

文章编号: 1000-4025 (2005) 10-2010-07

长期增强 UV-B 辐射对高寒草甸植物光合速率和抗氧化系统的影响^{*}

吴 兵^{1, 2}, 韩 发^{1*}, 岳相国^{1, 2}, 师生波¹, 王学英^{1, 2}

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810008; 2 中国科学院研究生院, 北京, 100039)

摘 要: 研究了在野外自然条件下, 长期增强 UV-B 辐射对高寒草甸 3 种典型植物矮嵩草 (*Kobresia humilis*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 和钉柱委陵菜 (*Potentilla saundersiana*) 光合放氧速率、光合色素和抗氧化系统的影响。结果表明: 长期增强 UV-B 辐射对 3 种植物的净光合速率没有明显影响。增强 UV-B 辐射下, 3 种植物的叶绿素含量变化不同, Chl a/b 值, 类胡萝卜素 (Car) 含量, Car/Chl 值与对照相比都有升高, 说明植物叶片的光合能力、吸收紫外线的的能力增强以及忍受逆境能力均有增强, 从而产生光保护, 有利于光合作用正常进行。由于 3 种植物膜脂过氧化程度的不同及 SOD 活性的普遍抑制, 植物经受了氧化胁迫。垂穗披碱草叶片 GSH 含量显著上升, 矮嵩草的形态矮小及钉柱委陵菜 GSH 含量与 POD 活性显著上升, 都能减轻它们所经受的氧化胁迫, 使光合器官免受损伤。所以, 这些保护性色素的积累和抗氧化系统内部的协同作用可能是高寒草甸植物光合作用正常进行的重要原因。

关键词: 长期增强 UV-B 辐射; 矮嵩草草甸; 净光合速率; 光合色素; 抗氧化系统

中图分类号: Q 945.78 文献标识码: A

Effects of Long-term Intensified UV-B Radiation on the Photosynthetic Rates and Antioxidative Systems of Three Plants in Alpine Meadows

WU Bing^{1, 2}, HAN Fa^{1*}, YU E Xiang-guo^{1, 2}, SHI Sheng-bo¹, WANG Xue-ying^{1, 2}

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 2 Graduated Student of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: The effects of long-term intensified UV-B radiation on the photosynthetic rates and pigments, and antioxidative systems of three typical plants, *Kobresia humilis*, *Elymus nutans* and *Potentilla saundersiana*, in alpine meadows were studied in the field. The results showed that long-term intensified UV-B radiation did not remarkably affect the net photosynthetic rates of the three plants. Under the intensified UV-B radiation, the chlorophyll contents of the three plants varied differently with the chlorophyll a/b ratios and the carotenoid contents and the carotenoid/chlorophyll ratios increasing compared with those in the control, and this indicated that the photosynthetic, ultra-violet-absorbing and adversity-resisting capabilities of the three plants were enhanced so that light protection took place in the plants and benefited their normal photosynthesis. The three plants suffered oxidation stress because their membrane lipids were oxidized in varying degrees and their SOD activities were all inhibited. The increased GSH content in the leaves of *Elymus nutans*, the dwarfed plants of *Kobresia humilis* and the increased GSH contents and en-

* 收稿日期: 2005-03-13; 修改稿收到日期: 2005-08-16

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30270240); 中国科学院知识创新工程项目 (CXL Y-2003-7)

作者简介: 吴 兵 (1981-), 男 (汉族), 在读硕士研究生, 主要从事光合作用及植物抗氧化酶方面的研究。

* 通讯联系人。Correspondence to: HAN Fa E-mail: hanfa@mail.nwipb.ac.cn

hanced POD activity in *Potentilla saundersiana* could alleviate oxidation stress so as to keep the photosynthetic organs of the plants from the damages. Therefore, the accumulation of these protective pigments and the synergistic effects in the antioxidant systems may be the reason why photosynthesis can go on in the plants of alpine meadows.

Key words: long-term intensified UV-B radiation; *Kobresia humilis* meadow; net photosynthetic rate; photosynthetic pigment; antioxidant system

近 30 年来, 由于工业化的加速, 大量含氯氟烃的合成物(如制冷剂氟里昂)及其它如氮化物(NO 等)向大气的逸散, 导致大气同温层中臭氧层的破坏不断加剧, 使得到达地球表面的 UV-B 辐射(280~315 nm)增加^[1]。虽然其在太阳短波辐射中所占量较小, 但却能有效地被一些生物大分子, 如核酸、蛋白质等物质吸收, 从而造成对生物的伤害。许多研究表明, UV-B 辐射增加条件下, 植物光合作用降低, 生物量减少, 蛋白质合成抑制, 叶绿体功能受损, DNA 损伤以及膜脂过氧化^[2]等。长期增强 UV-B 辐射下, 植物的光合作用及生长随植物种类、植物对 UV-B 辐射的敏感性以及植物所处的环境条件的不同而各异^[3,4], 所有气生植物都可能经受过 UV-B 辐射引起的氧化胁迫^[5,6]。而导致这种氧化胁迫的有害活性氧, 如: 超氧阴离子自由基(O_2^-)、羟基自由基($\cdot\text{OH}$)、过氧化氢(H_2O_2)和单线态氧($^1\text{O}_2$)等是造成植物光损伤和光渗漏的主要原因^[7]。相应植物也形成了一套复杂的抗氧化系统(主要为超氧化物歧化酶 SOD、过氧化物酶 POD、过氧化氢酶 CAT 等抗氧化酶和一些抗氧化剂, 如抗坏血酸, 谷胱甘肽等), 以保护植物细胞免受活性氧的氧化损伤^[8], 使光合作用和各项生理代谢活动顺利进行。

作为全球气候变化敏感地区之一的青藏高原, 常年的强烈紫外辐射、低温、疾风、缺氧干旱都形成了对植物生长的不利因素。近 10 年来, 随着全球臭氧层的变薄, 青藏高原上空的臭氧损耗更为严重, 常年维持一低值中心, 海北地区近地表面 UV-B 辐射强度约为西宁和南京的 1.4 和 1.7 倍^[9]。生存在如此恶劣环境条件下的植物在长期的适应与进化中, 必须形成完整的适应机制来抵御外界不利环境才能生存繁育。目前的研究多为短期增强 UV-B 辐射下植物外部形态和内部机理的适应性研究。关于长期增强 UV-B 辐射对高寒植物光合作用的研究很少, 而其中植物抗氧化系统对其光合作用维持方面的研究尚属空白。本实验以高寒矮嵩草草甸植物优势种矮嵩草、次优势种垂穗披碱草和主要伴随种钉柱委陵菜为材料, 研究它们在强 UV-B 辐射条件下的光

合放氧速率、光合色素和抗氧化系统的变化, 探寻三者间的关系和植物在适应强 UV-B 辐射, 维持光合作用方面的生理机制。

1 材料和方法

1.1 实验样地

实验样地建在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站地区的矮嵩草草甸。该站位于青藏高原的东北隅, 地处祁连山东段冷龙岭南麓, 北纬 $37^{\circ}29' \sim 37^{\circ}45'$, 东经 $101^{\circ}12' \sim 101^{\circ}33'$, 海拔 3 200 m。年平均温度为 -1.7°C , 年平均降雨量 580 mm, 无明显四季之分, 只有冷暖季节之别, 属高原大陆性气候。矮嵩草草甸主要由多年生草本植物组成, 土壤类型为高山草甸土。

1.2 实验设置

1998 年春在矮嵩草草甸半封育草场, 选一植被较均匀地段, 建立 6 个固定样方的金属框架: 长 2.5 m, 宽 1.5 m, 高 0.75 m, 东西方向排列。其中 3 个作对照(CK), 只装灯架, 以天然 UV-B 辐射做背景; 其余 3 个做 UV-B 辐射处理(UV-B)。每框架安装 6 只 UV-B 荧光灯(UV-B-313, 北京电光源研究所), 灯管垂直位于植物上方。荧光灯管包以一层纤维素双乙酸酯薄膜(厚度为 0.13 mm), 以隔离与生态不相关的少量灭生性辐射 UV-C($< 280 \text{ nm}$)。纤维素双乙酸酯的薄膜每 10 d 换一次, 以保证过滤后荧光灯辐射光质稳定。UV-B 荧光灯分两组用两步方波方式照光。每天补充辐射从上午 10:00 开始, 至下午 16:00, 集中在当地太阳正午时(13:15)左右进行。地面接受到的 UV-B 辐射为天然和荧光灯的 UV-B 辐射强度之和, 可模拟 5% 的平流层臭氧衰减。

1.3 测定方法

1.3.1 光合放氧速率和表观量子效率的测定 叶片光合放氧速率的测定采用 SP-2 液相极谱氧电极(中国科学院上海植物生理研究所生产), 方法按李德耀^[10]方法进行。表观量子效率以弱光下光合速率光响应曲线的斜率计算。液相极谱氧电极的测定条件为: 温度 25°C ; 光源由 150W 卤钨灯提供。

在每一个对照和处理样方中,各选 4~5 棵生育期相近,受辐射位点相近的植株。于 2004 年 8 月 29 日用冰瓶带回实验室立即测定。

1.3.2 UV-B 吸收物质含量的测定 2004 年 8 月下旬取对照和处理样方中的叶片,参照 Day^[11] 方法。用冰瓶带回实验室,立即剪碎混匀,取 0.2 g 浸入含 25 mL 酸化甲醇(甲醇 盐酸 水=90 1 1)(V/V)的样品瓶中,密封,避光低温 7 d。结果以 25 mL 酸化甲醇提取液中,每单位鲜重叶片在 250~350 nm 范围内吸收曲线的面积表示,即 $A \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

1.3.3 叶绿素和类胡萝卜素含量的测定 2004 年 8 月下旬取对照和处理样方中的叶片,用冰瓶带回实验室,分别立即剪碎混匀,取 0.2 g 浸入 25 mL 80% 丙酮提取液中,密封,避光浸提至叶片无色时测定。UV-1601 紫外分光光度计(岛津制作所)检测波长在 663、646、470 nm 处的吸光度值,按下列公式计算:

$$\text{叶绿素 a (Chl a)} = (12.21A_{663} - 2.81A_{646}) \times V / 1000W$$

$$\text{叶绿素 b (Chl b)} = (20.13A_{646} - 5.03A_{663}) \times V / 1000W$$

$$\text{类胡萝卜素 (Car)} = (4.4A_{470} - 0.01 \times \text{Chl a} - 0.45 \times \text{Chl b}) \times V / 1000W$$

式中, A 为吸光值, V 为提取液总体积(mL), W 为叶片鲜重(g),并计算 $\text{Chl} = \text{Chl a} + \text{Chl b}$

1.3.4 酶液的提取 酶提取液为 5 mL 0.15 mol $\cdot \text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液(内含 0.3% PVP, pH 7.0),滤液在 15 000 r/min 下离心 10 min,上清液用于酶活性测定。

1.3.5 丙二醛(MDA)含量的测定 测定按 Raer^[12] 方法,以材料鲜重表示 MDA 含量,单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 。

1.3.6 谷胱甘肽(GSH)含量的测定 测定按 Ellman 方法^[13],用 DTNB (5,5-二巯基-2,2-二硝基苯甲酸)显色法测定 412 nm 波长下的光吸收值,通过做 GSH 标准曲线来计算样品中 GSH 含量,单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 。

1.3.7 超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定 测定按 Giannopolitis 等方法^[14],以抑制氮蓝四唑(NBT)光化还原 50% 作为一个酶单位(U),酶活性以 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 蛋白表示。

1.3.8 过氧化物酶(POD)活性的测定 测定按 Om an 方法^[15],以每分钟 A_{470} 增加 0.01 为一个酶

活单位(U),酶活性以 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 蛋白表示。

1.3.9 过氧化氢酶(CAT)活性的测定 测定按 Chance 和 Maehly^[16] 方法,测定 H_2O_2 减少时 A_{240} 的变化,以每分钟酶转变 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_2\text{O}_2$ 为一个酶活单位(U),酶活性以 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 蛋白表示。

1.3.10 抗坏血酸过氧化物酶(AP)活性的测定 测定按 Nakano and Asada 方法^[17],测定 H_2O_2 减少时 A_{290} 的变化,以每分钟酶转变 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_2\text{O}_2$ 为一个酶活单位(U),酶活性以 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 蛋白表示。

1.3.11 蛋白质含量的测定 测定方法按考马斯亮蓝 G-250 染色法 Bradford^[18] 进行测定,以牛血清蛋白为标准蛋白作标准曲线。

以上数据采用 SPSS11.0 软件做统计分析。用 t 检验法对对照和处理的参数进行分析。

2 结果和分析

2.1 野外长期增强 UV-B 辐射对 3 种植物净光合速率、表观量子效率的影响

由图 1 可知,野外长期增强 UV-B 辐射条件下,高寒矮嵩草甸植物垂穗披碱草和钉柱委陵菜的净光合速率与对照相比几乎没有差异,矮嵩草的净光合速率与对照相比略有降低,但 3 种植物增强 UV-B 处理下的净光合速率与对照相比均无显著差异 ($P > 0.05$)。同时,由图 2 可以看出,3 种植物 UV-B 处理下的表观量子效率(AQY)与对照相比,其趋势与其净光合速率的变化规律相似。可见长期增强 UV-B 条件下,3 种植物光合系统 II 的反应中心没有受到破坏,没有由于电子传递效率下降而导致光合放氧活性的下降,光合作用进行正常。

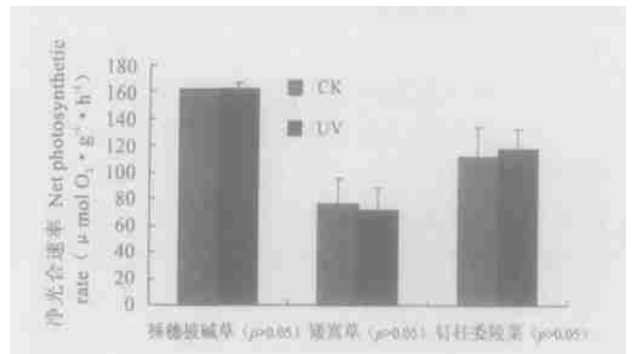


图 1 长期增强 UV-B 辐射对 3 种高寒草甸植物叶片净光合速率(Pn)的影响

Fig 1 Effects of long-term intensified UV-B radiation on the net photosynthetic rates (Pn) of the leaves of the three alpine meadow plants

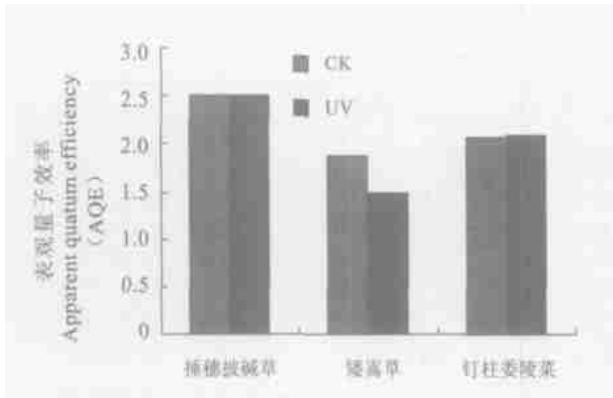


图2 长期增强UV-B辐射对3种高寒草甸植物叶片表观量子效率(AQY)的影响

Fig. 2 Effects of long-term intensified UV-B radiation on the apparent quantum efficiencies(AQY) of the leaves of three alpine meadow plants

2.2 UV-B辐射对3种植物膜脂过氧化和GSH含量的影响

长期增强UV-B辐射条件下,垂穗披碱草、矮嵩草、钉柱委陵菜的MDA含量分别与其对照相比变化不尽相同。垂穗披碱草略有上升,是其对照的1.07倍,差异不显著。矮嵩草和钉柱委陵菜各有不同程度的下降,钉柱委陵菜下降显著,分别是对照的0.71、0.66倍。3种植物的对照与处理相比,钉柱委陵菜的MDA含量都居首位(图3)。可见,对于长期增强UV-B辐射,3种植物膜脂过氧化程度的升高不具有普遍性。3种植物叶片的GSH含量对长期增强UV-B的响应也不尽相同。垂穗披碱草显著上升($P < 0.05$),矮嵩草显著下降($P < 0.05$),钉柱委陵菜有上升,但与对照相比,没有显著性差异($P > 0.05$)。3种植物GSH的含量分别是对照的1.41、0.79、1.52倍。同时,在各对照之间和各处理之间,发现垂穗披碱草的GSH含量都居首位(图4)。

2.3 长期增强UV-B辐射对3种植物叶片抗氧化酶活性的影响

由表1可以看出,长期增强UV-B辐射下,3种植物叶片抗氧化酶类的活性因植物种类的不同而各异。UV-B处理下垂穗披碱草叶片的几种抗氧化酶活性都有不同程度的下降,其中SOD与POD的酶活性分别与对照相比下降显著,CAT、AP分别与其对照相比无显著变化。矮嵩草叶片中,除SOD酶活性显著下降外,POD、CAT、AP分别与其对照相比无显著变化,但CAT、AP活性略有上升。钉柱委陵菜UV-B处理下叶片SOD、CAT酶活性分别与其对照相比显著下降,POD活性显著上升,AP酶活

性与其对照相比无显著差异。长期增强UV-B辐射3种植物叶片的SOD酶活性与其对照相比都显著下降。可见,一种抗氧化酶活性的升高或降低不一定完全代表植物抗氧化能力的变化,它们之间的协同作用对植物的适应和抗逆可能起着更重要的作用。

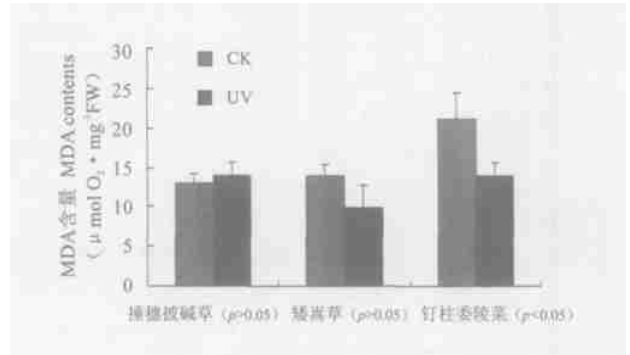


图3 长期增强UV-B辐射对3种高寒草甸植物叶片MDA含量的影响

Fig. 3 Effects of long-term intensified UV-B radiation on the MDA contents in the leaves of the three plants

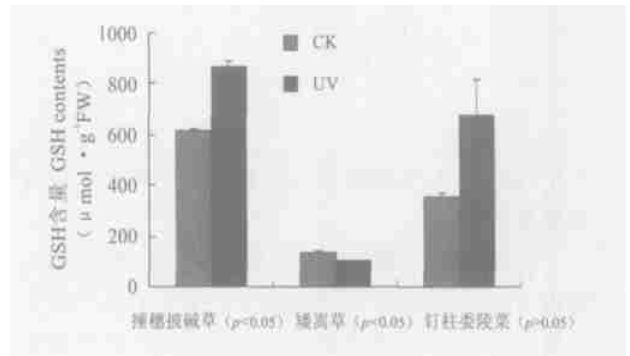


图4 长期增强UV-B辐射下3种高寒草甸植物叶片GSH含量的变化

Fig. 4 The GSH contents in the leaves of the three plants under long-term intensified UV-B radiation

2.4 增强UV-B辐射对3种植物叶片光合色素含量的影响

由表2可以看出,长期增强UV-B辐射使垂穗披碱草、矮嵩草、钉柱委陵菜叶片的Chl a/Chl b值升高,类胡萝卜素(Car)的含量增加,Car/Chl值升高。在长期的强UV-B辐射条件下,3种植物的Chl a、Chl b和Chl含量的变化不同。其中垂穗披碱草叶片Chl a、Chl b和Chl含量都有下降,分别是对照的0.96、0.95、0.95倍。矮嵩草、钉柱委陵菜在长期UV-B处理下的Chl a、Chl b和Chl的含量都有上升,分别是对照的1.16、1.04、1.12倍。

表 1 增强 UV-B 辐射对 3 种植物叶片抗氧化酶活性的影响

Table 1 Effects of long-term intensified UV-B radiation on the antioxidative enzymes in the leaves of the three plants

植物种类 Plant species	处理 Treatment	酶活性 Activity (U/mg pr)			
		SOD	POD	CAT	AP
垂穗披碱草 (<i>Elymus nutans</i>)	CK	9.67 ± 0.07 (a1)	190.20 ± 41.92 (a2)	252.40 ± 89.56 (a3)	157.40 ± 52.26 (a4)
	UV-B	5.66 ± 0.08 (b1)	51.67 ± 11.41 (b2)	153.20 ± 10.95 (a3)	90.77 ± 53.53 (a4)
矮蒿草 (<i>Kobresia humilis</i>)	CK	10.26 ± 0.34 (c1)	6.10 ± 2.68 (c2)	114.50 ± 23.11 (c3)	114.80 ± 36.10 (c4)
	UV-B	9.50 ± 0.22 (d1)	4.67 ± 0.17 (c2)	169.70 ± 28.36 (c3)	140.20 ± 120.70 (c4)
钉柱委陵菜 (<i>Potentilla saundersiana</i>)	CK	9.26 ± 0.08 (e1)	11.36 ± 0.35 (e2)	97.77 ± 35.60 (e3)	223.70 ± 83.55 (e4)
	UV-B	4.73 ± 0.02 (f1)	26.53 ± 0.84 (f2)	27.58 ± 3.96 (f3)	86.33 ± 36.74 (e4)

注: 数据以平均数(标准差)表示; 同一列CK与UV-B间标相同字母为差异不显著($P > 0.05$)Notes: the data showed above area mean (SD); in each column, the same letters following the figures mean no significant difference ($P > 0.05$).

表 2 增强 UV-B 辐射对 3 种植物叶片光合色素与紫外吸收物质含量的影响

Table 2 Effects of long-term intensified UV-B radiation on the contents of the photosynthetic pigments and UV-B-absorbing compounds in the leaves of the three plants

植物种类 Plant species	处理 Treatment	Chl a (mg/gFW)	Chl b (mg/gFW)	Chl a/b (mg/gFW)	Chl (a+b) (mg/gFW)	Car (mg/gFW)	Car/Chl(a+b) (mg/gFW)	UV-B 吸收物质 (mg/gFW)
								UV-B absorbing compounds ($\text{OD} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$)
垂穗披碱草 (<i>Elymus nutans</i>)	CK	1.521	0.814	1.868	2.335	0.315	0.135	12.553
	UV-B	1.454	0.773	1.883	2.227	0.333	0.15	12.809
矮蒿草 (<i>Kobresia humilis</i>)	CK	1.268	0.747	1.698	2.015	0.254	0.126	13.677
	UV-B	1.471	0.777	1.893	2.249	0.309	0.137	12.512
钉柱委陵菜 (<i>Potentilla saundersiana</i>)	CK	1.299	0.772	1.683	2.071	0.262	0.127	16.251
	UV-B	1.403	0.781	1.796	2.184	0.267	0.122	16.302

2.5 增强 UV-B 辐射对 3 种植物紫外吸收物质含量的影响

表 2 表明, 长期增强 UV-B 辐射下垂穗披碱草、矮蒿草、钉柱委陵菜叶片以鲜重为单位的紫外吸收物质含量, 随植物种类和它们对增强 UV-B 的敏感性而变化。其中, 垂穗披碱草、钉柱委陵菜叶片的紫外吸收物质含量与其对照相比略有上升, 矮蒿草的紫外吸收物质含量略有下降, 但分别与对照相比变化都不明显, 表明植物体内的紫外吸收物质因其种间适应性的差异, 对 UV-B 辐射产生不同的响应, 以吸收紫外辐射, 减少其对细胞内部的伤害, 适应高海拔地区强烈的紫外辐射。

3 讨论

有关研究表明, UV-B 辐射对植物产生有害影响, 如: 光合作用降低, 生物量减少, 蛋白质合成下降, 叶绿体功能受损, DNA 破坏^[2, 19]等。然而, Caldwell 等^[20]对近 30 年来发表的关于 UV-B 辐射对植物影响的约 600 篇论文的总结发现, 在所有已研究过的植物中约有 1/3 表现出有害影响, 而大部分植物并不表现这种影响, 似乎这些植物已经能很好地

适应强 UV-B 辐射。同时在增强 UV-B 辐射对植物的影响报道中, 绝大多数是在生长室或温室控制条件下进行的, 且所用 UV-B 剂量过高, 而仅有约 5% 的实验是在自然条件下进行的。本研究通过 6 年中在生长季节补充 UV-B 辐射强度的野外试验, 结果表明: 增强 UV-B 辐射后矮蒿草草甸中的 3 种典型植物矮蒿草、垂穗披碱草和钉柱委陵菜的净光合速率没有降低。说明模拟平流层臭氧破坏 5% 时增强的 UV-B 辐射并没有抑制 3 种植物的光合作用, 光合放氧速率与对照相比没有差异, 光合作用进行正常。可见, 这些青藏高原上常见的植物已经能够很好地适应强的 UV-B 辐射。

早在 1968 年, Billing 和 Mooney^[21]通过对高山植物光合适应性研究表明, 高山植物具有较低的叶绿素含量, 师生波等^[9](1999) 也得出一致的结果, 而且在人工增加 UV-B 辐射时, Chl a/b 升高, 类胡萝卜素含量增加。从本实验结果可以看出, 3 种植物的叶绿素含量在长期增加 UV-B 辐射后变化不同, 这可能与种的特异性有关, 但 Chl a/b 亦升高, 类胡萝卜素 (Car) 的含量, Car/Chl 值都有升高。也有研究表明, Chl a/b 值的变化, 能反映叶片光合活性的强

弱, Car/Chl 值的高低与植物忍受逆境的能力密切相关^[22]。所以,很可能Chl a/b 值的升高在叶片捕光色素的积累和PS II 光合能力的增加方面起重要作用,避免在长期增强UV-B 辐射下叶绿体功能受损^[23],以适应生存的高光强环境,避免光抑制发生。而Car 也是叶绿体的主要光合色素,它的最大吸收峰在蓝紫光部分,有利于吸收紫外辐射,Car 的累积,除可吸收多余光能,避免叶绿素吸收的多余光能破坏PS II 反应中心外,还可作为三线态叶绿素和活性氧的猝灭剂,起到光保护作用^[24]。这些都可能是在长期UV-B 辐射下垂穗披碱草、矮嵩草、钉柱委陵菜适应环境的一种策略。同时增强UV-B 辐射对3种植物紫外吸收物质含量变化没有产生很大影响,这可能除了种的特异性与UV-B 剂量的因素外,高原植物本身具有吸收相对较高含量紫外物质的能力,从而能很好地抵御UV-B 辐射进入叶肉组织。

青藏高原地区太阳光照辐射强,光抑制容易产生,在这个过程中, O_2 在电子传递过程中,溢漏而形成活性氧($O^{\cdot-2}$),进而通过各种反应生成 H_2O_2 、 1O_2 、 $\cdot OH$ 等,它们对膜脂均有不同程度的破坏,这种破坏往往影响正常的光合作用^[25]。Hernan Costa 等^[26]通过对向日葵的研究发现,不同剂量的UV-B 辐射都能使膜脂过氧化、叶绿素含量和SOD 活性下降,从而诱导植物氧化损伤。这种氧化损伤随植物种类和组织的不同而不同^[27]。也有研究表明^[28],UV-B 能降低水稻幼苗细胞内的活性氧自由基的清除能力,使膜脂过氧化作用加剧,最终导致伤害效应。本研究结果显示,长期增强UV-B 处理后,3种植物叶片的SOD 活性都受到显著抑制,说明长期强UV-B 辐射环境下,细胞内产生的活性氧超出了SOD 清除

的范围,从而破坏了活性氧产生和清除的平衡,造成了一定的氧化伤害。垂穗披碱草叶片的MDA 含量的上升也说明了这一点。MDA 是膜脂过氧化的重要产物之一,其浓度表示膜的过氧化程度和膜系统伤害程度,常被作为逆境生理指标^[29]。矮嵩草和钉柱委陵菜叶片丙二醛(MDA) 含量不同程度地下降可能由于其它抗氧化物质的作用减轻了其膜脂的过氧化程度,降低了伤害。

UV-B 在小麦、菠菜上的研究表明^[30,31],活性氧清除系统内AsA 和GSH 含量升高,GR 和APx 活性增强,表明增加UV-B 诱导了植物清除活性氧能力的增强。从本实验结果可以看出,垂穗披碱草叶片中小分子还原物质GSH 含量的显著上升可能直接参与了活性氧的清除,为光合作用过程中各种关键酶的作用提供了一个稳定的环境。矮嵩草和钉柱委陵菜叶片的膜脂过氧化程度在长期UV-B 辐射下低于对照,可能与它们的生长环境及不同的抗氧化机制有关。高寒草甸中的矮嵩草一般形态矮小,矮丛生,多为别的植物覆盖,UV-B 辐射很难对其造成直接伤害,这可能也与其不同季节光合色素和抗坏血酸含量的变化有关^[25]。钉柱委陵菜叶片内较对照显著上升的GSH 含量和POD 活性都对活性氧的清除起到重要作用。作为细胞内广泛存在的可溶性小分子物质,GSH 有较高的膜透过性,能清除细胞内由UV-B 辐射引起的 H_2O_2 积累,或者与抗坏血酸联合清除叶绿体中的 H_2O_2 和 $O_2^{\cdot-}$ 等活性氧自由基^[29],而POD 活性的升高也有助于清除叶绿体中的 H_2O_2 ,从而避免了潜在的光氧化和光钝化。可能是抗氧化系统内部的协同作用,及时弥补了由于某一种酶活性受到影响时的细胞代谢,保护了光合作用等生命过程的正常进行。

参考文献:

- [1] KERR J B, MCELROY C T. Evidence for large upward trends of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion[J]. *Science*, 1993, 262: 1 032- 1 034
- [2] JORDAN B R. The effects of ultraviolet-B radiation on plants: a molecular perspective[J]. *Adv. Bot. Res.*, 1996, 22: 97- 162
- [3] MAZZA C A, BATTISTA D, ZAMAM, SZWARCBERG-BRACHITTA M, CECILIANO C V, ACEVEDO A, SCOPELA L, BALLARE C L. The effects of solar ultraviolet-B radiation on the growth and yield of barley are accompanied by increased DNA damage and antioxidant response[J]. *Plant, Cell and Environ.*, 1999, 22: 61- 70
- [4] LAAKSO K, SULLIVAN J H, HUUTUNEN S. The effects of UV-B radiation on epidemal anatomy in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) and scots pine (*Pinus sylvestris* L.) [J]. *Plant, Cell & Environ.*, 2003, 23: 461- 472
- [5] HDEG E, VASSIUV-B induced free radical production in plant leaves and isolated thylakoid membranes[J]. *Plant Science*, 1996, 115: 251- 260
- [6] RAO M V, ORMROD D P. Impact of UV-B and O_3 on the oxygen free radical scavenging system in *Arabidopsis thaliana* genotypes differ-

- ing in flavonoid biosynthesis[J]. *Photochem. Photobiol.*, 1995, 62: 719- 726
- [7] HALL W ELL B, GU TTER DGE J M. Free radicals in medicine and biology[C]. Oxford: Charedon Press, 1989: 277- 289.
- [8] SAL N M L. Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast[J]. *Physiol. Plant.*, 1988, 72: 681- 689.
- [9] SH I SH B (师生波), BEN G Y (贲桂英), HAN F (韩 发). A nalysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B-absorbing compounds in different regions[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1999, 23: 529- 535 (in Chinese).
- [10] L I D Y, Q I U G X, SHEN Y G. Some technical problems in using oxygen electrode[J]. *Plant Phys Commun.*, 1982, 5: 23- 25 (in Chinese).
- [11] DA Y T A. Relating UV-B radiation screening effectiveness of foliage to absorbing compound concentration and anatomical characteristics in a diverse group of plants[J]. *Oecologia*, 1993, 95: 542- 550.
- [12] RA ER IA, LENC DN IL, SCHENONE G, *et al*. Gultathione-ascorbic acid cycle in pumpkin plants grown under polluted air in open-up chambers[J]. *Plant Physiol.*, 1993, **142**(3): 286- 290.
- [13] ELLMAN G L. Tissue sulfhydryl groups[J]. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1959, 82: 70- 77.
- [14] GIANNOPOL IT IS C N, R IES S K. Superoxide dismutase II Purification and quantitative relationship with water soluble protein in seedlings [J]. *Plant Physiol.*, 1997, 59: 315- 318.
- [15] ORMAN R G. Peroxide, levels and the activities of catalase, peroxidase and indoleacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings[J]. *Plant Physiol.*, 1980, 65: 407- 408.
- [16] CHANCE B, MAEHL Y A G. A ssay of catalase and peroxidase[M]. *Methods Enzymol.*, 1955, 2: 764- 775.
- [17] NA KANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific in spinach chloroplasts [J]. *Plant Cell Physiol.*, 1981, 22: 867.
- [18] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Anal. Biochem.*, 1976, 72: 248.
- [19] RAO M V, PAL IYATH G, ORMROD D P. Ultraviolet-B and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Physiol.*, 1996, 110: 125- 136.
- [20] CALDWELL M M, BJORN L O, BORNMAN J F, FL NT S D, KULANDA IV ELU G, TERAMURA A H. Effects of increased solar UV-radiation on terrestrial ecosystem [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B*, 1998, 46: 40- 52.
- [21] B LL NG S, MOONEY H A. The ecology of arctic and alpine plants[J]. *Biochem. Rev.*, 1968, 43: 481- 529.
- [22] LU C F (卢存福), BEN G Y (贲桂英). Photosynthetic characteristics of plants at high altitudes[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1995, **12**(2), : 38- 42.
- [23] CASS L L IT M, WH ITECROSS M J, NA YUDU M, TANNER G J. UV-B irradiation induces differential leaf damage, ultrastructural changes and accumulation of specific phenolic compounds in rice cultivars[J]. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1997, 24: 261- 274.
- [24] DEMM IG A B, ADAM SW W. Photoprotection and other responses of plants to light stress[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology.* 1992, 43: 599- 626.
- [25] Y I X F (易现峰), YANG Y Q (杨月琴), BEN G Y (贲桂英). Dynamic analysis for pigments and antioxidant compounds of *Kobresia humilis* in Haibei alpine meadow [J]. *Qinghai Grassland* (青海草业), 1998, **7**(4): 7- 14 (in Chinese).
- [26] HERNAN C, SU SANA M, GALLEGRO, MARIA L, TOMARO. Effects of UV-B radiation on antioxidant defense system in sunflower cotyledons[J]. *Plant Science*, 2002, 162: 939- 945.
- [27] MACKERNES S A H, SURPLUS S L, JORDAN B R, THOMAS. Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on photosynthetic transcripts at different stages of leaves development and light levels in pea (*Pisum sativum* L.): role of active oxygen species and antioxidant enzymes[J]. *Photochem. Photobiol.*, 1998: 68.
- [28] L I SH SH (李韶山), WANG Y (王 艳), L I U S H (刘颂豪). Effects of UV-B radiation on lipid peroxidation in rice seedling [J]. *Acta Laser Biology Sinica* (激光生物学报), 2000, **9**(1): 23- 26 (in Chinese).
- [29] ZENG SH X (曾韶西), WANG Y R (王以柔), L I U H X (刘鸿先). The effect of chilling stress on the content of ascorbic acid in rice seedlings[J]. *Acta Phytophysiol Sinica* (植物生理学报), 1987, **3**(4): 365- 370 (in Chinese).
- [30] CHEN T (陈 拓), REN H X (任红旭), WANG X L (王勋陵). Influence of enhanced UV-B radiation on antioxidant system in wheat leaves[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报). 1999, **19**(4): 284- 289 (in Chinese).
- [31] HUANG SH B (黄少白), L I U X ZH (刘晓忠), DA IQ J (戴秋杰), WANG ZH X (王志霞). Effect of UV-B radiation lipid peroxidation in spinach leaves[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报). 1998, **40**(6): 542- 547 (in Chinese).