

紫外辐射生态学

ULTRAVIOLET RADIATION ECOLOGY

顾问 王勋陵

编著 李 元 岳 明

中国环境科学出版社

紫外辐射生态学

顾问 王勋陵
李元 岳明 编著

中国环境科学出版社

·北京·

图书在版编目(CIP)数据

紫外线辐射生态学/李元, 岳明编著. —北京: 中国环境科学出版社, 2000

ISBN 7-80163-000-9

I. 紫… II. ①李… ②岳… III. 紫外辐射—放射生态学 IV. Q142.6

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2000) 第 79240 号

中国环境科学出版社出版发行

(100036 北京海淀区普惠南里 14 里)

北京万燕山印刷厂印刷

各地新华书店经售

*

2000 年 12 月 第 -- 版 开本 850×1168 1/32

2000 年 12 月 第一次印刷 印数 8½

印数 1—1 000 字数 220 千字

定价: 18.00 元

前　　言

大气臭氧层减薄、地表紫外线 B 辐射增强与温室效应和酸雨构成了人类面临的全球性的三大环境问题。

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。在自然状态下,大气臭氧浓度相对稳定,其生成与分解处于动态平衡之中。20 多年前,人们注意到人类活动导致大量的氯氟烃和氮氧化物等气体进入平流层是造成臭氧层减薄的主要原因。近 10 年全球臭氧层平均减少了 2% ~ 3%,并且还在加剧。最明显的减薄发生在南极大陆上空,在春季,衰减率高达 71%。从 1993 年的 TOVS 卫星资料看到,臭氧总量在我国上空异常的低,过去 10 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,分别降低了 5% 和 3%。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。平流层臭氧衰减导致更强的具有生物学效应的 UV-B(280 ~ 320nm)辐射到达地表。

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。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,300nm 附近的辐射,在冬季每年增加 35%,而夏季每年增加 7%。我国北京 1980—1989 年及昆明 1980—1990 年的观察也表明,总体上是臭氧含量降低,UV-B 辐射增加。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。

最早的紫外辐射生态学方面的著作是原苏联杜布罗夫著(1963)、韩锦峰和王瑞新译(1964)、科学出版社出版的《紫外线辐射对植物的作用》,在该书中,记载了国外1930—1960年代所做的紫外线辐射影响植物的工作,但这些工作并未联系到臭氧层的变化,也未强调UV-B辐射重要的生态学意义,因而不够深入。20多年来,臭氧层衰减而引起的UV-B辐射增强产生了严重的生态学后果,并直接关系着人类的生产、生活、生存和健康,因而受到了越来越广泛的重视,进行了越来越深入的研究,已有600多篇论文问世,并有一些研究报告出版,这些工作为一个新兴的生态学分支学科——紫外辐射生态学的逐步形成奠定了基础。然而,关于UV-B辐射与植物的相互关系的著作至今未见。为了总结20多年来紫外辐射生态学方面的研究成就,推动紫外辐射生态学的进一步发展,编著出版《紫外辐射生态学》一书是十分必要的。

我和岳明在兰州大学攻读博士学位期间,在导师王勋陵教授的悉心指导和多方面的支持、鼓励下,在国家自然科学基金(39670132)和国家博士点基金的资助下,在UV-B辐射对植物生长、生理,对作物—杂草竞争性平衡,对生物多样性以及农田生态系统结构和功能的影响方面做了大量的工作,在国内、外具有较大的影响。此后,我在国家自然科学基金(39760021)、云南省应用基础研究基金(98C007G)、国家博士后基金和云南省中青年学术带头人培养经费的资助下,与祖艳群等人一道研究了主要作物对臭氧衰减UV-B辐射增强响应反馈的品种差异及DNA基础,已在国内外发表了多篇具有一定影响的论文。该书是在这些工作的基础上,并参考了300余篇国外近期的研究论文和研究报告,以及国内仅有的几篇研究论文后编写的。这些论文和报告均在参考文献部分一一列出,在此一并致谢。

我在进行博士后研究期间,导师胡之德教授给予了多方面的指导、支持和关心,对我的工作有很大的帮助。在我们的研究过程中,得到了兰州大学安黎哲博士、张迎梅博士、冯虎元博士、谢小冬

博士,云南农业大学杨济龙副教授、祖艳群讲师、陈建军讲师、陈海燕讲师的支持和帮助。瑞典皇家科学院 AMBIO 主编 Elisabeth Kessler 教授赠送 AMBIO24 卷 2、3 期(1995)。Field Crops Research 主编 Cornor D. J. 教授、Environ. Exp. Bot. 主编 Ernst W. H. O. 教授和瑞典 Lund University Bjorn L. O. 教授赠送了最新发表的多篇论文,并提出了宝贵的意见。美国 Texas Tech University Moorhead D. L. 教授和英国 The University of Sheffield Callaghan T. V. 教授也赠送了近期发表的论文,并对本书予以关注。云南农业大学对本书的出版给予了大力的支持。在此表示衷心地感谢。

本书由李元拟定编著大纲。李元编著第一章、第五章、第六章、第七章和第九章,岳明编著第二章、第三章、第四章和第八章。初稿完成后,李元负责全面统稿。由于紫外辐射生态学涉及的内容极其广泛,加之我们水平所限,对紫外辐射生态学的研究还不够深入,掌握的资料也还有限,书中出现不足、缺点、错误在所难免,希望读者给予批评和指正,以便不断改正。

李 元
1999 年 9 月

目 录

| | |
|---------------------------------------|---------|
| 第一章 绪论 | (1) |
| 第一节 紫外辐射生态学的含义与特点 | (1) |
| 第二节 紫外辐射生态学的研究内容与研究方法 | (5) |
| 第二章 大气臭氧层减薄 | (11) |
| 第一节 大气臭氧层减薄状况 | (11) |
| 第二节 大气臭氧层减薄的原因 | (18) |
| 第三节 大气臭氧层的未来变化趋势 | (23) |
| 第三章 地表紫外线 B 辐射的变化 | (28) |
| 第一节 地表紫外线 B 辐射增强及其监测 | (28) |
| 第二节 紫外线 B 辐射的生物效应 | (33) |
| 第四章 紫外线 B 辐射对植物生长和生产力的影响 | (39) |
| 第一节 紫外线 B 辐射对植物生长和形态的影响 | (39) |
| 第二节 紫外线 B 辐射对植物生产力的影响 | (53) |
| 第五章 紫外线 B 辐射对植物生理代谢的影响 | (62) |
| 第一节 紫外线 B 辐射对植物生理生化的影响 | (62) |
| 第二节 紫外线 B 辐射对植物 UV-B 吸收物质的影响 .. | (85) |
| 第六章 紫外线 B 辐射伤害植物的靶 | (95) |
| 第一节 紫外线 B 辐射对光系统 II 的影响 | (95) |
| 第二节 紫外线 B 辐射对蛋白质和 DNA 的影响 | (97) |
| 第三节 紫外线 B 辐射对膜系统的影响 | (107) |
| 第四节 紫外线 B 辐射对植物激素的影响 | (112) |
| 第七章 紫外线 B 辐射对微生物的影响 | (117) |
| 第一节 紫外线 B 辐射对土壤微生物种群数量动态的影 | |

| | | |
|----------------------------------|-------|-------|
| 响 | | (117) |
| 第二节 紫外线 B 辐射对真菌移植的影响 | | (127) |
| 第八章 紫外线 B 辐射对植物竞争及植物群落的影响 | ... | (131) |
| 第一节 紫外线 B 辐射对植物种内竞争的影响 | | (131) |
| 第二节 紫外线 B 辐射对植物种间竞争的影响 | | (134) |
| 第三节 紫外线 B 辐射对植物群落的影响 | | (148) |
| 第四节 紫外线 B 辐射与植物竞争:机理探讨 | | (158) |
| 第九章 紫外线 B 辐射对生态系统的影响 | | (183) |
| 第一节 紫外线 B 辐射对生态系统结构的影响 | | (184) |
| 第二节 紫外线 B 辐射对营养循环的影响 | | (197) |
| 第三节 紫外线 B 辐射对能量流动的影响 | | (207) |
| 第四节 紫外线 B 辐射对植物分解的影响 | | (211) |
| 第五节 紫外线 B 辐射的胁迫和调控与生态系统的 响应 | | (218) |
| 参考文献 | | (230) |

CONTENTS

| | | | |
|------------------|---|-------|-------|
| Chapter 1 | Introduction to ultraviolet radiation ecology | | (1) |
| 1 | Meaning and character of ultraviolet radiation ecology | | (1) |
| 2 | Research contents and research methods of ultraviolet radiation ecology | | (5) |
| Chapter 2 | Reduction in stratospheric ozone | | (11) |
| 1 | The state of reduction in stratospheric ozone | | (11) |
| 2 | The cause of reduction in stratospheric ozone | | (18) |
| 3 | Change tendency of stratospheric ozone in the future | | (23) |
| Chapter 3 | Changes in ultraviolet-B radiation reaching the earth's surface | | (28) |
| 1 | Monitor in increased ultraviolet-B radiation | | (28) |
| 2 | Biological responses to ultraviolet-B radiation | | (33) |
| Chapter 4 | Effects of ultraviolet-B radiation on growth and productivity of plants | | (39) |
| 1 | Effects of ultraviolet-B radiation on growth and morphology of plants | | (39) |
| 2 | Effects of ultraviolet-B radiation on productivity of plants | | (53) |
| Chapter 5 | Effects of ultraviolet-B radiation on physiological metabolism of plants | | (62) |
| 1 | Effects of ultraviolet-B radiation on physiology and biochemistry of plants | | (62) |
| 2 | Effects of ultraviolet-B radiation on ultraviolet-B | | |

| | |
|--|-------|
| absorbing compounds of plants | (85) |
| Chapter 6 The target of plants damaged by ultraviolet-B radiation | |
| 1 Effects of ultraviolet-B radiation on photosystem II | (95) |
| 2 Effects of ultraviolet-B radiation on protein and DNA | (97) |
| 3 Effects of ultraviolet-B radiation on membranes | (107) |
| 4 Effects of ultraviolet-B radiation on phytohormones | (112) |
| Chapter 7 Effects of ultraviolet-B radiation on microorganisms | |
| 1 Effects of ultraviolet-B radiation on population quantity dynamics soil microorganisms | (117) |
| 2 Effects of ultraviolet-B radiation on fungal colonization | (127) |
| Chapter 8 Effects of ultraviolet-B radiation on competition and community of plants | |
| 1 Effects of ultraviolet-B radiation on intraspecific competition of plants | (131) |
| 2 Effects of ultraviolet-B radiation on intraspecific competition of plants | (134) |
| 3 Effects of ultraviolet-B radiation on community of plants | (148) |
| 4 Ultraviolet-B radiation and plant competition; mechanism | (158) |
| Chapter 9 Effects of ultraviolet-B radiation on ecosystem | |
| 1 Effects of ultraviolet-B radiation on structure of ecosystem | (184) |
| 2 Effects of ultraviolet-B radiation on nutrient cycling of ecosystem | (197) |
| 3 Effects of ultraviolet-B radiation on energy flow | |

| | |
|---|-------|
| of ecosystem | (207) |
| 4 Effects of ultraviolet-B radiation on decomposition of plants | (211) |
| 5 Stress and regulation of ultraviolet-B radiation and ecosystem responses | (218) |
| References | (230) |

第一章 緒論

臭氧层减薄、温室效应和酸雨是人类面临的全球性的三大环境问题。过去 20 多年来,由于臭氧层衰减引起的 UV-B 辐射增强而产生的严重的生态学后果,已经受到了各国越来越广泛的重视,进行了越来越深入的研究,这些工作作为一个新兴的分支学科——紫外辐射生态学的逐步形成奠定了基础。

第一节 紫外辐射生态学的含义与特点

一、生态学基础

生态学是研究生物与其周围环境之间的相互关系的科学。环境包括生物环境和非生物环境。生物环境包括植物、动物和微生物,这些生物之间存在着生物种内和种间关系。非生物环境即非生命物质,如光、温度、水、空气、土壤等。紫外辐射(紫外光)也是非生物环境。

人类很早就已经开始研究生物与其周围环境之间的关系,并将其应用到生产和生活中。例如,我国在公元前一二百年秦汉时期所确立的二十四节气就反映了农作物、昆虫与气候之间的密切关系。在古希腊时代一些哲学家,如亚里斯多德(Aristotle)、波克克拉底(Hippocrates)等的著作中,也已包含有生态学的内容,但当时都没有提到生态学这个词。1869 年德国的一位动物学家赫克

尔(Haeckel)首次提出了“生态学”(Ecology)这一词汇,其本身含有研究有机体生存环境之意,但当时并未引起人们的重视。直到20世纪初,生态学才逐渐被公认为是一门独立的学科,是生物学的一个分支。近20多年来,由于在世界范围内相继出现了粮食和能源的短缺、资源的退化与枯竭、环境的污染、人口的剧增等具有普遍性的社会问题,人们在寻求这些问题发生的原因和解决办法的过程中,才认识到生态学在创造和保持人类高度文明上的重要作用,因而生态学这一学科才引起人们越来越多的重视,并获得迅速的发展(金以圣等,1988)。

目前,生态学正在向微观和宏观两个方向发展,并与其它学科相交叉而形成许多边缘学科。紫外辐射生态学就是生态学与环境科学相交叉而形成的一门边缘学科。

二、紫外辐射生态学的含义

1. 紫外线的特征

紫外线是不可见的非电离辐射,其波长范围为200~400nm。人眼对波长为380nm的辐射开始有光觉,而波长短于100nm的辐射实际上能电离所有分子。

辐射靠光子输送能量,一个光子的能量 E 为:

$$E = h\nu = hc/\lambda$$

式中 h 是普朗克常数(6.62×10^{-27} erg·s), ν 是频率, c 是光速, λ 是波长。光子的能量 E 和频率 ν 不随输送辐射的媒质而变,但光速 c 和波长 λ 是随之而变的。已知1eV(电子伏特)= 1.6×10^{-12} erg,相应于波长为1240nm的光子能量,若光子能量以电子伏特为单位,波长以纳米为单位, $E = h\nu = hc/\lambda$ 可改写为:

$$E = 1.240/\lambda$$

由此式不难求,相应于波长为380~190nm的光子能量为3.1~6.2eV。

紫外线的波长下限是100nm,但其生物学效应的波长下限为200nm,再短一些将为空气和水强烈吸收,而大多数有机分子要波

长在 150~180nm 以下的紫外线才能使之电离,所以紫外线对生物物质是非电离辐射(刘普和等,1992)。

2. 紫外线的生物有效性

紫外线作为一种自然界存在的生物光因子,具有其自身的特点,一方面是其高能性,另一方面是作为光本身的信号因子特性。

尽管可用于生物体的紫外线,其短波光子能量最多是长波的两倍,但同数量的光子所引起的光化反应(继而是光生物学效应)可相差几个数量级。这是因为有关生物分子对不同波长的光子吸收差别大。根据光只有被吸收才能产生光化反应的 Draper 原理,紫外线的主要生物效应是它在核酸中的光化反应引起的,它在蛋白质中的光化反应,作用小。核酸和多数蛋白质对紫外线的吸收峰远低于 300nm。对于 300nm 以上的紫外线吸收少(刘普和等,1992)。

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 200~400nm,根据其生物效应分为短波紫外辐射(UV-C, 200~280nm),中波紫外辐射(UV-B, 280~320nm)和长波紫外辐射(UV-A, 320~400nm)。UV-C 就是通常所说的杀菌紫外线,它对生物有强烈影响,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(王少彬等,1993)。

3. 紫外辐射生态学的含义

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。在自然状态下,大气臭氧浓度相对稳定,其生成和分解处于动态平衡之中。20 多年前,人们注意到平流层臭氧衰减(Johnston, 1971; Crutzen, 1972),一个严重的后果就是到达地表的紫外辐射显著增加。由于臭氧层衰减而引起的 UV-B 辐射增强已经产生或将产生严重的生态学后果,对

人、动物、植物、微生物以及生物地球化学循环、生态系统、大气质量和材料都有重大影响。过去 20 多年来,该方面的研究取得了一些成果,受到了越来越广泛的重视,并逐步形成一个新兴的分支学科——紫外辐射生态学。

太阳辐射是影响生物生长发育的主要因子。生物在从太阳辐射中获得光和温度的同时,不可避免地受到短波光,即紫外辐射的伤害。紫外辐射作为生物生长发育中重要的环境因子,它与生物之间有着密切的联系。研究生物与紫外辐射的相互关系的科学叫做紫外辐射生态学。紫外辐射生态学是大气臭氧层减薄、紫外辐射增强条件下的生态学,它是生态学与环境科学相交叉而形成的一门新兴的边缘学科。由于 UV-B 辐射具有非常重要的生态学意义,在紫外辐射生态学研究中,主要研究生物与 UV-B 辐射之间的相互关系。

三、紫外辐射生态学的发展简史

最早的紫外辐射生态学方面的著作是原苏联杜布罗夫著(1963),由韩锦峰和王瑞新译(1964)、科学出版社出版的《紫外线辐射对植物的作用》。在该书中,记载了国外 1930—1960 年代所做的工作,将紫外辐射对植物的生长和发育、种子的萌发、植物细胞的作用,及其在农业中的应用,作了综合的说明;此外,对紫外辐射损伤的光复活作用也作了适当的阐述;最后还介绍了某些植物种类对紫外辐射尚具有抵抗的能力。但这些早期的工作并未联系到臭氧层的变化,也未强调 UV-B 辐射重要的生态学意义,因而不够深入(韩锦峰等,1964)。70 年代以来,UV-B 辐射对高等植物的影响成为了重要的研究课题。已有许多研究工作,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,而关于人、动物和微生物及其生态系统方面的研究更是寥寥无几(Caldwell 等,1995)。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(Teramura, 1983)。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均已有报道。并认为 DNA、膜系统和光合器官是 UV-B 辐射伤害植物的关键靶。

我国的紫外辐射生态学研究起步较晚,90 年代,在国家自然科学基金等经费的资助下,开展了一些研究,其中,兰州大学王勋陵等人在 UV-B 辐射对植物生长、生理的影响,以及对农田生态系统结构和功能的影响方面做了大量的工作,云南农业大学李元等人研究了主要作物对臭氧衰减 UV-B 辐射增强响应反馈的品种差异及 DNA 基础,这对于建立作物品种 UV-B 耐性的 DNA 标准,选择耐性品种作为抗 UV-B 品种培育的优良种质资源是十分重要的。此外,岳明、杨志敏、郑有飞也做了一些研究。我国学者已在国内外重要刊物上发表了大量研究论文,引起了广泛的关注。

20 多年来,尽管已有 600 多篇论文问世,也有一些研究报告出版,如美国国家环保局(1978)《UV-B 的生物学和气候影响研究报告》、德国 Bauer 等(1982)《UV-B 的生物学效应》、荷兰 Shima 等(1993)《光生物学前—第八届国际光生物学会会议进展》、欧洲委员会(1995)《欧洲研究报告 15910》和英国生态学会 Woodi 等(1997)《极地环境生态学》,但仍未见紫外辐射生态学方面的著作出版。因此,为了总结 20 多年来紫外辐射生态学方面的研究成果,推动紫外辐射生态学的进一步发展,编著出版《紫外辐射生态学》一书是十分必要的。

第二节 紫外辐射生态学的研究内容与研究方法

一、紫外辐射生态学的研究内容

在紫外辐射生态学研究中,主要研究生物与 UV-B 辐射之间的相互关系。紫外辐射生态学研究生物分子、生物细胞、生物个

体、生物种群、生物群落和生态系统与紫外辐射的相互关系,主要是紫外辐射对生物的影响,以及生物对紫外辐射的适应、防护和调控。紫外辐射生态学的研究内容十分广泛,目前主要集中在以下几个方面:

1. 大气臭氧层减薄、地表 UV-B 辐射的变化

主要研究大气臭氧层减薄导致的地表 UV-B 辐射增强及其监测,UV-B 辐射的生物效应,生态学研究中 UV-B 辐射增强的模拟方法。这些工作将是紫外辐射生态学研究的基础。

2. UV-B 辐射对生物分子、生物细胞的影响

从生物分子、生物细胞水平来研究 UV-B 辐射伤害生物的靶。即 UV-B 辐射对植物光系统Ⅱ、对生物 DNA、蛋白质、膜系统、激素的影响。其中,对植物的影响的研究相对较多。这些研究借用了分子生物学的手段与方法,探讨 UV-B 辐射影响生物的分子机理,是紫外辐射生态学研究的一个重要方面。

3. UV-B 辐射对植物的影响

主要研究 UV-B 辐射对植物生长、发育和生产力的影响,对植物生理生化的影响,对植物 UV-B 吸收物质的影响,对植物次生代谢产物的影响,以及植物对 UV-B 辐射增强响应反馈的种内和种间差异。植物是生态系统生命物质的主体,它对 UV-B 辐射的响应已有较多研究,这可以在一定程度上间接地推断 UV-B 辐射引起的动物、微生物和人的响应。

4. UV-B 辐射对动物、微生物和人的影响

紫外辐射对动物、微生物和人的影响包括直接影响和间接影响两个方面。直接影响指动物、微生物和人直接接受紫外辐射,并受到其伤害。间接影响则是 UV-B 辐射改变植物形态和次生代谢,从而影响动物、微生物和人的生长、发育。UV-B 辐射对动物、微生物和人的影响方面仍然研究得较少。

5. UV-B 辐射对种群、群落的影响

研究 UV-B 辐射条件下,种群数量动态、种内竞争、种间竞争,