

基于气孔导度和臭氧吸收模型的 冬小麦干物质累积损失评估

吴荣军^{1,2}, 郑有飞^{1,2,*}, 赵 泽², 胡程达², 王连喜²

(1. 南京信息工程大学气象灾害省部共建教育部重点实验室, 南京 210044; 2 南京信息工程大学环境科学与工程学院, 南京 210044)

摘要:为深入了解地表臭氧(O_3)增加对冬小麦的伤害,利用开顶式气室(OTC)开展了大田试验,综合分析了不同生育期温度、光照、水汽压差等环境变量的变化,以及生育期差异和 O_3 胁迫的影响,利用Pleijel等2007年修正的Jarvis型气孔导度阶乘模型,计算了冬小麦气孔导度的变化,并与冬小麦扬花期测定的日气孔导度变化进行了比较,表明该模型适用于本地 O_3 增加对冬小麦影响的评估。同时,根据 O_3 吸收通量模型,计算冬小麦的 O_3 日吸收通量大于 $6\text{nmol}\cdot\text{m}^{-2}$ 全生育期的累积吸收通量 AF_{st06} ,并建立其与冬小麦全生育期干物质累积损失响应的关系模型,分析结果表明,在整个 O_3 熏期期间的 $150\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $100\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理的 AF_{st06} 与冬小麦不同生育期的干物质累积相对值的决定系数分别为0.91和0.93($P<0.01$),存在显著的相关关系,当 AF_{st06} 增加 $10\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}$, $150\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $100\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理组与对照相比,其干物质累积分别损失16.41%和13.23%。此外,讨论了 O_3 胁迫下不同评估方法的优劣和通量响应评估模型的优势,以及不同水汽压差(VPD)等环境条件对气孔导度和 O_3 吸收通量的影响。

关键词:气孔导度; O_3 ;冬小麦;通量

Assessment of loss of accumulated dry matter in winter wheat based on stomatal conductance and ozone uptake model

WU Rongjun^{1,2}, ZHENG Youfei^{1,2,*}, ZHAO Ze², HU Chengda², WANG Lianxi²

1 Ministry-province Key Laboratory for Meteorological Disasters, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

2 School of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

Abstract: To in-depth understand the injury of increased ozone concentration at surface to winter wheat, the Open-Top Chamber(OTC) is used to make field experiment, in which investigated are temperature, sunshine duration and vapor pressure difference (VPD) in various phases of growth, together with their difference in stages and impacts of ozone stress explored. Change in stomatal conductance are calculated by means of the Jarvis-type factorial model of stomatal conductance improved by Pleijel *et al.* (2007) and the calculation if compared with the daily variation in conductance in the flowing stage. Results show that the model is applicable to the assessment of the effects of local ozone increase upon winter wheat. Besides, the model of ozone absorption flux is utilized to compute the accumulative uptake flux AF_{st06} for the whole growth periods at daily ozone absorption flux higher than $6\text{nmol}\cdot\text{m}^{-2}$, which is used to construct its relationship with the response to the loss of dry matter accumulated during the entire growth/development stage. Analysis suggests that the coefficient of determination is 0.91 and 0.93 ($P<0.01$) between AF_{st06} treated by $150\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ and $100\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ during the O_3 smudging and the relative value of dry matter accumulation in winter wheat in different stages, respectively, both figures in high correlation. For the increase in AF_{st06} by $10\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}$, the treatments of $150\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ and $100\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ compared to CK show the loss of dry matter to be 16.41% and 13.23%, respectively. Also, discussion if made of merits and demerits of different

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40775072);江苏省高校自然科学重大基础研究资助项目(09KJA170004);中国气象局农业气象保障与应用技术重点开放实验室开放基金资助项目(AMF200904);南京信息工程大学科研基金资助项目(90215)

收稿日期:2009-05-07; 修订日期:2009-07-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhengyf@nuist.edu.cn

assessment methods and the strength of with the flux response assessment model under O_3 stress as well as the effect of vapour pressure differences (VPD) and other upon stomatal conductance and O_3 uptake flux. This research provides a new means for comprehensive evaluation of surface ozone increase influencing photosynthesis productivity of winter wheat and its yield formation conducted in China, and it thus of practical significance to the assessment of the intensification of surface ozone concentration impacting on food crop security in our country.

Key Words: stomatal conductance; ozone; winter wheat; flux

地表臭氧(O_3)对作物和植被的影响已引起了国内外的广泛关注。其中,地表 O_3 胁迫对作物的影响评估最早开始于 20 世纪 80 年代,通过建立 O_3 浓度和产量之间的浓度响应模型,对产量损失进行评估^[1],而之后的研究表明, O_3 对农作物造成的负面影响是由累积效应所引起的,并提出了 O_3 剂量的概念,通过 SUM_{06} 和 AOT_{40} 等不同指标来反映 O_3 剂量对作物伤害的阈值^[2-3]。其中, AOT_{40} 是目前国内外广泛使用的 O_3 暴露指标之一,可以反映出高浓度 O_3 长期暴露对农作物造成的负面累积效应, AOT_{40} 指标将 $40\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 作为 O_3 对作物产生伤害的临界浓度,超过临界值的这部分 O_3 的累积效应将对作物产生伤害^[4-5]。然而,基于 AOT_{40} 等指标建立的作物产量损失的剂量响应模型,用于评估作物产量损失,存在一定的限制性和不确定性,因为对作物产量的影响主要取决于进入叶片气孔和其他伤害部位的 O_3 通量,而 AOT_{40} 指标仅仅考虑作物冠层顶部的 O_3 浓度和熏期的长短。

近年来,长江三角洲地区的对流层 O_3 浓度显著增加,其最高浓度达 $196\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ ^[6-9]。如何准确评估并预测 O_3 浓度持续升高对该地区主要农作物干物质累积和产量的影响,已成为重要的研究热点之一^[10-11]。本文基于开顶式气室(OTC)的大田试验,引进气孔导度模型和吸收通量模型,计算通过叶片气孔的 O_3 吸收通量,建立冬小麦叶片气孔 O_3 吸收通量与作物干物质累积损失的关系模型,定量评估 O_3 胁迫下的冬小麦干物质累积的损失,这是一条更为直接的定量评估手段,将为该区域大气污染物的环境影响评价提供参考,也可为政府及国际组织制订相应政策、法规提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 基于开顶式气室(OTC)的大田试验

试验地点位于南京信息工程大学农业气象试验站($32^{\circ}14'N, 118^{\circ}42'E$)。试验用冬小麦(扬麦 13)于 2007 年 11 月 12 日播种,每 666.7m^2 播种 15kg ,撒播,播种前施底肥,每 666.7m^2 复合肥 75kg 、尿素 30kg 。2008 年 3 月 13 日开始 O_3 曝气处理,曝气时段是每天的 08:00 至 16:00,共 8h。整个冬小麦生长季 OTC 内的水肥条件与田间管理和 OTC 外保持一致。

实验所用 OTC 由不锈钢框架构成,并外包聚乙烯塑料膜,连接 O_3 发生器、通风布气系统、 O_3 浓度调节阀等。 O_3 发生器购于南京万杰臭氧机电设备厂,为 WJ-H-Y5 型高频 O_3 发生器,气源由 O_3 发生器内置的制氧机生成。 O_3 发生器每小时生产 $5\text{g } O_3$,生成的 O_3 借助轴流式风机(沈阳沈力牌 sf2-2 型)经过硅胶管和布气盘进入 OTC 内。用新西兰生产的 AeroQual S-200 型 O_3 检测仪监测 OTC 内 O_3 浓度,并调节气流调节阀控制 OTC 内 O_3 浓度达到稳定。每 2d 对 OTC 内的 O_3 浓度监测 1 次,以防出现 O_3 浓度异常偏高。

9 个完全相同的 OTC,设定为处理组 T_1 、 T_2 和对照组 CK,并分别设置 3 个重复。 T_1 中 O_3 浓度控制在 $150\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 左右,连续监测的实际浓度为 $(150 \pm 8)\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 之间, T_2 中 O_3 浓度控制在 $100\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 左右,连续监测的实际浓度为 $(100 \pm 8)\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$,根据实测数据计算得到对照组的 AOT_{40} ^[4] 值为 $5.57\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$,而臭氧为 $100\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $150\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 时 AOT_{40} 分别为 $24\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ 和 $38.5\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ 。OTC 内外各置放自动气象站一台,连续观测 OTC 内外的温度、湿度、总辐射等环境变量,时间步长为 1hr,并将瞬时总辐射(W/m^2)转换成光合光子通量密度($PPFD$)(单位为 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。利用 FAO Penman-Monteith 模型计算水汽压差(VPD)^[12]。用气孔导度仪测定气孔导度。

1.2 气孔导度模型

气孔导度模型采用基于 Jarvis 模型修正后的阶乘式模型^[13-14]。

$$g_{sto} = g_{max} [\min(f_{phen}, f_{O_3})] f_{light} \times \max\{f_{min}, (f_{temp} f_{VPD})\} \quad (1)$$

式中, g_{sto} 是气孔导度 ($\text{mmolO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \text{PLA s}^{-1}$), g_{max} 是冬小麦的最大气孔导度 ($\text{mmolO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \text{PLA s}^{-1}$), 根据前人研究结果, 冬小麦叶片 g_{max} 出现在始花中期, 取值为 $450 \text{ mmolO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \text{PLA s}^{-1}$ ^[15-17]。参数 f_{phen} 、 f_{O_3} 、 f_{light} 、 f_{temp} 和 f_{VPD} 分别表示物候期和 O_3 , 以及三种环境变量 (PPFD、温度和 VPD) 对气孔导度最大值的胁迫系数, 其值介于 0 和 1 之间。其中, f_{phen} 和 f_{O_3} 是最主要的限制因子, 分别表示正常发育而衰老和由于 O_3 胁迫而诱导的提前衰老的影响。当 $f_{phen} < f_{O_3}$, 则 $\min(f_{phen}, f_{O_3}) = f_{phen}$, 表明生育期是最主要的限制因子, 即在整个生育期的早期和低浓度 O_3 胁迫下生育期是最主要的限制因子, 反之, 当 O_3 吸收率较高, 生育进程较慢时, f_{O_3} 成为最主要的限制因子, 这主要出现在冬小麦生育期的末期。 f_{phen} 系数主要基于热时间的积累而得到, 表示温度对植物发育速率的影响^[18]。 f_{min} 是在土壤湿度不是限制条件下的白天的最小气孔导度, 取值为 0.01^[15,19]。

基于 CO_2 和 H_2O 的气孔导度 g'_{sto} 转化成基于 O_3 的气孔导度 g_{sto} 的计算主要根据 Graham 定律, 假设不同气体的分子扩散比例等于分子量的平方根的倒数^[18]。因此, 实测气孔导度 g'_{sto} ($\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{PLA s}^{-1}$) 转换成 g_{sto} ($\text{mmolO}_3 \text{ m}^{-2} \text{PLA s}^{-1}$) 的转换系数为 0.61。

物候强迫系数 f_{phen} 基于热时间的累积计算得到^[14]:

$$f_{phen} = \begin{cases} 1 - \left(\frac{1 - f_{phen_a}}{f_{phen_e}} \right) \cdot ((A_{start} + f_{phen_e}) - tt), & A_{start} \leq tt < (A_{start} + f_{phen_e}) \\ 1, & (A_{start} + f_{phen_e}) \leq tt < (A_{end} + f_{phen_f}) \\ 1 - \left(\frac{1 - f_{phen_b}}{f_{phen_f}} \right) \cdot (tt - (A_{end} - f_{phen_f})), & (A_{end} - f_{phen_f}) \leq tt < A_{end} \end{cases} \quad (2)$$

式中, tt 为基于生物学零度的有效积温, A_{start} 和 A_{end} 分别为 O_3 熏期开始和结束时的有效积温, 参数 f_{phen_a} 和 f_{phen_b} 分别为冬小麦 O_3 熏期开始和结束时的气孔导度 g_{sto} 与最大气孔导度 g_{max} 的比值, 取值为 0.8 和 0.2, f_{phen_e} 和 f_{phen_f} 分别为冬小麦扬花期之前和之后的有效积温。

PPFD 胁迫系数 f_{light} 用下式给出^[20-22]:

$$f_{light} = 1 - e^{-L \cdot PPFD} \quad (3)$$

式中, L 为 g_{sto} 光响应函数的饱和率, 是针对冬小麦的一个常数, 取值 -0.0105, $PPFD$ 为光合光子通量密度 ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)。

温度胁迫系数 f_{temp} 由采用 Jarvis (1976) 气孔导度模型中的函数^[23]:

$$f_{temp} = \begin{cases} \max\left\{f_{min}, \left(\frac{(T - T_{min})}{(T_{opt} - T_{min})} \cdot \frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}}\right)^{\frac{T_{max} - T_{opt}}{T_{opt} - T_{min}}}\right\}, & T_{min} < T < T_{max} \\ f_{min}, & T \geq T_{max} \text{ 或 } T \leq T_{min} \end{cases} \quad (4)$$

式中, T 为小时平均温度 ($^{\circ}\text{C}$), T_{min} ($^{\circ}\text{C}$) 和 T_{max} ($^{\circ}\text{C}$) 为限制气孔导度使得达到最低值 f_{min} 的最低和最高温度, 分别取值 12 和 40; T_{opt} ($^{\circ}\text{C}$) 为没有任何气孔导度限制时的最适温度, 取值为 26。

f_{temp} 的主效应是在低温下限制气孔导度, 当出现高温环境时, 必须运用 VPD 值, 通过 f_{VPD} 系数的限制, 得到更符合实际的的气孔导度。VPD 胁迫系数 f_{VPD} ^[13] 为:

$$f_{VPD} = \min\{1, \max(f_{min}, ((1 - f_{min}) \cdot (VPD_{min} - VPD)(VPD_{min} - VPD_{max})) + f_{min})\} \quad (5)$$

式中, VPD_{max} 为开始限制气孔导度 g_{sto} 时的 VPD 值, 取值为 1.2 KPa, 而 VPD_{min} 为限制气孔导度值使之达到 f_{min} 的 VPD 值, 取值为 3.2 KPa。

冬小麦扬花期后由于 O_3 胁迫导致叶片加快衰老, 从而导致气孔导度下降, 通过大量的 O_3 诱导冬小麦叶片衰老的 OTC 实验得到 O_3 影响气孔导度的胁迫系数^[15,19,24]。

$$f_{O_3} = (1 + (AF_{st}O/11.5)^{10})^{-1} \quad (6)$$

式中, $AF_{st}O$ 为根据方程(8), Y 值为 0 时的整个熏期叶片的累积 O_3 吸收通量。

1.3 臭氧吸收计算及干物质响应

叶片是冬小麦光和生产和干物质累积的重要器官, 叶片 O_3 吸收通量的计算基于阻力相似原理^[25], 假设叶片胞间 O_3 浓度为零, 采用 Laisk 等的经验公式^[26], 假设 OTC 内的叶片对 O_3 的吸收取决于 O_3 浓度和叶片边界层阻力和气孔阻力, 计算公式为:

$$F_{st} = \frac{[O_3]}{r_b + r_s} \quad (7)$$

式中, F_{st} 为叶片气孔的 O_3 吸收通量, $[O_3]$ 为冠层 O_3 浓度 ($nL \cdot L^{-1}$), r_b 为叶片边界层阻力, 是叶片边界层导度 (g_b) 的倒数, 其值为一个常数, 取值 $1138 mmol O_3 m^{-2} PLA s^{-1}$ ^[27], r_s 为气孔阻力, 是气孔导度 g_{sto} 的倒数。

$$AF_{st}Y = \sum_{i=1}^n [F_{sti} - Y], F_{sti} \geq Y nmol \cdot m^{-2} PLA^{-1} \quad (8)$$

式中, F_{sti} 是小时 O_3 通量, n 是整个 O_3 熏期的小时数。

气孔导度模型和 O_3 吸收通量模型中所有变量的计算利用小时平均值。根据不同生育期不同 OTC 冬小麦的干物质累积测定值, 计算得到处理组 T_1 和 T_2 与对照组的相对值, 将其分别与 O_3 累积吸收通量 $AF_{st}Y$ 作线性回归分析, 并进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 环境变量胁迫系数的变化特征

根据式(3)、(4)和(5), 分别分析得到了整个 O_3 熏期 OTC 内部环境变量 $PPFD$ 、温度和 VPD 等的实际观测值及对气孔导度影响的胁迫系数(图 1), 并分析了冬小麦灌浆期 $PPFD$ 、温度和 VPD 胁迫系数的日平均小时变化(图 2), 以此来确定其相对重要性。从图 1 可以看出, 冬小麦进入扬花期之前, $PPFD$ 是一个重要的限制因子, 但温度较低时, 温度成为限制气孔导度的因素。扬花期之后, VPD 成为限制气孔导度的重要的环境变量。同时, 灌浆期每天的 10:00 至 16:00 之间的 VPD 是气孔导度最主要的限制因子(图 2)。

2.2 气孔导度模型的检验

气孔是植物叶片与外界进行气体交换的主要通道, 根据 Pleijel 等 2007 年改进的气孔导度阶乘模型, 计算了整个 O_3 熏期的气孔导度和 O_3 吸收通量, 为验证该模型的适用性, 选择对 O_3 最敏感的冬小麦扬花期, 连续测定了日气孔导度的小时变化, 并与根据气孔导度模型计算得到的结果进行比较。图 3 给出了 150、100 $nL \cdot L^{-1}$ 处理组和对照组 CK 的气孔导度观测值和计算值的关系, 通过双样本 t 检验分析, 150 $nL \cdot L^{-1}$ 的观测值与计算值存在显著差异 ($P < 0.05$), 而 100 $nL \cdot L^{-1}$ 和对照则没有显著性差异 ($P > 0.05$), 其决定系数分别为 0.65、0.91 和 0.89, 表明, 该模型计算的气孔导度解释了不同处理组所有数据中 65%、91% 和 89% 的气孔导度变化。同时, 当气孔导度较低时, 与观测值相比, 每组的计算值都偏高, 即高估了气孔导度, 而当气孔导度较高时, 计算结果却低估了气孔导度, 低估的明显偏多(图 3)。此外, 线性回归直线的斜率分别为 0.5757、0.7235 和 0.7630, 与 1:1 的斜率存在显著的差异 ($P < 0.05$), 而截距分别为 14.96、25.07 和 32.59, 都低于最大气孔导度 g_{max} 的 15%, 符合精确度的要求^[28]。表明, 该气孔导度模型适用于本次试验数据和干物质损失的评估。

气孔导度的低估可能是由于数据点较少, 更多的体现了对气孔导度其强烈限制作用的环境条件, 因此, 如果可能, 验证模型的数据应该包含更多的变量和更大范围的数据^[23], 而本次试验所获得气孔导度实测数据偏少, 存在较多的环境条件限制的不确定性, 特别是 VPD 和光照强度的不确定性。

2.3 O_3 吸收通量与干物质累积损失的关系

根据式 7 和式 8 计算得到了不同处理的冬小麦日小时累积 O_3 吸收通量(图 4)和整个 O_3 熏期的 O_3 累积吸收通量(图 5), 可以看出, 在 O_3 熏期的前期(100d 之内), O_3 累积吸收通量的大小顺序为 150 $nL \cdot L^{-1} > 100 nL \cdot L^{-1} > 对照$, 而当 O_3 熏期在 100d 到 110d 左右, 其顺序为 100 $nL \cdot L^{-1} > 150 nL \cdot L^{-1} > 对照$, 而在 110d 之后,

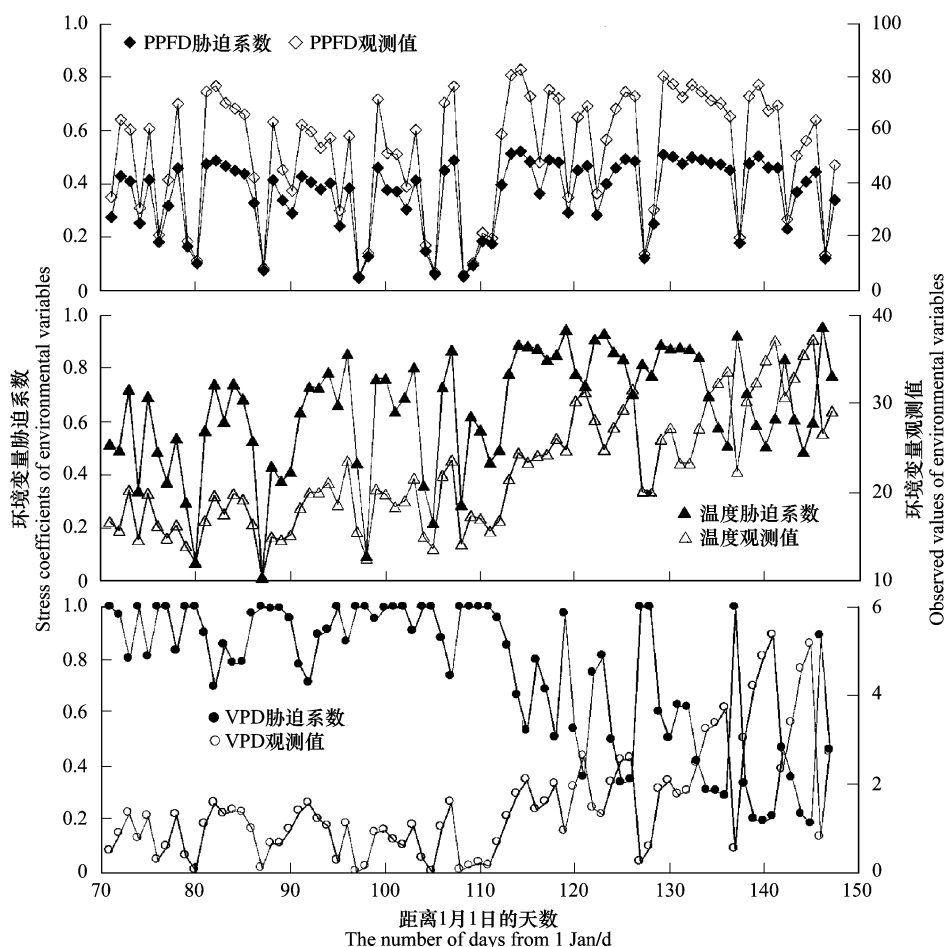


图1 臭氧熏期 OTC 内部环境变量胁迫系数和观测值的变化

Fig.1 Variation of stress coefficients and observed values of environmental factors in ozone fumigating period in OTC

则是对照组的吸收通量值达到最大。究其原因,除了2.1中提到的环境变量温度、光照和 VPD 限制了气孔导度之外, O_3 胁迫系数也是一个重要的因素,高浓度 O_3 胁迫加速叶片老化,使得气孔导度迅速降低,同时,也可能是大气 O_3 背景值达到了一定浓度,使得吸收通量变大。

同时,图6和图7给出了 $150\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $100\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理 OTC 内冬小麦累积 O_3 吸收通量 AF_{st06} 与其干物质累积损失的关系,可以看出,在整个 O_3 熏期期间的 $150\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $100\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理的气孔累积 O_3 吸收通量与冬小麦不同生育期的干物质累积量的决定系数分别为0.91和0.93($P < 0.01$),当 AF_{st06} 增加 $10\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}$, $150\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $100\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理组与对照相比,其干物质累积分别损失16.41%和13.23%。

2.4 基于 VPD 的敏感性检验

为测试 O_3 吸收-干物质累积损失响应函数在气象变量观测值推导气孔导度模型的敏感性,不同纬度的站点和不同作物生长季的 VPD 值存在较大的差异,是影响叶片气孔导度的重要环境变量之一^[13]。在上述气孔

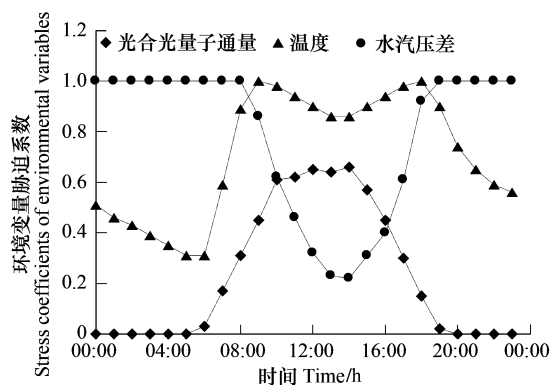


图2 冬小麦灌浆期 OTC 内部环境变量胁迫系数的变化

Fig.2 Variation of stress coefficients of environmental variables in grain-filling period of winter wheat in OTC

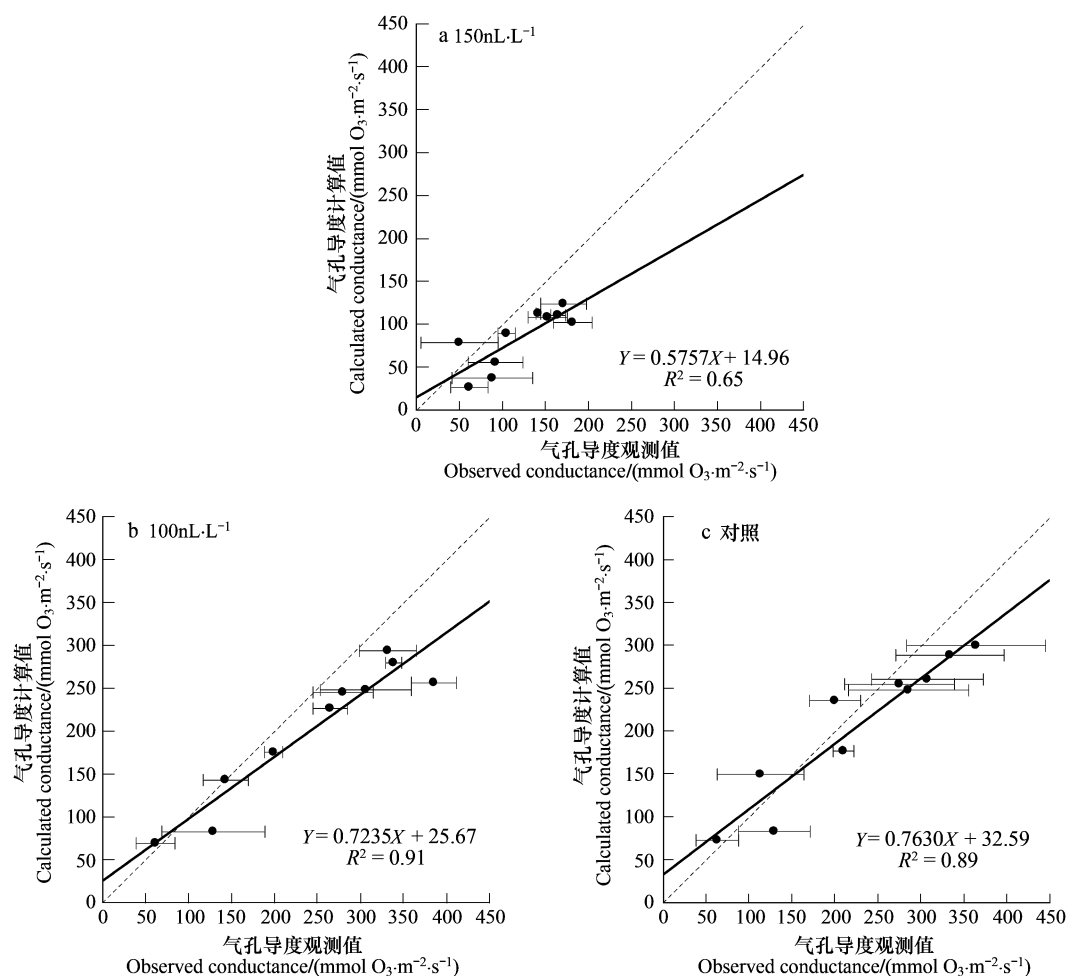


图3 不同处理组气孔导度观测值与 Pleijel 等模型计算值的比较

Fig. 3 The calculated values of stomatal conductance by using the Pleijel et al. are plotted versus the observed stomatal conductance values in 150nL·L⁻¹ (a), 100nL·L⁻¹ (b) treatments and control (c)

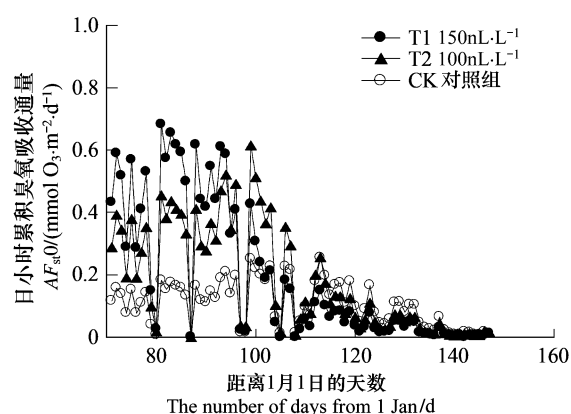


图4 冬小麦叶片 O₃ 小时累积吸收日通量的变化

Fig. 4 Daily variation of hourly accumulated uptake flux of ozone through leaves of winter wheat

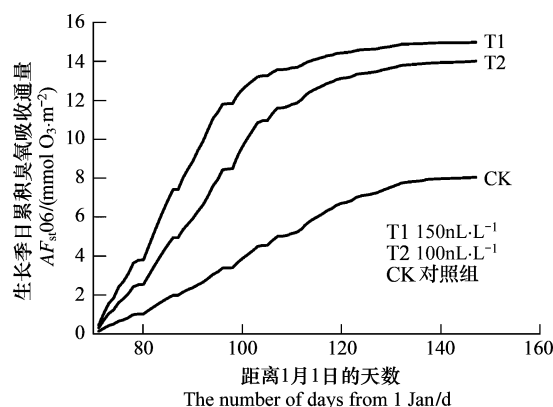


图5 冬小麦叶片 O₃ 累积吸收通量的变化

Fig. 5 Variation of accumulated daily uptake flux of ozone through leaves of winter wheat

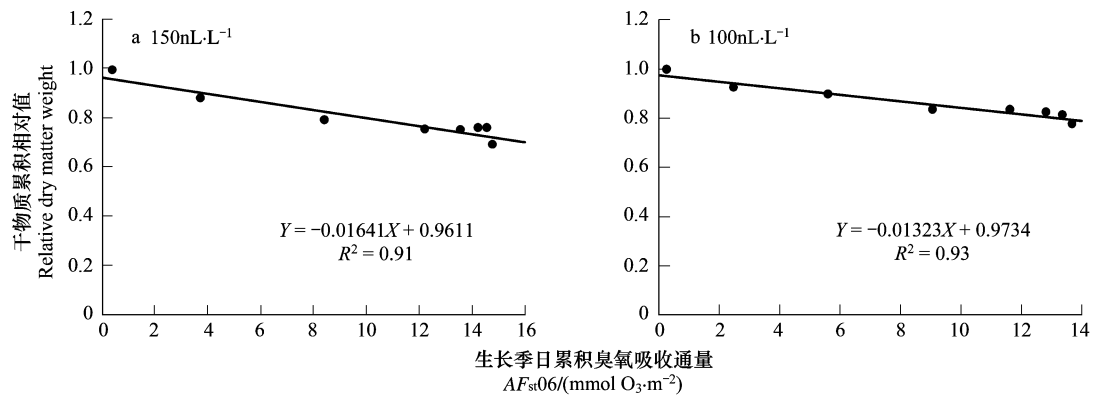
图6 O_3 处理累积吸收通量与冬小麦干物质累积损失的关系

Fig. 6 The relationship between relative loss of dry matter accumulated and the modelled, accumulated stomatal uptake flux of ozone, above an ozone uptake rate threshold of $6 \text{ mmol O}_3 \cdot \text{m}^{-2} \text{ PLAs}^{-1}$ for winter wheat in $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ (a) and $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ (b) treatment

导度模型中调整所有的 VPD 的值使之增加 10% 和降低 10%, 计算得到新的气孔导度和叶片气孔的 O_3 累积吸收通量, 并建立新的 O_3 累积吸收通量与作物干物质累积损失的关系 (图 7), 分别开展截距为 1.0 的一元线性回归分析, 结果表明, 在 $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理组, VPD 增加 10%, 其趋势线斜率由 -0.0156 减少到 -0.0161 , 减少了约 3.2%, 而 VPD 减少 10%, 则趋势线斜率增加了 3.2%。同样, 在 $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理组, VPD 增加 10%, 其趋势线斜率由 -0.0194 减少到 -0.0199 , 增加了约 2.6%, 而 VPD 减少 10%, 则趋势线斜率减少了 1.6%。显然, 相比 VPD 值 10% 的增加, 这种趋势变化是较小的, 即作为 O_3 敏感性指标的趋势线斜率的变化小于 VPD 值本身的变化, 这表明, 较高或较低的 VPD 值的微弱变化并不一定导致 VPD 对气孔导度影响程度的同步变化, 但在 O_3 熏期的后期, 以及高温、干燥引起的较高的 VPD 值 (图 1), 将导致气孔导度和 O_3 吸收通量的显著下降。

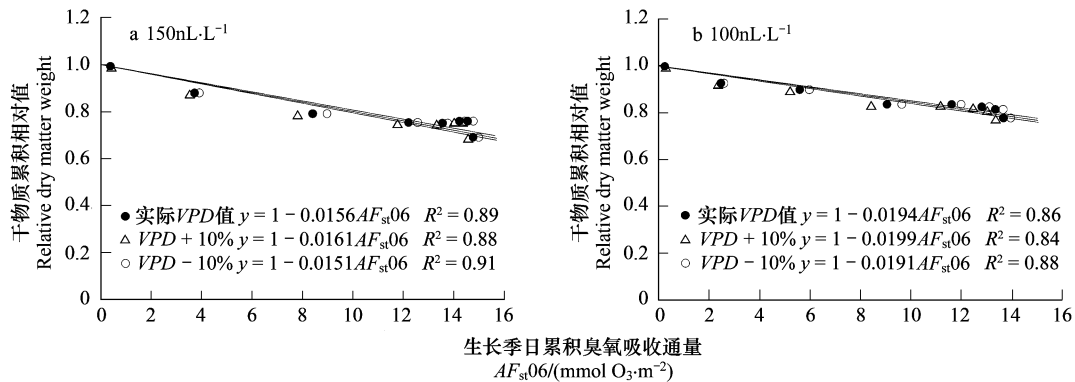
图7 修正 $VPD (\pm 10\%)$ 的 O_3 累积吸收通量与冬小麦干物质累积损失的关系

Fig. 7 The accumulated yield response regression for AF_{st06} of winter wheat assuming that all observed VPD values of the open-top chambers were correct (VPD unchanged), that they were underestimated by 10% ($VPD + 10\%$) and that they were overestimated by 10% ($VPD - 10\%$), in 150 (a) and $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ (b) treatments

3 讨论

3.1 地表 O_3 胁迫对作物影响的评估

国内外研究表明, 地表 O_3 胁迫对作物影响的量化评估首先要确定 O_3 对作物产生影响的阈值, 同时, 在某一时间段内, O_3 的影响是累积的。利用冠层顶部的 O_3 浓度, 开展量化评估的方法主要有 3 种^[14], 第一是基于 O_3 影响的浓度阈值方法, 仅仅利用冠层顶部的 O_3 浓度, 计算白天小时平均 O_3 浓度与阈值差的累积值, 该方法

没有考虑进入叶片气孔的 O_3 通量,通常用单位 $\mu L \cdot L^{-1} \cdot h^{-1}$ 表示, AOT_x 是最常用的一种方法, x 取值为 30 或 $40 \mu L \cdot L^{-1}$ 。第二是基于 VPD 修正的 O_3 影响的浓度阈值方法,该方法引入 VPD 对气孔 O_3 吸收通量影响的胁迫系数,并乘以冠层上方某一时段内每日小时平均 O_3 浓度与阈值差的累积值来表示,得到 VPD 修正的 O_3 浓度参数,表示为 $[O_3] \cdot VPD$,单位通常为 $\mu L \cdot L^{-1} \cdot h^{-1}$ 。 $AOT_{30} \cdot VPD$ 是这该方法的一种常见的表示形式,但该方法仅仅用于研究作物可见伤害的短期阈值,不能用来评估作物产量的损失。第三是基于气孔通量的 O_3 影响阈值方法,该方法将充分考虑温度、 VPD 、光照、土壤水势、 O_3 浓度和植物不同生育期对 O_3 叶片气孔通量的影响,研究进入气孔并到达伤害部位的 O_3 通量。

显然, AOT_x 的使用有一定的限制性和不确定性^[29]。事实上, O_3 对作物的影响关键取决于进入叶片伤害部位的 O_3 总量,而基于阈值 x 的 AOT_x 仅仅考虑的是冠层顶部的 O_3 浓度,同时,基于 O_3 浓度的评估方法不受气候条件的影响,也不会显示出暖湿或热干条件下的伤害风险的变化。本文所引入的气孔导度模型和 O_3 吸收模型正是根据上述第 3 种方法开展的,该模型充分考虑各种环境因子,以及 O_3 胁迫和生育期对气孔导度的影响,从而得到叶片 O_3 吸收通量的变化。

3.2 气孔导度模型的影响因子及臭氧吸收通量

国内外研究表明,环境因子、 O_3 胁迫和不同生育期对叶片气孔导度都有显著的影响,从而决定 O_3 吸收通量,而在各种环境因子中, VPD 是一个最为重要的胁迫因子。较高的 VPD 有或多或少的瞬时效应导致气孔关闭,从而减少叶片的蒸腾速率和水汽通量。在热干的环境条件下, VPD 的限制也将上午日出不久出现。而每天下午,空气温度正常下降,如果绝对湿度保持稳定或少有上升,则 VPD 伴随着下降。根据 f_{VPD} 系数的函数方程,如果每天早期受到 f_{VPD} 的限制,将允许气孔重新开放,但大多数不会出现这种情况。因为植物通过蒸腾作用的失水率较根部的吸水率要快的多^[30],这将导致植物水势下降,并在下午阻止气孔重新开放^[15]。当到夜间蒸腾速率较低时,植物水势恢复。

此外,本文的气孔导度模型考虑了物候期的影响,所建立的物候胁迫系数 f_{phen} 是根据整个生育期的积温来确定,研究表明,从扬花期开始到灌浆期结束这段时间是冬小麦对 O_3 最为敏感的时期^[31-32],因此,在该时期的 f_{phen} 取到最大值,然后根据有效积温的变化确定不同生育阶段的胁迫系数,以此决定植物叶片的衰老程度。由于叶片的衰老将降低叶片的气孔导度,从而较少对 O_3 的吸收,因此,在气孔导度模型中增加 f_{phen} 将能更加真实的反映 O_3 的伤害作用。

研究表明,植物组织对于 O_3 的胁迫有一定的适应和脱毒能力,细胞壁上的抗坏血酸盐等抗氧化剂将分解清除掉一小部分通过叶片气孔进入的 O_3 ^[33],然而,由于作物的品种差异,以及生育期和环境因子的变化将使得作物对 O_3 的适应和脱毒能力存在一定得差异^[34],国内外建立的冬小麦 O_3 通量响应关系是根据 O_3 吸收通量的阈值来确定的,该阈值为 $Y \text{ nmol} O_3 \cdot \text{m}^{-2} \text{ PLAs}^{-1}$ 的 O_3 吸收速率,对应于冬小麦的适应与脱毒能力,即高于这一阈值的 O_3 吸收通量将造成冬小麦产量和干物质累积的损失。由于当前国内外研究的局限性, Y 值只能取一个参数,还无法确定冬小麦整个生长季 Y 值逐日和逐时的动态变化,可能需要更加详细的脱毒能力的研究^[35]。前人研究表明, Y 取值 $6 \text{ nmol} O_3 \cdot \text{m}^{-2} \text{ PLAs}^{-1}$ 其计算的 $AF_{st}06$ 的变化与产量损失相对值的相关性最为显著^[13,14,19,36]。本文也选用该值建立了 $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理的冬小麦干物质累积相对于对照组的相对值与 $AF_{st}06$ 值的变化之间的关系模型(图 6a 和图 6b),决定系数分别为 0.91 和 0.93 ($P < 0.01$),相关性达到极显著水平。当 $AF_{st}06$ 增加 $10 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2}$, $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理组与对照相比,其干物质累积分别损失 16.41% 和 13.23%,直接反映了 O_3 胁迫对冬小麦干物质累积的影响。在后续研究中,本课题组将开展多次大田 OTC 试验,获取更多的产量损失的数据,建立处理组的产量相对于对照组的损失与 $AF_{st}06$ 之间建立关系模型,用于评估 O_3 增加对产量损失的直接效应。

本文利用大田 OTC 试验,开展 O_3 胁迫对作物影响的评估,OTC 内外的气候条件存在一定的差异。国内外关于 OTC 内部与外部的气候条件的差异有过较多的研究,Jetten^[37] 的研究表明,OTC 内部的温度的增加、 VPD 的改变和 $PPFD$ 的减少程度在 10%—20%,而且,OTC 内外的空气循环模式存在差异。拟合冬小麦整个

生长季温度(T)、相对湿度(RH)、 VPD 和 $PPFD$ 的OTC内外的关系分别为: $VPD_{外} = 0.8243 \cdot VPD_{内0.58}$, $R^2 = 0.80$ ($p < 0.05$); $T_{外} = 0.91 \cdot T_{内} + 0.79$, $R^2 = 0.96$ ($p < 0.01$); $PPFD_{外} = \exp(0.00092 \cdot PPFD_{内}) \cdot 618.37$, $R^2 = 0.76$ ($P < 0.05$)。可以看出,本研究所用的OTC内部的温度的增加、 VPD 的改变和 $PPFD$ 的减少程度与Jetten^[37]的研究基本类似。

根据Morgan等^[38]的研究成果,在同等 O_3 浓度条件下,运用OTC试验,结合气孔导度模型和叶片 O_3 吸收通量计算得到的作物产量的损失将少于OTC外部的开放式试验和自然条件,即OTC试验将低估作物产量和干物质累积的损失。由于OTC内外的环境变量存在一定的差异,因此,这种低估效应可以通过影响气孔导度的环境变量来解释,第一,OTC内部温度升高,没有被由于蒸散而引起的相对湿度的同步增加所补偿,导致OTC内 VPD 水平较高,而 VPD 对于气孔关闭与开启是一个尤为重要的变量,较高的 VPD 可能导致在同等 O_3 浓度条件下OTC内部较外部有更低的 O_3 吸收通量,因此,根据通量响应模型得到的产量和干物质累积损失将减少。此外,在冬小麦产量形成最关键的时期—灌浆期,如果其持续时间的长短用积温来表示,将比用日数表示的灌浆期减少1/3^[27],因此,温度的OTC内部的灌浆期及整个生长季将较OTC外部短,使得 O_3 吸收通量下降,导致产量和干物质累积损失将减少。

因此,本文探讨的基于气孔导度模型和 O_3 吸收通量得到的 $AF_{st}Y$ 方法与基于浓度阈值的 AOT_{40} 相比,建立了一种用于作物干物质累积与 O_3 通量响应关系的 O_3 暴露与风险评估之间更为直接的关系。这种方法补偿了OTC内外环境变量而导致的发育速率的差异。OTC内部与周围环境有不同的环境条件,因而导致气孔导度和 O_3 吸收的变化,通量方法在很大程度上克服了这个问题。本研究的下一步工作将选择对 O_3 敏感和产量形成的关键生育阶段—灌浆期,更进一步的开展多年OTC试验,验证和调整通量响应关系模型,并全面分析OTC内部 O_3 浓度和辐射的分布,分析OTC内外的冬小麦产量损失,全面评估长江三角洲地区地表 O_3 增加对作物产量的影响,量化其导致的产量损失状况。

Reference:

- [1] Heck W C, Adams R M. A reassessment of crop loss from ozone. *Environmental Science and Technology*, 1983, 17(12): 572-581.
- [2] US EPA. Air quality criteria for ozone and other photochemical oxidants. Washington DC: US Environmental Protection Agency, 1996.
- [3] Fuhrer J, Booker F. Ecological issues related to ozone: agricultural issues. *Environment International*, 2003, 29(2): 141-154.
- [4] Yao F F, Wang X K, Lu F, Feng Z W, Ouyang Z Y. Assessing the impact of ambient ozone on crop ecosystem: A case study in Yangtze Delta, China. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2008, 3(2): 189-195.
- [5] Pleijel H, Berglen E A, Danielsson H, Bondesson N and Selldén G. Differential ozone sensitivity in an old and a modern Swedish wheat cultivar-grain yield and quality, leaf chlorophyll and stomatal conductance. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(1): 63-71.
- [6] Zhou X J. The interaction between the atmosphere and ecosystems in Yangtze Delta Region. Beijing: Meteorological Press, 2004.
- [7] Luo C, John J C, Zhou X, Lam K S, Wang T and Chameides W L. A nonurban ozone air pollution episode over eastern China: observation and model simulations. *Journal of Geophysical Research*, 2000, 105(2): 1889-1908.
- [8] Wang X K, Ouyang Z Y, Miao H. Application of DNDC model in estimation of CH_4 and N_2O emissions in agricultural ecosystems in Yangtze River Delta. *Chinese Journal of Environmental Science*, 2001, 22(3): 15-19.
- [9] Wang X K, Zhuang Y H, Li C S. The distribution pattern of N_2O emission from agricultural soil in China. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(8): 10-17.
- [10] Yao F F, Wang X K, Ouyang Z Y, Feng Z W. A simulation model of ozone stress on photosynthetic production and its allocation of winter wheat. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(11): 2586-2593.
- [11] Liu J D, Zhou X J, Yu Q, Yan P, Guo J P, Ding G A. A numerical simulation of the impacts of ozone in the ground layer atmosphere on crop photosynthesis. *Chinese Journal of Atmospheric Sciences*, 2004, 28(1): 59-68.
- [12] Allen R G, Periera L S, Raes D, Smith M. Crop evapotranspiration: Guidelines for computing crop requirements. Irrigation and drainage paper No. 56, FAO, Rome, Italy, 1998.
- [13] Pleijel H, Danielsson H, Emberson L, Ashmore M R, Mills G. Ozone risk assessment for agricultural crops in Europe: Further development of stomatal flux and flux-response relationships for European wheat and potato. *Atmospheric Environment*, 2007, 41(14): 3022-3040.
- [14] LRTAP Convention. Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads and levels and air pollution effects, risks and trends. Convention on Long-range Transboundary Air Pollution, 2004 <<http://www.icpmapping.org>>.
- [15] Pleijel H, Danielsson H, Vandermeiren K, Blum C, Collse J and Ojanperä K. Stomatal conductance and ozone exposure in relation to potato tuber yield-results from the European CHIP programme. *European Journal of Agronomy*, 2002, 17(4): 303-317.

- [16] Lehnher B, Mächler F, Grandjean A, Fuhrer J. The regulation of photosynthesis in leaves of field-grown spring wheat (*Triticum aestivum*) at different levels of ozone in ambient air. *Plant Physiology*, 1988, 88(4): 1115-1119.
- [17] Frederick J R. Winter wheat leaf photosynthesis, stomatal conductance, and leaf nitrogen concentration during reproductive development. *Crop Science*, 1997, 37(6): 1819-1826.
- [18] Campbell G S, Norman J M. An Introduction to Environmental Biophysics, second ed. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1998, 286.
- [19] Danielsson H, Karlsson P, Karlsson G, Pleijel H. Ozone uptake modelling and flux-response relationships-an assessment of ozone-induced yield loss in spring wheat. *Atmospheric Environment*, 2003, 37(4): 475-485.
- [20] Livingston N J, Black T A. Stomatal characteristics and transpiration of three species of conifer seedlings planted on a high elevation south-facing clear-cut. *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, 17(10): 1273-1282.
- [21] Grütters U, Fangmeier A, Jäger H J. Modelling stomatal responses of spring wheat (*Triticum aestivum*) to ozone at different levels of water supply. *Environmental Pollution*, 1995, 87(2): 141-149.
- [22] Emberson L D, Ashmore M R, Cambridge H M, Simpson D, Tuovinen J P. Modelling stomatal ozone flux across Europe. *Environmental Pollution*, 2000, 109(3): 403-413.
- [23] Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B*, 1976, 273(927): 593-610.
- [24] Gelang J, Pleijel H, Sild E, Danielsson H, Younis S and Selldén S. Rate and duration of grain filling in relations to flag leaf senescence and grain yield in spring wheat (*Triticum aestivum*) exposed to different concentrations of ozone. *Physiologia Plantarum*, 2000, 110(3): 366-375.
- [25] Unsworth M H, Heagle A S, Heck W W. Gas exchange in open-top field chambers. II. Resistances to ozone uptake by soybeans. *Atmospheric Environment*, 1984, 18(2): 381-385.
- [26] Laisk A, Kull O, Moldau H. Ozone concentration in leaf intercellular air spaces is close to zero. *Plant Physiology*, 1989, 90(3): 1163-1167.
- [27] Pleijel H, Danielsson H, Karlsson P, Gelang J, Karlsson P E, Selldén G. An ozone flux-response relationship for wheat. *Environmental Pollution*, 2000, 109(3): 453-462.
- [28] Underwood A J. Experiments in Ecology. Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance. Cambridge University Press, Cambridge, 1997, 504.
- [29] UNECE. Revised manual on methodologies and criteria for mapping critical levels/loads and geographical areas where they are exceeded. Umweltbundesamt, Berlin, Germany, 2004. /www.icpmapping.org/pub/manual_2004/S.
- [30] Uddling J, Pleijel H, Karlsson P E. Measuring and modelling leaf diffusive conductance in juvenile silver birch, *Betula pendula*. *Trees*, 2004, 18(6): 686-695.
- [31] Pleijel H, Danielsson H, Gelang J, Sild E, Selldén G. Growth stage dependence of the grain yield response to ozone in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1998, 70(1): 61-68.
- [32] Soja G, Barnes J D, Posch M, Vandermeirend K, Pleijel H, Mills G. Phenological weighting of ozone exposures in the calculation of critical levels for wheat, bean and plantain. *Environmental Pollution*, 2000, 109(3): 517-524.
- [33] Barnes J D, Zheng Y, Lyons T M. Plant resistance to ozone: the role of ascorbate. In: Osama, K., Saji, H., Youssefian, S., Kondo, N. (Eds.), *Air Pollution and Plant Biotechnology*. Springer, Tokyo, 2002, 235-252.
- [34] Plöchl M, Lyons T, Ollerenshaw J, Barnes J. Simulating ozone detoxification in the leaf apoplast through the direct reaction with ascorbate. *Planta*, 2000, 210(3): 454-467.
- [35] Musselman R C, Lefohn A S, Massman W J, Heath R L. A critical review and analysis of the use of exposure and flux-based ozone indices for predicting vegetation effects. *Atmospheric Environment*, 2006, 40(10): 1869-1888.
- [36] Harmens H, Mills G, Emberson L D, Ashmore M R. Implications of climate change for the stomatal flux of ozone: A case study for winter wheat. *Environmental Pollution*, 2007, 146(3): 763-770.
- [37] Jetten T H. Physical description of transport processes inside an open top chamber in relation to field conditions. Landbouwniversiteit Wageningen, Netherlands, 1992.
- [38] 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. *New Phytologist*, 2006, 170(2): 333-343.

参考文献:

- [4] 姚芳芳, 王效科, 逯非, 冯宗炜, 欧阳志云. 臭氧对农业生态系统影响的综合评估: 以长江三角洲为例. *生态毒理学报*, 2008, 3(2): 189-195.
- [6] 周秀骥. 长江三角洲低层大气与生态系统相互作用研究. 北京: 气象出版社, 2004.
- [8] 王效科, 欧阳志云, 苗鸿. DNDC 模拟在长江三角洲农田生态系统 CH_4 和 N_2O 排放量估算中的应用. *环境科学*, 2001, 22(3): 15-19.
- [9] 王效科, 庄亚辉, 李长生. 中国农田土壤 N_2O 排放通量分布格局研究. *生态学报*, 2001, 21(8): 10-17.
- [10] 姚芳芳, 王效科, 欧阳志云, 冯宗炜. 臭氧胁迫下冬小麦物质生产与分配的数值模拟. *应用生态学报*, 2007, 18(11): 2586-2593.
- [11] 刘建栋, 周秀骥, 于强, 颜鹏, 郭建平, 丁国安. 近地层大气臭氧对作物光合作用影响的数值模拟研究. *大气科学*, 2004, 28(1): 59-68.