

臭氧浓度升高对玉米活性氧代谢及抗氧化酶活性的影响

孙加伟¹, 赵天宏¹, 付宇¹, 胡莹莹¹, 徐玲¹, 赵艺欣¹, 史奕²

(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:为了揭示臭氧(O₃)浓度升高对玉米活性氧(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(OTC)研究了臭氧浓度升高处理(80±10)nmol·mol⁻¹下,玉米叶片活性氧产生速率、含量及抗氧化酶活性的变化。结果表明,与对照相比,高浓度臭氧处理下,抽雄期和灌浆期玉米叶片中超氧阴离子(O₂⁻)产生速率显著增加(*P*<0.05),过氧化氢(H₂O₂)含量极显著增加(*P*<0.01)。处理至灌浆期时,丙二醛(MDA)含量增加了22.6%,显著高于对照(*P*<0.05),而相对电导率在抽雄期和灌浆期均极显著高于对照(*P*<0.01),与对照相比,分别增加了20.0%和26.3%,表明细胞膜受损严重。在各个生育时期内,臭氧处理玉米叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)的活性均低于对照,表明臭氧浓度升高能够抑制玉米叶片抗氧化酶的活性。本试验中抗氧化酶活性在整个处理期间呈现出逐渐升高的趋势,说明玉米植株对O₃胁迫具有保护性机制,在一定程度上缓解臭氧对其造成的伤害。

关键词: O₃ 浓度升高; 玉米; 活性氧; 抗氧化酶

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-2043(2008)05-1929-06

Effects of Elevated O₃ Concentration on Maize Active Oxygen Species Metabolism and Antioxidative Enzymes Activities

SUN Jia-wei¹, ZHAO Tian-hong¹, FU Yu¹, HU Ying-ying¹, XU Ling¹, ZHAO Yi-xin¹, SHI Yi²

(1.College of Agronomy,Shenyang Agricultural University,Shenyang 110161,China;2. Institute of Applied Ecology,Chinese Academy of Sciences,Shenyang 110016,China)

Abstract: With the use of coal and petroleum, O₃ concentration gradually increased. Terrestrial plant was damaged by high concentration O₃ of near-surface. In order to reveal effect mechanism of elevated ozone (O₃)concentration on maize (*Zea mays* L.)reactive oxygen species (ROS)metabolism and antioxidative enzymes activities, open top chambers (OTCs) were utilized to investigate change of reactive oxygen species production rate, content and antioxidative enzymes activities in maize leaves under elevated ozone concentration treatment (80±10nmol·mol⁻¹). The results indicated that superoxide anion (O₂⁻)production rate increased significantly (*P*<0.05)and hydrogen peroxide (H₂O₂)content increased highly significant (*P*<0.01)under elevated ozone concentration treatment compared with the control in tasseling stage and filling stage. In filling stage, malondialdehyde (MDA)content increased 22.6% significantly (*P*<0.05). Relative electrical conductivity presented highly significant difference (*P*<0.01)compared with the control, raised respectively 20.0% and 26.3% in tasseling stage and filling stage, which showed that cell membrane was destroyed severely. In every growing stage, activities of superoxide dismutase(SOD), catalase (CAT)and peroxidase(POD)in maize leaves under elevated ozone concentration treatment were lower than the control, which showed that antioxidative enzymes activities were restrained in maize leaves under elevated ozone concentration treatment. Antioxidative enzymes activities presented gradually increasing trend during the whole treatment period, which showed that maize had protective mechanism to ozone stress and this damage of ozone stress was relieved in some extent.

Keywords: elevated ozone concentration; maize; reactive oxygen species(ROS); antioxidative enzymes

收稿日期:2007-12-18

基金项目:国家自然科学基金项目(30500069,30570348)

作者简介:孙加伟(1982—),男,辽宁凤城人,硕士研究生,主要从事植物生理生态研究工作。E-mail:enjoysjw@163.com

通讯作者:赵天宏 E-mail:zth1999@163.com

近地层高浓度臭氧(Ozone, O_3)是一种对陆地植物有很强毒害作用的气体污染物,它可以抑制植物的生长,降低叶片气孔导度、光合速率、株高和叶面积,加速植物老化,改变碳代谢,并引起作物和林木减产,对全球生态系统安全产生严重威胁^[1,2]。然而,自 20 世纪 70 年代以来,由于化石燃料的大量使用以及汽车数量的急剧增加,近地层大气 O_3 浓度日益升高^[3,4]。据预测^[5],2020 年我国原煤和石油消费量将比 2004 年增长 50%以上,汽车 NO_x (臭氧的前体污染物)排放量将增加近 3 倍,届时大气 O_3 浓度将不可避免地继续升高。

活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)泛指那些含有氧原子的但较氧具有更活泼的化学反应性的氧的某些代谢产物及其衍生物。当处于逆境条件(胁迫)下,其产生与清除便失去平衡,致使植物体受到伤害^[6],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。以往关于 O_3 浓度升高对植物影响的研究多集中于光合作用以及生物量、产量等方面。张巍巍、赵天宏等^[7,8]研究了 O_3 浓度升高对银杏、油松光合作用的影响;白月明、郭建平^[9]对 O_3 浓度升高对水稻产量的影响进行了研究。而本试验从活性氧代谢生理角度,利用开顶式气室(Open Top Chamber, OTC)研究了 O_3 浓度升高对玉米活性氧产生速率、含量、膜脂过氧化程度以及抗氧化酶活性的影响,为农业上减少活性氧对植物的伤害,夺取稳产、高产提供理论依据。

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。

1.2 试验设计

利用开顶式气室(Open Top Chamber, OTC)对玉米进行试验熏蒸。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 4 个完全相同的 OTC(横截面为正八边形,边长 1.15 m,高 2.4 m,玻璃室壁)及与其配套的通气、通风控制设备。主要包括用于监控开顶箱内 O_3 浓度的臭氧发生器(GP-5J, 中国)和臭氧传感器(S-900, 新西兰),用于采集开顶箱内温湿度数据的温湿度传感器以及数据分析与自动控制充气系统。在整个试验期间,气室内实际 O_3 浓度控制在 $(80 \pm 10) \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 范围内。

试验设两个处理: O_3 浓度升高 [浓度为 (80 ± 10)

$\text{nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$]处理和对照(自然空气中 O_3 浓度,约 $45 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$, CK)处理。2007 年 5 月 12 日播种,室外盆栽。7 月 3 日移栽于气室内,每个气室 20 株。7 月 9 日开始通入 O_3 ,每日熏蒸 8 h(9:00~17:00)。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为试材,每个处理气室内重复 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 子粒产量

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

1.3.2 活性氧产生速率和含量

采用羟胺法测定超氧阴离子(Superoxide anion, O_2^-)的产生速率^[10];过氧化氢(Hydrogen peroxide, H_2O_2)含量的测定为分光光度计法^[11]。

1.3.3 膜脂过氧化强度

丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量的测定参照李合生等的硫代巴比妥酸(TBA)比色法^[12];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(Superoxide dismutase, SOD)的活性测定采用 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^[10]。过氧化氢酶(Catalase, 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^[13]。过氧化物酶(Peroxidase, 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^[13]。

1.4 数据处理

采用 DPS 数据处理系统和 Microsoft Excel 2003 软件对数据进行分析。

2 结果与分析

2.1 臭氧浓度升高对玉米子粒产量的影响

由表 1 可知, O_3 浓度升高处理下玉米的百粒重、穗粒数和穗粒重均呈不同程度的下降,与 CK 相比,分别减少 30.1%、13.9%和 16.1%,且与对照均达差异显著水平($P < 0.05$)。由于百粒重和穗粒数是玉米产量的构成因子,因此其减少将直接降低玉米的产量,表明 O_3 浓度升高会导致玉米产量下降。

表 1 臭氧浓度升高对玉米子粒产量的影响

Table 1 Effects of elevated ozone concentration on the grain yield of maize

处理	百粒重 /g·100 粒 ⁻¹	相对变化率 /%	穗粒数 / 粒·穗 ⁻¹	相对变化率 /%	穗粒重 /g·穗 ⁻¹	相对变化率 /%
CK	18.12 ± 2.06aA		423 ± 14.53aA		43.17 ± 2.16aA	
O ₃	12.67 ± 0.32bA	-30.1	364 ± 21.07bA	-13.9	36.23 ± 1.46bA	-16.1

注:数据为平均值±标准差,n=10;不同大小写字母分别表示处理间差异极显著($P<0.01$)和显著($P<0.05$)。

2.2 臭氧浓度升高对玉米活性氧代谢的影响

如图 1 所示,在各生育时期内,O₃ 浓度升高条件下玉米叶片 O₂⁻ 产生速率均高于对照,在抽雄期和灌浆期差异显著($P<0.05$),分别增加 33.4%和 30.7%,而在小花分化期差异不显著($P>0.05$),与 CK 相比,增加 19.9%。随着通气时间的延长,CK 和 O₃ 处理下玉米叶片中 O₂⁻ 的产生速率均呈现出逐渐升高的趋势。

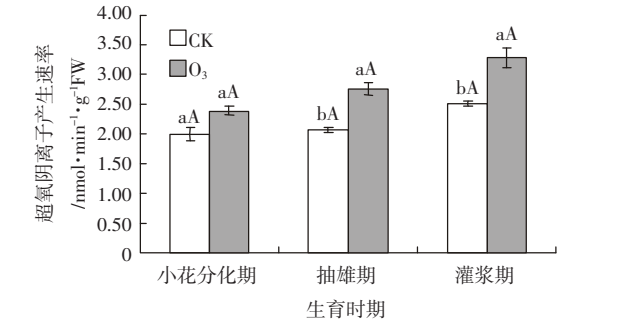


图 1 臭氧浓度升高对玉米叶片 O₂⁻ 产生速率的影响

Figure 1 Effects of elevated ozone concentration on O₂⁻ production rate of maize leaves

注:图中同一生育时期内不同处理间不同大小写字母分别表示差异极显著($P<0.01$)和显著($P<0.05$),以下各图同。

从图 2 可以看出,O₃ 浓度升高处理也使玉米叶片中 H₂O₂ 含量增加,且在抽雄期和灌浆期极显著增加($P<0.01$),分别是对照的 155.5%和 171.7%。在小花分化期升高不明显($P>0.05$),为 CK 的 149.2%。随着生育期的推移,O₃ 处理玉米叶片中 H₂O₂ 含量的相对增加幅度大于 O₂⁻ 产生速率。

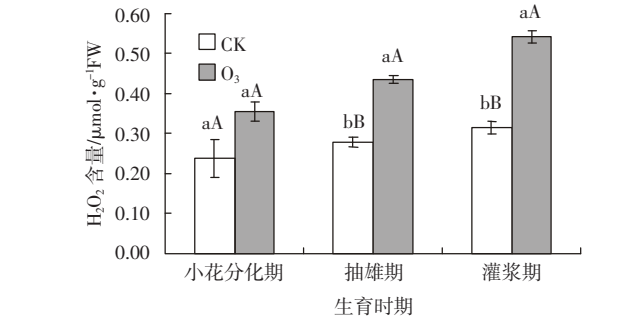


图 2 臭氧浓度升高对玉米叶片 H₂O₂ 含量的影响

Figure 2 Effects of elevated ozone concentration on H₂O₂ content of maize leaves

2.3 臭氧浓度升高条件下玉米膜脂过氧化程度的变化

MDA 含量的高低可以衡量植物细胞膜脂过氧化程度的强弱,同时它也是衰老生理的重要指标。由图 3 可知,高浓度 O₃ 处理至小花分化期和抽雄期时,玉米叶片中 MDA 含量分别比对照增加 14.8%和 31.7%。处理至灌浆期时,植株叶片 MDA 含量显著高于对照($P<0.05$),为 CK 的 122.6%。

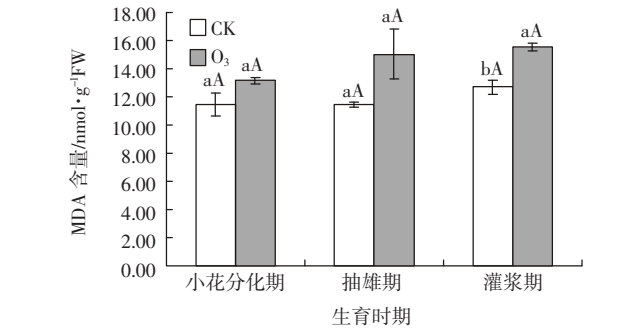


图 3 臭氧浓度升高条件下玉米叶片 MDA 含量的变化

Figure 3 Change of MDA content in maize leaves under elevated ozone concentration treatment

由图 4 可知,在整个测定时期内,O₃ 浓度升高条件下玉米叶片膜相对透性均高于对照。处理至小花分化期时,玉米叶片中膜相对透性比对照增加 35.3%,但差异不显著($P>0.05$)。处理至抽雄期和灌浆期时,膜相对透性分别比对照增加 20.0%和 26.3%,与对照相比,均达差异极显著水平($P<0.01$)。

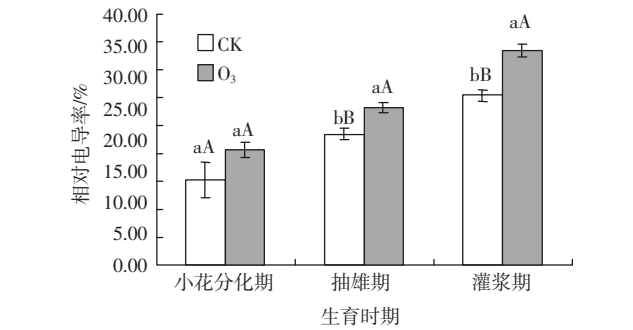


图 4 臭氧浓度升高条件下玉米叶片膜透性的变化

Figure 4 Change of membrane permeability in maize leaves under elevated ozone concentration treatment

2.4 臭氧浓度升高对玉米抗氧化酶活性的影响

SOD 是植物体内抵御活性氧化伤害的第一道防线,它可以清除植物体内多余的 $O_2^{\cdot-}$ 。 O_3 浓度升高处理下,玉米叶片 SOD 活性在各生育时期较 CK 分别减少了 28.3%、10.7%和 32.6%,如图 5 所示。比较不同生育时期玉米叶片 SOD 活性,灌浆期 O_3 浓度升高处理和 CK 之间有显著差异($P<0.05$),而小花分化期和抽雄期差异不显著($P>0.05$)。随着通气时间的延长,CK 和 O_3 处理的植株叶片中 SOD 活性均逐渐升高。

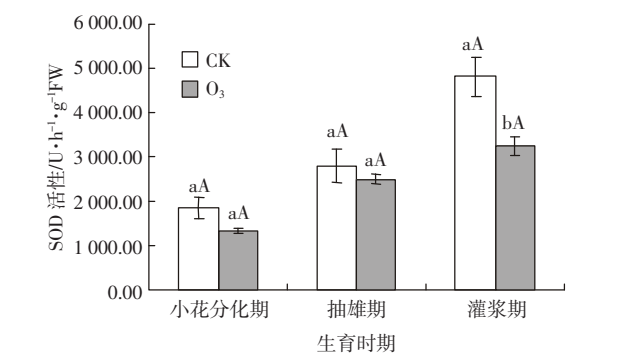


图 5 臭氧浓度升高对玉米叶片 SOD 活性的影响
Figure 5 Effects of elevated ozone concentration on the activity of SOD in maize leaves

CAT 是植物组织中重要的抗氧化酶,它主要清除由光呼吸产生的 H_2O_2 。如图 6 所示, O_3 浓度升高处理下,CAT 活性在小花分化期比 CK 下降了 58.5%。在抽雄期和灌浆期分别比 CK 低 55.2%和 32.0%。伴随玉米的生长发育,从小花分化期到灌浆期,植株叶片 CAT 活性逐渐升高。小花分化期、抽雄期两处理间 CAT 活性差异显著($P<0.05$),灌浆期差异不显著($P<0.05$)。

POD 的作用也是清除 H_2O_2 ,但它主要清除由 Miller 反应产生的 H_2O_2 。从图 7 可以看出,同一生育

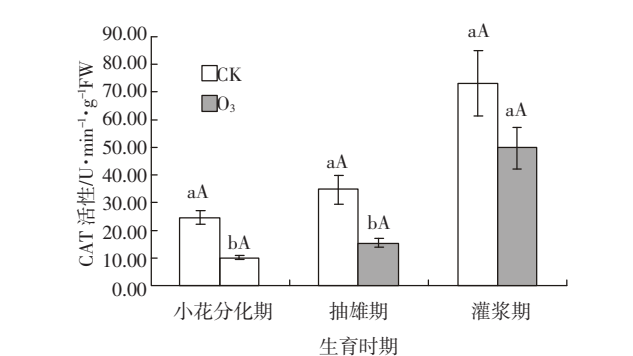


图 6 臭氧浓度升高对玉米叶片 CAT 活性的影响
Figure 6 Effects of elevated ozone concentration on the activity of CAT in maize leaves

时期玉米叶片中 POD 活性对不同浓度 O_3 的反应不同,表现为高浓度 O_3 下 POD 活性低于大气自然 O_3 浓度下,在各生育时期分别降低 33.8%、33.6%和 27.9%,且两者差异在抽雄期和灌浆期均达显著水平($P<0.05$)。比较同一浓度下不同生育时期 POD 活性,随着生育期推移,POD 活性逐渐变大,且在灌浆期增加幅度达到最大。

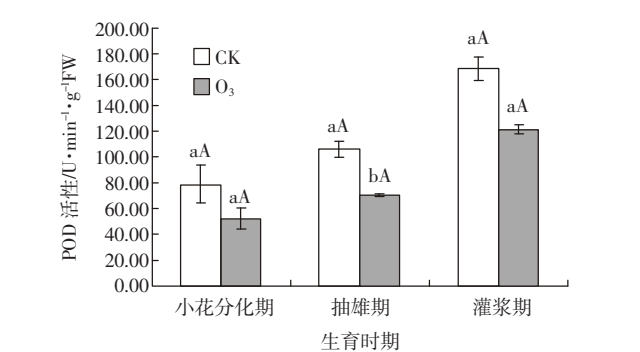


图 7 臭氧浓度升高对玉米叶片 POD 活性的影响
Figure 7 Effects of elevated ozone concentration on the activity of POD in maize leaves

3 结论与讨论

本研究表明, O_3 浓度升高条件下,玉米产量因子的百粒重和穗粒数显著下降,造成玉米减产。究其原因,可能有如下两方面:(1) O_3 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^[14],从而导致光合作用强度下降。(2) O_3 浓度升高可导致植物气孔阻力增加,传导能力下降^[15],抵御 O_3 进入叶片细胞的同时也降低了光合作用原料 CO_2 的摄入。

O_3 引起伤害的一个主要原因就是活性氧的产生, O_3 进入植物体内后可以引起自由基的潜在生成,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^[16],间接对植物造成伤害。本试验中, 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,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 将 $O_2^{\cdot-}$ 歧化,生成 H_2O_2 ^[17],而清除 H_2O_2 的 CAT 和 POD 的活性在臭氧胁迫下又下降的缘故。

MDA 是膜脂氧化的最终产物,对细胞膜有毒害作用,是最常用的膜脂过氧化指标^[18],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,并且达到差异显著和极显著水平,

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。 O_3 对膜透性的伤害机理尚不清楚。目前普遍认为,质膜内的氨基酸、蛋白质、不饱和脂肪酸和硫氢残基是臭氧的潜在作用位点。臭氧可以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,使膜的一定部位受到损伤,并由此引起膜透性增加^[19]。

SOD 在抗氧化酶系统中处于核心的地位。以往研究表明^[20,21],SOD 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,植株叶片中 SOD 活性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^[22]、通气胁迫时间较短以及玉米的生物学特性有关。而 these 与吴建慧等^[23]的研究结果相吻合。但在各生育时期, O_3 处理玉米叶片中 SOD 活性均低于对照。

CAT 在植物中分布广泛,它可以催化 H_2O_2 生成 H_2O , 减少 H_2O_2 对植物的伤害。但由于 CAT 对 H_2O_2 的亲合力极低,因此 CAT 清除 H_2O_2 的效率非常低^[24]。本试验中,在整个处理期间,CAT 活性呈现出逐渐升高的趋势,但作为 CAT 主要清除物的 H_2O_2 的含量却逐渐升高,表明 CAT 对 H_2O_2 的清除效率非常低。

在整个试验期间, O_3 处理玉米叶片中 POD 活性逐渐升高,这可能是因为 O_3 胁迫促进了 POD 作用底物谷胱甘肽、抗坏血酸和酚类化合物等的积累,因此能够在 H_2O_2 含量增加下提高 POD 活性^[25],从而提高其清除 H_2O_2 的能力。其次,在长期胁迫中,随着玉米灌浆期的到来,玉米自身的内源保护机制增强,也会使其体内 POD 活性逐渐增加。在各生育时期内, O_3 处理下植株叶片中 POD 活性均呈不同程度下降,表明在短期胁迫内本试验 O_3 浓度已经达到了抑制 POD 活性的水平。

参考文献:

- [1] Ashmore M R. Assessing the future global impacts of ozone on vegetation[J]. *Plant Cell and Environment*, 2005, 28: 949–964.
- [2] Fuhrer J, Booker F. Ecological issues related to ozone: Agricultural issues[J]. *Environment International*, 2003, 29: 141–154.
- [3] Vingarzan R. A review of surface O_3 background levels and trends[J]. *Atmospheric Environment*, 2004, 38: 3431–3442.
- [4] Wang X, Mauzerall L. Characterizing distributions of surface ozone and its impact on grain production in China, Japan, and South Korea: 1990 and 2020[J]. *Atmospheric Environment*, 2004, 38: 4383–4402.
- [5] 姚芳芳,王效科,冯兆忠,等. EDU 对臭氧胁迫下菠菜急性伤害症状和光合特性的影响[J]. *生态环境*, 2007, 16(5): 1399–1405.
- YAO Fang-fang, WANG Xiao-ke, FENG Zhao-zhong, et al. Influence of ozone and ethylenediurea (EDU) on physiological characters and foliar symptom of spinach (*spinacia oleracea* L.) in open-top chambers [J]. *Ecology and Environment*, 2007, 16(5): 1399–1405.
- [6] 刘 蕾,何聪芬,董银卯,等. 不同胁迫对美花兰幼苗活性氧代谢相关酶活性的影响[J]. *北方园艺*, 2007(9): 154–156.
- LIU Lei, HE Cong-fen, DONG Yin-mao, et al. Effects of protective enzyme of *C. insignis* seedling under different stresses [J]. *Northern Horticulture*, 2007(9): 154–156.
- [7] 张巍巍,赵天宏,王美玉,等. 臭氧浓度升高对银杏光合作用的影响[J]. *生态学杂志*, 2007(5): 645–649.
- ZHANG Wei-wei, ZHAO Tian-hong, WANG Mei-yu, et al. Effects of elevated ozone concentration on *Ginkgo biloba* photosynthesis [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007(5): 645–649.
- [8] 张巍巍,赵天宏,王美玉,等. O_3 浓度升高对油松光合作用的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2007, 26(3): 1024–1028.
- ZHANG Wei-wei, ZHAO Tian-hong, WANG Mei-yu, et al. Effect of elevated ozone concentration on photosynthesis of *Pinus tabulaeformis* Carr [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2007, 26(3): 1024–1028.
- [9] 白月明,郭建平,刘 玲,等. 臭氧对水稻叶片伤害、光合作用及产量的影响[J]. *气象*, 2001, 27(6): 17–21.
- BAI Yue-ming, GUO Jian-ping, LIU Ling, et al. Influences of O_3 on the leaf injury photosynthesis and yield of rice [J]. *Meteorological Monthly*, 2001, 27(6): 17–21.
- [10] 郝建军,刘延吉. 植物生理学实验技术[M]. (第 2 版), 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2001. 162–189.
- HAO Jian jun, LIU Yan ji. Experimental Technique on Plant Physiology [M]. (The Second Edition), Shenyang: Liaoning Technology Press, 2001. 162–189.
- [11] 邹 琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000. 166–167.
- ZOU Qi. Experimental manual on plant physiology [M]. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2000. 166–167.
- [12] 李合生,孙 群,赵世杰,等. 植物生理生化原理和实验技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004. 260–261.
- LI He-sheng, SUN Qun, ZHAO Shi-jie, et al. Plant physiology biochemistry principle and experimental technique [M]. Beijing: Higher Education Press, 2004. 260–261.
- [13] 陈建勋,王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. (第 2 版), 广州: 华南理工大学出版社, 2006. 72–73.
- CHEN Jian hong, WANG Xiao feng. Experimental manual on plant physiology [M]. (The Second Edition), Guangzhou: South China University Press, 2006. 72–73.
- [14] Annttonen S, Herranen J, Peura P, et al. Fatty acids and ultrastructure of ozone-exposed Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) needles [J]. *Environmental Pollution*, 1995, 87: 235–242.
- [15] Calatayud A, Ramirez J W, Iglesias D J, et al. Effects of ozone on photosynthetic CO_2 exchange, chlorophyll fluorescence and antioxidant systems in lettuce leaves [J]. *Physiologia Plantarum*, 2002, 116(3): 308–316.

- [16] Pellinen R, Palva T, Kangasjärvi J. Subcellular localization of ozone-induced hydrogen peroxide production in birch (*Betula pendula*) leaf cells[J]. *The Plant Journal*, 1999, 20: 349–356.
- [17] 方允中, 郑荣梁. 自由基生物学理论及应用[M]. 北京: 科学出版社, 2002. 178–179.
- FANG Yun zhong, ZHENG Rong liang. Theory and application of Free-radical biology[M]. Beijing: Science Press, 2002. 178–179.
- [18] 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[J]. 新疆农业大学学报, 2007, 30(1): 30–34.
- LI Wen-bing, WANG Yan-ling, LI Fang, et al. Relationship between active oxygen and protective enzymes in *Tamarix ramosissima* under water stress [J]. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 2007, 30(1): 30–34.
- [19] 高吉喜, 张林波, 舒俭民, 等. 臭氧对植物新陈代谢的影响[J]. 农村生态环境, 1996, 12(4): 42–46.
- GAO Ji-xi, ZHANG Lin-bo, SHU Jian-Min, et al. Effects of ozone on plant metabolism[J]. *Rural Eco-Environment*, 1996, 12(4): 42–46.
- [20] 金明红, 冯宗炜. 臭氧对冬小麦叶片膜保护系统的影响[J]. 生态学报, 2000, 20(3): 444–447.
- JIN Ming-hong, FENG Zong-wei. Effects of ozone on membrane protective system of winter wheat leaves[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 444–447.
- [21] 王春乙, 白月明, 温 民, 等. CO₂ 和 O₃ 浓度倍增及复合效应对大豆生长和产量的影响[J]. 环境科学, 2004, 6: 7–10.
- WANG Chun-yi, BAI Yue-ming, WEN Min, et al. Effects of double CO₂ and O₃ on growth and yields in soybean[J]. *Environmental Science*, 2004, 6: 7–10.
- [22] Zhao Tian-hong, Shi Yi, Huang Guohong, et al. Respective and interactive effects of doubled CO₂ and O₃ concentration on membrane lipid peroxidation and antioxidative ability of soybean[J]. *Science in China Ser. C Life Sciences*, 2005, 48(1): 136–141.
- [23] 吴建慧, 杨 玲, 孙国荣. 低温胁迫下玉米幼苗叶片活性氧的产生及保护酶活性的变化[J]. 植物研究, 2004, 24(4): 456–459.
- WU Jian hui, YANG Ling, SUN Guo rong. Generation of activated oxygen and change of cell defense enzyme activity in leaves of maize seedling under the stress of low temperature [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2004, 24(4): 456–459.
- [24] Asada K. The water–water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 601–639.
- [25] De Souza I R P, MacAdam J W. A transient increase in apoplast peroxidase activity precedes decrease in elongation rate of B73 maize (*Zea mays*) leaf blades[J]. *Physiologia Plantarum*, 1998, 104: 556–562.