

UV-B 辐射增强处理抑制芒果叶片光合作用的生理原因分析

王 红, 岳 堃, 杨成坤, 郭钰束, 王珮璇, 周开兵*

(海南大学热带作物新品种选育教育部工程研究中心, 海口 570228)

摘 要: 为了探究芒果在 UV-B 辐射增强条件下的叶片光合生理变化特点, 以自然光为对照, 在田间人工模拟 UV-B 辐射增强处理‘台农 1 号’芒果成年树, 设置 24 和 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 两个 UV-B 辐射增强处理, 观测了叶片光化学反应、碳同化关键酶活性及其基因表达水平的变化。结果表明, 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 增强处理导致树体株产和果实可溶性糖、糖酸比降低, 而 24 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 增强处理除维生素 C 显著高于对照外, 与对照无显著差异; 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 增强处理的叶片叶绿素 a/b 值、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度等多显著低于对照和 24 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 增强处理, 光合色素含量、希尔反应活力、光化学猝灭系数和 Rubisco 活性等均明显高于对照; 24 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 增强处理的叶片希尔反应活力和 Rubisco 活性等均显著高于对照, 净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和光合色素含量等多与对照无显著差异; 3 月 5 日和 4 月 22 日 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 增强处理抑制 Rubisco 大亚基 (RbcL) 编码基因表达。可见, UV-B 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 增强处理能直接引起气孔限制, 进而抑制光合作用, 并引起减产和品质变劣。

关键词: 芒果; 增强 UV-B 辐射; 光合作用

中图分类号: S 667.7

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2020) 02-0242-11

Physiological Reasons for Inhibiting Photosynthesis of Mango Leaves by Enhanced UV-B Radiation

WANG Hong, YUE Kun, YANG Chengkun, GUO Yujian, WANG Peixuan, and ZHOU Kaibing*

(Tropical Crop New Variety Breeding Education Engineering Center, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: In order to investigate the characteristics of photosynthesis changes of mango leaves under enhanced UV-B radiation, the treatment of artificial simulation of enhanced UV-B radiation (24 and 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) were conducted with the adult trees of ‘Tainong 1’ mango in the field, and the photochemical reactions, activities of key enzyme in carbon assimilation and the expression of gene were observed. The results showed that, compared to the control (natural lighting), there was a decrease of tree yield and soluble sugar and sugar-acid ratio of fruits under the 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ treatment and no significant changes with 24 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ treatment except that vitamin C was significantly higher than the control. Chlorophyll a/b value, net photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate and intercellular CO_2 concentration in leaves treated by 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ were significantly lower than the control and treated by

收稿日期: 2019-12-05; 修回日期: 2020-02-16

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31460498)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: kaibingzhou0528@163.com)

$24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. The content of photosynthetic pigment, the vitality of Hill reaction, the quenching coefficient of photochemistry the activities of Rubisco were significantly higher than the control. The Hill activity and Rubisco activity treated by $24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ were significantly higher than the control, net photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate, intercellular CO_2 concentration and the content of photosynthetic pigment showed no significant difference compared to the control. The expression of coding gene of Rubisco big subunit (RbcL) could be inhibited by the $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ treatment 5th March and 22nd April. It is clear that stomatal limitation could be induced by $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ treatment directly, and then photosynthesis would be inhibited and then result in the reduction of yield and the deterioration of quality.

Keywords: mango; enhanced UV-B radiation; photosynthesis

紫外线辐射 B 区 (UV-B 辐射, 波长 280 ~ 320 nm) 通常大多数被臭氧层吸收, 仅少量到达地面。近年来, 由于大气平流层的氯氟烃污染可能导致臭氧减少, 进而引起 UV-B 辐射增加 (Caldwell et al., 1989; McFarland & Kaye, 1992), 称为“增强 UV-B 辐射”或 UV-B 辐射增强。卫星资料显示, 1979—1993 年, 在南、北半球中、高纬度地区 UV-B 辐射均显著增加; 1982—1990 年, 中国北京和昆明的 UV-B 辐射也有所增加 (朱玉安, 2007)。因此, 在未来几十年甚至上百年地球生物不得不面临 UV-B 辐射增强的环境问题。

UV-B 辐射增强可对植物光合机构产生负面影响, 导致类囊体膜完整性的丧失、光系统 II (PS II) 的破坏、 CO_2 同化和氧气释放的减少, 以及其他效应 (Hollósy, 2002; Kakani et al., 2003; Swarna et al., 2012; Rojas-Lillo et al., 2014), 影响植物生长和发育 (Wargent & Jordan, 2013), 会导致植株矮化 (Li et al., 2000; 吕志伟 等, 2017)、生物量降低 (Teramura, 1983; Dai, 1994; 安黎哲 等, 2001)、光合速率下降 (袁孟玲 等, 2018; 周开兵 等, 2019)、DNA 损伤加重并诱导 DNA 损伤的修复, UDS 效应增强和指数增大 (强维亚 等, 2003; 罗丽琼 等, 2006; 王静 等, 2007) 等。

海南等热带低纬度地区紫外线辐射强烈, 热带多年生果树受到的影响尤其突出。光合作用是芒果丰产、稳产、优质和增强抗性的基础, 有必要就未来的光照逆境——UV-B 辐射增强影响芒果成年树栽培开展前瞻性研究。通过室外人工模拟 UV-B 辐射增强处理, 研究 UV-B 辐射增强对‘台农 1 号’芒果栽培表现和光合作用的影响, 初步总结 UV-B 辐射增强影响芒果叶片光合作用的生理机制。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验地点位于海南省陵水县英州镇军田村芒果园, 为热带季风海洋气候, 日照充足, 雨量充沛, 年日照时数 2 261.6 h, 降水量 1 717.9 mm, 年平均气温 25.4 °C, 园土为砖红沙壤土。选择 10 年生且生长健壮、长势均匀、无不良表现的芒果 (*Mangifera indica* Linn) ‘台农 1 号’成年树 9 株作为试验树。11—12 月为花芽分化期, 12 月—翌年 2 月为开花坐果期, 3—4 月为果实迅速膨大期, 5 月上中旬为果实成熟期。

1.2 试验设计

以自然光作对照, 在田间人工模拟 UV-B 辐射增强处理, 设置 24 (低剂量) 和 $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$

(高剂量) 2 个处理水平, 2018 年 2 月 12 日—4 月 22 日在晴天日照时间内进行处理, 单株小区, 重复 3 次。在试验树顶部正中上方 30 cm 处悬挂 UV-B 灯管 (购于北京电光源研究所, 功率为 40 W, 辐射波长范围 280 ~ 320 nm, 辐射剂量为 $24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 模拟紫外辐射增强, 光源灯外包被 0.08 mm 醋酸纤维素膜过滤 UV-C, 对照树安装灯架但不安装灯管 (保证全部试验材料具有相同的灯具阴影), 通过调节光源灯数量来调节不同 UV-B 辐射强度 (周开兵 等, 2019)。阴天、雨天、阵雨和短暂阴天时段均关灯停止处理。

1.3 取样及样品处理

2018 年 2 月 12 日第 1 次取样。并在 UV-B 灯管下方随机取第 2 蓬梢中部叶片作为叶样, 此后于 3 月 5 日、3 月 21 日、4 月 8 日各取样 1 次, 4 月 22 日采果并最后 1 次取叶样。取样时对各供试单株分别标记 10 片叶, 用于检测叶片光合作用生理生化指标。在果实采收期 (4 月 22 日) 调查单株产量, 在树冠中部外围随机取 5 个果样用于品质分析。采摘的叶样和果样及时放入液氮罐速冻, 带回实验室贮存于 -80°C 超低温冰箱中备用。

1.4 测定指标与方法

采用蒽酮比色法测定果肉可溶性糖含量 (李合生, 2000); 采用酸碱滴定法测定果肉可滴定酸含量 (李合生, 2000); 同一个果实果肉可溶性糖与可滴定酸含量的比值为该果实糖酸比; 采用 2,6-二氯酚靛酚染色滴定法测定果肉维生素 C 含量 (李合生, 2000); 叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i) 采用北京雅欣理仪科技有限公司生产的 Yaxin-1101 光合作用测定仪测定, 并在上午 9:00—10:00 完成田间测定; 采用改良 Arnon 法测定光合色素含量 (李合生, 2000), 计算每个测样的叶绿素 a/b; 采用张蜀秋 (2011) 的方法测定希尔反应活力; 利用上海泽泉科技有限公司生产的 MINI-PAM 便携脉冲调制式荧光仪测定叶绿素荧光猝灭系数; 利用江苏科特生物科技有限公司提供的试剂盒测定 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶 (Rubisco) 活性。采用 GENE DENOVO 公司的试剂盒提取叶片 RNA, 采用 TIANGEN 公司的试剂反转录 cDNA, 根据已有的 Rubisco 大亚基编码基因 (RbcL) 序列保守区 (GenBank 登录号: KP729051, 片段大小 285 bp) 及内参基因 *actin* (GenBank 登录号 GQ389668.1), 参考廖玲等 (2016) 的方法设计引物, RbcL1 (5'-CGTTACAAAGGACGATGCTACAA-3'), RbcL2 (5'-GAACCCAAATACATTACC CACAA-3'), aF (5'-GCTGAGAGATTCCGATGCCC-3'), aR (5'-TGATGGAGTTGTAGGTGGTCT-3'), 扩增 RbcL 基因的编码区域, 并进行 qRT-PCR 反应, 检测基因的相对表达水平。

采用 SAS 9.1.3 进行数据统计, 采用 ANOVA 进行方差分析, 采用 LSD 法进行多重比较分析 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射增强对株产和果实主要营养风味品质的影响

UV-B 辐射增强对杧果单株产量和果实主要营养风味物质含量的影响见表 1。24 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理的单株产量、果实可溶性糖含量、可滴定酸含量和糖酸比均与对照无显著差异, 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理除可滴定酸和果实维生素 C 的含量显著高于对照之外, 均低于对照。维生素 C 含量两处理间无显著差异, 但高于对照。可见, 高剂量 UV-B 辐射处理引起树体减产和果实风味品质变劣, 而低剂

量处理则对树体产量和果实风味品质影响不大。

表 1 辐射增强对株产和果实主要营养风味物质含量的影响

Table 1 The effects of enhanced UV-B radiation on the yield of single tree and main nutrient and flavor content in mango fruits

UV-B/ ($\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	株产/kg Yield of single tree	可溶性糖/% Soluble sugar	可滴定酸含量/% Titratable acid	糖酸比 Ratio of sugar/acid	维生素 C/ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \text{FW}$) Vitamin C
对照 (Control)	$26.20 \pm 1.66 \text{ a}$	$13.85 \pm 0.57 \text{ a}$	$0.49 \pm 0.03 \text{ b}$	$28.27 \pm 0.82 \text{ a}$	$131.7 \pm 2.3 \text{ b}$
24	$31.42 \pm 2.73 \text{ a}$	$14.39 \pm 0.56 \text{ a}$	$0.58 \pm 0.08 \text{ b}$	$24.81 \pm 1.05 \text{ a}$	$182.3 \pm 6.0 \text{ a}$
96	$17.32 \pm 2.02 \text{ b}$	$11.16 \pm 0.79 \text{ b}$	$0.83 \pm 0.05 \text{ a}$	$13.45 \pm 1.22 \text{ b}$	$168.8 \pm 11.2 \text{ a}$

注：不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。
Note: Different small letters represent the significant difference among treatments ($P < 0.05$) .

2.2 UV-B 辐射增强对叶片 P_n 的影响

试验期间，处理和对照的 P_n 呈先下降后上升的趋势， $24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理除 3 月 5 日显著低于对照外，其余时间与对照无显著差异； $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理一直显著低于对照和 $24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理（图 1）。可见，高剂量 UV-B 辐射会抑制芒果叶片的光合作用，这可能是其引起株产下降和果实风味品质变劣的原因之一。

2.3 UV-B 辐射增强对叶片 G_s 影响

处理和对照的 G_s 总体上呈下降趋势。 $24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理与对照无显著差异； $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理显著低于对照和 $24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理（图 1）。可见，高剂量 UV-B 辐射处理会引起叶片 G_s 下降，即其可能通过气孔限制来抑制叶片光合作用。

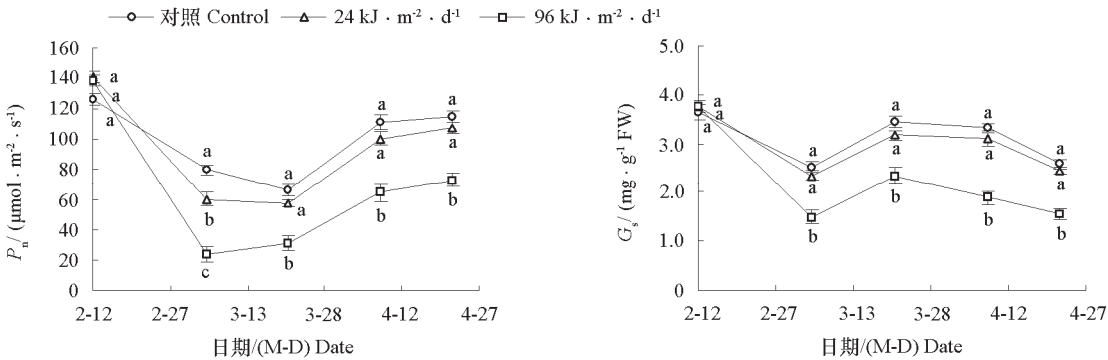


图 1 UV-B 辐射增强对叶片净光合速率 (P_n) 和气孔导度 (G_s) 的影响

不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Fig. 1 The effects of the enhanced UV-B radiation on the net photosynthetic rate (P_n) stomatal conductance (G_s) in leaves
Different small letters represent the significant difference among treatments ($P < 0.05$) . The same below.

2.4 UV-B 辐射增强对叶片 T_r 的影响

处理和对照的 T_r 均呈先上升后下降的变化趋势， $24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理除 3 月 5 日显著低于对照外，其余时间与对照无显著差异； $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理一直显著低于对照；在 3 月 21 日之前，两处理之间无显著差异，之后， $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理显著低于 $24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理（图 2）。可见，高剂量 UV-B 辐射会抑制叶片的蒸腾作用。

2.5 UV-B 辐射增强对叶片胞间 CO_2 浓度的影响

两个处理和对照的胞间 CO_2 浓度变化趋势不同, 低剂量处理呈下降趋势, 对照和高剂量处理呈‘W’形变化趋势。24 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理仅在 3 月 5 日显著高于对照, 在其余时间里, 均与对照无显著差异; 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理 3 月 5 日—4 月 8 日均显著低于对照, 采收时与对照无显著差异 (图 3)。可见, 高剂量 UV-B 辐射处理会抑制叶肉细胞对 CO_2 的吸收, 进而抑制叶片光合作用。

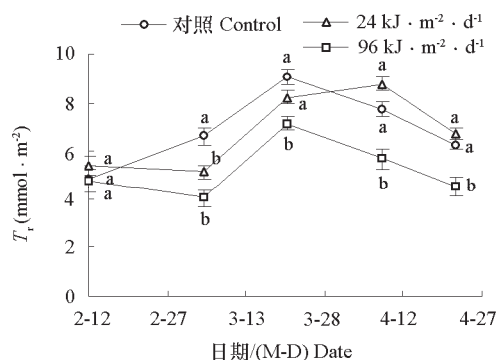


图 2 UV-B 辐射增强对叶片蒸腾速率 (T_r) 的影响
Fig. 2 The effects of the enhanced UV-B radiation on the transpiration rate (T_r) in leaves

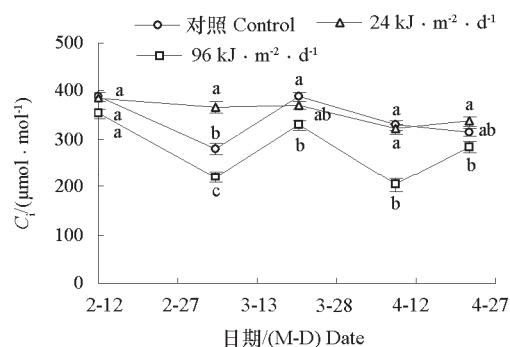


图 3 UV-B 辐射增强对叶片胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的影响
Fig. 3 The effects of the enhanced UV-B radiation on the intercellular carbon dioxide concentration (C_i) in leaves

2.6 UV-B 辐射增强对叶片光合色素含量的影响

处理和对照的叶绿素 a、叶绿素 b 含量和总量总体呈上升趋势, 且 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理均高于对照, 24 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理大部分时间与对照没有显著差异 (图 4)。可见, 高剂量 UV-B 辐射会提高叶片叶绿素的含量, 呈现强化叶片捕获光能和促进光能转化成电能的趋势。

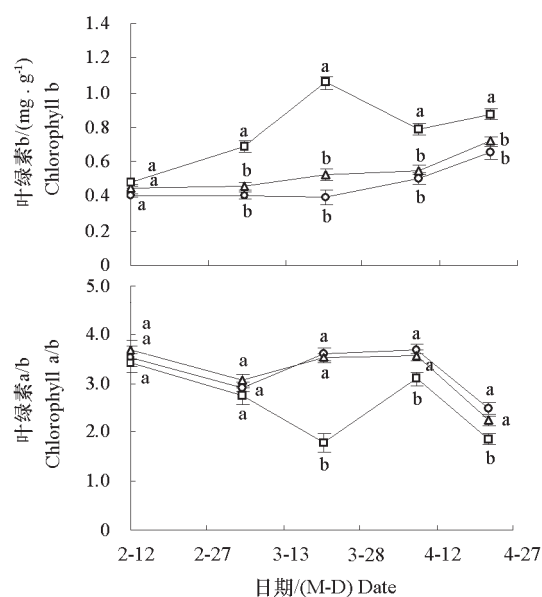
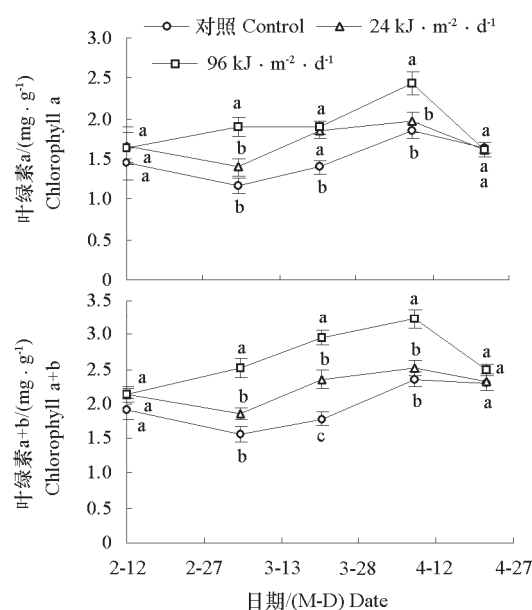


图 4 UV-B 辐射增强对叶片叶绿素的影响
Fig. 4 The effects of the enhanced UV-B radiation on the content of chlorophyll in leaves

处理和对照的叶绿素 a/b 总体上呈下降趋势。24 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理与对照无显著差异；3 月 5 日之前，两个处理和对照相互间无显著差异，此后，96 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理显著低于对照和 24 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理（图 4）。叶绿素 a/b 值通常被认为更能反映叶片光合能力的强弱，且叶绿素 a/b 值在一定范围内越高，则光合能力越强（刘敏 等，2007）。因此，96 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理呈现抑制叶片光合能力的趋势。

处理和对照的类胡萝卜素含量变化趋势不同，96 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理在 4 月 8 日前均显著高于对照，24 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理在 3 月 21 日显著高于对照，在 4 月 22 日采收时显著低于对照（图 5）。鉴于类胡萝卜素具备吸收紫外辐射的能力和捕获光能的作用，说明高剂量 UV-B 辐射可能产生了两个效应，即通过直接吸收紫外线辐射来耗散 UV-B 辐射胁迫和可能刺激叶片增强捕获光能的能力。

2.7 UV-B 辐射增强对叶片光反应的影响

2.7.1 希尔反应

处理和对照的希尔反应活力变化趋势不同，对照和 24 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理总体上呈先下降后上升的趋势，96 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理在 4 月 8 日前呈上升趋势；3 月 5 日前，处理与对照间无显著差异，此后显著高于对照；96 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理在 3 月 21 日—4 月 8 日显著高于 24 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理（图 6）。可见，两个 UV-B 辐射增强处理均能促进水的光解和叶片同化力的形成，对光反应具有促进作用。

2.7.2 光化学淬灭系数 (q_p)

处理和对照的 q_p 均总体上呈上升趋势。24 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理仅在 3 月 21 日显著高于对照，其余时间处理与对照无显著差异，96 kJ · m⁻² · d⁻¹ 处理则一直显著高于对照和 24 kJ · m⁻² · d⁻¹（图 7）。可见，高剂量 UV-B 辐射提高了光能传递效率，对光反应具有促进作用。

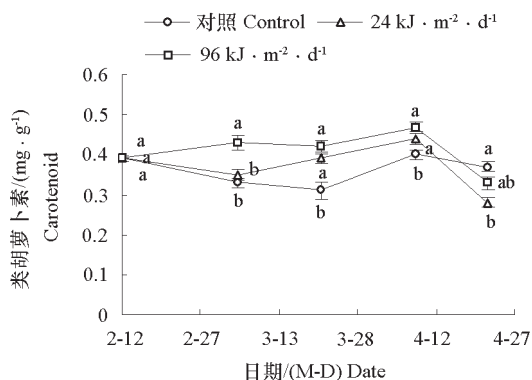


图 5 UV-B 辐射增强对叶片类胡萝卜素含量的影响
Fig. 5 The effects of the enhanced UV-B radiation on the content of carotenoids in leaves

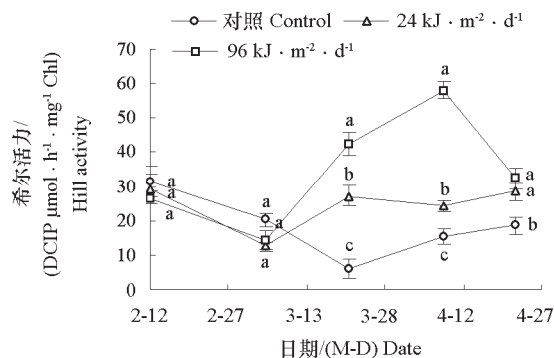


图 6 UV-B 辐射增强对叶片希尔反应活力的影响
Fig. 6 The effects of the enhanced UV-B radiation on the activity of Hill reaction in leaves

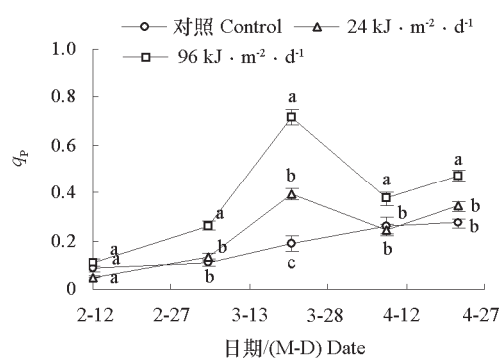


图 7 UV-B 辐射增强对叶片光化学淬灭系数的影响
Fig. 7 The effects of the enhanced UV-B radiation on the photochemical quenching coefficient in leaves

2.8 UV-B 辐射增强对叶片暗反应的影响

2.8.1 Rubisco 活性

处理和对照的 Rubisco 活性呈先下降后上升的趋势 (图 8)。24 和 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理均显著高于对照, 两处理间差异显著。可见, 两个 UV-B 辐射增强处理均能通过提高叶片 Rubisco 活性来促进 CO_2 的固定, 对暗反应具有促进作用。

2.8.2 Rubisco 大亚基编码基因 (RbcL) 相对表达水平

处理和对照的 1,5 - 二磷酸核酮糖羧化酶 (Rubisco) 大亚基编码基因 (RbcL) 相对表达水平如图 9 所示。24 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理的 RbcL 的表达水平在 4 月 8 日显著高于对照, 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理在 3 月 5 日显著低于对照, 果实采收时两处理均显著低于对照。可见, 96 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ UV-B 辐射增强会抑制 Rubisco 大亚基 (RbcL) 编码基因的表达。

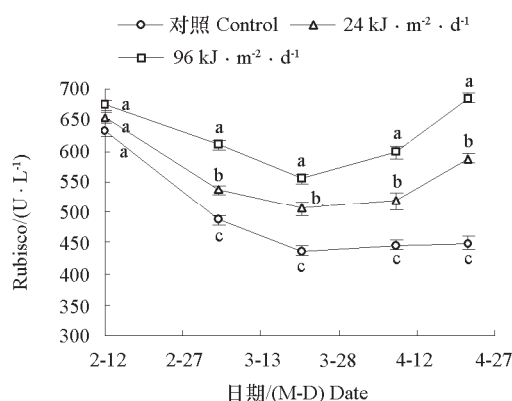


图 8 UV-B 辐射增强对叶片 Rubisco 活性的影响
Fig. 8 The effects of the enhanced UV-B radiation on the activity of 1,5-diphosphate ribulose carboxylase in leaves

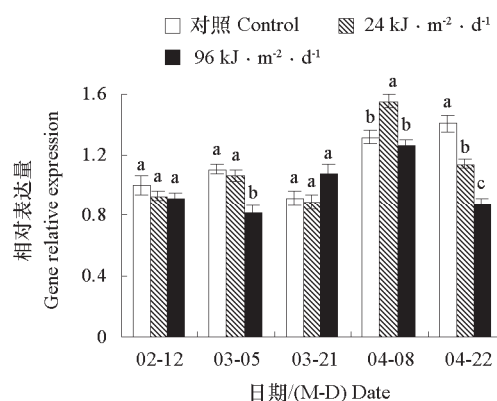


图 9 UV-B 辐射增强对叶片 Rubisco 基因 (RbcL) 相对表达量的影响
Fig. 9 The effects of the enhanced UV-B radiation on the relative expression of Rubisco gene (RbcL) in leaves

3 讨论

3.1 UV-B 辐射增强抑制芒果叶片光合作用和引起树体损伤的气孔限制原因

UV-B 辐射增强可使叶片蒸腾速率下降, 气孔导度下降, 气孔阻力增大, 从而降低细胞间 CO_2 浓度, 继而影响 CO_2 同化效率, 导致作物光合作用减弱和生产力下降 (Sullivan & Teramura, 1989; Nogues et al., 1999; 石新新 等, 2016), 即引起气孔限制而抑制叶片光合作用。由不同芒果品种上开展的多年、多点试验所取得的一致性研究结果 (袁孟玲 等, 2018; 周开兵 等, 2019) 可以确定, 高强度 UV-B 辐射增强能引起叶片气孔限制, 其为抑制芒果成年树叶光合作用机制之一。

3.2 UV-B 辐射增强抑制芒果叶片光合作用和引起芒果树体损伤的非气孔限制原因

UV-B 辐射增强对植物光合器官和光合过程的影响称为直接影响 (朱玉安, 2007), 不利的直接影响会抑制叶片光合作用, 即引起叶片光合作用的非气孔限制现象。UV-B 辐射增强对植物光合作用的非气孔限制可归纳为以下 3 点: 一是 UV-B 辐射增强降低了叶绿素和类胡萝卜素含量, 破坏了

PS II 反应中心, 抑制了 PS II 的电子传递, 使希尔反应活性下降, 叶绿素荧光猝灭系数下降 (Mishra et al., 2008; Surabhil & Teramura, 2009); 二是光合碳同化过程中重要的两个酶 (Rubisco 和 PEPC) 的活性下降, 导致 CO_2 羧化能力下降 (贺军民 等, 2004; 高丽美 等, 2011); 三是光合基因下调表达, 如叶绿体基因、psbA、核基因和 Rubisco 大小亚基基因等 (Jordan et al., 1991)。本研究中除增强 $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理使叶片 Rubisco 大亚基 (RbcL) 编码基因下调表达的结果与前人的一致外, 其余结果均与前人结果相反。本研究中 $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理使叶片叶绿素 a/b 值显著下降。由于叶绿素 a/b 值的高低与叶绿体中类囊体的堆叠程度和叶片光合能力均呈正相关 (刘敏 等, 2007), 这反映了叶片叶绿体类囊体堆叠结构受到了高强度 UV-B 辐射的损伤, 进而引起叶片光合作用受抑制, 即: 高强度 UV-B 辐射可能通过破坏叶片叶绿体类囊体堆叠结构而抑制叶片光合作用, 这可能是高剂量 UV-B 辐射引起芒果叶片非气孔限制的方式。高强度 UV-B 辐射增强引起叶绿体形态结构改变是基于其化学成分, 如光合色素、色素蛋白、光合链电子传递蛋白、膜蛋白和膜脂等含量的变化 (Kataria et al., 2014)。下一步将利用电子显微镜观察验证叶绿体形态结构。

芒果幼苗离体叶片和蒙古莠经 UV-B 辐射增强处理后, 类胡萝卜素含量升高, 可能是吸收 UV-B 辐射而分散胁迫的一种保护机制, 同时也能增强清除活性氧能力 (刘鹏 等, 2010; Liu et al., 2012), 本研究结果与之一致。另外, UV-B 辐射增强存在刺激叶片光合色素含量升高的现象 (师生波 等, 2001; 刘敏 等, 2007)。这有可能是叶片厚度增加引起的, 而叶片厚度增加可能会降低 UV-B 辐射对细胞的伤害 (师生波 等, 2001)。Kolb 等 (2001) 和 Gao 等 (2004) 对水稻进行长期 UV-B 处理试验, 发现 UV-B 对 PS II 的影响是短暂的不明显的, 特别是在水稻适应胁迫条件后对光能的吸收、传递和转换效率得到了提高, 本试验结果与之一致, 也都与光合作用的非气孔限制现象常见特点相反。可见, 不同种类植物的叶绿素荧光特性和叶绿体光化学活性变化具有不同的特点, 单纯的光合色素含量的升降可能不足以说明叶片是否出现抑制光合作用的非气孔限制现象; 对光化学活力作体外检测可能并未完全反映体内光合系统发挥其生理功能的真实情况, 因为不同光合元件必须在合理的结构体系下协调作用才可以保证光合系统的正常生理功能。

综上, 高剂量 UV-B 辐射增强通过同时引起叶片气孔限制和非气孔限制而抑制光合作用, 进而引起株产降低和果实风味品质变劣。

本研究中, $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 处理使叶片 Rubisco 活性升高和编码基因表达下调, 这说明 Rubisco 活性变化可能与其基因表达水平变化没有直接关系。此前已有 α -淀粉酶、半胱氨酸蛋白酶及谷胱甘肽还原酶等活性变化与其编码基因表达水平变化无显著相关性的报道 (陈蕾太 等, 2017; Kisa, 2017; Santin et al., 2019), 推测可能是在 Rubisco 基因转录后的翻译调控和翻译后的蛋白质加工等过程中发生了复杂的变化, 同时也可能与影响酶活性的诸多因子变化有关, 其具体机制尚待后续研究。

4 结论

通过对‘台农 1 号’芒果成年树采用 24 和 $96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 的人工模拟 UV-B 辐射增强处理, 结果表明, 高剂量 ($96 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 处理能直接引起叶片气孔限制来抑制叶片光合作用, 最终导致芒果成年树株产降低和果实风味品质下降。低剂量 ($24 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 处理则对芒果成年树光合作用、株产和果实品质无明显影响。本研究可丰富果树光合作用和抗光照逆境生理理论, 指导制定芒果适应 UV-B 辐射增强环境的合理栽培技术。

References

- An Li-zhe, Feng Hu-yuan, Wang Xun-ling. 2001. An Li-zhe, Feng Hu-yuan, Wang Xun-ling. 2001. Effects of enhanced UV-B radiation on the growth of some crops. *Acta Ecologica Sinica*, 21 (2): 249 – 253. (in Chinese)
- 安黎哲, 冯虎元, 王勋陵. 2001. 增强的紫外线 - B 辐射对几种作物和品种生长的影响. *生态学报*, 21 (2): 249 – 253.
- Caldwell M M, Teramura A H, Tevini M. 1989. The changing solar ultraviolet climate and the ecological consequences for higher plants. *Trends Ecol Evol*, 4: 363 – 367.
- Chen Lei-tai, Sun Ai-qing, Yang Min, Chen Lu-lu, Ma Xue-li, Li Mei-ling, Yin Yan-ping. 2017. Relationships of wheat seed vigor with enzyme activities and gene expression related to seed germination under stress conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28 (2): 609 – 619. (in Chinese)
- 陈蕾太, 孙爱清, 杨敏, 陈路路, 马雪丽, 李美玲, 尹燕桦. 2017. 逆境条件下小麦种子活力与种子萌发相关酶活性及其基因表达的关系. *应用生态学报*, 28 (2): 609 – 619.
- Dai Q J. 1994. Intraspecific responses of 188 rice cultivars to enhanced UV-B radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 34: 433 – 442.
- Gao Li-mei, Li Yong-feng, Han Rong. 2011. Effects of He-Ne laser on photosynthesis of wheat seedlings exposed to enhanced UV-B radiation. *Guihaia*, 31 (1): 117 – 123. (in Chinese)
- 高丽美, 李永锋, 韩榕. 2011. He - Ne 激光对增强 UV-B 辐射后小麦幼苗光合作用的影响. *广西植物*, 31 (1): 117 – 123.
- Gao W, Zheng Y F, Slusser J R, Heisler G M, Grant R H, Xu J Q, He D. 2004. Effects of supplementary ultraviolet-B irradiation on maize yield and qualities: a field experiment. *Photochem Photobiol*, 80: 127 – 131.
- He Jun-min, She Xiao-ping, Liu Cheng, Zhao Wen-ming. 2004. Stomatal and nonstomatal limitation of photosynthesis in mung bean leaves under the combination of enhanced UV-B radiation and NaCl stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 30 (1): 53 – 58. (in Chinese)
- 贺军民, 余小平, 刘成, 赵文明. 2004. 增强 UV-B 辐射和 NaCl 复合胁迫下绿豆光合作用的气孔和非气孔限制. *植物生理和分子生物学学报*, 30 (1): 53 – 58.
- Hollósy F. 2002. Effects of ultraviolet radiation on plant cells. *Micron*, 33: 179 – 197.
- Jordan B R, Chow W S, Strid A, Anderson J M. 1991. Reduction in cab and psb A RNA transcripts in response to supplementary ultraviolet-B radiation. *FEBS Letters*, 284 (1): 5 – 8.
- Kakani V G, Reddy K R, Zhao D, Sailaja K. 2003. Field crop responses to ultraviolet-B radiation, a review. *Agric For Meteorol*, 120: 191 – 218.
- Kataria S, Jajoo A, Guruprasad K N. 2014. Impact of increasing ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic processes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 137: 55 – 66.
- Kisa D. 2017. Expressions of glutathione-related genes and activities of their corresponding enzymes in leaves of tomato exposed to heavy metal. *Russian Journal of Plant Physiology*, 64 (6): 876 – 882.
- Kolb C A, Kaser M A, Kopeck J, Zotz G, Riederer, Pfundel E E. 2001. Effects of natural intensities of visible and ultraviolet radiation on epidermal ultraviolet screening and photosynthesis in grape leaves. *Plant Physiol*, 127: 863 – 875.
- Li He-sheng. 2000. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments. 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 Y, Zu Y Q, Chen J G, Chen H Y. 2000. Intraspecific responses in crop growth and yield of 20 soybean cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation under field conditions. *Field Crops Research*, 67 (1): 25 – 33.
- Liao Ling, Cao Shu-yan, Rong Yi, Gu Xian-jie, Li Qing-nan, Ye Shuang, Qiu Xia, Wang Zhi-hui. 2016. Effects of different rootstocks on photosynthetic characteristics, activities and gene expression of key enzymes of photosynthesis in Huangguogan. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 28 (5): 769 – 775. (in Chinese)

- 廖 玲, 曹淑燕, 荣 毅, 古咸杰, 李清南, 叶 霜, 邱 霞, 汪志辉. 2016. 不同砧木对黄果柑光合特性、光合作用关键酶及其基因表达的影响. 浙江农业学报, 28 (5): 769 - 775.
- Liu M L, Cao B, Zhou S H, Liu Y B. 2012. Responses of the flavonoid pathway to UV-B radiation stress and the correlation with the lipid antioxidant characteristics in the desert plant *Caryopteris mongolica*. Acta Ecologica Sinica, 32: 150 - 155.
- Liu Min, Li Rong-gui, Fan Hai, Du Gui-cai. 2007. Effects of Enhanced UV-B radiation on photosynthetic pigments and some enzymes in tobacco. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, (2): 291 - 296. (in Chinese)
- 刘 敏, 李荣贵, 范 海, 杜桂彩. 2007. UV-B 辐射对烟草光合色素和几种酶的影响. 西北植物学报, (2): 291 - 296.
- Liu Peng, Zhou Kai-bing, Ding Shan, Cai Hui-zhen. 2010. Antioxidative response of adult mango (*Mangifera indica* L.) leaves to enhanced UV-radiation. Journal of Mountain Agriculture & Biology, 29 (5): 397 - 402. (in Chinese)
- 刘 鹏, 周开兵, 丁 珊, 蔡惠珍. 2010. 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.
- Luo Li-qiong, Chen Zong-yu, Gu Jin, Zi Xian-neng. 2006. Effects of enhanced UV-B radiation on protein synthesis and DNA damage in plants. Chinese Journal of Ecology, (5): 572 - 576. (in Chinese)
- 罗丽琼, 陈宗瑜, 古 今, 晔先能. 2006. 紫外线 - B 辐射对植物 DNA 及蛋白质的影响. 生态学杂志, (5): 572 - 576.
- Lü Zhi-wei, Feng Qing, Lü Yan-wei, Liu Li-ke, Zhang Yan-ju, Li Bao-yun, Zhang Wen-hui. 2017. Response of 140 winter wheat varieties (lines) to UV-B radiation. Journal of Triticeae Crops, 37 (6): 841 - 845. (in Chinese)
- 吕志伟, 冯 青, 吕艳伟, 刘立科, 张艳菊, 李保云, 张文会. 2017. 140 个冬小麦品种 (系) 对 UV-B 辐射的响应. 麦类作物学报, 37 (6): 841 - 845.
- McFarland M, Kaye J. 1992. Chlorofluorocarbons and ozone. Photochem Photobiol, (55): 911 - 929.
- Mishra V, Srivastava G, Prasad S M, Abraham G. 2008. Growth, photosynthetic pigments and photosynthetic activity during seedling stage of cowpea (*Vigna unguiculata*) in response to UV-B and dimethoate. Pesticide Biochemistry and Physiology, 92: 30 - 37.
- Nogues S, Allen D J, Morison J I, Baker N R. 1999. Characterization of stomatal closure caused by ultraviolet-B radiation. Plant Physiol, 121 (2): 489 - 496.
- Qiang Wei-ya, Tang Hong-guan, Hou Zong-dong, An Li-zhe, Wang Xun-ling. 2003. Effect of enhanced UV-B radiation on DNA damage, repair and protein content in soybean hypocotyls. Acta Ecologica Sinica, (4): 852 - 856. (in Chinese)
- 强维亚, 汤红官, 侯宗东, 安黎哲, 王勋陵. 2003. 增强 UV-B 辐射对大豆胚轴 DNA 损伤、修复和蛋白质含量的影响. 生态学报, (4): 852 - 856.
- Rojas-Lillo Y, Alberdi M, Acevedo P, Inostroza-Blancheteau C, Rengel Z, Mora M L, Reyes-Díaz M. 2014. Manganese toxicity and UV-B radiation differentially influence the physiology and biochemistry of highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) cultivars. Funct. Plant Biol, 41: 156 - 167.
- Rozema J, van de Staaij J, Tosserams M. 1997. Effects of UV-B radiation on plants from agro and natural ecosystem//Lumsden P J. Plants and UV-B responses to environmental change. Cambridge: Cambridge University Press: 213 - 232.
- Santin M, Giordani T, Cavallini A, Bernardi R, Castagna A, Hauser M T, Ranieri A. 2019. UV-B exposure reduces the activity of several cell wall-dismantling enzymes and affects the expression of their biosynthetic genes in peach fruit (*Prunus persica* L., cv. Fairtime, melting phenotype). Photochemical & Photobiological Sciences, 18 (5): 1280 - 1289.
- Shi Sheng-bo, Ben Gui-ying, Zhao Xin-quan, Han Fa. 2001. Effects of supplementary UV-B radiation on net photosynthetic rate in the *Alpine plant gentiana straminea*. Chinese Journal of Plant Ecology, (5): 520 - 524. (in Chinese)
- 师生波, 贲桂英, 赵新全, 韩 发. 2001. 增强 UV-B 辐射对高山植物麻花苣荬净光合速率的影响. 植物生态学报, (5): 520 - 524.
- Shi Xin-xin, Li Zuo-tong, Yang Ke-jun, Zhao Chang-jiang, Yang Rong-bin, Yu Gao-bo, Huang Shou-guang, Xu Jing-yu, He Lin, Zhao Ying, Xu Yan-mei, Ma Li-feng, Fan Bo-wen. 2016. Effects of enhanced ultraviolet B irradiation on photosynthetic and antioxidant system of sorghum

- seedlings. Spectroscopy and Spectral Analysis, 36 (5): 1389 - 1395. (in Chinese)
- 石新新, 李佐同, 杨克军, 赵长江, 杨荣斌, 于高波, 黄寿光, 徐晶宇, 贺琳, 赵莹, 许艳梅, 马丽峰, 范博文. 2016. 增强的 UV-B 辐射对高粱幼苗光合和抗氧化系统的影响. 光谱学与光谱分析, 36 (5): 1389 - 1395.
- Sullivan J H, Teramura A H. 1989. The effects of ultraviolet-B radiation on loblolly pine. I. Growth, photosynthesis and pigment production in greenhouse-grown seedlings. *Physiol Plant*, 77: 202 - 207.
- Surabhi G K, Reddy K R, Singh S K. 2009. Photosynthesis, fluorescence, shoot biomass and seed weight responses of three cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] cultivars with contrasting sensitivity to UV-B radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 66: 160 - 171.
- Swarna K, Bhanumathi G, Murthy S D 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.
- Teramura A H. 1983. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants. *Physiol Plant*, 58: 415 - 427.
- Wang Jing, Jiang Lei, Wang Yan, Li Shao-shan. 2007. Sensitivity of plant leaves at different developmental stages to UV-induced DNA damage. *Chinese Bulletin of Botany*, (2): 189 - 193. (in Chinese)
- 王静, 蒋磊, 王艳, 李韶山. 2007. 紫外辐射诱导植物叶片 DNA 损伤敏感性差异. 植物学通报, (2): 189 - 193.
- Wargent J J, Jordan B R. 2013. From ozone depletion to agriculture, understanding the role of UV radiation in sustainable crop production. *New Phytol*, 197: 1058 - 1076.
- Yuan Meng-ling, Yue Kun, Wang Hong, Guo Yu-jian, Zhou Kai-bing. 2018. Effects of enhanced UV-B radiation treatment on photosynthesis, yield and conventional quality of adult mango tree. *Journal of Southern Agricultural*, 49 (5): 930 - 937. (in Chinese)
- 袁孟玲, 岳堃, 王红, 郭钰东, 周开兵. 2018. 增强 UV-B 辐射对芒果成年树光合作用及其产量与常规品质的影响. 南方农业学报, 49 (5): 930 - 937.
- Zhang Shu-qiu. 2011. Experimental techniques of plant physiology. Beijing: Science Press: 191 - 194. (in Chinese)
- 张蜀秋. 2011. 植物生理学实验技术教程. 北京: 科学出版社: 191 - 194.
- Zhou Kai-bing, Li Shi-jun, Yuan Meng-ling. 2019. 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 辐射对芒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 Yuan-an. 2007. Research advances in effect of enhanced UV-B radiation on growth and development of crops. *Journal of Shaanxi Agricultural Sciences*, (4): 113 - 116. (in Chinese)
- 朱玉安. 2007. 增强紫外 B (UV-B) 辐射对植物生长发育和光合作用的影响. 陕西农业科学, (4): 113 - 116.