

臭氧胁迫对冬小麦干物质生产和产量构成的影响

郑有飞^{1,2}, 刘瑞娜², 吴荣军², 赵 泽², 胡程达², 张金恩², 王连喜²

(1.江苏省气象灾害重点试验室, 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:利用开顶式气室(OTC)开展了大田实验条件下地表臭氧浓度增加对冬小麦干物质(DM)生产和产量构成的影响。结果表明,与对照组相比,100 nL·L⁻¹ 臭氧熏气下干物质质量略有降低,150 nL·L⁻¹ 臭氧熏气下显著降低;100 nL·L⁻¹ 和 150 nL·L⁻¹ 臭氧熏气下叶面积,净同化速率(NAR)变化规律不明显;100 nL·L⁻¹ 和 150 nL·L⁻¹ 臭氧熏气都使抽穗期的叶/总干重增加,根/总干重下降,抽穗后根/总干重上升,而成熟期的各器官干重分配均没有达到显著性水平;100 nL·L⁻¹ 臭氧熏气使单位面积穗数和空秕率显著降低,150 nL·L⁻¹ 臭氧熏气使空秕率、单位面积穗数、穗粒数、穗粒重出现了显著或极显著降低,臭氧熏气对千粒重没有显著性变化。以上结果表明,NAR 是影响干物质累积速度的关键因子,在不同生育阶段,通过干物质的分配,对小麦生长发育起关键作用的器官在一定程度上能够抵抗臭氧对其的损害。臭氧通过影响粒数和粒重使冬小麦减产。

关键词:干物质质量;干物质分配;叶面积;产量;产量评估

中图分类号:X503.231 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2010)03-0409-09

Effects of Ozone Stress on Dry Matter Production and Yield Components in Winter Wheat

ZHENG You-fei^{1,2}, LIU Rui-na², WU Rong-jun², ZHAO Ze², HU Cheng-da², ZHANG Jin-en², WANG Lian-xi²

(1.Jiangsu Key Laboratory for Meteorological Disasters, Nanjing 210044, China; 2.College of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: Effects of increased surface ozone concentration upon the dry matter formation and yield components of winter wheat grown in fields were investigated by using an OTC (Open Top Chamber) technique, leading to a slight (pronounced) reduction of dry matter production under the smoking from 100 (150) nL·L⁻¹ ozone, compared to CK. In both cases the variations in leaf area and net assimilation rate (NAR) showed no significant features, but the ratio of dry leaf (root) weight to total dry weight increase (declines) in the heading stage and thereafter the root-total dry weight ratio rised. In the mature phase the dry weight distributed among organs failed to pass significance tests. Under the treatment of 100 nL·L⁻¹ the number of ears and percentage of blighted grains per unit area reduced greatly whereas in the treatment of 150 nL·L⁻¹ the empty-grains percentage, number of ears per unit area as well as the weight per 1 000 grains reduced considerably or even highly conspicuously, with no marked effect on the weight of 1 000 grains. The above evidence indicated that NAR was the key factor of the accumulation of dry matter and through the distribution of dry matter in the various growth/development stages, the organs could resist to ozone threat to some extent. Ozone was responsible for yield decline by diminishing the number of grains per ear and weight per 1 000 seeds.

Keywords: weight of dry matter; distribution of dry matter; leaf area; yield; the assessment of yield

臭氧是光化学烟雾的最主要部分,它是一种强力毒素^[1],近地层的臭氧污染会在很大程度上降低了作物的产量^[2]。美国 NCLAN 研究发现臭氧污染使作物

减产所带来的损失超过 $3 \times 10^9 \cdot \text{a}^{-1}$,伴随着大量化石燃料燃烧、含 N 化肥的普遍施用以及机动车尾气的排放,大气中 NO_x、VOCs 急剧增加,这些物质作为光化学反应的前体物导致我国近地面层的臭氧浓度已经和美国、欧洲同处一个数量级,当前区域平均浓度已上升到近 60 nL·L⁻¹,预计到 2100 年,对流层中 O₃ 浓度将增加 1 倍^[3]。长江三角洲、珠江三角洲、黄河流域和四川盆地^[4-5]是我国重要的经济腹地,经济发展导致 NO_x、VOCs 大量排放使这些地区对流层臭氧浓度

收稿日期:2009-08-19

基金项目:国家自然科学基金项目(40775072);江苏省高校自然科学基金研究重大项目(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项目(AMF200904);南京信息工程大学科研基金(90215)

作者简介:郑有飞(1959—),男,江苏无锡人,教授,博士生导师,主要从事农业气象与气候变化方面的研究。E-mail:zhengyf@nuist.edu.cn

明显增高,其中,长江三角洲最为显著^[6]。并且由于长距离的输送,地面 O_3 浓度的最大值分布在农村和农业种植区,而不出现在城市区域^[7-9]。小麦是世界上最重要的粮食作物,占全部谷物种植地的 32%,大概是 $2.28 \times 10^8 \text{ hm}^2$ ^[10]。我国是一个人口大国,小麦的产量直接影响着粮食安全。长江三角洲地区是我国小麦的主要种植地,研究地表臭氧对小麦的产量影响具有很大的意义。国内对臭氧胁迫对小麦的影响已经从表面损伤到内部机理进行了比较深入的研究^[11-16],并取得了一些研究成果。

本试验在我国地表 O_3 浓度较高的南京地区进行,开展了开顶式气室(OTC)内 O_3 浓度增加对冬小麦影响的研究,本文主要从干物质质量、叶面积、NAR 以及干物质分配和单位面积穗数、穗粒数、穗粒重、空秕率、小穗率、千粒重几个方面,讨论了臭氧熏气对小麦干物质生产和产量构成的影响。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本次试验在南京信息工程大学生态与农业气象试验园(32°14'N, 118°42'E)进行。园地属于亚热带湿润气候区,土壤为潮土,肥力中等。供试作物为冬小麦(扬麦 12),为当地主栽品种。试验大田长约 40 m,宽约 20 m,两旁均为小麦地。于 2008 年 11 月 12 日大田播种,2008 年 3 月 7 日(返青期)开始进行熏气,5 月 10 日(灌浆期)停止熏气。日熏蒸时间为早上 8:00 到下午 16:00,熏气 8 h。试验设置了一个对照组,两个处理组,对照组臭氧浓度即为近地层大气中臭氧浓度,3 组气室内臭氧浓度分别为 50(CK)、100(T1)、150 $\text{nL} \cdot \text{L}^{-1}$ (T2),实际监测分别为 $(50 \pm 8) \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $(100 \pm 8) \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $(150 \pm 8) \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 。每个处理组 3 个重复,浓度设定值是根据国内外同类研究所认同的,以及中国区域大气本底站瓦里关、龙凤山和临安的实际观测结果所确定的。整个冬小麦生育期,保持气室内水肥条件和田间管理与气室外大田一致。同时,气室内放置一台自动气象站,用于连续监测气室内空气温度、湿度以及太阳辐射等。

试验中所用的 OTC 气室由不锈钢框架构成,下部为边长 1.15 m、高 1.9 m 的正八棱体,上部为高 0.25 m,上台面为下台面面积的 30%的正八棱台,外面用透光很好的聚乙烯薄膜包裹。OTC 气室曝气系统与垂直主供气管相接的 8 根水平布气管,每根管下侧面平均分布气孔,气孔与水平面呈 45°夹角,布气

装置的高度可以根据冬小麦的高度调整,这样可以更真实模拟气流状况,使曝气更均匀。

熏气所用的臭氧由 WJ-H-Y5 型高频臭氧发生器生成,借助轴流式风机(沈阳沈力牌 sf2-2 型),经过硅胶管和曝气系统均匀地吹送到作物冠层。

气室内臭氧浓度用新西兰生产的 AeroQual S-200 型臭氧检测仪进行监测。以保证各个气室内的臭氧浓度与设定的浓度一致,均在误差范围之内。每隔 2 d 要对气室内的臭氧浓度重新监测,以防止出现异常变化。

1.2 测定和计算方法

1.2.1 生长的测定和分析方法

所有生长指标的观测主要参照《农业气象观测规范》上卷(国家气象局,1993)。

测定主要在室内进行,从抽穗期开始,每个生育期对各器官的物质质量进行测量,由于灌浆时间较长,在灌浆期进行了两次测量,分别为灌浆 1 期和灌浆 2 期。早上 8:00 左右到田间采样,每个水平取 3~4 株样品,室内分株后,立即用卷尺和 LI-3000 C 叶面积仪测定每株株高和上中下 3 片叶的叶面积。用水把每株根部冲洗干净(尽量不要破坏根部),晾干,把每株按照器官分为地下(根部)、茎、叶、穗 4 个部分,并分别测量鲜重,然后把各部分在恒温干燥箱中 105 °C 下杀青 1 h,并在 75 °C 下在干燥 12 h 后进行第一次称重,以后每小时称重一次,当样本前后两次的重量差 $\leq 5\%$ 时,该样本不再烘烤,然后取出测定各器官干重。根据测得的叶面积和干物质质量计算不同生育期的净同化速率($\text{NAR}/\text{g} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{d}^{-1}$),计算公式^[17]如下:

$$\text{NAR} = [(M_2 - M_1) / (T_2 - T_1)] \times [(\ln L_2 - \ln L_1) / (L_2 - L_1)] \quad (1)$$

式中: M_1 、 M_2 分别是 T_1 和 T_2 时的地上部干物质质量; L_1 和 L_2 为相应的总叶面积($L = m \times n$, m 为平均每片叶面积, n 为每株叶片数,本次试验中 $n=9$)。

1.2.2 产量构成的测定与计算

主要测定以下几个参数,单位面积穗数、穗粒数、穗粒重、空秕率、小穗数、千粒重。产量指标的测定参照《农业气象观测规范》上卷(国家气象局,1993)所示方法。收获前在各个气室统计单位面积内小麦的株数与穗数,人工收获后,每个气室选取 50 个麦穗,烘干,称重,统计小穗数、穗粒数、穗粒重。千粒重采用随机取 1 000 粒小麦籽粒,称取其干重,3 次重复(重复相差小于 0.5 g)。根据以下公式计算各参数:

$$\text{空秕率} = \text{秕谷粒数} / \text{穗粒数} \times 100\%$$

$$\text{平均穗粒数} = \text{样本穗粒数之和} / \text{样本穗数}$$

单位面积理论产量=穗粒数×千粒重×每平方米有效茎数/1 000

2 结果与分析

2.1 臭氧胁迫对小麦干物质生产的影响

2.1.1 臭氧胁迫对小麦叶面积的影响

臭氧胁迫对小麦叶面积的影响如图1所示。

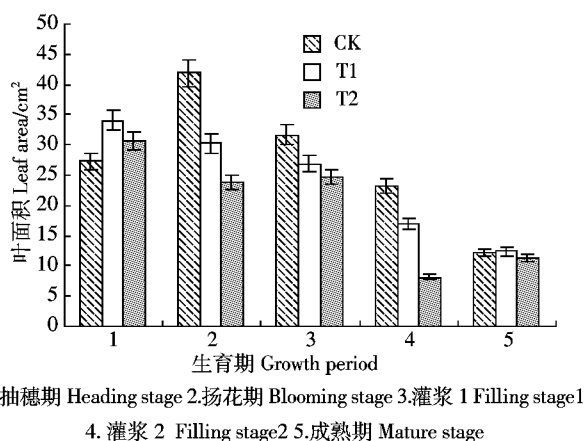


图1 臭氧胁迫对小麦叶面积的影响

Figure 1 Effects of ozone stress on leaf area of winter wheat

叶片是作物进行光合作用的主要场所,叶面积与干物质质量和产量密切相关,从图1可以看出,随着生育进程的推移,CK组叶面积呈现出先增加后降低的变化趋势,最大值出现在扬花期,T1组和T2组叶面积最大值出现在抽穗期,说明臭氧熏气使叶面积提前达到最大值,加速了叶片的衰老。T1组叶面积相对于CK组在抽穗期增加了24.68% ($P<0.05$),扬花期、灌浆期1、灌浆期2分别降低了27.71% ($P<0.01$)、15.01%、26.98% ($P<0.05$),成熟期和CK基本上没有差别;T2组叶面积随着生育进程的推移,除了抽穗期增加了10.85%外,其他生育期相对于CK依次降低了42.80% ($P<0.01$)、21.96% ($P<0.05$)、65.02% ($P<0.01$)、8.93%。可以看出,在抽穗期,臭氧加速了叶片的生长,相对于CK,T1组达到了显著性水平,T2组没有达到显著性水平。在扬花期、灌浆1和灌浆2期显示出了臭氧熏气对小麦叶面积的不利影响,T1组在扬花期和灌浆2期达到了极显著和显著性水平,T2组在灌浆1期达到了显著性水平,扬花期和灌浆2期达到了极显著水平。

由此可见臭氧浓度越大,对小麦叶面积的不利影响越明显,在成熟期,臭氧对叶面积的影响逐渐变弱,都没有达到显著性水平,可能是小麦自身的衰老过程掩盖了臭氧对其的影响。臭氧对灌浆1期的不

利影响明显低于灌浆2期的影响,可能是由于灌浆初期,需要叶片进行光合作用提供大量的营养物质,对光合效率的要求比较高,这也是小麦自我调节修复的一种表现。

2.1.2 臭氧胁迫对净同化速率(NAR)的影响

臭氧胁迫对净同化速率(NAR)的影响如图2所示。

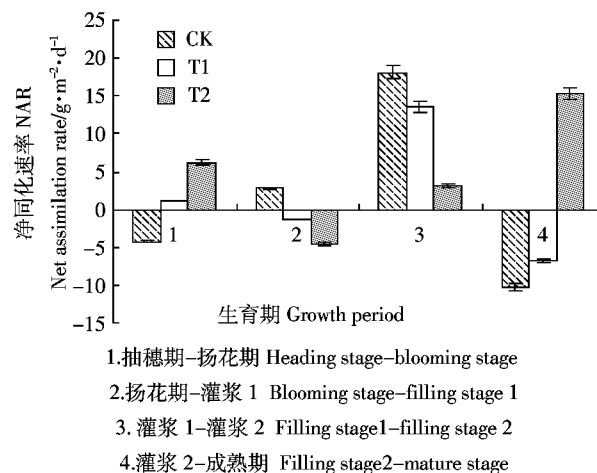


图2 臭氧胁迫对冬小麦净同化速率(NAR)的影响

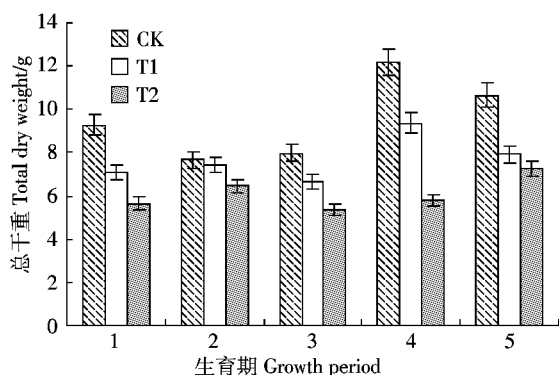
Figure 2 Effects of ozone stress on net assimilation rate(NAR) of winter wheat

从图2可以看出,随着生育进程的推移,NAR变化规律不是很明显,CK组在灌浆1-灌浆2期达到最大值 $18.14 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,抽穗-扬花和灌浆2-成熟期NAR均为负值,分别为 -4.22 和 $-10.18 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。T1组在灌浆1-灌浆2期达到最大,最大值为 $13.52 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,在扬花-灌浆1和灌浆2-成熟期为负值,分别为 -1.36 和 $-6.81 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$;T2组在灌浆2-成熟期达到最大值,最大值为 $15.41 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,在扬花-灌浆1为负值 $-4.57 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。相对于CK组,T1和T2组NAR在抽穗-扬花期,灌浆2-成熟期分别增加了128.7%、33.16%和246.5%、251.3%;在扬花-灌浆1期,灌浆1-灌浆2期分别降低了149%、25.47%和264.23%、82.54%。

由此可以看出,臭氧熏气在很大程度上降低了整个灌浆期(扬花期-灌浆期)净同化速率(NAR),特别是在灌浆初期,进而对后期小麦的产量和品质构成造成不利的影响,而且灌浆期 $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 臭氧熏气下的净同化速率明显低于 $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 下的净同化速率。

2.1.3 臭氧胁迫对小麦干物质质量的影响

每个生育期的干物质质量(DM)是小麦各生育期净光合产物的累积。从图3可以看出,随着生育进程的



1.抽穗期 Heading stage 2.扬花期 Blooming stage 3.灌浆 1 Filling stage 1
4.灌浆 2 Filling stage 2 5.成熟期 Mature stage

图3 臭氧胁迫对冬小麦干物质质量的影响

Figure 3 Effects of ozone stress on dry matter(DM) of winter wheat

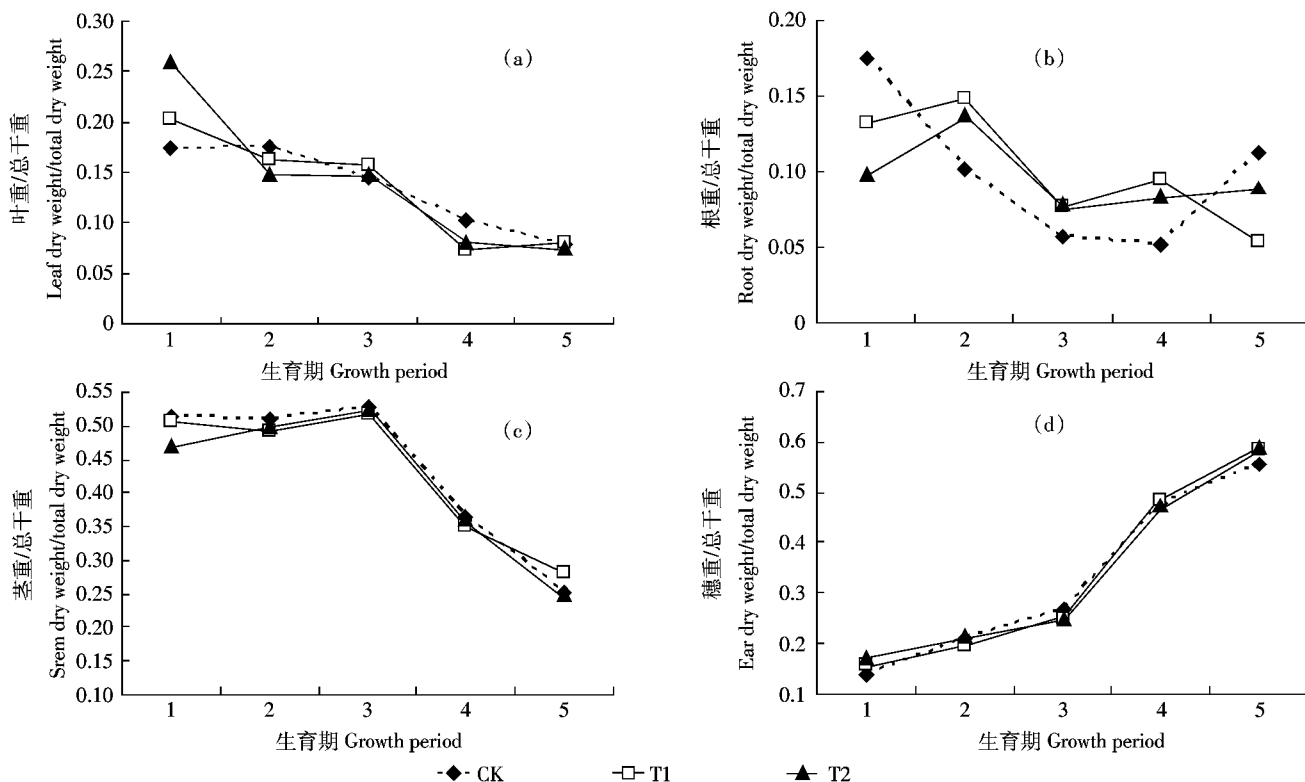
推移,小麦干物质质量基本上呈现单峰变化趋势,不同臭氧处理组和CK变化趋势一致,在所有生育期,干物质质量在不同处理条件下均为CK>T1>T2,这说明臭氧处理对小麦干物质质量累积产生不利的影响。而且臭氧浓度越大对植物光合系统的损伤越大。

小麦成熟期的干物质积累为不同生育阶段干物

质生产量之和^[17]。由图3可知,与对照相比,成熟期T1和T2组的小麦的干物质质量分别降低了25.51% ($P<0.01$)和31.80% ($P<0.01$),均达到了极显著性水平。分析数据发现,T1组小麦的干物质质量增加量在扬花期-灌浆1期、灌浆1期-灌浆2期、灌浆2期-成熟期与对照组相比分别降低350%、34.69%、4.67%,而在抽穗期-扬花期反而增加了123.46%,对扬花期-灌浆1期影响最大;T2组小麦的干物质质量增加量在扬花期-灌浆1期、灌浆1期-灌浆2期、灌浆2期-成熟期分别降低434.34%、90.19%、199.33%,而在抽穗期-扬花期增加了148.15%。对扬花期-灌浆1期影响最大,灌浆2期-成熟期次之。这说明臭氧熏气下的小麦成熟期干物质质量的下降主要与生育中期,尤其是扬花期-灌浆1期物质生产速度明显降低有关,而且臭氧浓度越大,这种不利影响就越明显。抽穗期-扬花期干物质质量变化增加与NAR在抽穗期-扬花期显著增加的趋势相一致,NAR增加,说明物质的生产能力增加,因而有利于干物质的积累。

2.2 臭氧胁迫对干物质分配的影响

图4a表明,随着生育进程的推移,叶重/总干重



1.抽穗期 Heading stage 2.扬花期 Blooming stage 3.灌浆 1 Filling stage 1 4.灌浆 2 Filling stage 2 5.成熟期 Mature stage

图4 臭氧胁迫对干物质在根、叶、茎、穗各器官分配的影响

Figure 4 Effects of ozone stress on dry matter partitioning among root, leaf, stem and ear of winter wheat

呈现下降的趋势,抽穗期最大。T1,T2组与CK组的变化趋势基本一致,T1,T2组叶重/总干重在抽穗期相对于CK分别增加了16.03% ($P<0.05$)和48.78% ($P<0.01$),达到显著性和极显著性水平,这可能是熏气前期植物对臭氧胁迫逆境的一种适应反应,同化产物向叶部转移有利于叶面进行光合作用,保证植物的营养生长。T1组叶重/总干重相对于T2达到了显著性水平 ($P<0.05$),说明臭氧浓度越高,小麦表现出的抗逆性越强。T1和T2组扬花期、灌浆2期,叶重/总干重相对于CK分别下降了7.03%、29.40%和15.67%、20.90%,都没有达到显著性水平。抽穗期后叶重/总干重值相对于CK组有所下降,一方面可能是由于长时间的熏气,臭氧的累积效应使叶片的抗逆性遭到破坏,另一方面是由于植株进入开花结果阶段,需要大量同化物质从叶片向穗部转移。成熟期,叶重/总干重相对于CK没有显著的变化,这可能是在所有生育期,开花前期叶片对臭氧的抗逆性与后期臭氧对叶片的损伤相互抵消的原因。

图4b表明,随着生育进程的推移,CK组根重/总干重呈先降低后增加的趋势,但T1、T2组随熏气时间呈波动变化,与CK组差异很大,T1组在扬花期和灌浆2期出现两个峰值,分别为0.1478和0.0939。T1和T2组根重/总干重相对于CK在抽穗期分别降低了25%和43.67% ($P<0.01$),在扬花期、灌浆1、灌浆2分别增加了45.20% ($P<0.05$)、33.24%、78.44% ($P<0.05$)和35.71%、35.68%、61.07% ($P<0.05$)。扬花期和灌浆2期T1组达到了显著性水平,T2只有灌浆2期达到了显著性水平,成熟期T1组根重/总干重降低了51.15% ($P<0.05$),而T2组根重/总干重降低了20%,这说明低浓度臭氧处理对根重/总干重的比例影响较大,小麦根部对低浓度臭氧比较敏感。

图4c表明,茎重/总干重灌浆期前随时间变化不明显,灌浆期后随时间呈下降趋势。T1组茎重/总干重相对于对照组在抽穗期、扬花期、灌浆1、灌浆2,降低了1.14%、3.36%、2.08%、3.40%,成熟期增加了10.89%。统计分析表明,各生育期均没有达到显著性水平,T2组茎重/总干重在生育期依次降低了8.03%、2.05%、0.46%、0.52%、1.7%,也没有达到显著性水平。成熟期,T2组茎重/总干重相对于T1组达到了显著性水平。 $100\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 提高了茎重/总干重值,而 $150\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 降低了茎重/总干重值,这说明在 $100\sim 150\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 间存在一个影响茎重/总干重的阈值。但是对阈值进行定量还有待进一步的研究。

图4d表明,穗重/总干重随生育期的推移呈上升趋势,灌浆期前上升缓慢。T1、T2组和CK组的变化趋势相同。T1组穗重/总干重相对于CK组在抽穗期、灌浆2、成熟期增加了15.92%、0.27%、4.87%,以抽穗期最高。而在扬花期和灌浆1期降低了7.78% ($P<0.05$)、7.21%。统计分析表明,扬花期达到了显著性水平。其他生育期没有达到显著性水平,T2组穗重/总干重相对于CK组在抽穗期、扬花期、成熟期增加了23.94% ($P<0.05$)、0.70%、5.4%,而在灌浆1和灌浆2降低了8.07%、1.82%,统计分析表明在抽穗期达到了显著性水平,其他生育期均没有达到显著性水平。

2.3 臭氧胁迫对产量构成的影响

臭氧一方面降低光合作用的叶面积,降低光合速率,从而影响干物质的生产,另一方面还影响作物干物质的分配,这一切将最终影响作物的产量构成^[18]。小麦产量构成主要包括穗粒数、穗粒重、千粒重(TGB)、单位面积穗数。其中穗粒数是指有效结实粒数,其标准为灌浆程度超过1/3的粒数,空秕率是指完全未灌浆和灌浆不足1/3的秕粒的总和^[15]。表1给出了臭氧处理对成熟期最终产量的影响。T1、T2组空秕率分别上升了89.19% ($P<0.05$)、175.66% ($P<0.01$);穗粒数分别下降了2.5%、28.6% ($P<0.01$),这表明空秕率是影响穗粒数的主要因素。相对于CK组,T1、T2组穗粒重下降了3.5%、37.16% ($P<0.01$)。但是千粒重没有显著的变化,相对于CK组,T2组穗粒数,穗粒重出现显著或者极显著差异,而T1组没有出现显著性差异,T1和T2组穗粒数和穗粒重存在极显著差异。这说明在 $100\sim 150\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 间存在一个影响穗粒数、穗粒重的阈值。但是对于

表1 臭氧胁迫对冬小麦产量构成的影响

Table 1 Effects of ozone stress on yield components of winter wheat

产量构成 Yield component	处理组 Treatments		
	对照组 (CK)	T1	T2
单位面积穗数/个 Number of ears $\cdot\text{m}^{-2}$	540.59a	396.79b	312.93b
穗粒数/颗 Grains per ear	54.28a	52.93a	38.76c
穗粒重/g Granule weight	2.959a	2.660a	1.734c
千粒重/g 1 000 Grains weight	40.72a	41.69a	36.41b
空秕率/% Blighted rate	4.78a	9.05c	13.18c

注:aa代表两者没有显著性差异,ab代表存在显著性差异 ($P<0.05$),ac代表存在极显著性差异 ($P<0.01$)。

Note:aa indicates no significant difference between different treatments; ab indicates significant difference between different treatments ($P<0.05$); ac indicates very significant difference between different treatments ($P<0.01$).

单位面积穗数, T1、T2 组相对于 CK 组分别下降了 26.6% ($P<0.05$) 和 42.11% ($P<0.05$), 均达到了显著性差异, T1、T2 组间不存在显著性差异。

3 讨论

3.1 臭氧对小麦干物质积累的影响

小麦总干重变化受叶面积和 NAR 两个因素的影响。T1 组相对于 CK 组在抽穗期-扬花期, 叶面积下降了 125.9%, NAR 增加了 128.7%, 总干重增加了 123.6%。NAR 对干物质质量变化的影响超过叶面积对其的影响, 总干重增加了 123.6%; 扬花-灌浆 1 期, 叶面积相对于 CK 增加了 67.26%, NAR 值降低了 149%, 臭氧主要通过影响 NAR 值进而使干物质质量降低了 350%; 灌浆 1-灌浆 2 期, 叶面积相对于 CK 组降低了 18.1%, NAR 值降低了 25.5%, 臭氧对两个因素的复合影响使总干重降低了 34.7%; 灌浆 2-成熟期叶面积下降了 57.8%, NAR 值上升了 33.16%, 干物质质量上升了 4.67%。T2 组在抽穗期-扬花期, 叶面积相对于 CK 下降了 145.6%, NAR 增加了 246.46%, 主要受 NAR 值变化的影响, 干物质质量相对于 CK 增加了 148.15%; 扬花-灌浆 1 期, 叶面积相对于 CK 上升了 107.67%, NAR 下降了 264%, NAR 对干重的影响超过叶面积对其的影响, 干物质质量下降了 434.4%; 灌浆 1-灌浆 2 期, 叶面积相对于 CK 下降了 97.0%, NAR 降低了 82.5%, 此时干物质质量在两个因子的影响下相对于 CK 降低了 90.2%; 灌浆 2-成熟期叶面积相对于 CK 上升了 128.3%, NAR 值增加了 251.3%, 干物质质量主要受 NAR 的影响上升了 199.3%。

以上说明, 虽然在一定程度上, 叶面积会影响干物质的累积速率, 但是干物质质量的变化对 NAR 的敏感性要远远大于叶面积。臭氧熏气主要通过影响 NAR 进而影响干物质质量的变化, 叶面积通过影响 NAR 进而影响总干物质质量的积累。

3.2 臭氧对干物质分配影响的生理探讨

前人关于臭氧对小麦的干物质分配的影响多集中在根/冠上^[4], 而对于干物质在叶、根、茎、穗之间分配的影响研究较少, 在气室中对全生育期的研究甚少。本文研究了抽穗期、扬花期、灌浆 1、灌浆 2 以及成熟期臭氧熏气对干物质在叶、根、茎、穗之间的分配的影响, 发现在整个生育期, 叶重/总干重呈现下降的趋势, 根重/总干重呈现先降低后增加的趋势, 茎重/总干重灌浆期前随时间变化不明显, 灌浆期后随时间呈下降趋势, 穗重/总干重随生育期的推移呈上升趋势, 灌

浆期前上升缓慢。在小麦进入开花结实阶段前(抽穗期), 臭氧熏气下干物质质量向叶部转移 ($T2>T1>CK$), 这与 Kazuhiko Kobayashi 等^[19]研究臭氧对玉米干物质的影响所得结果一致。根部干物质质量降低 ($T2<T1<CK$), 此时, 植物处于生长阶段, 对光合能力的要求比较高, 保证足够大的叶面积是植物进行光合作用的必要条件。进入开花结实阶段后, 穗部是干物质质量的一个主要的汇, 虽然臭氧熏气在一定程度上大大降低了开花数和结实率, 但是与不受臭氧胁迫的 CK 组相比, 穗部占总干重的比例仍然相对较高, 特别是在灌浆期以后。根重/总干重在扬花期、灌浆期相对于 CK 有很大的上升, 可能是由于植物处于生殖生长阶段, 需要把大量同化产物以及营养物质向穗部运输, 而植物根部与物质传输密切相关。

综上所述, 由于小麦自身的抗逆性, 在不同生育阶段, 对小麦生长发育起关键作用的器官在一定程度上能够抵抗臭氧对其的损害, 这一点可以从生理水平上得到解释, 例如 Nie^[20]发现叶片在开花前期对臭氧的敏感性小于开花后期。一般幼叶组织中的抗氧化物相对于老叶浓度更高, 而在开花期植物以降低叶片中同化物量来保证开花器官的营养物质含量。Luwe^[21]发现在幼叶中, 高浓度的抗坏血酸保护叶片免受损伤。但是, 植物对臭氧的抗性存在一个阈值, 超过这个值, 植物的抗性就会消减或者被完全破坏。

成熟期麦穗干重占全株干物质质量的比例, 即为收获指数^[17], 它反映了小麦光合产物向结实器官转移的效率, 是物质生产与分配的结果。本研究表明臭氧处理小麦收获指数有所增加, 但是没有达到显著性水平, 这与 De Temmerman L^[22-23]研究的结果相同, 表明臭氧对籽粒干重的影响与对总干重的影响没有显著性差异。

3.3 臭氧所引起的产量损失

臭氧导致小麦产量下降主要表现在以下 4 个方面: (1) 穗粒数的下降; (2) 空秕率的增加; (3) 单位面积穗数的下降; (4) 穗粒重下降。穗粒数下降和空秕率上升与前人关于臭氧对植物生殖生长的影响相一致^[24-27]。臭氧胁迫下, 在花粉母细胞的减数分裂期, 光合产物供应不足, 导致花粉粒的败育, 结实小花数减少, 穗粒数下降^[28]; 还有发现臭氧能诱导花粉萌发率降低和花粉管生长受抑制, 使合子产生受阻^[29]。这些都导致穗粒数下降, 空秕率增高。臭氧熏气会造成叶绿素分解^[30], 光合速率下降, 光合产物累积不足, 一次枝梗数和二次枝梗数下降^[28], 最终会对成穗数产生不

利的影响,导致单位面积穗数的下降。臭氧对千粒重(TGB)的影响已经有过很多报道,研究表明由于臭氧熏气会损害小麦旗叶^[31-32],降低了光合合成的碳水化合物的含量^[33],同时限制光合产物从旗叶向穗部转移^[34],因而降低穗粒的大小^[35-36]。但是也有研究表明臭氧熏气对TGB没有显著影响^[37],这与本文研究发现的臭氧熏气下穗粒数与穗粒重存在极大的正相关性($R^2=0.9999$)相一致。而且本文前面发现臭氧对干物质在穗部的分配没有显著影响,但是会降低穗粒数,更好地印证了千粒重没有显著的变化,可能是由于在小麦生长后期,自身衰老以及对臭氧的胁迫产生了抗性,导致臭氧对粒重的影响较小^[17]。

4 综合评估长江三角洲地区臭氧对小麦产量的影响

小麦产量不仅与臭氧熏气浓度有关^[38-39],与熏气时间长短也有很大的关系^[40]。通过分析欧洲春小麦开顶式气室试验数据发现,在剂量-产量回归分析中累积浓度与产量的相关性更好^[41-44]。 AOT_{40} 为定量描述这种剂量-响应关系提供了一种可能^[45],其反映的是高浓度 O_3 在一定的时间段内对农作物所造成伤害的积累效应,因而更能反映出作物对长时间臭氧胁迫的效应, AOT_{40} 计算公式如下:

$$AOT_{40} = \sum (C_{O_3} - 40) \quad (2)$$

式中: AOT_{40} 为大气中 O_3 浓度(C_{O_3})高于 $40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 时的小时累计效应指数($\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$), $C_{O_3} \geq 40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

上个世纪80年代以来OTC气室就被广泛用来进行臭氧对农作物影响和危害的试验研究。长江三角洲地区作为工业和人口的密集地区,评估本地区臭氧浓度对农作物的影响显得尤为重要。本文搜集并整理

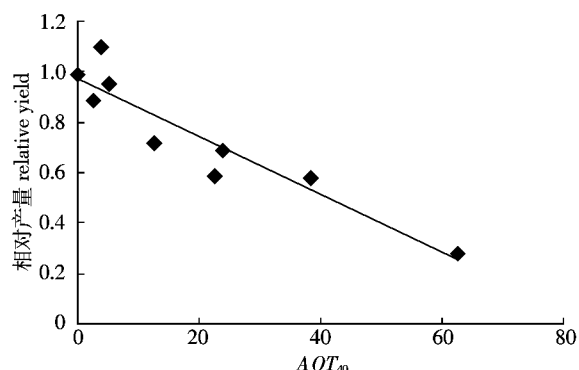


图5 长江三角洲地区臭氧对冬小麦的剂量-响应函数

Figure 5 The dose-response function of ozone on winter wheat in Yangtze Delta

了嘉兴2004年和2006年以及南京2007年的大田数据资料^[46-47],得到了 AOT_{40} 暴露指标值以及相应的相对产量值,并把这些数据进行线性拟合(图5),得到长江三角洲地区的臭氧对冬小麦剂量-响应函数。

$$y = -0.0115x + 0.972 \quad (R^2 = 0.8726, n = 9) \quad (3)$$

从以上剂量-响应函数可以看出,当 AOT_{40} 值为 $0 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$ 时,相对产量并不等于1,这可能是气室效应引起的。所谓气室效应是指由于气室的存在改变了作物生长的微气候条件,从而影响到作物的产量^[48]。为了消除气室效应,对方程(3)稍做修正,两边同时除以常数0.972可得方程为:

$$y = -0.0118x + 1 \quad (4)$$

式中: y 为相对于 AOT_{40} 等于 $0 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$ 的产量相对值。

联合国欧洲经济委员会和世界卫生组织以 AOT_{40} 为基础将产量损失5%作为受到 O_3 伤害的临界水平。根据上面的剂量-响应函数进行预测,长江三角洲地区导致小麦在 AOT_{40} 等于 $0 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$ 的基础上减产5%的 AOT_{40} 值为 $4.237 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$ 。本次大田试验中根据 O_3 在生长季内的暴露日数、每日的暴露小时数以及 O_3 浓度得到每个处理组的 AOT_{40} 值。根据方程(4)预测小麦的相对产量分别为95.28% ($AOT_{40}=4 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$)、71.68% ($AOT_{40}=24 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$)、48.08% ($AOT_{40}=44 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$),相应的产量损失率分别为4.72%、28.32%、51.92%。

关于臭氧对农作物的影响,国内已利用OTC气室开展了一些试验,并进行了一些模型方面的研究。目前,一些学者提出了实现从基于浓度的剂量指标(The concept of expose concentration-response)到基于通量(The dose-response concept)的指标的转化^[49-51]。通量响应关系考虑到植物的吸收,以及相应的气候条件,但因为涉及植物对 O_3 生理机制,目前这个指标体系还需要进一步的完善。

5 结论

臭氧熏气影响冬小麦净同化速率从而降低了各生育期干物质累积速率,导致干物质累积量下降,且浓度越高影响越明显。在不同生育阶段,对小麦生长发育起关键作用的器官在一定程度上能够抵抗臭氧对其的损害。臭氧熏气对穗粒数、穗粒重、单位面积穗数、空秕率等产量构成因素有不利的影响,但是对千粒重没有显著的影响。 AOT_{40} 的剂量-响应函数方程能够很好地反映臭氧对长江三角洲地区小麦产

量造成的损害,但是它还存在一定的局限性,需要进一步的改进。

参考文献:

- [1] Chameides W L, Kasibhatla P S, Yienger J, et al. Growth of continental-scale metro-agro-plexes, regional ozone pollution and world food production[J]. *Science*, 1994, 264(5155):74-77.
- [2] Fuhrer J, Ashmore M R, Skarby L. Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe[J]. *Environmental Pollution*, 1997, 97(1-2):91-106.
- [3] Prentice I C, Farquhar G D, Fasham M J R. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide in climate change[M]. Cambridge, UK: Cambridge Univ Press, 2001:183-238.
- [4] 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[J]. 环境科学, 2001, 22(3):15-19. WANG Xiao-ke, OUYANG Zhi-yun, MIAO Hong. DNDC simulation in the application of the Yangtze River Delta in the agro-ecosystem CH_4 and N_2O emissions estimation[J]. *Environ Sci*, 2001, 22(3):15-19.
- [5] 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[J]. 生态学报, 2001, 21(8):10-17. WANG Xiao-ke, ZHUANG Ya-hui, LI Chang-sheng. The distribution pattern study of Chinese farmland soil N_2O emission flux[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(8):10-17.
- [6] Feng Z W, Jin M H, Zhang Z F, et al. Effects of ground-level ozone(O_3) pollution on the yields of rice and winter wheat in the Yangtze River Delta[J]. *Journal of Environmental Science (China)*, 2003, 15(3):360-362.
- [7] 赵春生, 彭 丽, 孙爱东, 等. 长江三角洲地区对流层臭氧的数值模拟研究[J]. 环境科学学报, 2004, 24(3):157-165. ZHAO Chun-sheng, PENG Li, SUN Ai-dong, et al. Numerical simulation of tropospheric ozone in the Yangtze River Delta region[J]. *Acta Scientiae Circum Stantiae*, 2004, 24(3):157-165.
- [8] Wang Hui-xiang, Kiang C S, Tang Xiao-yan, et al. Surface ozone: A likely threat to crops in Yangtze delta of China[J]. *Atmospheric Environment*, 2005, 39(21):3843-3850.
- [9] Wang Xiao-ke, William Manning, Zong wei-feng, et al. Ground-level ozone in China Distribution and effects on crop yields[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147(2):1-7.
- [10] Evans L T. Crop evolution, adaption and yield[M]. Cambridge, UK: Cambridge Univ Press. 1993.
- [11] 王春乙. 臭氧对农作物的影响研究[J]. 应用气象学报, 1995, 6(3):343-349. WANG Chun-yi. The affect study of ozone on crop[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1995, 6(3):343-349.
- [12] 王春乙, 郭建平, 白月明, 等. O_3 浓度增加对冬小麦影响的试验研究[J]. 气象学报, 2002, 60(2):238-242. WANG Chun-yi, GUO Jian-ping, BAI Yue-ming, et al. Experimental study of impacts by increasing ozone concentration on winter wheat[J]. *Acta Meteorologica Sincia*, 2002, 60(2):238-242.
- [13] 白月明, 霍治国, 王春乙, 等. 臭氧浓度增加对冬小麦叶片影响的实验研究[J]. 中国农业气象, 2001, 22(4):22-27. BAI Yue-ming, HUO Zhi-guo, WANG Chun-yi, et al. The experimental study on influence of increasing ozone concentration on winter wheat leaf[J]. *Agricultural Meteorology*, 2001, 22(4):22-27.
- [14] 白月明, 郭建平, 王春乙, 等. 水稻与冬小麦对臭氧的反应及其敏感性试验研究[J]. 中国农业生态学报, 2002, 10(1):13-15. BAI Yue-ming, GUO Jian-ping, WANG Chun-yi, et al. The reaction and sensitivity experiment of O_3 on rice and winter wheat[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2002, 10(1):13-15.
- [15] 郭建平, 王春乙, 白月明, 等. 大气中浓度变化对冬小麦生理过程和籽粒品质的影响[J]. 应用气象学报, 2001, 12(2):255-256. GUO Jian-ping, WANG Chun-yi, BAI Yue-ming, et al. The effects of increasing O_3 concentration on physiological processes and grain quality of winter wheat[J]. *Quarterly Journal of Applied Meteorology*, 2001, 12(2):255-256.
- [16] 姚芳芳, 王效科, 欧阳志云, 等. 臭氧胁迫下冬小麦物质生产与分配的数值模拟[J]. 应用生态学报, 2007, 18(11):2586-2593. YAO Fang-fang, WANG Xiao-ke, OUYANG Zhi-yun, et al. A simulation model of ozone stress on photosynthetic production and its allocation of winter wheat[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(11):2586-2593.
- [17] 杨连新, 王余龙, 李世峰, 等. 开放式空气二氧化碳浓度增高对小麦物质生产与分配的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(2):339-346. YANG Lian-xin, WANG Yu-long, LI Shi-feng, et al. Effects of free-air CO_2 enrichment (FACE) on dry matter production and allocation in wheat[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(2):339-346.
- [18] 金明红, 黄益宗. 臭氧污染胁迫对农作物生长和产量的影响[J]. 生态环境, 2003, 12(4):482-486. JIN Ming-hong, HUANG Yi-zong. The effect of ozone stress on growth and yield of crop[J]. *Ecological Environment*, 2003, 12(4):482-486.
- [19] Kobayashi K, Okadab M, Nouchi I. Effects of ozone on dry matter partitioning and yield of Japanese cultivars of rice(*Oryza sativa* L.) [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1995, 53(1):109-122.
- [20] Nie G Y, Tomasevic M, Baker, et al. Effects of ozone on the photosynthetic apparatus and leaf proteins during leaf development in plants[J]. *Plant Cell Environ*, 1993, 16:643-651.
- [21] Luwe M W F, Takahama U, Heber. Role of ascorbate in detoxifying ozone in the apoplast of spinach(*Spinacea oleracea* L.) leaves[J]. *Plant Physiol*, 1993, 101(3):969-976.
- [22] De Temmerman L, Vandermeiren K, Guns M. Effects of air filtration on spring wheat grown in open-top field chambers at a rural site. I: Effects on growth, yield and dry matter partitioning[J]. *Environment Pollution*, 1992, 77(1):1-5.
- [23] De Temmerman L, Pihl-Karlsson G, Donnelly A. et al. Factors influencing visible ozone injury on potato including their interaction with carbon dioxide[J]. *Eur J Agron*, 2002, 17(4):291-302.
- [24] Bosac C, Black V J, Black C R, et al. Impact of O_3 and SO_2 on reproductive development in oilseed rape(*Brassica napus* L.). I: Pollen germination and pollen tube growth[J]. *New Phytologist*, 1993, 124(3):439-446.
- [25] Bosac C, Roberts J A, Black V J, et al. Impact of O_3 and SO_2 on

- reproductive development in oilseed rape (*Brassica napus* L.). II: Reproductive site losses[J]. *New Phytologist*, 1994, 126(1): 71–79.
- [26] Stewart C A, Black V J, Black C, R. et al. Direct effects of ozone on the reproductive development of Brassica species[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1996, 148(1–2): 172–178.
- [27] J Craigon, A Fangmeier, M Jones, et al. Growth and marketable–yield responses of potato to increased CO₂ and ozone[J]. *Europ J Agronomy*, 2002, 17(4): 273–289.
- [28] 谢居清, 郑启伟, 王效科, 等. 臭氧对原位条件下水稻叶片光合、穗部性状及产量构成的影响[J]. 西北农业学报, 2006, 15(3): 27–30.
XIE Ju-qing, ZHENG Qi-wei, WANG Xiao-ke, et al. Effect of ozone on photosynthesis of rice leaves, ear character and yield component in situ[J]. *Acta Agricultural Boreali–Occidentalis Sinica*, 2006, 15(3): 27–30.
- [29] 王勋陵, 门晓棠. 臭氧对几种植物花粉萌发和花粉管生长的影响[J]. 西北植物学报, 1991, 1(1): 50–56.
WANG Xun-ling, MEN Xiao-tang. Effects of ozone on pollen germination and growth of pollen tubes of horticultural plants[J]. *Acta Botanica Boreali–Occidentalis Sinica*, 1991, 1(1): 50–56.
- [30] 金明红, 冯宗伟, 张福珠. 臭氧对水稻叶片膜脂过氧化和抗氧化系统的影响[J]. 环境科学, 2000, 21(3): 1–5.
JIN Ming-hong, FENG Zong-wei, ZHANG Fu-zhu. Effects of ozone on membrane lipid peroxidation and antioxidant system of rice leaves[J]. *Chinese Journal of Environmental Science*, 2000, 21(3): 1–5.
- [31] Soja G, Soja A–M. Ozone effects on dry matter partitioning and chlorophyll fluorescence during plant development of wheat[J]. *Water, Air and Soil Pollution*, 1995, 85(3): 1461–1466.
- [32] Ojanpera K, Patsikka E, Ylaranta T. Effects of low ozone exposure of spring wheat on net CO₂ uptake, Rubisco, leaf senescence and grain filling[J]. *New Phytologist*, 1998, 138(3): 451–460.
- [33] Meyer U, Kollner B, Willenbrink J, et al. Physiological changes on agricultural crops induced by direct ambient ozone exposure regimes. I: Effects on photosynthesis and assimilate allocation in spring wheat [J]. *New Phytologist*, 1997, 136(4): 645–652.
- [34] Rudorff B F T, Mulchi C L, Lee E H, et al. Effects of enhanced O₃ and CO₂ enrichment on plant characteristics in wheat and corn[J]. *Environmental Pollution*, 1996, 94(1): 53–60.
- [35] Fangmeier A, Brockerho U, Gruefters U, et al. Growth and yield responses of spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Turbo) grown in open-top chambers to ozone and water stress[J]. *Environmental Pollution*, 1994, 83(3): 317–325.
- [36] Wahid A, Maggs R, Shamsi S R A, et al. Air pollution and its impacts on wheat yield in the Pakistan Punjab[J]. *Environmental Pollution*, 1995, 88(2): 147–154.
- [37] Pleijel H, Danielsson H, Gelang J, et al. Growth stage dependence of the grain yield response to ozone in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1998, 70(1): 61–68.
- [38] Aunan K, Berntsen TK, Seip HM. Surface ozone in China and its possible impact on agricultural crop yields[J]. *Ambio*, 2002, 29(6): 294–301.
- [39] Wang XP, Denise L. Mauzerall. Characterizing distributions of surface ozone and its impact on grain production in China, Japan and South Korea: 1990 and 2020[J]. *Atmospheric Environment*, 2004, 38(26): 4383–4402.
- [40] Meyer U, Kollner B J, Willenbrink J, et al. Effects of different ozone exposure regimes on photosynthesis, assimilates and thousand grain weight in spring wheat[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2000, 78(1): 49–55.
- [41] Finnan J M, Jones M B, Burke J I. A time–concentration study on the effects of ozone on spring wheat (*Triticum aestivum* L.). 1: Effect on yield[J]. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 1996, 57: 159–167.
- [42] Pleijel H, Danielsson H, Emberson L. Further development of stomatal flux and flux response relationships for European wheat and potato[J]. *Atmospheric Environment*, 2007, 41(14): 3022–3040.
- [43] Emberson L D, Buker P, Ashmore M R, et al. A comparison of North American and Asian exposure–response data for ozone effects on crop yields[J]. *Atmospheric Environment*, 2009, 43(12): 1945–1953.
- [44] Pleijel H, Skärby L, Wallin G, et al. A process–oriented explanation of the non–linear relationship between grain yield of wheat and ozone exposure[J]. *New Phytologist*, 1995, 131(2): 241–246.
- [45] 姚芳芳, 王效科, 陈展, 等. 农田冬小麦生长和产量对臭氧动态暴露的相应[J]. 植物生态学报, 2008, 32(1): 212–219.
YAO Fang-fang, WANG Xiao-ke, CHEN Zhan, et al. Response of photosynthesis, growth and yield of field–grown winter wheat to ozone exposure [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(1): 212–219.
- [46] Feng Z W, Jin M H, Zhang F Z, et al. Effects of ground–level ozone (O₃) pollution on the yields of rice and winter wheat in the Yangtze River Delta[J]. *Journal of Environmental Science*, 2003, 15(3): 360–362.
- [47] 刘宏举. 地表 O₃ 胁迫下冬小麦的生理生态效应及产量损失评估——基于开顶式气室的大田实验研究[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2009: 46–47.
LIU Hong-ju, The physiological and ecological effects and yield loss estimation of winter wheat under the stress of surface ozone–Based on the Open Top Chamber (OTC) in the field research[D]. Nanjing: Nanjing University of Information and Technology, 2009: 46–47.
- [48] Mills G, Buse A, Gimeno B, et al. A synthesis of AOT₄₀–based response functions and critical levels for ozone for agricultural and horticultural crops[J]. *Atmospheric Environment*, 2007, 41(12): 2630–2643.
- [49] Pleijel H, Ojanpera K, Mortensen L. Effects of tropospheric ozone on the yield and grain protein content of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in the Nordic Countries[J]. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B–Plant Soil Science*, 1997, 47: 20–25.
- [50] Pleijel H, Danielsson H, Emberson L, et al. Ozone risk assessment for agricultural crops in Europe: Further development of stomatal flux and flux–response relationships for European wheat and potato[J]. *Atmospheric Environment*, 2007, 41(14): 3022–3040.
- [51] Pleijel H, Berglen Eriksen A, Danielsson H, et al. Differential ozone sensitivity in an old and a modern Swedish wheat cultivar–grain yield and quality leaf chlorophyll and stomatal conductance[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(1): 63–71.