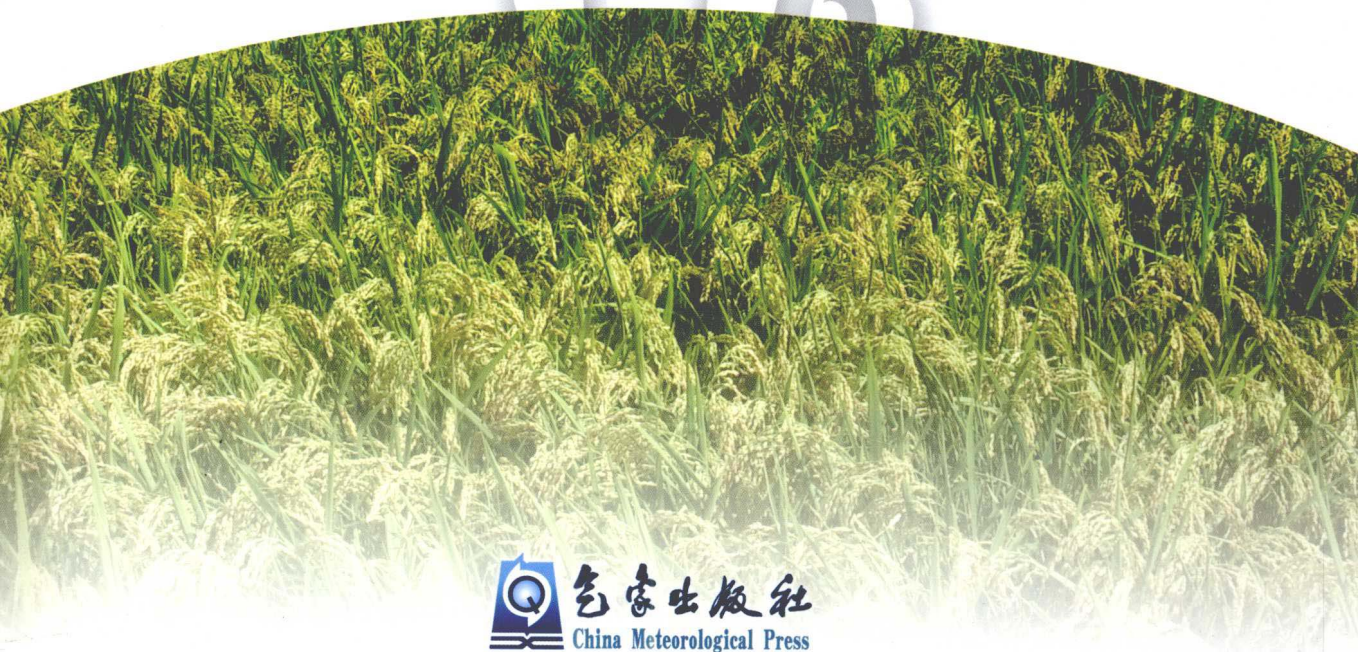




地表臭氧变化特征 及其作物响应

郑有飞 吴荣军 著

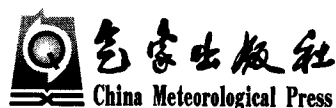


气象出版社
China Meteorological Press

国家科学技术学术著作出版基金资助出版
江苏高校优势学科建设工程项目资助
国家自然科学基金面上项目资助
江苏省教育厅高校自然科学研究重大项目资助

地表臭氧变化特征及其作物响应

郑有飞 吴荣军 著



内容简介

本书是一本介绍地表臭氧变化特征及其对农作物影响研究最新成果的著作。本书在综述地表臭氧对农作物影响的试验与模型研究国内外进展的基础上,分别介绍了地表臭氧增加及其与 UV-B 辐射增强的复合作用对作物生长、发育、品质、产量和农田生态影响的研究成果,并基于光合作用参数和叶绿素荧光动力学参数,较为深入、全面地剖析了臭氧胁迫对作物不同绿色器官光合作用的影响及光合损伤机理。同时,分别基于剂量模型、通量响应模型、光合作用机理模型和作物生长模型,建立或发展了地表臭氧胁迫对作物影响的评估方法,并分别开展了当前或未来气候变化条件下,地表臭氧增加及其与 UV-B 辐射增强的复合作用对作物影响的评估。这将从全球气候变化与环境变化层面为我国今后的粮食安全问题的解决提供科学依据和决策支持。

本书介绍的方法论和最新研究成果不仅适用于大气物理学与大气环境、气候变化和农业气象等专业领域,同时也适用于风险评估、可持续发展等方面。本书可供以上学科领域的研究和教学人员参考,同时可作为研究生和本科生的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

地表臭氧变化特征及其作物响应/郑有飞,吴荣军著.

—北京:气象出版社,2012.3

ISBN 978-7-5029-5193-1

I. ①地… II. ①郑… ②吴… III. ①地表-臭氧-影响-作物-生长-研究

IV. ①S162.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 255341 号

Dibiao Chouyang Bianhua Tezheng Jiqi Zuowu Xiangying

地表臭氧变化特征及其作物响应

郑有飞 吴荣军 著

出版发行:气象出版社

地址:北京市海淀区中关村南大街 46 号

总编室:010-68407112

网址:<http://www.cmp.cma.gov.cn>

责任编辑:陈红

封面设计:王伟

责任校对:石仁

印刷:北京中新伟业印刷有限公司

开本:787mm×1092mm 1/16

字数:370 千字

版次:2012 年 3 月第 1 版

定价:75.00 元

邮政编码:100081

发行部:010-68409198

E-mail: qxcbs@cma.gov.cn

终审:周诗健

责任技编:吴庭芳

印张:14.5

印次:2012 年 3 月第 1 次印刷

前 言

对流层中臭氧(O_3)绝大部分来自光化学反应产生的二次污染物,因其对农作物和自然植被等存在伤害作用,被称之为“坏 O_3 ”。近年来,由于大量使用化石燃料、含 N 化肥,使大气中 NO_x 、VOCs 等 O_3 前体物剧增,导致对流层 O_3 浓度每年以 0.5% 的速度增加,并已从工业革命前的 $38\text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 上升到 2000 年的 $50\text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ (夏季每天 8 h 平均),已超过敏感作物 O_3 伤害阈值 AOT_{40} (O_3 浓度高于 $40\text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时的小时累计效应指数)的 25%,预计到 2100 年对流层 O_3 浓度将上升到 $80\text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 。作为近地层最主要的大气污染物之一,不断上升的地表 O_3 浓度已经成为全球科学家和公众密切关注的焦点。

有关地表臭氧对农作物的伤害在国内外已经开展了大量的研究,地表 O_3 可使叶片出现可见伤害症状、减小叶面积、改变光合色素含量和组成,加速叶片老化和生育进程,造成叶片光合系统和膜系统损伤,减低作物光合能力,改变光合产物在不同器官间的分配,最终导致作物生物量与产量下降,同时也对作物品质产生一定影响。同时,分别采用基于 AOT_{40} 和通量响应等手段,针对 O_3 所导致的农作物产量损失开展了评估。

我国长江三角洲地区是地表臭氧高值区,为进一步探明地表臭氧对该地区冬小麦和大豆等农作物的影响,我们课题组在江苏高校优势学科建设工程项目,国家自然科学基金面上项目(编号:41075114,40775072)和江苏省教育厅高校自然科学研究重大项目(编号:09KJA170004)的资助下,连续观测了该地区地表 O_3 浓度的变化,并基于开顶式气室(OTC),连续开展了 3 年的大田试验,获得了大量的第一手试验数据和研究资料,丰富了地表臭氧胁迫对农作物影响的研究。本书的特色之处在于从臭氧胁迫引起的光合损失角度深入探讨了臭氧对农作物生物量累积和产量形成的影响,同时基于统计模型和机理模型,开展了臭氧胁迫对生物量和产量损失的影响评估,丰富了臭氧胁迫效应评估手段。

本书共分 12 章,其中,第 1 章综述了地表 O_3 变化背景及其对作物影响的大田试验和模型研究的相关国内外研究进展;第 2 章则在南京地区开展地表臭氧连续观测的基础上,结合长三角地区其他站点的观测和分析结果,分析了该地区地表 O_3 及其效应指数 AOT_{40} 的变化特征和影响因素;第 3 章系统阐述了 O_3 胁迫对农作物影响的大田 OCT 试验设计和室内分析测试方法;在此基础上,第 4、5、6 章

分别从冬小麦、大豆等作物的生长发育、生理、光合系统、产量及品质等角度,阐述了臭氧对作物的影响,特别在臭氧对作物光合影响层面从机理上进行了较为深入的探讨;第7、8章则从农田生态系统的地下部分展示了臭氧对农田土壤微生物和酶活性影响的研究成果;最后,基于统计和机理模型,分别采用 AOT_{40} (第9章)、气孔导度和通量模型(第10章)、光合作用机理模型(第11章)和作物模型(第12章)等途径,引进或建立了臭氧胁迫效应评估方法并进行了评估,还比较了当前和未来气候条件下臭氧胁迫效应的差异。

本书所述研究成果是我们课题组成员多年以来刻苦努力探索和集体智慧的结晶。近年来,共有十多位课题组成员参加了大田试验、室内分析测定和模型研究。在此,衷心感谢课题组万长建高工、吴芳芳副教授、张海鸥老师对试验和模型研究作出的贡献,感谢环境科学与工程学院院长陈敏东教授和副院长郭照冰教授在室内分析方面给予的支持与帮助。衷心感谢博士研究生麦博儒、硕士研究生赵泽、胡程达、张金恩、刘宏举、石春红、刘瑞娜、姚娟、徐卫民、赵春霞、李萍等在 O_3 浓度连续监测、开顶式气室设计、室内分析和大田试验方面所做的大量工作,以及在本书相关资料的整理和统稿中付出的辛勤劳动。同时本书所述的大田 OTC 试验依托了中国气象科学研究院固城生态与农业气象试验站和南京信息工程大学农业气象试验站,在此对两个研究基地给予的支持和帮助深表感谢,感谢固城试验站的谭凯琰高工和我校农业气象试验站张富存老师,特别感谢国家科学技术学术著作出版基金对本书出版经费的支持。

最后,限于研究工作的深度和作者的学术积累,本书中存在的不足或遗漏之处,敬请读者批评指正。

郑有飞

2011年9月9日

目 录

前言

第 1 章 绪 论	(1)
1.1 臭氧对农作物影响的试验研究进展	(2)
1.2 臭氧对农作物影响的模型评估研究进展	(7)
1.3 臭氧胁迫的作物响应领域亟待开展的工作	(9)
第 2 章 地表臭氧浓度变化特征	(11)
2.1 观测资料与数据处理方法	(11)
2.2 不同天气条件下的臭氧浓度日变化	(11)
2.3 作物生长季 AOT ₄₀ 变化特征	(13)
2.4 长三角地区地表臭氧浓度特征	(14)
2.5 讨论	(19)
2.6 小结	(21)
第 3 章 改进型 OTC 的大田试验设计及指标测定	(22)
3.1 大田 OTC 试验设计(江苏南京)	(22)
3.2 试验测定指标与方法(江苏南京)	(27)
3.3 大田 OTC 试验设计(河北固城站)	(32)
3.4 试验测定指标及方法(河北固城站)	(33)
3.5 数据分析	(38)
第 4 章 臭氧胁迫对冬小麦和大豆生长及产量形成的影响	(39)
4.1 臭氧胁迫对冬小麦生育期的影响	(39)
4.2 臭氧胁迫对冬小麦和大豆生长的影响	(40)
4.3 臭氧胁迫对冬小麦和大豆产量及构成的影响	(48)
4.4 臭氧胁迫对冬小麦品质的影响	(53)
4.5 UV-B 辐射增强和臭氧胁迫复合对冬小麦生长及产量形成的影响	(55)
4.6 讨论	(63)
4.7 小结	(69)
第 5 章 臭氧胁迫下作物不同绿色器官的光合变化	(71)
5.1 臭氧胁迫对冬小麦叶器官光合能力的影响	(71)
5.2 臭氧胁迫对冬小麦非叶绿色器官光合能力的影响	(78)
5.3 讨论	(87)
5.4 小结	(91)
第 6 章 臭氧胁迫下农作物的光合损伤	(92)
6.1 臭氧胁迫对冬小麦的光合损伤	(92)

6.2	臭氧胁迫下大豆的光合损伤	(102)
6.3	冬小麦和大豆的臭氧敏感性比较研究	(105)
6.4	臭氧胁迫和 UV-B 辐射增强复合对冬小麦的光合损伤	(107)
6.5	臭氧胁迫和 UV-B 复合对大豆的光合损伤	(117)
6.6	讨论	(121)
6.7	小结	(139)
第 7 章	地表臭氧浓度增加对作物根际和非根际土壤微生物和酶活性的影响	(141)
7.1	臭氧对根际和非根际土壤微生物数量的影响	(141)
7.2	臭氧对根际和非根际土壤酶活性的影响	(146)
7.3	讨论	(152)
7.4	小结	(155)
第 8 章	基于 AOT ₄₀ 的臭氧胁迫效应评估	(157)
8.1	研究方法	(157)
8.2	讨论	(160)
8.3	小结	(161)
第 9 章	基于气孔导度模型和通量模型的臭氧胁迫效应评估	(162)
9.1	材料与方法	(162)
9.2	结果与分析	(165)
9.3	讨论	(171)
9.4	小结	(173)
第 10 章	基于光合作用机理模型的臭氧胁迫效应评估	(175)
10.1	材料与方法	(176)
10.2	结果与分析	(178)
10.3	讨论	(181)
10.4	小结	(181)
第 11 章	基于作物模型的臭氧胁迫效应评估	(183)
11.1	模型描述	(183)
11.2	模型的有效性检验	(187)
11.3	讨论	(189)
11.4	小结	(189)
第 12 章	基于作物模型的臭氧和紫外复合胁迫评估模型	(190)
12.1	模型描述	(190)
12.2	模型验证	(200)
12.3	讨论	(203)
12.4	小结	(204)
参考文献		(206)

第1章

绪论

对流层中臭氧(O_3)绝大部分是由光化学反应产生的二次污染物,是温室气体和光化学烟雾的主要成分,因其对农作物和自然植被等存在一定的伤害作用,被称之为“坏 O_3 ”。近年来由于大量使用化石燃料、含 N 化肥,大气中 NO_x 、VOCs 等臭氧前体物剧增,导致对流层 O_3 浓度每年以 0.5% 的速度增加(Hertstein 等,1995),预计 2020 年对流层 O_3 浓度可增加 50% (Hogh 等,1990)。目前,对流层大气平均 O_3 浓度已经从工业革命前的 $38 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 上升到 2000 年的 $50 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ (夏季每天 8 h 平均),已超过敏感作物 O_3 伤害阈值 AOT_{40} (O_3 浓度高于 $40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时的小时累计效应指数),悲观估计到 2100 年对流层 O_3 浓度将上升到 $80 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ (Fiscus 等,2005)。作为近地层最重要的大气污染物之一,不断上升的 O_3 浓度目前已经成为全球科学家和公众密切关注的重要问题。

近年来,我国 NO_x 等 O_3 前体物的人为排放量显著升高,已经和美国、欧洲同处一个数量级(Elliot 等,1997)。并且排放大部分集中在我国东部、东南沿海,包括长江三角洲、珠江三角洲、黄河流域和四川盆地等,导致相应地区对流层 O_3 浓度显著增加(Luo 等,2000;王效科等,2001)。其中,长期监测资料显示长三角地区对流层 O_3 浓度增加尤为显著(周秀骥,2004)。由于长距离的大气输送,较高的地面 O_3 浓度值不仅出现在城市郊区,也分布在农村及作物种植区(赵春生等,2004;Wang,2007),对农作物产生了严重的影响和伤害。

国内外大量研究表明,地表 O_3 浓度升高会造成植物一系列的伤害,如使叶片出现可见伤害症状、减小叶面积、加速叶片老化(Buecker,1994),影响作物物候(Soja 等,2000),增大叶片细胞膜透性(郑启伟等,2005),增加气孔阻力(Keller 等,2007),改变光合色素含量和组成、降低光合速率(Calatayud 等,2003;Vandermeiren 等,2005),影响自由基和各种生物酶活性(Hove 等,1994;Kangasjarvi 等,1994)及 DNA、RNA 等转录和表达(Miyazaki 等,2004),最终导致作物生物量与产量下降,同时也对品质产生一定的影响(Pleijel,1999)。此外,地面 O_3 浓度升高还会对农田生态系统的土壤造成影响,如降低土壤微生物数量和多样性(陈展等,2007),改变植物根系分泌物的形成或组成(McCrady 等,1994),影响菌根的侵染水平(Manninen 等,1998),抑制土壤酶的活性(Reddy 等,1995;郑有飞等,2009)。

现有研究表明,世界 10%~35% 的谷物生产地区将处于 O_3 胁迫下(Chameides,1999)。整合分析显示,当 O_3 浓度达 $31 \sim 50 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,马铃薯、大麦、小麦、水稻和大豆将分别减产 5.3%、8.9%、9.7%、17.5% 和 7.7%;当 O_3 浓度增加到 $51 \sim 75 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,这些作物的产量将进一步减少 10%~20%(Feng 和 Kobayashi,2009)。而当 AOT_{40} 达到 8.960 ppm($1 \text{ ppm} = 10^{-6}$)时,能使作物减产 16%(Fuhrer,2003)。

国内外关于地表 O_3 对作物光合作用、干物质积累与分配及产量损失影响的模型有了一

定的研究,主要有浓度响应、剂量响应和通量响应的统计模型,以及机理模型等(Heck,1983; Kobayashi,1992;王春乙和关福来,1995;USEPA,1996;Mills等,2000;Ewert,2000;Martin等,2000;Nussbaum等,2003;刘建栋,2003;姚芳芳,2007;Pleijel等,2007),通过模型模拟和评估 O_3 胁迫下的作物光合作用和产量损失是一条更为恰当的途径。然而,不论统计模型还是机理模型都存在一定缺陷,难以全面准确评估 O_3 胁迫的产量损失效应。

1.1 臭氧对农作物影响的试验研究进展

1.1.1 臭氧对农作物生长生理影响的试验研究

(1) 叶片伤害症状

O_3 对农作物的伤害,大多都是从对叶片的伤害开始的,但不同农作物叶片及同种作物叶片不同组织对 O_3 伤害的响应差异较大,当空气中 O_3 浓度达到 $50 \sim 120 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,可使敏感植物受害。 O_3 对农作物叶片的伤害症状可以分为褪绿型、褐斑型和水锈型三种类型,是一个由缓慢到迅速发展的时间累积过程(王春乙和白月明,2007)。在受到 O_3 的急性伤害后,农作物叶片表面首先出现细密斑点,并且这些斑点形状、大小较为一致,颜色呈棕色或黄褐色,可分为“点斑”和“雀斑”;如果继续暴露在高浓度 O_3 中,叶片表皮的坏死斑会增大并融合,形成两面的坏死斑(白明月等,2000)。在较高浓度的 O_3 熏蒸下,冬小麦、油菜和菠菜的叶片出现典型的可见伤害症状,如褪绿、棕或黄褐色斑点(块)、坏死斑、失水萎缩等(王春乙和关福来,1995),水稻的伤害症状随时间累积表现为未受害、轻害、中害和重害4个等级(郭建平等,2001)。究其原因,一般认为是 O_3 进入叶片后,首先影响栅栏组织,使细胞质壁分离,细胞内含物受到破坏且分散,再进一步伤害作物叶片的海绵组织。

此外,多次短期间断性 O_3 暴露比在总时间相等、 O_3 浓度也相同的连续性暴露方式对农作物伤害更大(Nouchi等,1991)。农作物叶片受到伤害后直接影响其对光能的吸收和光合作用,如 O_3 浓度升高,油菜和白菜黄叶率显著增加,大豆植株叶绿素含量下降最为明显,绿叶数和绿叶面积显著下降。而且随着 O_3 浓度增加,叶片提前衰老,表现为开花前期有所延迟,开花后期的各发育期明显提前,总的叶龄和生育期缩短,导致干物质累积量明显下降(王春乙和白月明,2007)。

(2) 物质代谢

物质代谢分同化和异化作用两种,其代谢方式主要有糖类代谢、脂肪代谢以及蛋白质代谢三种。高浓度的 O_3 胁迫对农作物的物质代谢有重要影响,经过 O_3 处理后,植物体内的蛋白质和氨基酸含量会发生改变,但不同的农作物的响应存在着一定的差异。物质代谢变化大多表现为蛋白质含量下降,氨基酸含量增加(金明红,2001);而大豆的研究却表明 O_3 导致其叶片粗蛋白含量上升,粗脂肪含量降低(黄辉,2003)。此外, O_3 对植物蛋白质和氨基酸的影响有一定的滞后效应,即通常在作用停止一段时间后,植物体内蛋白质含量才会发生变化,而一旦变化发生,则通常可持续较长时间(郭建平,2001)。

O_3 对蛋白质和氨基酸代谢的影响机制没有统一解释,但从植物体内二者含量的变化情况可推测, O_3 的影响有两种可能,一种可能是 O_3 促进了蛋白质的水解,从而使蛋白质含量减少,氨基酸含量增加;另一种可能是 O_3 对蛋白质的合成有干扰作用,但对氨基酸的合成没有影

响。例如,经 O_3 处理的棉花叶片中的乙氨酸、天冬氨酸、谷氨酸、天冬酰胺、 β -丙氨酸、苏氨酸、丝氨酸、缬氨酸、亮氨酸、赖氨酸、组氨酸和 γ -氨基丁酸的含量增加,但非蛋白缔合氨基酸如磷酸丝氨酸、磷酸乙醇胺和乙醇胺含量却很快减少;另有实验表明, O_3 对作物的危害与非蛋白质氮的关系比蛋白质氮的关系更为密切(Tingey 等,1973)。

O_3 对糖、脂类和其他物质的代谢也有影响。由于糖的种类较多,所以 O_3 对作物糖代谢的影响也颇为复杂。通常 O_3 污染使作物非结构性碳水化合物及多糖含量减少,而单糖及双糖含量增加。对 O_3 最敏感的叶龄期作物的可溶性还原糖含量最低,外加己糖溶液可减少叶片对 O_3 的敏感性;随着可溶性糖含量和氨基酸浓度的降低,叶片对 O_3 的敏感性增加,因此 O_3 对糖代谢的影响与作物本身含糖量密切相关(Ting 等,1971)。 O_3 对作物体内其他脂类物质也有影响,可引起不饱和 C_{16} 和 C_{18} 脂肪酸含量下降,使脂类组成发生变化(Anttonen 等,1995)。

(3) 籽粒品质

高浓度 O_3 处理使小麦籽粒中蛋白质和氨基酸总含量均显著增加(Piikki 等,2008;Fuhrer 等,1992)、淀粉含量显著下降(Sild 等,1999)。研究表明, O_3 胁迫使冬小麦和水稻籽粒中粗蛋白和 17 种氨基酸含量分别增加了 50% 和 5% 左右(王春乙和白月明,2007)。郭建平等(2001)的研究表明,地表 O_3 浓度升高使水稻明显减产,但显著增加了 17 种氨基酸含量(26%~27%)和蛋白质含量(9%~11%),稻米的品质得到了提高。

目前的研究仅仅是对蛋白质、氨基酸总量的测定,而小麦籽粒品质的优劣不仅仅取决于总量,更取决于其内部蛋白质和氨基酸的组成,国内外关于这方面的研究还存在着较大的不足(Fuhrer 等,1990;Pleijel 等,1999),对于深入了解地表 O_3 胁迫下农作物品质的变化略显单薄。

关于品质影响的机理方面, O_3 胁迫处理会加快小麦的成熟,使生育期提前,缩短灌浆期,导致灌浆不足,同时使得小麦旗叶受到伤害,影响了碳水化合物的合成和积累,从而减少后期淀粉的合成(Piikki 等,2008;Sild 等,1999)。此外, O_3 还会抑制小麦茎秆子叶中的碳水化合物向籽粒的转运(Schnyder,1993;Grantz 和 Farrar,1999),直接影响籽粒中淀粉的累积。

(4) 干物质积累和分配

高浓度 O_3 胁迫下,农作物的叶片及其光合能力均受到损伤,必然影响干物质的积累。大量研究表明, O_3 胁迫使得小麦、大豆、油菜、水稻等(王春乙和白月明,2007;Nouchi,1991;郑启伟,2007)各种农作物的物质生产明显下降。

对物质分配方面, O_3 胁迫会显著降低植株同化产物向根系和籽粒的分配,增加了向叶茎的分配的比率,使根冠比、子粒与茎秆比明显下降,长期作用可使农作物收获指数减小,叶重比显著增加,且随通气时间的延长影响增大(Andersen,2003)。黄辉(2003)的实验研究发现, O_3 浓度倍增使大豆植株根瘤数量和重量、地上和地下生物量及产量均下降显著,且鼓粒后根冠比开始下降。

(5) 产量及其构成要素

O_3 胁迫会造成农作物植株的叶面积下降、叶片衰老提前、生长期缩短,同时还会加强作物的呼吸作用、降低光合速率、引起植株早衰,从而抑制农作物的生长和干物质积累,导致产量下降。联合国欧洲经济发展委员会(UNECE)指出,当 AOT_{40} 达到 $8960 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$ 时,能使作物减产 16%(Fuhrer 和 Booker,2003)。我国长三角地区的水稻、冬小麦和油菜等作物的 O_3

胁迫的临界水平值分别为 $7434 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$ 、 $2280 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$ 和 $7328 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$, O_3 污染造成该地区 2003 年水稻、冬小麦和油菜分别减产 3.04%、17.08% 和 5.92% (姚芳芳等, 2008), 造成的经济损失达 15 亿元 (Feng, 2003)。而在相同的 O_3 浓度下, 大豆比上述三种作物更为敏感, 当 O_3 浓度达 $50 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 大豆产量损失近 10%, 华北及东北 11 省(区、市)减产达 80.58 万 t, 相当于产豆大省吉林 1 年的总产量; 当 O_3 浓度为 $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 华北及东北 11 省(区、市)减产达 241.74 万 t, 相当于黑龙江省年大豆产量的 65% (杨鹏辉, 2004)。

对于产量构成方面, 冯兆忠等 (2008) 整合分析了国内外有关 O_3 熏蒸 10 d 以上对小麦产量、籽粒重、穗粒数、收获指数等指标的影响的研究结果 (共 39 篇文献) 后指出, 与环境大气 O_3 浓度 ($35 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$) 相比, 平均大气 O_3 浓度达到 $77 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时可使小麦产量降低 26%, 籽粒重、穗粒数和穗数分别下降 18%、11% 和 5%, 小麦的收获指数降低了 11% 以上。

Gelang 等 (2000) 研究了不同 O_3 浓度下, 小麦产量、千粒重与灌浆速率以及灌浆时间之间的相互关系。结果表明产量、千粒重等指标与灌浆时间长短相关显著, 而与灌浆速率和单位面积内的麦穗数无明显相关。一般认为, 高浓度 O_3 处理后产量与籽粒千粒重的下降主要是由灌浆时间的缩短所引起的; 但也有学者认为, 产量的下降是由于籽粒灌浆速率的下降所造成的, 或者是灌浆速率下降与灌浆时间的缩短所共同造成的, 但更多的实验结果证明, O_3 对小麦的灌浆速率没有影响 (Slaughter 等, 1993; Grandjean 和 Fuhrer, 1989)。

1.1.2 臭氧对农作物光合作用影响的试验研究

光合作用是地球上最重要的化学反应, 是作物产量形成的物质基础。植物光合能力受环境因子、 CO_2 从大气向叶内扩散的能力、叶肉细胞的 CO_2 同化能力等 3 个方面的影响。 O_3 可通过影响气孔开放行为, 改变光合色素和 1,5-二磷酸核酮糖羧化加氧酶 (RuBisCO) 的活性与含量, 以及膜系统保护能力等途径来影响作物的光合作用。

(1) 气孔开放

气孔是植物叶片与外界进行气体交换的主要通道, 对农作物的蒸腾、光合和呼吸作用等有着重要影响。Leipner 等 (2001) 利用叶绿素荧光成像系统研究了短时间高浓度 O_3 胁迫处理对植株叶片光合能力的影响, 结果表明 O_3 进入叶片气孔后首先影响靠近气孔的细胞, 使气孔闭合, 对气孔造成不利影响; 同时, 短时间内高浓度的 O_3 胁迫还会改变作物气孔的可塑性, 使气孔变小 (Elagöz 等, 2006)。气孔的关闭或变小都将减少叶片对 CO_2 的吸收和水汽通量, 从而影响其光合速率 (Weber, 1993)。

O_3 吸收通量和气孔导度之间的关系是目前该领域研究的热点。研究表明, 对 O_3 敏感性不同的植物其气孔导度对 O_3 的反应程度也不同 (Elagöz 等, 2006), 气孔开度与作物受害程度之间存在着一定的正相关关系。即使敏感性相同的植物在不同的环境中 O_3 对其的影响程度也不一致 (Torsethaugen 等, 1999), 这主要是因为植物的气孔通量是由环境 O_3 浓度和气孔导度共同决定。鉴于气孔在控制作物对 O_3 吸收方面起着重要作用, 因此, 能引起气孔关闭的因素如干旱、高 CO_2 浓度、脱落酸处理等均可以减轻 O_3 对作物的伤害, 而使气孔开张的因素如湿度或水分的增加则使作物伤害加重 (Pleijel, 1999)。

气孔导度的下降, 使得叶片内外的气体交换受阻, 进而影响作物的蒸腾作用。研究表明, 地表 O_3 浓度增加, 水稻的蒸腾速率显著下降。对于一个作物群体, 土壤水分的损失主要是叶片的蒸腾耗水, 因此, O_3 浓度增加对提高水稻的水分利用效率和抵御干旱胁迫有利。但较高

的蒸腾速率对叶片的光合系统可能起到一定的保护作用(曹际玲,2009),蒸腾速率下降会导致叶温同时升高,这将加重 O_3 对叶片的伤害(王春乙和白月明,2007)。

(2) 光合色素组成和含量

研究表明,高浓度 O_3 环境下, O_3 导致叶绿体结构发生改变,从而使得植物光合能力下降(Kivimaenpaa 等,2005)。 O_3 胁迫处理会使农作物叶片内叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素(a+b)及类胡萝卜素含量出现显著下降,其中叶绿素(a+b)的最大降幅达到了 40%(Anil,2005;Lee,1996)。同时, O_3 胁迫对不同生育期小麦叶片叶绿素的组成影响不同,在生育的中前期对叶绿素 b 影响较大,后期对叶绿素 a 的影响较大。另外,相比 O_3 动态暴露情况,恒定 O_3 浓度的熏蒸下光合色素含量下降相对较小(郑启伟,2006)。叶绿素 b 和 a 含量的变化导致小麦叶片在不同生育期吸收光的质量不同(郑启伟,2005),进而影响了小麦的光合作用。

(3) 1,5-二磷酸核酮糖羧化/加氧酶(RuBisCO)活性

RuBisCO 酶是决定 C_3 植物光合碳代谢方向和效率的关键酶,其活性的强弱直接影响 CO_2 同化速率。小麦在高浓度的 O_3 胁迫下,功能叶组织的膜会受到伤害,己糖磷酸还原过程被抑制,从而使得 RuBisCO 酶活性降低(Fuhrer,2003)。研究表明,浓度为 $80 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 O_3 胁迫将使 RuBisCO 酶活性降低 40%,同时其含量减少,降低 RuBP 羧化速率(Lehnherr,1988)。

此外, O_3 对作物的光合作用的影响还取决于叶龄(Saxe,1991), O_3 对不同叶龄叶片中的 Rubisco 酶的含量可能产生不同的影响。高浓度 O_3 环境下,老叶中的 Rubisco 酶的合成几乎未受到影响,而该酶的降解酶活性升高,从而导致叶片中 Rubisco 酶的含量降低;而新叶中 Rubisco 酶的含量及合成速度都受 O_3 的刺激而增大;不同叶龄叶片的这种反应可能是植株对所受伤害的一种补偿机制(Brendley 和 Pell,1998)。

(4) 叶片膜保护系统

O_3 进入植物体内后会诱导产生自由基,影响活性氧代谢系统的平衡,即增加作物体内的活性氧,如超氧自由基($O_2^{\cdot-}$)、氢氧自由基($\cdot OH$)、单态氧(1O_2)、过氧化氢(H_2O_2)等(Kangasjarvi 等,1994)。这些自由基十分活跃,直接或者间接的氧化细胞内核酸、蛋白质等生物大分子,并使细胞膜受损害,从而加速细胞的衰老和解体(李合生,2000)。

膜脂过氧化(lipid peroxidation,LP)被认为是测定 O_3 对植物细胞氧化伤害程度的可靠指标。作物体内的抗氧化系统是决定细胞对抗氧化胁迫的关键因素,它能清除体内的活性氧和膜脂过氧化所产生的有害物质。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)是抗氧化系统中酶促子系统的 3 种重要的保护酶;SOD 酶催化 $O_2^{\cdot-}$ 形成 H_2O_2 ,而 CAT 酶和 POD 酶则进一步催化 H_2O_2 生成水,以维持作物体内活性氧产生和淬灭的动态平衡,从而阻抑膜脂氧化的进程(Winston,1990;Blockhina 和 Fagerstedt,1999)。

虽然抗氧化系统可以在一定程度上缓解过氧化程度,但当环境胁迫超过一定阈值时,会破坏植物的保护防御系统,无法阻止细胞的膜脂过氧化过程(Calatayud 和 Barreno,2004),表征膜脂过氧化程度的物质丙二醛(MDA)含量也会增加。而 SOD、CAT 活性最初会随着 O_3 浓度的升高而增强,但 O_3 胁迫效应累积到一定程度后其值会迅速下降(金明红,2000)。安黎哲等(1994)的研究也发现,低浓度和短时间的 O_3 熏气可使春小麦叶片 SOD 活性升高,而高浓度和长时间的 O_3 熏气则导致 SOD 活性下降(郑启伟,2005)。

1.1.3 臭氧对农作物叶绿素荧光动力学影响的试验研究

1931年 Kautsky 等发现叶绿素荧光现象并将其与光合作用联系起来(Govindjee, 1995)。光合系统中天线色素分子吸收的光能有三个去向:大部分用于推动光化学反应,少量以荧光形式发射,过量的激发能以非辐射热耗散的形式耗散掉(Krause 和 Weis, 1991)。叶绿素荧光诱导动力学技术在测定光合系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用,与“表观性”的气体交换指标相比,更具“内在性”特点,被称为光合作用的快速、无损伤探针(Schreiber 等, 1994)。目前,叶绿素荧光分析技术广泛应用于光合作用机理、植物抗逆生理研究和作物生产潜力预测等方面,如果使用恰当,能给出色素、色素复合体及其组织结构的特性和他们之间的能量传递过程的信息,尤其是 PS II 的电子传递反应信息(Govindjee, 2004)。

高浓度 O_3 胁迫会降低 PS II 的最大光化学效率(F_v/F_m)与潜在活性(F_v/F_o),降低光合机构还原质醌库的能力和激发能捕获效率,抑制非循环电子传递(ETR),降低 PS II 吸收光能用于光化学反应的比例($P\%$)而增大既未用于光化学反应也未用于热耗散的比例($X\%$),提高植物对光抑制的敏感性,促进光能向伤害性途径分配,破坏植物的光保护机制,从而加重过剩光能对 PS II 反应中心的伤害(Degl'innoc 等, 2007; Calatayud 等, 2003, 2006; Carrasco-Rodriguez, 2001)。此外, O_3 还可通过损伤类囊体膜和降低电子传递体(PQ)的活性限制跨类囊体膜质子梯度(ΔpH)的形成,而 ΔpH 不仅是对过剩光能响应最快的热耗散机制,还是其他热耗散机制如叶黄素循环运转的前提(Calatayud 等, 2003),而且 ΔpH 降低不利于 ATP 合成,可能使 ATP 与 NADPH 的比例失去平衡,导致光合磷酸化循环加强,其代价是量子效率降低,光能向热耗散途径分配增加(许大全, 2002)。

另一方面, O_3 胁迫下 CO_2 同化受限会降低对光反应产生的 ATP 以及还原型辅酶 II (NADPH)的需求,从而降低 ETR,得到一个较低的还原当量与能量密度,减缓活性氧的产生与累积(Calatayud 等, 2003)。从光能吸收与利用的角度来说,适度 O_3 暴露可促进还原型辅酶 I—质体醌—氧化还原酶复合体(NADH-plastoquinone-oxidoreductase complex)在内囊体膜上累积,优化与细胞色素 Cyt b559 相关的循环电子传递,增强作物的热耗散能力(Guéra 等, 2005)。

1.1.4 臭氧和 UV-B 复合胁迫对农作物影响的试验研究

由于城市地区大气富含 NO_x 、 CH_4 和 CO 等污染物,平流层 O_3 的减少引起的地表 UV-B 辐射强度增加反过来会导致地表 O_3 浓度的增加(Caldwell 等, 1998)。地表 UV-B 辐射增强和 O_3 胁迫的复合作用对作物的影响在国外已经有了部分研究,而国内类似的研究则基本处于空白(郑有飞等, 2007)。单因子 UV-B 和 O_3 对作物的生长、发育、品质及代谢过程都有强烈的负效应,其复合比单独作用对作物的影响更为显著(Groth 和 Krupa, 2000);此外, O_3 的存在会减少组织中 UV-B 辐射吸收物质(如类黄酮等)的含量,使植物更易受到 UV-B 辐射的伤害(Kakani 等, 2003)。

离体实验显示,UV-B 辐射和 O_3 胁迫复合会加深对花粉萌发和花粉管生长的抑制作用,但复合作用小于两者单独作用时的累加,表明两因子的作用位点(靶区域)可能不同(Feder 和 Shrier, 1990)。Miller 等(1994)对大豆的研究显示, O_3 对作物的伤害远比 UV-B 严重,但两胁迫因子对产量构成不存在任何形式的交互作用。Zeuthen 等(1997)指出,UV-B 辐射和 O_3 胁

胁迫因子及其复合作用都会降低植物的净光合速率、气孔导度以及 PS II 的最大量子产量 F_v/F_m , 并加速叶片衰老, 各指标的降幅大小依次为对照组 $< \text{UV-B} < \text{O}_3 < \text{UV-B} + \text{O}_3$, 并且与 CK 相比植株衰老的时间依次提前了 14 d、21 d 和 27 d。Ambasht 等(2003)研究了 UV-B 和 O_3 胁迫对小麦的生物量、产量、光合速率、光合色素含量、抗坏血酸和总酚含量、过氧化氢酶和过氧化物酶活性等的影响, 结果表明复合作用比单因子对小麦的影响有所加深, 但是小于两者单独作用时的累加。

1.2 臭氧对农作物影响的模型评估研究进展

地表 O_3 胁迫对农作物影响的试验研究仅仅针对特定的区域, 采用的实验方法多是控制或半控制性试验, 人力、物力耗费较大, 获得的试验数据有限。而模型研究则可以克服上述缺陷, 并可模拟其影响过程和程度, 应用于地表 O_3 污染的区域风险评价及农作物经济损失评估。因此, 利用 O_3 模型研究大气环境中 O_3 浓度变化对作物生长和产量影响已成为该领域的热点之一。目前开展较多的模型研究主要是基于 O_3 浓度响应、剂量响应和通量响应的统计模型, 以及基于光合作用和生化过程的机理模型。

1.2.1 统计模型

(1) 臭氧浓度响应模型

1980 年美国农业部和环境保护局建立了全国农作物损失评价网(NCLAN), 利用 OTC (开顶式气室) 在全国范围内使用标准实验方案研究 O_3 对农作物的影响, 在获得的一系列数据的基础上建立了最初的线性浓度响应关系模型(Heck, 1983)。后来又发展了 Wellbull 方程、二次方程和指数方程(Adams, 1989)。但一般选择 Wellbull 方程, 因其方程参数容易理解, 并可验证 O_3 对不同品种影响的共同特征。国内王春乙和关福来(1995)利用 NCLAN 的浓度响应关系模型, 调整一些参数, 推算和评价了 O_3 浓度变化对我国冬小麦、玉米、大豆等主要作物产量的可能影响。

光化学模型也是一种重要的浓度响应模型, 主要是通过模型计算大气中的 O_3 浓度, 结合建立的浓度响应模型来评估作物产量和经济损失。但这种模型的研究相对较少, 其根本还是与统计模型的结合。Chameides 等(1994)利用 GFDL 的三维全球化学传输模型(GCTM)按洲际尺度计算了北美洲东部、欧洲、中国东部和日本的区域 O_3 浓度, 并利用 O_3 浓度—产量关系模型, 估计了 O_3 对作物造成的损失。

(2) 臭氧剂量响应模型

研究表明, 作物长期暴露在高浓度 O_3 环境中会产生负面累积效应, 单纯的浓度指标不能完全反映真实情况。因此, 美国环境保护局(USEPA, 1996)提出了累积暴露指标 SUM_{06} 。同时, 联合国欧洲经济委员会(UNECE)和世界卫生组织(WHO)也建立了 AOT_{40} 指标(Fuhrer, 1997)。 SUM_{06} 和 AOT_{40} 都已经关注到了 O_3 浓度和暴露时间这两个 O_3 伤害作物的最主要因子, 也已认识到 O_3 暴露量与光合效率、作物生长产量呈明显的负相关。与浓度响应模型相比, 剂量响应模型对于作物产量损失预测和评估效果更好(Massman, 2004)。

然而, 剂量响应模型忽略了作物对 O_3 的吸收情况。当大气 O_3 浓度较高时, 如果叶片气孔阻力很大, 吸收量就不会太大, 对作物造成的伤害将会大大降低(Krupa 等, 1998), 因而剂量

响应模型在一定程度上高估了 O_3 的负面效应(Grünhage 等,1999)。其次,是基于水汽压差(VPD)修正的 O_3 影响的浓度阈值方法考虑了环境变量 VPD(LRTAP Convention,2004),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 $\mu L \cdot L^{-1} \cdot h$ 。 $AOT_{30} \cdot VPD$ 是此方法的一种常见表示形式,但该方法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。

(3) 臭氧通量响应模型

显然, AOT_x 的使用有一定的限制性和不确定性(UNECE,2004)。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,未考虑气候条件的影响,也不能显示出暖湿或热干条件下的伤害风险的变化。基于气孔通量的 O_3 影响阈值方法,则充分考虑了温度、VPD、光照、土壤水势、 O_3 浓度和植物生育期等对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。通量响应模型大量运用于欧洲地区 O_3 引起的小麦和土豆产量损失的评估,结果表明,通量响应模型比浓度和剂量响应模型具有更好的适用性(Pleijel 等,2004,2007)。

研究表明,环境因子、 O_3 和生育期对叶片气孔导度都有显著的影响,从而影响 O_3 吸收通量。而在环境因子中,VPD 是一个最为重要的胁迫因子。较高的 VPD 能导致气孔关闭,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,日出后不久即出现 VPD 对气孔导度的限制,而且气孔很难重新开放,这主要基于一个事实,即植物通过蒸腾作用的失水率较根部的吸水率要快得多(Uddling 等,2004),导致植物水势下降,阻止了气孔重新开放(Pleijel 等,2002)。

另外,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进入体内的 O_3 (Barnes 等,2002)。但不同品种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的差异(Plöchl 等,2000)。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 $Y_{nmolO_3} \cdot m^{-2} PLA \cdot s^{-1}$ 的 O_3 吸收速率,对应于冬小麦的适应与脱毒能力,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,需更加深入研究脱毒能力(Musselman 等,2006)。现有的研究表明,Y 取值 $6 \text{ nmolO}_3 \cdot m^{-2} PLA \cdot s^{-1}$ 其计算的 AF_{06} 的变化与产量损失相对值的相关性最为显著(LRTAP Convention,2004;Pleijel 等,2007;Harmens 等,2007)。

根据 Morgan 等(2006)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小于开放式 FACE 试验和自然条件的,即 OTC 试验将低估作物产量和干物质累积的损失。这种低估效应可以通过影响气孔导度的环境变量来解释,首先,OTC 内部温度和相对湿度的同步增加,导致气室内 VPD 水平较高,而 VPD 是决定气孔关闭与开启的重要变量,较高的 VPD 可能导致在同等 O_3 浓度下气室内部较外部有更低的 O_3 吸收通量,从而使得根据通量响应模型得到的产量和干物质累积损失减少。其次,OTC 内部冬小麦的灌浆期持续时间的长短如果用积温来表示,将比用日数表示减少 1/3(Pleijel 等,2000);因此,OTC 内的灌浆期及整个生长季实际将较气室外短,使得 O_3 吸收通量下降,导致产量和干物质累积损失减少。但该模型也存在一定缺陷,即透彻了解

气孔导度与 O_3 吸收响应关系,没有对作物的解毒效应进行模拟,并且忽略了作物夜间的修复过程(姚芳芳,2007)。

1.2.2 机理模型

O_3 对作物影响机理模型的切入点是 O_3 对农作物的影响机制,包括 O_3 对作物光合作用、呼吸作用等过程的影响,最终影响作物的生长发育和产量形成。

国外研究较多的机理模型有 Kobayashi(1992)建立的 CLASS 模型系统和 Ewert(2000)建立的 AFRCWHEAT2- O_3 模型等。其中,CLASS 模型从 O_3 影响植物光合作用角度,将 O_3 浓度与作物生长过程相联系,反映了 O_3 在水稻生长过程中的动态影响。但该模型只是将产量下降简单归因于辐射利用率的变化,并没有将 O_3 与羧化过程联系起来,因此,不能完全阐述 O_3 对作物生理过程的影响(姚芳芳,2007)。

Martin 等(2000)的试验与模拟研究表明, O_3 浓度增加造成 Rubisco 酶活性的损伤和电子传递速度的降低,直接导致气孔导度和同化速率的下降。Kull 等(1996)建立的模型是以叶片内氧化反应过程为基础,模拟 O_3 对小麦叶片光合作用的影响,并建立了植物吸收的有效 O_3 量与最大羧化率的关系模型。此后,Martin 等(2001)又结合光合作用模型与树木生长模型研究 O_3 对树木的影响,模拟一片森林在 O_3 影响下的生长。但该模型在空间上没有推广到整个植株,时间上未能适应整个生育期,且所得 O_3 临界通量值是否适应于其他物种仍有待于验证(姚芳芳,2007)。而 Ewert 和 Porter(2000)在作物生长模型 AFRCWHEAT2 的基础上,从 O_3 降低羧化速率角度出发,考虑了 O_3 对光合作用和叶面积的影响,反映了 O_3 在小麦生长过程中的动态影响;同时该模型还考虑了植物自身的抗氧化能力,提出适合该模型的伤害临界值,并将 O_3 加速叶片衰老过程与叶面积子模型相关联,实现了 O_3 对作物慢性效应的模拟。但该模型存在生理机制的复杂性和生理过程的不确定性,导致模型在通用性上存在一定缺陷(姚芳芳,2007)。

国内在机理模型方面的研究很有限,主要考虑 O_3 对光合作用和叶面积的影响,建立其关系,结合作物生长模型,模拟了光合作用的变化(刘建栋,2003)、干物质的累积和分配(姚芳芳,2007),以及冬小麦生长发育和产量形成(王春乙和白月明,2007),取得了一定的进展,为地表 O_3 浓度增加对我国作物光合作用和产量的影响评估方法研究提供了重要的参考。

1.3 臭氧胁迫的作物响应领域亟待开展的工作

国内外关于 O_3 胁迫下作物的生长发育、光合作用、生理特征、产量形成及籽粒品质的试验和模型研究取得了一定的进展,但还存在一些亟待开展研究的科学问题,主要体现在:

(1)国内外的实验研究更多的是基于 OTC 的研究,气室内外的温度、湿度、水汽压差(VPD)、光合有效辐射(PAR)等环境变量存在一定的差异,即 O_3 的胁迫效应反映的是气室内部的影响,没有进一步深入分析得到自然条件下的胁迫效应。

(2)气候因子,特别是温度、降水、相对湿度,及其引起的 VPD 和农田蒸散等的变化对于 O_3 胁迫下的作物光合过程和产量损失有一定的影响。但现有研究很少考虑气候因子的变化带来的 O_3 胁迫效应,关于未来气候变化对于 O_3 胁迫的作物响应的影响研究也较少。

(3)利用叶绿素荧光动力学方法可以快速、灵敏、无损伤地研究和探测各种环境胁迫对植

物光合生理的影响。该技术在地表 O_3 胁迫下农作物光合生理响应方面的研究在国外取得了一定的进展,在国内还处于起步阶段,亟需开展此方面的研究工作,有助于快速检测作物受害程度,快速区分不同作物品种对 O_3 胁迫的敏感性,并快速评估作物的产量损失。

(4)国内外相关的实验研究主要关注 O_3 胁迫对冬小麦叶片的损伤,对非叶绿色器官受到的影响及其对产量形成贡献的变化关注较少。此外,有关 O_3 胁迫下光合系统内部的运行情况以及天线色素捕获的激发能的分配、传递与利用情况关注极少,不利于准确评估 O_3 胁迫对冬小麦光合损伤和生产潜力的影响。

(5)国内外关于 O_3 胁迫对作物影响的模型研究,更多的侧重于 O_3 胁迫下的产量损失评估模型研究,采用的方法有 O_3 浓度响应模型、剂量响应模型和通量响应模型。但国内主要采用的是浓度响应和剂量响应的产量损失模型评估,通量响应模型的研究鲜见报道。在对光合作用的影响方面,国内建立了部分 O_3 影响的胁迫函数,对于 O_3 胁迫的光合响应的机理模型国外有少量研究,但国内尚未见报道。此外,国内外尚没有气孔导度模型、 O_3 吸收通量模型和光合作用影响机理的生化模型的相互结合来开展 O_3 胁迫的产量评估。现有的机理模型都是在植物生理学、气象学、土壤学等理论框架基础上的简化,寻求模型在简化和机理之间的平衡,是当前 O_3 模拟研究的难点。