

# 陆生植物体内酶系统对 UV-B 辐射增强的响应\*

姚晓芹<sup>1,2</sup> 刘庆<sup>1\*\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院成都生物所生态中心, 成都 610041; <sup>2</sup>中国科学院研究生院, 北京 100039)

**【摘要】** 臭氧层减薄导致地表中波紫外线 UV-B (280~320 nm) 辐射增强, UV-B 辐射能量远高于可见光, 且能被植物体内蛋白质和核酸等生物大分子吸收。酶是植物体内催化作用的一类蛋白质, 其含量和活性对 UV-B 辐射增强有强烈的响应。本文将近年来增强 UV-B 辐射对植物体内酶影响的研究工作进行了综述。主要包括抗氧化酶、核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶、硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶。并就今后该方面的研究提出建议。

**关键词** UV-B 辐射 酶 酶活性

文章编号 1001-9332(2006)05-0939-04 中图分类号 Q94 文献标识码 A

**Responses of enzymes in terrestrial plants to enhanced UV-B radiation.** YAO Xiaoqin<sup>1,2</sup>, LIU Qing<sup>1</sup> (<sup>1</sup>Ecological Research Center, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; <sup>2</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2006, 17(5): 939 ~ 942.

With the destruction of ozone layer, ultraviolet-B (UV-B, 280 ~ 320nm) radiation has being enhanced at the earth's surface. The energy of UV-B irradiation is far higher than that of visible light, which could be absorbed by biomacromolecules such as protein and nuclei acid. Enzyme is a sort of protein catalyzing the biochemical processes, and its content and activity in plant have strong responses to enhanced UV-B radiation. This paper summarized the research advances in the effects of enhanced UV-B radiation on the key enzymes, mainly including antioxidant enzymes, ribulose-1, 5-diphosphocarboxylase, nitrate reductase and glutamine synthetase in terrestrial plants. Some suggestions for future research in this field were put forward.

**Key words** UV-B radiation, Enzyme, Enzyme activity.

## 1 引言

植物在生长与发育过程中经常遭受到各种胁迫, 像干旱、盐分、热、水涝、矿质营养缺乏、金属毒害、污染和紫外线 B (UV-B) 增强等<sup>[34]</sup>。平流层中臭氧层减薄是当今全球性环境问题之一, 受到国际社会的普遍关注。大气臭氧量的变化主要影响地面 UV-B 辐射<sup>[12]</sup>。UV-B 辐射增强对地球上陆动植物和人类都具有危害作用。大气中臭氧浓度每降低 1%, 地面接收的紫外线 (UV-B) 辐射就增加 2%<sup>[22]</sup>。据估计, 在未来 30 年中, 臭氧将会损耗 15%, 并引起 UV-B 在现有基础上增强 30%<sup>[11]</sup>。1991 ~ 1993 年间, 北京、昆明、黑龙江省龙凤山、浙江省临安以及青海瓦里观山等臭氧站观测均证明了臭氧总量的异常消耗<sup>[45]</sup>。

UV-B 辐射具有远高于可见光的能量, 可被蛋白质和核酸等生物大分子吸收, 给植物生长带来一定影响<sup>[9]</sup>。UV-B 辐射增强对植物的影响主要包括削弱光合作用、减少植物量、降低蛋白质合成、损害叶绿体功能和破坏 DNA 等。酶是植物体内催化作用的一类蛋白质, 生物系统的化学反应都是在酶的催化下进行的(除极少数例外), 在植物体内具有重要作用。如抗氧化酶在消除植物体内的活性氧过程中起关键作用; 与光合作用有关的核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶 (Rubisco) 影响着光合速率和碳代谢; 代谢酶决定着植物体内物

质的代谢速率(如硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶是氮代谢过程的关键酶)。UV-B 辐射增强可导致植物体内酶活性和含量的变化。本文就有关植物体内酶系统对 UV-B 辐射增强响应的国内外研究现状作一综述, 并就今后该方面的研究提出建议。

## 2 核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶 (Rubisco)

核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶 (Rubisco) 是决定 C<sub>3</sub> 植物光合碳代谢方向和效率的关键酶, 又是叶片中主要的蛋白质, 同时还是捕捉大气中二氧化碳的主要物质。其含量占叶片中可溶性蛋白质含量的 50% 左右<sup>[5]</sup>。Rubisco 含量、总活性和初始活性与光合速率呈正相关<sup>[37]</sup>, 直接影响着光合速率的大小。因此, Rubisco 活性的降低常被作为引起光合速率下降的重要因素之一<sup>[39]</sup>。

UV-B 辐射能降低多种植物光合系统酶的活性<sup>[44]</sup>。研究表明, 豌豆、大麦和大豆叶片中的 Rubisco 含量和活性均受到 UV-B 辐射增强的抑制<sup>[13, 35, 38]</sup>。有关 UV-B 辐射对植物体内 Rubisco 含量和活性的抑制机理目前尚有不同认识。

\* 国家自然科学基金重点项目 (30530630)、中国科学院知识创新工程重大项目 (KSCX1-07-02-02) 和“西部之光”人才计划资助项目 (06C2051100)。

\*\* 通讯联系人。E-mail: liuqing@cib.ac.cn  
2005-06-15 收稿, 2006-02-23 接受。

Warren 等<sup>[40]</sup>研究表明, Rubisco 含量和总活性随叶片氮浓度增加而呈线性增加. 这说明叶片中 Rubisco 活性与氮浓度有关. Manuel 等<sup>[19]</sup>报道, 生长在不同氮营养条件下的两种植物体内 Rubisco 活性未受到 UV-B 射线显著影响, 但在低氮营养条件下, Rubisco 活性下降较多. 这可能是因为在低氮条件下, 叶片分配到 Rubisco 中氮减少, 从而使 Rubisco 含量减少. UV-B 辐射增强使叶氮在 Rubisco 分配系数降低, 合成明显减少, 从而引起光合速率明显降低<sup>[44]</sup>. Musil 等<sup>[25]</sup>报道, 在硝酸盐增加条件下, 生长在南非地中海式气候的白羽扇豆 (*Lupinus polyphyllus*) 对提高 UV-B 响应是减少分配到 Rubisco 中氮的总量. 孙小畴等<sup>[36]</sup>研究表明, 增强 UV-B 辐射使香蕉叶氮在 Rubisco 分配系数比对照降低了 8.1%, 意味着 Rubisco 合成减少. 这反映了增强 UV-B 辐射改变了光合碳循环组分上氮分配, 降低这些组分合成成本, 从而限制 Rubisco 羧化速率.

植物蛋白质是对 UV-B 辐射敏感物质之一, 因其能够强烈地吸收该波段的光谱<sup>[42]</sup>. Rubisco 是一种植物蛋白质, 研究表明, 在 UV-B 辐射增强条件下, 植物体内 Rubisco 含量减少与植物体内活性氧和蛋白质水解酶含量增加有关. 这是因为植物体内活性氧增加加速了 Rubisco 降解. 其机制可能是活性氧通过调节 Rubisco 分子对蛋白质水解酶的敏感性或者激活了蛋白质水解系统从而加速了 Rubisco 降解<sup>[27]</sup>. He 等<sup>[10]</sup>利用两个绿豆品种幼苗研究 UV-B 辐射引起 Rubisco 含量降低的可能机制, 结果表明, UV-B 辐射显著增加了两个绿豆品种幼苗叶片中  $H_2O_2$  含量且蛋白质水解活性上升, Rubisco 含量下降, 说明 UV-B 辐射诱导 Rubisco 含量降低可能是通过提高  $H_2O_2$  水平和活化蛋白质水解系统实现的. Jordan 等<sup>[13]</sup>证明, 长期暴露在 UV-B 辐射下植物体内 Rubisco 大亚基和小亚基 mRNA 转录水平受到抑制. Cohen 等<sup>[3]</sup>报道, 在一种衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 植物体内由光诱导的氧化胁迫使谷胱甘肽向氧化态形式转变, 导致植物体内 Rubisco 大亚基翻译受阻, 小亚基也因迅速退化而被去除, 使 Rubisco 活性和含量降低.

总之, 目前有关 UV-B 辐射增强对 Rubisco 影响主要有两种解释, 一种是从植物营养着手, 认为 Rubisco 含量和活性降低主要是由于 UV-B 辐射减少了叶片中氮的分配所致. 另一种则认为增强 UV-B 辐射造成了植物体内氧化胁迫环境, 提高了活性氧种类, 蛋白质水解酶受到活化, Rubisco 大、小亚基受到影响, 从而加速了 Rubisco 降解. 有关 UV-B 辐射对 Rubisco 抑制的两种解释没有在相同物种上进行同时研究, 增强 UV-B 辐射对 Rubisco 抑制究竟是源于那种机制尚无定论, 仍需进一步研究.

### 3 抗氧化酶

增强 UV-B 辐射造成植物体内氧化胁迫, 提高活性氧 (AOS) 含量, 像纯态氧、过氧化阴离子、过氧化氢和活性氧氮基等, 这已成为公认的事实<sup>[6, 17, 28]</sup>. 由活性氧引起氧化胁迫在绿色植物中普遍存在. 各种环境胁迫都能提高植物叶片

中过氧化氢含量, 过氧化氢能够进入生物膜引起细胞伤害. 调节过氧化氢含量对植物细胞代谢非常重要. 研究表明, 过氧化氢是一种信号分子, 它能调节植物体内生物过程和非生物过程. 正常情况下, 植物体内活性氧产生和清除之间存在着动态平衡, 高等植物体内抗氧化酶在灭活活性氧中起到重要作用<sup>[43]</sup>.

植物对逆境的抗性大小与抗氧化酶的有效性密切相关<sup>[14]</sup>. 植物体内抗氧化酶主要包括超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 和谷胱甘肽还原酶 (GR) 等. 主要定位于过氧化体中的愈创木酚过氧化物酶 (PPOX) 有利于过氧化自由基分解, 存在于叶绿体中的还原型抗坏血酸-还原型谷胱甘肽 (AsA-GSH) 循环系统与  $H_2O_2$  去毒性有关, 抗氧化酶灭活活性氧的有效性对于植物在逆境中存活至关重要<sup>[23, 43]</sup>.

不同物种间抗氧化酶对 UV-B 辐射响应存在差异<sup>[4, 17, 20, 21, 28]</sup>. Santos 等<sup>[32]</sup>研究表明, 在 UV-B 辐射下, 西红柿中 CAT, SOD, APX 活性均增加. 表明在 UV-B 辐射下, 西红柿通过刺激植物体内抗氧化防御体系的活性来控制体内过氧化物和过氧化氢水平, 从而保护细胞免于活性氧危害. 强维亚等<sup>[29]</sup>研究表明, UV-B 辐射对大豆叶片中 POD、SOD 活性都具有显著诱导作用. 在阿拉伯芥 (*Arabidopsis thaliana*) 植物体内, 增强 UV-B 辐射提高了 SOD, APX, PPOX 活性, 但是对 CAT 活性无影响<sup>[31]</sup>. 在烟草中, UV-B 辐射抑制了 CAT 一种同工酶 mRNA 的累积, 提高了 CAT 另外两种同工酶转录. APX 和 SOD 转录水平几乎没受到影响<sup>[41]</sup>. Mackerness 等<sup>[16]</sup>研究表明, 在增强 UV-B 辐射条件下, 早熟禾 (*Poa annua*) 叶中 SOD1 转录水平无变化, SOD3 转录增强, SOD4 转录下降; 芽中 SOD1、SOD3 转录水平升高, 而 SOD4 则下降. APX 转录水平明显增加.

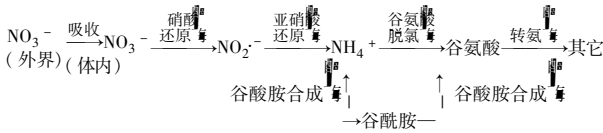
尽管增强 UV-B 辐射在一定程度上提高抗氧化酶的活性, 但一些研究仍表明, 增强 UV-B 辐射引起脂过氧化产物——丙二醛 (MDA) 含量明显升高, 同时膜脂脂肪酸组成配比改变, 不饱和度指数下降, 最终仍导致植物体受到伤害. 表明 UV-B 辐射对植物体内活性氧影响大于抗氧化酶系统.

现有有关抗氧化酶活性对 UV-B 辐射研究主要集中在生育期较短的农作物上, 且主要以幼苗为材料, 对于木本植物上的研究还是空白. 不同试验和不同材料的研究结果不尽相同, 但每个试验下至少有一种或两种抗氧化酶活性提高, 说明增强 UV-B 辐射确实能增强植物体内抗氧化酶活性, 而不同试验中抗氧化酶活性变化的差异则可能与所选材料的遗传性有关.

### 4 硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶

氮是植物肥料三要素之一. 多数高等植物的最主要氮源为硝酸盐. 硝酸盐被植物吸收后, 必须首先被还原为氨, 然后才能转变为有机含氮化合物. 在无氮到有氮的转变过

种硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶到达作用, 如果这两个酶活性受到抑制, 植物体内氮代谢就会受到影响. 植物对外界  $\text{NO}_3^-$  吸收同化途径如下<sup>[15]</sup>:



硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)是植物氮代谢过程中关键酶, 存在于高等植物根、叶细胞质中. 被植物体吸收的  $\text{NO}_3^-$  只有在硝酸还原酶作用下才能转化成  $\text{NO}_2^-$ , 且可直接调节  $\text{NO}_3^-$  还原, 从而调节氮代谢. Quaggiotti 等<sup>[30]</sup> 研究表明, 生长 4 d 玉米(*Zea mays*) 幼苗在 UV-B 辐射处理 9 d 后, 叶和根中硝酸还原酶活性和硝酸盐含量均有所降低. 聂磊等<sup>[26]</sup> 报道, UV-B 辐射都能够显著地降低柚树(*Citrus grandis*) 体内硝酸还原酶活性, 且存在品种差异. 增强 UV-B 辐射也能够抑制豇豆植物体内硝酸还原酶活性<sup>[1]</sup>. Ghisi 等<sup>[8]</sup> 研究发现, 在增强 UV-B 辐射条件下, 大麦叶和根中硝酸还原酶活性降低. 而 Saralabai 等<sup>[33]</sup> 报道, 在 UV-B 辐射增强条件下, 菘麻(*Crotalaria juncea*) 体内硝酸还原酶活性反而增加.

UV-B 辐射增强降低植物体内硝酸还原酶含量和活性原因目前尚不太清楚, 可能原因是 UV-B 辐射主要影响一些重要物质代谢, 从而影响硝酸还原酶蛋白稳定性. 如在烟草植物体内, 糖和硝酸盐含量对硝酸还原酶蛋白稳定性存在一定影响<sup>[7, 24]</sup>.

谷氨酰胺合成酶在植物体内无机氮向有机氮转变过程中重要作用<sup>[21]</sup>. 其活性受到环境因素影响, 是植物逆生理研究重要内容之一. Ghisi 等<sup>[8]</sup> 研究表明, 在增强 UV-B 辐射条件下, 大麦根中谷氨酰胺合成酶活性受到影响, 叶中谷氨酰胺合成酶活性未对 UV-B 辐射增强做反应.

## 5 结 语

增强 UV-B 辐射使植物体内与光合有关的 Rubisco 活性和含量减少, 这种减少是由氮向 Rubisco 分配减少所致, 还是由蛋白水解激活所致仍需进一步研究. UV-B 辐射增强使植物体内活性氧增加, 同时植物体内抗氧化酶数量和活性也增加, 但 UV-B 对活性氧影响大于抗氧化酶影响, 最终导致伤害效应. 增强 UV-B 辐射对植物体内氮代谢关键酶硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶影响机理还不清楚. 以后应加强该方面的研究工作.

植物体内氮系统对增强 UV-B 辐射响应研究相对较少, 且集中在生育期较短农作物幼苗期, UV-B 辐射处理时间也较短, 一般为几天到十几天, 所得结论具有较大不确定性. 今后, 应加强该方面的研究工作, 进一步明确 UV-B 辐射对活性氧调节机理及其诱导原初反应及信号传递链.

## 参考文献

- Balakumar T, Selvakumar V, Sathiamena K, et al. 1999. UV-B radiation mediated alterations in the nitrate assimilation pathway of crop plants I. Kinetic characteristics of nitrate reductase. *Photosynthetica*, **37** (3): 459 ~ 467
- Chen T(陈拓), Ren H-X(任红旭), Wang S-L(王勋陵). 1999. Influence of enhanced UV-B radiation on antioxidant systems in wheat leaves. *Acta Sci Circums*(环 境 科 学 报), **19** (4): 453 ~ 455 (in Chinese)
- Cohen I, Knopf JA, Irihimovitch V, et al. 2005. A proposed mechanism for the inhibitory effects of oxidative stress on Rubisco assembly and its subunit expression. *Plant Physiol*, **137** (2): 738 ~ 746
- Costa H, Gallego SM, Tomaro ML. 2002. Effect of UV-B radiation on antioxidant defense system in sunflower cotyledons. *Plant Sci*, **162** (6): 939 ~ 945
- Dalling MJ, Nettleton AM. 1986. Chloroplast senescence and proteolytic enzymes. In: Dalling MJ ed. *Plant Proteolytic Enzymes*. New York: CRC Press. 125 ~ 153
- Du Y-J(杜英君), Jin Y-H(靳月华). 2000. Effect of far ultraviolet radiation on lipid peroxidation and inherent protection system in seedlings of *Taxus cuspidata*. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **11** (5): 660 ~ 664(in Chinese)
- Ferrario S, Valadier MH, Morot-Gaudry JF, et al. 1995. Effects of constitutive expression of nitrate reductase in transgenic *Nicotiana plumbaginifolia* L. in response to varying nitrogen supply. *Planta*, **196** (2): 288 ~ 294
- Ghisi R, Trentin AR, Masi A, et al. 2002. Carbon and nitrogen metabolism in barley plants exposed to UV-B radiation. *Physiol Plant*, **116** (2): 200 ~ 205
- Giese AC. 1964. *Photophysiology*. New York: Academic Press. 203 ~ 245
- He JM, She XP, Meng ZN, et al. 2004. Reduction of Rubisco amount by UV-B radiation is related to increased  $\text{H}_2\text{O}_2$  content in leaves of Mung bean seedlings. *J Plant Physiol Mol Biol*(植物生理与分子生物学报), **30** (3): 291 ~ 296
- Herman JR, Bhartia PK, Kiemke J, et al. 1996. UV-B increase(1979 ~ 1992) from decreases in total ozone. *Geophys Res Lett*, **23**: 2117 ~ 2120
- Hou F-J(侯扶江), Pen G-Y(贲桂英). 1997. Advances in the study on effects of ultraviolet-B radiation on plant. *Chin Bull Bot*(植物学通报), **14** (4): 18 ~ 23(in Chinese)
- Jordan ER, Chow WS, Andeson JM. 1992. Changes in mRNA levels and polypeptide subunit of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase in response to supplementary ultraviolet-B radiation. *Plant Cell Environ*, **15** (1): 91 ~ 98
- Krause GH. 1988. Photoinhibition of photosynthesis: An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiol Plant*, **74** (1): 566 ~ 574
- Liang W-F(梁万福), Xing H-T(幸亨泰). 1996. Effects of soil nitrogen on nitrate reductase activity in wheat growing period. *J Northwest Norm Univ*(西北师范大学学报), **32** (1): 52 ~ 56(in Chinese)
- Mackerness SA, Liu LS. 1998. Individual members of the light-harvesting complex II. Chlorophyll a/b binding protein gene family in pea show differential responses to ultraviolet-B radiation. *Physiol Plant*, **103** (3): 377 ~ 384
- Mackerness SAH, Jordan BR, Thomas B. 1999. Reactive oxygen species in the regulation of photosynthetic genes by ultraviolet-B radiation( UV-B; 280 ~ 320 nm) in green and etiolated buds of pea(*Pisum sativum* L.). *J Photochem Photobiol B Biol*, **48**: 180 ~ 188
- Mackerness SAH, Surplus SL, Jordan BR, et al. 1998. Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on photosynthetic transcripts at different stages of leaves development and light levels in pea(*Pisum sativum* L.): Role of active oxygen species and antioxidant enzymes. *Photochem Photobiol*, **68** (1): 88 ~ 96
- Manuel EP, Casati P, Tsui-Ping H, et al. 1999. 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. *J Photochem Photobiol B Biol*, **48**(2): 200 ~ 209
- 20 Mazza CA, Battista D, Zima AM, et al. 1999. The effects of solar ultraviolet-B radiation on the growth and yield of barley are accompanied by increased DNA damage and antioxidant responses. *Plant Cell Environ*, **22**(1): 61 ~ 70
- 21 Milfin BJ, Lea PJ. 1980. Ammonia assimilation. In: Milfin BJ, ed. *The Biochemistry of Plants. A Comprehensive Treatise*, Vol. 5. Amino Acids and Derivatives. New York: Academic Press. 169 ~ 202
- 22 Mirecki RM, Teramura AH. 1984. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean V. The dependence of plant sensitivity on the photosynthetic photon flux density during and after leaf expansion. *Plant Physiol*, **74**(3): 475 ~ 480
- 23 Mishra NP, Mishra RK, Singhal GS. 1993. Changes in the activities of antioxidant enzymes during exposure of intact wheat leaves to strong visible light at different temperature in the presence of protein synthesis inhibitors. *Plant Physiol*, **102**: 903 ~ 910
- 24 Morcuende R, Krapp A, Vaughan H. 1998. Sucrose-feeding leads to increased rates of nitrate assimilation, increased rates of  $\alpha$ -oxoglutarate synthesis, and increased synthesis of a wide spectrum of amino acids in tobacco leaves. *Planta*, **206**: 394 ~ 409
- 25 Musil CF, Kgope BS, Chimphango SBM, et al. 2003. Nitrate additions enhance the photosynthetic sensitivity of a nodulated South African Mediterranean-climate legume (*Podalyria calypttrata*) to elevated UV-B. *Environ Exp Bot*, **50**(3): 197 ~ 210
- 26 Nie L(聂磊), Liu H-X(刘鸿先), Peng S-L(彭少麟). 2001. Effects of enhanced UV-B irradiation on growth and physiological characteristics in pomelo seedlings. *Ecol Sci(生态科学)*, **20**(3): 31 ~ 38( in Chinese)
- 27 Penarrubia L, Moreno J. 1990. Increased susceptibility of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase to proteolytic degradation caused by oxidative treatments. *Arch Biochem Biophys*, **281**: 319 ~ 323
- 28 Pruvot G, Masimino J, Peltier G, et al. 1996. Effects of low temperature, high salinity and exogenous ABA on the synthesis of two chloroplastic drought-induced proteins in *Solanum tuberosum*. *Plant Physiol*, **97**(1): 123 ~ 131
- 29 Qiang W-Y(强维亚), Yang H(杨晖), Chen T(陈拓). 2004. Effect of the combination of cadmium and UV-B radiation on soybean growth. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **15**(4): 697 ~ 700( in Chinese)
- 30 Quaggiotti S, Trentin AR, Vecchia FD, et al. 2004. Response of maize (*Zea mays* L.) nitrate reductase to UV-B radiation. *Plant Sci*, **167**: 107 ~ 116
- 31 Rao MV, Paliyath G, Ormrod DP. 1996. Ultraviolet-B and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, **110**(1): 125 ~ 136
- 32 Santos I, Fidalgo F, Almeida JM. 2004. Biochemical and ultrastructural changes in leaves of potato plants grown under supplementary UV-B radiation. *Plant Sci*, **167**(4): 925 ~ 935
- 33 Saralabai VC, van Thamizhchel P, Santhaguru K. 1989. Influence of UV-B radiation on fixation and assimilation of nitrogen in *Crotalaria juncea* Linn. *Indian J Plant Physiol*, **32**: 65 ~ 67
- 34 Smirnoff N. 1998. Plant resistance to environmental stress. *Curr Opin Biotech*, **9**(2): 214 ~ 219
- 35 Strid A, Chow WS, Anderson JM. 1990. Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on photosynthesis in *Pisum sativum*. *Biochim Biophys Acta*, **1020**: 260 ~ 268
- 36 Sun G-C(孙谷畴), Zhao P(赵平), Zeng X-P(曾小平). 2000. Effects of supplementary UV-B radiation on photosynthesis and partition of leaf nitrogen in components of photosynthetic carbon cycle in leaves of *Musa paradisiaca*. *Chin Bull Bot(植物学通报)*, **17**(5): 450 ~ 456( in Chinese)
- 37 Suzuki S, Mekamoto H, Maurica SBK. 1987. Influence of leaf age on photosynthesis, enzyme activity and metabolite levels in wheat. *Plant Physiol*, **84**(4): 1244 ~ 1248
- 38 Vu CV, Allen LH, Garrard LA. 1984. Effects of UV-B radiation(280 ~ 320 nm) on ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase in pea and soybean. *Environ Exp Bot*, **24**(2): 131 ~ 143
- 39 Vu CV, Allen LH, Bowes G. 1987. Drought stress and elevated CO<sub>2</sub> effects on soybean ribulose bisphosphate carboxylase activity and canopy photosynthetic rates. *Plant Physiol*, **83**(3): 573 ~ 578
- 40 Warren CR, Dreyer E, Adams MA. 2003. Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores. *Trees-Struct Funct*, **17**: 359 ~ 366
- 41 Willekens H, van Camp W, Van Montagu M, et al. 1994. Ozone, sulfur dioxide, and ultraviolet B have similar effects on mRNA accumulation of antioxidant genes in *Nicotiana plumbaginifolia* L. *Plant Physiol*, **106**(3): 1007 ~ 1014
- 42 Wilson MI, Ghosh S, Gerhardt KE, et al. 1995. In vivo photomodification of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase holoenzyme by ultraviolet-B radiation. *Plant Physiol*, **109**(1): 221 ~ 229
- 43 Xu Z-Z(许振柱), Zhou G-S(周广胜). 2004. Research advance in nitrogen metabolism of plant and its environmental regulation. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **15**(3): 511 ~ 165( in Chinese)
- 44 Zheng Y-F(郑有飞), Yang Z-M(杨志敏), Yan J-Y(颜景义). 1996. Biological response of crops on enhanced solar ultraviolet radiation and its estimation. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **7**(1): 107 ~ 109( in Chinese)
- 45 Zhou X-J(周秀骥), Luo C(罗斌), Li W-L(李维亮), et al. 1995. The changes of ozone in China and the lower value center in Qinghai-Tibet Plateau. *Chin Sci Bull(科学通报)*, **40**(15): 1396 ~ 1398( in Chinese)

作者简介 姚晓芹,女,1978年生,博士研究生.主要从事UV-B和氮沉降对森林生态系统的影响研究,发表文章6篇. E-mail: yaoxiao301@126.com

责任编辑 肖红