增强 UV-B 辐射和 SO₂ 作用下植物光合 响应及其相对抗性

孙振令 彭长连 孙梓健 陈贻竹*

(中国科学院华南植物研究所 广州 510650)

摘 要 研究了 20 种野外生长的树种在增强 UV-B、NaHSO₃ 的作用下,它们的光合作用响应及其对这两种胁迫的抗性。研究结果表明,这些植物的抗性可分为抗性强、抗性中等和敏感 3 种类型。UV-B、NaHSO₃ 以及 UV-B + NaHSO₃ 3 种处理与这些植物光合作用受抑制程度呈现良好的线性关系,说明这些植物在防御 UV-B 和 NaHSO₃ 伤害的能力方面有一致性,没有种的特异性。结果还表明,在这些植物中 NaHSO₃ 增强了 UV-B 对它们的抑制作用,敏感类型植物尤为明显。

关键词 光合作用 UV-B SO₂ 叶绿素荧光

PHOTOSYNTHETIC RESPONSES OF PLANTS TO SUPPLEMENTARY UV-B RADIATION AND SULFITE AND THEIR RESISTANCES

SUN Zhen-Ling PENG Chang-Lian SUN Zi-Jian and CHEN Yi-Zhu*

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract The increase in UV-B radiation and airborne SO₂ has become a serious environmental issue. In this paper the photosynthetic responses of 20 species of common tropical and subtropical greening trees to supplementary UV-B radiation and/or SO₂ (simulated by sulfite solution) were studied. Trees were grown under natural conditions in the South China Botanic Garden. The relative resistances of these trees were estimated through the photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics. Leaves were collected from the canopy of the 20 species and treated with UV-B radiation, NaHCO₃ and UV-B + NaHCO₃ for 72 h in the laboratory. Photosynthetic O₂ evolution rate of these isolated leaves was then measured by leaf disc oxygen electrode system (Hansatech, King's Lynn, UK), and their fluorescence emission (F_v/F_m) was tested using a PAM-Fluorometer (Walz, Effeltrich, Germany). Results showed that these plants can be classified into three types: high resistance, medium resistance and sensitive according to their resistant abilities to supplementary UV-B and/or SO₂. They further showed that the UV-B radiation damage to the trees could be enhanced by treatment with SO₂. The inhibition induced from a single stress factor, SO₂ or UV-B, had a positive relationship with that from combined factors, UV-B + NaHCO₃, in these tested trees. The response of chlorophyll fluorescence characteristics of these trees to environmental stress and applications of this technique for studying forest ecology, environmental physiology and stress physiology were also discussed.

Key words UV-B Radiation, SO₂, Photosynthesis, Chlorophyll fluorescence

太阳辐射的紫外光根据波长不同可分为 UV-A (320~390 nm)、UV-B (280~320 nm) 和 UV-C (小于 280 nm) 3 个波段。其中,UV-B 达到一定剂量时会对生物造成危害。氟氯烃化合物和哈龙等卤族化合物的大量使用,是破坏大气臭氧层的主要原因。由于臭氧层可以部分吸收 UV-B 使到达地表的 UV-B 量减少,所以,对臭氧层破坏最直接的影响,就是使到达地表的 UV-B 辐射剂量增高(孙振令等,2000)。研

究者通常用比太阳辐射中的 UV-B 要高的剂量来处理植物,以研究对植物的伤害。人们把这种提高剂量的 UV-B 称为增强 UV-B 辐射。

增强 UV-B 辐射对植物的影响是十分广泛的 (Jordan *et al.*, 1992; Jansen *et al.*, 1998)。UV-B 抑制光合作用是通过 PS II 原初部位水裂解酶系统的破坏引起的 (Renger *et al.*, 1989)。由于 UV-B 的这种作用对植物生长发育产生重大影响,如使玉米

的干重减少、叶面积降低(Correira 等 ,1998);大豆根、茎、叶受抑制导致植株矮化(杨志敏等 ,1996)。Barnes 等(1990)发现 UV-B 对营养器官的抑制作用在单子叶植物中比在双子叶植物中更明显。另外 ,UV-B 还对植物体内的酶系统产生影响 ,如降低抗氧化酶的活性(Rao *et al.* ,1996) ,对色素系统的某些成分 ,如对类黄酮产生影响 ,使之含量增加(Cen & Bornman ,1990)。最近 ,人们注意到 UV-B 辐射增强会造成对植物种群结构、生物多样性(Teramura & Sullivan ,1994 ;Björn ,1996)的影响。例如 ,单子叶和双子叶植物的叶片长度、茎节间长度和侧枝数量对增强 UV-B 辐射的响应不一样(Barnes *et al.* ,1990)。这一结果会最终导致整个林冠结构发生改变。同样 ,在一个群落中由于不同类型的植物处在不同的空间位置上 ,它们所接受的辐照的程度不一样 ,也会使它们对 UV-B 产生不同的响应。工业污染区附近生长的植物叶片 UV-B 吸收化合物的含量呈现增高与降低两种变化(林植芳等 ,1998)。

大气中的 SO_2 可以直接通过气孔进入叶肉细胞 ,所以 ,凡处在有利于气孔开放条件下的植物比处在不利于气孔开放条件的植物更容易受到 SO_2 的伤害(孙振令等 ,2000)。 SO_2 在大气中也能与水反应生成硫酸 ,然后与氮氧化物形成硝酸和亚硝酸。这种酸性降雨对生态环境会造成严重伤害。受到伤害的植物表现出叶的萎蔫、失绿 ,出现坏死斑。 SO_2 还影响植物的光合器官及其功能 ,如叶绿体膨胀、酶活性的抑制、色素的破坏、光合速率下降 ,PS II 电子传递活性降低等(Sanz *et al.* ,1992 ;孙振令等 ,2000)。

有关 UV-B 或 SO_2 对植物胁迫的研究通常是在单因子处理下进行的 ,这些研究的结果虽然为了解 UV-B 或 SO_2 对植物的生理生态效应及作用机理提供了许多有益证据 ,但是 ,在自然条件下植物面对的都是综合因子的作用 ,因此 ,它对复合因子处理的响应比对单因子处理的响应要更接近真实。工业化的进程使植物的生境破坏日趋严重 ,研究 UV-B 和 SO_2 复合作用也将显得更加重要。目前国内关于 UV-B 或 SO_2 对木本植物的生理效应研究多集中在温带植物和农作物 ,对热带亚热带树种研究不多 ,UV-B 和 SO_2 对木本植物的复合效应则更少。本文研究了 20 种常见的热带亚热带绿化乔木的光合作用和叶绿素荧光特性对增强 UV-B 或 SO_2 以及这两种胁迫因子综合作用的响应 ,可为森林生态学、环境生理学的研究和建立抗性树种筛选模式提供基础知识。本文还比较详细地讨论了叶绿素荧光技术在森林生态学上

的应用和具体的技术分析。

1 材料和方法

1.1 植物材料

供试验用的材料均为 C_3 木本植物 ,它们生长在华南植物园小青山(广州 $23^\circ 08' \text{N}$)。 20 种植物分属 12 科 ,20 属 ,大部分分布于热带亚热带地区。树龄从 2 年至 12 年不等(表 1)。

1.2 处理条件

早上 8:00 ~ 9:00 点钟采取树冠上层成熟叶片 ,用于叶绿素荧光和光合放氧测定。叶片洗净后打成叶圆片(直径 17 mm) ,漂浮在磷酸缓冲液(pH 值 7.5)液面上。这些叶片分成两组 ,对照组置于光量子流密度(PFD)为 $45 \mu\text{mol photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的白光下 ;处理组则用相同强度的 PFD 加上 UV-B 辐照照射 ,或者加上 NaHSO_3 处理 ,或加上 NaHSO_3 + UV-B 辐照处理。实验在 1998 年冬天及 1999 年夏天各进行一次测定 ,每组测定重复 3 次。采样避免在阴雨天进行。

1.3 UV-B 处理

装有 3 支 UV-B 灯管(北京电光源研究所)的培养架作辐射处理用 ,用日光灯管作对照。调节样品放置高度以取得所需光强。处理样品的 UV-B 辐照光强为 $16 \mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$,处理时间 72 h。 UV-B 辐射强度用紫外辐照计(北京师范大学光电仪器厂) ,PFD 强度用光量子计(Model Licor-185B)测定。

1.4 SO_2 处理

以 NaHSO_3 溶液浸泡叶片作为 SO_2 的胁迫模式 ,以代替 SO_2 气体熏蒸处理(刘愚等 ,1980)。叶圆片被浸泡在浓度为 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHSO_3 (pH = 4.9)的缓冲溶液中 72 h。

1.5 UV-B + SO_2 处理

用 NaHSO_3 溶液浸泡叶片并同时照射强度为 $16 \mu\text{W} \cdot \text{cm}^2$ 的 UV-B。处理时间为 72 h。

1.6 光合作用放氧速率、叶绿素荧光测定

1.6.1 光合放氧速率的测定

用叶圆片氧电极(Leaf disc oxygen electrode , Hansatech , King 's Lynn , UK)测定叶片在 CO_2 饱和条件下的放氧速率(P_n) ,光强为 $1250 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.6.2 叶绿素荧光测定

叶绿素荧光发射与光合器官的生理状况有复杂的相关性 ,因此研究者常把它作为研究环境胁迫对光合器官伤害的内在响应的探针(Krause ,1984 ;陈贻

竹等,1995 ;夏丽等,2000)。在诸多的荧光参数中 F_v/F_m 是一个重要的研究植物胁迫响应的荧光参数。在正常情况下,健康的 C₃ 和 CAM 植物叶片的 F_v/F_m 值稳定在 0.80 ~ 0.83(Björkman & Demmig , 1987)。完整植物叶片的叶绿素荧光发射是在常温下用脉冲调制荧光仪(PAM , Walz , Effeltrich , Germany)测定的(Schreiber *et al.* , 1986)。叶片首先在光强小于 1 $\mu\text{mol photon}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的弱测量光的诱导下产生暗荧光或原初荧光(F_0),然后,在光强大于 4 000 $\mu\text{mol photon}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和闪光下产生最大荧光(F_m)。根据 Schreiber 等(1986)的方法计算 PS II 光化学效率 F_v/F_m , 其中 $F_v = F_m - F_0$ 。通常人们测定的 F_v/F_m 有两种状态。一种是在光诱导过程中通过将叶片放在黑暗中大约 10 min ,消除(或弛豫)由于光照建立的穿类囊体膜的质子梯度而产生的能量猝灭(qE)和由于状态转移(状态 I 和状态 II)引起的猝灭(qT),在这种状态下测得的称为光诱导过程中的 F_v/F_m (光)。此时的 F_v/F_m 反映在慢的可逆或不可逆猝灭过程中相对稳定的 PS II 光化效

率。另一种是经过长时间的黑暗适应(往往是将叶片黑暗过夜)弛豫所有慢可逆过程所引起的猝灭,即所有的 PS II 反应中心都被还原的情况下测定的值, F_v/F_m (暗),它代表在所指定的条件下真实的 PS II 的光化效率(Ruban & Horton , 1995 ;夏丽,2000)。

1.7 叶绿素含量测定

以 80% 丙酮研磨提取叶绿素,在 652 nm 下测光密度,按 Arnon(1949)公式计算叶绿素含量。

2 实验结果

2.1 植物的光合与叶绿素荧光特性

表 2 列出了处理前这 20 种植物的 P_n 和 F_v/F_m 。从这些结果可以看出,各种植物的光合放氧速率具有十分明显的差异,这种种间遗传背景上的差异,也反映在它们对温度的敏感性上。如,火力楠(*Michelia macclurei*)、尖叶杜英(*Elaeocarpus aiculayus*)、调羹树(*Heliciopsis lobate*)、百油树(*Melaleuca viridiflora*)、木花生(*Madhuca pasquieri*)、铁刀木(*Cassia siamea*)、海南蒲桃(*Syzygium cumini*)、柏力木

表 1 植物材料
Table 1 The plant materials

种名 Species	所属科 Families	树龄 Age (a)	分布 Distribution
火力楠 <i>Michelia macclurei</i> var. <i>sublanea</i>	木兰科 Magnoliaceae	6	产亚热带温带,两广及越南北部有分布 Subtropical , temperate area and Guangdong , Guangxi in China , North of Vietnam
伯力木 <i>Brexia madagascariensis</i>	虎耳草科 Saxifragaceae	12	产热带亚热带,我国西南及台湾有分布 Tropical and sub- tropical
东京油楠 <i>Sindora tookinensis</i>	云实科 Caesalpinaceae	6	分布亚洲和非洲的热带 Tropical of Asia and Africa
油榄仁 <i>Terminalia bellirica</i>	使君子科 Combretaceae	6	产于热带地区 Tropical
肖蒲桃 <i>Acmena acuminatissima</i>	桃金娘科 Myrtaceae	6	我国东南部有分布 Southeast in China
调羹树 <i>Heliciopsis lobate</i>	山龙眼科 Proteaceae	6	广东云南有分布 Guangdong and Yunnan in China
尖叶杜英 <i>Elaeocarpus aiculatus</i>	杜英科 Elaeocarpaceae	3	产热带亚热带 Tropical and Sub- tropical
海南蒲桃 <i>Syzygium cumini</i>	桃金娘科 Myrtaceae	2	产热带,广东云南有分布 Tropical , Guangdong and Yunnan in China
鸡蛋花 <i>Plumeria rubra</i>	夹竹桃科 Apocynaceae	6	原产美洲,我国南部有分布 American , South China
拟单性木兰 <i>Parakmeria yunnanensis</i>	木兰科 Magnoliaceae	2	我国东南西南有分布 Southeast and Southwest in China
白油树 <i>Melaleuca viridiflora</i>	桃金娘科 Myrtaceae	6	原产大洋洲 Australia
仪花 <i>Lysidice rhodostegia</i>	云实科 Caesalpinaceae	6	我国两广、云南有分布 Guangdong and Guangxi in China
桉叶安息香 <i>Styrax suberifolius</i>	安息香科 Styracaceae	6	产热带亚热带 Tropical and Sub- tropical
阴香 <i>Cinnamomum burmannii</i>	樟科 Lauraceae	6	产亚洲东南部 Southeast in Asia
铁刀木 <i>Cassia siamea</i>	云实科 Caesalpinaceae	2	原产印度、缅甸、泰国一带,我国南方有栽培 India , Burma , Thailand , South in China
牛乳树 <i>Mimusops elengi</i>	山榄科 Sapotaceae	3	热带,我国西南 Tropical , Southwest in China
木花生 <i>Madhuca pasquieri</i>	山榄科 Sapotaceae	2	分布于我国西南和南部 Southeast and South in China
红胶木 <i>Tristania conferta</i>	桃金娘科 Myrtaceae	6	原美洲热带 Tropical in American
紫绣球 <i>Tabebuia rosa</i>	紫葳科 Bignoniaceae	3	分布热带地区 Tropical
云南石梓 <i>Gmelina arborea</i>	马鞭草科 Verbenaceae	6	我国西南南部有分布 Southwest and South in China

表 2 20 个树种在冬季和夏季的叶绿素荧光参数和光合放氧速率
Table 2 Chlorophyll fluorescence parameters and net photosynthesis rate of 20 tree species in winter and summer

种名 Species	F_v/F_m			$P_n(\mu\text{molO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	
	1998 年冬季(光) Winter(light) in 1998	1999 年夏季(光) Summer(light) in 1999	(暗) (Dark)	1998 年冬季 Winter in 1998	1999 年夏季 Summer in 1999
1. 火力楠 <i>Michelia macclurei</i> var. <i>sublanea</i>	0.771 ± 0.018	0.743 ± 0.024	0.835 ± 0.005	13.2 ± 0.7	21.6 ± 0.6
2. 东京油楠 <i>Sindora tookinensis</i>	0.762 ± 0.011	0.686 ± 0.015	0.826 ± 0.006	13.0 ± 0.6	10.6 ± 0.6
3. 尖叶杜英 <i>Elaeocarpus aiculatus</i>	0.691 ± 0.022	0.717 ± 0.018	0.819 ± 0.008	7.5 ± 0.5	21.5 ± 0.9
4. 红胶木 <i>Tristania conferta</i>	0.656 ± 0.005	0.667 ± 0.026	0.812 ± 0.004	18.0 ± 0.8	15.5 ± 0.4
5. 仪花 <i>Lysidice rhodostegia</i>	0.777 ± 0.002	0.704 ± 0.015	0.791 ± 0.008	15.0 ± 0.7	15.7 ± 0.6
6. 调羹树 <i>Heliciopsis lobate</i>	0.786 ± 0.021	0.659 ± 0.035	0.817 ± 0.006	5.6 ± 0.3	15.6 ± 0.8
7. 白油树 <i>Melaleuca viridiflora</i>	0.723 ± 0.011	0.710 ± 0.025	0.820 ± 0.005	15.3 ± 0.6	38.9 ± 2.9
8. 牛乳树 <i>Mimusops elengi</i>	0.708 ± 0.012	0.679 ± 0.008	0.827 ± 0.007	25.1 ± 0.9	20.5 ± 2.1
9. 拟单性木兰 <i>Parakmeria yunnanensis</i>	0.654 ± 0.012	0.722 ± 0.013	0.803 ± 0.011	13.1 ± 0.6	15.7 ± 0.9
10. 肖蒲桃 <i>Acmena acuminatissima</i>	0.662 ± 0.028	0.743 ± 0.024	0.815 ± 0.013	11.5 ± 0.8	13.1 ± 0.6
11. 木花生 <i>Madhuca pasquieri</i>	0.723 ± 0.031	0.679 ± 0.029	0.811 ± 0.004	6.6 ± 0.9	18.6 ± 1.2
12. 铁刀木 <i>Cassia siamea</i>	0.733 ± 0.023	0.661 ± 0.024	0.832 ± 0.006	19.2 ± 1.2	38.6 ± 2.6
13. 油榄仁 <i>Terminalia bellirica</i>	0.728 ± 0.023	0.704 ± 0.014	0.823 ± 0.009	16.5 ± 1.4	21.2 ± 1.3
14. 紫绣球 <i>Tabebuia rosa</i>	0.660 ± 0.019	0.728 ± 0.016	0.789 ± 0.011	13.0 ± 1.2	15.7 ± 1.0
15. 栓叶安息香 <i>Styrax suberifolius</i>	0.715 ± 0.019	0.779 ± 0.016	0.814 ± 0.008	10.0 ± 0.7	11.9 ± 0.6
16. 云南石梓 <i>Gmelina arborea</i>	0.708 ± 0.023	0.757 ± 0.008	0.833 ± 0.015	30.5 ± 1.3	37.5 ± 2.5
17. 海南蒲桃 <i>Syzygium cumini</i>	0.698 ± 0.004	0.711 ± 0.019	0.785 ± 0.008	9.9 ± 0.6	23.7 ± 1.7
18. 伯力木 <i>Brexia madagascariensis</i>	0.684 ± 0.012	0.685 ± 0.009	0.814 ± 0.006	20.5 ± 1.4	35.3 ± 1.8
19. 鸡蛋花 <i>Plumeria rubra</i>	0.709 ± 0.018	0.742 ± 0.022	0.828 ± 0.007	13.9 ± 0.8	24.3 ± 1.6
20. 阴香 <i>Cinnamomum burmannii</i>	0.774 ± 0.011	0.649 ± 0.008	0.831 ± 0.009	22.5 ± 1.1	27.4 ± 1.9

(*Brexia madagascariensis*)和鸡蛋花(*Plumeria rubra*),夏天的 P_n 值都大于冬天,有些甚至要高出 2 ~ 3 倍,而另一些种的 P_n 则对温度不敏感,如,东京油楠(*Sidora tookinensis*)、牛乳树(*Mimusops elengi*)、红胶木(*Tristania conferta*)、肖蒲桃(*Acmena acuminatissima*)、紫绣球(*Tabebuia rosa*)、栓叶安息香(*Styrax suberifolius*)。

PS II 反应中心光化学效率, F_v/F_m (暗),在正常条件下是个稳定的常数。测定结果表明,20 种植物 F_v/F_m (暗)的平均值在 0.816 ± 0.014 左右(表 2)。如果存在其它胁迫因子,PS II 的光化学效率就始终会在一个较低的水平上运转或使反应中心受到严重伤害,弛豫过程将会非常缓慢或者完全不能恢复。

早上当太阳升起时,有许多原因会引起 F_v/F_m 下降,如植物的 CO₂ 固定、环境的影响和光保护机制的启动(如叶黄素循环)(Demmig-Adams,1992)等,因此各种植物的 F_v/F_m (光下)值是不同的。表 2 所列的各种植物的 F_v/F_m (光)值是在早上 8 点到 9 点采样并黑暗 10 min 测得的。

2.2 UV-B 和/或 SO₂ 作用下 PS II 原初光化学效率 F_v/F_m 的变化

图 1 表示各种树种的叶片经胁迫处理后测定的 F_v/F_m (光)相对于处理前稳定的 F_v/F_m (暗)的百

分数。UV-B、NaHSO₃ 和 UV-B + NaHSO₃ 3 种处理均使这些树种的 F_v/F_m 有不同程度的下降,降幅在 2% ~ 40% 不等。如果将这 20 种植物按 F_v/F_m 对双胁迫因子 UV-B + NaHSO₃ 的敏感程度依次排列(图 1),它们大致可分为如下 3 种类型:1)对这 3 种处理都不敏感的(抑制率小于 10%),如火力楠、伯力木、东京油楠和油榄仁,其中火力楠抗性最强。2)对这 3 种处理都敏感的,如木花生、红胶木、紫绣球和云南石梓,其中云南石梓抗性最弱。3)中间类型,它们的上、下限与上面两种类型没有明显的界限。结果还表明,夏季测定的植物对 UV-B + NaHSO₃ 处理敏感程度的次序与在冬季测定的结果有些不同,出现变动的主要发生在中间类型(图 1A、B),而且这些植物对这 3 种胁迫处理敏感与否与它们光合能力的强弱和光合能力对温度的敏感无关(表 2、图 1)。

结果表明,当对植物进行双因子 UV-B 和 NaHSO₃ 处理时,抑制的程度通常会比单因子要大。人们把一种胁迫因子会增加另一种胁迫因子对植物的抑制作用称为增效作用。在本实验中,NaHSO₃ 增加 UV-B 对这些植物的抑制作用,主要发生在部分中间类型和对这两种因子抗性较弱的树种中。如拟单性木兰、铁刀木、仪花、阴香和云南石梓(图 1)。

图1 NaHSO₃、UV-B 和 NaHSO₃ + UV-B 对 20 种植物 *F_v/F_m* 的抑制作用(A :1999 年夏, B :1998 年冬)
Fig.1 The inhibition of NaHSO₃, UV-B, and NaHSO₃ + UV-B to *F_v/F_m* in 20 plant species in summer (1999, A) and winter (1998, B)
1~20: 同表 2 See Table 2

实验结果还表明,对 UV-B 抗性强的树种对 NaHSO₃ 和叠加因子的抗性也强,反之亦然。因此,在这些树种中 UV-B + NaHSO₃对 *F_v/F_m* 和 UV-B 对 *F_v/F_m* 的抑制之间就存在很好的正相关, *R*² 值为 0.847 6。同样,NaHSO₃对 *F_v/F_m* 和 UV-B 对 *F_v/F_m* 的抑制之间也有很好的正相关, *R*² 值为 0.919 6 (图 2A)。冬季测定的这种相关性可能由于低温的原因而有所降低,但相关性还是显著的。 *R*² 值分别为 0.527 4 和 0.512 0 (图 2B)。

2.3 UV-B 和/或 SO₂ 作用下净光合速率(*P_n*)的变化

UV-B、NaHSO₃ 和(UV-B + NaHSO₃) 3 个处理均使各树种的净光合速率下降。1999 年夏季,3 种处理下各树种的 *P_n* 下降的幅度在 5% ~ 60% 之间,而 1998 年冬季在 2% ~ 40% 之间。这些处理对 *P_n* 的抑制也与对 *F_v/F_m* 的抑制一样,根据这些树种对光合速率的抑制程度,可以将它们分成 3 种相同的类型(图 3A、B)。从图中可以看出,UV-B + NaHSO₃ 对净光合速率的抑制也起着增效作用,增效作用主要发生在抗性弱的树种中,但没有像对 *F_v/F_m* 抑制那样明显。在 UV-B + NaHSO₃ 对 *P_n* 和 UV-B 对 *P_n* 的抑制之间、NaHSO₃ 对 *P_n* 和 UV-B 对 *P_n* 的抑制之间都成很好的正相关,夏天和冬天测定值的相关性分别为 *R*² = 0.893 4, 0.830 2 和 *R*² = 0.595 7, 0.861 6 (图 4A、B)。

图2 UV-B + NaHSO₃ 或 NaHSO₃ 和 UV-B 对 *F_v/F_m* 的抑制之间的关系
Fig.2 The relationship between inhibition of UV-B + NaHSO₃ or NaHSO₃ and UV-B to *F_v/F_m*
A :1999 夏 Summer in 1999 B :1998 冬 Winter in 1998

对 20 种植物光合放氧和叶绿素荧光检测发现,在 UV-B 和 NaHSO₃ 的分别作用下, *F_v/F_m* 和 *P_n* 的反应有同样的规律和趋势,即凡是明显抑制 *F_v/F_m* 也同样明显抑制 *P_n* (图 1、图 2、图 3、图 4)。它们的相关性非常高, *R*² 等于 0.840 7 (图 5)。从这些结果可以看出,在抗性最强的和抗性最弱的一群种中, *F_v/F_m* 反映的与 *P_n* 反映的是完全一致的。虽然,对于那些中间类型的种,这两个指标所反映的有些差异,但是,总的来说,这些树种对复合胁迫因子的响应要强烈和稳定些。

3 讨 论

3.1 植物的光合行为与适应性

从对 20 种木本植物的光化学效率和光合放氧能力的测定可以看出,它们所表现的光合行为是与环境变化相一致的(表 1、图 1、图 3)。降低光合量子产量有许多原因,其中主要原因是环境的变化和代谢受阻 (Horton, 1996)。本实验的结果指出,在所检测的大多数植物中冬天和夏天的光合能力相差很大,即使是在同一个季节,这些植物之间的光能利用效率也有很大的不相同。这些变化除了遗传原因外,许多情况下是由于这些植物各自对环境(低温或其

图3 NaHSO₃、UV-B 和 NaHSO₃ + UV-B 对 20 种植物 P_n 的抑制作用
Fig.3 The inhibition of NaHSO₃, UV-B, and NaHSO₃ + UV-B to P_n in 20 species plants
A: 1999 夏 Summer in 1999 B: 1998 冬 Winter in 1998

图4 UV-B + NaHSO₃ 或 NaHSO₃ 和 UV-B 对 P_n 抑制的关系
Fig.4 The relationship between inhibition of UV-B + NaHSO₃ or NaHSO₃ and UV-B to P_n
A: 1999 夏 Summer in 1999 B: 1998 冬 Winter in 1998

它的响应能力不同或/和提高热耗散能力的方式与程度不同(下调光合作用)而引起的,并不一定反映它们受到伤害(表2)。叶绿素荧光测定表明,这些植物的 F_v/F_m (暗)值都在0.8以上,说明它们处在

图5 UV-B + NaHSO₃ 对 F_v/F_m 和 P_n 抑制之间的关系(1999, 夏)
Fig.5 The relationship between inhibition of UV-B + NaHSO₃ to F_v/F_m and P_n in summer 1999

非胁迫的状态之下(表2)。植物的这种对环境的适应能力显然会影响它们的分布和在群落中的地位。有的植物有较强的可塑性,对变化了的环境能发生正向驯化(Positive acclimation),在不同的地区能形成不同的生态型(Phenotype);有的植物则发生负向驯化(Negative acclimation),在竞争中被逐步淘汰。这是在恢复一个生态系统、以及构建一个生态系统的多样性时必须要考虑的问题,其中检查各种异地种植的植物的抗性和可塑性,对配置一个合理的群体也是重要的。

在冬天 UV-B 和 NaHSO₃ 抑制这些植物的光化学效率和光合放氧的程度比夏天要小。低温对这两种胁迫的缓解作用,在种间也存在差异,这可能与它们原来所处的、决定它们遗传型的环境有密切关系,如对温度的敏感,低温使代谢活性下降从而降低这些植物对胁迫的响应能力等(图1,图3),但这些树种对胁迫响应的总趋势还是没变(图2,图4)。

3.2 光合作用对单胁迫因子和复合胁迫因子作用的响应

由于工业化的进程,人为因素造成的污染可能会日趋严重,使原来对生物(植物)不构成伤害的自然因子成为胁迫因子,就是说植物原来能够抗御达到某种程度的自然因子压力的能力下降。这种现象在自然界是普遍存在的,尤其是由人为因素构成的生物胁迫引发的多因子胁迫。正如本文结果所表明的,NaHSO₃ 增强了 UV-B 对植物光合作用的抑制效应(图1,图3)。

UV-B 是一种能使蛋白质、核酸失活或解离的高能量的电磁波,而 SO₂ 是一种能形成有害物的化学物质。尽管这是两种性质完全不同的胁迫,它们对

植物的伤害机制可能也完全不一样,但植物能表现出抗逆的多元性,不管这些因子彼此之间的性质和类别可能相差多么大(陈贻竹等,1996;Bohnert *et al.*, 1995)。正如本实验所检测的植物对单因子处理表现了较强抗性,对复因子处理也表现出较强的抗性(图 1 图 3),不存在种的特异性。这说明,植物在抗御不同胁迫因子时可能存在一种共同的机制。若深入研究这种机制,对异地种植的植物如何能适应新环境可望提出新的技术途径和理论。

3.3 叶绿素荧光

当人为地增强某种胁迫因子,如增强 UV-B 和 SO₂ 时,植物响应的“规模”很大程度取决于它的遗传型和它适应“新”环境的可塑性。如果我们能用一个指标真实地反映植物的胁迫响应,那么,我们不仅能有目的地在大量的样本中筛选我们所需要的植物种类,而且,还能为我们提供有关植物与环境复杂相互关系的信息,例如,植物对光能的利用和耗散在个体、种间和群体水平上的差异及这些差异对竞争、存活和优势生长的意义。

叶片是植物与外界空气环境接触最广泛的部分,也是植物与外界进行能量、气体和水分交换的器官,所以逆境条件对植物的伤害,如低温、干旱、大气污染等,往往首先在叶片上表现出来。其中最简便、最灵敏和破坏样本最小的方法是测定叶片光合作用的变化。因此,人们常以光合作用的变化来研究植物对逆境条件的响应和评价植物的抗性。近年叶绿素荧光技术有很大的发展,使之能在非破坏性的条件下快速地检测对环境胁迫最敏感的 PS II 功能的变化。其中最常用的荧光参数 F_v/F_m 与 CO₂ 同化的量子效率成很好的相关性(Ball *et al.*, 1994)。从本实验的结果可以看出,20 种树木植物在 UV-B + NaHSO₃ 作用下, F_v/F_m 与净光合速率,都呈现下降的趋势,二者有很好的相关性(图 5)。

当我们选择光合速率作为检测的参数时,发现:第一,20 种植物的 CO₂ 饱和和光合速率由于它们的种性,呈现较大的变化幅度,从这些测得的数据中不容易确定它们是否受到了胁迫;第二,测定光合速率时,要小心采样,因为样本间差异很大,尤其是木本植物,如叶片的不同部位,不同叶龄都会影响测定结果;第三,与叶绿素荧光相比,光合速率包含有关光合作用的信息较少。叶绿素荧光有许多代表不同生理含义的参数,在进行野外测定时其中有的参数的测定可以不受环境条件,特别是光照的限制。参数 F_v/F_m 在温度适宜和无其它胁迫的条件下,植物不

论是什么种类和处在什么样的小环境下,其值总是处在一个稳定的水平上(表 1、表 2)。这对于研究植物,特别是一个个体庞大的木本植物群体来说,操作起来是比较方便的,同时,当它们遭受胁迫时也便于种类之间的比较。这一技术在木本植物的逆境生理和生理生态研究中有很广泛的应用前景(Ball *et al.*, 1994;陈贻竹等,1995;Maxwell & Johnson, 2000)。对城市绿化、园林景观、种质资源的异地保护和森林生态的研究都是很有意义的。当然在分析荧光数据时最好要与光合作用有关数据结合起来考虑。

参 考 文 献

- Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, **24**: 1 ~ 15.
- Ball, M. C., J. A. Buttwerorth, J. S. Roden, R. Christian & J. G. Egerton. 1994. Application of chlorophyll fluorescence to forest ecology. *Australian Journal of Plant Physiology*, **22**: 311 ~ 319.
- Barnes, P. W., S. D. Flint & M. M. Caldwell. 1990. Morphological responses of crop and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation. *American Journal of Botany*, **77**: 1354 ~ 1360.
- Bohnert, H. J., D. E. Nelson & R. G. Jensen. 1995. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell*, **7**: 1099 ~ 1111.
- Björkman, O. & B. Demmig. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, **170**: 489 ~ 504.
- Björn, L. O. 1996. Effects of ozone depletion and increased UV-B on terrestrial ecosystem. *International Journal of Environmental Studies*, **51**: 217 ~ 243.
- Cen, Y. & J. F. Bornman. 1990. The response of bean plants to UV-B radiation under different irradiance of background visible light. *Journal of Experimental Botany*, **41**: 1489 ~ 1495.
- Chen, Y. Z. (陈贻竹) & X. P. Li (李晓萍). 1995. Fluorescence analysis on cold-acclimation of cucumber seedlings under heat stress. *Acta Botanica Austro Sinica*, **10**: 81 ~ 84. (in Chinese with English abstract)
- Chen, Y. Z. (陈贻竹), X. P. Li (李晓萍) & P. Li (李平). 1996. Cold-acclimation increasing the resistance to heat in cucumber seedlings. *Chinese Bulletin of Botany (植物学通报)*, **13**(2): 55 ~ 56. (in Chinese with English abstract)
- Chen, Y. Z. (陈贻竹), X. P. Li (李晓萍) & L. Xia (夏丽). 2000. Application of chlorophyll fluorescence technique in research for environmental stresses. *Journal of Tropical and Subtropical Botany (热带亚热带植物学报)*, **3**: 79 ~ 86. (in Chinese with English abstract)
- Correia, C. M., E. L. V. Areal, M. S. Porres-Peroira. 1998. Intra specific variation in sensitivity to ultraviolet-B radiation in maize grown under field conditions. I. Growth and morphological aspects. *Field Crop Research*, **54** (2): 81 ~ 84.
- Demmig-Adams, B. & W. W. III. Adams. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology*, **43**: 599 ~ 626.
- Horton, P. 1994. Limitation to crop yield by photosynthesis. In: Cassman, K. G. ed. *Breaking the yield barrier*, IRRRI. 111 ~ 115.
- Jansen, M. A., V. Gaba & B. Greenburg. 1998. Higher plants

- and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends in Plant Science*, **3**: 131 ~ 135.
- Jordan, B. R., J. He, W. S. Chow & J. M. Anderson. 1992. Changes in mRNA level and polypeptide subunits of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in response to supplementary ultraviolet-B radiation. *Plant, Cell and Environment*, **15**: 91 ~ 98.
- Krause, G. H. & N. Weis. 1984. Chlorophyll fluorescence as tool in plant physiology. *Photosynthetic Research*, **5**: 139 ~ 157.
- Lin, Z. F. (林植芳), G. Z. Lin (林桂珠), C. L. Peng (彭长连) & G. H. Kong (孔国辉). 1998. Accumulation of UV-B absorbed compounds in the leaves of subtropical trees. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **18**: 90 ~ 95. (in Chinese with English abstract)
- Liu, Y. (刘愚), Z. G. Li (李振国) & P. H. Wei (魏佩珩). 1980. Study on response and resistance of plants to SO₂. IV. The relationship of damage of HSO₃ to wheat seedling segment to ethane production. *Acta Phytophysiological Sinica (植物生理学报)*, **6**: 303 ~ 306. (in Chinese with English abstract)
- Maxwell, K. & G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 659 ~ 668.
- Rao, M. V., G. Paliyath & D. P. Ormrod. 1996. Ultraviolet-B and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, **110**: 125 ~ 136.
- Renger, G., M. Volker & H. J. Eckert. 1989. On the mechanism of photosystem II deterioration by UV-B irradiation. *Photochemistry Photobiology*, **49**: 97 ~ 105.
- Ruban, A. V. & P. Horton. 1995. An investigation of the sustained component of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts and leaves of spinach. *Plant Physiology*, **108**: 721 ~ 726.
- Sanz, M. J., C. Gries & T. H. Nash III. 1992. Dose-response relationships for SO₂ fumigations in the lichens *Evernia prunastri* (L.) Ach and *Ramalina fraxinea* (L.) Ach. *New Phytology*, **122**: 313 ~ 319.
- Schreiber, U., L. Schlina & W. Bilger. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthetic Research*, **10**: 51 ~ 62.
- Sun, Z. L. (孙振令), C. L. Peng (彭长连) & Y. Z. Chen (陈贻竹). 2000. Responses of plants to UV-B radiance and SO₂. *Journal of Tropical and Subtropical Botany (热带亚热带植物学报)*, **8**: 353 ~ 360. (in Chinese with English abstract)
- Teramura, A. H. & J. H. Sullivan. 1994. Effects of UV-B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants. *Photosynthetic Research*, **39**: 463 ~ 473.
- Xia, L. (夏丽) & Y. Z. Chen (陈贻竹). 2000. Detecting the formation and components of nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence *Dunaliella salina* 1009. *Oceanologia et Limnologia Sinica (海洋与湖沼)*, **31**: 498 ~ 505. (in Chinese with English abstract)
- Yang, Z. M. (杨志敏), J. Y. Yan (颜景义) & Y. F. Zheng (郑有飞). 1996. Effect of enhanced ultraviolet radiation on photosynthesis and growth in soybean plants. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **16**: 154 ~ 159. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 姜联合