

DOI: 10.5846/stxb202006101512

杨吉兰, 徐胜, 马长乐, 韩志松, 李夺, 李岩, 王楠, 王义婧, 何兴元. 高浓度臭氧胁迫两种园林观赏草的逆境生理特征比较. 生态学报, 2021, 41(19): 7763-7773.

Yang J L, Xu S, Ma C L, Han Z S, Li D, Li Y, Wang N, Wang Y J, He X Y. Comparison of physiological characteristics of two ornamental grass species under elevated ozone concentrations. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(19): 7763-7773.

高浓度臭氧胁迫两种园林观赏草的逆境生理特征比较

杨吉兰^{1,2}, 徐胜^{2,*}, 马长乐^{1,5}, 韩志松³, 李夺⁶, 李岩⁴, 王楠², 王义婧², 何兴元^{2,4}

1 西南林业大学园林园艺学院, 昆明 650224

2 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016

3 辽宁省农业科学院沙地治理与利用研究所, 阜新 123099

4 中国科学院沈阳树木园, 沈阳 110016

5 国家林业局西南风景园林工程技术研究中心, 昆明 650224

6 北京绿京华生态园林股份有限公司, 北京 102209

摘要:以两种常见园林观赏草:白穗狼尾草(*Pennisetum alopecuroides* 'White')和拂子茅(*Calamagrostis epigeios*)作为试验材料,利用开顶箱(OTCs)模拟法,研究了不同高浓度臭氧(O_3 , EO):80 nmol/mol(EO-80)、120 nmol/mol(EO-120)和160 nmol/mol(EO-160)下两种观赏草叶片逆境生理特征的变化规律。结果表明:(1)短期(7 d)内随 O_3 浓度增加,白穗狼尾草叶绿素和类胡萝卜素含量较对照呈下降趋势,拂子茅较对照无显著变化。(2)在EO-120、EO-160下处理7 d时,两种观赏草叶片的净光合速率(P_n)和气孔导度(g_s)较对照显著下降,且白穗狼尾草下降的幅度均大于拂子茅。(3)不同高浓度 O_3 胁迫下,两种观赏草叶片丙二醛(MDA)含量较对照均有所升高,其中在EO-160下处理21 d时白穗狼尾草和拂子茅叶片MDA含量分别增加30.2%($P<0.05$)和13.5%($P>0.05$),表明在EO-160浓度胁迫下白穗狼尾草受到的膜脂过氧化伤害大于拂子茅。(4)在EO-120和EO-160下处理21 d时,白穗狼尾草叶片可溶性蛋白含量较对照分别显著下降24.2%和43.1%,而拂子茅较对照分别下降19.0%和22.9%($P<0.05$)。(5)与对照组相比,高浓度 O_3 下两种观赏草叶片的过氧化物酶(POD)活性随胁迫时间延长呈下降趋势,超氧化物歧化酶(SOD)活性呈先升后降。(6)综合以上生理特征比较及主成分分析表明,拂子茅比白穗狼尾草更耐 O_3 ,前者在 O_3 高污染地区可能会有更高的应用价值。

关键词:臭氧胁迫; 观赏草; 光合作用; 生理特性; 主成分分析

Comparison of physiological characteristics of two ornamental grass species under elevated ozone concentrations

YANG Jilan^{1,2}, XU Sheng^{2,*}, MA Changle^{1,5}, HAN Zhisong³, LI Duo⁶, LI Yan⁴, WANG Nan², WANG Yijing², HE Xingyuan^{2,4}

1 School of Landscape Architecture and Horticulture Science, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

2 CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Shenyang 110016, China

3 Institute of Sand Land Management and Utilization, Liaoning Academy of Agricultural Science, Fuxin 123099, China

4 Shenyang Arboretum, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

5 Southwest Research Center of Engineering Technology for Landscape Architecture (State Forestry Administration), Kunming 650224, China

6 Beijing Green Jinhua Ecological Landscape Co., Ltd, Beijing 102209, China

基金项目:国家自然科学基金项目(32071597,41675153,31270518,31170573)

收稿日期:2020-06-10; **网络出版日期:**2021-06-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shengxu703@126.com

Abstract: With the development of urbanization, ozone (O_3) pollution is becoming more and more concerned in the world including China in recent years. Ornamental grass species play an important role in urban greening and landscape design for urban ecological construction. However, little information is known about the response characteristics of ornamental grass species to O_3 pollution. An experiment was conducted to study the changes of the physiological characteristics in leaves of two common landscape ornamental grass species: *Pennisetum alopecuroides* 'White' and *Calamagrostis epigeios* exposed to the different concentrations of elevated O_3 (EO): 80 nmol/mol (EO-80), 120 nmol/mol (EO-120) and 160 nmol/mol (EO-160) in open top chambers (OTCs). The results showed that: (1) during the short term (7 d), with the increase of O_3 concentrations, the contents of chlorophyll and carotenoids in leaves of *P. alopecuroides* 'White' showed a decreasing trend compared with the control group, and there was no significant change for *C. epigeios*. (2) Net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (g_s) of the two ornamental grass species leaves decreased significantly under EO-120 and EO-160 for 7 d, compared to the control. In addition, the decreasing degrees of these photosynthetic parameters in leaves of *P. alopecuroides* 'White' were larger than those of *C. epigeios*. (3) Under elevated O_3 concentrations, malondialdehyde (MDA) content in leaves of the two ornamental grass species showed an increasing trend compared with that under the control. When treated with EO-160 for 21 d, MDA content increased by 30.2% in the leaves of *P. alopecuroides* 'White' ($P < 0.05$), and 13.5% in leaves of *C. epigeios* ($P > 0.05$), which indicated that *P. alopecuroides* 'White' suffered from a higher injury of membrane lipid peroxidation than *C. epigeios* under EO-160. (4) When treated with EO-120 and EO-160 for 21 d, soluble protein content in leaves of *P. alopecuroides* 'White' decreased significantly by 24.2% and 43.1% compared with the control, respectively; and decreased significantly in leaves of *C. epigeios* by 19.03% and 22.9%, respectively ($P < 0.05$). (5) Peroxidase (POD) activity in leaves of the two ornamental grass species decreased with the increase of O_3 concentrations, and the activity of superoxide dismutase (SOD) first increased and then decreased. (6) Based on the comparison of physiological characteristics and the analysis of principal components, we found that that *C. epigeios* was more tolerant to O_3 than *P. alopecuroides* 'White', and the former could show higher value of application than the latter, especially in O_3 -polluted urban areas.

Key Words: O_3 stress; ornamental grass; photosynthesis; physiological characteristics; principal component analysis

臭氧(O_3)是地球大气成分中的一种微量气体,其主要集中在平流层,对流层中的含量仅占整个大气层 O_3 总量的10%左右^[1]。然而,近年来的经济快速发展和工业能源大量消耗引起臭氧前体物(NO_x 、VOCs)的排放量增加,这使得对流层臭氧浓度不断升高。在我国很多地区 O_3 浓度已成显著增加趋势,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^[2-3]。2019年《中国环境公告》显示,全国338个地级及以上城市的 O_3 日最大小时平均第90百分位浓度已达到了69 nmol/mol^[4],超过了 O_3 对植物造成影响的临界值^[5]。因此,城市近地表 O_3 浓度升高会对城市绿地及园林植物的生长及发育产生潜在风险或胁迫^[6-7]。

研究表明, O_3 浓度过高一方面会引起植物气孔关闭,限制 CO_2 进入植物叶片^[8],降低叶绿素含量,进而引起净光合速率下降^[9];另一方面, O_3 的强氧化作用,可引起植物体内代谢紊乱及伤害症状,增加细胞膜透性,导致大量的活性氧积累,引起细胞膜脂过氧化反应^[10]。

近年来,国内外学者在 O_3 对农作物、树木及草坪草生理生态的影响方面做了大量研究^[11-15],但在高浓度 O_3 对观赏草的影响方面鲜有研究和报道。观赏草是一类色彩丰富、形态美丽、主要观赏茎秆和叶丛的草本植物的统称,以禾本科为主,其次是莎草科^[16]。观赏草作为当前新兴的一类园林景观设计新材料,花序独特,易栽培,病虫害少,抗逆性强,适于粗放管理等特点,在各种园林生态景观配置中具有较高的观赏性和实用性^[17-19]。白穗狼尾草(*Pennisetum alopecuroides* 'White')和拂子茅(*Calamagrostis epigeios*)为多年生禾本科草本植物,因二者形态优美,根系发达,株丛分枝能力强,常常被作为景观草在园林绿化、生态修复治理等方面被大量应用。因此,本实验采用开顶式气室模拟 O_3 浓度升高,通过气体熏蒸,研究不同高浓度 O_3 处理下这两种观赏草叶片的逆境生理特征,分析和比较二者的耐 O_3 能力,为 O_3 污染下这类植物的引种栽培及其在园林生态景观中的应用等方面提供技术指导及科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区概况与试验设计

试验地位于沈阳城区商业文化中心中国科学院沈阳应用生态研究所树木园内(123°26'E,41°46'N),地势平坦,土层深厚肥沃,属温带半湿润大陆性季风气候,四季分明,雨热同季。试验主要设备为正八边形开顶箱(OTC,北京前景惠邦控制技术有限公司设计)以及与之配套的通气、通风设备,OTC 内设有 O₃ 发生器(XH-2000,国产)、O₃ 传感器(S-905,新西兰)、温湿度传感器及数据分析与自动控制系统(CR-800, Campbell Scientific Inc., 美国,北京华益瑞科技有限公司进口代理)。实验设置一个对照组(CK),自然 O₃ 浓度约 40 nmol/mol;三个高 O₃ 浓度(EO)梯度组:80 nmol/mol(EO-80)、120 nmol/mol(EO-120)和 160 nmol/mol(EO-160)。

试验选取白穗狼尾草和拂子茅作为研究对象,该试验材料由北京绿京华生态园林股份有限公司提供,采用上口口径 28 cm,高 30 cm 的聚乙烯塑料盆进行种植,于 2019 年 5 月开始进行室外缓苗,8 月 5 日挑选长势均匀一致的盆栽白穗狼尾草和拂子茅各 24 盆,随机分为 4 组,每组 6 盆,分别放入 CK、EO-80、EO-120 和 EO-160 的开顶箱内进行熏蒸。从 8 月 5 日开始,每天 09:00—17:00 往开顶箱中通气(阴雨天等恶劣天气停止熏蒸),在试验期间各开顶箱每日 8 小时平均 O₃ 浓度,如图 1 所示。整个处理期 OTCs 内管理方法一致,水肥等条件控制一致。试验于实际熏蒸的第 7 天(8 月 22 日)、14 天(8 月 31 日)、21 天(9 月 11 日)测定叶片的光合气体交换参数及各项生理指标。

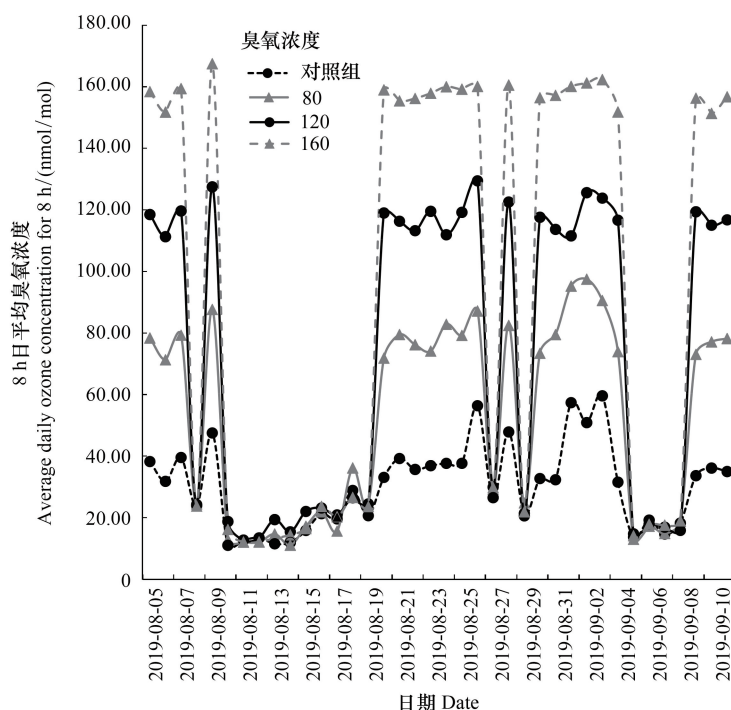


图 1 试验期间不同处理下开顶箱内每日 8 h 臭氧浓度均值

Fig.1 Average daily ozone concentration of 8 hours in open top chambers under different treatments during the experiment

1.2 观测指标及方法

1.2.1 光合气体交换参数的测定

于实际熏蒸的第 7、14、21 天分别测定叶片的光合气体交换参数,选择晴朗天气的 09:00—12:00 测定。选取无叶片遮挡,挑选健康无病虫害、大小均匀、叶色一致的,顶端向下第 3—5 个成熟叶片的中段部分,采用

LI-6400 便携式光合测定仪(固定红蓝光源,设定光合有效辐射 $PAR = 1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)测定净光合速率 P_n 和气孔导度 g_s 。每个处理的光合气体交换参数指标测定 3 个叶片,每片叶子计测 10 次。

1.2.2 生理指标的测定

光合色素含量采用乙醇混合液法^[20];丙二醛(MDA)含量:采用硫代巴比妥酸(TBA)法^[20];可溶性蛋白含量:采取考马斯亮蓝染色法^[20];超氧化物歧化酶(SOD)活性:采用氮蓝四唑法^[21];POD 活性:采用愈创木酚比色法^[22]。不同处理下,各生理指标进行 3 次重复。

1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 统计处理数据、计算平均值和标准差,结合 SPSS 22.0 软件,运用单因素方差分析(one-way ANOVA)的 Duncan 多重比较法,分别对同一时间不同浓度 O_3 处理的各项生理指标进行分析,比较各指标的处理与对照间差异显著性(显著性水平设为 0.05),运用重复测量分析时间与 O_3 浓度之间对各指标的交互作用,使用 Origin 9.1 软件制图。计算各指标的变化率 = (处理值 - 对照值) / 对照值,对变化率进行主成分分析^[23],比较植物的耐 O_3 性。

2 结果与分析

2.1 高浓度 O_3 胁迫下两种园林观赏草叶片光合色素含量变化

如图 2 所示,处理 7 d、14 d 时,白穗狼尾草叶片叶绿素总量在 EO-120 和 EO-160 熏蒸下较 CK 呈显著下

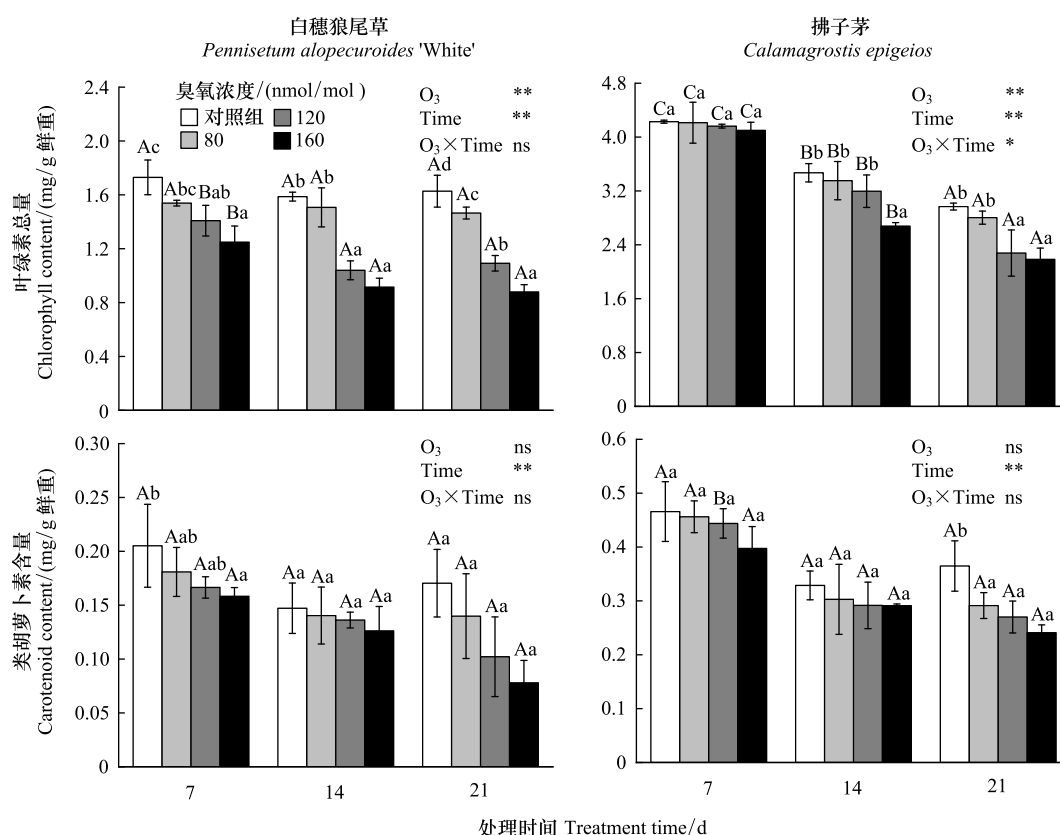


图 2 O_3 浓度升高对白穗狼尾草和拂子茅叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

Fig.2 Effects of elevated O_3 concentrations on the contents of chlorophyll and carotenoid in leaves of *P. alopecuroides* 'White' and *C. epigeios*

柱状图上不同小写字母表示同一处理时间不同 O_3 浓度处理之间差异显著,不同大写字母表示同一 O_3 浓度处理不同处理时间之间差异显著 ($P < 0.05$); * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

降趋势;处理 21 d 时,在 EO-80、EO-120 和 EO-160 下较 CK 均下降显著,其中 EO-160 下降幅度为 46%,达到最大($P<0.05$)。与 CK 相比,处理 14 d 时 EO-160 下拂子茅叶片叶绿素总量显著下降 22.8% ($P<0.05$);处理 21 d 时,EO-120 和 EO-160 熏蒸使得叶绿素含量分别较 CK 显著下降 23.3% 和 26.4% ($P<0.05$)。白穗狼尾草叶片类胡萝卜素含量随 O_3 浓度升高,与 CK 相比呈下降趋势,在处理 7 d 时 EO-160 熏蒸显著下降了 22.9% ($P<0.05$),但在处理 14 d,21 d 时变化不显著。拂子茅叶片类胡萝卜素含量在处理 21 d 时,与 CK 相比,EO-80、EO-120 和 EO-160 熏蒸下分别显著下降 20.1%、26.0% 和 33.9% ($P<0.05$)。 O_3 和处理时间单独对两种观赏草叶绿素总量的影响存在极显著差异 ($P<0.01$),二者交互仅对拂子茅叶绿素总量的下降影响显著 ($P<0.05$)。

2.2 高浓度 O_3 胁迫下两种园林观赏草叶片光合气体交换参数变化

不同浓度的 O_3 熏蒸均使得两种观赏草叶片 P_n 和 g_s 较 CK 呈下降趋势,这表明 O_3 胁迫抑制了两种植物的光合作用。如图 3 所示,与 CK 相比,处理 7 d、14 d 和 21 d 时,EO-80、EO-120 和 EO-160 熏蒸下白穗狼尾草叶片 P_n 均呈显著下降趋势,其中在 EO-160 处下降幅度分别达到最大,为 84.4%、50.3% 和 61.3% ($P<0.05$)。拂子茅叶片 P_n 在处理 7 d、14 d 时,EO-120 和 EO-160 熏蒸下较 CK 均呈显著下降趋势;处理 21 d 时,EO-160 下 P_n 较 CK 显著下降 43.0% ($P<0.05$)。白穗狼尾草叶片 g_s 在处理 7 d、14 d 时,与 CK 相比,EO-120 和 EO-160 熏蒸下 g_s 呈显著下降趋势;处理 21 d 时,EO-160 下降 27.3% ($P<0.05$)。拂子茅叶片 g_s 在处理 7 d 时,EO-120 和 EO-160 下较 CK 分别显著下降 57.0% 和 59.1% ($P<0.05$);处理 14 d 时, g_s 较 CK 分别显著下降 32.8% 和 41.8% ($P<0.05$);处理 21 d 时,EO-160 下 g_s 显著下降 28.2% ($P<0.05$)。 O_3 、时间及二者交互对白穗狼尾草和拂子茅叶片 P_n 和 g_s 均存在极显著影响 ($P<0.01$)。

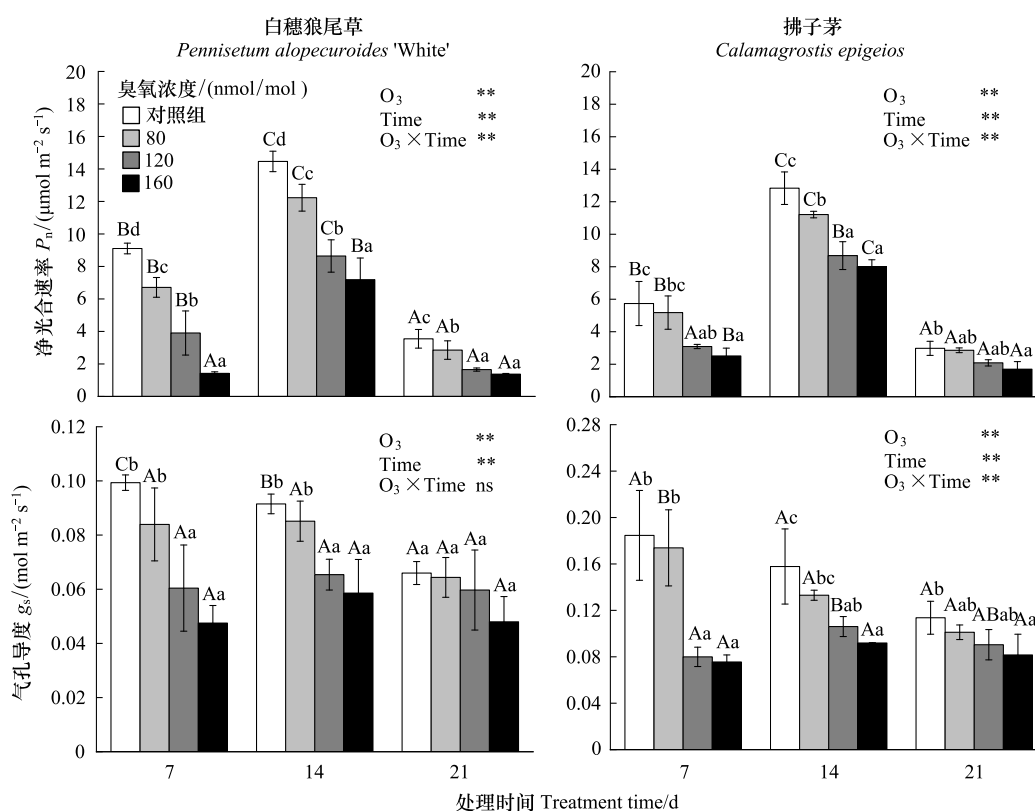


图 3 O_3 浓度升高对白穗狼尾草和拂子茅叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(g_s)的影响

Fig.3 Effects of elevated O_3 concentrations on net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (g_s) in leaves of *P. alopecuroides* 'White' and *C. epigeios*

2.3 高浓度 O₃ 胁迫下两种园林观赏草叶片 MDA 含量变化

如图 4 所示,与 CK 相比,在 EO-160 处理 7 d、14 d 和 21 d 时,白穗狼尾草叶片 MDA 含量分别显著上升 72.7%、129.9% 和 30.2% ($P < 0.05$)。高浓度 O₃ 胁迫对白穗狼尾草产生严重的氧化伤害,并随处理时间延长,膜脂过氧化程度增强。在整个试验期间,不同浓度 O₃ 熏蒸下,拂子茅叶片 MDA 含量与 CK 相比呈上升趋势,但无显著差异 ($P > 0.05$),说明拂子茅对 O₃ 胁迫有一定的抗性。

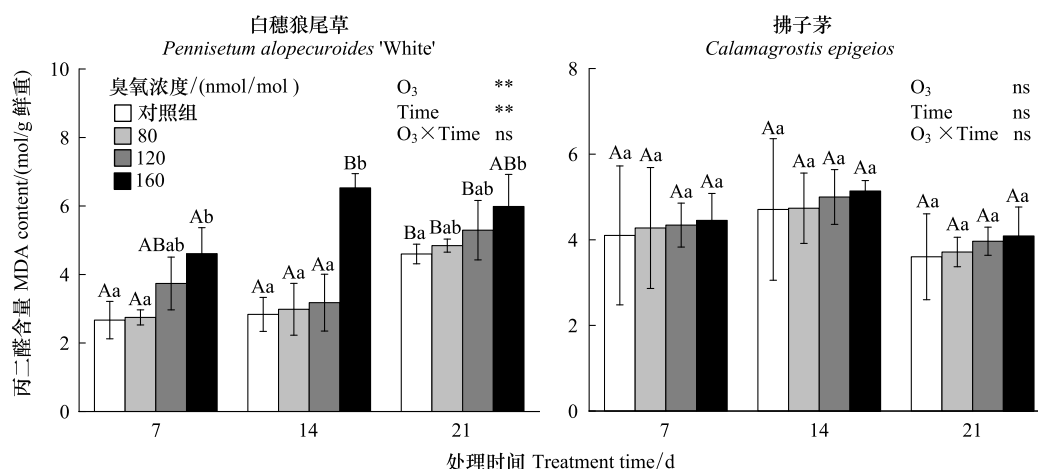


图 4 O₃ 浓度升高对白穗狼尾草和拂子茅叶片丙二醛 (MDA) 含量的影响

Fig.4 Effects of elevated O₃ concentrations on malondialdehyde (MDA) content in leaves of *P. alopecuroides* 'White' and *C. epigeios*

2.4 高浓度 O₃ 胁迫下两种园林观赏草叶片可溶性蛋白含量变化

如图 5 所示,处理 7 d、14 d 时,在 EO-160 下白穗狼尾草叶片可溶性蛋白含量较 CK 分别显著下降 12.5% 和 28.1%;处理 21 d 时,在 EO-120 和 EO-160 下分别较 CK 显著下降 24.2% 和 43.1%。拂子茅在处理 14 d 时,EO-120 和 EO-160 下叶片可溶性蛋白含量分别较 CK 显著下降 9.8% 和 11.9%;处理 21 d 时,在 EO-80、EO-120 和 EO-160 下分别较 CK 显著下降 12.0%、19.0% 和 22.9%。在 O₃ 浓度与时间交互作用下,前者对白穗狼尾草叶片的可溶性蛋白产生极显著影响 ($P < 0.01$); O₃ 单独处理对拂子茅叶片的可溶性蛋白产生显著影响 ($P < 0.05$)。

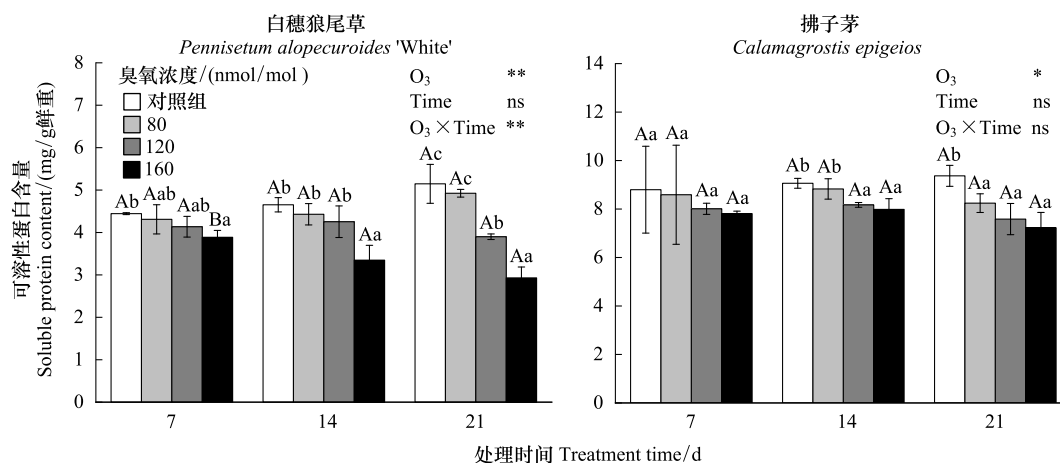


图 5 O₃ 浓度升高对白穗狼尾草和拂子茅叶片可溶性蛋白含量的影响

Fig.5 Effects of elevated O₃ concentrations on soluble protein content in leaves of *P. alopecuroides* 'White' and *C. epigeios*

2.5 高浓度 O_3 胁迫下两种园林观赏草叶片保护酶活性变化

由图 6 可知,两种观赏草叶片 SOD 活性随处理时间延长和 O_3 浓度增加,均呈先升后降趋势,POD 活性呈下降趋势。在处理 7 d 和 14 d 时,EO-160 熏蒸下白穗狼尾草叶片的 SOD 活性较 CK 显著上升了 41.5% 和 50.4% ($P < 0.05$);处理 21 d 时,EO-120 和 EO-160 熏蒸下 SOD 活性较 CK 分别显著下降 21.6% 和 33.9% ($P < 0.05$)。拂子茅在处理 7 d 时,EO-120 和 EO-160 熏蒸使得该草叶片 SOD 活性较 CK 显著上升 117.8% 和 142.6% ($P < 0.05$);处理 21 d 时,EO-160 熏蒸下叶片 SOD 活性较 CK 显著下降 23.8% ($P < 0.05$)。白穗狼尾草在 EO-160 熏蒸处理 7、14、21 d 时,叶片 POD 活性较 CK 显著下降 28.4%、63.5% 和 58.9% ($P < 0.05$)。拂子茅叶片 POD 活性在处理 14 d 时,EO-80、EO-120 和 EO-160 下分别较 CK 显著下降 24.2%、25.5% 和 35.7% ($P < 0.05$);处理 21 d 时,POD 活性较 CK 在 EO-80、EO-120 和 EO-160 下分别显著下降 19.5%、32.3% 和 35.3% ($P < 0.05$)。 O_3 、时间及二者交互作用对两种观赏草叶片 SOD 和 POD 活性均产生了显著影响 ($P < 0.05$)。

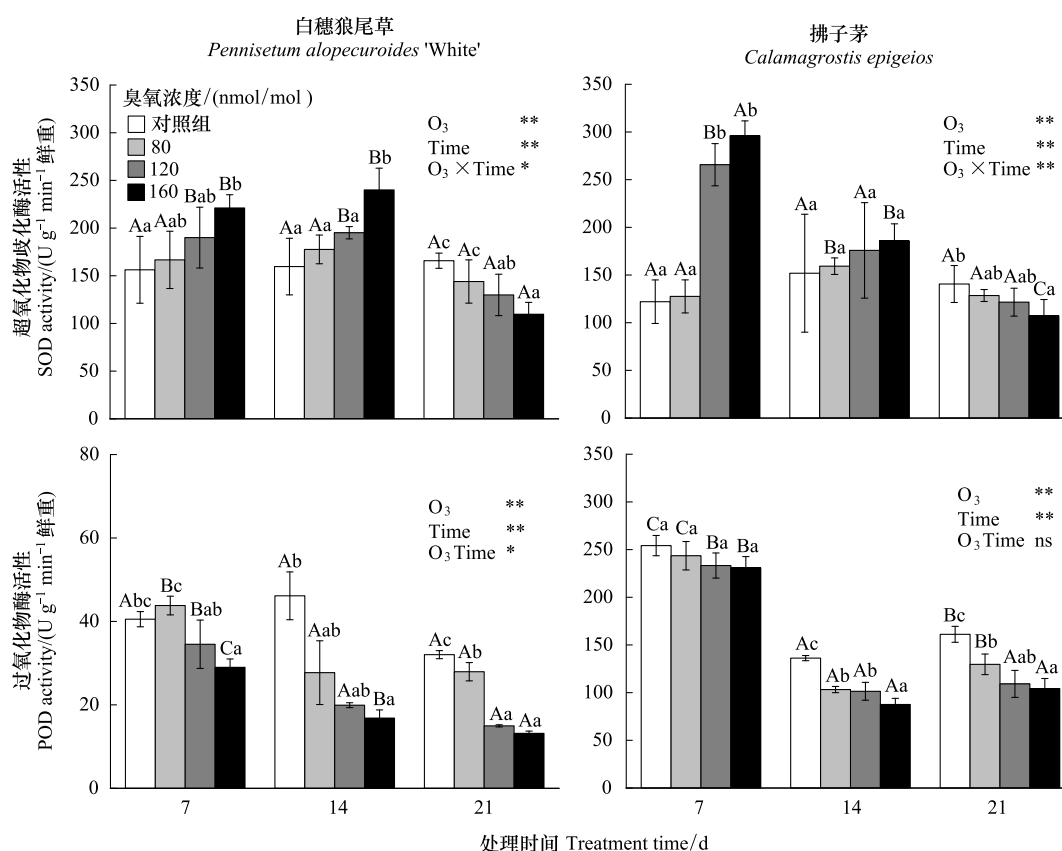


图 6 O_3 浓度升高对白穗狼尾草和拂子茅叶片超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性的影响

Fig.6 Effects of elevated O_3 concentrations on superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) activities in leaves of *P. alopecuroides* 'White' and *C. epigeios*

2.6 两种园林观赏草对高浓度 O_3 胁迫的抗逆性综合评价

利用 SPSS 22.0 对标准数据进行主成分分析,按主成分特征值大于 1 的原则提取 2 个主成分,累积贡献率达到 78.73%,很大程度上代表了原始指标信息。由表 1 可知,主成分 1 特征向量为 3.96,贡献率为 49.44%,包括了叶绿素含量、类胡萝卜素含量、 P_n 、可溶性蛋白、POD 等指标的信息;主成分 2 特征值为 2.34,贡献率为 29.29%,包括了 g_s 和 SOD 指标的信息。根据主成分的特征向量计算出这两种观赏草的抗逆性得分,主成分综合得分越高,表明该植物对环境因子的胁迫反应表现越不敏感,即能表现出较好的抗逆性。反之,则表现敏感,抗逆性较差^[24]。如表 2 所示,白穗狼尾草在 EO-80、EO-120 和 EO-160 浓度下的得分分别为 0.92、-1.06

和-2.55,拂子茅在 EO-80、EO-120 和 EO-160 浓度下的得分分别为 1.15、1.05 和 0.49,在各浓度处理下两种观赏草的综合得分拂子茅大于白穗狼尾草,表明拂子茅耐 O₃胁迫的能力强于白穗狼尾草。

表 1 O₃胁迫下两种观赏草逆境生理指标的特征向量

Table 1 The eigenvalue of physiological indexes of two ornamental grass species under ozone stress

指标 Indexs	特征向量 Eigenvalue	
	主成分 1 Component one	主成分 2 Component two
特征值 Characteristic values/ λ	3.96	2.34
贡献率 Contribution/%	49.44	29.29
累积贡献率 Cumulative contribution/%	49.44	78.73
叶绿素含量 Chlorophyll content	0.76	0.35
类胡萝卜素含量 Carotenoid content	0.94	0.12
净光合速率 Net photosynthetic rate	0.72	-0.57
气孔导度 Stomatal conductance	0.26	-0.91
丙二醛含量 Malondialdehyde content	-0.65	0.35
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	0.91	0.15
超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase activity	0.20	0.93
过氧化物酶活性 Peroxidase activity	0.79	0.22

表 2 两种园林观赏草对 O₃胁迫的抗性综合评价

Table 2 Comprehensive evaluation on the resistance of two ornamental grass species to ozone stress

植物名称 Species	EO-80		EO-120		EO-160	
	得分 Scores	排序 Rank	得分 Scores	排序 Rank	得分 Scores	排序 Rank
白穗狼尾草 <i>Pennisetum alopecuroides</i> 'White'	0.92	2	-1.06	2	-2.55	2
拂子茅 <i>Calamagrostis epigeios</i>	1.15	1	1.05	1	0.49	1

CK:对照组 (Control group); EO-80:臭氧浓度为 80 nmol/mol (The ozone concentration is about 80 nmol/mol); EO-120:臭氧浓度为 120 nmol/mol (The ozone concentration is about 120 nmol/mol); EO-160:臭氧浓度为 160 nmol/mol (The ozone concentration is about 160 nmol/mol)

3 讨论

3.1 高浓度 O₃胁迫对两种园林观赏草叶片光合特征的影响

叶绿体色素是植物光合作用的关键物质和有机营养的基础,其中叶绿素和类胡萝卜素是重要的光合色素,光合色素含量下降意味着叶片光合能力降低^[25-26]。一般来说,高浓度 O₃胁迫会对植物的光合色素含量产生负面影响^[27]。在本研究中,两种观赏草叶片的类胡萝卜素含量随着 O₃浓度的升高均没有明显的变化,这与类胡萝卜素在叶绿体中除了传递光合能量外,还能保护受光激发的叶绿体免受氧化作用破坏,在一定程度上保护光合膜,使光合作用在受到胁迫时仍能顺利进行等有关^[28]。在高浓度 O₃胁迫下,白穗狼尾草的叶绿素含量比拂子茅下降得快,表明白穗狼尾草对 O₃升高比较敏感,而清除活性氧 ROS 的能力较弱。植物叶片大量 ROS 的积累,对叶绿素造成氧化破坏,引起叶绿素的合成减少,降解速度加快^[29];在逆境胁迫初期,拂子茅表现出较强的抗氧化能力,能在一定程度上保护叶绿体结构不被破坏,这与陶汉成等^[30]对紫丁香叶片的研究结果相一致。

光合作用是绿色植物获取物质和能量的最基本来源,植物净光合速率是衡量植物生产力的指标之一。大量研究表明,O₃浓度升高会降低植物的净光合效率。例如 Yu 等^[31]的研究发现,在 O₃浓度为 150 nmol/mol 的胁迫下闽楠 (*Phoebe bournei*)、刨花润楠 (*Machilus pauhoi*) 和红豆杉 (*Taxus chinensis*) 的叶片 P_n 显著下降;王义婧等^[32]对美国薄荷 (*Monarda didyma*) 的研究也发现,O₃浓度在 120 nmol/mol 下处理 7 d 时,薄荷叶片 P_n 开始显著下降。本研究结果也表明,在 O₃浓度为 160 nmol/mol 的胁迫下两种观赏草叶片 P_n 显著降低。植物叶片

内的 O_3 滞留不仅引起净光合效率下降,还会诱导叶片气孔关闭及阻力增加^[33]。本研究结果表明,两种观赏草叶气孔导度随着 O_3 浓度的升高呈下降趋势。高浓度 O_3 能够刺激气孔关闭从而避免更多的 O_3 进入叶片内部,这是植物对逆境胁迫的应激响应^[34-35]。同时,气孔导度降低也使得植物体本身得不到足够的光合原料供应,Rubisco 活性受损导致叶片内部 CO_2 积累,导致光合作用减弱^[36-37]。

3.2 高浓度 O_3 胁迫对两种园林观赏草叶片氧化伤害、可溶性蛋白含量及抗氧化酶活的影响

高浓度 O_3 胁迫不仅破坏植物的光合色素,抑制光合作用,还诱发植物细胞内活性氧浓度增加而导致氧化胁迫^[38]。MDA 是植物抵抗逆境膜脂过氧化的产物,是衡量植物细胞膜脂过氧化程度大小最常用的指标^[13];本研究表明,白穗狼尾草在高浓度 O_3 处理下 MDA 含量显著增加,这与秦子晴等^[15]对醉蝶花(*Cleome spinosa*)以及 Antonella 等^[39]对石榴(*Punica granatum*)的研究结果一致。这表明长时间的高浓度 O_3 熏蒸诱发了植物叶片体内活性氧的累积,加速了其膜脂过氧化作用,导致膜结构破坏,透性增大。本研究表明,拂子茅 MDA 含量随 O_3 浓度增加呈缓慢上升趋势,但较对照组无显著变化。Xu 等^[40]的研究结果也表明高浓度 O_3 胁迫下,银杏(*Ginkgo biloba*)和华山松(*Pinus armandii*)叶的 MDA 含量较对照组均没有显著增加。MDA 含量的不显著变化表明了植物具有较强的抗氧化能力,对臭氧胁迫具有一定的耐受性。

研究表明, O_3 胁迫下大部分植物可溶性蛋白含量呈下降趋势^[28]。本研究结果与前人一致^[41],两种观赏草随 O_3 浓度的升高可溶性蛋白含量较对照均呈显著下降趋势,导致植物可溶性蛋白含量下降的原因主要分别为两方面:一是 O_3 进入植物细胞后促进了蛋白水解酶的活性,加强了原有蛋白质分解,从而使蛋白质含量下降;二是 O_3 对蛋白合成的众多酶系均有毒害和氧化作用,并且会使蛋白质合成的相关细胞器如细胞核核仁等受到损伤,抑制了新蛋白的合成^[41]。

植物体内的保护酶是共同发生作用的,单一的保护酶并不能维持细胞内活性氧代谢平衡。SOD 和 POD 是植物体内重要的保护酶,其中 SOD 是抵御活性氧攻击的第一道防线,它可以将植物体内 O_2^- 分解成 H_2O_2 ,POD 进一步将 H_2O_2 还原为 H_2O ,解除生物毒性^[42]。大多数研究表明,植物的抗氧化酶活性对 O_3 胁迫的响应主要呈现先升后降的趋势^[41,43]。本研究表明,两种观赏草叶片 SOD 活性与 POD 活性变化趋势不同,前者随 O_3 胁迫的延长呈先上后降趋势,而后者一直呈下降趋势。这说明在 O_3 胁迫初期两种观赏草体内主要启动 SOD 活性来清除植物细胞中的活性氧,保护植物免受高浓度 O_3 熏蒸引起的氧化损伤。但随着 O_3 胁迫的持续或加剧,植物细胞中 ROS 的积累超过了自身的清除能力,防御蛋白分解速率大于合成速率,致使植物叶片酶活性下降,植物氧化伤害加剧^[44],从而导致两种观赏草 SOD 呈先升后降。

3.3 两种园林观赏草对高浓度 O_3 胁迫的主成分分析

植物对逆境环境的适应程度由多个生理生化指标共同决定,由于各指标间的相关性,统计数据所反映的信息具有重叠性^[45]。主成分分析主要将多指标转化为数个主成分,其中每个主成分能够携带大部分原始变量信息,且不重复^[23]。张志伟^[46]选取相对电导率、叶片含水量、POD、MDA、可溶性糖(SS)、可溶性蛋白(SP)、游离脯氨酸(Pro)等 7 个生理指标对 5 种棕榈科苗木的抗寒性进行主成分分析,结果表明布迪椰子(*Butia capitata*)抵御低温能力最强,美丽针葵(*Phoenix roebelenii*)抵御低温能力最弱;Yan 等^[47]对苹果砧木的抗寒性选取可溶性淀粉、花青素、SS、SP、Pro、SOD、POD、MDA 等指标进行主成分分析,筛选出抗寒能力最强的砧木,综合评价后的结果与其观察结果一致。本研究中主成分综合得分显示,两种观赏草对大气 O_3 胁迫的耐受能力表现为拂子茅高于白穗狼尾草,这与试验中测定的主要生理生化指标变化规律中反映出的结果相一致,表明基于主成分分析法对叶绿素含量等 8 个指标综合评价植物抗性结果是可靠的,主成分分析可以适用于观赏草的耐 O_3 能力的综合评价。

4 结论

在不同高浓度 O_3 胁迫下,两种观赏草均受到了不同程度的影响,其生理响应特征基本一致,但也存在一定种间差异。基于生理特征比较及主成分分析表明,拂子茅的耐 O_3 能力强于白穗狼尾草,原因在于拂子茅

在臭氧胁迫初期具有较强的抗氧化能力及适应臭氧的气孔调节能力,从而减缓了 O_3 对其的氧化胁迫及伤害。因此,在臭氧高污染地区拂子茅会具有更高的应用潜力。

参考文献 (References):

- [1] Ball W T, Lasing J, Mortlock d J, Staehelin J, Haigh J d, Peter T, Tummon F, Stübi R, Stenke A, Anderson J, Bourassa A, davis S M, degenstein d, Frith S, Froidevaux L, Roth C, Sofieva V, Wang R, Wild J, Yu P F, Ziemke J R, Rozanov E V. Evidence for a continuous decline in lower stratospheric ozone offsetting ozone layer recovery. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2018, 18(2): 1379-1394.
- [2] 梁俊宁, 马启翔, 汪平, 刘杰. 陕西省西咸新区空港新城夏季臭氧与气象因子关系分析. *生态环境学报*, 2019, 28(10): 2020-2026.
- [3] Wang Y T, Zhao Y, Zhang L, Zhang J, Liu Y. Modified regional biogenic VOC emissions with actual ozone stress and integrated land cover information; a case study in Yangtze River delta, China. *Science of the Total Environment*, 2020, 727: 138703.
- [4] 中华人民共和国生态环境部. 2019 中国生态环境状况公报. (2020-05-18) [2020-06-02]. <http://www.mee.gov.cn/hjzl/sthjzk/zghjzkgb/202006/P020200602509464172096.pdf>.
- [5] Novak K, Skelly J M, Schaub M, Kräuchi N, Hug C, Landolt W, Bleuler P. Ozone air pollution and foliar injury development on native plants of Switzerland. *Environmental Pollution*, 2003, 125(1): 41-52.
- [6] Xu Y S, Feng Z Z, Shang B, dai L L, Uddling J, Tarvainen L. Mesophyll conductance limitation of photosynthesis in poplar under elevated ozone. *Science of the Total Environment*, 2019, 657: 136-145.
- [7] 欧盛菊, 魏巍, 王晓琦, 姚森, 周志博, 关攀博, 段文娇, 姚诗音. 华北地区典型重工业城市夏季近地面 O_3 污染特征及敏感性. *环境科学*, 2020, 41(7): 3085-3094.
- [8] Shang B, Feng Z Z, Li P, Yuan X Y, Xu Y S, Calatayud V. Ozone exposure- and flux- based response relationships with photosynthesis, leaf morphology and biomass in two poplar clones. *Science of the Total Environment*, 2017, 603-604: 185-195.
- [9] Li P, Calatayud V, Gao F, Uddling J, Feng Z Z. differences in ozone sensitivity among woody species are related to leaf morphology and antioxidant levels. *Tree Physiology*, 2016, 36(9): 1105-1116.
- [10] Brandão S E, Bulbovas P, Lima M E L, domingos M. Biochemical leaf traits as indicators of tolerance potential in tree species from the Brazilian Atlantic forest against oxidative environmental stressors. *Science of the Total Environment*, 2017, 575: 406-417.
- [11] Xu S, He X Y, Chen W, Su d Y, Huang Y Q. Elevated CO_2 ameliorated the adverse effect of elevated O_3 in previous-year and current-year needles of *Pinus tabulaeformis* in Urban area. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2014, 92(6): 733-737.
- [12] Pleijel H, Broberg M C, Uddling J, Mills G. Current surface ozone concentrations significantly decrease wheat growth, yield and quality. *Science of the Total Environment*, 2018, 613-614: 687-692.
- [13] Xu S, Li B, Li P, He X Y, Chen W, Yan K, Li Y, Wang Y J. Soil high Cd exacerbates the adverse impact of elevated O_3 on *Populus alba* 'Berolinensis' L. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 174: 35-42.
- [14] 方笑堃, 罗小三, 张丹, 吴礼春, 邱丹, 陈志炜, 赵朕. 臭氧污染对水稻生长、产量及矿质金属元素含量的影响. *环境科学*, 2020, 41(8): 3797-3803.
- [15] 秦子晴, 徐胜, 齐淑艳, 陈玮, 何兴元, 王义婧. 臭氧和增温对醉蝶花 (*Cleome spinosa*) 氧化伤害及抗氧化酶活的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(3): 830-837.
- [16] 武菊英. 观赏草及其在园林景观中的应用. 北京: 中国林业出版社, 2008.
- [17] 陈超, 袁小环, 杨学军, 滕文军, 武菊英. 观赏草的研究概况和园林应用. *中国农学通报*, 2015, 31(19): 135-143.
- [18] 张朝铖, 蒋倩, 吴志, 何新杰, 蒋凯, 高静雅, 李翔, 王宁. 4 种观赏草的耐阴特性研究及评价. *草业学报*, 2019, 28(7): 60-72.
- [19] Marble S C, Elmore M T, Brosnan J T. Tolerance of native and ornamental grasses to over-the-top applications of topramezone herbicide. *HortScience*, 2018, 53(6): 842-849.
- [20] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [21] Bortolin R C, Caregnato F F, divan Jr A M, Reginatto F H, Gelain d P, Moreira J C F. Effects of chronic elevated ozone concentration on the redox state and fruit yield of red pepper plant *Capsicum baccatum*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, 100: 114-121.
- [22] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [23] 范宗民, 孙军利, 赵宝龙, 刘怀锋, 于坤, 章智钧, 刘晶晶. 不同砧木‘赤霞珠’葡萄枝条抗寒性比较. *果树学报*, 2020, 37(2): 215-225.
- [24] 罗青红, 宁虎森, 何苗, 吉小敏, 雷春英. 5 种沙地灌木对于干旱胁迫的生理生态响应. *林业科学*, 2017, 53(11): 29-42.
- [25] Xin Y, Yuan X Y, Shang B, Manning W J, Yang A Z, Wang Y N, Feng Z Z. Moderate drought did not affect the effectiveness of ethylenediurea (EDU) in protecting *Populus cathayana* from ambient ozone. *Science of the Total Environment*, 2016, 569-570: 1536-1544.
- [26] 李丽, 牛俊峰, 文志, 崔健, 王效科. 干旱和臭氧浓度升高对元宝枫早生和晚生叶片色素和脱落酸含量的影响. *生态学报*, 2016, 36

- (21): 6804-6811.
- [27] Han Y J, Gharibeshghi A, Mewis I, Förster N, Beck W, Ulrichs C. Plant responses to ozone: effects of different ozone exposure durations on plant growth and biochemical quality of *Brassica campestris* L. ssp. *chinensis*. *Scientia Horticulturae*, 2020, 262: 108921.
- [28] 郭雄飞, 黎华寿, 杨宝仪, 陈红跃, 王志云. 秋枫和木棉对大气臭氧浓度升高的生理响应. *中南林业科技大学学报*, 2015, 35(2): 49-53.
- [29] 平琴, 徐胜, 李静, 何兴元, 陈玮, 黄彦青. 坪用白三叶 (*Trifolium repens*) 对高浓度臭氧的生理生态响应. *生态学杂志*, 2017, 36(5): 1234-1242.
- [30] 陶汉成, 徐胜, 付伟, 何兴元, 陈玮, 马长乐, 李岩, 吴娴. 臭氧浓度升高和干旱对紫丁香光合生理特性的影响. *江苏农业科学*, 2019, 47(11): 186-190.
- [31] Yu H, Cao J X, Chen Z, Shang H. Effects of elevated O₃ on physiological and biochemical responses in three kinds of trees native to subtropical forest in China during non-growing period. *Environmental Pollution*, 2018, 234: 716-725.
- [32] 王义婧, 李岩, 徐胜, 何兴元, 陈玮, 吴娴. 高浓度臭氧对美国薄荷 (*Monarda didyma* L.) 叶片光合及抗性生理特征的影响. *生态学杂志*, 2019, 38(3): 696-703.
- [33] 张铭, 王岩, 赵 d 宏, 武红艳, 孙铭禹, 牟琳. 臭氧浓度升高条件下秸秆还田对大豆光合荧光特性及产量的影响. *大豆科学*, 2019, 38(5): 754-761.
- [34] Ainsworth E A, Yendrek C R, Sitch S, Collins W J, Emberson L d. The effects of tropospheric ozone on net primary productivity and implications for climate change. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 637-661.
- [35] 李品, 冯兆忠, 尚博, 袁相洋, 代碌碌, 徐彦森. 6 种绿化树种的气孔特性与臭氧剂量的响应关系. *生态学报*, 2018, 38(8): 2710-2721.
- [36] 郑有飞, 胡程达, 吴荣军, 刘瑞娜, 赵泽, 张金恩. 臭氧胁迫对冬小麦光合作用、膜脂过氧化和抗氧化系统的影响. *环境科学*, 2010, 31(7): 1643-1651.
- [37] Gao F, Catalayud V, Paoletti E, Hoshika Y, Feng Z Z. Water stress mitigates the negative effects of ozone on photosynthesis and biomass in poplar plants. *Environmental Pollution*, 2017, 230: 268-279.
- [38] 赵诣, 徐胜, 何兴元, 陈玮, 李梅, 张娜, 付伟. 三种冷季型草坪草对高浓度 O₃ 的生理响应. *生态学杂志*, 2014, 33(12): 3203-3208.
- [39] Calzone A, Podda A, Lorenzini G, Maserti B E, Carrari E, deleanu E, Hoshika Y, Haworth M, Nali C, Badea O, Pellegrini E, Fares S, Paoletti E. Cross-talk between physiological and biochemical adjustments by *Punica granatum* cv. dente di cavallo mitigates the effects of salinity and ozone stress. *Science of the Total Environment*, 2019, 656: 589-597.
- [40] Xu S, He X Y, Chen W, Huang Y Q, Zhao Y, Li B. differential sensitivity of four urban tree species to elevated O₃. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2015, 14(4): 1166-1173.
- [41] 张越, 董喜光, 薛立, 陈红跃, 梁梓毅. 臭氧胁迫对山杜英幼苗生理的影响. *中南林业科技大学学报*, 2015, 35(9): 97-103.
- [42] 列淦文, 叶龙华, 薛立. 臭氧胁迫对植物主要生理功能的影响. *生态学报*, 2014, 34(2): 294-306.
- [43] Gong X J, Chen X S, Feng S Q, Sun J J, Qiu Y F, Ma L, Wang Y L. Effects of ozone stress on physiological and biochemical characteristics dwarfing rootstock M9T337. *Agricultural Science & Technology*, 2017, 18(4): 579-582, 606-606.
- [44] 高峰, 李品, 冯兆忠. 臭氧与干旱对植物复合影响的研究进展. *植物生态学报*, 2017, 41(2): 252-268.
- [45] 王艺陶, 周宇飞, 李丰先, 依兵, 白薇, 闫彤, 许文娟, 高明超, 黄瑞冬. 基于主成分和 SOM 聚类分析的高粱品种萌发期抗旱性鉴定与分类. *作物学报*, 2014, 40(1): 110-121.
- [46] 张志伟. 基于主成分分析法的 5 种棕榈科苗木抗寒性评价. *种子*, 2019, 38(12): 72-76.
- [47] Wang Y X, Hu Y, Chen B H, Zhu Y F, dawuda M M, Svetla S. Physiological mechanisms of resistance to cold stress associated with 10 elite apple rootstocks. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(4): 857-866.