

增补 UV-B 辐射对高山植物美丽风毛菊叶片 PS II 光化学效率的影响

师生波¹, 尚艳霞^{1,2}, 朱鹏锦^{1,2}, 杨莉^{1,2}

(1. 中国科学院西北高原生物研究所 高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001;
2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 太阳紫外线 B(UV-B) 辐射增强作为全球环境变化的一个方面, 也是影响青藏高原植物生存的主要环境因子之一。以美丽风毛菊(*Saussurea superba*) 为材料, 分析增补 UV-B 辐射期间叶片 PS II 运行效率(Φ_{PSII})、光化学和非光化学猝灭系数(qP 和 NPQ), 及光合色素和 UV-B 吸收物质含量的变化, 探讨高山植物的 UV-B 驯化适应过程。结果表明: 增补 UV-B 辐射能抑制暗适应 3 min 后 PS II 光化学量子效率 $F_{(v)}/F_{(m)}$ 的恢复过程; 尽管增补前期 Φ_{PSII} 有升高趋势, 但第 7 d 以后 Φ_{PSII} 呈下降趋势, 说明 UV-B 辐射对光合机构具有负影响, $F_{(v)}/F_{(m)}$ 的降低以及 Φ_{PSII} 的变化反映了 UV-B 辐射效应的积累; qP 与 Φ_{PSII} 的变化趋势相同, NPQ 在第 9 d 略有降低趋势, 叶厚度的相对增加弥补了光合色素的光氧化损失并增强了对激发能的利用。增补 UV-B 处理对 UV-B 吸收物质含量的影响不明显, 说明叶表皮层内丰富的黄酮类物质能有效保护光合机构, 受 UV-B 辐射波动的影响较少。综上表明, 高山植物美丽风毛菊对增补 UV-B 辐射有一个驯化适应过程, 尽管单位叶面积光合色素的增加有益于光合速率的提高, 但 UV-B 辐射增强对光合生理过程仍具有潜在的负效应。

关键词: 美丽风毛菊; PS II 光化学效率; 青藏高原; 光合色素; UV-B 辐射

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2011)04-0539-07

Effect of Enhanced UV-B Radiation on PS II Photochemistry Efficiency in Alpine Plants *Saussurea superba*

SHI Sheng-bo¹, SHANG Yan-xia^{1,2}, ZHU Peng-jin^{1,2}, YANG Li^{1,2}

(1. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biology, Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai Province 810001, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Strong solar UV-B radiation as one factor of global change is a main environmental factor on alpine plants in Qinghai Tibet region. Based on previous UV-B supplementation report on alpine plant *Saussurea superba*, the dynamic changes of PS II operating efficiency, Φ_{PSII} , and photochemical and non-photochemical quenching, qP and NPQ , were analyzed during periods of enhancement of UV-B radiation. Results indicated that 3 mins dark adapted quantum efficiency of PS II photochemistry, $F_{(v)}/F_{(m)}$, was decreased when compared with the UV-A control. PS II operating efficiency, Φ_{PSII} , showed an increased trend during the first 7 days of enhanced UV-B radiation treatment then decreased after continuously treatment. This suggested that an accumulation of UV-B radiation damage could reduce PS II photochemistry efficiency. There were similar changes in qP and Φ_{PSII} , but NPQ has a decreasing trend at 9 days. This may result from increased photosynthetic pigments due to thickening leaves that absorb and utilize more energy. There was no influence on UV-B absorbing compounds after enhancing UV-B radiation that suggested flavonoids compounds can provide enough protection on photosynthetic function from UV-B damage. In summary, although photosynthetic pigments enhanced photosynthesis, negative effects still existed especially at the end of plant development.

收稿日期: 2010-12-31; 修回日期: 2011-05-11

基金项目: 国家自然科学基金课题项目(30670307)(30570270)(30170154); 国际科技合作重点项目计划(2002CB714006)资助

作者简介: 师生波(1963), 男, 青海西宁人, 副研究员, 学士, 主要从事光合生理和能量耗散方面的工作, E-mail: sbshi@nwipb.cas.cn

Key words: *Saussurea superba*; PS II photochemistry efficiency; Qinghai-Tibet plateau; Photosynthetic pigments; UV-B radiation

青藏高原作为全球气候变化的敏感地区,其显著特征之一就是环境 UV-B 辐射的增强。早在 1995 年周秀骥等^[1]的研究就表明,整个中国范围内的臭氧总量都在不断减少,其中青藏高原上空的臭氧损耗更为严重,常年维持一低值中心。最近的研究也进一步表明,青藏高原上空发现的臭氧异常低值区域是一个臭氧递减的强中心,夏季臭氧低谷最深,能到达地表的紫外线辐射最大^[2]。

长期生活在高海拔地区的高山植物在遭受高寒低温、强太阳光辐射和低气压等胁迫因素影响的同时,也经历着强太阳 UV-B 辐射的塑造。光合作用是植物体重要的生理过程之一,也是评判 UV-B 生物学效应的重要指标。UV-B 辐射对光合作用的潜在损害包括光系统 II 反应中心(PS II)的失活、Rubisco 酶活性的降低、光合色素水平的降低、光合基因转录过程的下调,以及类囊体完整性的降低和叶绿体超微结构的改变等,其中 UV-B 辐射引起的 PS II 反应中心失活备受关注^[3]。研究表明,UV-B 辐射的影响主要发生在 PS II 受体侧,处理时间的延长和增补强度的增加都能加剧 PS II 光化学效率的降低^[4]。

近期也有研究表明,长期生存在青藏高原的高山植物对 UV-B 辐射具有一定程度的适应能力,短期增补 UV-B 期间叶片厚度有增加的趋势,可引起叶片光合色素和净光合速率的升高;然而,随处理时间的延长,伤害效应也会逐渐显露^[5]。显然,强 UV-B 辐射胁迫下高山植物叶片的光合机构既可以驯化适应,也存在着伤害效应的累积过程。为进一步了解此驯化适应和伤害累积的平衡动态,本文以矮蒿草(*Kobresia humilis*)草甸主要伴种美丽风毛菊(*Saussurea superba*)为研究对象,在高原强太阳辐射背景下通过 2 周左右的短期增补 UV-B 辐射模拟试验,探讨了长期生长在青藏高原地区的高山植物对 UV-B 辐射的适应特性。

1 材料和方法

1.1 试验样地及材料

试验样地设在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站(简称海北站)的综合观测场。站区地理位置及气候特征的描述见前文研究报道^[5,6]。试验地区的草场类型为矮蒿草草甸,多年生草本植物组成,优势种为矮蒿草。美丽风毛菊为该草场的主要伴

随种,属阔叶性杂草,基生叶倒披针形呈莲座状生长。主要分布在青海和甘肃等海拔 1920~2800 m 的地区,具有抗低温和强辐射的特性,为我国特有植物。

1.2 UV-B 辐射处理

短期增补 UV-B 辐射试验设置在综合观测场电力方便的植被较均匀地段。试验在 2008 年和 2009 年草盛期的 7、8 月进行,处理天数约 14~16 d,增补处理时间为每天 8:30-17:30 之间,根据天气晴阴等略有调节。

模拟试验主要参照 Flint 等^[7]方法,野外增补装置的制作及运作过程等具体细节参见师生波等^[5]报道。试验测定组由增补 UV-B 处理和对照组成,各设 3 个重复。增补 UV-B 辐射处理的荧光灯管包以一层纤维素双乙酸酯的薄膜(CA 膜,厚度为 0.13 mm),能最大程度透过灯管发射的 UV-B 和 UV-A 成分,并阻隔与生态不相关的少量致死性紫外线 C(UV-C, < 280 nm),用 UV-B+UV-A 表示;增补 UV-B 辐射处理的对照荧光灯管包以一层 Mylar 薄膜(厚度为 0.13 mm),能隔离灯管发射的 UV-B 辐射和少量 UV-C 辐射,透过与处理相匹配的 UV-A 成分,用 UV-A 表示。田间测定表明,2 处理架下的光合有效辐射(PAR)、空气相对湿度(RH)、气温(T_{air})无差异^[5];根据 Björn 和 Teramura 模型^[8]计算的 UV-B 生物有效辐射(UV-B_{BE})分别为 947 和 $1.98 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

1.3 测定指标和方法

1.3.1 PS II 光化学效率的测定 采用便携式脉冲调制荧光仪(FMS-2, 英国),选美丽风毛菊叶片中部避开主脉取一侧进行测定。自然光背景下和暗适应叶片叶绿素荧光效率参数的测定程序及计算等参见师生波等^[6]报道。暗适应 3 min 后 PS II 光化学量子效率以 $F_{(v)}/F_{(m)}$ 表示;PS II 运行效率(PS II operating efficiency)参照 Genty 等^[9]方法计算, $\Phi_{PSII} = (F'_{m} - F_s)/F'_{m}$ 。叶绿素荧光的光化学猝灭系数 qP 和非光化学猝灭系数 NPQ 分别用下式^[10]计算, $qP = (F'_{m} - F_s)/(F'_{m} - F'_{o})$, $NPQ = F_m/F'_{m} - 1$ 。

1.3.2 叶绿素和类胡萝卜素含量的测定 取经 UV-B 辐射处理的成熟叶片数枚,用直径 0.7 cm 的打孔器取叶圆片,浸入 10 mL 丙酮:乙醇:水(45%:

45% : 10%) 的混合提取液中, 盖紧样品瓶并密封, 避光低温浸提约 10 d 至叶圆片无色^[11]。叶绿素和类胡萝卜素含量的测定与计算参照朱广廉^[12]的方法, 光合色素含量同时以单位叶面积和叶鲜重表示。

1.3.3 紫外吸收物质含量的测定 取经 UV-B 辐射处理的成熟叶片数枚, 用直径 0.7 cm 的打孔器取叶圆片, 浸入内盛 10 mL 79% 酸化甲醇的样品瓶中, 盖紧密封, 避光低温浸提约 10 d。紫外吸收物质的含量以 10 mL 酸化甲醇提取液中, 单位叶面积在 200~400 nm 范围内紫外吸收曲线的变化表示^[11], 即 $\text{OD} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot 10 \text{ mL}^{-1}$ 。

1.4 数据分析

数据选自 2008 年 7 月 29 日到 8 月 12 日连续 16 d 的增补试验。采用 SPSS 11.0 进行统计分析, 用独立样本 *t* 检验法比较各处理间的差异显著性。Excel 2003 软件作图, 图中数据均为平均数, 垂直条表示标准误(SE), 各测定值的样本数见文中分析和图标记。“*”和“**”分别表示处理间显著($P < 0.05$)和极显著($P < 0.01$)差异。

2 结果与分析

2.1 增补 UV-B 辐射处理对 PS II 光化学量子效率的影响

图 1 中第 4 d 和 14 d 为多云或较阴天的测定结果, 其余测定期间的天气状况均为全晴天或即使天空存在浮云但能确保测定叶绿素荧光参数的一段时期内无云层干扰, 因此可基本排除 PAR 等环境因素的波动对稳态 PS II 光化学效率的影响。

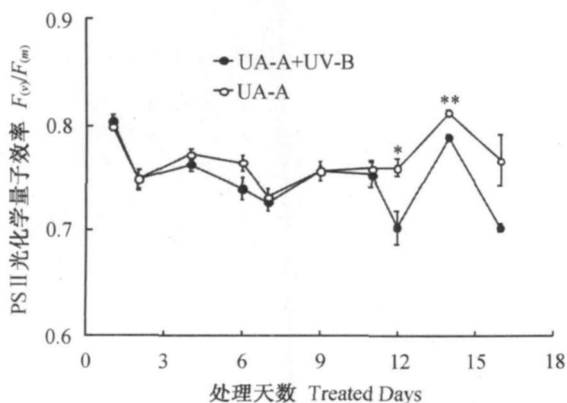


图 1 增补 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片 PS II 光化学量子效率的影响

Fig. 1 Effects of enhanced UV-B radiation on PS II photochemistry efficiency in *S. sup erba*

连续 16 d 的增补试验表明, 除测定初期和第 9 d 外, UV-B+ UV-A 处理时美丽风毛菊叶片的 $F(v)/F(m)$ 略有降低趋势, 即增补 UV-B 辐射处理对暗适应 3 min 时 PS II 光化学量子效率 $F(v)/F(m)$ 的恢复程度有较大抑制作用; 试验后期尽管田间采样和叶片趋于枯黄等导致了供试样本数目的减少, 但第 12 d (晴天) 和 14 d (阴天) 都表现有显著甚至极显著差异 (图 1)。

模拟试验的前 10 d 之内, UV-B 辐射对 $F(v)/F(m)$ 略有负影响但不明显, 仅在处理的第 4 d (阴天; $P = 0.3136$, $n = 22$) 和第 6 d (晴天; $P = 0.07084$, $n = 15$) 2 处理间具有较大的差异, 但此后第 7, 9 和 11 d 的连续观测并没有明显的差异, 似增补 UV-B 辐射没有加剧光合机构的伤害过程。然而田间观测表明, 与 UV-A 对照相比, 试验后期 UV-B+ UV-A 处理架下的美丽风毛菊常有较多褐斑出现在叶片边缘和叶尖。这一现象在 2009 年 8 月份的试验中较为明显, 可能与此间夜间降雨较为频繁, 低温下强太阳 UV-B 辐射的影响相对加剧有关, 表明 UV-B 辐射对美丽风毛菊的伤害作用依然存在。

2.2 增补 UV-B 辐射处理对 PS II 运行效率的影响

与对照 UV-A 相比, UV-B+ UV-A 处理时美丽风毛菊叶片的 PS II 运行效率 Φ_{PSII} 在前 7 d 之内有升高的趋势 (P 分别为 0.1607, 0.5503, 0.5818 和 0.1221; n 分别为 10, 8, 15 和 14), 此后则呈下降趋势 (P 分别为 0.5029, 0.6526, 0.9297 和 0.4241; n 分别为 7, 5, 5 和 4) (图 2)。表明模拟增补试验的前期 UV-B+ UV-A 处理能促进 Φ_{PSII} 的增加, 而随处理时间的延长, 伤害作用逐渐累积, Φ_{PSII} 趋于降低。

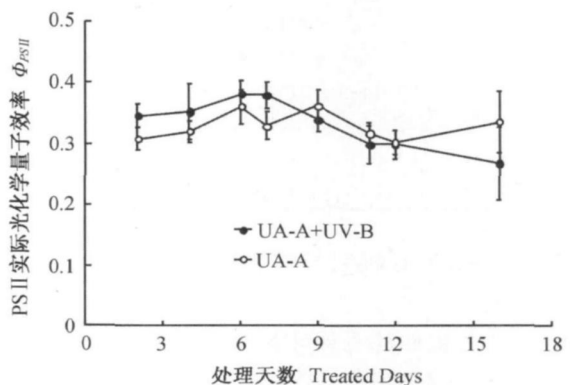


图 2 增补 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片 PS II 运行效率的影响

Fig. 2 Effects of enhanced UV-B radiation on PS II operating efficiency in *S. sup erba*

2.3 增补 UV-B 辐射处理对叶片光化学和非光化学猝灭过程的影响

光化学猝灭系数 qP 的变化趋势与 Φ_{PSII} 几乎完全一致, 前 7 d 呈降低趋势 (P 分别为 0.2558, 0.6297, 0.5916 和 0.1679; n 分别为 10, 8, 15 和 14), 而此后略增高趋势 (P 分别为 0.4394, 0.5959, 0.7592 和 0.4233; n 分别为 7, 5, 5 和 4) (图 3-A)。增补 UV-B 辐射处理时叶片非光化学猝灭系数 NPQ 在连续测定期间变异较大, 与对照 UV-A 相比, 似乎前 4 d 之内有增加趋势, 在处理中期第 6 d 至 11 d 期间略有降低趋势, 但随后又有所升高 (图 3-B)。显然处理组中

qP 和 NPQ 的相对变化并没有必然的联系。

2.4 增补 UV-B 辐射处理对叶片光合色素的影响

由表 1 可知, 增补 UV-B 处理组中, UV-B+ UV-A 处理时美丽风毛菊叶片中光合色素含量均有升高的趋势; 且 2 处理间以单位叶面积表示的光合色素含量均具有显著差异 ($P < 0.05$), 意味着增补 UV-B 辐射强度引起了叶片厚度的相对增加。与 UV-A 对照相比, UV-B+ UV-A 处理时叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值 $Chl\ a/b$ 以及类胡萝卜素和总叶绿素的比值 Car/Chl 也略有升高的趋势。

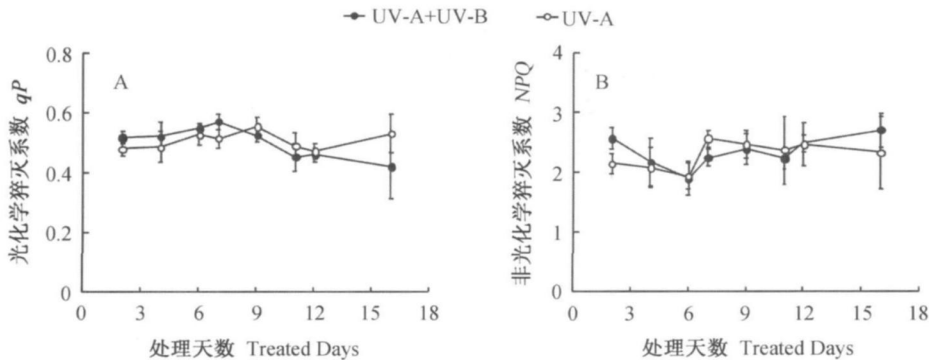


图 3 增补 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片光化学和非光化学猝灭系数的影响

Fig. 3 Effects of enhanced UV-B radiation on photochemical and non-photochemical quenching coefficient in *S. superba*

表 1 增补 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片光合色素的影响

Table 1 Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic pigment contents in *S. superba* (means \pm SE, $n = 5$; $\alpha = 0.05$)

Parameters	UV-A	UV-B+ UV-A	差异显著性 Significant
叶绿素 a Chl a	$mg \cdot g^{-1}$ (FW)	1.0349 \pm 0.0441	0.185
	$g \cdot cm^{-2}$ (Leaf area)	0.0329 \pm 0.0011	0.021
叶绿素 b Chl b	$mg \cdot g^{-1}$ (FW)	0.3118 \pm 0.0124	0.119
	$\mu g \cdot cm^{-2}$ (Leaf area)	0.0099 \pm 0.0004	0.026
总叶绿素 Chl a+ b	$mg \cdot g^{-1}$ (FW)	1.3467 \pm 0.0550	0.161
	$\mu g \cdot cm^{-2}$ (Leaf area)	0.0428 \pm 0.0014	0.018
类胡萝卜素 Car	$mg \cdot g^{-1}$ (FW)	0.3069 \pm 0.0074	0.159
	$\mu g \cdot cm^{-2}$ (Leaf area)	0.0098 \pm 0.0001	0.001
Car/Chl a+ b	0.2289 \pm 0.0074	0.2229 \pm 0.0062	0.569
Chl a/b	3.3201 \pm 0.0711	0.3238 \pm 0.0799	0.397

2.5 增补 UV-B 辐射处理对叶片紫外吸收物质含量的影响

图 4 为美丽风毛菊叶片经酸化甲醇提取后浸提液的紫外扫描结果, 图中每一曲线均为 9 个测定样本的平均值。200~400 nm 范围内紫外吸收曲线的变化表明, 以单位叶片面积为基础时, 成熟叶片的紫外吸收物质在对照与处理之间都没有差异。说明增补 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片表皮层中的

紫外吸收物质含量没有影响。

3 讨论

2009 年草盛期, 采用间隔 5 d 设置试验处理的方法, 在各处理组分别为第 5 d、第 10 d 和第 15 d 的 7 月 28 日同时测定了美丽风毛菊叶片的光合作用气体代谢参数, 并在 29 日测定了稳态 PS II 光化学

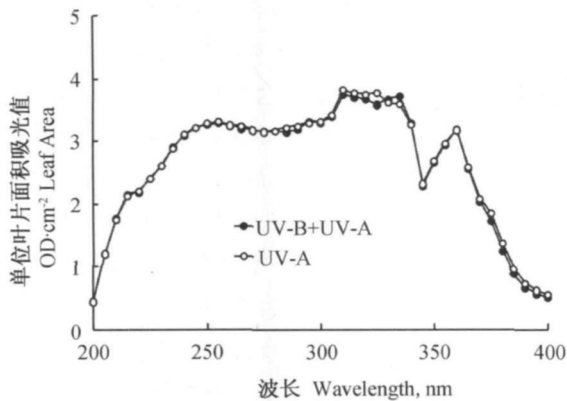


图4 增补 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片中紫外线吸收物质的影响

Fig. 4 Influence of enhanced UV-B radiation on UV-B absorbing compounds in *S. sup erba*

效率的变化^[5]。结果表明,在青藏高原强太阳光辐射背景下,短期增补 UV-B 辐射处理能引起美丽风毛菊叶片净光合速率 P_n 的提高,推测 P_n 的增高极可能与 PS II 反应中心光化学效率的有效运行和叶片气孔导度 G_s 的增加有关;但前后 2 d 测定的 P_n 和光适应叶片 Φ_{sII} 的比较表明,增补 UV-B 处理第 6 d 的 Φ_{sII} 与同组第 5 d 的 P_n 具有一致地变化趋势,即此处理组 P_n 的增高与 PS II 运行效率的提高一致;而处理第 11 d 和第 16 d 的 Φ_{sII} 与相应处理组 P_n 的变化趋势不同,即反映整个光合作用过程的实际 PS II 光化学效率 Φ_{sII} 与光合气体代谢速率 P_n 的变化并没有呈现完全的一致性,表明 UV-B 辐射引起的 PS II 反应中心光化学效率降低并不是光合作用紫外失活的必需因素,这与 Allen 等^[13] 的假设相一致。间隔 5 d 设置试验的方法可以在同一天测定处理不同天数以后的试验材料,能避免不同天测定时可能的环境因子差异的干扰;但也存在一个问题,即不能反映叶片发育期间光合生理过程的变化,缺乏对增补 UV-B 辐射时动态趋势的了解。因此本研究对 2008 年草盛期的连续试验进行了分析,试图探讨连续增补 UV-B 处理期间美丽风毛菊叶片 PS II 光化学效率的动态变化过程。

2008 年 8 月份连续 16 d 的增补 UV-B 试验表明,尽管天气状况不尽相同,UV-B+UV-A 处理能引起暗适应 3 min 时 PS II 光化学量子效率 $F(v)/F(m)$ 的不同程度降低,说明短期增强的 UV-B 辐射成分能影响美丽风毛菊植物的光化学活性。但连续观测的第 7, 9 和 11 d 都没有探测到 UV-B 辐射的

累积效应,即没有观测到 UV-B+UV-A 处理下 $F(v)/F(m)$ 逐渐降低以及与 UV-A 处理间差异渐趋显著的现象。说明增补的 UV-B 成分能引起 $F(v)/F(m)$ 降低趋势的加剧,但对长期生存在青藏高原恶劣环境下的特有高山植物美丽风毛菊来讲,这显然是一种 PS II 反应中心的可逆光失活或光诱导天线猝灭的增加,而非 PS II 反应中心的光伤害加剧。PS II 反应中心是 UV-B 辐射的敏感位点^[4],强 UV-B 辐射下 PS II 光化学效率降低主要是一种 PS II 天线蛋白复合体中依赖光的激发能猝灭的弛豫, $F(v)/F(m)$ 的快速恢复显然不可能完全来自 PS II 反应中心的修复。图 1 中第 4 d 和 14 d 为多云或较阴天的测定结果,不同天气状况下 2 处理间 $F(v)/F(m)$ 差异具有相同的变化趋势,也进一步说明了 UV-B 辐射的负效应。以上结果也说明,美丽风毛菊叶片 D1 蛋白的光伤害速率和光伤害后 PS II 复合体的修复速率是相匹配的,因此能维持稳定的有效 PS II 反应中心复合体组成,反映了高山植物对包括强 UV-B 辐射在内的高原强太阳短波辐射适应性。

许多研究认为光合机构是 UV-B 辐射的敏感部位,而 PS II 反应中心是光合机构中对外界环境因子变化极为敏感的组分^[14], Φ_{sII} 运行效率 Φ_{sII} 提供了一个通过 PS II 反应中心线性电子流量子效率的估计^[15]。由图 2 可知,增补处理前 7 d 之内 Φ_{sII} 有增加的趋势,此后表现为降低。很可能与海北站地区矮嵩草草甸的生长盛期环境条件较为适宜,同时植物内在的修复系统已能非常有效运作有关。美丽风毛菊叶片的光合机构能很快从强光和 UV-B 辐射的可能损伤中得以修复,因此增补 UV-B 辐射引起的负效应较小。处理后期,包括 UV-B 在内各种胁迫因素的伤害效应会逐渐累积, Φ_{sII} 表现渐有降低趋势。以自然光为背景的 UV-B 处理能降低通过 PS II 的电子流通量的量子效率,从而限制 Calvin 循环所需 ATP 和 NADPH 的产生,并可能成为总光合作用的限制。显然存在低温、高强度可见光辐射、干旱等其他环境胁迫因子时,细胞修复能力会降低,强太阳 UV-B 辐射的影响也会相对加剧。

稳态光合作用运作期间,叶片光化学猝灭系数 qP 和非光化学猝灭系数 NPQ 的相对变化反映了植物叶片吸收激发能的分配走向。 qP 与 PS II 反应中心的开放比率呈非线性相关,反映了 PS II 原初电子受体 QA 的氧化还原状态,即 PS II 反应中心的

开放比率和光化学能力,因此, qP 也被称作 PS II 效率因子(PS II efficiency factor)^[15]。图 3A 表明,短期增补 UV-B 处理期间 qP 变化趋势与 Φ_{PSII} 的变化相似,稳态作用光下 PS II 反应中心处于部分关闭状态,植物叶片的实际光化学量子效率即原初光能捕获效率决定于 QA 的氧化还原状态,热耗散程度增加的结果将导致非光化学荧光猝灭的增加。已有的研究表明,受多种内外因素的影响,从 PS II 天线复合体以热能形式耗散的表观速率常数 NPQ 常有较大变化^[16]。图 3B 表明,对照和处理间 NPQ 的差异似乎并不明显;增补 UV-B 处理中期的第 6~11 d 期间略有降低趋势,而在增补处理的前期和后期都略有升高。很可能增补的 UV-B 辐射成分能导致非光化学能量耗散的增加,增补中期略微降低可能与叶片吸收的激发能更多用于光化学反应有关。

叶片光合色素含量的高低在一定程度上能反映植物利用光能及制造有机物的能力,因此也是 UV-B 生物学效应研究的重点。通常认为较强的 UV-B 辐射能破坏植物的叶绿体结构及其前体或使其合成受阻,从而降低叶绿素的含量;而叶绿素含量的下降将减少叶片对光的吸收,使植物能免于强太阳光的损伤。但增补 UV-B 辐射后也可以观测到光合色素含量的升高现象。前文^[5]已经报道了增补 UV-B 辐射试验的第 16 d 时的光合色素变化趋势与第 6 d 和第 11 d 的相反,认为很可能与叶片厚度的相对变化有关。本试验中单位叶片面积和单位叶片鲜重的光合色素测定样品取自试验结束前的第 12 d 和 13 d,尽管 UV-B+ UV-A 处理后叶片的光合色素含量都有增加趋势,但以叶片面积为基础时具有显著差异($P < 0.05$),显然也是源于叶片厚度的相对增加。当然,增强的 UV-B 辐射会最终导致叶片厚度和光合色素的降低,UV-B 辐射对光合色素的光氧化破坏是本质的^[5]。同样,增补 UV-B 辐射处理时 Car/Chl 和 Chl a/b 也呈现降低趋势,可能这与 Car 对 UV-B 辐射较为敏感有关;而 Chl a/b 比值的降低被认为与光捕获复合系统(LHC)对 PS II 和 PS I 核复合体相对数量的增加有关^[14,17]。

不同海拔的比较研究表明,与低海拔地区的植物相比,生长在青藏高原地区的同种植物叶片中会积累较多的紫外线吸收物质,在抵御强太阳 UV-B 辐射的可能伤害方面具有重要意义^[11]。高等植物叶表皮层细胞中诱导形成的主要由类黄酮和衍生多

酚类组成紫外吸收物质,在紫外和近紫外波段范围内具有强烈吸收作用,能作为 UV-B 辐射的“过滤器”而避免高能量光量子到达叶片光合机构等敏感部位^[18],同时它也是羟自由基和过氧化氢自由基的有效猝灭剂^[19,20]。与前文^[5]的报道一致,短期增补 UV-B 辐射处理时,美丽风毛菊叶片中紫外吸收物质的紫外扫描曲线在用单位叶片面积表示时并没有差异(图 4),显然高山植物美丽风毛菊在长期高原强太阳辐射环境中,成熟叶片的叶表皮层中已具有较高的紫外线吸收物质,能很好地抵御目前环境中太阳 UV-B 辐射的可能伤害,并维持紫外吸收物质含量的稳定。另外,这种相对稳定也可能与成熟叶片中紫外吸收物质的代谢周期较长有关,叶片在接近衰老前能维持较高的含量,趋向于较少受增补 UV-B 辐射试验的影响^[21]。

4 结论

增补 UV-B 辐射期间,美丽风毛菊叶片的 PS II 运行效率 Φ_{PSII} 和光化学猝灭系数 qP 在前期略微增加,而后期略有降低,说明强 UV-B 辐射下植物叶片也处于伤害和修复的不断平衡中,光合机构在增强 UV-B 过程中能逐渐累积负效应,最终会加速叶片衰老并促进死亡。增补中期的 NPQ 略微降低可能与较多的激发能用于光化学反应有关,而增补初期和后期略微增加则可能与 PS II 光化学活性的降低有关。强 UV-B 辐射下叶片厚度有增加的趋势,由此引起的单位叶片面积光合色素的增加是植物弥补光氧化损失的一个重要方面。综上所述,UV-B 辐射对植物光合机构的影响具有累积性,强太阳短波辐射中的 UV-B 组分仍然是高山植物光合生理过程的一个限制因素。

参考文献

- [1] 周秀骥,罗超,李维亮.中国地区臭氧总量变化与青藏高原低值中心[J].科学通报,1995,40(15):1396-1398
- [2] 周秀骥,李维亮,陈隆勋,等.青藏高原地区大气臭氧变化的研究[J].气象学报,2004,62(5):513-527
- [3] Sicora C, Szilárd A, Sass L, et al. UV-B and UV-A radiation effects on photosynthesis at the molecular level [A]. In: Ghetti F, Checcucci G, Bornman J F, eds. Environmental UV radiation: Impact on ecosystem and human health and predictive model [C]. The Netherlands: Springer Press, 2006. 121-135

- [4] van Rensen J J, Vredenberg W J, Rodrigues G C. Time sequence damage to the acceptor and donor sides of photosystem II by UV-B radiation as evaluated by chlorophyll a fluorescence [J]. *Photosynthesis Research*, 2007, 94: 219-297
- [5] 师生波, 尚艳霞, 朱鹏锦, 等. 增补 UV-B 辐射对高山植物美丽风毛菊光合作用和色素含量的影响 [J]. *草地学报*, 2010, 18(5): 607-614
- [6] 师生波, 尚艳霞, 朱鹏锦, 等. 滤除自然光中 UV-B 辐射成分对高山植物美丽风毛菊光合生理的影响 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(2): 176-186
- [7] Flint S D, Ryel R J, Caldwell M M. Ecosystem UV-B experiments in terrestrial communities: a review of recent findings and methodologies [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 120(3): 177-189
- [8] Björn L O, Teramura A H. Simulation of daylight ultraviolet radiation and effects of ozone depletion [A]. In: Young A R, Björn L O, Moan J, *et al.* eds. *Environmental UV photobiology* [C]. New York: Plenum Press, 1993. 41-71
- [9] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1989, 990(1): 87-92
- [10] Bilger W, Björkman O. Role of the xanthophyll cycle photoprotection elucidated by measurements of light induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis* [J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25: 173-185
- [11] 师生波, 贲桂英, 韩发. 不同海拔地区紫外线 B 辐射状况及植物叶片紫外线吸收物质含量的分析 [J]. *植物生态学报*, 1999, 23(6): 529-535
- [12] 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. *植物生理学实验* [M]. 北京: 北京大学出版社, 1990. 51-54
- [13] Allen D J, Nogués S, Baker N R. Ozone depletion and increased UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis? [J]. *Journal Experimental Botany*, 1998, 49: 1775-1788
- [14] Šprtová M, Špunda V, Kalina J, *et al.* Photosynthetic UV-B response of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings [J]. *Photosynthetica*, 2003, 41(4): 533-543
- [15] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 89-113
- [16] Baker N R, Oxborough K. Chlorophyll fluorescence as a probe of photosynthetic productivity [A]. In: Papageorgiou G C, Govindjee, eds. *Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis* [C]. The Netherlands: Springer Press, 2004. 65-82
- [17] Lizana X C, Hess S, Calderini D F. Crop phenology modifies wheat responses to increased UV-B radiation [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(11): 1964-1974
- [18] Jansen M A K, Gaba V, Greenberg B M. Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation [J]. *Trends in Plant science*, 1998, 3(4): 131-135
- [19] Fedina I, Georgieva K, Velitchkova M, *et al.* Effect of pretreatment of barley seedlings with different salts on the level of UV-B induced and UV-B absorbing compounds [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(3): 222-230
- [20] Lau T S L, Eno E, Goldstein G, *et al.* Ambient levels of UV-B in Hawaii combined with nutrient deficiency decrease photosynthesis in near-isogenic maize lines varying in leaf flavonoids: Flavonoids decrease photoinhibition in plants exposed to UV-B [J]. *Photosynthetica*, 2006, 44(3): 394-403
- [21] Ziska L H, Teramura A H, Sullivan J H, *et al.* Influence of ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic and growth characteristics in field-grown cassava (*Manihot esculentum* Crantz.) [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16(1): 73-79

(责任编辑 李美娟)