

UV-B 辐射胁迫下不同起源时期的 3 种木本植物 幼苗的生长及光合特性

黄梅玲¹, 江 洪^{1,2,*}, 金 清², 余树全²

(1. 南京大学国际地球系统科学研究所, 南京 210093; 2. 浙江林学院国际空间生态与生态系统生态研究中心, 杭州 311300)

摘要:平流层臭氧的减薄导致到达地表 UV-B 辐射增强是全球所面临的环境问题之一。UV-B 辐射胁迫对植物的生物学效应研究成为继全球大气二氧化碳浓度升高对植物影响研究之后的又一热点领域。设置了 UV-B 滤光减弱组、UV-B 辐射增强组和自然光对照组 3 组大田实验, 选择不同起源时期的乐东拟单性木兰 (*Parakmeria lotungensi*)、青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*)、山核桃 (*Carya cathayensis*) 幼苗为实验材料, 测定每组中 3 种植物的生长量与光合特征参数, 通过对比组间和种间差异, 研究不同起源时期的 3 种木本植物对 UV-B 辐射胁迫的响应模式, 分析 3 种植物对于 UV-B 辐射胁迫的适应性与自身起源和进化时间的关系, 为“起源时间越早的木本植物生长发育和光合生理能否更好地适应 UV-B 辐射胁迫”这一科学命题的探讨提供一定实验参考。得到如下结果: (1) 相对于自然光照条件, 增强 UV-B 辐射胁迫对 3 种木本植物的地径和株高都有抑制作用; 对乐东拟单性木兰、青冈的 P_n 和 A_{max} 有一定的抑制作用, 对山核桃 P_n 和 A_{max} 则具有一定的促进作用。减弱 UV-B 辐射胁迫对 3 种木本植物的地径起到抑制作用, 对乐东拟单性木兰、青冈幼苗的株高生长有促进作用, 但对山核桃的株高却具有抑制作用; 对乐东拟单性木兰以及山核桃的 P_n 和 A_{max} 有一定的抑制作用, 而对青冈 P_n 和 A_{max} 则有促进作用。 (2) 对比种间差异, 发现 3 种不同的 UV-B 光照条件下青冈的地径生长量都最大, 乐东拟单性木兰次之, 山核桃最小; 株高生长量种间大小排序不一致; 相对于自然光照条件, 增强 UV-B 辐射强度下山核桃 P_n 、 A_{max} 的比值都最大, 青冈次之, 乐东拟单性木兰最小; 减弱 UV-B 辐射强度下青冈的 P_n 、 A_{max} 的比值都最大, 乐东拟单性木兰次之, 山核桃最小; 表明不同起源时间对植物抗 UV-B 辐射胁迫能力有一定的影响, 但不是决定性因素。UV-B 辐射增强和过滤减弱胁迫对 3 个树种幼苗的生长发育、光合作用、叶绿素均有影响, 但不同起源时期 3 种木本植物幼苗光合特征参数的响应模式不一, 其机制尚待进一步开展实验进行求证。本研究结果可丰富和补充 UV-B 辐射胁迫对木本植物的影响研究, 为从进化角度筛选 UV-B 胁迫抗性较强的植物提供了一定的依据。

关键词:UV-B 辐射胁迫; 木本植物; 生长量; 光合特征; 进化

The seedling growth and photosynthetic characteristic of three ligneous plants with different evolutionary time to UV-B radiation stress

HUANG Meiling¹, JIANG Hong^{1,2,*}, JIN Qing², YU Shuquan²

1 International Institute for Earth System Science, Nanjing University, Nanjing, Jiangsu 210093, China

2 International Research Center of Spatial-Ecology and Ecosystem Ecology, Zhejiang Forestry University, Hangzhou, Zhejiang 311300, China

Abstract: Due to stratospheric ozone depletion, increase of solar UV-B reaching the surface of the earth was one of the most important environment problems in the worldwide scope. Elevated solar UV-B radiation exerted effects on plant through actions on photosynthetic system, protein, DNA, membrane system and phytohormone. The responses of plant physioecology and growth to ultraviolet radiation enhancement got more and more attention in the scientific community. Three treatments, including an exclusive UV-B radiation group, an ambient UV-B radiation group and a supplementary UV-B radiation group were set up for the field experiment of *Parakmeria lotungensi*, *Cyclobalanopsis glauca* and *Carya cathayensis* seedlings originating from different time. The growth and photosynthetic parameters of three tree seedlings were measured under

基金项目:科技部 97 项目 (2005CB422207, 2005CB422208, 2010CB428503); 科技部数据共享平台建设资助项目 (2006DKA32300-08); 科技部国际合作资助项目 (200073819); 南京大学研究生科研创新基金资助项目 (2009CL07)

收稿日期:2009-09-05; **修订日期:**2010-01-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hongjiang.china@gmail.com

different solar UV-B radiation conditions. Furthermore, the response of three tree seedlings originating from different time to UV-B radiation stress were studied through comparing the difference of traits among the interspecies and groups. At last, the relationship between the adaptation capability and origin time of three tree seedlings was analyzed. It would provide the experiment reference data for the scientific proposition whether the characteristics of growth and photosynthetic physiology of more early evolutionary terrestrial plant groups should be well adapted to a high UV-B radiation condition. The results indicated: (1) The height and diameter of three tree seedlings were impacted under the supplementary UV-B radiation, P_n and A_{max} of *Parakmeria lotungensi* and *Cyclobalanopsis glauca* were inhibited while *Carya cathayensis* was promoted to compare with the ambient UV-B radiation group (CK). The diameter of three tree seedlings were inhibited under the exclusive UV-B radiation; only the height of *Carya cathayensis* was decreased while *Parakmeria lotungensi* and *Cyclobalanopsis glauca* were promoted; P_n and A_{max} of *Parakmeria lotungensi* and *Carya cathayensis* were decreased, while *Cyclobalanopsis glauca* was promoted. (2) The results of inter-specific difference revealed that the diameter of *Cyclobalanopsis glauca* was increment and it was the biggest among three tree seedlings under three lighting conditions, followed were *Parakmeria lotungensi* and *Carya cathayensis*; the height increment of species order was not consistent; Compared with the ambient UV-B radiation group, the ratios of P_n and A_{max} of *Carya cathayensis* under the supplementary UV-B radiation were the biggest among three tree seedlings, followed were *Cyclobalanopsis glauca* and *Parakmeria lotungensi*; the ratios of P_n and A_{max} of *Cyclobalanopsis glauca* under the exclusive UV-B radiation group were the biggest, followed were *Parakmeria lotungensi* and *Carya cathayensis*. It manifested that original time might have some influence on the resistance to UV-B radiation stress, but the evolutionary was not the determining factor. The exclusive UV-B radiation group and the supplementary UV-B radiation group had an influence on the parameters of growth, photosynthetic activity and chlorophyll for three tree seedlings, but there were different patterns of three tree seedlings originating from different time. It is necessary to study the mechanisms by conducting more experiments in the future. The reported results would enrich and complement the response of woody species to UV-B radiation stress, as well as provide information for selecting plant with strong resistance ability to UV-B radiation stress.

Key Words: UV-B radiation stress; ligneous plants; growth increment; photosynthetic characteristic; evolution

平流层臭氧的衰减导致到达地表的紫外辐射增加是全球所面临的环境问题之一^[1-7]。紫外辐射对于动植物的伤害主要由中波波段 UV-B (280—320nm) 引起^[1], 因此, UV-B 的变化对植物乃至陆地和水生生态系统的影响引起广泛关注。有关 UV-B 增强的生物效应研究成为继全球大气二氧化碳浓度升高对植物影响的研究之后的又一热点领域^[8]。国内外相关研究机构从植物生长发育、形态结构、生理生化、UV-B 吸收物质、基因表达、生物量、产量以及 UV-B 与其它因子的交互作用等方面开展了大量 UV-B 胁迫实验, 分析 UV-B 辐射对植物的影响^[7, 9]。这些研究中最基本的发现是, 植物种类对 UV-B 辐射胁迫的敏感性存在着较大的差异^[10-11]。

然而, 国内外已有 UV-B 辐射胁迫实验研究多以草本植物为对象, 尤其是对农作物研究较多, 对森林木本植物的研究较少^[12-13]。UV-B 不仅是一种环境胁迫因子, 还是植物和生态系统进化中的一个重要调控因子, 在植物的光形态建成和抗性形成过程中起着重要作用^[14-15]。有证据表明, 在陆地植被进化过程的初期阶段, 大气氧浓度和臭氧总量较低, 到达地球表面的 UV-B 辐射强度比现在大^[16-18]。陆地植被的进化与对流层和平流层的大气成份的变化同时进行, 平流层臭氧保护层的逐渐形成使得陆地植被在进化过程中形成适应 UV-B 辐射的能力, 起源时间越早的陆地植被所受 UV-B 辐射胁迫强度相对较大, 其对 UV-B 辐射胁迫的适应能力较强, 但这种适应能力是否能保留到现代有待探讨^[19]。Rozema 等据此提出一个理论假设: 陆地植物的不同起源时间相对反映了其对 UV-B 辐射胁迫的适应能力, 起源时间越早的陆地植物对 UV-B 辐射胁迫具有更强的适应性^[19]。从这一理论假设出发, 探讨植物 UV-B 抗性与植物进化关系的研究受到重视^[13]。然而, 由于各种

条件的限制,目前从进化适应角度分析植物光合生理对紫外辐射胁迫响应的研究成果相对较少,这些研究成果涉及的植物种类也较少,木本植物的研究成果更是寥寥无几^[13, 20],使得结论尚不能很好的解释上述理论假设。因此开展多种植物尤其木本植物对于 UV-B 的胁迫响应实验,建立植物对于 UV-B 辐射胁迫的生长及光合作用响应数据库,对于探讨植物起源与植物抗 UV-B 辐射胁迫特性关系的研究有重要意义。

基于以上分析,本文选取中国亚热带不同起源时期的乐东拟单性木兰、青冈和山核桃 3 种木本植物为试验材料;设置 UV-B 滤光减弱组、自然光对照组(自然光 UV-B 强度)以及 UV-B 辐射增强组 3 组大田实验。测定每组中 3 种植物的生长量与光合特征参数,通过对比组间和种间差异,研究不同起源时期的 3 种木本植物对 UV-B 辐射胁迫的响应模式,分析 3 种植物对于 UV-B 辐射胁迫的适应性与其自身起源和进化时间的关系,为“起源时间越早的木本植物生长发育和光合生理能否更好地适应 UV-B 辐射胁迫”^[13, 19]这一科学命题的探讨提供一定实验参考。本研究结果可丰富和补充 UV-B 辐射胁迫对木本植物的影响,以期为同类研究提供参考,也可从进化角度筛选 UV-B 胁迫抗性较强的植物提供一定依据。

1 材料与方法

1.1 研究地自然概况

田间实验于 2007 年 10 月于浙江省临安市浙江林学院实验大棚进行,地理位置为 119°44'E, 30°16'N, 年平均温度 28.1℃, 年平均日照 1939 h, 年平均降雨量 1628.6 mm, 无霜期约 234 d, 属亚热带季风气候, 该区域土壤类型为红壤土。

1.2 植物材料

木兰科是现存被子植物中最原始的被子类群之一。木兰科植物最早、最可靠的大化石见于我国吉林,地质时代为早白垩纪,刘玉壶等认为比较接近于现代的拟单性木兰属,所以乐东拟单性木兰对研究被子植物的起源与系统发育有重要价值^[21]。乐东拟单性木兰(*Parakmeria lotungensis*)属木兰科(Magnoliaceae)拟单性木兰属(*Parakmeria*),是我国的特有种,雌雄异株,属阳性树种,对温度的适应范围广,抗寒力较强,在酸性、中性和微碱性土壤中皆能正常生长,适宜生长在排水良好的地方^[22]。

青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)属壳斗科(Fagaceae)青冈属(*Cyclobalanopsis*)。壳斗科起源于白垩纪晚期,在被子植物中作为一个中等进化的科,壳斗科青冈属起源于白垩纪晚期至始新世早期之间;最有可能的起源时间是古新世早期^[23]。青冈是东亚热带和亚热带常绿阔叶林中的主要树种,属阳性树种,喜生于微碱性或中性石灰岩土壤,耐干燥,可生长于多石砾的山地。

山核桃(*Carya cathayensis*)属胡桃科(Juglandaceae)山核桃属(*Carya*),胡桃科在晚白垩纪开始出现,山核桃属是胡桃科中演化最高级的属,山核桃属起源于始新世^[24]。山核桃是落叶乔木,主要产自中国天目山区和大别山区,是中国特有的名优干果和木本油料作物,具有营养、保健、美容及药用价值^[25]。山核桃属半阳性树种,具有耐阴、对土壤酸碱度适应强等特点,适宜生长在雨量丰沛、土壤肥力较好的地区^[22]。

1.3 田间实验设计

大田实验分为室外 UV-B 滤光减弱组、自然光对照组(自然光 UV-B 强度)以及室外 UV-B 辐射增强组,分别用 T₀、T₁和 T₂作为代号。2007 年 6 月选取长势基本一致的 2 年生乐东拟单性木兰、青冈和山核桃幼苗各 30 株随机分配到 3 个处理组,采用大田管理方法进行管理。2007 年 10 月开始进行 UV-B 滤光减弱和 UV-B 辐射增强处理,本次实验测定为 2008 年 7 月。

T₀组在室外条件下使用 0.125mm 的聚酯塑料薄膜过滤自然光中的 UV-B 辐射,达到降低 UV-B 辐射强度的目的。过滤减弱实验通过研究低水平 UV-B 辐射的生态学效应,反演 UV-B 辐射增强的效应^[26-27]。T₀组的 UV-B 辐射强度为对照组的 20%,在剂量上参见文献^[4]。

T₁组为对照组,幼苗在自然光照条件下生长。在对照组 T₁上方装上灯架,并在相同高度处悬挂同样的灯罩,以使对照与 T₂组有相似的灯罩阴影。

T₂组采用平方波系统方法,通过紫外灯管来增强 UV-B 辐射。在幼苗上方搭设可调高度的钢架,将紫外

灯管悬挂于幼苗正上方进行照射。试验使用的 UV-B 灯管(40W, 峰值为 297nm)由上海华德电光源厂生产。UV-B 灯管光谱大部分属于 UV-B 波段,同时含有少量 UV-A 与 PAR。紫外灯管表面敷有 0.125mm 醋酸纤维素薄膜,用以滤除 UV-C,透过 UV-B 和 UV-A。醋酸纤维素薄膜每半月更换,以保证过滤后 UV-B 灯管辐射光质稳定。每只灯管都配有灯罩(0.15m × 1.5m)以防雨和提供电源。据相关研究,未来 60a 内,地表紫外辐射量将增加 4%—20%^[28]。T₂设置的 UV-B 强度比对照组增加 10%,每隔一段时间调整一次紫外灯管高度,以保证 3 个树种接受相对恒定剂量的 UV-B 辐射强度。

T₂组 UV-B 辐射强度用紫外辐照计测定(北京师范大学生产,波长峰值 297nm),每天紫外辐射增强处理的时间段为 8:00—16:00,阴、雨、雪天停止紫外辐射增强处理。

1.4 测定项目与方法

(1)生长量指标 生长量指标包括地径及株高,测量工具为游标卡尺和卷尺,测定时间为 2007 年 10 月(本底实验)和 2008 年 7 月。

(2)光合生理指标测定 2008 年 7 月选择晴好天气利用便携式红外气体分析仪 Licor-6400 (USA)测定光合作用特征参数和光响应曲线,时间为 8:30—11:00,3 种光照条件下每种植物随机选择 5 株,选取植株的中上部向阳的新生成熟的叶片进行测定,共需选择 45 株植物(3 物种 × 3 种光照条件 × 5 重复)。

利用便携式红外气体分析仪 Licor-6400 开路系统在光合有效辐射(PAR)为 1000 μmol photons·m⁻²·s⁻¹的条件下,测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂浓度(C_i);根据公式 $L_s = 1 - C_i/C_a$ 计算气孔限制值(C_i 为胞间 CO₂浓度, C_a 为大气 CO₂浓度)^[29]。

测定 PAR 范围在 0—2000 μmol photons·m⁻²·s⁻¹的叶片净光合速率光响应曲线,从最高光强开始测定,设置光强梯度:2000、1500、1000、600、300、200、100、80、50、20、0 μmol photons·m⁻²·s⁻¹。光强由高到低的设置有助于减少气孔开放和光合诱导所需的平衡时间,每个光强下植物照射 3min,测定每个光强下的净光合速率。测定时使用仪器自带的红蓝光源。

(3)叶绿素相对含量 在测定光合生理指标的同时,利用便携式叶绿素测定仪 SPAD-502 测定叶片的 SPAD 计数值,该计数值代表叶绿素相对含量(chl(a+b))。为保证读数的可靠性,对每片叶子(与光合测量区域位置基本相同)等间距读取 10 个 SPAD-502 的读数,取平均值作为该植物的叶绿素含量相对值加以记录。

1.5 数据分析方法

通过相关软件进行最大净光合速率(A_{max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、表观量子效率(AQY)和暗呼吸速率(R_d)的拟合,计算采用的曲线拟合方程为:

$$A = \frac{\phi \cdot Q + A_{max} - \sqrt{(\phi \cdot Q + A_{max})^2 - 4 \cdot \phi \cdot Q \cdot K \cdot A_{max}}}{2K} - R_d$$

式中, A 代表光合速率; Q 代表的是光照强度; ϕ 代表表观量子效率; K 代表的是光合曲线的曲率,大小介于(0,1)之间。

采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和 LSD 多重比较方法,分析 3 组光照间和种间光合生理相关指标差异的显著性。在数据分析前,对所有数据进行正态性与齐性检验。

2 实验结果与分析

2.1 UV-B 辐射胁迫对 3 个树种幼苗生长量的影响

图 1 给出同一树种幼苗在不同光照条件下的地径差值和株高差值。计算结果显示,乐东拟单性木兰的地径生长量仅 T₁与 T₂差异显著,青冈和山核桃 3 组间地径生长量差异不显著。T₁组自然光照条件下,乐东拟单性木兰、青冈和山核桃的地径差值略大于 T₀和 T₂两组,3 种植物的组间地径差值大小排序分别为 T₁ > T₀ > T₂、T₁ > T₂ > T₀和 T₁ > T₂ > T₀,表明相对于自然光条件下的 UV-B 辐射,增强或降低其强度对这 3 种植物地径的生长有一定的抑制作用。

乐东拟单性木兰、青冈和山核桃 3 组间株高生长量差异不显著。乐东拟单性木兰和青冈株高差值大小排序为 $T_0 > T_1 > T_2$, 表明相对于自然光条件下的 UV-B 辐射, 降低其强度会对乐东拟单性木兰以及青冈的株高生长有一定促进作用, 反之则会抑制其生长; 山核桃的株高差值大小排序为 $T_1 > T_0 > T_2$, 表明相对于自然光条件下的 UV-B 辐射, 增强或降低其强度对山核桃株高的生长有一定的抑制作用。

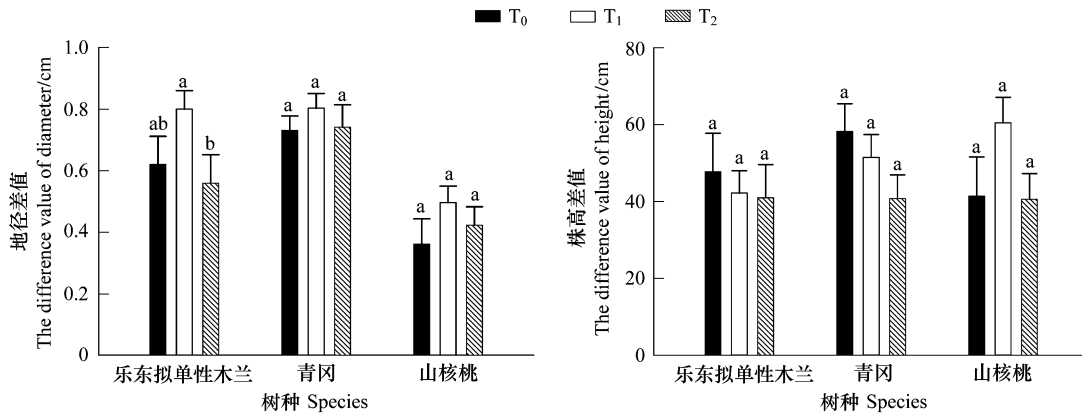


图 1 同一树种幼苗在不同光照条件下的地径差值与株高差值 (均值 $\pm$ 标准误差)

Fig. 1 The difference value of the same tree seedling height and diameter under three lighting conditions (mean $\pm$ SE)

不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$); 下同

地径差 (株高差) = 2008 年 7 月测得地径 (株高) - 2007 年 10 月本底实验测得地径 (株高)

图 2 给出同一光照条件下不同树种幼苗的地径差值与株高差值。计算结果显示, T_0 组滤光和 T_1 组自然光条件下, 仅山核桃的地径与青冈、单性木兰差异显著; T_2 组增强光条件下, 仅青冈的地径与山核桃差异显著。3 组光照条件下, 3 个树种的地径差值大小排序为青冈 > 乐东拟单性木兰 > 山核桃。3 组光照条件下, 乐东拟单性木兰、青冈和山核桃种间株高差异不显著, T_0 、 T_1 、 T_2 每组 3 种植物株高差值大小排序分别为青冈 > 乐东拟单性木兰 > 山核桃、山核桃 > 青冈 > 乐东拟单性木兰以及乐东拟单性木兰 > 青冈 > 山核桃。

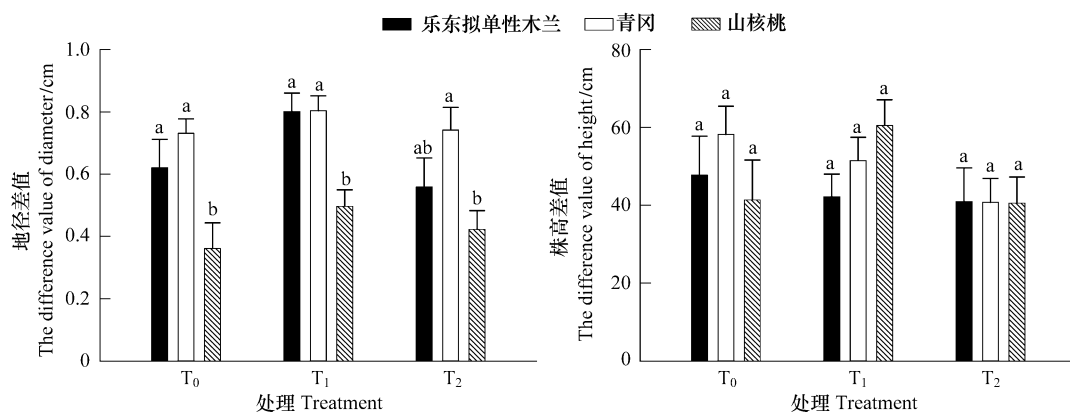


图 2 同一光照条件下不同树种幼苗的地径差值与株高差值 (均值 $\pm$ 标准误差)

Fig. 2 The difference value of height and diameter in three tree seedlings under the same lighting condition (mean $\pm$ SE)

地径差 (株高差) = 2008 年 7 月测得地径 (株高) - 2007 年 10 月本底实验测得地径 (株高)

2.2 UV-B 辐射胁迫对 3 个树种幼苗光响应曲线的影响

图 3 给出不同光照条件下 3 种植物的光响应曲线。实验发现 3 种光照条件下 3 种植物幼苗的光响应曲线不同, 但在 $0-300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光合有效辐射区间内, 3 个树种的净光合速率随光合有效辐射增大而迅速增加, 之后净光合速率增加相对较缓慢, 表明光合有效辐射正逐步接近饱和光强。

乐东拟单性木兰在光合有效辐射小于 $300\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 区间内,3 组间净光合速率相差不大;当光合有效辐射大于 $300\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的时,3 组间净光合速率存在明显差异,从大到小为 $T_1 > T_0 > T_2$,表明相对于自然光条件下的 UV-B 辐射,增强或降低其强度都会抑制乐东拟单性木兰的光合作用。青冈在光合有效辐射小于 $600\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 区间内,3 组间净光合速率相差不大;当光合有效辐射大于 $600\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, T_0 组与 T_1 组净光合速率相近,而 T_2 组净光合速率小于 T_0 组与 T_1 组,从大到小为 $T_0 > T_1 > T_2$,表明相对于自然光条件下的 UV-B 辐射,降低其强度对青冈幼苗光合作用有一定的促进作用,反之则会抑制其光合作用。山核桃在光合有效辐射小于 $200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 区间内,3 组间的净光合速率相差不大;当光合有效辐射大于 $200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的时,3 组间净光合速率存在明显差异,从大到小为 $T_2 > T_1 > T_0$,表明相对于自然光条件下的 UV-B 辐射,一定程度的增强会对山核桃幼苗光合作用有促进作用,反之则会抑制其光合作用。

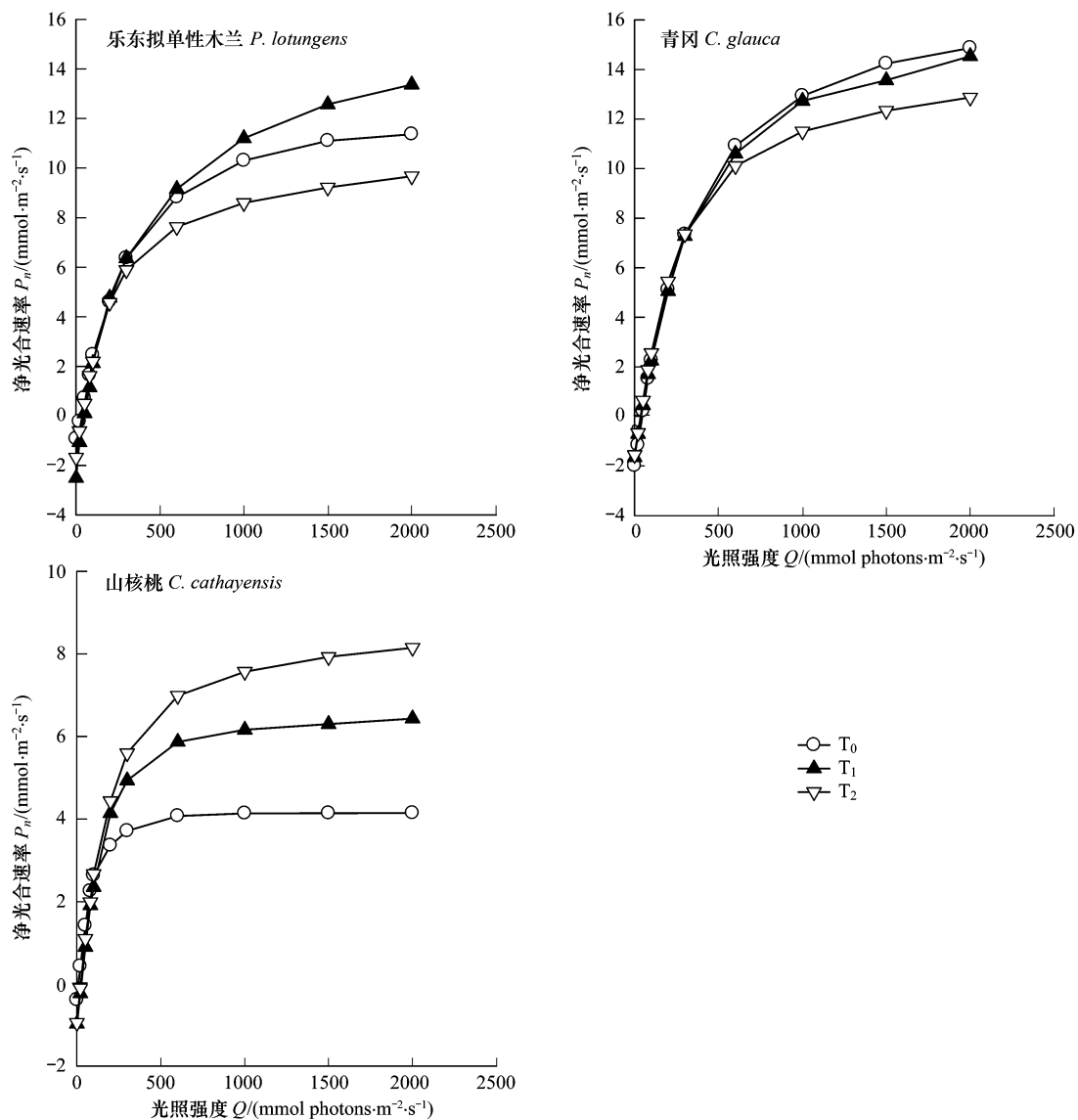


图3 不同光照条件下3种植物的光响应曲线

Fig. 3 Light response curves of three tree seedlings under different lighting conditions

2.3 3 个树种幼苗光合特征参数对于 UV-B 辐射胁迫的响应

表1 给出同一树种幼苗在不同光照条件下的光合作用特征参数值。实验发现,3 个树种光合特征参数在 3 种光照条件下响应模式不一。

表 1 同一树种幼苗在不同光照条件下的光合作用特征参数值(平均值 ± 标准误差)

Table 1 Photosynthetic parameters of the same tree seedling under three lighting conditions (mean ± SE)

树种 Species	处理 Treatment	最大净光合速率 $A_{\max}/$ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	净光合速率 $P_n/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	气孔导度 $G_s/$ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 $C_i/$ ($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	气孔限制值 $L_s/$ %	叶绿素相对含量 chl(a+b)
乐东拟单性木兰	T_0	$13.63 \pm 0.56\text{b}$	$10.30 \pm 0.59\text{a}$	$0.16 \pm 0.01\text{b}$	$272.67 \pm 11.62\text{a}$	$0.33 \pm 0.02\text{b}$	$57.82 \pm 1.3\text{b}$
<i>P. lotungensi</i>	T_1	$18.00 \pm 0.36\text{a}$	$11.20 \pm 0.38\text{a}$	$0.21 \pm 0.01\text{a}$	$269.33 \pm 1.76\text{a}$	$0.31 \pm 0.01\text{b}$	$62.91 \pm 1.12\text{a}$
	T_2	$12.23 \pm 0.27\text{b}$	$8.59 \pm 0.25\text{b}$	$0.11 \pm 0.01\text{c}$	$217.00 \pm 9.54\text{b}$	$0.42 \pm 0.03\text{a}$	$60.21 \pm 1.31\text{ab}$
青冈	T_0	$19.07 \pm 1.05\text{a}$	$12.93 \pm 0.80\text{a}$	$0.31 \pm 0.00\text{a}$	$285.67 \pm 4.81\text{ab}$	$0.26 \pm 0.01\text{a}$	$39.68 \pm 0.71\text{a}$
<i>C. glauca</i>	T_1	$18.13 \pm 1.36\text{a}$	$12.73 \pm 1.43\text{a}$	$0.33 \pm 0.02\text{a}$	$302.33 \pm 5.84\text{a}$	$0.24 \pm 0.02\text{a}$	$39.92 \pm 0.57\text{a}$
	T_2	$15.70 \pm 0.40\text{a}$	$11.50 \pm 0.40\text{a}$	$0.26 \pm 0.02\text{b}$	$278.33 \pm 7.26\text{b}$	$0.27 \pm 0.02\text{a}$	$38.58 \pm 0.64\text{a}$
山核桃	T_0	$4.65 \pm 0.38\text{c}$	$4.14 \pm 0.29\text{c}$	$0.04 \pm 0.00\text{c}$	$253.67 \pm 10.59\text{b}$	$0.44 \pm 0.02\text{a}$	$36.89 \pm 0.6\text{a}$
<i>C. cathayensis</i>	T_1	$7.70 \pm 0.18\text{b}$	$6.16 \pm 0.12\text{b}$	$0.12 \pm 0.01\text{b}$	$291.00 \pm 5.69\text{a}$	$0.27 \pm 0.01\text{b}$	$33.55 \pm 0.45\text{b}$
	T_2	$9.66 \pm 0.22\text{a}$	$7.57 \pm 0.21\text{a}$	$0.14 \pm 0.01\text{a}$	$274.00 \pm 1.73\text{ab}$	$0.29 \pm 0.004\text{b}$	$32.60 \pm 0.45\text{b}$

表中数据为光合作用特征参数值 The data are photosynthetic parameters above table; 处理 Treatment; 最大净光合速率($A_{\max}$) Maximum net photosynthetic rate; 净光合速率(P_n) Net photosynthetic rate; 气孔导度(G_s) Stomatal conductance; 胞间 CO_2 浓度(C_i) Intercellular CO_2 concentration; 气孔限制值(L_s) Stomatal limitation value; 叶绿素相对含量(chl(a+b)) Chlorophyll (a+b) concentration

(1) 乐东拟单性木兰的 $A_{\max}$ 仅 T_1 与 T_0 、 T_2 差异显著, 从大到小为 $T_1 > T_0 > T_2$; P_n 、 C_i 、 L_s 仅 T_2 与 T_0 、 T_1 差异显著, 大小排序分别为 $T_1 > T_0 > T_2$ 、 $T_0 > T_1 > T_2$ 、 $T_2 > T_0 > T_1$; G_s 3 组间存在显著性差异, 从大到小为 $T_1 > T_0 > T_2$; chl(a+b) 仅 T_1 与 T_0 存在显著差异, 从大到小为 $T_1 > T_2 > T_0$ 。相对于 T_1 组 UV-B 辐射, 增强或降低其强度对乐东拟单性木兰 $A_{\max}$ 和 P_n 都具有一定的抑制作用。 T_1 组 P_n 值为 $11.20 \text{ molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T_0 组 P_n 值为 $10.3 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T_2 组 P_n 值为 $8.59 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T_0 和 T_2 较 T_1 减少幅度分别为 8.04% 和 23.30%。Farquhar 和 Sharkey^[30] 认为引起光合速率降低的因素分为气孔和非气孔限制两类, C_i 的变化是评判气孔限制和非气孔限制对 P_n 影响大小的重要指标之一, 如果气孔限制是导致 P_n 下降的主要因素, 那么 P_n 的下降将伴随 C_i 的降低同时进行。如果 P_n 的下降主要是由非气孔限制造成的, 此时 P_n 下降的同时将伴随 C_i 的上升。由于 C_a (大气 CO_2 浓度) 始终处于变化状态, 这种变化直接对 C_i 造成影响, 因此 L_s 比 C_i 可以更准确地反映植株吸收 CO_2 的动态变化, 更加准确地对 P_n 的限制因素类别进行判别^[31]。据此, 相对于自然光照 UV-B 辐射条件下, 乐东拟单性木兰在增强或减弱其强度时, G_s 下降, L_s 增大, 说明 T_0 组和 T_2 组 P_n 的下降主要是由气孔限制作用引起。

(2) 青冈的 $A_{\max}$ 、 P_n 、 L_s 与 chl(a+b) 在 3 组间差异不显著, 大小排序分别为 $T_0 > T_1 > T_2$ 、 $T_0 > T_1 > T_2$ 、 $T_2 > T_0 > T_1$ 以及 $T_1 > T_0 > T_2$; G_s 仅 T_2 与 T_0 、 T_1 差异显著, 从大到小为 $T_1 > T_0 > T_2$; C_i 仅 T_2 与 T_1 差异显著, 从大到小为 $T_1 > T_0 > T_2$ 。相对于自然光条件下的 UV-B 辐射, 降低其强度对青冈幼苗 $A_{\max}$ 和 P_n 有促进作用, 反之则对 $A_{\max}$ 和 P_n 有一定的抑制作用。 T_0 组 P_n 值为 $12.93 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T_1 组 P_n 值为 $12.73 \text{ molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T_2 组 P_n 值为 $11.50 \text{ molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T_1 较 T_0 减少 1.55%, T_2 较 T_1 减少 9.66%。与 T_0 组相比, T_1 组的 G_s 增大, L_s 减小, 说明 T_1 组 P_n 较 T_0 组 P_n 小主要是由非气孔限制作用引起; 与 T_1 组相比, UV-B 辐射强度增强时, G_s 减小, L_s 增大, 说明 T_2 组的 P_n 较 T_1 组 P_n 小主要是气孔限制作用引起。

(3) 山核桃的 $A_{\max}$ 、 P_n 和 G_s 3 组间差异显著, 从大到小为 $T_2 > T_1 > T_0$; C_i 仅 T_1 与 T_0 差异显著, 从大到小为 $T_1 > T_2 > T_0$; L_s 、chl(a+b) 仅 T_0 与 T_1 、 T_2 差异显著, 大小排序分别为 $T_0 > T_2 > T_1$ 、 $T_0 > T_1 > T_2$ 。相对于自然光条件下的 UV-B 辐射, 增强其强度对山核桃幼苗 $A_{\max}$ 和 P_n 有促进作用, 反之则会抑制其 $A_{\max}$ 和 P_n 。 T_0 组 P_n 值为 $4.14 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T_1 组 P_n 值为 $6.16 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T_2 组 P_n 值为 $7.57 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, T_0 较 T_1 减少 32.79%, T_1 较 T_2 减少 18.63%。与 T_1 组相比, UV-B 辐射强度减弱时, G_s 减小, L_s 增大, 说明 T_0 组 P_n 的减小主要是由气孔限制作用引起; 与 T_2 组相比, T_1 组的 G_s 减小, L_s 减小, 说明 T_1 组 P_n 较 T_2 组小主要是非气孔限制作用引起。

表 2 给出同一光照条件下不同树种幼苗的光合特征参数值。 T_0 组滤光减弱条件下, 乐东拟单性木兰、青

冈和山核桃的 $A_{\max}$ 、 P_n 、 G_s 、 L_s 和 $\text{chl}(a+b)$ 种间存在显著性差异, $A_{\max}$ 、 P_n 和 G_s 从大到小都为青冈 > 乐东拟单性木兰 > 山核桃, L_s 从大到小为山核桃 > 乐东拟单性木兰 > 青冈, $\text{chl}(a+b)$ 从大到小为乐东拟单性木兰 > 青冈 > 山核桃; 3 个树种幼苗 C_i 种间差异不显著, 从大到小为青冈 > 乐东拟单性木兰 > 山核桃。

T_1 组自然光照条件下, 乐东拟单性木兰、青冈和山核桃的 $A_{\max}$ 、 P_n 仅山核桃与乐东拟单性木兰、青冈差异显著, 从大到小都为青冈 > 乐东拟单性木兰 > 山核桃; G_s 、 $\text{chl}(a+b)$ 种间存在显著性差异, 从大到小分别为青冈 > 乐东拟单性木兰 > 山核桃和乐东拟单性木兰 > 青冈 > 山核桃; C_i 、 L_s 仅乐东拟单性木兰与青冈、山核桃差异显著, 从大到小分别为青冈 > 山核桃 > 乐东拟单性木兰、乐东拟单性木兰 > 山核桃 > 青冈。

T_2 组增强辐射条件下, 3 个树种的 $A_{\max}$ 种间差异显著, 从大到小为青冈 > 乐东拟单性木兰 > 山核桃; P_n 、 G_s 仅青冈与乐东拟单性木兰、山核桃差异显著, 从大到小分别为青冈 > 乐东拟单性木兰 > 山核桃和青冈 > 山核桃 > 乐东拟单性木兰; C_i 、 L_s 仅乐东拟单性木兰和青冈、山核桃差异显著, 从大到小分别为青冈 > 山核桃 > 乐东拟单性木兰、乐东拟单性木兰 > 山核桃 > 青冈; 3 个树种幼苗的 $\text{chl}(a+b)$ 种间存在显著性差异, 从大到小为乐东拟单性木兰 > 青冈 > 山核桃。

表 2 同一光照条件不同树种幼苗的光合特征参数值(平均值 $\pm$ 标准误差)

Table 2 Photosynthetic parameters of three tree seedlings under the same lighting condition (mean $\pm$ SE)

处理 Treatment	树种 species	最大净光合速率 $A_{\max}/$ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	净光合速率 $P_n/$ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	气孔导度 $G_s/$ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 $C_i/$ ($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	气孔限制值 $L_s/$ %	叶绿素相对含量 $\text{chl}(a+b)$
T_0	乐东拟单性木兰 <i>P. lotungensi</i>	13.63 $\pm$ 0.56b	10.30 $\pm$ 0.59b	0.16 $\pm$ 0.01b	272.67 $\pm$ 11.62a	0.33 $\pm$ 0.02b	57.82 $\pm$ 1.30a
	青冈 <i>C. glauca</i>	19.07 $\pm$ 1.05a	12.93 $\pm$ 0.80a	0.31 $\pm$ 0.00a	285.67 $\pm$ 4.81a	0.26 $\pm$ 0.01c	39.68 $\pm$ 0.71b
	山核桃 <i>C. cathayensis</i>	4.65 $\pm$ 0.38c	4.14 $\pm$ 0.29c	0.04 $\pm$ 0.00c	253.67 $\pm$ 10.59a	0.44 $\pm$ 0.02a	36.89 $\pm$ 0.60c
T_1	乐东拟单性木兰 <i>P. lotungensi</i>	18.00 $\pm$ 0.36a	11.20 $\pm$ 0.38a	0.21 $\pm$ 0.01b	269.33 $\pm$ 1.76b	0.31 $\pm$ 0.01a	62.91 $\pm$ 1.12a
	青冈 <i>C. glauca</i>	18.13 $\pm$ 1.36a	12.73 $\pm$ 1.43a	0.33 $\pm$ 0.02a	302.33 $\pm$ 5.84a	0.24 $\pm$ 0.02b	39.92 $\pm$ 0.57b
	山核桃 <i>C. cathayensis</i>	7.70 $\pm$ 0.18b	6.16 $\pm$ 0.12b	0.12 $\pm$ 0.01c	291.00 $\pm$ 5.69a	0.27 $\pm$ 0.01b	33.55 $\pm$ 0.45c
T_2	乐东拟单性木兰 <i>P. lotungensi</i>	12.23 $\pm$ 0.27b	8.59 $\pm$ 0.25b	0.11 $\pm$ 0.01b	217.00 $\pm$ 9.54b	0.42 $\pm$ 0.03a	60.21 $\pm$ 1.31a
	青冈 <i>C. glauca</i>	15.70 $\pm$ 0.40a	11.50 $\pm$ 0.40a	0.26 $\pm$ 0.02a	278.33 $\pm$ 7.26a	0.27 $\pm$ 0.02b	38.58 $\pm$ 0.64b
	山核桃 <i>C. cathayensis</i>	9.66 $\pm$ 0.22c	7.57 $\pm$ 0.21b	0.14 $\pm$ 0.01b	274.00 $\pm$ 1.73a	0.29 $\pm$ 0.00b	32.60 $\pm$ 0.45c

表中数据为光合作用特征参数值; 处理 Treatment; 最大净光合速率 ($A_{\max}$) Maximum net photosynthetic rate; 净光合速率 (P_n) Net photosynthetic rate; 气孔导度 (G_s) Stomatal conductance; 胞间 CO_2 浓度 (C_i) Intercellular CO_2 concentration; 气孔限制值 (L_s) Stomatal limitation value; 叶绿素相对含量 ($\text{chl}(a+b)$) Chlorophyll (a+b) concentration

2.4 3 种树种幼苗叶片光合特征参数的相关性分析

植物光合蒸腾指标的变化是 G_s 、 C_i 、 L_s 、 $\text{chl}(a+b)$ 以及温度等生理生态因子综合作用的结果^[32]。表 3 给出 3 种植物幼苗叶片光合特征主要参数的相关性分析结果。 P_n 与 G_s 呈极显著正相关, 与 C_i 呈不显著正相关, 与 L_s 呈不显著负相关性; G_s 与 C_i 呈不显著正相关, 与 L_s 呈显著负相关; C_i 与 L_s 呈极显著负相关; P_n 、 L_s 与 $\text{chl}(a+b)$ 呈不显著正相关, G_s 、 C_i 与 $\text{chl}(a+b)$ 呈不显著负相关。

P_n 与 G_s 呈极显著正相关, 只能表明净光合速率对气孔导度具有反馈调节作用, 即在有利于叶肉细胞的光合时气孔导度增大, 在不利于叶肉细胞光合时气孔导度减小^[33], 而不能表明气孔因素是影响光合作用的主要因素^[34]。 P_n 和 L_s 呈不显著负相关表明并不只是气孔因素影响 3 种实验植物的光合作用, 非气孔因素也起作用。 P_n 与 $\text{chl}(a+b)$ 正相关性不显著, 说明叶绿素含量不是影响净光合速率高低的主要因素。UV-B 辐射胁迫下净光合速率下降是气孔限制抑或非气孔限制因素起主要作用, 不只与树种有关, 还与不同 UV-B 辐射胁迫

迫条件有关。

表 3 3 种植物幼苗叶片光合特征参数的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of leaf photosynthetic parameters in three tree seedlings

项目 Item	净光合速率 $P_n / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	气孔导度 $G_s / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	胞间 CO_2 浓度 $C_i / (\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1})$	气孔限制值 $L_s / \%$	叶绿素相对含量 $\text{chl}(a+b)$
净光合速率 $P_n / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	1.00				
气孔导度 $G_s / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.94 **	1.00			
胞间 CO_2 浓度 $C_i / (\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1})$	0.39	0.61	1.00		
气孔限制值 $L_s / \%$	-0.63	-0.78 *	-0.88 **	1.00	
叶绿素相对含量 $\text{chl}(a+b)$	0.29	-0.04	-0.52	0.36	1.00

* * 表示 $\alpha = 0.01$ 水平下相关性达到显著(双尾检验); * 表示 $\alpha = 0.05$ 水平下相关性达到显著(双尾检验)

3 讨论

UV-B 辐射胁迫对植物的影响最终体现在植株的生长上^[35],但其对植物生长的影响随树种及 UV-B 辐射胁迫高低而异^[1]。本研究选择地径和株高作为衡量植物生长状况的重要指标,研究结果表明:(1)相对于自然光照条件,增强 UV-B 辐射强度时乐东拟单性木兰、青冈以及山核桃的地径生长受到一定程度的抑制,这与左园园对于青榨槭的研究结果一致^[36];对 3 种植物的株高生长同样具有抑制作用,这与多数实验结果一致^[37-38]。Teramura 和 Hopkins 指出 UV-B 对于植物生长的抑制并不只是简单地延缓植物生长速度,而是与某些内在生长特性有关,比如植物激素改变和细胞分裂减慢等^[39-40]。(2)相对于自然光照条件,减弱 UV-B 辐射强度对乐东拟单性木兰、青冈、山核桃地径生长起到一定程度的抑制作用;对乐东拟单性木兰、青冈幼苗株高生长有促进作用,这与 Ballare 等对曼陀罗的研究结果一致^[26];对山核桃幼苗株高生长却具有抑制性,这与董铭等对于水稻的研究结果一致^[27]。

光合作用与植物的生长和发育密切相关^[35]。植物叶片的净光合速率 P_n 和最大净光合速率 $A_{\max}$ 的大小是衡量植物光合作用能力强弱的重要指标^[41]。研究发现:(1)相对于自然光照条件,增强 UV-B 辐射强度对乐东拟单性木兰、青冈 P_n 和 $A_{\max}$ 起到一定的抑制作用,这和 Yao 等对于五角槭以及 Skorska 等对于黑小麦的研究成果相似^[37-38];对山核桃 P_n 和 $A_{\max}$ 起到一定的促进作用,这和刘芸等对栝楼以及 Shi 等对风毛菊、麻花苋的研究结果相似^[42-43]。(2)相对于自然光照条件,减弱 UV-B 辐射强度对乐东拟单性木兰、山核桃 P_n 和 $A_{\max}$ 起到一定的抑制作用,而对青冈 P_n 和 $A_{\max}$ 则起到一定的促进作用。Ballare 等对于曼陀罗以及 Nogues 等对于豌豆研究结果发现减弱 UV-B 辐射强度对两种植物光合作用没有影响^[26,44],本研究所选择的 3 种植物在减弱 UV-B 条件下却有不同响应,这可能由于所研究树种遗传差异性和实验条件(如 UV-B 灯管照射时间长短、植物的生长阶段)不同造成的^[45-46]。

通过比较所选择植物的种间差异,探讨 3 种植物对于 UV-B 辐射胁迫的适应性与自身起源和进化时间的关系。生长量指标研究发现:(1)3 组光照条件下,青冈的地径生长量都最大,乐东拟单性木兰次之,山核桃都最小。从起源时间越早的木本植物对于 UV-B 辐射胁迫适应能力越强的假设角度分析,山核桃符合;青冈起源时间虽晚于乐东拟单性木兰,但生长量却较大,与上述假设不符合。(2)乐东拟单性木兰、青冈和山核桃种间株高差异不显著,株高生长量大小排序不固定,株高生长量与 3 种植物进化时间相关性不强。主要原因可能在于胁迫处理的时间相对较短,木本植物生长量对于 UV-B 辐射胁迫具有积累和滞后效应^[9,47],而且木本植物对于 UV-B 辐射胁迫的响应敏感程度弱于作物和草本植物^[4]。同时,实验条件的影响也不容忽视,文献 13 研究表明植物对室外大田实验 UV-B 辐射胁迫响应敏感性弱于温室或培养室^[13]。因此,有待今后开展长时期多树种的 UV-B 辐射胁迫实验,以进一步研究生长量对 UV-B 辐射胁迫的响应与进化时间的相关性。

光合能力的强弱因物种的遗传特性不同而有很大的差异,它可作为判断植物生长和抗逆性强弱的指标^[48]。研究 3 个树种的 T_2 组和 T_0 组的 P_n 、 $A_{\max}$ 与 T_1 组的比值,可以发现:(1)相对于 T_1 组自然光照条件, T_2 组增强 UV-B 辐射强度下山核桃 P_n 、 $A_{\max}$ 的比值都最大,青冈次之,乐东拟单性木兰最小,表明不同起源时期

的 3 种植物幼苗对于 UV-B 辐射胁迫的抵御能力强弱次序为:山核桃 > 青冈 > 乐东拟单性木兰。(2)相对于 T_1 组自然光照条件, T_0 组减弱 UV-B 辐射强度下青冈的 P_n 、 A_{max} 的比值都最大,乐东拟单性木兰次之,山核桃最小,表明不同起源时期的 3 种植物幼苗对于 UV-B 辐射胁迫的抵御能力强弱次序为:青冈 > 乐东拟单性木兰 > 山核桃。从起源时间越早的木本植物对于 UV-B 辐射胁迫适应能力越强的假设角度分析,增强 UV-B 辐射强度下 3 种植物的响应不符合;减弱 UV-B 辐射强度下,山核桃起源时间最晚抵抗力最弱,但青冈起源虽晚于乐东拟单性木兰,抵御 UV-B 辐射胁迫能力却较强,总体上也不符合假设。因此,在增强或减弱 UV-B 辐射胁迫下,3 种植物的适应性与其进化时间相关性关系不明显。

综上,UV-B 辐射增强和过滤减弱胁迫对 3 个树种幼苗生长发育、光合作用、叶绿素均有影响,但不同起源时期 3 种木本植物幼苗的生长及光合特征参数的响应模式不一,其机制有待深入研究。

致谢:周灵燕、窦荣鹏等参加有关试验工作,特此致谢。

References:

- [1] Li Y, Yue M. Ultraviolet Radiation Ecology. Beijing: Chinese Environmental Science Press, 2000: 1-141.
- [2] Scotto J, Cotton G, Urbach F, Berger D, Fears T. Biologically effective ultraviolet radiation: Surface measurements in the United States, 1974 to 1985. *Science*, 1988, 239(4841): 762-764.
- [3] Shindell D T, Rind D, Lonergan P. Increased polar stratospheric ozone losses and delayed eventual recovery owing to increasing greenhouse gas concentrations. *Nature*, 1998, 392 (6676): 589-592.
- [4] McKenzie R L, Aucamp P J, Bais A F, Bjorn L O, Ilyas M. Changes in biologically-active ultraviolet radiation reaching the earth's surface. *Photochemical and Photobiological Science*, 2007, 6(3): 218-231.
- [5] Ballare C L, Rouseaux M C, Searles P S, Zaller J G, Giordano C V, Robson T M, Caldwell M M, Sala O E, Scopel A L. Impacts of solar ultraviolet-B radiation on terrestrial ecosystems of Tierra del Fuego (southern Argentina) — An overview of recent progress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2001, 62(1): 67-77.
- [6] Staplet A E. Ultraviolet radiation and plants: Burning questions. *The Plant Cell*, 1992, 4(11): 1353-1358.
- [7] Caldwell M M, Flint S D. Implications of increased solar UV-B for terrestrial vegetation//Chanin M L ed. *The Role of the Stratosphere in Global Change*. Heidelberg: Springer-Verlag, 1993: 495-516.
- [8] Jiang G M. Review on some hot topics towards the researches in the field of plant phytoecology. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(5): 514-519.
- [9] Zheng Y F, Wu R J. Ultraviolet Radiation Change and Crop Response. Beijing: China Meteorological Press, 2009: 1-218.
- [10] Van T K, Garrard L A, West S H. Effects of UV-B radiation on net photosynthesis of some crop plants. *Crop Science*, 1976, 16(5): 715-718.
- [11] Kakani V G, Reddy K R, Zhao D. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: A review. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 120(1): 191-218.
- [12] Liu A Q, Ma X Q. The effect of enhanced Ultraviolet-B radiation on xylophyte. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2004, 12(4): 36-39.
- [13] Sullivan J H. Possible impacts of changes in UV-B radiation on North American trees and forests. *Environmental Pollution*, 2005, 137(3): 380-389.
- [14] Ballare C L, Bams P W, Kendrick R E. Photomorphogenic effects of UV-B radiation on hypocotyls elongation in wild type and stable-phytochrome-deficient mutant seedlings of cucumber. *Physiologia Plantarum*, 1992, 83 (4): 652-658.
- [15] Willekens H, Vancamp W, Vanmontagu M, Inze D, Langebartels C, Sandermann H. Ozone, sulfur dioxide and ultraviolet-B have similar effects on mRNA accumulation of antioxidant genes in *Nicotiana plumbaginifolia* L. *Plant Physiology*, 1994, 106(3): 1007-1014.
- [16] Graham L E, Kaneko Y. *Origin of Land Plants*. New York: Wiley and Sons, 1993: 1-50.
- [17] Margulis L, Walker J C G, Rambler M. Reassessment of roles of oxygen and ultraviolet light in Precambrian evolution. *Nature*, 1976, 264(5587): 620-624.
- [18] Robinson J M. Lignin, land plants, and fungi: Biological evolution affecting Phanerozoic oxygen balance. *Geology*, 1990, 15(7): 607-610.
- [19] Rozema J, Bjorn L O, Bornman J F, Gaberscik A, Hader D P, Trost T, Germ M, Klisch M, Groniger A, Sinha R P, Lebert M, He Y Y, Buffoni-Hall R, de Bakker N V J, Van de Staaij J, Meijkamp B B. The role of UV-B radiation in aquatic and terrestrial ecosystems—an experimental and functional analysis of the evolution of UV-absorbing compounds. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2002, 66(1): 2-12.
- [20] Laposi R, Veres S, Lakatos G, Olah V, Fieldsend A, Meszaros I. Responses of leaf traits of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings to supplemental UV-B radiation and UV-B exclusion. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(5): 745-755.

- [21] Liu Y H, Xia N H, Yang H Q. The origin, evolution and phytogeography of Magnoliaceae. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1995, 3 (4): 1-12.
- [22] Jiang F W, Jiang H, Li W, Yu S Q, Zeng B, Wang Y H. Photosynthetic and physiological characteristics of three angiosperms of different evolutionary ages under acid rain stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(1): 125-133.
- [23] Zhou Z K. Fossils of the Fagaceae and their implications in systematics and biogeography. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1999, 37(4): 369-385.
- [24] Liu H, Yu S Q, Jiang H, Fang J B. Chlorophyll fluorescence of *Carya cathayensis* with simulated acid rain. *Journal of Zhengjiang Forestry College*, 2009, 26(1): 32-37.
- [25] Zhao Y L. On the classification, distribution and systematic evolution of Juglandaceae in the Contiguous areas of human, Guangxi and Guizhou. *Natural Science Journal of the Graduates, Sunyatsen University*, 1995, 16(1): 1-9.
- [26] Ballare C L, Stapleton A E, Yanovsky M J, Scopel A L. Soar ultraviolet-B radiation affects seedling emergence, DNA integrity, plant morphology, growth rate, and attractiveness to herbivore insects in *Datura ferox*. *Plant Physiology*, 1996, 112(1): 161-170.
- [27] Dong M, Li H T, Liao Y C, Liang T, Lu C F. Influences of reduced UV-B radiation on growth and endogenesis hormone contents of rice (*Oryza sativa* L.) under field conditions. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, 14(3): 122-125.
- [28] Albritton D L, Watson R J. Scientific assessment of stratospheric ozone change 1989 // World Meteorological Organization Global Ozone Research and Monitoring Project, Report No. 20. Geneva: WMO, 1990.
- [29] Xu D Q. Photosynthetic Efficiency. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers. 2002: 192.
- [30] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [31] Yu Y W. Studies on physiological mechanisms of photosynthesis of strawberry response to water deficit. Hangzhou: Zhejiang University, 2003.
- [32] Shao X W, Han M, Han Z M, Kong W W, Liu H D, Yang L M. Study on diurnal variation of photosynthesis and environmental factors in *Scutellaria baicalensis*. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2006, 28(6): 634-638.
- [33] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, 1979, 282(5737): 424-426.
- [34] Xu D Q. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(4): 241-244.
- [35] Cai X A, Peng S L, Xia H P. Growth and photosynthetic responses of different successional tree species in low subtropics to enhanced UV-B radiation in the field. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2007, 46(2): 72-76.
- [36] Zuo Y Y, Liu Q, Lin P, He H. Physiological responses of 2-years-old *Acer davidii* seedlings to short-term enhanced UV-B radiation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(9): 1682-1686.
- [37] Yao X Q, Liu Q. Changes in morphological, photosynthetic and physiological responses of Mono Maple seedlings to enhanced UV-B and to nitrogen addition. *Plant Growth Regulation*, 2006, 50(2): 165-177.
- [38] Skorska E, Szwarc W. Influence of UV-B radiation on young triticales plants with different wax cover. *Biologia Plantarum*, 2007, 51(1): 189-192.
- [39] Teramura A H. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants. *Physiology Plant*, 1983, 58(3): 415-427.
- [40] Hopkins L, Bond M A, Tobin A K. Effects of UV-B on the development and ultrastructure of the primary leaf of wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(S): 20-29.
- [41] Liu Q J, Sun X C, Hu C X, Tan Q L. Growth and photosynthesis characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) under arsenic stress condition. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(2): 854-859.
- [42] Liu Y, Luo N S, Zhong Z C, Zhou Y H, Zhang P Y. Effects of enhanced ultraviolet-B (UV-B) radiation on diurnal variations of photosynthesis and water use efficiency in *Trichosanthes kirilowii* Maxim. *Journal of Southwest Agricultural University*, 2003, 25(5): 377-381.
- [43] Shi S B, Zhu W Y, Li H M, Zhou D W, Han F, Zhao X Q, Tang Y H. Photosynthesis of *Saussurea superba* and *Gentiana straminea* is not reduced after long-term enhancement of UV-B radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 51(1): 75-83.
- [44] Nogues S, Allen D J, Morison J I L, Baker N R. Ultraviolet-B radiation effects on water relations, leaf development and photosynthesis in droughted pea plants. *Plant Physiology*, 1998, 117(1): 173-181.
- [45] Teramura A H, Ziska L H, Ester S A. Changes in growth and photosynthetic capacity rice and increased UV-B radiation. *Physiologia Plantarum*, 1991, 83(3): 373-380.
- [46] Caldwell M M, Teramura A H, Tevini M, Bommman J F, Bjorn L O, Kulandaivelu G. Effects of increased solar UV radiation on terrestrial plants. *Ambio*, 1995, 24(3): 166-173.
- [47] Sullivan J H, Teramura A H. The effects of ultraviolet-B radiation on loblolly pine. 2. Growth of field-grown seedlings. *Trees*, 1992, 6(3): 115-120.
- [48] Hui H X, Xu X, Li Q R. Exogenous betaine improves photosynthesis of *Lycium barbarum* under salt stress. *Acta Botanica Boreal-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(12): 2137-2422.

参考文献:

- [1] 李元,岳明. 紫外辐射生态学. 北京: 中国环境科学出版社, 2000: 1-141.
- [8] 蒋高明. 当前植物生理生态研究的几个热点问题. 植物生态学报, 2001, 25(5): 514-519.
- [9] 郑有飞, 吴荣军. 紫外辐射变化及其作物响应. 北京: 气象科学出版社, 2009: 1-218.
- [12] 刘爱琴, 马祥庆. UV-B 辐射增强对木本植物的影响研究进展. 中国生态农业学报, 2004, 12(4): 36-39.
- [21] 刘玉壶, 夏念和, 杨惠秋. 木兰科 (Magnoliaceae) 的起源、进化和地理分布. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(4): 1-12.
- [22] 蒋馥蔚, 江洪, 李巍, 余树全, 曾波, 王艳红. 不同起源时期的 3 种被子植物对酸雨胁迫响应的光合生理生态特征. 植物生态学报, 2009, 33(1): 125-133.
- [23] 周浙昆. 壳斗科的地质历史及其系统学和植物地理学意义. 植物分类学报, 1999, 37(4): 369-385.
- [24] 刘昊, 余树全, 江洪, 方江保. 模拟酸雨对山核桃叶绿素荧光参数、叶绿素和生长的影响. 浙江林学院学报, 2009, 26(1): 32-37.
- [25] 赵运林. 湘黔桂交界地区胡桃科的分类_分布及系统演化. 中山大学研究生学刊, 1995, 16(1): 1-9.
- [27] 董铭, 李海涛, 廖迎春, 梁涛, 卢存福. 大田条件下模拟 UV-B 辐射滤减对水稻生长及内源激素含量的影响. 中国生态农业学报, 2006, 14(3): 122-125.
- [29] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 192.
- [31] 郁怡汶. 草莓光合作用对水分胁迫响应的生理机制研究. 杭州: 浙江大学, 2003.
- [32] 邵玺文, 韩梅, 韩忠明, 孔伟伟, 刘红丹, 杨利民. 黄芩光合作用日变化及其与环境因子关系的研究. 吉林农业大学学报, 2006, 28(6): 634-638.
- [34] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
- [35] 蔡锡安, 彭少麟, 夏汉平. 不同演替阶段树种的光合和生长对增强 UV-B 辐射的响应. 中山大学学报, 2007, 46(2): 72-76.
- [36] 左圆圆, 刘庆, 林波, 何海. 短期增强 UV-B 辐射对青榨槭生理特性的影响. 应用生态学报, 2005, 16(9): 1682-1686.
- [41] 刘全吉, 孙学成, 胡承孝, 谭启玲. 砷对小麦生长和光合作用特性的影响. 生态学报, 2009, 29(2): 854-859.
- [42] 刘芸, 罗南书, 钟章成, 周永洪, 张彭跃. 增强 UV-B 辐射对栝楼光合及蒸腾日变化的影响. 西南农业大学学报, 2003, 25(5): 377-381.
- [48] 惠红霞, 许兴, 李前荣. 外源甜菜碱对盐胁迫下枸杞光合功能的改善. 西北植物学报, 2003, 23(12): 2137-2422.