

大气臭氧层减薄、地表紫外辐射增强与植物的响应<sup>\*</sup>

李 元 祖艳群 王勋陵

(云南农业大学环境科学系 昆明 650201) (兰州大学生物系 兰州 730000)

PLANT RESPONSES TO ATMOSPHERE OZONE  
DEPLETION, ULTRAVIOLET-B RADIATION  
INCREASE REACHING THE EARTH'S SURFACE

Li Yuan Zu Yanqun Wang Xunling

(Department of Environmental Science, Yunnan Agricultural University Kunming 650201) (Department of Biology, Lanzhou University Lanzhou 730000)

关键词 臭氧层减薄, 紫外辐射增强, 植物响应

Key words Ozone depletion, Ultraviolet-B increase, Plant responses

中图分类号: X503.23 文献标识码: A 文章编号: 1000-470X (2000) 05-0426-05

臭氧层减薄、温室效应和酸雨是人类面临的全球性环境问题, 并受到了广泛的重视。本文主要论述大气臭氧层减薄引起的地表紫外辐射增强, 以及对植物的影响。

1 大气臭氧层减薄与地表紫外辐射增强

大气臭氧层能吸收强烈的太阳紫外辐射, 使地球生物得以正常生长, 从而成为地球生命的有效保护层。二十多年前, 人们注意到平流层臭氧衰减<sup>[1]</sup>, 近十年全球臭氧层平均减少了 2%~ 3%, 并且还在加剧。臭氧层快速减薄已经通过卫星得到证实, 最明显的减薄发生在南极大陆上空, 在春季, 衰减率高达 71%<sup>[2]</sup>。过去十年我国北京香河和昆明两个监测站的监测结果表明, 臭氧总量呈降低趋势<sup>[2]</sup>, 分别降低了 5% 和 3%<sup>[3]</sup>。据估计, 如不加任何控制, 发展到 2075 年臭氧层将减少 40%。一个严重的后果就是到达地表的紫外辐射显著增加。

地表紫外辐射能量占太阳总辐射能的 3%~ 5%。紫外辐射的波长范围为 200~ 400 nm, 根据其生物效应分为短波紫外辐射(UV-C, 200~ 280 nm), 中波紫外辐射(UV-B, 280~ 320 nm)和长波紫外辐射(UV-A, 320~ 400 nm)。UV-C 对生物有强烈影响, 但它在平流层中基本上被臭氧分子全部吸收而不能到达地面。UV-A 可促进植物生长, 一般情况下无杀伤作用, 它很少被臭氧吸收。从生态学角度分析, UV-B 是非常重要的。臭氧能部分吸收 UV-B, 其吸收程度随波长不同而异, 波长越短, 吸收量越大<sup>[4]</sup>。

收稿日: 1999-03-20, 修回日: 2000-07-30。第一作者: 男, 1963 年 4 月生, 博士, 在研博士后, 副教授, 主要从事环境生态和生态农业研究, 在国内外发表论文近 30 篇, 获省、部级科技进步奖两项。

<sup>\*</sup> 国家自然科学基金资助项目(39760021)。

平流层臭氧衰减导致更强的具有生物学效应的UV-B辐射到达地表已被证实<sup>[5]</sup>。在300 nm处, 臭氧层减薄将导致光谱辐射倍增。卫星资料表明, 在1979~1993年, 南北半球的中高纬度地区都有显著的UV-B辐射增加。根据1981~1989年在瑞士阿尔卑斯山的测量, UV-B辐射每年增加1%。80年代后期与1980年相比, 东京的UV-B辐射增加了30%。在多伦多, 1989~1993年间, 300 nm附近的辐射, 在冬季每年增加35%, 而夏季每年增加7%<sup>[5]</sup>。我国北京1980~1989年及昆明1980~1990年的观察也表明UV-B辐射与臭氧含量有相反的变化趋势, 总体上是臭氧含量降低, UV-B辐射增加<sup>[4]</sup>。最近的数学模型预测, 在未来几年UV-B辐射将进一步增加, 并在本世纪末达到峰值, 这是与平流层氯氟烃含量出现峰值及相应的臭氧耗损相联系的<sup>[6]</sup>。Madronich等(1995)<sup>[6]</sup>报道了辐射放大因子(RAF), 定义为:

$$\Delta E/E = -RAF(\Delta O_3/O_3) \text{ (百分率)}$$

式中 $\Delta O_3/O_3$ 是柱臭氧量变化的百分率,  $\Delta E/E$ 是加权UV-B辐射相应增加的百分率。RAF给出了与 $O_3$ 减少对应的有效辐射增加。通常, 这两者之间的关系是十分复杂的, 受诸多因素的影响, 并不成线性关系。上述百分率公式适用于臭氧变化小的情况, 在臭氧变化大时, 更精确的关系式为:

$$E_2/E_1 = [(\Delta O_3)_1/(O_3)_2]^{RAF} \text{ (幂律)}$$

式中 $E_1$ 和 $E_2$ 分别是对应柱臭氧量 $(\Delta O_3)_1$ 和 $(O_3)_2$ 的加权UV-B辐照度。研究表明, RAF值通常在1~3左右。不少学者用生物作用光谱来评价紫外线生物辐射效应的权重因子, 确定紫外线生物有效辐射(UVB<sub>BE</sub>), 最典型的是Caldwell(1971)报道的公式, 目前仍在沿用<sup>[7]</sup>。

## 2 增强的UV-B辐射对植物的影响

20世纪70年代以来, UV-B辐射对高等植物的影响成为重要的研究课题。已有约350篇论文问世, 但主要涉及实验室和温室条件下的草本农作物, 有关森林和其它非农作物方面的工作仍然很少。尽管不同植物种对UV-B辐射的敏感性有明显的差异<sup>[8]</sup>, 但通过UV-B辐射对植物生长发育、形态结构、生理生化、UV-B吸收物质、基因表达、生物量和产量等多方面的影响的研究<sup>[8~11]</sup>, 发现DNA、膜系统和光合器官是UV-B辐射伤害植物的关键靶<sup>[12]</sup>。这里主要论述UV-B辐射对植物形态、生物量和农作物产量的影响, 以及植物对UV-B辐射响应的种间、种内差异。

### 2.1 增强的UV-B辐射对植物形态的影响

叶片是对环境胁迫最敏感的植物器官。Biggs等(1978)在温室中研究了70多种作物品种, 发现60%以上的作物在UV-B辐射下叶面积减小, 以豆类最敏感, 小麦、燕麦和大麦具有抗性<sup>[13]</sup>。在最近的温室研究中, 已经观察到UV-B辐射降低小麦、水稻、玉米的叶面积<sup>[14~19]</sup>。在大田中, UV-B辐射也降低枫香、小麦和大豆的叶面积<sup>[10, 20, 21]</sup>。在敏感的植物中, 叶展开缩小60%~70%。这种较大的叶面积降低在低PAR(光合有效辐射)时更为有效<sup>[22]</sup>。在温室中, 豇豆和芥子的叶面积降低最明显, 但它们在大田中最具抗性。在大田条件下, 中等强度的UV-B辐射增加叶展开, 土豆为70%, 芥子为30%, 而玉米、豇豆和水稻则不受影响。这表明, 在温室和大田条件下, 叶面积对UV-B辐射的响应是有差别的。在温室中, 叶面积对UV-B辐射的响应通常较大。一些很敏感的植物, 如南瓜和黄瓜, 即使在中等UV-B和高PAR下, 也减少叶面积, 表明它们在自然条件下的敏感性。

Biggs等(1981)报道了暴露于UV-B辐射下的大豆植株, SLW(比叶重)增加<sup>[23]</sup>。但在大田条件下, 大豆SLW却不受影响<sup>[21]</sup>。高UV-B辐射增加枫香的SLW<sup>[20]</sup>。Teramura等(1991)报道UV-B辐射处理16个水稻品种后, 8个的SLW增加, 3个降低, 4个不变<sup>[17]</sup>。在副极地石楠灌丛中, 增强的UV-B辐射导致常绿越桔叶片增厚, 而欧洲越桔和笃斯越桔叶片变薄<sup>[24]</sup>。一般认为, 植物可通过提高它的SLW来适应UV-B辐射, 这样, 叶组织的上层可作为解剖学上的屏障或过滤层来减少UV-B进入敏感的深层区域。增加SLW可能是由于叶片增厚<sup>[21]</sup>或叶片淀粉含量增加<sup>[25]</sup>。然而, 仅用SLW来作为保护植物免遭UV-B辐射影响的指标是不足的, 特别是不能用作UV-B辐射胁迫的特征性指标<sup>[8]</sup>。

株高降低已经作为衡量植物对UV-B辐射敏感性的一个指标<sup>[13]</sup>。正如在大豆和小麦的研究中观察

到的一样,株高降低在高 UV-B 辐射和低 PAR 辐射下被加剧<sup>[8]</sup>。UV-B 辐射还能抑制番茄下胚轴的伸长。Biggs 等(1978)报道 UV-B 辐射降低玉米高度,而在同一个实验中,水稻高度不受影响,南瓜高度略微增加<sup>[13]</sup>。在 UV-B 辐射下,中欧和南欧的 8 个玉米品种也表现出株高降低<sup>[19]</sup>,在菲律宾的实验中,188 个水稻品种中,143 个的高度显著降低<sup>[18]</sup>;另外,16 个水稻品种中有 12 个品种的株高被轻微降低<sup>[17]</sup>。Sullivan 等(1990)报道在正常和干旱条件下,UV-B 辐射均降低了大豆株高<sup>[21]</sup>。尽管 Teramura(1980)指出 UV-B 辐射对小麦株高没有一致的影响<sup>[14]</sup>,但 UV-B 辐射降低小麦株高也有报道<sup>[10, 15, 16, 26]</sup>。总之,UV-B 辐射会导致植物株高降低<sup>[24]</sup>。在大豆中已经观察到,株高降低主要是节间缩短而不是节数减少,说明 UV-B 辐射并不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<sup>[8]</sup>,诸如植物激素代谢改变和细胞分裂减慢<sup>[26]</sup>。

## 2.2 增强的 UV-B 辐射对植物生物量积累的影响

植物总生物量积累(干重)是衡量 UV-B 辐射对植物生长影响的一个很好的指标。总生物量代表所有生理、生化和生长因子的长期响应的完整性。而且,即使 UV-B 对形态过程中很微妙的影响也会积累起来,并造成对生物量的显著影响。这方面已有大量的研究,近年来的报道包括在正常水分和干旱条件下,UV-B 辐射降低大豆生物量<sup>[14, 27]</sup>。UV-B 降低中欧和南欧 8 个玉米品种,特别是幼苗的生物量<sup>[19]</sup>。16 个水稻品种中的 12 个品种<sup>[17]</sup>以及 188 个水稻品种中的多数品种<sup>[18]</sup>的生物量被 UV-B 辐射降低。UV-B 辐射降低小麦生物量<sup>[8, 10, 11, 14-16]</sup>,以及增加或不改变生物量<sup>[8, 27]</sup>均有报道。在木本植物中,用松科植物作过试验,发现 UV-B 辐射导致生物量降低。总之,植物总干重常常由于 UV-B 辐射而显著减少,而且这种减少在低 PAR 下常被放大<sup>[14, 28]</sup>。其原因可能是 UV-B 引起植物激素代谢改变,影响细胞分裂和细胞伸长,导致生长速率降低<sup>[26]</sup>。另外,UV-B 辐射还改变植物的干物质分配。在双子叶植物中,较多的干物质分配到叶(尽管叶面积降低),而较少进入茎和根。比如大豆、豌豆、蚕豆和黄瓜等,干叶物质比例增加可能是 SLW 增加的结果。在单子叶植物中,这种变化不是如此明显<sup>[8]</sup>。与生物量积累的响应类似,在低 PAR 下,生物量分配的改变更加明显。当然,在大田条件下,UV-B 辐射降低多种作物生物量也已观察到<sup>[10, 11, 13, 16]</sup>,这些降低特别类似于在培养室中观察到的趋势。

## 2.3 增强的 UV-B 辐射对农作物产量的影响

农作物产量是最值得注意的,它是我们评估臭氧衰减影响的关键因素,但令人吃惊的是,由于早期的实验都是在生长室和温室中进行的,多为苗期研究,因此,这方面的资料很少。Hart 等(1975)研究了 10 种作物,仅胡椒产量受 UV-B 辐射影响<sup>[29]</sup>。Ambler 等(1978)测试了 8 种作物,仅在花茎甘蓝中看到显著的产量降低<sup>[30]</sup>。以上两个试验使用的都是未过滤的太阳灯。Esser(1980)在野外实验中,研究了 6 种作物,发现低于 10% 的臭氧衰减对产量影响不大,模拟 40% 的臭氧层衰减则引起所有作物减产<sup>[31]</sup>。Sullivan 等(1990)指出,UV-B 辐射显著降低大豆豆荚数,但对粒数和粒重的降低在统计学上不显著<sup>[21]</sup>。对两个大豆品种进行了长达 6 年的研究,模拟 16% 和 25% 的臭氧衰减,发现 Essex 对 UV-B 很敏感,产量降低,而 Williams 的产量无明显变化<sup>[32]</sup>。Teramura 等(1990)报道 UV-B 辐射对大豆和水稻的产量无明显影响<sup>[27]</sup>。另外,已经观察到 16 个水稻品种受 UV-B 辐射后,13 个品种的穗数减少,9 个品种的穗重降低<sup>[17]</sup>。Mark 等(1996)报道了中欧和南欧的 8 个玉米品种的产量被 UV-B 辐射降低<sup>[19]</sup>。UV-B 辐射对小麦产量的影响知道的很少<sup>[8]</sup>,仅报道了在温室中 8% 的产量降低<sup>[27]</sup>和大田条件下的个体及群体产量降低<sup>[10, 11, 16]</sup>。与作物产量密切相关的植物传粉和受精过程的研究不多,可能 UV-B 辐射会影响植物花粉萌发。作物产量是与生长有关的所有物候和生理过程的整体响应的最终表现,就目前的资料而言,对其进行评估仍然是十分困难的。

## 2.4 植物对 UV-B 辐射响应的种间、种内差异

植物对 UV-B 辐射的响应存在很大的种间差异。种间差异衡量的指标主要有生物量、叶面积、株高、SLW、生物量分配、角质层厚度、叶发生率、作物或叶冠层生长等形态学指标及一些生理生化指标。已对 200 多种植物作过试验,其中 20% 是对 UV-B 敏感的,50% 是中等程度的敏感和忍耐,30% 是完全不敏

感的<sup>[8]</sup>。总的来说, 单子叶植物似乎比双子叶植物受UV-B辐射影响小, 如通常观察到的大豆比小麦对UV-B辐射更敏感, 这可能由于单子叶植物具有部分垂直叶向排列<sup>[14, 22]</sup>。Basouny等(1978)指出C<sub>3</sub>植物比C<sub>4</sub>植物更敏感, 这主要是根据株高及总生物量积累而言的<sup>[33]</sup>。植物形态的改变对于群落中植物间竞争性平衡是极其重要的<sup>[12]</sup>。植物对UV-B辐射响应的种间差异是否与物种起源和进化过程中的环境UV-B辐射强度有关仍不清楚, 但该方面的研究对于阐明物种起源和进化将是有帮助的。

植物对UV-B辐射响应的种内差异也相对明显。水稻、大豆、棉花、蚕豆、黄瓜、玉米、小麦等栽培品种接受UV-B辐射后, 生物量积累的差异是很大的<sup>[13, 17, 18, 28, 32]</sup>。水稻和大豆对UV-B辐射响应的种内差异的研究相对较多<sup>[10, 18, 32]</sup>。较典型的是Dai等(1994)<sup>[18]</sup>报道的来自世界各地的188个水稻品种对UV-B辐射的敏感性, 并提出了响应指数公式。目前通常以生长、生物量、产量及部分生理反应为指标, 计算植物的响应指数, 将作物品种划分为敏感型、中等敏感型和耐性型。在大豆中, 敏感型和耐性型各占20%, 在水稻中敏感型约占三分之一。植物对UV-B辐射响应的种内差异的原因尚未完全清楚, 不过有明显的证据表明, 这种差异可能具有遗传基础。通过基因工程获得抗紫外辐射品种, 减轻大气臭氧衰减对农业的有害影响可望成功, 但这方面的工作尚少。笔者正在研究我国主要小麦和大豆品种对UV-B辐射增强的响应与反馈, 筛选敏感种与耐性种, 揭示耐性品种的DNA基础, 建立判别小麦和大豆品种UV-B辐射耐性的DNA标准, 为抗性品种培育提供优良种质资源。这在理论上和实践上都是极其重要的。

## 参 考 文 献

- 1 Crutzen P J. SST's a threat to the earth's ozone shield *Ambio*, 1972, **1**: 41~ 51
- 2 谢应齐, 郭世昌, 王卫国等. 昆明大气臭氧层的持续减少及其与太阳活动关系的研究 *云南大学学报*, 1994, **16**(增刊 1): 1~ 6
- 3 Kerr R A. The ozone hole reaches a new low. *Science*, 1993, **262**: 501
- 4 王少彬, 苏维瀚, 魏鼎文. 太阳紫外线的生物有效辐射与大气臭氧含量减少的关系 *环境科学学报*, 1993, **13**(1): 114~ 119
- 5 Kerr J B, McElroy C T. Evidence for large upward trends of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion *Science*, 1993, **262**: 1032~ 1034
- 6 Madronich S, McKenzie R L, Caldwell M M *et al* Changes in ultraviolet radiation reaching the earth's surface *Ambio*, 1995, **24**(3): 143~ 152
- 7 Caldwell M M. Solar UV-B irradiation and the growth and development of higher plants. In: Giese A. *Ced Photophysiology*. New York: Academic Press, 1971, Vol 6: 131~ 137
- 8 Teramura A H. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants *Physiol Plant*, 1983, **58**: 415~ 427
- 9 李元, 王勋陵. 紫外辐射增加对春小麦生理、产量和品质的影响 *环境科学学报*, 1998, **18**(5): 504~ 509
- 10 Li Yuan (李元), Yue Ming (岳明), Wang Xunling (王勋陵). Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on crop structure, growth and yield components of spring wheat under field conditions *Field Crops Research*, 1998, **57**: 253~ 263
- 11 Yue Ming (岳明), Li Yuan (李元), Wang Xunling (王勋陵). Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on plant nutrients and decomposition of spring wheat under field conditions *Environ Exp Bot*, 1988, **40**: 187~ 196
- 12 Björn L O. Effects of ozone depletion and increased UV-B on terrestrial ecosystems *Intern J Environ Studies*, 1996, **51**: 217~ 243
- 13 Biggs R H, Kossuth S V. Effects of ultraviolet-B radiation enhancements under field conditions. In: UV-B Biological and Climatic Effects Research (BACER), Final Report, 1978
- 14 Teramura A H. Effects of ultraviolet-B radiation on soybean. I. Importance of photosynthetically active radiation in evaluating ultraviolet-B irradiance effects on soybean and wheat growth. *Physiol Plant*, 1980, **48**: 333~ 339
- 15 Barnes P W, Flint S D, Caldwell M M. Morphological responses of crop and weed species of different growth

- forms to ultraviolet-B radiation. *Amer J Bot*, 1990, **77**(10): 1354~ 1360
- 16 郑有飞, 杨志敏, 颜景义. 作物对太阳紫外辐射的生物效应及评估. *应用生态学报*, 1996, **7**(1): 107~ 109
  - 17 Teramura A H, Ziska L H, Szein A E. Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation. *Physiol Plant*, 1991, **83**: 373~ 380
  - 18 Dai Q, Peng Shaobing, Coronel V P *et al*. Intraspecific responses of 188 rice cultivars to enhances UV-B radiation. *Environ Exp Bot*, 1994, **34**: 433~ 442
  - 19 Mark U, SailMark M, Tevini M. Effects of solar UV-B radiation on growth, flowering and yield of Central and Southern European maize cultivars (*Zea mays* L.). *Photochem Photobiol*, 1996, **64**(3): 457~ 462
  - 20 Sullivan J H, Teramura A H, Dillenburg L R. Growth and photosynthetic responses of field-grown sweetgum (*Liquidambar styraciflua*; Hamamelidaceae) seedlings to UV-B radiation. *Amer J Bot*, 1994, **81**: 826~ 832
  - 21 Sullivan J H, Teramura A H. Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on photosynthesis and growth in soybean. *Plant Physiol*, 1990, **91**: 141~ 146
  - 22 Tevini M, Iwanzik W, Thom U. Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants. *Planta*, 1981, **153**: 388~ 394
  - 23 Biggs R H, Kossuth S V, Teramura A H. Response of 19 cultivars of soybean to ultraviolet-B irradiance. *Physiol Plant*, 1981, **53**: 19~ 26
  - 24 Johanson U, Gehrke F K C, Björn L O *et al*. The effects of enhanced UV-B radiation on a subarctic heath ecosystem. *Ambio*, 1995, **24**(2): 106~ 111
  - 25 Britz S J, Adamson P. UV-B induced in specific leaf weight of cucumber as a consequence of increased starch content. *Photochem Photobiol*, 1995, **60**: 116~ 119
  - 26 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*). *J Exp Bot*, 1996, **47**(Sup): 20
  - 27 Teramura A H, Sullivan J H, Ziska L H. Interaction of elevated ultraviolet-B radiation and CO<sub>2</sub> on productivity and photosynthetic characteristics in wheat, rice and soybean. *Plant Physiol*, 1990, **94**: 470~ 475
  - 28 Vu C V, Allen L H, Garrard L A. Effects of supplemental ultraviolet radiation (UV-B) on growth of some agronomic crop plants. *Soil Crop Sci Soc Fla Proc*, 1978, **38**: 59~ 63
  - 29 Hart R H, Carlson G E, Klueter H H *et al*. Response of economically valuable species to ultraviolet radiation. In: Nachtwey D S *et al* eds. Climatic Impact Assessment Program (CIAP), Monograph 5, U. S. Dept. Trans., Report No. DOT-TST-55, 1975. 263~ 275
  - 30 Ambler J E, Rowland R A, Maher N K. Response of select vegetable and agronomic crops to increased UV-B irradiation under field conditions. In: UV-B Biological and Climatic Effects Research (BACER) Final Report, 1978. 17
  - 31 Esser G. Einfluss einer nach Schadstoffimmission vermehrten Einstrahlung von UV-B Licht auf Kulturpflanzen, 2 Versuchsjahr. Bericht Battelle Institut E. V. Frankfurt, BF-R-63, 984-1, 1980
  - 32 Sullivan J H, Teramura A H. Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on photosynthesis and growth in soybean. *Plant Physiol*, 1990, **92**: 141~ 146
  - 33 Basionny FM, Van T K, Biggs R H. Some morphological and biochemical characteristics of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants irradiated with UV-B. *Physiol Plant*, 1978, **42**: 29~ 32