

陈 艳, 邓昌蓉, 侯全刚, 等. UV-B 辐射对不同品种(品系)辣椒幼苗光合特性及 *UVR8* 表达的影响[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(7): 1449-1459.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.07.002

UV-B 辐射对不同品种(品系)辣椒幼苗光合特性及 *UVR8* 表达的影响

陈 艳^{1,2}, 邓昌蓉^{1,2,3}, 侯全刚^{1,2,3}, 文军琴^{1,2,3}, 刘 敏^{1,2}, 邵登魁^{1,2,3}

(1. 青海大学农林科学院, 青海 西宁 810016; 2. 青海省蔬菜遗传与生理重点实验室, 青海 西宁 810016; 3. 青藏高原种质资源研究与利用实验室, 青海 西宁 810016)

摘要: 为了解紫外线 B (UV-B) 辐射对辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 光合特性及 UV-B 应答基因 *UVR8* 表达量的影响, 以青海省主栽的 9 个辣椒品种(品系)为试验材料, 紫外线处理剂量为 28.56 kJ/(m² · d), 设空白对照(无照射), 测定幼苗叶片光合特性、形态指标等 14 个指标, 同时利用实时荧光定量 PCR 技术检测 *UVR8* 基因在各试验材料中的相对表达量。结果表明, 与对照相比, 处理组辣椒的叶绿素、类胡萝卜素含量总体降低, 光合指标总体下降, 从而抑制叶片光合作用, 总体上 UV-B 处理对华美 105 大多数光合指标的影响较大, 对乐都长辣椒的影响较小。荧光定量 PCR 检测结果显示, UV-B 处理后, *UVR8* 在华美 105 中的相对表达量上升幅度最大且与对照间的差异达显著水平。综合分析可知, 华美 105 的大多数指标显著受到抑制, 光能利用率降低, 因此华美 105 为 UV-B 敏感型品种, 且 *UVR8* 在该品种中的表达水平较高, 说明 *UVR8* 能够在不耐紫外辐射辣椒品种(品系)中积极响应 UV-B 胁迫。

关键词: 辣椒; UV-B 辐射; 光合特性; *UVR8*

中图分类号: S624.4⁺3

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2023)07-1449-11

Effects of UV-B radiation on photosynthetic characteristics and *UVR8* expression in different pepper seedlings

CHEN Yan^{1,2}, DENG Chang-rong^{1,2,3}, HOU Quan-gang^{1,2,3}, WEN Jun-qin^{1,2,3}, LIU Min^{1,2}, SHAO Deng-kui^{1,2,3}

(1. Qinghai Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Xining 810016, China; 2. Qinghai Key Laboratory of Vegetable Genetics and Physiology, Xining 810016, China; 3. Laboratory for Research and Utilization of Germplasm Resources in Qinghai Tibet Plateau, Xining 810016, China)

Abstract: In order to understand the effects of ultraviolet B (UV-B) radiation on photosynthetic characteristics and UV-B response gene *UVR8* expression of capsicum (*Capsicum annuum* L.), nine varieties (lines) of capsicum in Qinghai province were selected as test materials, the treatment dose was 28.56 kJ/(m² · d), and blank control was set. A total of 14 indices such as photosynthetic characteristics and morphological indices of seedling leaves were determined. Meanwhile, the expression level of *UVR8* was detected by real-time fluorescence quantitative PCR. The results showed that compared

收稿日期: 2022-10-30

基金项目: 青海省科技厅应用基础研究项目(2020-ZJ-766)

作者简介: 陈 艳(1996-), 女, 甘肃定西人, 硕士研究生, 研究方向为辣椒耐紫外生理及遗传特性研究。(E-mail) cy-chelsea960228@163.com

通讯作者: 邵登魁, (Tel) 0971-5311240; (E-mail) sdk2003-2003-2003@163.com

with the control, the chlorophyll and carotenoid contents in the treatment group were generally reduced, and the photosynthetic characteristics generally decreased, which inhibited the photosynthesis of leaves. Overall, UV-B treatment had a greater effect on most photosynthetic indices of Huamei 105, and a smaller effect on Ledu long pepper. The results of fluorescence quantitative PCR showed

that the relative expression of *UVR8* in Huamei 105 increased the most after UV-B treatment and was significantly higher than that in the control group. In conclusion, most indices of Huamei 105 were significantly inhibited, and the utilization rate of light energy was decreased. Therefore, Huamei 105 was a UV-B sensitive variety, and *UVR8* was expressed at a high level in this variety, indicating that *UVR8* could actively respond to UV-B stress in the varieties that were not resistant to ultraviolet radiation.

Key words: chili; UV-B radiation; photosynthetic characteristics; *UVR8*

辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 是茄科辣椒属一年或多年生草本植物, 是全球广泛栽培的蔬菜作物, 也是中国第一大果菜类园艺作物^[1]。辣椒果实中富含维生素、矿物质和生物碱等多种营养物质, 在食品、医药等行业有着广泛的用途^[2]。辣椒作为青海省第一大设施蔬菜作物, 常年栽培面积约为 7 000 hm², 主栽品种有乐都长辣椒和陇椒等^[3]。

青藏高原地区海拔高, 紫外线辐射强。植物叶片是光的靶器官, 受到自然光中紫外线 B (UV-B) 的辐射后, 由于 UV-B 的能量较高, 因此不能完全穿透叶片, 使得叶片内部受到损伤^[4]。有研究发现, 由于 UV-B 促使叶绿素快速分解, 使其光能的吸收率、转化率下降^[5-7], 促使光合作用减弱, 而光合作用是植物获取能量的直接来源。众多研究结果表明, UV-B 增强会使多数作物的光合作用减弱, 表现为光同化量下降、生长缓慢^[8], 使得光合作用受到抑制。1995 年以来, 随着全球气候变化和工业排放量的增多, 臭氧层遭到破坏, 使得地球受到更强的紫外线辐射, 尽管 90% UV-B 被臭氧层吸收, 但仅 10% UV-B 到达地球表面也会对植物生长产生很大影响^[9], 并对高原地区的农作物生产造成较大影响。因此, 在高原地区开展抗 UV-B 辐射劣变及其主效基因研究具有比较重要的科学意义。本研究拟通过对不同耐 UV-B 辐射辣椒材料幼苗期叶片的光合指标进行检测, 并借助统计学分析与关键基因表达特性分析, 初步筛选具有不同抗紫外线能力的材料, 以期辣椒相关抗性研究体系的建立与资源评价提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

试验地点为青海大学农林科学院园艺创新基地, 供试辣椒材料为 QB2016 大皱、Yxj2013-16、航椒 2 号、B1401、青线椒 2 号、航椒 6 号、乐都长辣椒、华美 105、YTS2013-13, 均由青海大学农林科学院园艺研究所提供。

2022 年 3 月初播种, 采用 72 孔穴盘育苗, 9 个辣椒品种 (品系) 各育苗 72 株。待幼苗长至 6 叶 1 心期, 取长势一致的壮苗移入有 UV-B 灯的温室中进行处理, 设空白对照 (无照射)。2022 年 5 月 27 日开始进行 UV-B 辐射处理; 2022 年 6 月 1 日, 待各辣椒品种 (品系) 叶片表观出现锈斑时, 试验结束, 共处理 6 d。处理方法: 在辣椒植株上方水平挂架上悬挂 UV-B 灯 (26 W, 光谱为 275~380 nm), 用乙酸纤维素膜滤去短波辐射, 每日 UV-B 辐射时间为 8 h (9:00-17:00), 紫外线强度为 99.01 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$; 在 UV-B 照射期间调整 UV-B 灯挂架与植株生长面之间的高度使其恒定, 对照小区无辐射。用紫外辐照传感器 (杭州虹谱光色科技有限公司产品) 测定 UV-B 的辐射强度。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 形态及生长指标的测定 随机取各辣椒品种 (品系) 其中 1 株于处理第 3 d 对其叶片进行拍照, 且在处理末期第 6 d 再进行拍照, 对各辣椒品种 (品系) 叶片的表现形态进行观察; 各辣椒品种 (品系) 选整体长势一致的 3 株植株进行株高、茎粗的测定。

1.2.2 光合参数的测定 选择各辣椒品种 (品系) 整体长势一致的 3 株植株, 并选择完全展开且能充分补光的叶片, 采用 Li-6400 光合系统测定仪测定净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 等。叶室温度为 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$, 光量子通量密度 (PFD) 为 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, CO_2 浓度为 $(750 \pm 10) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 相对湿度 (RH) 为 60%~70%。测定相同叶片的荧光参数, 使用荧光叶室测定如下叶绿素荧光参数: 初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m)、暗适应 30 min 下 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、光化学淬灭系数 (qP)、非光化学淬灭系数 (NPQ)。

1.2.3 生理指标的测定 叶绿素、类胡萝卜素含量用 95% 乙醇提取并测定^[10], 均为鲜质量含量。

1.2.4 RNA 提取和实时荧光定量 PCR 参照边海

燕等^[11]的方法提取 RNA,将提取的 RNA 和合成的 cDNA 于 -20 ℃ 保存备用。本研究以辣椒 *UBI3* 为内参基因^[12],根据从美国国家生物技术信息中心 (NCBI) 网站 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) 上获得的番茄 *SlUVR8* 基因编码序列 (CDS) 设计引物,引物用 Primer 5.0 软件设计,由北京奥科鼎盛生物科技有限公司合成,本研究所用的相对定量 PCR 引物序列见表 1,基因相对表达量的计算用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法^[13-14]。

表 1 本研究所用引物序列

Table 1 Sequence of primers used in this study

引物名称	引物序列
<i>SlUVR8</i> -F/R	5'-TCGTGCTGTGTGAGGTGTTT-3' 3'-AAGAGAGAATGAGCTCCGCC-5'
<i>SlUVR82</i> -F/R	5'-TCAGTCCGGCCTTGGAAGA-3' 3'-GATCCATTCTCTGTGGCGCT-5'
<i>SlUVR83</i> -F/R	5'-GGGGCACCAATGAAAATGGG-3' 3'-GTCCGCCAGAAGAATGTCCA-5'
<i>UBI3</i> -F/R	5'-TGTCCATCTGCTCTCTGTG-3' 3'-CACCCCAAGCACAAATAAGAC-5'

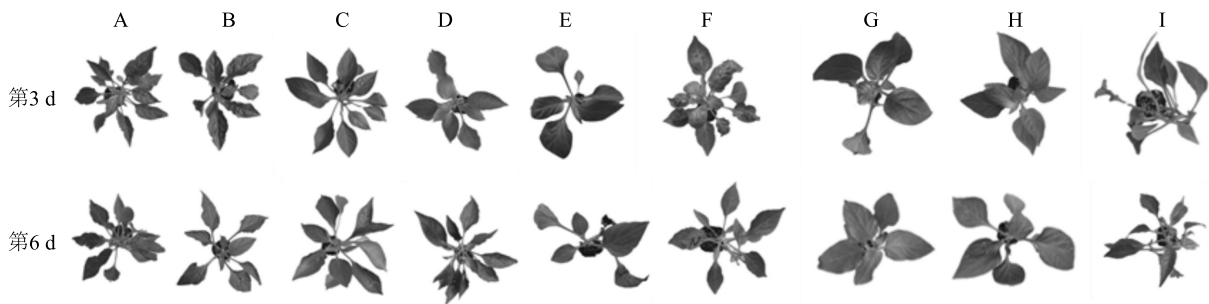
1.3 数据处理与分析

试验数据的整理及制图用 Excel 2010、Origin 2019,数据统计分析用 SPSS 21。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射对不同品种(品系)辣椒幼苗期形态特征的影响

2.1.1 UV-B 辐射对辣椒叶片的影响 由图 1 可以看出,UV-B 辐射[28.56 kJ/(m²·d)]对幼苗期辣椒叶片造成了不同程度的损伤。经观察发现,处理第 3 d 时,华美 105 叶片表面出现紫色锈斑,处理第 6 d 时,华美 105 叶片出现卷曲枯萎的现象。9 个辣椒品种(品系)叶片表面在处理末期(第 6 d)均表现出不同程度损伤,其中华美 105 的损伤最严重,乐都长辣椒无明显变化。上述结果表明,用 28.56 kJ/(m²·d) UV-B 对辣椒进行辐射处理,会对不同辣椒品种(品系)幼苗期的叶片造成不同程度的影响。



A: Yxj2013-16; B: YTS2013-13; C: 航椒 6 号; D: 航椒 2 号; E: 华美 105; F: QB2016 大皱; G: 乐都长辣椒; H: B1401; I: 青线椒 2 号。

图 1 紫外线 B (UV-B) 对不同品种(品系)辣椒叶片表现特征的影响

Fig.1 Effects of ultraviolet B (UV-B) on leaf appearance of different pepper varieties (lines)

2.1.2 UV-B 辐射对辣椒生长的影响 由图 2 可以看出,补增 UV-B 辐射对幼苗期辣椒株高整体上表现出不同程度的影响,除乐都长辣椒外,其余辣椒品种(品系)的株高与 CK 相比均出现受抑制现象,其中 QB2016 大皱的被抑制现象最明显,其株高显著降低了 29.30%。在对辣椒茎粗的影响方面,除了乐都长辣椒、航椒 2 号、华美 105 和青线椒 2 号外,其余辣椒品种(品系)的茎粗与 CK 相比均表现出变小的特征。表 2 结果显示,与 CK 相比,UV-B 处理显著减少了 YTS2013-13、华美 105、QB2016 大皱的株高 ($P<0.05$),但对其他辣椒品种(品系)无显著影响。与 CK 相比,UV-B 处理对各辣椒品种(品系)的茎粗无显著影响。方差分析结果表明,经 UV-B

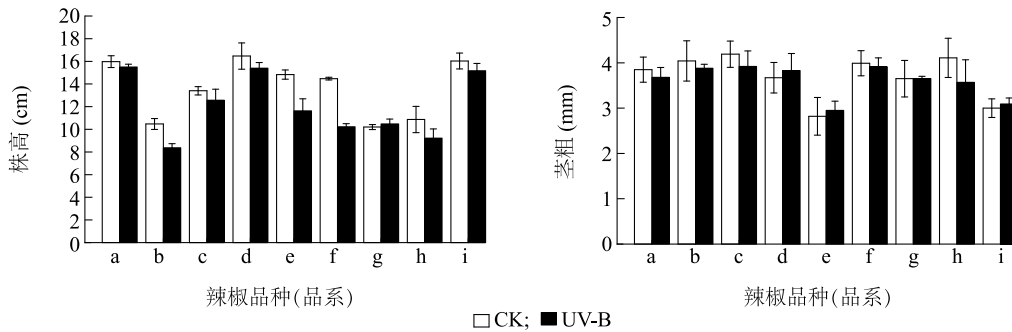
处理后各辣椒品种(品系)的株高、茎粗相较于 CK 的变化量间存在显著差异。

2.2 UV-B 辐射对不同品种(品系)辣椒幼苗光合特性的影响

2.2.1 UV-B 辐射对不同品种(品系)辣椒幼苗光合色素含量的影响 由图 3 可以看出,在补增 UV-B 处理下,除乐都长辣椒外,各辣椒品种(品系)的叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量都低于 CK。叶绿素 a 含量降幅最大的辣椒品种(品系)是华美 105,较 CK 下降了 59.43%,乐都长辣椒的叶绿素 a 含量较 CK 略有升高(图 3A);在 UV-B 处理下,与 CK 相比,叶绿素 b 含量降幅最大的是华美 105 和航椒 2 号,都下降了 57.14%,叶绿素 b 含量降幅最小的为

YTS2013-13,下降了 26.19%(图 3B);在 UV-B 处理下,与 CK 相比,类胡萝卜素含量降幅最小的是 QB2016 大皱,较 CK 降低了 14.71%,降幅最大的是 B1401,为 68.18%(图 3C)。表 3 的 t 检验结果显示,与 CK 相比,UV-B 辐射对乐都长辣椒的叶绿素 a 含量无显著影响,但显著降低了其他 8 个辣椒品种(品系)的叶绿素 a 含量($P<0.05$);与 CK 相比,UV-

B 辐射显著降低了各辣椒品种(品系)的叶绿素 b 含量;与 CK 相比,UV-B 处理显著降低了除 QB2016 大皱、YTS2013-13 外的其他辣椒品种(品系)的类胡萝卜素含量。方差分析结果表明,经 UV-B 处理的各辣椒品种(品系)叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量与 CK 的差值间有显著差异。



CK:空白对照(无照射);UV-B:紫外线 B 辐射处理。a:Yxj2013-16;b:YTS2013-13;c:航椒 6 号;d:航椒 2 号;e:华美 105;f:QB2016 大皱;g:乐都长辣椒;h:B1401;i:青线椒 2 号。

图 2 UV-B 对辣椒苗株高和茎粗的影响

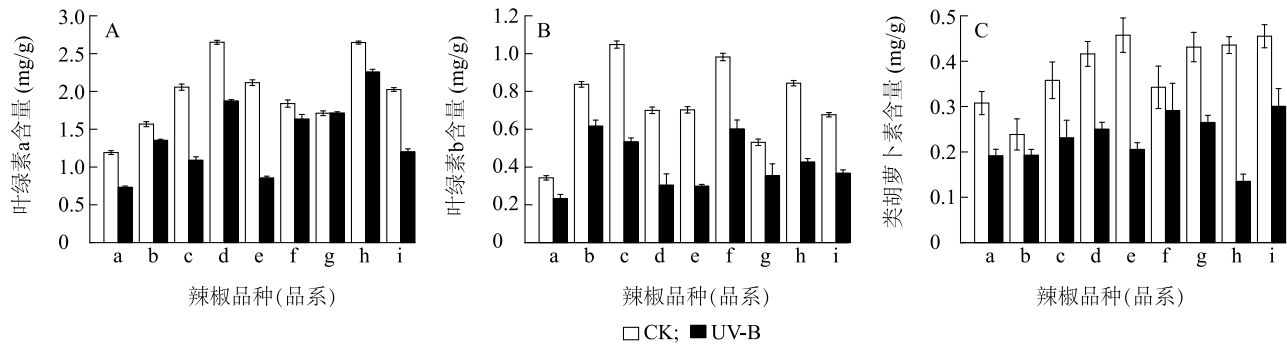
Fig.2 Effects of UV-B on plant height and stem diameter of pepper seedlings

表 2 不同辣椒品种(品系)在不同处理下的株高和茎粗

Table 2 Plant height and stem diameter of different pepper varieties (lines) under different treatments

品种(品系)	处理	株高 (cm)	UV-B 处理组与 CK 组 之间的株高差 (cm)	茎粗 (mm)	UV-B 处理组与 CK 组 之间的茎粗差 (mm)
Yxj2013-16	CK	15.97±0.52a	-0.47±0.21b	3.85±0.28a	-0.17±0.01e
	UV-B	15.50±0.25a		3.68±0.22a	
YTS2013-13	CK	10.47±0.48a	-2.10±0.14e	4.04±0.44a	-0.16±0.01e
	UV-B	8.37±0.36b		3.88±0.09a	
航椒 6 号	CK	13.40±0.37a	-0.83±0.05c	4.19±0.29a	-0.27±0.01f
	UV-B	12.57±0.97a		3.92±0.34a	
航椒 2 号	CK	16.47±1.16a	-1.07±0.05c	3.67±0.34a	0.16±0.01a
	UV-B	15.40±0.49a		3.83±0.38a	
华美 105	CK	14.83±0.41a	-3.20±0.08f	2.82±0.42a	0.13±0.01a
	UV-B	11.63±1.06b		2.95±0.20a	
QB2016 大皱	CK	14.47±0.12a	-4.24±0.12g	3.99±0.28a	-0.08±0.01d
	UV-B	10.23±0.27b		3.91±0.20a	
乐都长辣椒	CK	10.20±0.22a	0.27±0.01a	3.65±0.40a	0±0c
	UV-B	10.47±0.43a		3.65±0.05a	
B1401	CK	10.87±1.16a	-1.65±0.04d	4.11±0.43a	-0.54±0.01g
	UV-B	9.22±0.81a		3.57±0.50a	
青线椒 2 号	CK	16.03±0.70a	-0.86±0.05c	3.00±0.21a	0.09±0.01b
	UV-B	15.17±0.64a		3.09±0.13a	

同一品种(品系)辣椒的不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P<0.05$);UV-B 处理组与 CK 组之间的差值后标有不同小写字母表示不同品种(品系)辣椒间差异显著($P<0.05$)。CK、UV-B 见图 2 注。



A: 叶绿素 a 含量; B: 叶绿素 b 含量; C: 类胡萝卜素含量。a: Yxj2013-16; b: YTS2013-13; c: 航椒 6 号; d: 航椒 2 号; e: 华美 105; f: QB2016 大皱; g: 乐都长辣椒; h: B1401; i: 青线椒 2 号。CK、UV-B 见图 2 注。

图 3 UV-B 对不同品种(品系)辣椒幼苗光合色素含量的影响

Fig.3 Effects of UV-B on photosynthetic pigment content of different varieties (lines) of pepper seedlings

2.2.2 UV-B 辐射对不同品种(品系)辣椒幼苗呼吸参数的影响 经 UV-B 辐射后,与 CK 相比,各辣椒品种(品系)叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率均表现为下降趋势,但胞间 CO_2 浓度却表现为上升趋势(图 4)。经 UV-B 处理后,与 CK 相比,乐都长辣椒的净光合速率降幅最小,为 13.02%,Yxj2013-16 的净光合速率降幅最大,达 48.90%(图 4A)。经 UV-B 处理后,与 CK 相比,华美 105、青线椒 2 号的叶片蒸腾速率降幅较大,其中华美 105 的蒸腾速率较 CK 下降了 67.65%(图 4B)。在胞间 CO_2 浓度方面,与 CK 相比,华美 105 的胞间 CO_2 浓度上升幅度最大,为 35.46%(图 4C)。就气孔导度而言,与 CK 相比,乐都长辣椒的变化幅度最小,航椒 6 号的变化幅度最大,航椒 6 号的气孔导度较对照下降了 80.00%(图 4D)。由表 4 看出,与 CK 相比,UV-B 辐射对乐都长辣椒的净光合速率、气孔导度无显著影响,但显著降低了其他 8 个辣椒品种(品系)的净光合速率、气孔导度($P < 0.05$);与 CK 相比,UV-B 处理对 YTS2013-13 的胞间 CO_2 浓度无显著影响,但显著增加其他几个辣椒品种(品系)的胞间 CO_2 浓度;与 CK 相比,UV-B 处理对乐都长辣椒、航椒 6 号的蒸腾速率无显著影响,却显著降低了其余辣椒品种(品系)的蒸腾速率。方差分析结果表明,经 UV-B 处理的各辣椒品种(品系)净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度与 CK 的差值间存在显著差异。

2.2.3 UV-B 辐射对不同品种(品系)辣椒幼苗荧光参数的影响 经 UV-B 辐射处理后,与 CK 相比,所有参试辣椒品种(品系)的初始荧光均较高,其中乐都长辣椒的变幅最小,华美 105 的变幅最

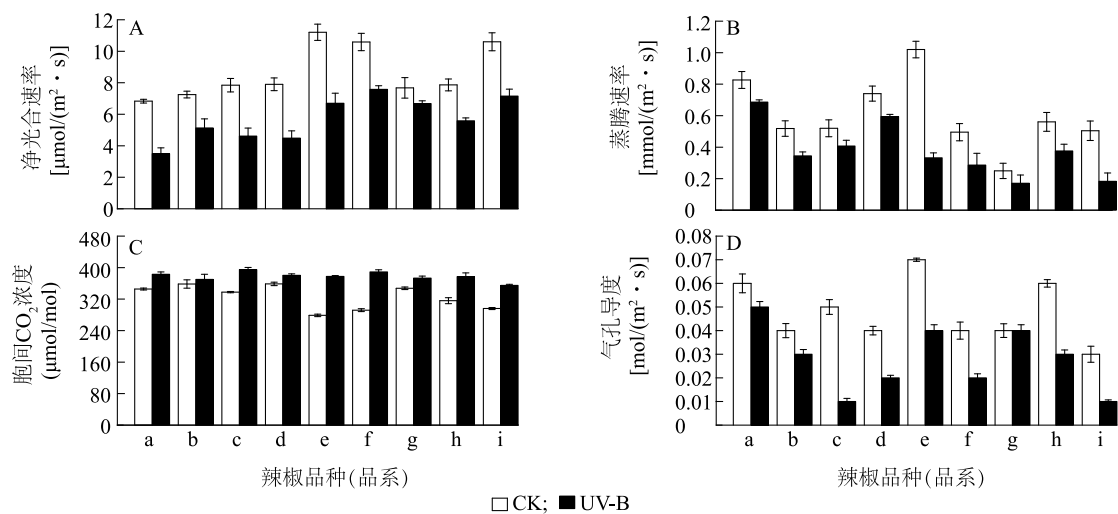
大,比 CK 高 49.29%(图 5A)。经 UV-B 辐射处理后,与 CK 相比,乐都长辣椒的 F_m 变幅最小,华美 105 的 F_m 变幅最大,比 CK 低 45.13%(图 5B)。除乐都长辣椒外,各辣椒品种(品系)的原初光能转化效率表现为 $\text{CK} > \text{UV-B}$ 处理,其中 UV-B 处理对华美 105 的影响显著,其他辣椒品种(品系)在处理与 CK 间的差异不显著(图 5C、表 5)。在 UV-B 处理下,各辣椒品种(品系)的光化学淬灭系数整体上表现为 $\text{CK} > \text{UV-B}$ 处理,UV-B 对华美 105 的 qP 影响最大,较 CK 降低了 15.79%(图 5D)。除乐都长辣椒外,其他辣椒品种(品系)的非光化学淬灭系数经 UV-B 处理后均小于 CK,其中乐都长辣椒的非光化学淬灭系数与 CK 相比变幅较小,华美 105 的非光化学淬灭系数与 CK 相比变幅最大,比 CK 低 72.41%(图 5E)。由表 5 看出,与 CK 相比,UV-B 辐射处理显著提高了航椒 6 号、航椒 2 号、青线椒 2 号和华美 105 的 F_o ($P < 0.05$),但对其他几个辣椒品种(品系)的 F_o 无显著影响;乐都长辣椒的 F_m 经 UV-B 处理后与 CK 相比无显著变化,但其他 8 个辣椒品种(品系)的 F_m 却显著降低;与 CK 相比,UV-B 处理对除华美 105 外的其他各辣椒品种(品系)的 F_o/F_m 无显著影响;与 CK 相比,UV-B 处理显著降低了 Yxj2013-16、航椒 2 号、华美 105、QB2016 大皱、B1401、青线椒 2 号的 qP ;与 CK 相比,UV-B 处理显著降低了大多数辣椒品种(品系)的 NPQ 。方差分析结果表明,经 UV-B 处理前后,总体上各辣椒品种(品系)的 F_o 、 F_m 、 qP 、 NPQ 相较于 CK 的变化量之间存在显著差异,UV-B 处理对华美 105 荧光参数的影响最明显,对乐都长辣椒各个指标的影响较小。

表 3 不同辣椒品种(品系)在不同处理下的光合色素含量

Table 3 Photosynthetic pigment content of different pepper varieties (lines) under different treatments

品种(品系)	处理	叶绿素 a 含量 (mg/g)	UV-B 处理组与 CK 组之间叶绿素 a 含量的差 (mg/g)	叶绿素 b 含量 (mg/g)	UV-B 处理组与 CK 组之间叶绿素 b 含量的差 (mg/g)	类胡萝卜素含量 (mg/g)	UV-B 处理组与 CK 组之间类胡萝卜素 含量的差 (mg/g)
Yxj2013-16	CK	1.19±0.03a	-0.46±0.01d	0.34±0.01a	-0.11±0a	0.31±0.03a	-0.12±0.01b
	UV-B	0.73±0.02b		0.23±0.02b		0.19±0.01b	
YTS2013-13	CK	1.57±0.03a	-0.22±0.01b	0.84±0.01a	-0.22±0.01ab	0.24±0.03a	-0.05±0.01a
	UV-B	1.35±0.01b		0.62±0.03b		0.19±0.01a	
航椒 6 号	CK	2.06±0.04a	-0.97±0.01g	1.05±0.02a	-0.52±0.04d	0.36±0.04a	-0.13±0.01bc
	UV-B	1.09±0.04b		0.53±0.02b		0.23±0.04b	
航椒 2 号	CK	2.65±0.03a	-0.77±0.01e	0.70±0.02a	-0.40±0.08cd	0.42±0.03a	-0.17±0d
	UV-B	1.88±0.02b		0.30±0.06b		0.25±0.01b	
华美 105	CK	2.12±0.04a	-1.26±0.02h	0.70±0.02a	-0.40±0.02cd	0.46±0.04a	-0.25±0.02e
	UV-B	0.86±0.02b		0.30±0.01b		0.21±0.01b	
QB2016 大皱	CK	1.84±0.05a	-0.20±0.01b	0.98±0.02a	-0.38±0.07c	0.34±0.05a	-0.05±0.02a
	UV-B	1.64±0.06b		0.60±0.05b		0.29±0.06a	
乐都长辣椒	CK	1.71±0.03a	0.01±0a	0.53±0.02a	-0.17±0.01a	0.43±0.03a	-0.17±0d
	UV-B	1.72±0.02a		0.36±0.06b		0.26±0.02b	
B1401	CK	2.65±0.02a	-0.39±0.01c	0.84±0.01a	-0.41±0.03cd	0.44±0.02a	-0.30±0f
	UV-B	2.26±0.03b		0.43±0.02b		0.14±0.02b	
青线椒 2 号	CK	2.03±0.03a	-0.83±0.01f	0.68±0.01a	-0.31±0.03bc	0.45±0.03a	-0.15±0.01bcd
	UV-B	1.20±0.04b		0.37±0.02b		0.30±0.04b	

同一品种(品系)辣椒的不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P<0.05$);UV-B 处理组与 CK 组之间的差值后标有不同小写字母表示不同品种(品系)辣椒间差异显著($P<0.05$)。CK、UV-B 见图 2 注。



A:净光合速率;B:蒸腾速率;C:胞间 CO_2 浓度;D:气孔导度。a:Yxj2013-16;b:YTS2013-13;c:航椒 6 号;d:航椒 2 号;e:华美 105;f:QB2016 大皱;g:乐都长辣椒;h:B1401;i:青线椒 2 号。CK、UV-B 见图 2 注。

图 4 UV-B 对不同品种(品系)辣椒幼苗呼吸参数的影响

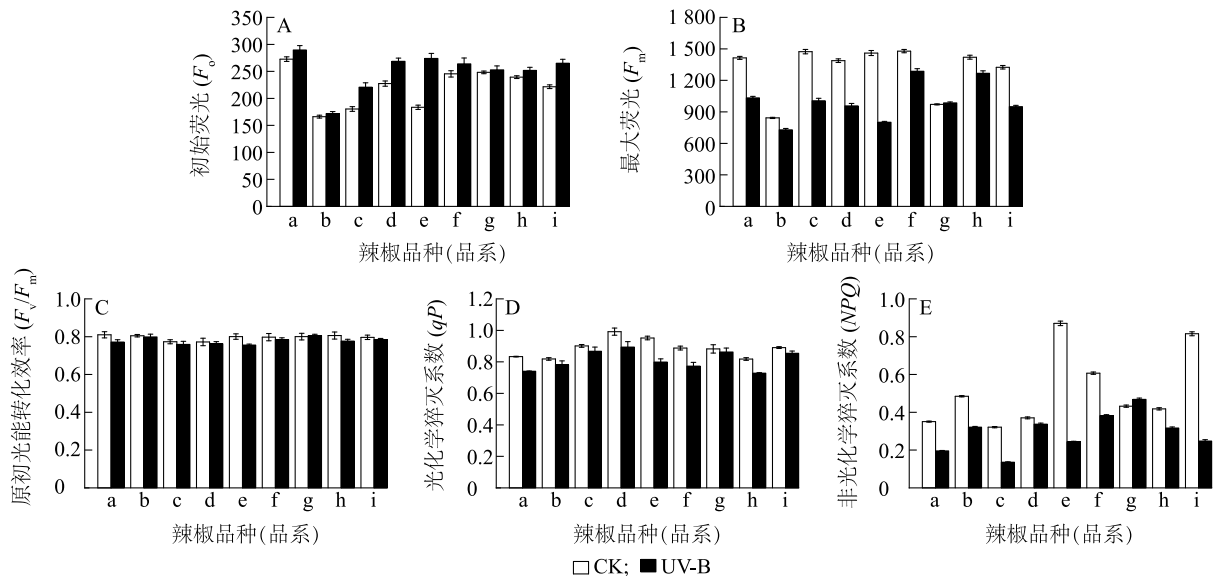
Fig.4 Effects of UV-B on respiration parameters of different pepper seedlings

表 4 不同辣椒品种(品系)在不同处理下的呼吸参数

Table 4 Respiratory parameters of different pepper varieties (lines) under different treatments

品种(品系)	处理	P_n [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]	UV-B 处理组与 CK 组之间的 P_n 差 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]	C_i ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	UV-B 处理组与 CK 组之间的 C_i 差 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	T_r [$\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]	UV-B 处理组与 CK 组之间的 T_r 差 [$\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]	G_s [$\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]	UV-B 处理组与 CK 组之间的 G_s 差 [$\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]
Yxj2013-16	CK	6.83±0.12a	-3.34±0.28d	345.60±2.37b	37.58±3.52c	0.83±0.05a	-0.14±0.01ab	0.06±0a	-0.01±0.01ab
	UV-B	3.49±0.38b		383.18±5.89a		0.69±0.01b		0.05±0b	
YTS2013-13	CK	7.25±0.21a	-2.12±0.38b	358.32±10.61a	11.78±3.92e	0.52±0.05a	-0.18±0.01ab	0.04±0a	-0.01±0ab
	UV-B	5.13±0.58b		370.10±13.03a		0.34±0.03b		0.03±0b	
航椒 6 号	CK	7.85±0.43a	-3.23±0.08d	337.79±1.63b	56.97±4.11b	0.52±0.05a	-0.11±0.01ab	0.05±0a	-0.04±0d
	UV-B	4.62±0.51b		394.76±5.74a		0.41±0.04a		0.01±0b	
航椒 2 号	CK	7.90±0.40a	-3.42±0.08d	358.72±4.38b	21.65±0.71d	0.74±0.05a	-0.15±0.02ab	0.04±0a	-0.02±0bc
	UV-B	4.48±0.47b		380.37±3.77a		0.59±0.01b		0.02±0b	
华美 105	CK	11.21±0.52a	-4.51±0.13e	278.69±3.19b	98.83±1.22a	1.02±0.05a	-0.69±0c	0.07±0a	-0.03±0cd
	UV-B	6.70±0.64b		377.52±2.42a		0.33±0.03b		0.04±0b	
QB2016 大皱	CK	10.59±0.55a	-3.01±0.47cd	291.93±3.66b	97.17±2.65a	0.50±0.05a	-0.21±0.02ab	0.04±0a	-0.02±0bc
	UV-B	7.58±0.24b		389.10±5.26a		0.29±0.07b		0.02±0b	
乐都长辣椒	CK	7.68±0.65a	-1.00±0.56a	347.55±3.35b	25.80±3.90d	0.25±0.05a	-0.08±0.01a	0.04±0a	-0±0a
	UV-B	6.68±0.18a		373.35±5.22a		0.17±0.05a		0.04±0a	
B1401	CK	7.86±0.38a	-2.27±0.24bc	316.10±7.57b	60.93±2.07b	0.56±0.06a	-0.18±0.01ab	0.06±0a	-0.03±0cd
	UV-B	5.59±0.18b		377.03±9.54a		0.38±0.04b		0.03±0b	
青线椒 2 号	CK	10.60±0.57a	-3.44±0.14d	296.08±2.65b	58.84±3.19b	0.50±0.06a	-0.32±0.02b	0.03±0a	-0.02±0bc
	UV-B	7.16±0.44b		354.92±2.62a		0.18±0.05b		0.01±0b	

P_n :净光合速率; C_i :胞间 CO_2 浓度; T_r :蒸腾速率; G_s :气孔导度。同一品种(品系)辣椒的不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P<0.05$);UV-B 处理组与 CK 组之间的差值后标有不同小写字母表示不同品种(品系)辣椒间差异显著($P<0.05$)。CK、UV-B 见图 2 注。



A: 初始荧光; B: 最大荧光; C: 原初光能转化效率; D: 光化学淬灭系数; E: 非光化学淬灭系数。a: Yxj2013-16; b: YTS2013-13; c: 航椒 6 号; d: 航椒 2 号; e: 华美 105; f: QB2016 大皱; g: 乐都长辣椒; h: B1401; i: 青线椒 2 号。CK、UV-B 见图 2 注。

图 5 UV-B 对不同品种(品系)辣椒幼苗荧光参数的影响

Fig.5 Effects of UV-B on fluorescence parameters of different pepper seedlings

表 5 不同辣椒品种(品系)在不同处理下的荧光参数

Table 5 Fluorescence parameters of different pepper varieties (lines) under different treatments

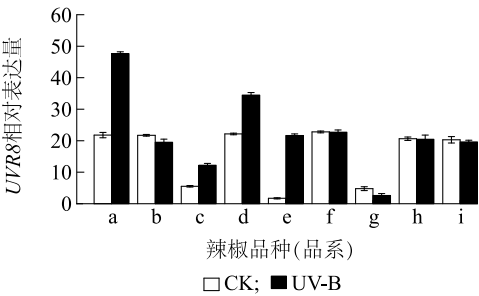
品种(品系)	处理	F_o	UV-B 处理组与 CK 组之间的 F_o 差	F_m	UV-B 处理组与 CK 组之间的 F_m 差	F_v/F_m	UV-B 处理组与 CK 组之间的 F_v/F_m 差	qP	UV-B 处理组与 CK 组之间的 qP 差	NPQ	UV-B 处理组与 CK 组之间的 NPQ 差
Yxj2013-16	CK	272.65± 4.26a	16.98± 3.75c	1 414.15± 14.65a	-381.11± 1.06e	0.81± 0.02a	-0.04± 0e	0.83± 0a	-0.09± 0b	0.35± 0a	-0.15± 0d
	UV-B	289.63± 8.01a		1 033.04± 14.16b		0.77± 0.01a		0.74± 0b		0.20± 0b	
YTS2013-13	CK	166.16± 2.70a	5.75± 1.18d	842.54± 5.97a	-113.60± 7.00b	0.81± 0.01a	-0.01± 0b	0.82± 0.01a	-0.04± 0a	0.48± 0a	-0.16± 0e
	UV-B	171.91± 3.64a		728.94± 12.90b		0.80± 0.01a		0.78± 0.03a		0.32± 0b	
航椒 6 号	CK	180.37± 4.40b	40.42± 3.70b	1 473.67± 20.74a	-467.79± 2.87g	0.77± 0.01a	-0.01± 0b	0.90± 0.01a	-0.03± 0.01a	0.32± 0a	-0.18± 0f
	UV-B	220.79± 8.08a		1 005.88± 23.45b		0.76± 0.02a		0.87± 0.03a		0.14± 0b	
航椒 2 号	CK	227.40± 4.86b	41.28± 1.36b	1 387.42± 17.20a	-430.53± 6.28f	0.77± 0.02a	-0.01± 0b	0.99± 0.02a	-0.10± 0b	0.37± 0.01a	-0.03± 0b
	UV-B	268.68± 5.99a		956.89± 23.40b		0.76± 0.01a		0.89± 0.04b		0.34± 0.01b	
华美 105	CK	183.51± 4.02b	90.45± 5.27a	1 460.29± 23.61a	-658.97± 15.99h	0.80± 0.01a	-0.04± 0e	0.95± 0.01a	-0.15± 0.01c	0.87± 0.01a	-0.63± 0.01i
	UV-B	273.96± 9.29a		801.32± 7.66b		0.76± 0.01b		0.80± 0.02b		0.24± 0b	
QB 2016 大皱	CK	245.45± 5.83a	18.37± 5.12c	1 478.74± 15.74a	-191.59± 8.84d	0.80± 0.02a	-0.02± 0c	0.89± 0.01a	-0.12± 0b	0.61± 0.01a	-0.23± 0g
	UV-B	263.82± 10.94a		1 287.15± 24.53b		0.78± 0.01a		0.77± 0.02b		0.38± 0.01b	
乐都长辣椒	CK	248.21± 2.50a	4.56± 4.88d	970.96± 5.08a	14.27± 4.57a	0.80± 0.02a	0.01± 0a	0.88± 0.03a	-0.02± 0a	0.43± 0.01a	0.04± 0a
	UV-B	252.77± 7.38a		985.23± 9.54a		0.81± 0.01a		0.86± 0.02a		0.47± 0.01b	
B1401	CK	239.32± 2.59a	12.42± 3.22cd	1 420.40± 18.91a	-152.50± 4.53c	0.81± 0.02a	-0.03± 0d	0.82± 0.01a	-0.09± 0.01b	0.42± 0.01a	-0.10± 0c
	UV-B	251.74± 5.79a		1 267.90± 23.34b		0.78± 0.01a		0.73± 0b		0.32± 0.01b	
青线椒 2 号	CK	221.60± 3.39b	43.38± 4.11b	1 324.98± 16.95a	-375.48± 4.57e	0.80± 0.01a	-0.02± 0c	0.89± 0.01a	-0.04± 0a	0.82± 0.01a	-0.57± 0h
	UV-B	264.98± 7.39a		949.50± 12.48b		0.78± 0.01a		0.85± 0.01b		0.25± 0.01b	

F_o : 初始荧光; F_m : 最大荧光; F_v/F_m : 原初光能转化效率; NPQ : 非光化学淬灭系数; qP : 光化学淬灭系数。同一品种(品系)辣椒的不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$); UV-B 处理组与 CK 组之间的差值后标有不同小写字母表示不同品种(品系)辣椒间差异显著($P < 0.05$)。CK、UV-B 见图 2 注。

2.3 UV-B 辐射对辣椒幼苗紫外相关基因 *UVR8* 表达量的影响

对 9 个辣椒品种(品系)的叶片进行 UV-B 辐射处理后,对其叶片中 *UVR8* 的相对表达量进行检测分析。如图 6 所示,与 CK 相比,UV-B 辐射处理的部分辣椒品种(品系)的 *UVR8* 相对表达量表现出上调趋势。经 UV-B 辐射处理后,与 CK 相比,华美 105、Yxj2013-16 叶片中的 *UVR8* 相对表达量增幅较大,其中华美 105 的 *UVR8* 相对表达量较

CK 增加了 1 158.14%,而乐都长辣椒、YTS2013-13 的 *UVR8* 相对表达量较 CK 降低。由表 6 可以看出,UV-B 辐射显著增加了 Yxj2013-16、华美 105 的 *UVR8* 相对表达量($P < 0.05$),除了航椒 2 号、航椒 6 号以及青线椒 2 号,UV-B 处理对其他几个辣椒品种(品系)的 *UVR8* 相对表达量有显著影响;方差分析结果表明,经 UV-B 处理后,各辣椒品种 *UVR8* 相对表达量相较于 CK 的变化量之间存在显著差异。



a: Yxj2013-16; b: YTS2013-13; c: 航椒 6 号; d: 航椒 2 号; e: 华美 105; f: QB2016 大皱; g: 乐都长辣椒; h: B1401; i: 青线椒 2 号。CK、UV-B 见图 2 注。

图 6 UV-B 对不同品种(品系)辣椒幼苗叶片 *UVR8* 表达量的影响

Fig.6 Effects of UV-B on the expression of *UVR8* in leaves of pepper seedlings

表 6 不同辣椒品种(品系)在不同处理下的 *UVR8* 相对表达量
Table 6 Relative expression levels of *UVR8* in different pepper varieties (lines) under different treatments

品种(品系)	处理	<i>UVR8</i> 的 相对表达量	UV-B 处理组与 CK 组之间 <i>UVR8</i> 相对 表达量的差
Yxj2013-16	CK	21.79±0.84b	25.86±0.71a
	UV-B	47.65±0.56a	
YTS2013-13	CK	21.71±0.27a	-2.21±1.04f
	UV-B	19.50±1.00b	
航椒 6 号	CK	5.53±0.24a	6.69±0.90d
	UV-B	12.22±0.58a	
航椒 2 号	CK	22.15±0.25a	12.34±1.10c
	UV-B	34.49±0.79a	
华美 105	CK	1.72±0.19b	19.92±0.86b
	UV-B	21.64±0.53a	
QB2016 大皱	CK	22.79±0.30a	-0.08±0.99e
	UV-B	22.71±0.71b	
乐都长辣椒	CK	4.78±0.61a	-2.17±0.77f
	UV-B	2.61±0.62b	
B1401	CK	20.63±0.53a	-0.18±1.42ef
	UV-B	20.45±1.34b	
青线椒 2 号	CK	20.28±1.02a	-0.67±0.09ef
	UV-B	19.61±0.55a	

同一品种(品系)辣椒的不同处理间标有不同小写字母表示差异显著($P<0.05$);UV-B 处理组与 CK 组之间的差值后标有不同小写字母表示不同品种(品系)辣椒间差异显著($P<0.05$)。CK、UV-B 见图 2 注。

3 讨论

UV-B 辐射对植物有强烈的负面效应,会使植物体内蛋白质、叶绿体发生损伤,并能抑制植株生长(包括农作物减产等)^[15-16]。叶片作为光合作用的靶器官,受到自然光中 UV-B 的辐射后会使其内部生理代谢过程受到影响^[4]。叶片受损伤严重时,还会出现黄斑、褐变、坏死等现象^[17-18]。在本研究中,除了乐都长辣椒在处理前后无明显变化外,其他辣椒品种(品系)经 UV-B 辐射后叶片表面均出现不同程度的紫色锈斑,这与前人的研究结果^[17-18]一致。株高作为植物所有生物学特性中最容易被观察的性状,经常被作为抗性指标进行相关研究。前人在对杂草^[19]、大豆^[20]、小麦^[21]等研究中发现,高剂量紫外线辐射均可抑制植物株高生长。在本研究中,绝大多数参试辣椒品种(品系)的株高经 UV-B 处理后有不同程度的下降,与前人研究结果^[19-21]一致。

UV-B 辐射除了能改变株高、叶片表观形态发生外,还能影响植物光合系统^[22]。UV-B 辐射对于植株光合作用的抑制一方面直接通过损伤内囊体膜的完整性^[23]、抑制光系统 II 的活性或者减少 CO₂固定和色素含量来实现^[24];另一方面,UV-B 可促使叶片气孔关闭以抑制气体交换,引起气孔导度下降,进而间接影响到光合作用^[15]。叶绿素荧光参数是植物光合作用的内在探针,通过分析叶绿素荧光动力学参数可以揭示植物光能吸收、转化、传递等过程的生理状态^[25]。韩雯等^[26]研究发现,短时间的 UV-B 辐射对拟南芥叶绿素荧光特性有影响,原初光能转化效率、光化学淬灭系数等指标降低, *NPQ* 呈上升趋势。在本研究中,与 CK 相比,UV-B 处理明显降低了参试辣椒品种(品系)的光合色素(叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素)含量和气孔导度,从而直接或间接影响植株的光合作用,这与陈慧泽等^[15]的研究结论一致。张玉红等^[27-28]研究发现,经 UV-B 辐射后的植株,其原初光能转化效率、光化学淬灭系数等降低,这与本研究中 9 个辣椒品种(品系)的 F_v/F_m 、 qP 经 UV-B 处理后的变化基本一致。在本研究中,与 CK 相比,UV-B 处理后的辣椒叶片 *NPQ* 下降,这与祁虹等^[29]对棉花的研究结论相反,可能是因为本研究中紫外线处理剂量较高,导致光系统受损。

UVR8 是 UV-B 辐射后的关键应答基因^[30]。前人研究发现,经 UV-B 辐射后,茄子幼苗子叶、白桦

树叶片中的 *UVR8* 相对表达量均上调,说明 *UVR8* 能够积极响应 UV-B 胁迫^[31-32]。在本研究中,华美 105 的 *UVR8* 相对表达量经 UV-B 处理后上升幅度最大,说明其感受 UV-B 的能力最强,即华美 105 的抗 UV-B 能力可能较弱,华美 105 的大部分光合指标也受到了抑制,导致其光能利用率降低,推测此品种为 UV-B 敏感品种。

4 结 论

综上,辐射剂量为 $28.56 \text{ kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 的 UV-B 处理通过损伤辣椒幼苗叶片生物膜,降低了辣椒叶片中叶绿素含量、类胡萝卜素含量以及大多数呼吸参数和荧光参数,使得辣椒幼苗的光能利用率降低,从而抑制辣椒幼苗叶片的光合作用。此外,*UVR8* 相对表达量表达模式分析结果表明,用 $28.56 \text{ kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ UV-B 处理后,*UVR8* 的相对表达量在华美 105 叶片中的上升幅度最大,因此 $28.56 \text{ kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ UV-B 辐射在一定时间内也能影响该基因的转录表达。本研究对高原地区辣椒幼苗期增加紫外线辐射,初步探索了 UV-B 处理后辣椒幼苗期光合特性、关键应答基因相对表达量的变化,为高原地区抗紫外线品种筛选和资源创新提供了研究思路 and 方向,为抗紫外线劣变育种技术创新与新品种选育奠定了技术基础。

参考文献:

- [1] 付秋实,李红岭,崔健,等.水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响[J].中国农业科学,2009,42(5):1859-1866.
- [2] 彭书练.辣椒功能成分的综合提取技术研究[D].长沙:湖南农业大学,2007.
- [3] 叶超.青海循化线辣椒带富撒拉人家[N].西部时报,2008-11-25(13).
- [4] 钟楚,陈宗瑜,王毅,等. UV-B 辐射对植物影响的分子水平研究进展[J].生态学杂志,2009,28(1):129-137.
- [5] 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(5):58-63.
- [6] 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(1):102-105.
- [7] 林文雄,吴杏春,梁义元,等. UV-B 辐射胁迫对水稻叶绿素荧光动力学的影响[J].中国生态农业学报,2002,10(1):8-12.
- [8] TEVINI M, TERAMURA A H. UV-B effects on terrestrial plants[J]. Photochemistry and Photobiology, 1989, 50(4): 479-487.
- [9] 杜照奎. UV-B 辐射增强对花生的生理生态影响及其分子机制[D].重庆:西南大学,2014.
- [10] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts[J]. Plant Physiology, 1949, 24(1): 1-15.
- [11] 边海燕,钟启文,黄思杰,等.干旱胁迫下大蒜果聚糖代谢关键酶基因的表达分析[J].分子植物育种,2018,16(20):6770-6776.
- [12] 赵敬.辣椒内参基因的筛选及 NBS-LRR 类抗病基因同源序列的鉴定[D].南京:南京农业大学,2012.
- [13] 张宇,周自云,夏鹏国,等.干旱胁迫对柴胡中皂苷合成关键酶基因表达及皂苷含量的影响[J].中国中药杂志,2016,41(4):643-647.
- [14] LIVAK K J, SCHMITTGEN T. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ method[J]. Methods, 2001, 25(4): 402-408.
- [15] 陈慧泽,韩榕.植物响应 UV-B 辐射的研究进展[J].植物学报,2015,50(6):790-801.
- [16] CALDWELL M M, BJÖRN L O, BORNMAN J F, et al. Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 1998, 46(1/2/3): 40-52.
- [17] 李俊,牛金文,杨芳,等.不同马铃薯品种(系)对增强 UV-B 辐射的形态响应[J].中国生态农业学报,2016,24(6):770-779.
- [18] 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.
- [19] BARNES P W, FLINT S D, CALDWELL M M. Morphological responses of crop and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation[J]. American Journal of Botany, 1990, 77(10): 1354-1360.
- [20] LI Y, ZU Y Q, CHEN J J, et al. Intraspecific responses in crop growth and yield of 20 soybean cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation under field conditions[J]. Field Crops Research, 2002, 78(1): 1-8.
- [21] 王传海,郑有飞,何都良,等.南京地区近地面紫外辐射 UV-B 强度对小麦生长及产量影响的评估[J].农业环境科学学报, 2003(2): 147-149.
- [22] 蔡锡安,夏汉平,彭少麟.增强 UV-B 辐射对植物的影响[J].生态环境,2007(3):1044-1052.
- [23] SWARNA K, BHANUMATHI G, MURTHY S. Studies on the UV-B radiation induced oxidative damage in thylakoid photofunctions and analysis of the role of antioxidant enzymes in maize primary leaves[J]. Bioscan, 2012, 7: 609-610.
- [24] CHEN H Z, HAN R. He-Ne laser treatment improves the photosynthetic efficiency of wheat exposed to enhanced UV-B radiation[J]. Laser Physics, 2014, 24(10): 105602.
- [25] 耿东梅,单立山,李毅,等.土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响[J].植物学报,2014,49(3):282-291.
- [26] 韩雯,韩榕.不同时间的 UV-B 辐射对拟南芥幼苗生长的影响[J].植物学报,2015,50(1): 40-46.

- [27] 张玉红,陈路瑶,刘 彤,等.增补 UV-B 辐射对药用植物黄芩幼苗生长及光合生理影响[J]. 中国农学通报,2018,34(4): 76-82.
- [28] 李雪莹,殷 红,战莘晔,等.添加 UV-B 辐射对灌浆期水稻剑叶光合特性及抗氧化能力的影响[J]. 沈阳农业大学学报,2017,48(3): 271-276.
- [29] 祁 虹,段留生,王树林,等.全生育期 UV-B 辐射增强对棉花生长及光合作用的影响[J]. 中国生态农业学报,2017,25(5): 708-719.
- [30] 刘明雪,孙 梅,王 宇,等.植物 UV-B 受体及其介导的光信号转导[J]. 植物学报,2012,47(6): 661-669.
- [31] 张君豪.茄子 *UVR8* 基因的克隆与表达分析[D].上海:上海交通大学,2019.
- [32] 李晓一,詹亚光,娄晓瑞,等.白桦 *BpUVR8* 基因的序列与表达模式分析[J]. 植物生理学报,2016,52(5): 685-692.

(责任编辑:徐 艳)