

ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q

生态学报

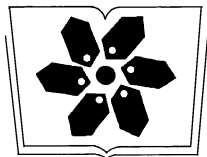
Acta Ecologica Sinica



第34卷 第2期 Vol.34 No.2 **2014**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 34 卷 第 2 期 2014 年 1 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 连续免耕对不同质地稻田土壤理化性质的影响 龚冬琴, 吕 军 (239)
- 下辽河平原景观格局脆弱性及空间关联格局 孙才志, 闫晓露, 钟敬秋 (247)
- 完全水淹环境中光照和溶氧对喜旱莲子草表型可塑性的影响 许建平, 张小萍, 曾 波, 等 (258)
- 赤潮过程中“藻-菌”关系研究进展 周 进, 陈国福, 朱小山, 等 (269)
- 盐湖微微型浮游植物多样性研究进展 王家利, 王 芳 (282)
- 臭氧胁迫对植物主要生理功能的影响 列淦文, 叶龙华, 薛 立 (294)
- 啮齿动物分子系统地理学研究进展 刘 铸, 徐艳春, 戎 可, 等 (307)
- 生态系统服务制图研究进展 张立伟, 傅伯杰 (316)

个体与基础生态

- NaCl 胁迫下沙枣幼苗生长和阳离子吸收、运输与分配特性 刘正祥, 张华新, 杨秀艳, 等 (326)
- 不同生境吉首蒲儿根叶片形态和叶绿素荧光特征的比较 向 芬, 周 强, 田向荣, 等 (337)
- 小麦 LAI-2000 观测值对辐亮度变化的响应 王 龔, 田庆久, 孙绍杰, 等 (345)
- K^+ 、 Cr^{6+} 对网纹藤壶幼虫发育和存活的影响 胡煜峰, 严 涛, 曹文浩, 等 (353)
- 马铃薯甲虫成虫田间扩散规律 李 超, 彭 赫, 程登发, 等 (359)

种群、群落和生态系统

- 莱州湾及黄河口水域鱼类群落结构的季节变化 孙鹏飞, 单秀娟, 吴 强, 等 (367)
- 黄海中南部不同断面鱼类群落结构及其多样性 单秀娟, 陈云龙, 戴芳群, 等 (377)
- 苏南地区湖泊群的富营养化状态比较及指标阈值判定分析 陈小华, 李小平, 王菲菲, 等 (390)
- 盐城淤泥质潮滩湿地潮沟发育及其对米草扩张的影响 侯明行, 刘红玉, 张华兵 (400)
- 江苏省农作物最大光能利用率时空特征及影响因子 康婷婷, 高 苹, 居为民, 等 (410)
- 1961—2010 年潜在干旱对我国夏玉米产量影响的模拟分析 曹 阳, 杨 婕, 熊 伟, 等 (421)
- 黑龙江省 20 世纪森林变化及对氧气释放量的影响 张丽娟, 姜春艳, 马 骏, 等 (430)
- 松嫩草原不同演替阶段大型土壤动物功能类群特征 李晓强, 殷秀琴, 孙立娜 (442)
- 小兴安岭 6 种森林类型土壤微生物量的季节变化特征 刘 纯, 刘延坤, 金光泽 (451)

景观、区域和全球生态

- 黄淮海地区干旱变化特征及其对气候变化的响应 徐建文, 居 辉, 刘 勤, 等 (460)

我国西南地区风速变化及其影响因素 张志斌,杨 莹,张小平,等 (471)

青海湖流域矮嵩草草甸土壤有机碳密度分布特征 曹生奎,陈克龙,曹广超,等 (482)

基于生命周期评价的上海市水稻生产的碳足迹 曹黎明,李茂柏,王新其,等 (491)

研究简报

荒漠草原区柠条固沙人工林地表草本植被季节变化特征 刘任涛,柴永青,徐 坤,等 (500)

跨地带土壤置换实验研究 靳英华,许嘉巍,秦丽杰 (509)

SWAT 模型对景观格局变化的敏感性分析——以丹江口库区老灌河流域为例
..... 魏 冲,宋 轩,陈 杰 (517)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 288 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 29 * 2014-01



封面图说: 高原盐湖——中国是世界上盐湖分布比较稠密的国家,主要分布在高寒的青藏高原以及干旱半干旱地区的新疆、内蒙古一带。尽管盐湖生态环境极端恶劣,但它们依然是陆地特别是高原生态系统中十分重要的组成部分。微微型浮游植物通常是指粒径在 0.2—3 μm 之间的光合自养型浮游生物。微微型浮游植物不仅是海洋生态系统中生物量 and 生产力的最重要贡献者,也是盐湖生态系统最重要的组成部分。研究显示,水体矿化度是影响微微型浮游植物平面分布及群落结构组成的重要因子,光照、营养成分和温度等也会影响盐湖水体中微微型浮游植物平面分布及群落结构组成(详见 P282)。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201305161086

列淦文, 叶龙华, 薛立. 臭氧胁迫对植物主要生理功能的影响. 生态学报, 2014, 34(2): 294-306.
Lie G W, Ye L H, Xue L. Effects of ozone stress on major plant physiological functions. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(2): 294-306.

臭氧胁迫对植物主要生理功能的影响

列淦文, 叶龙华, 薛 立*
(华南农业大学林学院, 广州 510642)

摘要:近年来, 由于光化学反应的臭氧前体增加, 全球植物受对流层臭氧(O₃)胁迫的程度越来越严重。臭氧污染被认为是造成东欧、西欧和整个美国的大片森林衰退和枯死的主要原因。臭氧胁迫严重影响植物叶片对光能的利用, 通过气孔限制和非气孔限制, 导致其光合速率的降低, 影响光合产物的产量。臭氧对植物的影响与植物体内代谢物质的积聚量紧密联系。臭氧胁迫引发植物的各种防御保护机制, 刺激抗氧化系统, 影响膜系统, 改变其体内碳和矿质养分的吸收并引起它们的重新分配, 诱导其基因表达的深层变化。为了适应臭氧胁迫环境, 植物通过生理生化机制的调节来保证其生命活动。如细胞通过调节渗透物质的含量来保持渗透势的平衡; 细胞内各种抗氧化酶活性增加, 以清除自由基, 避免或者减轻细胞受到伤害; 改变代谢途径以保持能量储备和降低代谢速率。可见, 生态环境对生物进化具有重要影响。这个观点将在臭氧胁迫对植物生理的影响中得到证实, 也是生物进化论的另一种证据。综述了臭氧对光合生理、呼吸代谢、抗氧化系统、膜系统、矿质养分的吸收和分配与分子生理等主要生理功能的影响, 并提出臭氧胁迫对植物生理影响的今后研究方向与未来研究热点是: (1) 加强在植物个体和群落水平上臭氧胁迫对植物生理影响的研究; (2) 臭氧影响下植物的基因调控和相关信号传递网络系统的机理; (3) 通过分子标记、基因组谱、基因组学和转基因技术等方法研究选育适应臭氧胁迫环境的植物; (4) 尽可能在接近自然条件的环境中开展研究; (5) 臭氧胁迫对亚热带和热带森林及其树种主要生理功能影响的研究; (6) 建立模型评估臭氧对植物的影响。

关键词:植物; 臭氧胁迫; 生理代谢; 生理机制

Effects of ozone stress on major plant physiological functions

LIE Ganwen, YE Longhua, XUE Li*
College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: Nowadays, with the increase of ozone precursor caused by photochemical reactions, the extent of global plants suffering from ozone stress in the troposphere is getting more and more serious. Ozone pollution has been considered to be the primary cause of forest decline and tree dieback in Eastern and Western Europe and throughout the United States. Ozone stress could have strong impacts on the utilization of light and the production of photosynthesis products in plants, and lead to the decline of photosynthetic rate through stomatal limitation and non-stomatal limitation. The effects of ozone on plants are closely related to the accumulation of metabolic substance in plants. Various defensive protection mechanisms are initiated by ozone stress, such as antioxidant system and membrane system. Ozone stress has changed the absorption of carbon and mineral nutrients in plants and caused their redistribution. And it could also induce deep changes in gene expression. In order to adapt to the environment with ozone stress, plants adjust their physiological and biochemical mechanism to ensure their vital movement. For example, the content of permeable mass would be regulated by cell to maintain osmotic potential balance, meanwhile the metabolic pathway would be changed to keep energy reserves and reduce metabolic rate in plants. And all kinds of antioxidant enzymes' activity in the cell would increase to clear up free radicals

基金项目: 广东省林业局资助项目(F09054)
收稿日期: 2013-05-16; 修订日期: 2013-09-17
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: forxue@scau.edu.cn

and mitigate or even avoid cell damages. It's clear that the ecological environment has important effects on biological evolution. And it's confirmed by the plants' physiological effects from ozone stress, which is also another kind of evidence of biological evolutionism. In this paper, the impacts that ozone does to plants' photosynthetic physiology, respiratory metabolism, antioxidant system, membrane system, nutrients absorption and allocation, and molecular physiology were summarized to get a more comprehensive understanding of the physiological and biochemical mechanism of plants adapting to ozone stress. Hotspots for future ozone researches should be focused on the enhancement of effects of ozone stress on plant physiology in individual and community level, the gene regulation and related mechanism of signal transmission network system of plants under ozone stress, plants breeding to adapt to the environment with ozone stress by methods such as molecular marker, gene mapping, genomics approach and transgenic technology, research condition that should be close to natural environment as much as possible, the effects of ozone stress on major physiological functions of subtropical and tropical forests, and the models to assess the impacts of ozone on plants.

Key Words: plant; ozone stress; physiological metabolism; physiological mechanism

臭氧是氧气(O_2)的同素异形体,具有强氧化作用^[1]。臭氧存在于平流层时有助于保护地球上的生物免受紫外线的伤害,而当其在地球表面附近时,对植被有伤害作用^[2]。光化学反应是对流层臭氧的主要来源,主要来自汽车废气^[3]。近年来,在美国^[4]、欧洲^[5]、亚洲^[6],特别是在一些高海拔地区^[7],均测到高浓度臭氧存在于对流层。从 1750 年以来全球的臭氧浓度平均值由 25 nL/L 上升到 34 nL/L,增加了 36%^[8-9]。臭氧污染被认为是造成东欧、西欧和整个美国的大片森林衰退和枯死的主要原因^[10-11]。

植物受到臭氧胁迫后,生理上产生一系列变化进行调节,如通过气孔限制和非气孔限制,导致植物光合速率的降低,影响光合产物的合成与降解,改变体内代谢物质的积聚量,引发各种防御保护机制,启动抗氧化系统,影响膜系统,改变体内碳和矿质养分的吸收并引起它们的重新分配,诱导其基因表达的深层变化等。因此,对臭氧胁迫下植物的光合生理、呼吸代谢、抗氧化系统、膜系统、矿质养分的吸收和分配与分子生理等主要生理影响进行综述,可以揭示其适应臭氧胁迫的生理生化机制,为合理地筛选抗臭氧植物提供参考,这对于改善臭氧污染地区的生态环境具有重要意义。

1 臭氧与植物的光合生理

光合作用是植物最基本的,同时也是对环境因子比较敏感的生理过程。许多研究发现臭氧胁迫会使植物的光合作用下降。大量的实验证明臭氧可以导致植物叶绿素含量^[12]和光合速率的显著降低^[13]。

例如温带落叶树种和地中海常绿树种,在长期接触高浓度的臭氧后明显降低了净光合速率(P_n)、加速了叶片衰老和增加了暗呼吸^[14]。Wittig 等^[14-15]发现臭氧浓度由对照的 36 nL/L 提高到 71 nL/L 时,树木的气孔导度(G_s)下降了 13%,臭氧浓度由 44 nL/L 提高到 81 nL/L 时,树木的光饱和光合速率(light-saturated photosynthetic rate, A_{sat})减少了 11%。臭氧引起光合速率的降低已被归因于气孔和非气孔限制^[16]。通常认为,净光合速率和气孔导度下降时,如果胞间二氧化碳浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)下降,则气孔限制是主要原因,如果胞间二氧化碳浓度不变或上升,则非气孔限制是决定性因素^[17]。

1.1 臭氧与光合速率

臭氧胁迫严重影响叶片对光能的利用,而较低的有效光导致了叶片光合速率的降低。Feng 等^[6]发现,100 nL/L 和 200 nL/L 的臭氧处理 25 d 后,水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)的净光合速率分别比对照减少 41% 和 50%,而 50 nL/L 处理的则与对照差异不显著。张巍巍等^[18]发现 80 nL/L 臭氧处理的银杏(*Ginkgo biloba*)30 d 时,光合速率开始下降,降幅随着处理时间的延长而增大,具有一定的累积效应。由上可知,随着臭氧浓度的升高和处理时间的延长,臭氧对植物光合速率的抑制作用越来越显著。

1.2 臭氧与气孔限制

气孔是臭氧进入植物体而发生毒害作用的主要通道^[19],臭氧污染通常通过气孔数量、气孔孔径和气孔开度等气孔限制作用来影响植物。在受到臭氧

胁迫时,植物的气孔导度降低可能是植物避害的一种反应,但同时也降低了气体交换速率^[20]。植物对臭氧的响应取决于臭氧通过气孔进入叶片的总量和涉及臭氧吸收的植物灵敏度(叫做“有效臭氧剂量”,由代谢氧化还原反应的控制和产生防御的能力所决定)^[21]。气孔关闭被认为是叶片光合速率减少的原因之一^[22]。一般而言,速生树种和气孔导度较高的种群对臭氧更敏感,因为它们的臭氧吸收率比慢生树种的要大^[23]。Paoletti^[24]发现,地中海盆地的臭氧浓度高的时候,可以降低植被的气孔导度,促进叶片挥发性有机化合物的排放、增加植物体内抗氧化物的含量和活性。Wittig 等^[14]发现,工业革命后臭氧浓度的提高使植物光合作用降低 11%,气孔导度降低 13%。长期的臭氧污染也可使植物增大气孔导度或失去对气孔的控制^[25]。所以,气孔调节可以通过控制植物的臭氧敏感性和臭氧吸收来影响植物的光合作用,而且臭氧污染对植物气孔导度的影响程度取决于叶片特性、臭氧浓度、伤害持续时间以及其它环境因子。

1.3 臭氧与非气孔限制

臭氧污染导致光合速率下降的非气孔限制主要是通过通过对叶片内部的酶活力和光合组分等非气孔因素的影响完成的。臭氧是一种强氧化剂,而膜脂以及叶绿体的组成部分都对氧化损伤有很高的灵敏度^[26]。长期臭氧接触使叶绿体结构发生改变^[27]、光合色素的合成降低^[28]、叶绿素和可溶性蛋白发生分解、活性氧清除酶及与碳素固定有关的酶活性降低、叶面积显著减少^[15]、叶片衰老加快、有机物向外运输受阻^[29],从而降低植物的光合能力^[30]。同时,臭氧也能改变植物类囊体膜的成分,从而导致叶绿素荧光产量发生变化^[31]。臭氧引起的净光合作用的减少主要是由于叶绿体固碳能力的减弱^[32]。臭氧引起的地中海白松(*Pinus halepensis*)的碳同化率下降导致了总核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)的减少^[33]。臭氧诱导增加了涉及以 Rubisco 的减少为特征的一系列的代谢变化,造成了净光合作用的减少、蛋白质水解和离子渗漏的增加^[34]。而且,臭氧还可以在电子传递的层面上改变光合作用的过程,例如减少叶片叶绿素含量,降低植物捕获的激发率,减少完整或开放的光系统 II (photosynthetic

system II, PS II) 反应中心的数量,通过替代方法(如热量)来增加能量耗散^[13]。因此,通过从光合色素、光合器官、酶活力和电子传递等层面上研究叶片内部的酶活力和光合组分等非气孔因素,可以进一步揭示臭氧胁迫通过非气孔限制对植物光合作用的影响。

1.4 臭氧与光合产物

臭氧浓度升高对植物光合产物的合成与降解产生明显影响,通常会使植物细胞内含物在成分和浓度等方面发生变化,例如非结构性碳水化合物及多糖含量减少^[35]、蛋白质含量发生变化^[36]。

作为植物体内重要的渗透调节物质,可溶性糖既是光合作用的直接产物,又是环境胁迫的指标^[37],还是适应环境的信号物质^[38]。通常情况下,受臭氧胁迫植物叶片的非结构性碳水化合物及多糖含量减少^[39],可溶性糖含量升高,以利于渗透调节^[40],但也有臭氧胁迫下的植物可溶性糖含量降低和变化无规律的报道^[41]。可溶性蛋白是指以小分子状态溶于水或其他溶剂的蛋白。研究表明,臭氧对植物体内蛋白质和氨基酸含量的影响多为蛋白质含量下降,而氨基酸含量增加^[42]。例如臭氧条件下,火炬松(*Pinus taeda*)幼苗的针叶和日本山毛榉(*Fagus crenata*)幼苗的叶片酸性氨基酸浓度增加^[42],也有研究发现在臭氧胁迫下的植物叶片蛋白质含量有所增加^[43]。

众多研究表明,随着臭氧浓度升高和处理时间延长,臭氧胁迫对植物光合速率的抑制作用越来越显著,并影响光合产物的合成和降解。臭氧胁迫通过气孔限制和非气孔限制共同影响植物的光合作用。它通过减少碳同化作用,减少可供分配的碳量,从而扰乱气孔导度,减少 Rubisco 的活性和浓度,缩短叶片的寿命并加速衰老的过程。

2 臭氧与植物的呼吸代谢

臭氧作用植物之后,引起了促使呼吸强度升高和降低两种机制:通过改变呼吸途径来刺激植物呼吸,通过改变膜透性和伤害线粒体来抑制呼吸作用^[44]。王勋陵等^[44]的试验表明,植物在较低浓度臭氧下,呼吸受到刺激,而在高浓度臭氧环境下,植物的呼吸受到抑制。

2.1 臭氧与植物呼吸作用相关酶类

现有臭氧对植物呼吸作用相关酶类影响的研究

分为两类:一是改变植物呼吸途径的酶类,二是植物呼吸作用末端氧化酶^[45]。

在臭氧改变呼吸途径方面,主要作用的酶类是用于合成和调节酚类化合物的酶。例如,苯丙氨酸解氨酶(PAL)是植物次生代谢过程中一种重要的酶^[46],其活性的高低可以反映总黄酮生成速率的大小^[47]。赵天宏等^[48]发现高浓度臭氧在一定程度上可以激活PAL的活性,使总黄酮含量上升,但是臭氧浓度超过一定限度,PAL活性降低甚至失去活性,从而导致总黄酮含量减少。此外,臭氧影响下的植物解毒和修复过程中与呼吸有关的酶活性增强。例如,磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)是糖酵解中的重要中间产物和三羧酸循环中间物的补充^[49],同时也是4碳(C₄)和景天科酸代谢(CAM)植物进行光合碳代谢中二氧化碳的受体^[50]。暴露在臭氧下的植物磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC, EC 4.1.1.31,缩写为PEPC)的活性增加^[51-52],有利于催化PEP固定碳酸氢根(HCO₃⁻),生成草酰乙酸(OAA)和磷酸(P_i)^[53]。PEPC活性的剧增可以通过间接产生氨基酸和为蛋白质合成碳骨架来参与修复过程^[52]。

植物呼吸作用末端氧化酶主要包括抗坏血酸氧化酶(AAO)、多酚氧化酶(PPO)、乙醇酸氧化酶(GO)等^[45]。其中AAO属于多铜氧化酶家族^[54],位于细胞质中或与细胞壁结合,与其它氧化还原反应相偶联而起到末端氧化酶的作用,能催化抗坏血酸的氧化,在植物体内的物质代谢中具有重要的作用^[55]。PPO调节植物中酚类物质的代谢,在有氧条件下,PPO催化酚类物质氧化为醌,醌通过聚合反应产生有色物质导致组织褐变^[48]。GO是植物光呼吸途径的关键酶,其活性的高低直接影响光呼吸的快慢,光呼吸过程有助于耗散过剩的光能^[56],以减少光抑制和光氧化,提高光合作用效率^[57]。梁晶等^[45]发现AAO、PPO和GO这3种呼吸作用相关的酶随着臭氧处理时间的延长呈现先升后降的趋势,从而推论短期臭氧的熏蒸会促进酶活性的提高,但长时间处理则会对呼吸作用相关的酶产生抑制作用。

2.2 臭氧与代谢物质

臭氧对呼吸作用相关酶类的影响改变了植物体内代谢物质的积聚量,其积聚量的不同是由于不同生物合成途径对底物的相互竞争造成的,深受臭氧的影响^[58]。臭氧也可以通过改变呼吸途径,抑制糖

酵解,促进戊糖磷酸途径引起酚类复合物(如类黄酮和丹宁/单宁)在叶片组织的积累^[59]。臭氧刺激类苯丙烷代谢,增加了苯丙酸类合成途径的生物合成活性,这一途径在植物防御病原体和食草动物侵害中起着重要的作用^[60]。例如苯丙烷类代谢的中间产物如肉桂酸、香豆素等可以转化为黄酮、木质素等来提高作物的抗性。又如原花青素是一种有着特殊分子结构的生物类黄酮,是目前国际上公认的清除人体内自由基最有效的天然抗氧化剂。Jordan等^[61]和Booker等^[62]都报道,高臭氧浓度的处理会增加火炬松针叶的原花青素浓度。但是Lavola等^[63]和Lindroth等^[64]认为高浓度臭氧并没有影响到垂枝桦(*Betula pendula*)和纸皮桦(*Betula papyrifera*)叶片的总原花青素浓度,Booker^[65]也发现臭氧对陆地棉(*Gossypium hirsutum*)的叶片原花青素的影响不显著。受到臭氧伤害后,植物体内的酚类化合物被氧化成棕红色物质醌类,因此症状呈棕色、红色或褐色。臭氧通过抑制光合作用来减少碳水化合物合成酚的有效性^[65]。但是,臭氧可能会通过激活防御机制的信号传导通路来显示对酚类代谢更多的积极影响^[66]。

综上所述,低浓度的臭氧胁迫刺激植物呼吸,而高浓度的臭氧胁迫抑制呼吸。植物体内与呼吸作用相关的酶类与代谢物质的积聚量受臭氧胁迫的影响。此外,臭氧可能激活防御机制的信号传导通路以影响酚类代谢。由于臭氧胁迫对植物呼吸作用机制的影响比较复杂,近期国内外关于臭氧对影响植物呼吸作用的相关酶的研究较少。

3 臭氧与植物的抗氧化系统

活性氧泛指那些含有氧原子、但较氧具有更活泼化学反应性的氧的某些代谢产物及其衍生物^[67],如超氧自由基(O₂⁻)、羟基自由基(·OH)、单态氧(¹O₂)、过氧化氢(H₂O₂)等^[68]。随着臭氧浓度增加,当体内活性氧累积超过正常水平时,植物通常会以引发各种防御机制来清除体内的活性氧和膜脂过氧化所产生的有毒物^[69],可以在一定程度上降低这种伤害作用,以利于植物在逆境中生存。植物抗氧化系统是由抗氧化酶和小分子抗氧化剂组成的^[70]。

3.1 臭氧与抗氧化酶

一般情况下,植物体内抗氧化酶活性越高,抵抗

臭氧胁迫的能力越强^[71],但也受到植物生理过程和生长环境的共同作用^[72]。这种对活性氧的清除有利于植物维持体内活性氧产生和淬灭的动态平衡,从而阻抑膜脂氧化的进程^[69]。

抗氧化酶包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(PODs)^[73],还有Halliwell-Asada途径(又称ASA-GSH循环)的主要酶,如抗坏血酸过氧化物酶(APX)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)与谷胱甘肽还原酶(GR)等^[74],其中SOD、CAT、POD是植物抗氧化酶系统中的3种重要保护酶^[75]。SOD将超氧自由基转化为过氧化氢和氧气,CAT将过氧化氢歧化为水和氧气,但是CAT清除过氧化氢的效率非常低^[76];POD则通过利用各种基质作为电子供体来将过氧化氢还原为水^[73]。各种逆境条件强烈诱导ASA-GSH循环酶的活性^[60, 77]。APX可催化过氧化氢还原为水,是植物细胞中抗氧化代谢中关键的组成成分,其活性在高浓度臭氧条件下明显下降^[78]。DHAR和GR在抗坏血酸(ASA)的还原再生过程中起到关键作用^[79]。DHAR可以通过催化ASA的再生而使后者在植物组织中保持较高的还原态,对适应环境胁迫非常重要^[80]。GR对臭氧敏感,在去除活性氧过程中也发挥着重要作用^[81]。但在不同臭氧浓度处理下,GR活性的变化幅度都很小^[82]。

目前普遍认为植物抗氧化酶对臭氧的响应主要呈现先升后降的变化规律^[72]。臭氧熏蒸使得SOD活性迅速增加,是植物抵御活性氧攻击的第一道防线^[83]。随着活性氧的继续增加,POD、APX和CAT等保护酶活性明显升高,以协助SOD清除活性氧^[72]。但是,长期或高强度的臭氧胁迫会破坏植物的保护防御系统^[84],SOD、POD和CAT的活性随之降低^[72]。

3.2 臭氧与小分子抗氧化剂

小分子抗氧化剂包括抗坏血酸盐、类胡萝卜素、维生素E、脯氨酸、多胺和谷胱甘肽等^[73],属于具有高度还原性的非酶物质^[85]。ASA作为一种存在于细胞的小分子水溶性还原剂,可以改善臭氧胁迫下植物的抗氧化系统功能,减少叶片中活性氧的积累^[86]。ASA虽然可以防御臭氧,但对臭氧胁迫很敏感,不能抵抗高浓度和长期的臭氧伤害^[87]。研究表

明ASA含量变化与高浓度臭氧暴露时间密切相关,80 nL/L的臭氧浓度熏气处理持续90 d时,油松(*Pinus tabulaeformis*)ASA含量下降^[87]。也有研究发现,用臭氧浓度75 nL/L或150 nL/L处理水稻(*Oryza sativa*)的根系54 d后,其ASA含量并没有出现显著的变化^[76],这可能与实验所用植物的材料部位不同有关^[88]。除此之外,脯氨酸和其他小分子抗氧化剂在活性氧的清除中也发挥着重要的作用^[89]。

生态环境对生物进化产生重要影响,植物在长期进化过程中形成了自己独特的抗氧化机制。在臭氧胁迫下,植物主要通过启动体内的抗氧化系统来保护自己免受伤害。其中,植物体内抗氧化酶活性越高,抵抗臭氧胁迫的能力越强,因此可以利用该特性来筛选耐受臭氧胁迫的植物品种。但长期或高强度的臭氧胁迫会破坏植物的抗氧化系统。

4 臭氧与植物的膜系统

当植物暴露于各种环境压力下时,来源于活性氧的氧化应激是影响植物生产力的主要因素之一^[73]。臭氧从气孔进入植物体内后可以成为活性氧生成的潜在诱因^[75],引起一系列链式反应,从而破坏生物膜的结构和功能,引发叶绿体降解、可溶性蛋白分解、活性氧清除酶、碳固定酶^[19]以及硝酸还原酶活性降低^[89],导致电解质外渗和膜脂过氧化,叶片在外观上表现为出现水渍斑^[90]。臭氧能够进入细胞壁的水溶液基质^[85],首先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,损伤膜的一定部位^[67],导致与膜上离子泵密切相关的ATP酶(ATPase)失活^[85],使细胞膜上的K⁺-ATPase和Ca²⁺-ATPase活性降低,从而破坏细胞内部离子的稳态平衡和抑制叶片的光合磷酸化,引起膜透性发生变化^[90]。

电解质外渗是臭氧影响植物细胞膜透性的一个重要方面,其浓度可直接反映细胞膜破损程度。在一定臭氧浓度范围内,尽管植物细胞膜透性发生变化,但细胞膜并未完全失去渗透调节能力,而是改变植物原生质膜透性与脂肪酸模式^[91]。长期和高浓度的臭氧作用会导致植物的细胞膜彻底受损,使膜完全失去调控能力,且去除臭氧后也不能逆转^[90]。

膜脂过氧化是臭氧影响植物细胞膜透性的另一个重要方面,它不仅把活性氧转化成活性化学剂,而

且通过链式或链式支链的反应,放大活性氧的作用^[92]。丙二醛(MDA)作为膜脂氧化的最终产物,可以降低膜流动性,破坏膜结构^[79],是最常用的膜脂过氧化指标^[93]。因此测定植物 MDA 含量常常能反映机体内膜脂的过氧化程度,从而间接地反映细胞损伤的程度^[94]。正常情况下植物通过新陈代谢也产生膜脂过氧化,但是臭氧浓度的升高破坏了植物体内的活性氧与抗氧化系统之间的平衡,产生了过剩的活性氧^[87],导致和加剧膜脂的过氧化和降解,使细胞膜系统受到伤害^[69]。孙加伟等^[67]报道高浓度臭氧处理的玉米(*Zea mays*)叶片 MDA 含量显著提高,表明高浓度臭氧能使植物细胞膜脂过氧化作用增强,膜透性增加。阮亚男等^[87]发现油松针叶膜脂过氧化程度随暴露在高浓度臭氧下的时间延长而增强。

总之,臭氧胁迫可诱导植物细胞的电解质外渗或膜脂过氧化,改变植物的膜透性,从而影响植物的膜系统。在一定臭氧浓度范围内,植物的细胞膜透性发生变化,却未完全失去渗透调节能力,而长期和高浓度的臭氧胁迫会破坏植物的膜系统,使其完全失去调控能力,且不可逆转。

5 臭氧与植物体内的碳和矿质养分

近地面臭氧浓度的增加能影响植物的物质分配和养分吸收,进而影响作物的生物量和产量^[95]。暴露在臭氧下的木本植物不同组织内的养分吸收和分配随植物种类和环境条件而异^[96]。大部分研究表明,臭氧浓度的增加对植物元素总含量,如氮(N)^[97]、磷(P)^[98]、钙(Ca)、铁(Fe)、锰(Mn)、锌(Zn)^[99]没有显著的影响,但对植物组织内的元素含量会有一定的影响。臭氧暴露对叶、茎、枝的大量元素含量表现出消极、积极和没有变化^[34]。例如, Fangmeier 等^[100]的研究表明,臭氧浓度升高使马铃薯(*Solanum tuberosum*)地上部分的镁(Mg)浓度降低,但可显著增加其块茎中的氮、镁浓度,两者的变化几乎可以抵消。臭氧增加可以使树木含氮率降低或增加^[33]。

养分的重新分配可能导致碳的进一步变化^[101]。臭氧直接作用于植物叶片,导致叶片的损伤并破坏光合作用,而植物的自我修复机制则会累积更多的碳以修补叶片的损伤和维持光合作用^[102],从而限制

光合产物向韧皮部转移和从地上部到根的运输,这样根生长所需的碳就会减少^[103],从而降低根冠比^[104]。碳氮比是碳、氮代谢协调程度的重要指标,可反映出碳、氮各自库源的相对丰缺程度及其对植物生长发育的影响^[102]。Temple 和 Riechers^[105]发现受臭氧影响的西黄松(*Pinus ponderosa*)幼苗增加了对老针叶中氮的再吸收。因此,植物接触臭氧后,随着叶龄的增长,氮可能从叶转移到其他组织^[106]。

随着近地面臭氧浓度增加,植物的物质分配和养分吸收发生改变,养分的重新分配可能导致碳的进一步变化,导致植物叶片的损伤并破坏光合作用,进而影响作物的生物量和产量。

6 臭氧与分子生理

以前臭氧胁迫的分子生理研究主要集中在通过高通量组学来比较植物细胞分子变化,当前的研究则主要集中在基因与蛋白的表达和调控方面,特别是与细胞排毒、抗氧化防御能力相关的酶和已知编码这些酶的关键基因的研究,通过高通量微阵列技术和实时 PCR 检测基因调控的变化成为研究臭氧胁迫分子生理研究的另一种有前景的方法^[107]。

臭氧诱导了基因表达的深层变化。在臭氧胁迫下植物基因表达的调控发生改变,如在关于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)生态型的臭氧熏气实验中发现,与自然大气的对照只有 58 个基因上调和 577 个基因下调的转录本相比,在臭氧的影响下拟南芥生态型各有 400 个转录本上调和 800 个转录本下调^[108]。Cho 等^[109]对臭氧胁迫下水稻的圆锥花序和谷粒进行高通量低聚糖 DNA 微阵列技术进行研究后发现,臭氧胁迫分别使圆锥花序的 177 个基因上调和 444 个基因下调,谷粒的 24 个基因上调和 106 个基因下调,其中,差异表达的基因主要参与水稻的信号传递、激素、转录、蛋白质水解和防御过程,还发现了许多对臭氧敏感的新基因,如编码钙依赖蛋白激酶(CDPKs)、磷脂酰肌醇激酶(phosphatidylinositol kinases)、G-蛋白组件和细胞壁相关蛋白激酶(WAKs)等的基因。通过研究发现在臭氧影响下,3 碳(C₃)植物的各种酶,如 Rubisco^[110-111]、PEPC^[111]等酶的活性和数量改变,蛋白受到调控。此外,Short 等人^[112]证实了拟南芥对臭氧胁迫响应的基因表达中依赖钙离子(Ca²⁺)的变化不只是活性氧诱导的

(Ca^{2+})_{cyt} 本身增加的结果,随着臭氧浓度和时间的变化,过氧化氢和钙离子均显著改变。这一发现符合在植物体内复杂钙离子信号的时空动态下,特定刺激的转录信息也可以被编码的假设。

现有的分子生理研究只是初步了解植物对臭氧响应的基础,如臭氧胁迫下植物细胞分子的变化与基因和蛋白的表达和调控,而对于植物如何安排臭氧胁迫下基因的差异表达,植物中与抗臭氧胁迫相关的信号传递途径之间的互相联系,以及整个信号传递网络系统的机理研究尚处于零碎的非系统状态,有待深入研究。

7 展望

在过去的几十年间,对流层臭氧污染对植物的影响引起全球,特别是北美和欧洲的关注。在臭氧胁迫对植物主要生理功能影响的研究中,国内外学者对植物的光合生理、碳固定和抗氧化系统受臭氧影响的研究较为深入,而对呼吸代谢、矿质养分和分子生理等方面的研究较为薄弱。臭氧胁迫严重影响植物叶片对光能的利用,通过气孔限制和非气孔限制,导致其光合速率的降低,影响光合产物的产量。臭氧对植物的影响紧密联系着植物体内代谢物质的积聚量。臭氧胁迫引发植物的各种防御保护机制,刺激抗氧化系统,影响膜系统,改变其体内碳和矿质养分的吸收及引起它们的重新分配,诱导其基因表达的深层变化。植物在较低浓度臭氧下,呼吸受到刺激,而在高浓度臭氧环境下,植物的呼吸受到抑制。短期或低浓度的臭氧胁迫对植物主要生理功能的影响与植物对臭氧的敏感性有关,而长期或高强度的臭氧胁迫会破坏植物的保护防御系统。本文通过综述臭氧对植物光合生理、呼吸代谢、抗氧化系统、膜系统、矿质养分的吸收和分配与分子生理等主要生理功能的影响后发现,生态环境对生物进化产生重要影响。这些是生物进化论的另一种有力证据,具有重要的科学意义,值得在更深的层次进行研究。

改良研究方法有助于研究水平的提高。对臭氧胁迫下植物的研究方法主要有密闭气室、开顶式气室(OTC)和开放式臭氧浓度升高(O_3 -FACE)平台3种类型^[113],其中接近自然条件的方法排序为 O_3 -FACE>OTC>密闭气室,臭氧熏气的前期研究使

用密闭气室较多,近期研究以开顶式气室较为常见, O_3 -FACE作为2007年开始启动的研究方法,更接近于自然条件,具有实验空间大和持续时间长的特点。

目前,有关臭氧对森林生态系统和农作物产量方面已有一些报道,有一定的研究基础,但是以下问题更应引起研究者的注意:(1)幼苗实验通常是在人工控制或半控制的条件下进行的(例如生长室或开顶式熏气室),而长期在臭氧胁迫下的森林里,臭氧和多种其他因素的交互作用共同产生影响。因此,臭氧对幼苗试验的结果难以全部应用到生长在野外的森林,我们仍然缺乏臭氧对森林生态系统影响的知识。(2)臭氧对植物的影响很大程度上取决于植物种类、臭氧浓度、胁迫时间以及具体的气候条件,需要在叶片水平和植株个体水平上的进一步研究。(3)迄今为止,大部分研究集中在温带和寒带的森林树种,对亚热带地区的乡土树种研究甚少。(4)人工条件下的臭氧研究往往是在单一植物生长在没有竞争的环境中进行的,而自然条件下植物往往与其他植物混合生长,其臭氧的敏感性可能发生大幅改变。有待深入研究。

此外,建立数学模型和采用计算机模拟的方法可以用来评估臭氧对植物影响。臭氧模型主要分为统计模型、机理模型和复合模型^[114]。统计模型主要包括浓度^[115]、剂量^[116]和通量^[117]响应关系模型,它们主要是根据经验性的统计方法建立起来的,实验中的臭氧浓度和植物生长环境与实际状况有一定的区别,不能完全反映实际情况;机理模型包括CLASS(Crop Loss Assessment System)模型^[118]、Martin模型^[119]和AFRCWHEAT2- O_3 ^[120]模型等。由于不同地域的限制、生理机制的复杂性、生理过程的不确定性和不同学科之间发展的不平衡性,导致这类模型缺少通用性;复合模型^[121]则主要指利用已有的模型,将两种或两种以上的模型结合起来,互补已有模型的缺点,使得模型更具有通用性,可以模拟多种植物在不同地域的生长动态,对其进行监测和评估。臭氧模型也可以按地域分类,例如用来模拟地区^[116]、国家^[122]、或者大洲范围^[123]的模型。这些模型的应用仍局限在一定地域和季节,在扩大其应用范围前,需要进行广泛的测试。因此,不断完善各种模型,寻求机理模型中简化和机理之间的平衡或建立大气环境下臭氧作为限制因子之一的复合模型,建立适应

各种地域和季节的模型将是未来臭氧对植物影响模型研究的热点。

根据当前臭氧胁迫对植物主要生理功能的研究进展,今后的研究方向与未来的研究热点为:(1)加强在臭氧胁迫下植物个体和群落的水平上的光合生理、呼吸代谢、抗氧化系统、膜系统、矿质养分的吸收和分配与分子生理等相互联系的研究;(2)通过研究对臭氧敏感性不同植物的基因鉴定,找出对臭氧响应的基因,探讨植物体内整个信号传递网络系统的机理,建立与抗臭氧胁迫相关的信号传递模型,进一步利用分子标记、基因图谱、基因组学方法和转基因技术,深入了解臭氧胁迫下植物的生理特性与分子遗传基础,开展更深层次的植物耐臭氧分子机理的研究,并结合臭氧胁迫下植物的形态特征来筛选抗臭氧植物等;(3)尽量还原植物的自然生长环境,以准确研究自然环境下臭氧胁迫对植物的影响;(4)填补臭氧胁迫对亚热带和热带森林及其树种主要生理功能影响的研究空白;(5)建立模型评估臭氧对植物的影响。

References:

[1] Cao J L, Zhu J G, Zeng Q, Li C H. Research advance in the effect of elevated O₃ on characteristics of photosynthesis. *Journal of Biology*, 2012, 29(1): 66-70.

[2] Jin M H, Huang Y Z. Review of crops damaged and yield loss by ozone stress. *Ecology and Environment*, 2003, 12(4): 482-486.

[3] Phillips D L, Johnson M G, Tingey D T, Storm M J. Elevated CO₂ and O₃ effects on fine-root survivorship in ponderosa pine mesocosms. *Oecologia*, 2009, 160(4): 827-837.

[4] Environmental Protection Agency. Air quality criteria for ozone and related photochemical oxidants. Washington DC: US EPA, 2006.

[5] Feister U, Warmbt W. Long-term measurements of surface ozone in the German Democratic Republic. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 1987, 5(1): 1-21.

[6] Feng Z Z, Zeng H Q, Wang X K, Zheng Q W, Feng Z W. Sensitivity of *Metasequoia glyptostroboides* to ozone stress. *Photosynthetica*, 2008, 46(3): 463-465.

[7] Herman F, Smidt S, Loibl W, Bolhar-Nordenkampf H R. Evaluation of the ozone-related risk for Austrian forests // Omasa K, Nouchi I, Kok L J, eds. *Plant Responses to Air Pollution and Global Change*. Japan: Springer, 2005: 53-61.

[8] Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge and New York: Cambridge University Press, 2007.

[9] Blasing T J. Recent Greenhouse Gas Concentrations. Oak Ridge

National Laboratory: Carbon Dioxide Information Analysis Center. [2013-05-10]. http://cdiac.ornl.gov/pns/current_ghg.html.

[10] Sandermann H, Wellburn A R, Heath R L. *Forest Decline and Ozone: A Comparison of Controlled Chamber and Field Experiments*. Berlin: Springer Verlag, 1997.

[11] Ashmore M R. Assessing the future global impacts of ozone on vegetation. *Plant, Cell & Environment*, 2005, 28(8): 949-964.

[12] Löw M, Herbinger K, Nunn A J, Häberle K H, Leuchner M, Heerdt C, Werner H, Wipfler P, Pretzsch H, Tausz M, Matyssek R. Extraordinary drought of 2003 overrules ozone impact on adult beech trees (*Fagus sylvatica*). *Trees-Structure and Function*, 2006, 20(5): 539-548.

[13] Ryang S Z, Woo S Y, Kwon S Y, Kim S H, Lee S H, Kim K N, Lee D K. Changes of net photosynthesis, antioxidant enzyme activities, and antioxidant contents of *Liriodendron tulipifera* under elevated ozone. *Photosynthetica*, 2009, 47(1): 19-25.

[14] Wittig V E, Ainsworth E A, Long S P. To what extent do current and projected increases in surface ozone affect photosynthesis and stomatal conductance of trees? A meta-analytic review of the last 3 decades of experiments. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(9): 1150-1162.

[15] Wittig V E, Ainsworth E A, Naidu S L, Karnosky D F, Long S P. Quantifying the impact of current and future tropospheric ozone on tree biomass, growth, physiology and biochemistry: a quantitative meta-analysis. *Global Change Biology*, 2009, 15(2): 396-424.

[16] Zhang W W, Niu J F, Wang X K, Tian Y, Yao F F, Feng Z Z. Effects of ozone exposure on growth and photosynthesis of the seedlings of *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg, a native tree species of subtropical China. *Photosynthetica*, 2011, 49(1): 29-36.

[17] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.

[18] Zhang W W, Zhao T H, Wang M Y, He X Y, Fu S L. Effects of elevated ozone concentration on *Ginkgo biloba* photosynthesis. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(5): 645-649.

[19] Wohlgenuth H, Mittelstrass K, Kschieschan S, Bender J, Weigel H J, Overmyer K, Kangasjärvi J, Sandermann H, Langebartels C. Activation of an oxidative burst is a general feature of sensitive plants exposed to the air pollutant ozone. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(6): 717-726.

[20] Andersen C P. Source-sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone. *New Phytologist*, 2003, 157(2): 213-228.

[21] Wieser G, Matyssek R. Linking ozone uptake and defense towards a mechanistic risk assessment for forest trees. *New Phytologist*, 2007, 174(1): 7-9.

[22] Watanabe M, Umemoto-Yamaguchi M, Koike T, Izuta T. Growth and photosynthetic response of *Fagus crenata* seedlings to ozone and/or elevated carbon dioxide. *Landscape and Ecological Engineering*, 2010, 6(2): 181-190.

- [23] Manninen S, Siivonen N, Timonen U, Huttunen S. Differences in ozone response between two Finnish wild strawberry populations. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 49(1): 29-39.
- [24] Paoletti E. Impact of ozone on Mediterranean forests: a review. *Environmental Pollution*, 2006, 144(2): 463-474.
- [25] Reiner S, Wiltshire J J J, Wright C J, Colls J J. The impact of ozone and drought on the water relations of ash trees (*Fraxinus excelsior* L.). *Journal of Plant Physiology*, 1996, 148(1/2): 166-171.
- [26] Silfver T, Häikiö E, Rousi M, Holopainen T, Oksanen E. Interactive effects of elevated ozone and springtime frost on growth and physiology of birch (*Betula pendula*) in field conditions. *Trees - Structure and Function*, 2008, 22(3): 291-301.
- [27] Kivimäenpää M, Selldén G, Sutinen S. Ozone-induced changes in the chloroplast structure of conifer needles, and their use in ozone diagnostics. *Environmental Pollution*, 2005, 137(3): 466-475.
- [28] Huang S, Zhao T H, Jin D Y, Xu S. Photosynthetic physiological response of urban *Quercus mongolica* leaves to surface elevated ozone concentration. *Journal of Liaoning Forestry Science & Technology*, 2009, (5): 1-4, 34.
- [29] Einig W, Lauxmann U, Hauch B, Hampf R, Landolt W, Maurer S, Matyssek R. Ozone-induced accumulation of carbohydrates changes enzyme activities of carbohydrate metabolism in birch leaves. *New Phytologist*, 1997, 137(4): 673-680.
- [30] Zheng Y F, Hu C D, Wu R J, Zhao Z, Liu H J, Shi C H. Experiment with effects of increased surface ozone concentration upon winter wheat photosynthesis. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(4): 847-856.
- [31] Guidi L, Bonghi G, Ciompi S, Soldatini G F. In *Vicia faba* leaves photoinhibition from ozone fumigation in light precedes a decrease in quantum yield of functional PSII centres. *Journal of Plant Physiology*, 1999, 154(2): 167-172.
- [32] Fiscus E L, Booker F L, Burkey K O. Crop responses to ozone: uptake, modes of action, carbon assimilation and partitioning. *Plant, Cell & Environment*, 2005, 28(8): 997-1011.
- [33] Inclán R, Gimeno B S, Dizengremel P, Sanchez M. Compensation processes of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) to ozone exposure and drought stress. *Environmental Pollution*, 2005, 137(3): 517-524.
- [34] Ribas À, Peñuelas J, Elvira S, Gimeno B S. Ozone exposure induces the activation of leaf senescence-related processes and morphological and growth changes in seedlings of Mediterranean tree species. *Environmental Pollution*, 2005, 134(2): 291-300.
- [35] Bender J, Weigel H J, Wegner U, Jäger H J. Response of cellular antioxidants to ozone in wheat flag leaves at different stages of plant development. *Environmental Pollution*, 1994, 84(1): 15-21.
- [36] Guo J P, Wang C Y, Bai Y M, Wen M, Huo Z G, Liu J G, Li L. Effects of ozone concentration changes in the atmosphere on physiological process and grain quality of winter wheat. *Quarterly Journal of Applied Meteorology*, 2001, 12(2): 255-256.
- [37] Jiang G M. *Plant Ecophysiology*. Beijing: Higher Education Press, 2004: 1-316.
- [38] Rolland F, Moore B, Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants. *The Plant Cell*, 2002, 14(Supplement): 185-205.
- [39] Adaros G, Weigel H J, Jäger H J. Growth and yield of spring rape and spring barley as affected by chronic ozone stress. *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, 1991, 98(5): 513-525.
- [40] Xu Y, Wang X L, An L Z. Effects of combined fumigation of ozone and hydrogen fluoride on morphology and physiology of wheat leaves. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1994, 14(6): 64-69.
- [41] Zhuang M H, Chen S L, Li Y C, Guo Z W, Li Y, Yang Q P. Physiological responses of *Oligostachyum lubricum* to the elevated atmospheric ozone concentration. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, 31(7): 1360-1366.
- [42] Yamaguchi M, Watanabe M, Matsuo N, Naba J, Funada R, Fukami M, Matsumura H, Kohno Y, Izuta T. Effects of nitrogen supply on the sensitivity to O₃ of growth and photosynthesis of Japanese beech (*Fagus crenata*) seedlings. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus*, 2007, 7(1/3): 131-136.
- [43] Zhuang M H, Li Y C, Chen S L. Differences in O₃ stress tolerance between *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum lubricum*. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(10): 2191-2196.
- [44] Wang X L, Guo Q X. The effects of ozone on respiration of the plants *Fuchsia hybrida* Voss. and *Vicia faba* L.. *Chinese Journal of Environmental Science*, 1990, 11(2): 31-33.
- [45] Liang J, Zeng Q, Zhu J G, Xie Z B, Liu G, Zhu C W, Cao J L, Tang H Y. Effects of O₃-FACE (Ozone-free air control enrichment) on respiration enzymes of rice leaf. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, 26(6): 260-264.
- [46] Wahid A, Ghazanfar A. Possible involvement of some secondary metabolites in salt tolerance of sugarcane. *Journal of Plant Physiology*, 2006, 163(7): 723-730.
- [47] Wilson D J, Patton S, Florova G, Hale V, Reynolds K A. The shikimic acid pathway and polyketide biosynthesis. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 1998, 20(5): 299-303.
- [48] Zhao T H, Jin D Y, Wang Y, Cao Y. Effects of phenolic compounds and antioxidant ability in soybean leaves under O₃ stress. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(4): 708-715.
- [49] Doubnerová V, Ryšlavá H. What can enzymes of C₄ photosynthesis do for C₃ plants under stress? *Plant Science*, 2011, 180(4): 575-583.
- [50] Hatch M D, Slack C R, Bull T A. Light-induced changes in the content of some enzymes of the C₄-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its effect on other characteristics of photosynthesis. *Phytochemistry*, 1969, 8(4): 697-706.
- [51] Gérant D, Podor M, Grieu P, Afif D, Cornu S, Morabito D, Banvoy J, Robin C, Dizengremel P. Carbon metabolism enzyme activities and carbon partitioning in *Pinus halepensis* Mill., exposed to mild drought and ozone. *Journal of Plant Physiology*, 1996, 148(1/2): 142-147.

- [52] Fontaine V, Cabané M, Dizengremel P. Regulation of phosphoenolpyruvate carboxylase in *Pinus halepensis* needles submitted to ozone and water stress. *Physiologia Plantarum*, 2003, 117(4): 445-452.
- [53] Lepiniec L, Vidal J, Chollet R, Gadal P, Crétin C. Phosphoenolpyruvate carboxylase: structure, regulation and evolution. *Plant Science*, 1994, 99(2): 111-124.
- [54] Shi Y C, Liu W Q. Ascorbate oxidase in plants. *Plant Physiology Communications*, 2008, 44(1): 151-154.
- [55] Guo Y, Zhu J, Xu Z C, Zhang S C. Progress of ascorbic acid oxidase in plant science. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(3): 196-199.
- [56] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994, 45(1): 633-662.
- [57] Zhan Y L. Studies on glycolate oxidase activity in mulberry leaves from different varieties. *Science of Sericulture*, 2007, 33(1): 98-101.
- [58] Dong W X, Chen Z M. The effect of elevated ozone concentration on plants and insects. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3878-3884.
- [59] Booker F L, Miller J E. Phenylpropanoid metabolism and phenolic composition of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] leaves following exposure to ozone. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49(324): 1191-1202.
- [60] Kangasjärvi J, Talvinen J, Utriainen M, Karjalainen R. Plant defence systems induced by ozone. *Plant, Cell & Environment*, 1994, 17(7): 783-794.
- [61] Jordan D N, Green T H, Chappelka A H, Lockaby B G, Meldahl R S, Gjerstad D H. Response of total tannins and phenolics in loblolly pine foliage exposed to ozone and acid rain. *Journal of Chemical Ecology*, 1991, 17(3): 505-513.
- [62] Booker F L, Anttonen S, Heagle A S. Catechin, proanthocyanidin and lignin contents of loblolly pine (*Pinus taeda*) needles after chronic exposure to ozone. *New Phytologist*, 1996, 132(3): 483-492.
- [63] Lavola A, Julkunen-Tiitto R, Pääkkönen E. Does ozone stress change the primary or secondary metabolites of birch (*Betula pendula* Roth.)? *New Phytologist*, 1994, 126(4): 637-642.
- [64] Lindroth R L, Kopper B J, Parsons W F J, Bockheim J G, Karnosky D F, Hendrey G R, Pregitzer K S, Isebrands J G, Sober J. 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(3): 395-404.
- [65] Booker F L. Influence of carbon dioxide enrichment, ozone and nitrogen fertilization on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf and root composition. *Plant, Cell & Environment*, 2000, 23(6): 573-583.
- [66] Rao M V, Lee H, Creelman R A, Mullet J E, Davis K R. Jasmonic acid signaling modulates ozone-induced hypersensitive cell death. *The Plant Cell*, 2000, 12(9): 1633-1646.
- [67] Sun J W, Zhao T H, Fu Y, Hu Y Y, Xu L, Zhao Y X, Shi Y. Effects of elevated O₃ concentration on maize active oxygen species metabolism and antioxidative enzymes activities. *Journal of Agro-Environment Science*, 2008, 27(5): 1929-1934.
- [68] Zheng Y F, Hu C D, Wu R J, Liu R N, Zhao Z, Zhang J E. Effects of ozone stress upon winter wheat photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant systems. *Environmental Science*, 2010, 31(7): 1643-1651.
- [69] Jin M H, Feng Z W, Zhang F Z. Effects of ozone on membrane lipid peroxidation and antioxidant system of rice leaves. *Chinese Journal of Environmental Science*, 2000, 21(3): 1-5.
- [70] 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(1): 601-639.
- [71] Pasqualini S, Batini P, Ederli L, Porceddu A, Piccioni C, De Marchis F, Antonielli M. Effects of short-term ozone fumigation on tobacco plants: response of the scavenging system and expression of the glutathione reductase. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24(2): 245-252.
- [72] Wu F F, Zheng Y F, Wu R J, Wang J Q. Concentration of O₃ at the atmospheric surface affects the changes characters of antioxidant enzyme activities in *Triticum aestivum*. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(14): 4019-4026.
- [73] Kim Y H, Lim S, Han S H, Lee J C, Song W K, Bang J W, Kwon S Y, Lee H S, Kwak S S. Differential expression of 10 sweetpotato peroxidases in response to sulfur dioxide, ozone, and ultraviolet radiation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2007, 45(12): 908-914.
- [74] Gressel J, Galun E. Genetic controls of photooxidative tolerance // Foyer C H, Mullineaux P M, eds. *Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defense Systems in Plants*. Boca Raton: CRC Press Inc., 1994.
- [75] Zhang W W, Zheng F X, Wang X K, Feng Z Z, Ouyang Z Y, Feng Z W. Effects of elevated ozone on rice (*Oryza sativa* L.) leaf lipid peroxidation and antioxidant system. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(11): 2485-2489.
- [76] Zhang W W, Zheng F X, Wang X K, Feng Z Z, Ouyang Z Y. Effects of ozone on root activity, soluble protein content and antioxidant system in *Oryza sativa* roots. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(3): 425-432.
- [77] Bowler C, Montagu M V, Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43(1): 83-116.
- [78] Calatayud A, Ramirez J W, Iglesias D J, Barreno E. Effects of ozone on photosynthetic CO₂ exchange, chlorophyll a fluorescence and antioxidant systems in lettuce leaves. *Physiologia Plantarum*, 2002, 116(3): 308-316.
- [79] Yan K, Chen W, Zhang G Y, He X Y, Li X, Xu S. Effects of elevated CO₂ and O₃ on active oxygen metabolism of *Quercus mongolica* leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(3): 557-562.

- [80] Wang J L, Wang Y, Zhao T H, Cao Y, Liu Y L, Duan M. Effects of ozone on AsA-GSH cycle in soybean leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(8): 2068-2075.
- [81] Tanaka K, Machida T, Sugimoto T. Ozone tolerance and glutathione reductase in tobacco cultivars. *Agricultural and Biological Chemistry*, 1990, 54(4): 1061-1062.
- [82] Calatayud A, Iglesias D J, Talón M, Barreno E. Effects of 2-month ozone exposure in spinach leaves on photosynthesis, antioxidant systems and lipid peroxidation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2003, 41(9): 839-845.
- [83] Alscher R G, Erturk N, Heath L S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(372): 1331-1341.
- [84] Zheng Q W, Wang X K, Feng Z Z, Song W Z, Feng Z W. Ozone Effects on chlorophyll content and lipid peroxidation in the in situ leaves of winter wheat. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(11): 2240-2244.
- [85] Ruan Y N, He X Y, Chen W, Xu S, Sun Y. Effects of elevated ozone on anti-oxidative system in plants. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(5): 829-834.
- [86] Zheng Q W, Wang X K, Xie J Q, Feng Z Z, Feng Z W, Ni X W, Ouyang Z Y. Effects of exogenous ascorbate acid on membrane protective system of in situ rice leaves under O₃ stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1131-1137.
- [87] Ruan Y N, He X Y, Chen W, Chen Z J, Sun Y. Effects of elevated O₃ concentration on anti-oxidative enzyme activities in *Pinus tabulaeformis*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(5): 1032-1037.
- [88] Bassin S, Volk M, Fuhrer J. Factors affecting the ozone sensitivity of temperate European grasslands: an overview. *Environmental Pollution*, 2007, 146(3): 678-691.
- [89] Huang Y Z, Zhong M, Sui L H, Wang W, Geng C M, Yin B H. Effects of ozone stress on visible injury symptom, nitrogen metabolism, and the contents of proline and glutathione in winter wheat leaves. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(8): 1461-1466.
- [90] Gao J X, Zhang L B, Shu J M, Cao H F. Effects of ozone on plant metabolism. *Rural Eco-Environment*, 1996, 12(4): 42-46.
- [91] Heath R L. The biochemistry of ozone attack on the plasma membrane of plant cells // Saunders J, Kosak-Channing L, Conn E, eds. *Recent Advances in Phytochemistry. Phytochemical Effects of Environmental Compounds*. New York: Plenum Press, 1987: 29-54.
- [92] Lie G W, Xue L. Progress of cold-tolerance physiological study of *Eucalyptus*. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2012, 39(5): 56-58, 64.
- [93] Li W B, Wang Y L, Li F, Liu J, Li X. Relationship between active oxygen and protective enzymes in *Tamarix ramosissima* under water stress. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 2007, 30(1): 30-34.
- [94] Redondo F J, de la Peña T C, Morcillo C N, Lucas M M, Pueyo J J. Overexpression of flavodoxin in bacteroids induces changes in antioxidant metabolism leading to delayed senescence and starch accumulation in alfalfa root nodules. *Plant Physiology*, 2009, 149(2): 1166-1178.
- [95] Pleijel H, Eriksen A B, Danielsson H, Bondesson N, Selldén G. Differential ozone sensitivity in an old and a modern Swedish wheat cultivar-grain yield and quality, leaf chlorophyll and stomatal conductance. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(1): 63-71.
- [96] Le Thiec D, Manninen S. Ozone and water deficit reduced growth of Aleppo pine seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2003, 41(1): 55-63.
- [97] Thomas V F D, Braun S, Fluckiger W. Effects of simultaneous ozone exposure and nitrogen loads on carbohydrate concentrations, biomass, and growth of young spruce trees (*Picea abies*). *Environmental Pollution*, 2005, 137(3): 507-516.
- [98] Piikki K, Vorne V, Ojanperä K, Pleijel H. Impact of elevated O₃ and CO₂ exposure on potato (*Solanum tuberosum* L. cv. Bintje) tuber macronutrients (N, P, K, Mg, Ca). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2007, 118(1/4): 55-64.
- [99] Fangmeier A, Grüters U, Hertstein U, Sandhage-Hofmann A, Vermehren B, Jäger H J. Effects of elevated CO₂ nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat. I. Growth and yield. *Environmental Pollution*, 1996, 91(3): 381-390.
- [100] Fangmeier A, De Temmerman L, Black C, Persson K, Vorne V. Effects of elevated CO₂ and/or ozone on nutrient concentrations and nutrient uptake of potatoes. *European Journal of Agronomy*, 2002, 17(4): 353-368.
- [101] Inclán R, Gimeno B S, Peñuelas J, Gerant D, Quejido A. Carbon isotope composition, macronutrient concentrations, and carboxylating enzymes in relation to the growth of *Pinus halepensis* Mill. when subject to ozone stress. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2011, 214(1/4): 587-598.
- [102] Zheng F X, Wang X K, Hou P Q, Zhang W W, Lu F, Ouyang Z Y. Influences of elevated ozone on growth and C, N, S allocations of rice. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(6): 1479-1486.
- [103] Drogoudi P D, Ashmore M R. ¹⁴C-allocation of flowering and deblossomed strawberry in response to elevated ozone. *New Phytologist*, 2001, 152(3): 455-461.
- [104] Chen J, Zeng Q, Zhu J G, Liu G, Xie Z B, Tang H Y, Kazuhiko K. Interactive effects of elevated ozone and nitrogen on dry matter production, concentration and accumulation of nitrogen, phosphorus and potassium in winter wheat. *Ecology and Environmental Sciences*, 2011, 20(4): 616-622.
- [105] Temple P J, Riechers G H. Nitrogen allocation in ponderosa pine seedlings exposed to interacting ozone and drought stresses. *New Phytologist*, 1995, 130(1): 97-104.
- [106] Yonekura T, Yoshidome M, Watanabe M, Honda Y, Ogiwara I, Izuta T. Carry-over effects of ozone and water stress on leaf phenological characteristics and bud frost hardiness of *Fagus crenata* seedlings. *Trees-Structure and Function*, 2004, 18(5): 581-588.

[107] Paoletti E, Ranieri A, Lauteri M. Moving toward effective ozone flux assessment. *Environmental Pollution*, 2008, 156 (1): 16-19.

[108] Miyazaki S, Fredricksen M, Hollis K C, Poroyko V, Shepley D, Galbraith D W, Long S P, Bohnert H J. Transcript expression profiles of *Arabidopsis thaliana* grown under controlled conditions and open-air elevated concentrations of CO₂ and of O₃. *Field Crops Research*, 2004, 90(1): 47-59.

[109] Cho K, Shibato J, Kubo A, Kohn Y, Satoh K, Kikuchi S, Agrawal G K, Sarkar A, Rakwal R. Genome-wide mapping of the ozone-responsive transcriptomes in rice panicle and seed tissues reveals novel insight into their regulatory events. *Biotechnology Letters*, 2013, 35(4): 647-656.

[110] Pelloux J, Jolivet Y, Fontaine V, Banvoy J, Dizengremel P. Changes in Rubisco and Rubisco activase gene expression and polypeptide content in *Pinus halepensis* M. subjected to ozone and drought. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24(1): 123-131.

[111] Dizengremel P, Le Thiec D, Hasenfratz-Sauder M P, Vaultier M N, Bagard M, Jolivet Y. Metabolic-dependent changes in plant cell redox power after ozone exposure. *Plant Biology*, 2009, 11 (Supplement 1): 35-42.

[112] Short E F, North K A, Roberts M R, Hetherington A M, Shirras A D, McAinsh M R. A stress-specific calcium signature regulating an ozone-responsive gene expression network in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2012, 71(6): 948-961.

[113] Yang L X, Wang Y L, Shi G Y, Wang Y X, Zhu J G, Kobayashi K, Lai S K. Responses of rice growth and development to elevated near-surface layer ozone (O₃) concentration: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(4): 901-910.

[114] Yao F F, Wang X K, Feng Z W, Ouyang Z Y. Research advances in simulation models of ozone impact on crops. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(4): 571-576.

[115] Mathy P. The European open-top chambers programme: objectives and implementation // *Assessment of Crop Loss from Air Pollutants*. New York: Elsevier Applied Science, 1988: 505-513.

[116] Massman W J, Musselman R C, Lefohn A S. A conceptual ozone dose-response model to develop a standard to protect vegetation. *Atmospheric Environment*, 2000, 34(5): 745-759.

[117] Tong L, Feng Z W, Sudebilige, Wang Q, Geng C M, Lu F, Wang W, Yin B H, Wang X K. Stomatal ozone uptake modeling and comparative analysis of flux-response relationships of winter wheat. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(9): 2890-2899.

[118] Kobayashi K. Modeling and assessing the impact of ozone on rice growth and yield // Berglund R, ed. *Tropospheric Ozone and the Environment*. Pittsburgh: Air & Waste Management Association, 1992: 537-551.

[119] Martin M J, Farage P K, Humphries S W, Long S P. Can the stomatal changes caused by acute ozone exposure be predicted by changes occurring in the mesophyll? A simplification for models of vegetation response to the global increase in tropospheric

elevated ozone episodes. *Functional Plant Biology*, 2000, 27 (3): 211-219.

[120] Ewert F, Porter J R. Ozone effects on wheat in relation to CO₂: modelling short-term and long-term responses of leaf photosynthesis and leaf duration. *Global Change Biology*, 2000, 6(7): 735-750.

[121] Woodbury P B, Beloin R M, Swaney D P, Gollands B E, Weinstein D A. Using the *ECLPSS* software environment to build a spatially explicit component-based model of ozone effects on forest ecosystems. *Ecological Modelling*, 2002, 150 (3): 211-238.

[122] Nussbaum S, Remund J, Rihm B, Miegli K, Gurtz J, Fuhrer J. High-resolution spatial analysis of stomatal ozone uptake in arable crops and pastures. *Environment International*, 2003, 29 (2/3): 385-392.

[123] Emberson L D, Ashmore M R, Cambridge H M, Simpson D, Tuovinen J P. Modelling stomatal ozone flux across Europe. *Environmental Pollution*, 2000, 109(3): 403-413.

参考文献:

[1] 曹际玲, 朱建国, 曾青, 李春华. 对流层臭氧浓度升高对植物光合特性影响的研究进展. *生物学杂志*, 2012, 29(1): 66-70.

[2] 金明红, 黄益宗. 臭氧污染胁迫对农作物生长与产量的影响. *生态环境*, 2003, 12(4): 482-486.

[18] 张巍巍, 赵天宏, 王美玉, 何兴元, 付士磊. 臭氧浓度升高对银杏光合作用的影响. *生态学杂志*, 2007, 26(5): 645-649.

[28] 黄爽, 赵天宏, 金东艳, 徐胜. 城市蒙古栎对近地层臭氧浓度升高的光合生理响应. *辽宁林业科技*, 2009, (5): 1-4, 34.

[30] 郑有飞, 胡程达, 吴荣军, 赵泽, 刘宏举, 石春红. 地表臭氧浓度增加对冬小麦光合作用的影响. *生态学报*, 2010, 30 (4): 847-856.

[36] 郭建平, 王春乙, 白月明, 温民, 霍治国, 刘江歌, 李雷. 大气中臭氧浓度变化对冬小麦生理过程和籽粒品质的影响. *应用气象学报*, 2001, 12(2): 255-256.

[37] 蒋高明. *植物生理生态学*. 北京市: 高等教育出版社, 2004: 1-316.

[40] 徐云, 王勋陵, 安黎哲. 臭氧和氟化氢复合熏气对小麦叶片形态和生理机能的影响. *西北植物学报*, 1994, 14(6): 64-69.

[41] 庄明浩, 陈双林, 李迎春, 郭子武, 李应, 杨清平. 四季竹对大气臭氧浓度升高的生理响应. *西北植物学报*, 2011, 31 (7): 1360-1366.

[43] 庄明浩, 李迎春, 陈双林. 毛竹和四季竹对臭氧胁迫的耐受力差异. *生态学杂志*, 2011, 30(10): 2191-2196.

[44] 王勋陵, 郭清霞. 臭氧对倒挂金钟和蚕豆呼吸作用的影响. *环境科学*, 1990, 11(2): 31-33.

[45] 梁晶, 曾青, 朱建国, 谢祖彬, 刘钢, 朱春梧, 曹际铃, 唐昊治. 开放式臭氧浓度升高对水稻叶片呼吸作用相关酶的影响. *中国农学通报*, 2010, 26(6): 260-264.

[48] 赵天宏, 金东艳, 王岩, 曹莹. 臭氧胁迫对大豆酚类化合物含量和抗氧化能力的影响. *中国农业科学*, 2011, 44(4): 708-715.

[54] 石永春, 刘卫群. 植物中的抗坏血酸氧化酶. *植物生理学通*

讯, 2008, 44(1): 151-154.

[55] 郭燕, 朱杰, 许自成, 张水成. 植物抗坏血酸氧化酶的研究进展. 中国农学通报, 2008, 24(3): 196-199.

[57] 詹永乐. 桑叶中乙醇酸氧化酶活性的研究. 蚕业科学, 2007, 33(1): 98-101.

[58] 董文霞, 陈宗懋. 大气臭氧浓度升高对植物及其昆虫的影响. 生态学报, 2006, 26(11): 3878-3884.

[67] 孙加伟, 赵天宏, 付宇, 胡莹莹, 徐玲, 赵艺欣, 史奕. 臭氧浓度升高对玉米活性氧代谢及抗氧化酶活性的影响. 农业环境科学学报, 2008, 27(5): 1929-1934.

[68] 郑有飞, 胡程达, 吴荣军, 刘瑞娜, 赵泽, 张金恩. 臭氧胁迫对冬小麦光合作用、膜脂过氧化和抗氧化系统的影响. 环境科学, 2010, 31(7): 1643-1651.

[69] 金明红, 冯宗炜, 张福珠. 臭氧对水稻叶片膜脂过氧化和抗氧化系统的影响. 环境科学, 2000, 21(3): 1-5.

[72] 吴芳芳, 郑有飞, 吴荣军, 王锦旗. 近地层臭氧对小麦抗氧化酶活性变化动态的影响. 生态学报, 2011, 31(14): 4019-4026.

[75] 张巍巍, 郑飞翔, 王效科, 冯兆忠, 欧阳志云, 冯宗炜. 大气臭氧浓度升高对水稻叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2485-2489.

[76] 张巍巍, 郑飞翔, 王效科, 冯兆忠, 欧阳志云. 臭氧对水稻根系活力、可溶性蛋白含量与抗氧化系统的影响. 植物生态学报, 2009, 33(3): 425-432.

[79] 颜坤, 陈玮, 张国友, 何兴元, 李响, 徐胜. 高浓度二氧化碳和臭氧对蒙古栎叶片活性氧代谢的影响. 应用生态学报, 2010, 21(3): 557-562.

[80] 王俊力, 王岩, 赵天宏, 曹莹, 刘玉莲, 段萌. 臭氧胁迫对大豆叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响. 生态学报, 2011, 31(8): 2068-2075.

[84] 郑启伟, 王效科, 冯兆忠, 宋文质, 冯宗炜. 臭氧对原位条件下冬小麦叶片光合色素、脂质过氧化的影响. 西北植物学报, 2005, 25(11): 2240-2244.

[85] 阮亚男, 何兴元, 陈玮, 徐胜, 孙雨. 臭氧浓度升高对植物抗氧化系统的影响. 生态学杂志, 2008, 27(5): 829-834.

[86] 郑启伟, 王效科, 谢居清, 冯兆忠, 冯宗炜, 倪雄伟, 欧阳志云. 外源抗坏血酸对臭氧胁迫下水稻叶片膜保护系统的影响. 生态学报, 2006, 26(4): 1131-1137.

[87] 阮亚男, 何兴元, 陈玮, 陈振举, 孙雨. 臭氧浓度升高对油松抗氧化系统活性的影响. 应用生态学报, 2009, 20(5): 1032-1037.

[89] 黄益宗, 钟敏, 隋立华, 王玮, 耿春梅, 殷宝辉. O₃ 污染胁迫下冬小麦的伤害症状及其对叶片氮代谢脯氨酸和谷胱甘肽含量的影响. 农业环境科学学报, 2012, 31(8): 1461-1466.

[90] 高吉喜, 张林波, 舒俭民, 曹洪法. 臭氧对植物新陈代谢的影响. 农村生态环境, 1996, 12(4): 42-46.

[92] 列淦文, 薛立. 桉树抗寒生理研究进展. 广东农业科学, 2012, 39(5): 56-58, 64.

[93] 李文兵, 王燕凌, 李芳, 刘君, 李霞. 水分胁迫下多枝桉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.

[102] 郑飞翔, 王效科, 侯培强, 张巍巍, 逯非, 欧阳志云. 臭氧胁迫对水稻生长以及 C、N、S 元素分配的影响. 生态学报, 2011, 31(6): 1479-1486.

[104] 陈娟, 曾青, 朱建国, 刘钢, 谢祖彬, 唐昊冶, 小林和彦. 臭氧和氮肥交互对小麦干物质生产、N、P、K 含量及累积量的影响. 生态环境学报, 2011, 20(4): 616-622.

[113] 杨连新, 王余龙, 石广跃, 王云霞, 朱建国, Kobayashi K, 赖上坤. 近地层高臭氧浓度对水稻生长发育影响研究进展. 应用生态学报, 2008, 19(4): 901-910.

[114] 姚芳芳, 王效科, 冯宗炜, 欧阳志云. 臭氧对农作物影响的模型. 生态学杂志, 2007, 26(4): 571-576.

[117] 佟磊, 冯宗炜, 苏德·毕力格, 王琼, 耿春梅, 逯非, 王玮, 殷宝辉, 王效科. 冬小麦气孔臭氧通量拟合及通量产量关系的比较分析. 生态学报, 2012, 32(9): 2890-2899.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.34 ,No.2 Jan. ,2014 (Semimonthly)
CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

Effects of soil texture on variations of paddy soil physical and chemical properties under continuous no tillage GONG Dongqin,LÜ Jun (239)

Evaluation of the landscape patterns vulnerability and analysis of spatial correlation patterns in the lower reaches of Liaohe River Plain SUN Caizhi, YAN Xiaolu,ZHONG Jingqiu (247)

Effects of light and dissolved oxygen on the phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in submergence conditions XU Jianping, ZHANG Xiaoping, ZENG Bo, et al (258)

A review of the relationship between algae and bacteria in harmful algal blooms ZHOU Jin, CHEN Guofu,ZHU Xiaoshan, et al (269)

Biodiversity and research progress on picophytoplankton in saline lakes WANG Jiali, WANG Fang (282)

Effects of ozone stress on major plant physiological functions LIE Ganwen, YE Longhua, XUE Li (294)

The current progress in rodents molecular phylogeography LIU Zhu, XU Yanchun, RONG Ke, et al (307)

The progress in ecosystem services mapping: a review ZHANG Liwei, FU Bojie (316)

Autecology & Fundamentals

Growth, and cationic absorption, transportation and allocation of *Elaeagnus angustifolia* seedlings under NaCl stress LIU Zhengxiang, ZHANG Huaxin, YANG Xiuyan, et al (326)

Leaf morphology and PS II chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Sinosenecio jishouensis* in Different Habitats XIANG Fen, ZHOU Qiang,TIAN Xiangrong, et al (337)

Response of change of wheat LAI measured with LAI-2000 to the radiance WANG Yan, TIAN Qingjiu, SUN Shaojie, et al (345)

Effects of K⁺ and Cr⁶⁺ on larval development and survival rate of the acorn barnacle *Balanus reticulatus* HU Yufeng, YAN Tao, CAO Wenhao, et al (353)

Diffusion of colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, adults in field LI Chao, PENG He, CHENG Dengfa, et al (359)

Population, Community and Ecosystem

Seasonal variations in fish community structure in the Laizhou Bay and the Yellow River Estuary SUN Pengfei, SHAN Xiujuan, WU Qiang, et al (367)

Variations in fish community structure and diversity in the sections of the central and southern Yellow Sea SHAN Xiujuan, CHEN Yunlong, DAI Fangqun, et al (377)

Research on the difference in eutrophication state and indicator threshold value determination among lakes in the Southern Jiangsu Province, China CHEN Xiaohua, LI Xiaoping, WANG Feifei,et al (390)

Effecton of tidal creek system on the expansion of the invasive *Spartina* in the coastal wetland of Yancheng HOU Minghang, LIU Hongyu, ZHANG Huabing (400)

The spatial and temporal variations of maximum light use efficiency and possible driving factors of Croplands in Jiangsu Province KANG Tingting, GAO Ping, JU Weimin, et al (410)

Simulation of summer maize yield influenced by potential drought in China during 1961—2010 CAO Yang,YANG Jie, XIONG Wei,et al (421)

Forest change and its impact on the quantity of oxygen release in Heilongjiang Province during the Past Century ZHANG Lijuan,JIANG Chunyan,MA Jun,et al (430)

Soil macro-faunal guild characteristics at different successional stages in the Songnen grassland of China	LI Xiaoqiang, YIN Xiuqin, SUN Lina (442)
Seasonal dynamics of soil microbial biomass in six forest types in Xiaoxing'an Mountains, China	LIU Chun, LIU Yankun, JIN Guangze (451)
Landscape, Regional and Global Ecology	
Variation of drought and regional response to climate change in Huang-Huai-Hai Plain	XU Jianwen, JU Hui, LIU Qin, et al (460)
Wind speed changes and its influencing factors in Southwestern China	ZHANG Zhibin, YANG Ying, ZHANG Xiaoping, et al (471)
Characteristics of soil carbon density distribution of the <i>Kobresia humilis</i> meadow in the Qinghai Lake basin	CAO Shengkui, CHEN Kelong, CAO Guangchao, et al (482)
Life cycle assessment of carbon footprint for rice production in Shanghai	CAO Liming, LI Maobai, WANG Xinqi, et al (491)
Research Notes	
Seasonal changes of ground vegetation characteristics under artificial <i>Caragana intermedia</i> plantations with age in desert steppe	LIU Rentao, CHAI Yongqing, XU Kun, et al (500)
The experimental study on trans-regional soil replacement	JIN Yinghua, XU Jiawei, QIN Lijie (509)
Sensitivity analysis of swat model on changes of landscape pattern: a case study from Lao Guanhe Watershed in Danjiangkou Reservoir Area	WEI Chong, SONG Xuan, CHEN Jie (517)

《生态学报》2014 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 34 卷 第 2 期 (2014 年 1 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 34 No. 2 (January, 2014)

编 辑 《生态学报》编辑部
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085
电话:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主 编 王如松

主 管 中国科学技术协会

主 办 中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085

出 版 科 学 出 版 社
地址:北京东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717

印 刷 北京北林印刷厂

发 行 科 学 出 版 社
地址:东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717
电话:(010)64034563
E-mail: journal@cspg.net

订 购 全国各地邮局

国外发行 中国国际图书贸易总公司
地址:北京 399 信箱
邮政编码:100044

广告经营 京海工商广字第 8013 号

许 可 证

Edited by Editorial board of
ACTA ECOLOGICA SINICA
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Tel: (010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

Editor-in-chief WANG Rusong

Supervised by China Association for Science and Technology

Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

Published by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China

Distributed by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel: (010)64034563
E-mail: journal@cspg.net

Domestic All Local Post Offices in China

Foreign China International Book Trading
Corporation
Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China

