

植物对 UV-B 辐射增强响应的研究进展*

吴杏春 林文雄 郭玉春 梁义元 陈芳育

(福建农林大学 福州 350002)

摘要 分析了大气中臭氧层变薄的现状、原因及光化学机制,阐述了近年来国内外研究紫外线 B 辐射增强对植物生长发育的影响及其适应性机制,指出当前该研究领域存在的问题及今后应加强研究的方向。

关键词 环境问题 紫外线 B 适应性机制

Advance in research on the response of plants to the increased Ultraviolet-B radiation. WU Xing-Chun, LIN Wen-Xiong, GUO Yu-Chun, LIANG Yi-Yuan, CHEN Fang-Yu (Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou 350002), *CJEA*, 2001, 9(3): 52~55

Abstract Based on the analyses of the status, cause and photochemical mechanism of the thinned stratospheric Ozone layer, the recent researches on the effects of the enhanced ultraviolet-B on the development of plants and its adaptive mechanism were reviewed. The problems in this field and its direction to work were further discussed also.

Key words Environmental problems, Ultraviolet-B radiation, Adaptive mechanism

人类活动产生的氯氟烃类和其他化学物质对臭氧层的破坏已成为当今人类面临的最突出的环境问题之一。据报道,全球范围的 O₃ 浓度在过去 20 年中平均减少了 1%~3%,到 2060 年大气臭氧层将减少 16%。大气中 O₃ 减少 1%,地面的生物有效紫外线 B(UV-B, 280~320nm)辐射将增加 2%,地表的紫外线,尤其是 UV-B 的增强对地球上的动、植物以及人类本身均构成严重威胁,抑制 O₃ 层变薄,揭示 UV-B 对生物的影响及制定有效防护对策已成为世界各国面临的重大课题之一。

1 臭氧层 O₃ 减少的原因与光化学机制

臭氧层是平流层中由 O₃ 组成的很薄生物保护层,它是生物在演化过程中形成的,在自然状态下 O₃ 浓度相对稳定,合成与分解处于动态平衡之中,造成 O₃ 耗损的原因一是在自然条件下形成 NO 过程中对 O₃ 的耗损,由细菌产生的 N₂O 扩散到同温层被 OH 氧化或被光解生成 NH₂,后者进一步被氧化成 NO。宇宙射线的电离作用可使 N₂ 产生激发态氮原子 N*,N* 与 O₃ 反应生成 NO 和 O₂;二是人为情况下产生的 Cl₂ 和 NO 对 O₃ 的耗损,这是 O₃ 减少的主要原因,大量使用氟里昂 12 和氟里昂 11 导致这部分卤代甲烷扩散到同温层被光解产生 Cl₂,污水的氯化处理使大气中氯化物增多也引起同温层 Cl₂ 增加,Cl₂ 在催化 O₃ 分解上比 NO 更有效。N₂O 和 NO 在大气中产生途径有飞机尾气散发、施入土壤中的 N 肥经硝化反应产生及核反应在同温层的下部和中部产生的 NO 和 N₂O。

2 植物对 UV-B 辐射增强的响应

对植株形态的影响,Murali N. S. 等^[2]以 6 个黄瓜品种为试验材料研究表明,经 UV-B 处理后 6 个黄瓜品种的高度均显著降低,其减幅最多的可达 40%。林文雄等^[1]研究也认为 UV-B 辐射增强对水稻株高的影响呈负作用,其抑制率因品种不同而异,其中抑制率最高的达 17.8%,最低的为 2.8%。Teramura A. H.^[6]以 70 种不同植物为试验材料,经 UV-B 处理后发现 60%的植物叶面积减小,指出植物对 UV-B 的反应具有种间和种内差异,其中大豆、菜豆、豌豆、豇豆、黄瓜、西瓜等对紫外光极为敏感。Paul W. 等^[7]对 22 个水稻品种的观察结果表明,经 UV-B 处理的水稻叶长、叶面积均显著小于对照,其叶片厚度大于对照处理。有试验表明,UV-B 会导致植物器官生长不匀、根冠比改变、顶端优势被解除等。总之,紫外线辐射对植物形态变化呈不良影响,使植株矮化、叶片变短、叶面积减少、根冠比改变,影响程度因品种和植物类型不同而异。对物质生

* 国家自然科学基金项目(3990046)与教育部优秀年轻教师计划项目资助
收稿日期:2000-11-09 改回日期:2001-03-03

产的影响,1978年Basioun F. M.^[10]发现UV-B对C₃作物的干物质量有极强的抑制效果,但对C₄作物无甚影响。Tevini M.^[11]等在美国北纬29°地区研究UV-B对10种作物产量影响的结果表明,小麦、马铃薯和南瓜分别减产5%、21%和29%,而水稻、花生和玉米产量变化不大。近年来有人用数学模型模拟紫外线对植物物质生产的影响发现,随UV-B辐射强度的增加植物生物量呈负指数下降,并指出这符合种群消亡理论,即 $N_t = N_0 e^{-kt}$ 。对物候期的影响,Johanson U. I. F.等^[12]研究发现,柞属、桦属、山毛属和美国梧桐在UV-B增强辐射下萌芽提前。Flint S. D.等^[13]用体外萌发花粉法证实,UV-B辐射增强对花粉萌发有抑制作用。

3 植物受UV-B辐射增强影响的生理生化基础

植物对外界环境变化的响应是其内部生理生化发生相应变化的结果。因此,在了解植物对UV-B辐射增强响应后必须进一步探讨其内在生理生化基础,以探明其适应性机制。

植物核酸与蛋白质。据报道,UV-B辐射增强使植物核酸和可溶性蛋白质含量降低,植物叶片50%以上的总可溶性蛋白质是1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶,其含量变化很大程度决定植物可溶性蛋白含量。Jordan B. R.等^[14]认为UV-B辐射降低编码Rubisco的mRNA含量,减少Rubisco含量是豌豆叶片可溶性蛋白减少的主要原因。细胞中蛋白质合成速率与编码此蛋白mRNA含量成正比,而决定mRNA含量的主要因素是其在细胞中稳定性。由此推测,UV-B辐射可能主要通过增加mRNA的降解速率降低蛋白的合成速率,最终减少可溶性蛋白含量。此外,UV-B辐射也诱导一些多肽的合成。有研究表明,UV-B可通过影响mRNA转录来影响黄酮合成的关键酶苯基苯乙烯酮合成酶(CHS),从而控制植物色素代谢,这表明UV-B辐射可能在复制、转录和翻译水平上调控植物的基因表达。

细胞膜系统及其氧化系统。植物抗逆性与生物膜结构功能关系密切,UV-B辐射使植物细胞质膜的透性发生变化,其主要原因一是改变植物细胞质膜的酶系统,对黄瓜、水稻、小麦的研究表明,在UV-B辐射增强处理下水稻叶片的O₂产生速率、H₂O₂和MDA含量及膜透性均显著增加,敏感性弱的品种O₂产生速率和膜伤害程度较低,SOD、CAT(过氧化氢酶)和AP(抗坏血酸氧化酶)活性以及抗坏血酸(ASA)含量随UV-B辐射处理时间的延长先增加后降低,表明UV-B辐射可能增强叶片细胞膜质过氧化程度,而其引起的膜活性变化是植物对UV-B辐射增强适应程度的反应;二是改变植物质膜的结构物质,UV-B辐射可导致大豆、黄瓜等植物叶绿体膜结构的破坏,降低质膜的饱和脂肪酸与不饱和脂肪酸比值(即不饱和指数—IUFA)。Wright L. A.等^[15]用培养的烟草细胞吸收Rb⁺和¹⁴C-甘露酸后进行UV-B辐射,结果在外渗液中发现大量Rb⁺但无¹⁴C-甘露酸,因而UV-B辐射可能破坏质膜上某些特定的离子通道,但对细胞整个结构影响不大。

代谢系统。植物的光合作用是物质形成的基础,UV-B辐射对光合系统的影响直接影响植物的形态建成和产量,UV-B辐射对植物的影响因品种不同而异。Van T. K.等^[16]通过对13种植物进行UV-B辐射处理发现,植物净光合速率对UV的反应相差甚大。研究表明,UV-B辐射对光合作用的影响一是破坏反应系统,特别是光系统Ⅱ(PSⅡ)的反应中心,引起光合电子传递效率下降,导致发生光合作用的光抑制,致使叶绿体的放氧活性下降。不少研究表明,UV-B辐射降低叶绿素含量,并使叶绿素a/b值减少,而侯扶江等研究表明叶绿素b降幅大于叶绿素a(说明对捕光色素的破坏较严重),研究结果虽不同,但都反映了UV-B辐射对叶绿素-蛋白质复合物,特别是光合作用中心的破坏作用。Lingakumar等对荧光动力学的研究表明,经UV-B处理后植物Fv/Fm和Fm的半升期(Half-Rising time)降低。Okada M.等^[17]认为光系统Ⅱ反应中心失活是由于叶绿体丢失23kD和33kD蛋白质各1条,而Brandle T. R.等^[18]认为是由于抑制了与光系统Ⅱ联系的电子传递,使希尔反应(Hill reaction)活性下降;二是破坏了光合作用的关键酶——RUBP羧化酶,尤其是它的大亚基(rbcL),从而使其羧化效率下降;三是增加了植物(气孔)对外界环境变化的敏感程度,导致光合作用能力降低,使气孔关闭,并认为这可能是由于保卫细胞钾离子流出导致的膨压下降引起。以上表明UV-B辐射作用使光能转化成化学能的效率下降,从而影响光合速率和光合产物的积累。对作物呼吸作用影响的研究较少且有一些争议,Brandle T. R.等^[18]发现,豌豆经5h UV-B辐射后呼吸作用明显提高。Sisson W. B.等^[19]发现酸模(Rumex patrifolius)经7h UV-B辐射处理后其暗呼吸在第2d即明显增加,且是导致净光合速率下降的原因之一。但Teramura A. H.等^[20]则认为UV-B辐射不影响大豆的呼吸作用,Mansey H. I.等^[21]指出UV-B辐射降低苍耳的暗呼吸,并认为主要是由于UV-B辐射抑制了细胞色素氧化酶的活力而造成。紫外线增强导致作物蒸腾速率下降,Mirecki K. M.等^[22]发现UV-B辐射减少大豆的蒸腾作用主要是通过刺激叶表面气孔关闭,并与植物本身水分状态有关。早年过量的UV-B辐射下大豆的蒸腾、气孔传导率和叶水势无明显异常,而正常年份营养生长期的蒸腾未受UV-B辐射的影响,但生殖生长期则明显降低。也有研究

认为蒸腾速率的降低可能与根系活力受抑有关。Murali N. S. 等^[23]报道,UV-B 辐射影响大豆吸收 P 的速率与施 P 肥的数量有关,施 P 量较高时 UV-B 辐射不影响 P 吸收,反之则有影响。Doughty C. J. 等^[24]发现轮藻(*Chara corallia*)用紫外线照射后,其细胞膜发生极化,膜阻力随之下落。膜结构的损伤使细胞内 Cl^- 、 K^+ 和 Na^+ 大量外渗,离子的主动吸收却不断下降。Zill L. P. 等^[25]发现小麦经 UV-B 辐射处理后,根部细胞 K^+ -ATP 酶活力受抑,据此推测,UV-B 辐射可能破坏了质膜上某些特定离子的通道。黄少白、郑有飞等分别发现 UV-B 辐射增强使水稻、小麦根系活力下降,这可作为 UV-B 辐射抑制根系吸收营养物质的间接证据。

植物内源调节物质。植物的生长调节物质直接影响植物的形态建成和生长发育,Ros J. 等^[26]发现 UV-B 辐射增强使向日葵体内 IAA 含量下降并认为这可能是光氧化导致 IAA 含量下降的原因之一。黄少白等研究表明,UV-B 辐射处理降低 IAA 含量而提高 ABA 含量,并认为 UV-B 辐射对植物生长的抑制可能与体内 IAA 含量有关,而 ABA 含量的升高可能是诱导气孔关闭的原因之一。杨景宏等认为 UV-B 辐射处理小麦后其内源 ABA 和游离脯氨酸含量的增加是植物抵抗 UV-B 胁迫所作出的适应性反应。有研究发现,UV-B 辐射对植物乙烯和多胺的合成有促进作用。

4 植物对 UV-B 辐射的防护及适应性

植物对 UV-B 辐射反应各不相同,但大多形成 1 套适应机制,一方面通过改变形态结构(如叶表腊质层)调节 UV-B 辐射对植物的穿透性,UV-B 辐射的穿透性因物种及叶龄不同而异,UV-B 辐射穿透性最大的是草本双子叶(宽叶)植物,而木本双子叶、牧草、针叶树类依次减少。UV-B 辐射穿透性也随叶片年龄而变,幼叶较成熟叶衰减 UV-B 辐射能力差;另一方面以类黄酮和某些酚醛类化合物为代表的 UV 屏蔽色素如类黄酮和生物碱等能有效防止 UV-B 进入基层组织,自由基和活性氧接收体的增加也可减少 UV-B 辐射的不利影响。而黄少白等^[6]研究发现,水稻是通过吸收 UV 的类黄酮和多胺的积累而不是以提高抗氧化酶的活性来适应 UV-B 辐射增强。植物的另一特点是能修复损伤,在辐射照射下酶类 DNA 光解修复 UV 的诱发产物——环丁啉二聚体(CPDS),可见光和 UV-A 两波段的辐射促进了这种修复。Mirecki K. M. 等^[22]观察发现大豆植株在高剂量 UV-B 照射条件下给予较高的光合光子通量密度(PPFD)时受的伤害要小于同样剂量 UV-B 条件下低 PPFD 处理的伤害,并认为这是由于 PPFD 对紫外线诱发损伤的恢复即光复活作用,该作用普遍存在于生物界中,抗 UV-B 较强的植物品种这种修复能力往往表现也强。

5 UV-B 辐射与其他因子的相互作用

自然界植物很少只受单一压力因子如 UV-B 辐射的作用,而总要对几种因子作出综合响应,UV-B 辐射效应可能被其他因子所改变。如水胁迫,自然条件下水胁迫是常见现象,Sullivan J. H. 等^[27]连续观察发现,当大豆受到水分胁迫时,同样数量的 UV-B 辐射对光合作用和生长无重要影响,说明水分胁迫减缓光合作用和生长因而掩盖了 UV-B 的作用,其原因可能是水胁迫使植物产生了高浓度叶面黄酮醇,它提供了更大的 UV-B 防护能力。Murali N. S. ^[7]等发现大豆在 UV-B 辐射与灌溉条件下,叶面积显著降低,而在干旱条件下减少不明显,这主要是因干旱对叶面积的影响超过紫外光对叶面积的影响。 CO_2 与温度,大气中 CO_2 的增加和全球变暖趋势已受到全球关注。研究表明,植物生长对 UV-B 辐射和大气 CO_2 浓度变化的响应通常是反向的,因而产生了抵消作用的假说,Teramura A. H. 等^[28]研究证实了这种看法,他们发现 CO_2 浓度提高对水稻生长的促进和产量的提高被 UV-B 辐射的增加抵消了,这种影响在小麦中被减弱,而在大豆中无影响,说明仅考虑 CO_2 浓度升高而不顾及 UV-B 辐射对谷物类产量影响可能会估产过高。

6 UV-B 辐射增强对植物影响研究中存在的问题及未来趋势

综上所述,植物对 UV-B 辐射增强的响应机制已有较多研究积累,且多从植株形态结构、细胞结构、光合与呼吸作用系统、细胞保护酶与抗氧化系统、内源激素与多胺代谢系统、紫外线接收蛋白、信号传导及其调控等方面展开,虽已取得一些很有参考价值的研究成果,但仍存在许多不足之处,如所采用的实验方法多与自然条件相差甚远,研究多集中在光合作用和生长发育及其相关的生理生化方面,有关抗性的生理生化机制方面研究尚不够系统深入,大多研究只能作为定性判断。有关植物对 UV-B 遗传响应及分子生物学研究尚不深入,同时实验过程也很少考虑生态系统中其他因子对植物的影响,即多因子协同胁迫研究不多等。未来的研究应着重于改进实验研究方法,加强区域性臭氧层和 UV-B 辐射变化方面的动态监测研究,以便更准确地进行人工模拟条件的研究;深入分析 UV-B 辐射增强对生物系统不同层次生物生长和繁殖的影响及其适应机制,研究农作物抗 UV-B 辐射遗传机理,寻找抗性基因,培育抗 UV-B 辐射优良品种;开展植物对

UV-B 辐射与其他因子如增温、CO₂ 浓度增加、空气污染等多因子协同胁迫的反应研究及植物群体中不同个体竞争性平衡的探讨；深入进行 UV-B 接收蛋白的性质与功能、信号传导、相关基因的分离与调控等分子生态学研究，这对进一步揭示其遗传与生化机制有着重要的理论意义。

参 考 文 献

- 1 林文雄等. 水稻对 UV-B 辐射增强的抗性遗传及其生理生化特性研究. 应用生态学报, 1999, 10(1): 31~34
- 2 侯扶江等. 田间增加紫外线辐射对大豆幼苗生长和光合作用的影响. 植物生态学报, 1998, 22(3): 256~261
- 3 郑有飞等. 作物对太阳紫外线辐射增加的生物效应及其评估. 应用生态学报, 1996, 7(1): 107~109
- 4 杨景宏等. 增强 UV-B 辐射对小麦叶片内源 ABA 和游离脯氨酸的影响. 生态学报, 2000, 20(1): 39~42
- 5 黄少白等. 紫外光 B 辐射增强对水稻叶片内 IAA 和 ABA 含量的影响. 植物学报, 1998, 5(增): 87~90
- 6 黄少白等. 水稻对紫外光 B 辐射增强的生化适应机制. 作物学报, 1998, 24(4): 464~469
- 7 Johanson U. I. F., Carola Gehrke 等. 增强的紫外线 B 辐射对副极地至南灌丛生态系统的影响. 人类环境杂志, 1995, 24(2): 106~111
- 8 Teramura A. H. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants. Plant Physiol., 1983, 58: 415
- 9 Paul W., et al. Intraspecific variation in sensitivity to UV-B radiation in rice. Crop Sci., 1993, 33: 1041~1046
- 10 Bastoun F. M., et al. Some morphological and biochemical characteristics of C₃ and C₄ plants irradiated with UV-B. Plant Physiol., 1978, 42: 29
- 11 Tevini M., Teramura A. H. UV-B effects on terrestrial plants. Photochem Photobiol., 1989, 50: 479
- 12 Murali N. S., Teramura A. H. Intraspecific differences in cucumis sativus sensitivity to UV-B radiation. Plant Physiol., 1986, 68: 673
- 13 Flint S. D., Caldwell M. M. Partial inhibition of in vitro pollen germination by simulated solar UV-B radiation. Ecol., 1984, 65: 792
- 14 Jordan B. R., et al. Reduction in cab and psb A RNA transcripts in response to supplementary-b. Feder Europ. Biochem Soc., 1991, 284: 5~8
- 15 Wright L. A., Murphy T. M. Ultraviolet radiation-stimulated efflux of 86-rubidium from cultured tobacco. Cell, Plant Physiol., 1978, 61: 434
- 16 Van. T. K., et al. Effects of UV-B radiation on net photosynthesis of some crop plants. Crop Science., 1976, 16: 715
- 17 Okada M., Kitojima M., Budler W. L. Inhibition of photosystem 1 and photosystem 2 chloroplasts by UV radiation. Plant Cell Physiol., 1976, 17: 35
- 18 Brandle T. R., et al. Net photosynthesis electron transport capacity and ultrastructure of pisum sativum exposed to ultraviolet B radiation. Plant Physiol., 1977, 60: 165
- 19 Sisson W. B., Caldwell M. M. Photosynthesis dark respiration and growth of rumex patiented exposed to ultraviolet irradiance (288~315nm) simulating to a reduced atmospheric ozone column. Plant Physiol., 1976, 38: 563
- 20 Teramura A. H., et al. Effects of UV-B radiation on soybean 2. Plant Physiol., 1980, 65: 453
- 21 Mansey H. I., Salisbury F. B. Biochemical response of xanthium leaves to ultraviolet radiation. Radia Bot., 1971, 11: 386
- 22 Mirecki K. M., Teramura A. H. Effects of ultraviolet-B irradiation on soybean. Plant Physiol., 1984, 74: 475
- 23 Murali N. S., Teramura A. H. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean V1: influence of phosphorus nutrition on growth and flavoid content. Plant Physiol., 1985, 63: 413
- 24 Doughty C. J., Hope A. B. Effects of ultraviolet radiation on the plasma membranes of chara corallina. Aust J. Plant Physiol., 1976, 3: 677
- 25 Zill L. P., Tolbert N. E. The effect of ionizing and ultraviolet radiation on photosynthesis. Arch Biochem Biophys., 1985, 76: 196
- 26 Ros J., Tevini M. J. Interaction of UV radiation and IAA during growth of seedlings and hypocotyl segment of sunflower. Plant Physiol., 1995, 146: 295~302
- 27 Sullivan J. H., Teramura A. H. Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and draught on photosynthesis and growth in soybean. Plant Physiol., 1990, 92: 141~146
- 28 Teramura A. H., et al. Interaction of elevated ultraviolet-B radiation and CO₂ on productivity and photosynthetic characters of wheat, rice and soybean. Plant Physiol., 1990, 94: 470~475

· 更 正 ·

因东新印刷厂工作失误，将本刊 2001 年第 2 期第 49 页何华勤、林文雄先生“水稻化感作用潜力研究初报”一文中图 2“化感水稻浸提液对不同密度稗草的影响”排错，谨此向该文作者和读者致歉。现将该文图 2 更正如右图。

本刊编辑部

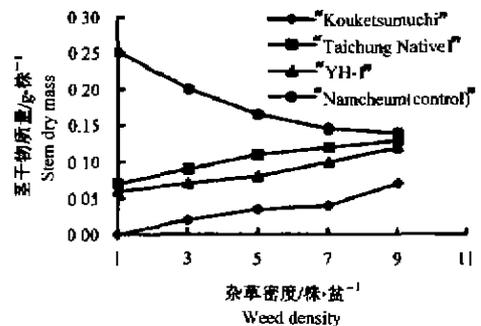


图 2 化感水稻浸提液对不同密度稗草的影响
Fig 2. Effect of allelopathic rice extracts on the target barnyardgrass under different densities.