西北植物学报,2016,36(1):0116－0123
*Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*

**文章编号**:1000-4025(2016)01-0116-08　　**doi**:10.7606/j.issn.1000-4025.2016.01.0116

# 低剂量 UV-B 辐射对乌拉尔甘草叶片光合机构的影响

任树勇[1,2],于凯强[1,2],丁晓丽[1,2],纳小凡[2],彭　励[1,2*]

(1 西部生物资源开发与利用教育部重点实验室,银川 750021;2 宁夏大学,银川 750021)

**摘　要**:为了探讨植物叶片对 UV-B 辐射增强的响应机制,采用叶绿素荧光测定技术,分别测定在人工模拟低剂量 UV-B(2.4 $\mu$W/cm$^2$)辐射条件下乌拉尔甘草叶片的叶绿素荧光诱导动力曲线、初始荧光($F_0$)、最大荧光($F_m$)、光合机构比活性参数($ABS/RC$、$TR_o/RC$ 和 $ET_o/RC$)和性能指数等变化规律。结果表明:(1)低剂量 UV-B 辐射未引起甘草叶片 O-J-I-P 叶绿素荧光诱导曲线中的相数发生改变,UV-B 辐射对 PSⅡ的影响主要发生在其受体侧,而非供体侧;(2)低剂量 UV-B 辐射引起了甘草叶片光合系统 $F_v/F_m$ 以及 $F_m$、$F_0$ 的明显变化,同时也影响了光合机构的开放程度和电子从 $Q_A$ 向 $Q_B$ 传递效率,从而影响了光转化效率;相应性能指数($PI_{abs}$ 和 $PI_{total}$)的改变亦验证了此结果。研究认为,低剂量 UV-B 辐射抑制乌拉尔甘草叶片光合系统Ⅱ受体侧 $Q_A$ 至 PQ 之间的电子传递效率,从而影响了 $Q_A$ 之后的光化学反应及非光化学反应。

**关键词**:UV-B 辐射;乌拉尔甘草叶片;光合系统;叶绿素荧光

**中图分类号**:Q945.79　　**文献标志码**:A

# Photosynthetic Apparatus in Leaves of *Glycyrrhiza uralensis* under Low Level UV-B Radiation

REN Shuyong[1,2], YU Kaiqiang[1,2], DING Xiaoli[1,2], NA Xiaofan[2], PENG Li[1,2*]

(1 Key Lab of Ministry of Education for Protection and Utilization of Special Biological Resources in Westen China, Yinchuan 750021, China; 2 Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

**Abstract**: To investigate the response of photosynthetic apparatus to UV-B radiation, we investigated the changes of chlorophyll fluorescence parameters under artificial simulated low UV-B radiation treatment (2.4 $\mu$W/cm$^2$), that including Chl a fluorescence transients induced dynamic curve, $F_0$, $F_m$, the parameters of PSⅡ reaction center activity($ABS/RC$, $TR_o/RC$ and $ET_o/RC$) and performance index ($PI$) in leaves of *Glycyrrhiza uralensis*, by using the pocket PEA. The results suggested that: (1) UV-B mainly influenced the acceptor side of PSⅡ system rather than its donor side because of the O-J-I-P chlorophyll fluorescence induction curves didn't change by low level UV-B radiation. (2) The results of $F_0$, $F_m$ and $F_v/F_m$ indicated that UV-B radiation inhibited the openness of reaction center and blocked the transporting of electron from $Q_A$ to $Q_B$, and that was confirmed by the decreasing of $PI_{abs}$ and $PI_{total}$. Thus, low level UV-B radiation influences photochemical or non-photochemical reaction beyond $Q_A$ as result of reduced electron transportation efficiency from $Q_A$ to PQ.

**Key words**: UV-B radiation; *Glycyrrhiza uralensis* leaves; photosystem; chlorophyll fluorescence

**收稿日期**:2015-07-27;**修改稿收到日期**:2015-12-12

**基金项目**:国家自然科学基金项目(31260036)

**作者简介**:任树勇(1988－),男,硕士研究生,主要从事结构与发育植物学研究。E-mail:renshuyong0511@126.com

*通信作者:彭　励,女,博士,教授,硕士生导师,主要从事药用植物资源保护、评价与开发利用的研究。E-mail:pengli1124@163.com

随着人类工业化不断加深，氟氯烷烃（CFCs）和氮氧化物的排放使处于大气平流层具有吸收紫外线能力的臭氧受到破坏。研究表明，臭氧浓度每减少 1%，到达地球表面的紫外有效辐射（UV-B）将增加 2%[1-2]。科学家对 UV-B 辐射增强引起的地球生物圈变化的认识也在不断深入。陆生植物叶片是光的直接感受器官，已有研究表明 UV-B 辐射能够直接影响植物叶片形态[3]、生长发育[4]、代谢调控[5-6]等。近些年来，国内外 UV-B 辐射对药用植物次生代谢、有效成分积累及调控的研究引起广泛关注[7]。

乌拉尔甘草（*Glycyrrhiza uralensis*）是中国传统的大宗药材，具有“十方九草”之说，被广泛用于医药、食品、化妆品等领域。其含有的活性成分主要为甘草酸、甘草黄酮、甘草多糖等，在艾滋病和乙肝防治、免疫调节、抗肿瘤、消炎等方面具有重要的临床作用[8]。据报道，UV-B 辐射可以直接或间接增加中药材甘草中甘草酸[9]、褪黑素[10]、总黄酮[11-12]的含量。因此，认识和研究 UV-B 辐射下甘草中有效成分积累及相关规律，探讨提高甘草有效成分的手段，对甘草的资源开发与利用具有深远的意义。

叶绿素荧光分析技术是基于叶绿素荧光诱导动力学理论发展而来的一种能够快速、灵敏、无损伤探测逆境对植物光合作用影响的重要研究手段。目前，这一技术已经在逆境胁迫、光合作用、病虫害胁迫、产量预测等方面得到了广泛应用[13-14]。本研究以乌拉尔甘草作为研究材料，采用叶绿素荧光分析技术，通过分析低剂量 UV-B 辐射条件下甘草叶片荧光动力学曲线及相关荧光参数的变化规律，揭示了甘草叶片对 UV-B 辐射的响应机制。

# 1　材料和方法

## 1.1　材　料

选择产于宁夏的乌拉尔甘草种子，经处理后播种于花盆（10 cm×10 cm×10 cm）中，在宁夏大学生命科学学院生物培养室中培养，培养条件为：温度 25～27 ℃，湿度 20%～30%，光照度 7 500～8 000 lx。待生长 60～70 d 后，选择生长势一致、健康、无病虫害的幼苗作为供试材料。同时，将材料分为 3 组，每组 10 盆，每盆平均 2 株。

## 1.2　UV-B 辐射处理

采用室内人工模拟 UV-B 辐射的处理办法。分别设置对照组（CK）和处理组（T）。对照组光源为荧光灯管（T8，佛山照明生产，1.2 m），照射剂量为 7 000 lx；处理组在相同的照射光源和强度下，增加 UV-B 辐射专用紫外灯管（北京光电仪器厂，波长 308～310 nm），辐射剂量设计参照钱珊珊等[15]方法，同时参考宁夏银川地区 5～7 月份日辐射中有效光辐射与 UV-B 辐射强度的比值，将处理组辐射剂量设计为 2.4 $\mu W/cm^2$；辐射时间为每天 12 h，累计日曝辐量为 1.036 8 $kJ/m^2$。为了消除光源中产生的更短波长（≤280 nm，如 UV-C）光的影响，试验中采用醋酸纤维素膜（厚度 1.5 mm，杜邦公司生产，USA）进行滤除[16]。

## 1.3　叶片的叶绿素荧光测定

参考徐德聪等[17]方法，采用便携式叶绿素荧光仪 Pocket PEA（Hansatech，English），在处理第 1 天（辐射 0 h）、第 2 天（辐射 12 h）、第 3 天（辐射 24 h）、第6天（辐射50 h）和第9天（辐射96 h）的每天

**表 1　叶绿素荧光动力学曲线相关参数的计算及描述**

Table 1　List of the parameters in O-J-I-P chlorophyll fluorescence induction curves

| 参数 Parameter | 描述 Description |
|---|---|
| $F_v=(F_t-T_0)$ | 在 $t$ 时的可变荧光强度 Density of variable fluoresce at specific time $t$ |
| $V_t\equiv(F_t-F_0)/(F_m-F_0)$ | 在 $t$ 时的相对可变荧光强度 Density of relative variable fluoresce at specific time $t$ |
| $\varphi P_o\equiv TR_o/ABS=[1-(F_0/F_m)]$ | 最大光化学效率（在 $t=0$ 时）Maximum photo-chemical reaction rate($t=0$) |
| $\psi_o\equiv ET_o/TR_o=(1-V_j)$ | 反应中心捕获的激子中用来推动电子传递到电子传递链中超过 $Q_A$ 的其它电子受体的激子占用来推动 $Q_A$ 还原激子的比率（在 $t=0$ 时）Efficiency with which a trapped exciton can move an electron into the electron transport chain($t=0$) |
| $M_o\equiv 4(F300\ \mu s-F_0)/(F_M-F_0)$ | O-J-I-P 荧光诱导曲线的初始斜率 Initial slope of O-J-I-P curve |
| $ABS/RC=M_o\cdot(1/V_j)\cdot(1/\varphi P_o)$ | 单位反应中心吸收的光能 Light energy absorbed by unit reaction center |
| $TR_o/RC=M_o\cdot(1/V_j)$ | 单位反应中心捕获的用于还原 $Q_A$ 的能量（在 $t=0$ 时）Unit reaction center capture for reducing $Q_A$ energy($t=0$) |
| $ET_o/RC=M_o\cdot(1/V_j)\cdot\psi_o$ | 单位反应中心捕获的用于电子传递的能量（在 $t=0$ 时）The energy used for electron transfer in the center of the unit reaction($t=0$) |
| $DI_o/RC=(ABS/RC)-(TR_o/RC)$ | 单位反应中心耗散掉的能量（在 $t=0$ 时）Dissipated energy in unit reaction center($t=0$) |
| $PI_{total}\equiv[\varphi P_o/(1-\varphi P_o)]\cdot[\psi_o/(1-\psi_o)]$ | 整体性能指数 Total performance index |
| $PI_{abs}\equiv(RC/ABS)\cdot[\varphi P_o/(1-\varphi P_o)]\cdot[\psi_o/(1-\psi_o)]$ | 以吸收光能为基础的性能指数 Performance index based on the absorption of light energy |

早上 8:00,将对照组和处理组相同高度的叶片进行 10 min 的暗适应后分别测定初始荧光($F_0$)、最大荧光($F_m$)、可变荧光($F_v$)值,重复 5 次。测定时 $F_0$ 以弱调制测量光(0.05 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$)诱导产生,$F_m$ 以强饱和闪光(6 000 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$)激发,闪光 2 s。设照光 50 μs 为 O 相,2 ms 时为 J 相,30 ms 时为 I 相,最大荧光处为 P 相。记录各点相对可变荧光并计算 $F_v/F_m$ 和其他相关参数。这些参数的计算公式如表 1 所示。

### 1.4 数据处理及分析

本实验采用 Microsoft Excel 2007 和 IBM SPSS Statistics 19.0 进行数据统计、方差分析以及作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 低剂量 UV-B 辐射对乌拉尔甘草叶片叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

研究叶绿素荧光诱导动力曲线的相数和曲线变化特征可以获得一些有用的信息。不同辐射时间的 UV-B 辐射处理后引起了乌拉尔甘草叶片叶绿素荧光动力曲线的变化如图 1 所示。经低剂量 UV-B 辐射处理后,叶绿素荧光动力曲线依然表现出典型的 O-J-I-P 型,分别由 4 个相数构成。其中,不同辐射时间的 J、I 和 P 点处的叶绿素荧光相对强度均不相同。J 点的荧光强度在处理第 6 天至第 9 天即累计辐射 60～96 h 期间显著低于处理第 1 天(UV-B 辐射 0 h)($P<0.05$);而 I 点荧光在处理第 6 天时也显著降低,但在第 9 天时有所回升,但仍低于辐射第 1 天;而 P 点经 UV-B 辐射处理后在第 2 天开始逐渐降低,到第 9 天有恢复上升的趋势,但未恢复至辐射第 1 天水平。可见,不同特征位点对相同的 UV-B 辐射的响应有差异。

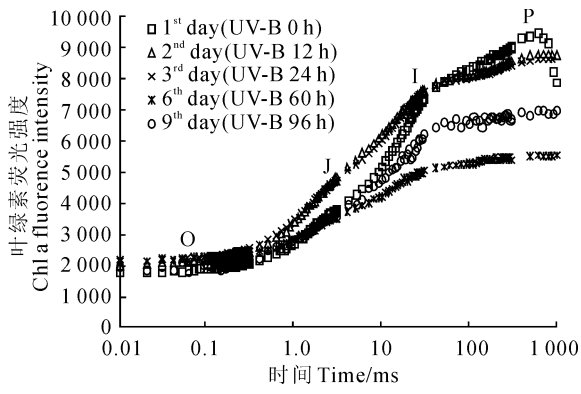


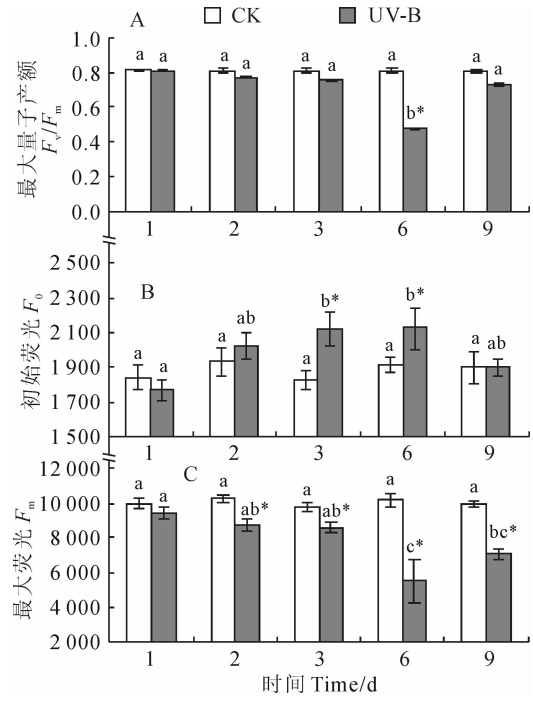

图 1 低剂量 UV-B 辐射处理后乌拉尔甘草叶片叶绿素荧光诱导动力曲线的变化

Fig. 1 The O-J-I-P chlorophyll a fluorescence transient under low density of UV-B radiation

### 2.2 低剂量 UV-B 辐射对乌拉尔甘草叶片 $F_v/F_m$、$F_0$、$F_m$ 的影响

植物进行光合作用所获得的光量子可用 PSⅡ最大量子产额($F_v/F_m$)来衡量,反映了 PSⅡ光化学效率和活性。相比对照而言,低剂量 UV-B 辐射处理引起了甘草叶片对光量子的 $F_v/F_m$ 的改变。处理组的第 2～6 天期间,甘草叶片 $F_v/F_m$ 呈显著下降而且降低幅度逐渐增大的趋势,并于第 6 天(辐射时间为 50 h,累计曝辐量为 9.72 kJ/m$^2$ 时)达到最低水平,降幅为 41.19;此后,随着辐射时间的延长,甘草叶片 $F_v/F_m$ 值又开始呈现上升趋势,至处理第 9 天时,但未恢复到对照的水平,降幅为9.76%,仍显著低于对照(图 2,A)。

同时,乌拉尔甘草叶片的初始荧光 $F_0$ 在低剂量UV-B辐射处理下受到明显影响,并随着处理时




不同小写字母表示同一处理不同时间之间差异显著($P\leqslant0.05$);* 表示 UV-B 处理组和对照组(CK)间差异显著;下同

图 2 乌拉尔甘草叶片 PSⅡ的最大量子产额(C)、初始荧光(B)和最大荧光(C)随 UV-B 辐射时间的变化

The different letters indicate significant difference among treatments at different radiation times($P\leqslant0.05$); * indicates significant difference between UV-B treatment and CK; The same as below

Fig. 2 Changes in $F_v/F_m$(A), $F_0$(B) and $F_m$(C) of *G. uralensis* leaves under low UV-B radiation

间延长呈先升高后降低的趋势，而对照组(CK)在处理过程中无显著性变化(图 2，B)。$F_0$ 在第 3 天时，处理组相对对照组增幅为 16.08%；在处理第 6 天时，增幅为 11.03%；而至第 9 天时，UV-B 辐射处理的 $F_0$ 值回落至 CK 水平。

另外，$F_m$ 值表示植物在暗适应过后经过瞬时高光照射达到的最大荧光强度值。乌拉尔甘草 $F_m$ 值在低剂量 UV-B 辐射下比对照均明显下降，且这种下降趋势随着辐射时间的延长呈现出先降低后升高的变化；而对照组乌拉尔甘草 $F_m$ 在观察期间变化也不明显(图 2，C)。其中，在 UV-B 辐射的第 2～6 天期间，$F_m$ 值较对照组而言，也呈现降低趋势，且降幅逐渐增大，第 3 天降幅为 12.06 %，辐射至第 6 天时其显著降低至最低水平，降幅为 45.88%；其后随辐射时间增加又逐渐回升，但到第 9 天为止仍显著低于对照水平($P<0.05$)。

由 $F_v/F_m$、$F_0$ 和 $F_m$ 的变化可知，乌拉尔甘草 $F_v/F_m$ 的显著降低主要是由于 $F_m$ 的降幅大于 $F_0$ 的增幅引起的，说明甘草 PSⅡ的光化学效率降低主要是因为电子传递的受阻。另外，这一受阻在 UV-B 辐射的过程中会逐渐减弱，甚至消失。

### 2.3　低剂量 UV-B 辐射对乌拉尔甘草叶片光合机构性能指数的影响

光合机构的性能指数($PI$)是除 $F_v/F_m$ 之外同样可以衡量光合系统整体情况的一类指标。如图 3 所示，乌拉尔甘草叶片经过低剂量的 UV-B 辐射后，其光合机构性能指数 $PI_{abs}$(以吸收光能为基础的性能指数)和 $PI_{total}$(综合性能指数)均随着辐射时间延长呈先降低后升高的变化趋势。其中，UV-B 辐射第 2 天，甘草叶片的光合机构性能指数 $PI_{abs}$ 和 $PI_{total}$ 就分别比对照组显著降低了 60.0% 和 63.9%；随着时间的延长这两个指数继续降低，直至第 6 天时降低到最小值，此时分别比对照组显著降低 86.7% 和 89.8 %；而辐射至第 9 天时，$PI_{abs}$ 和 $PI_{total}$ 又都大幅度回升，分别恢复至对照组水平。相似的 $PI_{abs}$ 和 $PI_{total}$ 的变化可见，甘草叶片整体光合性能的降低主要是受与吸收光能相关生理过程的影响。

### 2.4　低剂量 UV-B 辐射对乌拉尔甘草叶片相对可变荧光 $V_j$ 和 $V_i$ 的影响

由表 2 可知，UV-B 辐射对乌拉尔甘草叶片 j 点和 i 点的相对可变荧光强度 $V_j$ 和 $V_i$ 的影响基本相似，即随着辐射时间的延长，$V_j$ 和 $V_i$ 都呈现先显著升高后保持稳定的变化趋势。其中，在 UV-B 辐射处理第 2 天(累计曝辐量达 1.944 kJ/m$^2$)时，乌拉尔甘草叶片 $V_j$ 和 $V_i$ 值均显著升高并到达最高点($P<0.05$)，较同期对照组而言增长幅度分别达 59.9% 和 14.3%；在 UV-B 辐射处理第 2 天之后，$V_j$ 和 $V_i$ 再无显著变化，始终保持同一较高水平，且高于同期对照组。同时，对照组乌拉尔甘草叶片 $V_j$ 和 $V_i$ 在处理过程中始终无显著变化。$V_j$ 和 $V_i$ 在第 2 天即辐射 12 h 之后表现出的相似变化可见，甘草叶片光合系统电子传递链对 UV-B 辐射较为敏感，而且在电子传递过程中受到的影响在 UV-B 辐射期间是不可恢复的。

### 2.5　低剂量 UV-B 辐射对乌拉尔甘草叶片光合机构比活性的影响

单位 PSⅡ反应中心吸收的光能 $ABS/RC$、单位反应中心捕获的用于还原 $Q_A$ 的能量(在 $t=0$ 时) $TR_o/RC$、单位反应中心捕获的用于电子传递的能量(在 $t=0$ 时) $ET_o/RC$ 和单位反应中心耗散掉的能量(在 $t=0$ 时) $DI_o/RC$，这些指标分别表达反应中心的基本性能。如图 4 所示，相比对照组而言，低剂量 UV-B 辐射处理乌拉尔甘草叶片光合机构的 $ABS/RC$、$TR_o/RC$、$ET_o/RC$ 和 $DI_o/RC$ 在前 3 d 均无显著性变化，但在辐射的第6天(累计辐射量达

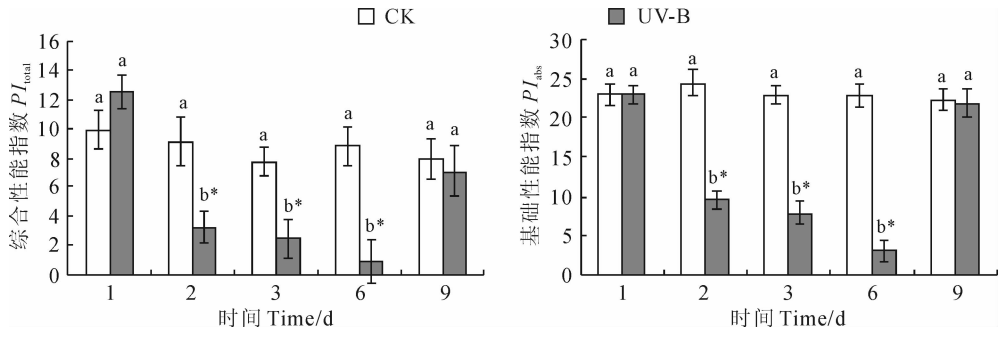



图 3　低剂量 UV-B 辐射下乌拉尔甘草叶片光合机构性能指数的变化

Fig. 3　The PSⅡ performance index of *G. uralensis* leaves under low UV-B radiation

5.184 kJ/m²)时均显著升高($P<0.05$),增幅分别为851.75%、78.63%、44.28%和4176.36%。而各个比活性参数在处理达到第9天时又恢复到对照组水平($P>0.05$)。相比用于还原 $Q_A$ 和电子传递的能量 $TR_o/RC$ 和 $ET_o/RC$ 而言,较大增幅的 $DI_o/RC$ 表明,甘草叶片显著增加的光能捕获量,主要被反应中心耗散掉,从而降低了光能的利用效率。

**表2 乌拉尔甘草叶片经低剂量UV-B辐射相对可变荧光 $V_j$ 和 $V_i$ 的变化**

Table 2 Changes in relative variable fluorescence of J($V_j$) and I($V_i$) step induced by low UV-B radiation

| 相对可变荧光 Relative variable fluorescence | 处理时间 Treatment time/d | CK | UV-B |
|---|---|---|---|
| $V_j$ | 1 | 0.20±0.010a | 0.22±0.019b |
| | 2 | 0.22±0.006a | 0.34±0.029a* |
| | 3 | 0.21±0.008a | 0.33±0.019a* |
| | 6 | 0.20±0.011a | 0.35±0.027a* |
| | 9 | 0.19±0.011a | 0.29±0.021a* |
| $V_i$ | 1 | 0.76±0.051a | 0.77±0.032b |
| | 2 | 0.78±0.054a | 0.82±0.041a* |
| | 3 | 0.80±0.046a | 0.84±0.042a* |
| | 6 | 0.77±0.027a | 0.80±0.084a* |
| | 9 | 0.79±0.047a | 0.83±0.035a* |

注:*表示同期处理(UV-B)与对照(CK)间在0.05水平存在显著差异,而同列不同小写字母表示处理时间之间在0.05水平存在的显著差异。

Note: * in the same row stand for significant difference between treatment(UV-B) and control(CK) at 0.05 level, while different normal letters in the same column indicate significant difference among treatment stages at 0.05 level.

## 2.6 低剂量UV-B辐射对乌拉尔甘草叶片 $\Psi(E_o)$ 的影响

为了评估低剂量UV-B辐射下乌拉尔甘草叶片光合机构电子传递链通过 $Q_A$ 的情况,进一步分析了表示电子传递超过 $Q_A$ 的概率比率 $\Psi(E_o)/[1-\Psi(E_o)]$。结果(图5)显示,低剂量UV-B辐射第2天(辐射12 h)累计曝辐量为1.944 kJ/m² 时,乌拉尔甘草叶片 $\Psi(E_o)/[1-\Psi(E_o)]$ 已降至最低水平,并显著低于同期对照组($P<0.05$);然后随着辐射时间的延长,$\Psi(E_o)/[1-\Psi(E_o)]$ 并未进一步发生明显变化,与对照相比一直维持在较低水平。说明,电子传递链通过 $Q_A$ 的通路在较短时间内就被抑制,且在持续的辐射情况下表现出无法恢复的迹象。

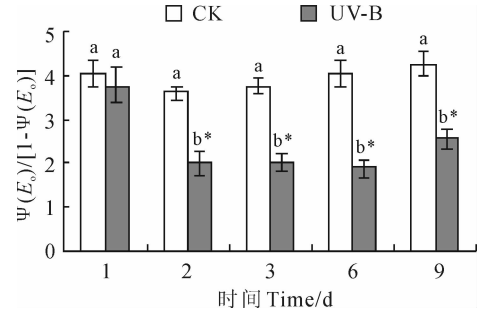



图5 低剂量UV-B辐射下乌拉尔甘草叶片光合机构中电子传递超过 $Q_A^-$ 的概率比率

Fig. 5 The probability of electron transported more than $Q_A^-$ in *G. uralensis* leaves under low UV-B radiation

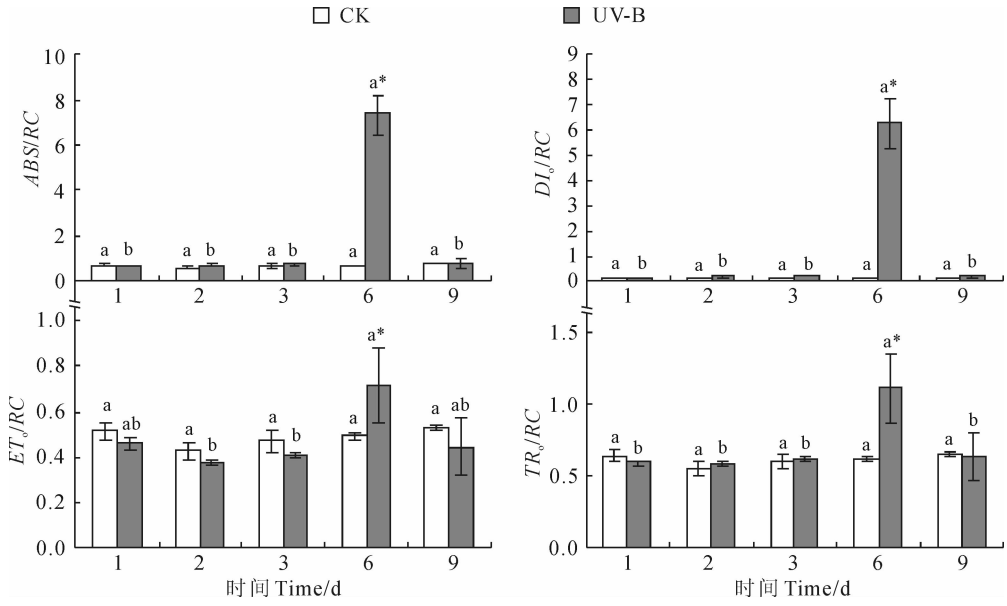



图4 乌拉尔甘草叶片光合机构单位反应中心在 $Q_A$ 可还原态时的活性在低剂量UV-B辐射下的变化

Fig. 4 Changes in activity of reaction center of *G. uralensis* leaves as $Q_A$ was reduced under low UV-B radiation

## 3 讨　论

### 3.1 低剂量 UV-B 辐射下的甘草叶片叶绿素荧光动力曲线特征

光合作用是植物一切生命活动的基础，药用植物的次生代谢物的积累也依然离不开光合作用。自 1931 年由 Kautsky 和 Hirsch 发现荧光诱导现象后，这一理论逐步得到广泛应用，其主要原因是从光合系统中的荧光信号当中我们可以获得诸多重要的信息。为了探究 UV-B 辐射对乌拉尔甘草叶片光合机构的影响，本研究采用低剂量 UV-B 辐射，分析不同辐射时间下其荧光诱导动力曲线的变化特征。有研究显示，当光合系统Ⅱ（PSⅡ）的供体侧受到伤害时，在 J 点之前出现一个叶绿素荧光产量上升的 K 点（照光后大约 300 μs 处的特征位点），多相诱导曲线 O-J-I-P 变为 O-K-J-I-P，不同的处理甚至会出现更多的特征位点[18]。Szilvia 等对大麦叶片进行热处理后发现，叶绿素的初始荧光上升，在 OJIP 动力曲线的 OJ 相间出现 K 点，但此点的升高与光强有关而与热处理无关[19]。本研究中，乌拉尔甘草叶片经过 9 d 的低剂量 UV-B 辐射的处理，其叶绿素荧光动力曲线在 J 点之前未曾出现其他特征点，呈现典型的 O-J-I-P 型。根据动力学曲线相关研究，UV-B 辐射下乌拉尔甘草叶片的叶绿素荧光动力学曲线表明在 PSⅡ的供体侧所受影响并不明显[20]。PSⅡ受体侧主要包括 $Q_A$（初级醌受体）、$Q_B$（次级醌受体）、PQ（质体醌）库等，叶绿素荧光诱导曲线的特征位点 J、I 和 P 的相对荧光强度分别表示电子传递至各个受体以及在各个受体中的积累程度[18,21]，由此可知，UV-B 辐射引起的各个特征位点荧光强度的差异性是由于乌拉尔甘草叶片的受体侧受到影响所致。

### 3.2 低剂量 UV-B 辐射对甘草叶片 PSⅡ受体侧 $Q_A$ 的影响

叶绿素荧光诱导曲线的 J 点与 I 点是反映电子 $Q_A$ 向 $Q_B$ 传递过程中异质性的 PQ 库被还原的特征点[18]，对应的相对可变荧光（$V_j$ 和 $V_i$）的同时增加通常意味着 PSⅡ受体侧对于 UV-B 辐射的敏感度增加[22]。本研究中乌拉尔甘草叶片在低剂量 UV-B 辐射第 2 天便呈现了如此的变化，并在之后的辐射过程中一直保持同样的水平，可见乌拉尔甘草对于低剂量 UV-B 辐射的敏感性在一定程度上保持不变。Hu 等报道，在盐胁迫情况下，爪哇伪枝藻 $V_j$ 的升高表明光合系统中电子传递链传递过程中的受损部位为其受体侧[23]。另外，本研究中低剂量 UV-B 辐射后乌拉尔甘草 $V_j$ 显著升高，表明 UV-B 辐射依然能够抑制 $Q_A^-$ 重氧化能力[24]。由此可知，低剂量 UV-B 辐射有可能主要影响了乌拉尔甘草 PSⅡ的受体侧 $Q_A$-的重氧化能力。根据李鹏民等对光合作用过程的描述，有若干指标能够表征光合机构的比活性[17]。$Q_A$ 处于还原态时，单位 PSⅡ反应中心的活性有所提高，表现在单位反应中心吸收的光能（$ABS/RC$）、单位反应中心捕获的用于还原 $Q_A$ 的能量（$TR_o/RC$）、单位反应中心用于电子传递的能量（$ET_o/RC$）和用于热耗散的能量（$DI_o/RC$）经 UV-B 辐射后均发生显著升高。此外，PSⅡ反应中心活性相关参数的升高与 PSⅡ受体侧的光化学反应以及非光化学反应受到抑制有关[25]。$\Psi(E_o)/[1-\Psi(E_o)]$表示电子传递链超过 $Q_A$ 的比率，乌拉尔甘草叶片经低剂量 UV-B 辐射后此比率较对照显著降低，表明电子通过 $Q_A$ 向下传递过程受阻并抑制了其后的生物化学反应[26]。由以上结果推测低剂量的 UV-B 辐射主要影响了乌拉尔甘草叶片 PSⅡ中 $Q_A$ 之后的光化学反应和非光化学反应。

### 3.3 低剂量 UV-B 辐射对甘草叶片光合系统整体性能的影响

抗逆生理研究显示，光合机构反应中心的最大光化学效率（$F_v/F_m$）在逆境或胁迫中都会降低[26-31]，这是光合机构受损的表现之一。低剂量 UV-B 辐射下，乌拉尔甘草叶片光合系统的 $F_v/F_m$ 变化也有同样的趋势，表明其整个光合系统的光合效率受到抑制。本研究中 $F_v/F_m$ 降低的主要原因是由初始荧光（$F_0$）的大幅度增加和最大相对可变荧光（$F_m$）的小幅下降引起的。其中，$F_0$ 为当植物处于黑暗中 PSⅡ的受体侧基本上都处于氧化状态，即 PSⅡ的完全开放时的荧光产量[21]。本研究表明 UV-B 辐射能够极显著促进甘草叶片光合系统的 $F_0$ 的产量。另外，$F_m$ 是诱导曲线中最高点 P 的相对可变荧光，意味着 $Q_A$ 完全被还原时的荧光产量，此时 $Q_B^{2-}$ 会大量累积[32]，本研究中 $F_m$ 值随着 UV-B 辐射时间延长而逐渐降低，表明能够夺取天线色素捕获的电子的 $Q_A$-向 $Q_B^{2-}$ 转化的效能下降，导致乌拉尔甘草叶片光合机构在电子传递过程中受阻。

另外，乌拉尔甘草 $F_0$、$F_m$ 以及 $F_v/F_m$ 在辐射第 6 天后（曝辐量达 6.22 kJ/m$^2$）都有恢复的趋势，这有可能是植物在受损后启动部分自我修复的结果。有研究表明，光合机构的性能指数（$PI$）能更灵敏地反映光合机构的变化[18]，本研究通过计算和分析经

低剂量 UV-B 辐射后的甘草叶片光合机构的性能指数 $PI_{abs}$ 和 $PI_{total}$ 发现，低剂量 UV-B 辐射下的上述参数变化规律与 $F_v/F_m$ 相似，即 $PI_{abs}$ 和 $PI_{total}$ 随着辐射时间的延长而持续降低，在第 6 天后亦表现出恢复的趋势。所以，UV-B 辐射对甘草叶片光合系统中的某一部分结构造成的伤害是可逆的。此外，还有研究显示电子传递链的 PSⅡ受体侧到 PSⅠ的受体侧之间受损会抑制 $PI_{abs}$ 和 $PI_{total}$[22,25]。由此可见，UV-B 辐射对这一部分的损伤有可能随着时间的延长也会逐渐恢复。

综上所述，乌拉尔甘草叶片在低剂量 UV-B 辐射处理后，其光合机构受到的显著影响主要包括以下几个方面：(1)O-J-I-P 多相动力曲线的特征位点数量的稳定性表明，乌拉尔甘草叶片受 UV-B 辐射的损伤部位未发生在 PSⅡ的供体侧而是受体侧；(2)UV-B 辐射对 $F_v/F_m$ 以及 $F_0$、$F_m$ 的影响结果显示，乌拉尔甘草叶片 PSⅡ的光转化效率下降，受体侧开放程度及电子从 $Q_A$ 传至 $Q_B$ 的能力受阻，并且随着辐射时间的延长其又表现出恢复的趋势，性能指数的变化亦证明了此过程；可见，UV-B 辐射使乌拉尔甘草叶片 PSⅡ受体侧 $Q_A$ 之后途径的光化学反应以及非光化学反应受阻严重，从而影响了光合机构的整体功能。

**致谢**：本研究在论文的完成过程中得到了宁夏大学农学院康建宏教授在叶绿素荧光测定仪器及相关知识的指导，在此表示感谢。

## 参考文献：

[1] JACKMAN C H, FLEMING E L, CHANDRA S, *et al*. Past, present, and future modeled ozone trends with comparisons to observed trends[J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*(1984-2012), 1996, **101**(D22): 28 753-28 767.

[2] SCOTTO J, COTTON G, URBACH F, *et al*. Biologically effective ultraviolet radiation: surface measurements in the United States, 1974 to 1985[J]. *Science*, 1988, **239**(4 841): 762-764.

[3] JANSEN M A K, GABA V, GREENBERG B M. Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation [J]. *Trends in Plant Science*, 1998, **3**(4): 131-135.

[4] TEVINI M, IWANZIK W, THOMA U. Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants[J]. *Planta*, 1981, **153**(4): 388-394.

[5] FLINT S D, JORDAN P W, CALDWELL M M. Plant protective response to enhanced UV-B radiation under field conditions: leaf optical properties and photosynthesis[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1985, **41**(1): 95-99.

[6] LIU L, GITZ D C, MCCLURE J W. Effects of UV-B on flavonoids, ferulic acid, growth and photosynthesis in barley primary leaves[J]. *Physiologia Plantarum*, 1995, **93**(4): 725-733.

[7] 吴 洋，房敏峰，岳 明，等. UV-B 辐射对药用植物次生代谢的影响研究进展[J]. 中国中药杂志，2012，**37**(15)：2 247-2 251.
WU Y, FANG M F, YUE M, *et al*. Advances in influence of UV-B radiation on medicinal plant secondary metabolism[J]. *Journal of Chinese Materia Medica*, 2012, **37**(15): 2 247-2 251.

[8] ASL MARJAN NASSIRI, H H. Review of pharmacological effects of *Glycyrrhiza* sp. and its bioactive compounds[J]. *Phytotherapy Research: PTR*, 2008, **22**(6): 709-724.

[9] AFREEN F, ZOBAYED S M A, KOZAI T. Spectral quality and UV-B stress stimulate glycyrrhizin concentration of *Glycyrrhiza uralensis* in hydroponic and pot system[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, **43**(12): 1 074-1 081.

[10] AFREEN F, ZOBAYED S M A, KOZAI T. Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: response of plant roots to spectral quality of light and UV-B radiation[J]. *Journal of Pineal Research*, 2006, **41**(2): 108-115.

[11] 方 媛，于海宁，程 曦，等. 增强 UV-B 辐射对甘草种子萌发及幼苗形态的影响[J]. 中国农学通报，2010，**26**(2)：122-12.
FANG Y, YU H N, CHENG X, *et al*. Effect of enhanced UV-B radiation on seed germination and seedling morphology of glycyrrhizic[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, **26**(2): 122-126.

[12] 张 琪，王 俊，彭 励，等. 中波紫外线辐射对甘草光合作用及有效成分积累的影响[J]. 农业科学研究，2008，**29**(1)：11-15.
ZHANG Q, WANG J, PENG L, *et al*. Effects of UV-B on photosynthesis and active ingredients accumulation of *Glycyrrhiza uralensis*[J]. *Journal of Agricultural Sciences*, 2008, **29**(1): 11-15.

[13] 李 晓，冯 伟，曾晓春. 叶绿素荧光分析技术及应用进展[J]. 西北植物学报，2006，**26**(10)：2 186-2 196.
LI X, FENG W, ZENG X CH. Advances in chlorophyll fluorescence analysis and its uses[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2006, **26**(10): 2 186-2 196.

[14] 李钦夫，李征明，纪建伟，等. 叶绿素荧光动力学及在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 湖北农业科学，2013，22：5.
LI Q F, LI ZH M, JI J W, *et al*. Applications of chlorophyll fluorescence kinetics in the physiological resistance studies of plant[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2013, 22: 5.

[15] 钱珊珊，侯学文. 植物 UV-B 生理效应的分子机制研究进展[J]. 植物生理学报，2011，(11)：1 039-1 046.
QIAN SH SH, HOU X W. Progress of molecular mechanisms

of plant UV-B physiological effects[J]. *Plant Physiology Journal and Physiology Journal*, 2011, (11): 1 039-1 046.

[16] WANG S, XIE B, YIN L, *et al*. Increased UV-B radiation affects the viability, reactive oxygen species accumulation and antioxidant enzyme activities in maize(*Zea mays* L.) pollen[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2010, **86**(1): 110-116.

[17] 徐德聪，吕芳德，刘小阳，等. 叶绿素荧光测定技术的研究[J]. 安徽农业科学，2007，**35**(35)：11 335-11 337.
XU D C, LÜ F D, LIU X Y, *et al*. Studies on the determination technique of chlorophyll fluorescence[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2007, **35**(35): 11 335-11 337.

[18] 李鹏民，高辉远，RETO J S. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报，2005，**31**(6)：559-566.
LI P M, GAO H Y, RETO J S. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2005, **31**(6): 559-566.

[19] TOTH S Z, SCHANSKER G, GARAB G, *et al*. Photosynthetic electron transport activity in heat-treated barley leaves: the role of internal alternative electron donors to photosystem Ⅱ[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2007, **1 767**(4): 295-305.

[20] STRAUSS A, KR GER G, STRASSER R, *et al*. Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient OJIP[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, **56**(2): 147-157.

[21] STIRBET A. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and photosystem Ⅱ: basics and applications of the OJIP fluorescence transient[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2011, **104**(1): 236-257.

[22] JIANG H X, TANG N, ZHENG J G, *et al*. Antagonistic actions of boron against inhibitory effects of aluminum toxicity on growth, $CO_2$ assimilation, ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of *Citrus grandis* seedlings[J]. *BMC Plant Biology*, 2009, **9**(1): 102.

[23] HU J, JIN L, WANG X, *et al*. Response of photosynthetic systems to salinity stress in the desert cyanobacterium *Scytonema javanicum*[J]. *Advances in Space Research*, 2014, **53**(1): 30-36.

[24] LU C, VONSHAK A. Characterization of PSⅡ photochemistry in salt-adapted cells of cyanobacterium *Spirulina platensis*[J]. *New Phytologist*, 1999, **141**(2): 231-239.

[25] LI Q, CHEN L S, JIANG H X, *et al*. Effects of manganese-excess on $CO_2$ assimilation, ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport of leaves, and antioxidant systems of leaves and roots in *Citrus grandis* seedlings[J]. *BMC Plant Biology*, 2010, **10**(1): 42.

[26] MEHTA P, JAJOO A, MATHUR S, *et al*. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on photosystem Ⅱ in wheat leaves[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, **48**(1): 16-20.

[27] 陈建明，俞晓平，程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报，2006，**18**(1)：51-55.
CHEN J M, YU X P, CHENG J A. The application of chlorophyll fluorescence kinetics in the study of physiological responses of plants to environmental stresses[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2006, **18**(1): 51-55.

[28] BJÖRKMAN O. High-irradiance Stress in Higher Plants and Interaction with Other Stress Factors[M]//Progress in Photosynthesis Research. Springer Netherlands, 1987: 11-18.

[29] GARG A K, KIM J K, OWENS T G, *et al*. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2002, **99**(25): 15 898-15 903.

[30] 郭延平，周慧芬，曾光辉，等. 高温胁迫对柑橘光合速率和光系统Ⅱ活性的影响[J]. 应用生态学报，2003，**14**(6)：867-870.
GUO Y P, ZHOU H F, ZENG G H, *et al*. Effects of high temperature stress on net photosynthetic rate and photosystem Ⅱ activity in *Citrus*[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2003, **14**(6): 867-870.

[31] LIU X, HUANG B. Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bent grass[J]. *Crop Science*, 2000, **40**(2): 503-510.

[32] STRASSERF R J, SRIVASTAVA A. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1995, **61**(1): 32-42.

（编辑：裴阿卫）