

高浓度 O₃ 对树木生理生态的影响

徐 胜, 何兴元*, 陈 玮, 陶大立, 徐文铎

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

摘要: 目前全球范围内的 O₃ 污染日趋严重, 特别是随着城市化的不断发展和大气 O₃ 浓度的不断升高, O₃ 对植物的影响已越来越引起人们的关注。O₃ 可以通过多种方式影响森林树木。结合近年来对城市森林主要树种与气候变化关系的研究和相关文献调查, 综合报道和分析了国内外高浓度 O₃ 对森林树木生理生态影响研究的最新进展, 具体包括高浓度 O₃ 对树木的可见伤害、树木的生长和形态结构、光合作用、物质代谢、抗氧化系统及其与其它生态因子(如温度、干旱、CO₂ 等)复合作用对树木生理生态的影响。提出了一些目前研究中存在的主要问题和研究展望。这些报道为进一步开展高浓度 O₃ 对树木的生理生态学研究, 特别是为全球气候变化背景下城市森林的可持续经营与管理以及树种选择提供科学参考和理论依据。

关键词: 高浓度 O₃; 树木; 生理生态; 城市森林; 全球气候变化

文章编号: 1000-0933(2009)01-0368-10 中图分类号: Q142, Q945, S718 文献标识码: A

Impact of elevated O₃ on eco-physiology of trees

XU Sheng, HE Xing-Yuan*, CHEN Wei, TAO Da-Li, XU Wen-Duo

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

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 0368 ~ 0377.

Abstract: Ozone (O₃) is considered one of the important air pollutants in the present world. With the development of urbanization and the continuous increasing of atmospheric O₃ concentration, more and more attention is focused on the impact of elevated O₃ on plant. The impact of elevated O₃ on trees is quite complicated. Based on the results of our experiments on the relationship between the trees and climate change in recent years, and related literature investigation, we will review the research advances in the impact of elevated O₃ on eco-physiology of trees, such as the O₃-induced visible injury, the impact of O₃ on the growth and morphological structure, photosynthesis, nutrition metabolism, antioxidant system of trees and the impact of O₃ in combination with other environmental factors, such as temperature, drought and elevated CO₂. We hope these will provide a scientific reference for the further research on the impact of O₃ on trees, especially on the sustainable forest management and the selection of urban tree species in respect to the increased atmosphere O₃ concentration under the global climate change.

Key Words: elevated O₃; trees; eco-physiology; urban forest; global climate change

在地表海拔 15 ~ 50 km 范围内的平流层中, O₃ 可以吸收太阳的高能紫外辐射, 从而保护了地球上的生物免于遭受紫外线危害, 但在海平面距离地面 15 km 范围内的对流层中, 它却是一种对地球上生物有害的且分布比较广泛的气体污染物^[1,2]。自从前工业时代以来, 全球大气 O₃ 含量上升了 36%, 并且目前几乎全球森林的 30% 已遭受到 O₃ 的不利影响。目前全球约 25% 的森林在生长季节期间受高于 60 µg/L 的 O₃ 浓度的威胁, 到 2100 年预计达到 50% 的森林受到高浓度 O₃ 的威胁^[3]。

基金项目: 国家自然科学基金重大研究计划重点资助项目(90411019); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(kzcx3-sw-43)

收稿日期: 2008-09-04; 修订日期: 2008-11-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hexy@iae.ac.cn

高浓度 O₃ 可以通过多种方式影响森林树木,具体包括可见的叶伤害症状、叶绿素含量下降、植株衰老加剧、光合作用降低、呼吸作用升高、物质代谢发生相应的变化^[4]。同时,树木叶的形态及其组织结构特征也会发生明显的变化,从而影响到树木冠层结构、增加病虫害的危险性,这一系列的生理生态变化最终导致树木生物量和生产力的降低^[5]。不过,高浓度 O₃ 对树木的影响程度也因树木的种类、叶龄、冠层叶片的位置及其环境因子如土壤湿度、温度、光照强度、营养利用状况以及其它生态因子的不同而有所差异^[6]。目前,有关高浓度 O₃ 对植物影响的综合报道主要集中在农作物上^[7],而对森林树木的报道甚少。本文在国内外大量研究的基础上,结合我们近年来对城市森林主要树种与气候变化关系的研究,综合报道和分析了高浓度 O₃ 对森林树木生理生态影响的最新进展,为深入开展高浓度 O₃ 对树木影响的研究,特别是为全球气候变化背景下城市森林的可持续经营与管理以及树种选择提供科学参考和理论依据。

1 高浓度 O₃ 引起的树木伤害症状

高浓度 O₃ 引起的树木伤害症状往往因树种不同而异。一般地,O₃ 对针叶树种的可见伤害表现为针叶褪绿斑驳,出现坏死性斑点。在高浓度 O₃ 处理下,有些针叶树种的早期伤害症状表现为临近气孔的栅栏细胞塌陷、形成轻微的色斑点并逐渐由气孔向外扩散。在栅栏细胞伤害之后,叶绿体随后受到破坏,叶面呈现出许多褪绿斑点。这些症状一般出现在夏初到夏中,并多发生在幼叶^[8,9]。高浓度 O₃ 引起的树木伤害症状也与树木对 O₃ 的敏感性有关,对 O₃ 敏感的树木其伤害症状有时从褪绿斑点发展为桃红色斑点,然后又出现褐色条纹或在叶尖出现橙色或红色枯斑,而耐 O₃ 的树木却无这些症状^[6]。O₃ 对有些针叶树的伤害症状表现为斑块、坏死性条带或叶尖坏死。其中,褪绿斑块是敏感性树种在低等或中等 O₃ 浓度(60 μg/L)下最为普遍的伤害症状^[10]。当 O₃ 浓度在较高含量(80 ~ 100 μg/L)时,针叶出现较明显的坏死性条带或叶尖坏死。美国黄松(*Pinus ponderosa*)受 O₃ 伤害的主要症状是针叶出现褪绿斑点,并无叶尖烧焦,而褪绿斑点又往往出现在距针尖表面 1/3 的地方,然后向针叶基部扩展,直到感染整个针叶^[6]。一些树木的针叶在 O₃ 熏蒸下变黄和失水,最后导致针叶脱落^[11]。

高浓度 O₃ 对阔叶树种的伤害往往表现为叶片变红或变褐色,但不同的阔叶树其伤害症状也有所不同。银杏(*Ginkgo biloba*)在高浓度 O₃(80 μg/L)熏蒸 90 d 时叶片开始出现轻微的褐色斑块^[12]。北美山杨(*Populus tremuloides*)在 O₃ 熏蒸下叶片表面慢慢会出现黑色的坏死性区域,包括叶脉两侧和叶片两面,其中叶片两面的坏死区域在 O₃ 处理延续后两周中不断扩大。O₃ 对杨树的伤害症状不仅仅包括叶片两面的斑块状和点状坏死,也包括叶片未成熟前就出现脱落^[6]。高浓度 O₃ 对树木可见伤害症状的发生还受树木所处微环境条件(如温度、光照、和土壤湿度及其所处的海拔高度和季节等)的影响。此外,同一树种的不同无性系对 O₃ 的敏感性也有差异,受 O₃ 的影响程度也不一样,如杨树中对 O₃(60 μg/L)敏感的无性系叶片有 60% 受到了 O₃ 的伤害,在耐 O₃ 的无性系中仅有 10% 的叶片受到了伤害^[13,14]。

2 高浓度 O₃ 对树木的伤害与树木对高浓度 O₃ 的适应机理

有关高浓度 O₃ 引起树木可见伤害症状的生理学意义目前还缺乏普遍一致的认识。O₃ 主要通过叶面开放的气孔进入到植物组织里,首先与细胞壁和质膜上的成分发生反应,进而对树木造成伤害^[11]。树木也能够通过活细胞内的一些生理机制来减轻 O₃ 对自身的伤害并能够修复或补偿 O₃ 的影响,从而减轻 O₃ 对植株的可见伤害,特别是当植株吸收 O₃ 速率非常小的时候。高浓度 O₃ 对树木影响的基本模式是通过伤害植株的细胞膜蛋白及其结构、抑制光合作用、改变碳水化合物的分配并加速树木的衰老^[1]。

O₃ 对树木的伤害可看作是植株对 O₃ 的一种过敏反应,并且这种反应一般表现为叶栅栏组织细胞的塌陷或紊乱并形成病斑,这主要是由于植株体内活性氧(ROS)的积累导致植物细胞氧化中毒^[15]。ROS 的积累可在病斑周围引起某些基因的激活,延缓这些细胞的编程性死亡,这也可看作是一种树木避免 O₃ 对其进一步伤害的防御机制。ROS 也能够诱导某些化合物的产生,如抗氧化的超氧化物歧化酶(SOD)、酚醛类物质(单宁和黄酮类物质)以及花青素。由于这些物质参与了 O₃ 毒害的降解过程,因而这些抗氧化物的产生也是树木应对 O₃ 伤害的一种生理适应,树木可见伤害症状的发展程度也取决于树木本身对这些物质合成能力的大

小并与树木本身的基因型有很大关系^[16]。

在 O₃ 作用下,树木叶绿体、线粒体、过氧化物酶体等细胞器中会产生大量的过氧化氢(H₂O₂)。H₂O₂ 作为树木在氧化胁迫条件下的一种基本信号分子,可影响细胞防御基因的表达。在高浓度 O₃ 处理下,杨树和桦树的过氧化物酶体数量分别增加了 26%~47% 和 38%^[15]。在 O₃ 处理下,树木光合作用的下降也许导致光能激发过剩(光合系统 II 的过度还原)和叶绿体中 ROS 的积累,导致类囊体膜的破坏。此外,O₃ 促使欧洲山杨(*Populus tremula*)叶片的类胡萝卜素含量下降,导致叶绿体内 ROS 的过量积累,加重了叶片的膜脂过氧化^[15]。研究表明,高浓度 O₃ 处理提高了挪威云杉(*Picea excelsa*)针叶中线粒体的数量。线粒体数的增加可能与改变呼吸途径、活性氧的解毒以及修复 ROS 的破坏有关^[17]。

在 O₃ 熏蒸下,树木必须通过自身的修补机制来合成新的细胞成分,特别是蛋白质。合成蛋白质所需的氨基酸是通过磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)的高活性来诱导产生草酰乙酸(OAA)。研究表明,O₃ 熏蒸促进了欧洲赤松(*Pinus Sylvestris*)针叶的 PEPC 活性增加^[11]。在欧洲南部,长在北纬度地区的树木比南纬度的树木往往更易受到 O₃ 的伤害,因为北纬度地区的夏季夜晚太短以至于难以通过由夜晚暗呼吸作用的修复过程来恢复和缓减 O₃ 对树木的伤害^[18]。

3 高浓度 O₃ 对树木生长及叶的形态与结构的影响

高浓度 O₃ 对树木生长的影响一般表现为抑制作用。在 O₃ 熏蒸下,对 O₃ 最敏感的美国白松(*Pinus strobus*)针叶生长较短、发育不全、针叶数量也明显减少,植株高度和树木直径生长较少^[6]。经过 4 年 1.5 倍 O₃ 浓度的熏蒸,挪威云杉(*Picea abies*)的总生物量降低了 8%,相对生长量下降了 1.5%^[19]。研究表明,在高浓度 O₃ 处理下,美国鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera*)的净光合速率尽管下降了 21%~42%,但其叶面积、茎和叶生物量、主茎高度与大气正常 O₃ 浓度下相比变化不大^[20]。研究表明,高浓度 O₃ (65 μg/L)还推迟了欧洲白桦(*Betula pendula*)芽的发生,还可导致树木在气体短期处理下生物量的增加(与对照相比平均增加 6.7%)^[18]。不过,许多证据表明,O₃ 胁迫抑制了树木的生长,特别是抑制了许多树木叶的生长和发育,从而降低了树木生物量的增加^[21],这与作者的研究相一致,即高浓度 O₃ (80 μg/L)抑制了银杏主枝和侧枝生长,对银杏叶片构件生长有明显抑制作用,无论是叶面积或是叶干质量,与对照株相比,都有明显减少,叶面积减少 5.3%,叶干质量减少 13.6%^[22]。

高浓度 O₃ 对树木叶片解剖结构和超显微结构的影响已有广泛的研究。研究表明,连续 2a 的高浓度 O₃ (80 μg/L)熏蒸显著降低了银杏叶片的气孔长度、宽度、叶面积以及气孔指数,但对气孔密度影响不大^[23]。也有研究表明,高浓度 O₃ 提高了欧洲白桦叶片的气孔密度,减少了组织细胞间隙以及叶绿体和淀粉粒的大小,降低叶绿体基质数目,导致整个类囊体的损伤。除以上症状外,叶片细胞壁塌陷、液泡数目增加、细胞死亡后细胞器的不完全降解、染色体浓缩、细胞核降解等均被看作是落叶森林树木受 O₃ 胁迫的细胞学标记。在白桦树中,耐 O₃ 的无性系一般具有较厚的叶片与较高的气孔密度,而不耐 O₃ 的无性系一般具有相对较薄的叶片和组织细胞壁、较低的栅栏组织和海面组织比以及体积较大的液泡^[17]。

短期高浓度 O₃ 可导致细胞破损和死亡,长期 O₃ 熏蒸可导致树木叶绿体变小、叶绿体基质密度增加。叶绿体基质密度增加与类囊体肿胀也只是暂时性的,因为随着秋季 O₃ 浓度的降低部分伤害可得到恢复。桦树在 O₃ 处理下叶组织的叶绿体和淀粉粒显著变小^[18]。

研究表明,O₃ 可通过改变植物脂类含量及其构成、保卫细胞的质膜离子交换而调节气孔的开闭^[24]。在 O₃ 处理下,树木叶片的保卫细胞和气孔开度(表明气孔膨压降低和气孔关闭)减小,而气孔指数有所增加^[18]。O₃ 促使树木气孔密度增加一般被认为是一种有益的生理生态适应机制,因为气孔密度的增加减轻了单个气孔对 O₃ 的负荷,导致 O₃ 在叶内组织均匀分布,从而形成一个良好的排毒过程。气孔这种简洁的调控模式往往使植物在进行气体交换和蒸腾时能够保持一个较为理想的气孔密度,因此研究认为 O₃ 导致树木叶片光合作用的下降也许可通过树木气孔密度的增加得到补偿^[18]。

大量研究表明,O₃ 减少树木的生长,还改变根冠比,通常对根系的生长和发育有较大的影响^[25]。O₃ 对绝大多数杨树的生长产生不利影响,而且对根系生长的影响似乎更加严重^[6]。高浓度 O₃ 导致细根生物量的下降,提高了树木细根的周转^[26]。O₃ 抑制树木根系生长使树木更易受到干旱和营养缺乏的胁迫,也增加了树木感染病虫害的几率,然而,这种负面影响可通过额外的施氮加以减缓^[20]。此外,树木经过 O₃ 熏蒸也会增加感染病菌的危险,如树木经过 O₃ 处理后更容易浸染锈病,这很可能是因为 O₃ 对树木叶片表面蜡质产生了不利的影响,使得叶片更加潮湿,从而营造出对孢子萌发和真菌持续感染更加有利的微环境^[6, 27]。

4 高浓度 O₃ 对树木基本生理功能的影响

O₃ 作为一种强氧化剂,对树木的光合作用、物质代谢以及抗氧化系统等一些生理过程均会产生一系列的影响,特别是在高浓度 O₃ 条件下,这些影响会更加明显。

4.1 对光合作用的影响

许多研究表明,高浓度 O₃ 一般会降低树木的光合作用^[12, 28],因为 O₃ 限制了树木光合产物的输出而导致光合作用末端产物的积累,从而导致 O₃ 长期抑制光合作用的增加^[28]。此外,O₃ 促使树木光合作用下降,还由于 O₃ 引起了树木核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)数量和活性、电子传递能力等降低的缘故^[1]。Rubisco 对 O₃ 相当敏感,O₃ 熏蒸会减少树木 Rubisco 酶蛋白的表达及其转录的数量^[29]。然而,O₃ 熏蒸会诱导幼叶产生较高的蛋白质含量和 Rubisco 活性,而老叶的可溶性蛋白质含量会降低(下降 24%),Rubisco 活性没有发生变化^[30]。高浓度 O₃ 降低了树木幼叶的 Rubisco 含量,但提高了老叶中 Rubisco 的含量^[31]。因此,O₃ 对同一树种光合作用的影响也与叶龄具有较大的关系。经过 5 个月高浓度 O₃ (75 μg/L) 处理,挪威云杉当年针叶的光合速率有所提高(提高 33%),而老叶的光合作用却有所降低^[30]。

研究表明,同一树种的幼树和成树对 O₃ 的敏感性也不同。如美国巨杉(*Sequoiadendron giganteum*)在经过 1.5 倍 O₃ 浓度处理 12 周后,其当年幼苗的光合速率下降了 40% ~ 45%,而成年树木针叶的光合速率却不受影响^[32]。

不同树种的光合作用受 O₃ 的影响也有所差异。O₃ 减少了冷杉(*Abies fabric*)、美国白松、火炬松(*Pinus taeda*)和北美黄松的光合作用,而对红皮云杉(*Picea koraiensis*)和欧洲赤松针叶的光合作用没有影响。也有研究表明,在 1.5 倍浓度 O₃ 处理下,北美黄松的净光合速率比正常浓度 O₃ 处理下偏高,但二者差异不显著^[33]。此外,O₃ 对树木光合作用的影响也与 O₃ 处理的时间有关,短期(低于一个生长季)O₃ 处理对树木的光合作用并没有明显的影响^[34]。长期暴露到高浓度 O₃ 被认为对树木是一种伤害,特别是对阔叶树种如欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*),高浓度 O₃ 降低树木的光合作用,提高暗呼吸速率,从而可能限制了树木生物量的增加^[10, 12, 35, 36]。

4.2 对物质代谢的影响

4.2.1 对次生物质代谢的影响

次生物质代谢作为植物物质代谢的重要途径,也会受到 O₃ 的影响。研究表明,高浓度 O₃ 提高了树木胞质脂类的数量,提高液泡单宁和酚醛类物质的沉积,其中的一些物质变化已被看作具有抗 O₃ 氧化胁迫的指示作用,如酚类物质含量的增加,还有一些物质表明高浓度 O₃ 熏蒸加速了树木叶片的衰老,如胞质脂类数量的增加^[17]。在高浓度 O₃ 处理下,欧洲白桦叶片的酚类和黄酮类物质含量比对照分别提高了 37.6% 和 88.6%,欧洲赤松针叶总酚类化合物的含量也比对照高^[37]。在 O₃ 作用下,O₃ 可诱导杨树叶片组织木质素的形成以阻挡 O₃ 的运动或通过增强物质的抗氧化能力来提高树木对 O₃ 的忍受能力,但随着叶片的不断衰老,木质素(特别是酸溶性木质素)的含量会不断下降,高浓度 O₃ 可能会加重对树木叶片的伤害^[17, 38]。

在高浓度 O₃ 处理下,桦树叶片绿原酸和黄酮甙含量比对照处理分别提高了 119% 和 14%,这可能是树木对 O₃ 胁迫的一种有益的生理响应,这些酚类化合物特别是绿原酸作为一种活性很强的抗氧化剂,具有很强的抗氧化胁迫能力,能减缓 O₃ 对树木的伤害,但这些酚类化合物的积累又往往会加剧 O₃ 对树木叶片重量和叶

面积的降低^[39]。

Sallem 等以 1.5 倍大气 O₃ 浓度对桦树幼苗进行了长达 3a 的熏蒸。试验结果表明, O₃ 熏蒸使桦树叶片中的次生代谢物质如抗氧化性黄酮等化合物的含量显著升高^[40]。Lindroth 等的研究表明, 高浓度 O₃ 对杨树和桦树幼苗叶片中的淀粉和单宁的含量都没有影响, 但显著降低了桦树叶片中氮的含量^[41]。Sallas 等研究结果表明, 高浓度 O₃ 对欧洲赤松萜类化合物、树脂酸和酚类化合物的总量没有显著影响, 但其中的一些单独组分含量发生了变化^[42]。高浓度 O₃ 可显著增加桦树叶片酚酸, 绿原酸, 黄酮甙, 栲精糖苷以及小分子酚类和单宁的含量^[39]。此外, O₃ 熏蒸促进冬青栎 (*Quercus ilex*) 单萜化合物的释放, 但降低了柔毛栎 (*Quercus pubescens*) 异戊二烯的产生。生成异戊二烯的叶片比不生成异戊二烯的叶片受到高浓度 O₃ 的伤害要轻些^[43], 这是由于异戊二烯能够通过抗氧化作用直接清除 O₃ 而保护树木免受 O₃ 的伤害^[44]。研究表明, 高浓度 O₃ (80 μg/L) 显著提高了银杏和油松 (*Pinus tabulaeformis*) 异戊二烯的排放速率, 同时也改变了树木挥发性有机化合物的组成比例^[45]。总之, 在高浓度 O₃ 影响下, 树木首先会诱导部分酚类或萜类化合物等次生物质的合成, 以提高树木的抗氧化能力, 这是一种有益的生理响应。

4.2.2 对与次生代谢有关酶活性的影响

在高浓度 O₃ 处理下, 杂交杨 (*Populus tremula* × *alba*) 的肉桂醇脱氢酶 (CAD) 活性无论在叶片何种发育阶段均会表现出明显的升高趋势。相比之下, 莽草酸脱氢酶 (SKD) 和苯丙氨酸裂解酶 (PAL) 的酶活性仅在老叶和中龄叶中有所升高, 这些酶活性升高与高浓度 O₃ 导致杨树 Klason 木质素含量的升高有关。O₃ 诱导木质素含量升高可能有助于提高杨树抗 O₃ 的胁迫能力, 因为木质素对 O₃ 引起的活性氧积累可产生屏障或抗氧化效应。耐 O₃ 的杨树比不耐 O₃ 的杨树品种具有更高的 PAL 活性^[46]。树木 CAD 的 mRNA 含量及其活性在高浓度 O₃ 下持续升高^[47]。

4.2.3 对激素和渗透调节物质的影响

植物激素和某些渗透调节物质在植物适应逆境方面具有非常重要的功能。O₃ 熏蒸会导致树木新陈代谢失调, 引起植物组织内部一些激素或渗透调节物质的浓度发生相应的变化。研究表明, 高浓度 O₃ 降低了油松针叶生长素的含量^[48]。此外, 高浓度 O₃ 还降低树木碳水化合物的含量, 但可促进游离氨基酸的积累和有关氮代谢酶活性的增加。在树木生长期, 欧洲赤松蚜虫的种群密度受高浓度 O₃ 的影响不大, 但在生长季末高浓度 O₃ 提高了蚜虫的种群密度, 这与高浓度 O₃ 引起松树叶片谷氨酸含量的增加有关^[49]。

4.2.4 对营养元素的影响

叶片营养失调以前被认为是 O₃ 长期影响植物的一种滞后效应^[48]。绝大多数研究认为 O₃ 对树木叶片的营养组分影响很小, 但对一些元素的含量变化却有较大程度的影响, 特别是对 C 和 N 含量的影响^[50]。高浓度 O₃ 明显降低了树木叶片 N、P 和 K 的含量, 而显著提高了 Mg 的含量。树木叶片 N 含量的下降与 O₃ 引起蛋白质和 Rubisco 含量下降相一致, 低 K 和 P 含量也许与蛋白质合成受阻及渗透调节与膜生理功能受到干扰有关。高浓度 O₃ 显著降低了欧洲赤松幼苗当年针叶 Mn 的含量。O₃ 促使 Mn 含量下降也许与光合效率的下降和类囊体膜的伤害有关^[50]。另外, O₃ 引起树木 Mn 含量下降的同时, 也加剧了叶绿体的分解, 破坏了光合类囊体膜的完整性, 也引起叶绿体中 H₂O₂ 的积累, 这些变化可能也与 O₃ 引起低的 Zn 含量有关, 因为 Zn 是保持光合类囊体膜完整性以及保护膜脂与蛋白质免受氧化破坏的必需营养元素^[17]。研究表明, 高浓度 O₃ 降低了北美黄松粗根 (直径 1~2 mm) N 的含量, 而并没有降低细根 (直径小于 1 mm) N 的含量^[51]。

在高浓度 O₃ 熏蒸下, 树木老叶衰老加快, 碳的净同化速率下降, 而幼叶却保持较高的碳净同化速率, 同时幼叶中 Rubisco 的合成和数量也在增加, N 含量、总可溶性蛋白和氨基酸含量也在增加。这些结果表明, 树木幼叶中碳同化的增加是植株对 O₃ 胁迫的一种生理性补偿, 这也许有助于补偿老叶中对碳同化的损失^[52]。

4.3 对抗氧化系统的影响

对树木进行适当的 O₃ 处理可诱导一些潜在的抗氧化剂产生, 但不能够完全保护树木叶片免受 O₃ 的伤

害,特别是长期的高浓度 O₃ 熏蒸,甚至会加剧对树木的伤害^[39]。O₃ 引起的树木毒害主要与自由基的形成有关,而清除这些氧自由基的酶和非酶防御系统可在适当浓度 O₃ 处理下被激活。超氧化物歧化酶(SOD)是植物清除超氧阴离子(O₂⁻)的主要防御性抗氧化酶,然而,有关该酶活性的变化在针叶树种中对 O₃ 的响应并没有定性的结论,据文献记载,该酶活性在不同浓度的 O₃ 处理下,或增加或降低,或者并无变化^[53]。树木幼叶中铜锌 SOD 酶的活性在夏季受 O₃ 的影响不大。SOD 酶活性的变化与 O₃ 的分解并无直接联系,其变化可能是一种代谢适应或是一种伤害的表现。在 O₃ 处理下,O₃ 激活了松树(*Pinus halepensis*)当年和一年龄针叶的叶黄素循环库。许多树种在 O₃ 处理下叶黄素循环库都有类似的激活。这些结果表明,在 O₃ 诱导伤害过程中,叶黄素循环库的激活可能是树木对光胁迫的一种保护性反应,一些研究也得出了类似的结论^[54]。

高浓度 O₃ 促使挪威云杉当年针叶的 SOD 和过氧化氢(CAT)酶活性明显下降^[55]。桦树幼叶比老叶具有更高的抗 O₃ 氧化胁迫能力,在老叶中发现有大量的 H₂O₂^[17]。高浓度 O₃ 显著提高了油松 1 年龄针叶的过氧化物酶(POD)活性^[48]。O₃ 处理提高了红云杉(*Pinus rubens*)1 年龄针叶中总的谷胱甘肽含量,而对当年针叶的含量没有影响。抗坏血酸和谷胱甘肽含量在抗性强的杨树比对 O₃ 敏感的树种总是表现出较高的水平,但二者差异不显著。尽管品种间有差异,但它们的含量不随 O₃ 处理的时间和叶龄的变化而变化^[56]。

在高浓度 O₃ 熏蒸下,银杏叶片的 SOD、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)、谷胱甘肽还原酶(GR)和脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)的活性比对照处理有所增加。抗坏血酸(AsA)含量在高浓度 O₃ 处理下总是比对照保持较低的水平。由此初步表明,银杏的抗氧化系统在高浓度 O₃ 处理初期表现出积极的响应。然而,在生长季后期,高浓度 O₃ 处理对银杏没有诱导出可见的伤害症状,过氧化物积累的增加和抗氧化酶活性的下降表明了抗氧化系统并不能长时间忍受高浓度 O₃ 的熏蒸^[57]。

5 高浓度 O₃ 与其它环境因子复合作用对树木的影响

5.1 高浓度 O₃ 与高浓度 CO₂ 复合作用对树木的影响

大气 CO₂ 和 O₃ 浓度在近 150a 来同时分别增加了 30% 和 65%^[58],特别在城市及其周边地区大气 CO₂ 和 O₃ 浓度基本上在同步上升,因此城市树木的生长会同时受到高浓度 CO₂ 和高浓度 O₃ 的双重影响^[58, 59]。许多研究认为,在高浓度 CO₂ 和高浓度 O₃ 的复合作用下,前者能够减缓后者对树木光合作用的不利影响^[35, 60]。然而,也有研究表明树木光合作用在高浓度 CO₂ 和 O₃ 复合作用下,前者并未减轻后者对光合作用的不利影响^[61]。一些研究甚至认为高浓度 CO₂ 加剧了高浓度 O₃ 对树种的不利影响^[62, 63]。因此,有关高浓度 CO₂ 是否减轻 O₃ 对树林的不利影响尚存在分歧,不同树种不同处理时间所得出的结果也未尽相同。

在高浓度 O₃ 与高浓度 CO₂ 复合作用下,高浓度 CO₂ 可减轻 O₃ 对树木刚展开叶片光合作用的不利影响,然而,随着叶片的变老,这种减轻作用又逐渐降低^[62]。高浓度 CO₂ 减轻了高浓度 O₃ 对欧洲山杨根系的不利影响。相反,在复合条件下,高浓度 O₃ 抵消了高浓度 CO₂ 引起的土壤呼吸速率的增加^[26]。高浓度 CO₂ 提高了树木对高浓度 O₃ 的忍受能力,与前者提高了树木的光合速率和植株细胞壁半纤维素含量有关^[64]。

尽管短期高浓度 CO₂ 减少树木的气孔开度而降低树木对 O₃ 的吸收,但长期暴露到高浓度 CO₂ 的阔叶树种仅有 10% ~ 20% 的气孔导度下降。总之,长期高浓度 CO₂ 处理并没有抵消 O₃ 对欧洲山毛榉光反应和暗反应的下降^[35]。

5.2 高浓度 O₃ 与水分胁迫的复合作用对树木的影响

高浓度 O₃ 和干旱的复合作用对树木的生理影响比较复杂,一些问题仍存有争议。如水分胁迫可能加剧了 O₃ 对树木的伤害,也有的认为水分胁迫通过叶片的气孔关闭降低了 O₃ 的吸收,从而减缓了 O₃ 对树木的伤害^[1, 24]。

然而,高浓度 O₃ 并不一定意味着对树木存在高风险。事实上,在夏季大气 O₃ 浓度升高和土壤水分条件受到限制时,叶片通过气孔关闭来限制叶面 O₃ 的吸收。这种适应机制大大降低了 O₃ 对树木的胁迫,尤其在土壤水分较为缺乏的条件下^[16]。一般情况下,水分胁迫会减轻 O₃ 对树木的不利影响,即降低了叶片伤害、植

株生长和产量降低的程度。因为干旱诱导树木气孔关闭,减轻了树木对 O_3 的吸收量。然而,更多研究表明, O_3 和水分利用的相互关系是非常复杂的,二者之间的关系可能因水分胁迫的程度和时间而不同^[1]。

尽管树木受到水分胁迫可能会减轻 O_3 对其的伤害,但对一些树种而言,并没有表现出 O_3 与干旱胁迫的任何复合效应。相反, O_3 有时会干扰气孔的调控而降低树木忍受干旱胁迫的能力^[54]。地中海白松 (*Pinus halepensis*) 当年针叶比 1 年龄针叶在激活防御系统抵抗 O_3 胁迫方面表现出更高的能力,这可能是 O_3 对树木的伤害总是开始于 1 年龄针叶的缘故。干旱和 O_3 加剧了树木的氧化胁迫,但诱导幼叶中一些抗氧化酶活性的增加。然而,每种酶的活性变化情况也不尽相同,表明酶对这些胁迫因子存在不同的响应机制^[54]。

5.3 高浓度 O_3 与温度的复合作用对树木的影响

研究表明,许多树种在高浓度 O_3 下降低了树木的耐寒性。在 O_3 和低温复合作用下,低温明显减缓了 O_3 对六个欧洲白桦品种的可见伤害。 O_3 加速了针叶树木芽的萌动而增加了春季霜冻伤害的危险性。 O_3 对树木耐寒性的影响主要体现在细胞膜的渗透性、酶活性、抗氧化剂、光合碳同化的降低以及对暗呼吸所需碳的增加,特别在长期 O_3 熏蒸条件下。在 O_3 和霜冻处理复合作用下,霜冻可减轻 O_3 对欧洲白桦 19% ~ 41% 的伤害,与单独 O_3 处理相比,叶绿体的大小比对照处理分别小 37% ~ 41%,这与淀粉粒大小下降 72% ~ 89% 有关,也与淀粉粒在总叶绿体横截面中的比例下降相吻合^[18]。

目前,除大气 O_3 浓度上升之外的另一被广泛关注的议题是全球变暖,大气温度升高,我国的平均气温预计从 2020 年至 2050 年将上升 2.2℃^[65]。适当的高温处理会促进树木的生长和发育,促进光合作用的增加,而过高的升温会因降低树木的 Rubisco 酶活性而降低树木的光合作用。根据我们目前检索的文献,有关高温和高浓度 O_3 复合处理对树木的影响还未见有报道。

5.4 高浓度 O_3 与光照的复合作用对树木的影响

O_3 对树木的影响也与其所处的光照环境有关,特别是在低光照或荫蔽环境中, O_3 对树木的影响更为明显^[66]。尽管荫生植物常常具有较低的气孔导度而吸收的 O_3 量比阳生植物少,但单位组织细胞吸收 O_3 的有效剂量实际上可能更高,因为荫生植物叶片的绿色组织较阳生植物的松散。研究表明,高浓度 O_3 和低紫外线照射的复合处理比 O_3 单独处理对松针具有更为不利的影响,因为复合处理下针叶具有更高的丙二醛(MDA)含量,膜脂肪过氧化程度加剧,同时也具有较低的 CAT 和 POD 活性^[67]。

6 结束语

综上所述,高浓度 O_3 对树木的生理生态影响主要表现为:高浓度 O_3 会提高树木的呼吸作用,降低光合作用、光合量子效率和电子传递速率,降低 Rubisco 酶的数量和活性,改变物质代谢水平,降低气孔功能和生物产量,最后导致树木叶的可见伤害并加速树木的衰老和死亡。不过,高浓度 O_3 对树木的生理生态影响比较复杂,因为树木生长发育是由众多自身生理生态过程和环境因子在一起共同调控的,仅从某一方面解释 O_3 对树木的生理生态影响机制都比较片面。目前,有关高浓度 O_3 对树木的生理生态影响尽管有了比较多的研究,但许多研究还处于零散的探索性阶段,一些研究结论目前尚无定论,也缺乏深入系统的研究,特别是进行长期系统的研究甚少。另外,高浓度 O_3 对树木的影响目前的研究也多集中在树木地上植株部分,对于树木根系及其所处的土壤环境受 O_3 的影响研究较少,特别是开展根系生理的长期系统研究甚少。此外, O_3 对树木的分子生物学如蛋白质与基因表达的影响目前尚未见有报道。因此,根据当前 O_3 对树木生理生态的研究进展,希望继续深入研究 O_3 (特别是高浓度 O_3) 对树木的可能影响应侧重的方面有:① 加强 O_3 与多个生态因子的相互作用的研究,探讨和揭示多个生态因子与 O_3 的复合作用机理;② 加强不同树种对 O_3 响应的研究,探讨不同树种适应 O_3 的生理机制;③ 加强 O_3 对树木某些重要生理生态过程与机制的研究,如营养和水分循环过程及其机制的研究;④ 开展长期高浓度 O_3 处理对树木生理生态影响机理的研究,特别是 O_3 对树木光合作用长期影响的研究;⑤ 深入开展高浓度 O_3 对树木分子作用机理的研究,特别是高浓度 O_3 与生态因子复合条件下树木某些蛋白质功能和基因表达的研究;⑥ 深入开展高浓度 O_3 对城市森林生态系统结构与功能的影响研究。

References:

- [1] Katrien B, Reinhart C, Ludwig D T. Effects of ozone exposure on growth and photosynthesis of beech seedlings (*Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 2000, 146: 271 — 280.
- [2] Ferretti M, Calderisi M, Bussotti F. Ozone exposure, defoliation of beech (*Fagus sylvatica* L.) and visible foliar symptoms on native plants in selected plots of South-Western Europe. *Environmental Pollution*, 2007, 145(3): 644 — 651.
- [3] Percy K E, Legge A H, Krupa S W. Tropospheric ozone: a continuing threat to global forests? In: Karnosky D F, Percy K E, Chappelka A H, Simpson C P J. eds. *Air Pollution and Global Change and Forests in the New Millennium*. Development in Environmental Science, 2003, 3: 85 — 118.
- [4] Karnosky D F, Zak D R, Pregitzer K S, *et al.* Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. *Functional Ecology*, 2003, 17: 289 — 304.
- [5] Filippo B, Giovanni A, Rosanna D, *et al.* Ozone foliar symptoms in woody plant species assessed with ultrastructural and fluorescence analysis. *New Phytologist*, 2005, 166: 941 — 955.
- [6] Karnosky D F, Skelly J M, Percy K E, *et al.* Perspectives regarding 50 years of research on effects of tropospheric ozone air pollution on US forests. *Environmental Pollution*, 2007, 147: 489 — 506.
- [7] Fuhrer J. Agroecosystem responses to combinations of elevated CO₂, ozone, and global climate change. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2003, 97: 1 — 20.
- [8] Costonis A C. Acute foliar injury of eastern white pine induced by sulfur dioxide and ozone. *Phytopathology*, 1970, 60: 994 — 999.
- [9] Costonis A C, Sinclair W A. Relationships of atmospheric ozone to needle blight of eastern white pine. *Phytopathology*, 1969, 59: 1566 — 1574.
- [10] Flagler R B, Chappelka, A H. Growth responses of southern pines to acidic precipitation and ozone. In: Fox, S., Mickler, R. A. eds. *Impacts of Air Pollutants on Southern Pine Forests*. New York: Springer-Verlag, 1995. 388 — 424.
- [11] Sehmer L, Fontaine V, Antoni F, *et al.* Effects of ozone and elevated atmospheric carbon dioxide on carbohydrate metabolism of spruce needles. Catabolic and detoxification pathways. *Physiologia Plantarum*, 1998, 102: 605 — 611.
- [12] He X Y, Fu S L, Chen W, *et al.* Changes in effects of ozone exposure on growth, photosynthesis, and respiration of *Ginkgo biloba* in Shenyang urban area. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 555 — 561.
- [13] Oksanen E, Rousi M. Differences of *Betula* origins in ozone sensitivity based on open-field experiment over two growing seasons. *Canada Journal of Forest Research*, 2001, 31: 804 — 811.
- [14] Yun S C, Laurence J A. The response of sensitive and tolerant clones of *Populus tremuloides* to dynamic ozone exposure under controlled environmental conditions. *New Phytologist*, 1999, 143: 305 — 313.
- [15] Oksanen E, Haikio E, Sober J, *et al.* Ozone-induced H₂O₂ accumulation in field-grown aspen and birch is linked to foliar ultrastructure and peroxisomal activity. *New Phytologist*, 2003, 161: 791 — 799.
- [16] Elisabetta G, Filippo B, Reto J S *et al.* Ozone symptoms in leaves of woody plants in open-top chambers: ultrastructural and physiological characteristics. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121: 620 — 633.
- [17] Elina O, Johanna R, Seija K, *et al.* Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modified by increasing CO₂ and ozone. *Global Change Biology*, 2005, 11: 732 — 748.
- [18] Nadezhda P, Vera F, Matti R, *et al.* Interactive effect of springtime frost and elevated ozone on early growth, foliar injuries and leaf structure of birch (*Betula pendula*) *New Phytologist*, 2003, 159: 623 — 636.
- [19] Karlsson P E, Medin E L, Sellden G, *et al.* Impact of ozone and reduced water supply on the biomass accumulation of Norway spruce saplings. *Environmental Pollution*, 2002, 119: 237 — 244.
- [20] Rebbeck J, Scherzer A J. Growth responses of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) exposed to 5 years of O₃ alone or combined with elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 1527 — 1537.
- [21] Paakkonen E, Metsarinne S, Holopainen T, *et al.* The ozone sensitivity of birch (*Betula pendula*) in relation to the developmental stage of leaves. *New Phytologist*, 1995, 132: 145 — 154.
- [22] Xu W, Fu S, He X, *et al.* Effects of elevated CO₂ and O₃ on modular growth of *Ginkgo biloba*. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(10): 1669 — 1674.
- [23] Xu W, Qi S, He X, *et al.* Effects of elevated CO₂ and O₃ concentrations on quantitative characteristics of mature leaf stomata in *Ginkgo biloba*. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(7): 1059 — 1063.
- [24] Fausto M, Eugenio D, Marcello V. Physiological response of *Pinus halepensis* needles under ozone and water stress conditions. *Physiologia*

- Plantarum, 2001, 113: 249—257.
- [25] Paakkonen E, Paasisalo S, Holopainen T, *et al.* Growth and stomatal responses of birch (*Betula pendula* Roth.) clones to ozone in open-air and chamber fumigations. *New Phytologist*, 1993, 125: 615—623.
- [26] Karnosky D F, Pregitzer K S, Zak D R, *et al.* Scaling ozone responses of forest trees to the ecosystem level in a changing climate. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 965—981.
- [27] Karnosky D F, Percy K E, Xiang B, *et al.* Interacting elevated CO₂ and tropospheric O₃ predisposes aspen (*Populus tremuloides* Michx.) to infection by rust (*Melampsora medusae* sp. *tremuloidae*). *Global Change Biology*, 2002, 8: 329—338.
- [28] Einig W, Lauxmann U, Hauch B, *et al.* Ozone-induced accumulation of carbohydrates changes enzyme activities of carbohydrate metabolism in birch leaves. *New Phytologist*, 1997, 137, 673—680.
- [29] Pelloux J, Jolivet Y, Fontaine V, *et al.* Changes in Rubisco and Rubisco activase gene expression and polypeptide content in *Pinus halepensis* M. subjected to ozone and drought. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24: 123—131.
- [30] Cornelius L, Sabine A, Dominique G, *et al.* Beech trees exposed to high CO₂ and to simulated summer ozone levels: Effects on photosynthesis, chloroplast components and leaf enzyme activity. *Physiologia Plantarum*, 2000, 109: 252—259.
- [31] Noormets A, Sober A, Pell E J, *et al.* Stomatal and non-stomatal limitation to photosynthesis in two trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones exposed to elevated CO₂ and/or O₃. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24: 327—336.
- [32] Wullschlegel S D, Hanson P J, Edwards G S, *et al.* Growth and maintenance respiration in leaves of northern red oak seedlings and mature trees after 3 years of ozone exposure. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19: 577—584.
- [33] Jan L B, George H R, Patrick J T. Effects of long-term ozone exposure and drought on the photosynthetic capacity of ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Laws.). *New Phytologist*, 1992, 122: 81—90.
- [34] Rebbeck J, Scherzer A J, Loats K V. Foliar physiology of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) exposed to O₃ and elevated CO₂ over five seasons. *Trees*, 2004, 18: 253—263.
- [35] Thorsten E E G, Sabine A, Karl-heinz H, *et al.* Interactions of chronic exposure to elevated CO₂ and O₃ levels in the photosynthetic light and dark reactions of European beech (*Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 1999, 144: 95—107.
- [36] Birgit G, Markus L, Gaby D, *et al.* Chronic ozone exposure affects leaf senescence of adult beech trees: a chlorophyll fluorescence approach. *Journal of Experiment Botany*, 2007, 58(4): 785—795.
- [37] Oksanen E, Saleem A. Ozone exposure results in various carry-over effects and prolonged reduction in biomass in birch (*Betula pendula* Roth). *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 1401—1411.
- [38] Mireille C, Jean-Claude P, Eric L, *et al.* Condensed lignins are synthesized in poplar leaves exposed to ozone. *Plant Physiology*, 2004, 134: 586—594.
- [39] Peltonen P A, Vapaavuori E, Julkunen-tiitto R. Accumulation of phenolic compounds in birch leaves is changed by elevated carbon dioxide and ozone. *Global Change Biology*, 2005, 11: 1305—1324.
- [40] Saleem A, Lopenen J, Pihlaja K, *et al.* Effects of long-term open-field ozone exposure on leaf phenolics of European silver birch (*Betula pendula* Roth). *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 27: 1049—1062.
- [41] Lindroth R L, Kopper B J, Parsons W F J, *et al.* Consequences of elevated carbon dioxide and ozone for foliar chemical composition and dynamics in trembling aspen (*Populus tremuloides*) and paper birch (*Betula papyrifera*). *Environmental Pollution*, 2001, 115: 395—404.
- [42] Sallas L, Kainulainen P, Utriainen J, *et al.* The influence of elevated O₃ and CO₂ concentrations on secondary metabolites of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Global Change Biology*, 2001, 7: 303—311.
- [43] Carlo C, Amy E W, Tanya G F, *et al.* Isoprene synthase expression and protein levels are reduced under elevated O₃ but not under elevated CO₂ (FACE) in field-grown aspen trees. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30: 654—661.
- [44] Vuorinen T, Nerg A M, Vapaavuori E, *et al.* Emission of volatile organic compounds from two silver birch (*Betula pendula* Roth) clones grown under ambient and elevated CO₂ and different O₃ concentrations. *Atmospheric Environment*, 2005, 39: 1185—1197.
- [45] Li D, Shi Y, He X. Effect of elevated O₃ on the volatile organic compounds emit from *Ginkgo biloba* and *Pinus tabulaeformis*. *Environmental Science*, 2008, 29(2): 300—304.
- [46] Koch J R, Scherzer A J, Eshita S M, *et al.* Ozone sensitivity in hybrid poplar is correlated with a lack of defense-gene activation. *Plant Physiology*, 1998, 118: 1243—1252.
- [47] Zinser C, Jungblut T, Heller W, *et al.* The effect of ozone in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.): gene expression, biochemical changes and interactions with UV-B radiation. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 975—982.
- [48] Xue-Mei L, Xing-Yuan H, Wei C, *et al.* Effects of elevated CO₂ and/or O₃ on hormone IAA in needles of Chinese pine. *Plant Growth Regulation*, 2007, 53: 25—31.

- [49] Jarmo H, Pirjo K, Jari O. Growth and reproduction of aphids and levels of free amino acids in Scots pine and Norway spruce in an open-air fumigation with ozone. *Global Change Biology*, 1997, 3: 139–147.
- [50] Yamaji K, Julkunen-Tiitto R, Rousi M, *et al.* Ozone exposure over two growing seasons alters root-to-shoot ratio and chemical composition of birch (*Betula pendula* Roth). *Global Change Biology*, 2003, 9: 1363–1377.
- [51] Olszyk D M, Johnson M G, Phillips D L, *et al.* Interactive effects of CO₂ and O₃ on a ponderosa pine plant/litter/soil mesocosm. *Environmental Pollution*, 2001, 115(3): 447–462.
- [52] Bielenberg D G, Lynch J P, Pell E J. Nitrogen dynamics during O₃-induced accelerated senescence in hybrid poplar. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 501–512.
- [53] Susana E, Rocio A, Federico J, *et al.* On the response of pigments and antioxidants of *Pinus halepensis* seedlings to Mediterranean climatic factors and long-term ozone exposure. *New Phytologist*, 1998, 138: 419–432.
- [54] Alonso R, Elvira S, Castillo F J, *et al.* Interactive effects of ozone and drought stress on pigments and activities of antioxidative enzymes in *Pinus halepensis*. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24: 905–916.
- [55] Polle A, Pfirrmann T, Chakrabarti S, *et al.* The effects of enhanced ozone and enhanced carbon dioxide concentrations on biomass, pigments and antioxidative enzymes in spruce needles (*Picea abies* L.). *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16: 311–316.
- [56] Sung-chul Y, John A L. The response of sensitive and tolerant clones of *Populus tremuloides* to dynamic ozone exposure under controlled environmental conditions. *New Phytologist*, 1999, 143: 305–313.
- [57] Xingyuan H, Yanan R, Wei C, *et al.* Responses of the anti-oxidative system in leaves of *Ginkgo biloba* to elevated ozone concentration in an urban area. *Botanical Studies*, 2006, 47: 409–416.
- [58] Paoletti E, Seufert G, Rocca G D, *et al.* Photosynthetic responses to elevated CO₂ and O₃ in *Quercus ilex* leaves at a natural CO₂ spring. *Environmental Pollution*, 2007, 147: 516–524.
- [59] Bortier K, Ceulemans R, D T L. Effects of tropospheric ozone on wood plants. In: Agrawal M, eds. *Environmental pollution and plant responses*, Lewis Publishers, Boca Raton, FL, 2000. 153–182.
- [60] Volin J C, Reich P B, Givnish T J. Elevated carbon dioxide ameliorates the effects of ozone on photosynthesis and growth; species respond similarly regardless of photosynthetic pathway or plant functional group. *New Phytologist*, 1998, 138: 315–325.
- [61] Manes F, Vitale M, Donato E, *et al.* O₃ and O₃ + CO₂ effects on a Mediterranean evergreen broadleaf tree, Holm Oak (*Quercus ilex* L.). *Chemosphere*, 1998, 36: 801–806.
- [62] Lutz C, Anegg S, Gerant D, *et al.* Beech trees exposed to high CO₂ and to simulated summer ozone levels: effects on photosynthesis, chloroplast components and leaf enzyme activity. *Physiologia Plantarum*, 2000, 109: 252–259.
- [63] McDonald E P, Kruger E L, Riemenschneider D E, *et al.* Competitive status influences tree growth responses to elevated CO₂ and O₃ in aggregating aspen stands. *Functional Ecology*, 2002, 16: 792–801.
- [64] Oksanen E, Riikonen J, Kaakinen S, *et al.* Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modified by increasing CO₂ and ozone. *Global Change Biology*, 2005, 11: 732–748.
- [65] Sun G C, Zeng X P, Liu X J, *et al.* Effects of moderate high-temperature stress on photosynthesis in saplings of the three dominant tree species of subtropical forest. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(4): 1283–1291.
- [66] Back J, Vanderklein D W, Topa M A. Effects of elevated ozone on CO₂ uptake and leaf structure in sugar maple under two light environments. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 137–147.
- [67] Lars O B, Monika E, Jorg-Peter S, *et al.* Interactive effects of ozone and low UV-B radiation on antioxidants in spruce (*Picea abies*) and pine (*Pinus sylvestris*) needles. *Physiologia Plantarum*, 1998, 104: 248–254.

参考文献:

- [22] 徐文铎, 付士磊, 何兴元, 等. 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对银杏构件生长的影响. *生态学杂志*, 2008, 27(10): 1669–1674.
- [23] 徐文铎, 齐淑艳, 何兴元, 等. 大气 CO₂、O₃ 浓度升高对银杏成年叶片气孔数量特征的影响. *生态学杂志*, 2008, 27(7): 1059–1063.
- [45] 李德文, 史奕, 何兴元. O₃ 浓度升高对银杏及油松 BVOCs 排放的影响. *环境科学*, 2008, 29(2): 300–304.
- [65] 孙谷畴, 曾小平, 刘晓静, 等. 适度高温胁迫对亚热带森林 3 种建群树种幼树光合作用的影响. *生态学报*, 2007, 27(4): 1283–1291.