

柚树 (*Citrus grandis*) 叶片光合作用对 补增 UV-B 辐射的响应

孙谷畴¹, 赵平¹, 曾小平¹, 彭少麟²

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650; 2. 中国科学院广州分院, 广东广州 510070)

摘要: 生长在人工光照 $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 下的柚树幼树光合速率的最大值为 $10.2 \pm 0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 而补增 UV-B 辐射 ($3.8-4.2 \mu\text{W cm}^{-2}$, $245 \sim 297 \text{ nm}$, 45 d) 的叶片则为 $6.4 \pm 0.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 较对照植株降低 37.2%。对照植物的表观量子产率 (固定 $\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ 量子) 为 0.075 ± 0.012 , 而经 UV-B 辐射处理植株则为 0.041 ± 0.008 , 明显较对照植株低。UV-B 辐射处理使植株叶片的光呼吸和不包括光呼吸的 CO_2 补偿点增高。对照植株叶片的最大值的 CO_2 羧化速率 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 为 $57.1 \pm 1.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 较 UV-B 辐射处理的高 30.9%, 而 UV-B 辐射处理的植株的光合电子传递速率较对照低 30%。同时 UV-B 辐射植株叶片有较低的光能转化效率, 其较对照低 39.1%, 叶片亦含有较低的叶绿素含量。结果表明, UV-B 辐射明显抑制叶片光合羧化速率和光合电子传递速率, UV-B 辐射可能抑制包括 Rubisco 羧化作用在内的多个光合生理过程, 降低叶片光合速率。柚树叶片对 UV-B 辐射敏感, 选育抗 UV-B 辐射的柚树品种势在必行。

关键词: 柚树; 补增 UV-B 辐射; 叶片光合参数

中图分类号: Q945.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2001)01-0072-05

Photosynthetic response in leaves of *Citrus grandis* to supplementary UV-B irradiation

SUN Gu-chou¹, ZHAO Ping¹, ZENG Xiao-ping¹, PENG Shao-lin²

(1. South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Guangzhou Branch, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510070, China)

Abstract: The approximately maximum photosynthetic rate was $10.2 \pm 0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in leaves of *Citrus grandis*. Whereas the value was $6.4 \pm 0.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in leaves exposed to the supplementary UV-B irradiation ($3.8-4.2 \mu\text{W cm}^{-2}$, $245 \sim 297 \text{ nm}$, 45 d). It decreased by 37.2% as compared with control plants. The apparent quantum yield [$\mu\text{mol CO}_2$ uptake mol^{-1} (photons) $^{-1}$] was 0.075 ± 0.012 in leaves of control plants, whereas 0.041 ± 0.008 in leaves of UV-B treated plant. It was lower than that of control plants significantly. The approximately maximum carboxylation rate in control plants was $57.1 \pm 1.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. That was higher than that of the UV-B treated plant by 30.9%. And the approximately maximum rate of electron transport declined

收稿日期: 1999-11-29

作者简介: 孙谷畴(1940-), 男, 硕士, 研究员, 植物生理生态学。

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39899370), 广东省自然科学基金重大项目(980952), 中国科学院 95 重大项目(KZ951-B1-110)和中、日、美退化坡地绿色食品生产研究项目。

by 30% in leaves of UV-B treated plants as compared with the control plants. The UV-B treated plants also had lower efficiency of light energy conversion and chlorophyll content. It may suggest that photosynthetic carboxylation rate and electron transport rate were suppressed by UV-B irradiation. And multiprocession of photosynthesis was inhibited when UV-B irradiation was supplied.

Key words: *Citrus grandis*; supplementary UV-B irradiation; photosynthetic parameters

1 引 言

由于大气臭氧层变薄,达到地面的紫外 B 辐射(UV-B, 280~320 nm)明显增高^[1]。UV-B 辐射增高对整个生物系统造成有害影响^[2,3],由于植物有“不移动”的特点,其受 UV-B 辐射的影响尤为显著。许多种类植物的光合作用和光合生产力受到 UV-B 辐射增高的抑制^[4],UV-B 辐射对植物形态、生理特性的影响亦有过研究,UV-B 辐射明显抑制叶片伸展,使叶面积和干重减少^[5],叶片中的 UV 吸收物质增多^[6],但目前较多的研究工作集中在农作物^[6,7],甚少涉及果树。UV-B 辐射对成熟叶 CO₂ 同化的诱导抑制机制仍所知甚少。柚是华南主要水果之一,由于其适应性强,生产效益显著,在华南各省均不断扩大种植面积,广东省还将柚列为绿色食品生产的重要果品。UV-B 辐射增高对柚树光合特性的影响仍有待研究,这一研究将有助于阐明 UV-B 辐射对柚树生长的影响,可为柚的生产提供广泛依据。

2 材料与方 法

柚树(*Citrus grandis*)幼树生长在人工光照 400 μmol m⁻² s⁻¹下(对照)。处理植株另补增 UV-B 辐射,投射到叶面的 UV-B 辐射(254~297 nm)强度为 4.2 μW cm²,共处理 45 d。利用 Licor-6200 光合测定系统测定在较高的外界 CO₂ 浓度(Ca, 400 μL L⁻¹)和不同光合量子流通量(p, μmol m⁻² s⁻¹)下叶片的光合速率(Pn, μmol m⁻² s⁻¹),从而得到 Pn-p 的关系曲线。另外通过调节进入叶室的 CO₂ 浓度,分别在低 p(150 μmol m⁻² s⁻¹)和较高 p(700 μmol m⁻² s⁻¹)测定叶片 Pn,分别得出在较低细胞间 CO₂ 浓度(Ci, <180 μL L⁻¹)下 Pn-Ci 关系的直线部分。通过此两条直线交汇点在纵和横坐标的值得出光呼吸速率(Rd, μmol m⁻² s⁻¹)和不包括光呼吸的 CO₂ 补偿点(Γ*, μL L⁻¹)^[8],同时测定

在较高 p(700 μmol m⁻² s⁻¹)和不同 Ci 下叶片的 Pn,并得出 Pn-Ci 关系曲线。

在较高光强和较低 CO₂ 浓度下,CO₂ 羧化速率受到羧化部位低 Ci 的限制。当 Ci 逐渐增高,CO₂ 羧化速率增大,当 Ci 增高使叶片 Pn 达到接近最大值时,叶片则具有接近最大的羧化速率(V_{cmax}, μmol m⁻² s⁻¹),P_{nc} 为羧化限制条件下最大光合速率,根据 von Caemmerer 和 Farquhar^[9]。

$$P_n = \frac{V_{cmax}(C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_c(1 + O_i/K_o)} - Rd \quad (1)$$

式中 C_i 为叶片细胞间 CO₂ 浓度, O_i 为羧化部位的 O₂ 浓度, K_c 和 K_o 分别为羧化和氧化反应的米氏常数, Γ* 和 Rd 分别代表不包括光呼吸的 CO₂ 补偿点和光呼吸速率。根据 Long(1991)^[10]和 Kellomaki 及 Wang(1995)^[11]有关数据(表 1)。

表 1 公式 1 所利用参数数值
Table 1 The values of parameters were used to the equation 1

参数 Parameter	数据 Value	参考者 Reference
K _c O ₂ 的米氏常数 mmol mol ⁻¹	330	Long(1991) ^[10]
K _o CO ₂ 的米氏常数 mmol mol ⁻¹	460	Long(1991) ^[10]
O _i 羧化部位 O ₂ 浓度 mmol mol ⁻¹	198	Kellomaki 及 Wang(1995) ^[11]

在较高 CO₂ 浓度和低 p 时, Pn 受 RUBP 再生速率的限制,而后者则与电子传递速率直接相关,当 p 增高,电子传递速率增大,叶片 Pn 随 p 增高而增大,当 Pn 达到 Pn-p 关系曲线的直线部分最大值,即 RUBP 再生限制下的最大光合速率(P_{nj}),而电子传递速率(J, μmol m⁻² s⁻¹)^[9]

$$P_n = \frac{J(C_i - \Gamma^*)}{4(C_i + 2\Gamma^*)} - Rd \quad (2)$$

通过在较高 CO₂ 浓度(Ca, 700 μL L⁻¹)下,叶片 Pn 与 p 关系曲线的最初直线部分斜率计算表观量子产率(固定 mol CO₂ 所需要 mol 量子),则光能利

用效率(电子·量子⁻¹)^{GD}为

$$\alpha = \frac{\delta(1 - \Gamma^*/C_i)}{4(1 + 2\Gamma^*/C_i)} \quad (3)$$

每个处理重复3次,每次取3片成熟叶片进行测定,取3次测定数据的平均值。

3 结果

3.1 补增 UV-B 辐射的柚树叶片光合速率对光的响应

从图1可见,在低 p 下,叶片 Pn 随 p 增高而增

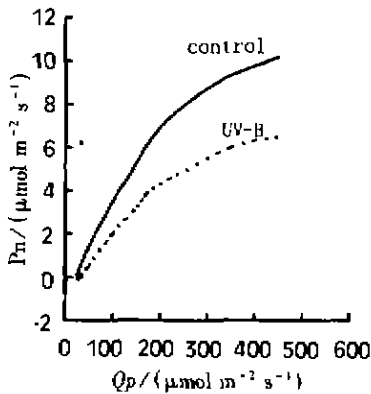
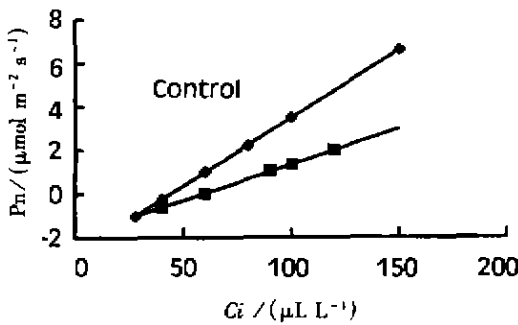


图1 柚树叶片的光合速率对光的响应曲线
Fig. 1 Light-response curves of photosynthetic rate in leaves of *Citrus grandis*



大, p 为 450 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,对照柚树叶片 Pn 接近最大值约 $10.2 \pm 0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 而经 UV-B 辐射处理的柚树, Pn 为 6.4 ± 0.8 , 比对照植株低 37.2%, 对照植株叶片 Pn 与 p 关系曲线的最初直线部分斜率, 即所计算的光合量子产率为 0.075 ± 0.012 , 而 UV-B 辐射处理植株相应为 0.041 ± 0.008 。结果表明, UV-B 辐射处理引起光合速率和光合量子产率的明显降低。

3.2 补增 UV-B 辐射对柚树叶片光呼吸和不包括光呼吸的 CO₂ 补偿点的影响

从图2可见,在低 Ci 时,柚树叶片 Pn 随 Ci 增高而增高,对照植株在较高 p ($700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 时, Pn-Ci 的直线部分斜率较低 p ($150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 时的相应斜率大(表2)。则2条直线相交点的纵和横坐值代表 Rd 和 Γ^* 。对照植株的 Rd 和 Γ^* 分别为 $0.86 \pm 0.31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $30.4 \pm 1.2 \mu\text{L L}^{-1}$, 而 UV-B 辐射植株的 Rd 和 Γ^* 则分别为 $1.21 \pm 0.35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $37.6 \pm 2.6 \mu\text{L L}^{-1}$, 结果表明, UV-B 辐射处理引起柚树叶片光呼吸速率和不包括光呼吸的补偿点较对照植株高。

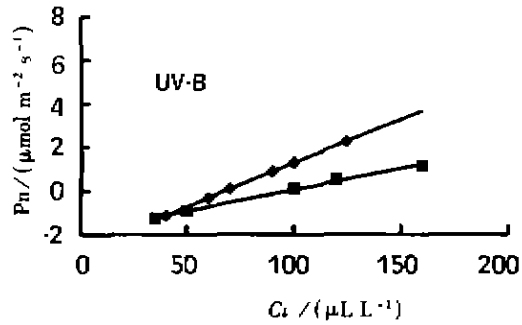
3.3 补增 UV-B 辐射对柚树叶片羧化速率和电子传递速率的影响

图2 不同光强下柚树叶片光合速率(Pn)与细胞间 CO₂ 浓度变化曲线的最初直线部分

Fig. 2 Representative partial Pn/Ci curves in leaves of *Citrus grandis* measured at two light levels

◆, p = 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; ■, p = 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

柚树叶片的 Pn 对 Ci 变化反应敏感(图3), Pn-Ci 曲线没有明显的转换点, UV-B 辐射处理的柚树, 当 Ci 约为 $150 \mu\text{L L}^{-1}$ 时, Pn 接近最大值, 在相同 C 下时, UV-B 辐射处理植株的 Pn 明显较对照植株低。在 p 为 $550 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 温度 22°C , Ci 处于较低的范围时, Ci 增高 Pn 则高, 随后达至接近 Pn 的最大值, 对照植物为 $8.2(0.38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$,



而 UV-B 辐射处理的植株则为 $3.4(0.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$, 它们相应有着不同的 Ci 值, 根据公式 1, 羧化最大速率 (V_{cmax}) 列于表 3。结果表明, UV-B 辐射处理植株较对照植株有明显低的最大羧化速率, 前者较后者低 30.9%。

从图1可见,在高的外界 CO₂ 浓度 ($C_i > 400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下, 对照柚树叶片 Pn 随 p 增高而增

大。Pn-p 关系曲线的直线部分, 接近 Pn 最大值的 电子传递速率亦较 UV-B 辐射处理的高 (表 4)。

表 2 两种光强下柚树叶片光合速率和细胞间 CO₂ 浓度关系的最初直线部分 (C_i < 180 μL L⁻¹)

Table 2 The representative partial relationship between Pn and C_i measured at two light level (C_i < 180 μL L⁻¹)

处理 Treatment	光合有效辐射 PAR (μmol m ⁻² s ⁻¹)	公式 Equation (Y = ax + b)	r ²
对照植株 Control plants	较高光强 700 Higher level	Pn = 0.063C _i - 2.78	0.98
	低光强 150 Lower level	Pn = 0.032C _i - 1.84	0.95
UV-B 处理 UV-B treated plants	较高光强 700 Higher level	Pn = 0.040C _i - 2.72	0.98
	低光强 150 Lower level	Pn = 0.019C _i - 1.91	0.98

表 3 补增 UV-B 辐射对柚树叶片最大羧化速率的影响

Table 3 Effects of UV-B irradiation on maximum carboxylation rate in leaves of *Citrus grandis*

处理 Treatment	Pn (μmol m ⁻² s ⁻¹)	C _i (μL L ⁻¹)	Rd (μmol m ⁻² s ⁻¹)	Γ* (μL L ⁻¹)	V _{cmax} (μmol m ⁻² s ⁻¹)
对照植株 Control plant	8.3 ± 0.38	175.0 ± 2.4	0.86 ± 0.31	30.4 ± 1.2	57.08 ± 1.50
UV-B 处理植株 UV-B treated plant	3.4 ± 0.4	140.1 ± 3.3	1.21 ± 0.35	37.6 ± 2.6	39.44 ± 0.65

表 4 UV-B 辐射处理对柚树叶片电子传递速率的影响

Table 4 Effects of UV-B irradiation on the rate of electron transport in leaves of *Citrus grandis*

处理 Treatment	Pn (μmol m ⁻² s ⁻¹)	C _i (μL L ⁻¹)	Γ* (μL L ⁻¹)	J (μmol m ⁻² s ⁻¹)
对照植株 Control plant	8.5 ± 0.30	192.0 ± 3.8	30.4 ± 1.2	44.85 ± 0.50
UV-B 处理植株 UV-B treated plant	5.0 ± 0.5	180.0 ± 3.0	37.6 ± 2.6	31.47 ± 0.65

表 5 UV-B 辐射对柚树叶片光能转换效率的影响

Table 5 Effects of UV-B irradiation on the efficiency of light energy conversion

处理 Treatment	Pn (μmol m ⁻² s ⁻¹)	C _i (μL L ⁻¹)	α (mol CO ₂ uptake mol ⁻¹ quanta)	δ (mol electrons mol ⁻¹ quanta)	Chlorophyll (mg g ⁻¹ FW)
对照植株 Control plant	7.75 ± 0.41	172.0 ± 4.5	0.075 ± 0.012	0.46 ± 0.01	14.91 ± 1.32
UV-B 处理植株 UV-B treated plant	5.29 ± 0.38	190.9 ± 0.7	0.041 ± 0.008	0.28 ± 0.01	8.45 ± 2.06

3.4 补增 UV-B 辐射对柚树叶片光能转换效率的影响

从图 1 的 Pn-p 关系曲线可见, UV-B 辐射处理柚树叶片有较低的表现量子产率 (表 5)。对照植株和 UV-B 辐射处理植株的 Pn-p 关系曲线最初直线部分的最大 Pn 值分别为 7.75 ± 0.41 和 5.29 ± 0.38。相应 C_i 见表 5。公式 3 的结果表明, 对照植株叶片光能转换效率较 UV-B 辐射处理植株高 39.1%, 同时前者亦有较高的叶绿素含量。结果表明, UV-B 辐射引起有柚树叶片光能转换效率降低。叶片叶绿素含量亦明显减少 (表 5)。

4 讨论

在一定温度和 O₂ 浓度下, CO₂ 补偿点 (Γ*)

是 Rubisco 的 CO₂/O₂ 特殊参数 (K_cV_c/K_sV_c) 的函数, 它反映了羧化和氧化的比率。本文结果表明, 经 UV-B 辐射处理的植株, 其 Γ* 较对照植株为高。反映了 UV-B 辐射引起 Rubisco 动力学特性的变化。Jordan 等 (1992)^[12] 曾证明植物长期暴露在 UV-B 辐射下, UV-B 辐射明显抑制 Rubisco 大亚基和小亚基的 mRNA 转录, 引起 Rubisco 数量的减少和活性降低, Eckardt 和 Pell (1994)^[13] 亦曾观察到草本植物暴露在 O₃ 下, 叶片的 Rubisco 活性出现过早衰减。本文虽没有测定过 UV-B 辐射下叶片的 Rubisco 含量的变化, 但结果表明 UV-B 辐射引起叶片光合羧化速率明显降低, 可能反映了 UV-B 辐射引起明显的 Rubisco 催化活性的变化。UV-B 引起柚树叶光合速率的降低也反映在

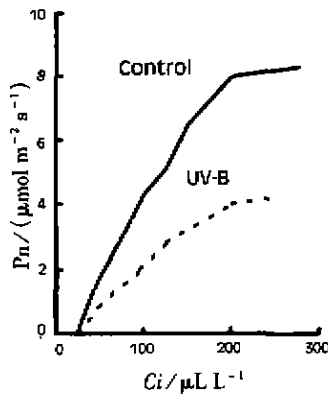


图3 柚树叶片光合速率(P_n)-细胞间二氧化碳浓度(C_i)关系曲线 ($C_i < 180 \mu\text{L L}^{-1}$)

Fig. 3 Representative partial P_n/C_i curves in leaves of *Citrus grandis* ($C_i < 180 \mu\text{L L}^{-1}$)

处理的植株叶片有着较低的表现量子产率和光能转换效率。这些变化与UV-B辐射处理植株叶片的叶绿素含量较低也是相一致的。叶片最大光合速率和表现量子产率变化依赖于 δ 、 Γ' 、 V_c -max、和Rd参数的变化,UV-B辐射处理导致接近最大光合速率降低37.2%,Walin等(1992)^[14]亦曾报导不同 O_3 处理的Picea abies叶片表现量子产率为0.038至0.047,较对照明显低。UV-B辐射处理使表现量子产率从0.075降低至0.041,Nogues和Baber(1995)^[17]证明,较低的UV-B辐射引起豌豆叶片叶绿素荧光 F_v/F_m 的变化不大,但却明显降低光合作用的光饱和速率(超过30%)和 CO_2 同化的量子产率,我们的结果表明UV-B辐射可能引起叶片对光吸收和利用的降低,从而抑制光合过程,降低光合速率。目前关于辐射对光合电子传递能力的研究不多,本文结果表明,UV-B辐射明显降低光合电子传递速率,因而直接限制RUBP再生速率和导致光合速率的降低。柚树叶片的光合器官对UV-B辐射敏感,长期暴露在UV-B辐射下,叶片光合作用受到明显抑制,从而可能引起生长受阻和最终果实的减量。因此,选育抗UV-B柚树品种势在必行。

参考文献:

[1] Blumthaler M, Anbach W. Indication of increasing solar ultra-violet-B radiation flux in alpine region[J]. *Science*, 1990, **248**:206~208

- [2] Björn L O. Effects of ozone depletion and increased UV-B on terrestrial ecosystems [J]. *International Journal of Environmental studies*, 1996, **51**:217~243
- [3] Caldwell M M, Flint S P. Stratospheric ozone reduction, solar UV-B radiation and terrestrial ecosystems [J]. *Climatic change*, 1994, **28**:375~394
- [4] Coochill T P. Stratospheric ozone depletion as it affects life on earth-the role of ultraviolet action spectroscopy [A]. In: *Impact of Global climatic changes on photosynthesis and plant productivity* (eds. Y. P. Abrol, A. Gaanan, Covindjee, P. R. Ort *et al.*) pp3-21. Oxford FIBM Publishing Co. PVT. Ltd New Dehli, 1991
- [5] Brite S J, Sager J C. Photomorphogenesis and assimilation in soybean and sorghum grown under broad spectrum or blue-deficient light sources [J]. *Plant physiol.* 1990, **94**:448~454
- [6] Dayt A, Vogelmann T C. Alteration in photosynthesis and pigment distribution in pea leaves following UVB-B exposure[J]. *Physiol. Planterum*, 1995, **94**:433~440
- [7] Nogues S, Baker N R. Evaluation of the role of damage to photosystem II in the inhibition of CO_2 assimilation in pea leaves on exposure to UV-B radiation [J]. *Plant Cell and Environment*, 1995, **18**:781~787
- [8] Brooks A, Farquhar G D. Effect of temperature on the CO_2/O_2 specificity of ribulose-1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in light. Estimates from gas exchange measurement on spinach[J]. *Planta*, 1985, **165**:397~402
- [9] Von caemmerer S, Farquhar G D. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves[J]. *Planta*, 1981, **153**:376~387
- [10] Long S P. Modification of the response of photosynthetic productivity of rising temperature by atmospheric CO_2 concentration; Has it importance been under-estimated [J]. *Plant Cell and Environment*, 1991, **14**:729~739
- [11] Kellomaki S, Wang K Y. Effects of elevated O_3 and CO_2 concentrations on photosynthesis and stomatal conductance in scots pine[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1997, **20**:995~106
- [12] Jordan B R, He J, Chow W S, Anderson J M. Changes in mRNA levels and poly-peptide subunit of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase in response to supplementary ultraviolet B radiation[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1992, **15**:91~98
- [13] Eckardt N A, Pell E J. O_3 -induced degradation of Rubisco protein and loss of Rubisco mRNA in relation to leaf age in solanum tuberosum L[J]. *New Phytologist*, 1994, **127**:741~748
- [14] Walin G, Skarby L, Seliden G. Long-term exposed of Norway spruce, Picea abies(L.) Karst. To ozone in open top chamber II Effects on the light response of net photosynthesis in shoots of different ages[J]. *New Phytologist*, 1992, **121**:387~394