

烟草形态和光合生理对减弱 UV-B 辐射的响应^{*}

钟 楚¹ 王 毅² 陈宗瑜^{1**} 董卓娅¹ 颜 侃¹ 简少芬¹

(¹ 云南农业大学农学与生物技术学院, 昆明 650201; ² 红塔集团技术中心, 云南玉溪 653100)

摘 要 在云南较高海拔烟区,通过大棚覆膜减弱 UV-B 辐射,研究了烟草品种 K326 生理成熟期、工艺成熟期和生理成熟向工艺成熟的过渡期形态和光合生理对减弱 UV-B 辐射 (T_1 75.74%、 T_2 70.08%、 T_3 30.39%) 的响应。结果表明:减弱 UV-B 辐射显著增加了 K326 的茎高和节间距,在 T_2 下茎高和节间距较大;与自然环境处理 (CK) 相比, T_1 和 T_2 降低了 K326 的净光合速率、同化能力、水分利用率、内在水分利用率、光合色素和类黄酮含量及比叶重等,但 T_1 各指标大于 T_2 。影响 T_1 和 T_2 净光合速率的因素有气孔因素和非气孔因素,以非气孔因素为主,气孔调节能力较低导致的蒸腾速率增大是造成两处理水分利用率较低的主要原因。 T_3 处理在生理成熟期和过渡期对净光合速率、同化能力、水分利用率、内在水分利用率和光合色素均有一定的促进作用,而比叶重和类黄酮则处于最低水平,工艺成熟期的光合色素降解也较其他处理快。

关键词 减弱 UV-B 辐射 烟草 形态 光合作用

文章编号 1001-9332(2010)09-2358-09 中图分类号 Q945.79 文献标识码 A

Responses of *Nicotiana tabacum* morphology and photosynthetic physiology to reduced ultra-violet-B radiation. ZHONG Chu¹, WANG Yi², CHEN Zong-yu¹, DONG Zhuo-ya¹, YAN Kan¹, JIAN Shao-fen¹ (¹College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; ²Technological Center of Hongta Group, Yuxi 653100, Yunnan, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2010, 21(9): 2358–2366.

Abstract: By the method of canopy film-covering to reduce UV-B radiation, this paper studied the responses of the morphology and photosynthetic physiology of *Nicotiana tabacum* cultivar K326 at its physiological, technical, and physiological-technical transitional maturity stages in high-elevation tobacco-growing area of Yunnan. Three treatments were installed, *i. e.*, reducing 75.74% (T_1), 70.08% (T_2), and 30.39% (T_3) of natural solar UV-B radiation. Reducing UV-B radiation increased the stem height and the internode distance of K326 significantly, with the larger values in T_2 . Comparing with those under natural UV-B radiation condition, the leaf net photosynthetic rate (P_n), assimilation capacity (AC), water use efficiency (WUE), intrinsic water use efficiency (WUE_i), photosynthetic pigments (PP) and flavonoids (FL) contents, and specific leaf mass (SLM) in T_1 and T_2 all decreased, with larger decrement in T_2 . The factors affecting the P_n in T_1 and T_2 were stomatal and non-stomatal, and the latter was the main one. The major reason of the lower WUE in T_1 and T_2 was due to the increase of transpiration rate (T_r) caused by low stomatal regulation capability. In T_3 , the P_n , AC , WUE , WUE_i , and PP increased but the FL and PP decreased to the lowest levels at physiological and transitional maturity stages, and the PP degradation rate was faster at the technical maturity stage.

Key words: reduced UV-B radiation; tobacco; morphology; photosynthesis.

减弱 UV-B 辐射为研究自然环境中 UV-B 辐射水平对植物和生态系统的影响提供了一种较好的方法。两极和高海拔地区是对大气臭氧层衰减导致的

UV-B 辐射增强最为敏感的地区,减弱 UV-B 辐射试验已经证实,两极自然环境下的 UV-B 辐射已经对植物产生了负面影响^[1-2];南美阿根廷中纬度地区生态系统中凋落物的降解也已受到近地表强太阳 UV-B 辐射的影响^[3];在低纬度高原的云南昆明,目前太阳 UV-B 辐射水平已对荞麦生长和生物量的积

^{*} 国家烟草专卖局项目(110200801034)资助。

^{**} 通讯作者。E-mail: zchen191@vip.sohu.com

2010-01-03 收稿,2010-07-01 接受。

累产生了抑制效应^[4];即使在沿海低海拔地区的南京,近地表 UV-B 辐射也已经对小麦产生了一定的胁迫效应^[5].

海拔高度是对近地面太阳 UV-B 辐射有显著影响并造成植物生态适应性发生变化的重要地理因子^[6].高海拔地区植物常年接受强烈的紫外线照射,必然产生许多有效的防御措施,紫外辐射也可能参与了植物的生长代谢及进化过程.云南地处我国西南低纬度高原地区,平均海拔 2000 m 左右,辐射资源丰富.由于气候和地形复杂多变,紫外辐射呈规律的季节性和地带性变化^[7].笔者前期在云南海拔 631.0 ~ 2393.0 m 范围内,分析了随海拔变化的 UV-B 辐射对云南报春花生理特征的影响,发现报春花生理生化特征的变化与 UV-B 辐射存在一定的关系^[8-10].低纬度高原的云贵地区也是我国海拔最高的植烟区,目前普遍认为,海拔高度是影响烟叶化学成分的重要综合性生态因子.在云南和贵州的研究都表明,海拔高度与总糖、还原糖含量呈正相关 ($P<0.05$),与烟碱和总氮含量呈负相关,但最适的海拔高度存在一定差异^[11-12].长期以来,在该地区气候要素和海拔高度对烟草生长和品质的影响及在烟草种植区划的众多研究中,与海拔梯度有显著关系的紫外辐射强度变化对烟草种植,尤其对质量形成可能的影响机理等方面的研究未得到足够重视.

本研究选取云南较高海拔烟草种植最适宜区的通海县为试验点,通过设置不同程度减弱 UV-B 辐射处理,主要从烟草外部形态特征和光合生理两个方面,研究烟草品种 K326 不同生长时期对 UV-B 辐射响应的差异,以期认识 UV-B 辐射在烟草生长发育和光合作用中的作用,完善低纬度高原地区烟草种植生态适应性评价指标体系的建立提供一定的理论参考.

1 材料与方法

1.1 试验地概况与土壤特性

试验在云南省玉溪市通海县 (24°09' N, 102°42' E, 海拔 1805 m) 进行,该地气候温和,雨量充沛,属中亚热带湿润凉冬高原季风气候.烤烟大田主要生长期 (5—8 月) 正值云南地区的雨季,通海县历年和 2009 年 5—8 月主要气候要素平均值见表 1. 试验地为菜地,轻壤土,试验前土壤 pH 值 6.26,有机质 21.03 g · kg⁻¹,碱解氮 229.0 mg · kg⁻¹,速效磷 96.5 mg · kg⁻¹,速效钾 67.2 mg · kg⁻¹.

表 1 通海县烤烟大田生长期历年和 2009 年 5—8 月主要气候因子
Tab.1 Main climatic factors from May to August of previous years and 2009 in tobacco field of Tonghai County

年份 Year	月份 Month	平均气温 Average temperature (℃)	降雨量 Rainfall (mm)	日照时数 Sunshine hours (h)
历年 Previous years	5	19.9	84.0	224.9
	6	19.9	127.5	144.0
	7	20.0	161.7	150.0
	8	19.3	183.2	150.6
2009	5	19.7	43.0	220.0
	6	20.7	229.0	143.0
	7	19.9	115.0	151.0
	8	20.3	106.0	164.0

1.2 试验材料 with 处理

烟草 (*Nicotiana tabacum*) 品种为 K326,包衣种子,漂浮育苗,2009 年 4 月 30 日移栽,大田种植,种植密度 16500 株 · hm⁻². 试验设置 3 个减弱 UV-B 辐射处理,于移栽后 45 d (6 月 15 日) 烟苗进入旺长期后开始处理.每处理搭建长 20 m,宽 5 m,顶部高 2.2 m,边缘高 1.5 m 的大棚,仅顶部和东西两侧 1 m 以上部分盖膜,以利于棚内通风.处理 1 (T₁) 和处理 2 (T₂) 分别覆盖不同厚度的聚乙烯薄膜,处理 3 (T₃) 覆盖麦拉膜 (Mylar, SDI, USA),可以不同程度地减弱 UV-B 辐射.经测定^[13],各处理的平均 UV-B 辐射强度分别为外界的 75.74% (T₁)、70.08% (T₂) 和 30.39% (T₃),即试验期间正午前后太阳 UV-B 辐射强度平均值分别为 0.257、0.238 和 0.103 mW · cm⁻²,各处理光照强度透过率为全光照的 (81% ± 2%).另设一不盖膜处理作为对照 (CK).按优质烟叶生产技术规范对 K326 进行管理,待叶位可辨别后,选取第 12 片 (从下往上数) 有效叶 (具有烘烤价值的叶片) 挂牌标记,测定各项指标.

1.3 测定项目和方法

1.3.1 UV-B 辐射和光照强度观测 自然环境中太阳 UV-B 辐射 (mW · cm⁻²,采用法国产 RADIOMETER 紫外辐射仪,波谱范围 295 ~ 395 nm,中心波长 312 nm) 和光照强度 (lx,采用上海嘉定学联仪表厂生产的 ZDS-10 型自动量程照度计) 逐日观测于 2009 年 5 月 18 日开始,每天 11:30—12:30 在室外空地同步进行,至 8 月 26 日结束.观测时连续记录 5 组值,求其平均值,同时记录当时天气和天空云层状况.各处理的 UV-B 辐射和光照强度透过率 (%) 以晴天一天中 9:30—16:00 每半小时同时测定的各处理棚内烟株顶部和棚外相同高度的 UV-B 辐射和

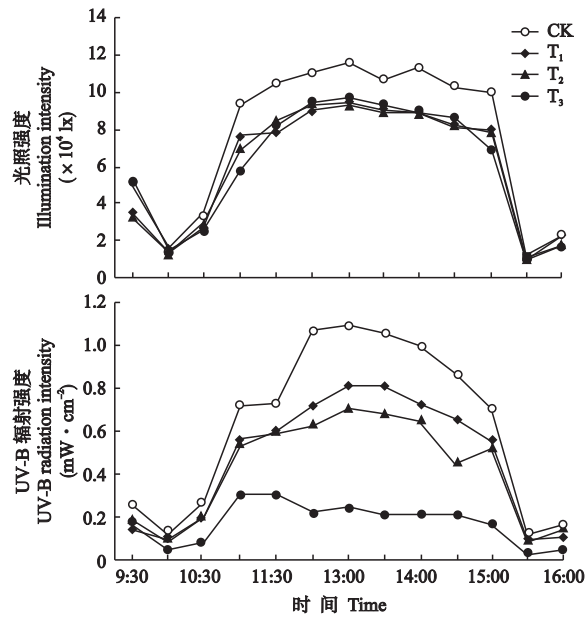


图1 晴天各处理光照强度和UV-B辐射日变化
Fig.1 Diurnal changes of illumination and UV-B radiation intensities of all treatments in sunny day.

光照强度计算的透过率平均值表示(图1)。

1.3.2 农艺性状调查 于打顶后(7月下旬)对各个处理烟株进行农艺性状测定,包括茎高(茎与地表接触处至第18片叶叶柄之间的茎长),茎围(第12片叶叶腋处周长),节间距,第12片叶叶长、叶宽等。参照中国烟草行业标准《烟草农艺性状调查方法》(YC/T 142—1998)^[14]计算叶面积,即叶面积(cm^2)=叶长 \times 叶宽 $\times 0.6345$ 。每处理随机选取有代表性的植株10株进行测定,取平均值。

1.3.3 光合气体交换参数测定 待第12片叶完全展开后,用Li-6400便携式光合作用测定系统(Li-Cor, USA.)分别于采烤前选典型无雨日天气(阴天)于9:00—12:00测定各处理标记叶片的光合气体交换参数,测定时间为2009年8月5日、13日和20日前后,分别代表K326叶片自生理成熟过渡至工艺成熟的3个不同时期,测定参数包括净光合速率($P_n, \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率($T_r, \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度($G_s, \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度($C_i, \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)等。水分利用效率(WUE)= P_n/T_r ;内在水分利用效率(WUE_i)= P_n/G_s ;气孔限制值(L_s)= $1-C_i/C_a$;同化能力(AC)= P_n/C_i ^[15]。测定时,采用开放式气路,光源为Li-6400-02B LED红蓝光源,设置 $PAR=1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,叶室温度 25°C ,气体流量 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,控制叶室空气相对湿度(RH)在 $60\% \sim 70\%$ 。测定时仪

器记录的外界大气 CO_2 浓度(C_a)为 $350 \sim 390 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,各处理(包括CK)空气温度(26 ± 0.5) $^\circ\text{C}$ 。每处理重复测定3~4株,每株记录5组数据,取平均值。

1.3.4 主要生理生化指标测定 取测定光合作用的叶片,用低温保鲜盒保存并带回实验室,用于光合色素、类黄酮及比叶重等的测定。光合色素含量采用无水乙醇-丙酮(1:1, V/V)浸提比色法^[16]测定,在7200-2000型分光光度计上测定浸提液在663、646和470 nm处的光吸收值,计算叶绿素a、b和类胡萝卜素含量,以单位叶面积计($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2}$)。类黄酮含量参考Nogués等^[17]的方法测定,稍作改动:取一定面积的叶片,剪碎后加入5 ml 酸化甲醇(盐酸:甲醇=1:99, V/V),在低温($0^\circ\text{C} \sim 4^\circ\text{C}$)黑暗中浸提24 h,以单位面积叶片300 nm处吸光值表示紫外吸收物质含量($A_{300} \cdot \text{cm}^{-2}$)。比叶重(SLM):避开粗叶脉均匀地在叶片上取一定面积的叶圆片,迅速称鲜质量后在烘箱中 70°C 左右烘干至恒量,称其干物质质量, SLM =干物质量/叶面积。

1.4 数据处理

采用SPSS 17.0 统计分析软件进行数据处理,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)及多重比较(LSD)进行处理间差异显著性检验($\alpha=0.05$),所有数值以平均值 \pm 标准误表示。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射对烟草主要农艺性状的影响

由表2可知,减弱UV-B辐射显著增加了K326茎高和节间距,且随UV-B辐射增强,茎高和节间距先上升后下降,并在 T_2 处理达最大值,此时茎高和节间距分别为92.70和6.61 cm。减弱UV-B辐射处理中,茎高表现为 $T_2>T_1>T_3$,处理间差异不显著,而节间距表现为 $T_2>T_3>T_1$,处理间差异显著。与CK相比, T_1 和 T_2 茎围增大,且 $T_1>T_2$,而 T_3 减小,但处理间差异不显著。处理间叶长、叶宽和叶面积差异也不显著。

2.2 UV-B 辐射对烟草光合作用的影响

2.2.1 净光合速率和同化能力 UV-B辐射对K326的 P_n 有显著影响(图2)。生理成熟期和工艺成熟期减弱UV-B辐射降低了 P_n ,而过渡期 T_1 和 T_2 的 P_n 与CK相比有所下降, T_3 却显著上升。减弱UV-B辐射中,生理成熟期和过渡期 T_3 的 P_n 显著高于 T_1 和 T_2 ,而 T_1 和 T_2 在生理成熟期 P_n 基本一致,过渡期 T_2 略低于 T_1 ,但二者差异不显著。工艺成熟期 T_1 和 T_2 差异较小, T_3 略高,但三者差异不显著。

表 2 UV-B 辐射对烟草主要农艺性状的影响
Tab.2 Effects of UV-B radiation on main agronomical characteristics of tobacco

处理 Treatment	茎高 Stem length (cm)	茎围 Stem girth (cm)	节间距 Internode space (cm)	叶长 Leaf length (cm)	叶宽 Leaf width (cm)	叶面积 Leaf area (cm ²)
CK	75.20±1.33b	7.50±0.15a	4.77±0.15d	68.00±1.48a	22.40±0.87a	972.97±54.39a
T ₁	91.90±1.52a	7.76±0.17a	5.60±0.15c	66.30±1.04a	22.70±0.54a	954.59±26.04a
T ₂	92.70±2.29a	7.70±0.17a	6.61±0.18a	67.10±1.27a	22.90±0.59a	977.00±38.22a
T ₃	87.90±1.72a	7.40±0.15a	6.11±0.15b	66.80±1.38a	22.25±0.82a	946.77±49.39a

同列中不同字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$) Different letters in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 level.

AC 变化与 P_n 一致,生理成熟期减弱 UV-B 辐射降低了 AC,其中 T_1 和 T_2 与 CK 差异显著, T_3 显著高于 T_2 . 过渡期 T_1 和 T_2 的 AC 较低,显著低于 CK 和 T_3 ,而 T_1 和 T_2 之间差异不显著. 工艺成熟期减弱 UV-B 辐射处理 AC 显著低于 CK,但 T_1 、 T_2 和 T_3 之间差异不显著.

2.2.2 气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和气孔限制值 由图 3 可以看出,生理成熟期 UV-B 辐射对 G_s 影响不大,CK 与 T_3 均为 $0.42\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, T_1 和 T_2 则较低. 减弱 UV-B 处理中,随 UV-B 辐射强度降低, G_s 逐渐增加. 过渡期 CK 和 T_2 较低,显著低于 T_1 和 T_3 ,其中 CK 仅为 T_1 和 T_3 的 50%. 工艺成熟期 T_2 的 G_s 最高,达 $0.28\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,其次为 T_3 和 CK, T_1 最低,仅 $0.14\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,与 T_2 差异显著.

生理成熟期 T_1 处理 C_i 降低,而 T_2 和 T_3 变化不大,减弱 UV-B 辐射处理中 T_1 与 T_3 差异显著. 过渡期 CK 的 C_i 大幅下降,只有 $249.1\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,减弱 UV-B 辐射处理 C_i 都有所增加,以 T_1 处理最高,为 $306.9\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,与 CK 差异显著, T_2 和 T_3 差异较小,两者与 T_1 差异显著,而与 CK 差异不显著. 工艺成熟期 CK 的 C_i 仍最低,减弱 UV-B 辐射各处理 C_i 均显著高于 CK,其中 T_2 最高,为 $310.2\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,与 T_1 差异显著.

生理成熟期各处理 L_s 没有显著差异,但过渡期和工艺成熟期减弱 UV-B 辐射各处理 L_s 均显著低于 CK. 过渡期 T_2 和 T_3 的 L_s 较高,与 T_1 差异显著,工艺成熟期 T_1 和 T_3 的 L_s 较高, T_1 与 T_2 差异显著.

2.2.3 蒸腾速率、水分利用效率和内在水分利用效率 由图 3 可知,各处理 T_r 变化与 G_s 相似,生理成熟期减弱 UV-B 辐射处理没有对 T_r 造成显著影响, T_1 和 T_2 的 T_r 反而有所下降,但减弱 UV-B 辐射条件下,随 UV-B 辐射强度的降低, T_r 逐渐上升. 过渡期减弱 UV-B 辐射处理提高了 T_r , T_1 和 T_3 显著高于 CK,而 T_2 与 CK 差异不显著,减弱 UV-B 处理之间差异亦不显著. 工艺成熟期 T_1 和 T_3 的 T_r 与 CK 相比有所降低,但三者差异不显著,而 T_2 显著高于其他处理.

3 个时期减弱 UV-B 辐射均不同程度地降低了 K326 的 WUE . 生理成熟期仅 T_2 的 WUE 与 CK 差异显著,而减弱 UV-B 辐射处理之间差异不显著. 过渡期 T_1 和 T_2 显著低于 T_3 和 CK,而 T_3 与 CK 差异不显著. 工艺成熟期 T_1 和 T_3 与 CK 差异不显著,但三者显著高于 T_2 , T_2 处理的 WUE 不及 CK 和 T_1 的 1/2.

各处理 WUE_i 与 L_s 的变化相似,生理成熟期减弱 UV-B 辐射对 WUE_i 的影响不显著, WUE_i 范围在 $33.24\sim39.88\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,各处理中 T_1 较高. 过渡期减弱 UV-B 辐射显著降低了 WUE_i ,其中 T_2 和 T_3 较高,显著高于 T_1 , T_1 仅为 CK 的 43.7%. 工艺成熟期 CK 仍维持较高的 IWUE, T_1 和 T_3 略低于 CK,差

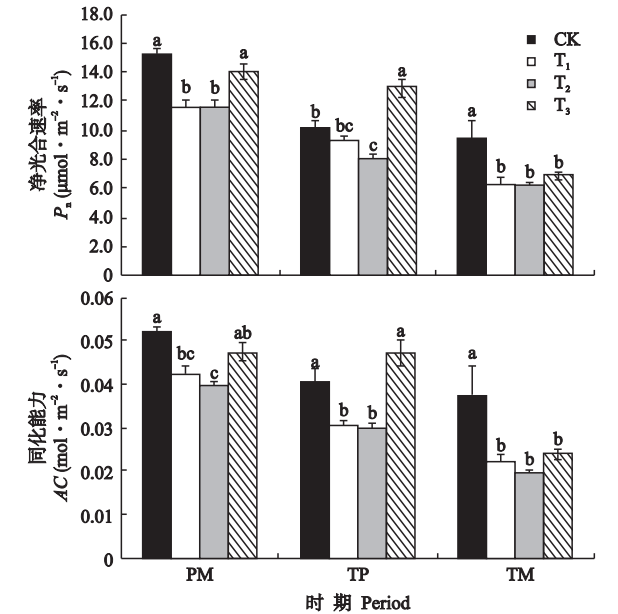


图 2 UV-B 辐射对烟草净光合速率(P_n)和同化能力(AC)的影响
Fig.2 Effects of UV-B radiation on P_n and AC of tobacco.

PM:生理成熟期 Physiological maturity period; TP:过渡期 Transitional period; TM:工艺成熟期 Technical maturity period. 不同字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$) Different letters meant significant difference among treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

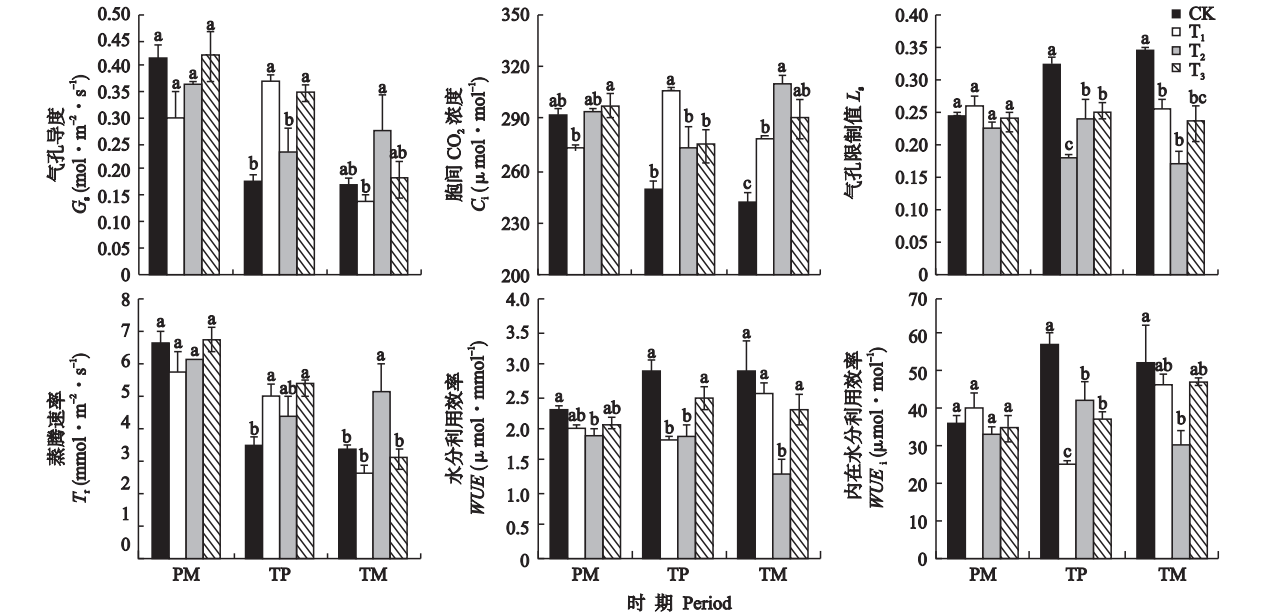


图3 UV-B辐射对烟草气孔导度、胞间CO₂浓度、气孔限制值、蒸腾速率、水分利用效率和内在水分利用效率的影响

Fig.3 Effects of UV-B radiation on stomatal conductance (G_s), intercellular CO₂ concentration (C_i), stomatal limitation value (L_s), transpiration rate (F_r), water use efficiency (WUE), and intrinsic water use efficiency (WUE_i) of tobacco.

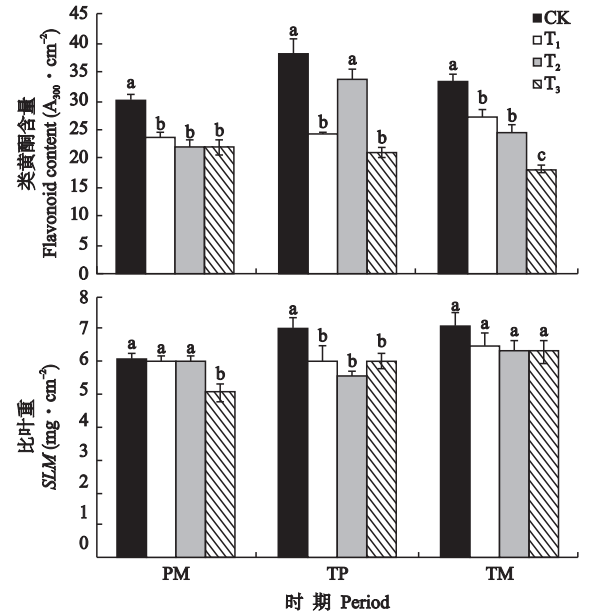


图4 UV-B辐射对烟草类黄酮含量和比叶重的影响

Fig.4 Effects of UV-B radiation on flavonoid content and specific leaf mass (SLM) of tobacco.

异不显著,T₂最低,与CK差异显著,但与T₁和T₃差异不显著。

2.3 UV-B辐射对烟草光合色素含量的影响

处理间光合色素(叶绿素a、b和类胡萝卜素)的差异在不同时期有很大不同(表3)。生理成熟期T₁和T₂叶绿素a、b含量较CK有所降低,且T₁>T₂,而T₃叶绿素a含量高于CK,叶绿素b含量则与CK

相当,但处理间叶绿素a、b含量差异不显著。减弱UV-B辐射处理类胡萝卜素含量都有所降低,其中T₃与CK差异不显著,T₁和T₂显著低于CK。减弱UV-B处理间类胡萝卜素含量表现为T₃>T₁>T₂,但差异不显著。

过渡期减弱UV-B辐射都显著降低了叶绿素a和类胡萝卜素含量,仅T₃叶绿素b含量与CK差异不显著。减弱UV-B辐射处理中,T₃叶绿素a、b含量显著高于T₁和T₂,且T₁>T₂,但二者差异不显著。类胡萝卜素含量表现为T₃>T₁>T₂,处理间差异显著。工艺成熟期各减弱UV-B辐射处理3种光合色素含量均显著低于CK,其中T₂叶绿素a、b含量较高,类胡萝卜素含量较低,但3个处理之间差异不显著。

另外还可以发现,整个测定过程中CK叶绿素a、b含量呈上升—下降趋势,而减弱UV-B辐射后,叶绿素a、b含量随生育时期推后而逐渐下降。生理成熟期—过渡期,T₁和T₂叶绿素含量下降较快,T₁和T₂的叶绿素a含量分别下降了0.455和0.417 mg·dm⁻²,叶绿素b含量分别下降了0.191和0.143 mg·dm⁻²,而T₃叶绿素a、b含量仅分别下降了0.220和0.056 mg·dm⁻²。过渡期—工艺成熟期,T₃叶绿素含量下降相对较快,叶绿素a、b含量分别下降了0.512和0.166 mg·dm⁻²,而T₁叶绿素a、b含量分别下降了0.190和0.056 mg·dm⁻²,T₂叶绿素a含量仅下降了0.021 mg·dm⁻²,叶绿素b含量

表 3 UV-B 辐射对烟草光合色素含量的影响
Tab.3 Effects of UV-B radiation on photosynthetic pigment contents of tobacco

时 期 Period	处理 Treatment	叶绿素 a Chlorophyll a (mg · dm ⁻²)	叶绿素 b Chlorophyll b (mg · dm ⁻²)	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	类胡萝卜素 Carotenoid (mg · dm ⁻²)
生理成熟期 Physiological maturity period	CK	1. 628±0. 050a	0. 562±0. 026a	2. 902±0. 052a	0. 251±0. 005a
	T ₁	1. 623±0. 048a	0. 558±0. 017a	2. 906±0. 030a	0. 217±0. 006b
	T ₂	1. 424±0. 160a	0. 487±0. 063a	2. 936±0. 051a	0. 193±0. 012b
	T ₃	1. 681±0. 163a	0. 563±0. 041a	2. 978±0. 069a	0. 224±0. 015ab
过渡期 Transition period	CK	1. 648±0. 085a	0. 574±0. 046a	2. 886±0. 083a	0. 481±0. 013a
	T ₁	1. 168±0. 081c	0. 397±0. 034b	2. 953±0. 046a	0. 339±0. 018c
	T ₂	1. 007±0. 050c	0. 344±0. 021b	2. 929±0. 055a	0. 280±0. 014d
	T ₃	1. 461±0. 036b	0. 507±0. 010a	2. 885±0. 027a	0. 402±0. 008b
工艺成熟期 Technical maturity period	CK	1. 382±0. 072a	0. 474±0. 036a	2. 925±0. 083a	0. 390±0. 004a
	T ₁	0. 978±0. 036b	0. 341±0. 012b	2. 873±0. 074a	0. 266±0. 009b
	T ₂	0. 986±0. 069b	0. 352±0. 008b	2. 806±0. 213 a	0. 255±0. 014b
	T ₃	0. 949±0. 075b	0. 341±0. 029b	2. 790±0. 025a	0. 269±0. 023b

同列中相同时期不同字母表示差异显著 ($P<0. 05$) Different letters in the same column meant significant difference among treatments in the same period at 0. 05 level.

却稍有上升. 各时期叶绿素 a/b 范围在 2. 79 ~ 2. 98,UV-B 辐射处理对叶绿素 a/b 没有显著影响. 生理成熟期 T₂ 和 T₃ 叶绿素 a/b 较大,过渡期则 T₁ 和 T₂ 较大,工艺成熟期 T₂ 和 T₃ 较小.

2.4 UV-B 辐射对烟草类黄酮含量和比叶重的影响

生理成熟期减弱 UV-B 辐射显著降低了叶片类黄酮含量,而减弱 UV-B 辐射处理之间差异不显著,但随 UV-B 辐射强度增加,类黄酮含量呈下降趋势. 过渡期 T₁ 和 T₃ 与 CK 相比,类黄酮含量显著降低,且 T₁>T₃,而 T₂ 下降不明显且显著高于 T₁ 和 T₃. 工艺成熟期减弱 UV-B 辐射叶片类黄酮含量显著降低,且随 UV-B 辐射强度的减弱,类黄酮含量逐渐下降,T₁ 与 T₂ 差异不显著,而两者与 T₃ 差异显著.

生理成熟期 T₁ 和 T₂ 的 SLM 略低于 CK,差异不显著,而 T₃ 的 SLM 显著低于其他处理. 过渡期减弱 UV-B 辐射后 SLM 均显著低于 CK,而减弱 UV-B 处理间差异不显著,以 T₂ 的 SLM 最低. 工艺成熟期尽管减弱 UV-B 处理 SLM 较 CK 低,但所有处理之间差异都不显著,减弱 UV-B 处理中,随 UV-B 辐射强度降低,SLM 呈下降趋势.

3 讨 论

3.1 减弱 UV-B 辐射对 K326 形态的影响

形态变化是植物对环境变化响应最直观的表现,减弱 UV-B 辐射对植物形态的影响程度与研究地太阳 UV-B 辐射是否已经对植物造成了胁迫效应有关^[2,18]. 株高和节间距是植物受 UV-B 照射后显著变化的两个形态指标^[19]. 本试验结果表明,在减弱一定程度的 UV-B 辐射后,K326 茎高和节间距都

显著增加,说明试验地当前光辐射环境对 K326 的外部形态有强烈的抑制作用. 比较 3 个减弱 UV-B 辐射处理 K326 农艺性状发现,在过低的 UV-B 辐射 (T₃) 下,K326 的茎高和节间距都较低,且在相当于外界环境 70. 08% UV-B 辐射强度 (T₂) 下茎高和节间距最大,表明存在一个对 K326 生长发育较为适合的 UV-B 辐射强度范围.

叶片是植物的主要功能器官,通常较强的 UV-B 辐射导致植物叶面积下降^[2,20]. 但本试验中,K326 叶片长、宽和面积却未受到 UV-B 辐射的显著影响,表明 K326 叶片大小对试验地减弱 UV-B 辐射的响应不敏感. SLM 反映了植物对长期光环境的适应,在强 UV-B 辐射下,增加 SLM 可减少 UV-B 辐射对叶片内部结构的伤害,并改善单位面积的光合作用^[21]. 在自然环境下,K326 拥有最大的 SLM,正是对外界包括 UV-B 辐射在内强烈太阳辐射的一种适应. SLM 增加是叶片厚度和淀粉含量增加的结果,在减弱 UV-B 辐射处理中,过低的 UV-B 辐射 (T₃) 使 SLM 下降较为明显,说明适当强度的 UV-B 辐射能改善叶片结构,提高叶片中的碳分配.

3.2 减弱 UV-B 辐射对 K326 类黄酮和光合色素含量的影响

许多研究已表明,增强 UV-B 辐射使植物叶绿素含量降低,而类胡萝卜素和类黄酮含量普遍增加^[22],减弱 UV-B 辐射则相反. 类黄酮位于叶片的表层细胞中,对 280 ~ 315 nm 的 UV-B 辐射具有强烈的吸收,对过滤 UV-B 辐射,减轻 UV-B 辐射对叶肉细胞及光合机构的伤害有重要作用^[23]. 本研究结果表明,K326 叶片中类黄酮对 UV-B 辐射响应敏

感,对 UV-B 辐射表现出明显的剂量效应,显示了其有效的保护功能。 T_3 处理烟叶始终保持最低的类黄酮含量,表明在此 UV-B 辐射水平下烟叶不需增加类黄酮含量来加强保护,该处理下烟草可能受到 UV-B 辐射的胁迫作用较小或不受 UV-B 辐射胁迫。

减弱 UV-B 辐射后烟叶叶绿素 a、b 含量下降 (T_3 在生理成熟期除外),且在生理成熟期和过渡期, T_1 叶绿素含量大于 T_2 ,这与刘敏等^[24]报道的增强 UV-B 辐射提高烟叶叶绿素含量的结果相似。UV-B 辐射影响叶绿素的合成和降解过程^[25], T_3 叶绿素含量在生理成熟期高于 T_1 和 T_2 ,而工艺成熟期含量最低,说明低强度 UV-B 辐射对叶绿素的合成有促进作用,但同时也会促使叶绿素在工艺成熟阶段快速降解。叶绿素 a、b 对 UV-B 辐射的敏感性通常存在一定差异^[24,26]。本试验中, K326 叶绿素 a、b 在不同 UV-B 辐射下有相同的变化趋势,叶绿素 a/b 则没有显著变化,表明两者对 UV-B 辐射的敏感性较为一致。

类胡萝卜素在强 UV-B 辐射下对保护光合作用不受损伤以及清除体内活性氧有重要作用^[27]。类胡萝卜素对 UV-B 辐射的响应与叶绿素相似,可能也存在着代谢和功能上的差异。生理成熟期和过渡期,处理间类胡萝卜素含量的差异明显,即使相差 5% ($0.019 \text{ mW} \cdot \text{cm}^{-2}$) 左右的 UV-B 辐射 (过渡期 T_1 和 T_2),类胡萝卜素含量差异也达显著水平,说明类胡萝卜素对 UV-B 辐射的变化非常敏感,而且 T_1 类胡萝卜素含量总是大于 T_2 ,表明相对较强的 UV-B 辐射可促进类胡萝卜素的合成以保护叶片不受伤害。

3.3 减弱 UV-B 辐射对 K326 光合作用的影响

UV-B 辐射对植物光合作用的影响与植物的种类及叶龄密切相关^[28-29]。本试验结果表明,3 个减弱 UV-B 辐射处理下 K326 的 P_n 在生理成熟期和过渡期差异显著,而工艺成熟期差异不显著,说明生理成熟期和过渡期是 P_n 对 UV-B 辐射响应的敏感时期。植物 P_n 受植物本身生理特性的影响,影响植物 P_n 的因素可以分为气孔因素和非气孔因素两大类,只有当 P_n 和 C_i 变化方向相同,二者同时减小,且 L_s 增大时,才可以认为 P_n 的下降主要是由 G_s 引起,否则 P_n 的下降要归因于叶肉细胞羧化能力的降低^[30]。分析各时期不同处理 P_n 的主要影响因素可知,生理成熟期 T_1 处理 P_n 的下降主要是气孔因素所致,而 T_2 则是非气孔因素;过渡期 T_1 和 T_2 的 P_n 均受非气孔因素的影响,且 T_1 受影响程度更大;工

艺成熟期 3 个减弱 UV-B 辐射处理的 P_n 均不同程度地受到非气孔因素的影响,其中 T_2 受影响程度更大。AC 可部分地反映叶片的羧化速率^[15],AC 和 P_n 的变化趋势一致,表明羧化速率是 UV-B 辐射影响 K326 P_n 的一个重要方面,与前面对 P_n 影响的气孔和非气孔因素分析结果基本一致。光合色素含量对光合作用有重要影响,各处理光合色素的变化和差异与 P_n 相似,说明光合色素的差异也可能是引起 P_n 不同的一个重要非气孔因素。

3.4 减弱 UV-B 辐射对 K326 水分利用率的影响

WUE 反映了植物碳固定和水分消耗之间的比例,提高 WUE 是植物适应不利环境的一个重要策略。CK 在整个试验过程中都保持较高的 WUE ,表明 K326 对外界环境具有较强的适应能力,而 T_1 和 T_2 的 WUE 始终处于较低水平,说明减弱一定强度的 UV-B 辐射后不利于 K326 WUE 的提高,可能会降低 K326 对环境的适应能力。 WUE 受 P_n 和 T_r 的共同影响,而 P_n 取决于气孔和非气孔因素, T_r 主要取决于气孔因素。本试验发现,不同时期各处理 P_n 和 T_r 对 WUE 产生不同程度的影响。当 G_s 成为水分和气体交换的主导因子时,用 WUE_i 来评价植物的水分利用状况更适宜^[31]。过渡期和工艺成熟期处理间 WUE_i 都存在显著差异,表明在这两个时期 G_s 在控制 K326 叶片与外界环境之间的水、气平衡中起到重要作用。过渡期 T_1 和工艺成熟期 T_2 的 WUE_i 较低与该时期二者气孔的水、气调节能力较差有关,由于 G_s 较大增加了水分的散失,但 P_n 未明显增加,从而导致 WUE 下降明显。

3.5 烟草对 UV-B 辐射适应性阈值范围

通过以上分析可以看出,UV-B 辐射对烟草的作用具有两面性,即高强度 UV-B 辐射抑制烟草生长,促使叶片中物质积累增加,保护功能增强;而低强度的 UV-B 辐射由于胁迫作用解除,使类黄酮含量下降,生长发育受到影响,光合色素合成增加、降解加快;表明在高强度和低强度 UV-B 辐射之间可能存在一个较适合烟草生长及使烟草对 UV-B 辐射的适应性发生变化的范围。尽管 T_3 处理 P_n 和 WUE 较高,但更可能是由于 UV-B 辐射的伤害作用大大减轻,使光合机构能够正常运行。而对 T_1 和 T_2 烟草形态、光合色素、光合作用及类黄酮等多种指标的综合分析可以发现,在此两种 UV-B 辐射条件下,烟草对 UV-B 辐射的适应能力正处于驯化阶段,如生长较好,光合色素和类黄酮含量在 T_1 处理下较高, P_n 和 AC 相差不大或在 T_1 处理下较高, WUE 在生理成

熟期和过渡期二者相差不大,而工艺成熟期 T_1 明显较 T_2 高等. 初步研究表明,在研究地 30.39% ~ 70.08% UV-B 辐射强度之间,存在一个烟草对 UV-B 辐射的适应性发生变化的范围,但烟草能适应的 UV-B 辐射强度范围上限值仍需进一步研究.

参考文献

- [1] Albert KR, Mikkelsenb TN, Ro-Poulsen H. Ambient UV-B radiation decreases photosynthesis in high arctic *Vaccinium uliginosum*. *Physiologia Plantarum*, 2008, **133**: 199–210
- [2] Ruhland CT, Day TA. Effects of ultraviolet-B radiation on leaf elongation, production and phenylpropanoid concentrations of *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* in Antarctica. *Physiologia Plantarum*, 2000, **109**: 244–251
- [3] Pancotto VA, Sala OE, Robson TM, *et al.* Direct and indirect effects of solar ultraviolet-B radiation on long-term decomposition. *Global Change Biology*, 2005, **11**: 1982–1989
- [4] Yao Y, Xuan Z, Li Y, *et al.* Effects of ultraviolet-B radiation on crop growth, development, yield and leaf pigment concentration of tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) under field conditions. *European Journal of Agronomy*, 2006, **25**: 215–222
- [5] He D-L (何都良), Wang C-H (王传海), He Y-H (何雨红), *et al.* The effect of reduction of ultraviolet-B irradiance on the content of flavonoid in leaves of wheat. *Chineses Journal of Agrometeorology* (中国农业气象), 2003, **24**(4): 32–34, 40 (in Chinese)
- [6] Spitaler R, Winkler A, Lins I, *et al.* Altitudinal variation of phenolic contents in flowering heads of *Arnica montana* cv. ARBO: A 3-year comparison. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, **34**: 369–375
- [7] Zhou P (周 平), Chen Z-Y (陈宗瑜). Analysis of the spatial-temporal characteristics of UV-B strength change over the Yunnan Plateau. *Journal of Natural Resources* (自然资源学报), 2008, **23**(3): 487–493 (in Chinese)
- [8] Zi X-N (訾先能), Qiang J-Y (强继业), Chen Z-Y (陈宗瑜), *et al.* Influence of UV-B radiation on the chlorophyll change of *Primula henryi*. *Journal of Agro-Environment Science* (农业环境科学学报), 2006, **25**(3): 587–591 (in Chinese)
- [9] Gu J (古 今), Chang Y-L (常有礼), Zhou P (周平), *et al.* Monthly changes of SOD and POD activities in *Primula* and their relations. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2006, **26**(4): 766–771 (in Chinese)
- [10] Luo L-Q (罗丽琼), Chen Z-Y (陈宗瑜), Zhou P (周平), *et al.* Effects of the low latitude and high elevation region's UV-B radiation on the content of MDA and soluble protein of the *Primula. Guihaia* (广西植物), 2008, **28**(1): 130–135 (in Chinese)
- [11] Wang S-Y (王世英), Lu H (卢 红), Yang J (杨 骥). Effects of different plant altitude on chemical composition of flue-cured tobacco in Qujing districts. *South-west China Journal of Agricultural Sciences* (西南农业学报), 2007, **20**(1): 45–48 (in Chinese)
- [12] Li H-X (李洪勋). Effects of altitude on chemical composition of Guizhou flue-cured tobacco. *Ecology and Environment* (生态环境), 2008, **17**(3): 1170–1172 (in Chinese)
- [13] Ji P (纪 鹏), Wang Y (王 毅), Chen Z-Y (陈宗瑜), *et al.* Response of tobacco leaf photosynthetic parameters to illuminance under attenuated UV-B radiation. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2009, **28**(7): 1218–1223 (in Chinese)
- [14] State Tobacco Monopoly Bureau (国家烟草专卖局). Investigation Method of Tobacco Agronomical Characteristics [EB/OL]. (2010-03-25) [2010-07-01]. <http://wenku.baidu.com/view/719eba360b4c2e3f57276384.html>
- [15] Zhao D, Reddy KR, Kakani VG, *et al.* Leaf and canopy photosynthetic characteristics of cotton (*Gossypium hirsutum*) under elevated CO₂ concentration and UV-B radiation. *Journal of Plant Physiology*, 2004, **161**: 581–590
- [16] Zou Q (邹 琦). Laboratory Manual of Plant Physiology and Biochemistry. Beijing: China Agriculture Press, 1995 (in Chinese)
- [17] Nogués S, Allen DJ, Morison JIL, *et al.* Ultraviolet-B radiation effects on water relations, leaf development, and photosynthesis in droughted pea plants. *Plant Physiology*, 1998, **117**: 173–181
- [18] Dong M (董 铭), Li H-T (李海涛), Liao Y-C (廖迎春), *et al.* Influences of reduced UV-B radiation on growth and endogenesis hormone contents of rice (*Oryza sativa* L.) under field conditions. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2006, **14**(3): 122–125 (in Chinese)
- [19] Qiang W-Y (强维亚), Yang H (杨 晖), Chen T (陈 拓), *et al.* Effect of the combination of cadmium and UV-B radiation on soybean growth. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(4): 679–700 (in Chinese)
- [20] Kakani VG, Reddy KR, Zhao D, *et al.* Effects of ultraviolet-B radiation on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) morphology and anatomy. *Annals of Botany*, 2003, **91**:

817–826

- [21] Shi S-B (师生波), Ben G-Y (贲桂英), Zhao X-Q (赵新全), *et al.* Effects of supplementary UV-B radiation on net photosynthetic rate in the alpine plant *Gentiana straminea*. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2001, **25**(5): 520–524 (in Chinese)
- [22] Smith JL, Burritt D, Bannister P. Shoot dry, chlorophyll and UV-B-absorbing compounds as indicators of a plant's sensitivity to UV-B radiation. *Annals of Botany*, 2000, **86**: 1057–1063
- [23] Awad MA, Wagenmakers PS, Jager A. Effects of light on flavonoid and chlorogenic acid levels in the skin of 'Jonagold' apples. *Scientia Horticulturae*, 2001, **88**: 289–298
- [24] Liu M (刘敏), Li R-G (李荣贵), Fan H (范海), *et al.* Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic pigments and some enzymes in tobacco. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2007, **27**(2): 291–296 (in Chinese)
- [25] Peng Q (彭倩), Zhou Q (周青). Effects of La on leaf chlorophyll biosynthesis and degradation of soybean (*Glycine max*) under ultraviolet-B stress. *Chinese Journal of Agrometeorology* (中国农业气象), 2007, **28**(3): 285–288 (in Chinese)
- [26] Ruhland CT, Xiong FS, Clark WD, *et al.* The influence of ultraviolet-B radiation on growth, hydroxycinnamic acids and flavonoids of *Deschampsia antarctica* during springtime ozone depletion in Antarctica. *Photochemistry and Photobiology*, 2005, **81**: 1086–1093
- [27] Yang Y, Yao Y, He H. Influence of ambient and enhanced ultraviolet-B radiation on the plant growth and physiological properties in two contrasting populations of *Hippophae rhamnoides*. *Journal of Plant Research*, 2008, **121**: 377–385
- [28] Bassman JH, Edwards GE, Robberecht R. Photosynthesis and growth in seedlings of five forest tree species with contrasting leaf anatomy subjected to supplemental UV-B radiation. *Forest Science*, 2003, **49**: 176–187
- [29] Hou F-J (侯扶江), Li G (李广), Ben G-Y (贲桂英). Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on growth, photosynthesis and respiration of *Cucumis sativus* leaves on different positions. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2001, **7**(4): 321–326 (in Chinese)
- [30] Xu D-Q (许大全). Photosynthetic Efficiency. Shanghai: Shanghai Science & Technology Press, 2002 (in Chinese)
- [31] Zhao P (赵平), Sun G-C (孙谷畴), Zeng X-P (曾小平), *et al.* A comparative study on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and diurnal course of leaf gas exchange of two ecotypes of banyan. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2000, **11**(3): 327–332 (in Chinese)

作者简介 钟楚,男,1985年生,硕士研究生.主要从事高原气候生态与植物生理生化研究,发表论文12篇. E-mail: angellsf1987@163.com

责任编辑 张凤丽
