

UV-B 辐射增强对大麦生理生态的影响

武 君, 娄运生, 李永秀, 程焕友

(南京信息工程大学应用气象学院, 南京 210044)

摘 要:在大田条件下,研究了 UV-B 辐射增强对大麦的生长发育、光合作用、蒸腾作用及其产量构成的影响。结果表明,UV-B 辐射增强明显抑制大麦生长,使株高变矮、绿叶数减少、叶面积和干物质量下降,但抑制程度随生育期而异。在 UV-B 辐射增强条件下,大麦叶片叶绿素含量、净光合速率、气孔导度和蒸腾速率都有不同程度的降低,水分利用率也随之降低。UV-B 辐射增强对大麦形态学和生理学上的不利影响,导致了大麦产量下降 24.96%。

关键词:大麦;UV-B;生长发育;光合作用;产量

中图分类号:Q945.78 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2010)06-1033-06

Effect of Enhanced Ultraviolet-B Radiation on Physiological and Ecological Parameters in Barley

WU Jun, LOU Yun-sheng, LI Yong-xiu, CHENG Huan-you

(College of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: The stratospheric ozone layer formed a protective atmospheric filter against biologically harmful solar ultraviolet (UV) radiation. Anthropogenic emissions of chlorofluorocarbons and nitrogen oxides resulted in depletion of ozone layer. Consequently, enhanced levels of UV-B radiation (280~320 nm) had been detected in the Southern as well as in the Northern Hemisphere. Enhanced UV-B radiation had been confirmed to negatively affect plant growth and development in higher plants. Barley is the forth most important worldwide cereal crop, after wheat, maize and rice, but very few studies have been conducted concerning its response to elevated UV-B radiation. Field experiment with barley was conducted to investigate the changes of growth, development and yield under enhanced UV-B radiation. The experiment was designed with two levels of UV-B radiation i.e. control (CK, ambient) and enhanced UV-B (E, 1.8 kJ·m⁻²), and conducted at the Agro-Meteorological Station, Nanjing University of Information Science and Technology, Jiangsu Province, China. The results showed that the decreases in plant height, green leaf number, total leaf area and biomass (root and shoot) were observed under enhanced UV-B radiation, but varied with growth stages. Furthermore, enhanced UV-B radiation also reduced chlorophyll content, net photosynthetic rate, stomatal conductivity, transpiration rate and water use efficiency. Finally, the seed yield was significantly reduced by 24.96% under enhanced UV-B radiation.

Keywords: barley; UV-B; growth; photosynthesis; yield

大气平流层臭氧耗损所导致的紫外辐射增强,已成为全球变化研究的重要问题之一。紫外辐射依其生物效应可分为:超强效应波段(UV-C, 200~280 nm),为灭生性辐射,即为通常所说的杀菌紫外线,但可全部被平流层臭氧吸收而不能到达地面;强效应波段(UV-B, 280~320 nm),为生物有效辐射,绝大部分可被臭氧吸收;弱效应波段(UV-A, 320~400 nm),很少被臭氧吸收,但它对生物无杀伤作用,且可促进植物

生长。从生物学角度分析,对地球生物造成直接影响的紫外辐射主要是 UV-B 辐射^[1]。UV-B 辐射增强对农作物的影响是人们关注的重要课题,已研究了约 150 种植物,其中近 100 种为农作物,涉及小麦、水稻、玉米、大豆等,内容涉及到作物生理生化、生长发育、形态结构、产量构成、品种遗传差异等方面^[2-4]。大麦是重要的禾谷类作物,具有啤酒酿造、饲料及食用等多种用途,种植面积和总产量仅次于小麦、玉米、水稻,但目前国内有关 UV-B 辐射对大麦生态系统影响的研究,尚未见相关报道。因此,研究 UV-B 辐射增强对大麦生理生态指标的影响,对于预测 UV-B 辐射增强对我国大麦生产的影响具有重要意义。

收稿日期:2009-12-04

基金项目:国家自然科学基金(40871151);江苏省“青蓝工程”项目

作者简介:武 君,男,硕士生,主要从事生态环境气象研究。

通讯作者:娄运生 E-mail:yunshlou@yahoo.com.cn

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试大麦品种为大麦单 2 号。

1.2 试验设计

试验于 2008 年 11 月—2009 年 5 月在南京信息工程大学农业气象实验站(北纬 32°东经 119°)大田内进行。将试验地耕作、施肥后,大麦种子经消毒处理后进行播种,大田常规管理。氮肥施用量为 150 kgN·hm⁻²,其中 70%作基肥,30%作追肥;磷钾肥全部作基肥施用。

采用可升降式的 UV-B 灯架,将 UV-B 灯管(光谱为 280~320 nm)置于作物上方,用于模拟 UV-B 辐射增强。用国产紫外辐照计测 297 nm 处辐射强度(以植株上部计),设 2 个辐射水平,即 CK(自然光),E(1.8 kJ·m⁻²),相当于南京地区 4—5 月 UV-B 辐射量的 20%,同时从大麦分蘖期开始 UV-B 辐射处理,处理期间,光源与植株顶部始终保持 0.8 m 左右,每日辐照时间为 8:00—16:00,共 8 h,阴雨天停止照射,直到成熟。

1.3 测定方法

观测大麦生长发育进程,在分蘖期、拔节期、孕穗期、抽穗期、成熟期分别取样,按照常规方法测定植株的株高、绿叶数、鲜重、干重、叶面积,用 SPAD 测定叶片的叶绿素量,每个处理设 3 个重复,每个重复随机选取至少 3 个样品进行测量,取其平均值。大麦叶片的光合作用指标用 Li-6400 按照不同的生育期测定,测量时间为晴天 9:00 至 11:00 之间,每个重复均选择叶位相同的至少 3 个叶片进行测量,直至成熟。

1.4 统计分析

数据处理采用 SPSS 统计分析软件进行统计分析。测试指标平均值之间的差异显著性用单因素方差分析,仅限于同一时间的处理与对照。* 表示 0.05 的显著水平,** 表示 0.01 的显著水平,没有标明的表示未达 0.05 显著性水平。

2 结果与分析

2.1 对大麦生长发育的影响

从图 1 可以看出,UV-B 辐射增强对大麦株高的影响因生育期而异。在大麦分蘖和拔节期,UV-B 辐射增强对株高的抑制效应不显著,下降幅度为 0.2%~2.7%,随着处理时间的推移,到大麦生长的中后期,抑制作用逐步显现出来,最终表现为明显的抑制株高的

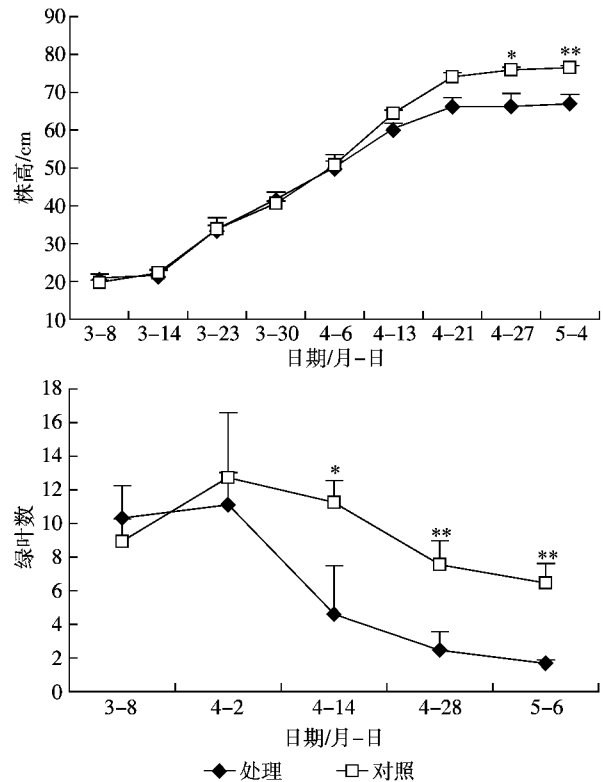


图 1 UV-B 辐射增加对大麦株高和绿叶数的影响

Figure 1 Effect of enhanced UV-B radiation on plant height and green leaf number in barley

效果,差异达到 12.5%,达到极显著差异($P<0.01$)。这可能是由于 UV-B 辐射增强能直接改变植株体内的激素代谢水平,即通过破坏生长素削弱其顶端优势^[4];另外,也可能是因为 UV-B 辐射能与光敏色素和蓝光受体相互作用,共同影响植株的节间伸长^[5]。

UV-B 辐射增强对大麦绿叶数有明显的抑制作用,随着处理时间的增加,抑制作用增强(图 1)。在处理初期,绿叶数有 15.7%的增长,但随着处理时间的增加,绿叶数逐步减少,下降幅度为 12.6%~74.2%,抑制作用达极显著水平($P<0.01$)。绿叶是进行光合作用所用的主要器官,UV-B 辐射增加对绿叶数的影响必将对大麦的产量产生影响。

试验结果表明,UV-B 辐射增强对大麦叶面积有抑制作用,但抑制作用并不非常明显,均未达到显著水平(图 2)。孕穗期(4 月 14 日)受影响的程度最大,下降了 12.3%,随后的抽穗期和成熟期下降幅度为 8.5%和 5.1%,下降幅度减小,可能是由于抽穗期的追肥所造成的结果。叶面积减小将直接导致光合能力降低,对物质积累和灌浆结实产生重大影响,是 UV-B 辐射增强导致大麦产量减少的原因之一。

生物量是表征作物生长状况的重要指标,而根系

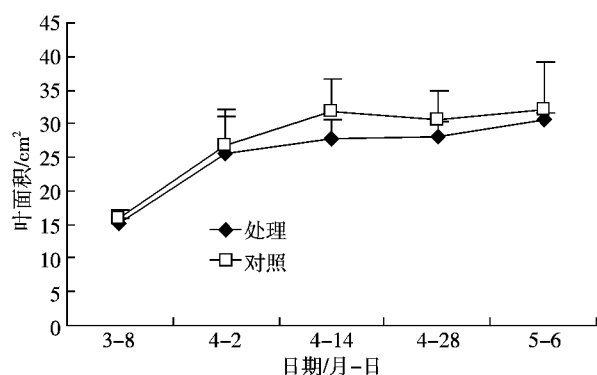


图2 UV-B 辐射增加对大麦叶面积的影响

Figure 2 Effect of enhanced UV-B radiation on leaf area in barley

对于植物水分与矿质营养的吸收以及产生细胞分裂素等物质,以及植物地上部分的生长有重要的影响。许多研究表明,UV-B 辐射增强下,植物如大豆、小麦和水稻等表现出生物量降低,但也有增加或不改变的现象^[6]。从图3可以看出,UV-B 辐射增强使植株根干重和地上部分干重明显减少,对根的抑制作用尤为明显,在孕穗期和抽穗期均达到显著性水平。从拔节期开始,根干重的减少量一直在50%左右,地上部分的减少量则在13.2%~42.6%之间。其原因可能在于UV-B 辐射增强导致植株矮化、叶面积减小、光合能

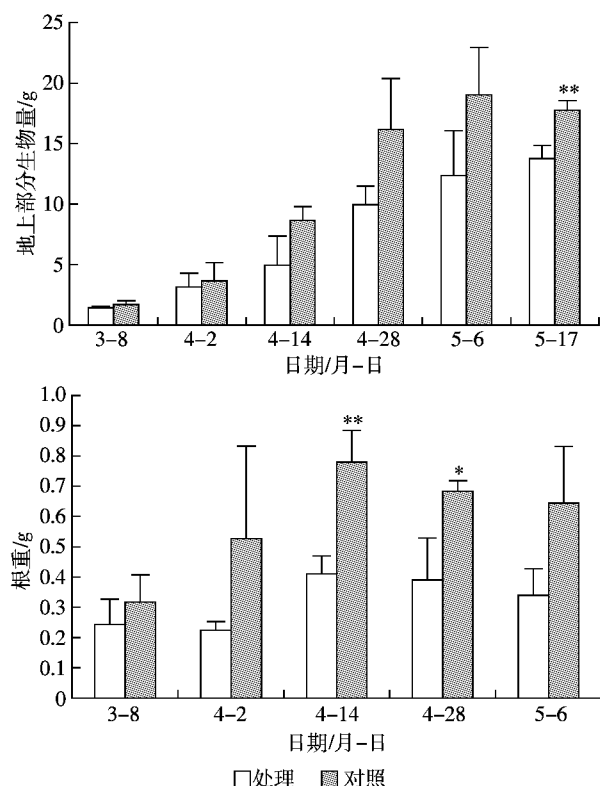


图3 UV-B 辐射增加对大麦生物量的影响

Figure 3 Effect of enhanced UV-B radiation on shoot and root biomass in barley

力下降,引起干物质积累下降。这些形态和生态方面的变化是大麦产量减少的必然原因。

2.2 对大麦叶片光合作用的影响

UV-B 辐射会使植物叶绿体受到伤害,使叶绿素的合成受阻,叶绿素和类胡萝卜素被诱导非酶化光氧化,希尔反应(Hill reaction)活性降低,叶片气孔阻力增大或气孔关闭,从而抑制植物的光合作用^[7]。

从图4可以看出,UV-B 辐射增强处理后,大麦叶片的叶绿素含量明显下降,降幅在7.3%~16.8%之间。且除了分蘖期和孕穗期以外,均达到显著性水平($P<0.05$)。另外孕穗期(4月15日)处理组的叶绿素含量增加,且趋势向后延续,使(4月21日)处理组的降低幅度变小,这可能是由于拔节期追肥增加了大麦叶片的抵抗能力所产生的结果,这可以和叶面积差异的变化趋势相互印证。UV-B 辐射增强使大麦叶片的叶绿素含量降低,原因可能在于UV-B 辐射增强破坏了叶绿素膜,使得叶绿素含量降低。有相关研究表明,UV-B 辐射增强下,叶绿体膜上镁-三磷酸腺苷酶活性下降导致叶绿体基质pH降低^[5];叶绿体膜组分改变,不饱和脂肪酸下降,饱和脂肪酸含量上升,造成膜流动性降低^[8]。叶绿素是叶片光合作用所必需的物质,

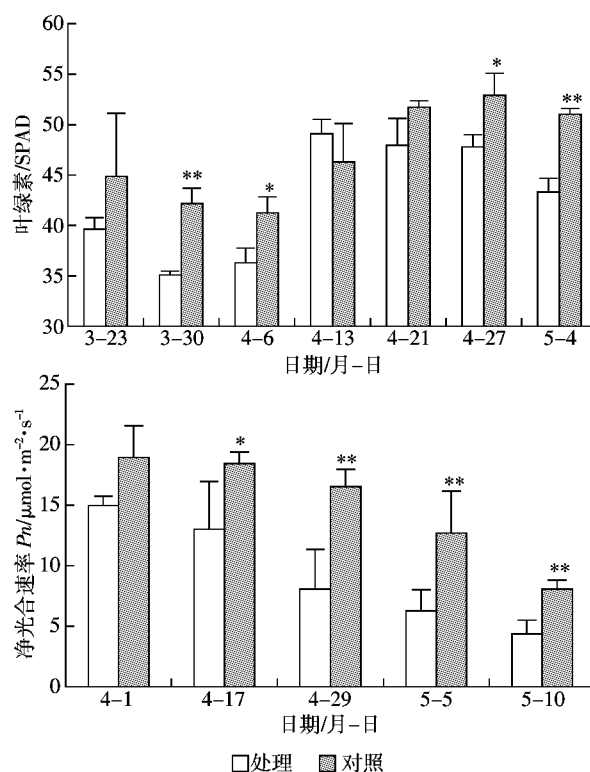


图4 UV-B 辐射增加对大麦叶绿素和净光合速率的影响

Figure 4 Effect of enhanced UV-B radiation on chlorophyll and net photosynthetic rate in barley

这必将对大麦的光合作用产生不利的影响。

UV-B 辐射增强使大麦的生理活动受阻,净光合速率和气孔导度均发生明显下降,处理和对照差异最大分别达到 51.1% 以及 50.9%,其中净光合速率尤为明显(图 4),抽穗期和成熟期差异均达到极显著水平($P<0.01$)。气孔是植物与外界交换的“大门”,气孔导度大小直接影响着作物光合、蒸腾等重要生理过程,同时又和呼吸作用共同决定了胞间二氧化碳浓度的高低,气孔导度减小必将对叶片的光合作用产生不利的影响。图 5 显示,与对照相比,处理组胞间二氧化碳浓度明显增加,差异在 4.6% 到 14% 之间。UV-B 辐射增强条件下,处理组大麦叶片净光合速率减小,此时叶片气孔导度在明显减小,而胞间二氧化碳浓度却在升高,说明 UV-B 辐射对大麦净光合速率的影响并不是通过影响气孔而阻碍二氧化碳的供应来起作用的,而可能是通过影响光合作用本身的反应过程而产生的效果。

从图 6 可以看出,UV-B 辐射增强条件下,处理组大麦叶片的蒸腾速率明显低于对照组,差异达到了 44%,这样就可以提高水分利用效率,以便进一步抵抗 UV-B 对其自身的伤害。许多研究表明,UV-B 辐射会诱导叶表面气孔开度减小和气孔阻力增大^[9],根

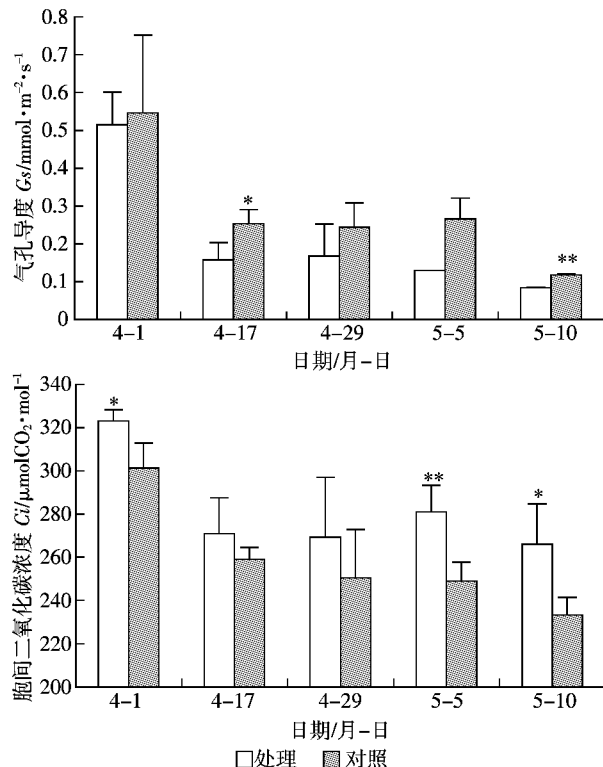


图 5 UV-B 辐射增加对叶片气孔导度和胞间二氧化碳浓度的影响

Figure 5 Effect of enhanced UV-B radiation on stomatal conductivity and intercellular CO₂ concentration in barley

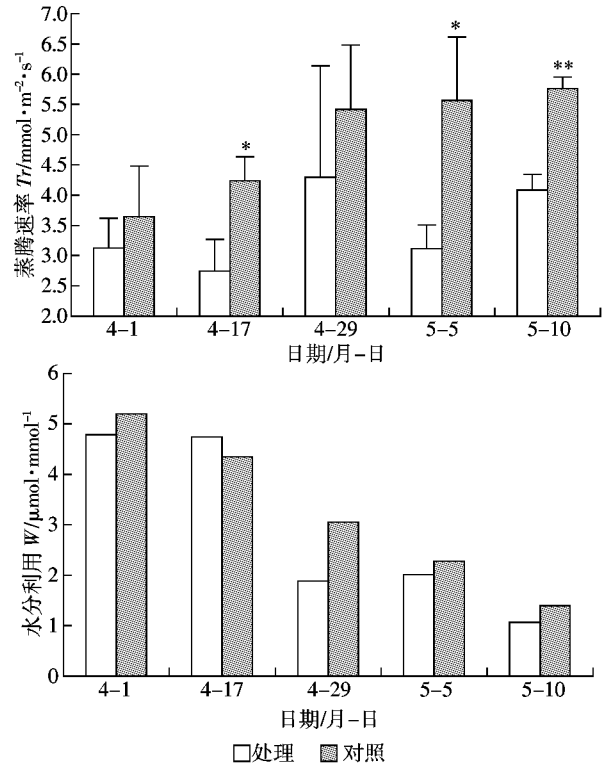


图 6 UV-B 辐射增加对蒸腾速率和叶片水分利用率的影响

Figure 6 Effect of enhanced UV-B radiation on transpiration rate and water use efficiency in barley

系活力降低^[10],从而降低蒸腾速率^[11],这也在黄瓜、萝卜和大豆^[12]中观察到。水分利用效率是指植物蒸腾消耗单位重量的水分所同化的 CO₂ 的量,常用净光合速率与蒸腾速率的比值表示^[13],因此按下式计算 UV-B 辐射增加条件下大麦的水分利用效率:

$$W = Pn/Tr \quad (1)$$

式中:W 为水分利用效率;Pn、Tr 分别为光合速率与蒸腾速率。

计算结果显示,除了孕穗期(4 月 17 日)受追肥的影响之外,其他时期水分利用率在处理和对照之间有明显的差异,抽穗期(4 月 29 日)的差异最大,达到 38.3%。由式(1)可知,水分利用率与光合速率成正比,与蒸腾速率成反比,在 UV-B 辐射增强条件下,处理组的光合速率与蒸腾速率同时减小时,水分利用率也减小,说明光合速率对大麦水分利用起主导作用。这些大麦光合生理方面的变化也是造成大麦产量减少的重要原因。

2.3 对大麦产量的影响

增加 UV 辐射强度能导致多种植物的生物学或经济学产量下降^[14]。结果表明,UV-B 辐射增强不但降低大麦总生物量,而且严重影响大麦籽粒产量。从表 1

可以看出,UV-B 辐射处理后,每穗粒数、千粒重、理论产量、实际产量均有不同程度的下降,并且千粒重、理论产量以及实际产量等指标处理和对照之间均达到极显著水平($P<0.01$),差异非常明显。这可能是由于 UV-B 辐射增加对大麦单茎株高、绿叶数等产生影响,减少了大麦的光合有效面积,从而影响大麦整株干物质累积,而且对后期麦穗的形成和籽粒的充实产生了严重的影响。另外,在生理方面,对大麦叶片光合作用的影响也是大麦最终产量减少的一个重要原因。

表 1 UV-B 辐射增加对大麦产量的影响

Table 1 Effects of enhanced UV-B radiation on yield in barley

项目 Items	CK	E	(E-CK)/CK
穗粒数/个 Grains per ear	26.93	24.97	-7.3%
千粒重/g 1 000 Grains weight	41.3**	34.43**	-16.64%
理论产量/g·m ⁻² Theoretical yield	1 063.4**	683.03**	-35.77%
实际产量/g·m ⁻² Grain yield	831.1**	623.7**	-24.96%

3 讨论

植物形态特征变化和生物量变化可敏感地反映外界环境对植物的影响。本研究表明,UV-B 辐射增强对大麦的生长发育有明显的抑制作用,UV-B 辐射处理后,植株在形态上均表现出株高变矮、绿叶数减少、叶面积下降等特征,导致地上部和地下部生物量下降。这与 Dai Q 等^[15-16]的研究结果相似。大麦矮化使节间缩短,叶片相互遮掩增加了保护能力,叶面积变小,减少了 UV-B 辐射的伤害面积,从而使植物能够避免或减轻 UV-B 辐射的进一步伤害。所以,从适应的角度说,这些形态特征的变化也是大麦针对 UV-B 辐射的一种保护性反应。

本研究还表明,在 UV-B 辐射增强条件下,大麦叶片的光合作用也受到明显的抑制,叶绿素含量、光合速率、气孔导度和蒸腾速率都有不同程度的降低,导致水分利用率随之较低。UV-B 辐射影响光合作用的原因很多。UV-B 辐射可以破坏类囊体光系统,尤其是捕光色素系统,导致叶绿体吸收光能减少、光能转换效率下降,以及改变叶片的水分运输和分配,导致气孔阻力增大^[7],减低某些作物中的 Hill 反应活力,增加叶片内可溶性蛋白质含量,降低 Rubisco 活力,增加暗呼吸^[8];U-VB 辐射也可以通过破坏光系统 II (PS II) 反应中心,抑制 PS II 联系的电子传递,使环式磷酸化解耦联作用等直接受到伤害,影响植物的光合能力^[9]。

本试验结果表明,UV-B 辐射使叶绿素含量降

低,影响大麦的光合能力。虽然 UV-B 辐射使得大麦叶片气孔导度减小,但是由于其胞间二氧化碳浓度升高,说明光合作用所需二氧化碳的供应量并没有减少,也就是说气孔导度减小并不是净光合速率降低的主要原因,而很可能是 UV-B 辐射对光合作用本身的反应过程有影响,具体的原因还需要进一步的深入研究。另外,尽管处理组已经通过减小蒸腾速率来提高水分利用效率,以便进一步抵抗 UV-B 对其自身的伤害,但是并不能抵御净光合速率降低对水分利用率的影响。

4 结论

UV-B 辐射增强对大麦的生长发育以及光合作用有明显的抑制作用。光合作用受抑制,减少了物质的合成,不利于地上部和根系发育,根系吸收功能的降低又进一步限制地上部的生长和光合作用等生理活动,最终导致生物量和籽粒产量下降,即 UV-B 辐射强度增加对大麦形态学和生理学上的不利影响,是大麦地上部和地下部生物量降低及产量减少的主要原因。因此,在未来农业生产实践中,通过筛选或培育抗 UV-B 辐射或对 UV-B 辐射不敏感的大麦品种,可能是缓解 UV-B 辐射增强对大麦生产不利影响的有效措施。本试验为大麦对 UV-B 辐射的响应方面提供了基本的大田数据,有关大麦对 UV-B 辐射响应的内部机理及对 UV-B 与其他环境因子复合作用的响应还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 王少彬, 苏维瀚, 魏鼎文. 太阳紫外辐射的生物有效性与大臭氧含量减少的关系[J]. 环境科学学报, 1993, 13(1): 114-119.
WANG Shao-bin, SU Wei-han, WEI Ding-wen. Biologically effective radiation of solar ultraviolet radiation and the depletion of ozone layer[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 1993, 13(1): 114-119.
- [2] 吴杏春, 林文雄, 黄忠良. UV-B 辐射增强对两种不同抗性水稻叶片光合生理及超显微结构的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(2): 554-564.
WU Xing-chun, LIN Wen-xiong, HUANG Zhong-liang. Influence of enhanced ultraviolet-B radiation on photosynthetic physiologies and ultrastructure of leaves in two different resistivity rice cultivars[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(2): 554-564.
- [3] Fedina I S, Grigorova I D, Georgieva K M. Response of barley seedlings to UV-B radiation as affected by NaCl[J]. *Plant Physiol*, 2003, 160: 205-208.
- [4] Xu K, Qiu B S. Response of superhigh-yield hybrid rice Liangyoupeijiu to enhancement of ultraviolet-B radiation[J]. *Plant Science*, 2007, 172: 139-149.
- [5] Piere M, Baschke K. Correlation between loss of turgor and accumula-

- tion of abscisic acid in detached leaves[J]. *Plant*, 1980, 148:174-182.
- [6] Kim H Y, Kobayashi K, Nouch I, et al. Enhanced UV-B radiation has little effect on growth, Vc values and pigments of pit grown ices (*Oryza sativa*) in the field[J]. *Plant Physiol*, 1996, 96:1-5.
- [7] 杨志敏, 颜景义, 郑有飞, 等. 紫外辐射对不同条件下的小麦叶片叶绿素降解作用的研究[J]. 西北植物学报, 1995, 15(4):288-293.
- YANG Zhi-min, YAN Jing-yi, ZHENG You-fei, et al. Effects of ultra-violet radiation on the degradation of wheat leaf chlorophyll under different conditions[J]. *Acta Botanica Boreal-Occidentalia Sinica*, 1995, 15(4):288-293.
- [8] 杨景宏, 陈 拓, 王勋陵. 增强紫外线 B 辐射对小麦叶绿体膜组分和膜流动性的影响[J]. 植物生态学报, 2000, 24(1):102-105.
- YANG Jing-hong, CHEN Tuo, WANG Xun-ling. The influence of enhanced ultraviolet-B radiation on chloroplast membrane composition and membrane fluidity in wheat leaves[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2000, 24(1):102-105.
- [9] Negash L, Bjorn L O. Stomatal closure by ultraviolet radiation[J]. *Physiol Plant*, 1986, 66:360-364.
- [10] Murali N S, Teramura A H. Intraspecific differences in *Cucumis sativus* - sensitivity to UV-B radiation[J]. *Physiol Plant*, 1986, 68:673-677.
- [11] Mirecki R M, Teramura A H. Effect of ultraviolet-B irradiance on soybean. V. The dependence of plant sensitivity on the photosynthetic photon flux density during and after leaf expansion[J]. *Plant Physiol*, 1984, 74:475-480.
- [12] 颜景义, 杨志敏, 郑有飞. 大豆对紫外辐射的生物学效应研究[J]. 农业环境保护, 1995, 14(4):154-157.
- YAN Jing-yi, YANG Zhi-min, ZHENG You-fei. Biological response of soybean to ultraviolet radiation[J]. *Agro-Environmental Protection*, 1995, 14(4):154-157.
- [13] 蒋跃林, 张庆国, 岳 伟, 等. 大豆光合特性对大气 CO₂ 浓度升高的响应[J]. 中国农学通报, 2005, 21(3):290-293.
- JIANG Yue-lin, ZHANG Qing-guo, YUE Wei, et al. Responses of photosynthetic characteristics of soybean to elevated atmospheric CO₂ concentration[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(3):290-293.
- [14] Teramura A H. Effects of UV-B radiation on the growth and yield of crop plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 1983, 58:417-422.
- [15] Dai Q, Vergara V P, Barnes P W, et al. Ultraviolet-B radiation effects on growth and physiology of four rice cultivars[J]. *Crop Sci*, 1992, 32:1269-1278.
- [16] Dai Q, Peng S, Vergara B S. Intraspecific responses of 188 rice cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation[J]. *Environ Exp Bot*, 1995, 34:433-443.
- [17] 侯扶江, 贾桂英, 颜景义. 增强紫外辐射对田间大豆生长和光合作用的影响[J]. 植物生态学报, 1998, 22(3):256-261.
- HOU Fu-jiang, BEN Gui-ying, YAN Jing-yi. Effects of supplemental ultraviolet radiation on the growth and photosynthesis of soybean growing in the field[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1998, 22(3):256-261.
- [18] Takeuchi Y. Adaptive alterations in the activities of scavengers of active oxygen in cucumber cotyledons irradiated with UV-B[J]. *Plant Physiol*, 1996, 147:589-592.
- [19] 郑有飞, 颜景义, 万长建. 紫外辐射增加对农作物的影响及对策[J]. 中国农业气象, 1996, 17(4):50-53.
- ZHENG You-fei, YAN Jing-yi, WAN Chang-jian. Effects of enhanced ultraviolet radiation on crops and its counter-measures[J]. *Agricultural Meteorology*, 1996, 17(4):50-53.