

铈对 UV-B 胁迫下大豆幼苗光合原初反应的影响

梁婵娟^{1,2}, 周 青^{1,2}

(1.江南大学工业生物技术教育部重点实验室, 江苏 无锡 214122; 2.江南大学环境与土木工程学院, 江苏 无锡 214122)

摘 要:用水培法研究了 Ce(Ⅲ)对紫外辐射(UV-B, 280~320 nm)胁迫下大豆幼苗光合原初反应的影响。结果表明, 20 mg·L⁻¹ CeCl₃能有效减缓紫外辐射(T1/3.34 kJ·m⁻²和 T2/11.76 kJ·m⁻²)胁迫所导致的叶绿素与类胡萝卜素含量减少、光能转换效率(*Fv/Fm*)及传递能力(*Fv/F₀*)降低, 且对低剂量胁迫的调控效果优于高剂量, 即以上指标 Ce+T1>T1, Ce+T2>T2, Ce+T1>Ce+T2。从光合原初反应的能量分配看, Ce(Ⅲ)能促使大豆叶片吸收光能的总量增加, 加快内囊体膜上光电的转换和电子的传递, 降低 UV-B 辐射伤害而导致的过刺激发能积累, 从而消除过刺激发能诱发的膜脂过氧化对光合器官的潜在威胁。

关键词:铈; UV-B 辐射; 大豆幼苗; 光合作用; 原初反应

中图分类号: Q945.78 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2010)01-0015-04

Effect of Ce(Ⅲ) on Photosynthetic Primary Reaction in Soybean Seedling Under UV-B Radiation Stress

LIANG Chan-juan¹, ZHOU Qing^{1,2}

(1.The Key Lab of Industrial Biotechnology, Ministry of Education, Jiangnan University, Wuxi 214122, China; 2.School of Environmental and Civil Engineering, Jiangnan University, Wuxi 214122, China)

Abstract: Effect of cerium(Ⅲ) on photosynthetic primary reaction in soybean seedlings under ultraviolet-B radiation (UV-B, 280~320 nm) stress was studied with hydroponics under laboratory conditions. UV-B radiation (T1/3.34 kJ·m⁻², T2/11.76 kJ·m⁻²) caused the decrease in chlorophyll(Chl) and carotenoid(Car) content, optimal photochemical efficiency of PSⅡ(*Fv/Fm*) and light transport capacity(*Fv/F₀*), and the excess accumulation of excitation energy. The decrease degree of each index was positively related with UV-B radiation dosage. However, CeCl₃(20 mg·L⁻¹) increased Chl and Car content, *Fv/Fm* and *Fv/F₀*, compared with those of the controls. For Ce+UV-B treatments, all of indices were still lower than those of the controls, but obviously higher than those of UV-B treatments. The sequence was followed as: Ce+T1>T1; Ce+T2>T2; Ce+T1>Ce+T2. The result indicated that Ce(20 mg·L⁻¹) could alleviate UV-B-induced inhibition on photosynthetic primary reaction, and that regulating effect of Ce on all indices mentioned above under low dosage of UV-B radiation was better than that under high dosage. As to the excitation energy distribution in photosynthetic light reactions in UV-B, Ce and Ce+UV-B treatments, Ce(Ⅲ) could promote leaves absorbing more light energy by increasing Chl content, accelerate photoelectric conversion and electron transport in thylakoid membrane, and decrease the excess accumulation of excitation energy induced by UV-B radiation, which could alleviate the potential damage on chloroplast structure due to aggravation of membrane lipid peroxidation.

Keywords: Ce(Ⅲ); UV-B radiation; soybean seedling; photosynthesis; primary reaction

在前期研究中^[1-2], 我们获得了 Ce 减轻 UV-B 抑制光合作用的基础实验数据, 明确了光合功能改善是 Ce(Ⅲ)遏止 UV-B 胁迫下苗期素质下降的直接原因之一。由于 UV-B 辐射导致光合作用降低的伤害机制

极为复杂^[3-4], 因此, 虽已明确 Ce(Ⅲ)在一定程度上能够改善 UV-B 胁迫对植物光合作用的抑制, 但关于 Ce(Ⅲ)对 UV-B 辐射胁迫下植物光合过程中各个环节调控效果及调控机制都不清楚。原初反应(Primary reaction)是光合作用的起始过程, 包括光合色素分子对光能的吸收、传递与转换各环节。本文选择光合原初反应为研究对象, 采用叶绿素荧光技术原位测定 UV-B、Ce(Ⅲ)及 Ce(Ⅲ)+UV-B 处理对 PSⅡ活性与功能的影响, 进一步探讨 Ce(Ⅲ)对 UV-B 辐射胁迫

收稿日期: 2009-05-19

基金项目: 国家自然科学基金(20471030); 江南大学青年基金(2008-LQN005)

作者简介: 梁婵娟(1978—), 女, 博士研究生, 副教授, 研究方向为环境生态学。E-mail: liangchanjuan@jiangnan.edu.cn

通讯作者: 周 青 E-mail: zhouqeco@yahoo.com.cn

下叶片对光能吸收与分配的影响,分析 Ce(Ⅲ)缓解 UV-B 辐射对植物光合作用伤害的内在机制。文献调研显示,有关研究内容尚未见报道。

1 材料和方法

1.1 试材培养

大豆(*Glycine max*)“肯农 18”种子用 5% HgCl_2 消毒 5 min,去离子水冲洗 4 次,放入铺有 3 层纱布的培养皿中,于恒温培养箱(25℃)中萌发。待胚根长至 1 cm 移入塑杯($\Phi=8$ cm)中去离子水培养,每杯 3 株,每日换水 1 次。当第 2 片真叶出现时,改用 1/2 Hoagland 营养液、室温(30℃/25℃)下培养,每日光照 12 h,光强 8 klx,早晚通气各 1 次,并用去离子水维持溶液体积,每 3 d 换 1 次营养液,至第 3 片真叶展开后进行 Ce 和 UV-B 辐射处理。

1.2 试材处理

以预实验筛选的最适浓度 CeCl_3 (20 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) 溶液处理大豆植株,喷雾器均匀喷布大豆叶片,滴液为限,对照(CK)喷等量蒸馏水。48 h 后置特定剂量紫外灯下胁迫处理。

模拟紫外辐射增加的 40 W UV-B 灯管($\lambda=280\sim 320$ nm)悬于植株上方,辐射强度定为 0.15 和 0.30 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$,经双通道 UV-B 紫外辐照计(北京师范大学光电仪器厂)标定,每日照射 6 h(9:00—15:00),连续照射 5 d。为保持实验全程紫外辐射剂量不变,需不断调节灯管高度。

实验设置为:CK(喷水),Ce(喷水),T1(UV-B/3.34 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$),T2(UV-B/11.76 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$),Ce+T1(Ce+UV-B/3.34 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$)及 Ce+T2(Ce+UV-B/11.76 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$)。以上各处理均 3 杯,3 次重复。

1.3 指标测定

采用分光光度法^[5]测定叶绿素(Chl)和类胡萝卜素(Car)含量。大豆叶片活体荧光采用德国 Walz 公司生

产的 PAM-2000 脉冲调制式荧光仪测定,参照文献[6]方法。用于 PS II 光化学反应(P)、天线热耗散(D)和过剩光能(Ex)分别所占的比率根据 Deminig Adams 和 Adams^[7]公式计算:

$$D=1-Fv'/Fm'$$

$$P=(Fv'/Fm')\times qP$$

$$Ex=(Fv'/Fm')\times(1-qP)$$

式中, Fv'/Fm' 为光适应下 PS II 最大光化学效率(Fv' , Fm' 分别为光适应下可变荧光和最大荧光); qP 为光化学猝灭参数。

2 结果与分析

2.1 Ce(Ⅲ)对 UV-B 胁迫下光合色素含量的影响

Chl 是植物光合作用的结构和功能物质。如表 1 所示,与 CK 相比,UV-B 辐射胁迫下 Chla 与 Chla/Chlb 均降低,表明 Chla 降幅大于 Chlb,可见 Chl 总量下降(22.6%/T1,42.3%/T2)主要是由于 Chla 含量减小。各项指标的降幅与 UV-B 辐射强度正相关。类胡萝卜素(Car)随辐射强度的增加降幅加剧,即 T2(18.9%)>T1(8.8%)。

Ce(Ⅲ)处理组 Chla、Chla/Chlb 及 Chl 总量均显著高于 CK,Car 含量变化不显著。Ce(Ⅲ)+UV-B 组以上指标虽低于 CK,但高于 UV-B 辐射组,其中 Ce(Ⅲ)+T1 已接近 CK(差异不显著)。

2.2 Ce(Ⅲ)对 UV-B 胁迫下大豆叶片光能传递能力与转化效率的影响

如表 2 所示,与 CK 相比,UV-B 辐射处理致使 F_0 分别增加 20.1%(T1)和 43.4%(T2), Fv/Fm 、 Fv/F_0 均降低(Fv/F_0 的降幅> Fv/Fm 的降幅),变化幅度与 UV-B 辐射强度正相关。Ce(Ⅲ)组 F_0 与 CK 差异不显著, Fv/Fm 、 Fv/F_0 均增加,且增幅相近。Ce(Ⅲ)+UV-B 处理组 F_0 虽高于 CK 但明显低于 UV-B 处理组, Fv/Fm 、 Fv/F_0 虽低于 CK 但明显高于 UV-B 组,其中 Ce(Ⅲ)+T1 组与 CK 差异不显著。

表 1 Ce(Ⅲ)对 UV-B 胁迫下大豆叶片光合色素的影响

Table1 Effect of Ce(Ⅲ) on photosynthetic pigments in soybean seedlings under UV-B radiation stress

处理	Chla/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	相对值	Chla/Chlb	相对值	Chl/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	相对值	Car/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	相对值
CK	2.44±0.09b	100.0	2.77b	0.0	3.32±0.03b	100.0	0.30±0.01ab	100.0
Ce(Ⅲ)	3.26±0.11a	130.7	3.19a	15.1	4.28±0.05a	129.1	0.32±0.02 a	109.1
T1	1.79±0.06c	83.7	2.32c	-16.0	2.57±0.04d	77.4	0.23±0.02c	77.7
T2	1.44±0.09e	64.3	2.15d	-22.3	2.11±0.11e	57.7	0.18±0.03d	60.8
Ce(Ⅲ)+T1	2.10±0.03b	95.7	2.70b	-3.6	2.88±0.08c	87.1	0.27±0.01b	91.2
Ce(Ⅲ)+T2	1.66±0.02d	75.6	2.37c	-14.6	2.37±0.12d	71.4	0.24±0.01c	81.1

注:同一列中带相同字母表示处理间差异不显著($P<0.05$),下同。

表 2 Ce(Ⅲ)对 UV-B 胁迫下大豆叶片 F_0 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 的影响

Table 2 Effect of Ce(Ⅲ) on value of F_0 , F_v/F_m and F_v/F_0 in soybean seedlings under UV-B radiation

处理	F_0	相对值	F_v/F_0	相对值	F_v/F_m	相对值
CK	255±20cd	100.0	3.732±0.177b	100.0	0.721±0.004 b	100.0
Ce(Ⅲ)	239±14d	92.9	4.277±0.144a	114.6	0.813±0.033a	112.7
T1	306±19b	120.1	2.871±0.127c	76.9	0.624±0.012c	86.4
T2	366±6a	143.4	2.238±0.125d	59.8	0.516±0.032d	71.6
Ce(Ⅲ)+T1	278±15c	109.2	3.472±0.214 b	92.9	0.707±0.027b	98.0
Ce(Ⅲ)+T2	312±11b	122.4	2.448±0.201d	65.3	0.605±0.024c	83.8

2.3 Ce(Ⅲ)对 UV-B 胁迫下大豆叶片 PSⅡ 吸收光能分配比例的影响

通过计算大豆叶片光化学反应、天线热耗散和过剩激发能占 PSⅡ 吸收光能的比率 P 、 D 、 Ex ,来解释在不同处理下叶片对光能的利用能力。不同剂量 UV-B 辐射胁迫对大豆叶片光能分配的影响不同(表 3)。低剂量 UV-B (T1) 处理下, D 显著升高、 P 显著降低而 Ex 变化不显著;高剂量 UV-B(T2)组的 D 、 Ex 显著升高,而 P 显著降低。对于 Ce(Ⅲ)处理组, D 、 P 均显著升高,而 Ex 降低。与 T1 处理相比,Ce(Ⅲ)+T1 处理组的 P 、 D 较大,而 Ex 较小。与 T2 处理相比,Ce(Ⅲ)+T2 处理组的 P 较大而 D 、 Ex 较小。可见,不同剂量的辐射胁迫下,Ce(Ⅲ)的调控机制与调控效果存在差异。

3 讨论

叶绿素中 Chla 降低与 PSⅡ 数量变化有关,Chla/Chlb 变化将影响电子传递能力^[8],Car 是一种 UV-B 辐射吸收物,能有效防止 UV-B 辐射引起 Chl 光氧化分解^[9]。UV-B 辐射引起光合色素含量降低,吸收光能的能力减弱。其中 Chla/Chlb 降低会减少 ATP 和 NADPH 生成,使 RuBP 再生受限,进而影响整个光合作用运转。另一方面,Car 含量降低也将削弱对 Chl 的保护作用,增加光氧化发生的可能。与之相比,Ce(Ⅲ)+UV-B 处理组各项指标虽低于 CK 但明显高于 UV-B 处理组,表明 Ce(Ⅲ)能有效缓解 UV-B 辐射对 Chl

的降解破坏,这与 Ce 能促进叶绿体蛋白合成或延缓叶绿体衰老有关,也可能是在 Chl 的合成或原叶绿素转化过程中起着催化作用^[10],这都将促进 Chl 含量增加,使逆境中的植物也能尽量维持对光能的吸收和利用,从而满足植物自身修复所需的能量和物质。另外,Ce(Ⅲ)通过调节 Car 的含量,增强对 Chl 的保护作用,也可在一定程度上缓解 UV-B 辐射对 Chl 的伤害。

初始荧光(F_0)、原初的光能转换效率(F_v/F_m)及从 Chla/b 蛋白复合体 LHCP 到 PSⅡ 的光能传递能力(F_v/F_0)都是近年常用于研究植物对逆境响应的重要生理参数^[11]。UV-B 处理组 F_0 升高,表明 PSⅡ 活性中心受损,从而降低 PSⅡ 的原初光能转化效率和天线色素到 PSⅡ 反应中心的传能效率(F_v/F_m 、 F_v/F_0 均降低),且以传能效率受抑更为显著(F_v/F_0 降幅> F_v/F_m 降幅),与 Chla/Chlb 变化结果一致。Ce(Ⅲ)+UV-B 处理组 F_0 虽高于 CK 但明显低于 UV-B 处理组, F_v/F_m 、 F_v/F_0 虽低于 CK 但明显高于 UV-B 组,表明 Ce(Ⅲ)能减缓 UV-B 辐射对 PSⅡ 活性中心的损伤、对原初光化学效率和从天线色素到 PSⅡ 反应中心的传能效率的抑制作用。这与 Ce(Ⅲ)能有效促进 PSⅡ 反应中心的活性增加,提高光合电子传递的效率,从而促进整个光能转换和光化学反应过程有关。其中 Ce(Ⅲ)+T1 组与 CK 差异已不显著,表明 Ce(Ⅲ)对低剂量 UV-B 辐射的调控效果优于高剂量。

从能量分配结果可以看出,UV-B 辐射胁迫导致

表 3 Ce(Ⅲ)对 UV-B 胁迫下大豆叶片 PSⅡ 吸收光能分配比例的影响

Table 3 Effect of Ce(Ⅲ) on the distribution of excitation energy absorbed in PSⅡ antennae in soybean under UV-B radiation

处理	D	相对值	P	相对值	Ex	相对值
CK	31.35±0.76d	100.0	35.31±1.91b	100.0	33.34±0.91b	100.0
Ce(Ⅲ)	37.82±0.58c	120.6	42.92±1.02a	121.6	19.25±1.17e	57.8
T1	37.73±1.41c	120.3	28.98±1.01c	82.0	33.27±1.23b	99.8
T2	46.95±0.39a	149.7	14.37±0.86e	40.7	38.66±1.41a	115.9
Ce(Ⅲ)+T1	43.08±1.01b	137.4	32.62±1.09b	92.3	24.28±1.03d	72.8
Ce(Ⅲ)+T2	43.37±1.67b	138.3	23.95±1.12d	67.8	32.67±1.73c	97.9

天线色素吸收的能量传递到反应中心用于光化学反应的部分(P)降低,主要是因为天线色素含量减少而导致的吸收光能总量下降,也与植物启动了能量耗散机制(D 升高)来应对 UV-B 辐射胁迫的伤害有关。其中 T2 组 E_x 显著上升,这意味着 PS II 的激发压增加,将会导致 ^1Chl 暂时积累并可能将能量传递给 O_2 ,形成破坏性极大的单线态氧 $^1\text{O}_2$ 和超氧自由基 O_2^- ,这是诱发膜脂过氧化的原因之一^[12]。与 UV-B 处理相比, Ce(III)+UV-B 组 P 较大,这与叶绿素含量较高使得吸收光能总量较大有关(见表 1); D 的增加表示天线耗散能力增强,意味 Ce(III)增强 PS II 自身保护能力;而 E_x 的降低,表明 Ce(III)进入植物体内后,通过在 PS II 上发生氧化和还原反应加快光电的转换和电子的传递,从而降低过剩激发能(E_x)积累。

4 结论

(1) $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Ce 能增加光合色素 (Chl 和 Car)含量,提高原初光能转化效率和光能传递能力,有效减轻 UV-B 辐射降低光合色素含量及抑制 PS II 潜在活性而造成的光合功能下降。

(2) 在光合原初反应的能量分配方面, Ce(III)能促使叶片吸收光能的总量增加,加快内囊体膜上光电的转换和电子的传递,降低由于 UV-B 辐射伤害而导致的过剩激发能(E_x)积累,从而消除过剩激发能诱发的膜脂过氧化对光合器官的潜在威胁。

(3) Ce 对 UV-B 辐射胁迫的调控效果受辐射剂量的影响,对低剂量的调控效果优于高剂量。

参考文献:

- [1] 梁婵娟, 曾庆玲, 沈东兴, 等. 稀土对 UV-B 辐射伤害植物的影响: I Ce 对 UV-B 辐射胁迫下油菜幼苗生长的影响[J]. 农业环境科学学报, 2004, 23(1): 22-25.
- LIANG Chan-juan, ZENG Qing-ling, SHEN Dong-xin, et al. Effects of rare earths on plants under elevated ultraviolet-B radiation stress: I Effects of cerium on the growth of rape seedlings under elevated ultraviolet-B radiation stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2004, 23(1): 22-25.
- [2] 梁婵娟, 黄晓华, 周 青. Ce 对 UV-B 辐射胁迫下大豆幼苗光合作用影响: II 对光合量子效率与羧化效率的影响[J]. 农业环境科学学报, 2006, 25(3): 580-583.
- LIANG Chan-juan, HUANG Xiao-hua, ZHOU Qing. Effect of cerium on photosynthesis in soybean seedling under supplementary UV-B radiation stress: II Photosynthetic quantum yield and carboxylation efficiency[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2006, 25(3): 580-583.
- [3] Allen D J, Nogs S, Baker N R. Ozone depletion and increase UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis?[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49(328): 1775-1788.
- [4] Jansen M A K, Gaba V, Greenberg B M. Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation [J]. *Trends in Plant Sciences*, 1998, 3(4): 131-135.
- [5] 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. 植物生理学实验指导书[M]. 北京: 北京大学出版社, 1990: 51.
- ZHU Guang-lian, ZHONG Hui-wen, ZHANG Ai-qin. Experimental guide of plant physiology[M]. Beijing: Peking University Press, 1990: 51.
- [6] 苏 行, 胡迪琴, 林植芳, 等. 广州市大气污染对两种绿化植物叶绿素荧光特性的影响[J]. 植物生态学, 2002, 26(5): 599-604.
- SU Xing, HU Di-qin, LIN Zhi-fang, et al. Effect of air pollution on the chlorophyll fluorescence characters of two afforestation plants in Guangzhou[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(5): 599-604.
- [7] Demming-Adams B, Adams W W. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. *Physiology Plantarum*, 1996, 98: 253-264.
- [8] Sharma P K, Anand P, Sankhalkar S, et al. Photochemical and biochemical changes in wheat seedlings exposed to supplementary UV-B radiation[J]. *Plant Science*, 1998, 132: 21-30.
- [9] Correia C M, Torres-Pereira M S, Torres-Pereira J M G. Growth, photosynthesis and UV-B absorbing compounds of Portuguese Barbel wheat exposed to ultraviolet-B radiation[J]. *Environmental Pollution*, 1999, 104: 383-388.
- [10] Hong F S, Wang L, Meng X X, et al. The effect of cerium(III) on the chlorophyll formation in spinach[J]. *Bio Trace Elem Res*, 2002, 89: 263-275.
- [11] Hermans C, Smeyers M, Rodriguez R M, et al. Quality assessment of urban trees: A comparative study of physiological characterization, airborne imaging and on site of fluorescence monitoring by the OJIP-test[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160: 81-90.
- [12] 姜闯道, 高辉远, 邹 琦, 等. 田间大豆叶片成长过程中光合特性及光破坏防御机制[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(4): 428-434.
- JIANG Chuang-dao, GAO Hui-yuan, ZOU Qi, et al. Photosynthetic characteristics and photoprotective mechanisms during leaf development of soybean plants grown in the field[J]. *Acta Photophysiological Sinica*, 2004, 30(4): 428-434.