

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*

师生波^{1,2**} 尚艳霞² 朱鹏锦² 张德罡¹

(¹ 甘肃农业大学草业学院草业生态系统教育部重点实验室/中-美草地畜牧业可持续发展研究中心, 兰州 730070; ² 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)

摘要 以青藏高原矮嵩草草甸的主要伴随种美丽风毛菊为材料, 通过滤除太阳辐射光谱中 UV-B 成分的模拟试验, 研究了强太阳 UV-B 辐射对高山植物光合作用、光合色素和紫外吸收物质的影响. 结果表明: 与对照相比, 弱 UV-B 处理能促使美丽风毛菊叶片净光合速率增加和提高稳态 PS II 光化学效率; 对照中叶片厚度的相对增加能弥补单位叶面积光合色素的光氧化损失, 是高山植物对强 UV-B 辐射的一种适应方式. 短期滤除 UV-B 辐射处理时紫外吸收物质含量几乎没有变化, 说明高山植物叶表皮层中该类物质受环境波动的影响较小. 强 UV-B 环境下光合色素的相对增加是一种表象, 而青藏高原强太阳 UV-B 辐射对高山植物美丽风毛菊的光合生理过程仍具有潜在的负影响.

关键词 高山植物 光合作用 PS II 光化学效率 青藏高原 紫外线吸收物质 UV-B 辐射
文章编号 1001-9332(2011)01-0053-08 **中图分类号** S718 **文献标识码** A

Effects of strong solar UV-B radiation on photosynthesis and photosynthetic pigment contents of *Saussurea superba* on Qinghai-Tibet Plateau. SHI Sheng-bo^{1,2}, SHANG Yan-xia², ZHU Peng-jin², ZHANG De-gang¹ (¹ Ministry of Education Key Laboratory of Grassland Ecosystem/Sino-U. S. Center for Grazingland Ecosystem Sustainability, College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; ² Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biology, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2011, 22(1): 53-60.

Abstract: Taking the main companion species *Saussurea superba* in an alpine *Kobresia humilis* meadow on Qinghai-Tibet Plateau as test material, a UV-B exclusion experiment with UV-B excluding and UV-B transmitting filters was performed to study the effects of strong solar UV-B on the photosynthesis, photosynthetic pigments, and UV-B-absorbing compounds of *S. superba*, aimed to examine the adaptation capability of alpine plants to strong solar UV-B radiation. The removal of UV-B components from natural sunlight increased the net photosynthetic rate ($P < 0.05$) and PS II photochemistry efficiency of *S. superba*. The relatively increased leaf thickness under ambient UV-B could compensate the photo-oxidation of photosynthetic pigments, an inherent characteristic of alpine plants growing in intense UV-B. Short-term removal of UV-B radiation had no obvious effects on the UV-B-absorbing compounds, suggesting that these compounds in epidermal layer of *S. superba* could hardly be affected by the environment. It was concluded that the increase of photosynthetic pigment contents due to the enhancement of leaf thickness was a specious phenomenon, but the strong solar UV-B radiation on Qinghai-Tibet Plateau still had a potential negative impact on the photo-physiological processes in alpine plant *S. superba*.

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

* 国家自然科学基金项目(30670307, 30570270, 30170154)和国际科技合作重点项目(2002CB714006)资助.

** 通讯作者. E-mail: sbshi@nwipb.cas.cn

2010-06-11 收稿, 2010-10-21 接受.

1999年11月30日在北京召开的第11届蒙特利尔协定大会发表的《北京宣言》认为,目前全球范围内的臭氧层耗损已达到了创记录的水平;如果蒙特利尔协议得以严格执行,削减并最后全面禁止导致臭氧耗损的化学品的生产和使用,臭氧层的破坏程度将会得以控制. 尽管存在其他不确定因素(如全球变暖等),平流层臭氧可能会在2050年以后得以缓慢恢复^[1-2]. 这意味着在今后很长时间内,地球上的生物都将承受强太阳UV-B辐射导致的可能影响,陆地生态系统尤其植物对强UV-B辐射的适应机理依然是今后很长时期内关注的一个焦点.

与早期的室内试验相比,自然条件下的研究结果表明,UV-B辐射对植物生长、作物产量和光合生理的可探测影响很小^[3]. 随着野外试验的增加,越来越多的试验证明,UV-B辐射对农业和自然生态系统的生产过程不可能产生很大影响^[4-5]. Rozema等^[6]指出,自然环境中UV-B辐射在生态系统中以及不同营养级之间发挥的调节作用可能更为重要,如太阳辐射光谱中UV-B辐射成分能通过诱导类黄酮、丹宁和木质素的产生来影响营养物质的循环,进而影响动物的捕食行为. 与起源于低海拔和高纬度地区的植物相比,来自高山和低纬度地区的植物种和品种由于生长发育过程中始终经受着环境强UV-B辐射,具有抵御强UV-B辐射伤害的特性^[7],故研究高山植物的UV-B适应性具有重要意义.

位于我国西部的青藏高原地势高亢,生物生存的环境极为恶劣,并且空气中悬浮颗粒少、大气层相对稀薄,能到达近地表面的太阳UV-B辐射强度相对较高. 笔者的前期研究表明,与生长在较低海拔的植物相比,高海拔的相同植物叶片中会积累较多的紫外线吸收物质,能抵御强太阳光和强UV-B辐射的可能伤害^[8]. 但强太阳UV-B辐射是否已经对植物的生长发育构成了胁迫? 长期生活在青藏高原恶劣环境下的典型高山植物对强UV-B辐射的适应性如何? 尚缺少足够的了解. 本文以青藏高原地区典型的高山植物美丽风毛菊(*Saussurea superba*)为材料,通过短期滤除自然光谱中强UV-B辐射成分,探讨了UV-B辐射对长期生长在青藏高原地区的高山植物光合生理过程的影响,以期揭示典型高山植物叶片光合机构对青藏高原强太阳UV-B辐射的适应特性.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区概况

试验样地设立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(37°29′—37°45′N,101°12′—101°33′E). 该站位于青藏高原的东北隅,地处祁连山东段北支冷龙岭南麓,大通河河谷的西北部,站区以山间滩地和丘陵低山为主,滩地海拔3200 m. 受高原大陆性气候及祁连山的影响,无明显四季之分,仅有冷暖季之别. 暖季凉爽而湿润,冷季漫长而寒冷,年平均气温-1.7℃,极端最高气温27.6℃,极端最低气温-37.1℃. 年内无绝对无霜期,相对无霜期仅20 d左右. 年降水量在426~860 mm,暖季降雨较多,占全年降水总量的80%. 站区土壤类型为高寒草甸土,土层深度60 cm左右,母质为黄土,其下为洪冲积物.

矮嵩草草甸为站区主要植被类型,由多年生草本植物组成,优势种和建群种为矮嵩草(*Kobresia humilis*). 美丽风毛菊为该草场的主要伴随种,属多年生阔叶杂草,基生叶倒披针形呈莲座状生长. 该种主要分布在西藏、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. 7、8月为草盛期,美丽风毛菊植株的叶片数目较多且成熟叶片较大,适宜于野外光合气体代谢等参数的测定.

1.2 研究方法

1.2.1 滤除UV-B辐射试验处理 野外模拟试验参照Fiscus等^[9]的方法略有改进. 滤除自然光谱中UV-B辐射成分的试验装置采用三角铝材制成,框架顶部为长方形设计,长120 cm、宽80 cm,框架高45 cm. 滤除UV-B辐射处理的框架上覆盖以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,能透过自然光谱中的UV-B成分,用amb UV-B表示. 田间和室内测定均表明,在可见光区域,两种薄膜的透过率完全相同,为92%;自然光下CA膜对UV-B和UV-A的透过率分别为75%和15%,Luminar膜分别为30%和12%. 田间测定结果表明,low UV-B处理与amb UV-B对照框架下的空气相对湿度(RH)和气温(T_{air})无任何差异(图1). 其中,光合有效辐射(PAR)采用Li-188B量子辐射计(美国)测定,UV-B和UV-A采用Macam UV 203 A+B紫外辐

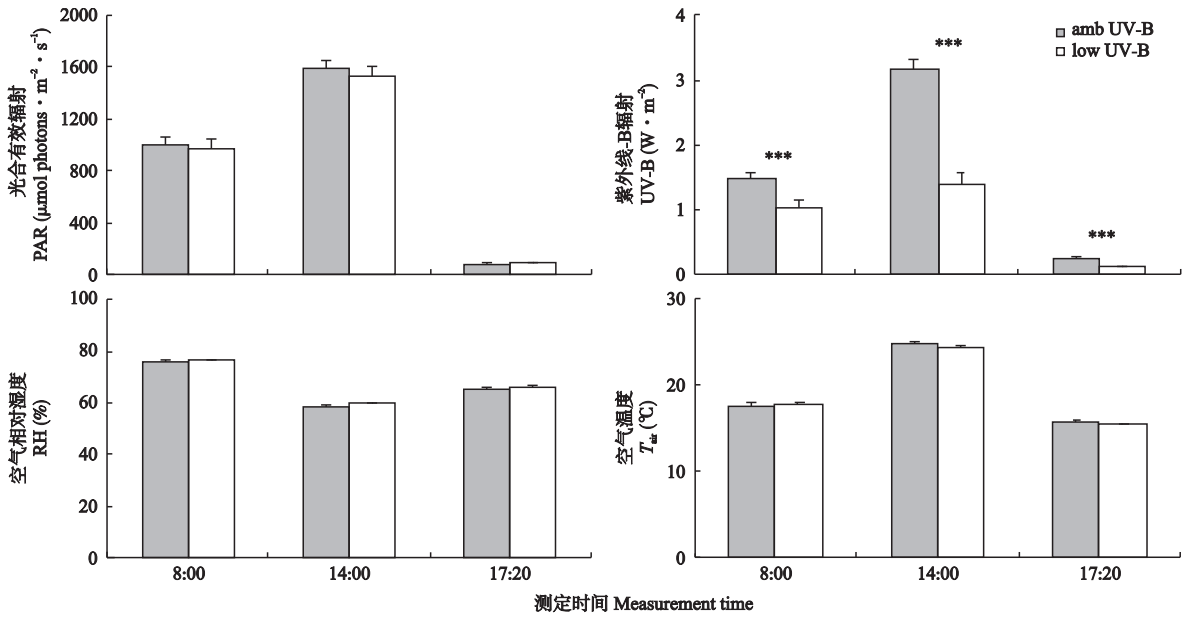


图1 滤除 UV-B 辐射处理时 UV-B 辐射强度和主要环境因子的变化

Fig. 1 Variations of UV-B radiation intensities and main environmental factors under removal of UV-B radiation.

low UV-B: 滤除 UV-B 辐射 Removal of UV-B radiation; amb UV-B: 未滤除 UV-B 辐射 No removal of UV-B radiation. 下同 The same below. * * * $P < 0.001$.

射计 (Scotland, UK) 测定, RH 和 T_{air} 采用 WHM1 型温湿度仪 (天津气象海洋仪器厂) 测定。

滤除 UV-B 辐射的试验设有 3 个重复组, 共 6 个框架。试验选在 2008 年和 2009 年 7、8 月进行, 持续处理 15 d 或 16 d。每天的处理时间在 8:30—17:30, 依据天气晴阴状况略有调节。

1.2.2 光合生理参数的测定 1) 叶片净光合速率: 每一样方中标记叶龄和受辐射位点相近的美丽风毛菊叶片 3 枚, 采用 CI-301SP 光合蒸腾测定仪 (美国 CID 公司) 测定成熟叶片的净光合速率 (P_n) 等光合气体代谢参数。试验选在晴天进行, 数据分析以 9:30—11:30 的测定值为主。为避免不同处理田间测定时环境因子的较大差异, 2009 年 7 月的滤除试验采用每间隔 5 d 设置处理的方法, 在各处理的第 5 天、第 10 天和第 15 天时进行净光合速率等参数测定。测定期间的空气温度为 $(29.8 \pm 4.5) ^\circ\text{C}$, 大气相对湿度为 $(45.4 \pm 9.7) \%$, 光合有效辐射为 $(855 \pm 50) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 大气 CO_2 浓度为 $(286 \pm 21) \mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

2) PS II 光化学效率: 稳态 PS II 光化学效率参数采用便携式脉冲调制荧光仪 (FMS-2, 英国) 测定, 取叶片中部避开主脉测定。调制荧光仪饱和和脉冲光强为 $8000 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 0.7 s 脉冲。 F_v'/F_m' 表示可见光下 PS II 有效光化学量子效率, 其中 $F_v' = F_m' - F_o'$, 式中, F_o' 以 Oxborough 和 Baker^[10] 经

验公式计算: $F_o' = F_o / (F_v/F_m - F_o/F_m')$; 经验公式中涉及的初始荧光强度 F_o 和最大荧光强度 F_m , 用下午太阳即将落山前暗适应夹处理的自然生长的成熟叶片, 于天黑后测定。 Φ_{PSII} 为 PS II 电子传递的实际光化学量子效率, $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$ ^[11]。

3) 叶绿素和类胡萝卜素含量测定: 完成田间观测项目后, 在每一处理框架下取成熟叶片数枚, 用直径 0.7 cm 的打孔器取叶圆片共 20 个, 混合均匀后分为两组。其一浸入 10 ml 丙酮和乙醇的混合提取液中, 密封低温避光浸提约 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 [12—13], 光合色素含量以单位叶片面积表示。

4) 紫外吸收物质含量测定: 取均匀混合的另一组叶圆片浸入含 10 ml 79% 酸化甲醇的样品瓶中, 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]。

1.2.3 叶片厚度的测定 采用电子数显外径千分尺 (桂林广陆量具厂生产), 田间直接测量叶片的厚度。在每一 UV-B 处理框架下选择用于光合作用测定的 3 枚成熟叶片, 取叶片中部避开主脉, 分左右测定。

1.3 数据处理

采用 SPSS 11.0 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。采用 Microsoft Ex-

cel 软件作图,所有数据以平均值 \pm 标准误(SE)表示,图1、图4、图5和图6的测定样本数分别为15、9、5和18,图2和图3的样本数见各图标记。显著性水平设定为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片光合气体代谢过程的影响

由图2可以看出,滤除自然光谱中UV-B辐射成分处理组中,low UV-B处理提高了美丽风毛菊叶片的净光合速率(P_n),并在第10天和第15天显著升高,达到极显著差异;与amb UV-B对照相比,low UV-B处理的气孔导度(G_s)在第5天和第10天呈降低趋势,第15天则略有升高,且随处理时间的延

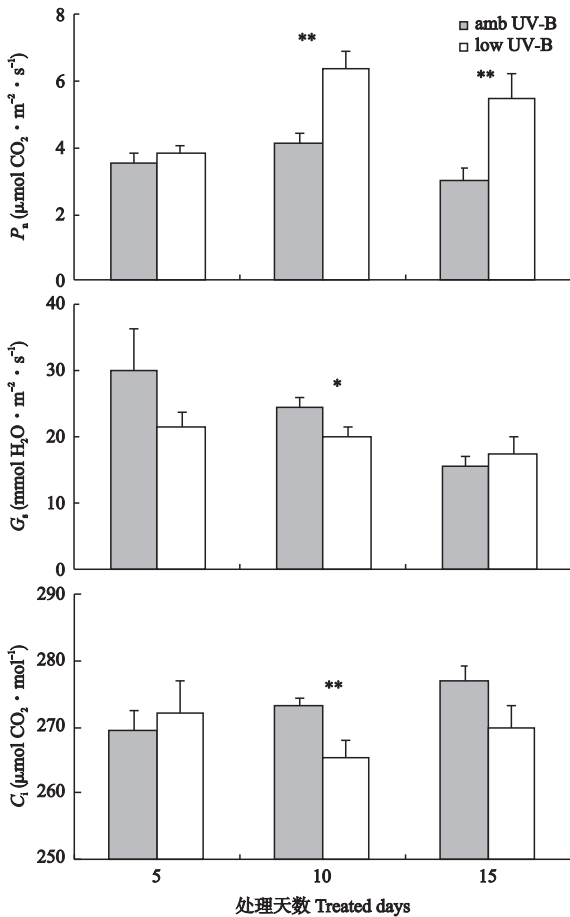


图2 滤除UV-B辐射处理对美丽风毛菊叶片光合气体代谢参数的影响

Fig. 2 Effects of removal of UV-B component from natural sunlight on photosynthetic gas exchange parameters in *Saussurea superba*.

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 下同 The same below. 滤除UV-B处理第5天、第10天和第15天的测定样本数分别为14、16和13 The data number was 14, 16 and 13 after 5 days, 10 days and 15 days short-term removal of UV-B treatment, respectively.

长2种处理的 G_s 均有下降趋势;细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)在处理的第10天和第15天有降低的趋势.说明自然光中的UV-B成分能限制植物的光合生理过程,这种限制可能与叶片光化学效率的降低有关。

2.2 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片稳态PS II光化学效率的影响

图3表明,滤除太阳辐射光谱中UV-B成分后,与对照amb UV-B处理相比,low UV-B处理后叶片的有效光化学效率(F_v'/F_m')呈上升趋势,且在第11天差异显著;实际量子效率(Φ_{PSII})也有升高趋势.随处理时间的延长,amb UV-B和low UV-B处理的 Φ_{PSII} 均有下降趋势.这说明自然强UV-B辐射能引起叶片稳态光化学效率的降低。

2.3 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片光合色素的影响

由图4可以看出,滤除太阳辐射光谱中UV-B成分处理的第15天,与amb UV-B对照相比,low UV-B处理后美丽风毛菊叶片的叶绿素a(Chl a)显著降低,叶绿素b(Chl b)和总叶绿素(Chl a+b)则极显著降低;而叶绿素a和b的比值(Chl a/b),类胡萝卜素与总叶绿素的比值(Car/Chl)均极显著增加。

2.4 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片紫外吸收物质含量的影响

试验结果表明,滤除UV-B辐射处理时,美丽风

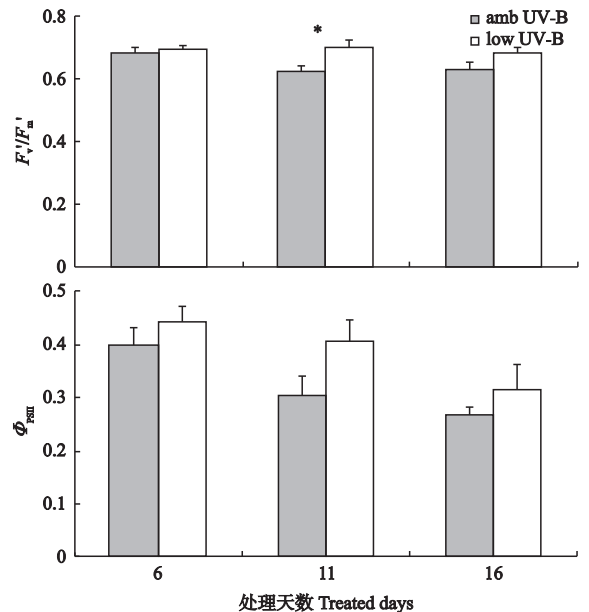


图3 滤除UV-B辐射处理对美丽风毛菊叶片光化学效率的影响

Fig. 3 Effects of removal of UV-B component from natural sunlight on PS II photochemistry efficiency in *Saussurea superba*.

滤除UV-B处理第5天、第10天和第15天的测定样本数分别为16、15和10 The data number was 16, 15 and 10 after 5 days, 10 days and 15 days short-term removal of UV-B treatment, respectively.

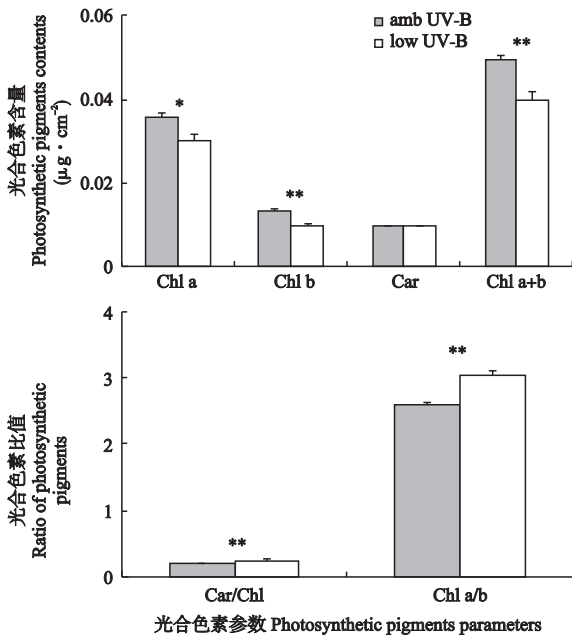


图 4 滤除 UV-B 处理对美丽风毛菊叶片光合色素的影响
 Fig. 4 Effects of removal of UV-B component from natural sunlight on photosynthetic pigment contents in *Saussurea superba*.

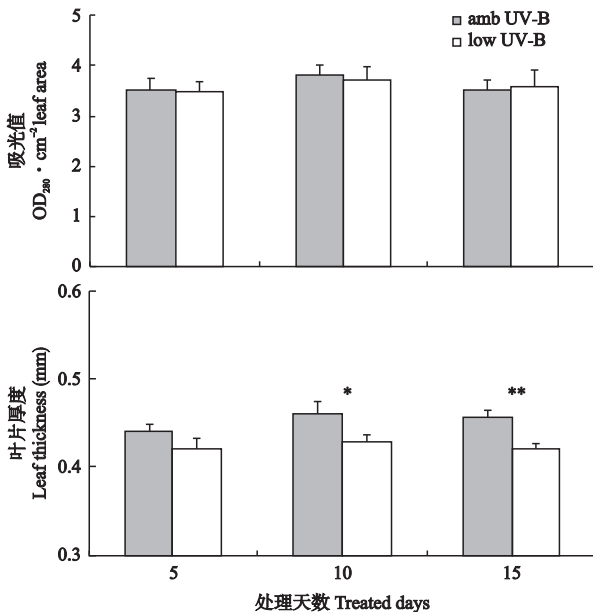


图 5 滤除 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片紫外吸收物质和叶片厚度的影响
 Fig. 5 Effects of removal of UV-B component from natural sunlight on UV-B-absorbing compounds and leaf thickness in *Saussurea superba*.

毛菊叶片中酸化甲醇提取物的紫外扫描曲线没有明显差异(结果未列出)。在滤除处理的第 5、10 和 15 天,以波长 280 nm 处紫外吸收值表示的紫外吸收物质的含量也无任何差异(图 5)。说明长期生活在高原强太阳 UV-B 辐射环境中的高山植物叶表皮层中

具有较多的能有效过滤紫外线辐射的物质,能抵御目前环境中强太阳 UV-B 辐射引起的可能伤害,因此受环境 UV-B 辐射波动的影响也较少。

2.5 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片厚度的影响

2009 年 7 月和 8 月,在进行连续两周的 UV-B 辐射处理期间,采用电子测厚仪对美丽风毛菊叶片的厚度进行了测定。7 月的测定结果表明,滤除自然光谱中 UV-B 辐射成分处理时,low UV-B 处理使美丽风毛菊叶片的厚度显著 ($P < 0.05$; 第 10 天) 和极显著 ($P < 0.01$; 第 15 天) 降低(图 5)。显然,强太阳 UV-B 辐射是促进叶片厚度增加的一个主要因素。

3 讨 论

青藏高原地区地势高亢,空气稀薄,大气中气溶胶颗粒物少,透明度高,即使在目前臭氧耗损的水平也有着很高的太阳 UV-B 辐射强度^[8],适宜于采用选择性滤除薄膜开展环境 UV-B 辐射对植物生理过程的影响研究^[14]。UV-B 辐射对植物光合作用生理过程的影响一直是国内外学者关注的重点^[6]。研究表明,UV-B 辐射对光合作用的直接影响可能表现在多个方面,包括叶片最大净光合速率、光系统 II 反应中心(PS II)的光化学效率、CO₂ 固定酶的活性,如 1,5 二磷酸羧化加氧酶(RuBPCO)和磷酸羧化酶,以及电子传递速率等^[4-7]。

一般认为,长期生活在强太阳短波辐射环境中的土著植物具有较强的适应能力,对 UV-B 辐射的变化不很敏感^[7]。但本试验结果表明,青藏高原强 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片的净光合速率(P_n)仍具有一定的限制作用(图 2)。美丽风毛菊叶片 P_n 的降低并非缘于气孔限制,而胞间 CO₂ 浓度 C_i 的升高意味着可能存在 PS II 光化学效率的限制(图 2)。amb UV-B 对照下美丽风毛菊叶片气孔导度 G_s 相对升高,显然与 CA 处理膜下较多的 UV-A 辐射组分促进了气孔开张有关。测定表明,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 则分别为 30% 和 12%,可能是覆盖 CA 薄膜的 amb UV-B 处理架下 3% 的 UV-A 增大促进了气孔开度的相对增加。叶片 P_n 与 G_s 的变化并不一致也与早期对自然生长美丽风毛菊和麻花苣的测定结果一致,即 G_s 的变化并不是影响 P_n 的主要因素^[15]。 G_s 的变化主要是调节叶片的蒸腾速率,而 P_n 的变化受 PS II 光化学效率的影响较大。随处理天数的增加, G_s 呈现降低趋势(图 2),在 amb UV-B 处理下尤为显著,可能是较多 UV-A 组分促进

气孔开张的同时,气孔保卫细胞等也在逐渐积累UV-B引起的光失活效应,以致第15天时光失活作用略占优势,进而引起amb UV-B处理叶片的 G_s 略有降低.图2C中胞间 CO_2 浓度 C_i 在第5天的变化趋势与第10天和15天的相反,表明滤除处理初期自然UV-B引起的光失活并不严重,或者low UV-B处理初期自然光中强UV-B辐射引起的光失活尚有足够时间恢复.

无损伤且快捷的叶绿素荧光分析技术是探测植物光合生理过程的有力工具^[16-17].研究表明,青藏高原强太阳辐射光谱中的UV-B组分对高山植物美丽风毛菊叶片的稳态PS II光化学效率仍具有一定的限制作用,表现为low UV-B处理促进开放PS II反应中心激发能捕获效率 F_v'/F_m' 和PS II反应中心实际光化学效率 $\Phi_{ps II}$ 的提高(图3).Pfündel^[18]采用不同薄膜选择地滤除了自然光谱中的紫外成分,通过对葡萄叶片的叶绿素荧光参数分析,认为自然光谱中紫外成分引起的PS II光化学活性降低可能是导致光合限制的主要因素.Wang等^[19]对武汉莲花湖中最小高等有花植物*Wolffia arrhiza*不同强度的UV-B试验表明,UV-B辐射对光合作用的影响是由于电子传递过程的限制和PS II反应中心的失活,而且这种限制很可能发生在光合机构的多个位点.一般认为,PS II能量捕获中心的光化学限制极可能源于UV-B诱导的D₁和D₂蛋白亚基的伤害和相关联的Chl a分子和PS II初级电子接受体质体醌(Q_A)的光氧化^[20].本试验也表明,叶片稳态光化学效率的降低是自然强UV-B辐射影响 P_n 的主要因素.也有研究认为,UV-B辐射引起的 P_n 限制并不一定与叶绿素荧光或PS II光化学活性有直接的联系,PS II反应中心的光伤害并非是 P_n 降低的最初原因^[4].

光合色素是绿色植物进行光合作用时光合机构中参与光能吸收、传递以及引起原初光化学反应的一类色素的总称.叶绿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.干旱、低温等逆境胁迫可导致植物叶片中叶绿体的伤害,引起叶绿素含量下降,但UV-B辐射对光合色素的影响尚不明确.通常认为,叶绿素水平对UV-B的响应依赖于植物的发育阶段和环境条件,强UV-B辐射下光合色素的降低可能缘于对光合色素合成过程的限制或/和它的光氧化作用^[21-22].对3年生龄*Taxus chinensis* var. *mairei*幼苗的增补UV-B试验表明,尽管增补UV-B辐射对光合气体代谢参数均具有显著

负影响,但光合色素含量和Chl a/b的降幅很小甚至几乎没有影响^[23].本文的滤除试验表明,low UV-B处理时除类胡萝卜素Car含量的变化不明显外,叶绿素含量显著性降低(图4),似UV-B成分有利于美丽风毛菊叶片中光合色素的积累.进一步的研究表明,自然光谱中的UV-B辐射成分有助于植物叶片厚度的增加(图5).显然,low UV-B处理时美丽风毛菊叶片单位叶片面积光合色素的降低归因于叶片厚度的变薄,与此同时,amb UV-B对照下光合色素的相对增加与叶片厚度的相对增加有关.本文中光合色素数据若用单位叶片鲜质量表示,结果几乎无显著性差异,甚至有相反趋势(图表未列).笔者认为,矮蒿草甸主要伴随种美丽风毛菊具有适应自然强UV-B辐射的能力,表现为叶片增厚,以弥补光合色素光氧化引起的光合速率降低,从而维持单位叶片面积基础上光合色素不变甚至增大.UV-B辐射对叶片中光合色素合成过程的限制和光氧化是本质的,而叶片厚度增加导致的叶片光合色素含量的不变甚至增加是一种表象.

研究表明,UV-B辐射降低Chl a/b与光捕获复合系统(LHC)对PS II和PSI核复合体相对数量的增加有关^[24].本试验结果显示,low UV-B处理时Car/Chl和Chl a/b都有增加的趋势(图4),即自然强UV-B辐射具有潜在的降低Car/Chl和Chl a/b的作用,这与Lizana等^[25]在小麦不同物候期的UV-B试验结果一致.

植物适应高UV-B辐射强度的一个重要机理是叶片表皮层中形成UV-B屏障,称为紫外线-B吸收物质(UV-B-absorbing compounds,简称紫外吸收物质或紫外吸收色素).由于它在紫外和近紫外波段的强烈吸收作用,能作为UV-B辐射的过滤器而避免高能量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自由基的有效猝灭剂^[26-27].这种紫外吸收物质能够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.Caldwell等^[3]认为,紫外吸收物质对环境UV-B辐射的变化较敏感,UV-B辐射影响高等植物的频率是:紫外吸收物质>形态结构变化和生长降低>光合速率的降低.一般认为,紫外吸收物质的生物合成受UV-B辐射的促进^[28],对于同一植物叶片,接受的光照强度越多,植株将生成的紫外吸收物质越多^[26].Gassi-Lit等^[29]对34种水稻品种的调查表明,紫外吸收物质的积累与其对紫外线的抗性有关;然而有些品种的黄酮

和多酚类物质含量很低,但依然具有很强的紫外抗性.不同植物种和基因型之间 UV-B 吸收物质的总量有很大差异,在很多情况下与作为紫外线屏障的功能相适宜. Lau 等^[27]选用近同源基因的玉米系列品种,在夏威夷自然强 UV-B 辐射背景下开展了滤除 UV-B 辐射的模拟试验,分析叶片类黄酮含量和营养亏缺对最大净光合速率和叶绿素荧光最大光化学量子效率的影响,认为在适宜的营养条件下,玉米光合机构能够抵御赤道附近的强自然 UV-B 辐射,通过基因合成更多类黄酮物质仅仅是减低 UV-B 伤害的一个策略.本研究也表明,滤除 UV-B 辐射处理时,美丽风毛菊叶片中紫外吸收物质含量在以单位叶片面积表示时并没有变化(图 5).长期生活在高海拔地区的相同植物叶片中会积累较多的紫外吸收物质^[8].显然,高原强太阳辐射环境下生活的高山植物美丽风毛菊叶表皮层中具有较高的紫外吸收物质,足以能充分抵御目前环境中强太阳 UV-B 辐射引起的可能伤害,较少受到环境 UV-B 辐射波动的影响.

4 结 论

长期生长在青藏高原的典型高山植物具有适应强太阳 UV-B 辐射各种响应特性,如通过增加叶片厚度以弥补单位叶片面积光合色素的光氧化损失;但高原强 UV-B 辐射对美丽风毛菊的光合生理过程仍具有潜在的负影响,表现为滤除太阳辐射光谱中 UV-B 处理时叶片净光合速率和稳态光化学效率的提高,说明伴随强太阳短波辐射的强 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] Madronich S, McKenzie RL, Björn LO, *et al.* Changes in biologically active ultraviolet radiation reaching the earth's surface. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 1998, **46**: 5–19
- [2] Madronich S, Velders G, Daniel J, *et al.* Halocarbon scenarios for the future ozone layer and related consequence// Albritton D, Aucamp P, Megie G, eds. Scientific Assessment of Ozone Depletion; 1998. World Meteorological Organization, Geneva, 1999: 1–11
- [3] Caldwell MM, Björn LO, Bornman JF, *et al.* Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystem. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 1998, **46**: 40–52
- [4] Allen DJ, Nogués S, Baker NR. Ozone depletion and increased UV-B radiation: Is there a real threat to photo-

- synthesis. *Journal of Experimental Botany*, 1998, **49**: 1775–1788
- [5] Rozema J, Teramura AH, Caldwell MM. Atmospheric CO₂ enrichment and enhanced solar ultraviolet-B radiation: Gene to ecosystem processes// Lou Y, Mooney HA, eds. Carbon Dioxide and Environmental Stress. New York: Academic Press, 1999: 169–196
- [6] Rozema J, van de Staaij JWM, Tossierams M. Effects of UV-B radiation on plants from agro- and natural ecosystem// Lumsden PJ, ed. Plants and UV-B Responses to Environmental Change. Cambridge: Cambridge University Press, 1997: 213–232
- [7] van de Staaij JWM, Huijsmans R, Ernst WHO, *et al.* The effect of elevated UV-B radiation level on *Silene vulgaris*: A comparison between a highland and a lowland population. *Environmental Pollution*, 1995, **90**: 357–362
- [8] Shi S-B (师生波), Ben G-Y (贲桂英), Han F (韩发). 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), 1999, **23**(6): 529–535 (in Chinese)
- [9] Fiscus EL, Philbeck R, Britt AB, *et al.* Growth of *Arabidopsis* flavonoid mutants under solar radiation and UV filter. *Environmental and Experimental Botany*, 1999, **41**: 231–245
- [10] Oxborough K, Baker NR. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components – Calculation of q_p and F_v'/F_m' without measuring F_o' . *Photosynthesis Research*, 1997, **54**: 135–142
- [11] Genty B, Briantais JM, Baker NR. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1989, **990**: 87–92
- [12] Zhu G-L (朱广廉). The Plant Physiological Experiment. Beijing: Peking University Press, 1990: 51–54 (in Chinese)
- [13] Zhang H (张欢), Xu Z-G (徐志刚), Cui Y-J (崔摇瑾), *et al.* Effects of light quality on the growth and chloroplast ultrastructure of tomato and lettuce seed. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(4): 959–965 (in Chinese)
- [14] Huiskes AHL, Lud D, Moerdijk-Poortvliet TCW. Field research on the effects of UV-B filters on terrestrial Antarctic vegetation. *Plant Ecology*, 2001, **154**: 77–86
- [15] Shi S-B (师生波), Han F (韩发), Li H-Y (李红彦). Midday depression of photosynthesis of *Gentiana straminea* and *Saussurea superba* in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理

- 学报), 2001, **27**(2): 123-128 (in Chinese)
- [16] Zhang S-R (张守仁). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1999, **16**(4): 444-448 (in Chinese)
- [17] Jiang C-D (姜闯道), Gao H-Y (高辉远), Zou Q (邹琦). Mechanism of protection of pH gradient in thylakoid membrane for photoinhibition. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2000, **36**(2): 97-102 (in Chinese)
- [18] Pfündel EE. Action of UV and visible radiation on chlorophyll fluorescence from dark-adapted grape leaves (*Vitis vinifera* L.). *Photosynthesis Research*, 2003, **75**: 29-39
- [19] Wang GH, Hao ZJ, Anken RH, *et al.* Effects of UV-B radiation on photosynthesis activity of *Wolffia arrhiza* as probed by chlorophyll fluorescence transients. *Advances in Space Research*, 2010, **45**: 839-845
- [20] Baker NR. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**: 89-113
- [21] Strid A, Porra RJ. Alterations in pigments content in leaves of *Pisum sativum* after expose to supplementary UV-B. *Plant and Cell Physiology*, 1992, **33**: 1015-1023
- [22] Day TA, Neale PJ. Effects of UV-B radiation on terrestrial and aquatic primary producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, **33**: 371-396
- [23] Shi S-B (师生波), Ben G-Y (贲桂英), Han F (韩发), *et al.* Plant growth analysis of *Kobresia humilis* meadow community in Qing-Zang Plateau regions. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2001, **21**(6): 871-876 (in Chinese)
- [24] Šprtová M, Špunda V, Kalina J, *et al.* Photosynthetic UV-B response of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings. *Photosynthetica*, 2003, **41**: 533-543
- [25] Lizana XC, Hess S, Calderini DF. Crop phenology modifies wheat responses to increased UV-B radiation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, **149**: 1964-1974
- [26] 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. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, **56**: 225-230
- [27] Lau TSL, 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. *Photosynthetica*, 2006, **44**: 394-403
- [28] Beggs CG, Wellmann E. Photocontrol of flavonoid biosynthesis// Kendrick RE, Kronenberg GHM, eds. *Photomorphogenesis in Plants*. Vol. 2. Dordrecht: Kluwer Academic, 1994: 733-750
- [29] Gassi-Lit M, Whitecross MJ, Nayudu M, *et al.* UV-B irradiation induces differential leaf damage, ultra-structural changes and accumulation of specific phenolic compounds in rice cultivars. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1997, **24**: 261-274

作者简介 师生波,男,1963年生,博士,研究员.主要从事高原植物的光合生理和UV-B辐射的生物学效应研究,发表论文近20篇. E-mail: sbshi@nwipb.cas.cn

责任编辑 李凤琴
