B辐射敏感,说明后者有较强的适应UV-B辐射的能力。那么,光合碳代谢的C₄途径是否起源于植物对太阳UV-B辐射的适应呢?不管答案如何,有两点比较明确: C₄植物起源的低纬度地区具有较强的太阳UV-B辐射; C₄途径在植物抗性形成和发挥抗性作用中起作用,使植物具备了较好的适应太阳UV-B辐射的能力。

植物适应UV-B辐射的其它生理过程有细胞分裂素、生长素、脱落酸、乙烯和多胺等植物生长调节物质以及水分和矿质营养等代谢的变化^[10]。

2.4 探讨植物适应太阳UV-B辐射的分子基础

增加UV-B辐射会使植物核酸和蛋白质含量减少,与两种生物大分子分别在260nm和280nm有吸收峰有关^[1],更有意义的发现是UV-B辐射还诱导核酸和蛋白质的合成^[18],研究主要集中在UV-B辐射对酶的调控机理上。

1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(RubisCO)是光合碳同化的关键酶,具双重功能。增加UV-B辐射降低RubisCO的羧化活性,Nedunchezian等^[18]还发现豇豆叶绿体丢失一条55kDa多肽,是RubisCO的大亚基(rbcL)。Jordan等^[13]的试验表明,UV-B辐射条件下,编码RubisCO小亚基(rbcS)和rbcL的mRNA含量都减少,只是后者降幅大于前者,并且rbcS能部分恢复活性,可见UV-B辐射使RubisCO丧失羧化活性主要是rbcL受到破坏,并且有它的基因基础。

UV-B辐射可以在基因水平上调控与类黄酮、黄酮、花色素苷等代谢有关的酶的

合成,进而控制这些色素的合成^[14]。黄酮是对UV-B辐射有过滤作用的色素,其合成的关键酶是苯基苯乙烯酮合成酶(CHS),试验结果表明,UV-B辐射增加CHS mRNA的含量,对矮牵牛等植物的研究还证明,CHS启动子受UV-B辐射诱导^[10]。Willekens等^[19]指出,UV-B辐射对SOD等保护酶的影响与编码这些酶的基因有密切关系。

以上研究表明,植物对UV-B辐射的适应有深刻的分子基础。

2.5 对太阳UV-B辐射的适应与其它环境因子的关系

较强的光合有效辐射(PAR)能够降低大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)对UV-B辐射的敏感性,即较高的PAR/UV-B辐射比例关系利于植物适应UV-B辐射^[20]。对23个大豆品种的研究表明,植物在温室中对UV-B辐射远比在田间敏感^[21],说明变化着的光、温、湿等条件对植物适应UV-B辐射有利。以上研究,再考虑到自然条件下的PAR/UV-B值波动不大,有助于加深人类对自然界植物适应太阳UV-B辐射的理解和消除人类对太阳UV-B辐射增强的盲目恐惧。

环境胁迫(干旱、矿质营养缺乏、高温等)在植物适应UV-B辐射过程中的作用,由于试验条件不同,研究结果大相径庭,其中主要是因为植物对UV-B辐射的敏感程度和对其它生态因子(如水分、矿质、温度等)的需求存在种间差异。

可见,植物适应太阳UV-B辐射机制的形成过程也是植物适应太阳UV-B辐射以及水、热等环境因子综合作用的过程,较好地协调这些环境条件有利于植物对UV-B辐射的适应,再加上存在前适应(Pre-adaption,如叶形态、解剖结构、C₄途

1) 贲桂英等. 全国高原植物生理学术讨论会论文摘要汇编. 贵阳, 1992, 25

径等), 植物对增强的太阳 UV-B 辐射具有一定的抵抗能力。

3 结 语

随着世界政治、经济格局变化, 发达国家提出了超越发展中国家能力的“环境与发展”的口号, 籍此制定各种环保公约来限制发展中国家以达到经济掠夺的目的。因此, 开展植物对 UV-B 辐射适应的研究, 可以为包括我国在内的发展中国家合理地制定环保政策, 更好地协调人口、资源、环境与发展的关系, 寻求社会、经济、生态可持续发展的最佳途径提供科学依据。此外, 植物起源和演化研究的关键问题之一是查明植物由水域登陆时的环境, 进而探讨植物起源和演化与环境的内在关系。通过本文的分析可知, 深入研究植物适应太阳 UV-B 辐射的机制, 有助于植物起源和演化的研究, 同时有助于全面地理解植被分布的现状和预测其变化趋势。

臭氧层破坏和由此导致的太阳 UV-B 辐射增强是全球变化的重要方面, 从种群、群落和生态系统水平予以考虑, 更利于加深人类对这一问题的认识和采取有效的对策, 避免盲目性。因此, 加强以下工作很有必要: 重视从个体到生态系统水平的定量研究, 寻找植物对 UV-B 辐射的反应阈值。与全球变化的其它方面如大气 CO₂ 浓度升高、全球升温等结合起来, 开展遗传生态学研究, 探讨目前的太阳 UV-B 辐射增强导致植物进化从而避免地球植被免遭破坏的可能性。

现在, 包括太阳 UV-B 辐射增强在内的全球变化研究中, 存在着很大的不确定性, 为争取主动, 切实做到可持续发展, 有必要采取适应这一变化的策略以首先保证农业的可持续发展, 其中保证人类的粮食供给是根本, 建议考虑以下几点: 寻找

合理的农作物布局以及 UV-B 辐射与水、热、光、温等的配比关系以削弱农作物受到的不利影响。利用基因工程手段, 一方面筛选、培育对 UV-B 辐射适应能力强的作物新品种, 另一方面改造现有品种以增强其对 UV-B 辐射的适应能力。重视开发野生植物资源, 寻求替代食品, 扩大人类的食物来源。

参考文献

- [1] Caldwell, M. M. Solar UV radiation and the growth and development of higher plants, A. C. Gies (ed) *Photophysiology*, Academic Press, New York, 1971, 131- 177.
- [2] 北京自然博物馆 生物史图说 科学出版社, 1982, 3- 36
- [3] Caldwell, M. M. Plant response to solar ultraviolet radiation, A. L. Lange et al (eds), *Physiological Plant Ecology*, Encyclopedia of Planta Physiology (New Series), Vol 12A, Springer Verlag, Berlin, 1981, 169- 197.
- [4] 卢存福, 贡桂英 高海拔植物的光合特性 植物学通报, 1995, 12(2): 38- 42
- [5] Allen, L. H. Jr et al Solar ultraviolet radiation in terrestrial plant communities *J. Environ. Qual* 1975, 4: 285- 294
- [6] Barnes, P. W. et al Morphological response of crop and weed species of different growth forms to UV-B radiation *Amer. J. Bot.*, 1981, 77(10): 1354- 1360
- [7] Cline, M. G. and F. B. Salisbury, Effects of ultraviolet alone and simulated solar ultraviolet radiation on the leaves of higher plants *Nature*, 1966, 211: 484- 486
- [8] Gausman, H. W. et al Ultraviolet radiation reflectance by plant leaf epidermises *Agron. J.*, 1975, 67: 719- 724
- [9] Van, T. K. et al Effects of 298-nm radiation on photosynthetic reactions of leaf discs and chloroplast preparations of crop species, *Environ. Exp. Bot.*, 1977, 17: 107- 116
- [10] 王小菁, 潘瑞炽 UV-B 对高等植物生长和产量及某些生理代谢过程的影响 植物生理学通讯, 1995, 31(5): 385- 389
- [11] Robberecht R. and M. M. Caldwell, Leaf epidermal transmittance of ultraviolet radiation and its implications for plant sensitivity to ultraviolet radiation induced injury. *Oecologia*, 1987, 32: 277 - 287.

(下转 16 页)

林。120 分钟时,水杉成林的渗透量分别比其中,幼林高 60.07%、71.56%;刺槐成林比其中,幼林高 304.06%、342.46%。水杉成林的渗透速率分别比其中,幼林高 61.11%、70.59%;刺槐成林比其中,幼林分别高 304.84%、364.82%。

需要指出的是,在渗透初期数分钟内,水杉中林的渗透量高于水杉成林,刺槐幼林高于中、成林。其原因可能是水杉中林的凋落物层厚度远大于水杉成林,渗透开始后的一段时间内枯枝落叶大量吸水,使初渗量增加;刺槐幼林由于人为间作套种使表土层疏松多孔,因而使初渗量高于其中、成林。

3 结论与讨论

3.1 苏北沿海防护林除起防风作用外,还能显著改善土壤的渗透性,加速土壤脱盐和改良土壤,并且林龄越大,效果愈明显。

3.2 竹林和刺槐成林对改善土壤渗透性有良好的作用,其次为刺槐中、幼林,水杉

林则较差。对水杉林地土壤渗透性相对较低的原因有待进一步探讨。

3.3 造林初期的间作套种及保护林地的枯枝落叶,似乎对改善土壤的渗透性有利。

3.4 由于测试时土壤多向侧渗等因素的影响,本文给出的反映海防林地土壤渗透性能的特征值结果可能高于实际值,因此,应用本结果进行海防林规划设计、营林效益评估等工作时需加以注意。

参考文献

- [1] 杨艳生等 江西兴国县土壤渗透性的研究 水土保持通报, 1983, (6): 33~ 39
- [2] 蒋定生 黄土高原土壤入渗透率的研究 土壤学报, 1986, 24(4): 299~ 305
- [3] 张理宏等 林地土壤渗透试验研究 林业科技通讯, 1991, (11): 23~ 25
- [4] 胡海波等 泥质海岸防护林改善土壤理化性能的研究 南京林业大学学报, 1994, 18(3): 13~ 18
- [5] 中国科学院南京土壤研究所 土壤理化分析 上海科技出版社, 1978
- [6] 北京林学院主编 数理统计 中国林业出版社, 1980, 223~ 231
- [7] 中国科学院南京土壤研究所 土壤物理性质测定法 科学出版社, 1978, 141~ 145

(收稿: 1995 年 11 月 1 日)

(上接 35 页)

- [12] Archana A. et al Phototoxicity of citrus jambhiri to fugu under enhanced UV-B radiation: Role of furanocoumarins *J. Chem. Ecol.*, 1993, 19(12): 2813- 2830
- [13] Jordan B. R. et al Change in mRNA leaves and polypeptide subunits of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase in response to supplementary ultraviolet-B radiation, *Plant Cell and Environment*, 1992, 15(1): 91- 98
- [14] Jordan B. R. et al The effect of ultraviolet-B radiation on gene expression and pigment composition in etiolated and green pea leaf tissue: UV-B induced changes are gene-specific and dependent upon the developmental stage, *Plant Cell and Environment*, 1994, 17(1): 45- 54
- [15] Aro, Eva-Mari Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiance *Plant Physiol.*, 1993, 103: 815 - 842
- [16] Krizek, D. T. et al Growth analysis of UV-B irradiated cucumber seed as influenced by photosynthetic photon flux source *Physiol. Plant.*, 1993, 90(3): 593- 599
- [17] Kulaandaivelli, G. et al Ultraviolet-B (280 -

320nm) radiation induced changes in photochemical activities and polypeptide components of C₃ and C₄ chloroplasts *Photosynthetica*, 1991, 25 (3): 333- 339

- [18] Nedunchezian, N. and G. K. V. Effect of UV-B radiation on ribulose-1, 5-carboxylase in leaves of *Vigna sinensis* L. *Photosynthetica*, 1991, 25(3): 431- 435
- [19] Willekens, H. et al Ozone, Sulfur Dioxide and ultraviolet-B have similar effects on mRNA accumulation of antioxidant genes in *Nicotiana glauca* L. *Plant Physiol.*, 1994, 106: 1007- 1014
- [20] Teramura, A. H. Effects of ultraviolet-B irradiation on soybean I. Importance of photosynthetically active radiation in evaluating ultraviolet-B irradiation effects on soybean and wheat growth, *Physiol. Plant.*, 1980, 48: 333- 339
- [21] Teramura, A. H. and N. S. Murali Interspecific differences in growth and yield of soybean exposed to ultraviolet-B radiation under greenhouse and field conditions *Environ. Exp. Bot.*, 1986, 26(1): 89- 95

(收稿: 1995 年 12 月 18 日, 改回: 1996 年 4 月 8 日)