

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

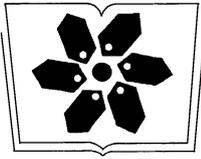
Acta Ecologica Sinica



第 32 卷 第 23 期 Vol.32 No.23 **2012**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 23 期 2012 年 12 月 (半月刊)

目 次

| | | |
|---|----------------|--------|
| 中国石龙子母体孕期调温诱导幼体表型:母体操纵假说的实验检测 | 李 宏,周宗师,吴延庆,等 | (7255) |
| 同种或异种干扰对花鼠分散贮藏点选择的影响 | 申 圳,董 钟,曹令立,等 | (7264) |
| 曝气充氧条件下污染河道氨挥发特性模拟 | 刘 波,王文林,凌 芬,等 | (7270) |
| 贵州草海越冬斑头雁日间行为模式及环境因素对行为的影响 | 杨延峰,张国钢,陆 军,等 | (7280) |
| 青藏高原多年冻土区积雪对沼泽、草甸浅层土壤水热过程的影响 | 常 娟,王根绪,高永恒,等 | (7289) |
| 长沙城市斑块湿地资源的时空演变 | 恭映壁,靖 磊,彭 磊,等 | (7302) |
| 基于模型数据融合的千烟洲亚热带人工林碳水通量模拟 | 任小丽,何洪林,刘 敏,等 | (7313) |
| 农田氮素非点源污染控制的生态补偿标准——以江苏省宜兴市为例 | 张 印,周羽辰,孙 华 | (7327) |
| 用 PFU 微型生物群落监测技术评价化工废水的静态毒性 | 李朝霞,张玉国,梁慧星 | (7336) |
| 京郊农业生物循环系统生态经济能值评估——以密云尖岩村为例 | 周连第,胡艳霞,王亚芝,等 | (7346) |
| 基于遥感的夏季西安城市公园“冷效应”研究 | 冯晓刚,石 辉 | (7355) |
| 海南岛主要森林类型时空动态及关键驱动因子 | 王树东,欧阳志云,张翠萍,等 | (7364) |
| 不同播种时间对吉林省西部玉米绿水足迹的影响 | 秦丽杰,靳英华,段佩利 | (7375) |
| 黄土塬区不同品种玉米间作群体生长特征的动态变化 | 王小林,张岁岐,王淑庆,等 | (7383) |
| 密植条件下种植方式对夏玉米群体根冠特性及产量的影响 | 李宗新,陈源泉,王庆成,等 | (7391) |
| 沙地不同发育阶段的人工生物结皮对重金属的富集作用 | 徐 杰,敖艳青,张璟霞,等 | (7402) |
| 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶光合色素及非酶促保护物质的影响 | 方 兴,钟章成 | (7411) |
| 不同产地披针叶茴香光合特性对水分胁迫和复水的响应 | 曹永慧,周本智,陈双林,等 | (7421) |
| 芦芽山林线华北落叶松径向变化季节特征 | 董满宇,江 源,王明昌,等 | (7430) |
| 地形对植被生物量遥感反演的影响——以广州市为例 | 宋巍巍,管东生,王 刚 | (7440) |
| 指数施肥对楸树无性系生物量分配和根系形态的影响 | 王力朋,晏紫伊,李吉跃,等 | (7452) |
| 火烧伤害对兴安落叶松树干径向生长的影响 | 王晓春,鲁永现 | (7463) |
| 山地梨枣树耗水特征及模型 | 辛小桂,吴普特,汪有科,等 | (7473) |
| 两种常绿阔叶植物越冬光系统功能转变的特异性 | 钟传飞,张运涛,武晓颖,等 | (7483) |
| 干旱胁迫对银杏叶片光合系统 II 荧光特性的影响 | 魏晓东,陈国祥,施大伟,等 | (7492) |
| 神农架川金丝猴栖息地森林群落的数量分类与排序 | 李广良,丛 静,卢 慧,等 | (7501) |
| 碱性土壤盐化过程中阴离子对土壤中镉有效态和植物吸收镉的影响 | 王祖伟,弋良朋,高文燕,等 | (7512) |
| 两种绣线菊耐弱光能力的光合适应性 | 刘慧民,马艳丽,王柏臣,等 | (7519) |
| 闽楠人工林细根寿命及其影响因素 | 郑金兴,黄锦学,王珍珍,等 | (7532) |
| 旅游交通碳排放的空间结构与情景分析 | 肖 潇,张 捷,卢俊宇,等 | (7540) |
| 北京市妫水河流域人类活动的水文响应 | 刘玉明,张 静,武鹏飞,等 | (7549) |
| 膜下滴灌技术生态-经济与可持续性分析——以新疆玛纳斯河流域棉花为例 | 范文波,吴普特,马枫梅 | (7559) |
| 高温胁迫及其持续时间对棉蚜死亡和繁殖的影响 | 高桂珍,吕昭智,夏德萍,等 | (7568) |
| 桉树枝瘿姬小蜂虫瘿解剖特征与寄主叶片生理指标的变化 | 吴耀军,常明山,盛 双,等 | (7576) |
| 西南桦纯林与西南桦×红椎混交林碳贮量比较 | 何友均,覃 林,李智勇,等 | (7586) |
| 长沙城市森林土壤 7 种重金属含量特征及其潜在生态风险 | 方 晰,唐志娟,田大伦,等 | (7595) |
| 专论与综述 | | |
| 城乡结合部人-环境系统关系研究综述 | 黄宝荣,张慧智 | (7607) |
| 陆地生态系统碳水通量贡献区评价综述 | 张 慧,申双和,温学发,等 | (7622) |



封面图说: 麋鹿群在过河——麋鹿属于鹿科,是中国的特有动物。历史上麋鹿曾经广布于东亚地区,到 19 世纪时,只剩下在北京南海子皇家猎苑内一群。1900 年,八国联军攻陷北京,麋鹿被抢劫一空。1901 年,英国的贝福特公爵用重金从法、德、荷、比四国收买了世界上仅有的 18 头麋鹿,以半野生的方式集中放养在乌邦寺庄园内,麋鹿这才免于绝灭。在世界动物保护组织的协调下,1985 年起麋鹿从英国分批回归家乡,放养到北京大兴南海子、江苏省大丰等地。这是在江苏省大丰麋鹿国家级自然保护区放养的麋鹿群正在过河。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201201160095

方兴, 钟章成. 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶光合色素及非酶促保护物质的影响. 生态学报, 2012, 32(23): 7411-7420.

Fang X, Zhong Z C. Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on photosynthetic pigments and non-enzymatic protection system in leaves of foxtail millet (*Setaria italica* (L.) Beauv.). Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(23): 7411-7420.

增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶光合色素及 非酶促保护物质的影响

方 兴^{1,2}, 钟章成^{2,*}

(1. 重庆师范大学 编辑出版中心, 重庆 400047; 2. 西南大学 生命科学学院, 重庆 400715)

摘要:以谷子(*Setaria italica* (L.) Beauv.)为对象,从拔节期开始持续给予低氮(1.875 mmol/L)和高氮(15 mmol/L)两种氮供应条件并从抽穗期开始进行 26 d 两种强度(4.29、7.12 kJ·m⁻²·d⁻¹)的增强 UV-B 辐射处理,研究了谷子叶中光合色素含量、类黄酮含量和苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性的变化。结果表明:与高氮供应条件相比,低氮供应条件明显降低了谷子叶中光合色素含量但提高了类胡萝卜素/叶绿素含量比值;在开花期中段和灌浆期中段,高氮供应条件下谷子叶中光合色素含量对增强 UV-B 辐射比低氮供应条件下的谷子更敏感。从灌浆期开始到处理结束,两种影响因子对谷子叶中类黄酮含量均有显著影响,增强 UV-B 辐射导致谷子叶中类黄酮含量逐渐升高,且相同增强 UV-B 辐射强度下低氮供应条件下的谷子叶中类黄酮含量明显高于高氮供应条件下的谷子。谷子叶中 PAL 活性对两种影响因子的响应较类黄酮含量更加敏感,低氮供应条件使谷子叶中 PAL 活性明显提高。结合上述指标的相关性分析结果可知,低氮供应条件加强了处于繁殖期主要阶段的谷子叶中类黄酮的积累,并使谷子叶中的类胡萝卜素/叶绿素含量比值明显提高,进而有助于维持谷子叶中光合色素含量在增强 UV-B 辐射条件下的相对稳定性,对植株抵抗 UV-B 辐射伤害有利。

关键词:增强 UV-B 辐射;氮;谷子;光合色素;类黄酮;苯丙氨酸解氨酶(PAL)

Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on photosynthetic pigments and non-enzymatic protection system in leaves of foxtail millet (*Setaria italica* (L.) Beauv.)

FANG Xing^{1,2}, ZHONG Zhangcheng^{2,*}

1 Editing and Publishing Center, Chongqing Normal University, Chongqing 400047, China

2 School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Enhanced UV-B radiation resulting from ozone depletion in stratosphere with the increase of human activities can harm plants greatly, whereas the change of nitrogen supply can affect the sensitivity and resistance to UV-B radiation in plants. Foxtail millet (*Setaria italica* (L.) Beauv.), a typical C₄ crop plant, was chosen as experimental model to investigate the effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen supply on photosynthetic pigments and non-enzymatic protection system in leaves. The plants of foxtail millet were fertilized under two different nitrate-nitrogen conditions (1.875, 15 mmol/L) from the jointing stage to the grouting stage, and were stressed by two different intensities of enhanced UV-B radiation (4.29, 7.12 kJ·m⁻²·d⁻¹) from the heading stage to the grouting stage (26 days). During this period, the photosynthetic pigments and flavonoids content and the phenylalanine ammonia-lyase (PAL) activity in leaves of foxtail millet were measured. The nitrogen supply showed significant effect on the photosynthetic pigments contents in

基金项目:国家自然科学基金项目(30370279, 30670334);重庆师范大学博士科研启动基金项目(09XWB011)

收稿日期:2012-01-16; 修订日期:2012-07-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zzhong@swu.edu.cn

leaves of both UV-B treated and non-treated foxtail millet. The leaves in low nitrogen supply group showed significantly lower photosynthetic pigments content but higher carotenoid/chlorophyll ratio when compared to those of high nitrogen supply group according to most of statistical test results ($P < 0.05$, least-significant difference, LSD). However, enhanced UV-B radiation treatment showed significant effects on the photosynthetic pigments contents in leaves of foxtail millet in only the 11th day and the 21st day, and the photosynthetic pigments were more sensitive to enhanced UV-B radiation treatment at the high nitrogen group compared to the low nitrogen group. The nitrogen supply showed significant effect on PAL activity in leaves of foxtail millet during the whole period of this experiment, whereas enhanced UV-B radiation showed significant effect on the PAL activity only after the 11th day. Meanwhile, most LSD results showed that the PAL activity in leaves of foxtail millet increased in the low nitrogen supply group compared to the high nitrogen group, whether treated by enhanced UV-B radiation or not. Furthermore, both the nitrogen supply and enhanced UV-B radiation affected the flavonoids content in leaves of foxtail millet significantly after the 16th day, and the flavonoids content in leaves increased significantly in the low nitrogen supply in the 26th day independent of enhanced UV-B radiation. There was a significant positive correlation between the flavonoids content and the PAL activity, but both the flavonoids content and the PAL activity had a significantly negative correlation with the chlorophyll content. Moreover, there was a significant correlation between the chlorophyll content and the carotenoid content. This study indicated that in leaves of foxtail millet, low nitrogen supply treatment could enhanced accumulation of flavonoids and the carotenoid/chlorophyll ratio, thus caused more stability of photosynthetic pigments contents when foxtail millet was stressed by enhanced UV-B radiation compared to the high nitrogen supply during the breeding period. Therefore, low nitrogen supply treatment may improve the resistance to UV-B radiation in plants.

Key Words: enhanced UV-B radiation; nitrogen; *Setaria italica* (L.) Beauv.; photosynthetic pigments; flavonoids; phenylalanine ammonia-lyase (PAL)

因地球大气臭氧层衰减导致到达地表的太阳 UV-B 辐射增加已成为全球面临的一个重大环境问题^[1-3]。与此同时,当前世界范围内的氮沉降问题也愈加严重^[4-5]。由于氮是植物生长发育的必需元素和主要限制因子,对植物生长发育、各种生理代谢以及抗逆能力有着重要影响^[6],因而由氮沉降引发的一系列问题也深受人们关注。尽管已有不少学者以上述问题为背景就 UV-B 辐射与氮的复合作用对植物各个方面的影响进行了大量研究^[7],然而这些研究多以幼苗研究对象进行短期研究,植物各生长时期的动态变化研究和有关植物繁殖期的研究相对较少。早期和近期的研究均表明,UV-B 辐射增强对繁殖期植物影响不容忽视^[8-10]。在中国,不少农作物特别是 C₄ 作物的繁殖期处于每年紫外辐射强度最高的夏秋之际^[11-13],且主产地多位于地表太阳紫外辐射较高的中低纬度地区^[13]。因此在相同的臭氧层衰减程度下,它们在繁殖期将比营养生长期及其他高纬地区植物接受更高强度的 UV-B 辐射增量。同时,农作物在进入繁殖期前往往需要追加氮肥以保增产,而国内目前严重的氮沉降现状^[4]可能使追肥效果变得更加复杂。因此有必要加强 UV-B 辐射与氮的复合作用对繁殖期农作物影响的研究。此外,虽然 C₄ 作物普遍被认为其对 UV-B 辐射的敏感性弱于 C₃ 作物^[1],但仍有研究发现在氮供应条件等其它影响因子发生变化时,一些 C₄ 作物如玉米(*Zea mays*)等仍会显著地受到增强 UV-B 辐射影响^[14-15],故有关 C₄ 作物对 UV-B 辐射的响应机制仍值得进一步探讨。为此,本研究以国内重要经济 C₄ 作物谷子(*Setaria italica* (L.) Beauv.)^[16]为研究对象,模拟了不同氮供应条件下该作物在繁殖期主要阶段中受到增强 UV-B 辐射的情形。研究中选取光合生理的主要指标即光合色素含量和重要非酶促保护物质含量为研究指标,考察其中的动态变化,并就指标间相互关系和有关生物学意义进行了初步探讨,为在当前大气臭氧层持续衰减、氮沉降等环境问题日益加剧的现状下寻求有效手段以提高谷子等作物抗 UV-B 辐射能力并维持产量提供一定科学依据和参考,也为有关 C₄ 植物的紫外辐射生态学基础研究提供新的资料。

1 材料与方法

1.1 材料和处理

供试谷子品种为河北省农林科学院培育的金谷 80。2006 年 6 月初将经过消毒(5% NaClO, 30 min)和浸种(30 °C, 24 h)处理的谷种播种于装有 0.5 L 保水透气性能较好且经酸洗处理去除强碱性成分后的珍珠岩基质的营养袋中。谷子幼苗长到“三叶一心”时期被转移至西南大学生命科学学院楼顶空地中进行户外培养。由于研究地相对高度较高,且研究期间易出现恶劣天气,因此采用半野外条件的实验设计,将研究材料安置在一个特制的大棚内。该大棚被设计成仅有透明 PP 材质的棚顶,其宽度刚能从顶部遮挡实验材料及 UV-B 辐射处理设备;棚的四周配置有透明塑料雨帘,仅在夜间风力较大或偶发恶劣天气时放下。日间棚内通风良好,棚内与外界温差在 1—2 °C 左右。经照度计(FLUKE87 型,美国 Fluke 公司生产)和 UV-B 辐照计(北京师范大学光电仪器厂生产,探头测量波长范围 275—330 nm,峰值波长 297 nm,使用前已经原厂标定)测定,实验期间棚顶日光透过率不低于 70%;棚内实验材料所受太阳 UV-B 辐射强度除在 12:00—14:00 期间直射棚顶与棚外相比有较大幅度衰减外,其余时间则和棚外无较大差异。

在谷子进入拔节期前的生长阶段,给每个营养袋内的植株每天浇水 1 次;每 3 d 浇 1 次 1/4 Hoagland 营养液,每袋 0.25 L;根据植株生长情况逐步匀苗以保证用于后续处理的材料初始生长状态接近一致,以减少材料个体差异对研究结果的影响。最终每个营养袋内只保留两株材料。当谷子开始进入拔节期,以预备实验为前提,将所有材料用完全随机分组方法分为低氮组(记作 L)和高氮组(记作 H),分别浇灌含氮量为 1.875 和 15 mmol/L 的营养液。两种氮浓度营养液的配制均以 Hoagland 营养液为基础,其中的氮元素均以硝态氮形式存在从而排除氮形态对实验可能产生的影响;同时在用于浇灌低氮组的营养液中加入定量 K_2SO_4 、 $CaCl_2$ 和 KH_2PO_4 以保证两种营养液 P、K、Ca 等主要矿质元素含量一致。两种氮浓度营养液浇灌频率均为每 2 d 浇 1 次,每袋 0.25 L;每天根据天气情况仍浇水 1—2 次,直至实验结束。

在谷子拔节期结束后即将进入抽穗期时,将低氮组和高氮组植株再次按完全随机分组方法各分为 3 组,其中以不进行增强 UV-B 辐射处理为对照(记作 A),设置强度为 $4.29 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 的增强 UV-B 辐射处理(记作 B)以及强度为 $7.12 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 的增强 UV-B 辐射处理(记作 C)。两个梯度的增强 UV-B 辐射强度根据预备实验情况所设计,在辐射放大因子(RAF)取值为 2.0 时,按 Madronich 等提出的公式^[13]计算,大致分别相当于实验地 2006 年夏至日前后晴天 17.5% 及 25% 臭氧层衰减时 UV-B 辐射的生物有效辐射强度($UV-B_{BE}$)的增加值(据测算,实验地 2006 年夏至日前后晴天太阳 UV-B 辐射强度约为 $9.14 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)。增强 UV-B 辐射用紫外灯管(北京光电源研究所生产,波长范围 290—400 nm)加以模拟。将灯管平行悬挂于植株上方并用 UV-B 辐照计测量 UV-B 辐射强度。通过调整灯管与植株顶端之间的高度维持恒量 UV-B 辐射,同时每天依次轮换同一处理组中植株在灯下的位置以保证组内植株接受的 UV-B 辐射强度接近一致。为保证各处理组所接受 UV-A 辐射(320—400 nm)一致,不进行增强 UV-B 辐射处理的植株也用紫外灯管照射,但灯管外壁采用 mylar 膜(美国杜邦公司生产,厚度为 0.18 mm)包裹,仅让灯管发出的 UV-A 辐射透过。此外,整个实验期间每 2 d 依次轮换各处理组在棚内的位置,保证各处理组所受光照、温度、湿度等因子基本一致。增强 UV-B 辐射处理从所有植株进入抽穗期开始,在处理开始后第 6、11、16、21 和 26 天 9:00 定时采样。其中,第 6—16 天谷子处于开花期,之后谷子进入灌浆期,在 26 d 时灌浆期基本结束。每次取样均从各处理组中随机选取一定数量植株,采集旗叶及其以下 2 片叶片进行生理指标测定,每次采样的每个处理组中各项指标测定均设 3 个重复,而每个重复测定 3 次取平均值作为该重复的测定值。

1.2 测定方法

1.2.1 光合色素的提取和含量测定

采用朱广廉等^[17]的方法对光合色素进行提取和含量测定。

1.2.2 类黄酮的提取和含量测定

采用 Stapleton 等^[18]的类黄酮提取方法,采用紫外测定法^[19]测定其含量。

1.2.3 苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性测定

PAL 活性测定采用欧阳光察^[20]的方法,以 OD290 值增加 0.01 为 1 个酶活单位 U,酶活性按样品鲜重进行计算。

1.2.4 测定仪器

上述指标均采用岛津 UV2550 型紫外-可见光分光光度计测定,所用石英比色皿光径为 1 cm。

1.3 数据处理

所有数据通过 Excel 2003 进行初步处理,其结果以“平均值±标准误”(Mean±S. E.)形式表示。运用 SPSS 14.0 对有关数据进行方差分析并进行多重比较(LSD 法),且就各指标之间关系进行了相关性分析(Pearson 法),显著性检验概率值为 0.05。

2 结果

2.1 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶光合色素的影响

2.1.1 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶叶绿素 a 含量的影响

从图 1 可知,在增强 UV-B 辐射处理期间,LA、LB 和 LC 组叶片叶绿素 a 含量均始终分别显著低于 HA、HB 和 HC 组($P < 0.05$)。图 1 还显示,LA、LB 和 LC 组叶片叶绿素 a 含量在整个增强 UV-B 辐射处理期间均未有显著差异($P > 0.05$);就高氮组而言,第 11 天时 HB 组叶片叶绿素 a 含量显著高于 HA 组($P < 0.05$);第 21 天时,HA 和 HB 组均都显著高于 HC 组($P < 0.05$)。结合方差分析结果(表 1)后可发现,氮供应条件在整个增强 UV-B 辐射处理期间对谷子叶中叶绿素 a 含量有显著影响;而此期间内低氮供应条件下生长的谷子叶中叶绿素 a 含量对增强 UV-B 辐射均不敏感,高氮供应条件下生长的谷子叶中叶绿素 a 的含量对增强 UV-B 辐射在开花期中段和灌浆期中段则较为敏感。

2.1.2 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶叶绿素 b 含量的影响

图 2 显示,除第 26 天时 LB 和 HB 组、LC 和 HC 组间谷子叶中叶绿素 b 含量差异不显著外($P > 0.05$),其余情况下 LA、LB 和 LC 组叶片叶绿素 b 含量均分别显著低于 HA、HB 和 HC 组($P < 0.05$)。同样,无论氮供应条件如何,增强 UV-B 辐射对谷子叶中叶绿素 b 含量影响仅在第 21 天时比较明显,如 LA 和 LC 组、HB 和 HC 组间均有显著差异($P < 0.05$)。这说明谷子叶中叶绿素 b 含量对增强 UV-B 辐射的敏感性仅在灌浆期中段有所表现。同样,结合表 1 不难看出,两种因子对谷子叶中叶绿素 b 含量的影响的与对叶绿素 a 含量影响较为相似。

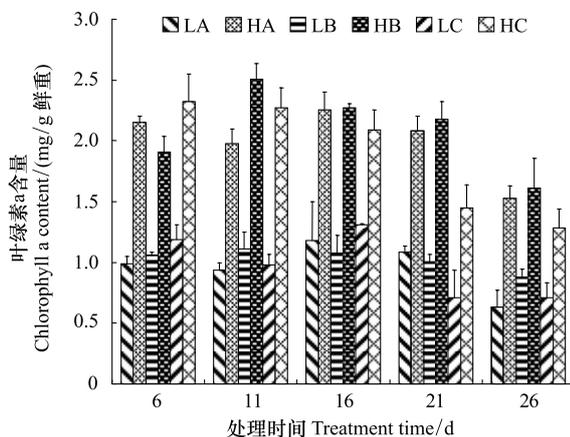


图 1 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶叶绿素 a 含量的影响

Fig. 1 Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on chlorophyll a content in *S. italica* leaves

L, H 分别为进行 1.875、15 mmol/L 氮素处理; A 为未进行增强 UV-B 辐射处理, B 和 C 分别为进行 4.29、7.12 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 的增强 UV-B 辐射处理

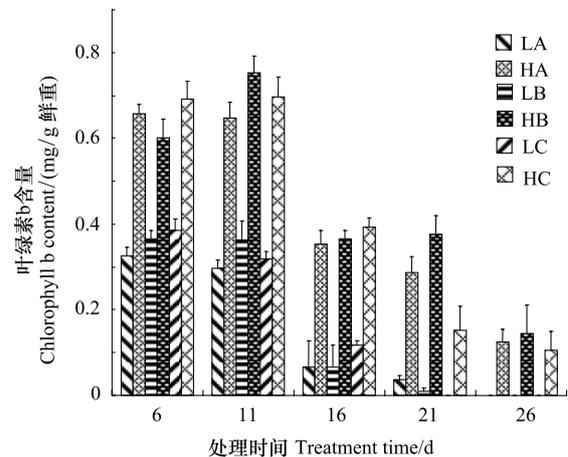


图 2 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶叶绿素 b 含量的影响

Fig. 2 Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on chlorophyll b content in *S. italica* leaves

2.1.3 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶类胡萝卜素含量的影响

从图 3 可见,LA、LB 和 LC 组谷子叶中类胡萝卜素含量在增强 UV-B 辐射处理期间均分别低于高氮供应条件下生长的 HA、HB 和 HC 组,大多数情况下达到显著性水平($P < 0.05$),仅 LC 与 HC 组在第 6、16、21 天时以及 LB 和 HB 组在第 21 天时的差异未达显著性水平($P > 0.05$)。图 3 还显示,3 组低氮组谷子中除在第 6 天时 LA 与 LC 组相比其叶中类胡萝卜素含量有显著升高外($P < 0.05$),其余时期均无显著差异($P > 0.05$),表现得对 UV-B 辐射不甚敏感。对于 3 组高氮组谷子而言,在第 11 天时,HA、HB 和 HC 组叶片类胡萝卜素含量任意两组进行比较均有显著差异($P < 0.05$);第 21 天时,HA 和 HC 组相比也存在显著差异($P < 0.05$)。综合上述结果以及方差分析结果(表 1)可知,两种因子对谷子叶中类胡萝卜素含量的影响与对叶绿素 a 含量的影响也基本一致。

2.1.4 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶类胡萝卜素/叶绿素含量比值的影响

图 4 显示,3 组低氮组谷子叶中类胡萝卜素/叶绿素含量比值在整个增强 UV-B 辐射处理期间均始终分别高于对应增强 UV-B 辐射强度的 3 组高氮组谷子,在多数情况下达到显著性水平($P < 0.05$),仅 LA 与 HA 组在第 16、26 天时,LB 与 HB 组在第 16 天时以及 LC 与 HC 组在第 21、26 天时此差异未达显著水平($P > 0.05$)。而在氮供应条件不同的不同强度的增强 UV-B 辐射处理组中仅在第 11 天时 HA 和 HB 组间以及第 21 天时 HB 和 HC 组间有显著差异($P < 0.05$)。由此可见,该比值变化受增强 UV-B 辐射影响不大而主要同氮供应条件有关。

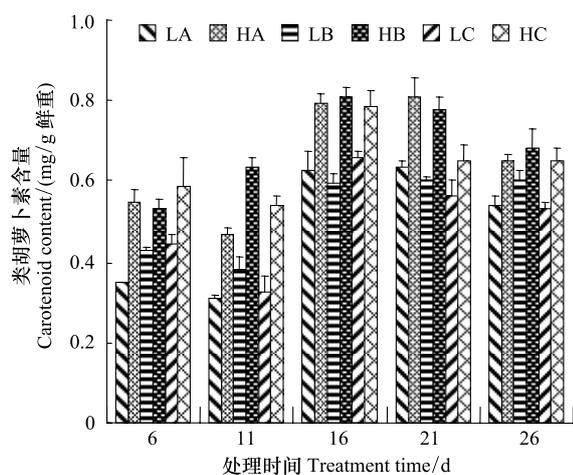


图 3 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶类胡萝卜素含量的影响

Fig. 3 Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on carotenoid content in *S. italica* leaves

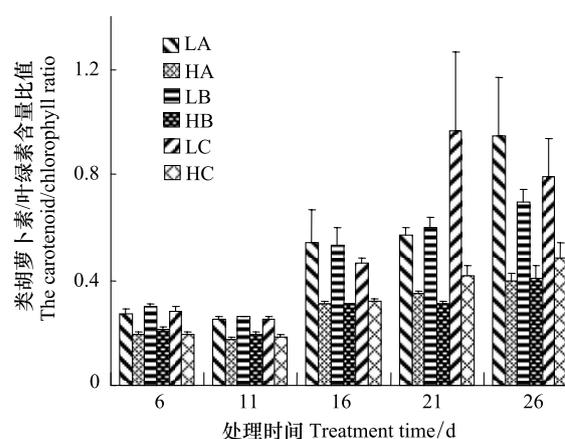


图 4 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶类胡萝卜素/叶绿素含量比值的影响

Fig. 4 Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on the carotenoid /chlorophyll ratio in *S. italica* leaves

2.2 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶类黄酮含量的影响

由图 5 可知,在第 6、11 天,各处理组谷子叶中类黄酮含量间无显著差异($P > 0.05$)。第 16 天后,无论是否进行增强 UV-B 辐射处理,低氮供应条件下的谷子叶片类黄酮含量均明显高于高氮供应条件下的谷子,其中 LB 与 HB 组、LC 与 HC 组间差异在第 16 天后均达到了显著水平($P < 0.05$),LA 与 HA 组间差异在第 26 天达到显著水平($P < 0.05$)。同时,LB、LC 组叶片类黄酮含量分别与 LA 组相比在第 16、21 天时表现为显著上升($P < 0.05$);而 HA、HB 与 HC 组间叶片类黄酮含量的差异任意两组比较也在第 26 天时达显著水平($P < 0.05$)。结合表 1 可知,两种因子对谷子叶中类黄酮含量的影响主要是在谷子进入灌浆期后(处理第 16 天后)比较明显。

2.3 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶 PAL 活性的影响

PAL 是类黄酮合成途径中的一个关键酶^[20]。图 6 显示,无论是否进行增强 UV-B 辐射处理,低氮供应条

条件下的谷子叶片 PAL 活性均明显高于高氮供应条件下的谷子,除 LB 与 HB 组在第 6、11 天这种差异不显著外($P>0.05$),其余情况下均达到显著水平($P<0.05$)。增强 UV-B 辐射效应则显得比较复杂,增强 UV-B 辐射对低氮组谷子叶中 PAL 活性在第 11、21 和 26 天有较明显的影响,多数情况下导致其显著升高($P<0.05$),如第 11、21 和 26 天时 LA 与 LB 组以及第 11、21 天时 LA 与 LC 组;而对高氮组谷子而言,其 PAL 活性因增强 UV-B 辐射在整个处理期间均有所升高,其中 HA 与 HB 组相比在第 6、11、16、21 和 26 天均有显著性差异($P<0.05$),HA 与 HC 组相比在第 16、21 和 26 天时有显著性差异($P<0.05$)。和类黄酮含量对两种因子的响应情况相比,谷子叶中 PAL 活性对两种因子的响应更为敏感(表 1)。

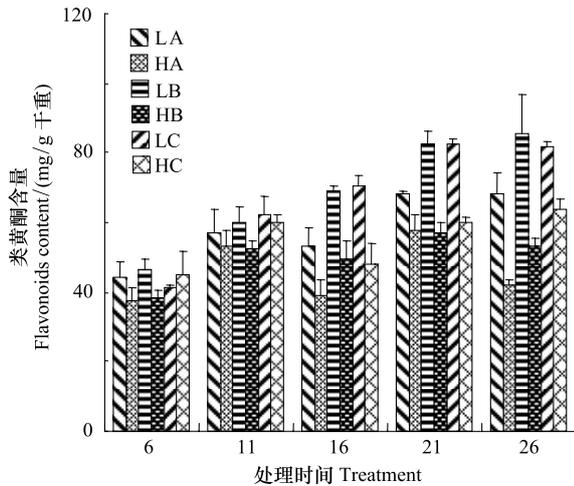


图 5 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶类黄酮含量的影响

Fig. 5 Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on flavonoids content in *S. italica* leaves

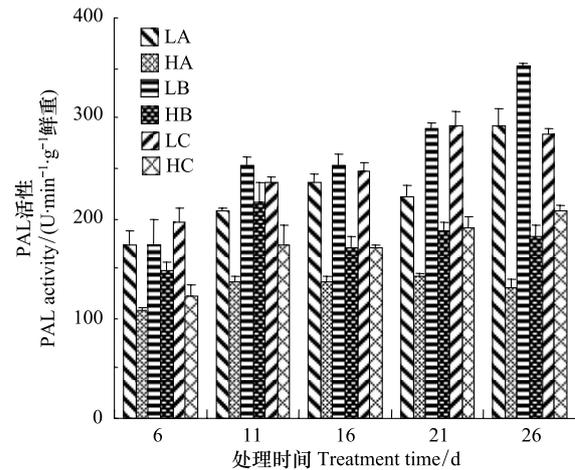


图 6 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶 PAL 活性的影响

Fig. 6 Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on PAL activity in *S. italica* leaves

表 1 增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶光合色素、类黄酮含量及 PAL 活性影响的方差分析

Table 1 The ANOVA of effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on photosynthetic pigments contents, flavonoids content and PAL activity in *S. italica* leaves

| 生理指标 Physiological parameters | 响因子 Influencing factors | 不同处理时间下的检验统计量 F Test statistic F in different treatment time | | | | |
|-----------------------------------|----------------------------|---|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | | 6d | 11d | 16d | 21d | 26d |
| 叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content | N | 115.844 *** | 156.312 *** | 60.373 *** | 56.221 *** | 37.731 *** |
| | UV-B | 2.771 | 4.083 * | 0.038 | 7.064 * | 1.467 |
| | N×UV-B | 1.029 | 1.127 | 0.879 | 0.909 | 0.619 |
| 叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content | N | 140.221 *** | 159.191 *** | 106.247 *** | 73.403 *** | 18.345 *** |
| | UV-B | 1.886 | 2.869 | 1.046 | 5.533 * | 0.166 |
| | N×UV-B | 1.392 | 0.165 | 0.069 | 4.203 * | 0.162 |
| 类胡萝卜素含量 Carotenoid content | N | 30.050 *** | 86.087 *** | 39.020 *** | 26.801 *** | 20.117 *** |
| | UV-B | 2.023 | 9.731 ** | 0.144 | 6.526 * | 1.735 |
| | N×UV-B | 0.945 | 1.690 | 0.952 | 1.206 | 0.320 |
| 类黄酮含量 Flavonoids content | N | 1.218 | 1.338 | 24.234 *** | 70.962 *** | 30.053 *** |
| | UV-B | 0.184 | 0.917 | 5.565 * | 5.054 * | 5.549 * |
| | N×UV-B | 1.324 | 0.222 | 0.369 | 4.332 * | 0.827 |
| PAL 活性 PAL activity | N | 21.747 *** | 34.452 *** | 144.808 *** | 124.452 *** | 278.313 *** |
| | UV-B | 1.122 | 14.463 *** | 5.517 * | 20.362 *** | 16.420 *** |
| | N×UV-B | 1.720 | 1.171 | 1.149 | 0.613 | 13.713 *** |

N 表示氮供应条件 ($df=1$), UV-B 表示增强 UV-B 辐射 ($df=2$), N×UV-B 表示两者间的交互作用 ($df=2$); * 表示显著性概率 $P<0.05$; ** 表示显著性概率 $P<0.01$; *** 表示显著性概率 $P<0.001$

3 讨论

叶绿体是植物光合作用的场所,其脂类片层结构上分布的叶绿素是光合作用所依赖的最重要的光合色素;叶绿素含量高低对植物光合能力有很大影响^[6]。早期的研究指出,叶绿素可被 UV-B 辐射直接光解,或者因 UV-B 导致植物细胞内产生活性氧,加速叶绿素的分解^[21];而且 UV-B 辐射可能诱导叶绿素的非酶化光加氧作用,使之以氧合形式积累^[1]。因此,UV-B 辐射可通过影响植物体内的叶绿素含量来干扰或抑制植物的光合作用进程。氮是叶绿素分子构成所必需元素之一,因而环境中的氮供应状况对植物体内叶绿素含量也有很大影响^[6]。与以往相关研究结果相似^[22-28],本研究中无论是否增强 UV-B 辐射处理,氮供应水平的差异明显影响了植物体内叶绿素含量。不过,在氮供应条件如何影响植物体内叶绿素含量对增强 UV-B 辐射的敏感性方面,已有研究的结果不尽一致:一些研究结果显示,氮缺乏和 UV-B 辐射增强均可导致植物体内叶绿素含量显著下降^[22];另一些研究则发现,所研究材料叶绿素含量对增强 UV-B 辐射不敏感,只和氮供应水平高低有关^[23-24];还有研究发现,无论是否增加额外氮供应,增强 UV-B 辐射均导致植物叶中总叶绿素含量明显下降^[25-28]。然而,上述这些研究大多未能就两种因子对植物叶绿素含量等指标的影响进行动态跟踪调查,其结果往往反映的是两种因子对植物叶绿素含量变化影响在一定时间内的总效应,从而难以用于探讨氮供应水平在植物不同生长时期对植物 UV-B 辐射敏感性影响的动态情况。而从最近的一些研究^[29]和本研究的结果中可以看到,增强 UV-B 辐射对不同氮供应条件下植物叶中叶绿素含量的影响因植物所处生长时期不同而有所差异。曾有研究指出,除了植物营养生长的高峰时期(如拔节期)外,生殖生长期(如孕穗-开花期和灌浆期)也是植物对 UV-B 辐射敏感性较高的时期,特别是生育中期的敏感性显著高于其他时期^[10];在本研究中,增强 UV-B 辐射处理对高氮供应条件下生长的谷子叶中叶绿素含量影响在开花期中段(第 11 天)和灌浆期中段(第 21 天)较其他时间段明显,与上述研究的观点较为一致。至于氮供应条件如何影响植物 UV-B 辐射敏感性,多数研究指出,一定程度的氮缺乏会导致植物对 UV-B 辐射敏感性下降^[15,30-31],显然本研究有关结果也与之基本一致。

然而,氮供应条件调控植物对 UV-B 辐射敏感性的具体机理机制仍是相关研究人员面临的一项重要课题^[7]。如仅从植物体内的保护机制上看,一些研究者认为植物体内一些非酶促保护物质可因紫外辐射诱导大量产生,并能强烈吸收紫外辐射,从而有效地抑制了对叶绿素的破坏作用^[1]。由此不难推知,叶绿素含量对 UV-B 辐射的敏感性应同保护物质含量的变化有紧密联系。类胡萝卜素不仅是收集和传递光能的重要光合色素,同时也是一类重要的非酶促保护物质。它可作为 UV-B 辐射“猝灭剂”,并具有在光氧化过程中有清除如单线态氧等活性氧自由基的作用,因而对光合功能的光保护具有非常重要的作用^[1,32]。在本研究中,谷子叶中类胡萝卜素含量变化与叶绿素含量变化情况接近一致,且两者变化有显著的正相关关系(表 2)。虽然包括本研究在内的许多研究结果都显示较高氮供应条件下植物类胡萝卜素含量增加^[23-28],而这似乎正好有利于减少光合作用过程中增强 UV-B 辐射对叶绿素的伤害;但是在类胡萝卜素/叶绿素含量比值变化方面,本研究与其中大部分研究结果不同。本研究中低氮组谷子叶中始终明显高于高氮组(图 4),且整个增强 UV-B 辐射处理期间氮供应条件对该值的影响达到显著性水平(表 1)。这实际上意味着在同等含量的叶绿素情况下,低氮供应条件下谷子叶中类胡萝卜素含量更高,更能有效地保护叶绿素不受 UV-B 辐射的伤害。因此还可以推测,该比值相对较高是导致低氮组谷子光合色素含量较高氮组对增强 UV-B 辐射更不敏感的一个潜在因素。

作为植物体内另一大类重要的非酶促保护物质,类黄酮化合物多积累在植物叶和茎等的表皮层,可直接吸收和阻挡 UV-B 辐射,且允许可见光通过,并不妨碍光合作用的正常运行;同时类黄酮分子中含有不饱和键,因此还可以清除 UV-B 辐射诱导形成的活性氧以减缓植物细胞受到的毒害^[6,8]。类黄酮合成受到关键酶 PAL 活性高低的影响,本研究也发现其含量变化与 PAL 活性变化之间存在显著的正相关关系(表 2)。和谷子叶中光合色素含量变化有所不同的是,PAL 活性不仅对氮供应条件非常敏感,而且对增强 UV-B 辐射也有很强的敏感性(图 6,表 1)。类黄酮代谢往往因氮供应的相对减少和 UV-B 辐射升高而加强,其有关生理化

机制已有研究进行过较深入的讨论分析^[8],故在此不再详述;同时,该研究在分析开花期谷子叶中 PAL 活性与类黄酮含量对氮供应以及 UV-B 辐射的响应差异后推测,PAL 活性变化与类黄酮含量变化之间可能存在时滞效应^[8]。就本研究而言,与 PAL 活性变化在整个处理过程中的相对灵敏相比,直到谷子从开花期转入灌浆期后,低氮组谷子叶中类黄酮含量才相对于高氮组有明显增高,且增强 UV-B 处理也在这一时期才明显导致谷子叶中类黄酮含量的升高(图 5),这一点从表 1 也可看到。因此,该结果可以被看做是对上述推测的进一步印证。另外,就叶绿素含量变化与类黄酮含量、PAL 活性变化之间的关系来看,前者与后两者分别为显著的负相关关系(表 2),考虑到叶绿素含量同氮供应条件密切相关,因而这也暗示了较低的氮供应条件在降低叶绿素含量的同时更有利于类黄酮的积累。由于类黄酮含量的增加对植物抵抗 UV-B 辐射的伤害有利^[33],故以此可说明本研究中较低氮供应条件下生长的谷子叶中叶绿素含量对增强 UV-B 辐射在整个处理期间为何相对不敏感。此外值得一提的是,近来有研究表明,较高氮供应条件也能促进某些植物的非酶促保护物质合成,从而比较低氮供应条件下的植物更有利于抵抗 UV-B 辐射^[34-35]。然而这些研究中的非酶促保护物质主要为含氮的生物碱(多存在于双子叶植物中)或一些因氮增加而合成加强的藻类特有的多酚类物质,因此得出相反的结论并不与本研究相矛盾。

表 2 增强 UV-B 辐射和不同氮条件下谷子叶光合色素、类黄酮含量和 PAL 活性变化的关系

Table 2 The relationship between photosynthetic pigments contents and flavonoids content and PAL activity in leaves of *S. italica* grown under different nitrogen conditions and enhanced UV-B radiation

| | 叶绿素含量 Total chlorophyll content | 类胡萝卜素含量 Carotenoid content | 类黄酮含量 Flavonoids content |
|----------------------------|------------------------------------|-------------------------------|-----------------------------|
| 类胡萝卜素含量 Carotenoid content | 0.410 ** | | |
| 类黄酮含量 Flavonoids content | -0.574 ** | 0.002 | |
| PAL 活性 PAL activity | -0.685 ** | -0.177 | 0.760 ** |

* * 表示相关性在 0.01 水平上显著(双尾)

总之,本研究显示,低氮供应条件加强了处于繁殖期主要阶段的谷子叶中类黄酮的积累,并使谷子叶中的类胡萝卜素/叶绿素含量比值明显提高,增强了谷子叶中光合色素含量在增强 UV-B 辐射条件下的相对稳定性,同时对植株抵抗 UV-B 辐射伤害更加有利。然而,本研究仍存在一些问题值得探讨。从研究方法上看,本研究并非完全意义上的野外或大田实验。在本研究中,为严格控制氮供应条件采用了无土栽培,而这与土壤栽培条件有较大不同;实验所用大棚虽然有助于克服实验期间一些恶劣天气对实验可能造成的不利影响,但同时也使得实验材料所受太阳紫外辐射剂量、棚内光照强度、温度等环境因子和大田及自然条件下相比仍有一定差距。而且,由于前期缺乏有关谷子营养生长期研究地背景太阳 UV-B 辐射资料,研究未能涵盖营养生长期。此外,研究所在地夏季出现的持续强烈高温高光照天气也可能对谷子的正常生长发育周期造成一定影响。因此,本研究的结论是否完全适用于谷子主产区的大田或自然条件还需进一步验证。其次,低氮供应水平虽然降低了谷子光合色素对增强 UV-B 辐射的敏感性,一定程度上有助于谷子抵抗 UV-B 辐射伤害,但由于该条件下谷子叶中光合色素含量较低,光合效率和光合产物的产量等也会受到不利影响,这对谷子的生物量、产量和品质影响较大。当然,这也不意味着氮供应条件提高会有利于植物生长并抵销 UV-B 辐射造成的不利影响。不少研究表明,超过一定程度的高氮供应条件下植物的产量或生物量在遭受增强 UV-B 辐射时会受到明显限制^[14,30]或者无明显有利影响^[25]。而且一些研究结果显示,植物在合成光合色素方面对氮的要求是有限的,单纯加强高氮供应条件并不一定导致其含量明显提高^[30,36]。这些研究都提示植物在繁殖期应存在一个合理范围的氮需求,使其生长发育不至于受到 UV-B 辐射和氮供应的联合限制。因此,在今后类似研究中更应加强对氮供应条件的设置,以便摸索出适合的氮供应条件,使之更有实践意义。另外,从本研究中可以看到,在一定光热条件下,谷子仍是一种对 UV-B 辐射敏感性相对不高,且对其具有一定抗性的 C₄ 农作物,因此其有关生理生化机制还有待广泛和深入地探索。

References:

- [1] Li Y, Yue M. Ultraviolet radiation ecology. Beijing: Chinese Environmental Science Press, 2000.
- [2] Albert K R, Rinnan R, Ro-Poulsen H, Mikkelsen T N, Hakansson K B, Arndal M F, Michelsen A. Solar ultraviolet-B radiation at Zackenberg: The impact on higher plants and soil microbial communities. *Advances in Ecological Research*, 2008, 40: 421-440.
- [3] Krizek D T, Chalker-Scott L. Ultraviolet radiation and terrestrial ecosystems. *Photochemistry and Photobiology*, 2005, 81(5): 1021-1025.
- [4] Li D J, Mo J M, Fang Y T, Peng S L, Gundersen P. Impact of nitrogen deposition on forest plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1891-1900.
- [5] Matson P A, Lohse K A, Hall S J. The globalization of nitrogen deposition; consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio*, 2002, 31: 113-119.
- [6] Pan R C. Plant physiology. 5th ed. Beijing: Higher Education Press, 2004.
- [7] Ji J, Zu Y Q, Li Y. Research progress of interaction effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on growth and metabolism of plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, 30(2): 0422-0428.
- [8] Fang X, Zhong Z C, Yan M, Song H X, Hu S J. Effects of enhanced UV-B radiation and different nitrogen conditions on protective matter and protective enzymes in millet (*Setaria italica* (L.) Beauv.) leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(1): 284-291.
- [9] Teramura A H, Sullivan J H, Lydon J. Effects of UV-B radiation on soybean yield and quality: a 6-year field study. *Physiologia Plantarum*, 1990, 80(1): 5-11.
- [10] Wang C H, Zheng Y F, Cheng M D, Min J Z. Differences in sensitivity to enhanced UV-B radiation of wheat at different growth stages. *Ecology and Environment*, 2004, 13(4): 483-486.
- [11] Zhu Q L, Yu G R, Cai F, Liu X A, Li Z Q, Su W, Hu L. Spatiolization research on ultraviolet radiation in China. *Resources Science*, 2005, 27(1): 108-113.
- [12] Hu C M, Chen D J, Liao J. Characteristics of ultraviolet radiation intensity in the main urban area of Chongqing, China. *Journal of Meteorology and Environment*, 2009, 25(2): 23-27.
- [13] Madronich S, Mckenzie R L, Björn L O, Caldwell M M. Changes in ultraviolet radiation reaching the earth's surface. *Ambio*, 1995, 24: 143-152.
- [14] Correia C M, Coutinho J F, Björn L O, Torres-Pereira J M G. Ultraviolet-B radiation and nitrogen effects on growth and yield of maize under Mediterranean field conditions. *European Journal of Agronomy*, 2000, 12(2): 117-125.
- [15] Björn L O. Effects of ozone depletion and increased UV-B on terrestrial ecosystems. *International Journal of Environmental Studies*, 1996, 51: 217-243.
- [16] Li M R. Catalogue of C4 Plants (continuation). *Plant Physiology Communications*, 1993, 29(3): 221-240.
- [17] Zhu G L, Zhong H W, Zhang A Q. Plant physiology experiments. Beijing: Peking University Press, 1990: 51-54.
- [18] Stapleton A E, Walbot V. Flavonoids can protect maize DNA from the induction of ultraviolet radiation damage. *Plant Physiology*, 1994, 105(3): 881-889.
- [19] Li J M, Chen Y H, Jin Z X, Zhong Z C. Extraction and analysis of flavonoids from *Sargentodoxa cuneata* // Zhong Z C. Theories and research methods on the behavioral ecology of climbing plants. Beijing: Science Press, 2005: 161-166.
- [20] Ou-Yang G C. Extraction, purification and determination of phenylalanine ammonia-lyase (PAL) // Tang Z C. Guide of modern plant physiological experiments. Beijing: Science Press, 1999: 318-324.
- [21] Yang Z M, Yan J Y, Zheng Y F, Zhang S Q, Chen S Q, Lu X F. Effects of ultraviolet radiation on the degradation of wheat leaf chlorophyll under different conditions. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1995, 15(4): 248-293.
- [22] Correia C M, Pereira J M M, Coutinho J F, Björn L O, Torres-Pereira J M G. Ultraviolet-B radiation and nitrogen affect the photosynthesis of maize: a Mediterranean field study. *European Journal of Agronomy*, 2005, 22(3): 337-347.
- [23] Pinto M E, Casati P, Hsu T P, Ku M S, Edwards G E. Effects of UV-B radiation on growth, photosynthesis, UV-B-absorbing compounds and NADP-malic enzyme in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under different nitrogen conditions. *Journal of Photochemistry and Photobiology B Biology*, 1999, 48(2/3): 200-209.
- [24] Riquelme A, Wellmann E, Pinto M. Effects of ultraviolet-B radiation on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants grown under nitrogen deficiency. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60(3): 360-367.
- [25] Yao X Q, Liu Q. The effects of enhanced ultraviolet-B and nitrogen supply on growth, photosynthesis and nutrient status of *Abies faxoniana* seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, 31(3): 523-529.
- [26] Yao X Q, Liu Q. Photosynthetic and physiological responses of *Swida hemsleyi* (C. K. Schneid. et Wangerin) Soják (Cornaceae) subjected to

- enhanced UV-B Radiation and to nitrogen supply. Polish Journal of Ecology, 2009, 57(3): 483-494.
- [27] Yao X Q, Liu Q, Han C. Growth and photosynthetic responses of *Picea asperata* seedlings to enhanced ultraviolet-B and to nitrogen supply. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2008, 20(1): 11-18.
- [28] Liu Q, Yao X Q, Zhao C Z, Cheng, X Y. Effects of enhanced UV-B radiation on growth and photosynthetic responses of four species of seedlings in subalpine forests of the eastern Tibet plateau. Environmental & Experimental Botany, 2011, 74: 151-156.
- [29] Guo W, Yin H, Mao X Y, Zhang T. Effect of enhancing UV-B radiation combined with nitrogen addition on the physiological response of rice. Hubei Agricultural Sciences, 2008, 47(5): 521-524.
- [30] Hunt J E, McNeil D L. Nitrogen status affects UV-B sensitivity of cucumber. Australian Journal of Plant Physiology, 1998, 25(1): 79-86.
- [31] Caldwell M M, Flint S D. Stratospheric ozone reduction, solar UV-B radiation and terrestrial ecosystems. Climate Change, 1994, 28(4): 375-394.
- [32] Middleton E M, Teramura A H. The role of flavonol glycosides and carotenoids in protecting soybean from ultraviolet-B damage. Plant Physiology, 1993, 103(3): 741-752.
- [33] Beggs C J, Andrea S J, Eckard W. Isoflavonoid formation as an indication of UV stress in bean (*Phaseolus vulgaris*) leaves. Plant Physiology, 1985, 79(3): 630-634.
- [34] Guo X R, Wang H L, Wang H N, Duan X H. The effects of supplementary UV-B radiation and nitrogen levels on the growth and physiological metabolism of *Catharanthus roseus*. Bulletin of Botanical Research, 2011, 31(5): 592-596.
- [35] Liu S X, Zou D H, Xu, J T. Response of the young sporophytes of *Hizikia fusiformis* to different N growth conditions and the solar radiation. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(20): 5562-5568.
- [36] Wang M J, Liu C S, Li Y, He Y M, Ji J. Effects of UV-B radiation and nitrogen interaction on physiological and growth indicators of *Erigeron breviscapu*. Journal of Yunnan Agricultural University, 2011, 26(3): 369-375.

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.
- [4] 李德军, 莫江明, 方运霆, 彭少麟, Gundersen P. 氮沉降对森林植物的影响. 生态学报, 2003, 23(9): 1891-1900.
- [6] 潘瑞炽. 植物生理学. 5 版. 北京: 高等教育出版社. 2004.
- [7] 姬静, 祖艳群, 李元. 增强 UV-B 辐射和氮素互作对植物生长代谢影响的研究进展. 西北植物学报, 2010, 30(2): 0422-0428.
- [8] 方兴, 钟章成, 闫明, 宋会兴, 胡世俊. 增强 UV-B 辐射与不同水平氮素对谷子 (*Setaria italica* (L.) Beauv.) 叶片保护物质及保护酶的影响. 生态学报, 2008, 28(1): 284-291.
- [10] 王传海, 郑有飞, 陈敏东, 闵锦忠. 小麦不同生育期对 UV-B 敏感差异性比较. 生态环境, 2004, 13(4): 483-486.
- [11] 祝青林, 于贵瑞, 蔡福, 刘新安, 李正泉, 苏文, 胡磊. 中国紫外辐射的空间分布特征. 资源科学, 2005, 27(1): 108-113.
- [12] 胡春梅, 陈道劲, 廖峻. 重庆主城区紫外线辐射强度变化特征分析. 气象与环境学报, 2009, 25(2): 23-27.
- [16] 李美荣. C4 光合作用植物名录(续). 植物生理学通讯, 1993, 29(3): 221-240.
- [17] 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. 植物生理学实验. 北京: 北京大学出版社, 1990: 51-54.
- [19] 李均敏, 陈永辉, 金则新, 钟章成. 大血藤黄酮类化合物的提取与分析//钟章成. 攀缘植物行为生态学的理论与研究方法. 北京: 科学出版社, 2005: 161-166.
- [20] 欧阳光察. 苯丙氨酸解氨酶(PAL)的提取、纯化及活性鉴定//汤章城. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1999: 318-324.
- [21] 杨志敏, 颜景义, 郑有飞, 张淑琴, 陈尚前, 陆许凤. 紫外光辐射对不同条件下小麦叶片叶绿素降解作用的研究. 西北植物学报, 1995, 15(4): 248-293.
- [29] 郭巍, 殷红, 毛晓艳, 张涛. 不同氮素水平下 UV-B 辐射增强对水稻生理作用的影响. 湖北农业科学, 2008, 47(5): 521-524.
- [34] 郭晓瑞, 汪红玲, 王化楠, 段喜华. 增强 UV-B 辐射及氮水平对长春花生长和生理代谢的影响. 植物研究, 2011, 31(5): 592-596.
- [35] 刘树霞, 邹定辉, 徐军田. 羊栖菜幼孢子体对不同 N 水平生长条件和阳光紫外辐射的响应. 生态学报, 2010, 30(20): 5562-5568.
- [36] 王美娟, 刘春帅, 李元, 何永美, 姬静. UV-B 辐射和氮素互作对灯盏花生生长和生理指标的影响. 云南农业大学学报, 2011, 26(3): 369-375.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32, No. 23 December, 2012 (Semimonthly)

CONTENTS

Maternal thermoregulation during gestation affects the phenotype of hatchling Chinese skinks (*Eumeces chinensis*): testing the maternal manipulation hypothesis LI Hong, ZHOU Zongshi, WU Yanqing, et al (7255)

Effects of conspecific and interspecific interference competitions on cache site selection of Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) SHEN Zhen, DONG Zhong, CAO Lingli, et al (7264)

Characterization of ammonia volatilization from polluted river under aeration conditions: a simulation study LIU Bo, WANG Wenlin, LING Fen, et al (7270)

Diurnal activity patterns and environmental factors on behaviors of Bar-headed Geese *Anser indicus* wintering at Caohai Lake of Guizhou, China YANG Yanfeng, ZHANG Guogang, LU Jun, et al (7280)

Impacts of snow cover change on soil water-heat processes of swamp and meadow in Permafrost Region, Qinghai-Tibetan Plateau CHANG Juan, WANG Gengxu, GAO Yongheng, et al (7289)

Spatial-temporal changes of urban patch wetlands in Changsha, China GONG Yingbi, JING Lei, PENG Lei, et al (7302)

Modeling of carbon and water fluxes of Qianyanzhou subtropical coniferous plantation using model-data fusion approach REN Xiaoli, HE Honglin, LIU Min, et al (7313)

Ecological compensation standard for controlling nitrogen non-point pollution from farmland: a case study of Yixing City in Jiang Su Province ZHANG Yin, ZHOU Yuchen, SUN Hua (7327)

Static toxicity evaluation of chemical wastewater by PFU microbial communities method LI Zhaoxia, ZHANG Yuguo, LIANG Huixing (7336)

Emergy evaluation of an agro-circulation system in Beijing suburb: take Jianyan village as a case study ZHOU Liandi, HU Yanxia, WANG Yazhi, et al (7346)

Research on the cooling effect of Xi'an parks in summer based on remote sensing FENG Xiaogang, SHI Hui (7355)

The dynamics of spatial and temporal changes to forested land and key factors driving change on Hainan Island WANG Shudong, OUYANG Zhiyun, ZHANG Cuiping, et al (7364)

Impact of different sowing dates on green water footprint of maize in western Jilin Province QIN Lijie, JIN Yinghua, DUAN Peili (7375)

The dynamic variation of maize (*Setaria mays* L.) population growth characteristics under cultivars-intercropped on the Loess Plateau WANG Xiaolin, ZHANG Suiqi, WANG Shuqing, et al (7383)

Effect of different planting methods on root-shoot characteristics and grain yield of summer maize under high densities LI Zongxin, CHEN Yuanquan, WANG Qingcheng, et al (7391)

Heavy metal contaminant in development process of artificial biological Soil Crusts in sand-land XU Jie, AO Yanqing, ZHANG Jingxia, et al (7402)

Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on photosynthetic pigments and non-enzymatic protection system in leaves of foxtail millet (*Setaria italica* (L.) Beauv.) FANG Xing, ZHONG Zhangcheng (7411)

Photosynthetic response of different ecotype of *Illicium lanceolatum* seedlings to drought stress and rewatering CAO Yonghui, ZHOU Benzhi, CHEN Shuanglin, et al (7421)

Seasonal variations in the stems of *Larix principis-rupprechtii* at the treeline of the Luya Mountains DONG Manyu, JIANG Yuan, WANG Mingchang, et al (7430)

Influence of terrain on plant biomass estimates by remote sensing: a case study of Guangzhou City, China SONG Weiwei, GUAN Dongsheng, WANG Gang (7440)

Effects of exponential fertilization on biomass allocation and root morphology of *Catalpa bungei* clones WANG Lipeng, YAN Ziyi, LI Jiyue, et al (7452)

Effects of fire damages on *Larix gmelinii* radial growth at Tahe in Daxing'an Mountains, China WANG Xiaochun, LU Yongxian (7463)

A model for water consumption by mountain jujube pear-like XIN Xiaogui, WU Pute, WANG Youke, et al (7473)

Specificity of photosystems function change of two kinds of overwintering broadleaf evergreen plants ZHONG Chuanfei, ZHANG Yuntao, WU Xiaoying, et al (7483)

- Effects of drought on fluorescence characteristics of photosystem II in leaves of *Ginkgo biloba* WEI Xiaodong, CHEN Guoxiang, SHI Dawei, et al (7492)
- Numerical classification and ordination of forest communities in habitat of Sichuan Snub-nosed Monkey in Hubei Shennongjia National Nature Reserve LI Guangliang, CONG Jing, LU Hui, et al (7501)
- Impact of inorganic anions on the cadmium effective fraction in soil and its phytoavailability during salinization in alkaline soils WANG Zuwei, YI Liangpeng, GAO Wenyan, et al (7512)
- Photosynthetic adaptability of the resistance ability to weak light of 2 species *Spiraea* L. LIU Huimin, MA Yanli, WANG Baichen, et al (7519)
- Fine root longevity and controlling factors in a *Phoebe Bournei* plantation ZHENG Jinxing, HUANG Jinxue, WANG Zhenzhen, et al (7532)
- Analysis on spatial structure and scenarios of carbon dioxide emissions from tourism transportation XIAO Xiao, ZHANG Jie, LU Junyu, et al (7540)
- The hydrological response to human activities in Guishui River Basin, Beijing LIU Yuming, ZHANG Jing, WU Pengfei, et al (7549)
- Socio-economic impacts of under-film drip irrigation technology and sustainable assessment: a case in the Manas River Basin, Xinjiang, China FAN Wenbo, WU Pute, MA Fengmei (7559)
- Effects of pattern and timing of high temperature exposure on the mortality and fecundity of *Aphis gossypii* Glover on cotton GAO Guizhen, LÜ Zhaozhi, XIA Deping, et al (7568)
- Physiological responses of *Eucalyptus* trees to infestation of *Leptocybe invasa* Fisher & La Salle WU Yaojun, CHANG Mingshan, SHENG Shuang, et al (7576)
- Carbon storage capacity of a *Betula alnoides* stand and a mixed *Betula alnoides* × *Castanopsis hystrix* stand in Southern Subtropical China: a comparison study HE Youjun, QIN Lin, LI Zhiyong, et al (7586)
- Distribution and ecological risk assessment of 7 heavy metals in urban forest soils in Changsha City FANG Xi, TANG Zhijuan, TIAN Dalun, et al (7595)
- Review and Monograph**
- The relationship between humans and the environment at the urban-rural interface: research progress and prospects HUANG Baorong, ZHANG Huizhi (7607)
- Flux footprint of carbon dioxide and vapor exchange over the terrestrial ecosystem: a review ZHANG Hui, SHEN Shuanghe, WEN Xuefa, et al (7622)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 23 期 (2012 年 12 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 23 (December, 2012)

| | | | |
|---------------|--|-----------------|---|
| 编 辑 | 《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn | Edited by | Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn |
| 主 编 | 冯宗炜 | Editor-in-chief | FENG Zong-Wei |
| 主 管 | 中国科学技术协会 | Supervised by | China Association for Science and Technology |
| 主 办 | 中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 | Sponsored by | Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China |
| 出 版 | 科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071 | Published by | Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China |
| 印 刷 | 北京北林印刷厂 | Printed by | Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China |
| 发 行 | 科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071 电话:(010)64034563 E-mail: journal@espg.net | Distributed by | Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@espg.net |
| 订 购 | 全国各地邮局 | Domestic | All Local Post Offices in China |
| 国外发行 | 中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044 | Foreign | China International Book Trading Corporation Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China |
| 广告经营 许 可 证 | 京海工商广字第 8013 号 | | |



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元