

增强 UV-B 辐射、NaCl 胁迫及其复合处理对小麦 幼苗光合作用及黄酮代谢的影响*

孟朝妮 刘 成 贺军民 余小平**

(陕西师范大学生命科学院, 西安 710062)

摘 要 依据增强 UV-B 辐射、NaCl 胁迫及其复合处理不同天数, 分别测定各处理小麦幼苗第一片真叶的净光合速率、气孔导度、叶肉细胞间隙二氧化碳浓度、叶绿素含量、黄酮含量和苯丙氨酸裂解酶活性. 发现 NaCl 胁迫和增强 UV-B 辐射均明显降低小麦幼苗的净光合速率、气孔导度和叶肉细胞间隙 CO₂ 浓度; 和 NaCl 胁迫相比, NaCl+UV-B 辐射对小麦幼苗上述指标无进一步降低效应. 增强 UV-B 辐射、NaCl 胁迫及其复合处理均促进苯丙氨酸裂解酶活性和黄酮含量提高. 说明了增强 UV-B 辐射降低小麦幼苗净光合速率的主要原因是气孔限制, 而 NaCl 胁迫减轻了增强 UV-B 辐射对小麦幼苗光合作用的降低效应.

关键词 增强 UV-B 辐射; NaCl 胁迫; 小麦幼苗; 光合作用; 黄酮代谢

中图分类号 Q945 **文献标识码** A

0 引言

UV-B 辐射增强是当今全球性环境问题之一, 备受各国科学家的关注. 近 30 年来, 人类已就增强 UV-B 辐射对正常生长条件下植物的影响进行了大量研究^[1~4], 但在自然条件下植物常常生活在增强 UV-B 辐射与一种或数种逆境因子共存的环境中, 各种环境因子(包括增强 UV-B 辐射)常常相互作用共同影响植物, 所以仅仅研究单纯增强 UV-B 辐射对植物的作用很难正确评价自然界中 UV-B 辐射增强的实际生物学效应^[1,2,5,6], 近年来这一问题已引起国内外一些研究者的重视. 已有研究表明, UV-B 辐射对植物的效应明显受其它环境因子的影响, 如矿质营养缺乏、干旱、高温等能降低 UV-B 辐射对植物的负效应, 重金属污染、臭氧浓度增加以协同或叠加方式与 UV-B 辐射共同抑制植物生长, CO₂ 浓度增加则逆转 UV-B 辐射增强对植物的负效应等. 盐胁迫是一个重要的逆境因子, 我国有相当大面积的次生盐渍化土壤, 但目前有关 UV-B 辐射增强对盐胁迫下植物的效应的研究还很少. 本文比较了盐胁迫和无盐胁迫下增强 UV-B 辐射对小麦幼苗光合作用及黄酮代谢的影响, 分析了两因子复合作用对小麦幼苗的效应, 探讨了 UV-B 辐射增强抑制光合作用的可能机制, 希望为正确评估盐胁迫下 UV-B 辐射增强的生物学效应提供依据.

1 材料与方法

1.1 材料的培养及处理

所试小麦 (*Triticum aestivum*) 品种为小堰 926. 种子经消毒后于 25℃ 温箱中催芽 1 天, 然后取萌发一致的种子整齐摆放于铺有一层水饱和滤纸的搪瓷盘中于光下培养. 培养温度为 25~30℃, 相对湿度 25%, 光照强度 200~250 μmol·m⁻²·s⁻¹, 每日光照 11 h (9:00~20:00). 幼苗于上述条件下培养 3 天后开始 NaCl 处理, NaCl 处理 7 天后开始增强 UV-B 辐射处理.

NaCl 处理时, 将幼苗分为 CK、UV-B、NaCl、NaCl+UV-B 4 组. 其中 CK、UV-B 两组每日用半离子强度 Hoagland 溶液浇灌一次, NaCl、NaCl+UV-B 两组每日用含 NaCl 的半离子强度 Hoagland 溶液浇灌一次, 每次浇灌前均倾去旧溶液, 浇灌量各组间相同. NaCl 处理的具体方法为, 第 1 天用含 0.2% NaCl 的半离子强度的 Hoagland 溶液浇灌, 然后 NaCl 浓度每天递增 0.2%, 直至达到 0.8%, 之后一直在该浓度下培养.

UV-B 辐射处理时, 将前述 4 组幼苗中的 UV-B 和 NaCl+UV-B 两组在其它条件不变的情况下增加 UV-B 辐射处理. UV-B 辐射光源为秦牌紫外灯管(波长峰值 305 nm, 宝鸡光源研究所生产), 灯管用 0.08 mm 的乙酸纤维素膜包裹以滤去波长小于 290 nm 的紫外辐射. 每日照射 11 h (9:00~20:00). 整个实验期间通过调节紫外灯管与植株顶层的距离使 UV-B 辐射强度维持在 40 μW/cm². 紫外辐射剂量用 UV-B 辐照计(北京师范大学光电仪器厂生产)

* 陕西省自然科学研究计划项目(99SM20; 2003C₁01)

** Tel: 029-85308451 Email: shexiaoping530@163.com

收稿日期: 2004-11-08

测定.

1.2 测定方法

分别在进行 UV-B 辐射的前一天(记作 UV-B 辐射 0 天)、UV-B 辐射的第 5 天和第 10 天选取各处理小麦幼苗的第一片真叶进行各项指标的测定. 净光合速率、气孔导度、叶肉细胞间隙二氧化碳浓度用便携式 TPS-1 型光合测定仪(PP SYSTEM 公司生产)测定. 测定光强为 $1000\sim 1100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 于每天 13:00~14:00 时随机测定各处理 5 株材料. 叶绿素含量测定参照张志良等的方法^[4]. 黄酮含量测定时取 0.5 g 材料, 加 10 mL 乙醚研磨提取色素后参照庄向平的方法进行^[5]. 苯丙氨酸裂解酶活性测定参照赵修德的方法进行^[6].

2 结果

2.1 对小麦幼苗净光合速率(Pn)的影响

如图 1, UV-B 辐射对 NaCl 胁迫和无 NaCl 胁迫下小麦幼苗净光合速率的影响明显不同. 无 NaCl 胁迫时, UV-B 辐射 5 天和 10 天对小麦幼苗净光合速率的抑制率分别达到 38.9% 和 38.8%, 而 NaCl 胁迫下同样强度的 UV-B 辐射对幼苗净光合速率无显著影响.

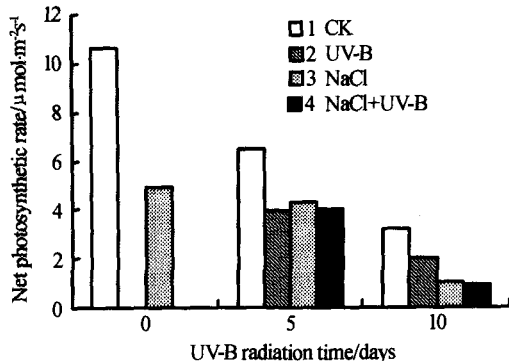


图 1 增强 UV-B 辐射对小麦幼苗净光合速率(Pn)的影响
Fig. 1 Influence of increased UV-B radiation on the net photosynthetic rate(Pn) of wheat seedlings

2.2 对小麦幼苗叶绿素含量的影响

如图 2, CK 和 NaCl 两处理幼苗叶绿素含量随处理时间延长而逐渐降低, NaCl 处理的下降幅度明显大于 CK. 与 CK 和 NaCl 处理相比较, UV-B 和 NaCl+UV-B 处理 5 天时, 幼苗叶绿素含量均稍有增加(其中 UV-B 处理为 CK 的 110%, NaCl+UV-B 处理为 NaCl 处理的 116%), 而 UV-B 和 NaCl+UV-B 处理 10 天时, UV-B 处理使幼苗叶绿素含量显著降低(仅为 CK 的 81.3%), NaCl+UV-B 处理的叶绿素含量高于 NaCl 处理(为 NaCl 处理的 106%). 可见, NaCl 胁迫削弱了 UV-B 辐射降低叶绿素含量的效应.

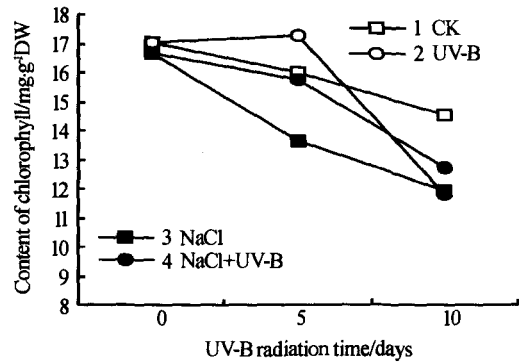


图 2 增强 UV-B 辐射对小麦幼苗叶绿素含量的影响
Fig. 2 Influence of increased UV-B on the content of chlorophyll of wheat seedlings

2.3 对小麦幼苗气孔导度(Gs)的影响

图 3 表明, CK 幼苗气孔导度除培养中期稍有增加外, 基本维持在一个较稳定的水平, 增强 UV-B 辐射使气孔导度显著下降(UV-B 辐射 5 天、10 天的气孔导度分别为 CK 的 60.9% 和 38.9%). 与单纯 NaCl 胁迫相比较, NaCl+UV-B 处理 5 天、10 天幼苗的气孔导度均未发生显著变化, 说明 NaCl 胁迫削弱了 UV-B 辐射降低气孔导度的效应.

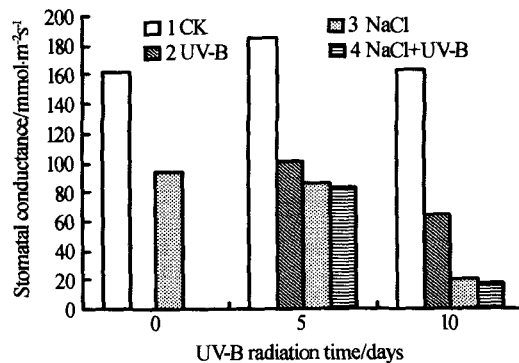


图 3 增强 UV-B 辐射对小麦幼苗气孔导度的影响
Fig. 3 Influence of increased UV-B on stomatal conductance(Gs) of wheat seedlings

2.4 对小麦幼苗叶肉细胞间隙 CO₂ 浓度(Ci)的影响

由图 4 可见, CK 幼苗 Ci 随处理时间延长而逐

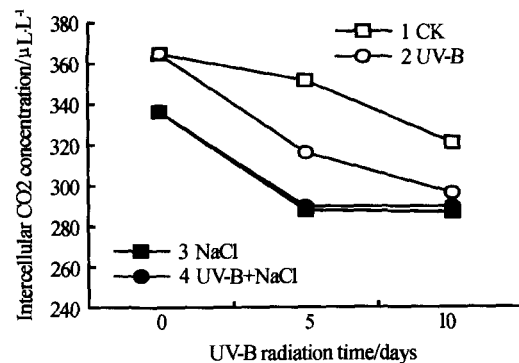


图 4 增强 UV-B 辐射对小麦幼苗叶片细胞间隙 CO₂ 浓度的影响
Fig. 4 Influence of increased UV-B on intercellular CO₂ concentration(Ci) of leaves of wheat seedlings

渐降低,UV-B辐射处理的Ci亦表现相同趋势,但降低幅度明显大于CK(UV-B辐射5和10天的Ci分别为CK的91.2%和91.5%).NaCl处理也显著降低小麦幼苗的Ci,处理前期下降幅度较大,而后期变化较小.与NaCl处理相比,NaCl+UV-B处理对Ci没有产生显著影响.

2.5 对小麦幼苗黄酮含量的影响

图5表明,5天时,UV-B辐射、NaCl和UV-B+NaCl处理幼苗的黄酮含量分别为CK的144%、151%和227%;10天时,上述各处理幼苗的黄酮含量依次为CK的132%、110%和135%,可见UV-B+NaCl处理幼苗的黄酮含量明显高于NaCl处理,表明NaCl处理下再增加UV-B辐射有进一步提高黄酮含量的效应.由于类黄酮积累是植物抵抗UV-B辐射的一种主要防御机制,所以UV-B+NaCl处理幼苗的黄酮含量较高必然有利于幼苗对UV-B辐射的防护.

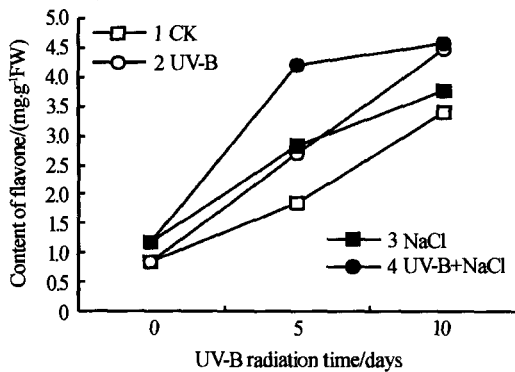


图5 增强UV-B辐射对小麦幼苗中黄酮含量的影响
Fig. 5 Influence of increased UV-B on the contents of flavone of wheat seedlings

2.6 对小麦幼苗苯丙氨酸裂解酶(PAL)活性的影响

由图6可见,与CK相比较,各处理均提高了苯丙氨酸裂解酶(PAL)活性.5和10天时,各处理PAL活性大小顺序分别为UV-B+NaCl>NaCl>UV-B>CK和UV-B+NaCl>UV-B>NaCl>CK,这与各处理对黄酮含量的影响(图5)完全一致,表

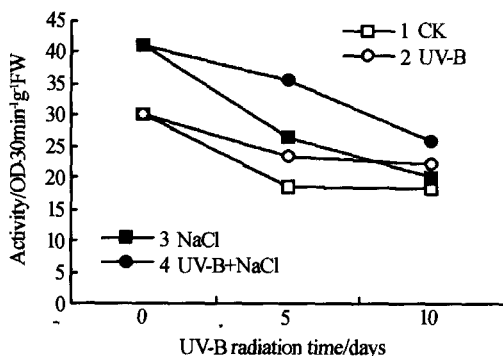


图6 增强UV-B辐射对小麦幼苗中PAL活性的影响
Fig. 6 Influence of increased UV-B on the activity of PAL of wheat seedlings

明各处理可能通过影响PAL活性进而调节幼苗的黄酮含量.

3 结论

近年来,不少研究证明,UV-B辐射对植物的效应常受其它逆境的影响^[7],但关于盐胁迫与UV-B辐射共同作用的研究较少.本实验的结果表明,与CK相比,增强UV-B辐射显著降低小麦幼苗的净光合速率、气孔导度、叶肉细胞间隙CO₂浓度,但与NaCl胁迫相比,NaCl+UV-B处理对小麦幼苗的上述指标无明显降低效应,说明盐胁迫削弱了UV-B辐射对净光合速率、气孔导度、胞间隙CO₂浓度的降低效应.这种结果与前人关于矿质营养缺乏^[8]、干旱^[1,2]、高温^[9]等对UV-B辐射效应的影响相似.而与重金属污染^[10]、臭氧浓度增加^[11]对UV-B辐射效应的影响不同.

自然界存在着各种逆境因子,同一植物对不同逆境因子的适应机制可能有相似的方面,亦可能表现某种差异.盐胁迫之所以缓解UV-B辐射对小麦幼苗的负效应,我们推测可能与植物在抵抗这两种逆境中存在着某种共性机制或者盐胁迫启动某种抵抗UV-B辐射的适应机制有关.大量研究证明,UV-B有提高苯丙氨酸裂解酶(PAL)、4-香豆酰-CoA连接酶、查耳酮黄酮异构酶和二氢类黄酮还原酶转录水平进而催化类黄酮生物合成的效应^[12],而类黄酮积累是植物抵抗UV-B辐射的一种主要防御机制.从本文的结果(图5,6)可以看出,NaCl胁迫能明显提高PAL活性,因而使小麦幼苗的黄酮含量始终高于CK,这样当CK和NaCl胁迫两种处理的小麦幼苗受同样强度的UV-B辐射时,由于NaCl胁迫幼苗的黄酮含量高于CK,所以透过叶表皮进入叶肉组织的紫外剂量便始终低于CK.因此,我们认为盐胁迫降低UV-B辐射对小麦幼苗光合作用的负效应很可能与盐胁迫促进黄酮积累有关.

前人的工作已表明,UV-B辐射增强能导致植物气孔关闭^[13],光合色素含量下降,PSII活性中心破坏,光合电子传递受阻^[14],羧化酶表达抑制和结构破坏^[15,16]等,从而使植物的净光合速率降低.从本文的结果可见,增强UV-B辐射显著抑制小麦幼苗净光合速率的主要原因是气孔限制,而盐胁迫造成光合速率降低的原因在前期主要为气孔限制,后期还与光合细胞CO₂固定能力下降有关,表现在NaCl处理幼苗随胁迫时间延长气孔导度逐渐降低,但Ci前期(5天)降低,后期(10天)则未见明显变化.与UV-B处理相较,NaCl+UV-B处理对幼苗叶片光合速率未产生显著影响,这与该处理对幼苗气孔导度及胞间隙CO₂浓度均未产生明显影响相一致.

参考文献

- Vandeleun J C, Tang X Y, Tevini M (eds). Environmental effects of ozone depletion; 1994 assessment. (UNEP 1994). *Ambio*, 1995, **24**:102~224
- Caldwell M M, Bjorn L O, Bornman J F, et al. Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystem. *Journal of Photochem Photobiol B: Biol*, 1998, **46**(1-3):40~52
- Caldwell M M, Flint S D. Stratospheric ozone reduction, solar UV-B radiation and terrestrial ecosystem. *Climatic Change*, 1994, **28**(3):375~394
- 李韶山, 王艳, 王小菁, 等. UV-B 诱导的水稻 DNA 损伤和修复研究. *光子学报*, 2000, **29**(7):595~598
Li S S, Wang Y, Wang X Q, et al. *Acta Photonica Sinica*, 2000, **29**(7):595~598
- 张晓瑞, 黄建新, 罗莎. He-Ne 激光和紫外线对 PHB 产生菌的复合诱变效应. *光子学报*, 2005, **34**(5):682~685
Zhang X R, Huang J X, Luo S. *Acta Photonica Sinica*, 2005, **34**(5):682~685
- 郭爱莲, 朱宏莉. 紫外、氮氛激光等复合诱变产果胶酶细菌 ZH₁ 的研究. *光子学报*, 2002, **31**(11):1335~1339
Guo A L, Zhu H L. *Acta Photonica Sinica*, 2002, **31**(11):1335~1339
- 张志良. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 1990. 88~91
Zhang Z L. Experiment Instructor for Plant Physiology. Beijing: Higher Education Press, 1990. 88~91
- 庄向平. 银杏叶片中黄酮提取和含量测定方法. *中草药*, 1992, **23**(3):122~124
Zhang X P. *Chinese Traditional Medicine*, 1992, **23**(3):122~124
- 赵修德, 李茂寅. 水质、光强和光期对水母雪莲愈伤组织生长和黄酮生物合成的影响. *植物生理学报*, 1999, **25**(2):127~132
Zhao X D, Li M Y. *Acta Phytophysiol Sin*, 1999, **25**(2):127~132
- 冯虎元, 徐世健. 增强的 UV-B 辐射和其它因子的相互作用对植物的影响. *植物生理学通讯*, 2000, **36**(6):557~562
Feng H Y, Xu S J. *Plant Physiology Communication*, 2000, **36**(6):557~562
- Hunt J E, Mcneil D L. Nitrogen status affects UV-B sensitivity of cucumber. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1998, **25**(1):79~86
- Takeuchi Y, Kubo H, Kasahara H, et al. Adaptive alterations in the activities of scavengers of active oxygen in cucumber cotyledons irradiated with UV-B. *Journal of Plant physiology*, 1996, **147**(5):589~592
- Dube S L, Bornman J F. Response of spruce seedlings to simultaneous exposure to UV-B radiation and cadmium. *Plant Physiology Biochemistry*, 1992, **80**(3):761~767
- Miller H E, Booker F L, Fiscus E L, et al. UV-B radiation and ozone effects on growth, yield and photosynthesis of soybean. *Environ Qual*, 1994, **23**(1):89~91
- Greenberg B M, et al. The effects of ultraviolet-B radiation on higher plants. in Wang W, Gorsnch J eds. *Plants for Environmental Studies*. CRC Press, 1997. 1~35
- Salvador Nogue, Damian J, et al. Characterization of stomatal closure caused by ultraviolet-B radiation. *Plant Physiology*, 1999, **121**(2):489~496
- Fiscus E L, Booker F L. Is increased UV-B a threat to crop photosynthesis and productivity? *Photosynthesis Research*, 1995, **43**(2):81~92
- Strid A, Porra R J. Alterations in pigment content in leaves in *Pisum sativum* after exposure to supplementary UV-B. *Plant Cell Physiology*, 1992, **33**(5):1015~1023
- Kulandaivelu G, Nedunchezian N. Synergistic effects of ultraviolet-B enhanced radiation and growth temperature on ribulose 1, 5-bisphosphate and ¹⁴CO₂ fixation in *Vigna sinensis* L. *Photosynthetica*, 1993, **29**(3):377~383

The Effects of Increased UV-B Radiation, NaCl Stress and Their Combined Treatment on the Photosynthesis and Flavone Metabolism in Wheat Seedlings

Meng Zhaoni, Liu Cheng, He Junmin, She Xiaoping**

College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062

Received date: 2004-11-08

Abstract During increased UV-B radiation, NaCl stress and their combined treatment, measuring the net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration, PAL activity, the contents of chlorophyll and flavone of first leave of wheat seedlings respectively. The net photosynthetic rate, stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration of wheat seedlings were reduced by NaCl stress and increased UV-B radiation; In comparison with NaCl stress, NaCl + UV-B did not influence the net photosynthetic rate, stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration of wheat seedlings; PAL activity and content of flavone of wheat seedlings were enhanced by increased UV-B radiation, NaCl stress and their combined treatment. The main reason of inhibition of photosynthesis by increased UV-B radiation was stomatal limitation; In NaCl + UV-B treatment, the reduction effect of increased UV-B radiation on photosynthesis of wheat seedlings could be weakened by NaCl stress.

Keywords increased UV-B radiation; NaCl stress; Wheat seedling; Photosynthesis; Flavone metabolism

Meng Zhaoni was born in 1980, in Shaanxi, China. She received her bachelor degree in 2003 from Life Science college of Shaanxi Normal University, where she is working for her master degree for botany now. She interestes in plant physiology research in environment stress.

