

植物对增强 UV-B 辐射和 SO₂ 的响应(综述)

孙振令*, 彭长连, 陈贻竹**

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

摘要: 酸雨、温室效应和地球臭氧层的破坏是目前世界上最受关注的环境问题。由于臭氧层的破坏而导致的大气 UV-B 辐射的增加以及空气中 SO₂ 污染的加剧都会严重影响到植物和动物的生命活动。本文回顾和简述了近二十年来这两种环境胁迫因子对植物影响的研究概况。

关键词: UV-B 辐射; SO₂; 胁迫因子的影响

中图分类号: Q948.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2000)04-0353-08

RESPONSE OF PLANTS TO ENHANCED UV-B RADIATION AND SO₂

SUN Zhen-ling*, PENG Chang-lian, CHEN Yi-zhu**

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Acid rain, greenhouse effect and depletion of earth's stratospheric ozone layer are most serious environmental problems in the world at present. Both plant and animal life are greatly affected by enhanced UV-B radiation due to destruction of ozone layer and by continued aggregation of SO₂ in air. A brief of the studies in the last two decades concerned with the effects of the two stress factors on plants are presented.

Key words: UV-B radiation; SO₂; Influence of stress factors

环境问题是当今世界的焦点问题之一。随着现代工农业的迅猛发展以及人类活动的广泛干扰, 环境恶化日趋严重。酸雨、温室效应和臭氧层破坏是目前人类面临的三大环境问题, 已引起了世界范围的广泛关注。众所周知, 环境恶化对植物的生命活动会产生重大影响。其中, 因臭氧层破坏而导致的紫外线 B(UV-B) 辐射增强以及大气中二氧化硫(SO₂) 浓度急剧升高, 就是两个很重要的致使环境恶化的因子。本文就近年来国内外对这两个环境胁迫因子对植物影响的研究分别作一个简单的评述。

1 紫外线(UV-B) 辐射

自从 1985 年在南极发现臭氧层空洞以来, 大气平流层臭氧层破坏已经成为当今人们最关注的全球问题之一^[1]。破坏臭氧层的主要原因是氯氟烃化合物(Chlorofluorocarbons, CFCs) 和哈

收稿日期: 2000-03-14

基金项目: 广东省自然科学基金资助项目(960792, 990758); 广东省环保局基金项目联合资助

* 现工作单位: 山东淄博学院生物工程系; ** 联系人

龙等卤族化合物的大量使用。氯氟烃类化合物被广泛用作冰箱、冷冻机和空调等制冷设备中的制冷剂,聚氨酯泡沫和聚乙烯泡沫中的发泡剂,气雾剂制品中的推进剂,电子线路板、精密金属零部件等的清洗剂,烟丝的膨胀剂等。哈龙主要作灭火系统或手提灭火器中的灭火剂。这些物质非常稳定,排放到大气中后,可存留数十年甚至一百年左右^[2]。因此,当这些物质最终上升到平流层,通过紫外线照射,分解出可与臭氧分子发生链式反应的氯原子,从而破坏臭氧层。据测算,每一个氯原子可以破坏几千至几万个臭氧分子。近年来,这些含氯或溴的人工合成的化学物质对臭氧层的破坏速度大大加快,特别是南极上空的臭氧层已被大面积破坏,形成了南极臭氧层空洞。臭氧层破坏导致的最严重的后果就是到达地表的UV-B辐射增加。

紫外线(Ultraviolet, UV)是太阳光的组成部分,它穿过臭氧层时会被吸收而减少。紫外光根据波长不同可分为三部分:UV-A(320–390 nm)、UV-B(280–320 nm)和UV-C(小于280 nm)。臭氧层对紫外线的吸收因波长不同而有差别,对波长为360、320和280 nm的光波吸收系数分别为 1×10^3 、1和 10^2 。波长短,能量高的UV-C,几乎全部被臭氧层吸收。UV-A则可以全部通过臭氧层但对植物和人不构成伤害。然而,对生物构成危害的UV-B只部分被臭氧层吸收,有相当部分能到达地表。所以,臭氧层破坏后所产生的最直接的影响,就是使到达地表的UV-B辐射增强。

UV-B辐射增强对植物的光合作用、形态建成、生长发育、生物量、经济产量以及种群结构、生物多样性等方面均有广泛的影响^[3]。

1.1 植物对增强的UV-B的响应

植物在漫长的进化过程中,已经对自然条件下的UV-B辐射有了不同程度的适应性,但增强的UV-B辐射仍会对植物构成威胁。UV-B对植物的伤害作用与PAR(Photosynthetic active radiation, 光合作用活性辐射)水平有关,在自然光照条件下,UV-B的伤害作用可被抵消或减轻。UV-B对植物的伤害存在一个PAR阈值,在此阈值以上,UV-B的伤害作用明显加重,而低于这一阈值,PAR和UV-A可以减轻UV-B的伤害^[4]。因此,当我们讨论UV-B辐射对植物吸收和利用光能的影响时,必须考虑存在着PAR的可能作用。

UV-B对植物光合作用的主要作用部位被认为是在PSII^[5]。PSII是类囊体膜上色素蛋白质复合体,催化水的裂解,释放氧,并向PSI提供电子。Renger等^[6]的研究表明UV-B对PSII的原初作用部位是水裂解酶系统,并且认为这可能与UV-B引起的D₁/D₂蛋白质结构改变有关。Vass等^[5]发现在UV-B作用下,氧的释放被迅速抑制,可变荧光迅速下降,反应中心D₁蛋白降解。D₁蛋白降解是在氧的释放受到抑制之后出现,说明UV-B使PSII在电子供体侧和受体侧的活性均受到抑制。他们还提出UV-B对PSII的伤害可分为两个阶段,首先是从Mn原子簇Tyr-Z⁺的电子传递被抑制,然后是PSII完全失活,包括Tyr-Z, Tyr-D和D₁蛋白等。D₁蛋白的周转是光抑制作用下光合调节的特征之一,当蛋白质合成被抑制剂所阻断或D₁蛋白在光抑制下的降解速度与合成速度相当时,D₁蛋白的降解就变得更显著了。D₁蛋白在过量的PAR和增强UV-B的作用下均可发生降解,从而降低了D₁多肽周转活性^[7]。伴随D₁蛋白降解而出现的是光合作用放氧能力下降,这种下调和伤害被认为是UV-B抑制光合作用的主要原因之一^[8,9]。

增强UV-B辐射还会使植物体内的酶系统活性发生变化。增强UV-B对植物的伤害可能与

活性氧的产生有关。水稻和黄瓜经增强 UV-B 照射, 叶片中活性氧产生增加, SOD 活性也随之提高^[10]; 经同样的处理, 大麦叶的 CAT(过氧化氢酶)和 APX(过氧化物酶)活性也有提高^[11], 而拟南芥菜的 CAT 活性没有明显变化, 但 APX 活性却提高^[12]; 受增强 UV-B 照射的菠菜, SOD(超氧化物歧化酶)活性大幅度上升, 但 CAT 活性仅略有增加。唐旭东等^[13]的研究表明, 增强 UV-B 促进蚕豆叶片微粒体膜脂氧合酶(LOX)活性先上升, 而后下降。可见, UV-B 对酶系统的影响是多方面的, UV-B 促进活性氧的产生, 而活性氧的增加又启动了有关基因的转录^[14]。Willekins 等^[15]报道 UV-B 的作用影响到 CAT 转录的表达, 使 *cat1* 受到抑制, 而 *cat2* 和 *cat3* 受到促进。

DNA、蛋白质和生物膜等都对 UV-B 的作用敏感^[16]。DNA 分子在 UV-B 波段有强烈的吸收, 从而诱发 DNA 分子产生嘧啶二聚体使 RNA 和 DNA 的聚合酶不能识别, 阻断了 DNA 复制和基因转录^[17]。DNA 损伤后有多种修复机制, 一是光修复, 二是暗修复(又称切除修复), 另外还可以通过重组修复。光修复是消除 UV-B 引起的 DNA 损伤的主要机制^[18], 例如, 缺失光修复功能的拟南芥菜(*Arabidopsis thaliana*)突变体表现出对 UV-B 十分敏感。

增强 UV-B 辐射对植物叶、茎形态、生长发育、生物量、色素含量、树冠(canopy)形态等的影响属于间接作用。植物叶片经 UV-B 照射后常可见叶绿素含量下降^[19]。由于增强 UV-B 抑制了光合作用, 因而对植物的生长发育产生影响。UV-B 使玉米干重降低, 叶面积变小、穗长减短^[20]。Deckmyn 和 Impens^[21]对扁穗雀麦(*Bromus catharticus*)的研究表明, 生殖生长期比营养生长期对 UV-B 更敏感。但也有实验认为在大田栽培中, 增强 UV-B 对水稻的生长和产量没有明显影响^[22]。Ros 和 Tevini^[23]指出, 增强 UV-B 辐射引起的植物形态上的变化可能与生长素(IAA)的代谢有关, 因为 UV-B 影响了 IAA 的光氧化。

增强 UV-B 辐射还有一个值得注意的潜在影响, 在一个由多种植物混合的生态系统中, 由于各种植物在增强 UV-B 的作用下产生的形态学上的变化不同, 从而会改变种间的竞争平衡。例如, 单子叶植物和双子叶植物的叶片长度, 茎节间长度和侧枝数量对增强 UV-B 辐射的响应是不一样的, 这将会改变整个树冠的结构, 使原来生态系统的平衡受到干扰。

1.2 增强 UV-B 与其它环境因子(矿质营养、水分、重金属、温度和 CO₂ 浓度)的相互作用

植物对 UV-B 的响应与矿质营养有关。在氮源供应充足时, 黄瓜对 UV-B 的敏感性提高。高氮条件下(10 mol m⁻³), UV-B 照射使叶面积减少 20%, 株高降低 28%, 总生物量积累减少 20%; 在低氮水平下, 上述指标则没有明显变化, 而且叶片中 UV-B 吸收化合物含量明显增加^[24]。大豆在磷素缺乏时对 UV-B 辐射敏感性也降低^[25]。

UV-B 的作用与水分供应状况也有关系。水分胁迫掩盖或降低了 UV-B 对植物的伤害作用, 但是, 抗旱性强的作物(小麦)比抗旱性弱的作物(蚕豆)对 UV-B 有更强的防御能力^[26]。光合作用仅在水分供应良好的条件下被 UV-B 抑制, 而干旱时则没有抑制作用或抑制作用不明显。Teramura 等^[27]对大豆进行了六年田间栽培实验, 在雨量充足的四年中, 增强 UV-B 使大豆减产, 而在较干旱的两年中, 产量没受影响。

重金属(Cu 和 Pb)与 UV-B 的相互作用影响到蓝藻(*Anabaena doliolum*)的氮磷代谢^[28]。UV-B 和重金属(Cu 和 Pb)使蓝藻对 NH₄⁺、PO₄³⁻和尿素的吸收减少, 使固氮酶、谷氨酰胺合成

酶、脲酶、碱性磷酸酶和 ATP 酶的活性降低, 其影响程度均比单一因子作用时高。

Nedunchezian 和 Kulandaivelu^[29]研究了在不同温度(10℃, 20℃, 30℃, 40℃)下, UV-B 对豇豆(*Vigna unguiculata*)的作用。在 30℃ 下, UV-B 显著地延缓了茎秆伸长与叶片伸展, 降低叶片鲜重、干重和叶绿素含量, 而在 20℃ 与 40℃ 下则仅有轻微变化。在 10℃ 下, UV-B 处理组比对照组叶绿素含量增加了两倍。这种变化的详细机理有待于进一步阐明。

由于人类的生产和生活活动导致的环境恶化, 使大气 CO₂ 浓度持续增加。Teramura 等^[27]研究了在加富 CO₂ 与增强 UV-B 辐射作用下, 小麦、水稻、大豆三种作物的响应, 发现在加富 CO₂ 条件下这三种作物的种子产量和总生物量均有增加, 若结合考虑增强 UV-B 辐射的影响时, 在水稻和小麦中这两个指标并不见增加, 仅在大豆中有增加。可见植物对 UV-B 和 CO₂ 共同作用的响应, 与其种属特性有关。Rozema 等^[30]发现有些植物, 如野麦(*Elymus athericus*) 在高 CO₂ 下 UV-B 对生长的抑制作用比在自然 CO₂ 浓度下有所减轻, 而有些植物则没有明显的减轻作用, 这可能除了其种属特异性之外, 也与 CO₂ 与 UV-B 对植物有不同的作用位点与对代谢活动有不同影响所致。

1.3 植物对增强的 UV-B 辐射的防御

增强 UV-B 使被子植物叶片栅栏薄壁组织变厚, 使针叶植物下表皮组织细胞层数增加^[31]。叶片组织加厚是植物防御 UV-B 伤害的一种适应, 可以降低到达组织内部的辐射量。

有很多试验证明, 植物防御 UV-B 伤害的重要反应机制之一是增加叶片内 UV-B 吸收化合物含量, 如类黄酮等含量的增加^[32]。类黄酮可由强的绿光、黄光或红光通过光敏色素诱导产生。查尔酮合成酶是类黄酮生物学合成途径系统中的关键酶, 单独的红光或蓝光, 都可以诱导查尔酮合成酶 mRNA 积累。当与 UV-B 结合, 这种诱导作用会显著增强^[33]。高水平的可见光与 UV-A 同样可以促进类黄酮的合成。因此, 在高 PAR 下, 植物对 UV-B 有更强的光保护效果。即使中等水平的 PAR(750 μmol m⁻²s⁻¹) 也可使叶片类黄酮含量增加和叶片加厚^[32]。

UV-B 吸收化合物可以减少到达叶片组织内部 UV-B 辐射的量^[34]。Robberecht 和 Caldwell^[35]研究了 25 种植物, 发现有半数以上在自然条件下, 其叶片表皮的 UV-B 透过率不足 10%, 因此可以吸收 95%–99% 的 UV-B 辐射。大多数植物对光有选择性过滤的能力, 使它们在自然 UV-B 辐射条件下不致发生显著的光合作用下降和生物大分子破坏。UV-B 吸收化合物的积累是植物减轻或防止 UV-B 伤害的主要防护机制。如果类黄酮合成受到抑制或是因产生突变而无法合成类黄酮^[36], 植物将变得对 UV-B 高度敏感。

林植芳等^[37]研究了 57 种亚热带植物叶片 UV-B 吸收化合物的积累, 发现以单位面积为基数表示的 UV-B 吸收化合物的吸收率, 以乔木为最大, 其次为灌木, 最小为草本; 阳生植物大于阴生植物。污染区附近生长的植物叶片 UV-B 吸收化合物的吸收率呈现增高与降低两种变化类型。说明 UV-B 吸收化合物的积累受植物基因型、生活型、生态型的控制和环境因子的调节。

从上可看出, 植物所处的环境是复杂的, 其生长发育是多种因素共同作用的结果。因此, UV-B 对植物的影响与其本身对 UV-B 的敏感性有关, 也与其他环境因素有关。环境条件又因季节、年度不同而变化, 因此, UV-B 对植物的作用也会随年度变化而变化^[27]。在强 UV-B 辐射地区, 如赤道附近和热带地区, 植物叶片表皮对 UV-B 的平均透过率不足 2%, 而在高纬度

地区, 则超过 5%^[38]。植物对 UV-B 的适应性也与海拔高度有关, Pukacki^[39] 发现来源于高海拔地区的云杉比低海拔地区的对 UV-B 有更强的耐受性, 一般说来, 低纬度、高海拔地区的植物比高纬度、低海拔地区的植物对 UV-B 有更强的适应机制。

2 SO₂ 对植物的影响

世界卫生组织把空气中存在的一些如 SO₂、NO_x、O₃、碳氢化合物等物质, 以及由它们转化而成的衍生物, 当它们的浓度和作用时间达到足以引起植物、动物和人类的伤害或造成建筑物等物品破坏时, 称之为大气污染。对植物影响较大和较普遍存在的大气污染物有硫氧化物、氮氧化物、臭氧、氟化物等有害气体, 以及烟尘、粉尘等颗粒物。SO₂ 是我国当前最主要的大气污染物之一^[40]。

存在于大气中的 SO₂ 通过气相或液相反应生成硫酸, 然后和一部分氮氧化物生成硝酸和亚硝酸, 使雨水的 pH 值小于 5.6, 这种酸性的降雨称为酸雨。酸雨落到地球表面, 会对生态环境造成严重损害, 酸雨已成为目前最引人注目的世界环境问题之一。我国酸雨中硝酸含量不及硫酸的十分之一, 因此, 我国酸雨主要是由大气中的硫酸造成的^[40]。

硫是植物必需元素, 植物吸收硫以生成重要的化合物如辅酶 A、硫辛酸、生物素、蛋白质中的胱氨酸、半胱氨酸、蛋氨酸和谷胱甘肽等。植物主要利用硫酸盐, 如 CuSO₄、MgSO₄ 和 K₂SO₄ 中的硫, 它们大多数通过根系从土壤中吸收, 也有一部分来自空气中的硫。因此, 低浓度 SO₂ 促进植物生长, 特别是土壤中硫不足时, 但是大气中的含硫量如超过了植物可以利用的量时, 硫就会在植物中积累起来, 达到一定的水平后对植物造成毒害^[41]。

在大气中的 SO₂ 主要是通过气孔进入叶肉细胞, 在叶肉细胞中, SO₂ 溶于水, 产生水合作用^[41]: $\text{SO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{SO}_3 \rightarrow \text{HSO}_3^- + \text{H}^+$, $\text{HSO}_3^- \rightarrow \text{SO}_3^{2-} + \text{H}^+$

形成的硫酸、亚硫酸、亚硫酸盐对植物有毒害作用, 据估计其毒性比硫酸盐大 30 倍。它们的毒性可以通过氧化或还原反应而解除, 还原反应的一级产物是 H₂S、半胱氨酸, 次级产物是谷胱甘肽和含还原硫的蛋白质, 通过释放硫化氢可以清除多余的硫。还原产物主要是有机硫, 氧化产物主要是硫酸, 因而增加了质子和硫酸根浓度, 它们能在液泡中积累^[42]。

如果大气中 SO₂ 浓度过高, 超过植物能忍受的临界值, 就使植物受到伤害, 这个临界值称为伤害阈值。不同的植物由于本身的代谢特性、暴露条件(环境因素、生长发育条件)和污染物的剂量(浓度 × 时间)等不同, 伤害阈值是不一样的。一般来说, 不同种植物、同种不同品种, 在特定条件下, 都有其不同的伤害阈值。据报道, SO₂ 对植物长期性伤害阈值的范围在 25 μg m⁻³ 到 150 μg m⁻³ 之间^[40]。

植物受到伤害以后, 形态上会出现的伤害症状, 如叶片萎蔫, 失去原有的光泽, 出现水渍斑、失绿斑、坏死斑。伤斑多出现在叶脉之间, 成点状或块状, 在单子叶植物中也有成条状的, 但叶脉一般不受伤害。受害严重的叶子会萎蔫下垂或皱缩, 经风吹日晒后失水干枯或脱落。

SO₂ 对植物的伤害程度取决于能否通过气孔进入植物体内或者通过气孔进入植物体内的量, 因此, 暴露于 SO₂ 中时, 凡有利于气孔开放的条件, 都容易使植物受害。如果供水缺乏使气孔关闭, 就会使植物免受伤害。另外, 幼嫩而完全展开的叶片容易首先受 SO₂ 的伤害, 而老叶和未伸展的幼叶则影响较小。

SO₂广泛地影响到植物的光合作用,表现在从不可见的生理生化变化,如叶绿体膨胀^[43],酶活性的抑制^[44],到可见的色素破坏等。熏气使两种地衣(*Evernia prunastri*和*Ramalina farinacea*)光合速率下降,PSII电子传递活性降低^[45]。Shimazaki等^[46,47]发现SO₂熏气后菠菜叶绿体PSII受到伤害,这种伤害在可见症状出现之前就已经发生了。至于SO₂对光合器官的确切的原初作用位点尚无定论。

Tanaka和Sugahara^[48]的研究发现,SO₂对植物的毒性与活性氧的产生有关,SO₃²⁻氧化为SO₄²⁻主要是光照下在叶绿体中产生的O₂⁻启动的。在氧化过程中又产生了大量活性氧如·OH, O₂⁻, H₂O₂等^[49],它们对细胞有毒害作用。

植物防御SO₂的伤害有多种途径。一是限制气态污染物进入组织,这与叶片的气孔控制,形态结构和细胞的特性有关;二是污染物进入组织细胞后诱导植物的抗性。植物抗性大小除了取决于本身的遗传特性外,还取决于污染物在体内的毒性程度,而毒性程度是与在细胞内产生的一系列的生理生化变化有关。植物受害后恢复能力的强弱也是其抗性强弱的另一个主要因素。

3 展望

增强UV-B辐照和SO₂污染引起对生物生命活动的干扰,是一个长期存在的环境问题。随着都市化的进程这一问题会日趋严重。由人为因素引起的环境变异对物种造成的危害远远大于其他胁迫造成危害的总和。这种环境压力使物种的数量和多样性受到威胁。研究单一和复合胁迫因子对植物的作用以及建立物种抗逆性筛选模式、生物多样性破坏的评估,仍是我们今后在环境生理学,生理生态学方面的一个重要的研究领域。

参考文献:

- [1] Anderson J C, Toohey D W, Brune W H. Free radicals within Antarctic vortex: the note of CFC's in Antarctic ozone lose [J]. Science, 1991, 251:39-46.
- [2] Moina M J, Rowland F S. Stratosphere sink for chlorofluoromethanes, chlorine atom catalyzed destruction of ozone [J]. Nature, 1974, 249:810-812.
- [3] Teramura A H, Sullivan J H. Effects of UV-B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants [J]. Photosyn Res, 1994, 39:463-473.
- [4] Caldwell M M, Robberecht R, Flint S D. Internal filters prospects for UV-acclimation in high plants [J]. Physiol Plant, 1983, 58:445-450.
- [5] Vass I, Sass L, Spetea C, et al. UV-B-induced inhibition of photosystem II electron transport studied by EPR and Chlorophyll fluorescence. Impairment of donor and acceptor side component [J]. Biochem, 1996, 35:8964-8973.
- [6] Renger G, Volker M, Eckert H J, et al. On the mechanism of photosystem II deterioration by UV-B irradiation [J]. Photochem Photobiol, 1989, 49(1):97-105.
- [7] Greenberg B M, Gaba V, Canaani O, et al. Separate photosensitizer mediate degradation of the 32-KD photosystem II reaction center protein in the visible and UV spectral regions [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1989, 86:6617-6620.
- [8] Kuhlemier C. Transcriptional and post-transcriptional regulation of gene expression in plants [J]. Plant Mol Biol, 1992, 19:1-14.
- [9] Jordan B R, James D C, Strid A, et al. Changes in mRNA level and polypeptide subunits of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase in response to supplementary ultraviolet-B radiation [J]. Plant Cell Environ, 1992, 15:91-98.
- [10] Kim H Y, Kobayashi K, Nouchi I, et al. Differential influences of UV-B radiation on antioxidant related enzymes between rice (*Oryza sativa* L.) and cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves [J]. Environ Sci, 1996, 9:55-63.
- [11] Mazza C A, Battista D, Zima A M, et al. The effects of solar ultraviolet-B radiation on the growth and yield of

- barley are accompanied by increased DNA damage and antioxidant responses [J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22:61–70.
- [12] Rao M V, Paliyath G, Ormrod D P. Ultraviolet-B and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Physiol*, 1996, 110:125–136.
- [13] 唐旭东, 安黎哲, 王勋陵. 增强 UV-B 辐射对蚕豆叶片微体膜一些性质的影响 [J]. *植物生理学报*, 1998, 24(2): 171–176.
- [14] Green R, Fluhr R. UV-B-induced PR-1 accumulation is mediated by active oxygen species [J]. *Plant Cell*, 1995, 7: 203–212.
- [15] Willekins H, Camp W V, Montagu M V, et al. Ozone, sulfur dioxide and ultraviolet-B have similar effects on mRNA accumulation of antioxidant gene in *Nicotiana plumbaginifolia* L. [J]. *Plant Physiol*, 1994, 106:1007–1014.
- [16] Jansen M A, Gaba V, Greenburg B. Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation [J]. *Trends Plant Sci*, 1998, 3:131–135.
- [17] Britt A B. DNA damage and repair in plants [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1996, 47:75–100.
- [18] Fiscus E C, Booker F L. Is increased UV-B a threat to crop photosynthesis and productivity? [J]. *Photosyn Res*, 1995, 43:81–92.
- [19] Strid A, Chow W S, Anderson J M. Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on photosynthesis in *Pisum sativum* [J]. *Biochem Biophys Acta*, 1990, 1020:260–268.
- [20] Correia C M, Areal E L V, Torres-Pereira M S. Intraspecific variation in sensitivity to ultraviolet-B radiation in maize grown under field conditions I. Growth and morphological aspects [J]. *Field Crop Res*, 1998, 59(2):81–89.
- [21] Deckmyn G, Impens I. Effects of solar UV-B radiation on vegetative and generative growth of *Bromus catharticus* [J]. *Environ Exp Bot*, 1998, 40:179–185.
- [22] Kim H Y, Kobayashi K, Nouchi I, et al. Enhanced UV-B radiation has little effect on growth, Vc values and pigments of pot grown rice (*Oryza sativa*) in the field [J]. *Physiol Plant*, 1996, 96:1–5.
- [23] Ros J, Tevini M. Interaction of UV radiation and IAA during growth of seedlings and hypocotyl segment of sunflower [J]. *J Plant Physiol*, 1995, 146:295–302.
- [24] Hunt J E, McNeil D L. Nitrogen status affects UV-B sensitivity of cucumber [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1998, 25: 79–86.
- [25] Murali N S, Teramura A H. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean. VII. Biomass and concentration and uptake of nutrients at varying P supply [J]. *J Plant Nutr*, 1985, 8:177–192.
- [26] Al-oudat M, Baydoun S A, Mohammach H. Effects of enhanced UV-B on growth and yield of two Syrian crop wheat (*Triticum durum* var. *horani*) and broad beans (*Vicia faba*) under field condition [J]. *Environ Exp Bot*, 1998, 40: 11–16.
- [27] Teramura A H, Sullivan H, Lydon J. The effectiveness of UV-B radiation in altering soybean yield: A six years field study [J]. *Physiol Plant*, 1990, 80:5–11.
- [28] Rai L C, Tyagi B, Rai D K, et al. Interactive effects of UV-B and heavy metals (Cu and Pb) on nitrogen and phosphorus metabolism of a N₂-fixing cyanobacterium *Anabaena doliolum* [J]. *Environ Exp Bot*, 1998, 39:221–231.
- [29] Nedunchezian N, Kulandaivelu G. Effects of ultraviolet-B enhanced radiation and temperature on growth and photochemical activities in *Vigna unguiculata* [J]. *Biol Plant*, 1996, 38(2):205–214.
- [30] Rozema J, Lenssen G M, Staij J W M, et al. Effects of UV-B radiation on terrestrial plants and ecosystem: interaction with CO₂ enrichment [J]. *Plant Ecol*, 1997, 128:182–191.
- [31] Nagel L M, Bassman J H, Edwards G E, et al. Leaf anatomical changes in *Populus trichocarpa*, *Quercus rubra*, *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* exposed to enhanced ultraviolet-B radiation [J]. *Physiol Plant*, 1998, 104: 385–396.
- [32] Cen Y, Bornman J F. The response of bean plants to UV-B radiation under different irradiance of background visible light [J]. *J Exp Bot*, 1990, 41:1489–1495.
- [33] Ohl S, Hahlbrock K, Schafer E. A stable blue light derived signal modulates ultraviolet-light induced activation of the chalcone-synthase gene in cultured barley cell [J]. *Planta*, 1989, 177:228–236.
- [34] Ruhland C T, Day T A. Changes in UV-B radiation screening effectiveness with leaf age in *Rhododendron maximum* [J]. *Plant Cell Environ*, 1996, 19:740–746.

- [35] Robberecht R, Caldwell M M. Protective mechanisms and acclimation to solar ultraviolet-B radiation in *Oenothera stricta* [J]. *Plant Cell Environ*, 1983, 6:477-485.
- [36] Li J, Qu L, Raba R, et al. *Arabidopsis* flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation [J]. *Plant cell*, 1993, 5:171-179.
- [37] 林植芳, 林桂珠, 彭长连. 亚热带植物叶片 UV-B 吸收化合物的积累 [J]. *生态学报*, 1998, 18(1):90-95.
- [38] Robberecht R, Caldwell M M. Leaf ultraviolet optical properties along a latitudinal gradient in the arctic-alpine life zone [J]. *Ecology*, 1978, 61(3):612-619.
- [39] Pukacki P, Modrzynski J. The influence of ultraviolet-B radiation on the growth, pigment production and chlorophyll fluorescence of Norway spruce seedlings [J]. *Acta Physiol Plant*, 1998, 20(3):245-250.
- [40] 曹洪法, 刘厚田, 舒俭民. 植物对 SO₂ 污染的反应 [J]. *环境科学*, 1985, 6(6):59-66.
- [41] 谭常. 植物对 SO₂ 的反应和抗性的研究 [J]. *环境科学学报*, 1981, 1(3):25-27.
- [42] 余叔文, 刘愚, 李振国. SO₂ 对植物的伤害机理研究 [J]. *科学通报*, 1980, 24:1145-1147.
- [43] Pechak D G, Noble R D, Dochinger L. Ozone and sulfur dioxide effects on the ultrastructure of the chloroplasts of hybrid poplar leaves [J]. *Bull Environ Contam Toxicol*, 1986, 36:421-428.
- [44] Beauregard M. Involvement of sulfite and sulfate anions in the SO₂ induced inhibition of the oxygen evolving enzyme photosystem II in chloroplasts: A review [J]. *Environ Exp Bot*, 1991, 31:11-21.
- [45] Deltoro V I, Gimeno C, Calatayud A, et al. Effects SO₂ fumigation on photosynthetic CO₂ gas exchange, chlorophyll a fluorescence emission and antioxidant enzymes in the lichens *Evernia prunastri* and *Ramalina farinacea* [J]. *Physiol Plant*, 1999, 105:648-654.
- [46] Shimazaki K, Sugahara K. Specific inhibition of photosystem II activity in chloroplasts by fumigation of spinach leaves with SO₂ [J]. *Plant Cell Physiol*, 1979, 20:947-955.
- [47] Shimazaki K, Sakaki T, Kondo N, et al. Active oxygen participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO₂-fumigated leaves of spinach [J]. *Plant Cell Physiol*, 1980, 21:1193-1204.
- [48] Tanaka K, Sugahara K. Role of superoxide dismutase in defence against SO₂ toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO₂ fumigation [J]. *Plant Cell Physiol*, 1980, 21:601-611.
- [49] 钱永常, 余叔文. 大豆对 SO₂ 的适应性反应 [J]. *植物生理学报*, 1991, 17(3):232-238.