

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

吴杏春^{1,2}, 林文雄^{2,*}, 黄忠良¹

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510000 2. 福建农林大学生命科学学院, 福州 350002)

摘要 在 UV-B 辐射增强条件下, 研究了两个不同水稻品种叶片光合作用系统的变化。结果表明: (1) UV-B 辐射胁迫使两个水稻品种叶片总叶绿素含量, 叶绿素 a 与叶绿素 b (Chla/Chlb) 比值下降, 叶绿素 a 荧光诱导动力学参数改变, 光系统 II 活性受抑制, 光合作用效率降低, 其中 Dular 受抑制的程度较 Lemont 大。(2) 利用扫描电镜 (SEM) 和透射电镜 (TEM) 进一步研究表明, UV-B 辐射胁迫使水稻叶片气孔器受破坏, 叶绿体结构变形, 基粒片层排列稀疏紊乱, 两个供试品种结构上受破坏的程度与它们光合生理受抑制的程度一致。(3) 叶片边缘受破坏的程度较主脉两侧轻, 这可能与硅质乳突密度较大有关。(4) 两个供试品种叶片表面主脉两侧的硅质乳突数量及其受 UV-B 辐射影响的特性存在明显的差异, Lemont 叶表面的乳突分布密度较大, 且在 UV-B 辐射胁迫下有增加的趋势, 而 Dular 则相反。这说明硅质体的累积特性可能是水稻对 UV-B 辐射胁迫的适应机制之一。

关键词 光合作用系统, UV-B 辐射, 水稻, 超显微结构

文章编号: 1000-0933 (2007) 02-0554-11 中图分类号: Q142, Q945, S314 文献标识码: A

Influence of enhanced ultraviolet-B radiation on photosynthetic physiologies and ultrastructure of leaves in two different resistivity rice cultivars

WU Xing-Chun^{1,2}, LIN Wen-Xiong^{2,*}, HUANG Zhong-Liang¹

¹ South China Institute of Botany, Guangzhou 510000, China

² School of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Acta Ecologica Sinica 2007, 27 (2): 0554 ~ 0564.

Abstract: Depletion of stratospheric ozone (O_3) caused by anthropogenic chlorofluorocarbons has increased the amount of ultraviolet radiation, especially ultraviolet-B (280-320 nm, UV-B) radiation reaching the Earth's surface. For every percentage decreases in stratospheric ozone, the amount of biologically effective UV-B radiation ($UV-B_{BE}$) is predicated to increase by approximately double that percentage. Enhanced UV-B radiation causes damage to the growing development and physiobiochemical processes of plants, e. g. photosynthesis, which would induce the change of morphological characteristics and alter normal metabolic processes.

This study was conducted to determine the effect of UV-B radiation on the photosynthetic physiology and the ultrastructure of leaves in rice (*Oryza sativa* L.). Three-leaf-aged seedlings of rice Lemont (tolerant) and Dular

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30571103, 39970441); 国家高等学校博士学科点专项科研基金资助项目 (20050389004)

收稿日期 2006-06-24; 修订日期 2006-12-07

作者简介 吴杏春 (1976 ~), 女, 福建诏安人, 博士生, 主要从事植物生态学研究. E-mail: forlearnhere@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wenxiong181@163.com

致谢 感谢农林大学测试中心郭素枝副教授在电子显微镜实验中的帮助和福建农林大学 Mutton Les 对英文摘要的润色修改

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30571103, 39970441) and National Research Foundation for the Doctoral Program of Higher Education of China (No. 20050389004)

Received date 2006-06-24; **Accepted date** 2006-12-07

Biography WU Xing-Chun, Ph. D. candidate, mainly engaged in crop ecology. E-mail: forlearnhere@yahoo.com.cn

(sensitive) were subjected to UV-B radiation $18.6 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for treatment in a network for 3 weeks, and natural light for control. Under 3-weeks of UV-B treatment, photosynthetic pigment, fluorescence induction kinetics parameters of chlorophyll a, photosynthetic efficiency, ultrastructure of leaf surface and mesophyll were investigated. The results showed as follows: (1) UV-B radiation stress significantly decreased chlorophyll content, and the ratio of chlorophyll a to chlorophyll b (Chla/Chlb), changed fluorescence induction kinetics parameters of chlorophyll a, and in turn reduced photosynthetic efficiency. The tested rice cultivar, Dular, was inhibited more seriously than Lemont. (2) Further studies with transmission electron microscopic (TEM) observation and scanning electron microscope (SEM) observation, revealed that the stomatal apparatus was damaged, the chloroplast structure was distorted, the arrangement in the lamellae of the grana and stroma was loose and disordered. The effect of UV-B radiation stress on the ultrastructure of leaves in the two rice cultivars tested was consistent with their changes in photosynthetic physiology. (3) The adaxial surface was damaged more seriously than the abaxial surface in the two rice cultivars. This might contribute to its higher density of silicic papillae. (4) The amount of silicic papillae on the adaxial surface in the two rice cultivars and their responses to UV-B radiation stress were significantly different, i. e. the amount of papilla in Lemont was higher than Dular, and was elevated by UV-B radiation. The reverse was true in the case of Dular. The findings suggested that the characteristics of silicic cumulation might be one of the mechanisms for rice adaptive to enhanced UV-B radiation stress.

Key Words: *Oryza sativa* L.; photosynthetic physiology; Ultraviolet-B radiation; ultrastructure

由于人类活动所产生的氯氟烃类和其它化学物质对臭氧层的破坏,使得到达地面的紫外辐射增强^[1],已有研究表明大气中的臭氧浓度每减少 1%,到达地面的生物有效紫外线 B (UV-B 280 ~ 320nm) 辐射增加 2%^[2]。UV-B 辐射的增加,会导致植物的生长发育和生理生化过程发生一系列的变化,特别是严重影响光合作用^[3,4]。UV-B 辐射对光合作用生理生化上的影响可以归纳为以下 3 种:一是破坏光反应系统,特别是光系统 II (PS II) 反应中心,引起光合电子传递效率下降,导致光合作用的光抑制,使叶绿体的放氧活性下降。其原因可能是:① UV-B 辐射增强降低叶绿素含量^[5]和类胡萝卜素含量^[6],② 叶绿体丢失 23KD 和 33KD 蛋白各一条,③ 光系统反应中心失活^[7,8],④ 或抑制了光系统 II 的电子传递,使 hill 反应活性下降^[9]。其二是破坏光合作用的关键酶——RUBP 羧化酶,使其羧化速率下降^[7,8,10]。其三是增加了植物气孔对外界环境变化的敏感程度,导致光合作用能力降低^[11]。

此外,已有研究还表明,UV-B 辐射胁迫严重影响植物形态结构包括株高、根冠比、叶片大小,尤其是与植物光合作用密切相关的叶片解剖结构^[12]。因此在了解植物对 UV-B 辐射生理生化响应的基础上,研究叶片超显微结构的变化,对解释植物对 UV-B 辐射胁迫的响应及适应机制具有重要的意义。已有研究结果表明,UV-B 辐射 ($18.6 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 处理下水稻叶片细胞膜抗氧化系统 (保护酶和抗氧化物质系统) 呈动态变化,其中保护酶活性在处理的前 14d 有增加的趋势,而 14d 以后,所有保护酶都呈下降趋势,但品种间存在明显差异^[13]。为了进一步阐明造成这种差异的生理原因,本研究以对 UV-B 辐射敏感的水稻品种 Dular^[14]和高光效耐光氧化水稻品种 Lemont^[15]为供试材料,在处理 21d 时,取叶片分析其光合生理及叶片超显微结构变化,以为进一步阐明水稻光合作用系统对 UV-B 辐射胁迫的响应机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为 2 个不同类型的水稻品种 Lemont (美国) 和 Dular (埃及)。

1.2 试验设计

试验于 2004 年在福建农林大学农业生态研究所网室内进行。每期参试品种 2 个,每品种种植 2 盆,共 4 盆。重复 3 期。盆的规格为 $45 \text{ cm} \times 33 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$,内装大田水稻土,其中有效 N、P、K 含量分别为 29.62、126.61 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 354.57 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。供试品种经浸种催芽后,均匀播于各盆中,每盆播 150 粒,均匀分布于室

内,定期供水。每盆分别施 7g N、5g P₂O₅和 6g K₂O,于播前一次性施用。待长至 2.5 叶龄时进行 UV-B 辐射处理。每个灯架置 5 盏 40W 紫外线 B 灯管(北京光源研究所生产),灯管用 0.12mm 醋酸纤维素膜(英国, West Design Product Co., Ltd. 生产)包住,以过滤掉小于 280nm 的光波(UV-C),每周更换 1 次,UV-B 辐射剂量为 18.6 kJ m⁻²d⁻¹。以自然光为对照,处理 21d 后取样测定相关指标。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 水稻叶片叶绿素含量的测定

参照陈福明等^[16]的方法略作修改。根据下列公式求算叶绿素 a (Chla)和叶绿素 b (Chlb):

$$C_a = 12.72 \times D_{663} - 2.59 \times D_{645}; C_b = 22.88 \times D_{645} - 4.67 \times D_{663}$$

1.3.2 叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的测定

利用 OS5-FL 调制式荧光分析仪,测定水稻叶片叶绿素荧光诱导动力学参数,测定前叶片暗适应 10min,检测光光强 (Modulation Intensity) 为 0.1 μmol·m⁻²·s⁻²,作用光光强工科 (Actinic Intensity) 为 225 μmol·m⁻²·s⁻²,饱和脉冲光光强 (Saturation Intensity) 为 7000 μmol·m⁻²·s⁻²,闪光时间为 0.8s。Fst act (Continuous excitation fluorescence measurements) 模式用强作用光激发最大荧光 (F_m),连续记录荧光衰减过程 1min。根据初始荧光产量 (F_o),最大荧光产量 (F_m) 稳态荧光产量 (F_t),计算可变荧光产量 (F_v = F_m - F_o),可变荧光衰减 (ΔF_v = F_m - F_t),水稻叶片 PS II 原初光能转换效率 (F_m/F_v),PS II 潜在活性 (F_v/F_o),可变荧光下降比值 (Rfd = ΔF_v/F_t),可变荧光淬灭速率 (ΔF_v/F_o)。

1.3.3 光合作用效率的测定

用 ECA-PB0402 (北京益康农科技有限公司生产)光合测定仪测定水稻叶片的光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr)、水分利用率 (WUE)和气孔导度 (Cond)。

1.3.4 水稻叶片的 SEM 和 TEM 观察

(1) TEM 观察

水稻苗期用 UV-B 处理 21d 后,采用各处理及对照生长较为一致的植株倒 2 叶,在距叶基 1/3 处取 1mm² 大小样块,用 pH7.4 的磷酸缓冲液配制成的 4% 戊二醛溶液在 0~4℃ 下固定 12h。然后用冷的磷酸缓冲液冲洗 6 次,再转入 2% 锇酸中在 0~4℃ 下固定 4h,洗 6 次后经各级丙酮顺序脱水,转入环丙烷、环氧树脂 Epon812 混合液中渗透,包埋。用 L-KB V 型超薄切片机切片,经醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色后在 JEM-100KX II 型电镜下观察和照相。

(2) SEM 观察

UV-B 辐射处理 21d 后取倒数第二片功能叶中部,用戊二醛溶液固定、蒸馏水冲洗、叔丁醇干燥,然后将干燥好的样品观察面朝上粘样,用 JFC-1200 型离子溅射仪镀膜,放置于 JSM-5310LV 型扫描电镜上,在 15KV 加速电压下观察、拍照。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射增强对水稻叶片叶绿素含量的影响

从表 1 可以看出,两个供试品种经过 UV-B 辐射处理,水稻叶片 Chla、Chlb 均有不同程度的降低,其中 Chla 处理与对照的差异在处理期间均达显著水平 (P < 0.05),且 Chla/Chlb 比值小于对照。表明 UV-B 辐射增强对 Chla 的破坏较对 Chlb 的破坏严重。其中 Dular 受抑制的程度比 Lemont 大,Chla、Chla/Chlb 比值下降分别达 22.48%、17.18%,呈极显著水平 (P < 0.01)。

2.4 UV-B 辐射增强对水稻叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的影响

对水稻叶绿素 a 荧光诱导动力学参数变化的研究结果表明(表 2),UV-B 辐射胁迫下,两个供试水稻叶片的荧光诱导动力学参数均比对照低,可变荧光产量 (F_v)下降幅度为 15.75%~20.24%,分别呈显著 (P < 0.05)和极显著水平 (P < 0.01);PS II 原初光能转换效率 (F_v/F_m),PS II 潜在活性 (F_v/F_o)显著下降,降幅分别为 5.18%~4.99%、13.39%~27.68%;荧光参数 (T_{1/2})比对照下降 0.36%~11.74%;可变荧光衰减

(ΔFv)、可变荧光下降比值 ($\Delta Fv/Ft$)和可变荧光淬灭速率 ($\Delta Fv/Fo$)也均明显降低。由此说明 UV-B 辐射增强使水稻叶片叶绿体 PQ 库变小,PS II 活性中心受损,其电子传递受阻,特别是 PS II 原初电子受体 Q_A 的光还原过程、电子由 PS II 反应中心向 Q_A 、 Q_B 及 PQ 的传递过程受到影响,使 PS II 潜在活性和原初光能转化效率下降,减少了干物质的合成和积累。本试验结果还表明 Dular 各项叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的降幅除 Fv/Fm 较接近外,其它各项参数降幅均比 Lemont 大,达极显著水平。可见 Dular 对 UV-B 辐射胁迫反应更加敏感。

表 1 UV-B 辐射对水稻叶片叶绿素含量 ($mg \cdot g^{-1}FW$) 的影响

Table 1 The effect of UV-B radiation on the chlorophyll content of rice leaves

测定项目 Test items	耐光氧化水稻 Lemont Photooxidation tolerance rice Lemont			UV-B 辐射敏感水稻 Dular UV-B sensitive rice Dular		
	CK	TR	IR (%)	CK	TR	IR (%)
	叶绿素 a Chlorophyll a (Chla)	3.94Aa	3.39Ab	13.96	3.87Aa	3.00Bb *
叶绿素 b Chlorophyll b (Chlb)	1.16Aa	1.09Aa	6.03	1.09Aa	1.02Aa	6.42
叶绿素 a 与叶绿素 b 比值 Ratio of Chla to Chlb (Chla/Chlb)	3.40Aa	3.11Aa	8.53	3.55Aa	2.94Bb	17.18

* CK 对照 Control, TR 处理 treatment; 抑制率 IR (%) = $(CK - TR) \div CK \times 100$ Inhibition IR (%) = $(CK - TR) \div CK \times 100$; 下同 the same below

表 2 UV-B 辐射增强对水稻叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的影响

Table 2 The effect of enhanced UV-B radiation on the fluorescence induction kinetics parameters of chlorophyll a

测定项目 Test items	耐光氧化水稻 Lemont Photooxidation tolerance rice Lemont			UV-B 辐射敏感水稻 Dular UV-B sensitive rice Dular		
	CK	TR	IR (%)	CK	TR	IR (%)
	变荧光产量 Variable fluorescence (Fv)	438Aa	369Ab	15.75	420Aa	335Bb
光系统 II 原初光化学效率的变化 The ratio of the variable to maximal fluorescence (Fv/Fm)	0.811Aa	0.769Aa	5.18	0.781Aa	0.742Aa	4.99
光系统 II 潜在活性 The ratio of the variable to minimal fluorescence (Fv/Fo)	3.81Aa	3.30 Ab	13.39	3.54Aa	2.56Bb	27.68
Fo 到 Fm 所需时间的一半 The time in ms from the point F_0 to the point on the rising curve corresponding to $1/2 Fv$ ($T_{1/2}$)	281Aa	280Aa	0.36	273Aa	241Bb	11.72
叶片可变荧光衰减能力 Variable fluorescence quenching (ΔFv)	350Aa	287Bb	18.00	324Aa	256Bb	20.99
叶片光合作用潜在活力 The potential photosynthetic activities ($\Delta F/Ft$)	1.45Aa	1.31Aa	9.66	1.37Aa	1.17Bb	14.60
可变荧光淬灭速率 Variable fluorescence quenching rate ($\Delta F/Fo$)	2.81Aa	2.30Bb	18.15	2.67a	2.01Bb	24.72

2.3 UV-B 辐射增强对水稻叶片光合效率的影响

进一步分析叶片光合作用效率表明(表 3),经过 UV-B 辐射处理的水稻叶片的光合速率、蒸腾速率、水分利用率和气孔导度与对照相比差异都达到显著或极显著水平。但两个不同品种的差异性又有差别,其中 UV-B 辐射对 Dular 的光合速率、蒸腾速率、水分利用率和气孔导度抑制率分别为 64.96%、71.05%、77.20% 和 68.42%,与对照比均达极显著水平 ($P < 0.01$)。而 Lemont 的降幅均较小,除水分利用率降幅达 71.86%,呈极显著水平外,其它指标呈显著水平 ($P < 0.05$)。再次说明 Dular 对 UV-B 辐射更加敏感。

表 3 UV-B 辐射增强对水稻叶片光合效率影响

Table 3 The effect of enhanced UV-B radiation on the photosynthetic efficiency of leaves in rice

测定项目 Test items	耐光氧化水稻 Lemont Photooxidation tolerance rice Lemont			UV-B 辐射敏感水稻 Dular UV-B sensitive rice Dular		
	CK	TR	IR (%)	CK	TR	IR (%)
	光合速率 Photosynthetic rate (P_n)	48.2Aa	29.3Ab	39.21	39.1Aa	13.7Bb
蒸腾速率 Transpiration rate (Tr)	2.10Aa	1.80Ab	14.29	3.8Aa	1.1Bb	71.05
水分利用率 Water use efficiency (WUE)	15.28Aa	4.3Bb	71.86	7.59Aa	1.73Bb	77.20
气孔导度 Stomatal conductance ($Cond$)	0.12Aa	0.09Ab	25.00	0.19Aa	0.06Bb	68.42

2.4 UV-B 辐射增强对水稻叶片超微结构的影响

2.4.1 UV-B 辐射增强对水稻叶片叶绿体超微结构的影响

在正常生长条件下,供试水稻品种的叶片叶肉细胞叶绿体形态呈长椭圆形或船形,基粒排列整齐,基粒类囊体垛叠多且排列致密整齐,叶绿体膜及类囊体膜清晰完整(图 1-1、3,图 2-1、3)。在增强的 UV-B 辐射胁迫下,叶绿体的形态发生扭曲变形,叶绿体被膜模糊或消失(图 1-2、4),叶绿体中的基粒垛叠的片层少,片层排列稀疏紊乱,严重者如 Dular 的基粒片层和基质片层膨胀,形成空泡,嗜钨滴体积增大(图 2-2、4)。说明 UV-B 辐射胁迫破坏了叶绿体的形态结构,其中敏感水稻 Dular 受损害程度更重。

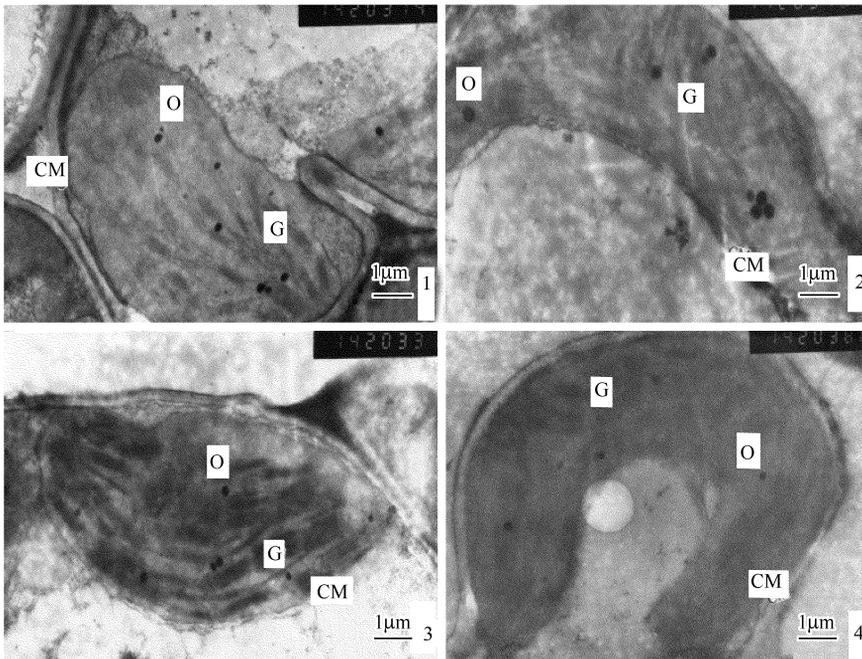


图 1 UV-B 辐射增强对水稻叶肉细胞叶绿体的影响

Fig. 1 Chloroplasts in the Mesophyll from Rice leaves exposed to enhanced UV-B radiation

1 :Lemont 对照 Treatment of Lemont 2 :Lemont 处理 Control of Lemont 3 :Dular 对照 Treatment of Dular 4 :Dular 处理 Control of Dular ;下同 the same below ;G :基粒 Grana ;CM :叶绿体膜 Chloroplast membrane ;O :嗜钨滴 Osmiophilic droplet

2.4.2 UV-B 辐射增强对水稻叶片表面气孔结构的影响

图 3、图 4 表明,经过 UV-B 辐射胁迫两个供试品种的叶片上气孔均受到不同程度的伤害,气孔下陷,副卫细胞结构受破坏。同时从图中还可以看出 Dular 所受的伤害较严重,副卫细胞严重变形,收缩下陷,周边硅质乳突 (papilla) 减少或没有。

2.4.3 UV-B 辐射增强对叶表面不同部位的影响

植物叶片不同部位由于结构及功能的差异,对逆境的反应也不同。从图 5、图 6 可以看出,两个供试水稻

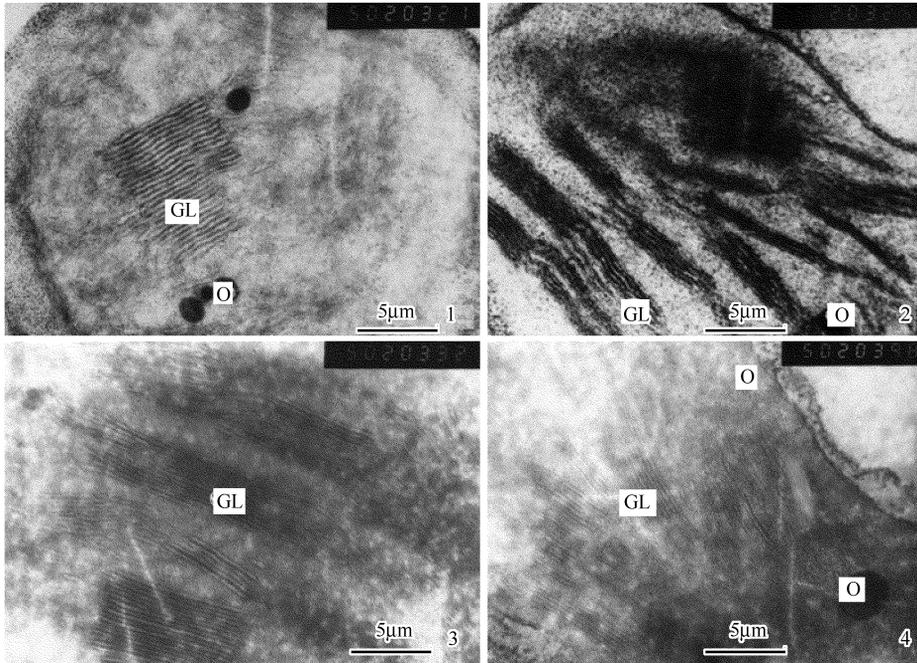


图2 UV-B 辐射增强对水稻叶片叶绿体类囊体的影响

Fig.2 Thylakoids of chloroplast in the mesophyll from rice leaves under enhanced UV-B radiation stress
GL 基质片层 Grana Lamellae ; O 嗜钨滴 Osmiophilic droplet

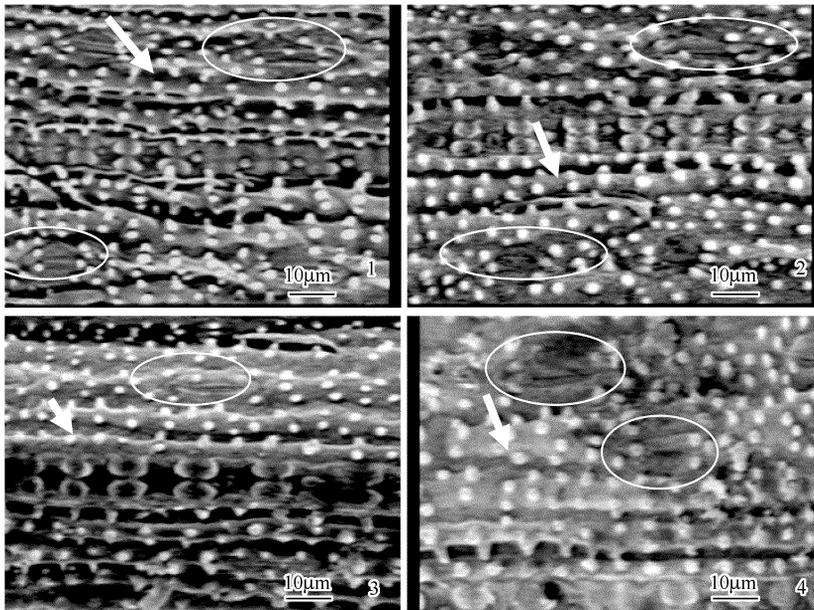


图3 UV-B 辐射增强对供试题水稻叶片上表皮主脉两侧叶片的影响

Fig. 3 The effect of enhanced UV-B radiation on the upper two epidermis near mid-rib in the leaves of rice concerned
箭头所指为植硅体 The arrowhead points to papilla , 圆圈所指为气孔 Circle points to papilla ;下同 the same below

品种叶边缘受 UV-B 辐射胁迫均较主脉两侧轻,主脉附近两侧气孔下陷,表皮细胞受伤害,而叶边缘基本不受伤害,这可能是由于水稻叶片边缘硅质乳突密度较大,而主脉两侧排列较疏有关。

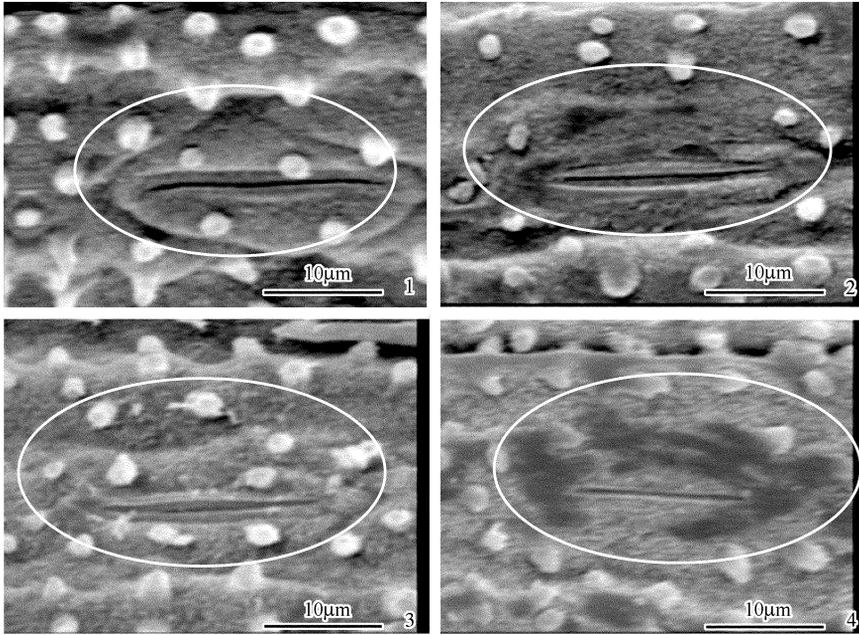


图4 UV-B 辐射增强对水稻叶片上表皮主脉两侧气孔器的影响

Fig. 4 The effect of enhanced UV-B radiation on the stomatal apparatus of the upper epidermis near mid-rib in the leaves of rice concerned

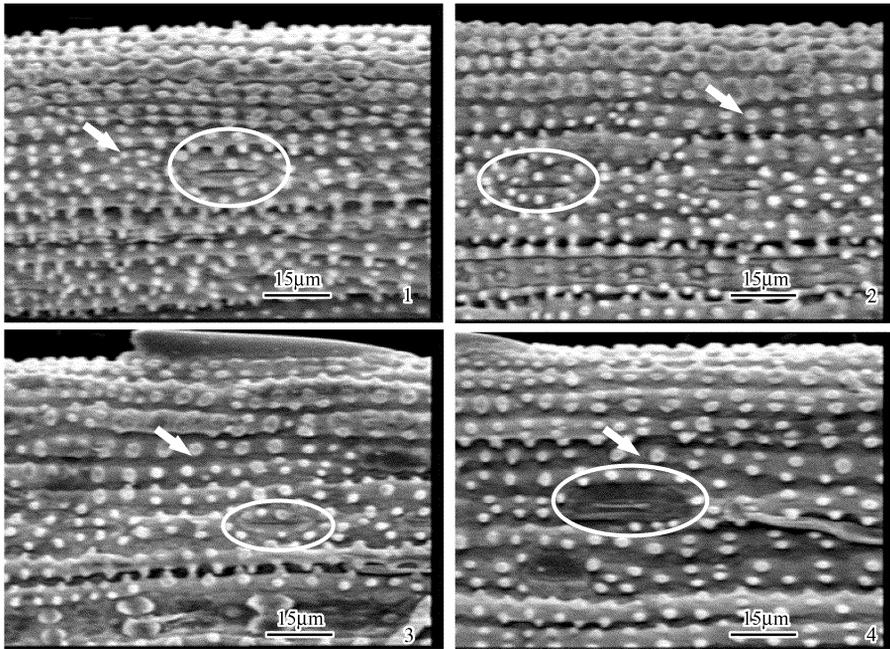


图5 UV-B 辐射增强对水稻叶片上表皮边缘的影响

Fig. 5 The effect of enhanced UV-B radiation on the edge of epidermis in the leaves of rice concerned

2.4.4 UV-B 辐射增强对水稻叶片表面硅质乳突分布的影响

进一步对水稻叶片主脉两侧气孔周围硅质乳突的研究表明(图7、表4、表5),UV-B 辐射胁迫下,两个供试水稻品种响应差异显著。UV-B 辐射胁迫下 Lemont 气孔之间及气孔周围的硅质乳突数均有显著增加的趋势,而 Dular 则表现下降,且气孔周围乳突数下降达显著水平($P < 0.05$)。对照组 Lemont 气孔之间和气孔周围的乳突数均和 Dular 没有显著差异,但在 UV-B 辐射胁迫下, Lemont 气孔之间乳突数和气孔周围乳突数均显著大于 Dular 的,暗示着水稻对 UV-B 辐射增强的抗性强弱与其乳突数量及其分布有关。

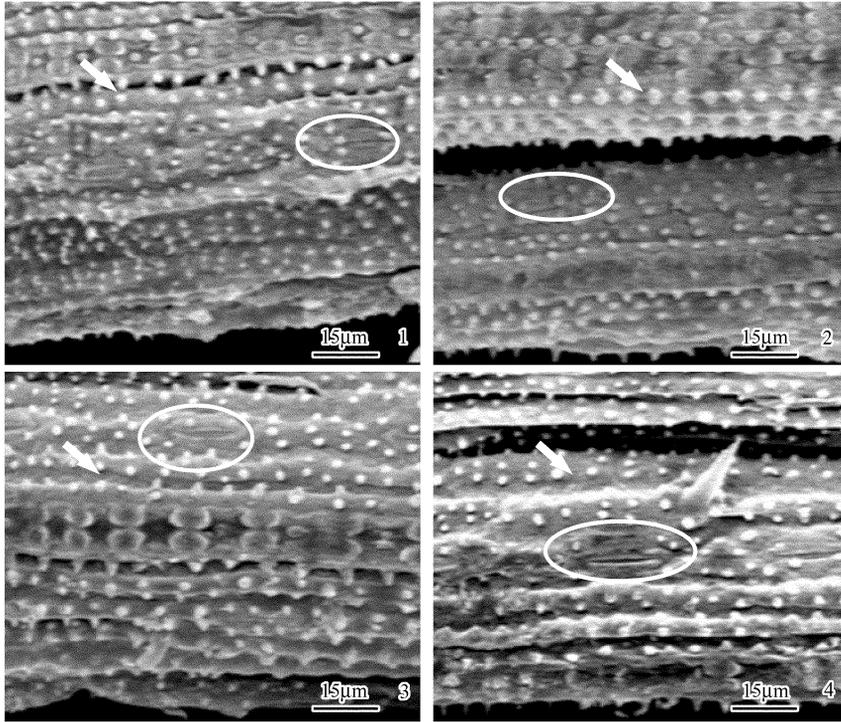


图6 UV-B 辐射增强对水稻叶片上表面主脉两侧叶片的影响

Fig. 6 The effect of UV-B radiation on the epidermis near two sides of main vein in the leaves of rice concerned

表4 UV-B 辐射对水稻气孔周围及气孔之间乳突数的影响 (100 个/cm²)

Table 4 The effect of enhanced UV-B radiation on the papilla quantity near stomatal apparatus in the leaves of rice concerned (100ind./cm²)

测定项目* Test items	耐光氧化水稻 Lemont Photooxidation tolerance rice Lemont		UV-B 辐射敏感水稻 Dular UV-B sensitive rice Dular	
	CK	TR	CK	TR
	气孔间乳突数 The amount of papilla between stomatal apparatus	4.3a	5.5b	3.5a
气孔周围乳突数* The amount of papilla around stomatal apparatus	4.8a	5.4a	4.2a	3.1b

* 10 张照片的平均值 ,下同 The mean of ten pictures ; the same below

表5 UV-B 辐射对两不同品种之间乳突数量差异的影响 (100ind./cm²)

Table 5 The Effect of enhanced UV-B radiation on the papilla quantity near stomatal apparatus of leaves in two different rice cultivars concerned (100 个/cm²)

测定项目 Test items	CK		TR	
	耐光氧化水稻 Lemont Photooxidation tolerance rice Lemont	UV-B 辐射敏感水稻 Dular UV-B sensitive rice Dular	耐光氧化水稻 Lemont Photooxidation tolerance rice Lemont	UV-B 辐射敏感水稻 Dular UV-B sensitive rice Dular
	气孔间乳突数 The amount of papilla between stomatal apparatus	4.3Aa	3.5Aa	5.5Aa
气孔周围乳突数 The amount of papilla around stomatal apparatus	4.2Aa	4.8Aa	5.4Aa	3.1Ab

3 结论与讨论

本研究结果表明 UV-B 辐射增强对水稻生长发育产生较大的影响 ,具体表现在叶绿素受破坏 ,特别是

Chla、Chla/Chlb 比值下降,叶绿素 a 荧光诱导动力学参数下降,光合效率减弱;对叶片超显微结构研究显示,UV-B 辐射处理下水稻叶片气孔器受破坏,叶绿体结构变形,基质片层排列稀疏紊乱,嗜铁滴体积增大,这与前人的研究结果相似^[2]。同时本研究还表明,水稻的抗性强弱存在明显的基因型差异,Lemont 比 Dular 更耐 UV-B 辐射增强的胁迫,再次证明了 Dular 是对 UV-B 敏感的水稻品种^[4,17],而具有高光效耐光氧化特性的 Lemont^[5]可能是耐 UV-B 辐射增强的水稻品种。

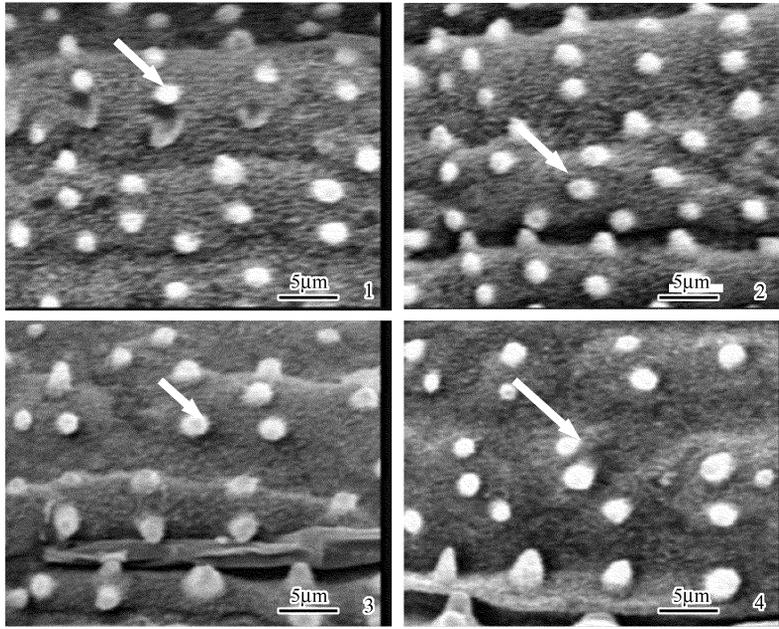


图7 UV-B 辐射增强对水稻叶片主脉两侧上表面乳突分布的影响

Fig. 7 The effect of enhanced UV-B radiation on the epidermic papilla near two sides of main vein in the leaves of rice concerned

植物在逆境胁迫时,由于活性氧的累积会破坏叶绿素,尤其是对活性氧较敏感的叶绿素 a (Chla) 伤害的程度比对叶绿素 b (Chlb) 伤害程度严重^[8]。叶绿素 a 的变化过程可以从其荧光诱导动力学各参数表现出来,而植物活体内约 90% 的叶绿素 a 的室温荧光是从 PS II 发出来的,其动力学变化反映了 PS II 的光化学反应状态^[9]。UV-B 辐射使叶片细胞膜抗氧化保护酶活性下降^[3],活性氧累积,叶绿素降解,叶片光系统,特别是光系统 II 活性受破坏,这可能是导致光合速率下降的直接原因。

植物的叶片担负着植物生活中最重要的生理功能——光合作用,是植物进化过程中对环境变化较敏感且可塑性较大的器官,在不同选择压力下已经形成各种适应类型,其结构特征最能体现环境因子的影响或植物对环境的适应^[20],尤其是作为植物保护组织的叶表面,其气孔的分布和结构决定了叶片功能的执行情况。正常水稻叶片表面气孔器由气孔、保卫细胞和副卫细胞组成,气孔周围有硅质瘤物——乳突。叶片初生保护组织——叶表皮若受破坏,必然影响叶肉细胞正常的结构。而叶片结构受破坏程度与其生理上受抑制的程度密切相关^[21]。UV-B 辐射胁迫下,水稻叶片光合生理受制程度大的品种 Dular,其结构所受的破坏也严重。这进一步证实,以往我们研究发现的,水稻对 UV-B 辐射响应差异^[3]的生理原因,即生理上表现抗性越强的水稻,其叶片超显微结构所受的伤害越轻。对叶片的电镜扫描发现两个供试品种叶片主脉两侧叶表面的硅质乳突分布及受 UV-B 辐射影响的特性存在明显的差异,Lemont 表面的乳突分布密度较大,且在 UV-B 辐射胁迫下有增加的趋势,而 Dular 则相反。这说明具有较强的硅元素累积能力即叶表面硅质乳突数量多,可能是 Lemont 表现较强抗 UV-B 辐射胁迫的原因之一。实际上硅在水稻适应 UV-B 辐射胁迫上的重要作用已有报道,李文彬等^[22]用缺硅与正常营养液培养的水稻进行 UV-B 辐射处理,发现缺硅水稻叶片表面出现明显的棕色伤害斑点,而加硅叶片未出现伤害症状,同时加硅的水稻叶片酚类物质增加。

以往对植物适应 UV-B 辐射的研究,主要集中在外部形态特征和生理生化代谢水平上,认为叶片表皮毛

密、比叶重增加、蜡质层厚,多胺代谢途径活性增强,内源激素 ABA (脱落酸)、ZR_s (玉米素核苷)含量增加,UV-B 辐射吸收物质 (如类黄酮、生物碱和花色素)含量增加等,是植物抗 UV-B 辐射的表现^[12, 23, 24]。而从植物种或品种自身营养遗传特性方面的研究还未见报道。硅是各种植物,尤其是禾本科植物生长所必需的元素。水稻是典型的喜硅植物,秸秆灰中含硅量达 15% ~ 20%。早在 1926 年 Sommer 就提出硅是水稻正常生长所必需的元素^[25],硅对于水稻的抗病、抗土壤重金属毒害、耐低磷土壤等方面具有重要的作用,硅在水稻叶表面的累积存在品种间的差异^[26]。本研究结果表明水稻表面的硅质乳突累积数量与水稻适应 UV-B 辐射的能力呈正相关,认为硅质体的累积特性是水稻对 UV-B 辐射胁迫的一种适应机制。而对于这种适应机制主要是决定于水稻自身的营养遗传特性,还是由于外界环境营养的供给,其原因正在研究中。

References :

- [1] Kerr L B, McElroy C T. Evidence for large upward trend of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion. *Science*, 1993, 262 : 1032 — 1034.
- [2] Scotto J, Cotton G, Urbach F, *et al.* Biological effective ultraviolet radiation surface measurements in the Unites States, 1974 to 1985. *Science*, 1988, 239 : 762 — 764.
- [3] Caldwell M M, Bjorn L O, Bronman J F *et al.* Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystem. *Photochem Photobiol Biol*, 1998, 46 : 40 — 52.
- [4] Li Y, He Y M, Zu Y Q. Effects of enhanced UV-B radiation on physiological metabolism, DNA and protein of crops : A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17 (1) : 123 — 126.
- [5] Tevini M, Iwanzik W, Thoma U. Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants. *Planta*, 1981, 153 : 388.
- [6] Yang J H, Chen T, Wang X L. Effect of enhanced UV-B radiation on endogenous ABA and free proline contents in wheat leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20 (1) : 39 — 42.
- [7] Nedunchezian N, Kulandaivelu G. Effects of UV-B enhanced radiation on ribulose 1, 5-biophosphate carboxylase in leaves of *Vigna sinensis* L. *Photosynthetica*, 1991, 25 : 431 — 435.
- [8] Nedunchezian N, Kulandaivelu G. Evidence for the Ultraviolet-B (280 — 320 nm) radiation induced structural reorganization and damage of photosystem II polypeptides in isolated chloroplasts. *Physiologia Plantarum*, 1991, 81 : 558 — 562.
- [9] Brandle J R, Campbell W F, Caldwell M M. Net photosynthesis, electron transport capacity, and ultrastructure of *Pisum sativum* L. exposed to ultraviolet-B radiation. *Plant Physiol.*, 1977, 60 : 165 — 169.
- [10] Vu C V, Allen J L, Garrard L A. Effects of supplemental UV-B radiation on primary photosynthetic carboxylating enzymes and soluble proteins in leaves of C3 and C4 crop plants. *Physiol. Plant*, 1982, 55 : 11 — 16.
- [11] Wright L A, Murphy T M. Short-wave ultraviolet light closes leaf stomata. *Amer J Bot*, 1982, 69 : 1196 — 1199.
- [12] Kakani V G, Zhao K R R, Sailaja D K. Field crop responses to ultraviolet-B radiation : a review. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 120 : 191 — 218.
- [13] Wu X C, Lin W X, Guo Y C, *et al.* Effect of enhancing ultraviolet-B radiation on antioxidant systems in rice seedling leaves, *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2001, 16 (3) : 51 — 55
- [14] Markham K R, Tanner G J, Caasi-Lit M, *et al.*, Possible protective role for 3'-*A*-dihydroxyflavones induced by enhanced UV-B in a UV-tolerant rice cultivar. *Phytochemistry*, 1998, 49 : 1913 — 1919.
- [15] Chen Z X, Liang K J, Lin W X, *et al.* Genetic on characteristic of tolerance to photooxidation in rice. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2002, 31 (1) : 1 — 4
- [16] Chen F M, Chen S W. Study on the test of chloroplast content by mixed liquor. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 1984, 4 (1) : 19 — 23
- [17] Cassi-Lit M, Whitecross M J, Nayudu M, *et al.* UV-B irradiation induces differential leaf damage, ultrastructural changes and accumulation of specific phenolic compounds in rice cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* 1997, 24 : 261 — 274
- [18] Wu Z T. Relationship between superoxide radical and chloroplast breach during leaf aging. *Plant Physiology Communications*, 1991, 27 (4) : 277 — 279
- [19] Lin S Q, Xu C H, Zhang Q D, Xu L M, *et al.* Application of chlorophyll fluorescence kinetics to plant stress physiology phytoecology and agricultural modernization. *Botany Academia Sinica*, 1992, 9 (2) : 1 — 16
- [20] Yu S W. *Plant physiology and molecular biology*. Beijing : Science Press, 1992. 141 — 146.
- [21] Li F L, Bao W K. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change. *Chinese Bulletin of Botany*,

2005, 22 (supplement): 118–127.

- [22] Li W B, Shi X H, Wang H, *et al.* Effects of Silicon on Rice Leaves Resistance to Ultraviolet-B. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46 (6): 691–697.
- [23] Lin W X, Wu X C, Ling K J, *et al.* Effect of enhanced UV-B radiation on polyamine metabolism and endogenous hormone contents in rice (*Oryza sativa* L.). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13 (7): 807–813.
- [24] Caldwell M M, Robberecht R, Flint S D. Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants. *Physiol Plant*, 1983, 58: 445–450.
- [25] Sommer A. L. Studies concerning the essential nature of aluminium and silicon for plant growth. *Univ. Calif. Pubs. Agric. Sci.*, 1926, 5: 57–81.
- [26] Shen H S, Chen J C, Huang J H, *et al.* Microstructure and distribution of silica bodies in rice epidermis. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2005, 34 (2): 138–140.

参考文献:

- [4] 李元, 何永美, 祖艳群. 增强 UV-B 辐射对作物生理代谢、DNA 和蛋白质的影响研究进展. *应用生态学报*, 2006, 17 (1): 123–126.
- [6] 杨景宏, 陈拓, 王勋陵, 等. 增强 UV-B 辐射对小麦叶片内源 ABA 和游离脯氨酸的影响. *生态学报*, 2000, 20 (1): 39–42.
- [13] 吴杏春, 林文雄, 等. UV-B 辐射增强对水稻叶片抗氧化系统的影响. *福建农业学报* 2001, 16 (3): 51–55.
- [15] 陈志雄, 梁康迳, 林文雄, 等. 稻耐光氧化反应特性的遗传规律. *福建农林大学学报 (自然科学版)* 2002, 31 (1): 1–4.
- [16] 陈福明, 陈顺伟. 混合液法测定叶绿素含量的研究. *浙江农业科技*, 1984, 4 (1): 19–23.
- [18] 伍泽堂. 超氧自由基与叶片衰老时叶绿素破坏的关系. *植物生理学通讯*, 1991, 27 (4): 277–279.
- [19] 林世青, 许春辉, 张其德, 等. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的应用. *植物学通报*, 1992, 9 (2): 1–16.
- [20] 余叔文主编. *植物生理与分子生物学*. 北京: 科学出版社, 1992. 141–146.
- [21] 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应. *植物学通报* 2005, 22 (增刊): 118–127.
- [22] 李文彬, 史新慧, 王贺, 等. 施硅提高水稻叶片对紫外线胁迫的抗性. *植物学报*, 2004, 46 (6): 691–697.
- [23] 林文雄, 吴杏春, 梁康迳, 等. UV-B 辐射增强对水稻多胺代谢及内源激素含量的影响. *应用生态学报*, 2002, 13 (7): 807–813.
- [26] 沈恒胜, 陈君琛, 黄进华, 等. 水稻叶表皮硅体显微结构及其分布. *福建农林大学学报 (自然科学版)*, 2005, 34 (2): 138–140.