

芒果成年树在增强 UV-B 辐射处理下的损伤与抗氧化响应

周开兵*, 李世军, 袁孟玲, 岳 堃

(海南大学热带农林学院, 海口 570228)

摘 要: 以 10 年生‘金煌’芒果为试验材料, 以自然光照为对照, 设置了人工模拟增强 UV-B 辐射 24、48、72、96、120 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理, 观测处理后单株产量、品质和与叶片生理损伤、抗氧化保护机制等有关的生理生化指标的动态变化。结果表明, 增强 UV-B 辐射剂量大于 48 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 时, 辐射强度越强, 芒果减产、果实变小和风味营养品质变劣越严重, 叶片叶绿素含量和净光合速率下降加重, MDA 含量和相对电导率升高愈趋强烈; SOD 活性表现为 72 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 以下处理高于对照和 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 以上处理低于对照的趋势; 72 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 以下处理的 POD 活性高于对照, 120 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理的 POD 活性低于对照, 后期 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理时, 显著低于对照; CAT 活性表现为所有处理均高于对照。所有处理均能促进还原型 GSH、类黄酮类化合物和多酚类化合物含量升高, 同时能使维生素 C 含量降低。可见, 48 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 辐射处理引起树体损伤、减产和果实品质变劣, 且呈现出剂量效应, 树体损伤还呈现积累效应; 72 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理通过诱导叶片抗氧化酶系活性增强, 具备抗氧化和吸收 UV-B 辐射双重功能的成分积累增加, 维生素 C 消耗增多等, 尽可能提高清除活性氧自由基的能力和耗散增强 UV-B 辐射, 从而尽量减轻树体损伤; 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 以上的处理则抑制了 SOD 和 POD 活性, 后期抗氧化成分和吸收 UV-B 辐射的成分积累, 导致活性氧自由基积累增加和 UV-B 胁迫加强, 进而引起更严重的损伤。

关键词: 芒果; 增强 UV-B 辐射; 损伤; 抗氧化

中图分类号: S 667.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2019) 07-1279-11

Injuries and the Responses on Antioxidation of Adult Mango Trees Under the Treatments of Enhanced UV-B Radiation

ZHOU Kaibing*, LI Shijun, YUAN Mengling, and YUE Kun

(College of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: In order to research the effects of the enhanced UV-B radiation on the injuries and the antioxidation responses of adult mango trees, the adult ‘Jinhuang’ mango trees in the field were treated with the enhanced UV-B radiation from 24 to 120 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ in gradient of 24 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, and those in the natural sunlight were used as the control. The yield of single tree, the qualities of fruits and the tendencies of the physiological and biochemical indicators related to the injuries and the antioxidation of leaves were detected during the period of the experimental treatments. With the increases of the intensities

收稿日期: 2019-03-22; 修回日期: 2019-05-21

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31460498)

* E-mail: kaibingzhou0528@163.com

of the enhanced UV-B radiation over $48 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, the yield of single tree, the size of fruit and the flavor and nutrient qualities decreased more and more. With the increase of the intensities of the enhanced UV-B radiation, the content of chlorophyll and the level of P_n decreased more and more, and the content of MDA and the relative conductivity increased more and more. The activities of SOD of the control were lower than those of the treatments below $72 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ and higher than those of the treatments over $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. The activities of POD of the control were lower than those of the treatments below $72 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ and higher than those of the treatment $120 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ all the time and the treatment $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ during the late period. The activities of CAT of the control were lower than those of all the treatments all the time. All the treatments decreased the content of vitamin C and increased the contents of the components such as reduced GSH, flavonoid and polyphenol. In sum, the enhanced UV-B radiation over $48 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ injured the trees, reduced the yield and made the fruits qualities getting worse with dosage effects, and the damage in trees appeared accumulation effects. The treatments below $72 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ intensified the activities of antioxidative enzymes, and increased the substances accumulations of antioxidant and absorption of UV-B radiation, and consumed more vitamin C, which reinforced free radicals scavenging abilities and dissipation of enhanced UV-B radiation as far as possible, then minimized UV-B radiation damage. The treatments over $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ inhibited the activities of SOD and POD and reduced the substances accumulations of antioxidant and absorption of UV-B radiation during the experiment, which resulted in cumulating more free radicals and strengthening the stress of the enhanced UV-B radiation, then led to more serious injury to plants.

Keywords: mango; enhanced UV-B radiation; injury; antioxidation

据报道, 未来 60 年内地球表面的 UV-B 辐射将会增加 4%~20% (Albritton & Waterson, 1989), 国内外研究者关注到人工模拟 UV-B 辐射增强对一部分植物形态结构和生理代谢的影响, 以及其与多种环境胁迫因子的交互作用和对农业生态环境的破坏等问题 (Wu et al., 2009)。UV-B 辐射增强将会是未来的农业逆境, 许多作物会陆续遭遇 UV-B 辐射的胁迫。前人关于人工模拟增强 UV-B 辐射对农作物栽培表现的影响研究基本上局限于草本农作物或作物苗期效应, 而对多年生木本农作物栽培表现研究较少 (Sullivan, 2005)。

通过人工模拟增强 UV-B 辐射处理作物, 通常会引起作物形态和生理损伤, 并在一定限度内诱发保护机制。增强 UV-B 辐射能导致多个大豆品种的生物产量和经济产量显著下降 (Liu et al., 2013)。本课题组曾对杧果幼树离体叶片进行增强 UV-B 辐射处理, 结果表明, 叶片活性氧损伤具备积累效应, MDA 含量升高, 抗氧化酶活性呈上升趋势, 非酶保护体系的抗氧化化合物 (还原型谷胱甘肽、类黄酮和类胡萝卜素) 含量呈上升趋势 (刘鹏和周开兵, 2010; 刘鹏 等, 2010a, 2010b, 2010c)。Anelia 等 (2013) 将豌豆叶片表皮用外源维生素 C 处理, 经增强 UV-B 辐射处理后, 其叶绿体光系统 II 膜损伤较未用维生素 C 处理的对照显著减轻, 且对基粒片层和基质类囊体的保护效果不同, 对光系统 II β 中心的保护作用强于对光系统 II α 中心, 同时在暗期通过影响 S_0 - S_1 起始电子传递状态而优化放氧复合体, 说明维生素 C 可抗氧化损伤, 从而保护细胞光合膜系。对盆栽葡萄叶片模拟田间增强 UV-B 辐射处理, 低强度 ($8.25 \mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$) 处理的幼叶中与膜结构有关的化合物如三萜、谷甾醇、羽扇豆醇等含量升高; 高强度 ($33 \mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$) 处理成年叶中与抗氧化有关的化合物如双萜、生育酚、橙花叔醇等含量明显升高, 这些化合物在高强度 UV-B 辐射增强条件下保持膜稳定 (Mariana

et al., 2012)。

UV-B 辐射的增强源自大气臭氧层的破坏。一些氯氟烃类 (CFCs) 的制冷剂或发泡剂、飞机和汽车尾气等均可破坏大气臭氧层, 尤其是 CFCs 制冷剂如氟利昂, 在 CFCs 制冷剂尚未完全被替代之前, 大气臭氧层还会继续遭到破坏 (姜恒, 2017), 未来 UV-B 辐射还会进一步增强。因此, 本研究中以光照充足、紫外辐射强烈的海南产区的杧果为材料, 前瞻性地研究其成年树在人工模拟增强 UV-B 辐射处理下的损伤和抗氧化响应问题, 以期未来 UV-B 辐射逆境下的栽培技术制定提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地点与材料

试验杧果园位于海南省乐东黎族自治县抱由镇国营乐光农场, 为南高北低的缓坡地 (坡度小于 20°), 海拔 200 m, 水源充足, 砖红壤土; 年平均温度 $24.1\text{ }^\circ\text{C}$, 7 月最高气温 $30.5\text{ }^\circ\text{C}$, 1 月最低气温 $16.2\text{ }^\circ\text{C}$, 极端高温 $36.8\text{ }^\circ\text{C}$, 极端低温 $1.5\text{ }^\circ\text{C}$ 。年降水量 1 603 mm, 7—9 月降水量占全年的 61.8%。选择 10 年生健壮、长势均匀、无不良表现、已进入盛果期的 ‘金煌’ 杧果 (*Mangifera indica* L. ‘Jinhuang’) 成年树 18 株作为试验树, 通过疏果确保每株负载一致。11—12 月为花芽分化期, 12 月—翌年 2 月为开花期, 3 月为坐果期, 4—5 月为果实迅速膨大期, 6—7 月为果实成熟期。

1.2 试验设计与处理

设置 5 个梯度人工模拟增强 UV-B 辐射处理——24、48、72、96 和 $120\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 其中 $120\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 处理相当于环境中 UV-B 辐射增强了约 20%; 以自然光照 (UV-B 辐射平均剂量为 $600\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) 作为对照。单株小区, 3 次重复。2016 年 3 月 1 日—7 月 20 日在日照时间内进行人工模拟增强 UV-B 辐射处理。在试验园搭建铝合金棚架, 在处理样树顶部以上 30 cm 处悬挂 UV-B 灯架, 悬挂光波长介于 280~320 nm 的紫外灯 (购于北京电光源研究所, 辐射强度为 $24\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 波长峰值为 313 nm, 管径 26 mm, 管长 1 213.6 mm) 作为 UV-B 辐射光源, 光源灯外包被 0.08 mm 醋酸纤维素膜过滤 UV-C; 对照树灯架内不安装灯管。在自然光照的基础上, 通过光源数量调节增强 UV-B 辐射各处理水平所需的辐射强度, 合理均匀分布光源, 确保 UV-B 辐射能覆盖树冠外围边缘线以上部位。试验处理期间处于果实生长发育期, 此期间所抽新梢全部抹除, 因而灯具与树顶的 30 cm 距离在此期间维持不变。晴天 8:00—18:00 进行人工模拟增强 UV-B 辐射处理, 阴天、雨天、阵雨和短暂阴天时段停止处理。

1.3 取样及其处理

从 2016 年 3 月 1 日开始随机选择各单株 (重复) 第 2 蓬梢标记中部叶片 5 片作为试验样品, 每 20 d 取样 1 次, 直到当年 7 月 20 日最后一次取样, 在田间就地检测这 5 片叶的光合生理指标; 在果实采收期, 调查各单株 (重复) 产量和挂果数量, 在树冠中部外围随机取果 5 个用于品质分析, 在田间测各单株平均单果质量, 去皮和去核, 将果肉切成条形小块。叶样和果样立即用液氮速冻, 带回试验室贮存于 $-80\text{ }^\circ\text{C}$ 超低温冰柜中备用。

1.4 测定指标与测定方法

根据海南的光照特点, 选取 9:00—10:00 太阳辐射强度较为稳定时测定叶片光合指标 (P_n 、

G_s 、 T_r), 在人工红蓝光源 (光照强度 $1\,400\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 条件下采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合仪测定; 叶片光合色素 (Chl.a + Chl.b) 含量的测定采用改良 Arnon 法 (李合生, 2000); 果肉可溶性总糖含量测定采用二硝基水杨酸法 (李合生, 2000), 可滴定酸含量测定采用酸碱中和滴定法, 抗坏血酸含量测定采用 2,6 - 酚酞酚染色滴定法测定。叶片丙二醛 (MDA) 含量测定采用硫代巴比妥酸比色法 (高俊凤, 2000; 李合生, 2000), 相对电导率测定采用陈爱葵等 (2010) 的方法; 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性测定采用氮蓝四唑 (NBT) 光还原法 (高俊凤, 2000), 过氧化氢酶 (CAT) 活性测定采用紫外吸收法 (高俊凤, 2000), 过氧化物酶 (POD) 活性的测定采用愈创木酚法 (高俊凤, 2000); 总黄酮含量测定采用比色法 (孙群和胡景江, 2006), 还原型谷胱甘肽 (GSH) 的含量测定采用陈建勋和王晓峰 (2006) 的方法, 总酚含量测定采用福林肖卡法 (汪成东 等, 2006)。

数据采用 SAS 软件 ANOVA 方差分析, Duncan's 多重比较。

2 结果与分析

2.1 增强 UV-B 辐射对杧果树体的损伤

2.1.1 对株产和果实品质的影响

由表 1 可见, 增强 UV-B 辐射 $24\ \text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理的株产和单果质量与对照差异不显著, 随着 UV-B 辐射强度增强, 株产和单果质量呈持续降低, 说明增加 $48\ \text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 以上辐射强度引起树体减产和果实单果质量减小, 表现出危害处理剂量效应。可溶性总糖和维生素 C 含量也呈现随处理辐射强度增强而降低的趋势, 可滴定酸含量呈现升高的趋势, 使得糖酸比亦呈降低趋势; 可见, 增强 UV-B 辐射引起果实品质变劣。

表 1 增强 UV-B 辐射对杧果株产和果实品质的影响

Table 1 The effects of the enhanced UV-B radiation on the yield of single tree and the qualities of mango fruits

UV-B/ ($\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	株产/kg Yield of single tree	单果质量/kg Weight of single fruit	结果数 Number of fruits	可溶性总糖 含量/% Content of the soluble sugar	可滴定酸 含量/% Content of titratable acid	糖酸比 Ratio of sugar/acid	维生素 C 含量/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ FW) Content of vitamin C
对照 Control	$45.22 \pm 1.22\ \text{a}$	$1.0173 \pm 0.0437\ \text{a}$	$44.45 \pm 1.73\ \text{a}$	$16.87 \pm 0.46\ \text{a}$	$0.15 \pm 0.00\ \text{c}$	$111.68 \pm 3.02\ \text{a}$	$653.0 \pm 17.6\ \text{a}$
24	$45.35 \pm 0.95\ \text{a}$	$1.0094 \pm 0.0464\ \text{a}$	$44.93 \pm 1.84\ \text{a}$	$16.69 \pm 0.48\ \text{a}$	$0.15 \pm 0.00\ \text{c}$	$110.86 \pm 2.88\ \text{a}$	$507.9 \pm 12.7\ \text{b}$
48	$38.64 \pm 1.04\ \text{b}$	$0.8986 \pm 0.0395\ \text{b}$	$43.00 \pm 1.81\ \text{a}$	$14.18 \pm 0.35\ \text{b}$	$0.29 \pm 0.00\ \text{b}$	$48.31 \pm 1.16\ \text{b}$	$486.2 \pm 13.6\ \text{bc}$
72	$32.47 \pm 0.84\ \text{c}$	$0.6765 \pm 0.0277\ \text{c}$	$48.00 \pm 1.82\ \text{a}$	$13.57 \pm 0.40\ \text{b}$	$0.39 \pm 0.10\ \text{b}$	$34.30 \pm 0.96\ \text{c}$	$446.7 \pm 12.1\ \text{bc}$
96	$25.14 \pm 0.73\ \text{d}$	$0.5349 \pm 0.0171\ \text{d}$	$46.99 \pm 1.93\ \text{a}$	$12.73 \pm 0.33\ \text{b}$	$0.58 \pm 0.01\ \text{a}$	$21.62 \pm 0.58\ \text{d}$	$415.9 \pm 11.6\ \text{c}$
120	$22.18 \pm 0.53\ \text{d}$	$0.5158 \pm 0.0180\ \text{d}$	$43.00 \pm 1.81\ \text{a}$	$10.47 \pm 0.29\ \text{c}$	$0.67 \pm 0.02\ \text{a}$	$15.44 \pm 0.43\ \text{d}$	$401.2 \pm 11.2\ \text{c}$

注: 不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: The different letters symbolized the significant difference at $P < 0.05$ among the different treatments.

2.1.2 对叶片叶绿素含量和 P_n 的影响

各处理和对照的叶绿素含量总体上呈下降趋势, 并且随着辐射强度的升高, 下降幅度愈大 (图 1), 说明增强 UV-B 辐射破坏叶片叶绿素, 且呈现出剂量效应和累积效应。对照的 P_n 表现为单峰曲线, 峰值出现在 4 月 30 日, 之后低于处理初期, 而增强 UV-B 处理呈持续下降趋势, 且随处理强度增强而降低 (图 2)。说明增强 UV-B 辐射会抑制杧果叶片的光合作用, 且呈现出剂量效应和累积效应。

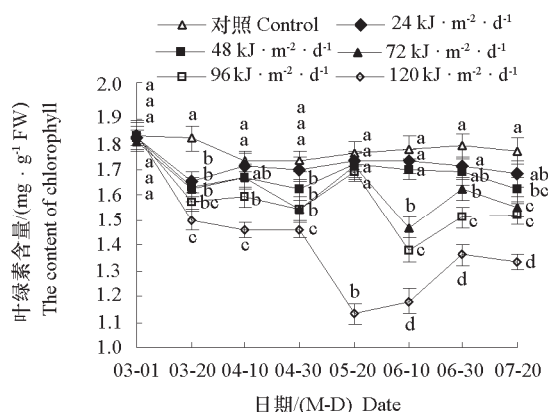


图 1 不同剂量的增强 UV-B 辐射对杧果叶片叶绿素含量的影响

Fig. 1 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the content of chlorophyll in leaves of mango

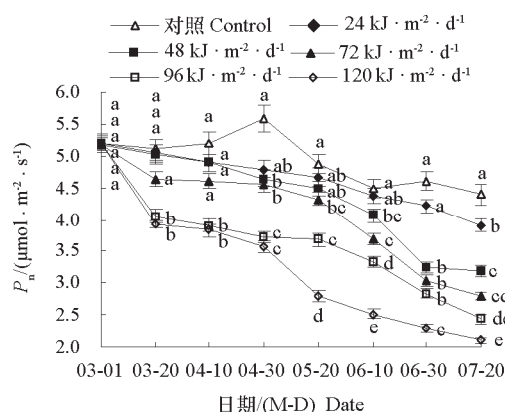


图 2 不同剂量的增强 UV-B 辐射对杧果叶片净光合速率的影响

Fig. 2 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the net photosynthetic rate in leaves of mango

2.1.3 对叶片 MDA 含量和相对电导率的影响

各处理和对照的叶片 MDA 含量和相对电导率均呈现上升趋势, 且所有增强 UV-B 辐射处理均高于对照, 并随处理强度增强而依次升高 (图 3, 图 4), 说明增强 UV-B 辐射处理引起了包括光合膜在内的叶片膜脂损伤和叶片膜通透性损伤, 并且其具有剂量效应和积累效应。

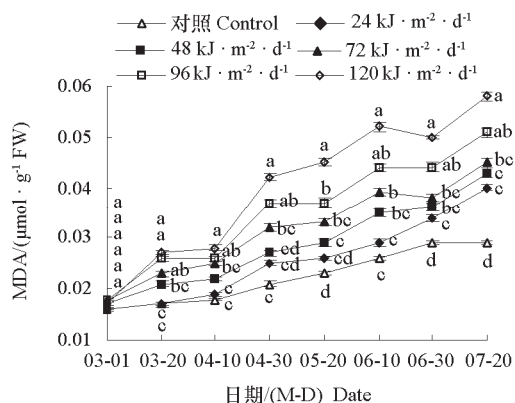


图 3 不同剂量的增强 UV-B 辐射对杧果叶片丙二醛含量的影响

Fig. 3 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the content of MDA in leaves of mango

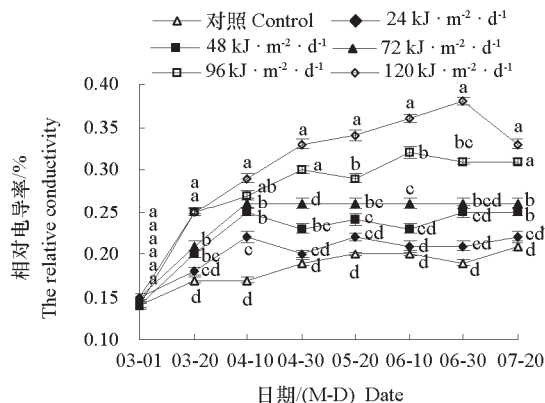


图 4 不同剂量的增强 UV-B 辐射对杧果叶片相对电导率的影响

Fig. 4 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the relative conductivity in leaves of mango

2.2 增强 UV-B 辐射对叶片抗氧化酶活性的影响

2.2.1 SOD

各处理的叶片 SOD 活性均在 4 月 30 日达到最高, 之后下降; 试验期间增强 UV-B 辐射低于 $72 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 的处理 SOD 活性均高于对照, 高强度辐射增强 (96 和 $120 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 处理均低于对照 (图 5)。说明 $72 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理诱导 SOD 清除超氧离子活性氧自由基的能力增强, 损伤减轻, 高剂量处理则严重抑制 SOD 活性, 其清除超氧离子活性氧自由基的能力减弱而可能引起损伤。

2.2.2 POD

各处理的叶片 POD 活性变化趋势不同；增强 $120 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理一直显著低于其他处理， $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理在 6 月 30 日后显著低于对照，其他低剂量一直高于对照（图 6）。说明强 UV-B 辐射严重抑制 POD 活性，其清除活性氧自由基的能力减弱，辐射损伤加重，低剂量处理诱导 POD 活性增强，辐射损伤较轻。

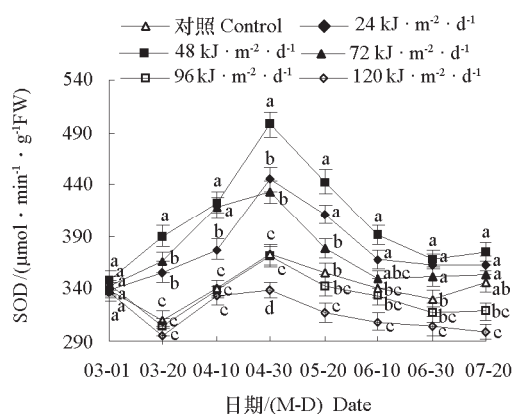


图 5 不同剂量的增强 UV-B 辐射对芒果叶片 SOD 活性的影响
Fig. 5 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the activity of SOD in leaves of mango

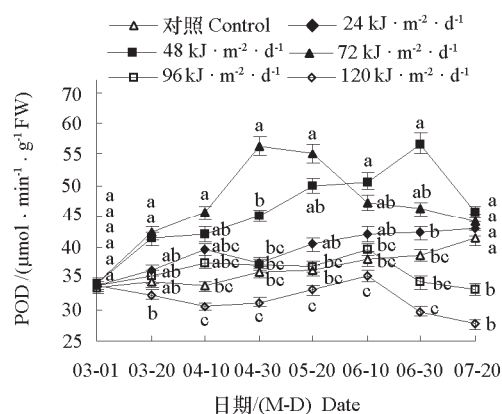


图 6 不同剂量的增强 UV-B 辐射对芒果叶片 POD 活性的影响
Fig. 6 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the activity of POD in leaves of mango

2.2.3 CAT

各处理的叶片 CAT 活性动态变化曲线均为单峰曲线，但是高峰出现的时间不一致；所有处理叶片 CAT 活性均显著高于对照；4 月 10 日前，辐射强度愈强，CAT 活性越强；4 月 30 日后，增强 $48 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理的较高（图 7），说明处理能诱导叶片 CAT 活性，增强其清除活性氧的能力而减少损伤， 120 和 $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理清除 H_2O_2 活性氧自由基的能力在前期被强烈诱导而最强，但在中后期这种能力减弱可能因其被抑制诱导而在不同处理中活性较弱。

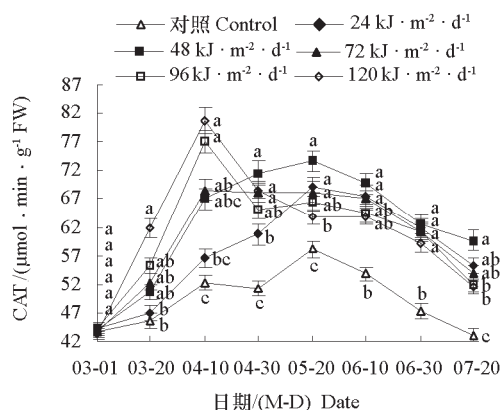


图 7 不同剂量的增强 UV-B 辐射对芒果叶片 CAT 活性的影响
Fig. 7 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the activity of CAT in leaves of mango

2.3 增强 UV-B 辐射对叶片中一些保护性物质含量的影响

2.3.1 还原型 GSH

对照叶片还原型 GSH 含量一直较低; 各处理叶片还原型 GSH 含量总体高于对照且呈上升趋势, 高剂量处理后呈现先上升后下降的趋势。96 和 120 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理的峰值出现 3 月 20 日, 早期有随辐射强度增强而升高的趋势。120 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理在 5 月 20 日后下降至对照水平 (图 8)。说明增强 UV-B 辐射处理能增加还原型 GSH 积累进而可能减轻损伤, 且 96 和 120 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理在前期大幅增加还原型 GSH 积累, 后期则因积累减少而引起最严重损伤。

2.3.2 维生素 C

UV-B 辐射处理的叶片维生素 C 含量大多低于对照, 且随处理强度增强而降低, 其中 96 和 120 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理显著降低, 其他强度处理与对照相对平稳 (图 9)。说明各处理可能通过消耗叶片维生素 C 来尽可能清除活性氧自由基和减轻损伤, 并表现出剂量效应, 120 和 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理因受损伤最严重而消耗维生素 C 最多。

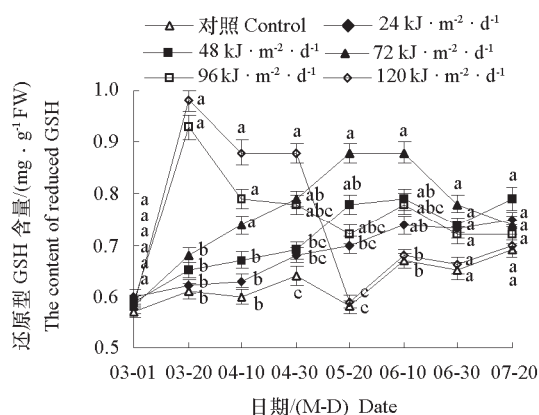


图 8 不同剂量的增强 UV-B 辐射对杧果叶片还原型 GSH 含量的影响

Fig. 8 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the content of reduced GSH in leaves of mango

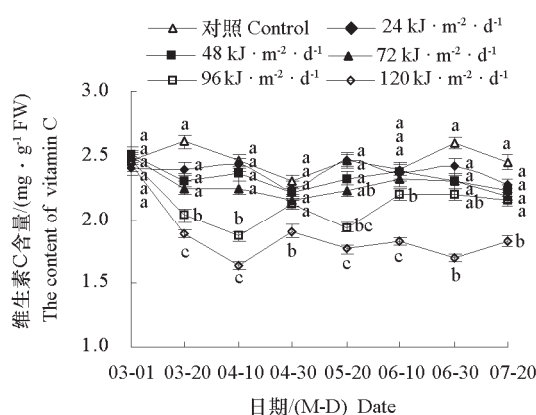


图 9 不同剂量的增强 UV-B 辐射对杧果叶片维生素 C 含量的影响

Fig. 9 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the content of vitamin C in leaves of mango

2.3.3 类黄酮类化合物

各处理的叶片类黄酮类化合物含量总体呈上升趋势, 高于对照, 且在 6 月 30 日前呈现随处理增强而依次升高的趋势, 但强辐射 (96 和 120 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 处理在 4 月 30 日达到峰值后下降 (图 10)。说明增强 UV-B 辐射能通过增加叶片积累类黄酮类化合物来减轻损伤, 且在前期具备明显的剂量效应, 后期可能因高强度处理严重损伤叶片至类黄酮类化合物积累逐渐减少, 进而损伤也变得更严重。

2.3.4 多酚类化合物

不同处理的叶片多酚类化合物含量总体高于同期对照, 且总体呈上升的趋势; 亦有随处理强度增强而升高的趋势 (图 11)。说明增强 UV-B 辐射能通过增加叶片积累多酚类化合物来尽可能减轻损伤, 且呈现剂量效应和积累效应。

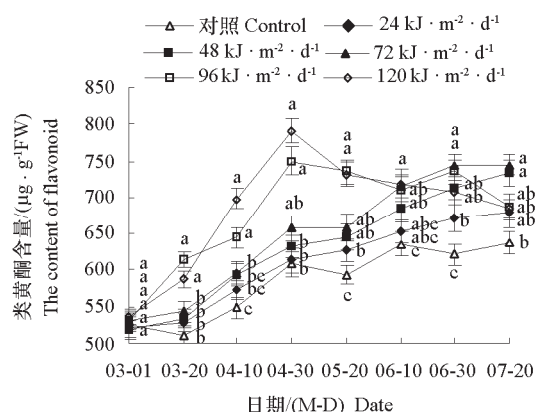


图 10 不同剂量的增强 UV-B 辐射对芒果叶片类黄酮含量的影响

Fig. 10 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the content of flavonoid in leaves of mango

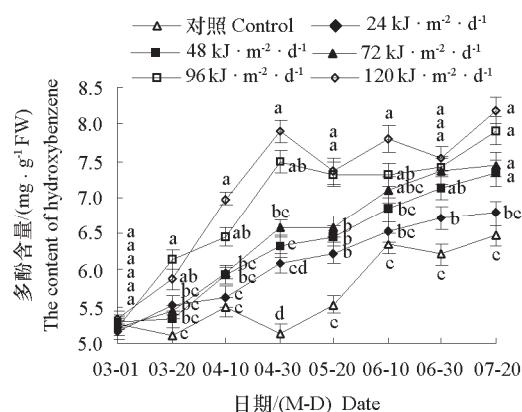


图 11 不同剂量的增强 UV-B 辐射对芒果叶片多酚含量的影响

Fig. 11 The effects of the enhanced UV-B radiation of different dosages on the content of hydroxybenzene in leaves of mango

3 讨论

3.1 增强 UV-B 辐射逆境引起芒果树体损伤的辐射强度阈值

增强 UV-B 辐射能导致多个大豆品种的生物产量和经济产量显著下降 (Liu et al., 2013)。本研究结果表明增加 $48 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 辐射强度 (相当于正常环境中 UV-B 辐射增强了 8%) 可引起芒果成年树减产、单果质量下降和果实品质变劣, 导致叶片生物膜出现活性氧危害, 促使叶绿素降解、抑制叶片光合作用, 说明环境中 UV-B 辐射强度增加约 8% 可能开始引起芒果成年树损伤, 意味着增强 $48 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 辐射是海南产区金煌芒果生产上开始采取防止措施的阈值, 这是对前人研究结果的进一步补充和完善。

3.2 芒果成年树对增强 UV-B 辐射逆境的抗氧化响应

芒果遭遇中等强度 (增强 48 、 $72 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 辐射) 的 UV-B 辐射逆境, 诱导抗氧化保护机制活动增强, 主要表现为 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性升高, 多酚、类黄酮、还原型 GSH 等抗氧化还原性成分含量减少和维生素 C 等吸收 UV-B 辐射成分含量增加; 但因增强 UV-B 辐射引起的活性氧自由基在器官组织中积累超出了植物自身活性氧清除能力, 最终表现出不同程度的损伤 (Herbinger et al., 2002; Dai et al., 2004; De Bakker et al., 2005; 刘鹏和周开兵, 2010; 刘鹏等, 2010a, 2010b, 2010c), 本研究结果与之一致。

增强 UV-B 辐射能直接引起生物大分子蛋白质和 DNA 等严重损伤 (李元 等, 2006; 陈泽慧和韩榕, 2015; 蒲晓宏 等, 2017)。因此, 96 和 $120 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理可能一开始就直接损伤叶片 SOD 和 POD 等酶蛋白, 从而导致酶活性降低。也可能通过损伤一些生物大分子如酶蛋白及其编码基因 (DNA) 等而影响保护性成分的代谢活动, 进而导致后期保护性成分积累减少。

本试验证实增强 UV-B 辐射处理可引起芒果叶片维生素 C 含量下降, 与刘鹏和周开兵 (2010) 和刘鹏等 (2010a, 2010b, 2010c) 的结果一致, 这可能是增强 UV-B 辐射损伤产生的活性氧自由基直接消耗维生素 C 而被清除所致, 也与前人用外源维生素 C 处理豌豆叶片而减轻豌豆叶片活性氧损

伤的研究结果相印证 (Anelia et al., 2013); 还原型 GSH、多酚和类黄酮类化合物等也参与清除活性氧自由基 (刘景玲 等, 2015; 王静 等, 2016), 辐射增强处理的含量高于对照, 这可能与它能吸收 UV-B 辐射有关 (梁滨和周青, 2007; Sheng et al., 2010; 张玉红 等, 2018), 即芒果叶片通过大量积累这些成分来尽量吸收 UV-B 辐射, 从而耗散 UV-B 辐射来减轻对叶片的损伤。

3.3 增强 UV-B 辐射逆境抑制芒果叶片光合作用和引起栽培表现不良的原因

增强 UV-B 辐射抑制植物叶片光合作用主要包括直接抑制和间接抑制两个方面 (陈泽慧和韩榕, 2015; 蒲晓宏 等, 2017)。增强 UV-B 辐射能通过引起芒果叶片气孔抑制现象而间接抑制光合作用, 使叶片气孔导度 (G_s) 减小而导致叶片 P_n 下降; 还能使叶片叶绿素和类胡萝卜素含量下降, 直接抑制了叶片光合作用在光反应阶段对光能的吸收和转化 (周开兵 等, 2018), 本试验结果从不同侧面进一步揭示了这一点。

植物叶片气孔关闭与叶片组织中 H_2O_2 的积累和 CAT 活性减弱有关, H_2O_2 的积累也与其他活性氧代谢有关 (Zhu et al., 2012)。中等强度 (增强 $72 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 的 UV-B 辐射处理能诱导 CAT、SOD 和 POD 活性升高, 说明叶片组织中可能积累了大量的 H_2O_2 ; 而高强度 UV-B 辐射直接抑制这些酶活性, 因此, 随着 CAT 等酶活性因增强 UV-B 处理的积累效应和剂量效应不断减弱, 最终 H_2O_2 的积累超出 CAT 清除能力, 从而引起叶片气孔开度减小和光合作用的气孔限制。

增强 UV-B 辐射促使植物叶片叶绿素和类胡萝卜素含量下降, 说明增强 UV-B 辐射引起叶绿体形态畸变和类囊体完整性受到破坏 (Swarna et al., 2012; 褚润和陈年来, 2017), 这与其膜系统损伤直接相关。本研究结果表明增强 UV-B 辐射使芒果叶片组织细胞膜系统受到了活性氧自由基损伤, 叶绿体膜系统是细胞膜系统的重要组成部分, 这意味着增强 UV-B 辐射会抑制光系统 II 活性, 减少同化物合成, 最终抑制 CO_2 的固定而抑制光合作用, 因此本研究中 P_n 下降可能也与非气孔限制有关。增强 UV-B 辐射能破坏 DNA 和蛋白质等重要生物大分子 (Khoroshilova et al., 1990), 也能破坏叶绿体亚显微结构 (褚润和陈年来, 2017), 说明增强 UV-B 辐射很可能会影响芒果叶片光合关键酶基因表达、关键酶蛋白活性和叶绿体形态结构, 进而引起叶片光合作用非气孔限制, 这值得进一步研究核实。

由于增强 UV-B 辐射处理可能损伤叶绿体, 导致叶绿素不能合成或降解加快, 并表现出剂量效应和积累效应, 导致叶片生物产量进一步减少。又由于本试验开展于花期结束后, 且在采果前不断除萌抹梢, 因而尽管光合产物主要供果实生长发育, 但叶片光合面积不能增加, 因此导致果实积累营养不足, 出现单果质量减小、株产降低和果实品质变劣等现象。

4 结论

增强 UV-B 辐射处理能损伤芒果叶片生物膜、抑制叶片光合作用, 并具有剂量效应和积累效应, 随着 UV-B 辐射强度增强引起芒果减产、单果质量下降和品质变劣等幅度相应增加; 增强 $72 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ UV-B 辐射处理, 芒果叶片清除活性氧能力增强, 表现为抗氧化酶系活性增强、维生素 C 等抗氧化活性成分消耗量增加; 增强 UV-B 辐射 $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 以上则可能直接损伤 SOD、POD 等酶蛋白和后期因积累效应严重损伤一些生物大分子、抑制抗氧化活性成分积累, 进而引起更严重的损伤; 在芒果适应增强 UV-B 辐射逆境机制中, 无论增强 UV-B 辐射强度高低, 都会通过增加还原型 GSH、多酚和类黄酮类化合物的积累来尽可能多地吸收 UV-B 辐射, 减轻增强 UV-B 辐射损伤。基于此, 未来若环境 UV-B 辐射强度增加 8% 及以上时, 可以通过制定合理的栽培技术来刺激抗氧化酶系活性增强、抗氧化成分和能吸收 UV-B 辐射的成分积累增加, 补充维生素 C, 进而提高芒果成

年树抗或耐增强 UV-B 辐射的能力。与此有关的栽培技术创新研究也应尽早展开。

References

- Albritton D L, Watson R J. 1989. Scientific assessment of stratospheric ozone change// World meteorological organization global ozone research and monitoring project, report No.20. Geneva: WMO.
- Anelia G Dobrikova, Vassilena Krasteva, Emilia L Apostolova. 2013. Damage and protection of the photosynthetic apparatus from UV-B radiation. I. Effect of ascorbate. *Journal of Plant Physiology*, 170: 251 – 257.
- Chen Ai-kui, Han Rui-hong, Li Dong-yang, Ling Lian-lian, Luo Hui-xia, Tang Shang-jian. 2010. A comparison of two methods for electric conductivity about plant leaves. *Journal of Guangdong Educational College*, (5): 88 – 91. (in Chinese)
- 陈爱葵, 韩瑞宏, 李东洋, 凌连连, 罗惠霞, 唐上剑. 2010. 植物叶片相对电导率测定方法比较研究. *广东教育学院学报*, (5): 88 – 91.
- Chen Jian-xun, Wang Xiao-feng. 2006. Experiment guide of plant physiology. Guangzhou: Press of South China University of Technology: 126 – 149. (in Chinese)
- 陈建勋, 王晓峰. 2006. 植物生理学实验指导. 广州: 华南理工大学出版社: 126 – 149.
- Chen Ze-hui, Han Rong. 2015. Plants respond to UV-B radiation: a review. *Chinese Bulletin of Botany*, 50 (6): 790 – 801. (in Chinese)
- 陈泽慧, 韩 榕. 2015. 植物响应 UV-B 辐射的研究进展. *植物学报*, 50 (6): 790 – 801.
- Chu Run, Chen Nian-lai. 2017. Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic physiology and chloroplast ultrastructure of *Phragmites australis*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28 (11) : 3515 – 3520. (in Chinese)
- 褚 润, 陈年来. 2017. UV-B 辐射增强对芦苇光合生理及叶绿体超微结构的影响. *应用生态学报*, 28 (11): 3515 – 3520.
- Dai Q J, Furness N H, Upadhyaya M K. 2004. UV-absorbing compounds and susceptibility of weedy species to UV-B radiation. *Weed Biology and Management*, 4: 95 – 102.
- De Bakker N V J, Van Bodegom P M, Van De Poll W H, Bolene P, Nat E, Rozema J, Aerts R. 2005. Is UV-B radiation affecting charophycean algae in shallow freshwater systems. *New Phytologist*, 166: 957 – 966.
- Gao Jun-feng. 2000. Experiment technology of plant physiology. Xi'an: World Book Inc: 137 – 139. (in Chinese)
- 高俊凤. 2000. 植物生理学实验技术. 西安: 世界图书出版公司: 137 – 139.
- Herbinger K, Tausz M, Wonisch A, Soja G, Sorger A, Grill D. 2002. Complex interactive effects of drought and ozone stress on the antioxidant defence systems of two wheat cultivars. *Plant Physiology and Biochemi*, 40: 691 – 696.
- Jiang Heng. 2017. Analysis on the destruction and the protection mechanisms of O₃ and O₃ layer. *Low Carbon World*, (1): 27 – 28. (in Chinese)
- 姜 恒. 2017. 臭氧及臭氧层破坏及其保护机制分析. *低碳世界*, (1): 27 – 28.
- Khoroshilova E V, Repeyev Y A, Nikogosyan D N. 1990. UV photolysis of aromatic amino acids and related dipeptides and tripeptides. *J Photochem Photobiol B*, 7: 159 – 172.
- Li He-sheng. 2000. Experiment principles and technologies of plant physiology and biochemistry. Beijing: Higher Education Press: 134 – 138. (in Chinese)
- 李合生. 2000. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社: 134 – 138.
- Li Yuan, He Yong-mei, Zu Yan-qun. 2006. Effects of enhanced UV-B radiation on physiological metabolism, DNA and protein of crops: a review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17 (1): 123 – 126. (in Chinese)
- 李 元, 何永美, 祖艳群. 2006. 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*, 17 (1): 123 – 126.
- Liang Bin, Zhou Qing. 2007. Effect of enhanced UV-B radiation on plant flavonoids. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 15 (3): 191 – 194. (in Chinese)
- 梁 滨, 周 青. 2007. UV-B 辐射对植物总黄酮影响的研究进展. *中国生态农业学报*, 15 (3): 191 – 194.
- Liu B, Liu X B, Li Y S, Herbert S J. 2013. Effects of enhanced UV-B radiation on seed growth characteristics and yield components in soybean. *Field Crops Research*, 154: 158 – 163.
- Liu Jing-ling, Qi Zhi-hong, Hao Wen-fang, Zhang Chen-lu, Liu Feng-hua, Liang Zong-suo, Liu Wen-ting. 2015. The effects of drought and UV-B radiation on the growth and the phenolic compounds of the *Salvia miltiorrhiza* Bunge leaf. *Acta Ecologica Sinica*, 35 (14): 4642 – 4650. (in Chinese)

- 刘景玲, 齐志鸿, 郝文芳, 张辰露, 刘峰华, 梁宗锁, 刘文婷. 2015. UV-B 辐射和干旱对丹参生长和叶片中酚酸类成分的影响. 生态学报, 35 (14): 4642 - 4650.
- Liu Peng, Zhou Kai-bing. 2010. Study on the damages and the protection response of young leaves of mango under enhanced UV-radiation. Journal of Tropical Biology, 1 (2): 144 - 149. (in Chinese)
- 刘 鹏, 周开兵. 2010. 杧果离体幼叶在增强 UV-B 辐射处理下的损伤和保护反应. 热带生物学报, 1 (2): 144 - 149.
- Liu Peng, Zhou Kai-bing, Ding Shan, Cai Hui-zhen. 2010a. Study on the damages and the protection response of adult leaves of mango (*Mangifera indica* L.) under enhanced UV-radiation. Journal of Mountain Agriculture & Biology, 29 (5): 397 - 402. (in Chinese)
- 刘 鹏, 周开兵, 丁 珊, 蔡惠珍. 2010a. UV-B 辐射下离体杧果成年叶抗氧化响应. 山地农业生物报, 29 (5): 397 - 402.
- Liu Peng, Zhou Kai-bing, Pan Xue-feng. 2010b. Study on the damages and the protection response of old leaves of mango under enhanced UV-radiation. Plant Physiology Communications, 46 (8): 787 - 792. (in Chinese)
- 刘 鹏, 周开兵, 潘学锋. 2010b. 杧果老叶在增强 UV-B 辐射处理下的损伤和保护反应. 植物生理学通讯, 46 (8): 787 - 792.
- Liu Peng, Zhou Kai-bing, Wang Shuang, Wang Li-wen, Pan Xue-feng. 2010c. Responses in the damages and protections of *Mangifera indica* L. leaves with different age under the enhanced UV-B radiation. Journal of Tropical Biology, 1 (4): 350 - 356. (in Chinese)
- 刘 鹏, 周开兵, 王 爽, 王丽文, 潘学锋. 2010c. 杧果不同叶龄叶片在增强 UV-B 辐射处理下的损伤和保护响应. 热带生物学报, 1 (4): 350 - 356.
- Mariana G, Mariela P, Federico B, Ruben B, Patricia P. 2012. Metabolism of terpenes in the response of grape (*Vitis vinifera* L.) leaf tissues to UV-B radiation. Phytochemistry, 77: 89 - 98.
- Pu Xiao-hong, Yue Xiu-le, An Li-zhe. 2017. The response of plant to UV-B radiation. Sci Sin Vitae, 47: 818 - 828. (in Chinese)
- 蒲晓宏, 岳修乐, 安黎哲. 2017. 植物对 UV-B 辐射的响应与调控机制. 中国科学: 生命科学, 47: 818 - 828.
- Sheng X F, Zhou Y Y, Duan L S, Li Z H, Eneji A E, Li J M. 2010. Silicon effects on photosynthesis and antioxidant parameters of soybean seedlings under drought and ultraviolet-B radiation. Journal of Plant Physiology, 167 (15): 1248 - 1252.
- Sullivan J H. 2005. Possible impacts of changes in UV-B radiation on North American trees and forests. Environmental Pollution, 137 (3): 380 - 389.
- Sun Qun, Hu Jing-jiang. 2006. Research technology of plant physiology. Xi'an: Press of Northwest A & F University: 135 - 137. (in Chinese)
- 孙 群, 胡景江. 2006. 植物生理学研究技术. 西安: 西北农林科技大学出版社: 135 - 137.
- Swarna K, Bhanumathi G, Murthy S. 2012. Studies on the UV-B radiation induced oxidative damage in thylakoid photofunctions and analysis of the role of antioxidant enzymes in maize primary leaves. Bioscan, 7: 609 - 610.
- Wang Cheng-dong, Si Peng-bao, Zhang Zhen-wen. 2004. Study on the content of phenols in organs of grape. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 20 (S1): 94 - 96. (in Chinese)
- 汪成东, 侍朋宝, 张振文. 2004. 葡萄器官酚类物质的含量研究. 农业工程学报, 20 (S1): 94 - 96.
- Wang Jing, Feng Na-na, Wang Dan, Jiang Jing, Wang Tai-xia, Li Jing-yuan. 2016. Effects of UV-B radiation on quality and antioxidant properties of alfalfa (*Medicago sativa* L.) sprouts. Food Science and Technology, 41 (6): 56 - 60. (in Chinese)
- 王 静, 冯娜娜, 王 丹, 姜 静, 王太霞, 李景原. 2016. UV-B 辐射对紫花苜蓿幼苗品质和抗氧化性的影响. 食品科技, 41 (6): 56 - 60.
- Wu Jia-bing, Guan De-xin, Yuan Feng-hui, Zhang Xin-jian. 2009. Research advances on the biological effects of elevated ultraviolet-B radiation on terrestrial plants. Journal of Forestry Research, 20 (4): 383 - 390.
- Zhang Yu-hong, Cheng Kai-shan, Gao Xin, Zhang Xi-guo, Liu Tong. 2018. Influence on antioxidants and alkaloid content of *Phellodendron amurense* seedlings grown under supplementary UV-B radiation. Journal of Beijing Forestry University, 41(1): 27 - 36. (in Chinese)
- 张玉红, 程楷珊, 高 欣, 张锡国, 刘 彤. 2018. 黄檗幼苗抗氧化物质及生物碱含量对 UV-B 辐射增强响应. 北京林业大学学报, 41 (1): 27 - 36.
- Zhou Kaibing, Li Shijun, Yuan Mengling. 2018. The influences of enhanced UV-B radiation on yield and fruits quality and photosynthesis of mango trees. Chinese Journal of Tropical Crops, 39 (6): 1102 - 1107. (in Chinese)
- 周开兵, 李世军, 袁孟玲. 2018. 增强 UV-B 辐射对杧果株产和果实品质及光合作用的影响. 热带作物学报, 39 (6): 1102 - 1107.
- Zhu Y, Ge X M, Wu M M, Li X, He J M. 2012. The role and interactions of cytosolic alkalization and hydrogen peroxide in ultraviolet B-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. Plant Sci, 215 - 216 (3): 84 - 90.