

全日光强下 5 种植物叶片的 UV-B 防护

孙谷畴¹, 张厚华^{1,2}

(1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 通过测定马尾松 (*Pinus massoniana*) 和荷木 (*Schima superba*), 及黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*)、黎蒴 (*Castanopsis fissa*) 和锥树 (*Castanopsis chinensis*) 叶片中甲醇提取物和细胞壁碱性酚类提取物中 UV-B 吸收物质的含量, 以及叶片叶绿素含量和比叶面积, 研究全日光强下植物对 UV-B 的防护策略。结果表明, 在全日光强下植物叶片甲醇提取物的 UV-B 吸收能力较遮阴下的高, 如黎蒴和锥树分别高出 42.6% 和 32.6%, 而马尾松仅高出 4.2%。全日光强下的黄果厚壳桂和荷木叶片细胞壁碱性酚类提取物的 UV-B 吸收能力亦分别比遮阴下的高 35% 和 11.7%, 而马尾松、锥树和黎蒴则较遮阴下的低, 可能这些树种在全日光下细胞壁 UV-B 吸收物质有部分转移到细胞质, 以增强栅栏组织细胞的保护。全日光强下这几种植物叶片的叶绿素含量较遮阴下的低, 但有较高的比叶面积, 这可能有利于减少对光的吸收和对深层组织细胞器的保护。可见不同植物是采取不同的策略来适应增高的 UV-B 辐射。

关键词: 全日光强; 马尾松; 亚热带阔叶树; UV-B 辐射

中图分类号: Q947.8

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2005)01-0013-04

UV-B Screening of the Leaves of Five Tree Species Grown under Full Sunlight

SUN Gu-chou¹, ZHANG Hou-hua^{1,2}

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate School, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: UV-B absorbing capacities of methanol and cell-bound alkali extractable phenolics were measured in leaves of potted one-year-old seedlings of *Pinus massoniana*, *Schima superba*, *Cryptocarya concinna*, *Castanopsis fissa* and *Castanopsis chinensis* to investigate the UV-B protecting strategy in plants exposed to full sunlight. The results indicated that the UV-absorbing capacity of methanolic extracts was higher in plants grown under full sunlight than under shade regime. UV-B absorbing capacity of methanolic extracts in leaves of *C. fissa*, *C. chinensis* and *P. massoniana* under full sunlight was by 42.6%, 32.6% and 4.2% higher than that under shade, respectively. The UV-B absorption of cell wall-bound alkali extractable phenolics in leaves of *C. concinna* and *S. superba* grown under full sunlight was by 35% and 11.7% higher than that under shade, respectively. But it was lower in leaves of *P. massoniana*, *C. chinensis* and *C. fissa* grown under full sunlight than that under shade. It is likely that part of phenolics moved from cell wall into cytoplasm to enhance the protective effect of palisade tissue against UV-B. Besides, *P. massoniana* and the broad-leaved trees had lower chlorophyll content and higher specific leaf area under full sunlight as compared to shading condition, which may have protective role for organelles in inner tissues.

Key words: Full sunlight; *Pinus massoniana*; Subtropical monsoon broad-leaved trees; UV-B radiation

由于同温层臭氧层的消减, 使到达地面的 UV-B 辐射增高^[1]。UV-B 辐射增高对生物体的影响

广受人们关注。近 20 年来有关 UV-B 辐射增高对植物群落影响的研究较多, 如植物通过改变叶表面

收稿日期: 2004-04-05 接受日期: 2004-06-21

基金项目: 广东省自然科学基金团队项目(003031)资助

结构^[2]或生成更多选择性吸收色素如酚类物质等^[3,4]来适应环境。UV-B 吸收物质在叶片不同部位的积累,如叶表皮,叶毛和角质层,使得叶片能选择性地滤过光或 UV-B 辐射,以减少 UV-B 辐射进入叶肉栅栏组织^[5]。植物的这种保护机制受到多种环境因素如光、水分胁迫等的影响,UV-B 辐射吸收物质随植物种类、生活型和叶片发育阶段而变化。木本和多年生植物较草本植物有更高的 UV-B 吸收物质^[6]。研究植物的 UV-B 吸收物质的变化,可了解植物在 UV-B 辐射增强环境下的生理变化。本文选择亚热带季风常绿阔叶林中针叶树马尾松和阔叶树荷木、黄果厚壳桂、藜蒴和锥树为材料,研究全日光强下叶片 UV-B 吸收物质、叶绿素含量和比叶面积的变化,以阐明在全球变化和 UV-B 辐射增高趋势下植物对环境变化的响应,为植物保护、林业管理提供一些科学依据。

1 材料和方法

材料和处理 选取马尾松(*Pinus massoniana*)和荷木(*Schima superba*),及黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、藜蒴(*Castanopsis fissa*)和锥树(*Castanopsis chinensis*)幼苗,苗龄 1 a,株高 20–30 cm。将它们分别栽种在盛有田土的塑料盆中,置于中国科学院华南植物园试验地,每盆 1 株。在 6–7 月,将植株分为两组,每组 3–4 株,一组植株在全日光强下生长,日平均 UV-B 辐射(297 nm)强度为 16.5–20 kJ m⁻²;另一组用黑色塑料网覆盖,光强约为全日光强的 16%–20%,UV-B 辐射强度 <4 kJ m⁻²。植株在两种光强下生长 30 d 后取样测定。

甲醇提取物制备 按 Schnitzler 等^[7]的方法。取植株顶部以下第三片叶各 100 mg,放入液氮中磨碎,加入 2 ml 甲醇,在暗处提取 30 min。提取液经 15 000×g 离心 5 min,收集沉淀物。然后向沉淀物加入 1 ml 硫酸十二烷基酯钠(w/v, 38%),静置 20 min,经 15 000×g 离心 15 min 收集沉淀物,然后加入氯仿/甲醇(1:1,v/v),静置 20 min 后再经 15 000×g 离心 15 min 离心收集沉淀物,用丙酮洗涤两次,真空干燥后置于低温下贮存。

细胞壁碱性酚类提取物制备 按 Strack 等^[8]的方法。称取 1 mg 叶片粗细胞壁物质,加入 0.5 ml 1 mol/L NaOH 溶液,放置室温下暗处水解 16 h,经 15 000×g 离心 15 min 收集水解液,用 H₃PO₄ 调至

pH2 左右。取上层清液 0.2 ml 与 1 ml 1.5 mol/L 甲酸混合,经 15 000×g 离心 15 min 收集上清液。

UV-B 吸收能力测定 甲醇提取液和细胞壁碱性酚类提取物分别以甲醇和甲酸稀释后用 Cainbds 25 紫外/可见分光光度计(Perkin Elmer)进行 200–400 nm 吸收光谱扫描,测量 280–320 nm 区的总吸收。以 1 mg 叶在 280–320 nm 的总吸收面积表示吸收 UV-B 能力(A_{280–320 nm} mg⁻¹)。

叶绿素含量测定 根据 Arnon^[9]方法测定。

比叶面积测定 以 Li-3000 型叶面积仪测定叶面积,然后在 50–60℃ 下烘至恒重,计算其单位叶面积干重(SLA)。

统计分析 每组数据以平均值±标准误差(SD)表示,每实验 3 次重复。数据进行变量分析(ANOVA),在确定 F 值下以 0.05 水平为最小显著性差异(LSD)。

2 结果

2.1 醇溶性 UV-B 吸收物质

图 1 表明生长在遮阴和全日光强下植物叶片甲醇提取液在 280–320 nm 下的总吸收不同。

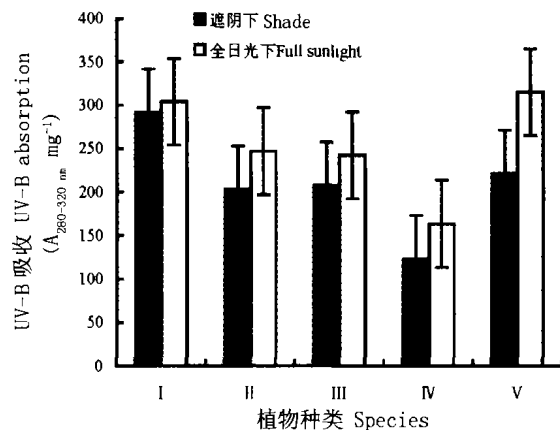


图 1 5 种植物叶片甲醇提取物的 UV-B 吸收能力

Fig. 1 UV-B absorption (A_{280–320 nm} mg⁻¹) of methanolic extracts from leaves of five tree species grown under shade and sunlight

I 马尾松 *Pinus massoniana*; II 荷木 *Schima superba*; III 黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna*; IV 藜蒴 *Castanopsis fissa*; V 锥树 *Castanopsis chinensis*.

从图 1 可见,生长在全日光强下的马尾松针叶和荷木叶片甲醇提取液的 UV-B 吸收能力分别较遮阴下的高 4.2% 和 21.7%, 而黄果厚壳桂、锥树和藜蒴叶片分别比遮阴下的高 17.0%、32.6% 和 42.6%, 生长在全日光强下的阔叶树种叶片的 UV-B

吸收能力较马尾松增高的幅度大。这说明在较高UV-B辐射的全日光下植物是通过增高叶片的UV-B吸收物质来减缓可能受到的UV-B辐射损害。

2.2 细胞壁的碱性酚类提取物

图2表明生长在遮阴和全日光强下植物叶片细胞壁碱性酚类提取物在280–320 nm下的总吸收。

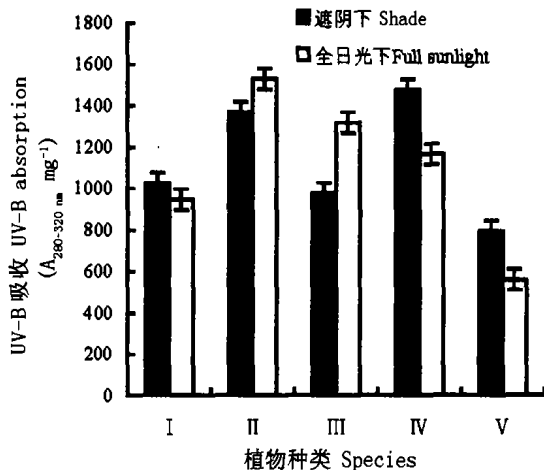


图2 5种植物叶片细胞壁碱性酚类提取物的UV-B吸收能力
Fig. 2 UV-B absorption ($A_{280-320\text{nm}}$, mg^{-1}) of cell wall-bound alkali extractable phenolics from leaves of five tree species grown under shade and sunlight (For tree species see Figure 1.)

全日光强下马尾松叶片的细胞壁碱性酚类提取物在280–320 nm的总吸收较遮阴下降低了7.7%，而荷木叶片则上升11.7%。全日光强下的黄果厚壳桂叶片细胞壁碱性酚类提取物对UV-B吸收增高35%，而锥树和藜蒴则分别下降了21.0%和29.7%。表明生长在较高UV-B辐射的全日光强下的一些植物如荷木和黄果厚壳桂是通过提高叶片

细胞壁碱性酚类提取物的含量来抵御UV-B辐射，而另一些植物如马尾松、锥树和藜蒴，则主要是通过提高醇溶性UV-B吸收物质含量来抵御UV-B辐射。

2.3 植物的叶特性变化

从表1可见，遮阴下的马尾松针叶叶绿素含量较全日光强下的高26.6%，达到差异极显著($p < 0.01$)，生长于全日光强下的锥树叶片叶绿素含量与遮阴下的没有显著差异($p > 0.05$)，黄果厚壳桂和藜蒴叶片叶绿素含量提高了9.6%–39.1%，达显著差异水平($p < 0.05$)。这表明遮阴下植物通过提高叶片叶绿素含量来增加对光的吸收。遮阴下植物叶片的比叶面积(Specific leaf area, SLA)明显较全日光强下的低，均达到显著和极显著水平($p < 0.05$ 或 0.01)。生长在全日光强下的荷木叶片的叶绿素含量比遮阴下的略低($p < 0.05$)，但其SLA则显著高于遮阴下的($p < 0.01$)。

3 讨论

亚热带季风常绿阔叶和针叶树种叶片在全日光强和部分遮阴下有着不同的UV-B吸收能力(图1和图2)。全日光强下叶片的甲醇提取物对UV-B吸收增强，显示全日光下植物叶片可通过积累醇溶性UV-B吸收物质来保护活跃的细胞和细胞器，以免受UV-B辐射的影响。这与前人的研究结果一致。Liakoura等报道地中海地区生长在全日光强下的常绿硬叶树 *Quercus coccifera* 等几种树种叶片的UV-B吸收能力($A_{310\text{nm}}$)较遮阴下的高，认为全日光强下UV-B诱导叶片黄酮醇的合成，这些物质在叶内的积累使得叶片增高对UV-B辐射的耐受

表1 植物叶片的叶绿素含量和比叶面积

Table 1 The chlorophyll content and specific leaf (SLA) area in leaves of five tree species grown under shade and sunlight

植物种类 Species	叶绿素含量 Chlorophyll content (mg g^{-1})		比叶面积 SLA (g m^{-2})	
	遮阴下 Shade	全日光下 Full sunlight	遮阴下 Shade	全日光下 Full sunlight
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1.71±0.21 ^{***}	1.35±0.32 ^{**}	ND	ND
荷木 <i>Schima superba</i>	2.33±0.43 [*]	2.16±0.39 [*]	52.4±7.6 ^{**}	69.3±4.6 ^{**}
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	2.62±0.56 [*]	2.39±0.41 [*]	66.1±14.7 [*]	77.0±2.1 [*]
锥树 <i>Castanopsis chinensis</i>	2.38±0.17	1.71±0.16	47.4±9.8 ^{**}	54.1±4.4 ^{**}
藜蒴 <i>Castanopsis fissa</i>	2.68±0.31 [*]	2.32±0.35 [*]	54.1±4.6 ^{**}	69.4±3.1 ^{**}

ND表示未测定 Not determined; SLA= Specific leaf area; **和*分别表示在0.01和0.05水平差异极显著和显著 ** and

* represent significant difference at 0.01 and 0.05 levels, respectively.

力^[10]。不同植物叶片甲醇提取物中 UV-B 吸收物质的含量也有差异,全日光强下荷木叶片的甲醇提取物的 UV-B 吸收物质的增幅较马尾松的高,表明不同物种对 UV-B 辐射响应的可塑性与专一性不同。

全日光强下的一些树种如荷木和黄果厚壳桂叶片的细胞壁碱性酚类提取物亦增高,显示这些树种是通过提高叶片碱性酚类提取物的 UV-B 吸收物质来抵御较高的 UV-B 辐射,以减少其损害。而马尾松、锥树和藜蒴叶片的细胞壁碱性酚类提取物降低,可能在全日光强下这些树种叶片合成的细胞壁酚类部分转移到细胞质中,而这些物质分布在栅栏组织可能更有利于保护植物光合器官和活跃的细胞部分。Day^[11]报道在 UV-B 增高环境中生长的越桔 (*Vaccinium vitis-idaea*) 叶片表皮细胞的酚类物质转移到栅栏组织细胞,认为这是除叶片甲醇提取物和结合细胞壁 UV-B 吸收物质增高外,酚类物质的转移亦是植物自身屏蔽 UV-B 辐射的一种策略。Semerdjieva 等^[2]曾经观察到落叶树种叶片的结合细胞壁酚类物质的 UV-B 吸收较常绿树叶片低,认为落叶树叶片酚类物质的转移是一种常见的现象。

全日光强下植物的叶绿素含量较遮阴下的低,这可能是遮阴下植物叶片需要合成更多的叶绿素进行光合作用,以维持生长。A-H-Mackerness 等^[12]报道 UV-B 辐射抑制拟南芥一些酶基因的表达,也可能抑制叶绿素合成,从而减少叶片中叶绿素含量。*Arbutus andrachne* 在全日光强下的枝条叶片叶绿素含量和叶绿素 a/b 较荫生的枝条低^[13],而另一些植物如白车轴草 (*Trifolium repens*) 在 UV-B 增高下叶绿素含量并没有明显改变,这可能是植物叶片对 UV-B 的响应不同造成的^[13]。

从本实验结果可见,在全球变化和 UV-B 辐射增高下,亚热带季风常绿阔叶林幼树暴露在全日光较高 UV-B 辐射下,一些植物,如黄果厚壳桂等能增高其叶片的 UV-B 吸收物质,发展不同的保护机制来保护自身和维持生长。但利用叶片甲醇提取物的 UV-B 吸收来估计叶片 UV-B 吸收物质浓度不能反映这些物质在叶片组织的分布状况,同时可能由于 pH 和溶剂极性,植物体外吸收光谱也可能不能完全反映植物体内的吸收^[11]。要弄清楚植物如何利用酚类物质来保护自身免受 UV-B 胁迫的全过程仍有待进一步研究。

参考文献

- [1] Mckenzie R, Conner B, Bodeker G. Increased summertime UV radiation in New Zealand in response to ozone loss [J]. *Science*, 1999, 285:1709-1711.
- [2] Semerdjieva S I, Phoenix G K, Hares D, et al. Surface morphology, leaf and cuticle thickness of four dwarf shrubs from a sub-Arctic heath following long-term exposure to enhanced leaves of UV-B [J]. *Physiol Plant*, 2003, 117:289-294.
- [3] Bornman J F. Localization and functional significance of flavonoids and related compounds [A]. In: Rozema J. Stratospheric Ozone Depletion: the Effects of Enhanced UV-B Radiation on Terrestrial Ecosystems [C]. The Netherlands: Backhays Publishers, Leiden, 1999. 59-64.
- [4] Wagner H, Gilbert M, Wilhelm C. Longitudinal leaf gradients of UV-absorbing screening pigments in barley (*Hordeum vulgare*) [J]. *Physiol Plant*, 2003, 117:383-391.
- [5] Karabourniotis G, Bomman J F. Penetration of UV-A, UV-B and blue light through the leaf trichome layers of two xeromorphic plants, olive and oak, measured by optical fibre microprobes [J]. *Physiol Plant*, 1999, 115:655-661.
- [6] Meijkamp B, Aerts R, Vandestaaij J, et al. Effects of UV-B on secondary metabolism in plants [A]. In: Rozema J. Stratospheric Ozone Depletion: the Effects of Enhanced UV-B Radiation on Terrestrial Ecosystems [C]. The Netherlands: Backhays Publishers, Leiden, 1999. 65-69.
- [7] Schnitzler J P, Jungblut T P, Heller W, et al. Tissue localization of UV-B screening pigments and of chalcone synthase mRNA in needles of Scots pine seedlings [J]. *New Phytol*, 1996, 132:247-258.
- [8] Strack D, Heilmann J, Momben M, et al. Cell wall conjugated phenolics from coniferae leaves [J]. *Phytochemistry*, 1988, 27: 3517-3521.
- [9] Aron D I. Copper enzyme in isolated chloroplasts, polyphenol-oxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiol*, 1949, 24:1-15.
- [10] Liakoura V, Bornman J F, Karabourniotis G. The ability of abaxial and adaxial epidermis of sun and shade leaves to attenuate UV-A and UV-B radiation in relation to the UV absorbing capacity of the whole leaf methanolic extracts [J]. *Physiol Plant*, 2003, 117:33-34.
- [11] Day T A. Relating UV-B radiation screening effectiveness of foliage to absorbing compounds concentration and anatomical characteristics in diverse group of plants [J]. *Oecologia*, 1993, 95: 542-550.
- [12] A-H-Mackerness S, Surplus S L, Blake P, et al. Ultraviolet-B-induced stress and changes in gene expression in *Arabidopsis thaliana*: role of signaling pathway controlled by jasmonic acid, ethylene and reactive oxygen species [J]. *Plant Cell Envir*, 1999, 22:1413-1423.
- [13] Hofmann R W, Campbell B D, Bloor S J, et al. Response to UV-B radiation in *Trifolium repens* L. — Physiological links to plant productivity and water availability [J]. *Plant Cell Envir*, 2003, 26: 663-672.