

强光下 SO_3^{2-} 和 HCO_3^- 对盐藻叶绿素荧光的影响

彭长连 林植芳 陈贻竹 刘鸿先

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 强光下 ($1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 用低浓度 SO_3^{2-} (1 mmol/L) 处理盐藻 1 h, 其 F_v/F_m 、 q_N 、 q_P 和 $\Phi\text{PS II}$ 都较暗对照高。随着 SO_3^{2-} 浓度 (5, 25, 50, 100 mmol/L) 的提高, F_v/F_m 、 q_N 、 q_P 和 $\Phi\text{PS II}$ 下降。20 mmol/L 的 HCO_3^- 可减缓这种下降趋势。强光下 1 mmol/L HCO_3^- 对 25 mmol/L SO_3^{2-} 产生的光抑制不但没在减弱反而有所加强, 提高 HCO_3^- 浓度则有减弱作用, 尤以 50 mmol/L 的效果最好, 而且 q_N 可随 HCO_3^- 浓度的增高而上升, 至 100 mmol/L 才略有下降。低浓度下 SO_3^{2-} (5 mmol/L) 强光的光抑制在随后的低光条件下 ($40 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 放置 2 h 能完全恢复, 高于此浓度引起的光抑制不能完全逆转。低光下 HCO_3^- 能促进光抑制的恢复。

关键词 盐藻; 亚硫酸根; 碳酸氢根; 叶绿素荧光; 光抑制

分类号 Q935

EFFECTS OF SO_3^{2-} AND HCO_3^- ON CHLOROPHYLL FLUORESCENCE IN *DUNALIELLA SALINA* 1009

Peng Changlian Lin Zhifang Chen Yizhu Liu Hongxian

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract An unicellular green alga *Dunaliella salina* 1009 was used as a plant cell model to study the effects of SO_3^{2-} and HCO_3^- on chlorophyll fluorescence under high light intensity ($1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) with measurements by modulation pulse fluorometer (PAM). The initial fluorescence (F_0) was induced by a weak measuring light, and the actinic light was at $150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, while maximum fluorescence (F_m) was produced under a strong saturated pulse light ($6000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). The results indicated that the photosynthesis of *D. salina* 1009 was stimulated by low concentration of SO_3^{2-} (1 mmol/L) under high light intensity ($1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) for 1 h. With the increasing concentrations of SO_3^{2-} (5, 25, 50, 100 mmol/L), the F_v/F_m , q_N , q_P and $\Phi\text{PS II}$ in *D. salina* 1009 decreased, and the photoinhibition was obvious. Photoinhibition induced by SO_3^{2-} in the presence of HCO_3^- under high light intensity was reduced, and could be rapidly recovered under low light intensity ($40 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). The results showed a protective role of HCO_3^- against the SO_3^{2-} damage under high light intensity ($1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

国家自然科学基金资助

缩写 Abbreviations: F_v/F_m —光系统 II 原初光化学效率; q_P —叶绿素荧光化学猝灭系数; q_N —叶绿素荧光非光化学猝灭系数; $\Phi\text{PS II}$ —光系统 II 活性

1997-07-25 收稿; 1998-02-18 修回

Key words *Dunaliella salina*; SO_3^{2-} ; HCO_3^- ; Chlorophyll fluorescence; Photoinhibition

随着人类社会及经济的发展, 大气 CO_2 浓度的增加已成为国际公认的事实, 植物对高 CO_2 的反应也成了目前的研究热点之一, CO_2 浓度上升的主要原因是化石燃料的大量应用, 其燃烧过程中除产生大量的 CO_2 外, 其它污染气体如 SO_2 等也被释放出来, 因此, 大气中 SO_2 浓度随 CO_2 浓度的增高以一定的比例增加^[1]。目前关于 SO_2 对植物的胁迫以及植物对高 CO_2 的响应已有大量的报道。 SO_2 可以降低植物的光合作用, 增加其氧化损伤, 破坏叶绿体结构, 使植物叶片出现脱绿漂白现象^[2]。 SO_2 通过气孔进入植物叶片内, 在叶片内水合产生 SO_3^{2-} 和 HSO_3^- 。这两种形式的含硫化合物对植物的毒性较强^[3], 但植物体内却并没有发现 SO_3^{2-} 和 HSO_3^- 的积累^[4], 它们最终在光下氧化成为较低毒性的 SO_4^{2-} 或还原为 H_2S 释放出来以及参与合成含硫的氨基酸^[5]。 SO_3^{2-} 氧化为 SO_4^{2-} 主要是光下叶绿体产生的 $\cdot\text{O}_2$ 启动的, 在氧化过程中又产生大量的活性氧如 $\cdot\text{OH}$ 、 $\cdot\text{O}_2$ 、 H_2O_2 等^[2], 它们对细胞有较大的毒害作用。

高 CO_2 可以增加叶绿体体内的 CO_2 和 O_2 浓度的比率, 加速卡尔文循环的运转, 提高光合速率, 降低气孔导度, 可减少 SO_2 进入叶片的量, 从而减轻 SO_2 对植物伤害。然而, SO_2 和 CO_2 的交互作用研究很少, 两者对植物的综合作用是加合效应或是抵消作用? 不同浓度之间的配比对植物的生理作用如何等, 皆是目前知之甚少而需要加以探讨的问题。以高等植物为材料研究 SO_2 和 CO_2 的交互作用设备复杂而又难以控制气体的浓度, 盐藻 (*Dunaliella*) 是单细胞海洋绿藻, 无细胞壁, 前人曾以它为模式植物研究 SO_4^{2-} 对植物细胞的影响^[6]。本文利用盐藻为材料, 研究 SO_3^{2-} 和 HCO_3^- 对其叶绿素荧光的影响, 为进一步探讨 SO_2 和 CO_2 对植物的综合效应提供依据。

1 材料与方法

材料的培养和处理方法 盐藻 (盐生杜氏藻 *Dunaliella salina* 1009) 的培养参照前文^[7], 培养液中 NaCl 浓度为 2.0 mol/L , 振荡培养 20 d 后, 藻液以 $2000 \times g$ 离心 20 min, 收集下层细胞悬浮于含 2.0 mol/L NaCl , 50 mmol/L pH7.5 的磷酸缓冲液中, 悬浮细胞密度调节至 $9.7-10.5 \mu\text{g ml}^{-1}$ 叶绿素。 SO_3^{2-} 和 HCO_3^- 处理是以 1 mol/L 的 Na_2SO_3 或 NaHCO_3 加入藻液至最终浓度分别为 1, 5, 25, 50, 75, 100 mmol/L 。光处理以冷光束投射灯为光源, 光强为 $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (高光强) 和 $40 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (低光强)。高光强或 SO_3^{2-} 、 HCO_3^- 加高光强处理皆为 1 h, 处理后在低光强恢复 2 h, 所有处理都在室温 ($25 \text{ }^\circ\text{C}$) 下进行。

叶绿素荧光的测定 盐藻的叶绿素荧光测定同陈贻竹等^[8], 用 PAM 脉冲调制荧光仪, 光化光为 $150 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 强饱和脉冲光为 $6000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。根据 Schreiber 方法计算叶绿素荧光参数 F_v/F_m 、 q_N 、 q_P ^[9], 按 Genty 的方法计算 PS II 的活性 $\Phi\text{PS II}$ ^[10]。

2 实验结果

2.1 强光下不同浓度 SO_3^{2-} 和 $20 \text{ mmol/L HCO}_3^-$ 对盐藻叶绿素荧光的影响

与不含 SO_3^{2-} 的照光对照相比, 不同浓度 SO_3^{2-} 中的盐藻经强光处理 1 h 后, 低浓度的 SO_3^{2-} 明显提高盐藻光系统 II 原初光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 活性 ($\Phi\text{PS II}$)、叶绿素荧光化学猝

灭(q_P)和非光化学猝灭(q_N) (图 1A)。随着 SO_3^{2-} 浓度的升高, F_v/F_m 和 $\Phi PS II$ 逐渐下降, 而 q_N 则很快降为 0。超过 25 mmol/L 的 SO_3^{2-} , F_v/F_m 降至原水平的 40% 以下。说明较高浓度的 SO_3^{2-} 加剧盐藻的光抑制, 浓度越高光抑制越明显。

当有 20 mmol/L 的 HCO_3^- 存在时(图 1B), 强光下不同浓度 SO_3^{2-} 处理盐藻后, 其 F_v/F_m 和 $\Phi PS II$ 随 SO_3^{2-} 浓度的上升而下降的速率减缓。在高达 100 mmol/L 的 SO_3^{2-} 作用下, F_v/F_m 仍保持原值的 50% 以上。 q_N 则先升高并维持于原值的 92%, 至 100 mmol/L SO_3^{2-} 下才下降。 q_P 和 $\Phi PS II$ 的数值皆比无 HCO_3^- 存在(图 1A)的对应的 SO_3^{2-} 浓度下的值要高。 q_N 虽然也很快降为 0, 但在 25 mmol/L SO_3^{2-} 之前下降的速度较慢。这结果说明 HCO_3^- 有减轻 SO_3^{2-} 下光抑制的效应, 当 SO_3^{2-} 浓度增高时 (>25 mmol/L), HCO_3^- 的这种效应尤其明显。此外, HCO_3^- 也可减轻强光对未经 SO_3^{2-} 处理盐藻的光抑制, 且可削弱低浓度 SO_3^{2-} 对盐藻光合作用的促进作用, 而未见到图 1A 那样的 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 、 q_P 在 1 mmol/L SO_3^{2-} 下的增高现象。

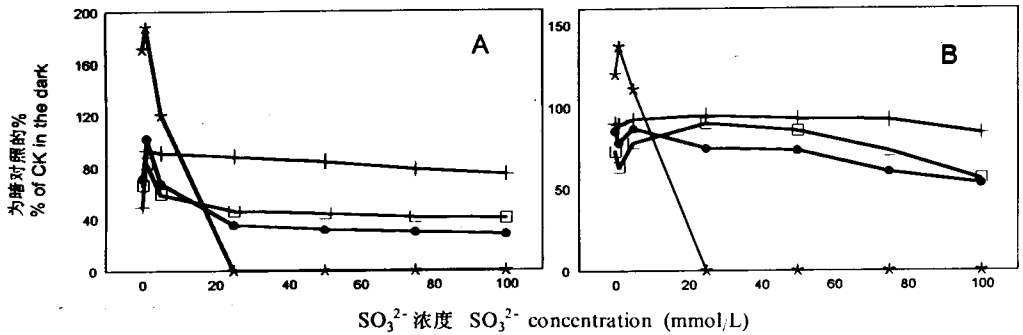


图 1 强光下不同浓度 SO_3^{2-} 和 20 mmol/L HCO_3^- 对盐藻叶绿素荧光的影响
($1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光下处理 1 h)

Fig. 1 Effect of different concentrations of SO_3^{2-} in the presence and absence of 20 mmol/L HCO_3^- on chlorophyll fluorescence parameters of *Dunaliella salina* under high light intensity ($1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) for 1 h

A—不加 HCO_3^- ; Without HCO_3^- ; B—加 20 mmol/L HCO_3^- ; With 20 mmol/L HCO_3^-
●—● F_v/F_m ; +—+ q_P ; *—* q_N ; □—□ $\Phi PS II$

2.2 HCO_3^- 对强光和不同浓度 SO_3^{2-} 诱导的盐藻光抑制在低光下恢复的影响

将经不同浓度 SO_3^{2-} 和强光处理的盐藻置低光强 ($40 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下恢复 2 h (图 2A), 强光处理的 F_v/F_m 和 $\Phi PS II$ 可分别恢复至照光前的 80% 和 76%。1 和 5 mmol/L 低浓度 SO_3^{2-} 的 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 则分别恢复至暗对照的 100%、98% (F_v/F_m) 和 94%、93% ($\Phi PS II$)。在 25、50、75 mmol/L SO_3^{2-} 下也有少许的恢复, 100 mmol/L SO_3^{2-} 则不能恢复。 q_P 的变化不明显, q_N 在低于 50 mmol/L SO_3^{2-} 前有所恢复。

当有 20 mmol/L HCO_3^- 存在时(图 2B), 低浓度 SO_3^{2-} 下 F_v/F_m 及 $\Phi PS II$ 的恢复和没有 HCO_3^- 存在时基本相同, 分别为黑暗对照的 105%、104% 和 94%、92%, 但高浓度 SO_3^{2-} 下 (>25 mmol/L), F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 则比没有 HCO_3^- 存在时的恢复有明显的提高。 HCO_3^- 对对照(不加 SO_3^{2-}) 的 F_v/F_m 和 $\Phi PS II$ 的恢复有一定的效果, 在此条件下 F_v/F_m 完全恢复,

$\Phi PS II$ 恢复至 82%。 q_P 的恢复有随着 SO_3^{2-} 浓度升高而呈上升的趋势, 在 100 mmol/L 下恢复程度减少。 q_N 的不可逆出现于 SO_3^{2-} 浓度 > 75 mmol/L 时。上述结果可见, 20 mmol/L 的 HCO_3^- 对以不同浓度 SO_3^{2-} 和高光强处理盐藻的低光强下的恢复皆有不同程度的正效应。

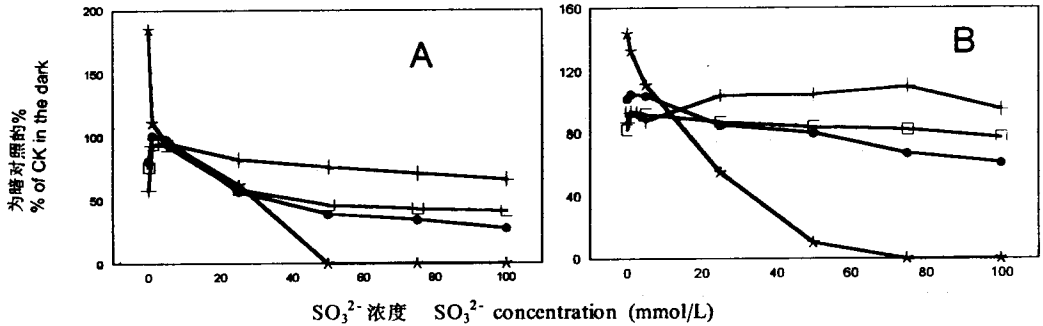


图 2 HCO_3^- 对强光和不同浓度 SO_3^{2-} 诱导的盐藻光抑制在低光下恢复的影响
(低光强下恢复条件: $40 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 光下 2 h)

Fig. 2 Effect of HCO_3^- (20 mmol/L) on the recovery of *Dunaliella salina* photoinhibition induced by high light intensity and different concentrations of SO_3^{2-}
(Recovery condition was at the light intensity of $40 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ for 2 h)

A—不加 HCO_3^- ; Without HCO_3^- ; B—加 20 mmol/L HCO_3^- ; With 20 mmol/L HCO_3^-
●—● Fv/Fm; +—+ q_P ; *—* q_N ; □—□ $\Phi PS II$

2.3 强光下不同浓度 HCO_3^- 和 25 mmol/L SO_3^{2-} 对盐藻叶绿素荧光的影响

与黑暗对照相比, 强光和 25 mmol/L SO_3^{2-} 处理盐藻后, Fv/Fm 、 $\Phi PS II$ 、 q_P 明显下降, 出现光抑制(图 3)。低浓度 HCO_3^- (1 mmol/L) 不但没有减轻反而加剧 SO_3^{2-} 的光抑制。随着 HCO_3^- 浓度的增加盐藻的 Fv/Fm 、 $\Phi PS II$ 、 q_N 呈上升趋势, 到 50 mmol/L HCO_3^- 时, 前者两者达到最高点, 然后微降, 而后者则到 75 mmol/L HCO_3^- 时才达最高点, 尔后也略为降低。 q_P 在 5 mmol/L HCO_3^- 下即上升至对照的 97%, 以后虽有一定的波动, 但差异不显著。从结果看出, 在 25 mmol/L SO_3^{2-} 作用下, 除低浓度 (1 mmol/L) 的 HCO_3^- 外, 其余所有的 HCO_3^- 浓度都对强光下 SO_3^{2-} 的光抑制有不同程度的缓解作用, 尤以 50 mmol/L HCO_3^- 的效果为最好。 HCO_3^- 缓解作用的特点在于能保持较高的 q_P , 并明显提高 q_N 。

2.4 不同浓度 HCO_3^- 和 25 mmol/L SO_3^{2-} 对盐藻光抑制在低光强下恢复的影响

图 4 表明, 经处理而出现光抑制的盐藻置于低光下 2 h, 不同浓度 HCO_3^- 对由强光与 25 mmol/L SO_3^{2-} 引起的光抑制后的恢复有明显的促进。 Fv/Fm 、 $\Phi PS II$ 和 q_N 变化最显著。与图 3 相比, 在不同浓度 HCO_3^- 中 Fv/Fm 、 $\Phi PS II$ 明显提高, q_N 则减少。 q_P 的变化较小, 但其相对值仍比图 3 中略高。从图 4 可见, 在 0—75 mmol/L HCO_3^- 之间, Fv/Fm 、 $\Phi PS II$ 和 q_N 皆随 HCO_3^- 浓度增高而持续回升, 75 mmol/L 下恢复最好, Fv/Fm 、 $\Phi PS II$ 和 q_N 接近对照值, 即在此情况下光抑制几乎完全恢复。100 mmol/L HCO_3^- 对恢复的促进低于 75 mmol/L HCO_3^- 。这表明 SO_3^{2-} 和不同浓度的 HCO_3^- 之间的生理效应受两者浓度比例制约。

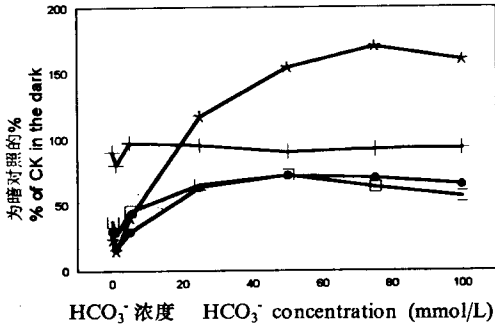


图3 强光下不同浓度 HCO_3^- 和 $25 \text{ mmol/L SO}_3^{2-}$ 对盐藻叶绿素荧光的影响 (1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 下处理 1 h)

Fig.3 Effect of different concentrations of HCO_3^- and $25 \text{ mmol/L SO}_3^{2-}$ on chlorophyll fluorescence parameters of *Dunaliella salina* under high light intensity at $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ treated for 1 h

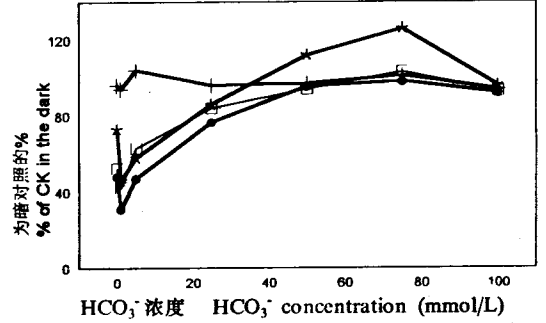


图4 不同浓度 HCO_3^- 和 $25 \text{ mmol/L SO}_3^{2-}$ 对盐藻光抑制在低光强下恢复的影响 (低光强下恢复条件: $40 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光下 2 h)

Fig. 4 Effect of different concentrations of HCO_3^- and $25 \text{ mmol/L SO}_3^{2-}$ on the recovery of *Dunaliella salina* photoinhibition under low light intensity (Recovery condition was at the light intensity of $40 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for 2 h)

●—● Fv/Fm; +—+ q_p; *—* q_N; □—□ PS II

3 讨论

Carlson 等^[11] 研究 C_3 和 C_4 植物在高浓度 CO_2 条件下对 SO_2 熏蒸的反应时发现, 在 CO_2 浓度为 600 或 $1200 \mu\text{l L}^{-1}$ 时经 SO_2 ($2.5 \mu\text{l L}^{-1}$) 熏蒸后 C_4 植物生长被抑制, 但对 C_3 植物影响不大, 而在正常的大气 CO_2 浓度下, C_3 植物的生长被抑制, 而 C_4 植物的生长受到促进。他们认为这种对 SO_2 反应的差异是由于气孔反应的结果, 但他们没有进一步研究 SO_2 和 CO_2 作用的生理机制。本文直接用不同浓度的 SO_3^{2-} 和 HCO_3^- 处理单细胞无细胞壁的盐藻, 排除了气孔的影响, 可以直接从体内水平探讨强光下 SO_3^{2-} 和 HCO_3^- 对植物作用的机理。

Fv/Fm 下降是光抑制发生的主要特征之一^[12], 强光下不同浓度的 SO_3^{2-} (1 mmol/L 除外) 都会对盐藻产生光抑制, 其抑制程度随 SO_3^{2-} 浓度的增加而加剧, 这与 Shimazaki 等用 SO_3^{2-} 光下处理的菠菜叶绿体引起光抑制的结果一致^[13]。PS II 反应中心的原初光化学效率的降低可导致 PS II 开放中心活性受抑制, 用 77K 低温荧光也证明了 SO_3^{2-} 光下能使叶绿体 PS II 失活, 其失活可能是 SO_3^{2-} 氧化过程中产生的大量活性氧攻击 PS II 所致, 另外 SO_3^{2-} 对 PS II 反应中心附近的蛋白质有修饰作用也可能是一个原因^[13]。

HCO_3^- 显著减轻强光下 SO_3^{2-} 处理所产生的光抑制, 对 PS II 有明显保护作用, 当 SO_3^{2-} 浓度较高时, 这种效果更加突出。高 CO_2 可以诱导玉米黄质的增加, 这种诱导机理和低浓度 SO_2 一样, 都是因为它对类囊体的酸化作用^[14]。 HCO_3^- 对盐藻在 SO_3^{2-} 强光下光抑制的保护作用可能一方面是通过诱导盐藻叶黄素循环的增强来实现。玉米黄质可以耗散过量的光能, 从而保护了 PS II 免受强光伤害。盐藻 q_N 随 HCO_3^- 的升高而明显增加的结果(图 3) 也表明盐藻通过非辐射耗散能量的能力随 HCO_3^- 的提高而增强, 另一方面, SO_3^{2-} 抑制了卡尔文循环的活化^[15], 尤其是 Rubisco 羧化反应对 SO_3^{2-} 最敏感^[16], 因为 SO_3^{2-} 可与 CO_2 竞争性结合 RuBp 羧化酶, 使其活性下降^[17-19]。增加 HCO_3^- 可以活化 RuBp 羧化酶减轻 SO_3^{2-} 对 Rubisco 羧化的抑制作用, 从而保

持较高 q_p (图 2,3), 使大部分吸收的光能参与光合光化学反应, 缓解 SO_3^{2-} 在光下引起的伤害。至于 20 mmol/L HCO_3^- 非但没有加强反而减轻低浓度 SO_3^{2-} (1 mmol/L) 对盐藻 PS II 的促进作用以及 1 mmol/L HCO_3^- 也没有减弱而进一步加强 25 mmol/L SO_3^{2-} 光下的光抑制作用, 其原因尚不清楚。

强光下 SO_3^{2-} 产生的光抑制在低光下能恢复, 在暗下则不能恢复^[4]。本文中低浓度 SO_3^{2-} (1 mmol/L, 5 mmol/L) 引起的光抑制在低光下 2 h 内能完全恢复, 但高浓度的 SO_3^{2-} 条件下则不能。浓度越高恢复得越少。 HCO_3^- 可以促进 SO_3^{2-} 引起光抑制的恢复, 尤其是在 SO_3^{2-} 浓度较高时, 其效果较明显。 HCO_3^- 对 SO_3^{2-} 光抑制在低光下恢复的促进作用, 推测可能是由于: (1) HCO_3^- 本身对 SO_3^{2-} 光抑制有保护作用, 使 SO_3^{2-} 对 PS II 的伤害减少, 故 PS II 恢复得较快; (2) HCO_3^- 在低光强下为光合作用运行提供底物, 因而有利于损伤的恢复。

综上所述, HCO_3^- 既能减轻 SO_3^{2-} 强光下产生的光抑制, 也能促进 SO_3^{2-} 强光处理所产生的光抑制在低光下的恢复, 即 HCO_3^- 对 SO_3^{2-} 失活 PS II 有保护作用。至于其中的调控机理, 是否与叶黄素循环和自由基代谢直接相关, 仍有待进一步研究。

参考文献

- 1 Martin A, Barber F R. Sulphur dioxide, oxides of nitrogen and ozone measured continuously for 2 years at a rural site. *Atmos Environ*, 1981, 15:567-578
- 2 钱永常, 余叔文. SO_2 对植物的氧化作用和植物的抗氧化作用. *植物生理学通讯*, 1991, 27(5):326-331
- 3 Peiser G, Yang S F. Biochemical and physiological effects of SO_2 on nonphotochemical processes in plants. In: Wimer W E, Mooney H A, Goldstein R A eds. *Sulfur Dioxide and Vegetation*. University Press Stanford, 1985, 148-161
- 4 Dittrich A P M, Pflanz H, Heber U. Oxidation and reduction of sulfite by chloroplasts and formation of sulfite addition compounds. *Plant Physiol*, 1992, 98:738-744
- 5 Rennenberg H. The fate of excess sulfur in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 1984, 35:121-153
- 6 Gimmler H, Weiss C. The effect of sulfate deficiency and excess sulfate in growth and metabolism of *Dunaliella parva*. *J Plant Physiol*, 1987, 131:449-465
- 7 彭长连, 林植芳, 孙谷畴等. 两个盐藻品系耐盐性的比较. *中国科学院华南植物研究所集刊*, 第 9 集, 北京: 科学出版社, 1994, 89-94
- 8 陈贻竹, 彭长连. 盐藻的叶绿素荧光的测定. *中国科学院华南植物研究所集刊*, 第 9 集, 北京: 科学出版社, 1994, 95-101
- 9 Schreiber V, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth Res*, 1986, 10:51-62
- 10 Genty B, Briants J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 990:87-92
- 11 Carlson R W, Bazzaz F A. Photosynthetic and growth response to fumigation with SO_2 at elevated CO_2 for C_3 and C_4 plants. *Oecologia (Berl)*, 1982, 54:50-54
- 12 Oquist G. Stress and adaptation in photosynthesis. In: Doulas R H, Moan J, Dall Acqua eds. *Light in Biology*

- and Medicine, Vol. 1, Plenum Press, New York London, 1988, 433
- 13 Shimazaki K I, Nakamachi K, Kondo N et al. Sulfite inhibition of photosystem II in illuminated spinach leaves. *Plant Cell Physiol*, 1984, 25(2):337-341
 - 14 Veljovic-Jovanovic S, Bilger W, Heber U. Inhibition of photosynthesis, acidification and stimulation of zeaxanthin formation in leaves by sulfur dioxide and reversal of these effects. *Planta*, 1993, 191:365-376
 - 15 Schmidt W, Neubauer C, Kolbowski J et al. Comparison of effects of air pollutants (SO_2 , O_3 , NO_2) on intact leaves by measurements of chlorophyll fluorescence and P700 absorbance changes. *Photosyn Res*, 1990, 25:241
 - 16 Marques I A, Anderson L E. Effect of arsenite, sulfite, and sulfate on photosynthetic carbon metabolism in isolated pea (*Pisum sativum* L., cv. Little Marvel) Chloroplasts. *Plant Physiol*, 1986, 82:488-493
 - 17 Kahn A A, Malhotra S. Ribulose biphosphate carboxylase and glycollate oxidase from Jack Pine: effects of sulphur dioxide fumigation. *Phytochemistry*, 1982, 21:2607-2612
 - 18 Ziegler I. The effect of SO_3^{2-} on the activity of ribulose-1.5-diphosphate carboxylase in isolated spinach chloroplasts. *Planta*, 1972, 103:155-163
 - 19 Ziegler I. Sulfite action on ribulose-diphosphate carboxylase in the lichen *Pseudevernia furfuracea*. *Oecologia*, 1977, 29:63-66