

# CO<sub>2</sub> 和 O<sub>3</sub> 浓度升高及其复合作用对玉米 (*Zea mays* L.) 活性氧代谢及抗氧化酶活性的影响

赵天宏<sup>1</sup>, 孙加伟<sup>1</sup>, 赵艺欣<sup>1</sup>, 付 宇<sup>1</sup>, 王 岩<sup>1</sup>, 史 奕<sup>2</sup>

(1. 沈阳农业大学农学院, 辽宁沈阳 110161; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁沈阳 110016)

**摘要:**为了揭示 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>3</sub> 浓度升高及其复合作用对植物活性氧(ROS)代谢及抗氧化酶活性的影响机理,以玉米(*Zea mays* L.) 为研究材料,利用开顶式气室(OTCs)研究了 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>3</sub> 浓度升高及其复合作用下,玉米叶片活性氧产生速率、含量,膜脂过氧化程度,抗氧化酶活性,净光合速率及玉米籽粒产量的变化。结果表明,在整个生育期内,与对照相比,高浓度 CO<sub>2</sub> ((550 ± 20) μmol·mol<sup>-1</sup>) 处理下,玉米叶片净光合速率升高, O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量下降, MDA 含量、相对电导率减小, SOD、CAT、POD 活性增强,玉米百粒重和穗粒数增加;而在 O<sub>3</sub> 浓度为 (80 ± 10) nmol·mol<sup>-1</sup> 的条件下,玉米叶片净光合速率下降, O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量升高, MDA 含量、相对电导率增大, SOD、CAT、POD 活性减弱,玉米百粒重和穗粒数降低;CO<sub>2</sub> 和 O<sub>3</sub> 浓度升高复合 ((550 ± 20) μmol·mol<sup>-1</sup> + (80 ± 10) nmol·mol<sup>-1</sup>) 处理下,玉米叶片的净光合速率、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量、SOD 活性先升高后降低, MDA 含量、相对电导率、CAT 活性增加, POD 活性减弱,而 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率几乎不变化,且玉米的百粒重和穗粒数略低于对照。以上结果说明, CO<sub>2</sub> 浓度升高抑制了玉米叶片活性氧的代谢速率,提高了抗氧化酶的活性,从而增强了光合作用,使玉米籽粒产量增加,对玉米表现为保护效应,而 O<sub>3</sub> 浓度升高促进了玉米叶片活性氧的代谢速率,降低了抗氧化酶的活性,抑制了光合作用,使玉米籽粒产量下降,对玉米表现为伤害效应。在 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>3</sub> 浓度升高复合处理下, CO<sub>2</sub> 浓度升高在一定程度上缓解了 O<sub>3</sub> 浓度升高对玉米的伤害效应,而 O<sub>3</sub> 浓度升高亦在一定程度上削弱了 CO<sub>2</sub> 浓度升高对玉米的保护效应。

**关键词:** CO<sub>2</sub> 浓度升高; O<sub>3</sub> 浓度升高; 复合作用; 玉米; 活性氧代谢; 抗氧化酶活性

文章编号: 1000-0933(2008)08-3644-10 中图分类号: Q945.79 文献标识码: A

## Effects of elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> concentration and combined on ROS metabolism and anti-oxidative enzymes activities of maize (*Zea mays* L.)

ZHAO Tian-Hong<sup>1</sup>, SUN Jia-Wei<sup>1</sup>, ZHAO Yi-Xin<sup>1</sup>, FU Yu<sup>1</sup>, WANG Yan<sup>1</sup>, SHI Yi<sup>2</sup>

1 College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China

2 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

*Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3644 ~ 3653.

**Abstract:** In order to reveal effect mechanism of elevated carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) and ozone (O<sub>3</sub>) concentration singly and in combination on plants reactive oxygen species (ROS) metabolism and anti-oxidative enzymes activities, open top chambers (OTCs) were utilized to investigate the change of ROS production rate, content, lipid peroxidation extent, anti-oxidative enzymes activities net photosynthetic rate in maize (*Zea mays* L.) leaves and grains yield under elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> concentration singly and in combination treatment. The results indicated that elevated CO<sub>2</sub> concentration ((550 ± 20) μmol·mol<sup>-1</sup>) induced a decrease on superoxide anion (O<sub>2</sub><sup>-</sup>) production rate, hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) content, content of

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30500069, 30570348)

收稿日期: 2008-03-14; 修订日期: 2008-06-05

作者简介: 赵天宏 (1972 ~), 男, 辽宁沈阳人, 博士, 副教授, 主要从事植物生理生态学与全球变化研究. E-mail: zth1999@163.com

**Foundation item:** The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30500069, 30570348)

**Received date:** 2008-03-14; **Accepted date:** 2008-06-05

**Biography:** ZHAO Tian-Hong, Ph. D. Associate professor, mainly engaged in plant physiology and ecology and global changes. E-mail: zth1999@163.com

malondialdehyde(MDA), relative electrical conductivity and a increase on net photosynthetic rate and the activities of superoxide dismutase(SOD), catalase (CAT), peroxidase(POD) in maize leaves and also a elevation on one-hundred-grain weight, grains number of per spike during the whole growth stage. While elevated O<sub>3</sub> concentration exposure(80 ± 10nmol·mol<sup>-1</sup>) showed the opposite effects, which resulted in higher O<sub>2</sub><sup>-·</sup> production rate, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content, content of MDA, relative electrical conductivity and lower net photosynthetic rate and activities of SOD, CAT, POD and a reduction on one-hundred-grain weight, spike grains number of maize compared with the control. But under CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> concentration combined((550 ± 20) μmol·mol<sup>-1</sup> + (80 ± 10) nmol·mol<sup>-1</sup>) treatment, compared with the control, the net photosynthetic rate, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content, SOD activity were higher earlier and lower later during the growth stages, content of MDA, relative electrical conductivity, CAT activity were enhanced and POD activity was weakened, O<sub>2</sub><sup>-·</sup> production rate was almost unchanged in the leaves of maize, while one-hundred-grain weight and grains number of per spike in maize increased unsignificantly. The results show that ROS metabolism rates are restrained and anti-oxidative enzymes activities, photosynthesis, grains yield are enhanced by elevated CO<sub>2</sub> concentration, which presents protective efficacy on maize, while elevated O<sub>3</sub> concentration accelerats ROS metabolism rates, reduces anti-oxidative enzymes activities, photosynthesis and grains yield, which represents injured effects to maize. In combination of elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> concentration, the beneficial effects of CO<sub>2</sub> on maize are more than compensating the negative effects imposed from O<sub>3</sub>, and the latter in its turn partly counteracted the positive effects to maize of the former.

**Key Words:** elevated CO<sub>2</sub> concentration; elevated O<sub>3</sub> concentration; combination; maize; ROS metabolism; anti-oxidative enzymes activities

自 20 世纪 90 年代以来,由于自然和人为等因素,全球变化愈演愈烈,其中最为明显的证据便是大气中二氧化碳(CO<sub>2</sub>)和臭氧(O<sub>3</sub>)等温室气体浓度的日益增加。CO<sub>2</sub>是最重要的人为温室气体,是植物进行光合作用的底物。工业化以来,由于化石燃料的大量使用,大气中 CO<sub>2</sub>浓度不断增加。目前,全球大气中的 CO<sub>2</sub>浓度已从工业革命前的约 280 μmol·mol<sup>-1</sup> 上升到 2005 年的 379 μmol·mol<sup>-1</sup> [1],由于工业化进程的不断加速,预计到本世纪中叶 CO<sub>2</sub>浓度将达 550 μmol·mol<sup>-1</sup>,本世纪末将超过 700 μmol·mol<sup>-1</sup> [2]。O<sub>3</sub>是最主要的光化学污染物 [3],对陆地植物具有很强的毒害作用。近年来,由于在工业上大量使用化石燃料,在农业上大量使用含 N 化肥以及汽车数量的急剧增加,大气中氮氧化物(NO<sub>x</sub>)和氧有机挥发物(VOC<sub>s</sub>)的含量剧增,导致近地层大气 O<sub>3</sub>浓度日益升高 [4,5]。长期记录表明,北半球对流层 O<sub>3</sub>浓度每年上升 1% ~ 2%,污染大气中 O<sub>3</sub>瞬时浓度可达 100 nmol·mol<sup>-1</sup> ~ 200 nmol·mol<sup>-1</sup>,远远超过正常大气中的 40 nmol·mol<sup>-1</sup> 左右的浓度 [6]。预计到 2100 年,全球有森林覆盖的地表中约有 50% 其对对流层 O<sub>3</sub>浓度将超过 60 nmol·mol<sup>-1</sup> [7]。CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度的日益增加,对生态环境特别是农业生态环境产生了很大影响。

活性氧(ROS)是植物体代谢过程中的毒副产品,其能够氧化植物体内膜系统,导致生物膜脂过氧化、蛋白质变性、DNA 链断裂以及光合作用受阻等多种有害的细胞学效应,从而对植物体造成伤害 [8],但植物体内也存在着抗氧化机制,可以在一定程度上降低这种伤害作用。因此,研究 CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度升高及其复合作用对植物活性氧代谢及抗氧化酶活性的影响有利于从根本上揭示植物活性氧代谢机制对 CO<sub>2</sub>、O<sub>3</sub>浓度升高的响应方式和响应程度,为应对全球变化下的农业生产提供基础理论依据。

目前,国内外关于 CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度升高及其复合作用对植物影响的研究多集中于形态、生物量及光合作用等方面。Kubiske 等的研究表明 [9],高浓度 CO<sub>2</sub>与高浓度 O<sub>3</sub>交互作用对白杨生长及产量的影响不明显;Leakey 等对玉米进行研究后发现 [10],高浓度 CO<sub>2</sub>明显提高了其叶片光合 CO<sub>2</sub>吸收效率;Olevikull 等对白桦的研究表明 [11],O<sub>3</sub>浓度增加可明显减少植物的分枝;赵天宏等 [12]对 CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度倍增及其交互作用对大豆叶绿体超微结构的影响进行了研究。

以往关于  $\text{CO}_2$  和  $\text{O}_3$  浓度升高对植物影响的研究多以二者的单一作用为主,且对活性氧代谢及抗氧化酶活性等方面的研究较少。本试验从活性氧代谢生理角度,利用 OTCs 研究了  $\text{CO}_2$ 、 $\text{O}_3$  浓度升高及其复合作用对不同生育时期玉米叶片活性氧代谢速率,膜脂过氧化程度,抗氧化酶活性及其籽粒产量的影响,为揭示植物产量,活性氧代谢速率及抗氧化酶活性对  $\text{CO}_2$ 、 $\text{O}_3$  浓度升高及其复合作用的响应方式与响应程度及进一步深入研究植物对全球变化的适应机理提供理论依据和思路。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

以玉米(*Zea mays* L.)品种沈糯 3 号(沈阳农业大学特种玉米研究所提供)为试材。

该品种是以沈农糯 509 为母本,沈农糯 512 为父本组配成的糯玉米杂交种。株高 210cm,生育期 83~86d 左右,适宜在中等以上肥力地块种植。

### 1.2 试验设计和处理

利用开顶式气室(OTCs)对玉米叶片进行试验熏蒸。试验在中国科学院沈阳野外农田生态系统生态站(国家级试验站)进行,主要设备为 8 个完全相同的 OTCs(横截面为正八边形,边长 1.15m,高 2.4m,玻璃室壁)及与其配套的通气、通风控制设备。主要包括用于实时监控开顶箱内  $\text{CO}_2$ 、 $\text{O}_3$  浓度的  $\text{CO}_2$  红外传感器(森尔,瑞典)和臭氧传感器(S-900,新西兰)以及用于产生臭氧的臭氧发生器(GP-5J,中国)和采集开顶箱内温湿度数据的温湿度传感器及与其配套的数据分析与自动控制充气系统, $\text{CO}_2$  来源为钢瓶装纯  $\text{CO}_2$ 。在整个试验期间,气室内实际气体浓度控制稳定。

试验设 4 个处理:气室内对照(自然空气中  $\text{CO}_2$  和  $\text{O}_3$  浓度,CK)处理, $\text{CO}_2$  熏蒸(浓度为  $(550 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,  $24\text{h} \cdot \text{d}^{-1}$ )处理, $\text{O}_3$  熏蒸(浓度为  $(80 \pm 10) \text{nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,  $8\text{h} \cdot \text{d}^{-1}$ , 9:00~17:00)处理和  $\text{CO}_2 \times \text{O}_3$  熏蒸( $\text{CO}_2$  浓度为  $(550 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,  $24\text{h} \cdot \text{d}^{-1}$ ;  $\text{O}_3$  浓度为  $(80 \pm 8) \text{nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,  $8\text{h} \cdot \text{d}^{-1}$ , 9:00~17:00)处理。2007 年 5 月 12 日播种,室外盆栽。7 月 3 日将玉米移栽于气室内,每个气室 20 株。7 月 9 日开始通气。试验期间水分、肥料均匀一致,无病虫害及杂草等限制因素。分别于玉米小花分化期(7 月 17 日)、抽雄期(7 月 27 日)和灌浆期(8 月 10 日)取样,选取玉米上部全展叶中靠近主叶脉的部分为试材测定相关指标,每个处理气室间重复 2 次,气室内重复 3 次。8 月 30 日停止通气。

### 1.3 实验测定指标及方法

#### 1.3.1 净光合速率

于取样当天 9:00~11:00 利用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 型便携式光合作用测定仪测定。

#### 1.3.2 活性氧自由基产生速率和含量

采用羟胺法测定超氧阴离子( $\text{O}_2^{\cdot-}$ )的产生速率<sup>[13]</sup>;过氧化氢( $\text{H}_2\text{O}_2$ )含量的测定为分光光度计法<sup>[14]</sup>。

#### 1.3.3 膜脂过氧化程度

丙二醛(MDA)含量的测定参照李合生等<sup>[15]</sup>的硫代巴比妥酸(TBA)比色法;外渗电导率用 DDS-11A 型电导率仪测定,以相对电导率(%)表示。

#### 1.3.4 抗氧化酶活性

超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用 NBT 光氧化还原法,以抑制 NBT 光氧化还原 50% 的酶量为一个酶活性单位<sup>[13]</sup>;过氧化氢酶(CAT)活性的测定采用紫外吸收法,以每分钟  $OD_{240}$  减少 0.01 为一个酶活力单位<sup>[16]</sup>;过氧化物酶(POD)活性的测定采用愈创木酚法,将每分钟  $OD_{470}$  增加 0.01 定义为一个酶活力单位<sup>[16]</sup>。

#### 1.3.5 籽粒产量

植株收获后,每个气室取样 5 株,自然风干后,测定出籽粒的百粒重、穗粒重及穗粒数,用电子分析天平(感量 0.001)称重。

### 1.4 数据处理

采用 DPS 数据处理系统和 Microsoft Excel2003 软件对数据进行分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同处理对玉米叶片净光合速率的影响

不同处理对玉米叶片净光合速率的影响具有较大差异,如图 1 所示,其净光合速率总的大小关系为:CO<sub>2</sub>处理 > CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理 > CK 处理 > O<sub>3</sub>处理,说明经高浓度 CO<sub>2</sub>处理后,玉米叶片净光合速率增加,但在各生育时期与 CK 之间均不存在显著差异( $p > 0.05$ ),其增幅范围为 12.6% ~ 71.1%,而 O<sub>3</sub>浓度升高则降低了玉米叶片的净光合速率,其最大降幅为 33.7%,并在抽雄期与 CK 之间存在极显著差异( $p < 0.01$ )。CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度升高复合处理下,玉米叶片净光合速率在灌浆期小于 CK,但差异不显著( $p > 0.05$ ),而在小花分化期和抽雄期大于 CK,分别增加 69.4%和 2.4%,差异同样不显著( $p > 0.05$ )。

### 2.2 不同处理对玉米叶片活性氧代谢的影响

在整个生育期内,连续通气状态下的各处理玉米叶片 O<sub>2</sub><sup>-·</sup>产生速率的变化如图 2 所示,各处理植株叶片 O<sub>2</sub><sup>-·</sup>产生速率由大到小的次序为:O<sub>3</sub>处理,CK 处理,CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理,CO<sub>2</sub>处理。在 CO<sub>2</sub>浓度升高的条件下,各生育时期玉米叶片的 O<sub>2</sub><sup>-·</sup>产生速率均有所降低,并在抽雄期和灌浆期与 CK 之间达差异极显著水平( $p < 0.01$ ),其降低幅度在 16.8% ~ 51.7%之间。而在高浓度 O<sub>3</sub>处理下,玉米叶片 O<sub>2</sub><sup>-·</sup>产生速率有所升高,且在抽雄期和灌浆期均极显著高于 CK( $p < 0.01$ ),其增加幅度在 19.9% ~ 30.7%之间。CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>复合作用下的玉米叶片 O<sub>2</sub><sup>-·</sup>产生速率介于二者之间,但并不是二者简单的叠加,其降低幅度介于 0.4% ~ 5.1%,并且在灌浆期与 CK 之间存在显著差异( $p < 0.05$ )。

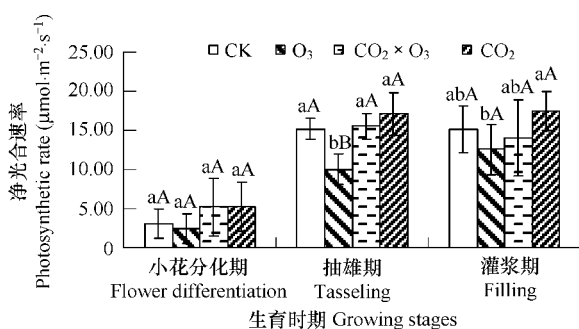


图 1 不同处理下玉米叶片净光合速率的变化(新复极差法)

Fig. 1 Variation of net photosynthetic rate in maize leaves under different treatments (by Duncan's multiple range test)

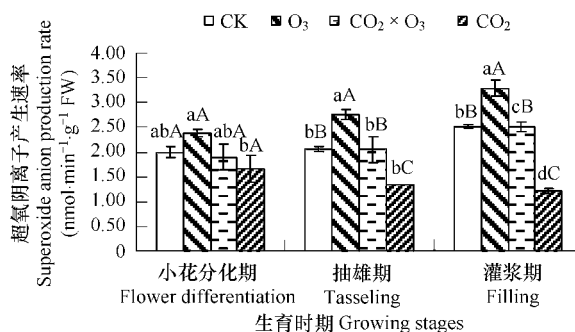


图 2 不同处理下玉米叶片 O<sub>2</sub><sup>-·</sup>产生速率的变化(新复极差法)

Fig. 2 Variation of O<sub>2</sub><sup>-·</sup> production rate in maize leaves under different treatments (by Duncan's multiple range test)

不同处理下的玉米叶片 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量变化如图 3 所示。在整个生育期内,玉米叶片 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量总的大小次序为:O<sub>3</sub>处理 > CK 处理 > CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理 > CO<sub>2</sub>处理。其中 CO<sub>2</sub>处理的玉米叶片 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量最大降幅为 50.2%,在抽雄期和灌浆期分别显著( $p < 0.05$ )和极显著( $p < 0.01$ )低于 CK,而 O<sub>3</sub>处理的最大增幅为 71.7%,在各生育时期与 CK 之间均存在显著( $p < 0.05$ )或极显著差异( $p < 0.01$ )。在小花分化期,CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理植株叶片 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量大于 CK,而在抽雄期和灌浆期其含量小于 CK,但与 CK 之间差异不显著( $p > 0.05$ )。

### 2.3 不同处理对玉米叶片膜脂过氧化程度的影响

如图 4 所示,不同处理对玉米叶片 MDA 含量的影响有所不同,各处理玉米叶片中 MDA 含量由大到小的次序为:O<sub>3</sub>处理,CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理,CK 处理,CO<sub>2</sub>处理。这说明 CO<sub>2</sub>处理降低了玉米叶片的 MDA 含量,其降低幅度在 11.1% ~ 19.2%之间,并在灌浆期与 CK 之间达差异显著水平( $p < 0.05$ )。相反,O<sub>3</sub>处理和 CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理提高了玉米叶片的 MDA 含量,其提高幅度分别在 14.8% ~ 31.7%和 2.8% ~ 9.0%范围内,且 O<sub>3</sub>处理玉米叶片的 MDA 含量在抽雄期和灌浆期显著高于 CK( $p < 0.05$ ),进一步说明 O<sub>3</sub>浓度升高可使玉米叶片膜脂过氧化程度加重。

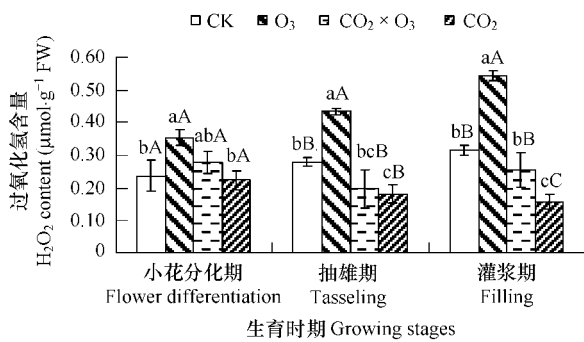
图3 不同处理下玉米叶片 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量的变化(新复极差法)

Fig. 3 Variation of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content in maize leaves under different treatments (by Duncan's multiple range test)

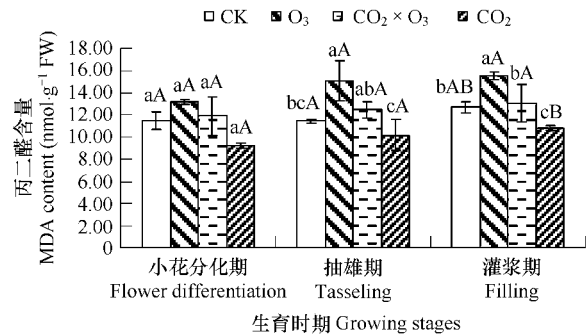


图4 不同处理下玉米叶片 MDA 含量的变化(新复极差法)

Fig. 4 Variation of MDA content in maize leaves under different treatments (by Duncan's multiple range test)

从图 5 可以看出,各处理玉米叶片相对电导率由大到小依次为:O<sub>3</sub>处理,CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理,CK 处理,CO<sub>2</sub>处理,表明在 CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,玉米叶片膜相对透性降低,并在抽雄期和灌浆期与 CK 之间达差异极显著水平( $p < 0.01$ ),其降幅范围为 11.8% ~ 19.6%。而在 O<sub>3</sub>浓度升高条件下,玉米叶片膜相对透性升高,其升高幅度在 20.0% ~ 35.3%之间,与 CK 相比,在小花分化期差异显著( $p < 0.05$ ),在抽雄期和灌浆期差异极显著( $p < 0.01$ )。在 CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度升高复合作用下,与 CK 相比,玉米叶片膜相对透性升高,但升高幅度较小,在 3.9% ~ 7.7%之间。

## 2.4 不同处理对玉米叶片抗氧化酶活性的影响

图 6 为不同处理下玉米叶片 SOD 活性变化情况,其 SOD 活性总的大小关系为:CO<sub>2</sub>处理 > CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理 > CK 处理 > O<sub>3</sub>处理,说明高浓度 CO<sub>2</sub>处理下,玉米叶片 SOD 活性增加,并分别在小花分化期和抽雄期与 CK 之间存在极显著( $p < 0.01$ )和显著差异( $p < 0.05$ ),其增幅范围为 1.9% ~ 78.1%,而 O<sub>3</sub>浓度升高则使玉米叶片 SOD 活性降低,其最大降幅为 32.6%,并在灌浆期与 CK 之间存在极显著差异( $p < 0.01$ )。CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度升高复合作用下,玉米叶片 SOD 活性在灌浆期小于 CK,但差异不显著( $p > 0.05$ ),而在小花分化期和抽雄期大于 CK,并在小花分化期达差异极显著水平( $p < 0.01$ )。

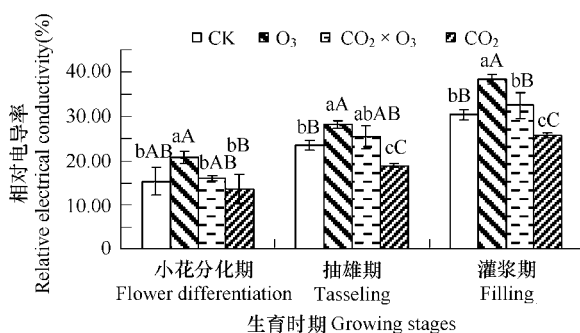


图5 不同处理下玉米叶片相对电导率的变化(新复极差法)

Fig. 5 Variation of relative electrical conductivity in maize leaves under different treatments (by Duncan's multiple range test)

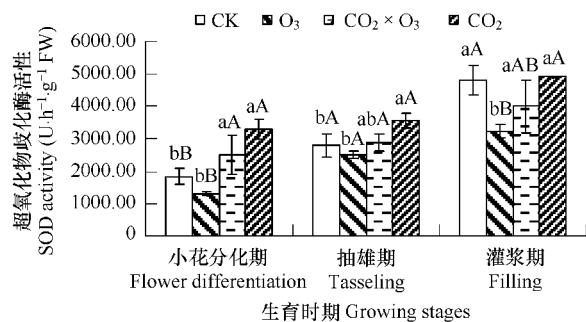


图6 不同处理下玉米叶片 SOD 活性的变化(新复极差法)

Fig. 6 Variation of SOD activity in maize leaves under different treatments (by Duncan's multiple range test)

图 7 表明,不同处理对玉米叶片 CAT 活性的影响方式与程度有所不同,其活性大小关系表现为 CO<sub>2</sub>处理 > CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理 > CK 处理 > O<sub>3</sub>处理。其中,CO<sub>2</sub>处理的玉米叶片 CAT 活性极显著高于 CK( $p < 0.01$ ),其最大增幅为 117.6%,而 O<sub>3</sub>处理的植株叶片 CAT 活性在不同生育时期均不同程度的降低,其降幅在 32.0% ~ 58.5%之间,且在抽雄期与 CK 之间存在显著差异( $p < 0.05$ )。CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度升高复合作用对玉米叶片 CAT

活性的影响表现为 CO<sub>2</sub>的促进作用强于 O<sub>3</sub>的抑制作用,即二者复合作用使植株叶片 CAT 活性增加,其增幅范围为 14.8% ~ 59.3%。

从图 8 可以看出,不同处理条件下的玉米叶片 POD 活性大小关系表现为 CO<sub>2</sub>处理 > CK 处理 > CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理 > O<sub>3</sub>处理。其中,CO<sub>2</sub>处理的玉米叶片 POD 活性有所升高,其最大增幅为 43.9%,与 CK 相比,分别在小花分化期和灌浆期达差异显著( $p < 0.05$ )和极显著水平( $p < 0.01$ )。而在 O<sub>3</sub>浓度升高条件下,植株叶片 POD 活性有所降低,其降幅在 27.9% ~ 33.8%之间,且分别在抽雄期和灌浆期与 CK 之间达差异显著( $p < 0.05$ )和极显著水平( $p < 0.01$ )。CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度升高复合作用下,玉米叶片 POD 活性有所降低,其降幅范围为 14.8% ~ 59.3%,说明 O<sub>3</sub>对玉米叶片 POD 活性的抑制作用强于 CO<sub>2</sub>对其的促进作用,并且玉米叶片的 POD 活性对不同处理的响应方式和程度均有所不同。

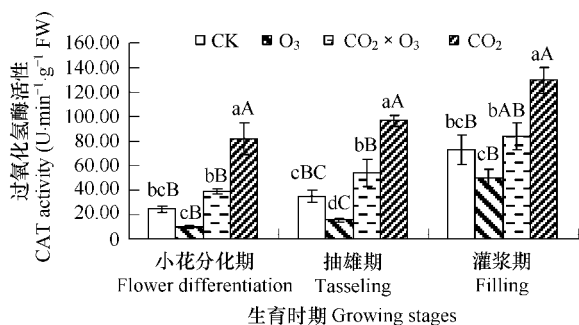


图 7 不同处理下玉米叶片 CAT 活性的变化(新复极差法)

Fig. 7 Variation of CAT activity in maize leaves under different treatments (by Duncan's multiple range test)

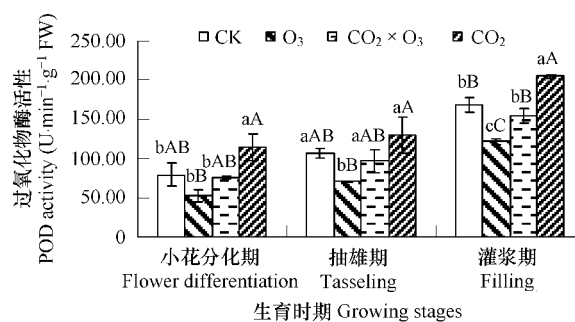


图 8 不同处理下玉米叶片 POD 活性的变化(新复极差法)

Fig. 8 Variation of POD activity in maize leaves under different treatments (by Duncan's multiple range test)

## 2.5 不同处理对玉米籽粒产量的影响

不同处理对玉米百粒重、穗粒数和穗粒重的影响具有较大差异,如表 1 所示,各处理的玉米百粒重与穗粒数的大小关系表现为 CO<sub>2</sub>处理 > CK 处理 > CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理 > O<sub>3</sub>处理,而穗粒重则为 CO<sub>2</sub>处理 > CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理 > CK 处理 > O<sub>3</sub>处理。由于百粒重和穗粒数是玉米产量的构成因子,因此 CO<sub>2</sub>浓度升高可使玉米产量增加,相反,O<sub>3</sub>浓度升高则降低了玉米的产量。而 CK 处理的玉米百粒重、穗粒数大于 CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理也间接说明 CO<sub>2</sub>浓度升高对玉米产量的促进作用弱于 O<sub>3</sub>浓度升高对其的抑制作用。

表 1 不同处理下玉米籽粒产量的变化

Table 1 Variation of grains yield in maize under different treatments

| 处 理<br>Treatments                | 百粒重<br>(g·100grains <sup>-1</sup> ) | 相对变化率<br>(%) | 穗粒数<br>(grains·spike <sup>-1</sup> ) | 相对变化率<br>(%) | 穗粒重<br>(g·spike <sup>-1</sup> ) | 相对变化率<br>(%) |
|----------------------------------|-------------------------------------|--------------|--------------------------------------|--------------|---------------------------------|--------------|
| CK                               | 18.12 ± 2.06bB                      |              | 423 ± 14.53bB                        |              | 43.17 ± 2.16cB                  |              |
| CO <sub>2</sub>                  | 21.43 ± 0.58aA                      | 18.3         | 475 ± 21.66aA                        | 12.3         | 52.43 ± 3.12aA                  | 21.5         |
| O <sub>3</sub>                   | 12.67 ± 0.32cC                      | -30.1        | 364 ± 21.07cC                        | -13.9        | 36.23 ± 1.46dC                  | -16.1        |
| CO <sub>2</sub> × O <sub>3</sub> | 16.67 ± 0.46bB                      | -8.0         | 402 ± 12.22bBC                       | -4.9         | 47.87 ± 1.76bAB                 | 10.9         |

表中数据为平均值 ± 标准差 The data are average ± SE above table; 百粒重 100-Grains weight; 穗粒数 Grain number per spike; 穗粒重 Weight per spike; 相对变化率 Relative variance rate; 同一栏内不同小写字母者表示差异显著( $p < 0.05$ ),不同大写字母者表示差异极显著( $p < 0.01$ ) Values within the same column followed by a different letter are significantly different at  $p < 0.05$  (smaller letter) and  $p < 0.01$  (capital letter), respectively

## 3 讨论

### 3.1 不同处理对玉米叶片净光合速率的影响

本研究表明,高浓度 CO<sub>2</sub>处理提高了玉米叶片的净光合速率,净光合速率增加的原因可能是高浓度 CO<sub>2</sub>处理提高了叶绿体可利用的 CO<sub>2</sub>浓度和增加了 CO<sub>2</sub>对 O<sub>2</sub>的比率而抑制了光呼吸的强度<sup>[17]</sup>。有关研究表

明<sup>[18]</sup>,高  $O_3$  浓度下,植物净光合速率的降低与荧光变量的减少有关,其延长了光合作用的光反应阶段,使其不能达到暗反应,而这也可能是本试验中玉米叶片经高浓度  $O_3$  处理后其净光合速率下降的原因。 $CO_2 \times O_3$  处理的玉米叶片净光合速率在小花分化期和抽雄期高于对照,而在灌浆期低于对照,这说明随着玉米成熟期的到来,高浓度  $O_3$  对玉米叶片净光合速率的抑制作用强于  $CO_2$  的促进作用。

### 3.2 不同处理对玉米叶片活性氧自由基代谢的影响

本实验中, $O_3$  熏蒸的玉米叶片中  $O_2^{\cdot-}$  产生速率和  $H_2O_2$  含量在各生育时期均高于对照,表明  $O_3$  浓度升高能够加速植物体内活性氧的产生,对植物造成伤害,但  $H_2O_2$  含量的相对增加幅度大于  $O_2^{\cdot-}$  产生速率,这可能是由于 SOD 可将  $O_2^{\cdot-}$  歧化,生成  $H_2O_2$ <sup>[19]</sup>,而 CAT 对  $H_2O_2$  的清除效率极低<sup>[20]</sup> 和 POD 的活性在  $O_3$  胁迫下又下降的缘故。 $O_3$  进入植物体后可以引起其体内自由基的潜在生成,通过目前尚未清楚的机制引发受侵袭细胞中活性氧的爆发<sup>[21]</sup>,而这也是  $O_3$  引起植物伤害的一个主要原因。 $CO_2$  熏蒸后,各生育时期植株叶片  $O_2^{\cdot-}$  产生速率和  $H_2O_2$  含量均不同程度的下降,从而减少了活性氧自由基对植物的毒害作用,而这也可能是导致  $CO_2 \times O_3$  处理的玉米叶片  $O_2^{\cdot-}$  产生速率与对照基本一致以及  $H_2O_2$  含量略低于对照的主要原因。相关研究表明,高  $CO_2$  浓度条件下,植物气孔导度的下降在一定程度上限制了其叶肉细胞的  $O_3$  通量<sup>[22,23]</sup>,这可能是  $CO_2$  浓度升高可缓解  $O_3$  对玉米叶片伤害的直接原因;高浓度  $CO_2$  处理后,植物光合产物可利用性的加大增强了其自身的解毒能力<sup>[24]</sup>,由于  $O_2^{\cdot-}$  和  $H_2O_2$  具有很强的毒性,因此,这可能是  $CO_2$  浓度升高条件下,玉米叶片  $O_2^{\cdot-}$  产生速率和  $H_2O_2$  含量下降的间接原因。

### 3.3 不同处理对玉米叶片膜脂过氧化程度的影响

MDA 是植物细胞膜脂过氧化作用的最终产物,对细胞膜具有毒害作用,是最常用的膜脂过氧化指标<sup>[25]</sup>,外渗电导率则反映了细胞膜破损程度。从本试验结果来看,高浓度  $O_3$  处理下玉米叶片 MDA 含量和外渗电导率均高于大气  $O_3$  浓度下,表明高浓度  $O_3$  能使植物细胞膜脂过氧化作用增强,膜透性增加,加剧植物的氧化损伤。目前普遍认为, $O_3$  可以与膜内不饱和脂肪酸的双键起反应,破坏硫氢基,从而阻碍新脂类的合成,致使膜的一定部位受到损伤是引起植物细胞膜脂过氧化作用增强和膜透性增加的原因<sup>[26]</sup>。从图 4 和图 5 可以看出, $CO_2$  和  $O_3$  浓度升高复合作用下的玉米叶片 MDA 含量以及外渗电导率低于  $O_3$  单一处理,这可能是由高浓度  $CO_2$  可使玉米叶片 MDA 含量和外渗电导率降低造成的。目前,可从以下两方面解释高浓度  $CO_2$  可减轻  $O_3$  胁迫所导致的玉米叶片细胞膜脂过氧化程度加重的原因:(1)  $CO_2$  浓度升高可改变细胞壁的化学成分(尤其是半纤维素),从而提高了植物细胞膜对  $O_3$  胁迫的忍耐性<sup>[27]</sup>。(2)  $CO_2$  浓度升高在很大程度上缓解了植物叶片内部的  $O_3$  污染强度(如  $CO_2$  浓度升高可使植物叶片气孔导度降低,进而减少对  $O_3$  的摄入量等)<sup>[28]</sup>,保护了植物细胞免受  $O_3$  损伤。

### 3.4 不同处理对玉米叶片抗氧化酶活性的影响

以往研究表明<sup>[29,30]</sup>,SOD、CAT、POD 活性开始均随  $O_3$  浓度增加而迅速增强,到达一个峰值后又急剧或逐渐下降。而在本试验中,随着通气时间及生育期的延长,各处理植株叶片中 SOD、CAT、POD 活性均呈现出逐渐升高的趋势。这可能与本试验设定的  $O_3$  浓度较低<sup>[31]</sup>、通气胁迫时间较短以及玉米的生物学特性有关。其次,在长期气体处理下,随着玉米灌浆期这一成熟期的到来,玉米自身内源保护机制的不断增强,也会使其体内抗氧化酶活性逐渐增加。但在各生育时期, $O_3$  处理的玉米叶片中抗氧化酶活性均低于对照。研究表明<sup>[30]</sup>,在较强  $O_3$  胁迫下,植物细胞中活性氧自由基累积超过一定限度,其毒性破坏了细胞内多种功能膜和酶系统结构是致使植物叶片抗氧化酶活性下降的原因。

胡莹莹等<sup>[32]</sup>的研究表明, $CO_2$  浓度升高条件下,不同生育时期春小麦叶片的 SOD、CAT、POD 活性均不同程度的增加,这与本试验的研究结果完全相同,表明高浓度  $CO_2$  可促进植物体内抗氧化酶活性的提高。而各生育时期  $CO_2 \times O_3$  处理玉米叶片中 SOD、CAT 活性总体上强于对照,且 POD 的活性弱于对照也说明相同植物体内不同抗氧化酶活性对相同高浓度  $CO_2$  促进作用的响应程度有所不同。Rudorff 等<sup>[33]</sup>研究认为,高  $CO_2$  浓

度可能提供某些解毒物质来修复被 O<sub>3</sub> 胁迫所破坏的植物自身生理过程(如抗氧化酶合成等),而 Gaucher 等<sup>[34]</sup>的研究表明,高浓度 CO<sub>2</sub> 能通过增加净同化作用提供额外的 C 和能量,这有可能为已遭到 O<sub>3</sub> 破坏的抗氧化酶系统结构的恢复提供动力条件。

### 3.5 不同处理对玉米籽粒产量的影响

本研究表明,O<sub>3</sub>浓度升高条件下,构成玉米产量因子的百粒重和穗粒数显著下降,造成玉米减产。其原因可能有两方面:(1)O<sub>3</sub>进入玉米叶片后,其毒害作用使叶绿体结构遭到破坏,叶绿素含量下降,叶绿体数目减少<sup>[35]</sup>,从而导致光合作用强度下降。(2)O<sub>3</sub>浓度升高可导致植物气孔阻力增加,传导能力下降<sup>[36]</sup>,抵御 O<sub>3</sub> 进入叶片细胞的同时也降低了光合作用原料 CO<sub>2</sub> 的摄入。与之相反,CO<sub>2</sub>处理的玉米百粒重和穗粒数显著高于对照( $p < 0.05$ ),表明 CO<sub>2</sub>浓度升高可使玉米产量增加。研究表明<sup>[37]</sup>,作为植物进行光合作用的底物,CO<sub>2</sub>浓度增加可在两方面影响植物的光合作用,即增加了 CO<sub>2</sub>对 1,5-二磷酸核酮糖羧化/氧化酶(Rubisco, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase)酶结合位点的竞争从而提高羧化效率来抑制光呼吸并提高净光合效率;高浓度 CO<sub>2</sub>可使光系统结构发生改变,提高了植物对 CO<sub>2</sub>的同化速率。而这些可能是 CO<sub>2</sub>浓度升高可使玉米增产的直接原因。与对照相比,CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理的玉米产量变化不明显,但仍表现为 CO<sub>2</sub> × O<sub>3</sub>处理略低于对照,这可能是由 O<sub>3</sub>浓度升高对玉米产量的抑制作用大于 CO<sub>2</sub>浓度升高对其的促进作用所造成的<sup>[38]</sup>。

综上所述,O<sub>3</sub>浓度升高降低了玉米籽粒产量,促进了其叶片活性氧自由基的产生,加重了细胞膜脂过氧化程度,并使玉米叶片的抗氧化酶活性减弱,对玉米叶片表现为伤害效应;而 CO<sub>2</sub>浓度升高则与此相反,对玉米叶片表现为保护效应;与对照相比,CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度升高复合作用下的玉米籽粒产量、叶片活性氧代谢速率、膜脂过氧化程度及抗氧化酶活性的变化则较为复杂,这主要取决于 CO<sub>2</sub>浓度升高对玉米叶片的保护效应抵消 O<sub>3</sub>浓度升高对玉米叶片伤害效应的程度。

### References:

- [1] IPCC. Summary for Policymakers. In Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. eds. Richard Alley, Terje Berntsen, Nathaniel L. Bindoff, Zhenlin Chen *et al.* <http://www.ipcc.ch>, 2007; 1–7.
- [2] Prentice I, Farquhar G, Fasham M, Heinemann M, *et al.* The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide, In: JT Houghton, Y Ding, DJ Griggs, M Noguer, PJ van der Linden, *et al.*, eds. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 2001. 183–238.
- [3] Ashmore M R and Bell J N B. The role of ozone in global change. *Annals of Botany*, 1991, 67: 37–48.
- [4] Vingarzan R. A review of surface O<sub>3</sub> background levels and trends. *Atmospheric Environment*, 2004, 38: 3431–3442.
- [5] Wang X and Mauzerall L. Characterizing distributions of surface ozone and its impact on grain production in China, Japan, and South Korea: 1990 and 2020. *Atmospheric Environment*, 2004, 38: 4383–4402.
- [6] Fishman J. The global consequence of increasing troposphere O<sub>3</sub> concentration. *Chemosphere*, 1991, 22: 685–695.
- [7] Felzer B, Kicklighter D, Mellilo J, *et al.* Effects of ozone on net primary production and carbon sequestration in the conterminous United States using a biogeochemistry model. *Tellus*, 2004, 56B: 230–248.
- [8] Low P S, Merida J R. The oxidative burst in plant defense: function and signal transduction. *Physiol Plant*, 1996, 96: 533–542.
- [9] Kubiske M E, Quinn V S, Hellman W E, *et al.* Interannual climatic variation mediates elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> effects on forest growth. *Global Change Biology*, 2006, 12(6): 1054–1068.
- [10] Leakey A D B, Bernacchi C J, Dohleman F G, *et al.* Will photosynthesis of maize (*Zea mays*) in the US Corn Belt increase in future [CO<sub>2</sub>] rich atmospheres? An analysis of diurnal courses of CO<sub>2</sub> uptake under free-air concentration enrichment (FACE). *Global Change Biology*, 2004, 10(6): 951–962.
- [11] Olevikull, Tulva I, Vapaavuori E. Influence of Elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> on *Betula pendula* Roth Crown Structure. *Annals of Botany*, 2003, 91(5): 559–569.

- [12] Zhao T H, Shi Y, Huang G H. Effect of doubled CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> concentration and their interactions on ultrastructure of soybean chloroplast. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(2): 2229—2232.
- [13] Hao J J, Liu Y J. *Experimental Technique on Plant Physiology* (the second edition). Shenyang: Liaoning Technology Press, 2001. 162—189.
- [14] Zou Q. *Experimental Manual on Plant Physiology*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2000. 166—167.
- [15] Li H S, Sun Q, Zhao S J, *et al.* *Plant Physiology Biochemistry Principle and Experimental Technique*. Beijing: Higher Education Press, 2004. 260—261.
- [16] Chen J X, Wang X F. *Experimental Manual on Plant Physiology* (the Second Edition). Guangzhou: South China University Press, 2006. 72—73.
- [17] Ward J, Strain B. Elevated CO<sub>2</sub> studies: past, present, and future. *Tree Physiology*, 1999, 19: 211—220.
- [18] Ainsworth E A, Davey P A, Bernacchi C J, *et al.* Ozone symptoms in leaves of woody plants in open-top chambers: ultrastructural and physiological characteristics. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121(4): 620—633.
- [19] Fang Y Z, Zheng R L. *Theory and application of Free-radical biology*. Beijing: Science Press, 2002. 178—179.
- [20] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 601—639.
- [21] Pellinen R, Palva T, Kangasjärvi J. Subcellular localization of ozone-induced hydrogen peroxide production in birch (*Betula pendula*) leaf cells. *The Plant Journal*, 1999, 20: 349—356.
- [22] Fiscus E L, Reid C D, Miller J E, *et al.* Elevated CO<sub>2</sub> reduces O<sub>3</sub> flux and O<sub>3</sub>-induced yield losses in soybeans: possible implications for elevated CO<sub>2</sub> studies. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48: 307—313.
- [23] McKee I F, Eiblmeier M, Polle A. Enhanced ozone-tolerance in wheat grown at an elevated CO<sub>2</sub> concentration, ozone exclusion and detoxification. *New Phytologist*, 1997, 137: 278—284.
- [24] Rao M V, Hale B A, Ormrod D P. Amelioration of ozone induced oxidative damage in wheat plants grown under high carbon dioxide. Role of antioxidant enzymes. *Plant Physiology*, 1995, 109: 421—432.
- [25] Li W B, Wang Y L, Li F, *et al.* Relationship between Active Oxygen and Protective Enzymes in *Tamarix ramosissima* under Water Stress. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 2007, 30(1): 30—34.
- [26] Gao J X, Zhang L B, Shu J M, *et al.* Effects of Ozone on Plant Metabolism. *Rural Eco-Environment*, 1996, 12(4): 42—46.
- [27] Oksanen E, Riikonen J, Kaakinen S, *et al.* Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modified by increasing CO<sub>2</sub> and ozone. *Global Change Biology*, 2005, 11(5): 732—748.
- [28] Vilhena J C, Balaguer L, Eamus D, *et al.* Mechanisms underlying the amelioration of O<sub>3</sub>-induced damage by elevated atmospheric concentrations of CO<sub>2</sub>. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(397): 771—781.
- [29] Jin M H, Feng Z W. Effects of Ozone on Membrane Protective System of Winter Wheat Leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 444—447.
- [30] Wang C Y, Bai Y M, Wen M, *et al.* Effects of Double CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> on Growth and Yields in Soybean. *Environmental Science*, 2004, 6: 7—10.
- [31] Zhao T H, Shi Y, Huang G H, *et al.* Respective and interactive effects of doubled CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> concentration on membrane lipid peroxidation and antioxidative ability of soybean. *Science in China Ser. C Life Sciences*, 2005, 48(1): 136—141.
- [32] Hu Y Y, Zhao T H, Xu L, *et al.* Effects of Elevated CO<sub>2</sub> Concentration on Anti-oxidative System in Different Bearing Time of Spring Wheat. *Acta Agriculture Boreali-Sinica*, 2007, 22(5): 15—18.
- [33] Rudorff B F T, Mulchi C L, Lee E H. Plant responses to elevated CO<sub>2</sub> and interactions with O<sub>3</sub>. In: S. N. Singh ed. *Trace Gas Emissions and Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 2000. 155—179.
- [34] Gaucher C, Costanzo N, Afif D, *et al.* The impact of elevated ozone and carbon dioxide on young *Acer saccharum* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 2003, 117(3): 392—402.
- [35] Annttonen S, Herranen J, Peura P, *et al.* Fatty acids and ultrastructure of ozone-exposed Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) needles. *Environmental Pollution*, 1995, 87: 235—242.
- [36] Calatayud A, Ramirez J W, Iglesias D J, *et al.* Effects of ozone on photosynthetic CO<sub>2</sub> exchange, chlorophyll fluorescence and antioxidant systems in lettuce leaves. *Physiologia Plantarum*, 2002, 116(3): 308—316.
- [37] He P. Green House Effect and Plant Photosynthesis: An Analysis on the Influences of CO<sub>2</sub> Enrichment on Photosynthetic Mechanism in Plants.

Journal of Central South Forestry University, 2001, 21(1): 1—4.

- [38] Booker F L, Prior S A, Torbert H A, *et al.* Decomposition of soybean grown under elevated concentrations of CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub>. *Global Change Biology*, 2005, 11(4): 685—698.

#### 参考文献:

- [12] 赵天宏, 史奕, 黄国宏. CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度倍增及其交互作用对大豆叶绿体超微结构的影响. *应用生态学报*, 2003, 14(2): 2229~2232.
- [13] 郝建军, 刘延吉. 植物生理学实验技术(第二版). 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2001. 162~189.
- [14] 邹琦. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2000. 166~167.
- [15] 李合生, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化原理和实验技术. 北京: 高等教育出版社, 2004. 260~261.
- [16] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导(第二版). 广州: 华南理工大学出版社, 2006. 72~73.
- [19] 方允中, 郑荣梁. 自由基生物学理论及应用. 北京: 科学出版社, 2002. 178~179.
- [25] 李文兵, 王燕凌, 李芳, 等. 水分胁迫下多枝怪柳体内活性氧与保护酶的关系. *新疆农业大学学报*, 2007, 30(1): 30~34.
- [26] 高吉喜, 张林波, 舒俭民, 等. 臭氧对植物新陈代谢的影响. *农村生态环境*, 1996, 12(4): 42~46.
- [29] 金明红, 冯宗炜. 臭氧对冬小麦叶片膜保护系统的影响. *生态学报*, 2000, 20(3): 444~447.
- [30] 王春乙, 白月明, 温民, 等. CO<sub>2</sub>和 O<sub>3</sub>浓度倍增及复合效应对大豆生长和产量的影响. *环境科学*, 2004, 6: 7~10.
- [32] 胡莹莹, 赵天宏, 徐玲, 等. CO<sub>2</sub>浓度升高对春小麦不同生育时期抗氧化系统的影响. *华北农学报*, 2007, 22(5): 15~18.
- [37] 何平. 温室效应与植物光合作用——CO<sub>2</sub>浓度升高对植物光合机理影响的分析. *中南林学院学报*, 2001, 21(1): 1~4.