

O₃ 浓度升高对植物活性氧代谢系统影响的研究进展

孙加伟, 赵天宏*, 付宇, 曹莹

(沈阳农业大学农学院, 沈阳 110161)

摘要: 为了揭示臭氧(O₃)浓度升高对植物活性氧代谢系统的影响机理,从代谢生理角度,总结了近年来国内外关于臭氧浓度升高对植物活性氧自由基代谢速率、细胞膜脂过氧化程度、抗氧化系统及生物量和产量影响的研究进展,同时,就臭氧浓度升高与二氧化碳浓度升高的复合作用对植物活性氧代谢系统的影响,及阐明二者相互作用对植物抗氧化系统影响机理的研究进行了综述。在此基础上指出在未来研究中,要在分子水平上进一步深入研究植物活性氧代谢系统对高浓度臭氧、二氧化碳复合作用的响应机理,并应加强高浓度二氧化碳对臭氧胁迫下植物抗氧化系统影响的研究,为解决如何减轻臭氧浓度升高对植物造成的氧化伤害提供基础理论依据。

关键词: 臭氧浓度; 升高; 植物; 活性氧代谢系统

中图分类号: Q945.79

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2009)02-0204-07

Research Progress in Effects of Elevated Ozone Concentration on Reactive Oxygen Species Metabolic System of Plants

SUN Jia-Wei, ZHAO Tian-Hong*, FU Yu, CAO Ying

(College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

Abstract: In order to reveal effects mechanism of elevated ozone concentration on plants reactive oxygen species metabolic system, new research advances on the effects of elevated ozone exposure on plants reactive oxygen species radicals metabolic rate, extent of cell lipid peroxidation, anti-oxidative systems, biomass and yield in the paper were summarized from the view of metabolism physiology. Meanwhile, the studies on the effects of elevated ozone and carbon dioxide concentration combined on reactive oxygen species metabolic system of plants and the research which can explain the effects mechanism of elevated ozone and carbon dioxide concentration in combination on plants anti-oxidative systems were reviewed. It put forward that research at molecule level should be emphasized in the future on the response mechanism of plants reactive oxygen species metabolic system to elevated ozone and carbon dioxide exposure combined. In addition, studies on the effects of plants anti-oxidative systems under elevated carbon dioxide concentration to ozone stress should be strengthened, which can provide foundational theory and gist for finding out the way to mitigate plants oxidative damage resulted from elevated ozone concentration.

Key words: Ozone concentration; Elevation; Plants; Reactive oxygen species metabolic system

臭氧(Ozone, O₃)是最主要的光化学污染物^[1],对陆地植物具有很强的毒害作用。近年来,由于在工业上大量使用化石燃料,在农业上大量使用含氮(N)化肥以及汽车数量的急剧增加,大气中氮氧化物(NO_x)和氧有机挥发物(VOC_s)的含量剧增,导致近地层大气 O₃ 浓度日益升高^[2]。长期记录表明,北半球对流层 O₃ 浓度每年上升 1%~2%,污染大气中 O₃ 瞬时浓度可达 100~200 nL·L⁻¹,远远超过正常大气中的 40 nL·L⁻¹ 左右的浓度^[3],预计到

2100 年,全球有森林覆盖的地表中约有 50% 其对流层 O₃ 浓度将超过 60 nL·L⁻¹^[4]。最新研究表明,由于 O₃ 浓度升高,已使陆地森林和农作物受到伤害。例如:在美国已造成了森林树种叶片的可见伤害^[5],在中国也在一定程度上降低了作物的产量^[6]。

活性氧(reactive oxygen species, ROS)泛指那些含有氧原子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,其产生与清除的机制便失去平衡,致使植物

收稿日期: 2008-04-23, 修回日期: 2008-12-16。

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

作者简介: 孙加伟(1982-),男,满族,硕士研究生,研究方向为植物生理生态及全球变化。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zth1999@163.com)。

体受到伤害,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 O₃ 浓度升高对植物影响的研究多集中于光合作用^[7]、形态结构等方面^[8],关于活性氧代谢机制的研究较少。本文从活性氧代谢生理角度,对近年来国内外关于 O₃ 浓度升高对植物活性氧代谢机制影响的研究进行综合分析和归纳总结,以了解植物活性氧代谢机制对 O₃ 胁迫的响应机理,为了解植物活性氧代谢机制对全球变化的响应机理及进一步深入研究如何减少 O₃ 胁迫对植物带来的氧化伤害提供理论依据和思路。

1 臭氧浓度升高对植物活性氧自由基代谢的影响

1.1 臭氧浓度升高对植物体内 O₂⁻产生速率的影响

超氧阴离子(superoxide anion, O₂⁻)是形成其它活性氧的主要分子,对植物具有很强的毒害作用,它伤害植物的机理之一在于启动膜脂过氧化或膜脂脱脂化作用,从而破坏膜的结构^[9]。研究表明^[10],高浓度 O₃ 处理 10 d 后,银杏(*Ginkgo biloba* L.)叶片 O₂⁻ 产生速率有所提高,与对照相比,增加 30.7%。但随着胁迫时间的延长,其产生速率逐渐降低,并在处理至 40 d 时降至最低点,但始终高于对照。处理至 60 d 时,其产生速率又开始迅速上升。赵天宏等^[11]在研究大豆(*Glycine max*)时发现, O₃ 浓度升高,大豆叶片 O₂⁻ 产生速率增加,并且随着处理时间的延长其单位时间内速率的增加幅度逐渐变大。以拟南芥为试验材料的研究表明^[12],拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)对 O₃ 浓度升高最直接的生理反应便是其体内 O₂⁻ 的过度积累。利用 NBT 光氧化还原法对其叶片进行测定时发现,400 nL·L⁻¹ O₃ 处理 5 h 后, O₂⁻ 过度积累的拟南芥叶片面积达到总面积的 40%~55%,其中中年叶片的受害面积几乎达到 100%,表明伴随着拟南芥的生长,其抵御 O₃ 胁迫伤害的能力逐渐降低。

植物体内 O₂⁻的产生具有多种途径,其中最主要的有线粒体酶促反应和叶绿体 PSI 过程。因此, O₃ 处理的植物叶片 O₂⁻ 的产生速率高于正常水平说明 O₃ 浓度升高不仅使植物体膜发生膜脂过氧化作用,并且导致了叶绿体、线粒体电子传递的泄漏,致使 O₂⁻ 大量产生^[13]。

1.2 臭氧浓度升高对植物体内 H₂O₂ 含量的影响

过氧化氢(hydrogen peroxide, H₂O₂)具有强氧

化性,是造成氧毒害的活性氧自由基之一^[14]。它可以抑制二氧化碳(carbon dioxide, CO₂)的固定并参与叶绿体的降解。此外, H₂O₂ 和 O₂⁻ 相互作用可直接引发膜脂过氧化。Oksanen 等^[15]对野生成年白杨(*Populus tomentosa* Carr.)和白桦(*Betula platyphylla* Suk.)的研究表明,与对照相比, O₃ 处理的白杨老龄叶片中 H₂O₂ 含量的增加幅度为 22%~60%,极显著高于幼龄叶片中的 15%~39%。而在白桦叶片中,老龄叶片和幼龄叶片 H₂O₂ 含量分别增加 57%和 30%,但二者差异不显著。在白杨叶片栅栏薄壁组织中, H₂O₂ 含量有所增加的细胞数量为海绵组织的 111%,显著高于海绵组织。而在白桦中,栅栏薄壁组织 H₂O₂ 含量有所增加的细胞数量同样多于海绵组织,但差异不显著。这表明,不同植物不同年龄叶片对 O₃ 浓度升高的响应程度有所不同。

O₃ 诱导植物伤害的一个主要原因就是促使活性氧的过度产生,通过目前尚未清楚的机制引发受侵袭植物细胞中活性氧的爆发,破坏生物膜的结构和功能,导致电解质外渗和膜脂过氧化。对白桦和西红柿(*Solanum lycopersicum* L.)的研究表明^[12,16], O₃ 浓度升高激起了其体内的氧化爆发,引起 H₂O₂ 过度积累,从而导致 H₂O₂ 含量迅速增加。以向日葵(*Helianthus annuus*)为试材的研究发现, H₂O₂ 含量的增加只发生在叶绿体内,并且在时间上与 O₃ 熏蒸胁迫时间保持一致,且膜上 NAD(P)H 与细胞壁上 NAD(P)H 过氧化物酶都可引起 H₂O₂ 的产生^[17]。

O₃ 浓度升高条件下,银杏叶片中 H₂O₂ 含量在整个生长季呈现出逐渐升高的趋势,与对照相比,平均增加 31.7%。而同样作为活性氧自由基的 O₂⁻ 的产生速率在整个生长季却呈现出升高—降低—再升高的趋势^[10]。究其原因,可能是由于银杏自身保护机制发挥作用,利用 SOD 将 O₂⁻ 歧化成 H₂O₂^[18]。因此,在相同浓度 O₃ 胁迫下,单位时间内的相同植物组织中 H₂O₂ 含量的平均增加幅度大于 O₂⁻ 产生速率的平均增加幅度。

2 臭氧浓度升高对植物膜脂过氧化程度的影响

2.1 臭氧浓度升高对植物体内 MDA 含量的影响

丙二醛(malondialdehyde, MDA)是膜脂过氧化作用的最终产物,对细胞膜有毒害作用,是最常用的膜脂过氧化指标。张巍巍等^[19]的研究表明,在

整个处理期间内, O_3 浓度升高条件下油松 (*Pinus tabulaeformis* Carr.) 叶片 MDA 含量明显高于对照, 并且其含量呈现出逐渐升高的趋势。其中处理至 60、70、80 d 时达差异极显著水平, 与对照相比, 分别增加 33.36%、27.87%、24.32%。而对银杏的试验研究也得到了相似的结果^[20], 高浓度 O_3 处理 10 d 时, 银杏叶片中 MDA 含量比对照增加 31.82%, 处理至 20、30、40 d 时 MDA 含量均显著高于对照, 而处理至 50 d 与 60 d 时, MDA 含量升高幅度有所降低。在 70~90 d 的处理期间内, MDA 含量增加加快, 极显著高于对照, 其中处理至 80 d 时增加幅度最大, 达到 79.53%。

张培玉等^[21]以海带 (*Thallus laminariae*) 的 2 个品系——‘海带 901’和‘荣城 1 号’为试验材料, 研究了不同浓度的 O_3 处理对海带膜脂过氧化和脱酯化伤害程度的影响。结果表明: 在‘海带 901’中, 无论是细胞匀浆中的 MDA 含量, 还是微粒体膜的 MDA 含量在 O_3 处理下均无显著变化; 而‘荣城 1 号’微粒体膜的 MDA 含量在 O_3 处理下显著提高。这说明‘海带 901’在 O_3 氧化胁迫下膜的损伤是由膜脂脱酯化单独造成的, 与膜脂过氧化无关, 而‘荣城 1 号’膜的损伤则是由膜脂过氧化和膜脂脱酯化作用共同引起的。也有研究指出^[10], O_3 浓度升高不但使银杏叶片 MDA 含量升高, 并且在整个处理期间, MDA 含量的变化趋势与 O_2^- 产生速率一致, 这也间接证明了 O_2^- 的过度积累是造成植物细胞膜脂过氧化程度加重的最直接因素。

2.2 臭氧浓度升高对植物膜透性的影响

植物细胞原生质膜的选择透性是植物最重要的功能之一, 其大小可以反映环境胁迫对植物的伤害程度。膜透性的大小可用相对电导率来衡量。在 O_3 胁迫下, 各生育时期的冬小麦 (*Triticum aestivum*) 叶片膜透性均随 O_3 浓度的升高而显著增大, 并且二者呈显著正相关^[22]。而以水稻 (*Oryza sativa* L.) 为试材的研究表明^[23], O_3 浓度升高条件下, 水稻叶片的膜透性随着生育进程的进行而逐渐增加。各生育时期的植株叶片膜相对透性均随 O_3 浓度的增加而上升, 处理开始时上升趋势比较平缓, 当浓度达 $200 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时急剧上升, 二者呈显著正相关关系, 这说明 O_3 浓度升高能使水稻叶片的膜系统受到伤害。从以上试验结果可以看出, 高浓度和低浓度 O_3 对植物的伤害机理相同, 只是在相同剂量胁迫下, 高浓度 O_3 所引起的植物细胞膜伤害的程度比低浓度 O_3 所引起的更加严重。

O_3 对膜透性的伤害机理尚不清楚。蒋高明等^[24]认为, O_3 对植物的毒害是由于其强氧化性通过氧化硫氢链和类脂肪的水解, 破坏膜结构的完整性, 增加膜透性, 降低原初代谢产物的合成, 增强了酶和基质的反应而提高次生代谢产物的数量, 从而使细胞代谢活动失调, 致使细胞受害。而 Kangasärvi 等^[25]则认为, O_3 通过气孔进入植物细胞后, 可在植物组织内解离成气态 O_2 和过氧化物, 植物组织内较高的 O_2 分子在还原成 H_2O 时产生许多自由基, 干扰植物细胞中活性氧的产生与清除之间的平衡, 造成活性氧迅速积累。

3 臭氧浓度升高对植物抗氧化系统的影响

高浓度 O_3 胁迫可诱发植物细胞内活性氧浓度的增加而导致氧化胁迫, 对植物体造成伤害, 针对这种伤害, 植物会通过增加自身抗氧化系统活性来提高抗逆性, 从而减轻氧化伤害^[26]。抗氧化系统包括抗氧化酶和具有高度还原性的非酶成分, 抗氧化酶主要包括对于清除活性氧发挥重要作用的超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶 (catalase, CAT) 和过氧化物酶 (peroxidase, POD), 以及在 ASA-GSH 循环 (又称 Halliwell-Ashada 途径) 中起主要作用的谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR) 和抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX), 非酶物质包括抗坏血酸 (ascorbic acid, ASA)、谷胱甘肽 (glutathione, GSH) 和类胡萝卜素 (carotenoid, Car) 等。研究表明^[27], 植物抗氧化系统在抵御由高浓度 O_3 引起的氧化胁迫过程中发挥着重要作用。

3.1 臭氧浓度升高对植物体内抗氧化酶活性的影响

$70 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ O_3 处理 7 d 后, 车前草 (*Plantago asiatica* L.) 叶片中不同抗氧化酶活性的变化有所不同, POD 活性在整个处理期间逐渐升高, 并始终高于对照; APX 活性先降低后变化不明显, 只在处理后期其活性低于对照; SOD 的活性随着处理的进行呈现出逐渐降低的趋势, 且始终高于对照水平^[28]。Fangmeier 等^[29]利用 OTCs 法对小麦进行研究后指出, 高浓度 O_3 处理后, 标记的小麦叶片中 POD 活性只在经历了高剂量 O_3 处理时才有所下降, 而 CAT 活性变化不明显, 但 O_3 处理提高了其单位时间内的清除效率。而对烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 的研究表明^[30], $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ O_3 处理 5 h 后, 成年和老年烟草叶片中 APX 和脱氢抗坏血酸还原酶 (dehydroascorbate reductase, DHAR) 活性显著降低。

GR 活性在处理 24 h 后才略微升高,且在成年烟草叶片中升高更为明显。

利用白杨为试材,Wustman 等的研究指出^[31],高浓度 O₃ 处理下,白杨叶片中的 APX、CAT 与 GR 活性逐步上升。以大豆为材料的研究表明^[32],SOD、CAT 活性开始均随 O₃ 浓度升高而迅速增强,到达一个峰值后又急剧或逐渐下降。这可能是由于在活性氧产生的初期,当植物体内活性氧的累积超过正常状态下而未超过 CAT、SOD 等抗氧化酶控制的范围时,细胞会要求增加对这些酶的合成。另一方面,在较强 O₃ 胁迫下,细胞中活性氧累积超过一定限度,破坏了其多种功能膜和酶系统结构,致使叶片 CAT、SOD 活性下降。而杨铁钊的研究表明^[33],烟草叶片在低温下遭遇 O₃ 伤害后,SOD 与 CAT 活性升高,POD 活性急剧下降。这可能与 POD 作用的双重性有关。一方面,POD 可在逆境或衰老初期表达,清除 H₂O₂,表现为保护效应,为细胞活性氧保护酶系统的成员之一;另一方面,POD 也可在逆境或衰老后期表达,参与活性氧的生成、叶绿素的降解,并能引发膜脂过氧化作用,表现为伤害效应,是植物体衰老到一定阶段的产物,甚至可作为衰老指标^[34]。

SOD 是目前在植物组织中发现的唯一能把 O₂⁻ 还原成 H₂O₂,同时还能将 O₂⁻ 氧化为 O₂ 的抗氧化酶^[35],O₃ 浓度升高可诱导植物体内 SOD 活性升高,但诱导的代谢机理尚不清楚。早期的试验表明^[36],细胞间硫醇类抗氧化物质含量的提高促进了 SOD 基因的表达,这对于阐明 SOD 在保护植物抵御 O₃ 伤害是十分必要的。ASA-GSH 循环的主要功能是清除 H₂O₂,而 H₂O₂ 的来源主要是 SOD 歧化 O₂⁻,因此,O₃ 胁迫诱导植物体内 APX 和 GR 活性的表达是与诱导 SOD 活性表达相联系的,因为 Halliwell-Ashada 途径正是在这些酶的共同作用下完成的。

3.2 臭氧浓度升高对植物体内抗氧化物质含量的影响

拟南芥经 300 nL·L⁻¹ O₃ 处理后^[37],其体内 ASA 和 GSH 含量呈现出先升高后降低的趋势,且二者含量最大值和最小值分别在处理 4 h 和 16 h 后出现,而活性氧自由基含量的变化趋势恰好与此相反。这可能是由于在 O₃ 处理初期,胁迫强度较低,为抵御活性氧自由基的伤害,拟南芥自身的保护机制发挥作用,通过提高 ASA 和 GSH 含量来增强其清除活性氧自由基的效率,减轻活性氧自由基的伤

害作用。随着胁迫时间的延长,胁迫强度不断加重,使其自身抗氧化物质结构遭到破坏,抗氧化物质含量降低,造成活性氧自由基的快速积累。

Burkey 等^[38]发现,在 O₃ 浓度升高条件下,耐受品种食荚菜豆(*Phaseolus vulgaris* L. var. *chinensis*) 叶片中总 ASA 含量高于敏感品种,且耐受品种能在一定程度上维持相对较高的 ASA 水平。由此说明,ASA 可以帮助豆科植物提高对高浓度 O₃ 胁迫的耐受力^[39],且同种植物的不同品种对相同条件下的 O₃ 胁迫有着不同的生理反应程度。

作为真核生物重要的抗氧化剂,ASA 一直以来被看作是能够保护植物抵御 O₃ 胁迫伤害的第一道防线。Conklin 等报道^[40],高浓度 O₃ 处理后,拟南芥变种 vtcl 中 ASA 合成能力明显下降的同时还伴随着 APX 活性的显著降低,这说明高 ASA 合成能力明显与高 APX 活性相关联,并且 O₃ 胁迫诱导植物抗氧化酶活性和非酶成分含量的变化是同时进行的。由于 ASA 可直接参与细胞壁的伸长和木质化过程,因而植物体内 ASA 在 O₃ 胁迫下维持较高水平和高还原性有助于缓解膜脂过氧化伤害,不仅如此,ASA 还可以与 O₃ 直接发生化学分解反应:O₃ + ASA + H⁺ → DHA + H₂O + O₂,从而保证了植物细胞内较低的 O₃ 浓度^[41]。

此外,一些研究还表明,O₃ 浓度升高不但降低了白杨叶片中 Car 的含量^[31],而且使欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)和挪威云杉(*Picea abies*)叶片中的脯氨酸(Proline, Pro)浓度降低^[42]。由于类胡萝卜素和脯氨酸是植物体内重要的抗氧化物质,因此,高浓度 O₃ 在一定程度上降低了木本植物抵御抗氧化损伤的能力。

4 臭氧浓度升高对植物生物量和产量的影响

O₃ 浓度升高破坏了植物体内活性氧代谢的平衡,造成了植物的氧化伤害,最直接的外在表现便是生物量和产量的下降。研究表明^[43],高浓度 O₃ 使小麦旗叶衰老提前,灌浆期缩短,千粒重和籽粒产量下降,收获指数明显减少;在两个生长季连续用 O₃ 对小麦进行处理后,其产量分别降低 15% 与 11%^[44]。对蔬菜来讲,当 O₃ 浓度达 200 nL·L⁻¹ 时,青菜(*Brassica chinensis* L.)和菠菜(*Spinacia oleracea* L.)地上部生物量的降低幅度分别高于对照的 2/3 和 8/9,地下部生物量分别下降 69.3% 和 79.8%^[45]。也有研究表明^[46,47],O₃ 浓度升高使泥

炭藓 (*Sphagnum cymbifolium*) 生物量下降 20% ~ 50%, 马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 地上部分干重降低 8.4%。

Morgan 等^[48]对大豆进行研究时发现, 高浓度 O_3 处理后, 大豆的籽粒产量下降 20%, 地上部总净初级生产力下降 17%。进一步研究表明, O_3 处理后, 灌浆后期大豆功能叶片的减少及光合作用的下降是导致产量和生产损失的原因。

当 O_3 浓度从 $25 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 分别上升到 $30 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $50 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 敏感型食荚菜豆 (S156) 单株干重分别降低了 40% 和 60%; 中度敏感型食荚菜豆 (Oregon-91) 单株干重降低至处理前的 80% ~ 70%; 而耐受性食荚菜豆 (R123) 的降低幅度小于 10%^[49]。这表明, 植物品种的不同基因型在决定 O_3 浓度升高对植物生物量和产量影响方面发挥着重要作用。

O_3 浓度升高造成植物减产的原因可能有如下两方面: ① O_3 进入植物叶片后, 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^[50], 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^[51], 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。

5 臭氧浓度升高与其它环境因子复合作用对植物活性氧代谢系统的影响

5.1 高浓度 CO_2

CO_2 与 O_3 同为温室气体重要成分, 其浓度在目前的大气环境中均呈逐渐上升趋势。目前, 关于二者浓度升高的复合作用对植物活性氧代谢系统影响的研究较为少见。对白杨的研究表明, 高浓度 CO_2 与高浓度 O_3 复合处理并没有明显影响其生长^[52]。赵天宏等对玉米 (*Zea mays* L.) 的研究表明^[53], O_3 浓度升高与 CO_2 浓度升高复合作用下, 玉米叶片 SOD、CAT 和 POD 活性均高于 O_3 单一处理, 这表明高浓度 CO_2 在一定程度上缓解了 O_3 胁迫对植物抗氧化酶活性的抑制作用。利用 FACE (free-air CO_2 enrichment) 对杨树 (*Populus*) 进行研究后发现^[54], 高浓度 CO_2 提高了其细胞组织中抗氧化剂的活性, 增强了杨树抵御 O_3 胁迫伤害的能力, 但同时也造成了上表皮蜡质降解所带来的负面影响, 这说明高浓度 O_3 与高浓度 CO_2 之间的复合作用是非常复杂的, 绝不是二者单独作用效果的简单叠加。

目前, 关于 O_3 和 CO_2 浓度升高复合作用对植物活性氧代谢系统影响的机理尚不清楚, 不同学者也从不同角度进行了相关研究。Joao 等^[55]在研究春小麦时发现, CO_2 浓度升高在很大程度上消除了叶片内部的 O_3 污染强度 (如 CO_2 浓度升高可使植物叶片气孔导度降低, 进而减少对 O_3 的摄入量等), 保护了植物细胞抗氧化系统免受 O_3 损伤; Gaucher 等^[56]的研究表明, 高浓度 CO_2 能通过增加净同化作用提供额外的 C 和能量, 这有可能为已遭到 O_3 破坏的抗氧化酶系统结构的恢复提供动力条件, 同时高浓度 CO_2 也可提供某些解毒物质来修复被 O_3 胁迫所破坏的植物自身生理过程 (如抗氧化酶合成等), 从而加强了植物细胞抵御 O_3 胁迫伤害的抗性; CO_2 浓度升高也可改变细胞壁的化学成分 (尤其是半纤维素), 从而提高了植物细胞膜对 O_3 胁迫的忍耐性^[57]; 而 Karnosky 等^[58]的研究表明, 高浓度 CO_2 加剧了 O_3 胁迫的负面影响, 其原因可能是 O_3 胁迫后, 植物光呼吸下降, CO_2 浓度的升高导致光合作用 CO_2 可利用率提高, 然后非光化学能能量的损耗减少将降低植物对细胞解毒活性氧的需要, 因此, 较低的抗氧化剂水平导致植物对 O_3 胁迫忍耐性降低。

5.2 UV-B 辐射增加

截至目前, 国内外关于 O_3 浓度升高与 UV-B 辐射增加复合作用对植物活性氧系统的研究较为罕见。已有的研究表明^[59], 经 O_3 浓度升高与 UV-B 辐射增加复合处理后, 小麦 CAT 活性和 POD 活性分别低于和高于二者的单一处理, 而 ASA 含量则介于二者之间。

6 研究展望

O_3 是重要的温室气体, 其浓度升高对植物抗氧化系统的影响是植物响应全球变化的重要研究内容。 O_3 是光化学污染物, 大气中的 O_3 是由氮氧化物通过光氧化形成的, 其浓度的变化直接受天气因素的影响, 这也导致了夜间大气 O_3 浓度的显著降低。因此, 在未来的研究中应加强 O_3 控制系统的精密性, 稳定 O_3 浓度, 从而加强实验研究的准确性。已有的大多数研究表明, O_3 浓度升高能够促使植物体内活性氧水平上升, 同时刺激抗氧化系统的活性来增强自身抗性, 但抗氧化酶系统的活性只在处理时间较短和低强度 O_3 胁迫时才有所增加, 因此, 这种由刺激所产生的抗性能否抵御较长处理时间和更高 O_3 浓度 (大于 $110 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$) 的胁迫伤害, 还有待

于做进一步研究。

在全球变化日益严重的背景下,O₃ 浓度升高必然同时伴随着 CO₂ 浓度的增加,虽然国内外学者通过试验研究从不同角度对 O₃ 浓度升高与 CO₂ 浓度升高复合作用对植物活性氧代谢系统影响的机理进行了阐释,但大多数研究还只是基于生理水平上,对于影响机理的解释还不够深入,并且已有的研究结果还存在很大的分歧。因此,在未来的研究中,有必要在分子水平上做进一步的研究,就植物活性氧代谢系统对 O₃、CO₂ 复合作用的响应机理做出合理、准确的阐释。此外,还应加强高浓度 CO₂ 对 O₃ 胁迫所产生的植物抗氧化系统损害的改善研究,为解决如何降低全球变化,尤其是 O₃ 浓度升高对植物造成的伤害提供理论依据和思路。

参考文献:

- [1] Ashmore M R, Bell J N B. The role of ozone in global change[J]. *Ann Bot*, 1991, 67: 37–48.
- [2] 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]. *Atmos Environ*, 2004, 38: 4383–4402.
- [3] Fishman J. The global consequence of increasing troposphere O₃ concentration[J]. *Chemosphere*, 1991, 22: 685–695.
- [4] Felzer B, Kicklighter D, Mellilo J, Wang C, Zhuang Q, Prinn R. Effects of ozone on net primary production and carbon sequestration in the conterminous United States using a biogeochemistry model[J]. *Tellus*, 2004, 56B: 230–248.
- [5] Karnosky D F, Skelly J M, Percy E K, Chappelka A H. Perspectives regarding 50 years research on effects of tropospheric ozone air pollution on US forests[J]. *Environ Pollut*, 2007, 147: 489–506.
- [6] Wang X K, Manning W, Feng Z W, Zhu Y G. Ground-level ozone in China: Distribution and effects on crop yields[J]. *Environ Pollut*, 2007, 147: 394–400.
- [7] Rikka R, Toini H. Ozone effects on the ultrastructure of Peatland plants: *Sphagnum mosses*, *Vaccinium oxycoccus*, *Andromeda polifolia* and *Eriophorum vaginatum*[J]. *Ann Bot*, 2004, 94(4): 37–48.
- [8] Elina O, Johanna R, Seija K, Toini H, Elina V. Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modified by increasing CO₂ and ozone[J]. *Global Change Biol*, 2005, 11(5): 732–748.
- [9] Salin M L. Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast[J]. *Physiol Plant*, 1988, 72: 681–689.
- [10] He X Y, Ruan Y N, Chen W, Lu T. Responses of the anti-oxidative system in leaves of *Ginkgo biloba* to elevated ozone concentration in an urban area[J]. *Bot Stud*, 2006, 47: 409–416.
- [11] Zhao T H, Shi Y, Huang G H, Wang Y, Sun B. Respective and interactive effects of doubled CO₂ and O₃ concentration on membrane lipid peroxidation and antioxidative ability of soybean[J]. *Sci China Ser C*, 2005, 48(1): 136–141.
- [12] Wohlgemuth 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[J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(6): 717–726.
- [13] 刘延吉, 田晓艳, 阮燕桦. 大豆对 CO₂、O₃ 污染的逆境反应[J]. *大豆科学*, 2007, 26(3): 347–350.
- [14] Asada K, Kiso K, Yoshikawa K. Univalent reduction of molecular oxygen by spinach chloroplasts on illumination[J]. *J Biol Chem*, 1974, 249: 2175–2184.
- [15] Oksanen E, Häikiö E, Sober J, Karnosky D F. Ozone-induced H₂O₂ accumulation in field-grown aspen and birch is linked to foliar ultrastructure and peroxisomal activity[J]. *New Phytol*, 2004, 161(3): 791–799.
- [16] Pellinen R, Palva T, Kangasjärvi J. Subcellular localization of ozone-induced hydrogen peroxide production in birch (*Betula pendula*) leaf cells[J]. *Plant J*, 1999, 20: 349–356.
- [17] Ranieri A, Castagna A, Pacini J, Baldan B, Mensuali Sodia, Soldatini G F. Early production and scavenging of hydrogen peroxide in the apoplast of sunflower plants exposed to ozone[J]. *J Exp Bot*, 2003, 54(392): 2529–2534.
- [18] 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.
- [19] 张巍巍, 赵天宏, 王美玉, 张鑫, 何兴元, 付士磊. O₃ 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.
- [20] 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[J]. *生态学杂志*, 2007, 5: 645–649.
- [21] 张培玉, 唐学玺, 王悠. 臭氧处理对海带膜脂过氧化和脱酯化伤害研究[J]. *环境科学学报*, 2003, 23(6): 792–796.
- [22] 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[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(11): 2240–2244.
- [23] 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[J]. *环境科学*, 2000, 21(3): 1–5.
- [24] 蒋高明. 植物生理生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 12.
- [25] Kangasjärvi J, Talvinen J, Ultriainen M, Karjalainen R. Plant defense systems induced by ozone[J]. *Plant Cell Environ*, 1994, 17: 783–794.
- [26] Nora H, Maria A, Christian H, Markus L, Herbert W, Rainer M, Heinz R, Kristine H. Seasonal differences and within-canopy variations of antioxidants in mature spruce (*Picea abies*) trees under elevated ozone in a free-air exposure system[J]. *Environ Pollut*, 2008, 154: 241–253.
- [27] Keutgen A J, Elke P. Apoplastic antioxidative system responses to ozone stress in strawberry leaves[J]. *J Plant Physiol*, 2008, 165: 868–875.
- [28] Tom L, Ollerenshaw J H, Barnes J D. Impacts of ozone on *Plantago major*: apoplastic and symplastic antioxidant status[J]. *New Phytol*, 1999, 141(2): 253–263.
- [29] Fangmeier A, Brunschön S, Jäger H J. Time course of oxidant stress biomarkers in flag leaves of wheat exposed to ozone and drought stress[J]. *New Phytol*, 1994, 126(1): 63–69.
- [30] Pasqualini S, Batini P, Ederli L, Porceddu A, Piccioni C, De Marchis F, Antonioli M. Effects of short-term ozone fumigation on

- tobacco plants: response of the scavenging system and expression of the glutathione reductase [J]. *Plant Cell Environ*, 2001, 24 (2): 245–252.
- [31] Wustman B A, Oksanen E, Karnosky D F, Noormets A, Isebrands J G, Pregitzer K S, Hendrey G R, Sober J, Podila G. Effects of elevated CO₂ and O₃ on aspen clones varying in O₃ sensitivity: can CO₂ ameliorate the harmful effects of O₃? [J]. *Environ Pollut*, 2001, 115: 473–481.
- [32] 王春乙, 白月明, 温民, 黄辉. 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.
- [33] 杨铁钊, 殷全玉, 丁永乐, 张玉梅. 烟草气孔特性、抗氧化酶活性与臭氧伤害的关系[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(5): 672–679.
- [34] Zhang J X, Kirkham M B. Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species[J]. *Plant Cell Physiol*, 1994, 35(5): 785–791.
- [35] Asada K. The water-water cycle as alternative photon and electron sinks[J]. *Phi T Roy B*, 2000, 355(1402): 1419–1431.
- [36] Bowler C, Montagu M V, Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1992, 43: 83–116.
- [37] Mahalingam R, Jambunathan N, Gunjan S K, Faustin E, Weng H, Ayoubi P. Analysis of oxidative signalling induced by ozone in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Environ*, 2006, 29 (7): 1357–1371.
- [38] Burkey K O, Eason G, Fiscus E L. Factors that affect leaf extra cellular ascorbic acid content and redox status[J]. *Physiol Plant*, 2003, 117: 51–57.
- [39] Michael J R, Steven J B. Ascorbate-dehydroascorbate level and redox status in leaflets of field-grown soybeans exposed to elevated ozone[J]. *Int J Plant Sci*, 2001, 162(1): 119–126.
- [40] Conklin P L, Barth C. Ascorbic acid, a familiar small molecule intertwined in the response of plants to ozone, pathogens, and the onset of senescence [J]. *Plant Cell Environ*, 2004, 27: 959–970.
- [41] Van Hove L W A, Bossen M E, San Gabino B G, Sgreva C. The ability of apoplastic ascorbate to protect poplar leaves against ambient ozone concentrations: a quantitative approach[J]. *Environ Pollut*, 2001, 114: 371–382.
- [42] 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 (pro) [J]. *Global Change Biol*, 1997, 3 (2): 139–147.
- [43] Gelang J, Pleijel H, Sild E, Danielsson H, Younis S, Selldén G. Rate and duration of grain filling in relation to flag leaf senescence and grain yield in spring wheat (*Triticum aestivum*) exposed to different concentration of ozone [J]. *Physiol Plant*, 2000, 110 (3): 366–375.
- [44] Rudorff B F T, Mulchi C L, Lee E H, Rowland R, Pausch R. Effects of enhanced O₃ and CO₂ enrichment on plant characteristics in wheat and corn[J]. *Environ Pollut*, 1996, 94 (1): 53–60.
- [45] 郭建平, 王春乙, 温民, 白月明. 大气中臭氧浓度变化对蔬菜的影响研究[J]. *中国生态农业学报*, 2003, 11 (2): 18–20.
- [46] Estes B L, Enebak S A, Chappelka A H. Loblolly pine seedling growth after inoculation with plant growth-promoting rhizobacteria and ozone exposure[J]. *Can J Forest Res*, 2004, 34(7): 1410–1417.
- [47] Lawson T, Craigon J, Black C R, Colls J J, Tulloch A M, Landon G. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the growth and yield of potatoes (*Solanum tuberosum*) grown in open-top chambers[J]. *Environ Pollut*, 2001, 111: 479–491.
- [48] Morgan P B, Mies T A, Bollero G A, Nelson R L, Long S P. Season-long elevation of ozone concentration to projected 2050 levels under fully open-air conditions substantially decreases the growth and production of soybean [J]. *New Phytol*, 2006, 170: 333–343.
- [49] Kent O B, Joseph E M, Edwin L F. Assessment of ambient ozone effects on vegetation using snap bean as a bioindicator species [J]. *J Environ Qual*, 2005, 34(3): 1081–1086.
- [50] Annttonen S, Herranen J, Peura P, Kärenlampi L. Fatty acids and ultrastructure of ozone-exposed Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) needles[J]. *Environ Pollut*, 1995, 87: 235–242.
- [51] 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 [J]. *Physiol Plant*, 2002, 116(3): 308–316.
- [52] Kubiske M E, Quinn V S, Hellman W E, McDonald E P, Marquardt P E, Teclaw R M, Friend A L, Karnosky D F. Interannual climatic variation mediates elevated CO₂ and O₃ effects on forest growth[J]. *Global Change Biol*, 2006, 12 (6): 1054–1068.
- [53] 赵天宏, 孙加伟, 赵艺欣, 付宇, 王岩, 史奕. CO₂ 和 O₃ 浓度升高及其复合作用对玉米 (*Zea mays* L.) 活性氧代谢及抗氧化酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2008, 28 (8): 3644–3653.
- [54] Noormets A, Podila G K, Karnosky D F. Rapid response of antioxidant enzymes to O₃-induced oxidative stress in *Populus tremuloides* clones varying in O₃ tolerance [J]. *Forest Genet*, 2000, 7(4): 339–342.
- [55] Cardoso-Vilhena J, Balaguer L, Eamus D, Ollerenshaw J, Barnes J. Mechanisms underlying the amelioration of O₃-induced damage by elevated atmospheric concentrations of CO₂ [J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(397): 771–781.
- [56] Gaucher C, Costanzo N, Afif D, Mauffette Y, Chevrier N, Dizen-gremel P. The impact of elevated ozone and carbon dioxide on young *Acer saccharum* seedlings [J]. *Physiol Plant*, 2003, 117 (3): 392–402.
- [57] Oksanen E, Riikonen J, Kaakinen S, Holopainen T, Vapaavuori E. Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modified by increasing CO₂ and ozone[J]. *Global Change Biol*, 2005, 11(5): 732–748.
- [58] Karnosky D F, Mankovska, Percy K, Dickson R E, Podila G K, Sober J, Noormets A, Hendrey G, Coleman M D, Kubiske M, Pregitzer K S, Isebrands J G. Effects of tropospheric O₃ and interaction with CO₂: Comparison of open-top chamber, field and FACE results with trembling aspen genotypes differing in O₃ sensitivity[J]. *Air Water Soil Pollut*, 1999, 116: 311–322.
- [59] Ambasht N K, Agrawal M. Effects of enhanced UV-B radiation and tropospheric ozone on physiological and biochemical characteristics of field grown wheat[J]. *Biol Plant*, 2003, 47(4): 625–628.