

· 研究报告 ·

UV-B对设施桃叶片光合功能及叶绿体超微结构的影响

李晨[†], 刘建廷[†], 樊永信, 赵雪惠, 肖伟, 陈修德, 付喜玲, 李玲^{*}, 李冬梅^{*}

山东农业大学园艺科学与工程学院/作物生物学国家重点实验室/山东果蔬优质高效生产协同创新中心, 泰安 271018

摘要 对温室栽培的油桃中油5号(*Prunus persica* var. *nectarina* cv. 'Zhongyou5')适量补充UV-B, 分析其对桃叶片光合功能及叶绿体超微结构的影响。结果表明, UV-B处理下各色素含量均有不同程度的增加, 其中叶绿素b的含量和净光合速率(P_n)提升幅度较大。相较于未补充UV-B的桃树(对照), UV-B处理的 F_v/F_m 无显著变化, F_v/F_m '比值、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(qN)以及PSII实际光化学量子效率(Φ_{PSII})均有显著或极显著升高。透射电镜结果显示, UV-B处理下叶绿体基质片层空隙小, 堆叠紧密, 叶绿体外膜边缘清晰。可见, 温室内适量补充UV-B可快速改善叶片叶绿体的超微结构, 提升叶绿素分子捕获光能及向PSII传递的能力, 增大PSII反应中心的开放程度, 提高实际光能转化效率和PSII电子传递量子效率, 提高叶片的光合功能。该研究为设施果树光合性能改善和UV-B合理利用提供了理论依据。

关键词 设施桃, UV-B, 叶绿体超微结构, 光合性能, 光系统(PS)

李晨, 刘建廷, 樊永信, 赵雪惠, 肖伟, 陈修德, 付喜玲, 李玲, 李冬梅 (2022). UV-B对设施桃叶片光合功能及叶绿体超微结构的影响. 植物学报 57, 434–443.

果树设施栽培是指利用温室和塑料大棚等设施, 人为地改变或控制果树生长发育的环境条件, 以达到人工调节果品生产目标的一种栽培模式, 可为人们提供淡季或反季水果, 是果树栽培的重要方式, 也是国家“菜篮子”工程的重要组成部分。但目前不足之处在于其创造的环境与露天自然栽培环境存在很大差异, 特别是覆盖的棚膜或板材阻隔了部分紫外线B (UV-B), 改变了光质环境, 易造成植株叶片大而薄, 颜色淡绿、树体或枝条徒长、光合性能弱化和果实品质降低(陈登举等, 2013; Li et al., 2017; 李冬梅等, 2018)。光合作用作为地球上最大规模的碳素同化作用, 几乎为所有生命活动提供了有机物、能量和氧气, 是植株生长发育的基础。本实验室的前期研究发现, 设施内UV-B弱化是影响叶片光合性能及同化物积累的重要因素之一(李冬梅等, 2018)。分析设施条件下适量补充UV-B对桃叶片光合功能及叶绿体超微结构等的影响, 对提高设施果树光合性能和合理利用UV-B具有重要的理论意义和应用价值。

UV-B的波长为280–320 nm, 穿透力中等, 能量相对较高, 由于蛋白质和脂类等多种物质在此波段有吸收峰, 易导致蛋白质结构发生改变、DNA损伤和细胞膜通透性增强, 使活性氧增加及光合作用能力降低等, 故之前的研究大多认为增强UV-B辐射对植物的生长弊大于利, 对生态环境也会产生不良影响(Bowman, 1988; Rowland, 2006; McKenzie et al., 2011; Li et al., 2017)。但越来越多研究显示, UV-B对植物的效应具有双重性, 高强度时是胁迫因子, 低强度时则为调控因子(Frohnmeyer and Staiger, 2003)。植物通过调控体内基因的表达、生理生化代谢以及生长发育的变化来适应和抵御UV-B辐射, 甚至对于UV-B较为缺乏的植物, 适量补充UV-B反而有利于植株的生长发育(Dwivedi et al., 2015)。

UV-B对不同果树的影响也不尽相同, 阈值也并不固定, 会依据其辐照剂量、辐照时间以及作物的种类和发育期等的不同而有所变化(Hengari et al., 2014)。位于叶绿体中的光合色素(主要是叶绿素)、

收稿日期: 2021-08-16; 接受日期: 2021-11-17

基金项目: 国家自然科学基金(No.31601706)和山东省自然科学基金(No.ZR2016CM09)

[†] 共同第一作者。

^{*} 通讯作者。E-mail: liling217@sdau.edu.cn; dmli2002@sdau.edu.cn

PSII和PSI在光合作用中串联发挥作用, 并受环境中UV-B的影响。本实验以日光温室内生长的桃树为试材, 研究叶片光合色素、光合参数、叶绿素荧光及叶绿体的超微结构对UV-B的响应, 旨在揭示弱UV-B环境下补充适当剂量的UV-B对光合性能产生的影响并分析其可能的原因, 为设施果树光合性能的改善和UV-B的合理利用提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 实验材料和实验设计

实验材料为七年生日光温室油桃中油5号(*Prunus persica* (L.) Batsch var. *nectarina* cv. 'Zhongyou5')。采用本实验室研发的“细柱形”专利技术进行修剪与管理。12月中旬扣棚升温, 1月底至2月初始花, 2月上旬盛花, 5月初果实成熟。实验用株为南北行向, 每行9株, 一行补充UV-B, 另一行自然生长(对照)。

实验设计: 开花后7天起至果实采摘前, 采用297 nm、40 J·s⁻¹的UV-B灯管(南京卡知电子科技有限公司)进行补光处理, 补光剂量为前期研究筛选出的1.44 KJ·m⁻²·d⁻¹(陈修德, 2009; Li et al., 2017)。将UV-B灯管悬挂在植株上方约50 cm处, 通过电子自动控制装置控制开/关时间, 每天上午8:30–9:30照射1小时, 阴雨天和下雪天停止照射。用UV-B型单通道辐照计(北京师范大学光电仪器厂生产)检测到距离灯管80–120 cm处的辐射剂量约为1.44 KJ·m⁻²·d⁻¹, 符合之前筛选的剂量, 故将取样高度范围确定在约100 cm, 对该范围内的功能叶(以树体外围一年生枝的生长点为起始点, 倒数第6–8片叶)进行取样(李晨等, 2019)。为充分考查相关指标对UV-B的响应, 将取样的时间范围设定为UV-B处理时间前后各延长0.5小时, 即从8:00开始到10:00每间隔半小时取样1次或测定1次, 以相同设施条件下未进行UV-B照射的桃树为对照, 实验设3次生物学重复。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 电导率测定

将新鲜的功能叶片用去离子水清洗2次, 吸干表面水分后用打孔器打成均匀的叶圆片, 每个处理均称取0.3 g, 置于50 mL洁净的离心管中。略微振荡使叶圆片分开, 抽气3次, 每次20分钟。然后室温静置3–4小

时, 摇匀后用电导率仪(上海雷磁公司)测定初始电导率(S₁)。测定结束后, 将离心管封口, 沸水浴10分钟, 待温度冷却至室温后, 平衡10分钟, 充分晃动摇匀, 测定最终电导率(S₂), 同时测定蒸馏水空白电导值(S₀)。相对电导率(relative conductivity, REC)的计算公式为: $REC = (S_1 - S_0) / (S_2 - S_0) \times 100\%$ 。实验设3次生物学重复, 取平均值。

1.2.2 抗氧化酶活性、可溶性蛋白和丙二醛含量测定

超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性测定采用NBT光还原法; 过氧化氢酶(catalase, CAT)活性测定采用紫外吸收法; 过氧化物酶(peroxidase, POD)的活性测定采用愈创木酚法(孙群和胡景江, 2006)。可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝G-250染色法(孙群和胡景江, 2006); 丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量测定参照郝再彬等(2004)的方法。实验设3次重复, 取平均值。

1.2.3 叶片光合色素含量测定

采用分光光度法测定叶片光合色素含量。取枝条中部功能叶, 充分清洗后用打孔器在叶脉间将叶片打成叶圆片, 称取0.2 g叶圆片放入试管中, 加入20 mL 95%乙醇浸泡, 用铝箔纸包住试管, 黑暗处理24–36小时至叶片发白。吸取1 mL浸泡液于比色皿中, 用分光光度计在波长663、646和470 nm下测定吸光值, 如浓度过大可适当稀释, 以95%乙醇为空白对照。实验设3次重复, 取平均值。

1.2.4 光合参数测定

采用CIRAS-3型便携式光合仪(PP-Systems, 美国), 选取离灯管约100 cm、树冠外围与受光方向一致且完全铺展的功能叶进行活体测定。在开花后76天(此时果实处于成熟期)晴朗上午的8:00–10:00进行测定, 测定的光合参数包括胞间CO₂浓度(C_i)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和净光合速率(P_n)。实验设3次重复, 取平均值。

1.2.5 叶绿素荧光动力学参数测定

采用FMS-2型便携式脉冲调制式荧光仪(Hansatech公司, 英国)测定叶绿素荧光动力学参数。功能叶选定方法和测定时间同光合参数的测定。夹上金属片使叶

片充分暗反应20分钟后, 测量暗反应下叶片的最小荧光(F_o)和最大荧光(F_m)值; 测定光反应下叶片的稳态荧光(F_s)、最大荧光(F_m')和 F_o' , 计算PSII的原初光能转化效率($F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m$)、PSII的实际光能转化效率($F_v'/F_m'=(F_m'-F_o')/F_m'$)、光化学猝灭系数($qP=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_o')$)、非光化学猝灭系数($qN=(F_m-F_m')/(F_m-F_o')$)和PSII电子传递量子效率($\Phi_{PSII}=(F_m'-F_s)/F_m'$)。实验设3次重复, 取平均值。

1.2.6 叶绿体超微结构观察

采用透射电镜对叶绿体超微结构进行观察。取大小为1–2 mm²的新鲜桃叶片, 立即放入装有3.5%戊二醛固定液的西林瓶中, 密封抽真空, 使样品沉入固定液液面下方, 4°C条件下固定6小时; 用1%锇酸进行二次固定; 梯度乙醇(10%–70%)脱水, Epon812树脂浸透、包埋; 使用LKB-V超薄切片机切片。用醋酸双氧

铀和柠檬酸铅进行双重染色, 最后用JEOL-1200EX TEM (JEOL, Tokyo, Japan)透射电镜观察并拍照。

1.3 数据分析

使用Microsoft Office Excel 2012软件进行数据处理, 采用Graphpad Prism 8.3.0软件作图, 使用IBM SP-SS Statistics 21软件对数据进行差异显著性分析($P<0.05$)。

2 结果与讨论

2.1 UV-B对叶片伤害性鉴定

2.1.1 UV-B对叶片抗氧化酶活性及可溶性蛋白含量的影响

为确保添加的UV-B剂量合适, 首先对UV-B辐照下的叶片进行抗性鉴定及伤害性鉴定。

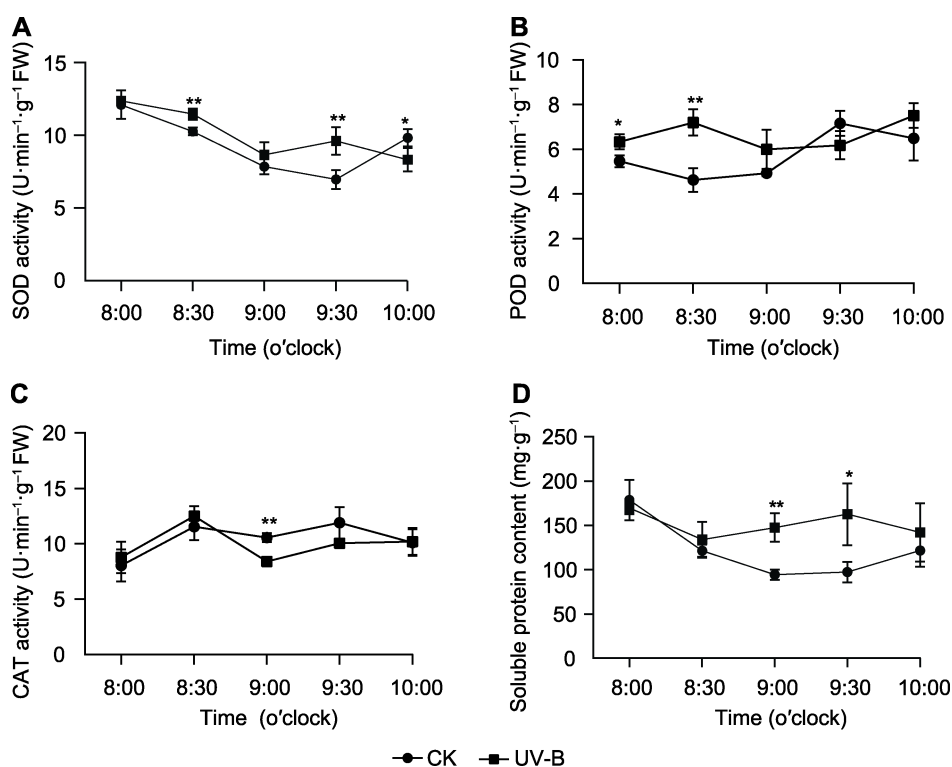


图1 UV-B处理对桃叶片保护酶活性及可溶性蛋白含量的影响

(A) SOD活性; (B) POD活性; (C) CAT活性; (D) 可溶性蛋白含量。SOD: 超氧化物歧化酶; POD: 过氧化物酶; CAT: 过氧化氢酶。
* $P<0.05$; ** $P<0.01$

Figure 1 The effects of UV-B treatment on protective enzyme activity and soluble protein content in peach leaves (A) SOD activity; (B) POD activity; (C) CAT activity; (D) Soluble protein content. SOD: Superoxide dismutase; POD: Peroxidase; CAT: Catalase. * $P<0.05$; ** $P<0.01$

SOD是存在于生物体内的一类非常典型的抗氧化金属酶,可有效清除超氧阴离子自由基。本实验结果显示,在UV-B处理期间(8:30–9:30),UV-B处理组的SOD活性极显著高于CK组(图1A),处理结束后即逐渐下降。POD活性在处理起始时段(8:30)极显著高于对照组,处理后期及结束后虽与CK组均有波动但无显著差异(图1B)。CAT活性在UV-B处理期间总体呈先下降后上升趋势(图1C)。处理开始时(8:30),处理组和对照组的CAT活性均出现下降;到9:00时UV-B处理组的活性($8.4 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)极显著低于CK组($10.55 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$),之后至处理结束2组均呈上升趋势,且最终数值趋于一致。UV-B处理组的可溶性蛋白含量在开始时(8:00)与CK基本一致,后呈现先小幅下降后上升,CK组则呈现先大幅下降后缓慢上升。处理开始后半小时(9:00),UV-B处理组的可溶性蛋白含量($147.65 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)极显著高于CK组($94.39 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$);处理结束时(9:30),UV-B处理组($162.72 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)显著高于CK组($97.26 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)。

2.1.2 UV-B对叶片丙二醛含量和电导率的影响

本研究结果显示,UV-B处理组的MDA含量在9:30之前略高于CK组,处理结束时(10:00),CK组的MDA含量超过UV-B处理组,但差异均不显著(图2A),可见所补充的UV-B剂量对桃树叶片细胞膜基本未产生伤害。此外,在补充UV-B的时间段内,UV-B处理组和CK组的桃叶片电导率均介于10%–25%之间(图2B),

为正常水平,也说明本实验所补充的UV-B剂量适宜。

2.2 UV-B对叶片光合性能的影响

2.2.1 UV-B对叶片光合色素的影响

UV-B处理组和CK组的叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量均稳中有升,表现出较高的一致性(图3)。UV-B处理组的叶绿素a和类胡萝卜素含量在辐照期间一直略高于CK组,但均差异不显著(图3A, C);叶绿素b含量(图3B)在9:00时提升幅度较大,其它各时间点2组基本处于同一水平。

2.2.2 UV-B对叶片光合参数的影响

补充UV-B后,UV-B处理组的桃叶片净光合速率在处理开始(8:30)及开始后半小时(9:00)均极显著高于CK组,在处理结束时(9:30)显著高于CK组,在结束后半小时与CK组差异又达到极显著水平(图4A)。蒸腾速率(T_r) (图4B)与气孔导度(G_s) (图4D)的变化趋势基本一致,UV-B处理组的 T_r 和 G_s 在处理开始后半小时(9:00)均迅速升高,极显著高于CK组;处理结束时(9:30)又恢复至与CK组一致的水平。胞间二氧化碳浓度(C_i)在UV-B处理时间段内2组均呈下降趋势,且UV-B处理组的 C_i 在处理开始(8:30)及开始后半小时(9:00)均显著低于CK组,而后2组的 C_i 均持续下降(差异不显著)(图4C)。

2.2.3 UV-B对叶片光合电子传递链电子传递的影响

在本实验条件下,UV-B处理后,UV-B处理组叶片所

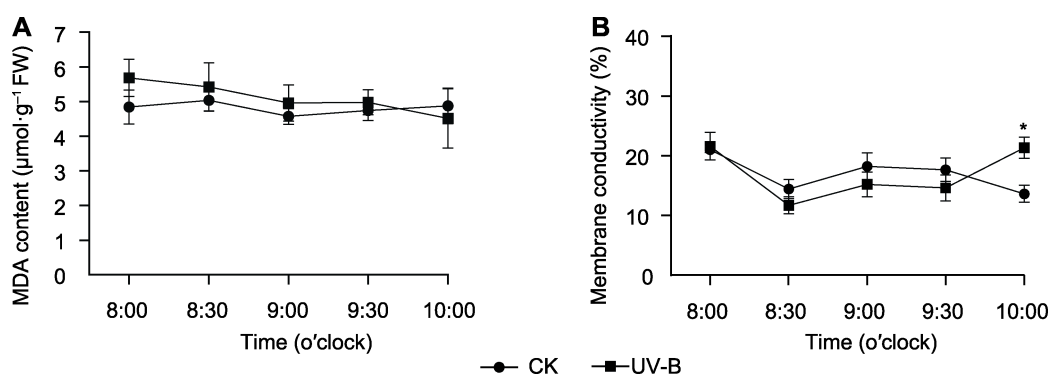


图2 UV-B处理对桃叶片MDA含量和电导率的影响
(A) MDA含量; (B) 膜电导率。MDA: 丙二醛。* $P < 0.05$

Figure 2 The effects of UV-B treatment on MDA content and conductivity of peach leaves
(A) MDA content; (B) Membrane conductivity. MDA: Malondialdehyde. * $P < 0.05$

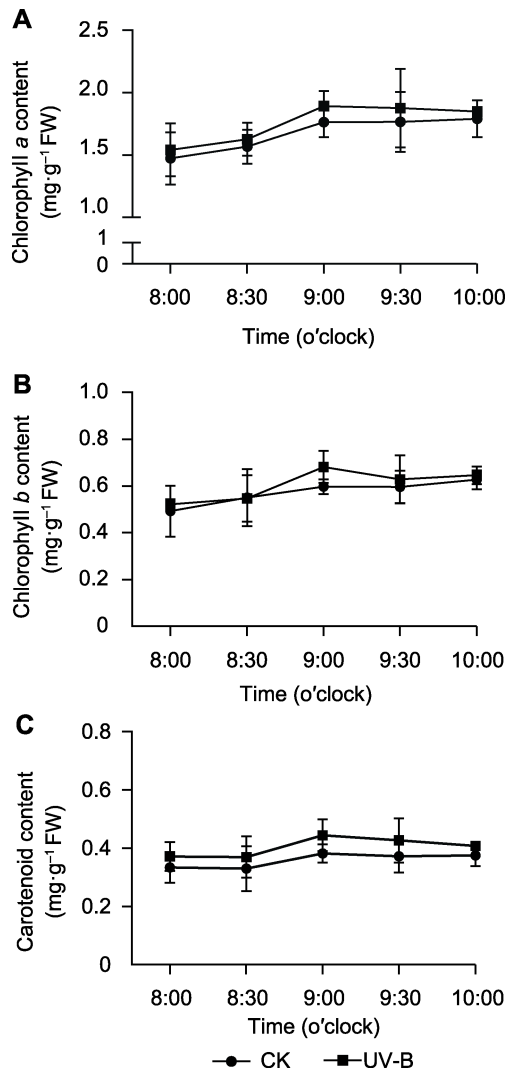


图3 UV-B处理对桃叶片光合色素的影响
(A) 叶绿素a含量; (B) 叶绿素b含量; (C) 类胡萝卜素含量

Figure 3 The effects of UV-B treatment on photosynthetic pigments of peach leaves
(A) Chlorophyll a content; (B) Chlorophyll b content; (C) Carotenoid content

有反应中心开放时PSII的最大光化学效率 F_v/F_m (图5A)基本保持在0.75–0.85之间, 无明显上升与下降趋势, 与CK组差异不显著。

F_v/F_m 指光适应下PSII最大光化学量子效率, 由不经暗适应的叶片直接在光下测得。UV-B处理组和对照组的PSII实际光能转化效率(F_v/F_m')总体呈略微下降趋势, 但UV-B处理组在数值上始终高于CK组(图5B)。

UV-B处理组的光化学猝灭系数(qP)稳中有升,

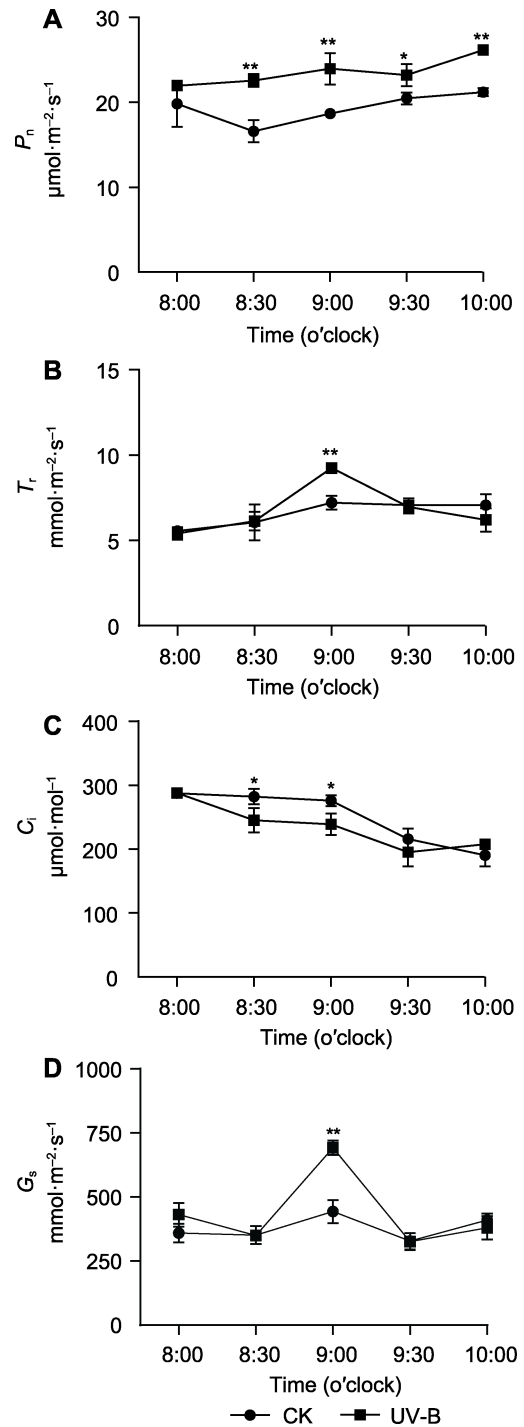


图4 UV-B处理对桃叶片光合参数的影响
(A) 净光合速率(P_n); (B) 蒸腾速率(T_r); (C) 胞间二氧化碳浓度(C_i); (D) 气孔导度(G_s)。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

Figure 4 The effects of UV-B treatment on photosynthetic parameters of peach leaves
(A) Net photosynthetic rate (P_n); (B) Transpiration rate (T_r); (C) Intercellular CO₂ concentration (C_i); (D) Stomatal conductance (G_s). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

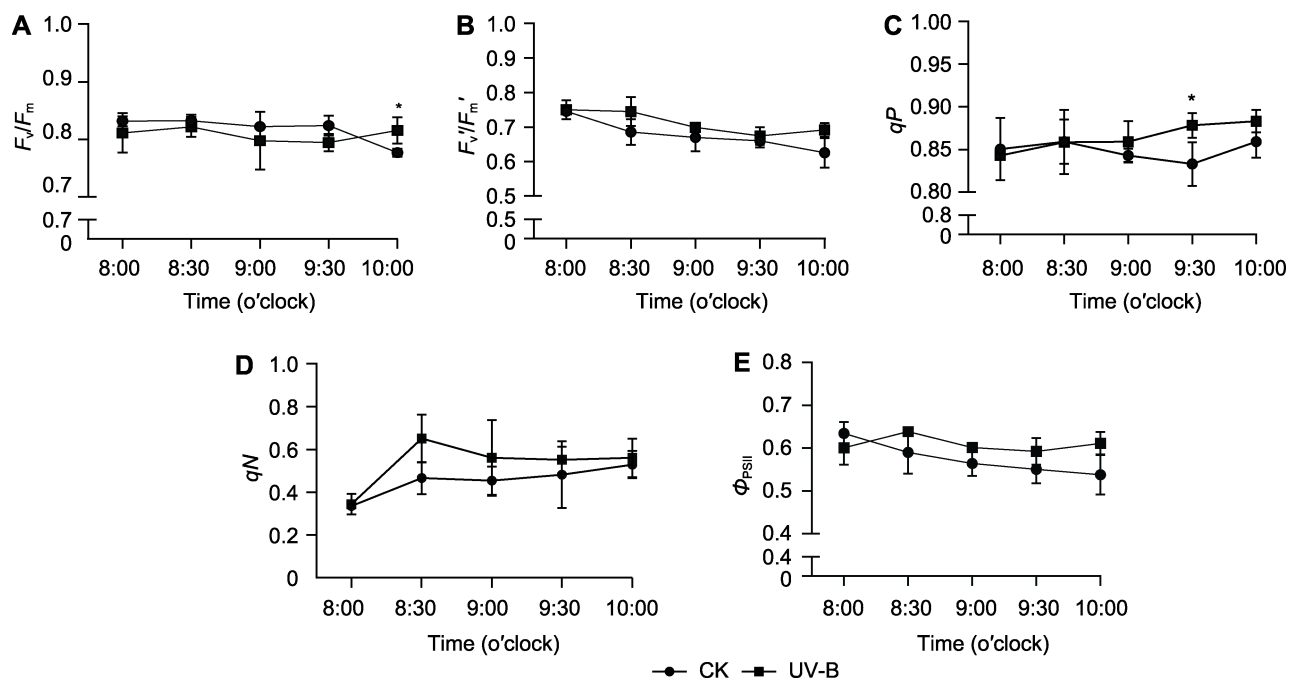


图5 UV-B处理下桃叶片PSII运行及向PSI电子传递的情况

(A) PSII的原初光能转化效率(F_v/F_m); (B) PSII的实际光能转化效率(F_v'/F_m'); (C) 光化学猝灭系数(q_p); (D) 非光化学猝灭系数(q_N); (E) PSII电子传递量子效率(Φ_{PSII})。* $P < 0.05$

Figure 5 PSII operation of peach leaves under UV-B treatment and electron transfer to PSI

(A) Efficiency of primary conversion of light energy of PSII (F_v/F_m); (B) Efficiency of energy conversion of open PSII (F_v'/F_m'); (C) Photochemical quenching coefficient (q_p); (D) Non-photochemical quenching coefficient (q_N); (E) PSII actual photochemical quantum efficiency (Φ_{PSII}). * $P < 0.05$

从处理开始(8:30)至处理结束后半小时(10:00)均高于CK组,且在9:30与CK组相比差异显著。

非光化学猝灭系数(q_N)值的大小能够体现PSII反应中心通过热能形式消耗掉的光能多少,光能的耗散能调节和保护光系统免受过剩光能的损伤(李冬梅等, 2014)。UV-B处理组的 q_N 从处理开始(8:30)便缓慢下降,到处理结束后半小时(10:00)恢复至CK组水平,期间始终显著高于CK组(图5D)。CK组则呈现缓慢上升趋势,但始终低于UV-B处理组(图5D)。

Φ_{PSII} 指PSII实际光化学量子效率,反映电子在PSII与PSI之间的传递情况。CK组 Φ_{PSII} 在8:00–10:00呈小幅下降趋势,UV-B处理组 Φ_{PSII} 则先缓慢下降后逐渐回升,直到处理结束后半小时(10:00)均高于CK组。

2.3 UV-B辐射对叶片叶绿体超微结构的影响

透射电镜照片显示,温室环境内CK组叶片的叶绿体基粒片层松散、缝隙较大,内含少量质体颗粒,几乎

不含淀粉粒,叶绿体外膜有破损迹象,暗示其形态结构已发生轻微变形(图6A)。补充UV-B辐射后,类囊体膜虽然基粒片层数量略少,但片层厚度增大且垛叠区空隙变小,基粒类囊体排列与叶绿体长轴平行,淀粉粒和质体颗粒多而明显,叶绿体外膜边缘清晰,暗示UV-B处理不仅对叶绿体的超微结构未产生不良影响,反而有改善迹象(图6B);补光结束后半小时,叶绿体中淀粉粒减少,基粒片层垛叠区空隙增大,形态结构又趋于CK组叶片(图6C)。

2.4 讨论

2.4.1 温室中补充适量UV-B有利于提高设施桃叶片的抗性

露天条件下,UV-B辐射强度升高后,许多植物通常会受到比较明显的光胁迫,产生诸如PSII反应中心失活及光抑制增强等不适或伤害(Wu et al., 2009; Lidon, 2012; 周开兵等, 2018)。由于棚膜等覆盖物的影响,

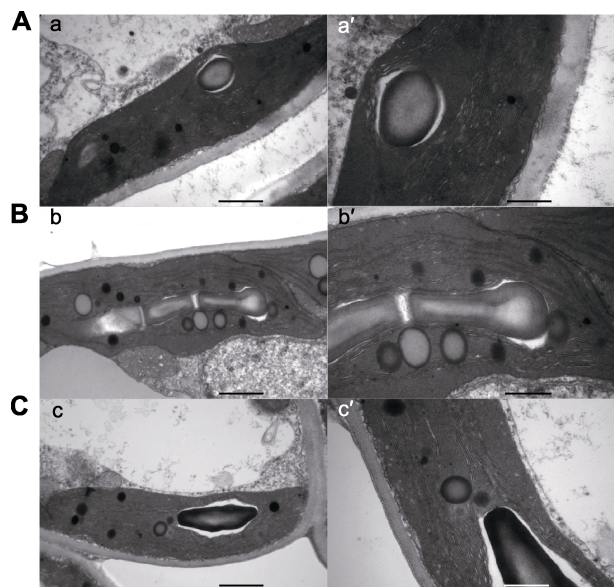


图6 UV-B辐射对设施桃成熟叶片叶绿体超微结构的影响
(A) CK组叶片的叶绿体结构(9:00); (B) 经UV-B处理半小时(9:00)叶片的叶绿体结构; (C) UV-B处理结束后半小时(10:00)叶片的叶绿体结构; a和a'、b和b'、c和c'分别为同一图片(a、b、c: Bars=1 μm; a'、b'、c': Bars=500 nm)。

Figure 6 The effects of UV-B radiation on chloroplast ultra-structure in mature leaves

(A) The chloroplast structure of control leaves (9:00); (B) The chloroplast structure of leaves after UV-B treatment for half an hour (9:00); (C) The chloroplast structure of the leaves after the UV-B treatment was stopped for half an hour (10:00); a and a', b and b', c and c' are the same pictures (a, b, c: Bars=1 μm; a', b', c': Bars=500 nm).

温室的光环境多为弱光强、弱UV-B和短光照时长条件,特别是UV-B的强度仅约为露天的70% (Deckmyn et al., 2001; Alexieva et al., 2001),致使植物常出现叶片大而薄,叶色黄绿、枝条徒长和抗性弱等现象。植物细胞膜对维持细胞的微环境具有非常关键的作用。多数条件下,细胞膜对物质表现出较强的选择透过性能力;植物若处于逆境中,细胞膜透性会大幅度提升,细胞易出现电解质外渗,最后造成细胞浸提液的电导率处于较高水平(回振龙等, 2014)。本实验在温室环境下补充了前期筛选出的UV-B剂量后,发现叶片的MDA含量与对照组相比无显著差异,电导率也处于正常水平, SOD和POD活性及可溶性蛋白含量均有不同程度的升高,说明弱UV-B环境下适量补充UV-B辐射不仅不会对叶片造成伤害,反而能在一定程度上提高植株对活性氧的清除能力,并且通过

提高抗氧化保护酶活性增强细胞的抗逆能力(宋莉英等, 2013; 魏鑫等, 2015)。

2.4.2 UV-B辐照可引起叶片光合相关机构的快速响应,改善PS工作的协同性和光合功能

光合作用主要在叶绿体中进行,叶绿体的超微结构与光合性能密切相关(李秀等, 2015; 王宁, 2017)。叶绿体基粒和基粒片层数的增加,以及基粒片层的密集排列均是影响光合能力的重要因素(高佳等, 2018)。类囊体结构的完整性和有序性对叶绿体光合作用的光能转换起重要作用(Ren et al., 2016),良好的叶绿体结构也有利于叶绿素的合成和储藏。本研究结果表明,温室中的桃叶片叶绿体外膜边缘出现模糊,内膜、核膜和线粒体膜等膜结构出现明显的溶解迹象,片层堆叠出现空隙,这可能是因为设施内的弱光、弱UV-B环境打破了叶片自由基产生与清除的平衡,导致自由基攻击膜系统,从而影响叶绿体的结构及叶肉细胞的正常功能,这也可能是温室和大棚等设施中叶片的光合速率低于露天的主要原因之一(王宁, 2017)。补充适量UV-B辐射后,叶绿体外膜完整、界限清晰,内膜及其它细胞器的膜结构无溶解迹象,叶绿体基粒片层结构垛叠整齐且紧密,叶绿素含量尤其是叶绿素b的含量显著升高,这为增强叶片的捕光能力和光合作用奠定了基础(Muscolo et al., 2007; Garcí et al., 2012; 杨淑琴等, 2015);叶绿体中质体颗粒和淀粉粒增多,究其原因,一方面可能是因为UV-B在一定程度上提高了光合作用,同化物增多,另一方面可能是UV-B影响了光合同化物的运输过程导致同化物积累,具体情况尚需进一步探讨,但上述变化会随着UV-B补光的停止出现不同程度的恢复。

本实验中UV-B处理组与对照组叶片的 F_v/F_m 无显著差异, F_v'/F_m' 比值始终高于CK组,表明增加UV-B并未使PSII原初光能转化效率受到不良影响(Chen et al., 2004; 李辉等, 2016),还提高了PSII的实际光能转化效率。UV-B处理1小时,光化学猝灭系数(qP)即明显高于对照组,说明UV-B辐射能快速提高PSII反应中心的开放程度,增强 Q_A 到 Q_B 的电子传递活性,使PSII的电子传递活性更强(李冬梅等, 2014; 程丹丹等, 2016)。2组PSII电子传递量子效率的数值反映了UV-B辐照后电子在PSII与PSI之间的传递更通畅,工作协同性更好。非光化学猝灭系数(qN)在补充UV-B

辐射后迅速上升,表明桃叶片对UV-B辐射高度敏感,PSII反应中心能够在较短的时间内对获取的过量光能进行消耗,从而避免过剩激发能大量积累,快速修复光抑制的影响,最终提升光合活性(李冬梅等,2014)。

本研究发现,补充UV-B辐射能显著提高桃叶片的光合速率,在开始处理到处理结束后半小时,UV-B处理组的光合速率均显著高于对照组,表明UV-B辐射对植物的光合速率提升效果明显,并且在结束处理后这种提升效果会持续一段时间;补充UV-B辐射后桃叶片的气孔导度和蒸腾速率在处理半小时后均有明显提高,表明处于温室中的相同环境时,UV-B处理组可能通过增大气孔导度来增加叶片的蒸腾速率,形成更大的蒸腾拉力,进而为植物输送相对较多的矿物质,为植物光合作用提供丰富的营养源(刘伟等,2016;李辉等,2016)。此外,本实验结果表明,给予适量UV-B辐射处理的过程中,设施桃叶片的净光合速率(P_n)迅速升高, C_i 则持续下降,说明叶片迅速且大量地消耗了 C_i (刘娟等,2019),反映了叶片的光合相关机构具有迅速响应UV-B辐照的能力。

综上所述,弱UV-B的温室条件下适量补充UV-B辐照,可引起桃叶片光合相关机构的快速响应。叶片的叶绿体超微结构呈现改善迹象,叶绿素分子捕获光能及向PSII传递的能力得到迅速提升,PSII反应中心的开放程度、实际光能转化效率和PSII电子传递量子效率很快提高,电子在PSII与PSI之间传递更通畅,最终光合机构工作的协同性提高,光合功能改善。

参考文献

- 陈登举,高培军,吴兴波,高岩,温国胜,王玉魁,高荣孚,张汝民(2013).毛竹茎秆叶绿体超微结构及其发射荧光光谱特征.植物学报 48,635-642.
- 陈修德(2009).UV-B辐射强度和不同薄膜对设施桃树花果发育特性的影响.硕士论文.泰安:山东农业大学. pp. 46-47.
- 程丹丹,孙剑萍,柴源,朱义勇,赵敏,孙广玉,孙兴滨(2016).光照或黑暗条件下野火病菌感染对烟草光合机构的影响.应用生态学报 27,2655-2662.
- 高佳,崔海岩,史建国,董树亨,刘鹏,赵斌,张吉旺(2018).花粒期光照对夏玉米光合特性和叶绿体超微结构的影响.应用生态学报 29,883-890.
- 郝再彬,苍晶,徐仲,张达(2004).植物生理实验.哈尔滨:

- 哈尔滨工业大学出版社. pp. 104-108.
- 回振龙,王蒂,李宗国,李朝周,李旭鹏,张俊莲(2014).外源水杨酸对连作马铃薯生长发育及抗性生理的影响.干旱地区农业研究 32(4),1-8.
- 李晨,赵雪惠,王庆杰,王旭旭,肖伟,陈修德,付喜玲,李玲,李冬梅(2019).桃GRAS家族全基因组鉴定与响应UV-B的表达模式分析.中国农业科学 52,4567-4581.
- 李冬梅,李少旋,徐功勋,李晨,付喜玲,陈修德,张海森,高东升(2018).设施作物响应UV-B辐射的研究进展.植物生理学报 54,36-44.
- 李冬梅,谭秋平,高东升,陈修德,李玲(2014).光周期对休眠诱导期桃树光合及PSII光系统性能的影响.应用生态学报 25,1933-1939.
- 李辉,张光灿,谢会成,许景伟,李传荣,孙居文(2016).苯酚废水对垂柳叶片光合生理参数的影响.植物学报 51,31-39.
- 李秀,巩彪,徐坤(2015).外源亚精胺对高温胁迫下生姜叶片内源激素及叶绿体超微结构的影响.中国农业科学 48,120-129.
- 刘娟,杜曲,涂淑萍(2019).圆齿野鸦椿光合特性日变化的比较.植物学研究 8,396-402.
- 刘伟,孙欣,王鸣泉,柏素花,戴洪义,张玉刚(2016).柱型苹果突变体叶片解剖结构及光合特性观察.植物生理学报 52,454-460.
- 宋莉英,柯展鸿,孙兰兰,彭长连(2013).模拟酸雨对3种菊科入侵植物光合特性的影响.植物学报 48,160-167.
- 孙群,胡景江(2006).植物生理学研究技术.杨凌:西北农林科技大学出版社. pp. 168-172.
- 王宁(2017).干旱胁迫下不同砧木对两个苹果品种光合与生理特性的影响.硕士论文.杨凌:西北农林科技大学. pp. 2-7.
- 魏鑫,魏永祥,郭丹,孙斌,王兴东,刘成(2015).不同打破休眠方式对‘密斯梯’越橘叶片光合特性及保护酶活性的影响.中国农业科学 48,4517-4528.
- 杨淑琴,周瑞莲,梁慧敏,赵哈林,赵学勇(2015).沙漠植物抗氧化酶活性及渗透调节物质含量与光合作用的关系.中国沙漠 35,1557-1564.
- 周开兵,李世军,袁孟玲(2018).增强UV-B辐射对枳果株产和果实品质及光合作用的影响.热带作物学报 39,1102-1107.
- Alexieva V, Sergiev I, Mapelli S, Karanov E (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant Cell Environ* 24,

1337–1344.

- Bowman KP** (1988). Global trends in total ozone. *Science* **239**, 48–50.
- Chen HX, Gao HY, An SZ, Li WJ** (2004). Dissipation of excess energy in Mehler-peroxidase reaction in *Rumex* leaves during salt shock. *Photosynthetica* **42**, 117–122.
- Deckmyn G, Caeyenberghs E, Ceulemans R** (2001). Reduced UV-B in greenhouses decreases white clover response to enhance CO₂. *Environ Exp Bot* **46**, 109–117.
- Dwivedi R, Singh VP, Kumar J, Prasad SM** (2015). Differential physiological and biochemical responses of two *Vigna* species under enhanced UV-B radiation. *J Radiat Res Appl Sci* **8**, 173–181.
- Frohnmeier H, Staiger D** (2003). Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection. *Plant Physiol* **133**, 1420–1428.
- García AC, Berbara RLL, Farías LP, Izquierdo FG, Hernández OL, Campos RH, Castro RN** (2012). Humic acids of vermicompost as an ecological pathway to increase resistance of rice seedlings to water stress. *Afr J Biotechnol* **11**, 3125–3134.
- Hengari S, Theron KI, Midgley SJE, Steyn WJ** (2014). The effect of high UV-B dosage on apple fruit photosystems at different fruit maturity stages. *Sci Hortic* **170**, 103–114.
- Li SX, Shao ZR, Fu XL, Xiao W, Li L, Chen M, Sun MY, Li DM, Gao DS** (2017). Identification and characterization of *Prunus persica* miRNAs in response to UV-B radiation in greenhouse through high-throughput sequencing. *BMC Genomics* **18**, 938.
- Lidon FJC** (2012). Micronutrients' accumulation in rice after supplemental UV-B irradiation. *J Plant Interact* **7**, 19–28.
- McKenzie RL, Aucamp PJ, Bais AF, Björn LO, Ilyas M, Madronich S** (2011). Ozone depletion and climate change: impacts on UV radiation. *Photochem Photobiol Sci* **10**, 182–198.
- Musco A, Sidari M, Attinà E, Francioso O, Tugnoli V, Nardi S** (2007). Biological activity of humic substances is related to their chemical structure. *Soil Sci Soc Am J* **71**, 75–85.
- Ren BZ, Zhang JW, Dong ST, Liu P, Zhao B** (2016). Effects of waterlogging on leaf mesophyll cell ultrastructure and photosynthetic characteristics of summer maize. *PLoS One* **11**, e0161424.
- Rowland FS** (2006). Stratospheric ozone depletion. *Philos T R Soc B* **361**, 769–790.
- Wu JB, Guan DX, Yuan FH, Zhang XJ** (2009). Research advances on the biological effects of elevated ultraviolet-B radiation on terrestrial plants. *J For Res* **20**, 383–390.

Effects of UV-B on Photosynthetic Function and Chloroplast Ultrastructure of Peach Leaves Grown in Greenhouse

Chen Li[†], Jianting Liu[†], Yongxin Fan, Xuehui Zhao, Wei Xiao, Xiude Chen, Xiling Fu
Ling Li^{*}, Dongmei Li^{*}

Shandong Collaborative Innovation Center for Fruit & Vegetable Production with High Quality and Efficiency/State Key Laboratory of Crop Biology/College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

Abstract After supplementing appropriate amount of UV-B to the nectarine (*Prunus persica* var. *nectarine* cv. 'Zhongyou5') cultivated in the greenhouse, we analyzed the effects of UV-B on photosynthesis and chloroplast ultrastructure of the Zhongyou5 leaves. We found that the content of leaf pigments was increased under UV-B treatment, particularly the content of chlorophyll *b* and the net photosynthetic rate (P_n) being greatly increased. Compared with the peach trees without UV-B supplementation (control), UV-B treatment did not affect the F_v/F_m ratio significantly. However, the F_v'/F_m' ratio, the photochemical quenching coefficient (qP), the non-photochemical quenching coefficient (qN), and PSII actual photochemical quantum efficiency (Φ_{PSII}) were all significantly improved. Transmission electron microscopy analysis also showed that under UV-B treatment, the chloroplast stroma lamellae had small voids and were tightly stacked, and the chloroplast outer membrane edge was clearer than those in control. These data suggest that appropriate UV-B supplement in the greenhouse can optimize the ultrastructure of leaf chloroplasts, thereby improving photosynthesis. Our study provides a theoretical basis for the improvement of photosynthetic performance of fruit trees by using proper UV-B irradiation in greenhouse.

Key words greenhouse peach, UV-B, chloroplast ultrastructure, photosynthetic performance, photosystem (PS)

Li C, Liu JT, Fan YX, Zhao XH, Xiao W, Chen XD, Fu XL, Li L, Li DM (2022). Effects of UV-B on photosynthetic function and chloroplast ultrastructure of peach leaves grown in greenhouse. *Chin Bull Bot* **57**, 434–443.

[†]These authors contributed equally to this paper.

^{*} Authors for correspondence. E-mail: liling217@sdau.edu.cn; dmli2002@sdau.edu.cn

(责任编辑: 孙冬花)