

增强 UV-B 辐射对暖温带落叶阔叶林土庄绣线菊水分利用效率、气孔导度、叶氮素含量及形态特性的影响

陈 兰^{1,2} 张守仁^{1*}

(1 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093) (2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 在北京东灵山暖温带森林生态系统中, 选择常见灌丛土庄绣线菊 (*Spiraea pubescens*), 建立 UV-B 控制实验。连续 3 个生长季每天增补 $9.4 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ 的辐射剂量, 模拟臭氧衰减 17% 时近地表面 UV-B 辐射的增强。该实验的目的是在野外环境下观测, 长时间人工增强 UV-B 辐射对土庄绣线菊叶片的气孔导度、碳同位素比率 ($\delta^{13}\text{C}$)、叶含水量、叶面积、特别是水分利用效率 (*WUE*) 和叶片全氮含量等指标的影响。实验结果表明, 增强 UV-B 辐射显著减少了土庄绣线菊的叶面积 (50.1%), 提高了叶片全氮含量 (102%)。同时, UV-B 辐射还在一定程度上 (尽管统计显示不显著) 降低了气孔导度 (16.1%)、胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度之比 (C_i/C_a) (4.0%)、提高了碳同位素比率 ($\delta^{13}\text{C}$) (20.5‰)、叶含水量 (3.1%) 及比叶重 (*SLW*) (5.2%), 从而导致 *WUE* 的增加 (4.1%) 和植物的抗旱能力增强。值得注意的是, 深层土壤 (30~40 cm) 含水量变化会影响气孔导度、 $\delta^{13}\text{C}$ 和 *WUE* 对紫外辐射的响应程度: 在土壤干旱的季节 (6 月和 9 月), 气孔导度、 $\delta^{13}\text{C}$ 、*WUE* 这些指标处理和对照的差异很小, 但是当土壤水分充足时 (7 月和 8 月), 处理和对照的差异就较为显著。另外, 随着实验处理时间的延长, UV-B 的效应变得不显著。相关分析表明, UV-B 辐射降低了土壤含水量 (30~40 cm) 与土庄绣线菊叶含水量、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 C_i/C_a 和气孔导度的相关系数, 增强了 *WUE* 与土壤含水量的相关性, 这也许是由于 UV-B 辐射增强了 *WUE* 对土壤水分变化的敏感性。该研究的结果表明 UV-B 辐射对土庄绣线菊的形态和生长有显著的影响, 但对主要水分生理指标影响不显著。

关键词 暖温带落叶阔叶林 土庄绣线菊 UV-B 辐射 碳同位素分差 水分利用效率 营养含量

EFFECTS OF ENHANCED UV-B RADIATION ON WATER USE EFFICIENCY, STOMATAL CONDUCTANCE, LEAF NITROGEN CONTENT AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *SPIRAEA PUBESCENS* IN A WARM-TEMPERATE DECIDUOUS BROAD-LEAF FOREST

CHEN Lan^{1,2} and ZHANG Shou-Ren^{1*}

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

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

Abstract *Spiraea pubescens*, a common shrub in the warm-temperate deciduous forest zone, is distributed in the Dongling Mountain area of Beijing, was exposed to ambient and enhanced ultraviolet-B (UV-B, 280–320 nm) radiation by artificially supplying a daily dose of $9.4 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ for three growing seasons, a level that simulated a 17% depletion in stratospheric ozone. The objective of this study was to explore the effects of long-term UV-B enhancement on stomatal conductance, leaf tissue $\delta^{13}\text{C}$, leaf water content, and leaf area. Particular attention was paid to the effects of UV-B radiation on water use efficiency (*WUE*) and leaf total nitrogen content. Enhanced UV-B radiation significantly reduced leaf area (50.1%) but increased leaf total nitrogen content (102%). These changes were associated with a decrease in stomatal conductance (16.1%) and intercellular CO_2 concentration/air CO_2 concentration (C_i/C_a) (4.0%), and an increase in leaf tissue $\delta^{13}\text{C}$ (20.5‰), leaf water content (3.1%), specific leaf weight (*SLW*) (5.2%), and *WUE* (4.1%). The effects of UV-B on the plant were greatly affected by the water content of the deep soil (30–40 cm). During the dry season, differences in the stomatal conductance, $\delta^{13}\text{C}$, and *WUE* between the control and UV-B treated shrubs were very small, whereas differences became much greater when soil water stress disappeared. Further-

收稿日期: 2004-12-23 接受日期: 2005-08-17

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30270237)

本实验的完成得到了林光辉博士、桑卫国博士、王勋陵教授、裴克全博士、陈世莘博士和李方民博士的大力帮助, 谨表感谢

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: zsr@ibcas.ac.cn

more, the effects of UV-B became much less significant as the treatment period progressed over the three growing seasons. Correlation analysis showed that enhanced UV-B radiation decreased the strength of the correlation between soil water content and leaf water content, $\delta^{13}\text{C}$, C_i/C_a , stomatal conductance, with the exception of *WUE* that had a significant correlation coefficient with soil water content. These results suggest that *WUE* would become more sensitive to soil water variation due to UV-B radiation. Based on this experiment, it was found that enhanced UV-B radiation had much more significant effects on morphological traits and growth of *S. pubescens* than hydro-physiological characteristics.

Key words Warm-temperate deciduous broad-leaved forest, *Spiraea pubescens*, UV-B radiation, $\delta^{13}\text{C}$, Water use efficiency, Nutrition content

大气同温层中的臭氧是太阳紫外辐射的主要过滤器,由于近一个世纪以来人类大量使用氯氟烃并过量地排放到大气,这层保护膜却正在被逐渐消耗¹⁾²⁾,从而增加了到达地球表面的 UV-B (280 ~ 320 nm) 辐射强度。UV-B 辐射将影响陆生植物,因此即使其少量的增加也会对许多物种产生深远影响 (Holmes, 1997)。国际上已缔结了包括《气候变化框架条约》和《臭氧层保护条约》等若干世界性的公约,表明了全球变化对地球生物(包括人类)的影响已到了不可回避的地步。然而,由于发达国家和发展中国家在执行这些公约上有很大差别,以及 UV-B 与其它气候条件(如温室气体浓度上升)的交互作用,我们并不能完全预测未来长时期的臭氧变化情况和由此增加的 UV-B 水平³⁾ (Green, 1995; Webb, 1997; Shindell *et al.*, 1998)。

自 20 世纪 80 年代南极上空首次观测到“臭氧洞”并引起科学家和国际政府的重视,针对 UV-B 辐射对植物特别是农作物产量的影响已经做了大量的研究。Caldwell 等(1998)对过去几十年已发表的有关 UV-B 辐射对植物影响的文献作了整理。发现在约 600 篇文献中,大部分的工作都是以实验室或温室条件下的草本植物或农作物作为研究对象,且不超过 5% 的研究在野外条件下进行。目前国际上有关全球变化的研究对自然条件下的植被越来越重视,但以成熟森林植物作为对象的研究依然不多。评价 UV-B 对植物作用效果的时候,野外实验非常重要,因为植物对 UV-B 的响应会随着光、温度、水分和营养等环境因子的变化而改变 (Caldwell *et al.*, 1998), 且野外实验能为我们提供 UV-B、UV-A 以及光合有效辐射 (*PAR*) 的现实平衡 (Kim *et al.*, 1996)。UV-B 辐射对植物的影响研究虽然在我国开展较晚,但近年来已经有不少学者对农作物、高寒植

物及亚热带森林植物等开展了深入研究(师生波等, 2001; 孙谷畴等, 2001; 李元和王勋陵, 1998; 侯扶江等, 1998)。

植物的水分利用效率 (*WUE*) 是植物水分利用状况的客观评价指标。Farquhar 和 Richards (1984) 发现稳定性碳同位素组成与水分利用效率存在很强的正相关,自此其成为评价植物水分利用效率的可靠手段,但要更真实地反映植物的 *WUE*, 还需要考虑叶与空气的水分亏缺 (Leaf-to-air vapor pressure deficit, *VPD*) (Farquhar *et al.*, 1989)。植物的生长和发育需要吸收和平衡重要营养元素,已有研究表明 UV-B 辐射会影响植物对营养元素的吸收 (Murali & Teramura, 1985)。在李元和王勋陵 (1998) 的实验中,测定了春小麦各部位在不同 UV-B 辐射强度、不同生育期的营养元素含量。在另外一些植物中, UV-B 辐射影响植物营养含量也已观察到 (Dohler *et al.*, 1987; Hatcher & Paul, 1994)。但总的看来,目前关于 UV-B 对植物营养状况影响的报道还很少 (Caldwell *et al.*, 1995)。

在中国北方的大部分地区,水分始终是影响植物生长和分布的最主要限制性因子之一(严昌荣等, 2001)。据预测,随着全球变化的加剧(特别是温室效应引起的气温上升),这些地区的蒸发散将可能进一步提高,水分短缺更加明显 (Smerdon, 1992)。不仅如此,随着大气同温度中臭氧浓度的减少,过量的有害紫外辐射(主要是 UV-B)将穿透大气层到达地球表面,从而使这些地区的植物不可避免地受 UV-B 和水分胁迫的共同作用。在生态脆弱的暖温带,对具有生物多样性保育价值的树种开展这方面的研究,可以为预测这些脆弱和退化生态系统在未来全球气候变化下的演替发展趋势,并且为维持、恢复与重建这些生态系统提供实验依据。根据前人已有的

1) World Meteorological Organization (1999). *Scientific Assessment of Ozone Depletion: 1998. Report no. 22.* WMO.

2) World Meteorological Organization (1999). *Scientific Assessment of Ozone Depletion: 1998. Report no. 44.* WMO, Geneva.

3) World Meteorological Organization (1995). *Scientific Assessment of Ozone Depletion: 1994. Report no. 37.* WMO.

研究结果,我们拟在暖温带落叶阔叶林布置实验回答如下科学问题: 1) 增强 UV-B 辐射对暖温带落叶阔叶林成熟木本植物的水分利用效率有什么影响? 2) 气体交换法和稳定性碳同位素技术测定各项参数在指示植物水分利用效率方面是否有互补关系? 3) 增强 UV-B 辐射对暖温带落叶阔叶林木本植物的养分状况及形态特征有什么影响?

为回答上述科学问题,我们在暖温带落叶阔叶林地区选择土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)作为研究对象,设置增强 UV-B 辐射和对照实验,连续 3 个生长季观察、测定植物受增强 UV-B 辐射处理后在水分生理学、氮素营养、叶器官形态特征等方面的影响。

1 材料和方法

1.1 理论基础

$\delta^{13}\text{C}$ 分析是评估 C_3 植物叶片中胞间平均 CO_2 浓度的有效方法(陈世莘等, 2002)。根据 Farquhar 等(1982),植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值可由下式来表示:

$$\delta^{13}\text{C}_p = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b - a) \times C_i / C_a \quad (1)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}_p$ 和 $\delta^{13}\text{C}_a$ 分别为植物组织及大气 CO_2 的碳同位素比率, a 为 CO_2 通过叶气孔在空气中向叶内扩散过程的碳同位素分差(4.4‰), b 为 1.5-二磷酸核酮糖羧化氧化酶(Rubisco)在同化 CO_2 过程中对 $^{13}\text{CO}_2$ 的判别值(27.0‰), C_i 和 C_a 分别为细胞间

和大气的 CO_2 浓度。

根据水分利用效率的定义,植物的水分利用效率可以表示为:

$$WUE = P_n / T_r = C_a(1 - C_i / C_a) / 1.6\Delta W \quad (2)$$

式中, P_n 和 T_r 分别为光合速率和蒸腾速率, ΔW 为叶内外水气压之差。

这样, $\delta^{13}\text{C}$ 值间接地揭示出植物长时期的水分利用效率:

$$WUE = C_a [(\delta^{13}\text{C}_p - \delta^{13}\text{C}_a + b) / (b - a)] / 1.6\Delta W \quad (3)$$

1.2 实验样地及实验材料的选择

实验样地选在中国科学院北京森林生态系统定位研究站,位于北京市门头沟区齐家庄乡小龙门村的东灵山, $115^\circ 26' \text{ E}$, $39^\circ 58' \text{ N}$ 。暖温带落叶阔叶林是本地区的地带性植被,分布最为广泛。组成植被的优势种既可以形成单优群落,如辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林、棘皮桦(*Betula dahurica*)林、白桦(*B. platyphylla*)林、山杨(*Populus davidiana*)林、核桃楸(*Juglans mandshurica*)林等,亦可形成混交林(陈灵芝和黄建辉, 1997)。该地区近年来的环境因子见表 1。

实验材料选用土庄绣线菊,又名柔毛绣线菊,灌木,高 1~2 m,生长于干燥岩石坡地杂木林内(贺士元, 1986)。分布海拔较高,是东灵山地区森林灌木层的常见种(陈灵芝和黄建辉, 1997)。

表 1 试验样地近 3 年来的主要环境因子
Table 1 Environmental factors of the experimental site in recent three years

时间 Time	2002				2003				2004			
	6月 Jun.	7月 Jul.	8月 Aug.	9月 Sept.	6月 Jun.	7月 Jul.	8月 Aug.	9月 Sept.	6月 Jun.	7月 Jul.	8月 Aug.	9月 Sept.
月降雨量 Monthly precipitation (MP) (mm)	118.1	125.0	60.4	90.5	78.6	87.2	61.3	82.7	78.1	227.2	95.8	57.4
大气相对湿度 Relative humidity (RH) (%)	79	84	89	85	78	86	86	86	77	87	90	82
月平均温度 Monthly mean temperature (MT) (°C)	16.1	19.0	17.6	11.8	15.5	17.6	16.5	13.0	16.4	17.6	15.9	12.1
叶片空气水气压亏缺 Leaf-to-air vapour pressure deficit (VPD) (hPa)	UV-B		-	-	-	-	-	-	8.65	7.24	6.06	6.06
空气 CO_2 浓度 Air CO_2 concentration (C_a) ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	对照 Control		-	-	-	-	-	-	8.67	7.12	6.07	6.26
空气 CO_2 的碳同位素比率 Carbon isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$) (‰)			-	-	-	-	-	-	370.4			-10.34

1.3 实验布置及人工紫外光源处理

在定位站附近的林地选取 5 丛生长均匀、长势较好的土庄绣线菊灌丛,分别在其上建立固定的金属框架:长 1.5 m,宽 1.2 m,高 2.5 m。两个框架做

对照,只装灯架,以自然 UV-B 辐射为背景;另外 3 个框架供 UV-B 辐射处理,每框架安装 6 只 UV-B 荧光灯(UVB-318,北京电光源研究所),灯管垂直位于植物上方,并用 0.125 mm 厚的纤维素乙酸酯薄膜包

裹,用以过滤少量致死性紫外线 C(UV-C, < 280 nm) 辐射。纤维素乙酸酯薄膜每半月更换,以保证过滤后荧光灯的辐射光质稳定。通过开关灯的数量来控制每天的增补辐射剂量,使 2/3 集中在正午,即 11:30~14:30, 1/3 在 10:00~11:30 和 14:30~16:00。UV-B 辐射强度用紫外辐照计(北京师范大学光电仪器厂,北京)测得,读数经 Caldwell (1971) 公式及兰州大学王勋陵研究组使用的经验公式转换为辐射剂量¹⁾。换算生物有效辐射: $UV-B = (140.2 \times (\text{读数}) \times n \times 3600 / 1000000) - 0.4283$, n 代表 UV-B 照射时间(h)。增补的 UV-B 辐射剂量为 $9.4 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 可模拟 17% 的平流层臭氧衰减(辐射因子为 2.3, Caldwell, 1971)。

1.4 测定方法

本文开展的实验于 2004 年 6 月至 9 月进行。具体对以下数据和样品进行采集和测定。

1.4.1 样地各环境因子的测定

1.4.1.1 常规气象数据来源

由位于中国科学院北京森林生态系统定位研究站提供,主要包括大气温度、大气相对湿度、降雨量和大气压强。

1.4.1.2 叶片大气水汽压亏缺计算

根据 Murray(1967)的方法计算。叶片大气水汽压亏缺(Pa)用下式计算:

$$VPD = e_s(T_a) - e_m \quad (4)$$

其中 $e_s(T_a)$ 代表样地日平均温度为 T_a (°C) 时的饱和水蒸气压, e_m 代表周围实际水蒸气压(Pa)。水蒸气压用下式计算:

$$e_s(T_a) = 610.78 \exp\left[\frac{17.269T_a}{237.3 + T_a}\right] \quad (5)$$

$$e_m = 610.78 \exp\left[\frac{17.269T_m}{237.3 + T_m}\right] \times \frac{RH_{\text{mean}}}{100} \quad (6)$$

通常假定叶片内是饱和气压,故用叶片温度 T_l 代替 T_a ,用样地周围空气温度 T_a 代替 T_m 。 RH_{mean} 代表样地平均相对湿度。叶片温度 T_l 由 ΔT AP4 动态气孔计(ICT 有限公司,澳大利亚)测定得到。

1.4.1.3 大气 CO₂ 浓度的测定

用 LI-6400(Li-Cor 公司, USA)。

1.4.1.4 大气 $\delta^{13}\text{C}$ 测定方法

用抽真空的钢管,早上 10:00~11:00 分别在 5 株供试植株的树冠测定部位取样。取样时间:6 月 17 日、7 月 14 日和 9 月 16 日。样品在中国科学院

植物研究所稳定性同位素实验室用 DELTA^{plus} XP 质谱仪和 PRECON 气体分析仪(Thermo Finnigan 公司, Germany)测定。

1.4.1.5 土壤含水量的测定

考虑到土庄绣线菊的生物学特性及深层土壤含水量较为稳定的特性,我们于 2004 年 6 月至 9 月中旬在样地选 3 个点,分别用土钻钻取 30~40 cm 土层于铝盒中。用烘干法测定土壤含水量。

1.4.2 活体叶各项指标的测定

在距灯管 70~80 cm 处,分别于处理和对照的植株,选择生长旺盛、未受损伤的叶片(枝条顶端以下 2、3 片叶)3~4 片,用 ΔT AP4 动态气孔计测其气孔导度后放入信封留待测定稳定性碳同位素含量。再分别于每株植物采集 10 片活体叶,留待测定叶氮含量。回到室内后,将上述叶片分别用天平称其重量,用 Li-Cor Model 3000 叶面积仪(Li-Cor 公司, USA)测定叶面积。于 60 °C 鼓风干燥箱中干燥 24 h,称干重。用烘干法测叶含水量。计算公式:叶含水量(%) = [(鲜叶重 - 干叶重)/干叶重] × 100。

样品研磨过 80 目筛备用。碳同位素在中国科学院植物研究所,稳定性同位素实验室用 DELTA^{plus} XP 质谱仪和 FLASH EA 固体分析仪(Thermo Finnigan 公司, Germany)测定;叶全氮含量用凯氏法测定。

1.4.3 统计分析

数据用 SPSS 11.5(SPSS, 2002)进行分析。

2 结果

2.1 UV-B 辐射对叶含水量和气孔导度的影响

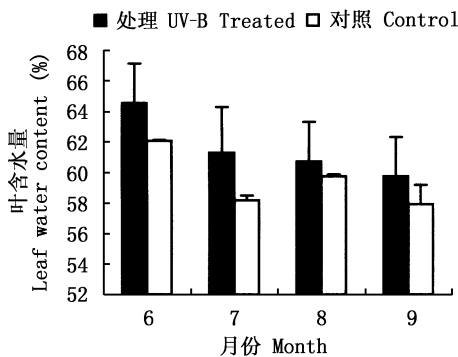
增加 UV-B 对叶含水量和气孔导度没有显著($p > 0.05$)影响(表 2),并且 UV-B 的作用也没有随季节改变。但季节因素对这两个指标都有显著影响($p < 0.05$),处理植株的叶含水量随时间的推移逐渐降低(图 1)。增强 UV-B 提高了叶片的自由水含量(1.3%~5.3%),尽管在统计意义上不显著(表 2),且提高幅度随季节变化有波动。

土庄绣线菊处理和对照叶片的气孔导度随时间的推移呈先上升后降低趋势,增强 UV-B 降低了叶片气孔导度(图 2)。比较处理和对照组的数据可以发现,两者的差异在降雨充足的 7 月达到最大(24.7%),而在降雨较少的 6 月和 9 月,处理甚至略微高于对照。由相关分析可知,处理和对照的气孔导度和深层土壤含水量的相关系数分别为 0.275 和

1) 王勋陵, 2004, 兰州大学, 个人通讯

表 2 UV-B 辐射和时间两因素对气孔导度、 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶含水量、WUE、叶面积、叶比重和全氮含量的影响Table 2 Effects of UV-B, time and their interactions on stomatal conductance, $\delta^{13}\text{C}$, leaf water content, water use efficiency (WUE), intercellular CO_2 concentration/air CO_2 concentration/air CO_2 concentration (C_i/C_a), leaf area, specific leaf weight (SLW) and total N content

变异来源 Variation	df	气孔导度 Stomatal conductance		$\delta^{13}\text{C}$ 值 Carbon isotope ratio		水分利用效率 WUE		叶含水量 Leaf water content		胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度之比 C_i/C_a		叶面积 Leaf area		叶比重 SLW		全氮含量 Total N content	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
		主效应 Main effects															
UV-B	1	2.105	ns	0.699	ns	1.165	ns	4.034	ns	0.936	ns	23.601	***	3.283	ns	15.766	**
时间 Time	3	5.81	*	4.073	*	24.457	***	3.58	*	4.014	*	0.291	ns	2.726	ns	1.257	ns
二元交互 Two-factor interaction effects																	
UV-B × 时间 UV-B × Time	3	0.658	ns	1.179	ns	1.164	ns	0.228	ns	0.927	ns	0.096	ns	0.296	ns	1.764	ns

***: $p < 0.001$ **: $p < 0.01$ *: $p < 0.05$ ns: 差异不显著 No significance图 1 增强 UV-B 和季节变化对土庄绣线菊叶含水量的影响
Fig. 1 Effects of UV-B and season on the leaf water content

0.711, 说明 UV-B 降低了叶片气孔导度对土壤水分的敏感性(表 3)。

2.2 UV-B 辐射对叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值、WUE、 C_i/C_a 的影响

结果表明(表 2), 增加 UV-B 对 $\delta^{13}\text{C}$ 值没有显著作用, 但季节因素对它有显著影响($p < 0.05$)。整个生长季, 处理和对照植株的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随季节变化总体呈下降趋势, 处理植株在 8 月略有回升, 增强 UV-B 提高了叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ (图 3), 但差异不显著(表 2)。较之气孔导度, $\delta^{13}\text{C}$ 值对 UV-B 和水分的响应更为敏感: 深层土壤水分较少的 6 月和 9 月, 处理的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均比对照低 7%; 而在深层土壤含水量

表 3 土壤含水量和水分利用效率、叶含水量、 $\delta^{13}\text{C}$ 、胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度之比、气孔导度的相关系数Table 3 Correlation coefficients between soil water content and water use efficiency (WUE), leaf water content, $\delta^{13}\text{C}$, intercellular CO_2 concentration/air CO_2 concentration (C_i/C_a), stomatal conductance

		水分利用效率 WUE	叶含水量 Leaf water content	$\delta^{13}\text{C}$ 值 Carbon isotope ratio	胞间 CO_2 浓度与 大气 CO_2 浓度 之比 C_i/C_a	气孔导度 Stomatal conductance
UV-B	Pearson correlation	0.623 *	-0.467	-0.078	0.073	0.275
	Sig. (2-tailed)	0.03	0.126	0.81	0.822	0.475
	n	12	12	12	12	9
对照 Control	Pearson correlation	0.604	-0.731 *	-0.608	0.540	0.711
	Sig. (2-tailed)	0.113	0.04	0.11	0.168	0.114
	n	8	8	8	8	6

*: $p < 0.05$

充足的 7 月和 8 月, 处理则高于对照 10%~31%(图 3)。相关分析可知, 处理和对照的 $\delta^{13}\text{C}$ 与深层土壤含水量的相关系数分别为 -0.078 和 -0.608, 说明 UV-B 降低了 $\delta^{13}\text{C}$ 对外界水分的敏感性(表 3)。

利用公式(3)计算出叶片的水分利用效率, 结果显示 UV-B 和季节同样不存在交互作用。然而季节因素对 WUE 的影响是非常显著的($p < 0.001$), 处理和对照均随着时间的推移而逐渐上升, 8 月达到峰值, 随后开始下降(图 4)。整体来看, UV-B 因子

提高了土庄绣线菊叶片的 WUE, 统计上差异不显著, 但各月效果不同。在生长旺盛的 8 月份, UV-B 使叶片的 WUE 提高了 9.6%, 其余月份增加效果不明显, 在生长初期的 6 月份, 处理过的叶片 WUE 比对照还略有降低。通过相关分析我们发现, 处理植株的 WUE 与土壤含水量有显著相关性(表 3), 这说明 UV-B 辐射增强了 WUE 对周围土壤含水量的敏感性。通过公式(1)计算出各植株的胞间 CO_2 浓度和大气 CO_2 浓度之比, 结果发现, 处理和对照的

C_i/C_a 差异随季节变化而呈上升趋势。6 月处理高于对照 1.7%; 7 月和 8 月, 处理分别低于对照 1.6% 和 6.3%, 9 月两者持平(图 5)。UV-B 处理植株的胞间 CO_2 浓度的减少趋势与气孔导度的减小趋势相近。相关分析表明, 处理和对照植株的 C_i/C_a 与深层土壤含水量的相关系数分别为: 0.073 和 0.540 (表 3), 说明 UV-B 降低了 C_i/C_a 对土壤水分的敏感性。

2.3 UV-B 辐射对叶片全氮含量的影响

增强 UV-B 作用对叶片全氮含量的影响在各月都是相同的, 与季节没有交互作用(表 2), 增强的紫外辐射非常显著地提高了土庄绣线菊叶片的全氮含量 ($p < 0.001$)。处理植株叶片全氮含量随季节变化呈下降趋势, 而对照植株则较为稳定, 两者的差异逐月降低, 生长初期为 224%, 9 月降为 48%(图 6)。

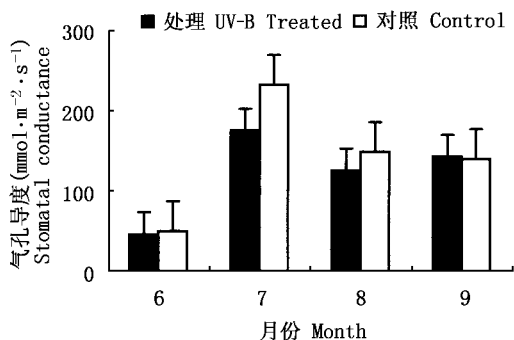


图 2 增强 UV-B 和季节变化对土庄绣线菊气孔导度的影响
Fig. 2 Effects of UV-B and season on stomatal conductance

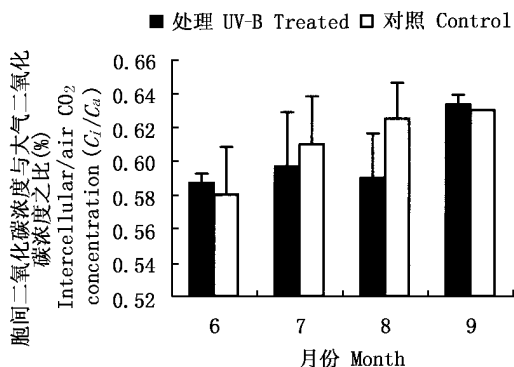


图 5 增强 UV-B 和季节变化对土庄绣线菊 C_i/C_a 的影响
Fig. 5 Effects of UV-B and season on C_i/C_a

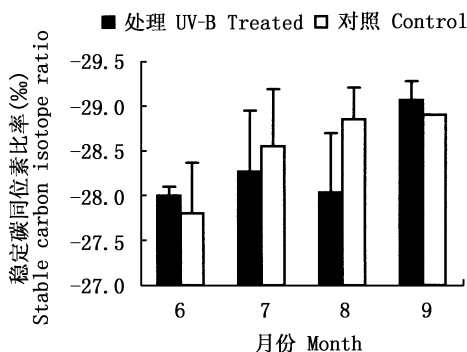


图 3 增强 UV-B 和季节变化对土庄绣线菊碳同位素比率的影响
Fig. 3 Effects of UV-B and season on $\delta^{13}\text{C}$

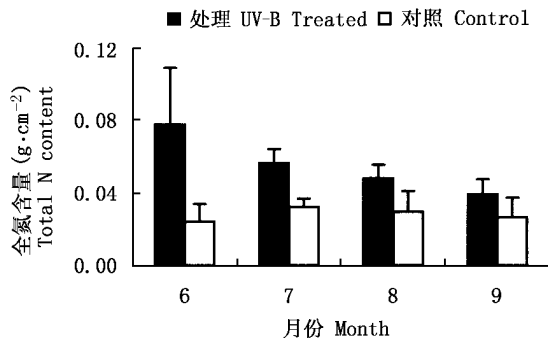


图 6 增强 UV-B 和季节变化对土庄绣线菊全氮含量的影响
Fig. 6 Effects of UV-B and season on total N content

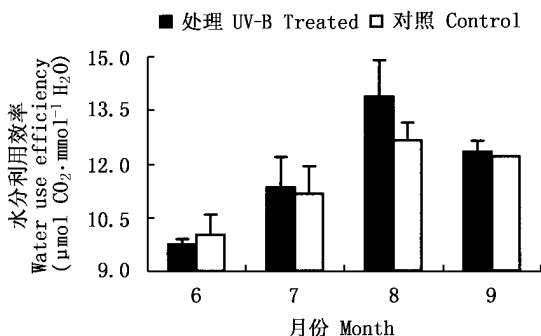


图 4 增强 UV-B 和季节变化对土庄绣线菊水分利用效率的影响
Fig. 4 Effects of UV-B and season on WUE

同时考虑图 4 可以发现, UV-B 辐射同时提高了植株的 WUE 和叶氮含量。

2.4 UV-B 辐射对土庄绣线菊形态特征的影响

增强 UV-B 对叶面积有极显著的影响 ($p < 0.001$), 但对比叶重 (Specific leaf weight, SLW) 没有显著作用 ($p > 0.05$) (表 2)。处理和对照植株的叶面积随季节变化不大, 但处理叶面积与对照相比有明显的减少 (40.0% ~ 55.2%) (图 7)。整个生长季, 处理和对照的 SLW 变化不大, 且在增强 UV-B 下 SLW 并没有明显的增加, 仅为 2.4% ~ 8.4% (图 8), 统计显示影响未达到显著水平 (表 2), 说明土庄绣线菊叶片的厚度在统计学意义上受增强紫外线的影

响不大。

在形态物候方面, 处理植株的叶片卷曲, 变小, 伴有褐斑, 并有失绿现象发生。增强 UV-B 使土庄绣线菊的花期略有推迟, 但却较明显地加速了叶片的老化过程。

2.5 样地土壤含水量季节变化

从图 9 可以看到, 样地土壤含水量呈现先逐渐升高达到峰值后缓慢下降的趋势。对照表 1 和图 9 可以看到, 由于 6 月的降雨较少、样地土壤含水量较低, 随着降雨量增加, 土壤水分状况亦不断改善。7 月降雨量最大, 土壤水分含量升到最高峰。以后月份的降雨量会有所下降, 但土壤含水量也维持在一

个相对较高的水平。9 月的降雨量不高, 但土壤含水量仍高于 6 月。

3 讨论

增强 UV-B 辐射对许多物种都有不同程度的影响。一般认为, 与生长室或温室的研究相比, 野外生长的植物具有较强的适应性 (Teramura & Murali, 1986; Caldwell *et al.*, 1998)。在许多情况下, 这种差异源于可见光 (师生波等, 2001)。光裂合酶 (Photolyase) 是植物细胞中存在的专一性修复 DNA 损伤的酶。此酶在蓝光和 UV-A 存在的情况下激活, 修复由 UV-B 诱发的损伤 (Rupert & Tu, 1976)。已经证明, 这种光复活作用 (Photoreactivation) 在低可见光条件下无效 (Britt *et al.*, 1993)。因此, 生长室或温室实验条件下, 由于不能平衡 UV-B 与其它光源, 可能会夸大植物对 UV-B 的敏感性。

在本实验中人工增强 UV-B 辐射显著地减少了土庄绣线菊灌丛叶片的叶面积, 但提高了叶片氮含量, 这分别与以前的很多报道吻合 (Musil *et al.*, 2003; Sullivan *et al.*, 2003; Gitz *et al.*, 1999; Hatcher & Paul, 1994; 李元和王勋陵, 1998)。然而, UV-B 辐射对气孔导度、 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 WUE 、 C_i/C_a 、叶含水量和 SLW 的影响在统计上却没有显著性差异。说明 UV-B 没有对土庄绣线菊造成显著的生理伤害。

在干旱和半干旱地区, 植物的生理活动和生长极大地受环境中的水分影响。能否有效地利用环境中有限的水分资源对植物正常完成其生活史至关重要, 植物的 WUE (单位蒸腾所产生的生物量) 可以有效地指示不同植物种的这种能力 (Polley *et al.*, 1993)。研究结果表明, 增强的紫外辐射有提高植物叶片 WUE 的趋势。由 $\delta^{13}\text{C}$ 计算出的水分利用效率常常和 C_3 植物生物量与蒸腾的比值高度相关, 但是这个相关受到叶片与空气的水气压亏缺 (VPD) 的影响 (Farquhar & Richards, 1984)。在本实验中 UV-B 辐射引起土庄绣线菊叶片气孔关闭和蒸腾减弱, 从而提高了水分利用效率。通过 $\delta^{13}\text{C}$ 计算出的胞间 CO_2 浓度的降低也说明处理植株相对较高的 WUE 是其蒸腾作用减弱的效果 (Polley *et al.*, 1993)。Greitner 和 Winner (1988) 也有过类似报道: UV-B 对碳同化过程的影响要比对气孔导度的作用小, 从而提高植物的水分利用效率。

在自然界, 水分胁迫较为普遍。已有研究表明在 UV-B 辐射和水分联合胁迫下, 有些种对水分胁迫更为敏感 (Teramura *et al.*, 1984)。然而在野外条

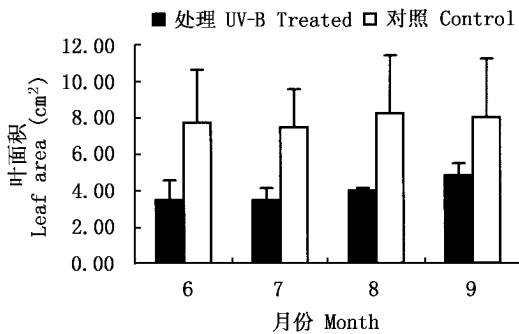


图 7 增强 UV-B 和季节变化对土庄绣线菊叶面积的影响
Fig. 7 Effects of UV-B and season on the leaf area

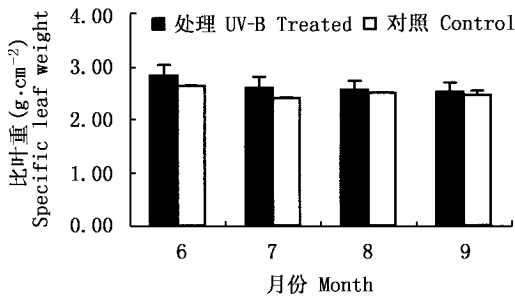


图 8 增强 UV-B 和季节变化对土庄绣线菊比叶重的影响
Fig. 8 Effects of UV-B and season on SLW

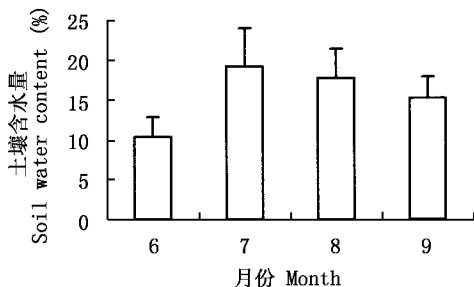


图 9 3 个样点土壤含水量 (30~40 cm) 季节变化平均值
Fig. 9 Average value of season of soil water content (30~40 cm)

件下,却并没有发现这种附加效果(Teramura & Murali, 1986)。Teramurea(1980)的研究指出:在水分正常状况下,大豆生殖生长期间的蒸腾强度明显降低;而在水分胁迫时,大豆蒸腾速率、气孔传导和叶水势等都不受 UV-B 辐射影响。对大豆的研究表明,UV-B 对光合作用和生长的降低作用仅发生在土壤水分充足情况,而在水分胁迫情况下 UV-B 的这种减低效应表现的不显著(Sullivan & Teramura, 1990),而且遭受水分胁迫的植物其叶类黄酮含量较高,减少了 UV-B 对植物的伤害。本实验的结果是和上述结论一致的。依据 Manetas 等(1997)报道,UV-B 延迟并减弱了水分胁迫对两种地中海松(*Pinus pinea*)的伤害。在本次研究中我们发现,由于 UV-B 辐射的影响,土庄绣线菊叶片的自由水含量、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 C_i/C_a 、气孔导度与深层土壤含水量的相关性有减弱趋势,而受增强 UV-B 的影响,土庄绣线菊 WUE 对土壤的水分变化更为敏感。

增强 UV-B 明显提高了土庄绣线菊叶氮的含量,这可能是 UV-B 使生物量减少并改变了其在植物体内的分配,而不是 UV-B 辐射对养分吸收的直接效果。很多研究也表明,营养浓度的提高总是伴随着生物量的减少,本次实验虽然没有直接测定土庄绣线菊生物量的变化,但 UV-B 处理植株叶面积的显著变小,从一个侧面反映植物的生长已受到明显的抑制,又由于氮素主要是向旺盛生长点输送,导致叶片和新枝等对氮的需求量减少,因此叶片中氮的滞留量较大。也有研究将 UV-B 条件下植物组织中氮含量的增加归因于食草昆虫的减少(Caldwell *et al.*, 1998)或是其它营养元素的影响。Yue 等(1998)认为氮含量的升高是由于 UV-B 辐射改变了营养元素的代谢过程。也有研究发现 UV-B 辐射对植物叶片 N、P 和 K 含量均无影响(Björn *et al.*, 1997)。

UV-B 处理后叶含水量增加是土庄绣线菊生长受抑制的间接证据。由于叶片生长减弱,蒸腾减小,导致叶含水量增加。另一个可能的原因和 UV-B 吸收物质有关。Lautenschlager-Fleury(1955)曾从蚕豆(*Vicia faba*)未受损伤的表皮带中提取水溶性物质,结果发现,具有强烈 UV 吸收效果的表皮化合物都是水溶性的,而细胞剩下的组成部分对 UV 的吸收效果不明显。Caldwell(1968)也发现,表皮带中大部分的 UV 吸收物质都可溶于甲烷-水-盐酸的混合提取液。本次研究中,叶片的厚度几乎不受 UV-B 的影响,但是叶含水量却有一定程度的增加,是否植物通过增加叶片含水量,从而提高 UV 吸收物质的生

理活性还需要进一步研究。

4 结 论

从本研究的结果看来,我国北方常见的土庄绣线菊灌丛从其氮素含量、叶面积对增强 UV-B 较为敏感,从而可能改变植物形态和氮素营养循环。按照本研究的结果,受增强 UV-B 辐射的影响,处理植株的叶片及枝干形态将变得更加矮小,叶片中积累的多余氮素将会转运到根系,促进根系的发育,从而增加植株的根/冠比。本次研究土庄绣线菊的水分利用效率受 UV-B 辐射影响不大,所以从目前的模拟情况来看增强 UV-B 不会对土庄绣线菊这样的灌丛植物造成致命的影响。根据美国国家航空航天署对大气臭氧层的历史及最新监测资料(NASA, 2005),自 1982 年第一次观测到南极上空出现季节性臭氧洞,直到 2004 年的数据显示:臭氧洞的面积一直在持续扩大。值得说明的是,从 1990 年以后这种扩大的速度减少了很多(1982~1990 年间臭氧洞面积急剧扩大了 20 倍;而从 1990~2004 年间臭氧洞面积增长了 25%),这种减少是与世界各国政府和公众为减少使用氯氟烃的努力分不开的。但前景并不乐观,因为最新的数据显示臭氧洞面积在 2003 年大幅度下落后 2004 年又反弹到了一个更大的值(NASA, 2005)。如果以大气 CO_2 浓度、气温和 UV-B 辐射增加为特征的全球变化在未来将进一步加剧,未来在暖温带地区土庄绣线菊灌丛及其它的木本植物的生理代谢及生长将面临增强 UV-B 辐射的挑战。

参 考 文 献

- Björn LO, Callaghan TV, Johanson I (1997). The effects of UV-B radiation on European heathland species. *Plant Ecology*, 128, 252–264.
- Britt AB, Chen JJ, Wykoff D, Mitchell D (1993). A UV-sensitive mutant of *Arabidopsis* defective in the repair of pyrimidine-pyrimidinone (6–4) dimmers. *Science*, 261, 1571–1574.
- Caldwell MM (1968). Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants. *Ecological Monograph*, 38, 243–268.
- Caldwell MM (1971). Sdaruv irradiation and the growth and development of higher plants. In: Giese AC ed. *Photophysiology*. Academic Press, New York, 131–177.
- Caldwell MM, Teramura AH, Tevini M (1995). Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial plants. *Ambio*, 24, 166–173.
- Caldwell MM, Björn LO, Borrmann JF, Flint SD, Kulandaivelu G, Teramura AH, Tevini M (1998). Effects of increased solar UV radiation on terrestrial ecosystem. *Journal of Photochemistry and Photobiology B*, 46, 40–52.

- Chen LZ(陈灵芝), Huang JH(黄建辉) (1997). *Structure and Function of Warm Temperate Forest Ecosystem* (暖温带森林生态系统结构与功能的研究). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Chen SP(陈世莘), Bai YF(白永飞), Han XG(韩兴国) (2002). Applications of stable carbon isotope techniques to ecological research. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 549 – 560. (in Chinese with English abstract)
- Dohler G, Worrest RC, Biermann I (1987). Photosynthetic $^{14}\text{CO}_2$ fixation and $[\text{N}^{15}]$ -ammonia assimilation during UV-B radiation of *Lithodesmium variabile*. *Physiologia Plantarum*, 70, 511 – 515.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Bery JA (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121 – 137.
- Farquhar GD, Richards RA (1984). Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11, 539 – 552.
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40, 503 – 537.
- Gitz DC, Liu L, Sullivan JH, Brits SJ (1999). Ambient UV-B affects stomatal density and water-use-efficiency in soybean. *Photochemistry and Photobiology*, 69, 80s – 81s.
- Green O (1995). Emerging challenges for the Montreal Protocol. *The Globe*, 27, 5 – 6.
- Greitner BC, Winner WE (1988). Increases in $\delta^{13}\text{C}$ values of radish and soybean plants caused by ozone. *New Phytologist*, 108, 489 – 494.
- Hatcher PE, Paul NP (1994). The effects of elevated UV-B radiation on herbivory of pea by *Autotropa gamma*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 71, 227 – 232.
- He SY(贺士元) (1986). *Flora Hebeiensis* (河北植物志) Tomus I. Hebei Science and Technology Press, Shijiazhuang.
- Holmes MG (1997). Action spectra for UV-B effects on plants: monochromatic and polychromatic approaches for analyzing plant responses. In: Lumsden PJ ed. *Plants and UV-B: Responses to Environmental Change*. Cambridge University Press, Cambridge, 31 – 50.
- Hou FJ(侯扶江), Ben GY(贲桂英), Yan JY(严景义), Han F(韩发), Shi SB(师生波), Wei J(魏捷) (1998). Effects of supplemental ultraviolet (UV) radiation on the growth and photosynthesis of soybean growing in the field. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 22, 256 – 261. (in Chinese with English abstract)
- Kim HK, Kobayashi K, Nouchi I, Yoneyama T (1996). Enhanced UV-B radiation has little effect on growth, $\delta^{13}\text{C}$ values and pigments of pot-grown rice (*Oryza sativa*) in the field. *Physiologia Plantarum*, 96, 1 – 5.
- Lautenschlager-Fleury D (1955). Über die ultraviolettdurchlässigkeit von Blattepidermien. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, 65, 343 – 386.
- Li Y(李元), Wang XL(王勋陵) (1998). The effect of enhanced UV-B radiation on the physiological indicator, yield and quality of wheat. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 18, 504 – 509.
- Manetas Y, Petropoulou Y, Stamatakis K, Nikolopoulos D, Levizou E, Psaras G, Karabournioutis G (1997). Beneficial effects of enhanced UV-B under field conditions: improvement of needle water relations and surviving capacity of *Pinus pinea* L. seedlings during the dry Mediterranean summer. *Plant Ecology*, 128, 100 – 108.
- Murali NS, Teramura AH (1985). Effects of Ultraviolet-B irradiance on soybean. VII. Biomass and concentration and uptake of nutrients at varying P supply. *Journal of Plant Nutrition*, 8, 177 – 192.
- Murray FW (1967). On the computation of saturation vapor pressure. *Journal of Applied Meteorology*, 6, 203 – 204.
- Musil CF, Kgope BS, Chimphango SBM, Dakora FD (2003). Nitrate additions enhance the photosynthetic sensitivity of a nodulated South African Mediterranean-climate legume (*Podalyria calyptrate*) to elevated UV-B. *Environmental and Experimental Botany*, 50, 197 – 210.
- NASA (2005). Antarctic ozone hole, total ozone mapping spectrometer. <http://toms.gsfc.nasa.gov/index-v8.html>. Cited 30 Mar 2005.
- Polley HW, Johnson HB, Marino BD, Mayeux HS (1993). Increase in C_3 plant water-use efficiency and biomass over glacial to present CO_2 concentrations. *Nature*, 361, 61 – 63.
- Rupert CS, Tu K (1976). Substrate dependence of the action spectrum for photoenzymatic repair of DNA. *Journal of Photochemistry and Photobiology B*, 24, 229 – 235.
- Shi SB(师生波), Ben GY(贲桂英), Zhao XQ(赵新全), Han F(韩发) (2001). Effects of supplementary UV-B radiation on net photosynthetic rate in the alpine plant *Gentiana straminea*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 520 – 524. (in Chinese with English abstract)
- Shindell DT, Rind D, Longeran P (1998). Increased polar stratospheric ozone losses and delayed eventual recovery owing to increasing greenhouse gas concentrations. *Nature*, 392, 589 – 592.
- Smerdon ET (1992). Impact of global change on water resources. *Arizona Journal of International and Comparative Law*, 9, 155 – 168.
- Sullivan JH, Gitz DC, Peek MS, McElrone AJ (2003). Response of three eastern tree species to supplemental UV-B radiation: leaf chemistry and gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 120, 219 – 228.
- Sullivan JH, Teramura AH (1990). Field study of interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on photosynthesis and growth in soybean. *Plant Physiology*, 92, 141 – 146.
- Sun GC(孙谷畴), Zhao P(赵平), Zeng XP(曾小平), Peng SL

- (彭少麟) (2001). Influence of UV-B radiation on photosynthesis and nitrogen utilization of *Musa paradisiaca* grown in different nitrogen sources. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25, 317 – 324. (in Chinese with English abstract)
- Teramura AH (1980). Effects of Ultraviolet-B irradiance on soybean. I. Importance of photosynthetically active radiation in evaluating ultraviolet-B irradiance effects on soybean and wheat growth. *Physiologia Plantarum*, 48, 333 – 339.
- Teramura AH, Perry MC, Lydon J, McIndosh MS, Summers EG (1984). Effect of ultraviolet-B radiation on plant during mild water stress. III. Effect on photosynthetic recovery and growth in soybean. *Physiologia Plantarum*, 60, 484 – 492.
- Teramura AH, Murali NS (1986). Intraspecific differences in growth and yield of soybean exposed to UV-B radiation under greenhouse and field conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 26, 89 – 95.
- Webb AR (1997). Monitoring changes in UV-B radiation. In: Lumsden PJ ed. *Plants and UV-B: Responses to Environmental Change*. Cambridge University Press, Cambridge, 13 – 30.
- Yue M, Li Y, Wang XL (1998). Effects of enhanced Ultraviolet-B irradiation on plant nutrients and decomposition of spring wheat under field conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 40, 187 – 196.
- Yan CR (严昌荣), Han XG (韩兴国), Chen LZ (陈灵芝) (2001). Water use efficiency of six woody species in relation to micro-environmental factors of different habitats. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 1952 – 1956. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 常 杰 责任编辑: 姜联合