

· 植物生理生态学专栏 ·

增强 UV-B 辐射对高山植物麻花艽净光合速率的影响*

师生波 贲桂英 赵新全 韩发

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 在高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸地区以太阳短波辐射为背景,建立了人工增强UV-B辐射的实验装置,每天增补 $15.8\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ 的辐射剂量,模拟平流层臭氧破坏约5%时近地表面太阳UV-B辐射的增强。观测表明:UV-B辐射的增强对麻花艽(*Gentiana straminea*)植物的光合作用无明显的抑制或伤害作用。相反,在早晨补充UV-B辐射的短时间内,叶片的 P_n 随 G_s 的增大而有所提高。随UV-B辐射时间的延长,约在11:30~12:30, P_n 和 G_s 有所降低。UV-B辐射时间进一步延长后(约14:00以后),处理和对照组叶片 P_n 和 G_s 的差异趋向不明显。增强太阳UV-B辐射后,麻花艽叶片的光合色素并无明显变化,UV-B吸收物质的含量也无明显变化。麻花艽叶片厚度的直接测量表明:增强UV-B辐射能明显提高叶片的厚度。叶片厚度的增加可补偿增强UV-B辐射后引起的光合色素的光降解。改善单位叶面积为基础的光合速率,是高原植物对强UV-B辐射的一种适应方式。

关键词 UV-B辐射 高山植物 麻花艽 净光合速率

EFFECTS OF SUPPLEMENTARY UV-B RADIATION ON NET PHOTOSYNTHETIC RATE IN THE ALPINE PLANT GENTIANA STRAMINEA

SHI Sheng-Bo BEN Gui-Ying ZHAO Xin-Quan and HAN Fa

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

Abstract Field experiments of enhanced UV-B radiation on plant photosynthesis were conducted in a *Kobresia humilis* meadow at the Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station (37°29'-37°45' N, 101°12'-101°33' E; Alt. 3200 m). The total daily exposure in treatments was $15.8\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$, stimulating a 5% ozone depletion in this region. The field experiment indicated that there was no deleterious effect of UV-B radiation on P_n of *Gentiana straminea*. With one hour of irradiation, P_n increased with increasing G_s . From 11:30 to 12:30, there was a depletion of P_n and G_s , and after 14:00, there was no obvious influence on either P_n or G_s . There were no changes in photosynthetic pigment content or UV-B-absorbing compounds after the enhancement of UV-B radiation. All these may result from the increased thickness of *G. straminea* leaves, which could compensate for the photolysis of photosynthetic pigments, and also from the high concentration of UV-B-absorbing compounds which occur mainly in the leaf epidermis.

Key words UV-B radiation, Alpine plant, *Gentiana straminea*, Net photosynthetic rate

来自太阳的短波辐射中,紫外线-B(UV-B, 280~315 nm)辐射受平流层 O_3 影响最明显。许多研究表明,南半球和北半球的高中纬度地区正在发生着平流层 O_3 的耗损,并已导致了近地表面太阳辐射光谱中UV-B辐射强度的增加(Madronich *et al.*,

1995; Björn *et al.*, 1998)。尽管UV-B辐射在太阳短波辐射中所占的量很小,由于它能有效地被一些重要生物大分子,如核酸、蛋白质等吸收;同时,还能影响大气质量(Tang & Madronich, 1995),影响生物地球化学循环(Zepp *et al.*, 1995)。因此,平流层

* 收稿日期: 2000-10-20 接受日期: 2001-04-10

基金项目: 国家自然科学基金课题(39570129)、国家基础研究规划项目(1998040800)和中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-1-07)的部分研究内容

感谢瑞典皇家科学院院士、隆德大学教授Lars Olof Björn提供纤维素双乙酸脂薄膜,并对实验提出宝贵建议。

E-mail: sbshi@mail.nwipb.ac.cn

O₃ 的耗损及由此导致的太阳 UV-B 辐射强度的增加, 对生活在地球生物圈中的各种生物以及它们生存环境的质量都将会产生深刻影响。

植物是地球生物圈的一个重要组成部分。UV-B 辐射增强对植物的影响涉及生理、生化、形态结构和生长发育等各方面。研究表明, 尽管不是全部植物种类, 人为增强 UV-B 辐射能够降低许多植物的光合速率和生物产量 (Teramura & Sullivan, 1994; Musil, 1995)。目前, 关于 UV-B 辐射对植物的生理生态效应的研究十分活跃, 但大多数的工作仍属于实验室内人工模拟条件下的个体水平, 在野外条件下特别是在生态系统层次上的研究较少。Caldwell 等 (1998) 对近 30 年来发表的约 600 篇论文中错综复杂的数据进行了总结, 表明在所有已经研究过的植物中约有 1/3 在生长方面表现有害影响, 而更多的植物种类并不表现这种效果, 似乎这些植物已经能很好地适应于强 UV-B 辐射。从自然生态系统的平衡来考虑, 由于不同植物对 UV-B 辐射的敏感性差异较大, 那些对 UV-B 辐射敏感的种类, 其生长发育等容易受到抑制或不能生存, 进而可能影响到种群竞争平衡, 引起自然生态系统结构和功能的改变, 也可能引起物种多样性的变化 (Caldwell *et al.*, 1995; Sullivan & Teramura, 1990; Teramura & Murali, 1986)。

青藏高原是全球气候变化的敏感地区之一。周秀骥等 (1995) 的研究表明, 近 10 年来, 整个中国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。近地表面太阳 UV-B 辐射的实测结果与低海拔地区相比也很强 (郭松等, 1994; 师生波等, 1999)。强 UV-B 辐射对长期生活在高原地区的动植物具有深刻影响。生长在高原独特环境条件下的植物, 经长期的自然选择和适应, 既遭受胁迫伤害, 又具有生理生化及形态结构等方面的适应特征。

本文以麻花苣 (*Gentiana straminea*) 为例, 探讨长期生长在青藏高原地区的高山植物的光合速率对增强 UV-B 辐射的响应机理。

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 (简称, 海北站) 地区的矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 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°29' ~ 37°45', 东经

101°12' ~ 101°33'; 海拔 3200 m。定位站地区年平均温度为 -1.7℃, 无明显四季之分, 只有冷暖季节之别。属于高原大陆性气候。

矮嵩草草甸主要由多年生草本植物组成, 优势种为矮嵩草。麻花苣为该草场的主要伴随种, 属阔叶性杂草。土壤类型为高山草甸土。

1.2 实验布置及人为照光处理

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。3 个框架做对照, 只装灯架, 以天然 UV-B 辐射做背景; 另外 3 个框架供 UV-B 辐射处理, 每框架安装 6 只 UV-B 荧光灯 (UVB-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钠的薄膜 (厚度为 0.13 mm), 以隔离与生态不相关的少量致死性紫外线 C (UV-C, < 280 nm) 辐射。纤维素双乙酸钠薄膜每 10 d 一换, 保证过滤后荧光灯的辐射光质稳定。UV-B 荧光灯分两组采用两步方波方式 (Two step square wave function) 照光。每天的补充辐射集中在当地太阳正午时 (13:00 ~ 15:00) 左右, 从 10:00 开始, 至下午 16:00, 增补的 UV-B 辐射剂量为 15.8 kJ·m⁻²。地块接受到 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 光合速率的测定

在每一个对照和处理样方中, 各选 4~5 棵生育期相近, 受辐射位点相近的麻花苣植株。经 45 d UV-B 辐射处理后, 用 CF-301SP 光合蒸腾测定仪 (美国 CD 公司生产; 4018NE 112 th 大街, 爱达荷州, 美国) 测定成熟叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (E)。植物叶片光合作用过程中的水分利用效率用 P_n/E 表示。实验选在全晴天进行, 并进行多次重复。

1.3.2 UV-B 吸收物质含量的测定

选取无伤斑的完全展开叶。在不同叶片上取直径 0.7 cm 的叶圆片共 30 片, 分 3 组, 分别浸入含 10 ml 79% 酸化甲醇的样品瓶中, 盖紧密封, 避光低温保存, 带回实验室后提取测定。方法见 Caldwell (1968) 文。

1.3.3 叶绿素和类胡萝卜素含量的测定

选无伤斑的完全展开叶, 在不同叶片上取直径 0.7 cm 的叶圆片共 30 片, 分 3 组, 分别浸入 10 ml 45% 无水乙醇和 45% 丙酮的提取液中, 盖紧样品瓶

并密封,避光低温保存至叶圆片无色。叶绿素含量的测定与计算见 Arnon (1949) 文。类胡萝卜素含量的计算见朱广廉(1990)文。

1.3.4 叶片厚度的测量

采用电子数显外径千分尺(桂林广陆量具厂生产),直接测量处理及对照架下麻花苳叶片的厚度。测定时取两对生的完全展开叶,以叶片中下部 2/3 部位为准,避开叶片主脉,分左右测定。

以上数据用 SPSS 软件做统计分析。

2 结果和分析

2.1 增强 UV-B 辐射对麻花苳光合作用日变化进程的影响

增补 UV-B 辐射处理时,麻花苳叶片净光合速率(P_n)的日变化趋势与对照组相似(图 1),都表现出午间降低现象。与对照组植物相比,早晨照射 UV-B 辐射后 1 h 之内,处理组麻花苳的 P_n 显著高于对照组;气孔导度(G_s)也具有相同的变化趋势(图 2)。接近当地太阳正午时(北京时间 13:00-15:00),则处理组麻花苳的 P_n 和 G_s 明显低于对照组。下午 14:00 以后两者差异不明显。与对照不同,处理组麻花苳的 G_s 有明显午间降低现象。

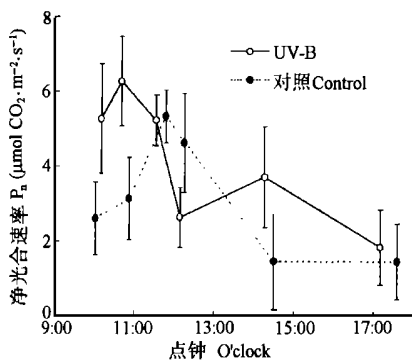


图 1 增强 UV-B 辐射对麻花苳叶片净光合速率(P_n)的影响

Fig. 1 Effects of enhanced UV-B radiation on net photosynthetic rate (P_n) of *G. straminea* in alpine *K. humilis* meadow

图 3 表明,短时间(2 h 之内)的 UV-B 辐射处理,可以明显提高麻花苳叶片光合作用过程中的水分利用效率(P_n/E)。两组植物叶片的 P_n/E 在 14:00 以前基本呈降低趋势,14:00 以后有所上升。

2.2 UV-B 辐射处理对麻花苳植物叶片光合色素的影响

经多次测定,麻花苳植物叶片中叶绿素 a, 叶绿素 b 和总叶绿素含量在处理组略有增加,但与对照相比无明显差异;叶绿素 a/b 也无明显差异(图 4)。类胡萝卜素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,能吸收蓝紫光的光能传递给作用中心叶绿素 a 分子,同时还有防护光照伤害叶绿素的作用。测定结果表明,与对照相比,麻花苳经 UV-B 辐射处理后,类胡萝卜素也无明显增加。似乎

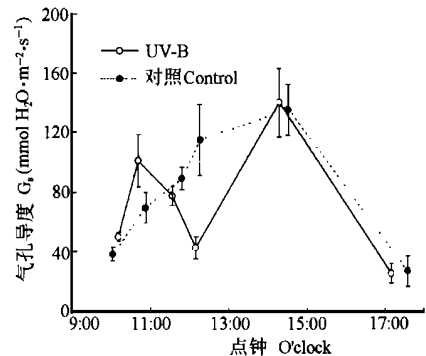


图 2 增强 UV-B 辐射对麻花苳叶片气孔导度(G_s)的影响

Fig. 2 Effects of enhanced UV-B radiation on stomatal conductance (G_s) of *G. straminea* in alpine *K. humilis* meadow

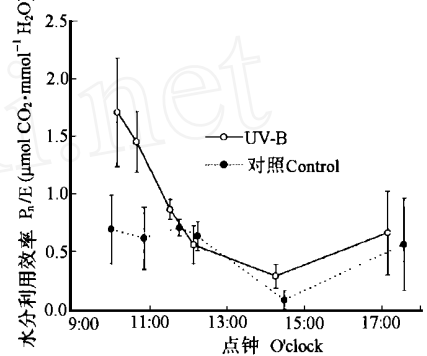


图 3 增强 UV-B 辐射对麻花苳叶片光合作用水分利用效率(P_n/E)的影响

Fig. 3 Effects of enhanced UV-B radiation on water use efficiency (P_n/E) during period of photosynthesis of *G. straminea* in alpine *K. humilis* meadow

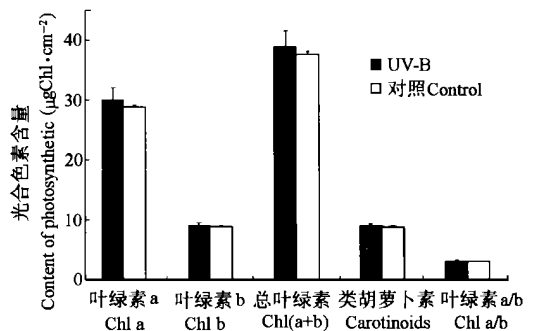


图 4 增强 UV-B 辐射对麻花苳叶片光合色素含量的影响

Fig. 4 Effects of enhanced UV-B radiation on contents of photosynthetic pigments of *G. straminea* in alpine *K. humilis* meadow

自然条件下生长的麻花苳在增强 UV-B 辐射处理时,并不存在光合色素的光降解现象。

2.3 UV-B 辐射增强对麻花苜叶片 UV-B 吸收物质含量的影响

增强 UV-B 辐射并没有引起麻花苜叶片中 UV-B 吸收物质含量的变化(表 1)。似乎主要存在于叶片表皮层中的 UV-B 吸收物质, 在增强的 UV-B 辐射条件下, 并不需要通过提高含量来对内部光合结构等提供进一步的保护。

2.4 UV-B 辐射增强对麻花苜叶片厚度的影响

UV-B 辐射处理能促使叶片厚度的明显增加(表 1), 与对照组相比两者呈极显著差异。

表 1 增强 UV-B 辐射对麻花苜和叶片中 UV-B 吸收物质含量和叶片厚度的影响

Table 1 Effects of enhanced UV-B radiation on contents of UV-B-absorbing compounds and leaves thickness in *G. straminea*

	UV-B 吸收物质 (OD · cm ⁻²)		叶片厚度 (mm)
	UV-B-absorbing compounds		
	325 nm	265 nm	
处理 Treatment	0.4054 ± 0.0348	0.7526 ± 0.0617	0.488 ± 0.055***
对照 Control	0.4180 ± 0.0003	0.7717 ± 0.0180	0.441 ± 0.049***

UV-B 吸收物质含量为同期 3 次重复的测定结果, 以 25 mL 提取液中每单位平方厘米叶片的吸光值(OD)表示; 叶片厚度为一组对照和处理的测定结果, 呈极显著差异($t = 5.682; p < 0.01; n = 80$)。The contents of UV-B-absorbing compounds was the results of three repeated measurements from the same time, and showed at OD · cm⁻² in 25 mL extracts. The data was the results of one couple of control and treatment, the difference was very eminent ($t = 5.682; p < 0.01; n = 80$)

3 讨论

增强 UV-B 辐射对植物光合作用的影响已有许多报道, 但绝大多数是在生长室或温室控制条件下进行的。自然条件下, 增强 UV-B 辐射影响光合作用的研究工作较少, 结果也随微环境等因素的差异而变化。一般认为, 与生长室或温室的研究相比, 野外生长的植物具有较强的适应性(Teramura & Murali, 1986; Caldwell *et al.*, 1998)。许多情况下, 这种差异缘于可见光。尽管在高等植物方面的工作做得不很多, 已有的研究表明, 在 UV-B 的辐射下 DNA 分子链松开, 相临碱基间能以共价键形成桥的连接, 即形成 NDA 嘧啶二聚体(Quaite *et al.*, 1994)。植物体对 UV-B 辐射的适应性之一就是细胞具有精细的修复系统。光裂合酶(Photolyase)是植物细胞中存在的一种专一性修复 NDA 损伤的酶。此酶在蓝光和 UV-A 存在的情况下激活, 修复

由 UV-B 诱发的损伤(Rupert & Tu, 1976)。已经证明, 这种光复活作用(Photo reactivation)在低可见光条件下无效(Britt *et al.*, 1993)。因此, 生长室或温室实验, 由于相伴的可见光辐射水平较低, 或 UV-B/ PAR 的比率太高, 往往会过高的估计植物对 UV-B 辐射的敏感性。

本研究以高寒矮蒿草甸地区的天然太阳短波辐射为背景, 建立了人为增强 UV-B 辐射的实验装置, 模拟平流层臭氧破坏 5% 时近地表面增加的太阳 UV-B 辐射强度。通过在植物生长季节补充 UV-B 辐射强度, 我们观测到: UV-B 辐射对高山植物麻花苜的光合作用过程的抑制作用仅发生在中午时分, 且这种抑制作用在下午随 UV-B/Q 比率的降低(师生波等, 1999)而很快解除, 即 UV-B 辐射并未对光合机构造成伤害(图 1)。

许多研究表明, 增强 UV-B 辐射强度能够明显影响叶气孔的开启和关闭速率, 减低叶片蒸腾速率(Baker *et al.*, 1998)。Negash 和 Björn (1986) 就紫外线辐射对叶气孔的影响进行了研究, 表明 285 nm 或更短波长的紫外线辐射能非常有效地引起 *Eragrostis tef* 植物叶片的气孔关闭; 随波长增大这种有效性会急剧降低, 在 313 nm 或更大波长时几乎已无影响。本研究认为, 模拟增强的 UV-B 辐射的主要分布在 313 nm 左右, 因此可能影响麻花苜植物叶气孔的开启和关闭速率, 进而会影响到自然条件下植物叶片的光合作用进程; 对照植物由于不存在其它环境因子的胁迫, 故气孔导度不存在午间降低现象。

在自然生态系统水平, 增强 UV-B 辐射对植物光形态构成(Photomorphology)影响的研究已经很多。增强 UV-B 辐射对植物体的间接影响, 如叶角度的改变, 可能对植物体地上直立部分响应 UV-B 辐射具有重要的意义。叶片厚度的增加可能会降低 UV-B 辐射对叶细胞的伤害(Johanson *et al.*, 1995; Rozena *et al.*, 1997)。与此同时, 厚叶片中 PAR 的变化也将会影响到叶片的光合作用。Murali 等(1988)曾观测到增强 UV-B 辐射后光合色素的升高现象, 尽管我们不能确定当时是否发生了叶片厚度的变化, 但可以肯定辅助色素(如类胡萝卜素)以及主要色素(如叶绿素)含量的增加能够解释某些基于叶面积的光合速率增加的报道。

基于三年的野外观测研究, 作者认为, 长期生活在高原自然环境下的高山植物麻花苜, 对高原极端自然环境(低温、低气压和强辐射)有较强的适应性。

人为增强 UV-B 辐射处理时,植物叶片厚度的增加可能补偿了增加 UV-B 辐射而引起的光合色素的降解,使得以叶面积为基础的光合色素含量以及净光合速率并未受影响。仅在当地正午时,由于自然条件下 UV-B/Q 比率较高,加之存在补充的 UV-B 辐射强度,才引起了光合速率的降低和气孔的部分关闭,但似乎这种光合速率的降低并未涉及光合机构的损伤。尽管增强 UV-B 辐射并未引起叶表皮层中 UV-B 吸收物质含量的增加,但植物本身具有的相对丰富和较高的 UV-B 吸收物质(师生波等, 1999),可能已经足够抵挡 UV-B 辐射进入叶肉组织,从而保证了除正午短时间外,增加 UV-B 辐射对光合速率无抑制作用。

参 考 文 献

- Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, **24**(3): 1~15.
- Baker, N. R., S. Nogués & D. J. Allen. 1997. Photosynthesis and photoinhibition. In: Lumden, P. J. ed. *Plants and UV-B responses to environmental change*. Cambridge: Cambridge University Press. 95~111.
- Björn, L. O., T. V. Callaghan, C. Gehrke, U. Johanson & D. Gwynn-Jones. 1998. The problem of ozone depletion in Northern Europe. *Ambio*, **27**: 275~279.
- Britt, A. B., J. J. Chen, D. Wykoff & D. Mitchell. 1993. A UV-sensitive mutant of *A. radish* defective in the repair of pyrimidine-pyrimidinone (6-4) dimers. *Science*, **261**: 1571~1574.
- Caldwell, M. M. 1968. Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants. *Ecological Monographs*, **38**: 243~267.
- Caldwell, M. M., A. H. Teramura, M. Tevini, J. F. Bornman, L. O. Björn & G. Kulandaivelu. 1995. Effects of increased solar UV radiation on terrestrial plants. *Ambio*, **24**: 166~173.
- Caldwell, M. M., L. O. Björn, J. F. Bornman, S. D. Flint, G. Kulandaivelu, A. H. Teramura & M. Tevini. 1998. Effects of increased solar UV radiation on terrestrial ecosystem. *Journal of Photochemistry and Photobiology B*, **46**: 40~52.
- Guo, S. (郭松), X. J. Zhou (周秀骥) & X. C. Zhang (张晓春). 1994. Preliminary analysis of atmospheric ozone contents and ultraviolet-B radiation in Qing-Zang plateau regions. *Chinese Science Bulletin (科学通报)*, **39**: 50~53. (in Chinese)
- Johanson, U., C. Gehrke, L. O. Björn, T. V. Callaghan & M. Sonesson. 1995. The effects of enhanced UV-B radiation on a subarctic heath ecosystem. *Ambio*, **24**: 106~111.
- Madronich, S., R. L. McKenzie, M. M. Caldwell & L. O. Björn. 1995. Changes in ultraviolet radiation reaching the earth's surface. *Ambio*, **24**: 143~152.
- Murali, N. S., A. H. Teramura & S. K. Randall. 1988. Response differences between two soybean cultivars with contrasting UV-B radiation sensitivities. *Photochemistry and Photobiology*, **48**: 653~657.
- Musil, C. F. 1995. Differential effects of elevated ultraviolet-B radiation on the photochemical and reproductive performances of dicotyledonous and monocotyledonous arid-environment ephemerals. *Plant, Cell and Environment*, **18**: 844~854.
- Negash, L. & L. O. Björn. 1986. Stomatal closure by ultraviolet radiation. *Physiological Plant (Copenhagen)*, **66**: 360~364.
- Quate, E. F., S. Takayanagi, J. Ruffini, J. C. Sutherland & B. M. Sutherland. 1994. DNA damage levels determine cyclobutane pyrimidine dimer repair mechanisms in alfalfa seedlings. *Plant Cell*, **6**: 1635~1641.
- Rozema, J., J. van de Staaij & M. Tossenaar. 1997. Effects of UV-B radiation on plants from agro- and natural ecosystem. In: Lumden, P. J. ed. *Plants and UV-B responses to environmental change*. Cambridge: Cambridge University Press. 213~232.
- Rupert, C. S. & K. Tu. 1996. Substrate dependence of the action spectrum for photoenzymatic repair of DNA. *Journal of Photochemistry and Photobiology B*, **24**: 229~235.
- Shi, S. B. (师生波), G. Y. Ben (贲桂英) & F. Han (韩发). 1999. Analysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B-absorbing compounds in different regions. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **23**: 529~535. (in Chinese)
- Sullivan, J. H. & A. H. Teramura. 1990. Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on photosynthesis and growth in Soybean. *Plant Physiology*, **92**: 141~146.
- Tang, X. Y. & S. Madronich. 1995. Effects of increased solar ultraviolet radiation on tropospheric composition and air quality. *Ambio*, **24**: 188~190.
- Teramura, A. H. & J. H. Sullivan. 1994. Effects of UV-B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants. *Photosynthesis Research*, **39**: 463~473.
- Teramura, A. H. & N. S. Murali. 1986. Interspecific differences in growth and yield of soybean exposed to ultraviolet-B radiation under greenhouse and field conditions. *Environmental and Experimental Botany*, **26**: 89~95.
- Zepp, R. G., T. V. Callaghan & D. J. Erickson. 1995. Effects of increased solar ultraviolet radiation on biogeochemical cycles. *Ambio*, **24**: 181~187.
- Zhou, X. J. (周秀骥), C. Luo (罗超), W. L. Li (李维亮) & J. E. Shi (史久恩). 1995. Changes of total ozone in whole China and its low contents center in Qing-Zang plateau regions. *Chinese Science Bulletin (科学通报)*, **40**: 1396~1398. (in Chinese)
- Zhu, G. L. (朱广廉). 1990. *The plant physiological experiment*. Beijing: Beijing University Press. 51~54. (in Chinese)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 孙冬花