

臭氧胁迫对梓树光合生理特性的影响

熊冬兰^{1,2} 李 静⁴ 徐 胜^{2,3*} 何兴元² 邓莉兰¹ 陈 玮² 黄彦青² 付 伟²

(¹西南林业大学园林学院, 昆明 650224; ²中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; ³中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016; ⁴北京绿京华园林工程有限公司, 北京 102209)

摘 要 采用开顶箱气室(OTC)模拟熏蒸法, 研究高浓度臭氧(O₃)对沈阳市常用绿化树种梓树(*Catalpa ovata*)生长和光合作用的影响。结果表明: 高浓度臭氧显著抑制了梓树的生长; 与对照组(OA)相比, 160 nmol · mol⁻¹ O₃处理 20 d 后, 梓树叶片的相对含水量、干重、鲜重、比叶重、干重增量、鲜重增量均显著下降($P < 0.05$); 梓树叶片净光合速率(P_n)随 O₃处理时间延长逐渐降低, 胞间 CO₂浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)与气孔导度(G_s)的变化趋势一致, 表现为先降低后升高的趋势, 高浓度 O₃对梓树叶片 P_n 的降低主要是由非气孔因素限制引起; 高浓度 O₃处理后, 梓树叶片光合系统受损, 发生光抑制现象, PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)和 PS II 电子传递量子产率(Φ_{PSII})随着处理时间的延长而显著下降($P < 0.05$); 梓树叶片超氧化物歧化酶(SOD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性在高浓度 O₃处理下呈下降趋势, 表明梓树抗氧化系统无法承受高浓度的臭氧胁迫, 2 种抗氧化酶在短期 O₃胁迫下都未能做出积极的生理响应。

关键词 OTC 模拟; 臭氧; 梓树; 光合作用

Effects of elevated O₃ concentration on photosynthetic physiological characteristics of *Catalpa ovata*. XIONG Dong-lan^{1,2}, LI Jing⁴, XU Sheng^{2,3*}, HE Xing-yuan², DENG Li-lan¹, CHEN Wei², HUANG Yan-qing², FU Wei² (¹*Faculty of Landscape Architecture, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China*; ²*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*; ³*Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*; ⁴*Beijing Green Jinghua Garden Engineering Co., Ltd, Beijing 102209, China*).

Abstract: By using open-top chambers (OTCs), this paper studied the effects of elevated O₃ concentration on the growth and photosynthesis of *Catalpa ovata*, a common greening tree species in Shenyang City. The results showed that elevated O₃ concentration significantly inhibited the growth of *C. ovata*. Compared to the ambient air control, relative water content, dry weight, fresh weight, specific leaf weight, dry weight increment and fresh weight increment were significantly decreased in leaves of *C. ovata* after 20 days exposure to O₃ (160 nmol · mol⁻¹). The net photosynthetic rate (P_n) of *C. ovata* gradually decreased with the extension of time. The decrease in photosynthesis of *C. ovata* was related to non-stomatal factors. The change trends of intercellular CO₂ concentration (C_i) and transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (G_s) were consistent, with decline first and then increase. The maximal photochemistry efficiency of PS II (F_v/F_m) and quantum yield of PS II electron transport (Φ_{PSII}) decreased significantly over the time ($P < 0.05$), the decline of *C. ovata* photosynthesis correlated markedly with the excess of light energy, and photoinhibition phenomenon under O₃ stress. Superoxide dismutase (SOD) and ascorbic acid peroxidase (APX) activities showed no significant change during the whole O₃ stress, which implied that it was quite difficult for *C. ovata* to tolerate excessive O₃ concentration, and two antioxidant enzymes did not make positive physiological response to the acute stress of O₃.

Key words: OTC simulation; ozone; *Catalpa ovata*; photosynthesis.

臭氧(O_3)是大气中重要的微量气体,分为平流层和对流层(沈凡卉等,2011)。在海拔约 1530 km 范围的平流层中,臭氧可以吸收部分高能紫外辐射,从而保护地球上的生物,然而,在距离地表 15 km 范围内的对流层中,当臭氧浓度过高时,却是一种对生物有毒害作用的光化学二次污染物(Matyssek *et al.*, 2014;张红星等,2014)。随着化石燃料和含氮化肥的大量使用以及汽车尾气排放的不断增加,导致空气中的氮氧化物和 VOCs 等臭氧前体物含量急剧上升,臭氧浓度随之不断升高,造成中国很多地区 O_3 浓度显著增加,特别是在经济发展迅速、人口密集的地区, O_3 污染更为严重(辛月等,2016)。研究表明,长江三角洲地区 O_3 浓度日平均值已达 $60 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$,极值可达 $160 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (王金欢等,2016),华北平原白天 O_3 浓度最大值甚至超过 $300 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (Feng *et al.*,2015)。如此高的臭氧浓度足以对农林植物构成伤害,甚至导致大面积的森林死亡,造成巨大的经济损失(陈展等,2007)。

近年来,国内外学者在臭氧对农作物和树木生理生态方面做了大量研究(Zheng *et al.*,2014;Feng *et al.*,2015;Xu *et al.*,2015)。研究表明,气孔是臭氧进入植物的主要通道,臭氧对植物的毒害作用通常受气孔数量、气孔孔径和气孔开度等气孔限制作用的影响(列淦文等,2014)。臭氧可诱导植物体内形成活性氧促进植物细胞中的氧毒性,造成植物叶片细胞结构受损,栅栏组织塌陷,气孔开度降低(郑有飞等,2013;李梅等,2014)。臭氧熏蒸试验表明,臭氧对植物光合产物的合成与降解有破坏作用,使植物非结构性碳水化合物及多糖含量减少,导致植物叶片净光合速率降低(付伟等,2014)。此外,高浓度臭氧还会引起植物膜脂过氧化,刺激植物抗氧化系统的活性(阮亚男等,2009;徐胜等,2009),增加植物次生物质代谢物等(张国友等,2009),促进植物有机挥发物的排放(Carriero *et al.*,2016)。城市植物在作为改善和调节城市环境质量发挥着重要的作用,在城市臭氧污染问题日益突出的背景下,加强城市不同植物对短时间高浓度 O_3 响应的研究,探讨不同树种适应 O_3 的生理机制具有重要现实意义。

梓树(*Catalpa ovata*)为紫葳科、梓属,落叶乔木,喜光,稍耐阴,喜温暖,也能耐寒,根性深,喜肥沃湿润壤土,不耐干旱和瘠薄,能耐轻盐碱土,抗污染性较强,是我国北方常见的园林树种之一。由于梓树不仅遮荫效果好,而且具有消声、滞尘、抗污染、吸

毒气、药用、食用以及优质用材等多重功能,因此,常被用于城市绿化,美化环境,丰富道路绿化景观,成为我国城市园林中广泛栽植的乡土树种(朱国飞等,2010),但是关于梓树对逆境生理生态特性方面的研究,仅有大气 SO_2 ,干旱,严寒胁迫方面所报道(胡丁猛,2005;刘仁奎等,2013;何丹丹等,2013),关于对 O_3 胁迫的光合响应特性还知之甚少,而当前国内多个地区臭氧浓度早已超出树木生长受害的临界点(Wang *et al.*,2012)。本研究旨在通过开顶箱气室(OTC)模拟熏气法,测定梓树在 O_3 胁迫下的光合及生理生化指标,分析在 O_3 胁迫状态下体内主要生理代谢活动的变化特点及抗性机制,以期为大气臭氧污染下选育出抗性强的园林绿化树种提供理论依据,为研究臭氧胁迫对城市树木的影响机理奠定基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 试验地概况

研究区设在中国科学院沈阳树木园内,该园处于沈阳市人口密集的商业文化中心地带($41^{\circ}46'N$, $123^{\circ}26'E$)。为暖温带半湿润季风型大陆性气候,四季分明,雨热同期。年均温度为 $7.4^{\circ}C$,年平均降水量为 755.4 mm 。试验主要设备为直径 4 m,高 3 m,玻璃室壁的正八边形,性能和结构完全相同的开顶箱以及配套的通气控制设备。主要包括臭氧发生器(XH-2000,国产)、臭氧传感器(S-905,新西兰)、温湿度传感器以及数据分析与自动控制系统。

1.2 试验设计

选取 2 年生梓树作为试验对象,于 2012 年 4 月开始采用上口径 28 cm,高 30 cm 的塑料花盆对实生苗进行温室移植培养,于当年 7 月选取长势良好的树苗移入开顶箱,8 月 13 日开始熏蒸,每天通气 9 h (8:00—17:00)。试验设置 3 个处理:高浓度臭氧($160 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)处理组(EO);OTC 内对照组(OA);OTC 外对照组(AA),每个处理 3 次重复。8 月 14 日(处理第 2 天)、8 月 23 日(处理第 10 天)和 9 月 2 日(处理第 20 天)展开各生理指标测定。叶片采集时间为 10:00,叶片选择位于植株冠层的成熟叶。

1.3 测定方法

生长指标:在通气前 1 天和第 20 天时测定叶面积、鲜重、饱和鲜重、干重,用于计算叶片含水量、相对含水量和比叶重,并得出各处理增量。叶片干重

用烘箱在 70 ℃ 烘干至恒重时称取。叶片含水量 (%) = (初始鲜重 - 干重) / 初始鲜重 × 100%; 叶片相对含水量 (%) = (初始鲜重 - 干重) / (饱和鲜重 - 干重) × 100%; 比叶重 ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$) = 总叶干重 / 总叶面积; 叶干重增量 (g) = 20 d 叶干重 - 0 d 叶干重; 叶鲜重增量 (g) = 20 d 叶鲜重 - 0 d 叶鲜重。

光合气体交换参数: 于晴朗天气 9:00—11:00 选择位于植株冠层的成熟健康叶片 (每株 3 片), 在 $PAR=1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下采用 LI-6400 便携式光合测定仪测定植物叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r) 和胞间二氧化碳浓度 (C_i)。

叶绿素荧光参数: 选择位于植株冠层的成熟健康叶, 以英国 Hansatech 公司生产的脉冲调制式荧光仪 FMS2 测定叶绿素荧光参数。先将叶片暗适应 20 min, 照射检测光 (绿光, 光强小于 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 获取初始荧光 (F_o), 随后照射饱和脉冲光 (白光, 光强大于 $3000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 得到最大荧光 (F_m) 和 PS II 量子效率 (Φ_{PSII})、PS II 最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ 。

抗氧化酶活性: 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性采用氮蓝四唑 (NBT) 光还原法测定 (邹奇, 2000)。称取 0.5 g 鲜叶, 液氮研磨后加入 $50 \text{ nmol} \cdot \text{L}^{-1}$ pH 7.8 的 PBS 高速离心提取上清液; SOD 酶活性测定反应体系包括: 2.9 mL 反应液 (内含 $75 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NBT、 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ EDTA 和 $13 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Met)、 $2 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 核黄素和 0.1 mL 酶液, 将对照置于黑暗处, 其他样品在 4000 lx 光照箱中反应 15 min, 以黑暗终止反应, 在 560 nm 下, 测定吸光度, 以 SOD 抑制 NBT 光还原相对百分率为 50% 的酶量作为一个酶活力单位 (U)。

抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性测定参照 Krivosheeva 等 (1996) 的方法。称取 0.2 g 样品液氮研磨后, 加入 $5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ pH 7.6 磷酸缓冲液 (内含

$1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ EDTA、1% PVP 和 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 抗坏血酸 (AsA), 加入少量石英砂, 在冰浴中研磨成匀浆, 定容到 5 mL 离心管中, 于 4 ℃ 下 $1300 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 30 min, 上清液备用分析。APX 酶活性测定反应体系包括: 2.9 mL 反应液 ($0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ pH 7.6 磷酸缓冲液内含 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ AsA 和 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ EDTA)、0.1 mL $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ H_2O_2 溶液和 0.1 mL 酶液, 利用分光光度计记录 1 min 内 290 nm 处吸光值变化, 每 10 s 记录一次。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 计算平均值和正负标准误差, 用 SPSS 16.0 软件作单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和 Duncan 多重比较法检验同一处理时间下, 对照和臭氧胁迫组间的差异是否达到显著水平 (显著性水平为 0.05)。

2 结果与分析

2.1 高浓度 O₃ 对梓树生长的影响

单因素方差分析结果表明 (表 1), 高浓度臭氧显著影响了梓树的叶片相对含水量、叶干重、叶鲜重、叶比重、叶干重增量和叶鲜重增量。在臭氧胁迫下 (EO), 梓树的生长参数表现出下降的趋势, 其中相对含水量显著下降了 18.3%; 叶干重和叶鲜重显著下降了 24.1% 和 28.5%; 叶比重下降了 11.6%; 叶干重增量和叶鲜重增量显著下降了 62.5% 和 98.3%。此外, 从表 2 可见, 自然大气下 OTC 环境 (OA) 也对植物的生长造成了一定影响, 叶干重、叶鲜重、叶比重、叶干重增量和叶鲜重增量分别较 AA 显著下降了 24.6%、35.9%、2.2%、42.8% 和 65.9%。

2.2 高浓度 O₃ 对梓树光合气体交换参数的影响

在高浓度 O₃ 胁迫下, 梓树叶片的净光合速率 (P_n) 在处理 10 d 时较 OTC 内对照 (OA) 显著下降 (图 1), 下降幅度为 24.7% ($P<0.05$), 在处理 20 d 时较 OA 的下降幅度不大, OA 的 P_n 较 OTC 外对

表 1 高浓度 O₃ 对梓树生长参数的影响
Table 1 Effect of elevated O₃ on growth parameters of *Catalpa ovata* leaves

处理	叶片含水量 (%)	叶片相对含水量 (%)	叶干重 (g)	叶鲜重 (g)	比叶重 ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$)	叶干重增量 (g)	叶鲜重增量 (g)
初始值 (0 d)	76.7±7.2 a	90.1±3.6 c	0.3±0.0 a	1.4±0.0 a			
AA (20 d)	76.5±0.6 a	77.6±0.1 b	0.7±0.0 d	3.2±0.0 c	0.4±0.0 c	0.4±0.0 c	1.7±0.0 c
OA (20 d)	72.6±0.3 a	83.1±1.4 b	0.5±0.0 c	2.1±0.0 b	0.4±0.0 b	0.2±0.0 b	0.6±0.0 b
EO (20 d)	70.8±0.7 a	67.8±0.4 a	0.4±0.0 b	1.5±0.0 a	0.3±0.0 a	0.09±0.0 a	0.01±0.0 a

数据为平均值±标准误差; 不同的小写字母表示不同时间, 不同处理间的显著性差异 ($P<0.05$); AA.OTC 外对照组, OA.OTC 内对照组, EO.高浓度臭氧 (160 $\text{nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 处理组。

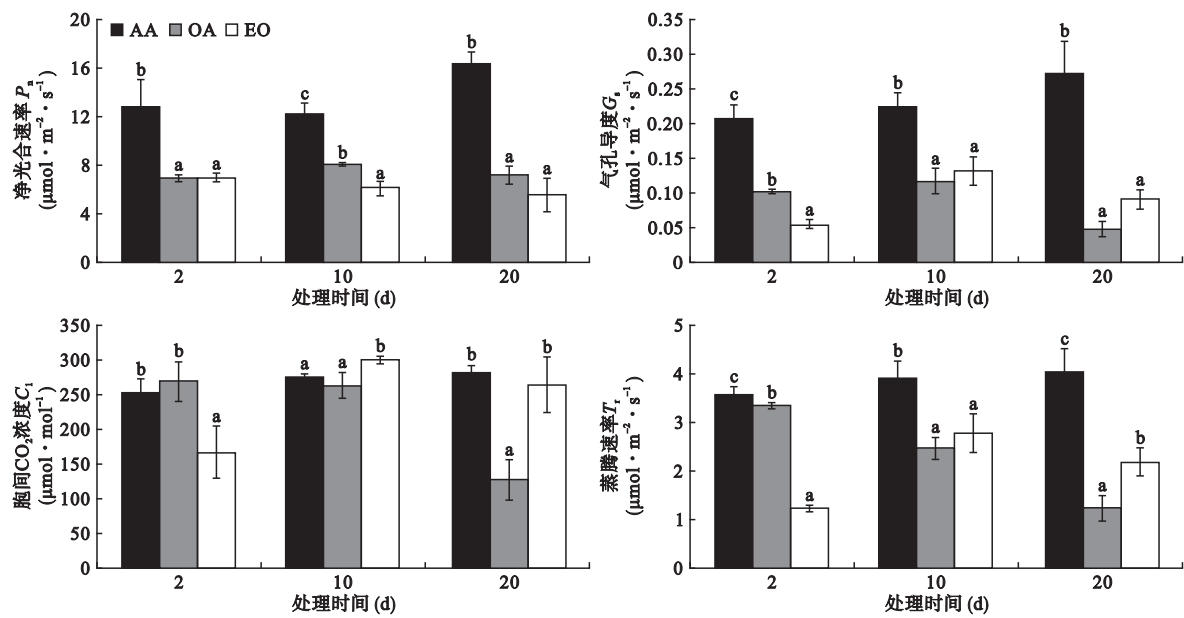


图 1 高浓度 O₃ 对梓树叶片净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率的影响
Fig.1 Effects of elevated O₃ on net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration and transpiration rate of *Catalpa ovata* leaves
图中不同小写字母表示同一时间,不同处理间的显著性差异 ($P<0.05$),相同字母表示无显著性差异。下同。

照(AA)均显著下降。高浓度 O₃ 熏蒸处理下梓树叶片的净光合速率 (P_n) 在处理 2 d 时较 OA 显著下降,处理 10 和 20 d 时呈上升趋势,与 OA 无显著差异,但 OA 组 P_n 较 AA 组显著下降。梓树叶片胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 的变化趋势为:高浓度 O₃ 处理 2 d 时较 OA 显著下降 38% ($P<0.05$),而处理 10 和 20 d 后分别较 OA 显著上升了 12.6% 和 52% ($P<0.05$); OA 组 C_i 较 AA 组在处理 2 和 10 d 时变化不大,20 d 时显著下降。蒸腾速率 (T_r) 的变化为高浓度 O₃ 处理 2 d 时较 OA 组显著下降 63.8% ($P<0.05$),随着处理时间的延长,蒸腾速率则显著上升 ($P<0.05$),

处理 20 d 时较 OA 组增幅 43.9%;OA 组较 AA 组在试验各个处理阶段中 T_r 显著下降 ($P<0.05$)。试验结果表明,与对照组 (OA) 相比,高浓度 O₃ 对梓树叶片的净光合速率 (P_n) 有明显的抑制作用, C_i 和 T_r 则与 G_s 的变化趋势一致,均是先降低后升高。

2.3 高浓度 O₃ 对梓树叶绿素荧光参数的影响

经过 160 nmol · mol⁻¹ O₃ 处理后梓树叶片的 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 较 OTC 内对照组 (OA) 显著下降 (图 2),在处理 10 和 20 d 时分别下降了 2.4% 和 9.9% ($P<0.05$),而 PS II 电子传递量子产率 (Φ_{PSII}) 随着处理时间的延长呈下降趋势,在处理 2

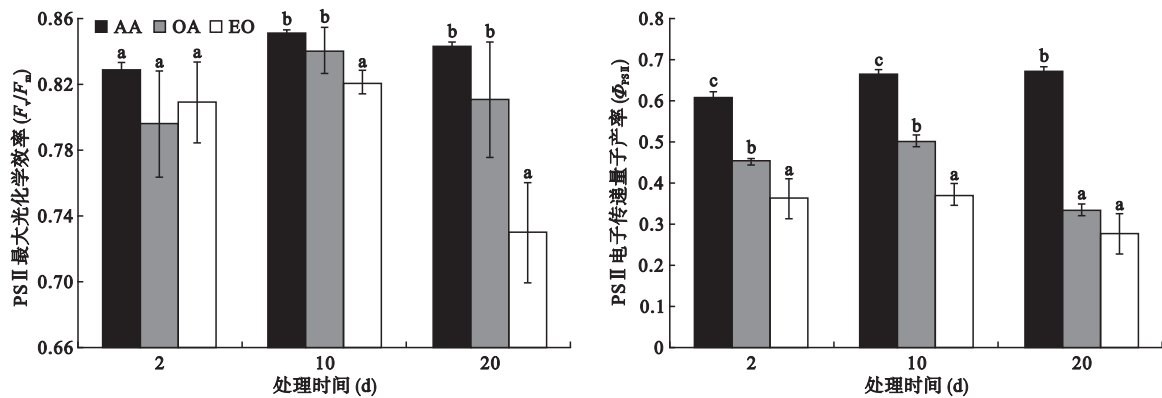


图 2 高浓度臭氧对梓树 PS II 最大光化学量子效率 (F_v/F_m) 和 PS II 电子传递量子产率 (Φ_{PSII}) 的影响
Fig.2 Effects of elevated O₃ on the maximal photochemistry efficiency of PS II (F_v/F_m) and quantum yield of PS II electron transport (Φ_{PSII}) of *Catalpa ovata* leaves

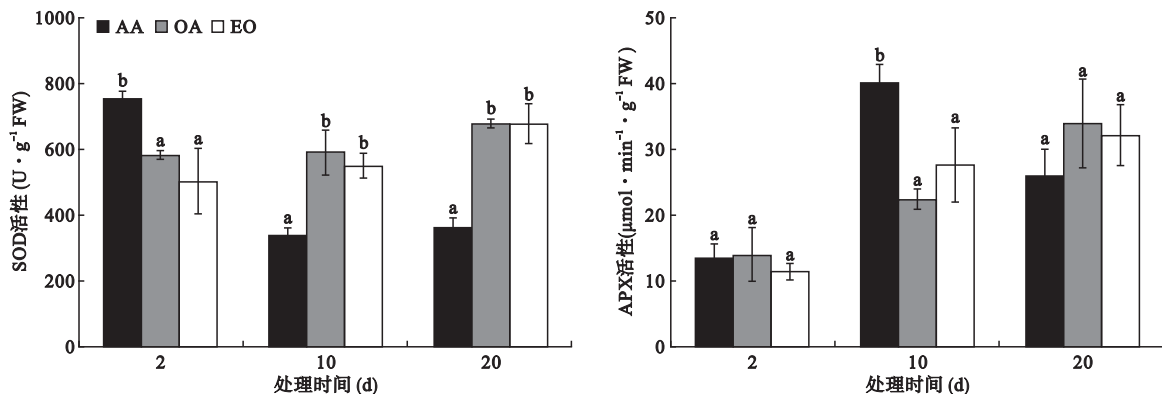


图3 高浓度 O_3 对梓树叶片超氧化物歧化酶 (SOD) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性的影响

Fig.3 Effects of elevated O_3 on activities of superoxide dismutase (SOD) and ascorbate peroxidase (APX) in leaves of *Catalpa ovata*

和 10 d 时分别较 OA 组下降了 20% 和 26% ($P < 0.05$), OA 组的 Φ_{PSII} 较 AA 组在各处理时间点显著下降 26.2%、24.2% 和 50.7% ($P < 0.05$)。试验结果说明,在高浓度臭氧胁迫下,梓树光合作用能力下降,无法吸收过剩的光能,出现了光抑制现象,而 OTC 内的环境对植物的 F_v/F_m 无影响,对 Φ_{PSII} 有明显的影响。

2.4 高浓度 O_3 对梓树抗氧化酶活性的影响

经过高浓度 O_3 熏蒸处理后,梓树叶片超氧化物歧化酶 (SOD) 活性与 OTC 内对照 (OA) 组之间无显著差异,而 OA 组较 OTC 外对照组 (AA) 在处理 2 d 时显著下降,降幅达 22.4% ($P < 0.05$),处理 10 和 20 d 后则分别显著上升了 43% 和 47.1% ($P < 0.05$)。试验各采样时间点梓树叶片中的抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性变化趋势与 SOD 酶活性一致,在整个处理过程中与 OA 无显著差异,而 OA 组较 AA 组,除了在处理 10 d 时下降了 44.4% ($P < 0.05$),在其他试验点均无显著差异。试验结果表明,SOD 与 APX 两种抗氧化酶没有在梓树受到 O_3 氧化胁迫时做出积极响应。

3 讨论

叶片是植物进行光合作用和呼吸作用的主要器官也是 O_3 进入植物组织的主要媒介,因此,是植物遭到 O_3 胁迫时最初的感应器 (杨连新等, 2008)。本试验中, O_3 胁迫下,梓树的叶片生物量显著下降。这与前人的研究结果相一致 (Wittig *et al.*, 2009)。大量研究证实,植物生物量的衰减主要是由于高浓度 O_3 导致植物气孔导度下降、核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶 (Rubisco) 的活性和浓度降低、叶片寿

命缩短和碳同化作用减少 (Inclan *et al.*, 2011)、发生膜脂过氧化反应、抗氧化能力下降、叶片内细胞结构和栅栏组织受损及叶绿素含量降低等因素引起的 (李梅等, 2014; 赵诤等, 2014)。 O_3 对植物生物量的影响还可能随植物种类而异,如 Novak 等 (2008) 报道 O_3 对黑果荚蒾 (*Viburnum lantana*) 的地上生物量没有显著影响。

O_3 胁迫会降低树木的光合速率,并且随着臭氧浓度的升高和处理时间的延长,对植物光合速率的抑制作用越来越显著 (张巍巍等, 2007)。对于光合速率下降的原因,研究结果并不一致。欧英娟等 (2014) 对四季桂 (*Osmanthus fragrans* var. *semperflorens*) 和铁冬青 (*Ilex rotunda*) 的研究结果表明,随着 O_3 浓度的升高,这两种植物叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 均显著低于对照。在本试验中, $160 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1} O_3$ 处理后,随处理时间的增加,梓树的净光合速率呈下降趋势 ($P > 0.05$),气孔导度 (G_s) 在处理初期显著下降 ($P < 0.05$),随处理时间延长与对照差异不大;胞间二氧化碳浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (T_r) 在处理初期显著下降,随处理时间延长显著上升 ($P < 0.05$)。这与 Padu 等 (2005) 和付伟等 (2014) 对白桦、银中杨的研究结果相一致。引起植物叶片光合速率降低的因素主要有气孔关闭导致的气孔限制和非气孔关闭导致的非气孔限制两类 (张守仁等, 2000)。在非气孔限制情况下,导致光合速率下降的主要原因是叶肉细胞光合活性下降,叶片内部的酶活力和光合组分因素,通常 C_i 不变或上升 (Farquhar *et al.*, 1982)。此外, O_3 对膜脂以及叶绿体的组成部分都有很强的氧化损伤作用,长期 O_3 接触

可使叶绿体结构发生改变,光合色素的合成能力降低,叶绿素 a、b 和可溶性蛋白发生分解,抗氧化酶及与碳素固定有关的酶活性降低,叶面积减少,叶片衰老加快,有机物向外运输受阻,从而降低植物的光合能力。同时,高浓度臭氧能改变植物类囊体膜的成分,从而改变叶绿素荧光产量。可见, O_3 引起的 P_n 下降主要与叶绿体固碳能力的减弱有关(列淦文等,2014;Li *et al.*,2015)。

光是植物光合作用所必须的,但过量的光会抑制植物将光能转化为化学能,甚至引起光合系统的光氧化损伤。通常称这种光合机构所吸收光能超过光合作用本身所能利用的能量而引起光合作用效率下降的现象称为光抑制。光抑制现象既是 PS II 受损的一种表现形式,又是一种光保护过程。光抑制常用 PS II 最大荧光化学量子效率(F_v/F_m)来检测(陈建明等,2006)。 F_v/F_m 下降说明 PS II 电子传递受到抑制,光合电子传递效率降低。在本试验中,PS II 最大荧光化学量子效率(F_v/F_m)和 PS II 电子传递量子产率(Φ_{PSII})随着处理时间的增加而下降,这可能是植物叶片类囊体膜受到损伤引起的。 F_v/F_m 下降与 PS II 捕光天线的非光化学淬灭增加、光化学淬灭下降或 PS II 反应中心的光损伤有关,抑或是二者共同作用的结果(Calatayud,2003)。

植物在长期的进化过程中形成一套独特的抗氧化系统,这对植物在逆境中清除活性氧(ROS),平衡体内活性氧的积累和淬灭,抑制膜脂氧化的进程发挥着重要作用(阮亚男等,2009)。因此,抗氧化酶活性的高低能够有效地反映植物抵抗氧化胁迫的能力(李响等,2009)。超氧化物歧化酶(SOD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)都是抗氧化酶系统中的重要保护酶。目前普遍认为,植物抗氧化酶活性对 O_3 胁迫响应主要呈现先升后降的变化规律。如张巍巍(2007)在研究银杏(*Ginkgo biloba*)和油松(*Pinus tabulaeformis*)中发现,80 nmol · mol⁻¹ 臭氧处理 30 d 时,抗氧化酶活性显著上升,当处理 90 d 时显著下降;但也有研究发现银中杨(*Populus alba* × *P. berolinensis*)在 160 nmol · mol⁻¹ O_3 处理 20 d 后抗氧化酶活性显著下降(付伟等,2014);蒙古栎(*Quercus mongolica*)在 80 nmol · mol⁻¹ O_3 处理 105 d 后抗氧化酶活性显著下降(颜坤等,2010)。在本试验中,160 nmol · mol⁻¹ O_3 处理 20 d 后梓树叶片的 SOD 和 APX 活性均呈现下降趋势,说明如此高的臭氧浓度超过梓树本身抗氧化系统的抵御能力,

由此可见,植物的抗氧化能力除了与树种有关,主要还与臭氧胁迫的时间和浓度有关。

本试验中还以 OTC 外对照(AA)作为参考,试验结果表明,在水、肥等管理一致条件下,20 d 后,OA 较 AA 叶片生物量、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)、PS II 最大荧光化学量子效率(F_v/F_m)、PS II 电子传递量子产率(Φ_{PSII})均显著下降,超氧化物歧化酶(SOD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性均有所升高。由此可见,模拟环境对植株生长有较大的影响,因此,在模拟试验中,在模拟环境设备的不断完善的情况下,增加 AA 对照作为参考具有校正模拟结果的作用。

4 结 论

臭氧胁迫下,梓树生长受阻,且 OTC 实验环境也对梓树的生长有抑制效果。随着处理时间延长,梓树叶片在非气孔限制因素下,光合系统受损,净光合速率(P_n)下降,气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)上升;PS II 最大光化学量子效率(F_v/F_m)和 PS II 电子传递量子产率(Φ_{PSII})下降;抗氧化系统未能做出积极响应,超氧化物歧化酶(SOD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性下降。

参考文献

- 陈 展,王效科,冯兆忠,等. 2007. 臭氧对生态系统地下过程的影响. 生态学杂志, **26**(1): 121-125.
- 陈建明,俞晓平,程家安. 2006. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用. 浙江农业学报, **18**(1): 51-55.
- 付 伟,高江艳,徐 胜,等. 2014. 高浓度臭氧对城市白桦和银中杨光合作用的影响. 生态学杂志, **33**(12): 3184-3190.
- 何丹丹. 2013. 73 种园林树木抗旱性的研究(硕士学位论文). 长春:吉林农业大学.
- 胡丁猛. 2005. 11 个园林绿化树种对 SO_2 胁迫反应特性的研究(硕士学位论文). 泰安:山东农业大学.
- 李 梅,徐 胜,张恒庆,等. 2014. 高浓度 O_3 对水蜡叶表皮气孔及其叶组织结构特征的影响. 生态学杂志, **33**(1): 53-58.
- 李 响,何兴元,陈 玮,等. 2009. O_3 与 CO_2 浓度倍增对油松针叶抗氧化酶活性的影响. 生态学杂志, **28**(11): 2220-2226.
- 列淦文,叶龙华,薛 立. 2014. 臭氧胁迫对植物主要生理功能的影响. 生态学报, **34**(2): 294-306.
- 刘仁奎,曹玉忠. 2013. 梓树冬季持续低温能力的调查与分析. 吉林林业科技, **42**(6): 10-12.
- 欧英娟. 2014. O_3/CO_2 浓度升高对两种城市绿化植物光合特性及生长发育的影响(硕士学位论文). 长沙:湖南农

- 业大学.
- 阮亚男, 何兴元, 陈 玮, 等. 2009. 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*, **20**(5): 1032–1037.
- 沈凡卉, 王体健, 沈 毅, 等. 2011. 中国近 30a 臭氧气候场特征. *大气科学学报*, **34**(3): 288–296.
- 王金欢, 耿庆伟, 邢 浩, 等. 2016. 遮阴对臭氧胁迫下‘赤霞珠’葡萄叶片光合功能及活性氧代谢的影响. *果树学报*, **33**(7): 823–831.
- 徐 胜, 何兴元, 陈 玮, 等. 2009. 高浓度 O₃ 对树木生理生态的影响. *生态学报*, **29**(1): 368–377.
- 辛 月, 高 峰, 冯兆忠. 2016. 不同基因型杨树的光合特征与臭氧剂量的响应关系. *环境科学*, **37**(6): 2359–2367.
- 颜 坤, 陈 玮, 张国友, 等. 2010. 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*, **21**(3): 557–562.
- 杨连新, 王余龙, 石广跃, 等. 2008. 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*, **19**(4): 901–910.
- 张国友, 何兴元, 唐 玲, 等. 2009. 高浓度臭氧对蒙古栎叶片酚类物质含量和总抗氧化能力的影响. *应用生态学报*, **20**(3): 725–728.
- 张红星, 孙 旭, 姚余辉, 等. 2014. 北京夏季地表臭氧污染分布特征及其对植物的伤害效应. *生态学报*, **34**(16): 4756–4765.
- 张守仁, 高荣孚. 2000. 光胁迫下杂种杨无性系光合生理生态特性的研究. *植物生态学报*, **24**(5): 315–323.
- 张巍巍, 赵天宏, 王美玉, 等. 2007. 臭氧浓度升高对银杏光合作用的影响. *生态学杂志*, **26**(5): 645–649.
- 张巍巍. 2007. 臭氧浓度升高对银杏与油松活性氧及抗氧化系统的影响(硕士学位论文). 沈阳: 沈阳农业大学.
- 赵 诣, 徐 胜, 何兴元, 等. 2014. 三种冷季型草坪草对高浓度 O₃ 的生理响应. *生态学杂志*, **33**(12): 3203–3208.
- 郑有飞, 胡会芳, 吴荣军, 等. 2013. 地表太阳辐射减弱和臭氧浓度增加对冬小麦生长和产量的影响. *生态学报*, **33**(2): 532–541.
- 朱国飞, 姜卫兵, 翁忙玲, 等. 2010. 梓树的文化内涵及其在园林绿化中的应用. *中国农学通报*, **26**(15): 301–305.
- Calatayud A. 2003. Effects of 2-month ozone exposure in spinach leaves on photosynthesis, antioxidant systems and lipid peroxidation. *Plant Physiology and Biochemistry*, **41**: 839–845.
- Carriero G, Brunetti C, Fares S, *et al.* 2016. BVOC responses to realistic nitrogen fertilization and ozone exposure in silver birch. *Environmental Pollution*, **213**: 988–995.
- Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, **33**: 317–345.
- Feng ZZ, Hu EZ, Wang XK, *et al.* 2015. Ground-level O₃ pollution and its impacts on food crops in China: A review. *Environmental Pollution*, **199**: 42–48.
- Inclan R, Gimeno B, Penulas J, *et al.* 2011. Carbonisotope composition, macronutrient concentrations, and carboxylating enzymes in relation to the growth of *Pinus halepensis* Mill. when subject to ozone stress. *Water, Air, & Soil Pollution*, **214**: 587–598.
- Krivosheeva A, Tao DL, Ottander C, *et al.* 1996. Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis in Scots pine. *Planta*, **200**: 296–305.
- Li L, Manning WJ, Tong L, *et al.* 2015. Chronic drought stress reduced but not protected Shantung maple (*Acer truncatum* Bunge) from adverse effects of ozone (O₃) on growth and physiology in the suburb of Beijing, China. *Environmental Pollution*, **201**: 34–41.
- Matyssek R, Kozovits AR, Schnizler JP, *et al.* 2014. Forest trees under air Pollution as a factor of climate change// Tausz M, Grulke N, eds. *Trees in a Changing Environment*. Netherlands: Springer, **9**: 117–163.
- Novak K, Schaub M, Fuhrer J, *et al.* 2008. Ozone effects on visible foliar injury and growth of *Fagus sylvatica* and *Viburnum lantana* seedlings grown in monoculture or in mixture. *Environmental and Experimental Botany*, **62**: 212–220.
- Padu E, Kollist H, Tulva I, *et al.* 2005. Components of apoplastic ascorbate use in *Betula pendula* leaves exposed to CO₂ and O₃ enrichment. *New Phytologist*, **165**: 131–142.
- Wang H, Zhou WQ, Wang XK, *et al.* 2012. Ozone uptake by adult urban trees based on sap flow measurement. *Environmental Pollution*, **162**: 275–286.
- Wittig VE, Ainsworth EA, Naidu SL, *et al.* 2009. Quantifying the impact of current and future tropospheric ozone on tree biomass, growth, physiology and biochemistry: A quantitative meta-analysis. *Global Change Biology*, **15**: 396–424.
- Xu S, He XY, Chen W, *et al.* 2015. Differential sensitivity of four urban tree species to elevated O₃. *Urban Forest and Urban Greening*, **14**: 1166–1173.
- Zheng YH, Cheng D, Simmons M. 2014. Ozone pollution effects on gas exchange, growth and biomass yield of salinity-treated winter wheat cultivars. *Science of the Total Environment*, **499**: 18–26.

作者简介 熊冬兰,女,1990年生,硕士研究生,主要从事植物逆境生理生态研究。E-mail: xiongdonglan1990@126.com
责任编辑 魏中青