

UV-B 辐射增强和模拟酸雨对 C₄ 植物玉米和苋菜生长的影响^①

龙 云, 刘锦春, 钟章成

三峡库区生态环境教育部重点实验室/重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室/
西南大学 生命科学学院, 重庆 400715

摘要: UV-B 辐射增强和酸雨胁迫同时发生并对植物及生态系统产生复合影响. 为了探讨全球气候变化背景下 UV-B 辐射增强和酸雨加剧对 C₄ 植物的交互影响, 单子叶 C₄ 植物和双子叶 C₄ 植物对两者交互作用响应是否存在差异及其可能原因, 该研究选择单子叶 C₄ 植物玉米[糯玉米(Waxy corn) *Zea mays* L. certain Kulesh, 品种“渝糯 7 号”]和双子叶 C₄ 植物苋菜[(Edible amaranth) *Amaranthus mangostanus* L., 品种“红圆叶苋菜”]为实验对象, 采用自控设施模拟酸雨处理(pH 值为 6.5、4.5 和 3.5)和增强 UV-B 辐射[0, 2.88 和 5.76(玉米)或 4.32(苋菜) kJ/m²·d]处理, 研究增强 UV-B 辐射和模拟酸雨及复合作用对两种 C₄ 植物生长和生物量分配的影响. 增强 UV-B 辐射降低了玉米和苋菜的株高、叶面积等生长指标, 并减少了生物量的积累. 在无酸雨或者轻度酸雨下, 增强 UV-B 辐射并不改变玉米生物量的分配, 仅在重度酸雨下降低其根冠比. 轻度酸雨下苋菜的根冠比随着 UV-B 辐射增强下降, 在重度酸雨下随着 UV-B 辐射增强而增加. 轻度酸雨刺激了两种 C₄ 植物的株高生长和叶面积增大, 并促进了生物量的积累, 但重度酸雨表现为明显的负面效应. 对于玉米, 在任何浓度的 UV-B 下, 酸雨均降低其根冠比. 但对于苋菜, 在无 UV-B 辐射时, 轻度酸雨增加其根冠比, 但重度酸雨降低其根冠比, 而在有 UV-B 辐射时, 轻度酸雨降低其根冠比, 而重度酸雨增加其根冠比. UV-B 辐射和酸雨复合处理对玉米的生长表现为拮抗作用, 即酸雨减缓了 UV-B 辐射增强对玉米生长的负面影响; 但对苋菜而言, 轻度酸雨对 UV-B 辐射增强有减缓作用, 但重度酸雨与 UV-B 产生了协同作用. 玉米和苋菜对 UV-B 辐射和酸雨增强的复合作用响应存在显著的种间差异, 玉米所受到的影响低于苋菜, 说明玉米对 UV-B 辐射和酸雨胁迫复合作用的抗性或者耐受性大于苋菜.

关 键 词: 紫外辐射; 酸雨; C₄ 光合途径; 单子叶和双子叶植物; 拮抗作用

中图分类号: Q945

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2016)09-0079-09

社会发展和人类活动造成大气层臭氧大量衰减^[1-2], 导致到达地表的紫外辐射显著增加^[3]. 关于紫外辐射增加, 尤其是 UV-B 辐射的增加对植物及生态系统的负面影响受到广泛关注. 其危害主要体现在延缓植物生长、降低光合作用和破坏氧化系统等方面^[4-7]. 然而, 近些年, 研究发现, 植物能够通过改变转录模式来主动探知和响应 UV-B 辐射, 对 UV-B 辐射具有有效的防御和修复能力, 主要表现在形态结构的改变、次生代谢关键酶的积累及植物内部生理生化系统的修复作用^[8-9]. 同时, 植物也有可能利用 UV-B 辐射作为其他环境因子, 如干旱或者热害的指示器^[10]. 因此, 目前的研究从关注 UV-B 增加的负面影响逐渐转向关注 UV-B 辐射的调节作用, 并强调 UV-B 辐射的生态作用应该重新评估^[10].

在自然条件下, 各种环境因子相互作用, 共同影响植物及生态系统. 在我国西南地区, 酸雨与 UV-B 辐射增强往往同时发生. 一方面, 我国西南地区经济快速发展, 导致了酸雨呈蔓延趋势^[11]; 另一方面, UV-B

① 收稿日期: 2015-05-15

基金项目: 国家自然科学基金(30370279); 西南大学中央高校基础业务费(XDJK2012C086, XDJK2014C158).

作者简介: 龙 云(1973-), 男, 重庆人, 博士, 副教授, 主要从事植物生理生态学和植被恢复研究.

辐射增加有助于细粒子的形成和转化,导致大气酸性增强,加剧了酸雨污染问题.因此,目前国内外研究热点也从单一 UV-B 辐射或酸雨转向两种复合因子的影响研究.梁婵娟等^[12]和胡正华等^[13-14]的研究认为两种因子协同抑制植物的生长,降低生物量和光合速率,遵循一般的“剂量效应”关系.何俊星等^[15]发现,金荞麦和荞麦都具有一定的抗 UV-B 辐射和抗轻度酸雨的能力,只有重度酸雨和重度 UV-B 辐射才具有协同作用.然而,赵晓莉等^[16]的研究表明 UV-B 辐射和酸雨在小白菜 *Brassica chinensis* L. 和生菜 *Lactuca sativa* L. 上并没有存在明显的协同作用.可见,UV-B 辐射和酸雨复合作用十分复杂.

C₄ 植物,被认为是 C₃ 植物为了适应高温干旱环境而进化的一种高光效种类.与 C₃ 植物相比,它们具有在高光强、高温及低 CO₂ 浓度下保持高光效的能力^[17-18].尽管 C₄ 植物只是世界植物种类的极少部分,只占维管植物的 3%,但是却占了全球原初生产力的 25%~30%^[19].目前对 C₄ 植物的研究,尤其是 UV-B 辐射和酸雨双因子复合作用对 C₄ 植物生长的影响研究极少.本实验以我国西南地区的主要农作物单子叶 C₄ 植物玉米和南方地区广泛种植的双子叶 C₄ 植物苋菜为实验材料,模拟重庆 UV-B 辐射增强和酸雨胁迫,研究两者复合作用对两种作物生长和生物量分配的影响,探讨:① UV-B 辐射和酸雨对 C₄ 植物具有什么样的复合作用,是协同还是拮抗?② 单子叶 C₄ 植物和双子叶 C₄ 植物对 UV-B 辐射和酸雨的复合作用响应是否存在差异及可能原因.

1 材料与方法

用玉米(maize)中的糯玉米(Waxy corn) *Zea mays* L. certain Kulesh 品种“渝糯 7 号”和苋菜(Edible amaranth) *Amaranthus mangostanus* L. 品种红圆叶苋菜的种子以 5%次氯酸钠消毒 30 min,用去离子水冲洗,30℃温水中浸泡 24 h 后选取颗粒大小一致的种子播种于珍珠岩中,温室培养.珍珠岩使用前用 0.1 mol/L HCl 浸洗 3 次并用去离子水冲洗至中性.每天补充水分,每 2 d 补充 1 次稀释 2 倍的 Hoagland 营养液,每 6 d 以去离子水冲洗培养盘避免盐分积累.出苗后选留整齐的壮苗移栽于内盛紫色土的花盆,紫色土壤的基本理化性状为 pH=7.53,有机质为 20.13 g/kg,全氮为 1.46 g/kg,全磷为 1.11 g/kg,全钾为 16.73 g/kg,碱解氮为 60.76 mg/kg,速效磷为 16.19 mg/kg,速效钾为 230.98 mg/kg.适应生长 1 周后转移至西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室实验基地大棚.该棚顶对太阳可见光波段辐射透过率在 85%以上,对太阳紫外辐射基本无影响.大棚四面除自然降雨时外,均未有遮挡以便空气流通,棚内外温差在 1~2℃之间,近似于大田条件.栽培玉米的花盆直径为 30 cm,高 40 cm;栽培苋菜的花盆直径为 25 cm,高 20 cm.待幼苗长至三叶期开始进行模拟酸雨和增强 UV-B 处理,每处理 12 盆,处理期间常规水肥管理,并不断交换花盆位置.

实验包含作物种类(A:玉米、苋菜)、UV-B 辐射(B:UV-B₀、UV-B₁、UV-B₂)和酸雨(C:pH=6.5, pH=4.5, pH=3.5)3 个因素,共 18 个处理组合,重复 6 次,采用完全随机区组设计.

UV-B 辐射由紫外荧光灯提供(275~380 nm,峰值 308 nm,北京电光源研究所,北京),平行悬挂于植株上方,调节植株顶端距灯管的高度设定出不同的 UV-B 强度^[20].对玉米,其强度模拟重庆市北碚区 2005 年夏季晴日平均臭氧层衰减 10%和 20%,即相当于平均太阳 UV-B 辐射增强 20%和 40%,剂量为 2.88 (UV-B₁,低强度)和 5.76 kJ/m²·d (UV-B₂,高强度);对苋菜,其强度模拟重庆市北碚区 2005 年夏季晴日平均臭氧层衰减 10%和 15%,即相当于平均太阳 UV-B 辐射增强 20%和 30%,剂量为 2.88 kJ/m²·d (UV-B₁,低强度)和 4.32 kJ/m²·d (UV-B₂,高强度).紫外辐射强度用 UV-B 辐射测定仪(北京师范大学生产)测量.每天照射 8 h(9:00—17:00),以不增加 UV-B 辐射为对照(UV-B₀,0 kJ/m²·d),同样悬挂紫外荧光灯,灯管包裹 Mylar 膜(厚度 125 μm,美国杜邦公司)用来去除 320 nm 以下波段的辐射,保证 UV-B₁、UV-B₂ 处理组与 UV-B₀ 相比仅仅是 UV-B 增强,而其他环境条件(UV-A 和 PAR)相同;并且每天调换同一处理组中植株的位置,以保证同一组内植株接受较均匀的 UV-B 辐射,从而降低实验系统误差^[21].

酸雨(Acid Rain)处理设置对照(pH=6.5),参照文献[22-23]确定模拟重庆酸雨 pH 值为 4.5 (低强度)和 3.5 (高强度),酸液的化学组分为 38.19 mg/L SO₄²⁻, 4.55 mg/L NO₃⁻, 3.53 mg/L NH₄⁺, 21.10 mg/L Ca²⁺,用稀 H₂SO₄ 调节 pH 值.酸雨的喷洒与 UV-B 同一天(6 月 18 日)开始处理,在傍晚用喷雾器将酸雨(含 0.001%吐温-80)均匀喷于玉米和苋菜幼苗全株,并使其充分润湿至

全株叶片滴液, 每 3 d 喷洒 1 次。

实验处理为整个生育期. 在收获期(玉米, 9 月 10 日; 莧菜, 8 月 15 日)按常规方法测定株高、叶面积和生物量. 叶面积的测定采用 Multi-functional Plant Analyser 便携式叶面积仪进行测定. 生物量测定时, 小心将植株从培养盆中取出, 将根部浸没于自来水中待土壤松散后用自来水冲净全株, 并收集断根, 吸干表面水分, 分别将根、茎、叶和果(花)序装入牛皮纸袋, 置入烘箱中 105 ℃ 杀青 15 min, 然后在 80 ℃ 下烘干至恒定质量, 称量各部分干质量, 进一步计算各部分生物量积累及叶片性状, 其中叶质量分数(Leaf mass fraction), $LMF = \text{叶生物量} / \text{总生物量}$; 叶面积比(leaf area ratio), $LAR = \text{叶面积} / \text{总生物量}$; 比叶面积(specific leaf area), $SLA = \text{叶面积} / \text{叶生物量}$.

实验数据用 SPSS20.0 进行统计, 采用三因素方差分析法(ANOVA)分析 UV-B 辐射和酸雨及交互作用对两种 C₄ 植物的影响和种间差异($p < 0.05$ 为差异具有统计学意义)。

2 结 果

2.1 植株高度

在给定的任何酸雨浓度下, UV-B 增加都显著降低了玉米和莧菜两者的植株高度. 在无 UV-B 辐射时, 两者的植株高度都随酸雨强度的增加而降低. 在有 UV-B 处理时, 轻度酸雨胁迫(pH=4.5)刺激了植株的伸长生长, 这种刺激作用在莧菜中更加显著, 但重度酸雨(pH=3.5)却抑制了植株的伸长生长(图 1a、图 1b). UV-B 辐射和酸雨对植株高度具有显著的交互作用, 且物种间差异具有统计学意义(表 1)。

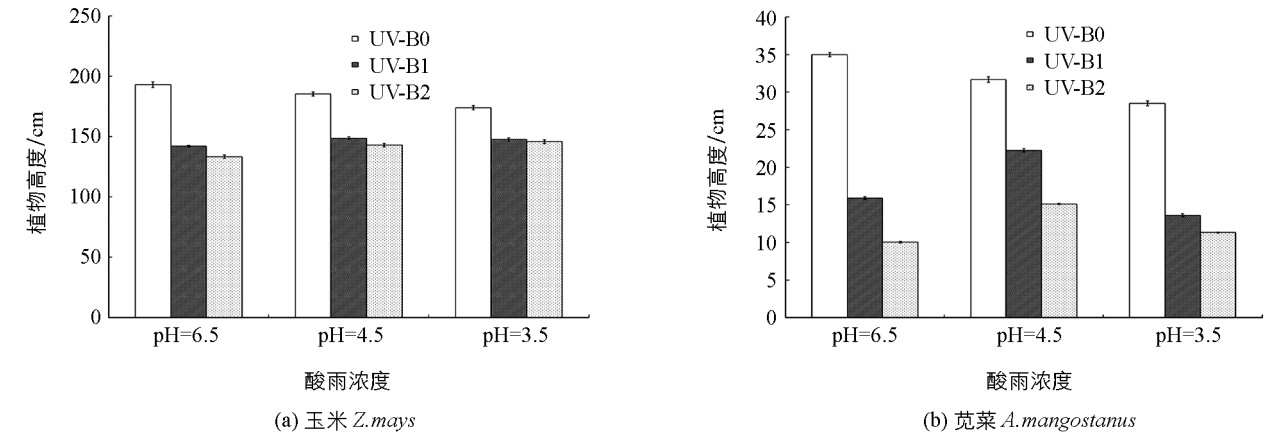


图 1 UV-B 辐射增强和模拟酸雨对玉米和莧菜植株高度的影响(平均值±标准误)

表 1 玉米和莧菜的生长、生物量及叶片性状指标在 UV-B 辐射、酸雨和物种间的三因素方差分析

方差分析变量源	高度/ cm	叶面积/ cm ²	比叶面积/ (cm ² · g) ⁻¹	叶面积比/ (cm ² · g) ⁻¹	总生物量/ g	根冠比/ (R · S ⁻¹)	叶质量分数/ %
物种	***	***	***	***	***	***	***
UV-B	***	***	***	***	***	***	***
酸雨	***	***	***	***	***	***	***
物种 * UV-B	***	***	***	***	***	ns	***
物种 * 酸雨	ns	***	***	***	***	***	***
UV-B * 酸雨	***	***	***	***	***	***	***
物种 * UV-B * 酸雨	***	***	***	***	***	***	***

注: ns, 表示差异不具有统计学意义, ($p > 0.05$); *, **, *** 分别表示 $p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$ 水平差异具有统计学意义。

2.2 叶片性状特征

在任何酸雨浓度下, UV-B 增强均降低了植株的叶面积, 但在重度酸雨下 UV-B1 和 UV-B2 降低幅度差异不具有统计学意义. 在无 UV-B 辐射胁迫下, 酸雨胁迫显著降低了两者的叶面积, 但有 UV-B 处理时, 轻度酸雨胁迫(pH=4.5)增加了植株的叶面积, 而重度酸雨(pH=3.5)却降低了植株的叶面积, 且莧菜的这种效应大于玉米(图 2a、图 2b)。

在不同酸雨处理下, 不同的 UV-B 辐射强度对比叶面积的影响并不一致. 对玉米而言, 在无酸雨胁迫

下, UV-B 辐射降低了比叶面积, 且 UV-B1 的降低幅度大于 UV-B2; 随着酸雨强度增加, UV-B 辐射增加了比叶面积. 对苋菜而言, 在任何酸雨浓度下, 均表现为 UV-B1 刺激了比叶面积, 而 UV-B2 抑制了比叶面积. 在无 UV-B 辐射胁迫下, 玉米的比叶面积随酸雨强度增强而显著降低, 但苋菜的比叶面积没有显著变化. 在有 UV-B 处理时, 玉米的比叶面积总体上随着酸雨增强而增加, 但苋菜的比叶面积却先增加再降低(图 2c、图 2d). 方差分析表明, 物种、UV-B 辐射和酸雨三者间具有显著的交互作用(表 1).

在无酸雨胁迫下, UV-B 辐射降低了玉米的叶面积比, 在轻度酸雨胁迫下, UV-B 辐射却增加了玉米的叶面积比, 在重度酸雨下, 三者并没呈现出差异. 在任何 UV-B 辐射处理下, 酸雨强度增加均提高了玉米的叶面积比. 对于苋菜, 在无酸雨和轻度酸雨下, UV-B 辐射先增加, 再降低其叶面积比, 在重度酸雨下, UV-B 降低了叶面积比. 在无 UV-B 辐射时, 叶面积比随着酸雨胁迫加剧有增加的趋势, 在有 UV-B 处理条件下, 叶面积比随着酸雨胁迫的加剧先增加, 后降低(图 2e、图 2f).

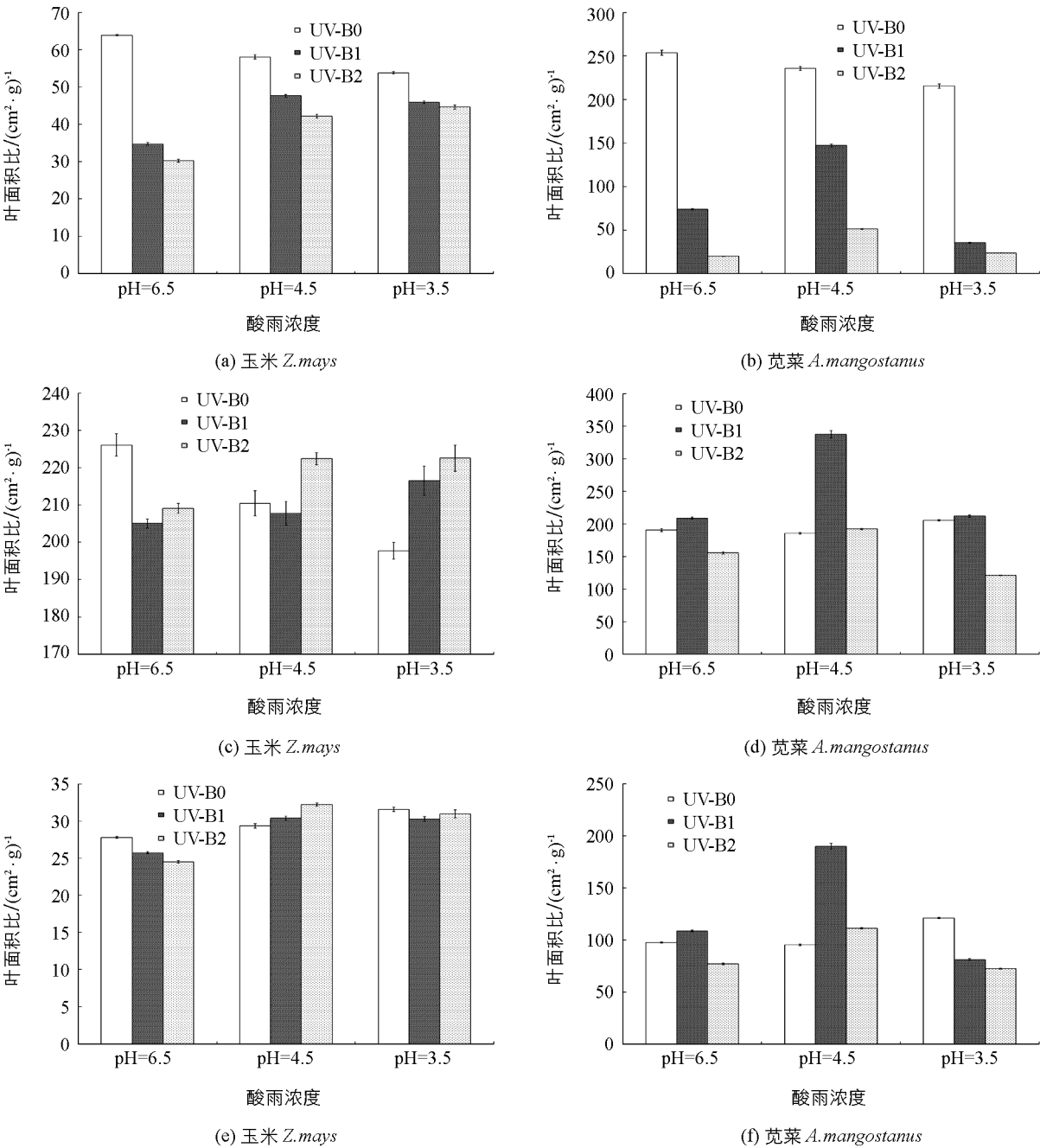


图 2 UV-B 辐射增强和模拟酸雨对玉米和苋菜叶片形状特征的影响(平均值±标准误)

2.3 生物量累积和生物量分配

在给定的任何酸雨浓度下,UV-B 增加都显著降低了玉米和苋菜两者的生物量. 在无 UV-B 辐射时,两者的生物量都随酸雨强度的增加而降低. 两物种的生物量累积在有 UV-B 处理时对酸雨胁迫的响应并不一致. 玉米的生物量在 UV-B1 和 UV-B2 条件下均随着酸雨强度的增加而增加;苋菜在 UV-B1 条件下,生物量随酸雨强度先增加后降低,而在 UV-B2 条件下,先降低再增加. 在无 UV-B 辐射下,玉米和苋菜的生物量均随着酸雨强度的增加而降低,但有 UV-B 辐射处理时,玉米的生物量随着 UV-B 辐射增强有增加的趋势,苋菜除了在轻度酸雨下 UV-B2 降低了其生物量外,其余处理也均有升高的趋势(图 3a、图 3b). 物种、UV-B 辐射和酸雨两两间及三者间差异均具有统计学意义(表 1).

在无酸雨胁迫或对玉米而言的轻度酸雨胁迫下,UV-B 增加并不改变两种植物的根冠比. 在重度酸雨下,仅 UV-B2 降低了玉米的根冠比. 在苋菜中,轻度酸雨下 UV-B1 和 UV-B2 均降低了其根冠比,且降低幅度基本一致,但在重度酸雨下,UV-B1 和 UV-B2 均增加了其根冠比,UV-B1 增加幅度大于 UV-B2. 在任何 UV-B 辐射强度下,酸雨均降低了玉米的根冠比. 在无 UV-B 辐射处理下,酸雨先增加,后降低苋菜的根冠比,在有 UV-B 辐射时,酸雨却先降低,后增加苋菜的根冠比(图 3c、图 3d).

在无酸雨胁迫下,UV-B 辐射增强有降低玉米和苋菜叶质量分数的趋势,而在轻度酸雨下,有增加趋势. 在重度酸雨下,UV-B 辐射增强降低玉米的叶质量分数,但先降低,再升高苋菜的叶质量分数. 在无 UV-B 辐射下,玉米的叶质量分数随着酸雨强度的增加而升高,在有 UV-B 辐射时,均随着酸雨强度的增加先升高再降低. 对苋菜而言,叶质量分数除了在 UV-B1 辐射和重度酸雨交互下降低外,其余情况下均随着酸雨强度增加呈现出升高趋势.(图 3e、图 3f). UV-B 辐射和酸雨对生物量积累和分配具有显著的交互作用,且物种间差异具有统计学意义(表 1).

3 讨 论

UV-B 辐射降低了玉米和苋菜两种 C₄ 植物的株高且种间差异具有统计学意义. 研究表明绝大多数受试植物主要通过节间缩短而不是节数减少表现出植株矮化;禾谷类作物因植物高度与叶鞘和叶片长短有关,矮化亦可由叶片和叶鞘变短所致. 这被认为是植物体对紫外辐射一种正常的光形态学保护反应,并非 UV-B 辐射通过代谢上的限制或破坏顶端分生组织而实现其在形态学上的作用^[24-25]. 轻度酸雨刺激了两种植物的径向生长,但重度酸雨却抑制了其生长,这与刘芸等^[20]的研究结果一致,说明轻度酸雨中 K⁺,Ca²⁺和 NO₃⁻ 等对植物的肥效作用大于 H⁺,SO₄²⁻ 和 SO₃²⁻ 等对植物的毒害作用. 玉米和苋菜的伸长生长对 UV-B 辐射和酸雨复合作用的响应趋势基本一致,在玉米中,酸雨和 UV-B 辐射的各种复合处理均表现出两因子间的拮抗作用;而在苋菜中,重度酸雨和轻度 UV-B 处理表现为协同作用,其余各复合处理两因子间均表现为拮抗作用. 但双子叶植物苋菜明显比单子叶植物玉米在伸长生长上对两者的复合作用敏感.

前期研究表明,UV-B 辐射通常引起叶面积降低,但产生叶面积降低的原因不同. Hectors 等^[26]认为 UV-B 引起拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 叶面积降低并非细胞数目的降低,仅仅是细胞大小的改变,这也引起了在叶片发育过程中叶长和叶宽比例的降低. Wargent 等^[27]发现高剂量 UV-B 辐射处理拟南芥 *A. thaliana*,其细胞分化显著降低,这也可以从野生型植物具有 UV RESISTANCE LOCUS8(UVR8)基因得到证明. 但是, Wargent 等^[28]同时发现,莴笋叶面积的降低是与细胞壁过氧化物酶活性增加有关. 在我们的研究中,单独的 UV-B 辐射处理也降低了两种作物的叶面积,但同时比叶面积和叶面积比均下降,表明玉米和苋菜均能通过叶片增厚、减少受光面积而降低有害的 UV-B 辐射进入叶片组织,损伤有机体^[29],但产生这种降低的具体原因究竟与细胞数目降低还是细胞大小改变有关,有待进一步研究. 然而,当有酸雨胁迫时,UV-B 辐射增强尽管仍然导致玉米的叶面积减少,但比叶面积、叶面积比和叶质量分数均有增加的趋势,并在重度 UV-B 辐射下改变了生物量的分配比例,投资更多的生物量于地上部分,说明酸雨减

缓解了 UV-B 辐射增强对玉米生长的负面影响, 两者表现为拮抗作用, 玉米通过提高地上部分生物量的投入保证了自身的光合受光面积, 从而保证了较高的生物量. 但对苋菜而言, 轻度酸雨对 UV-B 辐射增强有减缓作用, 但重度酸雨与 UV-B 产生了协同作用. 这可能由双子叶植物对酸雨和 UV-B 辐射复合作用的敏感性所致, 也可以从物种对 UV-B 辐射和酸雨具有交互作用得以证明.

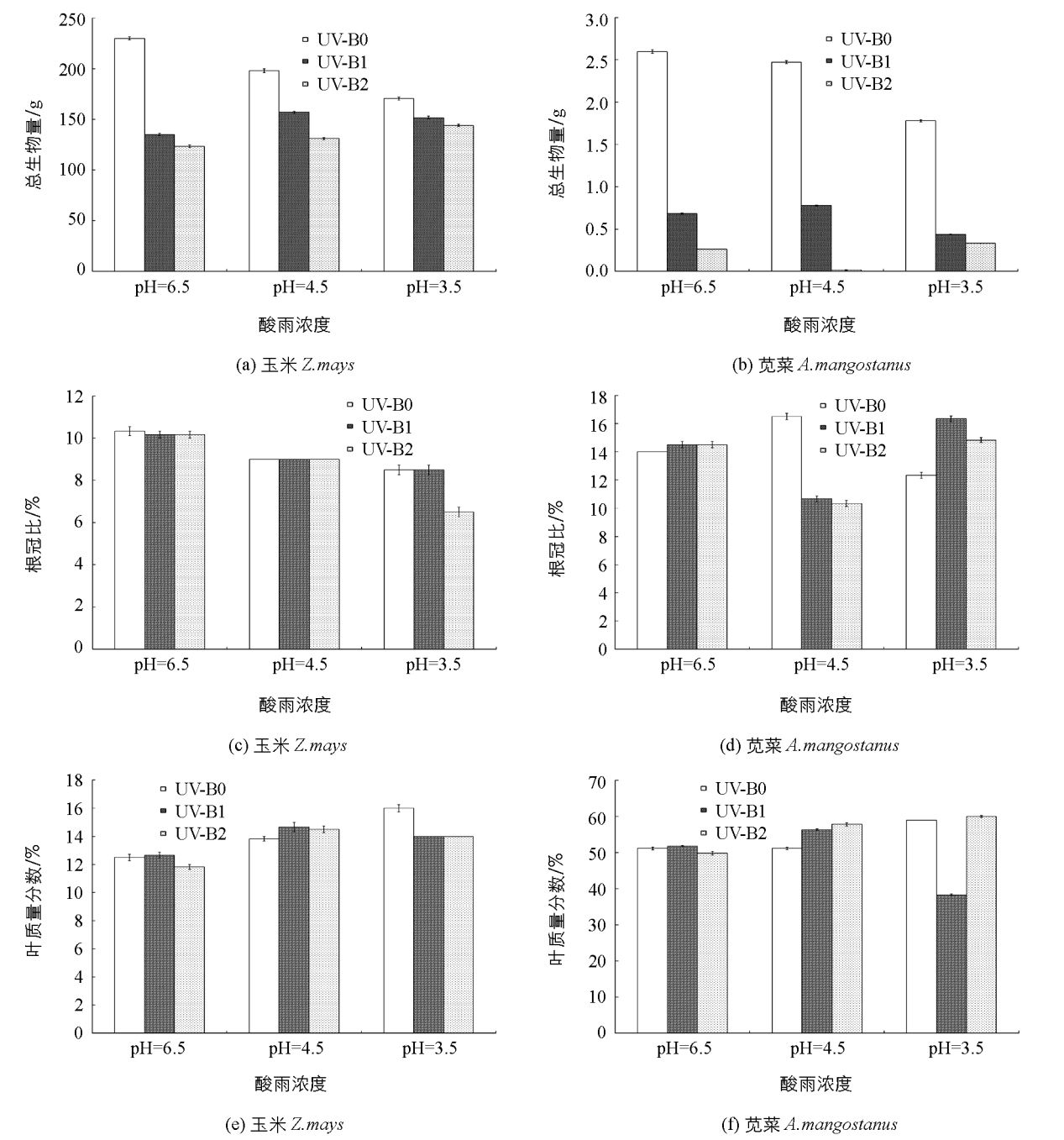


图 3 UV-B 辐射增强和模拟酸雨对玉米和苋菜生物量积累和生物量分配的影响(平均值±标准误)

尽管在小麦的 UV-B 辐射效应研究中发现其生物量随着 UV-B 辐射增强而增加或者不变的现象^[30], 但多数研究表明, 在 UV-B 辐射增强下生物量降低. 本研究也表明, 在无酸雨胁迫下 UV-B 辐射明显抑制了玉米和苋菜的生物量积累. UV-B 辐射增强能通过叶片增厚、减少受光面积而降低其负面影响; 但因受光面积减少, 影响了光合作用进行, 从而导致生物量显著下降. 酸雨既可以通过淋溶对植物地上部分造成直接伤害, 又会在土壤酸化过程中对植物产生间接影响^[25]. 因此, 多数研究表明, 酸雨对植物的

生长产生抑制作用,酸雨的酸度越强伤害越大^[21].但对于大于3.0的模拟酸雨,其作用却十分微妙,一部分植物的生长表现出不受影响,或由于光合面积减小或阳离子被淋洗使营养亏缺而被抑制,但另一部分植物可能通过硫酸盐和硝酸盐的叶片营养作用促进生长.很多研究表明,高pH值的酸雨对作物的生长有促进作用,低pH值的酸雨使作物产量降低^[15].本研究证实了这一点,在酸雨强度为pH=4.5时,酸雨促进了两种C₄植物生物量的积累,但酸雨强度降低为pH=3.5后,却表现为明显的负面效应,即低pH值的酸雨降低了植物的生物量.正因为酸雨对植物生长的部分正效应,导致了在有酸雨胁迫时,UV-B辐射增强对两种作物生物量的降低幅度减少(莧菜在中度酸雨下例外),酸雨和UV-B复合作用更多的表现为拮抗作用.

本研究的结果亦表明玉米和莧菜两者对UV-B辐射和酸雨增强的复合作用响应存在显著的种间差异,玉米所受到的影响低于莧菜,可能原因是单子叶植物具有垂直叶向排列,保护着基部叶鞘及分生组织区域,其受UV-B辐射的影响较小,同时本研究也表明单子叶植物往往较双子叶植物受酸雨的影响小,因此玉米体现出来对UV-B辐射和酸雨胁迫复合作用的抗性或者耐受性大于莧菜.

参考文献:

- [1] 白建辉,王庚辰,胡非.太阳紫外辐射在大气中衰减的探讨[J].气候与环境研究,2002,7(4):440—446.
- [2] RUSSELL J M, LUO M Z, CICERONE R J, et al. Satellite Confirmation of the Dominance of Chlorofluorocarbons in the Global Stratospheric Chlorine Budget [J]. *Nature*, 1996, 379(6565): 526—529.
- [3] HAAPALA J K, MORSKY S K, SAARNIO S, et al. Carbon Dioxide Balance of a Fen Ecosystem in Northern Finland Under Elevated UV-B Radiation [J]. *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 943—954.
- [4] 何会流.增强UV-B对凤仙花部分生理指标和总黄酮质量分数的影响[J].西南师范大学学报(自然科学版),2013,38(8):41—45.
- [5] 张扬欢,孙金春,温泉,等.乙酰水杨酸对增强UV-B辐射下长春花光合作用及抗氧化酶活性的影响[J].西南大学学报(自然科学版),2011,33(2):17—22.
- [6] 张红霞,吴能表,胡丽涛,等.不同强度UV—B辐射胁迫对蚕豆幼苗生长及叶绿素荧光特性的影响[J].西南师范大学学报(自然科学版),2010,35(1):105—110.
- [7] HEIJDE M, ULM R. UV-B Photoreceptor-Mediated Signalling in Plants [J]. *Trends Plant Sci*, 2012, 17(4): 230—237.
- [8] KUHLMANN F, MÜLLER C. Impacts of Ultraviolet Radiation on Interactions Between Plants and Herbivorous Insects: a Chemo-Ecological Perspective [J]. *Prog Bot*, 2011, 72: 305—347.
- [9] HECTORS K, VAN OEVELEN S, GUISEZ Y, et al. The Phytohormone Auxin is a Component of the Regulatory System That Controls UV-Mediated Accumulation of Flavonoids and UV-Induced Morphogenesis [J]. *Physiol Plant*, 2012, 145(4): 594—603.
- [10] JANSEN M A K, BORNMAN J F. UV-B Radiation: from Generic Stressor to Specific Regulator [J]. *Physiologia Plantarum*, 2012, 145(4): 501—504.
- [11] 廖正军,唐亮.重庆市酸雨成因及控制对策[J].环境保护科学,2000,26(4):1—5.
- [12] 梁婵娟,周青,沈东兴,等. UV-B辐射与酸雨复合胁迫对油菜幼苗生长的影响[J].农业环境科学学报,2004,23(2):231—234.
- [13] 胡正华,索福喜,赵晓莉,等. UV-B增加与酸雨复合处理对大豆种子萌发和幼苗生长的影响[J].生态环境,2005,14(4):523—525.
- [14] 胡正华,索福喜,赵晓莉,等. UV-B辐射增加与酸雨复合处理对菠菜种子萌发和幼苗生长的影响[J].中国农学通报,2005,21(6):284—285,294.
- [15] 何俊星.金荞麦和荞麦对增强UV-B辐射和模拟酸雨处理的生长和生理可塑性响应研究[D].重庆:西南大学,2010.
- [16] 赵晓莉,胡正华,王正梅,等. UV-B辐射与酸雨复合胁迫对小白菜和生菜幼苗生长和生理特性的影响[J].河南农业科

- 学, 2007, 36(2): 73—77.
- [17] EDWARDS G E, FRANCESCHI V R, VOZNESENSKAYA E V. 2004. Single-Cell C_4 Photosynthesis Versus the Dual-Cell (Kranz) Paradigm [J]. Annual Review in Plant Biology, 2004, 55(1): 173—196.
- [18] OSBORNE C P, SACK L. Evolution of C_4 Plants: a New Hypothesis for an Interaction of CO_2 and Water Relations Mediated by Plant Hydraulics [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society b-Biological Sciences, 2012, 367(1588): 583—600.
- [19] GILLON J, YAKIR D. Influence of Carbonic Anhydrase Activity in Terrestrial Vegetation on the ^{18}O Content of Atmospheric CO_2 [J]. Science, 2001, 291(5513): 2584—2587.
- [20] 刘 芸, 钟章成. α -NAA 和 UV-B 辐射对栉楼幼苗光合色素及保护酶活性的影响 [J]. 生态学报, 2003, 23(1): 8—13.
- [21] 龙 云, 刘 芸, 钟章成, 等. 酸雨和 UV-B 对玉米幼苗光合速率和抗氧化酶活性的影响 [J]. 生态学报, 2009, 29(9): 4956—4966.
- [22] 张 勇. 重庆市“十五”期间酸雨污染特征及成因分析 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2007, 29(4): 164—168.
- [23] 廖柏寒, 蒋 青. 我国酸雨中盐基离子的重要性 [J]. 农业环境保护, 2001, 20(4): 254—256.
- [24] BARNES P W, FLINT S D, CALDWELL M M. Morphological Responses of Crop and Weed Species of Different Growth forms to UV-B Radiation [J]. Am J Botany, 1990, 77(10): 1354—1360.
- [25] 齐泽民, 王玄德, 宋光煜. 酸雨对植物影响的研究进展 [J]. 世界科技研究与发展, 2004, 26(2): 36—41.
- [26] HECTORS K, JACQUES E, PRINSEN E, et al. UV Radiation Reduces Epidermal Cell Expansion in Leaves of *Arabidopsis thaliana* [J]. J Exp Bot, 2010, 61(15): 4339—4349.
- [27] WARGENT J J, GEGAS V C, JENKINS G I, et al. UVR8 in Arabidopsis Thaliana Regulates Multiple Aspects of Cellular Differentiation During Leaf Development in Response to Ultraviolet B Radiation [J]. New Phytol, 2009, 183(2): 315—326.
- [28] WARGENT J J, MOORE J P, ENNOS A R, et al. Ultraviolet Radiation as a Limiting Factor in Leaf Expansion and Development [J]. Photochem Photobiol, 2009, 85(1): 279—286.
- [29] 高天鹏, 安黎哲, 冯虎元. 增强 UV-B 辐射和干旱对不同品种春小麦生长、产量和生物量的影响 [J]. 中国农业科学, 2009, 42(6): 1933—1940.
- [30] LIANG C J, HUANG X H, TAO W Y, et al. Responses of Antioxidant Enzyme and Photosynthesis in Rape Seedling to the Combined Stresses of Acid Rain and Ultraviolet-B Radiation [J]. Journal of Environmental Sciences, 2005, 17(6): 1038—1041.

Effects of Enhanced UV-B Radiation and Simulated Acid Rain on Growth of C_4 Plants Maize and Amaranth

LONG Yun, LIU Jin-chun, ZHONG Zhang-cheng

Key Laboratory of Eco-Environment in Three Gorges Reservoir Region (MOE)/Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resource Research in Three Gorges Reservoir Region/School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: The constant reduction of the ozone layer in the stratosphere due to man-made ozone-destroying pollutants is leading to an increase in solar ultraviolet-B (UV-B, 280—315 nm) radiation at ground level. Acid rain, resulting from emission of SO_2 and NO_x into atmosphere, has become to another environmental problem of global concern. As a consequence of rapid development, China, especially Southwest of China,

has been suffered by acid rain with increasing frequency and acidity, a great threat to the local economic development. Under natural conditions, elevated UV-B radiation and acid rain can happen simultaneously and affect plants as well as ecosystem collaboratively. Therefore, based on the extensive studies on the effects of elevated UV-B radiation or acid rain on plant physiology, growth and development, an increasing interest has turn to focus on combination of UV-B with acid rain. Although C₄ plants represent only a small portion of the world's plant species, accounting for only 3 % of the vascular plants, they contribute about 20% to the global primary productivity because of highly productive C₄-grass-lands. most studies concerning the combination effects mentioned above, mostly centered on the C₃ plants, and rare about C₄ plants. To estimate the responses of C₄ plants to the combined UV-B and acid rain and determine whether there are differences between monocotyledon and dicotyledon C₄ plant, we examined the effects of combined UV-B irradiation and acid rain on the growth, leaf traits, biomass accumulation and distribution of monocotyledon plant waxy corn (*Zea mays* L. certain Kulesh) and dicotyledon plant edible amaranth (*Amaranthus mangostanus* L.). The UV-B irradiation treatments included three levels of 0, 2. 88 and 5. 76 (maize) or 4. 32 (amaranth) kJ/m² · d according to the average stratospheric ozone depletion 10% and 20% (maize) or 15% (amaranth) of sunny days in summer of the year of 2005 in Chongqing of China, namely, enhanced the average UV-B radiation to 20% and 40% (maize) or 15% (amaranth); and the simulated acid rain treatments included three levels of pH=6. 5, pH=4. 5 and pH=3. 5 according to the average pH value of acid rain in China. This experiment was completed in the ecological garden in Southwest China University. It was found that increased UV-B irradiation decreased the height and leaf area, thus biomass accumulation in both species. But the biomass distribution was not changed by UV-B irradiation except when treated with severe acid rain for maize. For amaranth, shoot to root ratio decreased with increased UV-B irradiation at slight acid rain treatment, while increased at severe acid rain treatment. Slight acid rain stimulated the height, leaf area and biomass accumulation of the two species, whereas severe acid rain inhibited them. At any UV-B irradiation, acid rain decreased the root to shoot ratio of maize. However, slight acid rain increased but severe acid rain decreased the root to shoot ratio of amaranth without UV-B irradiation treatment. When treated with UV-B irradiation, slight acid rain decreased but severe acid rain increased it. The combined effect of UV-B irradiation and acid rain on maize was antagonistic, namely, acid rain modulated the negative effect of UV-B irradiation. For amaranth, antagonistic effect was only found between slight acid rain and UV-B irradiation, but synergistic effect was found between severe acid rain and UV-B irradiation. Significant interspecific difference was displayed between maize and amaranth. Maize was affected less by the combined UV-B irradiation and acid rain, which indicated that monocotyledon C₄ plant maize was more resistant and (or) tolerant to these two environmental factors compared with amaranth in our study.

Key words: ultraviolet-B radiation; acid rain; C₄ photosynthetic pathway; monocotyledon and dicotyledon; Antagonism

