

UV-B 增强下施钾对大麦抽穗期生理特性日变化的影响^①

娄运生¹, 曾志平¹, 韩 艳^{1, 2}, 吴 蕾¹, 孟 艳¹

(1 南京信息工程大学应用气象学院, 南京 210044; 2 河南大学环境与规划学院, 河南开封 475004)

摘 要:通过大田试验, 研究在 UV-B 增强条件下, 不同施钾量对大麦抽穗期叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度和水分利用率等生理指标日变化的影响。UV-B 辐射设 2 水平, 即对照(CK, 自然光, 辐射强度 1.5 KJ/(m²·h))和增强 120%(1.8 KJ/(m²·h)); 施钾量设 2 水平, 即低钾(K1, K₂O 73 kg/hm²)和高钾(K2, K₂O 150 kg/hm²)。结果表明, UV-B 增强降低大麦的叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用率。增施钾肥可提高叶片中叶绿素的含量、净光合速率、气孔导度和蒸腾效率, 但对大麦胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率的影响不明显。增施钾肥可减缓 UV-B 增强对大麦净光合速率的抑制作用, 但不能减缓 UV-B 增强对大麦气孔导度和蒸腾速率的抑制作用。

关键词:大麦; UV-B 辐射; 施钾; 日变化

中图分类号: S162

人类活动大量排放的氟氯烷烃(CFCs) 和氮氧化物引起大气平流层臭氧不断耗损, 臭氧层破坏已成为最受关注的全球环境问题之一。臭氧浓度每减少 1%, 到达地面的紫外线辐射就增加 2%^[1-2]。从生物学角度分析, 对地球生物造成直接影响的主要是 UV-B 辐射^[3]。研究表明, UV-B 增强显著影响农作物生长, 表现为生长受阻、分蘖数减少、叶面积和叶绿素含量下降^[4-7], 降低 Hill 反应活力^[8]、光合速率及蒸腾速率^[9], 导致生物量和产量下降^[10]。近年来, 有关 UV-B 增强与其他因子复合作用对植物生长发育、生理生化等方面的研究越来越多, 如矿质元素缺乏、干旱、高光强、高温能降低甚至掩盖 UV-B 增强对植物的效应^[11-13], 盐胁迫、酸雨、近地层臭氧增加及重金属污染以协同或叠加方式与 UV-B 辐射共同抑制植物生长^[14-17]。

大麦是重要的禾谷类作物, 具有啤酒酿造、饲料及食用等多种用途。UV-B 增强对大麦生长发育、形态结构、产量构成、品种遗传差异等方面的相关研究已有不少。钾是植物生长必需营养元素, 钾能促进植物体内酶的活化, 能促进光能利用和光合作用, 能增强植株体内物质合成和运输, 能提高植物的抗逆性^[18]。但是, 增施钾肥能否缓解 UV-B 增强对大麦的抑制作用, 迄今未见相关报道。因此, 通过大田模

拟试验, 研究了 UV-B 增强下增施钾肥对大麦抽穗期植株光合和蒸腾生理指标影响, 旨在探讨通过施用钾肥能否减缓 UV-B 增强对大麦生产的影响, 为进一步开展相关研究提供试验依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

大田试验于 2011 年 11 月至 2012 年 5 月在南京信息工程大学农业气象试验站(32°03'N, 118°51'E)进行。供试土壤为水稻土, 基本理化性状为: 有机碳含量 19.4 g/kg, 全氮含量 1.5 g/kg, 有效磷含量 16.2 mg/kg, 速效钾含量 112.6 mg/kg, 质地壤质黏土, 黏粒含量 261 g/kg, pH 6.2 (1:1 土水比)。采用可升降灯架, 将 UV-B 灯管(光谱为 280 ~ 320 nm)置于大麦冠层上方, 用于模拟 UV-B 增强。灯管用醋酸纤维素膜包裹以滤掉 280 nm 以下波段(UV-C), 确保 UV-B 处理与对照处理相比仅 UV-B 增加, 而其他条件相同。UV-B 辐射强度设 2 水平, 即 CK(自然光, 辐射强度 1.5 KJ/(m²·h))和增强 UV-B(1.8 KJ/(m²·h)), 相当于南京地区 4—5 月 UV-B 辐射量的 120%。施钾量设 2 水平, 即低钾(K₂O 73 kg/hm²)和高钾(K₂O 150 kg/hm²)。采用完全区组设计, 随机排列, 重复 3 次。小区面积 3 m × 3 m = 9 m²。

基金项目: 国家自然科学基金项目(41375159)、江苏省自然科学基金项目(BK20131430)、教育部博士点基金项目(20103228110003)和江苏省“333 工程”项目资助。

作者简介: 娄运生(1968—), 男, 河南睢县人, 博士, 教授, 主要从事生态环境气象、全球变化生态学研究。E-mail: yunshlou@aliyun.com

大麦种子(益引2号)经消毒,于2011年11月10日播种,每小区播种大麦100 g。在大麦返青至拔节期开始进行UV-B辐射处理,光源与植株冠层顶部始终保持0.8 m左右,每日辐照时间为8:00—16:00,共8 h,阴雨天停止照射。田间管理按当地生产习惯进行。在连续无雨的情况下进行人工灌溉,以保证不受到干旱的影响,直到成熟。

1.2 生理指标的测定

观测大麦生长进程,在抽穗期选择晴朗无风的日期,于8:00—16:00采用英国PPS国际有限公司生产的CIRAS-1型便携式光合作用测定仪,测定叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、光合有效辐射和胞间CO₂浓度等光合和蒸腾生理参数的日变化。每2 h测定一次,每个处理每次取3个重复,每个重复取3片叶,并重复读取3次数值,以平均值作为该时次的测量结果。

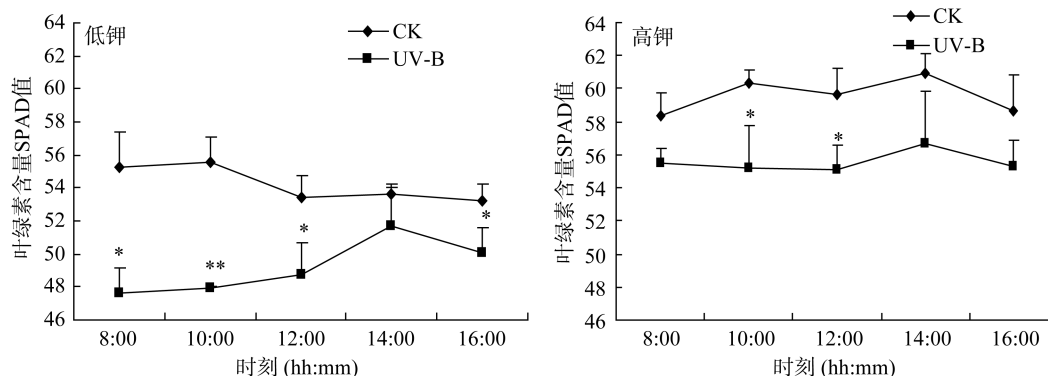


图1 不同处理大麦叶片中叶绿素含量的影响

Fig. 1 Diurnal changes of chlorophyll contents in leaves of barley as affected by enhanced UV-B radiation and K supply

UV-B辐射使植物叶绿体受到伤害,使叶绿素的合成受阻,叶绿素和类胡萝卜素被诱导非酶化光氧化,希尔反应活性降低,叶片气孔阻力增大或气孔关闭,从而抑制植物的光合作用^[19]。其原因可能在于UV-B增强破坏了叶绿素膜,使得叶绿素含量降低。相关研究表明,UV-B增强下,叶绿体膜上镁-三磷酸腺苷酶活性下降,导致叶绿体基质pH降低;叶绿体膜组分改变,不饱和脂肪酸下降,饱和脂肪酸含量上升,造成膜流动性降低^[20]。在大田条件下,随UV-B增强春小麦叶片叶绿素a、叶绿素b和叶绿素(a+b)含量显著降低^[21]。UV-B辐射能破坏敏感植物的叶绿体结构和它们的前体,或使叶绿素合成受阻,从而降低叶绿素含量,这在大豆、水稻、小麦、玉米等多种植物中已经得到证实^[26]。UV-B辐射可能是能够加剧膜脂过氧化作用,破坏叶绿体膜,从而导致光合色素分解。

2.2 UV-B 增强下施钾对大麦净光合速率的影响

从图2可以看出,与对照处理相比,UV-B增强

1.3 统计分析

数据处理采用SPSS统计分析软件进行统计分析。 $P < 0.05$ 表示差异性显著,用*表示; $P < 0.01$ 表示差异极显著,用**表示;没有标明的表示差异未达显著性水平。

2 结果与分析

2.1 UV-B 增强下施钾对大麦叶绿素含量的影响

从图1可看出,与对照处理相比,UV-B增强下,大麦叶片中的叶绿素含量明显下降,降幅在3.8%~11.9%之间,高钾处理比低钾处理叶绿素含量要高,且低钾处理在各个观测点的差异基本显著,而高钾处理的差异显著性不明显。说明施钾可增加大麦叶片的抵抗能力,提高叶绿素含量,在一定程度上减缓UV-B增强对大麦叶绿素含量降低的抑制作用。

明显降低大麦叶片的净光合速率,在各个观测点的差异均达到显著水平($P < 0.05$),甚至达极显著水平($P < 0.01$)。说明UV-B增强对大麦净光合速率有明显的抑制作用。

在同等UV-B辐射条件下,高钾处理叶片的净光合速率要比低钾处理高,说明钾肥可提高大麦叶片的净光合速率,且在一定程度上减缓了UV-B增强对大麦净光合速率的抑制作用。其原因在于增施钾肥可增加叶片的光合作用,抵御UV-B增强对叶片造成的伤害,从而达到减缓抑制的作用。

在各处理中,叶片净光合速率的日变化都呈现双峰趋势,峰值出现在10:00和14:00。在12:00出现明显的“午休”现象,净光合速率明显较之前的10:00和之后的14:00低。据研究^[22],植物不仅能被动地接受环境条件的变化,而且能够通过改变生长策略和生理过程来适应这种变化,其中植物“午休”现象正是叶片抵御外界强光的一种适应能力。

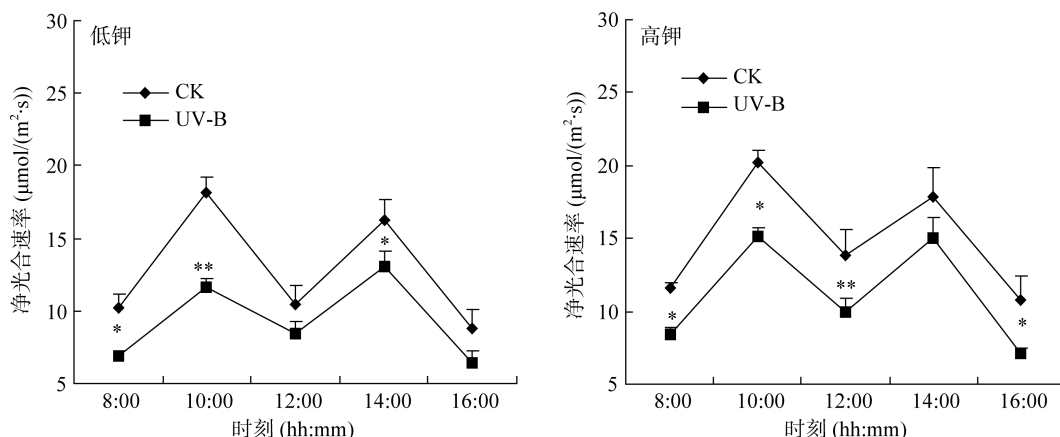


图 2 不同处理大麦抽穗期叶片净光合速率日变化

Fig. 2 Diurnal changes of net photosynthetic rates in leaves of barley as affected by enhanced UV-B radiation and K supply

2.3 UV-B 增强下施钾对大麦气孔导度的影响

气孔是植物与外界交换的“大门”，气孔导度直接影响作物光合、蒸腾等生理过程，同时又和呼吸作用共同决定胞间 CO_2 浓度的高低。气孔导度减小必将对叶片光合作用产生不利的影响。UV-B 增强能明显影响气孔的开启和关闭速率，减少叶片蒸腾速率，进而会影响到光合作用^[23-24]。

从图 3 可以看出，叶片气孔导度在观测时间内，

8:00 时为最大值，之后呈现逐渐下降趋势。与对照处理相比，UV-B 增强使大麦叶片气孔导度的日平均值，在低钾处理和高钾处理下分别降低了 38.5% 和 29.9%。在各观测点的差异普遍达显著水平($P < 0.05$)，甚至极显著水平($P < 0.01$)，说明 UV-B 增强可抑制大麦气孔导度。在同一辐射水平下，低钾处理和高钾处理后大麦同一时刻的气孔导度基本一致，说明增施钾肥对大麦气孔导度的影响并不明显。

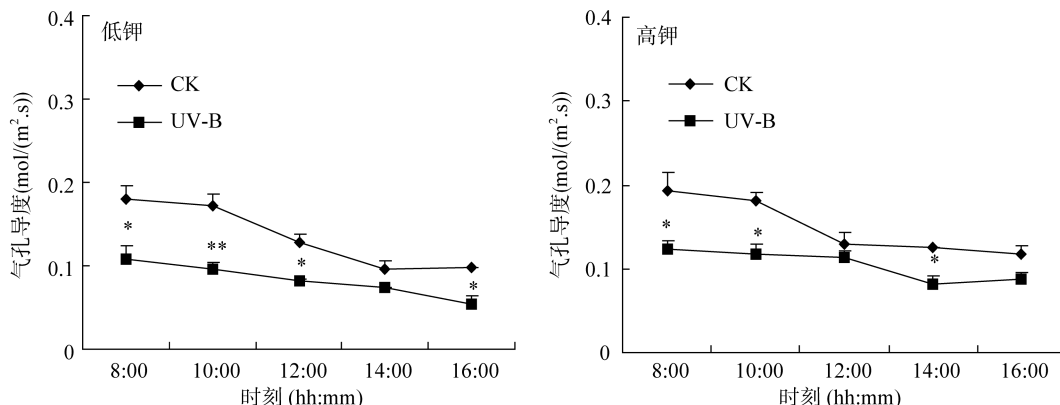


图 3 不同处理大麦叶片气孔导度的日变化

Fig. 3 Diurnal changes of stomatal conductivities in leaves of barley as affected by enhanced UV-B radiation and K supply

2.4 UV-B 增强下施钾对大麦胞间 CO_2 浓度的影响

从图 4 可以看出，低钾处理时，UV-B 辐射增强可明显提高叶片胞间 CO_2 浓度，在各个观测点差异基本达显著水平($P < 0.05$)，其中 12:00 为极显著($P < 0.01$)。高钾处理与低钾处理时相似，差异性在除 8:00 和 10:00 的各个观测点均达到显著水平($P < 0.05$)。不同处理下的胞间 CO_2 浓度日变化均呈现双谷趋势，其中 8:00—10:00 快速下降，10:00—12:00 又明显上升，之后又下降，14:00 后快速升高。从日变化趋势看，其与施钾对 UV-B 增强下大麦气孔导度的趋势并没有明确的对应关系，而与施钾对 UV-B 增强下大麦净

光合速率的趋势相反。说明胞间 CO_2 浓度的日变化与净光合速率的日变化直接相关，UV-B 辐射对大麦净光合速率的影响并不是通过影响气孔导度而阻碍 CO_2 的供应来起作用的，而可能是通过影响光合作用本身的反应过程而产生的效果。

2.5 UV-B 增强下施钾对大麦蒸腾速率的影响

从图 5 可以看出，叶片蒸腾速率的日变化趋势呈现单峰曲线，均在 14:00 时达到最高，然后迅速下降。在同一施钾水平下，与对照处理相比，UV-B 增强下大麦叶片的蒸腾速率都有所降低，但显著性不明显，只在个别观测点达到显著水平。说明 UV-B 增强对大

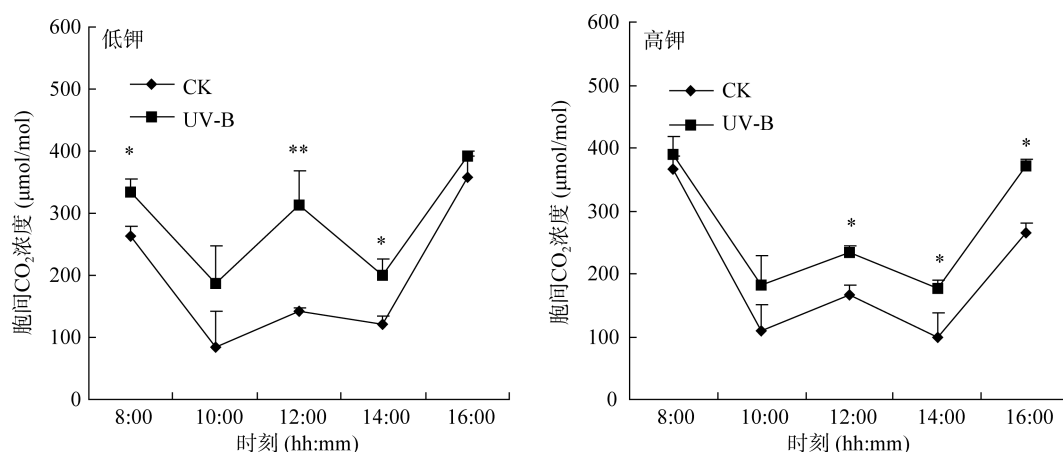
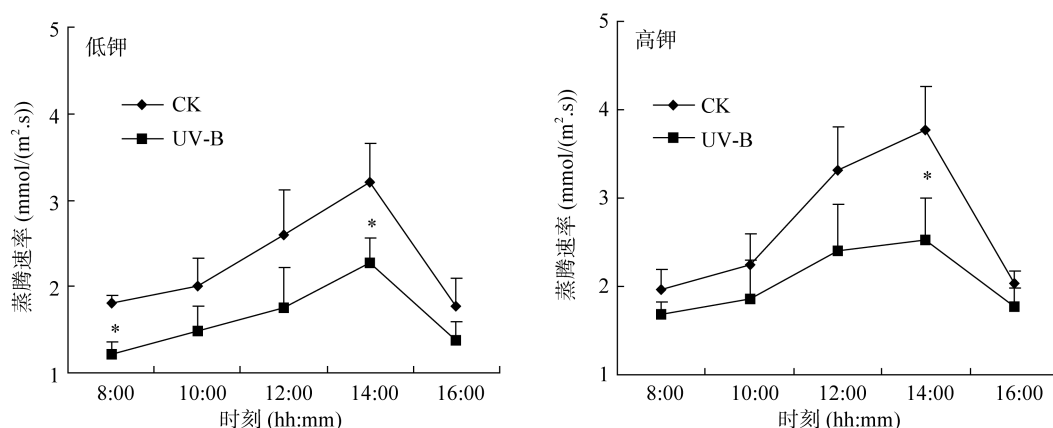
图 4 不同处理大麦抽穗期叶片胞间 CO_2 浓度的日变化Fig. 4 Diurnal changes of intercellular CO_2 concentrations in leaves of barley as affected by enhanced UV-B radiation and K supply

图 5 不同处理大麦叶片蒸腾速率的日变化

Fig. 5 Diurnal changes of transpiration rates in leaves of barley as affected by enhanced UV-B radiation and K supply

麦叶片蒸腾速率有一定的抑制作用,可提高水分利用效率,以进一步抵抗 UV-B 辐射对其自身的伤害。许多研究表明,UV-B 辐射会诱导叶表面气孔开度减小和气孔阻力增大,根系活力降低,从而降低蒸腾速率,这也在黄瓜、萝卜和大豆中观察到^[25]。与对照处理相比,UV-B 增强使大麦叶片蒸腾速率的日平均值,在低钾处理下和高钾处理下分别降低了 28.7% 和 23.2%。在同一 UV-B 辐射水平下低钾处理和高钾处理后大麦同一时刻的蒸腾速率差异不明显,说明增施钾肥对大麦蒸腾速率的影响不明显,不能有效减缓 UV-B 增强对大麦叶片蒸腾速率的抑制作用。

2.6 UV-B 增强下施钾对水分利用率的影响

水分利用效率是指植物蒸腾消耗单位重量的水分所同化的 CO_2 的量,常用净光合速率与蒸腾速率的比值表示^[26],即 $W = P_n / T_r$,其中 W 为水分利用效率; P_n 、 T_r 分别为净光合速率与蒸腾速率。从图 6 可看出,UV-B 增强对水分利用率有一定的抑制作用,但显著性不明显。在整个观测时间内总体呈下降趋势,中间有一定的起伏。但在同一辐射水平下,相同

观测点经低钾处理和高钾处理的水分利用率相差很小,说明施钾对大麦叶片水分利用效率的日变化没有明显影响。

3 讨论和结论

本研究表明,在 UV-B 增强下,大麦叶片气孔导度减小,但胞间 CO_2 浓度升高,说明光合作用所需 CO_2 的供应量并没有减少,也就是说气孔导度减小并不是净光合速率降低的主要原因,而很可能是 UV-B 辐射对光合作用本身的反应过程有影响。大麦叶片通过减小蒸腾速率和气孔导度的方式来提高水分利用率,以抵抗 UV-B 辐射增强对其自身的伤害,这与颜景义等^[27]的研究结果基本相同。

在一定 UV-B 辐射强度下,大麦叶片中的叶绿素含量明显下降,降幅在 3.8% ~ 11.9% 之间。高钾处理比低钾处理的叶绿素含量要偏高,且在 UV-B 增强下的降幅也较小,说明增施钾肥增加了大麦叶片的抵抗力。高钾处理的要比低钾处理的叶片净光合速率高,说明增施钾肥可提高大麦叶片的净光合速率,在

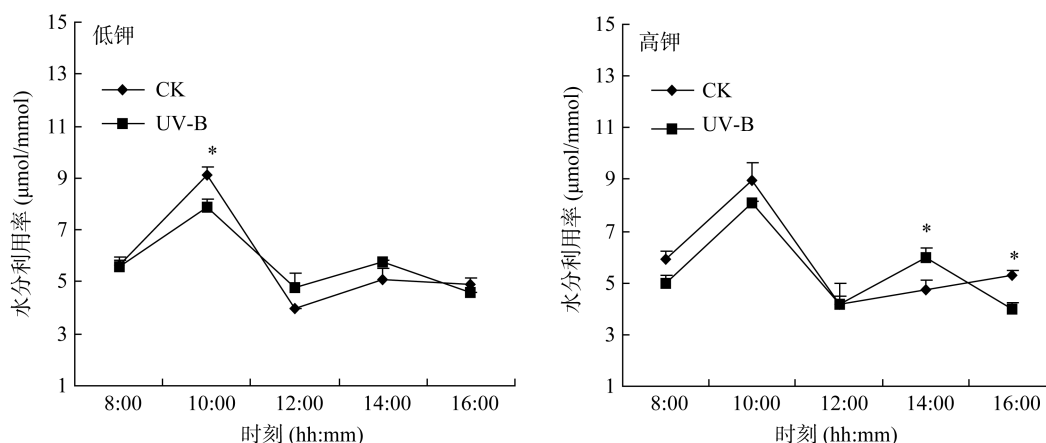


图 6 不同处理大麦叶片水分利用率的日变化

Fig. 6 Diurnal changes of water use efficiencies in leaves of barley as affected by enhanced UV-B radiation and K supply

一定程度上可有效缓解 UV-B 增强对大麦净光合速率的抑制作用。大麦胞间 CO_2 浓度的日变化与净光合速率的日变化直接相关。UV-B 增强可抑制大麦的气孔导度,而在同一辐射水平下低钾处理和高钾处理后大麦同一时刻的气孔导度基本一致,说明增施钾肥对大麦气孔导度的影响并不明显。在同一 UV-B 辐射水平下低钾处理和高钾处理后大麦同一时刻的蒸腾速率差异不明显,说明增施钾肥对大麦蒸腾速率的影响并不明显,也不能有效减缓 UV-B 增强对大麦叶片蒸腾速率的抑制作用。因此,增施钾肥后大麦叶片净光合速率的提高,不是通过影响蒸腾速率、气孔导度间接完成的,也不是通过影响气孔导度而阻碍 CO_2 的供应起作用的,而是通过影响光合作用本身的一些反应过程实现的^[28]。

在农业生产中,可通过增施钾肥以增强大麦对 UV-B 辐射的抵抗力,缓解 UV-B 增强对大麦生产的不利影响。本研究是针对大麦抽穗期某一天晴朗无风天气下的日变化数据,并不代表大麦全部生育期生理特性日变化的趋势,在不同天气情况下各个参量的日变化趋势应有所差异,尚需做进一步的研究。

参考文献:

- [1] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局. 中国国家标准化管理委员会土地利用现状分类(GB/T21010-2007) [S]. 北京: 中国标准出版社, 2007
- [2] McKenzie RL, Aucamp PJ, Bais AF. Changes in biologically-active ultraviolet radiation reaching the Earth's surface[J]. Photochem Photobiol Sci, 2007, 6: 218-231
- [3] 王少彬, 苏维瀚, 魏鼎文. 太阳紫外辐射的生物有效性与大气臭氧含量减少的关系[J]. 环境科学学报, 1993, 13(1): 114-119
- [4] Breznik B, Germ M, Gaberscik A. Combined effects of elevated UV-B radiation and the addition of selenium on common and tartary buckwheat[J]. Photosynthetica, 2005, 43(4): 583-589
- [5] 姜运生, 黄岩, 李永秀, 张晶, 曹畅, 朱婷婷, 蒋铭皓, 康汉锦. UV-B 辐射增强对不同大麦品种生理特性的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2011, 27(4): 51-55
- [6] Yao Y, Xuan Z, Li Y. Effects of ultraviolet-B radiation on crop growth, development, yield and leaf pigment concentration of tartary buckwheat under field conditions [J]. Eur. J. Agr., 2006, 25: 215-222
- [7] 周青, 黄晓华, 赵姬. 紫外辐射(UV-BC)对 47 种植物叶片的表观伤害效应[J]. 环境科学, 2002, 23(3): 23-28
- [8] 李津津, 李靖梅, 周青. Ce(III)对 UV-B 辐射胁迫下大豆幼苗光化学反应的影响[J]. 环境科学, 2007, 28(6): 1388-1391
- [9] 罗南书, 钟章成. 田间增加 UV-B 辐射对玉米光合生理的影响[J]. 生态学杂志, 2006, 25(4): 369-373
- [10] 陈建军, 祖艳群, 陈海燕. UV-B 辐射增强对 20 个大豆品种生长与生物量分配的影响[J]. 农业环境科学学报, 2004, 23(1): 29-33
- [11] 聂磊, 刘鸿先, 彭少麟. 水分胁迫对长期 UV-B 辐射下柚树苗生理特性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2001, 10(3): 19-24
- [12] Berkeleari EJ, Ormord DP, Hale BA. Influence of PAR on the effects of UV-B radiation on *Arabidopsis thaliana*[J]. Photo-biol., 1996, 64(1): 110-116
- [13] Mark U, Tevini M. Combination effects of UV-B radiation and temperature on sunflower and maize seedlings[J]. J. Plant Physiology, 1996, 148(1/2): 49-56
- [14] 贺军民, 余小平, 刘成. 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]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(1): 53-58
- [15] 梁婵娟, 周青, 沈东兴. UV-B 辐射与酸雨复合胁迫对油菜幼苗生长的影响[J]. 农业环境科学学报, 2004, 23(2): 231-234
- [16] Miller HE, Booker FL, Fiscus EL. UV-B radiation and ozone effects on growth, yield and photosynthesis of soybean[J]. J. Environ. Qual., 1994, 23(1): 83-91
- [17] 唐学玺, 黄键, 王艳玲. UV-B 辐射和萘对三角褐指藻 DNA 伤害的相互作用[J]. 生态学报, 2002, 22(3): 375-378
- [18] 陈宪军. 钾肥的作用[J]. 土壤肥料, 2007(8): 33-35
- [19] 杨志敏, 颜景义, 郑有飞. 紫外辐射对不同条件下的小麦叶片叶绿素降解作用的研究[J]. 西北植物学报, 1995, 15(4): 288-293

- [20] 杨景宏, 陈拓, 王勋陵. 增强紫外线 B 辐射对小麦叶绿体膜组分和膜流动性的影响[J]. 植物生态学报, 2000, 24(1): 102–105
- [21] 李元, 王勋陵. 紫外辐射增加对春小麦生理、产量和品质的影响[J]. 环境科学学报, 1998, 18(5): 504–509
- [22] de Pinheiro Henriques AR, Marcelis LFM. Regulation of growth at steady-state nitrogen nutrition in lettuce: interactive effects of nitrogen and irradiance[J]. Ann. Bot., 2000, 86(6): 1 073–1 080
- [23] Sullivan JH, Teramura AH, Dillenburg LR. Growth and photosynthetic response of field-grown sweetgum seedlings to UV-B radiation[J]. Am. J. Bot., 1994, 81(7): 826–832
- [24] Teramura AH, Zidka LH, Szein AE. Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation[J]. Physiol. Plant, 1991, 83(3): 373–380
- [25] 颜景义, 杨志敏, 郑有飞. 大豆对紫外辐射的生物学效应研究[J]. 农业环境保护, 1995, 14(4): 154–157
- [26] 蒋跃林, 张庆国, 岳伟. 大豆光合特性对大气 CO₂ 浓度升高的响应[J]. 中国农学通报, 2005, 21(3): 290–293
- [27] 颜景义, 杨志敏, 郑有飞. 大豆对紫外辐射的生物学效应研究[J]. 西北植物学报, 1995, 15(4): 288–293
- [28] 娄运生, 武君, 于晋秋, 郭飞. 氮对 UV-B 辐射增强条件下大麦孕穗期叶片生理特性的影响[J]. 中国农业气象, 2012, 33(2): 202–206

Effect of Potassium Supply on Diurnal Variations of Photosynthesis and Transpiration at Barley Heading Stage Under Enhanced UV-B Radiation

LOU Yun-sheng¹, ZENG Zhi-ping¹, HAN Yan^{1,2}, WU Lei¹, MENG Yan¹

(1 College of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China;
2 College of Environment and Plan, Henan University, Kaifeng, Henan 475004, China)

Abstract: Field experiment was conducted to investigate the effects of K supply on diurnal variations of net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductivity, intercellular CO₂ concentration and water use efficiency in barley leaves at heading stage under enhanced UV-B radiation at the Station of Agricultural Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing, China. The experiment was designed with two UV-B radiation levels, i.e. ambient (CK, 1.5 kJ/(m²·h)) and enhanced by 120% (1.8 kJ/(m²·h)); and two K supply levels, i.e. 73 kg K₂O/hm²(low) and 150 kg K₂O/hm²(high). The results showed that enhanced UV-B radiation declined chlorophyll content, net photosynthetic rate, transpiration rate and stomatal conductivity in barley leaves, but had no obvious effect on intercellular CO₂ concentration and water use efficiency. Increasing K supply could alleviate the damage of enhanced UV-B radiation to net photosynthetic rate from enhanced UV-B radiation, but not to transpiration rate and stomatal conductivity.

Key words: Barley, UV-B radiation, Potassium fertilization, Diurnal variations