



主持人: 任明迅

臭氧胁迫对两种榕树幼苗 BVOCs 释放的短期影响

姬建波^{1,2}, 何 禾^{1,2}, 宋晓伟^{1,2}, 谢晓蓉^{1,2}, 杨宗德³

(1. 海南大学 生态与环境学院, 海口 570228; 2. 海南大学 环南海陆域生物多样性研究中心, 海口 570228;
3. 海南省霸王岭林业局, 海南 昌江 572722)

摘要: 为探究短期臭氧胁迫对植物源挥发性有机物(BVOCs)释放的影响,以一年生黄葛树(*Ficus virens*)和雅榕(*Ficus concinna*)幼苗为对象,通过开顶式气室(OTC)进行3种处理:对照组(常规大气O₃浓度)、低浓度组(常规大气O₃浓度加40 nmol·mol⁻¹)和高浓度组(常规大气O₃浓度加80 nmol·mol⁻¹)。运用热脱附与气质联用技术对榕树幼苗释放的BVOC进行分离鉴定,并使用单因素方差分析和Pearson相关系数等进行数据统计与分析。结果表明:除低浓度O₃对两种榕树幼苗地上和地下含氧单萜(OTs)的释放有显著促进外,其他各类BVOCs释放速率在受到短期O₃胁迫后均显著降低;光合参数与各组分BVOCs释放速率相关性各异,净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)等是影响地上BVOCs释放的主要影响因子,Pn与土壤呼吸速率(Rs)则是地下BVOCs释放的主要影响因子;在大部分处理时,以BVOCs形式排放的碳与光合作用同化的碳的比例(BVOC-C损失比)显著降低,仅在低浓度O₃胁迫后黄葛树幼苗地上BVOC-C损失比例升高。本研究结果可以揭示两种榕树幼苗对O₃胁迫的响应和BVOCs释放的变化规律,对了解环境空气质量变化下榕树BVOCs释放的变化特征和响应机制,评估城市重点区域绿地环境空气质量具有重要意义。

关键词: BVOCs; O₃胁迫; 黄葛树; 雅榕; 光合参数

中图分类号: Q945.19 文献标志码: A 文章编号: 1674-7054(2023)06-0602-12

姬建波, 何禾, 宋晓伟, 等. 臭氧胁迫对两种榕树幼苗 BVOCs 释放的短期影响 [J]. 热带生物学报, 2023, 14(6): 602-613. doi: 10.15886/j.cnki.rdswwb.20230059

植物源挥发性有机物 (Biogenic Volatile Organic Compounds, BVOCs) 是大气挥发性有机物的重要组成部分, 是碳素循环的重要一环, 也是对流层 O₃、气溶胶和其他二次污染物等形成的重要前体物质^[1-3]。植物叶片细胞质体中的甲基赤藓糖醇磷酸酯途径 (MEP) 为异戊二烯和单萜烯的合成提供前体物质, 而细胞质和内质网中的甲羟戊酸途径 (MVA) 则为倍半萜烯提供前体^[4], 两种途径都需要光合作用产物。因此, BVOCs 释放与光照强度、植物生理活动等紧密相关^[5-6]。近年来, 全球气候变化导致的温度、光照、降水及对流层 O₃ 浓度的改变^[7], 均会导致植物 BVOCs 释放速率的改变。其中 O₃ 浓度水平及作用时间对植物

BVOCs 释放具有显著影响, 但这种影响因不同物种表现出明显差异性^[8-9]。当 O₃ 浓度升高时, 杂交的美洲黑杨 (*Populus deltoides*) 异戊二烯释放和垂枝桦 (*Betula pendula*) 单萜烯释放均与 O₃ 作用浓度显著负相关^[10-11]; 苏格兰松 (*Pinus sylvestris* L.) 的单萜类物质释放则会随着 O₃ 浓度升高而显著增加^[12]; 而杂交落叶松 (*Larix kaempferi*) 挥发性有机物的释放不会受到 O₃ 作用^[13]。O₃ 浓度改变不仅对植物地上部分产生影响, 也会因植物整体代谢活动的变化而导致植物地下部分 BVOCs 释放的改变^[14-15]。Rasheed 等^[16] 对欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 的研究发现, 其根系柠檬烯的释放因 O₃ 胁迫而显著降低。不同类型挥发性有机物受

收稿日期: 2023-04-30 修回日期: 2023-07-03

基金项目: 海南省自然科学基金项目(419QN174、420MS118、322MS028); 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所重点实验室开放基金资助项目(HZSKFKT202207)

第一作者: 姬建波(1997-), 男, 海南大学生态与环境学院 2020 级硕士研究生. E-mail: jiwyy21@163.com

通信作者: 何禾(1982-), 女, 副教授, 硕导. 研究方向: 植物生态学. E-mail: graminese@126.com

到 O₃ 胁迫时会表现出不同的变化^[1], 为了更深入地了解 O₃ 对植物 BVOCs 释放的影响, 学者们针对单萜中可能与 O₃ 紧密相关的单萜烯烴(MTs)和含氧单萜(OTs), 分析 O₃ 浓度变化对二者的不同影响^[17]。同时, O₃ 胁迫下植株地上和地下部分生理状态改变, 进而导致以 BVOCs 形式释放的碳占植物光合作用同化碳的比例(BVOC-C 损失比)^[18]发生改变。全面分析 O₃ 胁迫下植物地上和地下生理状态、BVOCs 释放和 BVOC-C 损失比例的改变, 有助于深入讨论和比较 O₃ 浓度升高对植物的整体影响。

桑科榕属(*Ficus*)植物在我国热带、亚热带地区广泛分布, 也是该区域城市绿地植物选择的主要物种。研究表明, 榕树普遍具有较高的 BVOCs 释放速率^[19], 广泛种植的榕树具有较高的 BVOCs 释放潜力, 但围绕不同环境因子对榕树 BVOCs 释放影响的研究较少, O₃ 浓度升高对榕树地上、地下 BVOCs 释放的影响尚不明确。因此, 了解榕树植物在未来的大气 O₃ 浓度的升高条件下的响应, 开展榕树 BVOCs 释放研究工作, 分析 O₃ 浓度升高对榕树 BVOCs 释放的影响, 探讨地上、地下 BVOCs 释放与光合参数、土壤呼吸的关联, 对评估城市重点区域绿地环境质量, 了解环境空气质量变化下榕树 BVOCs 释放的变化特征和响应机制具有重要意义。本研究以两种桑科榕树幼苗黄葛树(*Ficus virens*)和雅榕(*Ficus concinna*)幼苗为实验对象, 通过开顶式气室(OTC)O₃ 熏气实验, 采用顶空采样法收集 BVOCs 气体, 利用热脱附-气相色谱/质谱联用法对其进行分离鉴定, 探讨以下几方面: (1)O₃ 胁迫时, 地上和地下部分 BVOCs 释放如何变化; (2)O₃ 胁迫过程中, 地上和地下 BVOCs 释放与植物光合参数和土壤呼吸速率的关联; (3)O₃ 胁迫对地上和地下 BVOC-C 损失比例产生怎样的影响。

1 材料与方法

1.1 实验材料 2021年12月, 将1年生黄葛树(*F. virens*)和雅榕(*F. concinna*)幼苗种植于直径23 cm、高25 cm的花盆中, 盆中土壤取自儋州西庆农场(109°28'23.25"E, 19°35'23.49"N)。土壤理化性质为: 土壤 pH(4.10±0.05), 有机质(SOM)1.69%±0.40%, 总氮(T-N)(1.80±0.05) g·kg⁻¹, 总磷

(T-P)(0.21±0.05) g·kg⁻¹, 碱解氮(AH-N)(53.01±2.67) mg·kg⁻¹, 有效磷(A-P)(44.97±7.14) mg·kg⁻¹。缓苗3个月后进行臭氧胁迫实验。

1.2 实验设置 根据海口市环境空气最大8 h平均第90百分位数 O₃ 浓度^[20]设置对照组, 以欧盟使用的累积 O₃ 暴露量 AOT40 为标准^[21-22], 设置3个实验处理组, 即以环境 O₃ 浓度为对照组(Control)、环境 O₃ 浓度增加 78 μg·m⁻³(约 40 nmol·mol⁻¹)为低浓度处理组(Low)、环境大气 O₃ 浓度增加 156 μg·m⁻³(约 80 nmol·mol⁻¹)为高浓度处理组(High)。每组处理6个重复。

2022年3月, 选取长势基本一致的黄葛树、雅榕各18株进行 O₃ 熏气实验。熏气实验装置由 O₃ 发生器(AZ-500MG, China)通过 PTFE 管与开顶式气室(OTC)连接而成, 其中 O₃ 浓度由气体分流阀控制, 并从 OTC 底部注入, 其内有气扇混合内部空气(图1)。熏气过程中用便携式 O₃ 检测仪(AS8908, China)实时监测 O₃ 浓度。每日9:00—17:00进行不间断 O₃ 熏气, 累计熏气6 d, 期间每2天浇水1次, 每次每盆浇水500~800 mL。

1.3 BVOCs 样品的采集 O₃ 熏气实验结束后选择晴朗无风天气, 于中午12:00—14:00对所有植物幼苗进行 BVOCs 气体采样和叶片光合参数的测定。地上 BVOCs 气体采集流程为: 在透明的5 L特氟龙采样袋的上下两端开孔插入 PTFE 管, 套于待测部位并做好密封。下端用空气过滤组(依次为活性炭、变色硅胶、二氧化锰)过滤进入采样袋内空气。开始采样前先接入上端抽气泵, 密封下端进气口将采样袋内抽气至近似真空; 抽气结束后断开抽气泵, 密封上端的导气管, 接入下端的进气泵向采样带内送气至完全膨胀。结束后断开气泵, 上端依次接入采样管(Tenax TA+ a Graphitised Carbon Black, Markes, UK)和大气采样仪(QC-2B, China), 以1 L·min⁻¹的气体采集流速, 采样30 min。地上部分采样结束后从盆中取出幼苗, 清理根系覆土, 用相同方法采集幼苗根系 BVOCs 气体。植物幼苗地上、地下 BVOCs 气体采样结束后, 于实验室内4℃低温保存, 一周内进行气体样品的分离与鉴定。

1.4 BVOCs 样品的分离与鉴定 采用热脱附-气相色谱质谱联用法(GC-MS, 7890A-5975C, USA)对采样管内 BVOCs 样品进行分离鉴定^[23-24]。先

光合参数的差异性, 黄葛树净光合速率(Pn)和水分利用率(WUE)显著大于雅榕, 但两物种气孔导度(Gs)、细胞间 CO₂ 浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr)无显著差异(图 2)。两种浓度 O₃ 胁迫对黄葛树(*F. virens*)幼苗 Pn、Tr、WUE 均有显著($P<0.05$)负面影响, 而 Gs、Ci 则在高浓度(High)O₃ 浓度下显著

($P<0.05$)降低了 44.07% 和 17.84%。雅榕幼苗 O₃ 胁迫条件下, Pn、Gs、Tr、WUE 均随 O₃ 浓度升高显著($P<0.05$)降低, Ci 则在 O₃ 胁迫条件下无显著变化。O₃ 胁迫显著抑制土壤呼吸速率(Rs)。在对照组 Rs 无显著性差异的情况下, 两种榕树幼苗 Rs 均随 O₃ 浓度的升高而降低。

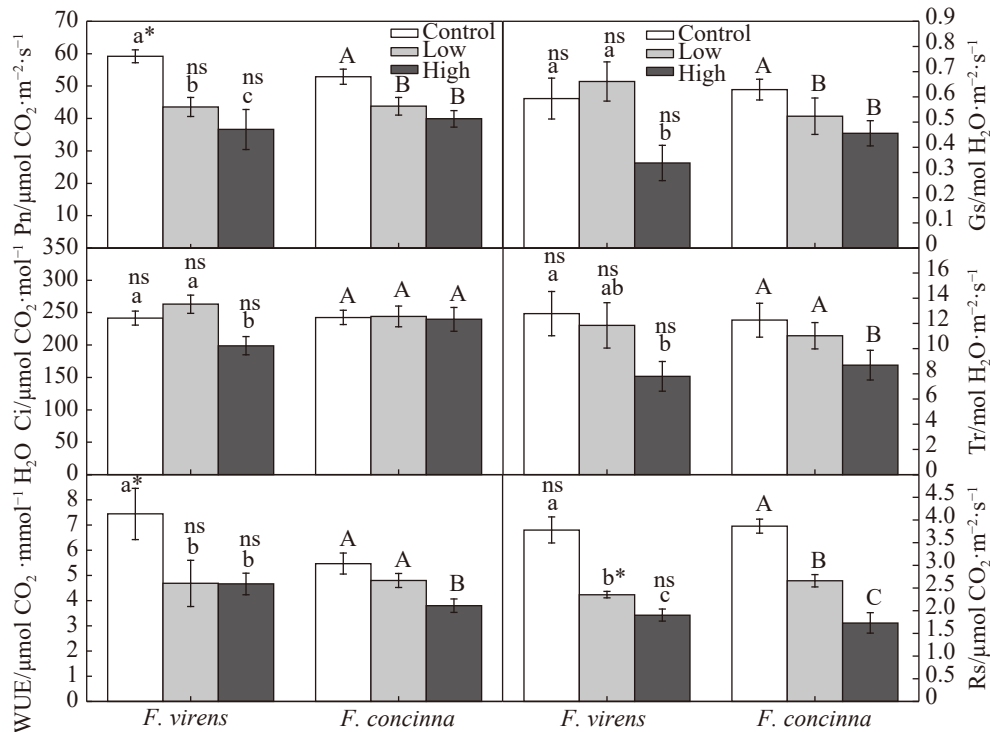


图 2 不同浓度 O₃ 胁迫对两种榕树幼苗光合参数和土壤呼吸速率的影响

数值为均值±标准差($n=6$); Control: 对照组; Low: 低浓度 O₃ 处理组; High: 高浓度 O₃ 处理组; 净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、细胞间二氧化碳浓度(Ci)、蒸腾速率(Tr)、水分利用率(WUE)、土壤呼吸速率(Rs); 不同小写字母表示黄葛树在 $P<0.05$ 水平上存在显著性差异; 不同大写字母表示雅榕在 $P<0.05$ 水平上存在显著性差异; 小写字母的上标表示两物种间的差异显著性水平。ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。

2.2 O₃ 胁迫条件下两种榕树幼苗 BVOCs 的释放

地上部分, 对照组黄葛树地上部分释放 17 种化合物, 其中以 MTs 和 ISO 释放为主, 无 OTs 释放(图 3、4); 雅榕释放的 20 种物质中 ISO 是最主要物质, 占总量一半以上, OTs 约占 2%(图 3)。两种榕树幼苗在 O₃ 胁迫后, T-BVOCs、ISO、MTs、STs 和 OVOCs 的释放速率显著降低($P<0.05$), 仅有 OTs 的释放种类及速率则增加。O₃ 胁迫后黄葛树幼苗共释放出 3 种 OTs, 分别为桉叶油醇、樟脑和芳樟醇, 低浓度和高浓度处理组释放速率分别达 1.47、1.84、1.52 和 0.78、1.46、0.83 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (图 4)。雅榕幼苗处理组的 OTs 释放中则增加了桉叶油醇、龙脑和 4-萜烯醇, 低浓度处理组 OTs 释放速率显著($P<0.05$)高于高浓度组, 且两种

浓度下雅榕幼苗的 OTs 释放速率均显著($P<0.05$)大于黄葛树幼苗(图 4, 表 1)。

地下部分, 两种榕树幼苗地下部分均无 ISO 释放, OTs 和 MTs 是二者地下 BVOCs 释放的主要组分(图 3、5)。O₃ 胁迫后黄葛树幼苗地下部分出现樟脑、桉叶油醇、芳樟醇的释放速率增加(表 2), 而雅榕幼苗地下 4-萜烯醇和松油醇的释放速率分别增加了 2.23 和 0.69 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 此外还出现香芹酮的释放(表 2)。低浓度 O₃ 胁迫下黄葛树幼苗因 OTs 的过量释放(472%~510%), T-BVOCs 释放速率升高了 32.7%~40.3%, 而雅榕幼苗虽有 OTs 释放速率和种类的增加, 但总体上低浓度 O₃ 对其地下 T-BVOCs 释放具有显著($P<0.05$)负面影响。

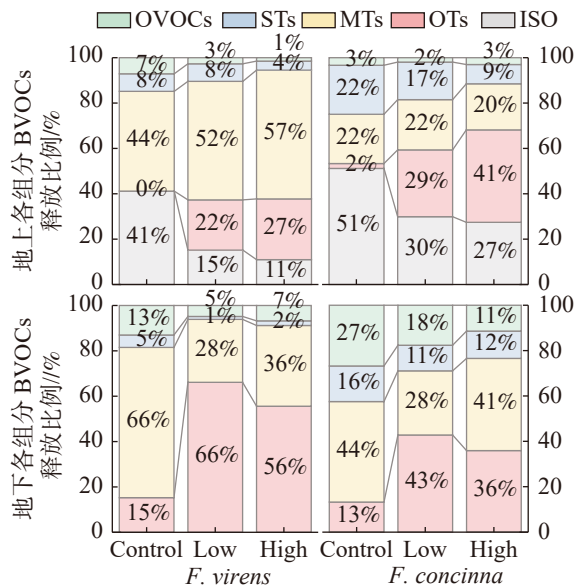


图3 不同浓度 O₃ 胁迫对两种榕树幼苗地上、地下 BVOCs 释放 5 个组分所占比重的影响

T-BVOCs: 总 BVOCs; ISO: 异戊二烯; OTs: 含氧单萜; MTs: 单萜烯烃; STs: 倍半萜烯; OVOCs: 其他 BVOCs; Control: 对照组; Low: 低浓度 O₃ 处理组; High: 高浓度 O₃ 处理组。

总体来看, 高浓度 O₃ 胁迫对两种榕树幼苗地下各组分 BVOCs 释放均为显著 ($P < 0.05$) 负面影

响(图 5)。与黄葛树幼苗相比, 榕树幼苗本身具有一定的 OTs 的释放能力, 且在 O₃ 胁迫下榕树幼苗 OTs 释放速率更高。这表明榕树幼苗具有更强的 OTs 释放能力, 并通过含氧或其他反应性较低的化合物释放, 将进入植物体内的强氧化物质排出体外。

2.3 BVOCs 释放与光合参数的关联 地上部分, 不同浓度 O₃ 胁迫黄葛树幼苗 BVOCs 释放速率与光合参数的相关性较榕树幼苗更强(表 3)。黄葛树地上部分 T-BVOCs、ISO、MTs、STs、OVOCs 释放与 Pn、Tr 呈显著或极显著 ($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$) 正相关性, 榕树地上部分 T-BVOCs、ISO、MTs、STs、OVOCs 仅与 Pn 呈显著 ($P < 0.05$) 正相关, 两种榕树幼苗 OTs 释放速率均与 Pn 呈显著 ($P < 0.05$) 负相关。黄葛树幼苗各组分 BVOCs 释放速率与 Gs、Ci、Tr 的相关性高于榕树幼苗。两种榕树幼苗地上主成分分析结果显示(图 6), 对照组与两个处理组间具有显著 ($P < 0.05$) 差异性。黄葛树幼苗在贡献率 65.8% 的主成分 1 中, T-BVOCs、ISO、MTs、STs、OVOCs 释放速率与 Pn 呈显著正相关;

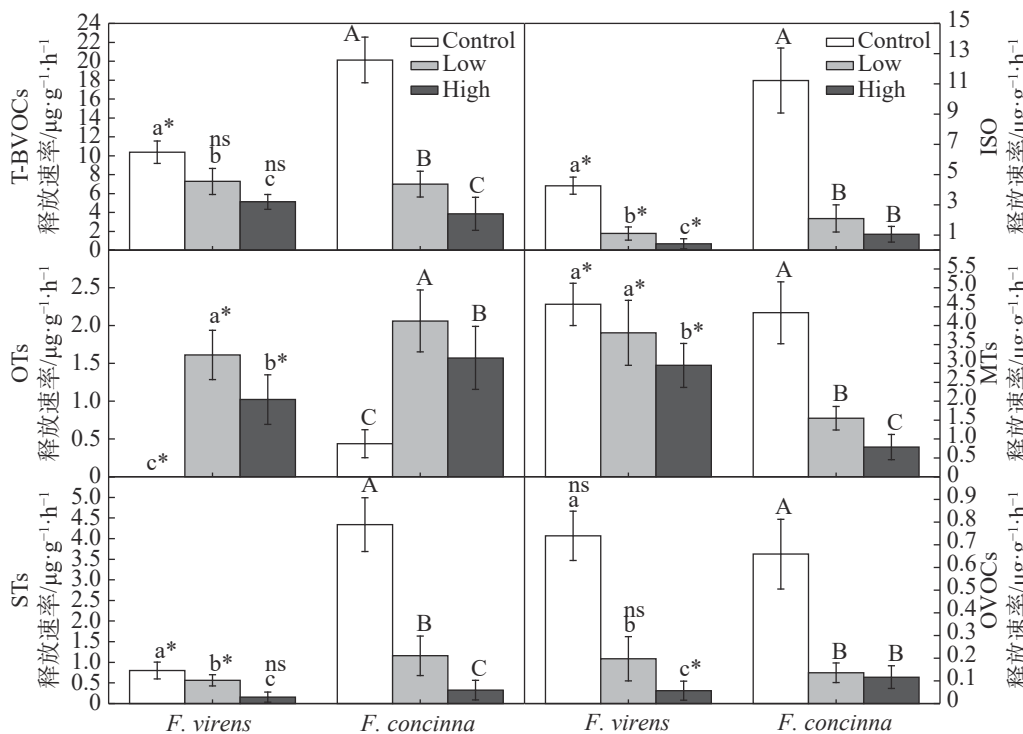


图4 不同浓度 O₃ 胁迫对两种榕树幼苗地上部分 BVOCs 释放的影响

数值为均值±标准差 ($n=6$); T-BVOCs, 总 BVOCs; ISO, 异戊二烯; OTs, 含氧单萜; MTs, 单萜烯烃; STs, 倍半萜烯; OVOCs, 其他 BVOCs; Control, 对照组; Low, 低浓度 O₃ 处理组; High, 高浓度 O₃ 处理组。不同小写字母表示黄葛树在 $P < 0.05$ 水平上存在显著性差异; 不同大写字母表示榕树在 $P < 0.05$ 水平上存在显著性差异; 小写字母的上标表示两物种间的差异显著性水平; ns, $P > 0.05$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$ 。

表 1 不同浓度 O₃ 胁迫下黄葛树 (*F. virens*) 幼苗含氧单萜 (OTs) 释放速率

位置	化学物质	保留指数	鉴定依据	对照组 / $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$	低浓度组 / $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$	高浓度组 / $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$
地上	樟脑	1103	MS, RI	-b	1.84±0.08a	1.46±0.96a
	桉叶油醇	1031	MS, RI, Std	-c	1.47±0.44a	0.78±0.37b
	芳樟醇	1107	MS, RI	-c	1.52±0.38a	0.83±0.38b
地下	樟脑	1103	MS, RI	0.65±0.08b	1.96±0.54a	0.25±0.12c
	桉叶油醇	1031	MS, RI, Std	-c	0.89±0.16a	0.27±0.05b
	芳樟醇	1107	MS, RI	-c	1.15±0.28a	0.37±0.12b

注: 数值为均值±标准差(n=6); “-”表示该物质含量低于检出限; 不同小写字母表示黄葛树不同处理组在P<0.05水平上存在显著性差异。MS: 质谱定性; RI: 保留指数定性; Std: 标准物质定性。

表 2 不同浓度 O₃ 胁迫下雅榕 (*F. concinna*) 幼苗含氧单萜 (OTs) 释放速率

位置	化学物质	保留指数	鉴定依据	对照组 / $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$	低浓度组 / $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$	高浓度组 / $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$
地上	桉叶油醇	1031	MS, RI, Std	-c	2.09±0.63a	1.34±0.63b
	芳樟醇	1107	MS, RI	1.75±0.66c	3.13±0.41a	2.59±1.11ab
	龙脑	1171	MS, RI	-b	1.29±0.33a	1.22±0.54a
	4-萜烯醇	1182	MS, RI, Std	-c	1.72±0.3a	1.14±0.54b
地下	香芹酮	1179	MS, RI, Std	-c	0.71±0.05a	0.24±0.05b
	4-萜烯醇	1182	MS, RI, Std	1.53±0.2b	3.76±0.66a	0.85±0.1c
	松油醇	1193	MS, RI, Std	0.53±0.05b	1.22±0.25a	0.12±0.03c

注: 数值为均值±标准差(n=6); “-”表示该物质含量低于检出限; 不同小写字母表示不同雅榕处理组在P<0.05水平上存在显著性差异。MS: 质谱定性; RI: 保留指数定性; Std: 标准物质定性。

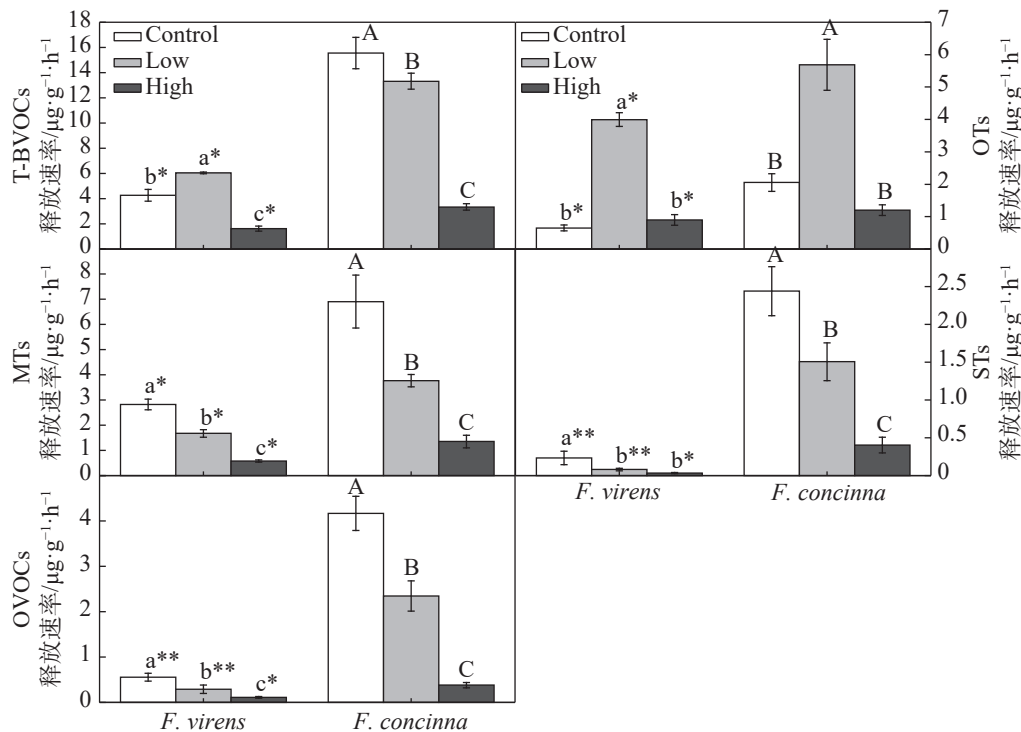


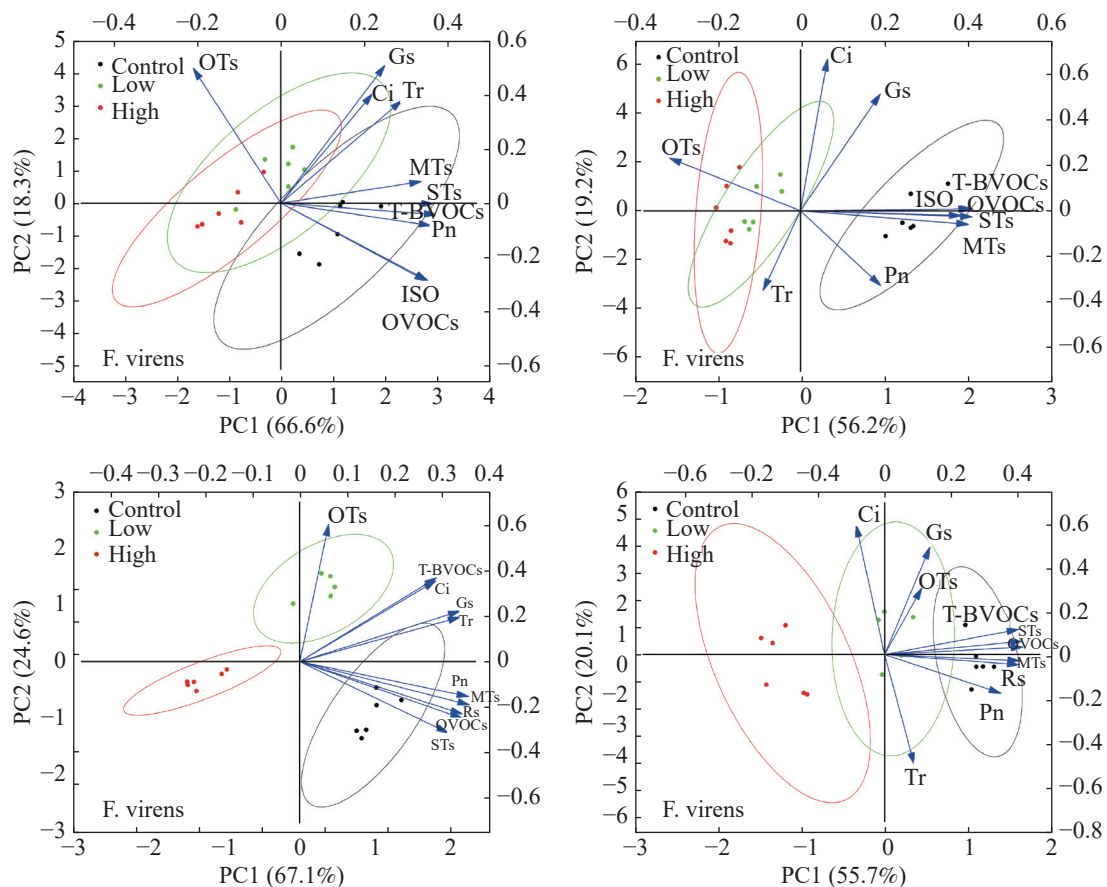
图 5 不同浓度 O₃ 胁迫对两种榕树幼苗地下部分 BVOCs 释放的影响

数值为均值±标准差(n=6); T-BVOCs: 总 BVOCs; ISO: 异戊二烯; OTs: 含氧单萜; MTs: 单萜烯; STs: 倍半萜烯; OVOCs: 其他 BVOCs; Control: 对照组; Low: 低浓度 O₃ 处理组; High: 高浓度 O₃ 处理组。不同小写字母表示黄葛树在 P<0.05 水平上存在显著性差异; 不同大写字母表示雅榕在 P<0.05 水平上存在显著性差异; 小写字母的上标表示两物种间的差异显著性水平。ns: P>0.05; *, P<0.05; **, P<0.01。

表 3 两种榕树幼苗地上、地下植物源挥发性有机物释放与光合参数和土壤呼吸速率的相关性

位置	释放种类	黄葛树 <i>F. virens</i>					雅榕 <i>F. concinna</i>				
		Pn	Gs	Ci	Tr	Rs	Pn	Gs	Ci	Tr	Rs
地上	T-BVOCs	0.889**	0.565*	0.442*	0.630**	—	0.601*	0.490*	0.123	0.116	—
	ISO	0.890**	0.312	0.25	0.423*	—	0.566*	0.476*	0.139	0.14	—
	OTs	-0.518*	0.132	0.131	-0.034	—	-0.410*	-0.289	0.056	-0.463*	—
	MTs	0.848**	0.619**	0.442*	0.663**	—	0.642*	0.382	0.04	0.147	—
	STs	0.835**	0.564*	0.504*	0.651**	—	0.630*	0.437*	0.099	0.157	—
	OVOCs	0.875**	0.316	0.27	0.457*	—	0.610*	0.35	0.035	0.231	—
地下	T-BVOCs	0.546*	0.670*	0.428	0.227	0.426	0.468	0.464	0.37	0.004	0.892**
	OTs	-0.126	0.285	0.269	-0.31	-0.342	-0.132	0.067	0.264	-0.313	0.11
	MTs	0.793**	0.635	0.291	0.700*	0.833**	0.551	0.44	0.254	0.105	0.853**
	STs	0.792**	0.63	0.175	0.846**	0.821**	0.673*	0.567	0.309	0.243	0.868**
	OVOCs	0.770**	0.742*	0.472	0.826**	0.822**	0.582	0.537	0.383	0.124	0.865**

注: T-BVOCs: 总BVOCs; ISO: 异戊二烯; OTs: 含氧单萜; MTs: 单萜烯烃; STs: 倍半萜烯; OVOCs: 其他BVOCs; Pn: 净光合速率; Gs: 气孔导度; Ci: 细胞间二氧化碳浓度; Tr: 蒸腾速率; Rs: 土壤呼吸速率。皮尔逊相关性系数($n=6$)。*: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。

图 6 不同 O_3 浓度胁迫下两种榕树幼苗地上(上图)、地下(下图)BVOCs 释放速率与相关因子的主成分分析

主成分分析($n=6$); T-BVOCs: 总 BVOCs; ISO: 异戊二烯; OTs: 含氧单萜; MTs: 单萜烯烃; STs: 倍半萜烯; OVOCs: 其他 BVOCs; Control: 对照组; Low: 低浓度 O_3 处理组; High: 高浓度 O_3 处理组; Pn: 净光合速率; Gs: 气孔导度; Ci: 细胞间二氧化碳浓度; Tr: 蒸腾速率; Rs: 土壤呼吸速率。

雅榕幼苗则在贡献率 58% 的主成分 1 中, OTs 与 Pn、Tr 呈显著或极显著($P<0.05$ 或 $P<0.01$)负相

关, T-BVOCs、ISO、MTs、STs、OVOCs 释放均与 Pn 呈显著或极显著($P<0.05$ 或 $P<0.01$)正相关。

地下部分, 黄葛树幼苗 BVOCs 释放与光合参数的相关性指数同样高于榕树幼苗(表 3)。黄葛树 T-BVOCs 释放速率与 Pn 呈显著($P<0.05$)正相关, MTs、STs、OVOCs 释放速率与 Pn、Tr 和 Rs 均呈显著或极显著($P<0.05$ 或 $P<0.01$)正相关; 榕树幼苗 STs 释放速率与 Pn 显著($P<0.05$)正相关, T-BVOCs、MTs、STs、OVOCs 释放速率与 Rs 呈极显著($P<0.01$)正相关。黄葛树幼苗地下各组分 BVOCs 释放速率与光合参数的相关性同样高于榕树幼苗。主成分分析结果显示(图 6), 对照组、低浓度处理组和高浓度处理组间均有显著($P<0.05$)差异性。黄葛树和榕树幼苗主成分 1 的贡献率分别为 63.4% 和 58.5%, 黄葛树幼苗表现出 MTs、STs、OVOCs 与 Pn、Tr 和 Rs 的极显著($P<0.01$)正相关, 而榕树幼苗 T-BVOCs、MTs、STs、OVOCs 仅与 Rs 呈极显著($P<0.01$)正相关。

2.4 O₃ 胁迫下植物系统的 BVOC-C 损失比例变化 两种榕树幼苗的地上和地下 BVOC-C 损失比例有所差异, 黄葛树幼苗地上地下 BVOC-C 损失比例显著($P<0.05$)高于榕树幼苗(图 7)。黄葛树幼苗地上和地下 BVOC-C 损失比例在低浓度 O₃ 显著($P<0.05$)升高了 25.36%, 地下部分无显著

变化, 高浓度 O₃ 胁迫地上和地下 BVOC-C 损失比例则显著($P<0.05$)降低了 31.88% 和 48.26%。榕树幼苗与黄葛树幼苗不同, 在低浓度 O₃ 胁迫下地上和地下 BVOC-C 损失比例均显著下降 53.1% 和 54.5%, 高浓度 O₃ 胁迫后则下降 79.1% 和 89.3%。总体上, 低浓度 O₃ 胁迫增加了黄葛树幼苗的地上、地下 BVOC-C 损失比例, 高浓度则显著($P<0.05$)降低; 榕树幼苗在两种浓度 O₃ 条件下地上和地下 BVOC-C 损失比例均显著或极显著($P<0.05$ 或 $P<0.01$)降低。

3 讨论

3.1 O₃ 胁迫对 BVOCs 释放的影响 榕树与黄葛树幼苗均具有较高的 BVOCs 释放潜力, 但二者释放种类不同且速率各异。虽然 BVOCs 排放率在不同榕属物种的研究中存在显著差异, 但榕属一直被认为是一个 BVOCs 高释放种属^[19, 27]。O₃ 胁迫可以改变榕树幼苗地上部分 BVOCs 的释放, 除 OTs 释放速率升高, T-BVOCs、ISO、MTs、STs 和 OVOCs 的释放速率均显著降低。O₃ 会抑制或破坏 BVOCs 合成酶的活性从而影响 BVOCs 的释放, ISO 释放量随 O₃ 浓度增加表现出的线性下降, 也可能是由植物的氧化还原机制引起的^[28]。另外, 植物地下部分释放的 BVOCs 主要来自于土壤微生物和植物根系^[29], 植物整体的代谢活动和土壤呼吸作用能共同影响这一过程^[14]。O₃ 胁迫条件下, 植物地上部分 Pn、Gs、Tr、WUE 等光合参数受到抑制, 碳的净吸收均显著降低, 地上部分的植物叶片以及地下部分的微生物和根系以 BVOCs 的形式释放碳也显著降低^[30], 进而平衡碳损失, 降低环境胁迫对植物的伤害。

分别讨论单萜烯类(MTs)和含氧单萜(OTs)有助于更深入地了解 O₃ 对植物 BVOCs 释放的影响。实验中黄葛树和榕树幼苗均在 O₃ 胁迫后均表现出 OTs(樟脑、芳樟醇、4-萜烯醇、桉叶油醇)的过量释放, 这种现象在黄葛树幼苗低浓度 O₃ 胁迫后尤为突出。BVOCs 中的萜烯类化合物可以直接作为叶片的抗氧化剂, 以降低叶片氧化物的累积^[8]。对于 OTs 而言, O₃ 胁迫后两种榕树幼苗地上和地下部分均出现已有 OTs 化学物质释放速率的增加和新化学物质的产生。当植物暴露在 O₃ 中时, 含有萜烯官能团的生物挥发性有机化合

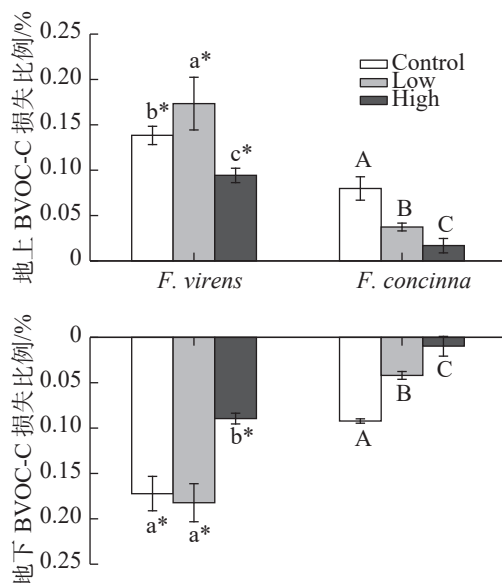


图 7 不同 O₃ 浓度胁迫对两种榕树地上、地下部分 BVOC-C 损失比例的影响

数值为均值±标准差($n=6$); Control: 对照组; Low: 低浓度 O₃ 处理组; High: 高浓度 O₃ 处理组; 不同小写字母表示黄葛树在 $P<0.05$ 水平上存在显著性差异; 不同大写字母表示榕树在 $P<0.05$ 水平上存在显著性差异; 小写字母的上标表示两物种间的差异显著性水平。ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。

物,如单萜烯和倍半萜烯,可能在植物内部或外部被氧化,导致氧化物的形成并进一步分解为羰基化合物^[31]。另外在 O₃ 升高或其他环境条件胁迫导致的对光合作用的抑制作用下,一些特殊化合物,如一些醇类、酚类、酮类化合物或其他单萜类物质的释放明显增加^[32-33],这些大多是由光合作用调节的植物防御化合物^[34]。因此,针对现有研究中不同类型 BVOCs 受到 O₃ 胁迫后表现出不同的变化以及 O₃ 暴露下植物总单萜释放的显著增加^[35]的现象,可能是由于总单萜中含氧单萜(OTs)等化合物增加导致的。

低剂量往往对植物有诱导刺激作用,而高剂量则导致抑制或不利影响。根据激素模型,略高于植物适应浓度的 O₃ 浓度可以对植物产生积极影响,但过高的浓度对于植物的影响是消极的^[36-37]。研究结果显示,两种榕树幼苗地上、地下 OTs 释放速率在低浓度 O₃ 胁迫下升高,而高浓度 O₃ 胁迫则显著抑制 OTs 释放;比较同种植物幼苗的其他 4 种 BVOCs 组分释放速率后发现,高浓度 O₃ 胁迫对其抑制作用大于低浓度。因此,OTs 释放速率在低浓度 O₃ 条件下的非抑制作用,也可能符合激素模型。但植物由刺激作用向抑制作用转变的 O₃ 浓度阈值,仍需细化 O₃ 浓度梯度实验进一步研究。

3.2 BVOCs 释放与光合参数和土壤呼吸速率的关联 相关性分析表明,Pn 和 Gs 是两种榕树幼苗地上 BVOCs 释放的重要因子。马慧燕等^[24]的研究发现 Pn 与幼苗 BVOCs 释放关系最为密切,其次是 Gs;高峰等的研究同样指出,植物在抵御 O₃、干旱等环境胁迫时,通常的反应是降低自身的光合速率和关闭气孔^[38]。而光合作用不仅为植物 BVOCs 合成提供能量,还能为异戊二烯和单萜烯的合成提供充足的重要 C₅ 前体^[39]。气孔则作为植物光合作用和呼吸作用的主要器官,是叶片水分控制和气体交换的重要通道,O₃ 通过气孔进入植物叶片细胞后会降低核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶的活性并诱导细胞脂质过氧化,缩短叶片寿命^[40-41]。植物在急性 O₃ 暴露下 Pn、Gs 显著降低^[42]以减少氧化气体对叶片的损害,榕树幼苗叶片光合参数均显著降低,榕树幼苗各组分 BVOCs 释放速率均随光合参数的降低显著降低。

植物根呼吸在土壤总呼吸中占很高比例,根

呼吸速率的变化不仅受温度影响,还与植被的生理活性密切相关^[43],任何影响光合作用的环境因子均可间接改变根呼吸速率^[44]。在植物-土壤系统中,发生在质体中的甲基赤藓糖醇磷酸酯(MEP)过程是植物根部活性成分合成的主要途径^[45]。O₃ 胁迫下榕树幼苗光合指标显著降低,植物-土壤系统受到显著负面影响,植物地下部分 BVOCs 的释放因植物整体代谢活动的变化而变化^[15]。因此,在控制土壤温湿度不变的实验条件下,榕树幼苗根系代谢活动在 O₃ 胁迫条件下的显著降低是其根系土壤呼吸速率降低的重要原因,榕树幼苗地下 BVOCs 释放速率与土壤呼吸速率显著正相关。

3.3 O₃ 胁迫对 BVOC-C 损失比例的影响 关于 BVOC-C 损失比例的研究,目前主要集中于叶面水平,如针叶树种在春季 O₃ 胁迫的研究同样揭示了叶面 BVOC-C 损失比例受到的负面影响^[26]。正常条件下,叶面水平的 BVOC-C 损失的比例约在 0.01%~10% 之间^[46-47]。试验中两种榕树幼苗 BVOC-C 损失比例因物种而有所差异,其范围均在 0.01%~10% 之间,与环境压力下 BVOC-C 损失比例可能会增加一个数量级^[47]相一致。正常条件和 O₃ 胁迫后,雅榕幼苗的地上地下 BVOC-C 损失比例均小于黄葛树幼苗;雅榕幼苗在 O₃ 胁迫条件下地上和地下碳损失显著降低,且相较黄葛树幼苗的降幅更大;低浓度 O₃ 胁迫还促进了黄葛树幼苗的地上、地下碳损失的增加。因此,一方面 O₃ 胁迫对 BVOC-C 损失比例的影响因物种而异,另一方面雅榕幼苗具备更强的减少碳损失的能力,从而降低环境胁迫对植物幼苗生长的负面影响;黄葛树幼苗则在 O₃ 胁迫中可能面临碳吸收减少和碳损失增加的双重负面影响。

4 结论

研究表明,O₃ 胁迫显著抑制黄葛树和雅榕幼苗光合作用和各组分 BVOCs 释放速率,BVOC-C 损失比例显著降低;特殊的是,低浓度 O₃ 对两种榕树幼苗 OTs 释放和黄葛树幼苗 BVOC-C 损失比例具有一定促进作用;地上、地下部分不同组分 BVOCs 释放速率与光合参数、土壤呼吸速率相关性各异,Pn、Gs、Tr 等是影响地上 BVOCs 释放的主要因素,Pn 与 Rs 则主要影响地下 BVOCs 释放。黄葛树幼苗在低浓度 O₃ 条件下 OTs 的过量

释放可能使其面临碳吸收减少和碳损失增加的负面影响,更多活性 BVOCs 气体的聚集也不利于对区域大气 O₃ 浓度的降低。在未来的植物 O₃ 胁迫研究中, BVOCs 中含氧化合物的重点分析有助于更深入地了解 O₃ 对植物 BVOCs 释放的影响,进一步细化的 O₃ 浓度梯度实验有助于更好地理解低剂量的诱导和刺激作用,对植物不同生长发育阶段的实验则有助于比较植物对环境胁迫的抵抗能力。

参考文献:

- [1] LIU Y, LI L, AN J, et al. Estimation of biogenic VOC emissions and its impact on ozone formation over the Yangtze River Delta region, China [J]. *Atmospheric Environment*, 2018, 186: 113 – 128.
- [2] BAI J, DE LEEUW G, VAN DER A R, et al. Variations and photochemical transformations of atmospheric constituents in North China [J]. *Atmospheric Environment*, 2018, 189: 213 – 226.
- [3] ZHANG X, DU J, ZHANG L, et al. Impact of afforestation on surface ozone in the North China Plain during the three-decade period [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 287: 107979.
- [4] 张甜甜, 郑炳松, 袁虎威, 等. 植物挥发性有机物合成与代谢途径及其释放与感知调控机制的研究进展 [J]. *天然产物研究与开发*, 2023, 35(6): 1068 – 1080.
- [5] DUAN C, ZUO S, WU Z, et al. A review of research hotspots and trends in biogenic volatile organic compounds (BVOCs) emissions combining bibliometrics with evolution tree methods [J]. *Environmental Research Letters*, 2021, 16(1): 013003.
- [6] YANG W, CAO J, WU Y, et al. Review on plant terpenoid emissions worldwide and in China [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 787: 147454.
- [7] KARLSSON P E, KLINGBERG J, ENGARDT M, et al. Past, present and future concentrations of ground-level ozone and potential impacts on ecosystems and human health in northern Europe [J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 576: 22 – 35.
- [8] VAN MEENINGEN Y, SCHURGERS G, RINNAN R, et al. Isoprenoid emission response to changing light conditions of English oak, European beech and Norway spruce [J]. *Biogeosciences*, 2017, 14(18): 4045 – 4060.
- [9] XU S, HE X, CHEN W, et al. Differential sensitivity of four urban tree species to elevated O₃ [J]. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2015, 14(4): 1166 – 1173.
- [10] CARRIERO G, BRUNETTI C, FARES S, et al. BVOC responses to realistic nitrogen fertilization and ozone exposure in silver birch [J]. *Environmental Pollution*, 2016, 213: 988 – 995.
- [11] YUAN X, CALATAYUD V, GAO F, et al. Interaction of drought and ozone exposure on isoprene emission from extensively cultivated poplar [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(10): 2276 – 2287.
- [12] GHIMIRE R P, KIVIMÄENPÄÄ M, KASURINEN A, et al. Herbivore-induced BVOC emissions of Scots pine under warming, elevated ozone and increased nitrogen availability in an open-field exposure [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 242: 21 – 32.
- [13] MOCHIZUKI T, WATANABE M, KOIKE T, et al. Monoterpene emissions from needles of hybrid larch F1 (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *Larix kaempferi*) grown under elevated carbon dioxide and ozone [J]. *Atmospheric Environment*, 2017, 148: 197 – 202.
- [14] ASENSIO D, PEÑUELAS J, OGAYA R, et al. Seasonal soil VOC exchange rates in a Mediterranean holm oak forest and their responses to drought conditions [J]. *Atmospheric Environment*, 2007, 41(11): 2456 – 2466.
- [15] PEÑUELAS J, ASENSIO D, THOLL D, et al. Biogenic volatile emissions from the soil [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(8): 1866 – 1891.
- [16] RASHEED M U, KASURINEN A, KIVIMÄENPÄÄ M, et al. The responses of shoot-root-rhizosphere continuum to simultaneous fertilizer addition, warming, ozone and herbivory in young Scots pine seedlings in a high latitude field experiment [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 114: 279 – 294.
- [17] KIVIMÄENPÄÄ M, RIIKONEN J, AHONEN V, et al. Sensitivity of Norway spruce physiology and terpenoid emission dynamics to elevated ozone and elevated temperature under open-field exposure [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 90: 32 – 42.
- [18] PEÑUELAS J, STAUDT M. BVOCs and global change [J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(3): 133 – 144.
- [19] LIU L, SEYLER B C, LIU H, et al. Biogenic volatile organic compound emission patterns and secondary pollutant formation potentials of dominant greening trees in Chengdu, southwest China [J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2022, 114: 179 – 193.
- [20] 海口市生态环境局. 2021 年海口市生态环境状况公报 [R]. 海口市生态环境局, 2022
- [21] FUHRER J, SKÄRBY L, ASHMORE M R. Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe [J]. *Environmental Pollution*, 1997, 97(1/2): 91 – 106.
- [22] SOFIEV M, TUOVINEN J P. Factors determining the robustness of AOT40 and other ozone exposure indices [J]. *Atmospheric Environment*, 2001, 35(20): 3521 – 3528.
- [23] MA H, CHEN Y, CHEN J, et al. Comparison of allelopathic effects of two typical invasive plants: *Mikania micrantha* and *Ipomoea cairica* in Hainan Island [J]. *Scientific Reports*, 2020, 10: 11332
- [24] 马慧燕, 伍乾辉, 付彦, 等. 几种海南岛热带雨林优势

- 种植物挥发性有机物排放对模拟氮沉降的短期响应[J]. 生态学报, 2023, 43(3): 1073 – 1089.
- [25] 郭璐瑶, 苗灵凤, 李大东, 等. 施氮和增温对降香黄檀幼苗生长发育和生理特征的影响[J]. 植物科学学报, 2022, 40(2): 259 – 268.
- [26] YU H, BLANDE J D. Diurnal variation in BVOC emission and CO₂ gas exchange from above- and below-ground parts of two coniferous species and their responses to elevated O₃ [J]. *Environmental Pollution*, 2021, 278: 116830.
- [27] SINGH A P, VARSHNEY C K, SINGH U K. Seasonal variations in isoprene emission from tropical deciduous tree species [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2007, 131(1): 231 – 235.
- [28] WANG Y, ZHAO Y, ZHANG L, et al. Modified regional biogenic VOC emissions with actual ozone stress and integrated land cover information: a case study in Yangtze River Delta, China [J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 727: 138703.
- [29] CHEN F, RO D K, PETRI J, et al. Characterization of a root-specific *Arabidopsis* terpene synthase responsible for the formation of the volatile monoterpene 1, 8-cineole [J]. *Plant Physiology*, 2004, 135(4): 1956 – 1966.
- [30] ACTON W J F, JUD W, GHIRARDO A, et al. The effect of ozone fumigation on the biogenic volatile organic compounds (BVOCs) emitted from *Brassica napus* above- and below-ground [J]. *PLoS One*, 2018, 13(12): e0208825.
- [31] ATKINSON R, AREY J. Atmospheric degradation of volatile organic compounds [J]. *Chemical Reviews*, 2003, 103(12): 4605 – 4638.
- [32] MATYSSEK R, WIESER G, CALFAPIETRA C, et al. Forests under climate change and air pollution: gaps in understanding and future directions for research [J]. *Environmental Pollution*, 2012, 160: 57 – 65.
- [33] SUGAI T, OKAMOTO S, AGATHOKLEOUS E, et al. Leaf defense capacity of Japanese elm (*Ulmus davidiana* var. *japonica*) seedlings subjected to a nitrogen loading and insect herbivore dynamics in a free air ozone-enriched environment [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(3): 3350 – 3360.
- [34] SCHOONHOVEN L M, VAN LOON J A, DICKE M, et al. *Insect-plant biology* [J]. Oxford University Press, New York, 2005, 448.
- [35] 鲍歆歆, 周伟奇, 郑重, 等. 城市植物挥发性有机化合物排放与臭氧相互作用及其机制[J]. 生态学报, 2023, 43(5): 1749 – 1762.
- [36] AGATHOKLEOUS E, KITAO M, KINOSE Y. A review study on ozone phytotoxicity metrics for setting critical levels in Asia [J]. *Asian Journal of Atmospheric Environment*, 2018, 12(1): 1 – 16.
- [37] AGATHOKLEOUS E, BELZ R G, CALATAYUD V, et al. Predicting the effect of ozone on vegetation via linear non-threshold (LNT), threshold and hormetic dose-response models [J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 649: 61 – 74.
- [38] 高峰, 李品, 冯兆忠. 臭氧与干旱对植物复合影响的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(2): 252 – 268.
- [39] Yáñez-SERRANO A M, BOURTSOUKIDIS E, ALVES E G, et al. Amazonian biogenic volatile organic compounds under global change [J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(9): 4722 – 4751.
- [40] INCLÁN R, GIMENO B S, PEÑUELAS J, et al. Carbon isotope composition, macronutrient concentrations, and carboxylating enzymes in relation to the growth of *Pinus halepensis* mill. when subject to ozone stress [J]. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2011, 214(1): 587 – 598.
- [41] 列淦文, 郭淑红, 薛立. 臭氧胁迫对植物生长影响的综述[J]. *生态科学*, 2014, 33(3): 607 – 612.
- [42] BLANDE J D, HOLOPAINEN J K, NIINEMETS U. Plant volatiles in polluted atmospheres: stress responses and signal degradation [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(8): 1892 – 1904.
- [43] 王新源, 李玉霖, 赵学勇, 等. 干旱半干旱区不同环境因素对土壤呼吸影响研究进展[J]. *生态学报*, 2012, 32(15): 4890 – 4901.
- [44] KUZUYAKOV Y. Separating microbial respiration of exudates from root respiration in non-sterile soils: a comparison of four methods [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(11): 1621 – 1631.
- [45] YANG D, DU X, LIANG X, et al. Different roles of the mevalonate and methylerythritol phosphate pathways in cell growth and tanshinone production of *Salvia miltiorrhiza* hairy roots [J]. *PLoS One*, 2012, 7(11): e46797.
- [46] KESSELMEIER J, STAUDT M. Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology [J]. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 1999, 33(1): 23 – 88.
- [47] KESSELMEIER J, CICCIOLO P, KUHN U, et al. Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 16(4): 73 – 1.

Short-term effects of ozone stress on BVOCs emissions from two *Ficus* seedlings

Ji Jianbo^{1,2}, He he^{1,2}, Song Xiaowei^{1,2}, Xie Xiaorong^{1,2}, Yang Zongde³

(1. Hainan University, School of ecology and environment, Haikou 570228, China; 2. Hainan University, Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea, Haikou 570228, China; 3. Bawangling Forestry Bureau of Hainan Province, Hainan Changjiang 572722, China)

Abstract: Biogenic volatile organic compounds (BVOCs) play crucial roles in atmospheric chemistry and biosphere-atmosphere interaction. They will be affected by various environmental factors including ozone. Changes in tropospheric O₃ concentration caused by global climate change will lead to unknown changes in BVOCs emissions. In order to reveal the short-term effect of O₃ concentration change on BVOCs emissions and explore the relationship between BVOCs emissions and photosynthetic parameters, 1-year-old seedlings of *Ficus virens* and *Ficus concinna* were treated through open top chamber (OTC) with O₃ at three atmospheric concentrations in an ozone fumigation experiment, including normal atmospheric concentration of O₃ as control group, normal atmospheric concentration plus 40 nmol·mol⁻¹ of O₃ as low concentration group, and normal atmospheric concentration plus 80 nmol·mol⁻¹ of O₃ as high concentration group. The BVOCs emissions from *Ficus* seedlings were isolated and identified by thermal desorption and GC-MS, and the data were statistically analyzed by one-way ANOVA and Pearson correlation coefficient. The results showed except that the oxygenated monoterpenes (OTs) emissions were significantly promoted by the low O₃ concentration group in the above and under the ground of the seedlings of two *Ficus* species, the other components of BVOCs emissions significantly decreased after the short-term O₃ stress. Photosynthetic parameters had different correlations with the emission rates of each component of BVOCs. Net photosynthetic rate (Pn) and stomatal conductance (Gs) were significantly positively correlated with the above ground BVOCs emissions, while Pn and soil respiration rate (Rs) were the major factors affecting the underground BVOCs emissions. In most cases, the ratio of carbon emitted as BVOCs to that assimilated by photosynthesis (the ratio of BVOC-C loss) of the seedlings of two *Ficus* species were significantly reduced. Only after low concentration of O₃ stress, the ratio of BVOC-C loss of the above ground *F. virens* seedlings increased. This experiment revealed the response of *Ficus* seedlings under O₃ stress and the changing rules of BVOCs emissions, which is of great significance to understand the change characteristics and response mechanisms of BVOCs emissions from *Ficus* seedlings under changes of environmental air quality, and to evaluate the change characteristics in the environmental quality of green spaces in key urban areas.

Keywords: Biogenic volatile organic compounds; Ozone stress; *Ficus virens*; *Ficus concinna*; Photosynthetic parameters.

(责任编辑: 钟云芳)