

UV-B 辐射增强下葡萄叶片光合特性 与叶龄关系的研究

周新明¹, 惠竹梅¹, 焦旭亮¹, 张振文¹, 吴鲁阳²

(1. 西北农林科技大学葡萄酒学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 陕西科技大学, 陕西 西安 710000)

摘要: 自然光照条件下, 以酿酒葡萄“赤霞珠”(Cabernet Sauvignon)为材料, 研究了 UV-B 辐射增强下葡萄叶片光合特性与叶龄的关系。结果表明: 低辐射(T1)处理下, 葡萄叶片的光合能力随着叶龄增加而显著增加, 与对照(CK)相比达极显著水平; 高辐射(T2)处理下, 葡萄叶片的光合能力随着叶龄增加而降低, 但与对照(CK)相比差异不显著。这说明葡萄对 UV-B 辐射增强有较强的适应性, 适当增加 UV-B 辐射剂量对葡萄叶片 P_n 具有一定的促进作用。

关键词: UV-B 辐射; 葡萄; 叶龄; 光合特性

中图分类号: S663.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2007)04-0216-05

由于大气臭氧层不断受到破坏, 地球表面 UV-B 辐射强度随之增强^[1], 影响了植物的正常生长发育。UV-B 辐射增强对植物生长发育的影响已成为生态学的一个研究热点^[2]。

目前, 关于自然光照条件下 UV-B 辐射增强对植物光合作用的影响已有许多报道^[3]。然而, 关于自然光照条件下增加 UV-B 辐射对葡萄光合作用的影响报道较少。本试验通过对 UV-B 辐射增强下葡萄叶片光合特性与叶龄关系的研究, 分析不同叶龄葡萄叶片光合能力对 UV-B 辐射增强的敏感性, 以期研究自然环境条件下 UV-B 辐射增强对葡萄生长发育的影响提供资料。同时, 对未来生态环境可能的变化、改进葡萄育种以及栽培技术等方面具有重要的理论和实践意义。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

试验于 2005 年 5 月至 2006 年 9 月在西北农林科技大学葡萄酒学院进行。

材料来源于西北农林科技大学葡萄酒学院张家岗葡萄园苗圃, 品种为欧洲葡萄(*V. vinifera* L.) 赤霞珠(Cabernet Sauvignon), 于 2005 年选取 120 株生长势基本一致的扦插苗移栽至盆内(盆高 210 mm, 直径 280 mm, 培养土按园土: 基质 = 3:2 配制而成), 单盆土重 8.5 kg 左右, 肥水管理相同, 以减

少试验误差。冬季每株留 3 个芽进行修剪, 第二年春季萌芽后每株分别留两个生长健壮的新梢进行培养, 其余抹除。待新梢长至 9~11 枚成熟叶片时, 选取 90 株生长相对一致的植株作为试验对象。根据试验设计随机分为 3 组, 每组一个处理, 每处理 30 株。2006 年 5 月 13 日开始进行 UV-B 辐射处理, 每天处理 9 h(8:00~17:00), 阴雨天停止辐射。累计辐射两个月后, 参考李予霞等^[4]的方法从梢尖向下依次选取 5 个节位的成熟叶片(分别代表叶龄 1、叶龄 2、叶龄 3、叶龄 4、叶龄 5)作为光合作用各项生理指标的测定对象, 每个处理选 5 株, 随机取样, 3 次重复。

1.2 UV-B 辐射处理

试验在自然光照条件下进行, 根据人工增加 UV-B 辐射强度不同设 0(CK), 10.8 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ (T1), 25.6 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ (T2) 3 个处理。紫外光源由 8 支 40 W 中波紫外线灯组成(购于北京电光源研究所), 发射光谱为 280~320 nm, 主峰值为 308 nm。根据试验设计的 3 个 UV-B 辐射处理强度, 将可调高度的紫外线灯管平行架于葡萄植株上方, 用北京师范大学光电仪器厂生产的 UV-B 紫外辐照计确定 297 nm 处的紫外辐射强度(以植株顶部为准), 为保证试验期间增加的辐射强度恒定不变, 根据植株的生长情况不断地调整灯管的高度。

1.3 光合作用参数的测定

选晴天, 用美国 LI-COR 公司生产的 LI-

收稿日期: 2006-10-30

作者简介: 周新明(1978—), 男, 河南辉县人, 在读硕士, 主要从事酿酒葡萄生理生态的研究。

通讯作者: 张振文(1960—), 男, 陕西耀县人, 教授, 博士生导师。E-mail: Zhangzhw60@163.com.

6400 便携式光合仪,在人工红蓝光源〔光照强度: $1\,400\,\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 〕条件下,测定葡萄叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)、大气 CO_2 浓度(C_a)、水分利用效率($WUE=P_n/T_r$)、气孔限制值($L_s=1-C_i/C_a$)等各项光合生理指标。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射增强下葡萄叶片 P_n 与叶龄的关系

从图 1A 可以看出,在 T1 处理下, P_n 变化趋势与 CK 一致,且 $T1>CK$;T2 处理下,葡萄叶片的 P_n 随着叶龄的增加呈下降趋势,但叶龄 1、2、3 的 P_n 均大于 CK。从表 1 可以看出,T1 处理下,随着叶龄增加 P_n 分别为 CK 的 112%,112%,106%,102%,103%,其中叶龄 2 差异达显著水平,叶龄 1、3 差异达极显著水平,不同叶龄平均值为 CK 的 106%,差异达极显著水平;T2 处理下,随着叶龄增加 P_n 分别为 CK 的 127%,108%,102%,93%,86%,其中叶龄 2 显著增加,叶龄 1 极显著增加,而叶龄 4、5 极显著下降,不同叶龄平均值为 CK 的 102%,差异不显著。这说明增加低剂量的 UV-B 辐射能够提高不同叶龄葡萄叶片的光合能力,而增加高剂量的 UV-B 辐射对叶龄 1~3 叶片的光合能力有明显的促进作用,而后随着叶龄的增加葡萄叶片的光合能力显著下降。

2.2 UV-B 辐射增强下葡萄叶片 G_s 与叶龄的关系

从图 1B 可以看出,与 CK 相比,UV-B 辐射增强后,葡萄叶片的 G_s 值随着叶龄的增加呈下降趋势,整体表现为 $CK>T1>T2$ 。从表 1 可以看出,T1 处理下,随着叶龄增加 G_s 值分别为 CK 的 108%,101%,95%,86%,86%,平均值为 CK 的 94%,T2 处理下,随着叶龄增加 G_s 值分别为 CK 的 144%,98%,89%,77%,65%,平均值为 CK 的 89%,T1、T2 的叶龄 3、4、5 与 CK 相比 G_s 下降均达到极显著水平,但二者平均值与 CK 相比差异不显著。这表明 UV-B 辐射增强下,葡萄叶片的 G_s 变化与叶龄密切相关,随着叶龄的增加葡萄叶片的 G_s 显著下降,说明 UV-B 辐射增强下,随着叶龄增加,导致葡萄光合作用下降的原因主要是气孔性限制因素。

2.3 UV-B 辐射增强下葡萄叶片 T_r 与叶龄的关系

从图 1C 可以看出,在 T1 处理下, T_r 变化随着

叶龄增加呈上升趋势,且 $T1>CK$,T2 处理下,葡萄叶片的 T_r 随着叶龄的增加呈下降趋势,除叶龄 1 外, T_r 均小于 CK,整体趋势表现为 $T1>CK>T2$ 。从表 1 可以看出,T1 处理下,随着叶龄增加 T_r 值分别为 CK 的 115%,113%,111%,107%,105%,其中叶龄 1 差异达显著水平,叶龄 3 差异达极显著水平,不同叶龄均值为 CK 的 110%,差异达极显著水平;T2 处理下,随着叶龄增加 T_r 值分别为 CK 的 137%,101%,95%,87%,79%,其中叶龄 1 显著增加,叶龄 3、4、5 下降达极显著,不同叶龄均值为 CK 的 97%,但下降不显著。这表明低剂量 UV-B 辐射能够显著增加葡萄叶片的 T_r ,而高剂量的 UV-B 辐射,随着剂量的积累和叶龄增加葡萄叶片的 T_r 也随着降低。

2.4 UV-B 辐射增强下葡萄叶片 C_i 与叶龄的关系

从图 1D 可以看出,在自然光照条件下,葡萄叶片的 C_i 随着叶龄增加呈上升趋势。UV-B 辐射增强后,葡萄叶片的 C_i 随着叶龄增加呈下降趋势,且表现为 $CK>T1>T2$ 。从表 1 可以看出,T1 处理下,随着叶龄增加 C_i 分别为 CK 的 90%,91%,90%,87%,87%,与 CK 均达到极显著水平,其均值为 CK 的 98%,与 CK 相比,也达到极显著水平;T2 处理下,随着叶龄增加 C_i 值分别为 CK 的 114%,94%,90%,86%,82%,其中除叶龄 1 显著增加外,其它极显著下降,不同叶龄平均值为 CK 的 92%,下降也达极显著水平。这说明 UV-B 辐射增强能极显著降低葡萄叶片的 C_i ,这可能会直接影响葡萄叶片光合作用的 CO_2 同化速率。

2.5 UV-B 辐射增强下葡萄叶片 WUE 与叶龄的关系

从图 1E 可以看出,与 CK 相比,在 T1 处理下,不同叶龄的 WUE 表现为 $T1<CK$,T2 处理下,除叶龄 1 外,不同叶龄的 WUE 均表现为 $T2>CK$,且整体表现为 $T2>CK>T1$ 。从表 1 可以看出,T1 处理下,随着叶龄增加 WUE 值分别为 CK 的 97%,98%,96%,95%,97%,其中叶龄 3 差异达显著水平,叶龄 1、4 差异达极显著水平,不同叶龄平均值为 CK 的 97%,但差异不显著。T2 处理下,随着叶龄增加 WUE 值分别为 CK 的 92%,106%,106%,106%,107%,其中叶龄 2 差异达显著水平,叶龄 1、3、4 差异达极显著水平,不同叶龄平均值为 CK 的 104%,经方差分析差异不显著。

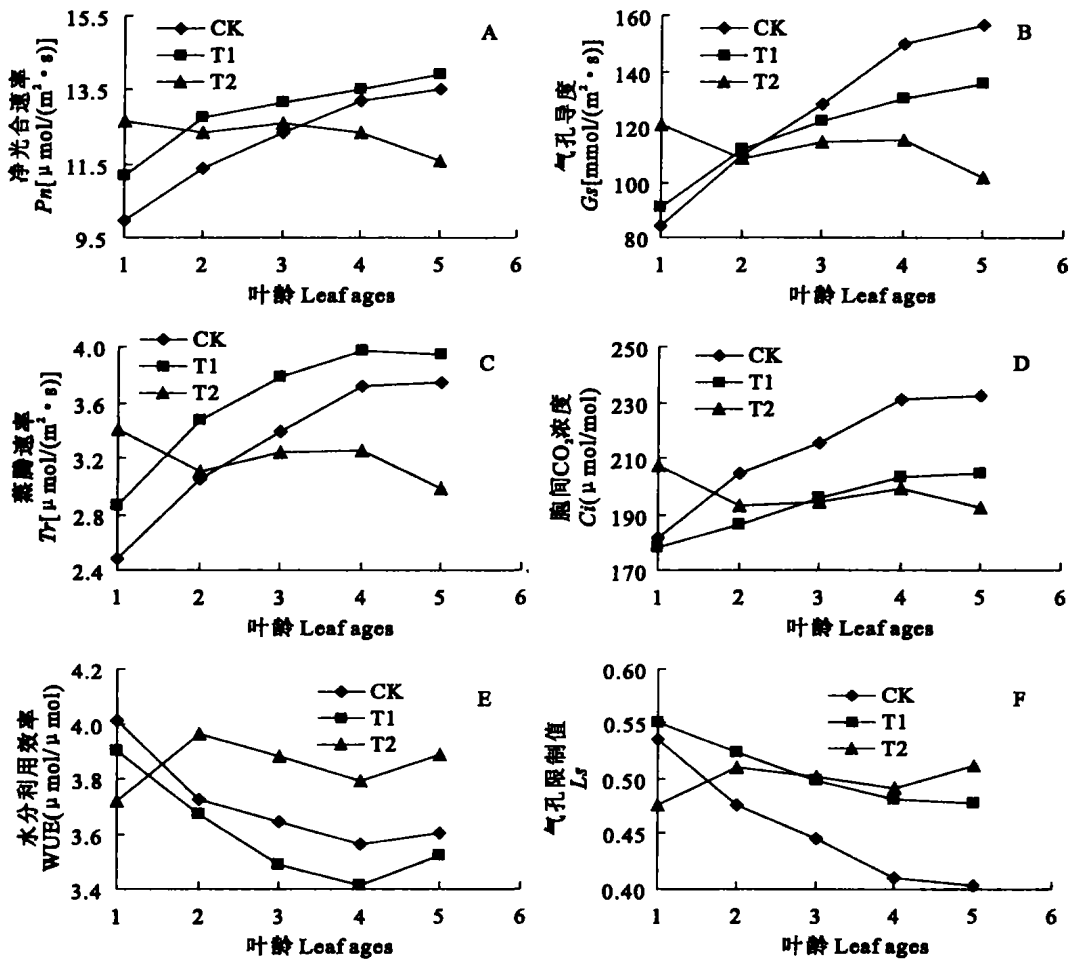


图 1 UV-B 辐射增强下葡萄叶片净光合速率(A)、气孔导度(B)、蒸腾速率(C)、胞间 CO_2 浓度(D)、水分利用效率(E)、气孔限制值(F)与叶龄的关系

Fig. 1 The relationships of grapevine leaf ages with net photosynthetic rate(A), stomatal conductance(B), transpiration rate(C), intercellular CO_2 concentration(D), water use efficiency(E) and stomatal limitation(F) under the enhanced UV-B radiation

2.6 UV-B 辐射增强下葡萄叶片 L_s 与叶龄的关系

从图 1F 可以看出,在自然光照条件下,葡萄叶片的 L_s 随着叶龄增加呈下降趋势。UV-B 辐射增强处理后,T1、T2 的 L_s 均随着叶龄增加而增大,且整体表现为 $T1 > T2 > CK$ 。从表 1 可以看出,T1 处理下,随着叶龄增加 L_s 分别为 CK 的 103%, 110%, 113%, 117%, 120%,其中叶龄 2, 3, 4, 5 差异达极显著水平,不同叶龄平均值为 CK 的 112%,与 CK 相比差异极显著。T2 处理下,随着叶龄增加 L_s 分别为 CK 的 88%, 108%, 113%, 119%, 127%,除叶龄 1 外,均达极显著水平,不同叶龄平均值为 CK 的 110%,达极显著水平。这表明 UV-B 辐射增强后,气孔限制性因素是降低葡萄叶片光合作用的因素之一。

3 讨论

大量研究认为,不同植物的光合作用对 UV-B

辐射增强的敏感性不同^[3,5],UV-B 辐射增强会破坏叶绿体等光合器官结构,引起光合色素降解^[6]、抑制气孔开放、降低气孔导度和胞间 CO_2 浓度、降低 CO_2 同化速率^[7]、PS II 活性中心受到破坏、光合电子传递过程受阻^[8]等,最终导致光合作用下降。有研究认为,植物幼叶对 UV-B 的反应比老叶敏感,随着叶位升高,UV-B 辐射对光合作用的抑制作用也较大^[3,9]。本试验结果表明,低剂量的 UV-B 辐射促进了不同叶龄葡萄叶片的光合作用,其平均值显著高于 CK,高剂量 UV-B 辐射虽然随着叶龄增加葡萄叶片的光合能力显著下降,但其不同叶龄 P_n 平均值与 CK 相比差异并不显著,这说明葡萄叶片对 UV-B 辐射增强有较强的适应性。

从试验结果中还可以看出,UV-B 辐射处理下,随着叶龄增大,葡萄叶片的气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)显著降低,气孔限制值(L_s)显著增大,这表明随着 UV-B 辐射强度增加和叶龄增大,葡

萄叶片净光合速率(P_n)下降,主要是由于气孔限制 剂 量 加 大 下 降、水 分 利 用 效 率(WUE)增 加,可 能 与 性 因 素 引 起 的^[10]。蒸 腾 速 率(Tr)随 着 UV-B 辐 射 UV-B 辐 射 对 气 孔 开 闭 的 调 节 有 关^[11]。

表 1 UV-B 辐射增强对不同叶龄葡萄叶片光合特性的影响(平均数±标准差, $n=15$)

Table 1 Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthesis of different leaf ages of grapevine(Mean±SD, $n=15$)							
光合参数 Photosynthesis parameters	处理 Treatments	叶龄 Leaf ages					
		1	2	3	4	5	平均 Mean
净光合速率 P_n [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]	CK	9.94±0.88cC (100)	11.38±0.08bA (100)	12.37±0.48bB (100)	13.21±0.76aAB (100)	13.50±0.35aA (100)	12.08±1.42bB (100)
	T1	11.16±0.12bB (112)	12.75±1.31aA (112)	13.18±0.08aA (106)	13.53±0.81aA (102)	13.91±0.72aA (103)	12.89±1.21aA (106)
	T2	12.66±0.53aA (127)	12.33±0.15abA (108)	12.58±0.50bAB (102)	12.35±0.11bB (93)	11.58±0.39bB (86)	12.30±0.52bAB (102)
气孔导度 G_s [$\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]	CK	83.93±10.60bB (100)	110.17±9.70aA (100)	128.33±4.80aA (100)	149.50±6.69aA (100)	156.83±2.93aA (100)	125.75±29.70aA (100)
	T1	90.55±0.82bB (108)	112.08±18.67aA (101)	121.83±2.04bAB (95)	129.83±13.00bB (86)	135.50±19.16bB (86)	117.95±17.67aA (94)
	T2	120.83±11.51aA (144)	108.50±4.97aA (98)	114.33±7.39cB (89)	115.00±8.46cB (77)	101.73±1.93cC (65)	112.08±7.24aA (89)
蒸腾速率 Tr [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]	CK	2.48±0.35cB (100)	3.06±0.11aA (100)	3.40±0.07bB (100)	3.71±0.36aA (100)	3.75±0.24aA (100)	3.28±0.53bB (100)
	T1	2.86±0.05bB (115)	3.48±0.59aA (113)	3.78±0.07aA (111)	3.97±0.24aA (107)	3.95±0.18aA (105)	3.59±0.51aA (110)
	T2	3.40±0.24aA (137)	3.11±0.04aA (101)	3.24±0.14bB (95)	3.26±0.15bB (87)	2.98±0.06bB (79)	3.20±0.20bB (97)
胞间 CO ₂ 浓度 C_i [mmol/mol]	CK	181.83±6.85bB (100)	204.50±15.20aA (100)	215.67±2.58aA (100)	231.17±8.27aA (100)	232.50±12.28aA (100)	213.13±21.24aA (100)
	T1	177.83±1.83bB (98)	186.33±7.35bB (91)	195.67±4.50bB (90)	203.00±8.83bB (87)	204.33±18.79bB (87)	193.43±13.58bB (90)
	T2	207.33±2.34aA (114)	193.33±1.51bAB (94)	194.67±1.97bB (90)	199.17±12.41bB (86)	192.50±8.83bB (82)	197.40±8.54bB (92)
水分利用效率 WUE [$\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$]	CK	4.01±0.22aA (100)	3.72±0.14bA (100)	3.64±0.18bB (100)	3.57±0.14bAB (100)	3.61±0.14bB (100)	3.72±0.23bAB (100)
	T1	3.90±0.10bB (97)	3.66±0.27bA (98)	3.49±0.07cB (96)	3.41±0.02bB (95)	3.52±0.07bB (97)	3.60±0.23bB (97)
	T2	3.72±0.11abB (92)	3.96±0.02aA (106)	3.88±0.02aA (106)	3.80±0.19aA (106)	3.88±0.16aA (107)	3.85±0.14aA (104)
气孔限制值 L_s	CK	0.53±0.01aA (100)	0.47±0.04bB (100)	0.44±0.01bB (100)	0.41±0.01bB (100)	0.40±0.02bB (100)	0.45±0.05bB (100)
	T1	0.55±0.01aA (103)	0.52±0.02aA (110)	0.50±0.01aA (113)	0.48±0.02aA (117)	0.48±0.04aA (120)	0.51±0.03aA (112)
	T2	0.47±0.01bB (88)	0.51±0.01aAB (108)	0.50±0.01aA (113)	0.49±0.03aA (119)	0.51±0.02aA (127)	0.49±0.02aA (110)

注:表内差异显著性水平“a、b、c”为 $P\leqslant0.05$,“A、B、C”为 $P\leqslant0.01$,括号内为处理与对照的比值。
Note: Alphabet indicate significant differences between the treatments in table 1 “a, b, c” means $P\leqslant0.05$, “A·B·C” means $P\leqslant0.01$, Data in brackets mean the ratio of treatment to CK.

参 考 文 献:

[1] Kerr J B, Mcelroy C T. Evidence for large upward trends of UV-traviolet-B radiation linked to ozone depletion[J]. Science, 1993, 262:1032—1034.

[2] 吴鲁阳,张振文,贺 猷.紫外线-B 辐射增强对葡萄植株形态的影响[J].干旱地区农业研究,2006,(4):87—89.

[3] Kakani V G, Reddy K R, Zhao D, et al. Field crop responses to ultraviolet-B radiation; a review [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, (120):191—218.

[4] 李予霞, 崔百明, 董新平, 等. 水分胁迫下葡萄叶片脯氨酸和可溶性总糖积累与叶龄的关系[J]. *果树学报*, 2004, (2): 170—172.

[5] Caldwell M M, Bjorn L O, Bornman S D, et al. Effects of increased solar U V radiation on terrestrial ecosystem [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 1998, 46:40—52.

[6] 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[J]. *Plant Physiol*, 1997, 24:261—274.

[7] Allen D J, McKee I F, Farage P K, et al. Analysis of the limitation to CO₂ assimilation on exposure of leaves of two Brassica napus cultivars to UV-B[J]. *Plant Cell Environ*, 1997, 20:633—640.

[8] Miller H E, Booker F L, Fiscus E L, et al. UV-B radiation and ozone effects on Growth yield and photosynthesis of soybean[J]. *Environ Qual*, 1994, 23(1):89—91.

[9] He J, Huang L K, Chow W S, et al. Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on rice and pea plants[J]. *Plant Physiol*, 1993, 20:129—142.

[10] 贺军民, 余小平, 刘成, 等. 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[J]. *植物生理和分子生物学学报*, 2004, 30(1):53—58.

[11] 师生波, 贡桂英, 赵新全, 等. 增强 UV-B 辐射对高山植物麻花苋净光合速率的影响[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(5):520—524.

Relationship between photosynthesis and leaf ages of grapevine under enhanced ultraviolet-B radiation

ZHOU Xin-ming¹, XI Zhu-mei¹, JIAO Xu-liang¹, ZHANG Zhen-wen¹, WU Lu-yang²
(1. College of Enology, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;
2. Shaanxi university of science and technology, Xi'an, Shaanxi 710000, China)

Abstract: Under natural sunlight conditions, the relationship between photosynthesis and leaf ages of grapevine(*Cabernet Sauvignon*) under enhanced ultraviolet-B radiation was studied. The results showed that: Under the treatments of enhanced lower UV-B radiation, the photosynthesis of grapevine obviously increased with leaf ages, and under the treatments of enhanced higher UV-B radiation, the grapevine photosynthesis decreased, but it was not significant compared to that of the control. It suggested that the grapevine have strong adaptability to UV-B radiation, and appropriate enhanced UV-B radiation could increase the photosynthesis of grapevine leaves.

Key words: Ultraviolet-B radiation; grapevine; leaf ages; photosynthesis