

臭氧对水稻生长的影响及外源抗坏血酸的防护作用

谢居清¹, 王效科², 李国学¹, 郑启伟², 冯兆忠²

(1. 中国农业大学资源环境学院, 北京 100193; 2. 中国科学院生态环境研究中心 城市和区域生态国家重点实验室, 北京 100085)

摘要:利用开顶式气室研究了臭氧浓度升高对水稻(*Oryza sativa* L.)生长的影响及外源抗坏血酸(Exogenous Ascorbic Acid)的防护作用。臭氧处理共设 4 个水平:空气 NF(No-Filter, 臭氧浓度约 20~50 nL·L⁻¹)、过滤 CF(Charcoal-Filter, 臭氧浓度约为 5~15 nL·L⁻¹)、臭氧 I(8 h 平均 100 nL·L⁻¹)、臭氧 II(8 h 平均 200 nL·L⁻¹)。外源抗坏血酸浓度设置为 0.1%(m/V)。结果表明,与 NF 处理相比,高浓度 O₃(200 nL·L⁻¹)处理会造成水稻叶片的叶绿素 a、水稻的株高、叶面积、穗粒数及粒重,分别下降了 47.9%、17.8%、31.6%、45.7%和 42.9%;喷施外源抗坏血酸后,与各自的对照相比,以上各生长指标分别上升了 11.6%、7.7%、17.4%、5.6%、11.1%。可见外源抗坏血酸能有效缓解 O₃ 对水稻的胁迫作用,提高了水稻对 O₃ 的抗性,促进水稻的生长。

关键词:水稻;生长;臭氧;外源抗坏血酸;胁迫;防护

中图分类号:Q945.78 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2009)06-1235-05

Effects of Ozone on Growth of Rice and Prevention of Exogenous Ascorbic Acid

XIE Ju-qing¹, WANG Xiao-ke², LI Guo-xue¹, ZHENG Qi-wei², FENG Zhao-zhong²

(1. College of Resource and Environment, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

Abstract: The ozone is the primary gaseous pollutant with significant adverse effects on vegetation. Those effects include visible leaf injury, growth and yield reductions, accelerated senescence and altering sensitivity to biotic and abiotic stresses. Reductions in photosynthesis rate, stomata conductance, and root/shoot ratio, increasing in respiration, and changing in crop quality has also been observed in many crops. With fast industrial development, tropospheric ozone in the Yangtze River Delta, in Eastern China, as risen since the later of the last century. The elevated ozone has become a prominent environmental and economic issue in this region. In order to alleviate the phytotoxin of elevated level O₃ to crops, the prevention of exogenous ascorbic acid (ExAsA) on growth of rice (*Oryza sativa* L.) was investigated. Rice was grown in open top chambers (OTCs) under field conditions and exposed to four levels of O₃: NF (No-Filter) with a daily average of 20~50 nL·L⁻¹; CF (Charcoal-Filter) with an 8 h average of 5~15 nL·L⁻¹; Ozone I with an 8 h average of 100 nL·L⁻¹; Ozone II with an 8 h average of 200 nL·L⁻¹. The concentration of exogenous ascorbic acid was 0.1%(m/V). The results showed that compared to CF, the chlorophyll a content of rice leaves, the plant height of rice, leaves area, per panicle total grain and weight decreased under the treatment of high ozone concentration (200 nL·L⁻¹), 47.9%, 17.8%, 31.6%, 45.7% and 42.9% respectively. But with exogenous ascorbic acid spraying, there was a rising trend in the chlorophyll a content of rice leaves, the plant height of rice, leaves area, per panicle total grain and weight, 11.6%, 7.7%, 17.4%, 5.6%, 11.1% respectively. From these results, it can thought that ExAsA defers leaf senescence, increases the tolerance ability of rice under elevated O₃ and improved effectively rice growth.

Keywords: rice; growth; ozone; exogenous ascorbic acid; stress; prevention

从 19 世纪中叶开始,对流层的臭氧(O₃)水平增加了 35%^[1]。美国大气臭氧浓度平均每年升高 1%,在未来 40 a 里还会升高 3 倍^[2]。今后 20 a 中国臭氧前体的释放会成倍增加,光氧化剂也会大量增加,因此臭氧浓度也会随之增大^[3]。周秀骥等人的研究表明,在长江三角洲地区,对流层的臭氧平均浓度为

74.6 nL·L⁻¹,最高可达 196 nL·L⁻¹。高峰值主要出现在 5 月和 9 月,已成为当地较为突出的生态环境问题^[4]。不同的研究结果显示,目前的陆地生态系统中的臭氧导致粮食生产和森林生物量损失可达 0~30%,在未来 20 a 里作物的减产率可增加 10 倍^[5-6]。臭氧成为最具危害性的气体污染物之一。因此臭氧对植物影响的研究也备受关注。许多研究表明,臭氧浓度升高可改变叶绿素的组成比例,影响光合速率,减少干物质积累,降低其产量^[7-8],高浓度臭氧能够显著降低收获指数,改变植物体内的碳水化合物

收稿日期:2008-08-08

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(2002CB410803)

作者简介:谢居清(1968—),男,博士生,主要从事污染生态学和固废资源化研究。E-mail: xiejq@126.com

的再分配^[9]。

作为一种强氧化剂,臭氧通过气孔进入叶片组织内并被转化为活性氧(Active Oxygen Species, AOS),如 $O_2\cdot$ 、 $HO\cdot$ 和 H_2O_2 等。这些 AOS 能同膜脂发生反应导致膜脂过氧化^[10],形成有毒的中间产物,同时影响羧化酶 RuBP 的活性、细胞通透性、有机物质的转化和运输、生长调节物质等,进而降低光合能力^[11-12],加快组织衰老,对植物造成伤害。在长期的进化过程中,植物获得了一套能自我调节^[13]的抗氧化机制,主要有抗氧化酶类和非酶类抗氧化剂。这些物质不仅能改善植物体生理机能^[14],增强植物体抗逆能力,还对植物生长具有促进作用^[15]。抗坏血酸(Ascorbic Acid, AsA)作为一种抗氧化剂,可在体内合成,即为内源抗坏血酸(Endogenous Ascorbic Acid, EnAsA),直接参与体内活性氧的清除^[16-17],也可以通过抗坏血酸-谷胱甘肽循环清除 H_2O_2 ^[18],从而保护植物有机体及其正常代谢,防止氧化胁迫造成的伤害,同时抗坏血酸还可能在植物逆境反应中起着信号分子的作用^[19]。而人工合成的抗坏血酸,喷施在植物体上即为外源抗坏血酸(Exogenous Ascorbic Acid, ExAsA),其作用有待于进一步的研究。本文以田间水稻为材料,研究臭氧对水稻生长的胁迫影响及外源抗坏血酸的防护作用,以期科学评价近地层臭氧浓度升高对农作物生长的影响及外源抗坏血酸的防护作用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验设于浙江省嘉兴市双桥农场。OTC(Open Top-Chamber)型开顶式气室用钢筋和聚乙烯塑料膜构建,主体为正八面柱体,主要构成部分包括过滤系统、通风系统、布气系统及框架等^[20]。臭氧由浙江省余姚市圣莱特电器有限公司生产的臭氧发生器产生,通过质量流量计控制臭氧发生器的进气量来控制气室内的臭氧浓度。用美国 MONITOR 公司生产的 ML9810B 臭氧分析仪对 OTC 内臭氧浓度进行即时监测。

试验臭氧浓度共设 4 个处理:空气 NF(No-Filter, 自然空气由鼓风机直接送入气室,其臭氧浓度约为 $20\sim 50\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$)、过滤 CF(Charcoal-Filter, 空气经活性炭过滤吸附后由鼓风机送入气室,臭氧浓度约为 $5\sim 15\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$)、臭氧 I(8 h 平均 $100\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$, 过滤的空气加入臭氧发生器生成的臭氧通过鼓风机送入气室,臭氧浓度在 $95\sim 105\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 之间)、臭氧 II(8 h 平均 $200\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$, 过滤的空气加入臭氧发生器生成的臭氧通过

鼓风机送入气室,进入气室的气体以旋转布气的方式布气,臭氧浓度在 $190\sim 210\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 之间)。用鼓风机把气体送入气室,进入气室的气体以旋转布气的方式布气,保证气室内的臭氧浓度均匀一致。外源抗坏血酸浓度设置为 $0.1\%(m/V)$, ExAsA 每周喷施 1 次,喷施量为 $250\text{ mL}\cdot\text{m}^{-2}$ 。

试验设 $2\text{ m}\times 2\text{ m}$ 的小区 12 个,采用裂区排列,小区间隔 3 m。每小区用 PVC 板均匀分成两个部分(如图 1),一侧喷施 ExAsA 作为处理,另一侧不喷 ExAsA 作为对照。6 月 28 日对各小区土地进行翻耕,7 月 2 日在各小区按行距 $\times$ 穴距为 $0.25\text{ m}\times 0.20\text{ m}$ 移栽水稻(*Oryza sativa* L.)秧苗。待秧苗返青后,把构建好的 12 个 OTC 开顶式气室安放于小区上,并适应性熏气 3 d,正式熏气于 7 月 21 日即水稻的分蘖期进行,终止于当年 10 月 10 日即水稻的蜡熟期。每天熏气的时间为 9:00—17:00,下雨天停止熏气,共熏气 65 d。水稻生长期所有田间管理与当地保持一致,使水肥和病虫害等不成为限制因子。



图 1 OTC 内分区示意图

Figure 1 Sketch of division in OTC

1.2 指标测定

(1)叶绿素 a、b 含量的测定:在灌浆期对各处理分别剪取剑叶 30 片,剔除中脉并剪切成碎片混匀后放入液氮罐中冷冻,然后用 80%丙酮研磨提取色素,采用 Arnon 法^[21]测定其含量。

(2)在齐穗时各处理分别取 10 株量其株高,其方法是从茎基部量至穗顶部,量出每株的叶片的长、宽,分别相乘再乘以校正系数得出叶面积,进一步求出单株叶面积。

(3)在收获期各处理分别选取 10 株,人工查其一次枝梗数、二次枝梗数、穗粒数;籽粒在自然条件下晒干,称其穗粒重。

1.3 统计方法

运用 SPSS 11.5 对数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 O_3 对水稻叶片光合色素的影响及外源抗坏血酸的防护

试验结果表明,叶绿素 a(Chlorophyll a)对 O_3 十

分敏感,与 NF 处理相比臭氧 I、臭氧 II 处理水稻叶片的叶绿素 a 含量,分别降低 40.0%和 47.9%,过滤处理 CF 的相应升高了 14.3%,可见较高浓度的臭氧影响到叶绿素 a 的含量。喷施 ExAsA 则能显著($P<0.05$)提高水稻叶片的叶绿素 a 含量,与各自的对照相比分别提高了 25.2%、39.4%、44.7%和 11.6%;且 NF 和臭氧 I 的增加达到极显著水平($P<0.01$),如表 1 所示。同时还可发现,叶绿素 b (Chlorophyll b)的含量也随着 O_3 浓度的升高而显著($P<0.05$)降低,臭氧 I、臭氧 II 处理与 NF 相比,叶绿素 b 的含量降低了 44.2%和 55.8%,而 NF 和 CF 则没有显著差异。喷施 ExAsA 对叶绿素 b 的含量没有影响。但是对叶绿素 a/叶绿素 b 的影响较大,差异达极显著水平。因此,高浓度 O_3 熏气使水稻叶片的光合色素含量及组成比例显著($P<0.05$)降低,而喷施 ExAsA 能显著提高叶绿素 a 的含量,改变色素组成比例。

2.2 O_3 对水稻株高、叶面积的影响及外源抗坏血酸的防护

在臭氧胁迫下,水稻的株高和叶面积受其影响有一定的差异性。水稻的叶片是进行光合作用的主要器官,其光合面积及其光合能力对光合积累及产量形成具有重要意义。表 2 显示,在 O_3 胁迫下水稻的叶面积有显著变化,随着 O_3 浓度的升高叶面积逐渐降低,与 NF 相比,臭氧 I 和臭氧 II 的叶面积降低了 6.1%和 38.4%,差异比较显著。而喷施 ExAsA 后,各处理的叶面积与喷施前相比分别增加了 12.3%、5.8%、0.4%和 17.4%。统计分析表明,喷施前后臭氧 II 处理的叶面积差异达极显著水平($P<0.01$)。对于株高来说,高浓度 O_3 对水稻株高影响显著,与 NF 相比,臭氧 I、臭氧 II 的水稻株高分别降低了 7.4%和 17.7%,因为过滤去除臭氧,CF 的株高提高了 1.1%。喷施外源抗坏血酸后,与各自对照相比,各处理的株高均有不同程度的增加,分别增加 4.9%、1.7%、4.3%和 7.7%,臭氧

表 2 O_3 对株高和叶面积的影响及外源抗坏血酸的防护作用
Table 2 Effects of ozone on leaf area of rice and plant height and the prevention of ExAsA

O_3 处理	株高/cm		叶面积/cm ²	
	O_3	O_3 +ExAsA	O_3	O_3 +ExAsA
CF	93.8±5.0a	98.6±5.2a	174.57±34.22a	195.98±23.01a
NF	92.8±6.5a	94.4±4.3a	177.36±28.62a	187.72±29.63a
臭氧 I	85.9±4.0b*	89.8±3.5b	166.45±18.44a	166.70±18.47b
臭氧 II	76.3±3.4c	82.7±4.6c**	109.34±11.15b	128.35±13.14c**

I 处理前后差异达显著水平($P<0.05$),臭氧 II 处理前后达极显著水平($P<0.01$)。

2.3 O_3 对水稻分枝的影响及外源抗坏血酸的防护

从表 3 可以看出不论喷施 ExAsA 与否,水稻的一次枝梗和二次枝梗数均随着 O_3 浓度的升高而显著下降($P<0.05$)。与 NF 相比,臭氧 I 和臭氧 II 处理的一次枝梗数分别降低 9.0%和 19.0%,二次枝梗数分别降低 32.9%和 54.7%,而过滤 CF 的一次枝梗数和二次枝梗数相应增加 9%和 46.5%。喷施 ExAsA 后,与不喷 CF、NF 相比、臭氧 I 和臭氧 II 的一次枝梗数分别增加 8.3%、11.1%、2.2%和 0.6%,二次枝梗数分别增加 18.6%、24.1%、40.4%和 3%。但是高浓度 O_3 处理下,分枝数增加的不显著。由此看出,高浓度 O_3 抑制了水稻幼穗分化过程中的枝梗分化,进而影响到水稻的穗粒数和结实,而喷施 ExAsA 能够缓解这种抑制作用,但是对高浓度的 O_3 缓解作用相对较弱。

2.4 O_3 对水稻穗粒数、穗粒重的影响及外源抗坏血酸的防护

水稻的穗粒数的多少和粒重大小直接影响到水稻产量的高低,二者对 O_3 胁迫反应也直接体现到 O_3 对产量的胁迫影响。试验结果(表 4)显示,在 O_3 胁迫下,水稻的穗粒数和穗粒重都呈现出下降趋势,与 NF 相比,臭氧 I 和臭氧 II 处理的水稻的穗粒数和粒重分别下降 32.9%、54.7%和 21.4%、42.9%。而喷施 Ex-

表 1 O_3 对光合色素的影响及外源抗坏血酸的防护作用

Table 1 Effects of ozone on photosynthetic pigment and the prevention of ExAsA

O_3 处理	叶绿素 a/mg·g ⁻¹ ,FW		叶绿素 b/mg·g ⁻¹ ,FW		叶绿素 a/叶绿素 b	
	O_3	O_3 +ExAsA	O_3	O_3 +ExAsA	O_3	O_3 +ExAsA
CF	1.6±0.11a	2.01±0.09a*	0.44±0.01a	0.45±0.01a	3.62±0.34a	4.43±0.13b*
NF	1.40±0.08b	1.96±0.05a**	0.43±0.01a	0.43±0.01a	3.26±0.14b	4.50±0.14b*
臭氧 I	0.84±0.06b	1.22±0.03b**	0.23±0.01b	0.24±0.01b	3.72±0.11a	5.17±0.14a**
臭氧 II	0.73±0.06d	0.81±0.03c	0.19±0.01c	0.19±0.02c	3.89±0.35a	4.30±0.43b

注:各列中不同字母表示在 5%水平差异显著性,* 和 ** 代表“对照”和“处理”在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 的 t 检验结果。下表同。

Note: Different letters within column stands for significant difference($P<0.05$), * and ** indicate the results of t test at $P<0.05$ and $P<0.01$, respectively.

表 3 O₃ 对分枝的影响及外源抗坏血酸的防护作用

Table 3 Effects of ozone on ear ramifications and the prevention of ExAsA

O ₃ 处理	一次枝梗数		二次枝梗数	
	O ₃	O ₃ +ExAsA	O ₃	O ₃ +ExAsA
CF	10.9±3.4a	11.8±1.3a	24.9±5.3a	21.0±3.7a
NF	10.0±0.8ab	11.1±0.8a*	17.0±4.6a	21.1±4.9a
臭氧 I	9.1±0.8b	9.3±3.2bc	11.4±4.5bc	16.0±5.7b*
臭氧 II	8.1±0.7c	8.1±1.1c	7.7±2.8d	7.9±2.8c

AsA 后,水稻的穗粒数和粒重均有增加,与不喷施相比,CF、NF、臭氧 I 和臭氧 II 的穗粒数和粒重提高了 2.3 %、1.3 %、13.0 %、5.6 % 和 6.9 %、3.4 %、8.3 %、11.1 %。试验结果表明,高浓度的 O₃ 对水稻的穗粒数和粒重影响较大,而喷施 ExAsA 的效果也较好。

表 4 O₃ 对穗粒数及粒重(g)的胁迫及外源抗坏血酸的防护作用

Table 4 Effects of ozone on grain number and grain weight per ear and the prevention of ExAsA

O ₃ 处理	穗粒数		穗粒重/g	
	O ₃	O ₃ +ExAsA	O ₃	O ₃ +ExAsA
CF	107.9±8.1a	116.4±4.2a	2.7±0.2a	2.9±0.2a
NF	102.6±8.4a	114.0±19.6a	2.8±0.2a	2.9±0.1a
臭氧 I	85.8±9.3b	98.6±11.1b	2.2±0.2b	2.4±0.3b
臭氧 II	55.7±6.5c	59.0±9.0c	1.6±0.1c	1.8±0.2c

3 讨论

叶绿素 a、b 是植物色素中最基本的光合色素,其含量下降是叶片衰老最明显的特征^[22]。试验发现,在 O₃ 胁迫下叶绿素含量显著下降,经 ExAsA 处理的水稻叶片叶绿素 a 含量显著高于对照。说明 ExAsA 被水稻叶片吸收后可能起到 EnAsA 的作用,直接参与了对 O₃ 和 AOS 的解毒,抑制了 O₃ 和 AOS 对叶绿素的破坏,从而使叶绿素 a 得到保护。水稻叶片叶绿素的显著增加,缓解了 O₃ 对水稻的老化作用。

O₃ 除对水稻生理上有影响外,在农艺性状和产量上也有所表现。就叶面积来看,高浓度 O₃ 胁迫引起水稻的叶面积显著下降,在试验过程中发现,由于阴雨天气停止熏气的一段时间,叶面积有所恢复,这与白月明在油菜上观察到的结果相似^[23]。光合面积的下降,导致同化产物的减少和积累,影响到水稻的正常生长。从穗子的性状来看,高浓度 O₃ 处理下的水稻植株,其穗长变短,枝梗数和穗粒数减少,特别是随着 O₃ 浓度的增大,这种变化趋势尤为显著。研究发现 O₃ 胁迫下,水稻在幼穗分化期,功能叶组织的膜伤害及

Rubisco 活性降低,导致叶片同化功能下降,光合产物的运转受阻^[24-25],影响了穗轴及枝梗的形成,使得穗轴变短,枝梗数减少。在花粉母细胞的减数分裂期光合产物的供应不足,会导致花粉粒的败育,结实小花数减少,穗粒数下降等现象^[26]。研究还发现 O₃ 能诱导花粉萌发率降低和花粉管生长受抑制,使合子的产生受阻^[27],这可能是花粉粒的败育和穗粒数下降的重要原因。有效穗数和穗粒数的降低,说明在水稻生长的中前期特别是有效分蘖期和孕穗期,O₃ 胁迫造成的叶绿素分解和光合效率下降^[27],对光合产物的积累造成极为不利的影响,进而影响到成穗数和穗粒数。陈展的研究也进一步指出,灌浆期进行 O₃ 处理,对水稻的分蘖数、千粒重、穗粒数、结实率等无显著影响^[28];而白月明等在对水稻几乎全部生育期(1999 年 7 月 11 日—9 月 20 日)内进行 O₃ 处理时发现,O₃ 浓度为 200、100 nL·L⁻¹ 时,水稻的产量比对照降低 30.7 % 和 5.5 %^[29],与笔者观察到的结果相似。这就说明了 O₃ 对水稻生长的影响主要在生长中前期,这时水稻处于旺盛生长期,对臭氧的胁迫也更为敏感,使用 ExAsA 的效果也更为显著。

抗坏血酸作为一种抗氧化剂参与细胞的抗氧化作用。它在细胞内合成,通过一种特殊的方式转运到细胞间隙。以防护细胞膜的氧化作用而消除 O₃ 的伤害,构成细胞防护的第一道防线。Chamedies 研究指出,抗坏血酸(AsA)与 O₃ 作用产生脱氢抗坏血酸(DHA),从而达到消除 O₃ 的氧化伤害^[30]。然而在这个过程中作为底物的抗坏血酸的组成形式和其浓度仍是一个不确定的因素,其次参与清除 O₃ 的抗坏血酸与细胞间隙游离的抗坏血酸在结构形式上是否有差异也有待于进一步的研究探讨。但最近的研究表明,不论何种形式的抗坏血酸在细胞壁的溶液环境中都能起到清除 O₃ 的作用^[31]。我们的试验发现,喷施外源抗坏血酸的水稻叶片的脱氢抗坏血酸浓度显著高于对照,由此推测外源抗坏血酸是进入到叶片内与 O₃ 或活性氧作用产生了脱氢抗坏血酸,从而提高了叶片内的脱氢抗坏血酸浓度。Kollist 等研究推测,只有一部分 O₃ 进入到叶肉细胞的表面直接参与非原生质体的抗坏血酸氧化反应,不同物种间细胞壁的厚度差异及抗坏血酸的浓度将直接影响到解毒的效率^[32]。

参考文献:

- [1] IPCC. Climate change 2001: the scientific basis[R]//report of working group I of the intergovernmental panel on climate change. Geneva:IPCC Secretariat, 2001.

- [2] Chameides W L, Kasibhatla P S, Yienger J, et al. Growth of continental-scale metro-agro-plexes, regional ozone pollution, and world food production[J]. *Science*, 1994, 264: 74–77.
- [3] Aunan K, Bernsten T K, Seip H M. Surface ozone in China and its possible impact on agricultural crop yields[J]. *AMBIO*, 2000, 29(6): 294–301.
- [4] 周秀骥. 长江三角洲地区近地层大气和生态系统相互关系的研究[M]. 北京: 气象科学出版社, 2004: 175–185.
- ZHOU Xiu-ji. Research of interaction between ground-leveled atmosphere ecosystem in Yangtze River Delta[M]. Beijing: Meteorological Science Press, 2004: 175–185.
- [5] Barbo D N, Chappelka A H, Somers G L, et al. Diversity of an early successional community as influenced by ozone[J]. *New Phytologist*, 1998, 138: 653–662.
- [6] Begim M H, Greenwald W, Xu J, et al. Influence of aerosol dry deposition on photosynthetically active radiation available to plants: a case study in the Yangtze Delta Region of China [J]. *Geophysical Research Letters*, 2001, 28: 3605–3608.
- [7] Kobayashi K, Okada M, Nouchi I. Effects of ozone on dry matter partitioning and yield of Japanese cultivars of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1995, 53(2): 109–122.
- [8] Maggs R, Ashmore M R. Growth and yield responses of Pakistan rice (*Oryza sativa* L.) cultivars to O₃ and NO₂[J]. *Environmental Pollution*, 1998, 103: 159–170.
- [9] 郭建平, 王春乙, 温 民, 等. 大气中 O₃ 浓度变化对水稻影响的试验研究[J]. 作物学报, 2001, 27(6): 822–826.
- GUO Jian-ping, WANG Chun-yi, WEN Min, et al. The experimental study on the impact of atmospheric O₃ variation on rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(6): 822–826.
- [10] 金明红, 冯宗炜, 张福祿. 臭氧对水稻叶片膜脂过氧化和抗氧化系统的影响[J]. 环境科学, 2000, 21(3): 1–5.
- JIN Ming-hong, FENG Zong-wei, ZHANG Fu-zhu. Effects of ozone on membrane lipid peroxidation and antioxidant system of rice leaves[J]. *Environmental Science*, 2000, 21(3): 1–5.
- [11] Farage P K, Long S P, Lechner E G, et al. The sequence of change within the photosynthetic apparatus of wheat following short-term exposure to ozone[J]. *Plant Physiology*, 1991, 95: 529–535.
- [12] Pell E J, Schlagnhauser C D, Artega R N. Ozone-induced oxidative stress: mechanisms of action and reaction[J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, 100: 264–273.
- [13] Sandemann J H. Ozone and plant health[J]. *Annu Rev Phytopathol*, 1996, 34: 347–366.
- [14] Lee E H, Upadhyaya A, Agrawal M, et al. Mechanisms of ethylenediurea (EDU) induced ozone protection: reexamination of free radical scavenger systems in snap bean exposed to O₃[J]. *Environ Exp Bot*, 1997, 38(2): 199–209.
- [15] Manning W J, Flagler R B, Frenkel M A. Assessing plant response to ambient ozone: growth of ozone-sensitive loblolly pine seedlings treated with ethylenediurea or sodium erythorbate[J]. *Environ Pollut*, 2003, 126: 73–81.
- [16] Zheng Y B, Lyons T, John H, et al. Ascorbic in the leaf apoplast is a factor-mediating ozone resistance in *Plantago major*[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2000, 38(5): 403–411.
- [17] Smirnoff N. The function and metabolism of ascorbic acid in plants[J]. *Ann Bot*, 1996, 78: 661–669.
- [18] Karpinski S, Escobar C, Karpinski B, et al. Photosynthetic electron transport regulates the splice ascorbate peroxidase genes in *Arabidopsis* during excess light stress[J]. *Plant Cell*, 1997, 9: 627–640.
- [19] Pingocchi C, Foyer C H. Apoplastic ascorbate metabolism and its role in the regulation of cell signaling curr opin[J]. *Plant Biol*, 2003, 132: 1631–1641.
- [20] 王春乙, 郭建平, 郑有飞. CO₂、臭氧、紫外线与作物生产[M]. 北京: 气象科学出版社, 1997.
- WANG Chun-yi, GUO Jian-ping, ZHENG You-fei. CO₂, O₃, UV-B and crop production[M]. Beijing: Meteorological Press, 1997.
- [21] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Plant Physiol*, 1949, 24(1): 1–15.
- [22] 刘道宏. 植物叶片的衰老[J]. 植物生理通讯, 1983(2): 14–19.
- LIU Dao-hong. The senescence of plant leaves[J]. *Plant Physiology Communications*, 1983, (2): 14–19.
- [23] 白月明, 王春乙, 郭建平, 等. 油菜产量响应臭氧胁迫的试验研究[J]. 农业环境科学学报, 2003, 22(3): 279–282.
- BAI Yue-ming, WANG Chun-yi, GUO Jian-ping, et al. Response of cole yields towards ozone stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2003, 22(3): 279–282.
- [24] 金明红, 黄益宗. 臭氧污染物对农作物生长与产量的影响[J]. 生态环境, 2003, 12(4): 482–486.
- JIN Ming-hong, HUANG Yi-zong. Review of crops damaged and yield loss by ozone stress[J]. *Ecology and Environment*, 2003, 12(4): 482–486.
- [25] Jurg Fuhre. Fitzgerald booker ecological issues related to ozone[J]. *Agricultural Issues Environment International*, 2003(9): 141–154.
- [26] 苏广达主编. 作物学[M]. 广东: 高等教育出版社, 2000: 167–179.
- SU Guang-da. Crop science[M]. Guangdong: High Education Press, 2000: 167–179.
- [27] 王勋陵, 门晓棠. 臭氧对几种园艺植物花粉萌发和花粉管生长的影响[J]. 西北植物学报, 1991, 11(1): 50–56.
- WANG Xun-ling, MEN Xiao-tang. Effects of ozone on pollen germination and on growth of pollen tubes of horticultural plants[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 1991, 11(1): 50–56.
- [28] 陈 展, 王效科, 谢居清, 等. 水稻灌浆期臭氧暴露对产量形成的影响[J]. 生态毒理学报, 2007, 2(2): 208–213.
- CHEN Zhan, WANG Xiao-ke, XIE Ju-qing, et al. Effects of ozone on production of rice (*Oryza sativa* L.) during grain filling stage[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2007, 2(2): 208–213.
- [29] 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 O₃ on the leaf injury photosynthesis and yield of rice[J]. *Meteorol Ogical Monthly*, 2001, 27(6): 17–21.
- [30] Chameides W L. The chemistry of ozone deposition to wild plants leaves: role of ascorbic acid[J]. *Environ Sci Technol*, 1989, 23: 595–600.
- [31] Burkey K O. Effects of ozone on apoplast/cytoplasm partitioning of ascorbic acid in snap bean[J]. *Physiol Plant*, 1999, 107: 188–193.
- [32] Kollist H, Mortensen L, Rasmussen S K, et al. Ozone flux to plasmalemma in barley and wheat is controlled by stomata rather than by direct reaction of ozone with cell wall ascorbate[J]. *J Plant Physiol*, 2000, 156: 645–651.