

中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

(Shengtai Xuebao)

第 30 卷 第 23 期
Vol.30 No.23
2010



中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 30 卷 第 23 期 2010 年 12 月 (半月刊)

目 次

1940—2002 年长江中下游平原乡村景观区域中耕地类型及其土壤氮磷储量的变化	武俊喜,程 序,焦加国,等 (6309)
海洋生态资本概念与属性界定	陈 尚,任大川,李京梅,等 (6323)
海洋生态资本价值结构要素与评估指标体系	陈 尚,任大川,夏 涛,等 (6331)
黔中喀斯特山区退化生态系统生物量结构与 N、P 分布格局及其循环特征	杜有新,潘根兴,李恋卿,等 (6338)
长白山阔叶红松林样地槭属树木木生真菌的群落组成和分布	魏玉莲,戴玉成,袁海生,等 (6348)
内蒙古退化荒漠草原土壤细菌群落结构特征	吴永胜,马万里,李 浩,等 (6355)
盐度对尖瓣海莲幼苗生长及其生理生态特性的影响	廖宝文,邱凤英,张留恩,等 (6363)
基于树轮火疤塔河蒙克山樟子松林火灾的频度分析	胡海清,赵致奎,王晓春,等 (6372)
不同农业景观结构对麦蚜种群动态的影响	赵紫华,石 云,贺达汉,等 (6380)
黑河中游荒漠灌丛斑块地面甲虫群落分布与微生境的关系	刘继亮,李锋瑞,刘七军,等 (6389)
刺槐树冠光合作用的空间异质性	郑 元,赵 忠,周 慧,等 (6399)
南海北部夏季基础生物生产力分布特征及影响因素	宋星宇,刘华雪,黄良民,等 (6409)
怒江三种裂腹鱼属鱼类种群遗传结构	岳兴建,汪登强,刘绍平,等 (6418)
大型水生植物对重金属的富集与转移	潘义宏,王宏镔,谷兆萍,等 (6430)
依据大规模捕捞统计资料分析东黄渤海白姑鱼种群划分和洄游路线	徐兆礼,陈佳杰 (6442)
正交试验法分析环境因子对苦草生长的影响	朱丹婷,李铭红,乔宁宁 (6451)
基于中分辨率 TM 数据的湿地水生植被提取	林 川,官兆宁,赵文吉 (6460)
基于 CVM 的三江平原湿地非使用价值评价	敖长林,李一军,冯 磊,等 (6470)
耕地易地补充经济补偿的生态价值——以江阴市和兴化市为例	方 斌,杨 叶,郑前进,等 (6478)
自然旅游地居民自然保护态度的影响因素——中国九寨沟和英国新森林国家公园的比较	程绍文,张 捷,徐菲菲 (6487)
基于 PSR 方法的区域生态安全评价	李中才,刘林德,孙玉峰,等 (6495)
灌浆期高温对水稻光合特性、内源激素和稻米品质的影响	滕中华,智 丽,吕 俊,等 (6504)
秦岭北坡不同生境栓皮栎实生苗生长及其影响因素	马莉薇,张文辉,薛瑶芹,等 (6512)
子午岭三种生境下辽东栎幼苗定居限制	郭 华,王孝安,朱志红 (6521)
温度、盐度对龟足胚胎发育和幼虫生长的联合影响	饶小珍,林 岗,张殿彩,等 (6530)
锡林郭勒盟气候干燥度的时空变化规律	王海梅,李政海,韩国栋,等 (6538)
北京市水足迹及农业用水结构变化特征	黄 晶,宋振伟,陈 阜 (6546)
延安北部丘陵沟壑区退耕还林(草)成效的遥感监测	孙智辉,雷延鹏,卓 静,等 (6555)
冰川前缘土壤微生物原生演替的生态特征——以乌鲁木齐河源 1 号冰川为例	王晓霞,张 涛,孙 建,等 (6563)
储藏方式和时间对三峡水库消落区一年生植物种子萌发的影响	申建红,曾 波,施美芬,等 (6571)
云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征	刘万德,苏建荣,李帅锋,等 (6581)
青藏高原高寒矮嵩草草甸碳增汇潜力估测方法	曹广民,龙瑞军,张法伟,等 (6591)
基于 CEVSA2 模型的亚热带人工针叶林长期碳通量及碳储量模拟	顾峰雪,陶 波,温学发,等 (6598)
太原盆地土壤呼吸的空间异质性	张义辉,李洪建,荣燕美,等 (6606)
专论与综述	
热带森林碳汇或碳源之争	祁承经,曹福祥,曹受金 (6613)
景观对河流生态系统的影响	欧 洋,王晓燕 (6624)
自由空气中臭氧浓度升高对大豆的影响	杨连新,王云霞,赵秩鹏,等 (6635)
研究简报	
基于生态系统服务价值的区域生态补偿——以山东省为例	王女杰,刘 建,吴大千,等 (6646)
鹤伴山国家森林公园土壤甲螨群落结构	许士国,付荣恕 (6654)
栓皮栎人工林树干液流对不同时间尺度气象因子及水面蒸发的响应	桑玉强,张劲松,孟 平,党宏忠,等 (6661)
赤眼蜂发育速率对梯度恒温的响应	陈洪凡,岑冠军,黄寿山 (6669)
学术信息与动态	
GIS 和遥感技术在生态安全评价与生物多样性保护中的应用	李文杰,张时煌 (6674)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 374 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 42 * 2010-12	

自由空气中臭氧浓度升高对大豆的影响

杨连新¹, 王云霞¹, 赵秩鹏¹, 朱建国², J. D. Sun³, 王余龙^{1,*}

(1. 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室 / 农业部长江中下游作物生理生态与栽培重点开放实验室, 扬州 225009;

2. 中国科学院 南京土壤研究所 土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 南京 210008;

3. Department of Plant Biology, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana, IL 61801, USA)

摘要: 人类活动导致的大气和气候变化将极大地改变作物未来的生长环境, 其中一个显著的变化就是近地层空气污染物臭氧浓度的迅速上升: 从工业革命前低于 10 nL/L 上升到现在的 50 nL/L (夏季每天 8 h 平均), 最新预测这一浓度将在 2015—2050 年增加 20%—25%, 本世纪末将增加 40%—60%。目前大气背景臭氧浓度已经超过敏感植物的伤害阈值 (即 40 nL/L), 广泛地造成农作物减产, 而未来臭氧浓度增加将使这种影响变得更为严重。与封闭式和开顶式试验相比, FACE (free-air gas concentration enrichment) 研究使用标准的作物管理技术, 在完全开放的农田条件下运行, 代表了人类对未来大气环境的最好模拟。作为人类食物蛋白的重要来源, 大豆是世界上种植面积最大的双子叶植物, 也是 1 年生 C₃ 作物的模式作物, 同时也被认为对臭氧污染最为敏感的作物之一。美国伊利诺伊大学的大豆 FACE (SoyFACE) 是世界上第 1 个利用 FACE 技术开展农作物对高浓度臭氧 (模拟本世纪中叶近地层臭氧浓度) 响应和适应的多学科合作研究。在阐述气室研究的局限性和介绍 SoyFACE 运行特点的基础上, 首次综述了 FACE 情形下高浓度臭氧对大豆光合特性、冠层结构、物质生产与分配、产量及其构成因素以及虫害等方面的影响, 并比较了 FACE 与气室研究结果的异同点。SoyFACE 研究清楚地表明臭氧对未来粮食安全的影响必须作为一个重要的全球变化因子来加以考虑。利用 FACE 技术深入开展臭氧及其与其它全球变化因子的互作对世界主要粮食作物的影响、机制和调控的系统研究, 是该领域未来优先考虑的方向。

关键词: 臭氧; FACE (free-air gas concentration enrichment); 大豆; 生长; 产量

Responses of soybean to free-air ozone concentration enrichment: a research review

YANG Lianxin¹, WANG Yunxia¹, ZHAO Yipeng¹, ZHU Jianguo², J. D. Sun³, WANG Yulong^{1,*}

1 Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province/key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Cultivation in Middle and Lower Reaches of Yangtze River of Ministry of Agriculture, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

2 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008

3 Department of Plant Biology, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana, IL 61801, USA

Abstract: Global atmospheric and climatic changes as a result of human activities will significantly alter many elements of the future crop production environment. One of these changes is the rapid increase in tropospheric ozone concentration ($[O_3]$). Daily 8-h tropospheric $[O_3]$ has increased from approximately 10 nL/L prior to the industrial revolution to the current level of approximately 50 nL/L (8-h summer seasonal average), and is estimated to increase further by 20%—25% between 2015 and 2050, and by 40%—60% by 2100. The current ambient $[O_3]$ is above critical thresholds (40 nL/L) in damaging sensitive crops, and causing substantial yield loss. Future increase in ozone level will worsen this damage. As a major source of food protein worldwide, soybean (*Glycine max* L. Merr.), the most widely planted dicotyledonous crop and a model of C₃ annual plants, is considered as one of the most sensitive crops to ozone exposure. Assessing the impact of the expected increase in ground-level $[O_3]$ on soybean is therefore of crucial importance for food security of the world in the

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (30771275, 30871486, 31071359); 江苏省高校自然科学重大基础研究项目 (08KJA210003); 中国科学院国际合作重点项目 (GJHZ0748); 扬州大学科技创新培育基金项目 (2009CXJ021)

收稿日期: 2010-03-19; 修订日期: 2010-10-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ylwang@yzu.edu.cn

near future. However, current assessments of the effects on soybean from changes in $[O_3]$ based on studies conducted in chambers such as growth cabinets, glasshouse or open-top chambers. These facilities modify environmental conditions such as temperature, sunlight, humidity, and hence there is uncertainty over how well they represent the real effects of ozone under conditions of normal atmosphere coupling in the field. Compared with chamber studies, free-air gas concentration enrichment (FACE) experiment, conducted in fully open-air field condition using regional standard agronomic practices, represents the best simulations for future atmospheric environment. SoyFACE, located at the University of Illinois, USA, is the first interdisciplinary study in the world to investigate the response and adaptation of crops to elevated $[O_3]$ that will occur over the first half of this century using FACE technology for ozone fumigation. Based on the description of the limitation of chamber studies and operation feature of the SoyFACE facility, this review paper mainly focused on the effects of free-air ozone concentration enrichment on the photosynthesis, canopy structure, dry matter production and distribution, grain yield and its components, as well as insect herbivory of soybean crops, compared the similarities and differences between findings obtained by FACE and enclosure methodologies, and evaluated the interactive effects of ozone by development stages, elevated carbon dioxide concentration and stress treatments (e. g., low nitrogen and extreme climatic events). This first FACE treatment of a food crop to elevated $[O_3]$ showed yield losses in soybean under fully open-air field conditions that are at least as large as those predicted from chamber studies. It also showed that the losses may be further exacerbated when elevated $[O_3]$ is combined with an extreme event. These findings clearly indicated that the impacts of ozone on future food security must be considered as an important factor of global change. The priority areas for future research include the impacts of ozone and its interactions with other elements of global change on major food crops under open-air fumigation conditions, as well as the mechanisms of such impacts and possible regulations in reducing the adverse impacts.

Key Words: ozone; free-air gas concentration enrichment (FACE); soybean; growth; yield

大气中二氧化碳(CO_2)浓度的迅速上升已成共识,但人们对同时升高的近地层臭氧(O_3)浓度了解较少。 O_3 是近地层最主要的空气污染物(强氧化剂)之一,对陆地植被有很强的毒害作用^[1],但其时空变异较大,因为 O_3 存在时间较短且它的合成需要依靠足够的前体物质、水蒸气和太阳光。全球近地层平均 O_3 浓度已从工业革命前的不足 10 nL/L^[2] 迅速上升到目前的 50 nL/L(夏季每天 8 h 平均^[3]),全球近 1/4 地区处于超过 60 nL/L 的风险之中^[4-6],其中又以西欧、美国东部和中西部以及中国东部等地区的背景 O_3 浓度最高^[7-8]。若维持当前的排放速率,预计 2015—2050 年全球地表 O_3 浓度将在现有基础上增加 20%—25%,本世纪末将增加 40%—60%^[9-10],其中美国中西部地区 7 月份平均 O_3 浓度到本世纪末将增加 30 nL/L,而中国东部地区的上升幅度将高达 50 nL/L^[4, 8]。

作为人类食物蛋白的重要来源,大豆(*Glycine max* L. Merr.)是世界上种植面积最大的双子叶植物^[11],同时被认为是对 O_3 浓度升高最为敏感的农作物之一(40 nL/L O_3 浓度就会对其生长产生明显伤害)^[12-13]。当前地表 O_3 浓度已经广泛地造成大豆减产和经济损失,尤其是世界最主要的两个大豆产区美国中西部和东部^[11]。此外,大豆被国际上广泛地选为模式作物来研究全球变化对 1 年生植物的影响^[14],大豆的研究成果有助于推断和了解水稻、小麦和玉米等其它重要粮食作物对大气变化的响应,从而推动全球变化生物学的研究。随着全球人口从目前的 60 多亿上升至 2050 年的 80 多亿^[15],定量评估地表 O_3 浓度升高对大豆的影响及其作用机理对理解和预测未来世界的粮食安全至关重要。

目前人类对 O_3 胁迫下大豆响应规律的认识主要来自于封闭式或开顶式气室(open-top chamber, OTCs)条件下的试验研究^[13-14]。这些结果增进了人们对大豆响应机制的认识,但气室条件下大豆响应的大小或方向能否在完全开放的大田条件下重演? 重演的程度如何? 这些问题还需要在土壤-植物-大气连续体扰动最少的试验平台验证后才能回答。与封闭和半封闭气室相比,FACE(free-air gas concentration enrichment)系统在

空气完全自由流动的大田环境中运行,没有改变作物生长环境的小气候和生物因子,代表了人类对未来大气环境的最好模拟^[16]。美国大豆 FACE(SoyFACE)是世界上第 1 个在完全开放的农田条件下开展 1 年生作物对近地层 O₃ 升高响应和适应的多学科合作研究,本世纪以来取得了一系列重要的研究进展。本文在比较气室和 FACE 研究特点的基础上,结合气室条件下的研究成果,综述了美国 SoyFACE 研究团队在大豆光合特性、冠层结构、物质生产与分配、产量及其构成以及虫害等方面的最新研究进展,评估了 O₃ 与其它环境因子的互作效应,并对该领域未来研究问题进行了展望,旨在推动中国水稻/小麦的臭氧 FACE 研究^[17]进一步向纵深发展。

1 为什么用气室试验系统预测未来作物响应是不够的?

1.1 人为的隔离设施

气室四周的隔离设施对植株周围的小气候会产生巨大的扰动(称为微气候效应),包括生物(品种、病虫害和杂草)和非生物因素(温度、湿度、光照、辐射、风速、风向和降雨量等)。就拿与自然农田环境最为接近的大田 OTCs 为例^[16],尽管 OTCs 顶部与外部大气相连,但其内部主要的环境因子与外部有很大差异。以一个设计时尽可能最小化室内、外环境差异的 OTCs 为例,进入气室内的光照明显减少(只占全部光照的 75%),但漫射所占比例增加,室内温度比室外高 4.3℃,饱和水汽压比室外高 0.8 KPa。各种气室均会改变气流和降雨的截留量。气室使病虫害侵入受到限制,但是一旦入侵,室内高湿和荫蔽的环境将加速它的蔓延。这些对自然农田环境的扰动都有可能改变 O₃ 的影响^[14]。例如气室内植株周围的湿度增加,会使叶片气孔导度增大,导致 O₃ 吸收量增加;又如气室内部连续的空气强制环流可能会增加群体中、下部叶片与大气的接触,人为增加冠层中、下部荫生叶片对 O₃ 的吸收(与没有空气扰动的作物冠层相比),进而增大 O₃ 的效应^[18]。

1.2 狭小的试验空间

气室的直径通常小于 2 m,狭小的试验空间会带来一系列问题:(1)气室伴随明显的边际效应:在农学试验中,处理之间要设置缓冲区,缓冲区宽度一般是植株高度的 2 倍。由于气室实际空间较小,大部分或全部的处理植株都在缓冲区范围之内,而这可能会改变处理的真实效应^[19-20]。如果试验目标是明确大气变化对作物生长和产量的实际效应,消除这种影响是极其重要的;(2)气室研究中广泛采用的盆栽植物对根系生长的限制亦被认为影响处理的真实效应^[21];同时单株水平的盆栽作物对大气变化的响应很难代表大田群体水平下作物的响应;(3)气室研究有限的试验空间无法进行大规模破坏性取样,有限的样本容量通常导致试验结果伴随巨大变异^[16, 22]。

2 美国大豆 FACE(SoyFACE)是如何工作的?

美国 SoyFACE 是世界上第 1 个在完全开放的农田条件下增加 O₃ 浓度的研究平台,位于伊利诺伊大学厄巴纳香槟分校南部农场一块 32 hm² 的土地上(40°03' N, 88°14' W)(图 1)。2001 年建成,2002 年开始进行 O₃ 处理。FACE 系统和 O₃ 的释放依据 Miglietta 等^[23]方法。进行 O₃ 熏蒸处理的 FACE 圈由 4 个直径为 20 m 的八角型圈(每圈面积约 280 m²)组成^[24]。圈与圈之间间隔 100 m 以防交叉污染。连续监测对照圈即背景大气中的 O₃ 浓度,据此按比例确定 FACE 圈中的 O₃ 浓度,使 FACE 处理能够实时跟踪背景大气中自然形成的 O₃ 浓度^[24]。放气管的高度调节在作物冠层上方 10 cm 处。试验为完全随机区组设计,4 次重复,每个重复包含 1 个对照圈和 1 个 FACE 圈。依据 IPCC 预测的 2050 年地球近地层 O₃ 浓度,FACE 圈目标浓度设置为比当前背景 O₃ 浓度增高 23%^[7-8]。FACE 圈白天进行 O₃ 处理,但当大豆叶片表面处于湿润状态(有露水或下雨天)或风速低于 0.2 m/s 时停止 O₃ 释放以防伤害叶片,故 FACE 圈有时会连续几小时或几天没有 O₃ 处理。因此,为了达到平均目标浓度,晴天 FACE 圈的熏蒸浓度必须增加到一个更高的水平,但 FACE 圈 O₃ 处理浓度较对照圈的增幅任何时间均被控制在低于 50%。根据 1 min 平均浓度,FACE 圈实际 O₃ 浓度在 77% 的时间内控制在目标浓度 10% 的误差范围之内,在 93% 的时间内控制在目标浓度 20% 的误差范围之内。O₃ 处理从大豆播种 17—20 d 后开始至成熟。

主要供试品种为有限型大豆 93B15^[24]。5 月 27 日至 6 月 1 日播种,播种密度为每 hm² 20 万株,行距



图1 位于美国伊利诺伊大学厄巴纳香槟分校的 SoyFACE 圈

Fig. 1 SoyFACE plots of soybean was located at the University of Illinois, Urbana-Champaign, USA

数据来源: <http://soyface.illinois.edu/>

0.38 m,按当地常规方式栽培。FACE 和对照圈均用手工播种,出苗后按 20 株/m 进行间苗以确保密度一致。作为自花授粉作物,生长在同质农田的栽培大豆表型性状差异极小^[25-26]。生态系统的同质性加上完全随机区组设计,增加了在大田条件下灵敏监测 O₃效应的可能性。FACE 圈八角形水平管向内 2 m 的区域为缓冲区,缓冲区内不进行试验取样,以最小化 O₃释放系统对试验的影响。

3 光合作用

气室研究表明,尽管高浓度 O₃处理下大豆成熟期无明显变化,但光合作用衰减速度明显加快。OTCs 研究表明,高浓度 O₃使大豆不同生育期新展叶的光饱和和光合速率(A_{sat})和最大羧化速率($V_{\text{c}, \text{max}}$)均显著下降,以鼓粒期降幅最大^[27-28]。Morgan 等^[14]对大豆气室试验的整合分析(共 53 篇经同行评审论文,全生育期进行 O₃处理)表明,高浓度 O₃(日平均 70 nL/L 左右)使大豆新展开叶 A_{sat} 平均下降 20% (同过滤空气相比, O₃ 浓度小于 30 nL/L)。而美国 SoyFACE 对主要供试品种先锋 92B15 顶叶完全展开初期的离体测定表明^[24],与背景 O₃ 浓度相比,FACE 处理对该品种任一时新展叶的光合参数均无显著影响,包括 A_{sat} 、 $V_{\text{c}, \text{max}}$ 、最大电子传递速率(J_{max})、最大表观量子效率($\Phi_{\text{CO}_2, \text{max}}$)、PSII 光适应最大表观量子效率($\Phi_{\text{PSII}, \text{max}, 1}$)、 J_{sat} 以及 PSII 光化学有效量子产量(Fv'/Fm')。Bernacchi 等^[29]进一步观察了该品种部分光合参数的日变化(昼夜循环)和季节性变化,连续 3a 测定 4700 多次发现 FACE 对不同时期或不同时刻新展叶 A_{sat} 和 J_{PSII} 均无显著影响。上述结果与气室试验的预期相去甚远^[27-28, 30]:根据气室试验结果推算, SoyFACE 试验中 O₃ 浓度从 62 nL/L(空气背景浓度)上升到 75 nL/L 应使 A_{sat} 平均下降 12% 左右(显著)^[13]。气室试验 A_{sat} 的降幅明显大于 FACE 试验,可能与气室对作物自然生长环境的显著改变有关,特别是气室系统向室内连续喷气增加了冠层中、下层叶片与 O₃ 的接触和吸收有关,从而过高估计了 O₃ 的影响。

大豆^[27]和其它作物^[31-32]的气室研究均表明, O₃ 对作物光合作用的伤害随叶片衰老逐渐增强,反映出作物对 O₃ 吸收的累积效应。美国 FACE 试验连续跟踪先锋 92B15 不同生育期的两组叶片^[24]。第 1 组叶片在营养生长期形成,在叶片的整个发育过程中 FACE 处理对光合参数(A_{sat} 、 $V_{\text{c}, \text{max}}$ 、 J_{max} 和 $V_{\text{c}, \text{max}}/J_{\text{max}}$) 均无显著影响;第 2 组叶片在鼓粒始期完全展开一直持续到鼓粒末期,与前一组叶片不同, O₃ 表现出明显的累积效应,以至于最终 FACE 叶片 A_{sat} 接近 0 时,对照叶片 A_{sat} 还维持在测定始期的 30% 左右。生长后期这种加速下降的趋势亦体现在 $V_{\text{c}, \text{max}}$ 、 J_{max} 的变化上,且前者的降幅大于后者,暗示 O₃ 胁迫对核酮糖 1,5-二磷酸羧化/加氧酶

(Rubisco)活性的影响大于对核酮糖 1,5-二磷酸(RuBP)再生能力的影响。对其它作物的研究亦表明 Rubisco 含量和活性是最易受 O_3 胁迫伤害的光合机制^[32-34]。FACE 叶片除了光饱和光合能力下降外,光抑制光合效率(即 $\Phi_{CO_2,max}$)亦显著下降,但只出现在最后一个测定时期,这一推迟出现的 O_3 效应说明 O_3 胁迫对光抑制光合过程伤害要迟于对光饱和光合速率过程的伤害^[34]。为什么这两组叶片的响应有如此大的差异?因为第一组叶片随着茎节的增加逐渐被其它叶片所覆盖,而第二组叶片在茎节发育基本结束之后才形成,整个生命期一直处于冠层的顶部。在完全开放的大田条件下, O_3 只有通过扩散沉降至冠层中下部,导致 O_3 浓度随着冠层高度增加(即距离地面越近)而明显下降,这与气室中的情形完全不同。因此,与第二组叶片不同,第一组叶片在衰老的过程中几乎免受 O_3 的伤害。

综上所述,FACE 条件下 O_3 胁迫对大豆光合作用的影响明显小于气室试验预期的结果,特别是营养生长期。与气室结果一致的是,FACE 处理使大豆生长后期叶片的光合碳同化能力加速下降,而这主要与 Rubisco 活性降低有关。

4 冠层结构

作物冠层是大气和陆地生物圈之间物质和能量交换的界面,冠层叶片的形态及其维持时间决定了农业生态系统截获光能的多少和最终生产力的高低。因此,理解 O_3 如何影响冠层结构对预测生态系统对近地层 O_3 浓度升高的响应非常重要。

Morgan 等^[14]对气室研究中大豆叶片相关参数的整合分析表明,高浓度 O_3 (大约 70 nL/L)处理植株伴随着叶片光合速率的下降(-20%),叶绿素含量(-14%)和绿叶面积所占比例(-32%)均显著下降,单株叶片的数量和面积亦分别减少了 5% 和 10%;同时,高浓度 O_3 使大豆叶片气孔导度下降了 17%,与之对应蒸腾速率下降 16%;尽管高浓度 O_3 使大豆叶片干重下降了 17%,但使比叶重显著增加,这与叶片非结构性碳水化合物(-32%)、淀粉(-29%)和蔗糖含量(-15%)显著降低相一致。这一结果有力地证明 O_3 胁迫下大豆明显减产主要是由于光合作用下降所致,而非韧皮部装载(运输系统)受到损害。

SoyFACE 研究表明,高浓度 O_3 对最大叶面积指数(LAI)没有显著影响,但生长后期叶片的衰老速度显著加快^[35-36],光合势(即叶面积持续期)明显小于对照圈,且后期 LAI 减少与单叶面积^[35]和叶片数^[36]均减少有关。从 LAI 垂直分布看,在群体达最大 LAI 之前,FACE 对各层(包括顶层)LAI 均无影响,但随后叶片衰老加快,使生长末期各层 LAI 显著下降(降幅达 40%)。最大叶面积期,FACE 大豆冠层高度明显低于对照大豆,且随着生育进程推移下降幅度增大。可见,最大叶面积期 FACE 圈大豆冠层高度较低、郁闭度较大,而生长后期 FACE 使 LAI 显著下降,进而使冠层郁闭度明显降低^[24]。 O_3 胁迫下叶片保绿能力下降在另一个白杨 FACE 研究中亦有报道^[37]。与 LAI 不同,FACE 对大豆比叶面积(SLA)没有影响^[35]或无明显规律^[36]。FACE 使鼓粒期叶片气孔导度下降,鼓粒始期下降幅度(-41%)大于鼓粒后期(-19%),但对叶片正、反面气孔密度均没有影响^[35],说明 O_3 胁迫下鼓粒期叶片气孔导度下降与气孔密度的变化无关。 O_3 胁迫下叶片气孔开度变小可解释为植株应对外部环境胁迫的一种主动防护机制。Christ 等^[35]的 FACE 研究表明,高浓度 O_3 对大豆 Spencer 鼓粒始期冠层叶片碳水化合物和叶绿素含量多无显著影响,但 20d 之后 FACE 叶片的蔗糖和已糖含量均显著低于对照叶片,说明 O_3 胁迫下这些较小的叶片正成为籽粒灌浆物质的重要来源。

尽管 SoyFACE 试验只局限于同一地点的两个大豆品种,如果将上述结果整合到区域循环模型中将有助于回答 O_3 胁迫下冠层的结构性变化是如何影响大豆生产力的,进而有助于未来高浓度 O_3 环境下最优化大豆的生产力。

5 物质生产和分配

O_3 胁迫下大豆光合速率下调必然导致生长受到抑制。Morgan 等^[14]对 53 个独立气室试验的整合分析表明:70 nL/L O_3 处理使大豆成熟期地上部干重平均下降了 38%,下降幅度大于其它生长参数,说明 O_3 熏蒸对大豆的伤害随生育进程的推移不断地累积,这亦被其它生长参数的动态响应所证实:高浓度 O_3 对营养生长期几乎所有参数均无影响,对鼓粒期影响最大,而对开花结荚期的影响居中。例如, O_3 熏蒸对不同时期叶片光

合速率均有明显影响,但以鼓粒期下降幅度最大(-20%),与此对应 LAI 和绿叶数亦均在生长后期降幅最大,这一结果清楚地表明利用大豆幼苗期对 O_3 胁迫的敏感性来代表该品种整体的 O_3 抗性强度是不合适的。从不同部位看,高浓度 O_3 使大豆地上部、地下部干重平均下降幅度大致相等(-21% 左右),前者与叶片(-17%)和茎秆干重下降(-13%)以及植株变矮(-7%)等有关。

SoyFACE 研究表明,高浓度 O_3 下大豆地上部生物量和净初级生产力的下降幅度均随着生育进程的推移逐渐增加,大豆叶片、茎秆以及豆荚等不同器官干重的响应均呈现这种趋势^[38]。这种季节性响应特点可能与 O_3 处理对大豆叶片影响的累积作用有关:营养生长期随着冠层逐渐向上生长,老叶不断地被新叶所替代,但生殖生长期叶片基本停止了生长,为籽粒充实提供光合产物的冠层功能叶不再被取代,一直暴露在 O_3 中直至成熟,因此 O_3 对这些冠层功能叶的伤害通过累积效应逐渐加强。作物的净生产力取决于截取光能的效率(ϵ_i)以及将截取的光能转化为生物量的效率(ϵ_c)。高浓度 O_3 下冠层衰老加快,使 LAI 大幅下降^[36],但生长后期平均 ϵ_i 只下降了 3% (不显著),这是因为当 LAI 大于 6 时 LAI 的变化对冠层光能截获量的影响已经很小^[39]。与 ϵ_i 不同,由于高浓度 O_3 下衰老进程加快,使冠层光合速率明显下降,加上 O_3 胁迫下光合产物更多地用于修补和解毒过程,使 ϵ_c 显著下降(-11%)^[39]。这一结果说明 O_3 胁迫下生物量减少主要取决于光能利用效率(生理过程)的降低,而非截取光能的效率下降。阐明高浓度 O_3 下 ϵ_i 和 ϵ_c 的动态响应规律对未来最小化大豆的产量损失非常重要。

资源的分配策略对于受逆境胁迫的作物是非常重要的。SoyFACE 研究发现,高浓度 O_3 对大豆总干重在茎秆中的分配比例没有影响,但总干重在叶片中的分配比例在生长后期显著下降,相反落叶占总生物量的比例明显增加,这可能与 O_3 胁迫下叶片衰老速度明显加快有关;FACE 对大豆不同生育期根冠比亦无显著影响^[38-40],以上结果与大豆气室的研究结果基本一致^[14]。收获指数(HI)为籽粒产量与总生物量的比例,反映光合产物向结实器官(籽粒)的分配效率。与气室研究相似^[14],FACE 处理对大豆成熟期生物产量和经济产量的影响相近,尽管 HI 略有下降,但未达显著水平。说明 O_3 浓度升高使大豆减产主要是由于同化力下降而非生殖潜力受到削弱,而前者又与叶面积减少^[36]和光合能力降低^[24]有关。

6 产量及其构成因子

作为广泛种植的种子植物,大量气室研究报道了大豆产量对高浓度 O_3 的响应,但品种间的差异很大,甚至还有 O_3 胁迫下大豆产量不降反增的报道。Morgan 等^[14]对气室研究的整合分析表明,高浓度 O_3 处理(约 70 nL/L)使大豆成熟期籽粒产量平均下降了 24%; O_3 熏蒸使大豆大幅减产是粒重、粒数和荚数共同作用的结果(降幅相近:7%—12%)。SoyFACE 研究表明^[38],白天平均 O_3 浓度从 56 nL/L(背景大气中浓度)上升到 69 nL/L 使大豆籽粒产量平均下降 20% (变化幅度为 15%—25%),这主要归因于粒重下降或粒重和每株荚数减少共同作用的结果。Ashmore^[13]对 30 多个独立气室试验(全生育期 O_3 处理)的整合分析表明,大豆产量随着 7 h 平均 O_3 处理浓度增加(从 30 至 130 nL/L)而线性下降, O_3 浓度每增加 1 nL/L,产量损失 0.53%。根据这一结果推算,美国 SoyFACE 试验的高浓度 O_3 处理(比对照增加 13 nL/L)预期使大豆平均减产 7%—8%,然而实际结果明显大于这一推算。这是一个预料之外的结果,因为气室设备被认为可能增加空气与植物的接触,使植物对 O_3 的吸收增加^[19],进而过高估计产量的损失。

开放条件下大豆产量的损失明显大于预期可从两个方面来解释。首先可能与平均或最高 O_3 浓度的大幅增加有关。由于雨天或有露水时 FACE 圈停止 O_3 处理,因此其它时间的平均 O_3 浓度 FACE 圈较对照圈的增幅可能达到甚至超过 50%。如果 O_3 浓度与产量损失之间并非线性关系,这种情况可能会增大减产的幅度。然而 Ashmore^[13]对大量气室试验的综合分析发现 O_3 浓度在 30 至 130 nL/L 之间变化时,处理浓度与大豆产量呈极显著线性负相关。美国 FACE 试验白天平均 O_3 处理浓度均位于这一区间之内,故不会改变总体响应的变化趋势。从最高 O_3 浓度看,由于 FACE 圈 O_3 的熏蒸方式是根据背景空气中的 O_3 浓度实时按比例地增加(+23%),这种方法会同步增加圈内平均 O_3 浓度和最高 O_3 浓度。但如前所言最大 O_3 处理浓度亦被控制在大豆产量线性响应范围之内(30—130 nL/L),因此 FACE 圈的产量损失亦非最高 O_3 浓度过高所致。其次,

FACE 情形下产量损失更大可能亦与供试大豆品种对 O_3 胁迫比较敏感有关。然而与同一平台另外 22 个具有丰富遗传背景的品种相比,先锋 92B15 对 FACE 处理的响应接近平均水平(Nelson 未发表数据)。作为最新审定的品系,先锋 92B15 同绝大多数现代品种一样,是在较高大气 O_3 浓度的情形下选育出来的,然而同其它测试品种一样,先锋 92B15 极易受到 O_3 胁迫的伤害。

SoyFACE 试验的产量损失不仅明显大于气室试验,而且两者的生物学机制亦不尽相同。气室试验的整合分析表明,在 O_3 胁迫较轻的环境中(<60 nL/L),大豆产量的下降幅度(-20%)与单位叶面积光合作用的下降幅度相等(-20%),净光合效率下降是减产的唯一原因,绿叶面积减少只在高强度 O_3 胁迫下(>60 nL/L)才成为减产的贡献因子^[14]。与之不同,SoyFACE 研究发现 1.23 倍大气 O_3 浓度(<60 nL/L)使大豆生长后期 LAI 和单叶光合持续时间显著低于对照^[36],而大部分生长期叶片光合速率与对照没有差异,只有在叶片接近衰老时 FACE 叶片光合速度才明显下降^[24]。可见,FACE 条件下植株衰老速度加快导致生长后期冠层的光合能力受到抑制^[30, 39]是产量损失的主要原因,尽管单个叶片光合速率的降幅明显小于气室中观察到的降幅,这一结果说明预测大豆产量的关键是了解生殖生长期 O_3 通量的变化。

7 虫害

作物生长在高浓度 O_3 条件下可能会改变叶片的化学成分,进而改变植食性昆虫取食叶片的适口性和营养价值。气室研究表明,高浓度 O_3 会使大豆作物的植食性昆虫增加:Endress 和 Post^[41] 气室试验发现高浓度 O_3 熏蒸的大豆叶片上的甲虫幼虫发育更快、增重更多,甲虫成虫亦更喜欢取食高浓度 O_3 熏蒸的叶片;Chappelka 等^[42] OTCs 试验表明,臭氧浓度升高使大豆作物的豆卷叶螟成虫增加,导致落叶明显增多。FACE 系统提供的开放式自然农田环境,昆虫及其天敌可以自由进出试验区,为昆虫对高浓度 O_3 的响应提供了最佳的研究平台。利用 SoyFACE 平台,Hamilton 等^[43] 发现 FACE 圈高浓度 O_3 环境对大豆植食性昆虫没有显著影响;Schroeder 等^[44] 随后亦报道 FACE 圈各种玉米根萤叶甲雌性成虫的密度以及雌虫的产卵量与对照圈均无差异。上述气室和 FACE 试验结果的不一致进一步说明利用 FACE 技术研究臭氧影响的重要性和必要性。

8 臭氧效应的影响因子

8.1 臭氧浓度

Morgan 等^[14] 对只设置 O_3 处理的气室研究进行了整合分析,结果发现大部分生长和生理指标随着 O_3 处理浓度增加而线性增加。即使 O_3 浓度胁迫较轻(白天平均 40—60 nL/L,这一浓度低于当前很多地区近地层平均 O_3 浓度),也足以使大豆光合作用、地上部干重、地下部干重以及籽粒产量显著下降,降幅达 10% 左右^[13-14]。由于 O_3 处理浓度低于 60 nL/L 时 LAI 不降反升,因此光合能力下降是大豆生产力下降的主要原因。而当白天平均 O_3 处理浓度高于 60 nL/L 时,LAI、叶片淀粉含量以及气孔导度均显著下降,说明在高强度 O_3 胁迫下,大豆光合叶面积以及单位叶面积的同化能力同时下降是大豆生产力降低的主要原因^[14]。美国 SoyFACE 没有进行 O_3 浓度梯度的试验。

8.2 二氧化碳

大气 CO_2 浓度升高可以明显减轻或抵消近地层 O_3 浓度增加对大豆的伤害程度。同大气背景 CO_2 浓度相比,高浓度 CO_2 处理使大豆的气孔导度下降了 27%,削弱了 O_3 向叶内的扩散,进而减轻了 O_3 对大豆的伤害;另外,高浓度 CO_2 环境下作物(小麦)抗氧化酶的活性增强可能亦有助于降低 O_3 对作物的毒性^[44-45]。Morgan 等^[14] 对气室试验的整合分析表明,当 O_3 和 CO_2 浓度同时升高时,大豆光合速率平均下降 7%,而当只有 O_3 浓度升高时,光合作用的降幅高达 20%。相似地,生长在 CO_2 和 O_3 浓度同时增高的环境下大豆的减产幅度只有生长在高浓度 O_3 环境下(CO_2 浓度没有变化)大豆减产幅度的一半^[14],小麦亦有类似报道^[46-47]。上述发现亦被美国 SoyFACE 研究所证实:Dermody 等^[39] 报道当大气 CO_2 和 O_3 浓度同时增加时,高浓度 CO_2 (550 $\mu\text{mol/mol}$)能部分地降低 O_3 浓度升高(1.2 倍环境 O_3 浓度)对 LAI、叶片寿命、 ϵ_i 和 ϵ_c 的负面影响,尽管不能完全抵消。但这与美国威斯康星州落叶树 FACE 研究结果不尽一致:尽管 CO_2 浓度升高使叶片气孔导度下降,但在

大气背景 CO_2 浓度和高 CO_2 浓度条件下物质积累以及光合作用对 O_3 熏蒸处理的响应大小没有差异^[48]。可见,不断升高的大气 CO_2 浓度究竟能在多大程度上缓解高浓度 O_3 对植物体的胁迫? 其关键影响因素又是什么? 还有待进一步研究。

8.3 逆境

将所有大豆臭氧研究划分为胁迫处理(包括低氮、低磷、高低温、遮光、UV-B 辐射、缺水以及土壤 pH 的改变)和没有胁迫处理二种类型,结果意外地发现,多数情况下逆境处理没有改变生长和生理参数对高浓度 O_3 的响应大小^[14]。例如,胁迫和非胁迫条件下大豆产量和叶片光合速率对高浓度 O_3 的响应值几乎相等,大豆叶片干重、淀粉含量和非结构性碳水化合物含量对 O_3 熏蒸的响应亦没有受胁迫与否的影响。前人研究表明,叶片吸收 O_3 的多少由大气 O_3 浓度以及气孔导度共同决定^[33]。 O_3 胁迫对作物的伤害主要是 O_3 经由气孔进入叶片所造成,凡是引起气孔关闭的环境因子都会减少对 O_3 的吸收。 O_3 进入叶片的通量与气孔导度关系密切^[49]。高蒸气压差、干旱以及许多其它环境逆境因子均可以降低叶片的气孔导度,由此推测逆境条件下因 O_3 胁迫导致的光合作用和生产力的降幅要小于非逆境条件。然而对大豆气室研究的整合分析发现,逆境处理没有改变 O_3 的效应^[14],这一结果暗示气孔导度的大小并不一定等同于气孔 O_3 通量的高低,气孔究竟能在多大程度上限制对外环境 O_3 的吸收进而影响植物的生长可能是一个值得商榷和深入研究的问题。

美国 SoyFACE 试验 2003 年大豆生长季意外发生的冰雹(7 月份)提供了一个非常独特的试验机会:即研究高浓度 O_3 对极端气候条件下大田作物恢复能力的影响,类似情形还包括食叶昆虫的爆发、大风以及冰雹等等,这些均将随着全球气候变化而增加^[10]。2003 年的这次冰雹使先锋 93B15 叶面积(-60%)和地上部干重损失严重(-21%),但 FACE 和对照圈没有差异,然而冰雹之后 FACE 圈大豆的生长和物质积累明显受到抑制,导致当年 FACE 圈较对照圈的产量损失(-25%)明显大于没有发生冰雹的其它生长季(平均减产 15%)。这一现象可能与 FACE 圈大豆茎秆、根系以及剩余叶片中的贮藏物质(非结构性碳水化合物)较少有关,因此在遭遇冰雹袭击之后 FACE 圈植株恢复生长的能力明显小于对照圈。另一种解释是,高浓度 O_3 使作物碳水化合物的运输受阻^[50],导致叶片积累更多的非结构性碳水化合物^[51],冰雹使这些叶片大量脱落,从而导致 FACE 圈植株的恢复生长受到明显限制。不管是何种原因, O_3 胁迫导致源不足使大豆遭冰雹袭击之后恢复生长受到限制和产量损失增大^[38]。这一假设亦被同一 FACE 平台的另一个大豆品种 Spencer 所证实:Nelson 等(个人交流)初步观察发现该品种 2003 年 FACE 圈的产量损失(-30%)明显大于气象条件较为有利的其它年份(平均减产 10%)。以上结果暗示,未来高浓度 O_3 环境下选育具有较多贮藏物质的大豆品种可能是重要的适应策略,因为这些品种往往具有更大的潜力来抵抗逆境(包括极端气候)的胁迫。

9 展望

美国 SoyFACE 试验不仅证明了气室研究的结果,即 O_3 胁迫下大豆产量明显下降,而且首次发现在完全开放的大田条件下大豆产量的实际损失可能更大(即大于封闭或半封闭气室条件下的产量损失)。该试验全生育期的 O_3 处理浓度为比环境空气增加 20%,这一浓度是 IPCC 情景预测的 2050 年大气环境臭氧浓度的下限^[7],因此,未来高浓度 O_3 环境下大豆的减产幅度可能比 SoyFACE 试验观察到的降幅更大。研究还意外地发现大豆生长季发生严重的冰雹可使 O_3 胁迫下减产的幅度变得更大,暗示地表 O_3 浓度升高情形下大豆产量的损失可能因未来极端气候事件的发生变得更加严重。上述发现对未来世界的粮食供应和安全将产生重大影响,因为全球主要粮食产区近地层 O_3 浓度将大幅上升,其中包括中国和美国^[7-8]。同时由于人类活动大气 CO_2 亦将同时升高,预计到本世纪中期将至少达到 $550 \mu\text{mol}/\text{mol}$ ^[10]。对全球变化背景下粮食供应的大量预测表明,尽管气温升高以及土壤湿度下降将会使作物减产,但这将完全被大气 CO_2 浓度上升的肥料效应所抵消,特别是在北温带地区^[52]。然而这些预测均没有考虑同时上升的近地层 O_3 浓度的影响^[16]。美国 SoyFACE 清楚地表明,臭氧对未来粮食安全的影响必须作为一个重要的全球变化因子来加以考虑,特别对经济快速发展的国家和地区。然而我们对这些地区 O_3 的影响以及与其它全球变化因子互作的了解和认识还非常有限^[53],急需拓展并加深这一领域的研究。尽管 FACE 技术本身亦有缺陷(例如 O_3 的处理浓度不能低于当前环境大

气中的 O₃ 浓度;变量的精度控制较为困难),但目前它仍然是增进我们这方面认识的最理想的工具,利用 FACE 平台开展这方面的系统研究不仅非常重要,而且十分迫切。同时,SoyFACE 的研究结果能否外推至水稻、小麦和玉米等其它粮食作物? 品种培育策略的调整以及栽培技术的更新是否或在多大程度上减轻未来 O₃ 浓度升高引起的大豆的产量损失? 只有全面解决这些问题才能从根本上减少人类对未来粮食安全预测的不确定性,进而有效地制订出应对全球环境变化的适应策略。

References:

- [1] Krupa S, McGrath M T, Andersen C P, Booker F L, Burkey K O, Chappelka A H, Chevone B I, Pell E J, Zilinskas B A. Ambient ozone and plant health. *Plant Disease*, 2001, 85: 4-12.
- [2] Volz A, Kley D. Evaluation of the montsouris series of ozone measurements made in the 19th-century. *Nature*, 1988, 332: 240-242.
- [3] Fiscus E L, Booker F L, Burkey K O. Crop responses to ozone: uptake, modes of action, carbon assimilation and partitioning. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 997-1011.
- [4] Fowler D, Cape J N, Coyle M, Flechard C, Kuylensstierna J, Hicks K, Derwent D, Johnson C, Stevenson D. The global exposure of forests to air pollutants. *Water Air and Soil Pollution*, 1999, 116: 5-32.
- [5] Fowler D, Cape J N, Coyle M, Smith R I, Hjellbrekke A G, Simpson D, Derwent R G, Johnson C E. Modeling photochemical oxidant formation, transport, deposition and exposure of terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, 1999, 100: 43-55.
- [6] Karnosky D F, Pregitzer K S, Zak D R, Kubiske M E, Hendrey G R, Weinstein D, Nosal M, Percy K E. Scaling ozone responses of forest trees to the ecosystem level in a changing climate. *Plant, Cell & Environment*, 2005, 28: 965-981.
- [7] Prather M, Ehhalt D, Dentener F, Derwent R, Dlugokencky E, Holland E, Isaksen I, Katima J, Kirchoff V, Matson P, Midgley P, Wang M. Atmospheric chemistry and greenhouse gases//Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, Noguer M, van der Linder P J, Dai X, Maskell K, Johnson C A, eds. *Climate Change 2001: the Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK/New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2001: 239-287.
- [8] Prather M, Gauss M, Bernsten T, Isaksen I, Sundet J, Bey I, Brasseur G, Dentener F, Derwent R, Stevenson D, Grenfell L, Hauglustaine D, Horowitz L, Jacob D, Mickley L, Lawrence M, von Kuhlmann R, Muller J F, Pitari G, Rogers H, Johnson M, Pyle J, Law K, van Weele M, Wild O. Fresh air in the 21st century? *Geophysical Research Letters*, 2003, 30 (2): 1100.
- [9] Meehl, G A., Stocker T F, Collins W D, Friedlingstein P, Gaye A T, Gregory J M, Kitoh A, Knutti R, Murphy J M, Noda A, Raper S C B, Watterson I G, Weaver A J, Zhao Z C. Global climate projections//Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller, H, eds. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2007.
- [10] IPCC. Climate change 2007: the physical science basis//Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M and Miller HL, eds. *Contribution of Working Group I to the Fourth Annual Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007: 996.
- [11] FAO-UN. FAO Trade Yearbook, Vol 165. Rome: Publishing Management Service, Information Division FAO, 2002
- [12] Fuhrer J, Skarby L, Ashmore M R. Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe. *Environmental Pollution*, 1997, 97: 91-106.
- [13] Ashmore M R. Effects of oxidants at the whole plant and community level//Bell J N B, Treshow M, eds. *Air Pollution and Plants*. London, UK: J Wiley, 2002: 89-118.
- [14] Morgan P B, Ainsworth E A, Long S P. How does elevated ozone impact soybeans? A meta-analysis of photosynthetic, biomass and yield. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26: 1317-1328.
- [15] Lutz W, Sanderson W, Scherbov S. The end of world population growth. *Nature*, 2001, 412: 543-545.
- [16] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, Nosberger J, Ort D R. Food for thought: lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations. *Science*, 2006, 312: 1918-1921.
- [17] Yang L X, Wang Y L, Shi G Y, Wang Y X, Zhu J G, Kobayashi K, Lai S K. Responses of rice growth and development to elevated near-surface layer ozone (O₃) concentration: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19 (4): 901-910.
- [18] Elagoz V, Manning W J. Responses of sensitive and tolerant bush beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to ozone in open-top chambers are influenced by phenotypic differences, morphological characteristics and the chamber environment. *Environmental Pollution*, 2005, 136: 371-383.
- [19] McLeod A R, Long S P. Free-air carbon dioxide enrichment (FACE) in global change research: a review. *Advances in Ecological Research*, 1999, 28: 1-55.

- [20] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, Zhu J G, Huang J Y, Liu G, Dong G C, Wang Y L. Yield formation of CO₂-enriched inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open-air field condition in a warm sub-tropical climate. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 129: 193-200.
- [21] Hendrey G R. The FACE program. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 70: 3-14.
- [22] Ziska L H, Manalo P A, Ordonez R A. Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa* L.) to increased CO₂ and temperature: Growth and yield response of 17 cultivars. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47: 1353-1359.
- [23] Miglietta F, Peressotti A, Vaccari F P, Zaldei A, deAngelis P, Scarascia-Mugnozza G. Free-air CO₂ enrichment (FACE) of a poplar plantation: the POPFACE fumigation system. *New Phytologist*, 2001, 150: 465-476.
- [24] Morgan P B, Bernacchi C J, Ort D R, Long S P. An in vivo analysis of the effect of season-long open-air elevation of ozone to anticipated 2050 levels on photosynthesis in soybean. *Plant Physiology*, 2004, 135: 2348-2357.
- [25] Gizlice Z, Carter T E, Burton J W. Genetic base for North-American public soybean cultivars released between 1947 and 1988. *Crop Science*, 1994, 34: 1143-1151.
- [26] Cui Z L, Carter T E, Burton J W, Well R. Phenotypic diversity of modern Chinese and North American soybean cultivars. *Crop Science*, 2001, 41: 1954-1967.
- [27] Mulchi C L, Slaughter L, Saleem M, Lee E H, Pausch R, Rowland R. Growth and physiological characteristics of soybean in open-top chambers in response to ozone and increased atmospheric CO₂. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1992, 38: 107-118.
- [28] Reid C D, Fiscus E L. Effects of elevated [CO₂] and/or ozone on limitations to CO₂ assimilation in soybean (*Glycine max*). *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 885-895.
- [29] Bernacchi C J, Leakey A D B, Heady L E, Morgan P B, Dohleman F G, McGrath J M, Gillespie K M, Wittig V E, Rogers A, Long S P, Ort D R. Hourly and seasonal variation in photosynthesis and stomatal conductance of soybean grown at future CO₂ and ozone concentrations for 3 years under fully open-air field conditions. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29: 2077-2090.
- [30] Miller J E, Heagle A S, Pursley W A. Influence of ozone stress on soybean response to carbon dioxide enrichment. II. Biomass and development. *Crop Science*, 1998, 38: 122-128.
- [31] McKee I F, Farage P K, Long S P. The interactive effects of elevated CO₂ and O₃ concentration on photosynthesis in spring wheat. *Photosynthesis Research*, 1995, 45: 111-119.
- [32] Zheng Y, Shimizu H, Barnes J D. Limitations to CO₂ assimilation in ozone-exposed leaves of *Plantago major*. *New Phytologist*, 2002, 155: 67-78.
- [33] Farage P K, Long S P, Lechner E G, Baker N R. The sequence of change within the photosynthetic apparatus of wheat following short-term exposure to ozone. *Plant Physiology*, 1991, 95: 529-535.
- [34] Pell E J, Eckardt N A, Glick R E. Biochemical and molecular basis for impairment of photosynthetic potential. *Photosynthesis Research*, 1994, 39: 453-462.
- [35] Christ M M, Ainsworth E A, Nelson R, Schurr U, Walter A. Anticipated yield loss in field-grown soybean under elevated ozone can be avoided at the expense of leaf growth during early reproductive growth stages in favourable environmental conditions. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57: 2267-2275.
- [36] Dermody O, Long S P, DeLucia E H. How does elevated CO₂ or ozone affect the leaf-area index of soybean when applied independently? *New Phytologist*, 2006, 169: 145-155.
- [37] Karnosky D F, Zak D R, Pregitzer K S, Awmack C S, Bockheim J G, Dickson R E, Hendrey G R, Host G E, King J S, Kopper B J, Kruger E L, Kubiske M E, Lindroth R L, Mattson W J, McDonald E P, Noormets A, Oksanen E, Parsons W F J, Percy K E, Podila G K, Riemenschneider D E, Sharma P, Thakur R, Sober A, Sober J, Jones W S, Anttonen S, Vapaavuori E, Mankovska B, Heilman W, Isebrands J G. Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. *Functional Ecology*, 2003, 17: 289-304.
- [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: 333-343.
- [39] Dermody O, Long S P, McConaughay K, Delucia E H. How do elevated CO₂ and O₃ affect the interception and utilization of radiation by a soybean canopy? *Global Change Biology*, 2008, 14: 556-564.
- [40] Rodriguez V. Soybean root production under elevated CO₂ and/or O₃ concentrations in FACE experiments. MS thesis. Urbana, IL, USA: University of Illinois, 2004.
- [41] Endress A, Post S. Altered feeding preference of Mexican Bean Beetle *Epilachna varivestis* for ozonated soybean foliage. *Environmental Pollution*, 1985, 39: 9-16.
- [42] Chappelka A, Kraemer M, Mebrahtu T, Rangappa M, Benepal P. Effects of ozone on soybean resistance to the Mexican Bean Beetle (*Epilachna*

- varivestis Mulsant). *Environmental and Experimental Botany*, 1988, 28: 53-60.
- [43] Hamilton J G, Dermody O, Aldea M, Zangerl A R, Rogers A, Berenbaum M R, DeLucia E H. Anthropogenic changes in tropospheric composition increase susceptibility of soybean to insect herbivory. *Environmental Entomology*, 2005, 34:479-485.
- [44] Schroeder J B, Gray M E, Ratcliffe S T, Estes R E, Long S P. Effects of elevated CO₂ and O₃ on a variant of the Western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 2006, 35: 637-644.
- [45] Rao M V, Hale B A, Ormrod D P. Amelioration of ozone-induced oxidative damage in wheat plants grown under high carbon dioxide-role of antioxidant enzymes. *Plant Physiology*, 1995, 109: 421-432.
- [46] Rudorff B F T, Mulchi C L, Daughtry C S T, Lee E H. Growth, radiation use efficiency, and canopy reflectance of wheat and corn grown under elevated ozone and carbon dioxide atmospheres. *Remote Sensing of Environment*, 1996, 55: 163-173.
- [47] McKee I F, Mulholland B J, Craigon J, Black C R, Long S P. Elevated concentrations of atmospheric CO₂ protect against and compensate for O₃ damage to photosynthetic tissues of field-grown wheat. *New Phytologist*, 2000, 146: 427-435.
- [48] Wustman B A, Oksanen E, Karnosky D F, Noormets A, Isebrands J G, Pregitzer K S, Hendrey G R, Sober J, Podila G K. Effects of elevated CO₂ and O₃ on Aspen clones varying in O₃ sensitivity: Can CO₂ ameliorate the harmful effects of O₃?. *Environmental Pollution*, 2001, 115, 473-481.
- [49] Panek J A, Goldstein A H. Response of stomatal conductance to drought in ponderosa pine: Implications for carbon and ozone uptake. *Tree Physiology*, 2001, 21: 337-344.
- [50] Grantz D A. Ozone impacts on cotton: towards an integrated mechanism. *Environmental Pollution*, 2003, 126: 331-344.
- [51] Meyer U, Kollner B, Willenbrink J, Krause G H M. Physiological changes on agricultural crops induced by different ambient ozone exposure regimes. I. Effect on photosynthesis and assimilate allocation in spring wheat. *New Phytologist*, 1997, 136: 645-652.
- [52] Parry M L, Rosenzweig C, Iglesias A, Livermore M, Fischer G. Effects of climate change on global food production under SRES emissions and socio-economic scenarios. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions*. 2004, 14: 53-67.
- [53] Ashmore M, Toet S, Emberson L. Ozone — a significant threat to future world food production?. *New Phytologist*, 2006, 170: 199-201.

参考文献:

- [17] 杨连新,王余龙,石广跃,王云霞,朱建国,Kobayashi K,赖上坤. 近地层高臭氧浓度对水稻生长发育影响研究进展(综述). *应用生态学报*,2008,19(4):901-910.

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1~9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任: 孔红梅

执行编辑: 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 30 卷 第 23 期 (2010 年 12 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 30 No. 23 2010

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元