

# 外源抗坏血酸对臭氧胁迫下水稻光合 及生长参数的影响\*

谢居清<sup>1</sup> 李国学<sup>1</sup> 王效科<sup>2</sup> 郑启伟<sup>2</sup> 冯兆忠<sup>2</sup>

(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 城市与区域生态国家重点实验室 北京 100085)

**摘要** 为研究臭氧浓度变化对水稻生长的影响及外源抗坏血酸的防护作用,在田间原位条件下,利用开顶式气室(OTCs)研究了外源抗坏血酸对O<sub>3</sub>胁迫下水稻光合及生长参数的影响。结果表明:在O<sub>3</sub>胁迫下,叶片的光合色素含量、气体交换参数、净同化率、相对生长速率及粒/叶面积(cm<sup>2</sup>)均显著下降;喷施外源抗坏血酸后,叶绿素a含量、叶绿素a/叶绿素b以及水稻叶片的光合速率、蒸腾速率显著升高,而叶绿素b含量和气孔导度变化不显著;外源抗坏血酸对O<sub>3</sub>胁迫下水稻的净同化率、相对生长速率及粒/叶面积(cm<sup>2</sup>)影响比较显著,特别是粒/叶面积(cm<sup>2</sup>)的提高有利于水稻源、库协调发展,为提高水稻产量和改进品质奠定了物质基础。

**关键词** 水稻 外源抗坏血酸 臭氧 光合特性 生长参数

中图分类号: X173, X515 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2009)06-1176-06

## Effect of exogenous ascorbic acid on photosynthesis and growth of rice under O<sub>3</sub> stress

XIE Ju-Qing<sup>1</sup>, LI Guo-Xue<sup>1</sup>, WANG Xiao-Ke<sup>2</sup>, ZHENG Qi-Wei<sup>2</sup>, FENG Zhao-Zhong<sup>2</sup>

(1. College of Resources 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** To clarify the effect of changing troposphere ozone (O<sub>3</sub>) concentration on rice growth and inhibiting effect of exogenous ascorbic, the effect of exogenous ascorbic acid (ExAsA) on rice photosynthesis and growth under O<sub>3</sub> stress was investigated using open-top chamber (OTC) in rice field. Analysis shows that photosynthetic pigment contents, gas exchange parameters, net assimilation rate (NAR), relative growth rate (RGR), and grain/leaf area ratio of rice notably decrease under O<sub>3</sub> stress. Chlorophyll a (chl a) level, chl a/chl b ratio, photosynthetic rate (Pn), and transpiration rate (Tr) significantly increase, whereas chl b and stomatal conductance (Gs) have no obvious change after ExAsA application. The effect of ExAsA on NAR, RGA, and grain/leaf area ratio is notable under O<sub>3</sub> stress, and is especially remarkable for grain/leaf area ratio. This demonstrates beneficial effect on coordinated development of source and sink, which forms the basis for improving rice yield and quality.

**Key words** Rice, Exogenous ascorbic acid, Ozone, Photosynthetic characteristics, Growth parameter

(Received Nov. 18, 2008; accepted March 19, 2009)

臭氧(O<sub>3</sub>)对陆地植被有很强的毒副作用<sup>[1]</sup>,能导致农作物光合速率和气孔导度降低、呼吸作用加强、品质变差<sup>[2-5]</sup>,老化加速、产量降低和胁迫敏感性增加等变化<sup>[6]</sup>。近几十年来,近地层大气臭氧浓度以每年0.5%~2.5%的速度增长,O<sub>3</sub>污染事件频发,持续时间增长,影响范围和破坏程度不断增大<sup>[7]</sup>,引

起了各国学者的高度关注。我国长江三角洲地区,由于经济的快速发展,人为排放的氮氧化物(NO<sub>x</sub>)和有机挥发物(VOCs)逐年上升,这些排放物经一系列光化学反应,提高了对流层的臭氧浓度<sup>[8]</sup>。经研究发现该区对流层O<sub>3</sub>平均浓度为74.6 nL·L<sup>-1</sup>,最高达196.0 nL·L<sup>-1</sup>,峰值主要出现在5月份和9月份<sup>[9]</sup>,

\* 国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2002CB410803)资助

谢居清(1968-),男,博士研究生,讲师,主要从事污染生态学和固体废物资源化研究。E-mail: xiejq@126.com

收稿日期: 2008-11-18 接受日期: 2009-03-19

造成该区小麦产量损失约 66.9 万 t, 水稻损失约 59.9 万 t, 直接经济损失达 15 亿元人民币<sup>[10]</sup>, 成为该地区突出的生态环境问题。

针对 O<sub>3</sub> 浓度增加和 O<sub>3</sub> 对植被的伤害, 许多学者进行了大量 O<sub>3</sub> 植物伤害的防治研究, 并发现一些对 O<sub>3</sub> 植物毒性具有抑制作用的物质<sup>[11-13]</sup>, 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<sup>[14]</sup>, 增强植物体抗逆能力, 还对植物生长具有促进作用<sup>[15]</sup>。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)<sup>[16-18]</sup>, 直接参与体内活性氧(Activity oxygen species, AOS)的清除, 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), 则能抑制脂质过氧化(Lipid peroxidation, LP), 使受胁迫的植物组织丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量下降<sup>[19, 20]</sup>, 从而提高植物的抗氧化能力。本文以田间水稻为材料, 研究外源抗坏血酸对臭氧胁迫下水稻光合及生长参数的影响, 为科学评价近地层 O<sub>3</sub> 浓度变化对农作物的影响及防护提供理论依据。

## 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(31°53'N, 121°18'E)院内。OTC-1 型开顶式气室用钢筋和聚乙烯塑料膜构建, 主要包括过滤系统、通风及布气系统、框架等<sup>[21]</sup>。气室的结构能保证水稻生长期其内外温度差不超过 1.87℃, 布气系统能保证气室内的臭氧浓度比较均匀一致, 满足试验的要求。O<sub>3</sub> 由浙江省余姚市圣莱特电器有限公司生产的 O<sub>3</sub> 发生器产生, OTC 气室内 O<sub>3</sub> 浓度用美国 MONITOR 公司生产的 ML9810B O<sub>3</sub> 分析仪进行即时监测。

试验共设 12 个小区, 每个小区建造 1 个开顶式气室, 共计 12 个气室。小区面积 4 m<sup>2</sup>(2 m×2 m), 每个小区又用 PVC 板均匀分成两个部分, 一侧喷施 ExAsA 作为处理, 另一侧不喷施 ExAsA 作为对照。小区间隔 3 m, 小区间有防侧渗处理。

O<sub>3</sub> 浓度设 4 个水平: 过滤(Charcoal-filter, CF, 背景空气经活性炭吸附后由鼓风机送入气室, O<sub>3</sub> 浓度 5~15 nL·L<sup>-1</sup>)、空气(No-filter, NF, 背景空气由鼓风机直接送入气室, O<sub>3</sub> 浓度 20~50 nL·L<sup>-1</sup>)、O<sub>3</sub> (活性炭吸附后的空气+臭氧发生器产生的 O<sub>3</sub> 由鼓风机送入气室, 8 h 平均 O<sub>3</sub> 浓度 95~105 nL·L<sup>-1</sup>)、O<sub>3</sub> (活性炭吸附后的空气+臭氧发生器产生的 O<sub>3</sub> 由鼓风机送入气室, 8 h 平均 O<sub>3</sub> 浓度 190~210 nL·L<sup>-1</sup>)。O<sub>3</sub> 每天熏气时间是 9:00~17:00, 每处理 3 次重复。水稻

在移栽后有一个返青缓苗期, 同时整个系统也有一个磨合适应的过程, 故 O<sub>3</sub> 在水稻移栽后的 7 月 18 日正式熏气, 10 月 10 日停止熏气, 阴雨天不熏气, 共计熏气 65 d。外源抗坏血酸浓度为 0.1%(m/v), 7 d 喷施 1 次, 共喷施 10 次, 每次喷施 250 mL·m<sup>-2</sup>, 喷施时间为 17:00 以后、露水出现以前, 以便外源抗坏血酸更好地被叶片吸收。

水稻(*Oryza sativa* L.)于 2005 年 5 月 29 日播种, 品种为“嘉花 1 号”(嘉兴市农业科学院提供)。秧龄 35 d, 7 月 3 日插秧。移栽前施纯 N 60 kg·hm<sup>-2</sup>, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 和 K<sub>2</sub>O 各 60 kg·hm<sup>-2</sup>, 插秧密度为 120 万株·hm<sup>-2</sup>, 生长期于分蘖期和孕穗期各追施纯 N 69.3 kg·hm<sup>-2</sup>, 其他管理按常规进行, 以保证肥水和其他因素不是限制因子。

### 1.2 指标测定

光合指标测定: 在水稻灌浆期, 天气晴朗情况下, 于上午 9:00~12:00, 利用英国 PP-Systems 公司生产的 CIRAS-1 型便携式光合作用测定系统测定水稻旗叶的气孔导度、蒸腾速率和净光合速率, 每处理测 10 片叶, 重复 3 次, 测定时间间隔 1 h。在测定时, 气室夹住叶片中部位置, 此时大气温度为 (29.1±1.0)°C, 空气相对湿度为 (74.4±2.1)%。

叶绿素和类胡萝卜素测定: 采样选取每株中部叶片, 共计 30 片, 保湿送回实验室, 拭净叶面, 去除叶片中脉剪碎, 之后取适量加 80%丙酮冷浴迅速研磨, 过滤提取叶绿素和类胡萝卜素, 采用 Arnon 法<sup>[22]</sup>测定。

干物质测定: 分别在 7 月 18 日、8 月 4 日、8 月 25 日、9 月 20 日、10 月 15 日进行, 每处理取 10 株, 把各部分分开放在烘箱内于 105℃杀青 10 min, 然后用 80℃烘 48 h 至恒重。

叶面积测定: 用尺子量取叶片的长和宽, 长宽乘积计算的面积再乘以矫正系数为叶面积。

### 1.3 计算公式及数据分析

相对生长速率(Relative Growth Rate, RGR)计算公式为:

$$RGR = \frac{\ln PH_2 - \ln PH_1}{T_2 - T_1} \quad (1)$$

式中,  $T_1$ 、 $T_2$  为相邻两次的取样时间,  $PH_2$ 、 $PH_1$  为  $T_2$ 、 $T_1$  时所取样品的株高。

净同化率(Net Assimilation Rate, NAR)是单位时间单位叶面积上水稻的干物质净积累, 计算公式为:

$$NAR = \frac{2(DW_2 - DW_1)}{(T_2 - T_1) \times (LA_2 - LA_1)} \quad (2)$$

式中,  $LA_1$  和  $DW_1$  是  $T_1$  时的植株叶面积和干物质重,

$LA_2$  和  $DW_2$  是  $T_2$  时的植株叶面积和干物质重,  $T_1$ 、 $T_2$  是相邻两次取样时间。

粒数/叶面积比=单株粒数/单株最大叶面积<sup>[23]</sup> (3)

粒重/叶面积比=单株粒重/单株最大叶面积 (4)

运用 SPSS10.0(SPSS Inc., Chicago, USA) 软件进行数据统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 臭氧浓度变化对水稻叶片光合色素含量的影响及外源抗坏血酸的防护作用

光合色素是植物进行光合作用的物质基础, 其含量的变化对光合作用影响较大。由表 1 可知, 叶绿素 a 对  $O_3$  熏气十分敏感, 与 CF 相比, NF、O I、O II 处理后其叶片叶绿素 a(Chl a) 含量分别降低 12.5%、47.5% 和 54.7%; 喷施外源抗坏血酸(ExAsA) 则能显著( $P < 0.05$ )提高水稻叶片的 Chl a 含量, 与各自的对照相比分别提高 25.2%、39.4%、44.7% 和 11.6%。叶绿素 b(Chl b) 含量也随  $O_3$  浓度的升高而显著( $P < 0.05$ )降低, 与 CF 相比, O I、O II 处理 Chl b 含量降低 48.9% 和 57.9%, 而 NF 处理则无显著差异。喷施 ExAsA 对 Chl b 含量没有影响。从二者之间的比值看, 喷施 ExAsA 能显著( $P < 0.05$ )改变 CF、NF

和 O I 处理下光合色素的组成比例。

类胡萝卜素(Car)在植物体内具有双重功能, 即吸收光能和防止叶绿素光氧化的抗氧化功能。由表 1 可知, 在高浓度  $O_3$  熏气下水稻叶片 Car 含量显著( $P < 0.05$ )降低, 与 CF 相比, O I、O II 处理下的 Car 含量分别降低 24.7% 和 28.0%; 而喷施 ExAsA 后, O I、O II 处理下的 Car 含量显著( $P < 0.05$ )提高, 与各自对照相比分别升高 20.5% 和 14.4%, CF 和 NF 处理与对照差异不显著。

### 2.2 臭氧浓度变化对水稻光合速率、气孔导度和蒸腾速率的影响及外源抗坏血酸的防护作用

由表 2 可知, 水稻叶片光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $Tr$ )在高浓度  $O_3$  熏气下显著降低( $P < 0.05$ )。与 CF 处理相比, O I、O II 处理  $P_n$  分别降低 27.0% 和 44.9%,  $G_s$  分别降低 54.1% 和 54.3%,  $Tr$  分别降低 13.8% 和 27.9%。喷施 ExAsA 后, 水稻叶片  $P_n$  明显升高( $P < 0.05$ ), 与对照相比分别增加 30.0%、25.4%、23.8% 和 46.8%; 喷施 ExAsA 对水稻叶片  $G_s$  无显著影响; 喷施 ExAsA 后, 各处理水稻叶片  $Tr$  显著( $P < 0.05$ )高于对照, 分别升高 11.6%、6.5%、16.2% 和 19.4%。

表 1 ExAsA 对  $O_3$  胁迫下水稻叶片光合色素的影响  
Tab.1 Effect of ExAsA on photosynthetic pigments of rice leaves under  $O_3$  stress

项目 Item	处理 Treatment	$O_3$ 浓度水平 $O_3$ level (nL·L <sup>-1</sup> )			
		5~15 (CF)	20~50 (NF)	95~105 (O I)	190~210 (O II)
叶绿素 a Chl a [mg · g <sup>-1</sup> (FW)]	$O_3$	1.60±0.11a	1.40±0.08b	0.84±0.06c	0.73±0.06d
	$O_3$ +ExAsA	2.01±0.09a*	1.96±0.05a**	1.22±0.03b**	0.81±0.03c
叶绿素 b Chl b [mg · g <sup>-1</sup> (FW)]	$O_3$	0.44±0.01a	0.43±0.01a	0.23±0.01b	0.19±0.01c
	$O_3$ +ExAsA	0.45±0.01a	0.43±0.01a	0.24±0.01b	0.19±0.01c
叶绿素 a/叶绿素 b Chl a/Chl b	$O_3$	3.62±0.34a	3.26±0.14b	3.72±0.11a	3.89±0.35a
	$O_3$ +ExAsA	4.43±0.13b*	4.50±0.14b*	5.17±0.14a**	4.30±0.45b
类胡萝卜素 Car [mg · g <sup>-1</sup> (FW)]	$O_3$	0.50±0.03a	0.48±0.04a	0.38±0.01b	0.36±0.01b
	$O_3$ +ExAsA	0.51±0.05a	0.51±0.01a	0.46±0.01b**	0.42±0.01b**

同行不同字母表示在 5% 水平上差异显著, \* 和 \*\* 分别为  $P < 0.05$  和  $P < 0.01$  的  $t$  检验结果, 下同。Different small letters in the same row stands for significant difference ( $P < 0.05$ ), \* and \*\* indicate the results of  $t$  test at  $P < 0.05$  and  $P < 0.01$ , respectively. The same below.

表 2 ExAsA 对  $O_3$  胁迫下水稻叶片光合速率、蒸腾速率和气孔导度的影响  
Tab.2 Effect of ExAsA on  $P_n$ ,  $Tr$  and  $G_s$  of rice leaves under  $O_3$  stress

项目 Item	处理 Treatment	$O_3$ 浓度水平 $O_3$ level (nL·L <sup>-1</sup> )			
		5~15 (CF)	20~50 (NF)	95~105 (O I)	190~210 (O II)
光合速率 Photosynthetic rate [ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ]	$O_3$	10.5±0.9a	10.4±0.5a	7.7±0.6b	5.8±0.7c
	$O_3$ +ExAsA	13.8±0.7a**	13.0±0.7a*	9.5±1.3b*	8.5±1.3b**
气孔导度 Stomatal conductance [ $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ]	$O_3$	601.4±26.6a	599.7±16.2a	276.1±38.6b	269.1±29.9b
	$O_3$ +ExAsA	584.2±30.5a	571.1±33.9a	262.8±24.7b	256.0±34.9b
蒸腾速率 Transpiration rate [ $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ]	$O_3$	4.3±0.5a	4.6±0.7a	3.7±0.1b	3.1±0.4c
	$O_3$ +ExAsA	4.8±0.7a	4.9±0.6a*	4.3±0.4b*	3.7±0.6b*

### 2.3 臭氧浓度变化对水稻净同化率的影响及外源抗坏血酸的防护作用

由表3可知,在水稻营养生长阶段(7月18日~8月4日),随O<sub>3</sub>浓度的升高,其净同化率显著( $P < 0.05$ )下降,与CF相比,O I、O 处理分别下降28.0%和78.8%;喷洒ExAsA后,水稻净同化率显著( $P < 0.05$ )提高,O I、O 处理净同化率分别提高1.8%和33.8%。在水稻营养生长与生殖生长并进阶段(8月4~25日),与CF相比O I处理的净同化率升高17.8%,O 处理的净同化率下降29.5%;喷洒ExAsA后,CF、NF、O 处理的同化率分别上升69.9%、17.5%和32.1%,而O I处理变化不显著。在生殖生长阶段(8月25日~9月20日),NF处理的净同化率最高,与其相比CF、O I、O 处理分别下降24.2%、30.6%、40.0%;经ExAsA处理后,CF、NF、O I、O 的净同化率分别升高49.6%、10.9%、1.0%和10.7%。在灌浆成熟阶段,O<sub>3</sub>胁迫处理的净同化率比CF、NF高,这可能与代谢补偿有关<sup>[24]</sup>。

### 2.4 臭氧浓度变化对水稻粒叶比的影响及外源抗坏血酸的防护作用

由表4知,在高浓度O<sub>3</sub>胁迫下水稻粒数/叶面积

(cm<sup>2</sup>)有明显降低,与CF相比,NF、O I、O 处理分别下降6.7%、23.0%和40.5%;与CF相比,O I、O 处理粒重(mg)/叶面积(cm<sup>2</sup>)分别下降6.7%和23.1%,NF处理则表现出一定程度的升高。喷施ExAsA后,CF、O I、O 处理粒数/叶面积(cm<sup>2</sup>)分别升高27.0%、15.8%和29.5%;而NF有下降趋势;CF、O I、O 处理粒重(mg)/叶面积(cm<sup>2</sup>)分别升高21.7%、7.0%和16.7%,而对NF处理没有影响。从以上分析可以看出,O<sub>3</sub>胁迫能够导致水稻粒叶比下降,影响花前期的干物质积累,而喷施ExAsA后,各处理粒叶比均有不同程度提高,有利于水稻源、库协调发展,为提高水稻产量和改进品质奠定了物质基础。

### 2.5 臭氧浓度变化对水稻相对生长速率的影响及外源抗坏血酸的防护作用

由表5可知,随O<sub>3</sub>浓度的升高,水稻相对生长速率表现为降低,与CF相比,O I、O II处理分别下降8.8%和32.3%;喷洒ExAsA后,水稻相对生长速率都有不同程度的提高,CF、O I、O II处理分别提高4.1%、1.2%和12.2%。提高的幅度以190~210 nL·L<sup>-1</sup>处理最高,达到12.2%,也即在一定浓度范围内,O<sub>3</sub>浓度越高,ExEAsA的作用效果越明显。

表3 外源抗坏血酸对O<sub>3</sub>胁迫下水稻净同化率的影响

Tab. 3 Effect of ExAsA on net assimilation rate of rice under O<sub>3</sub> stress g(DW) · m<sup>-2</sup> · d<sup>-1</sup>

日期(月-日) Date (month-day)	处理 Treatment	O <sub>3</sub> 浓度水平 O <sub>3</sub> level (nL·L <sup>-1</sup> )			
		5~15 (CF)	20~50 (NF)	95~105 (O I)	190~210 (O II)
07-18~08-04	O <sub>3</sub>	3.07±0.16a	3.06±0.01a	2.21±0.39a	0.65±0.02b
	O <sub>3</sub> +ExAsA	3.71±0.06a	3.42±0.04a	2.25±0.43a	0.87±0.03b
08-04~25	O <sub>3</sub>	4.55±0.12ab	5.53±0.11ab	5.36±0.12ab	3.21±0.24c
	O <sub>3</sub> +ExAsA	7.73±0.11a*	6.50±0.07a	5.41±0.2ab	4.24±0.19b
08-25~09-20	O <sub>3</sub>	5.65±0.03ab	7.45±0.2a	5.17±0.04b	4.47±0.37c
	O <sub>3</sub> +ExAsA	8.45±0.6a*	8.26±0.4a	5.22±0.27b	4.95±0.16b
09-20~10-15	O <sub>3</sub>	7.50±0.13c	8.71±0.41b	13.58±0.11a	14.32±0.56a
	O <sub>3</sub> +ExAsA	9.65±0.10b	11.07±0.23ab*	14.32±0.5a	14.52±0.2a

表4 外源抗坏血酸对O<sub>3</sub>胁迫下水稻粒/叶面积比的影响

Tab. 4 Effect of ExAsA on grain/leaf area ratio of rice under O<sub>3</sub> stress

项目 Treatment	处理 Treatment	O <sub>3</sub> 浓度水平 O <sub>3</sub> level (nL·L <sup>-1</sup> )			
		5~15 (CF)	20~50 (NF)	95~105 (O I)	190~210 (O II)
粒数/叶面积(cm <sup>2</sup> ) Grain number/leaf area (cm <sup>2</sup> ) ratio	O <sub>3</sub>	0.74±0.03c	0.69±0.01c	0.57±0.03b	0.44±0.02a
	O <sub>3</sub> +ExAsA	0.94±0.02c	0.68±0.02b	0.66±0.04b	0.57±0.01a
粒重(mg)/叶面积(cm <sup>2</sup> ) Grain weight (mg)/leaf area (cm <sup>2</sup> ) ratio	O <sub>3</sub>	15.97±0.54bc	17.53±0.06c	14.89±0.33b	12.28±0.67a
	O <sub>3</sub> +ExAsA	19.43±0.96c	17.56±0.09bc	15.93±0.6b	14.33±0.41a

表5 外源抗坏血酸对O<sub>3</sub>胁迫下水稻相对生长速率的影响

Tab. 5 Effect of EXAsA on relative growth rate of rice under O<sub>3</sub> stress

处理 Treatment	O <sub>3</sub> 浓度水平 O <sub>3</sub> level (nL·L <sup>-1</sup> )			
	5~15 (CF)	20~50 (NF)	95~105 (O I)	190~210 (O II)
O <sub>3</sub>	0.018 90	0.019 19	0.017 23	0.012 79
O <sub>3</sub> +ExAsA	0.019 67	0.019 46	0.017 47	0.014 35

### 3 讨论

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  $O_3$  的伤害,构成细胞防护的第一道防线。Chamedies<sup>[25]</sup>研究指出,抗坏血酸(AsA)与  $O_3$  作用产生脱氢抗坏血酸(DHA),从而达到消除  $O_3$  的氧化伤害。然而该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因素,其次参与清除  $O_3$  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进一步研究探讨。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  $O_3$  的作用<sup>[26]</sup>。笔者研究发现,喷施外源抗坏血酸水稻叶片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  $O_3$  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<sup>[27]</sup>研究推测,只有一部分  $O_3$  进入到叶肉细胞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薄厚差异及抗坏血酸浓度将直接影响到解毒效率。

叶绿素是植物色素中最基本的光合色素,其含量下降则说明水稻叶片捕获光能的能力下降<sup>[28]</sup>,光合速率  $P_n$  的下降则印证了这一点。喷施外源抗坏血酸的水稻叶片,其叶绿素含量显著高于相应对照,说明外源抗坏血酸被水稻叶片吸收后,直接参与了对  $O_3$  和活性氧系统(AOS)的解毒,抑制了  $O_3$  和 AOS 对叶绿素的破坏,从而使叶绿素得到保护,使水稻叶片叶绿素总量增加,缓解  $O_3$  对水稻叶片的老化作用,提高了光合速率  $P_n$ 。类胡萝卜素除吸收光能外,还是植物体内重要的抗氧化剂,它通过清除单线态氧( $^1O_2$ )来保护光合膜免受光氧化伤害<sup>[29]</sup>,而外源抗坏血酸的喷施保护了类胡萝卜素,防止其光氧化分解,提高了其含量,对光合膜也是一种保护作用。

大多数研究者认为臭氧对气孔导度的影响必然会引起气体交换速率发生改变,尤其是臭氧引起气孔关闭,限制  $CO_2$  进入植物叶片内,从而降低光合速率  $P_n$ <sup>[30,31]</sup>。Farquhar 和 Sharkey<sup>[32]</sup>认为,引起光合速率降低的气孔和非气孔限制因素可以根据叶片胞间  $CO_2$  浓度和气孔限制值的变化来判断。只有当胞间  $CO_2$  浓度和光合速率变化方向相同时,两者都减少,并且气孔限制值增大,才认为光合速率的下降主要受气孔限制。反之,若  $P_n$  下降,即使在气孔导度较低的情况下,胞间  $CO_2$  浓度也有可能升高或者不变,这种情况下光合速率下降的决定因素是叶肉细胞的光合活性,而不是气孔导度。试验发现  $O_3$

胁迫下水稻光合速率、气孔导度、蒸腾速率都有显著下降,而喷施外源抗坏血酸后,各处理的光合速率和蒸腾速率均有显著提高,但气孔导度却没有明显变化,由此推断,喷施 ExAsA 对光合速率的影响,不是由于气孔导度的变化而引起气体交换速率发生改变产生的,而可能是由于外源抗坏血酸对光合器官的保护或光合细胞活性的促进,相应提高了光合速率。

粒数/叶面积( $cm^2$ )反映开花前干物质积累状况及光合环境的优劣,而粒重(mg)/叶面积( $cm^2$ )反映开花后库对源的调运能力。由试验结果看,高浓度  $O_3$  胁迫下,水稻粒数/叶面积( $cm^2$ )和粒重(mg)/叶面积( $cm^2$ )有显著降低,喷施外源抗坏血酸后,二者均有提高。特别是粒数/叶面积( $cm^2$ )的提高有利于源、库的协调发展,有利于粒重(mg)/叶面积( $cm^2$ )的提高,这是由于库对源的反馈调节<sup>[33]</sup>,随着单位叶面积负荷量的增加,叶片的光合功能增强,光合生物量增加,且积累的光合产物优先满足库的需求,叶片的光合产物向穗部分配的比例提高,而滞留在茎鞘中的比例下降,有利于提高水稻的收获指数和产量。

### 参考文献

- [1] Krupa S., McGrath M. T., Andersen C. P., et al. Ambient ozone and plant health[J]. Plant Disease, 2001, 85: 4-12
- [2] Heath R. L. Initial events in injury to plants by air pollutants[J]. Ann. Rev. Plant Physiol., 1980, 31: 395-431
- [3] Landolt W., Buhlman U., Bleuler P. J., et al. Ozone exposure-response relationships for biomass and root/shoot ratio of beech (*Fagus sylvatica*), ash (*Fraxinus excelsion*), Noeway spruce (*Picea sylvestris*)[J]. Environ. Pollut., 2000, 109: 473-478
- [4] Schenone G., Botteschi G., Fumugalli I., et al. Effects of ambient air pollution in open-top chambers on bean (*Phaseolus vulgaris* L.) growth and yield[J]. New Phytol., 1992, 122: 689-697
- [5] Weber J. A., Clark C. S., Hogsett W. E. Analysis of the relationships among  $O_3$  uptake, conductance and photosynthesis in needles *Pinus ponderosa*[J]. Tree Physiol., 1993, 13: 157-172
- [6] Sandermann H. Ozone/biotic disease interactions: Molecular biomarkers as a new experiment tool[J]. Environ. Pollut., 2000, 108: 327-32
- [7] Calatayud A., Alvarado J. W., Barreao E. Changes in chlorophyll a fluorescence lipid peroxidation and detoxification system in potato plants grown under filtered and non-filtered air in open-top chambers[J]. Photosynthetica, 2001, 39: 507-513
- [8] Ollerea J. H., Shaw T., Lyons J. D., et al. Impact of ozone on the growth and yield of field-grown winter oilseed rape[J].

- Environ. Pollut., 1999, 104: 53–59
- [9] 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
- [10] Feng Z. W., Jin M. H. Effects of ground-level ozone pollution on the yields of rice and winter wheat in Yangtze River[J]. Journal of Environmental Science, 2003, 15(3): 362–367
- [11] Mabbings W. J., Krupa S. V. Experimental methodology for studying the effects of ozone on crop and trees[M]//Lefohn A. S. Surface Ozone Level Exposures and Their Effects on Vegetation. Chelsea, MI: Lewis Publishers, 1992: 93–156
- [12] Pandey J., Agrawal M. Protection of plants against air pollutants, role of chemical protectants[J]. Environ. Manage., 1993, 37: 163–174
- [13] Manning W. J. Use of protective chemicals to assess the effects of ambient ozone on plants[M]//Agrawal S. B., Agrawal M. Environmental Pollution and Plant Responses. Boca Raton, FL: Lewis Publishers, 2000: 247–258
- [14] Lee E. H., Upadhyaya A., Agrawal M., *et al.* Mechanisms of ethylenediurea (EDU) induce ozone protection: Reexamination of free radical scavenger systems in snap bean exposed to O<sub>3</sub>[J]. Environ. Exp. Bot., 1997, 38(2): 199–209
- [15] Manging W. J., Flager R. B., Frenkel M. A. Assessing plant response to ambient ozone: Growth ozone-sensitive loblolly pine seedling treated with ethylenediurea or sodium erythorbate[J]. Environ. Pollut., 2003, 126: 73–81
- [16] Loewus F. A. L-Ascorbic acid: metabolism, biosynthesis, function[M]//Press J. The Biochemistry of Plants, vol. 3. New York: Academic Press, 1980: 77–99
- [17] Zheng Y. B., Lyons T., John H., *et al.* Ascorbate in the leaf apoplast is a factor mediating ozone resistance in *Plantago major* [J]. Plant Physiol. Biochem., 2000, 38(5): 403–411
- [18] Smirnoff N. The function and metabolism of ascorbic acid in plants[J]. Ann. Bot., 1996, 78: 661–669
- [19] Tang X. J., Wang K. Effects of kinstin and ascorbic acid on protection of cell membrane and promotion of SOD biosynthesis in rice seedling after chilling injury[J]. Acta Botanica Sinica, 1993, 35 (supplement): 45–49
- [20] 郑启伟, 王效科, 谢居清, 等. 外源抗坏血酸对臭氧胁迫下水稻叶片膜保护系统的影响[J]. 生态学报, 2006, 26(4): 1131–1137
- [21] 王春乙, 郭建平, 郑有飞. 二氧化碳、臭氧、紫外线与作物生产[M]. 北京: 气象科学出版社, 1997
- [22] Arnon D. I. Copper enzymes in isolated chyoroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. Plant Physiol., 1949, 24(1): 1–15
- [23] 张继澍. 植物生理[M]. 西安: 世界图书出版社, 1999
- [24] 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
- [25] Chamedies W. L. The chemistry of ozone deposition to plant leaves: Role of ascorbic acid[J]. Environ. Sci. Technol., 1989, 23: 595–600
- [26] Burkey K. O. Effect of ozone on apoplast/cytoplasm partitioning of ascorbic acid insnap bean[J]. Physiol. Plant, 1999, 107: 188–193
- [27] Kollist H., Mortensen L., Rasmussen S. K., *et al.* Ozone flux to plasmalemma in barely and wheat is controlled by stomata rather than by direct reaction of ozone with cell wall ascorbate[J]. Plant Physiol., 2000, 156: 645–651
- [28] Šiffel P., Braunová Z., Šindelková E., *et al.* The effect of simulated acid rain on chlorophyll fluorescence spectra of spruce seedlings (*Picea abies* L. Karst)[J]. Plant Physiol., 1996, 148: 271–275
- [29] Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophylls zeaxanthin[J]. Biochim. Biophys. Acta, 1990, 1020: 1–24
- [30] Guo J. P., Wang C. Y., Wen M., *et al.* The experimental study on the impact of atmospheric O<sub>3</sub> variation on rice[J]. Acta Agron. Sin., 2001, 27(6): 822–826
- [31] Guidi L., Nali C., Lorenzini G., *et al.* Effect of chronic ozone fumigation on the photosynthetic process of clones showing different sensitivity[J]. Environ. Pollut., 2001, 113: 245–254
- [32] Farquhar G. D., Sharkey T. D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann. Rev. Plant Physiol., 1982, 33: 317–345
- [33] 凌启鸿. 作物群体质量[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2000: 146–178