

短期 UV-B 辐射对青藏高原美丽风毛菊 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 通过短期增补 UV-B 辐射模拟试验,研究了青藏高原典型天气(晴天、多云、阴天)下高山植物美丽风毛菊叶片的叶绿素荧光参数变化.结果表明:随天气由晴变阴,美丽风毛菊叶片暗适应 3 min 的 PS II 最大光化学量子效率(F_v/F_m)显著升高,实际 PS II 光化学效率(Φ_{PSII})和光化学猝灭系数(q_p)也升高,而非光化学猝灭系数(NPQ)则降低,可见光辐射(PAR)是影响 PS II 光能转化效率的主要因素.增补 UV-B 辐射后,3 种典型天气下,美丽风毛菊叶片的 F_v/F_m 和 NPQ 略有降低, Φ_{PSII} 和 q_p 略微增加,但对光合气体交换过程没有产生负面影响.叶片净光合速率 P_n 和 Φ_{PSII} 的增高趋势与增补 UV-B 辐射下相对较多的 UV-A 成分有关,同时也得益于叶片厚度的增加. UV-B 辐射对叶片光合机构具有潜在负面影响.

关键词 美丽风毛菊 叶绿素荧光 PS II 光化学效率 青藏高原 UV-B 辐射 天气

文章编号 1001-9332(2011)05-1147-08 **中图分类号** S718 **文献标识码** A

Effects of short term enhanced UV-B radiation on the PS II photochemical efficiency of alpine plant *Saussurea superba*. SHI Sheng-bo¹, SHANG Yan-xia^{1,2}, ZHU Peng-jin^{1,2}, YANG Li^{1,2} (¹Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biology, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2011, 22(5): 1147-1154.

Abstract: A simulation experiment of short term supplementation of UV-B was conducted to study the changes of chlorophyll fluorescence coefficients of alpine plant *Saussurea superba* under three typical weather conditions (sunny, cloudy, and shady) in Qinghai-Tibet Plateau. When the weather changed from sunny to shady, the maximal quantum efficiency of PS II photochemistry (F_v/F_m) after 3 minutes of dark adaptation increased significantly, the actual photochemical efficiency of PS II (Φ_{PSII}) and photochemical quenching (q_p) also increased, but the non-photochemical quenching (NPQ) decreased, demonstrating that PAR was the main factor affecting the PS II photochemical efficiency of *S. superba*. After the short term supplementation of UV-B, the F_v/F_m and NPQ under the three typical weather conditions had a slight decrease but the Φ_{PSII} and q_p had a slight increase, while the photosynthetic gas exchange had less change. The increasing trend of net photosynthetic rate P_n and Φ_{PSII} under enhanced UV-B radiation could be related to the existence of more UV-A component, and also, benefited from the increased leaf thickness. UV-B radiation had potential negative effects on leaf photosynthetic components.

Key words: *Saussurea superba*; chlorophyll fluorescence; PS II photochemical efficiency; Qinghai-Tibet Plateau; UV-B radiation; weather.

紫外线-B(UV-B, 280 ~ 315 nm)辐射是太阳辐射光谱的重要组成部分,能部分穿透大气层到达地球表面^[1].近一个世纪以来,由于氯氟烃(chlorofluo-

rocarbons, CFCs)和氮氧化物的使用和排放,导致平流层臭氧耗损和环境 UV-B 辐射强度增加^[2].UV-B 辐射增强对地球生物圈有着多方面的影响,如大气质量和地球生物化学循环^[3-4]、水生生态系统和陆地生态系统^[5-6]、人类和动物健康^[7]、人工聚合物和天然生物聚合物以及某些商业材料^[8]等.因

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

** 通讯作者. E-mail: sbshi@nwipb.cas.cn

2010-11-12 收稿, 2011-03-07 接受.

此,全球环境变化中,近地表面太阳 UV-B 辐射的增强及其生物学和生态学效应,已得到科学界和各国政府的广泛关注.

位于我国西部的青藏高原,生物生存环境相对恶劣.受大气环流和局地地势的影响,高原地区天气变化很快,严重制约着高山植物的正常生理活动过程.对恶劣环境条件的忍耐程度和快速恢复生理活性是高山植物的明显特性^[9].同时,青藏高原地势高亢、大气层稀薄、空气中悬浮颗粒少,到达近地表面的太阳 UV-B 辐射强度相对较高^[10].研究表明,分布在低纬度和高海拔地区的植物具有较强的适应性,能避免强太阳 UV-B 辐射造成的潜在伤害,即抗 UV-B 辐射的植物通常生存在自然 UV-B 较强的地区^[11].植物不同种、变种甚至不同发育阶段对 UV-B 辐射的响应都有较大差异;太阳辐射、水分状况、温度和矿质营养等环境条件也可能强烈地修饰响应结果,导致胁迫反应的加剧或减轻^[12-13],从而使野外试验结果充满了更多的变数,需要我们仔细地甄别不同途径的试验结果.

采用 UV-B 荧光灯管模拟环境 UV-B 辐射增强试验 (UV-B-supplementation studying) 是野外 UV-B 生物效应研究的常用途径^[14-15].尽管各个厂家生产的 UV-B 荧光灯管的最大发射波峰略有差异,但经选择性薄膜过滤后,都能得到类似于平流层臭氧耗损时近地表面 UV-B 辐射光谱的变化^[16].由于具有自然太阳光谱背景,这种增补途径的试验具有重要的意义^[14].

太阳短波辐射光谱中 UV-A (315 ~ 400 nm) 成分和光合有效辐射 (PAR: 400 ~ 700 nm) 能缓解 UV-B 辐射对植物的负影响^[17],这与 UV-A 和 PAR 能诱导光裂合酶 (photolyases) 催化光复活过程,使 UV-B 辐射造成的 DNA 损伤得以修复有关^[18-19].由于自然太阳光中的 UV-A 和可见光成分能缓解 UV-B 辐射造成的伤害,低可见光或阴天下增补的 UV-B 辐射效应较为明显^[17-19],但近期的短期野外试验并没有发现较阴天气下增补 UV-B 会加剧光抑制的现象^[20];另外,除返青期外,草盛期的测定结果也没有发现 UV-B 辐射会影响光合作用^[21].本文以青藏高原典型高山植物美丽风毛菊 (*Saussurea superba*) 为材料,将不同天气状况下测定的叶绿素荧光数据依照云层的影响进行数字化归纳,分析增补 UV-B 辐射引起的光化学效率的微弱差异,并探讨模拟增强 UV-B 辐射时光合作用过程没有负响应的可能原因.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

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) 的综合观测场内.研究站位于青藏高原的东北隅,地处祁连山东段冷龙岭南麓 (37°29'—37°45' N, 101°12'—101°33' E), 海拔 3200 m. 该地区为典型的高原大陆性气候,四季不分明,只有冷季和暖季.冷季漫长、干燥而寒冷;暖季短暂、湿润而凉爽.太阳辐射强,年温差较小,日温差较大,年均温 -1.7 °C;年均降水量 590.1 mm;植物生长季内气候温和,雨量充沛,占全年降水总量的 80%;年均实际日照时间为 2462.7 h,占理论可照射时间的 55%.该草场为冬季藏系绵羊的放牧场地,植被类型属高寒嵩草草甸,优势种为矮嵩草 (*Kobresia humilis*),美丽风毛菊为主要伴生种,是我国特有的典型土著高山植物,主要分布在青藏高原及邻近的高山地区.土壤类型为草毡寒冻锥形土和暗沃寒冻锥形土,土层深度 60 cm 左右.

1.2 研究方法

1.2.1 短期增补 UV-B 辐射处理 试验在嵩草草甸植物群落的草盛期进行.此时美丽风毛菊植株较大,单株叶片数达 10 枚,可用于测定的成熟叶片较多.

短期增补 UV-B 辐射的模拟试验主要参照 Flint 等^[14]方法.框架用三角铝材制作,高 35 cm,上部为边长 30 cm 的正方形,其下固定灯架,4 只 8 W 的 UV-B 荧光灯管 (UV-B 308,北京电光源研究所) 依次串联安装在灯架上. UV-B 荧光灯管的发射光谱主要在 280 ~ 315 nm 之间,并伴有少量 UV-A 和极少量致死性 UV-C (<280 nm) 成分.增强 UV-B 辐射处理 (UV-B) 的灯管包以一层纤维素双乙酸酯薄膜 (CA 膜,厚度为 0.13 mm),能完全滤除 UV-C 辐射;CA 膜能透过灯管发射的 UV-B 和部分 UV-A.对照 (CK) 采用相同荧光灯管,用一层 Mylar 薄膜 (厚度为 0.13 mm) 包裹;Mylar 膜能滤除灯管发射的极少量 UV-C 和 UV-B 成分,并能透过部分 UV-A 辐射.田间 UV-B 辐射的处理时间为 8:30—17:30,UV-B 生物有效辐射 (UV-B_{BE}) 根据 Björn 和 Teramura^[22]模型计算,UV-B 处理与对照架下增补的 UV-B_{BE} 分别为 947 和 1.98 J · m⁻² · h⁻¹.

1.2.2 叶绿素荧光参数的测定 采用 FMS-2 便携式脉冲调制荧光仪 (Hansatech 公司,英国),于美丽风毛菊叶片中部避开叶片主脉取左或右半部分,测定光下和暗中的叶绿素荧光效率等参数.

选用开口式荧光探头固定架, 确保叶片测定部位能完全处于照光状态. 以 30 s 间隔连续测定 3 次叶片的最大荧光产率 (F_m') 和稳态荧光产率 (F_s), 之后立即用自制的暗适应密封罩遮盖开口式荧光探头固定架, 继续测定叶片暗恢复 3 min 后的最小荧光产率 (F_0) 和最大荧光产率 (F_m). 暗适应 3 min 后 PS II 最大光化学量子效率以 F_v/F_m 表示, 其中 $F_v = F_m - F_0$. 测定 F_m 和 F_m' 的饱和脉冲光强为 $8000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 0.7 s 脉冲. 测定全部 PS II 反应中心都开放的 F_0 和都关闭的 F_m , 选用无处理的美丽风毛菊叶片, 于太阳落山前用暗适应夹遮光处理为 4~5 h, 天黑后测定. 无环境胁迫且充分暗适应的两基础荧光参数 F_0 和 F_m 用于以下 PS II 稳态光化学效率和荧光猝灭参数的计算. F_0' 以 Oxborough 和 Baker^[23] 经验公式计算: $F_0' = F_0 / (F_v/F_m - F_0/F_m')$; PS II 实际光化学量子效率 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s) / F_m'$; 叶绿素荧光的光化学和非光化学猝灭系数 q_p 和 NPQ 分别由下式计算: $q_p = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')$, $\text{NPQ} = F_m/F_m' - 1$. 以上稳态荧光参数均参照文献^[24-25]的方法计算. 某 PFD 下量子效率的相对限制或光合功能的相对限制用下式^[26]估计: $L_{\text{PFD}} = 1 - \Phi_{\text{PSII}} / 0.83$. 式中, 0.83 表示平均最适量子效率.

1.2.3 叶片净光合速率的测定 在各对照和处理样方架下, 标记叶方位一致和叶龄相近的美丽风毛菊叶片 3~4 枚. 在增补 UV-B 辐射处理的第 10 天, 用 CI-301SP 光合蒸腾测定仪 (CID 公司, 美国) 测定成熟叶片的净光合速率 (P_n) 等光合气体交换参数. 测定气源通过 1 L 的缓冲瓶来自 5 m 开外的 2 m 空中. 分析数据时以 9:30—11:30 之间为主, 并剔除部分有云干扰的测定数值. 测定期间的空气温度为 $(29.8 \pm 3.5) ^\circ\text{C}$, 大气相对湿度为 $(45.5 \pm 9.2) \%$, 光合有效辐射为 $(955 \pm 50) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 大气 CO_2 浓度为 $(280 \pm 18) \mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$.

1.2.4 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), 在每一处理框架下取成熟叶片, 避开叶主脉, 选叶中部的左或右部分直接测量叶片厚度.

1.2.5 环境因子测定和天气状况的分类界定 测定叶绿素荧光参数的同时, 观测并记录即时的天气状况. 其中 PAR 采用美国产 Li-188B 量子辐射计测定, UV-B 辐射用英国产 Macam UV 203 A+B (Scotland, UK) 紫外辐射计测定, 大气相对湿度 (RH) 和空气温度 (T_{air}) 采用 WHM1 型温湿度仪 (天津气象

海洋仪器厂) 测定.

依照天空云层的厚度和分布, 以及对太阳直接辐射光强的影响程度, 将测定时刻的天气状况分为 6 个等级. I 级: 全晴天, 或天空有少量浮云但离太阳的距离较远, 对直接辐射光强几乎无影响; II 级: 太阳周围时有漂浮的薄云, 对直接辐射光强略有影响; III 级: 太阳被稀薄的云层遮挡, 持续时间较长; IV 级: 云层较厚, 能持续遮挡阳光, 但地面阴影依然清晰可辨; V 级: 云层厚, 且持续遮挡阳光, 地面阴影较难辨认; VI 级: 云层很厚, 时有小雨. 试验仅在前 5 类天气状况下进行, 后期数据分析处理时鉴于各个分类之间的界定虽较为清晰, 但判断上常存在一定误差, 故重新归类将 II 和 III 级归为一组, 定为多云; V 和 IV 级归为一组, 定为阴天. 重新界定后各天气状况下 PAR 的范围大致为: 晴天 $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 多云 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 阴天 $< 300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

1.3 数据处理

本文数据选自 2009 年 8 月 1 日至 8 月 15 日连续 15 d 的增补试验. 鉴于试验初期可能存在叶片不适应及后期部分叶片因反复测定易导致衰老等影响, 不同天气下叶绿素荧光参数的定级归类仅选用了试验中期 8 月 4 日到 8 月 10 日的测定数据, 且剔除了部分极不稳定天气状况下的数据.

连续 7 d 测定的每一个数据用数字化标准定级归纳后用 SPSS 11.0 软件进行分析. 采用双因素方差分析 (two-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 比较处理间的差异, 显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$. 用 Excel 软件制图, 图中数据为平均值 \pm 标准误.

2 结果与分析

2.1 增补 UV-B 辐射处理下不同天气类型的环境因子变化

晴天、多云和阴天 3 种天气的环境因子分别选自 2009 年 7 月 23、24 和 26 日的 14:00 左右.

由图 1 可以看出, 短期增补 UV-B 辐射时, 处理 UV-B 和对照两架下的主要环境因子 PAR、UV-B、RH 和 T_{air} 的变化没显著差异; 但不同天气状况之间相应处理架下 (UV-B 或 CK) 具有显著差异. 随 PAR 的降低, 与晴天相比, 多云和阴天天气下 T_{air} 分别有 $8 ^\circ\text{C}$ 和 $16 ^\circ\text{C}$ 的降低, RH 也有较大提高. 晴天、多云和阴天的 UV-B 辐射强度也逐渐降低并呈显著差异; UV-B 处理架下的 UV-B 辐射强度高于对照, 且多云天气下的结果差异显著.

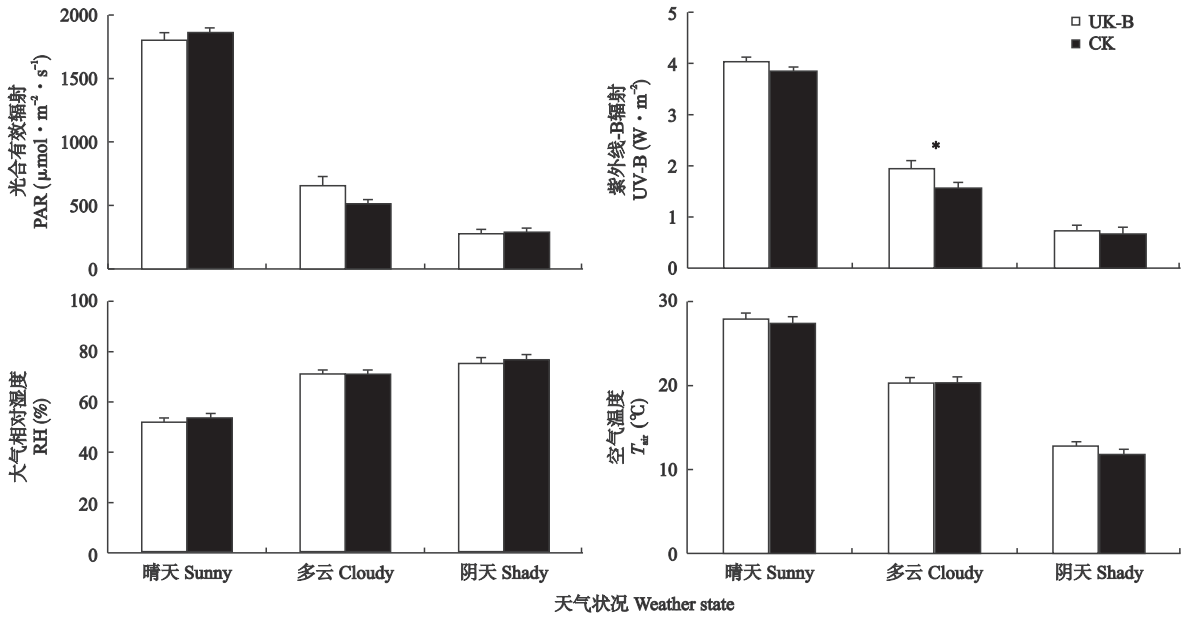


图1 不同天气状况下增补 UV-B 处理中 UV-B 辐射强度和主要环境因子的变化

Fig. 1 Variations of UV-B radiation intensities and main environmental factors in enhanced UV-B treatment under different weather states ($n=15$).

UV-B: 增补 UV-B 辐射处理 Enhanced UV-B treatment; CK: 对照 Control. 下同 The same below. * $P<0.05$.

2.2 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

以自然光为背景的野外试验中,暗适应 3 min 后 PS II 反应中心最大光化学量子效率 (F_v/F_m) 反映了叶片光合机构可逆失活的快速恢复部分。由图 2 可以看出,天气状况是影响 F_v/F_m 的重要因素。不同天气状况下,随 PAR 的降低, F_v/F_m 呈极显著增加。与对照相比,增补 UV-B 辐射处理使 F_v/F_m 呈现降低趋势,说明 UV-B 辐射增强能加剧对光合机构的负影响。

无论增补 UV-B 辐射处理还是对照处理,美丽风毛菊叶片的 PS II 实际光化学量子效率 (Φ_{PSII}) 均随可见光水平的降低而显著升高;且增补 UV-B 辐射处理时不同天气状况下的 Φ_{PSII} 略有增加趋势。

2.3 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

美丽风毛菊叶片的光化学猝灭系数 (q_p) 和非光化学猝灭系数 (NPQ) 在不同天气状况间呈极显著差异;典型天气的归纳分析表明,增补 UV-B 辐射能使 q_p 略有增加,而 NPQ 呈略微降低趋势(图 2)。说明太阳辐射光谱中的可见光成分是影响叶片光化学和非光化学过程的主要因素,UV-B 辐射具有微弱的调节作用。

2.4 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片光合气体交换参数的影响

由表 1 可以看出,与对照相比,经 UV-B 处理后美丽风毛菊净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (E)、气孔导度 (G_s) 和增补 UV-B 处理第 1 天后的叶片厚度均略有增高的趋势,胞间 CO_2 浓度 (C_i) 几乎无差异,而增补 UV-B 处理的第 10 天,叶片厚度显著增加(表 1)。

表 1 增补 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片光合参数和叶片厚度的影响

Table 1 Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic parameters and leaf thickness in leaves of *Saussurea superba* (mean \pm SE)

参数 Parameter	UV-B	CK	P	n
净光合速率 P_n ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	5.46 \pm 0.42	4.90 \pm 0.25	>0.05	12
蒸腾速率 E ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	4.51 \pm 0.62	3.50 \pm 0.71	>0.05	12
叶气孔导度 G_s ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	78.65 \pm 13.37	64.03 \pm 13.81	>0.05	12
胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$)	274.49 \pm 1.26	273.87 \pm 1.28	>0.05	12
叶片厚度 * Leaf thickness (mm)	0.481 \pm 0.005	0.451 \pm 0.009	<0.05	18
叶片厚度 ** Leaf thickness (mm)	0.461 \pm 0.012	0.453 \pm 0.032	>0.05	18

* , ** 分别为试验第 1 天和第 10 天的叶片厚度 Leaf thickness at 1st and 10th days, respectively.

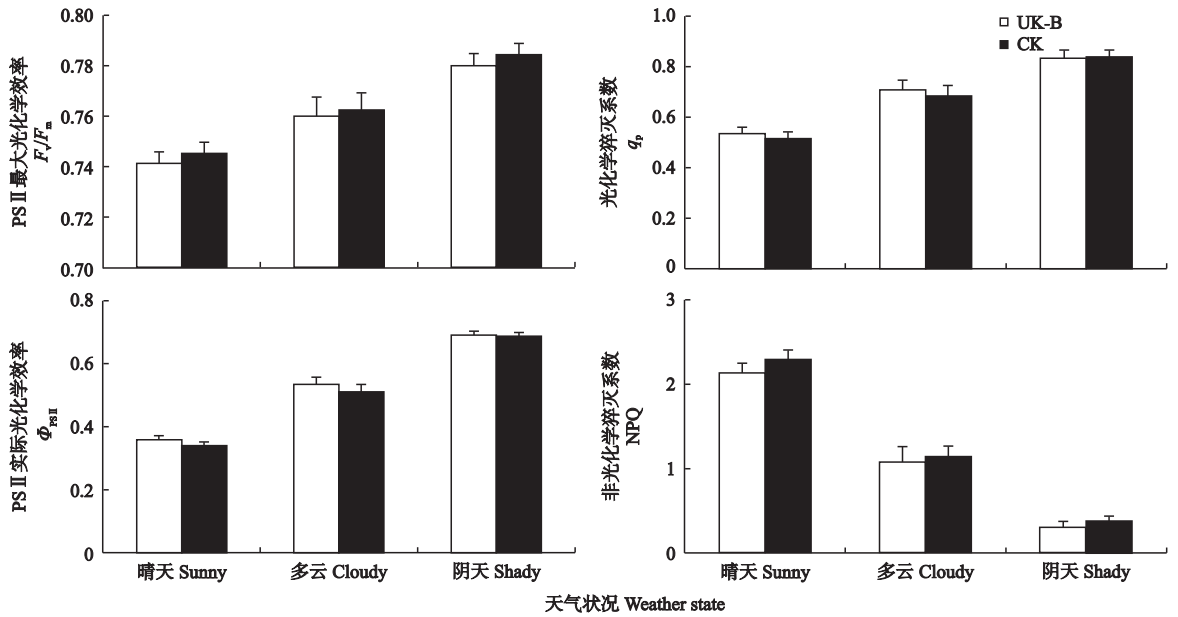


图2 增补 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片 PS II 光化学效率及光化学和非光化学淬灭的影响

Fig. 2 Effects of enhanced UV-B radiation on photochemical efficiency of PS II, photochemical quenching (q_p), and nonphotochemical quenching (NPQ) in leaves of *Saussurea superba*.

说明增补 UV-B 辐射处理有利于叶片光合速率的增加和气孔的开放,也促进了叶片厚度的增加。

2.5 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片量子效率相对限制的影响

量子效率的相对限制(L_{PFD})反映了某一特定光强下光合机构功能的相对受限制程度,与自然光照强度有关.当天气由晴天转为多云以至阴天时,叶片 L_{PFD} 显著降低,说明随可见光的减弱,PS II 电子传递的限制程度也随之减轻.短期增补 UV-B 辐射,尽管 3 种天气下各处理间均无显著差异,增补 UV-B 辐射能略减轻量子效率的相对限制(图 3)。

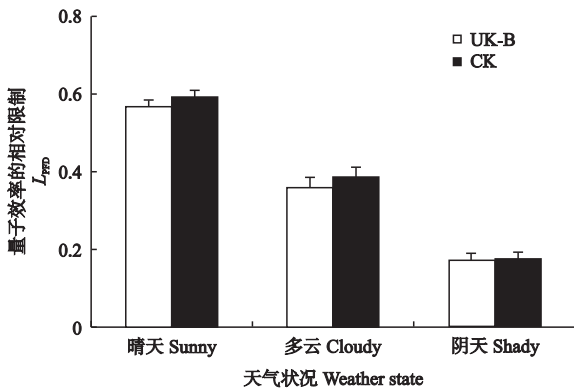


图3 增补 UV-B 辐射处理对美丽风毛菊叶片量子效率相对限制的影响

Fig. 3 Effects of enhanced UV-B radiation on relative limitation of quantum efficiency (L_{PFD}) in leaves of *Saussurea superba*.

3 讨 论

叶绿素荧光分析能快速无损伤地探测光合机构对环境因素的响应,在植物生理生态研究中广泛应用^[27].本文采用准确暗适应 3 min 后的 F_v/F_m 来探测 UV-B 辐射对美丽风毛菊叶片光合机构的潜在影响.3 min 暗适应能保证非光化学淬灭的快相组分完全恢复,但与光合作用光抑制有关的慢相组分以及状态转换的中间相组分,其暗弛豫时间较长,限制着 PS II 电子传递原初醌受体 Q_A 的氧化速率,也制约着 PS II 反应中心光化学量子效率的快速恢复,这在受胁迫影响的植物叶片中尤为显著^[27].因此, F_v/F_m 的变化可在一定程度上反映 PS II 反应中心的失活或损伤程度^[28].图 2 表明,尽管不同天气下各处理和对照间的差异不明显,但与对照相比,UV-B 处理时 F_v/F_m 均呈降低趋势,意味着 UV-B 辐射增强能加剧对 PS II 反应中心的光能转换效率的负影响。

3 种典型天气下除 PAR 和 UV-B 辐射具有显著差异外,RH 和 T_{air} 也有显著变化(图 1).阴天下美丽风毛菊叶片的 F_v/F_m 显著升高(图 2),说明 RH 和低 T_{air} 对 PS II 光化学反应过程的影响较小,也反映了高山植物对低温胁迫的适应性.太阳辐射光谱中可见光成分依然是影响 PS II 光化学反应的主要因素.本试验未观测到多云和阴天时增补 UV-B 辐射会引起 F_v/F_m 明显降低,可能与青藏高原地区晴天较强

的太阳可见光辐射 ($PAR > 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 诱导了光合作用的光抑制甚至光伤害, 减弱了其保护效果有关. 因为光抑制存在时光合机构 PS II 反应中心受损蛋白质的更新会因缺少 DNA 的修复而被阻止^[18-19]. 另一方面, 多云和阴天天气下, 较强 UV-B 辐射诱导的 PS II 受损也可以通过合成 D1 和 D2 反应中心蛋白亚单位得以修复^[17,29]. 因此, 尽管多云和阴天时增补 UV-B 辐射处理会引起 UV-B/PAR 比值的升高, 增加了 UV-B 辐射的潜在负影响^[6], 但由于强 PAR 引起的光抑制相应降低或消失, 所以植物叶片并没有受到额外的伤害^[30].

典型天气下, 美丽风毛菊叶片的 Φ_{PSII} 和 q_p 随 PAR 的降低而升高, 而 NPQ 则呈降低趋势, 增补处理和对照间的差异分别达到显著水平, 说明太阳辐射光谱中可见光波段是影响 PS II 实际光化学效率及光化学和非光化学猝灭的主要因素^[27]. 随 PAR 的降低, Q_A 趋于氧化, PS II 反应中心逐渐开放, 实际原初光能捕获效率提高, 热耗散引起的激发能持续降低. 与对照相比, UV-B 处理 Φ_{PSII} 和 q_p 均增加, 而 NPQ 有降低的趋势 (图 2), 说明增补 UV-B 辐射有利于 PS II 稳态光化学效率的提高. 对此, 本文结合 2 种选择性薄膜的光吸收特性对增补 UV-B 辐射装置的光谱曲线进行了比较分析. 结果表明, 增补 UV-B 辐射处理组中, CA 膜和 UV-B 308 荧光灯管构成的 UV-B 处理发射光谱的范围在 290 ~ 400 nm 之间, Mylar 膜和相同灯管构成的对照的光谱范围在 315 ~ 400 nm 之间 (图 4). 依照国际惯例将二者的光谱曲线分别与一般植物响应曲线进行权重处理后^[22], 其生物有效辐射 UV-B_{BE} 则主要来自 UV-B 处

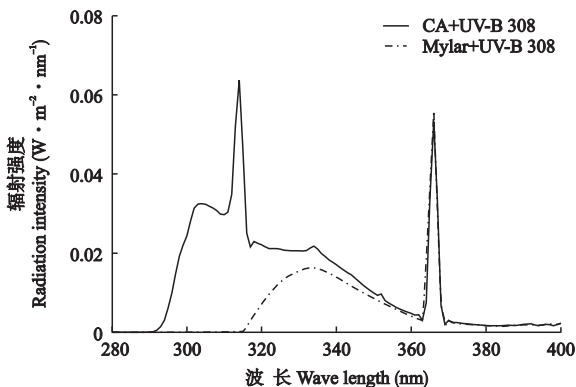


图 4 两种薄膜对 UV-B 辐射光谱的透过性比较

Fig. 4 Permeability comparison of Mylar and CA films to UV-B radiation.

CA+UV-B 308: 纤维素双乙酸酯薄膜和 UV-B 荧光灯管的组合 UV-B 308 lamp covered with CA film; Mylar+UV-B 308: Mylar 薄膜和 UV-B 308 荧光灯管的组合 UV-B 308 lamp covered with Mylar film.

理, 对照中 UV-B_{BE} 仅占增补 UV-B_{BE} 的 0.21%, 说明试验设计完全符合要求. 进一步分析发现, 增补 UV-B 处理组在 315 ~ 360 nm 之间尚有小部分的 UV-A 成分不能完全被对照所匹配. 植物叶片的光谱试验表明, UV-A 波段的辐射能促进叶片气孔开放^[31], 并激活光裂合酶 (photolyase)^[32]. UV-A 辐射能够保护光合机构免于 UV-B 辐射引起的伤害^[17,29]. 本试验结果表明, 增补 UV-B 辐射架下相对较多的 UV-A 成分促进了美丽风毛菊叶片的气孔开张 (表 1), 减少了 CO₂ 气体进入叶片的阻力, 有利于光合作用气体代谢过程, 进而加速了对电子传递产物 ATP 和 NADPH 的消耗; 而光合还原剂的消耗速率是决定 Φ_{PSII} 的主要因素^[27], 能促进 PS II 反应中心的电荷分离, 有利于光合功能的发挥. 这或许是诸多学者在开展野外增补 UV-B 研究时没有观测到 UV-B 辐射增强对光合作用的影响或存在正影响的一个原因之一.

UV-B 处理促进光合机构稳态光化学效率的增加并不能表明 UV-B 辐射对高山植物的光合功能具有促进作用. 试验表明, 增补 UV-B 辐射强度依然对美丽风毛菊叶片的 F_v/F_m 具有潜在的负影响 (图 2). 增补 UV-B 辐射处理时, 美丽风毛菊叶片的光合功能事实上处于抑制和恢复的不断平衡之中. UV-B 处理时相对多的 UV-A 成分有益于叶片气孔的开张, 减少了光合气体代谢的气孔限制; 而叶片厚度的增加可弥补由于光合色素的光氧化或光破坏引起的光合功能的降低. 因此, 鉴于 UV-B 处理时 UV-A 成分相对较多和植物叶片厚度相对增加, 高山植物美丽风毛菊单位叶片面积的 P_n 却呈现一定程度的增加趋势 (表 1), 自然光背景下的 PS II 稳态光化学效率也略有增高 (图 2). 高山植物适应能力在生长发育过程中也逐渐完善, 随叶片的逐渐成熟, 叶表皮层中诱导形成了由类黄酮和衍生多酚类组成的紫外线吸收物质, 为光合机构避免 UV-B 引起的伤害提供了有效的外层屏障^[20]; 叶片中抗氧化系统也趋于健全, 能抵御和修复自然光谱中和人为增补的 UV-B 辐射伤害^[33-34]. 因此, 短期模拟增补 UV-B 辐射处理时, 光合机构的光抑制或光伤害并没有加剧, 作用光下 PS II 反应中心的稳态光化学效率也有提高的可能.

不同天气状况下 3 min 暗适应后 F_v/F_m 的变化表明, 长期生长在青藏高原地区的土著高山植物, 其光合机构的 PS II 光化学效率受 UV-B 辐射的影响, 且具有一定的可逆性, 而且由于诸多有益因素使其

在自然条件下表现各异. 因此, 对于高山植物的 UV-B 适应特性尚需大量细致的室内和室外研究, 尤其在涉及评估对一个生态系统物种多样性的可能影响时更应该关注植株水平的响应. 同时, 野外条件下, 植物常暴露在多种环境因子(如温度、干旱、虫害等)的胁迫中, 环境因子的综合作用也会影响 UV-B 辐射引起的生物学效应, 所以准确快捷的检测手段显得格外重要.

致 谢 瑞典隆德大学教授 Lars Olof Björn 提供纤维素双乙酰胺薄膜和 Mylar 薄膜, 并对野外试验设计给予指导; 英国埃塞克斯大学 Ulrike Bechtold 博士修改英文摘要, 谨此致谢.

参考文献

- [1] van der Leun JC, Tang XY, Tevini M. Environmental effects of ozone depletion: 1994 assessment. *Ambio*, 1995, **24**: 138–142
- [2] Madronich S, Mckenzie RL, Caldwell MM, *et al.* Changes in ultraviolet radiation reaching the earth's surface. *Ambio*, 1995, **24**: 143–152
- [3] Zepp RG, Callaghan T, Erickson D. Effects of increased solar ultraviolet radiation on biogeochemical cycles. *Ambio*, 1995, **24**: 181–187
- [4] Madronich S, Tang XY. Effects of increased solar ultraviolet radiation on tropospheric composition and air quality. *Ambio*, 1995, **24**: 188–190
- [5] Häder DP, Worrest RC, Kumar HD, *et al.* Effects of increased solar ultraviolet radiation on aquatic ecosystems. *Ambio*, 1995, **24**: 174–179
- [6] 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
- [7] Longstreth JD, de Gruijl FR, Kripke ML, *et al.* Effects of increased solar ultraviolet radiation on human health. *Ambio*, 1995, **24**: 153–163
- [8] Andrady A, Amin M, Hamid H, *et al.* Effects of increased solar ultraviolet radiation on materials. *Ambio*, 1995, **24**: 191–196
- [9] Larcher W. *Physiological Plant Ecology*. 2 Ed. New York: Springer-Verlag, 1980: 5–60
- [10] Zhou X-J (周秀骥), Luo C (罗超), Li W-L (李维亮). Changes of total ozone in whole China and its low contents center in Qing-Zang Plateau regions. *Chinese Science Bulletin (科学通报)*, 1995, **40**(15): 1396–1398 (in Chinese)
- [11] Visser AJ, Tosserams M, Groen MW, *et al.* The combined effects of CO₂ concentration and solar UV-B radiation on faba bean grown in open top chambers. *Plant, Cell and Environment*, 1997, **20**: 189–199
- [12] Ziska LH, Teramura AH, Sullivan JH, *et al.* Influence of ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic and growth characteristics in field-grown cassava (*Manihot esculentum* Crantz.). *Plant, Cell and Environment*, 1993, **16**: 73–79
- [13] Fiscus EL, Booker FL. Is increased UV-B a threat to crop photosynthesis and productivity. *Photosynthesis Research*, 1995, **43**: 81–92
- [14] Flint SD, Ryel RJ, Caldwell MM. Ecosystem UV-B experiments in terrestrial communities: A review of recent findings and methodologies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, **120**: 177–189
- [15] 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
- [16] Shi S-B (师生波), Han F (韩发). Light sources for ultraviolet research and simulation of solar ultraviolet-B radiation. *Biotechnology Bulletin (生物技术通报)*, 2006(suppl.): 161–166 (in Chinese)
- [17] Gartia S, Pradhan MK, Joshi PN, *et al.* UV-A irradiation guards the photosynthetic apparatus against UV-B damage. *Photosynthetica*, 2003, **41**: 545–549
- [18] Sicora C, Máté Z, Vass I. The interaction of visible and UV-B light during photodamage and repair of photosystem II. *Photosynthesis Research*, 2003, **75**: 127–137
- [19] Sicora C, Szilárd A, Sass L, *et al.* UV-B and UV-A radiation effects on photosynthesis at the molecular level// Ghetti F, ed. *Environmental UV Radiation: Impact on Ecosystems and Human Health and Predictive Model*. New York: Springer, 2006: 121–135
- [20] Shi S-B (师生波), Shang Y-X (尚艳霞), Zhu P-J (朱鹏锦), *et al.* Effect of enhanced UV-B radiation on photosynthesis and photosynthetic pigments in alpine plants *Saussurea superba*. *Acta Agrestia Sinica (草地学报)*, 2010, **18**(5): 1–8 (in Chinese)
- [21] Shi S-B (师生波), Shang Y-X (尚艳霞), Zhu P-J (朱鹏锦), *et al.* Effects of strong solar UV-B radiation on photosynthesis and photosynthetic pigment contents of *Saussurea superba* on Qinghai-Tibet Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2011, **22**(1): 53–60 (in Chinese)
- [22] Björn LO, Teramura AH. Simulation of daylight ultraviolet radiation and effects of ozone depletion// Young AR, ed. *Environmental UV Photobiology*. New York: Plenum Press, 1993: 41–71

- [23] 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
- [24] Bilger W, Björkman O. Role of the xanthophyll cycle protoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 1990, **25**: 173–185
- [25] 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
- [26] Xu D-Q (许大全). Photosynthetic Efficiency. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 2002; 163–170 (in Chinese)
- [27] Baker NR. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**: 89–113
- [28] Galvez-Valdivieso G, Fryer MJ, Lawson T, *et al.* The high light response in *Arabidopsis* involves ABA signaling between vascular and bundle sheath cells. *The Plant Cell*, 2009, **21**: 2143–2162
- [29] Joshi PN, Ramaswamy NK, Iyler RK, *et al.* Partial protection of photosynthetic apparatus from UV-B-induced damage by UV-A radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, **59**: 166–172
- [30] Paul ND, Gwynn-Jones D. Ecological roles of solar UV radiation: Towards an integrated approach. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, **18**: 48–55
- [31] Negash L, Björn LO. Stomatal closure by ultraviolet radiation. *Physiologia Plantarum*, 1986, **66**: 360–364
- [32] Rupert CS, Tu K. Substrate dependence of the action spectrum for photoenzymatic repair of DNA. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 1976, **24**: 229–235
- [33] Zu YG, Pang HH, Yu JH, *et al.* Responses in the morphology, physiology and biochemistry of *Taxus chinensis* var. *mairei* grown under supplementary UV-B radiation. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2010, **98**: 152–158
- [34] 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

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
