

DOI: 10.20103/j.stxb.202402260394

李丽,张帅,孙旭,万五星,王效科.间歇性空气 O₃ 暴露对小麦和大豆产量和生物量的影响.生态学报,2024,44(23):10875-10886.

Li L, Zhang S, Sun X, Wan W X, Wang X K. Effects of intermittent atmospheric O₃ exposure on wheat and soybean yield and biomass. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(23): 10875-10886.

间歇性空气 O₃ 暴露对小麦和大豆产量和生物量的影响

李 丽^{1,2}, 张 帅³, 孙 旭⁴, 万五星³, 王效科^{4,*}

1 南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

2 南京林业大学竹类研究所, 南京 210037

3 河北师范大学, 石家庄 050010

4 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085

摘要: 臭氧(O₃)已成为我国很多地区夏季首要的空气污染物,对农作物产量构成严重威胁。空气 O₃ 浓度升高并一直持续不断,具有明显的间歇性。但 O₃ 间歇性暴露对常见农作物产量的具体影响还尚不明确。利用开顶式静态箱,通过设置了 3 个 O₃ 浓度(大气 O₃, 大气 O₃+40 nmol/mol O₃ 和大气 O₃+40 nmol/mol O₃) 和 5 个不同间歇性暴露方式(连续暴露 CE、暴露 6d 停止 3d 循环-6d3C、暴露 6d 停止 6d 循环-6d6C、暴露 12d 停止 6d 循环-12d6C 和暴露 12d 停止 12d 循环-12d12C, 对小麦和大豆的产量和生物量展开研究。结果表明:(1) O₃ 暴露剂量(AOT40)和相对作物产量之间存在显著的负线性相关,随着 AOT40 的增加,小麦和大豆相对产量线性下降;(2) 随着 AOT40 的增加,小麦和大豆的产量和各器官生物量呈现显著线性减少,但是其中小麦叶片和穗生物量未见显著下降。大豆叶生物和茎秆生物量虽然有增加的趋势,但没有达到显著水平($P=0.118$);(3) 对于大豆,不同间歇性暴露方式下各器官生物量对于 AOT40 的响应并无显著差异,而小麦叶生物量对间歇性暴露方式 12d12C 的响应显著大于 12d6C。综上,不同间歇期 O₃ 暴露方式下小麦和大豆产量对 AOT40 的响应并无显著性差异,但是小麦叶片生物量存在响应差异说明小麦可能存在间歇期恢复。间歇性 O₃ 暴露下的农作物和 AOT40 之间的生物量响应可能还与暴露的生育期、持续时间和顺序有关,将来需要进一步深入研究。

关键词: 臭氧; 间歇; 小麦; 大豆; 产量; 生物量

Effects of intermittent atmospheric O₃ exposure on wheat and soybean yield and biomass

LI Li^{1,2}, ZHANG Shuai³, SUN Xu⁴, WAN Wuxing³, WANG Xiaoke^{4,*}

1 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

2 Nanjing Forestry University, Bamboo research institute, Nanjing 210037, China

3 Hebei Normal University, Shijiazhuang 050010, China

4 Research Center of Ecology Environmental Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Abstract: Atmospheric O₃ pollution has become the primary summer air pollutant in many parts of the country and has already caused crop yield reductions. Atmospheric O₃ exposure is intermittent in nature; however, its specific effects on common crop yields are not yet clear. In this experiment, a study on yield and biomass of wheat and soybean was initiated using open-top static chambers by setting up five treatments with different concentrations of different intermittent exposures (continuous exposure CE, 6 days of exposure stopping the 3-day cycle for 6d3C, 6 days of exposure stopping the 6-day

基金项目: 国家自然科学基金(3197509, 32171586); 江苏省青蓝工程优秀青年教师骨干计划 2022

收稿日期: 2024-02-26; **网络出版日期:** 2024-08-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Wangxk@rcees.ac.cn

cycle for 6d6C, exposure for 12 days stopping the 6-day cycle for 12d6C, and exposure for 12 days stopping the 12-day cycle for 12d12C). The results showed that: (1) there was a significant negative linear correlation between O_3 exposure dose (AOT40) and relative crop yield, with relative wheat and soybean yield decreasing linearly with the increasing AOT40; (2) wheat and soybean yield and biomass of each component showed a significant linear decrease with the increasing AOT40, however, no significant decreases were observed in wheat leaf and spike biomass. Soybean leaf biomass and stalk biomass did not reach the significant level ($P = 0.12$) although there was a tendency to increase; (3) For soybean, there was no significant difference in the response of biomass of each fraction to AOT40 under different intermittent exposure treatments, whereas the effect of intermittent exposure of wheat to 12d12C was significantly greater in the former than that of 12d6C on the leaf biomass. In conclusion, there was no difference in the effect of different intermittent O_3 exposures on wheat and soybean yields in response to AOT40, but the differences in leaf volume response in wheat indicated the presence of intermittent effective recovery in wheat. The biomass response between crops and AOT40 under intermittent O_3 exposure may be related to the fertility period, duration, and sequence of exposure.

Key Words: O_3 ; intermittent; wheat; soybean; yield; biomass

全球变化,包括大气二氧化碳(CO_2)、臭氧(O_3)、甲烷(CH_4)和氧化亚氮(N_2O)等浓度的不断升高,正在威胁到人类赖以生存和发展的生态系统和粮食生产。近年来,我国空气 $PM_{2.5}$ 浓度控制治理取得了很大的成效,但 O_3 浓度却仍在不断上升^[1-3],空气 O_3 已经成为我国许多地区的夏季首要大气污染物。 O_3 不仅是一种温室气体,而且是一种强氧化性的大气污染物,具有很高的植物毒性,通过气孔进入能够造成植物叶片出现受害症状、光合作用下降、生产力降低,严重时会造成植物死亡等。小麦、玉米、水稻、油菜和蔬菜许多农作物,对大气 O_3 暴露非常敏感。20 世纪 80 年代后期,国内外学者陆续发现 O_3 对农作物形态特征^[4]、光合特性^[5-7] 和抗氧化特性^[8-9] 等方面产生负面影响,进而造成农作物生物量和产量构成的极大下降^[4]。研究表明,2010—2012 年 O_3 能够造成全球北半球和南半球的小麦分别减产 9.9% 和 6.2%,相当于全球小麦每年损失 8500 万 t^[10-14]。Tang 等人^[15] 的研究表明 2000 年空气 O_3 污染造成中国小麦减产了 6.4%—14.9%。最新估计指出,2014 年 O_3 造成我国主要粮食作物冬小麦、水稻和玉米损失分别为 8.5%—14%、3.9%—15% 和 2.2%—5.5%^[16]。因此, O_3 污染对我国粮食安全的威胁应该引起高度重视。

一般认为 O_3 对植物的慢性或急性伤害与受到 O_3 暴露的浓度和暴露总时长有关,通常用 O_3 浓度大于 40 nmol/mol 的暴露累积小时累积量(AOT40)来表示^[17],因此 AOT40 也常用来与作物生物量和产量变化之间建立响应关系。 O_3 是空气中的二氧化氮(NO_2)和挥发性有机物(VOC)在太阳紫外线作用下,发生光化学反应产生的。大气 O_3 浓度受天气变化影响很大,在高温干燥的晴朗天气比较高,而在多云或阴雨天就很低。因此农作物受到 O_3 的暴露不会是连续不断的,也没有长时间的低浓度,而是高低浓度之间具有一定频率的间歇周期性。然而目前已有的研究所建立的 O_3 暴露和产量损失大多只考虑连续的高水平浓度,较少考虑 O_3 的周期性间歇性特征以及由此带来的植物响应的时滞和植物本身在间歇期的修复或者补偿,从而可能导致高估 O_3 对植物的生物量损失^[18]。有研究对间歇性 O_3 浓度升高对黑麦草(*Lolium perenne* L.)和白三叶(*Trifolium repens* L.)进行熏蒸,发现低 O_3 浓度下间歇性处理后黑麦草的 O_3 损伤经过间歇期有一定程度的恢复^[19]。因此 O_3 对植物的慢性或急性伤害不仅受到 O_3 暴露的浓度和暴露总时长(通常用 O_3 浓度大于 40 nmol/mol 的暴露累积小时累积量—臭氧累积剂量 AOT40 来表示),也和暴露的频率(间隔时间)有关。植物在受到外界环境胁迫时,并不仅仅被动地接受影响,而是会调动自身的各种抵抗机制和内稳定能力,对环境胁迫产生抗性和适应性,以维持植物生存、生长和繁殖。同时当胁迫作用停止后,植物会出现修复和恢复,类似于干旱胁迫后复水,农作物生长就会恢复^[20-21];植物在受到紫外线辐射后,过一段时间也能够恢复^[22]。

小麦和大豆作为全球最主要农作物,分别提供了全球主要的谷物和食用油。而小麦和大豆都是 O_3 敏感

作物,目前正在遭受全球和局地的 O₃ 浓度升高的不利影响。国内外有关 O₃ 对农作物的影响研究文献,小麦和大豆最为丰富。因此,本研究以小麦和大豆为研究材料,通过模拟不同 O₃ 浓度和不同暴露方式,研究了间歇式 O₃ 暴露对农作物产量和生物量的影响。因此,研究 O₃ 暴露间歇期间对农作物产量和生物量的影响,为我国科学制定保障粮食安全的 O₃ 污染控制基准和评价 O₃ 污染对我国粮食生产影响提供科学依据,将能够为科学评估 O₃ 造成的农作物产量损失程度提供重要的数据支持和科学依据。

1 研究材料和方法

1.1 实验地概况

研究地设在北京市昌平区种子管理站(40°12' N, 116°8' E),该站位于北京市西北部,处在温带季风区,属暖温带大陆性季风气候,全年四季分明,雨热同期,年均降水量为 550.3 mm,雨量集中在 6—8 月份,年均温为 11.8 °C,年均日照时数为 2694 h,无霜期为 20 d 左右。土壤的有机质含量为 16.4g/kg,全氮 0.9 g/kg,速效钾 102.1 mg/kg,速效磷 38.1mg/kg, pH8.3,基质类型为潮土,质地为砂壤^[23]。

1.2 实验装置

本实验使用 9 个开顶式气室(Open Top Chamber,OTC)来模拟不同的 O₃ 暴露方式。OTC 主体成圆柱体,采用钢构架,外面使用阳光板(聚碳酸酯,Polycarbonate)包裹构成,气室直径 2 m、高 2.5 m,顶部开口覆有遮雨罩,附有透明网纱防止鸟食,每个罩子周围挖有 25cm 宽和 75cm 深的水沟,以防止外部雨水进入。布气系统采用离心式鼓风机通过聚氯乙烯管鼓入 OTC,并保证 O₃ 均匀的分布在气室内,而且不会造成温室效应。实验 O₃ 的产生利用医用纯 O₂ 放电反应产生,通过质量流量计(LZB-2,苏州化学仪器公司)控制进入臭氧发生器的氧气的量来控制 OTCs 内 O₃ 浓度。具体监测过程为将从 O₃ 发生器产生的 O₃ 与来自离心风机的空气混合后,利用旋转顶吹布气方法进入到 OTCs。利用 O₃ 分析仪(Model 49i, Thermo Scientific, USA)和可编程逻辑控制器(PLC)来监测 OTCs 内的实时 O₃ 浓度,同时记录在数据采集器,并通过实时 O₃ 浓度数据和质量流量计调整 OTCs 内 O₃ 浓度^[2]。

1.3 实验设计

本实验中,3 个 OTC 为 1 组,各组内 OTC 的 O₃ 浓度,分别设定为对照组(空气 O₃)、40 组(40+,空气 O₃+40 nmol/mol)和 80 组(80+,空气 O₃+80 nmol/mol)。暴露方式设定为 5 组:CE(连续暴露,从暴露开始一直到作物成熟)、3d3C(暴露 6d 停止 3d 循环)、6d6C(暴露 6d 停止 6d 循环)、12d6C(暴露 12d 停止 6d 循环)和 12d12C(暴露 12d 停止 12d 循环)。暴露方式的设定基于前期研究基础和北京市城市生态站监测的大气 O₃ 数据中出现的间隔循环的状态(<http://www.bjurban.rcees.cas.cn/ydhz/kqzljc/>)。

首先将需要暴露暴露的农作物移放到 40 组和 80 组 OTC 内进行暴露,在停止暴露期间,将放在 40 组和 80 组 OTC 内的作物,移到 3 个对照组 OTC 内,等到需要暴露时,再移到相应浓度的 OTC 内进行暴露。各罩子内的农作物不定时进行位置移动以避免光照不均。

1.4 作物管理

本实验采用盆栽方法。盆直径为 30cm, 50cm 深。选当地土壤加入基肥搅拌均匀后装入盆中(平均每盆装入 20 kg 土壤,26 g 复合肥,4 g 尿素)。供试冬小麦品种为“京 411 (*Triticum aestivum* L. jing411)”,属冬性中熟品种。2019 年 10 月 5 日每盆均匀播种 12—15 粒,待发芽后留 10 株长势一致幼苗用于实验。2020 年 5 月 25 日收获。供试大豆为“冀豆 12 (*Glycine max* (Linn.) Merr. Jidou12)”,属黄淮夏大豆中早熟品种。2020 年 6 月 8 日每盆均匀播种 5 粒种子,发芽后留 3 株差异不大且于盆中分布均匀的豆苗用于实验。小麦和大豆每个罩子内每个处理均为 8 盆重复。2020 年 10 月 15 日收获。小麦和黄豆使用的盆直径为 30cm,每个处理 8 盆重复,在相同处理的 3 个罩子间随机摆放。除阴雨天外,每天熏蒸 8 h (9:00—17:00)。对于小麦实验,2020 年 3 月 12 日开始暴露,5 月 17 日停止,最长暴露时间为 63 d。对于大豆实验,6 月 27 日开始暴露,9 月 1 日停止,最长暴露时间为 54 d。实验期间浇水、施肥均匀一致,无病虫害及杂草等干扰因素。

1.5 产量和生物量采样方法

将小麦分成籽粒、秸秆、叶、穗、根等器官进行采样,大豆分成籽粒、豆荚、叶、茎、根等器官进行采样,接着分别装入样本袋内,放置于恒温干燥箱中 105 ℃下杀青 1 h,并在 70 ℃下干燥至恒重。

1.6 数据分析

首先根据各个 OTC 内的 O₃浓度实际监测结果,结合各暴露方式下农作物的暴露时长,统计了各暴露方式下小麦和大豆的 O₃暴露剂量 AOT40。然后以实验对照的平均值为基准产量,计算各实验观测到的相对产量,构建作物单株产量与 O₃暴露剂量 AOT40 间的线性暴露剂量响应关系。再进一步分析作物产量和生物量与暴露剂量 AOT40 间的线性相关关系,并针对每一种暴露方式,回归分析产量和生物量与暴露量 AOT40 间线性关系,比较各暴露方式间的回归系数(即对 AOT40 响应强度)的差异。如果不同暴露方式下的回归系数的 95%置信区间存在差异,则可以认为不同暴露方式下,产量和生物量对 O₃暴露的响应存在差异。数据分析采用当前最流行的统计分析和绘图的开源软件 R 语言(R version 4.3.1)。相对产量的剂量响应关系以及产量和生物量与 AOT40 间线性关系的分析和绘图采用 ggpmisc 软件包的 stat_poly_line() 和 stat_poly_eq() 函数,产量和生物量与 AOT40 间线性回归系数的 95%置信区间采用 nlme 软件包种 lmList() 函数分析,采用 ggplot2 软件包中 ggplot() 和 geom_linerange() 绘图。

2 研究结果

2.1 不同暴露方式下作物暴露剂量

连续 O₃暴露方式(CE)的 AA+40 和 AA+80 处理下小麦的 O₃暴露剂量 AOT40 分别是 22.68 和 45.36 μmol mol⁻¹ h。大豆分别是 33.98 和 61.92 μmol mol⁻¹ h (表 1)。而对于间歇性 O₃暴露方式,在暴露时间和间歇时间是 1:1 的情况下(如 12d12C 和 6d6C),AOT40 约为连续暴露(CE)的 1/2;在暴露时间和间歇时间是 2:1 的情况下(如 12d6C 和 6d3C),AOT40 为连续暴露约为对照(CE)的 2/3。

表 1 不同暴露方式下小麦和大豆的 O₃暴露剂量 (AOT40 值)

Table 1 O₃ exposure doses (AOT40 values) for wheat and soybean at different exposure modes

暴露方式 O ₃ exposure pattern	小麦 Wheat (μmol mol ⁻¹ h)		大豆 Soybean (μmol mol ⁻¹ h)	
	AA+40	AA+80	AA+40	AA+80
12d12C	12.96	25.92	20.36	36.80
12d6C	16.20	32.40	23.84	40.84
6d3C	15.12	30.24	23.38	40.72
6d6C	11.88	23.76	19.97	34.65
CE	22.68	45.36	33.98	61.92

CE: 连续暴露,从暴露开始一直到作物成熟;3d3C:暴露 6 天停止 3 天循环;6d6C:暴露 6 天停止 6 天循环;2d6C:暴露 12 天停止 6 天循环;12d12C:暴露 12 天停止 12 天循环。

2.2 不同浓度和不同间歇处理对小麦和黄豆产量和生物量的影响

结果表明,对于小麦,O₃处理对各个指标均有显著影响,O₃浓度升高显著降低了各处理的小麦产量(图 1),秆(图 1)和根系生物量(图 1) (P≤0.05)。其中 12d6C 中 AA+80 和 AA+40 的小麦产量之间存在显著差异。12d12C 的秆重和根系生物量在 AA+80 和 AA+40 之间存在显著差异。不同 O₃浓度对不同间隔处理下叶片、穗重和总生物量的影响有所不同(图 1)。AA+40 和 AA+80 处理下 6d3C 和 12d12C 的叶片生物量相比对照均显著增加。穗重的规律差异较大,6d3C 和 6d6C 的穗重在 AA+40 和 AA+80 处理下均显著的升高,12d6C 的穗重在 AA+80 处理显著降低,但 12d12C 的穗重在 AA+40 处理下升高(图 1)。总生物量上 AA+80 处理下 6d6C 和 12d6C 的生物量趋势相反,前者显著升高而后者显著下降(图 1)。

不同间隔处理之间在同一浓度下的响应有所差异。AA+80 处理下 12d6C 和 CE 间隔处理后产量显著低于其它间隔处理,6d6C 和 12d6C 叶片生物量低于其它间隔处理,6d6C 的穗重和总生物量大于其它间隔处理。

AA+40 下 12d12C 的叶片生物量显著大于除 6d3C 外的其它间隔处理,CE 的总生物量和穗重均小于其它处理(图 1)。

不同 O₃ 浓度和间隔处理在小麦叶片,穗重和总生物量上发现存在显著交互作用,表明间歇期缓解了 O₃ 的影响(图 1)($P \leq 0.05$)。

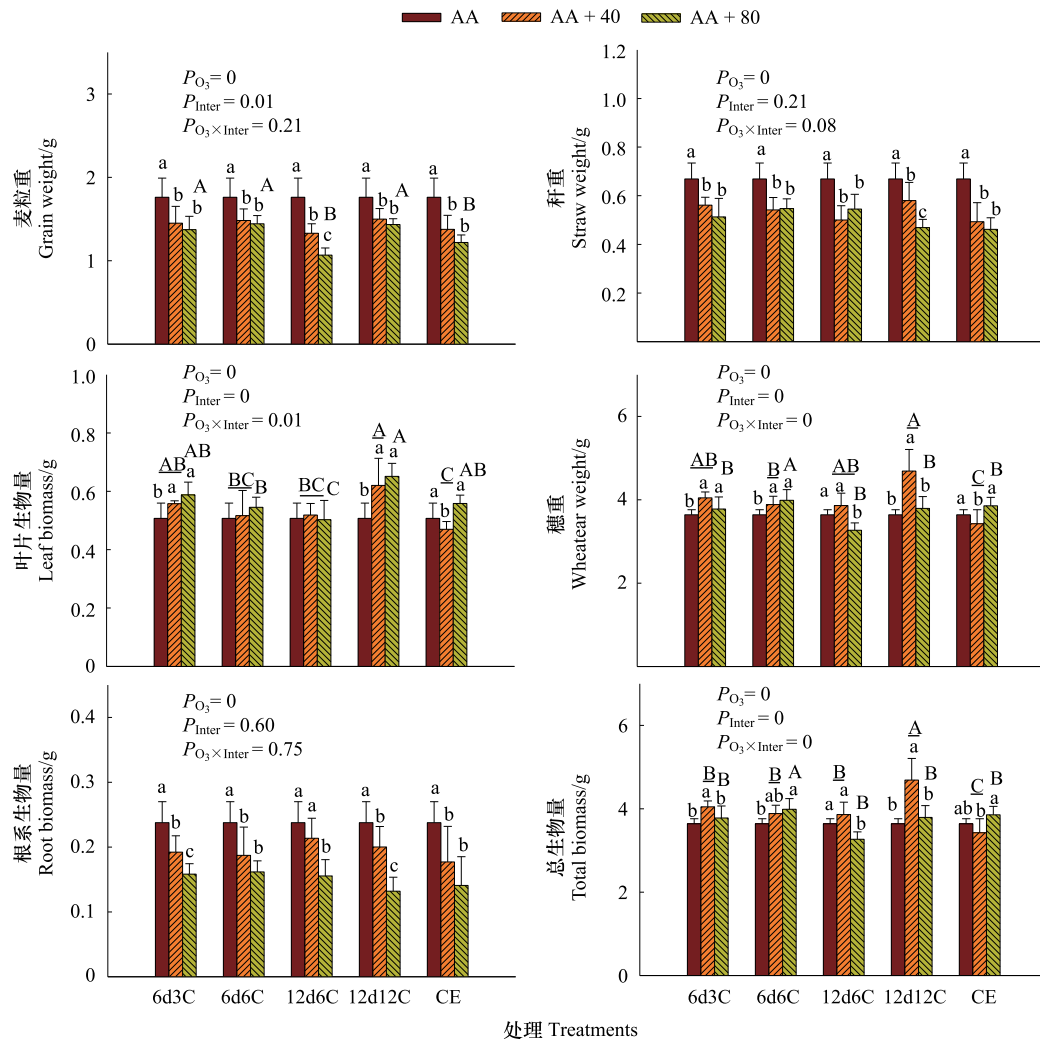


图 1 不同 O₃ 浓度和不同间歇处理对小麦的影响

Fig.1 Effect of different O₃ concentrations and intermittent treatments of wheat

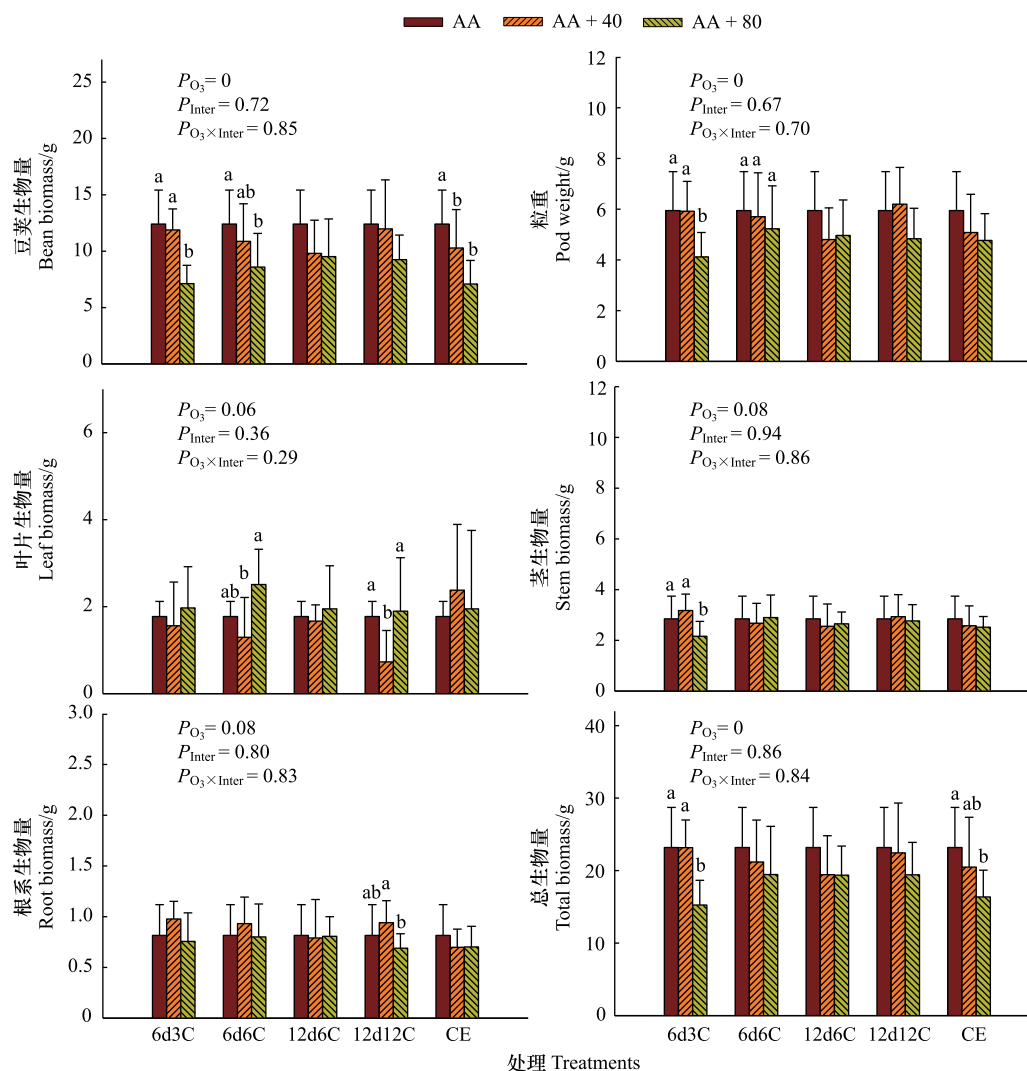
不同小写字母代表同一间歇处理下不同 O₃ 浓度之间的差异,不同斜体和下划线字母大写字母分别表示 AA+80 和 AA+40 处理下不同间歇处理之间的显著差异;同一组处理组内多重比较不显著则未标字母,默认字母相同,即无显著差异; $P \leq 0.05$ 时认为差异显著; P_{O_3} 表示 O₃ 效应 P 值; P_{inter} 表示间隔时间效应 P 值; $P_{O_3 \times Inter}$ 表示二者交互作用效应 P 值

结果表明 O₃ 处理显著降低了豆荚重,豆粒重量(产量)和总生物量 ($P \leq 0.05$),但是对叶片,茎和根系生物量无显著影响,间歇处理对黄豆相关指标未产生显著影响(图 2)。在所有指标中未见显著交互作用(图 2)。

2.3 暴露剂量和相对产量响应关系

将所有 O₃ 暴露实验的相对产量和暴露剂量进行了 AOT40 统计分析,发现 AOT40 和相对产量之间存在显著的负线性相关,随着 AOT40 的增加,相对产量线性下降,二者的剂量响应关系式分别为(图 3):

$$\text{小麦: } Y_{\text{相对产量}} = 0.935 - 0.00535 \times \text{AOT40} \quad (R^2 = 0.56, P < 0.001)$$

图2 不同 O_3 浓度和不同间歇处理对大豆的影响Fig.2 Effect of different O_3 concentrations and intermittent treatments of soybean

不同小写字母代表同一间歇处理下不同 O_3 浓度之间的差异,不同下划线大写字母和斜体代表 AA+40 和 AA+80 浓度下不同间歇处理之间的显著差异。同一组处理组内多重比较不显著则未标字母,默认字母相同; $P \leq 0.05$ 时认为差异显著; P_{O_3} 表示 O_3 效应 P 值; P_{inter} 表示间隔时间效应 P 值; $P_{O_3 \times Inter}$ 表示二者交互作用效应 P 值

$$\text{大豆: } Y_{\text{相对产量}} = 1.06 - 0.00848 \times \text{AOT40} \quad (R^2 = 0.22, P < 0.001)$$

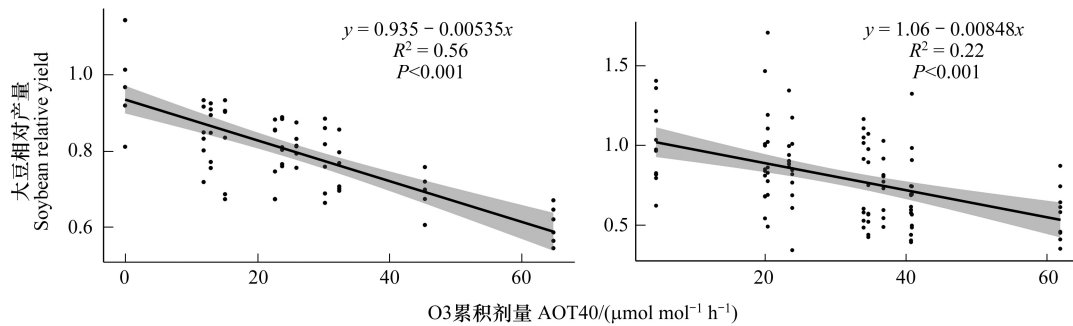
2.4 暴露剂量对产量和生物量影响

随着 O_3 暴露剂量 (AOT40) 增加,小麦的产量及秸秆、根和总生物量呈现显著线性减少 ($4, P < 0.001$)。小麦叶片和穗生物量与 AOT40 之间未见显著线性关系 ($P \geq 0.05$)。

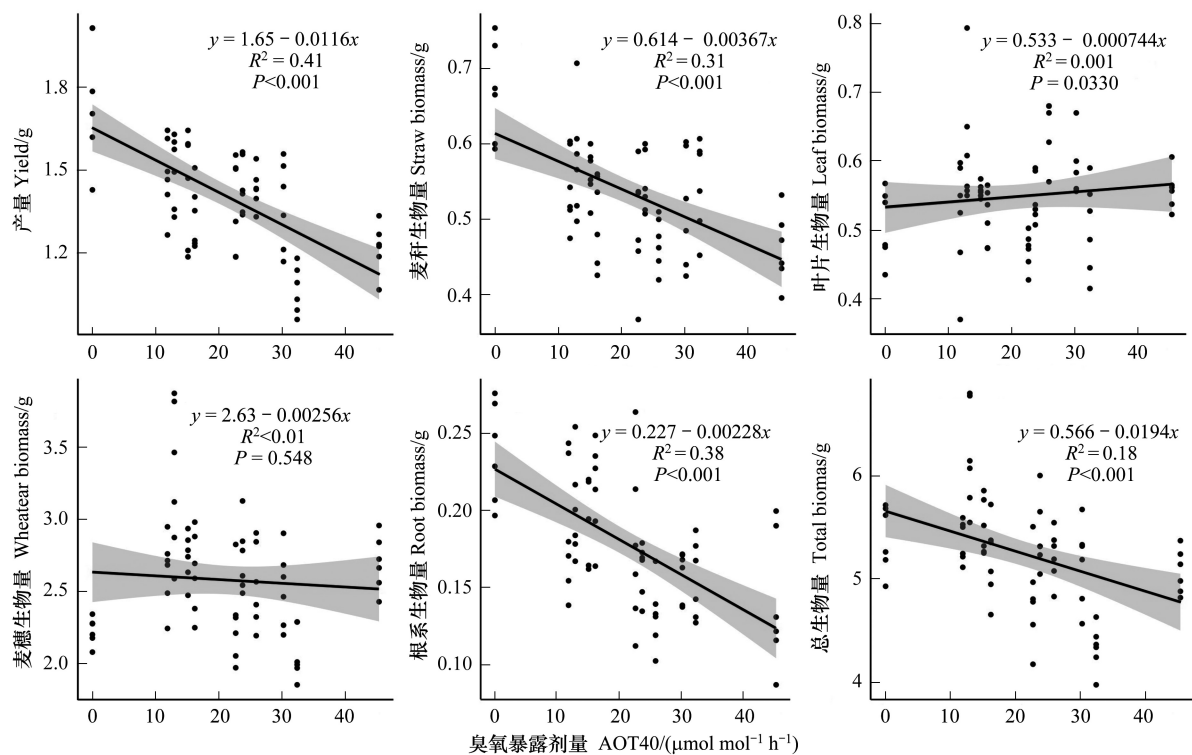
随着 O_3 暴露剂量 (AOT40) 增加,大豆的产量及果壳、干、根和总生物量与 O_3 暴露剂量 (AOT40) 的关系会发生显著的线性减少 (图 5)。叶生物量虽然有增加的趋势,但没有达到显著水平 ($P = 0.118$)。茎秆生物量有下降趋势但也未达到显著水平 ($P \geq 0.05$)。

2.5 不同暴露方式下作物和生物量响应的差异分析

从产量和各器官生物量与 O_3 暴露剂量 AOT40 的线性回归方程系数的 95% 置信区间,在不同处理间的重叠和区分程度看,对于小麦 (图 6),间歇性暴露 (12d12C、12d6C、6d3C、6d6C) 与连续性暴露 (CE) 没有显著性差

图3 O₃暴露剂量(AOT40) 小麦和大豆相对产量响应关系Fig.3 The responses of relative yield of winter wheat and soybean to O₃ exposure dose (AOT40)

阴影表示 95%置信区间

图4 小麦产量及秸秆、叶、穗、根和总生物量与 O₃ 暴露剂量(AOT40) 的关系Fig.4 The linear relationships between yield, and straw, leaf, ear, root, and total biomass of winter wheat and O₃ exposure dose (AOT40)

异。但比较间歇性暴露 12d12C 和 12d6C 可以看出,对于叶生物量的影响前者显著大于后者。12d6C 的根系生物量对于 AOT40 的响应也与 CE 显著不同,前者的下降显著大于后者。说明 12d6C 的生物量相对于对照有增加叶片生物量降低根系生物量的趋势。对于大豆(图 7),所有不同暴露方式下的变化都不存在显著性。

3 讨论

3.1 O₃ 暴露对作物产量和生物量的影响

O₃ 是一种具有强氧化性的二次污染物。O₃ 浓度升高导致农作物产量下降已经开展了大量的研究。本研

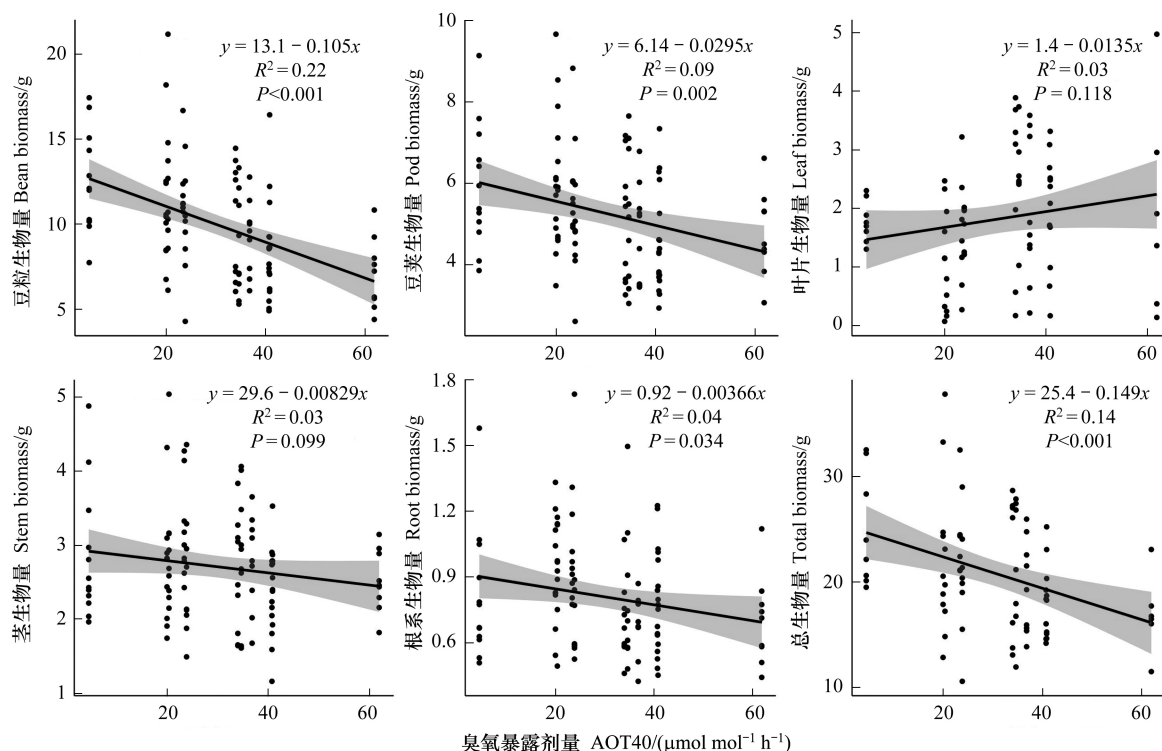


图5 大豆产量及果壳、叶、茎干、根和总生物量与 O_3 暴露剂量 (AOT40) 的关系

Fig.5 The linear relationships between yield, and pod, leaf, stem, root, and total biomass of soybean and O_3 exposure dose (AOT40)

究中 O_3 浓度升高造成了小麦 (图 1) 和大豆产量 (图 2) 和部分生物量的下降, 这与李丽等^[23], 刘宏举等^[24], 李彩虹等^[25] 和牟琳等^[26] 学者的研究结果较为一致。产量的下降可能与叶绿素受损分解, 光合速率下降, 叶片数量减少, 叶片早衰, 叶面积变化和碳水化合物积累减少有关^[27-29]。自然界是 O_3 浓度变化是具有一定规律和周期性的, 高浓度 O_3 出现的时间点的影响也尤为重要, 这个时间点也有一定的随机性。就小麦的产量损失而言, 研究表明介于扬花期和灌浆期之间的 O_3 暴露对小麦的产量损失影响最大^[30], 而灌浆期大豆对 O_3 最为期敏感^[31]。所以实验中产量损失既受到暴露极值, AOT40 影响也受到间歇性出现的时间点的影响。研究发现相同 AOT40 值情况下, 高的 O_3 浓度值对产量的影响更大^[19], 这与本研究的结果一致 (图 1 和图 2)。在三叶草的一项间歇性 O_3 熏蒸的研究表明, 低浓度间歇处理会增加叶片的恢复, 但是对总的生物量没有影响, 仅仅影响叶片生物量^[19], 这与本研究对于小麦的研究结果较为一致。在豌豆苗上的一个间歇性的研究也表明 (每天 6 小时, 熏蒸 5d), 间歇期叶片相比连续处理有较少的受害症状, 存在一定的恢复^[32]。本研究的结果表明不同处理之间的差异除了和 AOT40 外和浓度外, 也和高浓度出现时作物的发育阶段有关, 12d6C 的趋势与其它相似 AOT40 和浓度的处理趋势都不相同, 原因是 12d6C 大气 O_3 暴露时正处于灌浆期, 所以对产量影响更大^[30]。为了科学评价空气 O_3 浓度升高可能对全球粮食生产的影响, 从 19 世纪 70 年代开始国外已经有许多研究在构建 O_3 暴露与农作物 (包括小麦、大豆、水稻、玉米、油菜等) 产量损失的剂量响应关系^[33-34]。尤其作为两种对 O_3 胁迫最为敏感的主要农作物—小麦和大豆 O_3 暴露剂量产量损失响应关系已经由欧美和亚洲的科学家建立了起来^[35-37]。由于实验地点、作物品种和管理措施等差异, 不同研究得到的响应参数 (即剂量响应关系式的斜率, 单位 AOT40 造成的产量减少量) 变化较大 (图 8), 如小麦和大豆的响应参数变化范围为 $-(0.0013-0.04)$ 和 $-(0.0012-0.03)$, 平均值为 0.016 和 0.0066。但是本研究发现 O_3 熏蒸的间歇性影响下的响应参数缺乏研究, 也并未引起注意和重视。本研究得到小麦和大豆的响应参数分别为 0.00535 和 0.00848, 介于国内外最大最小值之间, 小麦比现有的国内外平均响应值低, 大豆比现有的高 (图 8), 相比与一些这可能

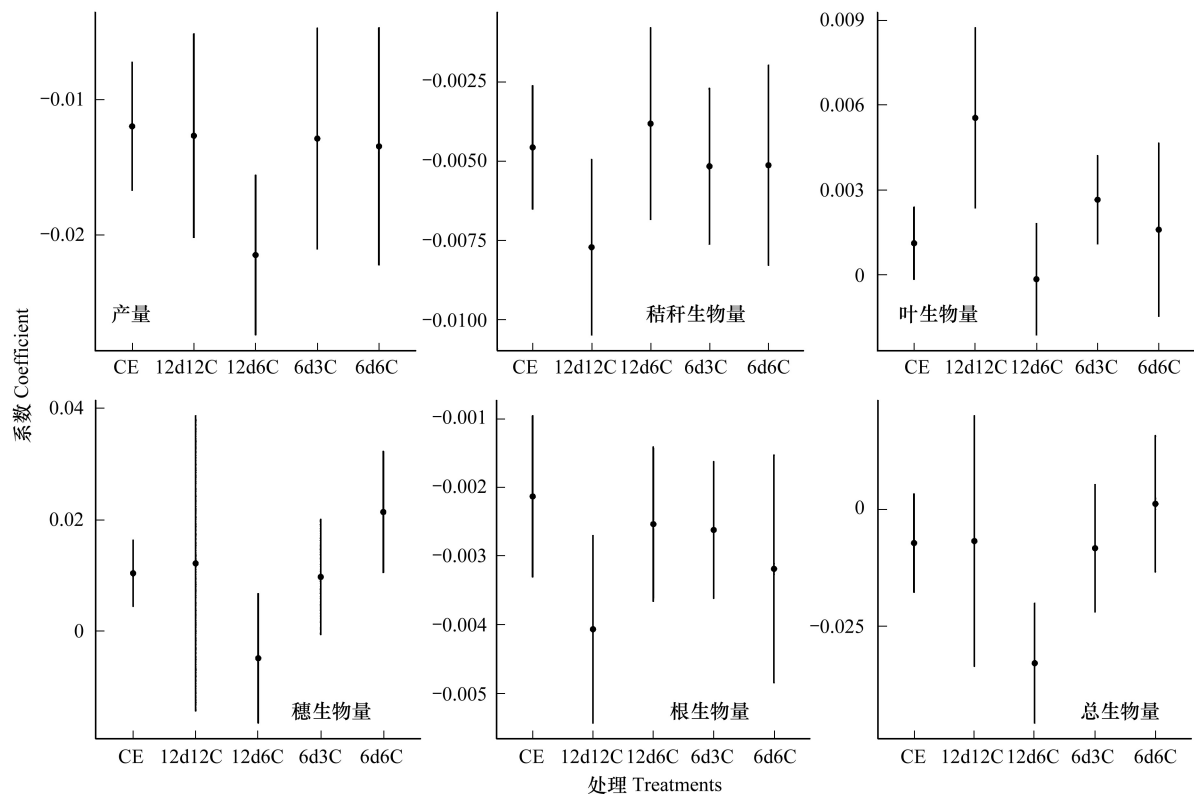


图 6 不同 O₃ 暴露方式下的小麦产量及秸秆、叶、穗、根和总生物量与 O₃ 暴露剂量 (AOT40) 的线性回归关系的系数 95% 置信区间的比较

Fig.6 The comparisons of 95% confidential interval of coefficient of linear regression relationships between yield, and straw, leaf, ear, root and total biomass of winter wheat with O₃ exposure dose (AOT40) under different O₃ exposure regime

也与我国目前相对欧洲等地普遍较高的大气环境 O₃ 值下小麦的自然适应驯化作用有关^[38]。大豆一般认为对 O₃ 敏感性较高,但是实验中响应关系较差,这可能与低浓度 O₃ 处理产生的产量刺激有关^[18]。大气 O₃ 对植物造成的损害程度受到暴露强度和持续时间的影响,这可以用臭氧剂量表示^[10]。急性暴露,即短时间暴露于高浓度臭氧,可引发超敏反应^[39]。长期暴露于当前臭氧浓度的植物^[40]可能不会出现坏死的叶子症状。本研究选择的代表性小麦品种对于 O₃ 浓度升高的损失响应要低于国内外平均值,这也可能与间歇性 O₃ 浓度升高下使得小麦自身的恢复能力提高,从而补偿了产量的损失有关,也有可能是长期暴露于当前高臭氧浓度也一定程度增强小麦本身的 O₃ 抗性^[40]。所选的代表性大豆品种的响应参数高于国际均值说明在 O₃ 熏蒸的间歇期大豆的损伤并没有被恢复。

本研究也表明,小麦和大豆的籽粒、秸秆、根及总生物量在 O₃ 累积剂量 AOT40 上升后都出现下降趋势(图 1,2,4,5),这与大部分以前的研究结果基本一致。本研究发现小麦和大豆的叶生物量并没有随着 O₃ 暴露剂量的增加而显著的减少,甚至有增加的趋势。尽管这种变化趋势在统计学并没有达到显著性水平,即意味着这是由于实验过程的随机因素造成的。根据最优分配原则,植物往往会将光合产物优先分配给受到胁迫的当前阶段最重要的植物器官以减少带来的生物量减少损失。本实验中空气 O₃ 从展叶开始进行暴露, O₃ 首先通过叶片对植株进行胁迫,因此为了保证可持续的光合作用以进行有机物积累和产生种子,植株给叶片分配了更多的光合产物以维持生长,所以最终受到的影响相对较小,并不像其它部分产生显著的下降^[2]。

3.2 不同间歇 O₃ 暴露对作物产量和生物量的影响

在传统 O₃ 暴露实验中,农作物在整个生长季节都持续暴露于升高的 O₃ 浓度下。实际上 O₃ 浓度升高并不连续,因此这里本研究设计了不同频率的 O₃ 高低浓度交替的间歇式暴露方式。通过构建小麦和大豆产量和

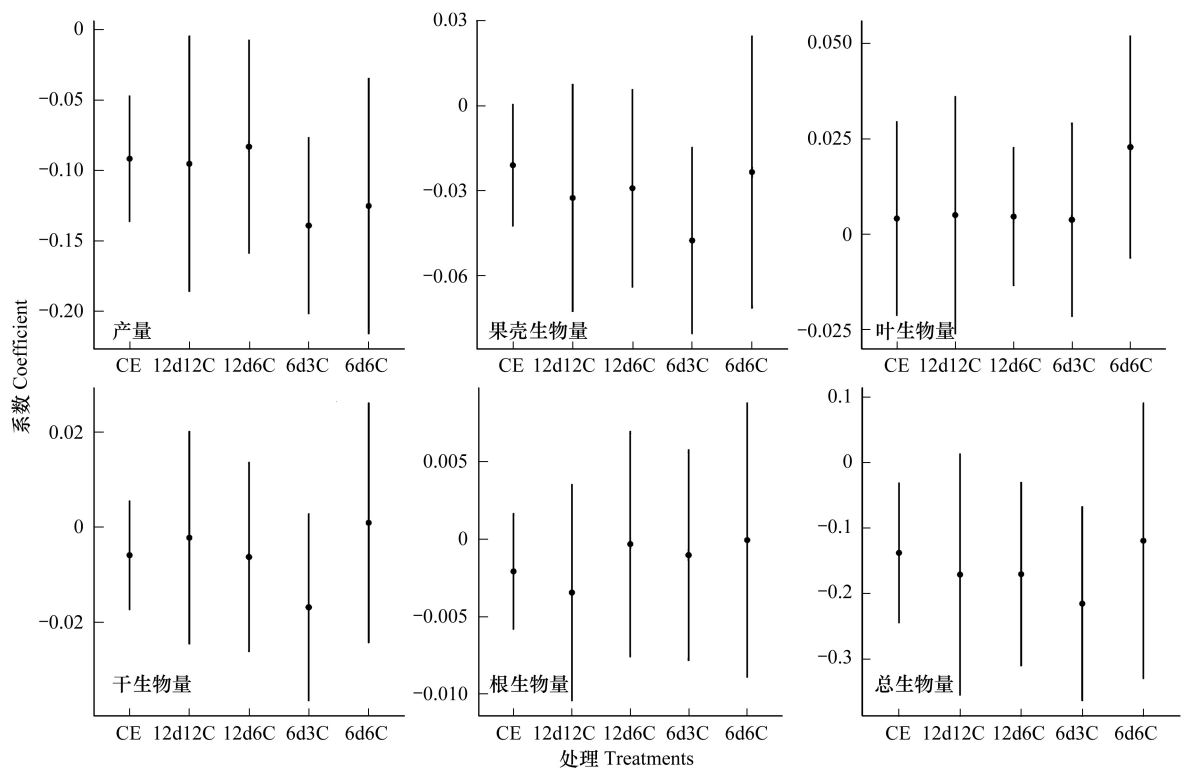


图7 不同 O₃暴露下的大豆产量及果壳、叶、干、根(E)和总生物量(F)与 O₃暴露剂量(AOT40)的线性回归关系的系数 95%置信区间

Fig.7 The comparison of 95% confidential interval of ecoefficiency of linear regression relationships between yield, and pod, leaf, stem, root and total biomass of soybean with O₃ exposure dose (AOT40) under different O₃ exposure regime

生物量与 O₃暴露剂量 AOT40 的线性回归关系,评估不同 O₃暴露方式下对农作物产量和生物量对 O₃响应的差异。结果发现,小麦和大豆产量和生物量对 AOT40 的回归斜率的 95%置信区间在不同处理之间都会发生重叠,这表明作物产量和生物量对 O₃暴露的响应在连续或间歇性 O₃暴露情况下没有显著性差异。即农作物对 O₃的响应与暴露剂量有关,而与暴露制度(间歇长度)无关。这说明相比对所期待的间歇期的作物恢复,剂量累积响应的影响明显要大。因罩子面积所限,小麦和大豆尽管每个处理设置了 8 盆重复,盆也参照了根系长度,深度为 50cm 来尽可能的避免实验影响,但由于小麦种间变异的存在,样本量的限制可能让小麦和大豆绝对产量对 O₃的响应被高估,这在一些对于 OTC 和 FACE 实验的文献中也有报道^[41]。基于本实验重点关注响应关系,更加精确的产量损失结果仍然需要在大面积的大田实验中进一步开展。

农作物对 O₃响应可能与品种的敏感性、抵抗力和耐受性有关^[35]。已有其他研究发现,短时间和急性 O₃暴露的响应不一定导致作物产量或谷物重量的降低^[42]。原因是慢性 O₃暴露下一些物种或基因型的抗氧化能力发生了改变^[43]。在本研究中,同一种作物对间歇性 O₃暴露的响应与连续性暴露相同,本研究发现叶片

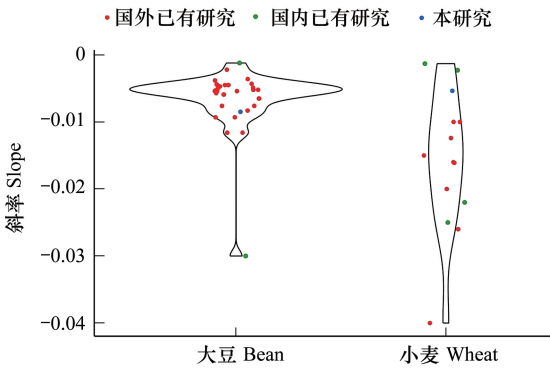


图8 国内已有研究、国外已有研究和本研究得到的小麦与大豆相对产量与 O₃暴露剂量线性关系的斜率比较

Fig.8 Comparison among China, abroad and this study on the slopes of the linear relationships between relative crop yield of wheat and soybean and O₃ exposure dose (AOT40)

生物量存在显著差异但是其它部分生物量和产量并未见显著差异。但是尽管植物在间歇期具有修复急性 O₃ 损伤的能力,但这一过程与急性暴露之间的恢复时间,间歇是否对植物产生显著缓解 O₃ 损伤效果与植物的抗性、O₃ 暴露浓度和剂量以及植物本身的响应阈值有关^[35],还有 O₃ 暴露发生时植物生长和发育所处的阶段有关^[44]。如小麦在 12d6C 处理的倾向于增加叶片生物量减少根系生物量,原因是 12d6C 处理在 O₃ 胁迫发生时刚好处于开花和灌浆期,扬花期和灌浆期之间的 O₃ 暴露对小麦的产量损失影响最大^[30]。所以造成的生物量下降大于其它处理,趋势也更为明显。间歇性处理下, O₃ 胁迫相对是短暂的,就像其他不利条件,如低温、高温或干旱,一旦高浓度 O₃ 暴露停止,植物可以立即倾向于调动已有的碳水化合物修复损伤,恢复正常生长。大豆的实验中发现间歇性对于大豆响应并无影响,可能与大豆本身较高的 O₃ 敏感性有关,本研究设置的间歇期无法让大豆在 O₃ 浓度下的伤害得到缓解。要确认这一解释,仍然需要测量农作物在 O₃ 暴露期间和之后的形态和生理参数的变化,特别是调查间歇性 O₃ 暴露的农作物生育期、暴露持续时间和顺序对农作物生长发育的影响。

4 结论

O₃ 浓度升高已经对农作物产量产生了普遍的影响。而农作物生育期、O₃ 暴露持续时间对农作物生长发育至关重要。本研究首次尝试通过设置不同暴露间隔时间研究了小麦和大豆两种主要农作物的响应,结果表明不同 O₃ 间歇处理仍然对小麦和大豆产量造成了显著的下降,间歇性暴露与连续性暴露之间对农作物对 AOT40 的响应没有显著性差异,引起产量差异的主要原因还是 AOT40 的影响,间歇期并不足以缓解或修复 O₃ 浓度升高带来的产量损失。但是小麦间歇性暴露处理增加了叶片生物量,这种差别可能与小麦在间歇期的给叶片分配更多的生物量用于修复 O₃ 造成的叶片损失有关。如何准确量化叶片生物量和间歇处理下 O₃ 响应的关系可能还需要进行更多基于的 O₃ 暴露剂量参数的探索,未来仍然需要针对在不同暴露间歇时间点导致差异的机制,以及不同品种农作物在大田条件下对间歇性暴露的响应差异展开研究。

参考文献 (References):

- [1] Li K, Jacob D J, Liao H, Shen L, Zhang Q, Bates K H. Anthropogenic drivers of 2013—2017 trends in summer surface ozone in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(2): 422-427.
- [2] Li L, Li J L, Wang X K, Wang W F, Leung F, Liu X, Wang C. Growth reduction and alteration of nonstructural carbohydrate (NSC) allocation in a sympodial bamboo (*Indocalamus decorus*) under atmospheric O₃ enrichment. *The Science of the Total Environment*, 2022, 826: 154096.
- [3] 生态环境部. 2023 年 12 月和 1-12 月全国环境空气质量状况报告. https://www.mee.gov.cn/ywdt/xwfb/202401/t20240125_1064784.shtml
- [4] 王春乙, 郭建平, 白月明, 温民, 刘骥平, 刘江歌, 李雷. O₃ 浓度增加对冬小麦影响的试验研究. *气象学报*, 2002, 60(2): 238-242.
- [5] 郑飞翔, 王效科, 张巍巍, 段晓男, 侯培强. 臭氧胁迫对水稻光合作用与产量的影响. *农业环境科学学报*, 2009, 28(11): 2217-2223.
- [6] Akhtar N, Yamaguchi M, Inada H, Hoshino D, Kondo T, Fukami M, Funada R, Izuta T. Effects of ozone on growth, yield and leaf gas exchange rates of four Bangladeshi cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *Environmental Pollution*, 2010, 158(9): 2970-2976.
- [7] Biswas D K, Xu H, Li Y G, Sun J Z, Wang X Z, Han X G, Jiang G M. Genotypic differences in leaf biochemical, physiological and growth responses to ozone in 20 winter wheat cultivars released over the past 60 years. *Global Change Biology*, 2008, 14(1): 46-59.
- [8] 张巍巍, 郑飞翔, 王效科, 冯兆忠, 欧阳志云, 冯宗炜. 大气臭氧浓度升高对水稻叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(11): 2485-2489.
- [9] Singh E, Tiwari S, Agrawal M. Variability in antioxidant and metabolite levels, growth and yield of two soybean varieties: an assessment of anticipated yield losses under projected elevation of ozone. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2010, 135(3): 168-177.
- [10] Mills G, Sharps K, Simpson D, Pleijel H, Broberg M, Uddling J, Jaramillo F, Davies W J, Dentener F, Van den Berg M, Agrawal M, Agrawal S B, Ainsworth E A, B ker P, Emberson L, Feng Z Z, Harmens H, Hayes F, Kobayashi K, Paoletti E,... Van Dingenen R. Ozone pollution will compromise efforts to increase global wheat production. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3560-3574.
- [11] 杨连新, 王云霞, 赵秩鹏, 朱建国, 王余龙. 自由空气中臭氧浓度升高对大豆的影响. *生态学报*, 2010, 30(23): 6635-6645.
- [12] 郑有飞, 刘瑞娜, 吴荣军, 胡程达, 赵泽, 王连喜. 地表臭氧胁迫对大豆干物质生产和分配的影响. *中国农业气象*, 2011, 32(1): 73-80.
- [13] 耿春梅, 王宗爽, 任丽红, 王燕丽, 王琼, 杨文, 白志鹏. 大气臭氧浓度升高对农作物产量的影响. *环境科学研究*, 2014, 27(3): 239-245.
- [14] Morgan P B, Ainsworth E A, Long S P. How does elevated ozone impact soybean? A meta-analysis of photosynthesis, growth and yield. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(8): 1317-1328.
- [15] Tang H Y, Takigawa M, Liu G, Zhu J G, Kobayashi K. A projection of ozone-induced wheat production loss in China and India for the years 2000 and 2020 with exposure-based and flux-based approaches. *Global Change Biology*, 2013, 19(9): 2739-2752.

- [16] Lin Y Y, Jiang F, Zhao J, Zhu G, He X J, Ma X L, Li S, Sabel C E, Wang H K. Impacts of O₃ on premature mortality and crop yield loss across China. *Atmospheric Environment*, 2018, 194: 41-47.
- [17] 李丽, 王效科. 大气臭氧浓度升高对樱桃萝卜生长和生物量的影响[J]. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 2019, 43(5): 187.
- [18] Krupa S V, Kickert R N. Considerations for establishing relationships between ambient ozone (O₃) and adverse crop response. *Environmental Reviews*, 1997, 5(1): 55-77.
- [19] Nussbaum S, Geissmann M, Fuhrer J. Ozone exposure-response relationships for mixtures of perennial ryegrass and white clover depend on ozone exposure patterns. *Atmospheric Environment*, 1995, 29(9): 989-995.
- [20] Xu L X, Yu J J, Han L B, Huang B R. Photosynthetic enzyme activities and gene expression associated with drought tolerance and post-drought recovery in Kentucky bluegrass. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 89: 28-35.
- [21] Rivas R, Frosi G, Ramos D G, Pereira S, Benko-Iseppon A M, Santos M G. Photosynthetic limitation and mechanisms of photoprotection under drought and recovery of *Calotropis procera*, an evergreen C₃ from arid regions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 118: 589-599.
- [22] Höll J, Lindner S, Walter H, Joshi D, Poschet G, Pflieger S, Ziegler T, Hell R, Bogs J, Rausch T. Impact of pulsed UV-B stress exposure on plant performance: how recovery periods stimulate secondary metabolism while reducing adaptive growth attenuation. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(3): 801-814.
- [23] 李丽, 吴若青, 李金玲, 王效科, 刘晓, 王超. 大气 O₃ 浓度升高和模拟 N 沉降对黄豆光合、生物量和非结构性碳水化合物积累及分配的影响. *生态学报*, 2022, 42(17): 7198-7209.
- [24] 刘宏举, 郑有飞, 吴荣军, 赵泽, 胡程达, 石春红. 地表臭氧浓度增加对南京地区冬小麦生长和产量的影响. *中国农业气象*, 2009, 30(2): 195-200.
- [25] 李彩虹, 李勇, 乌云塔娜, 吴光磊, 蒋高明. 高浓度臭氧对大豆生长发育及产量的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(9): 2347-2352.
- [26] 牟琳, 王岩, 孙铭禹, 周映彤, 庄永辉, 赵天宏. 近地层臭氧浓度升高对大豆叶片氮代谢及产量的影响. *生态环境学报*, 2020, 29(7): 1395-1402.
- [27] 郭建平, 王春乙, 白月明, 温民, 霍治国, 刘江歌, 李雷. 大气中臭氧浓度变化对冬小麦生理过程和籽粒品质的影响. *应用气象学报*, 2001, 12(2): 255-256.
- [28] 王春雨, 谢志煌, 李彦生, 金剑, 王光华, 房蕊, 范国权, 刘晓冰. 近地表臭氧浓度升高对不同东北品种大豆产量形成及品质的影响. *大豆科学*, 2019, 38(3): 385-390.
- [29] 吴荣军, 姚娟, 郑有飞, 张金恩, 刘瑞娜, 徐为民, 胡慧芳. 地表臭氧含量增加和 UV-B 辐射增强对大豆生物量和产量的影响. *中国农业气象*, 2012, 33(2): 207-214.
- [30] 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 & Environment*, 1998, 70(1): 61-68.
- [31] De Bock M, Op de Beeck M, De Temmerman L, Guisez Y, Ceulemans R, Vandermeiren K. Ozone dose-response relationships for spring oilseed rape and broccoli. *Atmospheric Environment*, 2011, 45(9): 1759-1765.
- [32] Wang X K, Zhang D H, Tong S S, Huang B B, Zhang S, Sun X, Zhang H X, Wan W X, Zheng F X. An intermittent exposure regime did not alter the crop yield and biomass responses to an elevated ozone concentration. *Atmosphere*, 2024, 15(4): 464.
- [33] Xu Y S, Kobayashi K, Feng Z Z. Wheat yield response to elevated O₃ concentrations differs between the world's major producing regions. *The Science of the Total Environment*, 2024, 907: 168103.
- [34] Leung S K, Reed W, Geng S. Estimations of ozone damage to selected crops grown in southern California. *Journal of the Air Pollution Control Association*, 1982, 32(2): 160-164.
- [35] Singh A A, Fatima A, Mishra A K, Chaudhary N, Mukherjee A, Agrawal M, Agrawal S B. Assessment of ozone toxicity among 14 Indian wheat cultivars under field conditions: growth and productivity. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2018, 190(4): 190.
- [36] Zhang W W, Feng Z Z, Wang X K, Liu X B, Hu E Z. Quantification of ozone exposure- and stomatal uptake-yield response relationships for soybean in Northeast China. *The Science of the Total Environment*, 2017, 599/600: 710-720.
- [37] Wang X K, Zhang Q Q, Zheng F X, Zheng Q W, Yao F F, Chen Z, Zhang W W, Hou P Q, Feng Z Z, Song W Z, Feng Z W, Lu F. Effects of elevated O₃ concentration on winter wheat and rice yields in the Yangtze River Delta, China. *Environmental Pollution*, 2012, 171: 118-125.
- [38] TemaNord. Critical levels for tropospheric ozone—concepts and criteria tested for Nordic conditions. Nordic Council of Ministers, Copenhagen, Denmark. 1994. (<https://www.osti.gov/etdeweb/biblio/122997>)
- [39] Kangasjärvi J, Jaspers P, Kolst H. Signalling and cell death in ozone-exposed plants. *Plant, Cell & Environment*, 2005, 28(8): 1021-1036.
- [40] Sicard P, Anav A, De Marco A, Paoletti E. Projected global ground-level ozone impacts on vegetation under different emission and climate scenarios. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2017, 17(19): 12177-12196.
- [41] Feng Z Z, Kobayashi K, Ainsworth E A. Impact of elevated ozone concentration on growth, physiology, and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.): a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2008, 14(11): 2696-2708.
- [42] Sawada H, Kohno Y. Differential ozone sensitivity of rice cultivars as indicated by visible injury and grain yield. *Plant Biology*, 2009, 11(Suppl 1): 70-75.
- [43] Gillespie K M, Rogers A, Ainsworth E A. Growth at elevated ozone or elevated carbon dioxide concentration alters antioxidant capacity and response to acute oxidative stress in soybean (*Glycine max*). *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2667-2678.
- [44] Paoletti E, Feng Z Z, De Marco A, Hoshika Y, Harmens H, Agathokleous E, Domingos M, Mills G, Sicard P, Zhang L, Carrari E. Challenges, gaps and opportunities in investigating the interactions of ozone pollution and plant ecosystems. *The Science of the Total Environment*, 2020, 709: 136188.