

不同生育期美丽风毛菊 PS II 光化学效率和色素含量对 UV-B 辐射的响应

丁伟¹, 尚艳霞², 师瑞³, 师生波^{2*}

(1. 甘肃农业大学生命科学技术学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001;
3. 中山大学生命科学院, 广东 广州 510275)

摘要:以高山植物美丽风毛菊为材料,在矮蒿草甸植物群落生长季的不同月份,采用短期滤除太阳辐射光谱中 UV-B 成分的方法,研究了 UV-B 辐射对 PS II 光化学效率、光合色素和紫外吸收物质的影响。结果表明,1)与对照相比,low UV-B 处理时 3 min 暗适应的 PS II 最大光化学量子效率 F_v/F_m 呈升高的趋势,说明 UV-B 辐射能加剧 PS II 反应中心的可逆失活或损伤程度。2)PS II 实际光化学效率 Φ_{PSII} 和光化学猝灭系数 qP 在生长季内具有基本一致的变化趋势;low UV-B 处理能引起 Φ_{PSII} 和 qP 的升高和 NPQ 的降低,表明自然光谱中的 UV-B 成分能降低叶片的光能捕获效率,促进非光化学能量耗散过程。3)low UV-B 处理时光合色素的降低与叶片变薄有关,强太阳 UV-B 辐射下光合色素的相对增加是一种表象。综上可知,青藏高原强太阳 UV-B 辐射对高山植物的光合生理过程具有潜在的负影响,叶片中高含量且相对稳定的 UV-B 吸收物质可有效屏蔽太阳 UV-B 光子量子抵达光合机构等敏感部位,不同生育期叶片 PS II 光化学效率的差异与环境因子和叶片发育状态有关。

关键词:高山植物;PS II 光化学效率;青藏高原;UV-B 辐射;UV-B 吸收物质

中图分类号:Q945.11 **文献标识码:**A **文章编号:**1004-5759(2012)03-0198-08

* 青藏高原地域辽阔,是我国主要的畜牧业基地之一。然而高原植物的短暂生长季内环境条件仍然较为严峻,不仅太阳光较强,而且经常遭受疾风、霜冻、大雪和冰雹等的袭击;同时高原地区大气层稀薄、空气中悬浮颗粒少,能到达近地表面的太阳紫外线 B(UV-B)辐射强度相对较高。因此,伴随强太阳光的强 UV-B 辐射也构成了影响植物生命活动过程的一个主要逆境因子^[1]。尽管高原植物具有一系列源于形态解剖结构的生态型改变,以及基于遗传基础变异所导致的生理功能调节等适应机理,使植物能够较成功地在高原严酷多变的环境中得以生存,但强太阳 UV-B 辐射对高原植物的生理生化过程,以及对高原草地生态系统和物种多样性的影响仍不容忽视^[2]。

光合机构是绿色植物吸收利用光能进行光合生理反应的场所,也被认为是环境胁迫(如 UV-B 辐射)的敏感部位^[3],其受影响程度常被作为评价 UV-B 生物学效应的重要指标。UV-B 辐射对光合作用的潜在影响包括多个方面,如光系统 II 反应中心(photosynthetic system II, PS II)的失活、Rubisco 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^[4,5],其中 UV-B 辐射引起的 PS II 反应中心失活尤为引人关注。

以矮蒿草(*Kobresia humilis*)草甸草盛期的美丽风毛菊(*Saussurea superba*)为材料,通过短期滤除太阳辐射光谱中 UV-B 辐射成分的方法,研究了叶光合作用和光合色素等对环境 UV-B 辐射强度的适应性。结果表明,青藏高原地区的强自然 UV-B 辐射是限制美丽风毛菊成熟叶片光合作用的一个因素,但高山植物在整个生长季节内光合生理过程对 UV-B 辐射的响应是否一致,是否处于不同生育期的植株对 UV-B 辐射的敏感性具有差异,据此本研究以美丽风毛菊叶片 PS II 光化学效率的响应为指标,结合光合色素和紫外线吸收物质的变化,通过生长季节内不同月份的短期滤除 UV-B 辐射试验分析,探讨了高山植物光合机构对青藏高原强太阳 UV-B 辐射的适应特性。

* 收稿日期:2011-11-24;改回日期:2012-01-11

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

作者简介:丁伟(1964-),男,甘肃嘉峪关人,副教授,在读博士。E-mail:dingw@gsau.edu.cn

* 通讯作者。E-mail:sbshi@nwipb.cas.cn

1 材料与方法

1.1 试验样地和植物材料

试验样地位于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。草场类型为高寒矮嵩草草甸,系冬季藏绵羊的放牧场地。植物生长季内观测场封育,无大型动物的采食压力。试验站地区为高原大陆性气候,受周围祁连山脉的影响,四季区分不明显,仅有冷暖季之别。暖季(4月下旬—10月上旬)为矮嵩草草甸的生长季节,白天气温适宜,夜晚温度较低,常在 0℃以下,相对无霜期仅 20 d 左右;生长季降水丰富,约占全年降水总量的 80%。

美丽风毛菊为矮嵩草草甸的主要伴生种,多年生阔叶杂草,呈随机分布,主要生长在西藏、青海和甘肃等地区,具有抗低温和强辐射的特性,为我国特有植物。

1.2 滤除 UV-B 辐射试验处理

模拟试验参照 Fiscus 等^[5]的方法并略有改进。野外试验装置的制作及运作过程的具体细节等参见师生波等^[6,7]的方法。试验由滤除 UV-B 处理和对照组成,各设 3 个重复。滤除自然光谱中 UV-B 辐射成分的处理试验框架覆盖以 Luminar 薄膜(Mylar 型, Toray Co., Tokyo, 日本),厚度 0.08 mm,可滤除自然光谱中的绝大部分 UV-B 成分,用 low UV-B 表示;滤除 UV-B 处理的对照框架覆盖以醋酸纤维素薄膜(cellulose acetate, CA),厚度为 0.13 mm,能透过自然光谱中几乎全部的 UV-B 成分,用 amb UV-B 表示。田间观测表明,low UV-B 处理与 amb UV-B 对照框架下的光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)、空气相对湿度(relative humidity, RH)和气温(T_{air})无任何差异^[6]。

试验在 2008 年植物生长季的每月初进行,连续处理 5 d,2009 年重复了部分测定项目;每天的处理时间为 8:30—17:30,依据天气晴阴状况略有调节。

1.3 光合生理参数的测定

1.3.1 PS II 光化学效率 叶绿素荧光参数采用便携式脉冲调制荧光仪(FMS-2, 英国),选叶片中部避开主脉测定。各处理及暗适应后叶绿素荧光效率参数的测定程序等参见师生波等^[6,7]的前期报道,光适应状态下的最小荧光强度 F_o' 以 Oxborough 和 Baker^[8]经验公式计算,即 $F_o' = F_o / (F_v / F_m - F_o / F_m')$ 。准确暗适应 3 min 后 PS II 最大光化学量子效率以 F_v / F_m 表示^[7];PS II 实际光化学效率参照 Genty 等^[9]的方法计算, $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$ 。光化学猝灭系数(photochemical quenching, qP)和非光化学猝灭系数(non-photochemical quenching, NPQ)分别用下式计算^[10], $qP = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o')$; $NPQ = F_m / F_m' - 1$ 。

1.3.2 叶绿素和类胡萝卜素 完成田间观测项目后,在每一处理框架下取健康成熟叶片数枚,用直径 0.7 cm 的打孔器取叶圆片 10 个,混合均匀后分为 2 组,任取其中之一浸入 10 mL 叶绿素混合提取液(丙酮:乙醇:水的比例为 45%:45%:10%)中,密封后低温避光浸提约 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文献^[11],光合色素含量以单位叶片面积表示。

1.3.3 紫外吸收物质 取上述混合均匀的另一组叶圆片,浸入含 10 mL 79% 酸化甲醇的样品瓶中,盖紧密封,低温避光浸提约 10 d。结果以 10 mL 酸化甲醇提取液中每单位面积叶片在 280 nm 的紫外吸收值表示^[11]。

1.4 数据分析

以 SPSS 11.0 统计分析软件进行统计分析,采用独立样本 t 检验法比较各处理的差异显著性。用 Microsoft Excel 软件作图,所有数据以平均值±标准误(SE)表示。显著性水平设定为 $\alpha=0.05$,极显著性水平为 $\alpha=0.01$,图中分别用“*”和“**”表示。

本研究数据源于 2008 年生长季,除 8 月因降水和停电等因素延期至中下旬外,其余各月的短期滤除 UV-B 辐射试验都在每月初进行。叶片 PS II 光化学效率参数严格选用试验处理期间成对的晴天或即使有云但无云层干扰时的测定数值计算,不同月份叶绿素荧光参数的测定样本数分别为 15, 8, 9, 10 和 6;光合色素和 UV-B 吸收物质的测定样本数均为 6。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片 PS II 光化学量子效率的影响

尽管两处理间的差异均不显著(图 1A),与 amb UV-B 对照相比,low UV-B 处理时各月 PS II 最大光化学量

子效率 F_v/F_m 均略呈增加趋势(p 分别为 0.432 0, 0.406 4, 0.661 0, 0.108 7 和 0.699 7), 说明自然光谱中的强 UV-B 成分对光合机构具有潜在伤害作用。除返青初期的 5 月和渐入枯黄的 9 月外, 生长季内 F_v/F_m 都较高, 可能与此段时期内所测定叶片较为成熟有关。

PS II 实际光化学效率 Φ_{PSII} 反映了稳态处理光照下 PS II 实际电子传递的量子效率。结果表明, 美丽风毛菊叶片的 Φ_{PSII} 除 7 和 8 月外, low UV-B 处理时略有增加趋势(图 1B), 似植物生长初期的 5 和 6 月以及渐入枯黄的 9 月, 自然光中的 UV-B 成分能抑制光合机构的 PS II 光化学反应过程, 而草盛期的 7 和 8 月, 植物已能完全适应高原强太阳光及相伴的强 UV-B 辐射。生长季节内, 除 9 月外, 2 种处理后 Φ_{PSII} 均呈降低的趋势, 可能与返青和草盛前期植株较幼嫩, 叶片光化学活性旺盛有关。

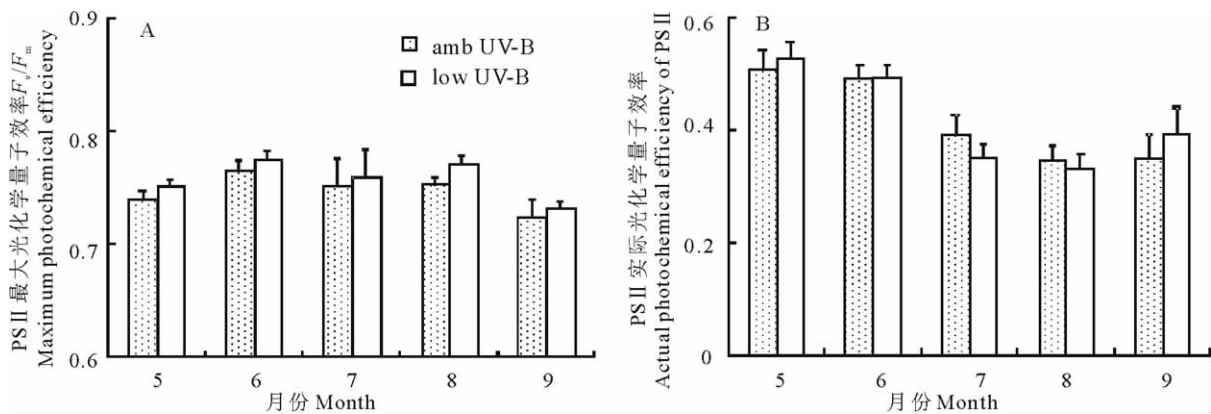


图 1 不同月份滤除 UV-B 辐射处理时美丽风毛菊叶片 PS II 光化学效率的变化

Fig. 1 Variations of photochemical efficiency of PS II in the dark and light in *S. superba* after removal of UV-B treatment during plants growing season

2.2 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片光化学和非光化学猝灭过程的影响

除 8 月外, 与对照 amb UV-B 相比, low UV-B 处理均引起了光化学猝灭系数 qP 的升高(图 2A)。同样, 除 6 月外, low UV-B 处理时非光化学猝灭系数 NPQ 都呈降低趋势(图 2B)。说明自然光谱中的 UV-B 成分对光合机构具有微弱的负影响, PS II 反应中心能以非光化学猝灭途径耗散过多的激发能。

不同月份间的比较表明, qP 与 Φ_{PSII} 的变化趋势相似; 而 NPQ 在 7 和 8 月较高, 可能与草盛期太阳辐射较强且光照时数较多有关。

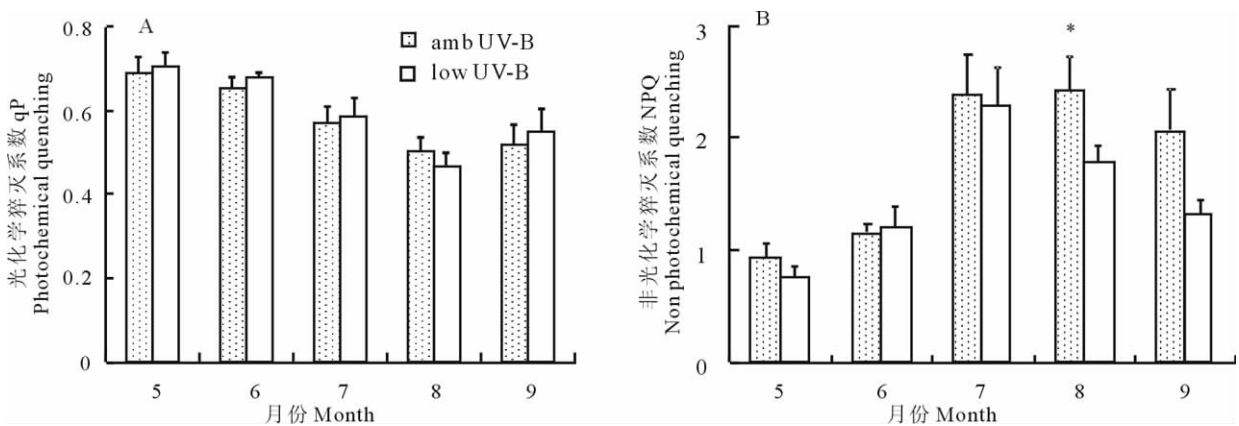


图 2 不同月份滤除 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片光化学和非光化学猝灭系数的影响

Fig. 2 Effects of removal of UV-B component from natural sunlight on photochemical (qP) and non-photochemical quenching (NPQ) in *S. superba* during plants growing season

2.3 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片光合色素的影响

短期滤除 UV-B 辐射处理后,两处理间光合色素含量的相对变化除 6 月外,总叶绿素 Chl(a+b)和类胡萝卜素 Car 均具有一致的变化趋势。与 amb UV-B 对照相比,除 9 月外,low UV-B 处理时美丽风毛菊叶片的 Chl(a+b)含量均表现为降低的趋势(图 3A);Car 在 6 和 9 月呈降低的趋势,而 5,7,8 三个月则均略有增加趋势(图 3B)。Car/Chl 在 low UV-B 时呈增加趋势(图 3C);同样,短期滤除 UV-B 辐射处理后,美丽风毛菊叶片的 Chl a/b 也呈增加趋势(图 3D)。似自然光谱中的 UV-B 辐射成分能促进叶片光合色素的增加,引起 Car/Chl 和 Chl a/b 的降低。

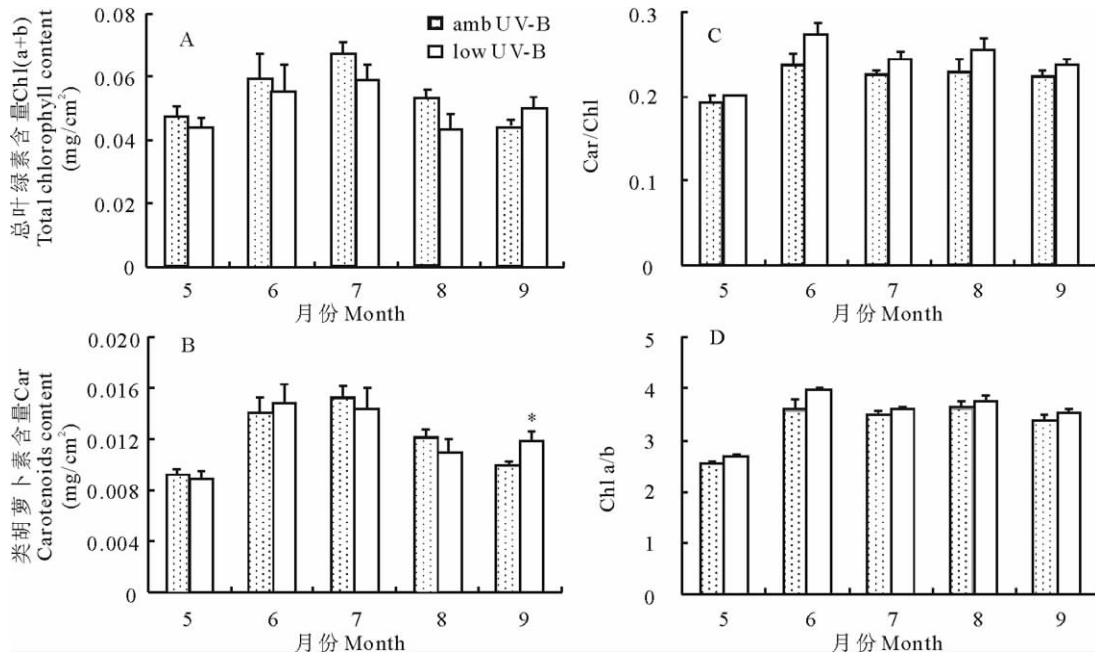


图 3 不同月份滤除 UV-B 处理对美丽风毛菊叶片光合色素的影响

Fig. 3 Effects of removal of UV-B component from natural sunlight on photosynthetic pigment contents in *S. superba* during plants growing season

2.4 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片 UV-B 吸收物质含量的影响

短期滤除自然光谱中 UV-B 成分处理后,low UV-B 处理和对照 amb UV-B 之间 UV-B 吸收物质含量的差异都不明显,生长季 7 和 8 月的相对变化与 5,6,9 三个月的相反(图 4)。不同月份间美丽风毛菊叶片中 UV-B 吸收物质的含量变化也不明显,似生长末期略有降低的趋势。说明 UV-B 吸收物质对短期 UV-B 强度的变化无明显地响应,或其含量相对稳定,受环境 UV-B 波动的影响较小。

2.5 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶比重的影响

生长季不同月份单位叶比重的计算表明,除 9 月外,与对照 amb UV-B 相比,其余各个月 low UV-B 处理后叶比重均有降低,且 8 月呈显著差异($P < 0.05$)(图 5)。叶比重的降低意味着短期滤除太阳 UV-B 组分引起美丽风毛菊叶片变薄。

3 讨论与结论

气候变化对青藏高原具有显著的影响^[12]。通过不同处理天数的滤除 UV-B 试验,在高寒矮嵩草甸草盛期,研究了青藏高原强太阳 UV-B 辐射强度对高山植物美丽风毛菊光合生理过程的影响^[6]。结果表明,太阳辐射光谱中的 UV-B 组分对净光合速率(net photosynthetic, Pn)仍具有一定的限制作用;UV-B 辐射对稳态 PS II 光化学效率也具有负影响,并认为叶片稳态 PS II 光化学效率的降低是影响 Pn 的一个主要因素。然而,植物短暂生长季的不同月份各环境因子的差异较为明显,植株的发育状况也有较大不同,如太阳 UV-B 辐射的年变化较大,

太阳高度角最大的夏至时节近地表面 UV-B 辐射强度也会达到最大值^[13], 因此, 高山植物对环境 UV-B 辐射的响应在短暂的生长季节内可能也会有较大变化。鉴于返青期和草盛初期美丽风毛菊植物的叶片很小, 难以开展光合气体代谢参数的测定, 因此本研究主要借助叶绿素荧光分析手段, 研究了生长季内光合机构的 UV-B 响应特性及变化规律。

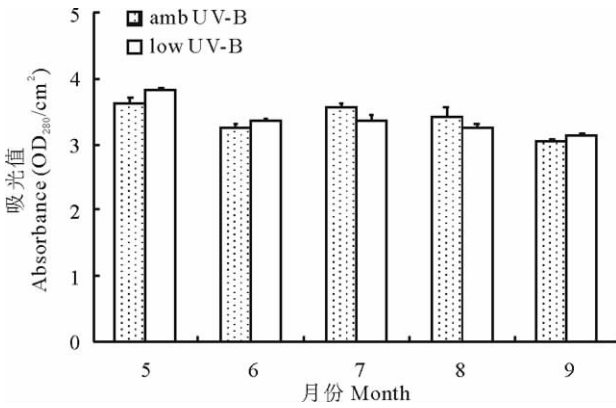


图4 生长季不同月份滤除 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片中 UV-B 吸收物质的影响

Fig. 4 Influence of removal of UV-B components from natural sunlight on UV-B-absorbing compounds in *S. superba* during plants growing season

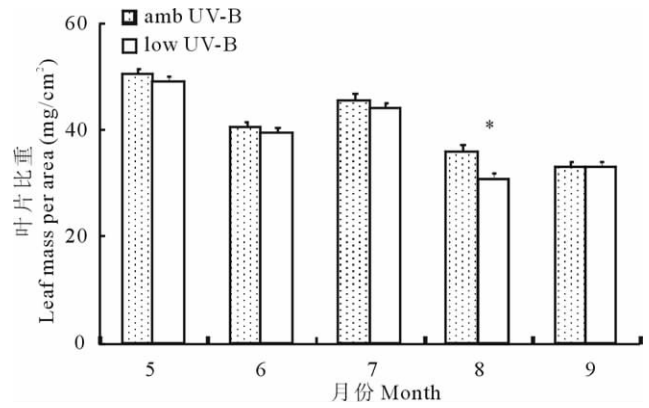


图5 生长季不同月份滤除 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片比重的影响

Fig. 5 Influence of removal of UV-B components from natural sunlight on leaf mass per area in *S. superba* during plants growing season

3.1 叶绿素荧光参数对强太阳 UV-B 辐射的响应

不同月份的观测表明, 准确暗适应 3 min 后, low UV-B 处理的叶片 PS II 光化学效率 (F_v/F_m) 均有增加的趋势, 说明自然光谱中的强 UV-B 成分能抑制 F_v/F_m 的恢复, 既限制了 PS II 电子传递原初醌受体 Q_A 的氧化速率, 也制约着 PS II 反应中心的快速开放和光化学量子效率的恢复^[14], 显然整个生长季内太阳 UV-B 辐射对叶片光合机构的光化学反应过程均具有负影响(图 1A)。

光适应叶片的实际光化学量子效率 Φ_{PSII} 反映了 PS II 反应中心部分关闭时的实际原初光能捕获效率; 光化学猝灭系数与 PS II 反应中心的开放比例, 即 PS II 原初醌电子受体 Q_A 的氧化状态具有非线性关系^[15]。短期滤除试验中 Φ_{PSII} 和 qP 的变化表明, 除草盛期的 7 和 8 月外, low UV-B 处理时两荧光参数均有增加的趋势, 也进一步表明自然光谱中的 UV-B 辐射成分能限制 PS II 反应中心的光化学反应过程(图 1B 和图 2A)。不同月份间 Φ_{PSII} 和 qP 具有相似的变化趋势, 除受其他环境因素(如气温和光照强度)的影响外, 也反映了植物叶片发育过程中光合生理特性的变化。5 和 6 月, 美丽风毛菊植株处于生长初期, 叶片刚展开且很幼嫩, 光合活性较高, 表现为 Φ_{PSII} 和 qP 较高; 但此时叶片内部防御和修复系统尚未健全, 叶片对环境 UV-B 辐射的波动较为敏感。7 和 8 月, 矮嵩草草甸植物群落渐入草盛期, 此时美丽风毛菊植株的单株叶片数目较多且成熟叶片较大, 相比于其他月份的测定结果, Φ_{PSII} 和 qP 都较低, 体现了完全成熟叶片的光合生理特性。成熟叶片的防御和修复系统较为健全, 能有效抵御强太阳 UV-B 辐射, 也能及时修复光合机构遭受的可能伤害, 因此, 可探测的负影响相对较小。同时, 正如前文^[6]指出, 选择性滤除薄膜(CA)对自然光谱中 UV-B 和 UV-A 的透过率分别为 75% 和 15%, 而 Luminar 分别为 30% 和 12%, 很可能覆盖 CA 薄膜的 amb UV-B 处理下 3% 的 UV-A 增多能有助于促进叶片气孔导度的相对增大^[16], 也最终会通过 ATP 和 NADPH 的有效利用促进 PS II 反应中心的光化学反应过程^[17]。当然, 不同月份 Φ_{PSII} 和 qP 对 UV-B 辐射的敏感性差异不仅与叶片发育程度有关, 也与环境因子如温度、光照及太阳光谱成分的变化有关^[18, 19]。

除 6 月外, low UV-B 处理时非光化学猝灭系数 NPQ 都表现为降低趋势, 说明 PS II 反应中心能以非辐射热能的途径耗散过多的激发能。不同月份的比较表明, 7 和 8 月 NPQ 较高, 可能与此期间自然光较强, 加之成熟叶

片的光化学活性降低有关。叶片需要将吸收的较多激发能以热能的形式耗散,以保护光合机构的正常运行。

3.2 强太阳 UV-B 辐射下光合色素的增加是一种表象

植物叶片对环境胁迫较为敏感,光合色素含量及各组分的相对变化在一定程度上可作为反映环境因子干扰或植物遭受胁迫的指示器^[20]。2009 年,草盛期的滤除试验表明,low UV-B 处理时类胡萝卜素 Car 含量的变化不明显,而叶绿素含量则显著降低^[6]。本研究不同月份的滤除试验也表明,low UV-B 处理时,除 9 月外,美丽风毛菊叶片的 Chl(a+b)和 Car 含量基本都表现为降低的趋势;即自然光谱中的 UV-B 辐射成分“促进”了叶片光合色素的增加。但光合色素含量若用单位叶片鲜重表示,结果就几乎无差异(图 3),甚至略有相反趋势;进一步分析表明,low UV-B 处理时美丽风毛菊叶片发生了变薄的现象(图 5)。因此,生长季内单位叶片面积光合色素含量的降低同样可归因于叶片的变薄,即 amb UV-B 对照中光合色素的相对升高依然缘于叶片厚度的相对增加,UV-B 波段的辐射促进光合色素的合成是一种表象。尽管试验设计曾假定短期滤除试验处理的 5 d 内,叶片光形态结构不会有明显的改变,但草盛期^[6]的结果(图 5)依然表明(虽然第 5 天时这种差异不显著),amb UV-B 处理有助于植物叶片厚度的相对增加。因此也验证了前文的分析,即自然光强中的 UV-B 辐射成分对叶片光合色素合成过程的抑制和光氧化是本质的,而由于叶片厚度的相对增加所导致的单位叶片面积光合色素含量的不变甚至增加是一种表象。

与草盛期的报道一致,不同月份的滤除试验表明,low UV-B 处理引起了 Car/Chl 和 Chl a/b 的增加。有研究认为,UV-B 辐射降低 Chl a/b 与光捕获复合系统(light-harvesting complex system, LHC)对 PS II 和 PSI 复合体相对数量的增加有关^[21]。显然 UV-B 辐射具有降低 Car/Chl 和 Chl a/b 的潜在作用,这与 Lizana 等^[22]在小麦(*Triticum aestivum*)不同物候期的 UV-B 试验结果一致。

3.3 UV-B 吸收物质对光合机构的保护作用

UV-B 吸收物质由类黄酮和衍生多酚组成,在紫外和近紫外波段具有强烈吸收作用,是植物体适应强 UV-B 环境的内部“过滤器”,能阻止并避免高能光子到达叶片光合机构等敏感部位,同时它也是羟自由基和过氧化氢的有效猝灭剂^[23,24]。尽管有研究认为 UV-B 辐射是促进 UV-B 吸收物质形成的必要因素^[25],但各月两处理间的相对变化并无显著或一致的趋势,且不同月份之间的变化也不明显,显然美丽风毛菊叶片中 UV-B 吸收物质对短期 UV-B 强度变化的响应并不显著,或其含量受环境 UV-B 波动的影响较小。UV-B 吸收物质主要分布在叶表皮层细胞中,能透过 PAR 部分而有效地吸收太阳辐射光谱中 UV-B 成分,保护叶肉细胞的光合机构以及生物大分子 DNA 等免受损伤。不同月份的测试表明,美丽风毛菊叶片在发育展开的同时已经开始生成这种主要由类黄酮构成的 UV-B 吸收物质,并能迅速为植物体提供一个有效的内部紫外防御系统。因此,并不是 UV-B 辐射对这类物质的合成没有影响,而是其影响在叶片发育的初期就已经发挥了较大的作用,诱导并促进了 UV-B 吸收物质的快速合成。高原强太阳辐射环境下生活的高山植物叶表皮层中具有较多 UV-B 吸收物质,为充分抵御环境中强太阳 UV-B 辐射引起的可能伤害提供了有效保障;另外,叶片中类黄酮的代谢周期可能较长,在成熟叶片中其含量相对稳定,也倾向于较少受环境 UV-B 辐射波动的影响。

综上所述,强太阳 UV-B 辐射下叶片光合色素的相对增高源于叶厚度的增加,单位叶面积光合色素含量的增加能弥补强光及 UV-B 辐射造成的光氧化损失,有利于维持植物体正常的光合功能;高原强 UV-B 辐射依然对美丽风毛菊的光合生理过程具有潜在的负影响,表现为短期滤除太阳辐射光谱中 UV-B 成分时,暗适应 3 min 后 PS II 最大光化学量子效率 F_v/F_m 的增加,以及光适应叶片 Φ_{PSII} 和 qP 增加,说明伴随强太阳短波辐射的高 UV-B 组分仍然是高山植物光合作用的一个限制因素;不同月份之间叶片 PS II 光化学效率的差异除与环境因子有关外,也受叶片发育状态的影响。

参考文献:

- [1] 师生波, 贵桂英, 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.
- [2] 师生波. 植物对太阳 UV-B 辐射的适应机理和生态学意义[A]. 见: 祖元刚, 孙梅, 康乐. 生态适应和进化的分子机理[C].

- 北京: 高等教育出版社, 2000: 202-215.
- [3] Wang G H, Hao Z J, Anken R H, *et al.* Effects of UV-B radiation on photosynthesis activity of *Wolfia arrhiza* as probed by chlorophyll fluorescence transients[J]. *Advances in Space Research*, 2010, 45: 839-845.
- [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: 291-297.
- [5] Fiscus E L, Philbeck R, Britt A B, *et al.* Growth of *Arabidopsis* flavonoid mutants under solar radiation and UV filter[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1999, 41(3): 231-245.
- [6] 师生波, 尚艳霞, 朱鹏锦, 等. 青藏高原强 UV-B 辐射对美丽风毛菊光合作用和色素含量的影响[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(1): 53-60.
- [7] 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.
- [8] Oxborough K, Baker N R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components-calculation of qP and F_v'/F_m' without measuring F_o' [J]. *Photosynthesis Research*, 1997, 54: 135-142.
- [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, (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] 朱广廉, 钟海文, 张海琴. 植物生理学实验[M]. 北京: 北京大学出版社, 1990: 51-54.
- [12] 李晓东, 傅华, 李凤霞, 等. 气候变化对西北地区生态环境影响的若干进展[J]. *草业科学*, 2011, 28(2): 286-295.
- [13] 李英年, 赵亮, 徐世晓, 等. 祁连山海拔高寒草甸紫外辐射与气象要素的关系[J]. *干旱区研究*, 2008, 25(2): 271-272.
- [14] Galvez-Valdivieso G, Fryer M J, Lawson T, *et al.* The high light response in *Arabidopsis* involves ABA signaling between vascular and bundle sheath cells[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21: 2143-2162.
- [15] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 89-113.
- [16] Joshi P N, Ramaswamy N K, Iyer R K, *et al.* Partial protection of photosynthetic apparatus from UV-B-induced damage by UV-A radiation[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(2): 166-172.
- [17] 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. *Environmental UV Radiation: Impact and Human Health and Predictive Model*[C]. Springer, 2006: 121-135.
- [18] 王玉萍, 何文亮, 程季香, 等. 不同海拔珠芽蓼叶片类囊体膜色素含量及光系统功能变化[J]. *草业学报*, 2011, 20(1): 75-81.
- [19] 莫亿伟, 郭振飞, 谢江辉. 温度胁迫对柱花草叶绿素荧光参数和光合速率的影响[J]. *草业学报*, 2011, 20(1): 96-101.
- [20] Richardson A, Duigan S, Berlyn G. An evaluation of non-invasive methods to estimate foliar chlorophyll contents[J]. *New Phytologist*, 2002, 153(1): 185-194.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] 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): 225-230.
- [24] 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.

- [25] Beggs C G, Wellmann E. Photocontrol of flavonoid biosynthesis[A]. In: Kendrick R E, Kronenberg G H M. Photomorphogenesis in Plants[C]. Dordrecht: Kluwer Academic, 1994: 733-750.

Response of PS II photochemistry efficiency and photosynthetic pigments during exposure of alpine plants *Saussurea superba* to natural UV-B radiation

DING Wei¹, SHANG Yan-xia², SHI Rui³, SHI Sheng-bo²

(1. College of Life Science & Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China;

2. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;

3. College of Life Science, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: A UV-B-exclusion study was performed in alpine *Kobresia humilis* meadow during plants growing season. The PS II photochemistry efficiency, photosynthetic pigments and UV-B-absorbing compounds were measured on native alpine plant *Saussurea superba*. 1) The 3 min dark adapted quantum efficiency of PS II photochemistry, F_v/F_m , showed an increasing trend after a short-term removal UV-B radiation from natural sunlight in all measurements. These means there were photo-inactivation and/or photo-damage of photosynthesis occurred in PS II reaction center. 2) There were same tendency in PS II photochemistry efficiency Φ_{PSII} and photochemical quenching qP for all measurements during plants growing season; The Φ_{PSII} and qP were increased and NPQ decreased after removal UV-B treatment, which means that there was an increasing in PS II photochemistry efficiency and a decreasing in non-photochemical quenching and current solar UV-B intensity can impair photosynthetic function. 3) The reduction of photosynthetic pigments contents were mainly caused by the reducing of leaf thickness and relative increase of photosynthetic pigments contents in amb UV-B treatment a specious phenomenon. In summary, strong solar UV-B radiation in Qinghai-Tibet region has a potential negative influence on photosynthetic physiology process in *S. superba*. UV-B-absorbing compounds were not influenced during the short-term removal of UV-B radiation, mainly due to strong stabilization of these compounds existed in the epidermal layer of the alpine plant *S. superba* and can provide effective defense against the natural solar UV-B intensity.

Key words: alpine plant; PS II photochemistry efficiency; Qinghai-Tibet plateau; UV-B radiation; UV-B-absorbing compounds