

水稻气孔臭氧通量拟合及通量与产量关系的比较分析

佟磊¹, 王效科^{1*}, 苏德·毕力格², 王琼², 耿春梅³, 王玮³, 宋文质¹, 逯非¹, 刘红杰³, 殷宝辉³, 隋立华⁴, 冯宗炜¹

(1.中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085; 2.中国环境科学研究院生态环境研究所, 北京 100012; 3.中国环境科学研究院大气化学与气溶胶研究室, 北京 100012; 4.中国科学院生态环境研究中心土壤环境研究室, 北京 100085)

摘要:利用田间原位开顶式熏气装置(Open-Top Chambers, OTCs),研究了5种不同浓度臭氧(O₃)处理下(自然大气处理,AA;箱内大气处理,NF;箱内低浓度O₃处理,NF+30 nL·L⁻¹;箱内中等浓度O₃处理,NF+60 nL·L⁻¹;箱内高浓度O₃处理,NF+90 nL·L⁻¹)我国珠三角地区水稻产量损失与累积气孔O₃通量(AF_gX)和累积O₃浓度(AOT40和SUM06)的关系,同时利用边界线拟合法,分析了不同环境因子作用下水稻剑叶气孔导度的变化特征。结果表明:水稻气孔运动的光饱和点和最适温度分别约为500 μmol·m⁻²·s⁻¹和33.1℃,水汽压差、物候期和O₃暴露剂量的气孔限制临界值分别约为1.3 kPa、500℃·d和5 μL·L⁻¹·h,高于此临界值时,气孔导度会明显下降。利用Jarvis气孔导度模型对水稻剑叶气孔导度和气孔O₃吸收通量进行了预测,结果表明Jarvis模型解释了水稻实测气孔导度61%的变异性。O₃吸收速率临界值(X)为2 nmol·m⁻²·s⁻¹时,累积气孔O₃吸收量(AF_g2)与水稻产量的相关性最高(R²=0.63),明显高于O₃浓度指标(AOT40和SUM06)与水稻产量的相关性(R²值分别为0.49和0.51),表明基于气孔通量的O₃风险评价指标能更好地反映水稻产量的变化。

关键词:水稻;开顶箱;Jarvis模型;气孔导度;O₃吸收通量;产量

中图分类号:X503.231 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2011)10-1930-09

Stomatal Ozone Uptake Modeling and Comparative Analysis of Flux-response Relationships of Rice

TONG Lei¹, WANG Xiao-ke^{1*}, Sudebilige², WANG Qiong², GENG Chun-mei³, WANG Wei³, SONG Wen-zhi¹, LU Fei¹, LIU Hong-jie³, YIN Bao-hui³, SUI Li-hua⁴, FENG Zong-wei¹

(1.State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; 2.Institute of Ecology, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China; 3.Atmospheric Chemistry and Aerosol Research Division, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China; 4.Department of Soil Environment, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

Abstract: An open-top chambers (OTCs) experiment on field-grown rice (*Oryza sativa* L.) was conducted in order to compare the performance of flux-based index (AF_gX) and exposure-based indices (AOT40 and SUM06) in predicting the yield loss of ozone-stressed rice. Five different treatments of ozone (O₃) (Ambient air, AA; Non-filtered air, NF; Non-filtered air with additional O₃ of 30 nL·L⁻¹, NF+30; Non-filtered air with additional O₃ of 60 nL·L⁻¹, NF+60; and Non-filtered air with additional O₃ of 90 nL·L⁻¹, NF+90) were adopted. Based on the boundary-line analysis, the limiting effects of environmental variables on stomatal conductance (g_s) of rice flag leaves were analyzed. A typical light response curve was found for g_s with light saturation at approximately 500 μmol·m⁻²·s⁻¹ photosynthetically active radiation (PAR). The optimum air temperature (T) for g_s was 33.1℃. The critical values for g_s responses to vapor pressure deficit (VPD), phenology (phen) and O₃ dose (AOT40) were 1.3 kPa, 500℃·d and 5 μL·L⁻¹·h, respectively, and g_s decreased sharply when the critical values were exceeded. A Jarvis type multiplicative model was drawn up and parameterized to predict g_s and stomatal O₃ uptake of rice flag leaves from environmental variables (PAR, T, VPD, phen and AOT40). Approximately 61% variation of measured g_s could be accounted for by the Jarvis type model. The re-

收稿日期:2011-03-29

基金项目:环境保护公益性行业科研专项经费(200809152);国家“863”计划项目(2006AA06A306);中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050602,XDA05060102)

作者简介:佟磊(1984—),男,河北承德人,博士研究生,主要从事O₃对农田生态系统影响的研究。E-mail:rendongatong@163.com

*通讯作者:王效科 E-mail:wangxk@rcees.ac.cn

relationship between relative yield loss and accumulated stomatal O_3 uptake ($AF_{st}X$), using a threshold (X) for the O_3 uptake rate of $2 \text{ nmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, provided a higher R^2 -value (0.63) than those of relationships based on $AF_{st}X$ with other thresholds (<0.63), $AOT40$ (0.49) and $SUM06$ (0.51). Compared to exposure-based indices ($AOT40$ and $SUM06$), flux-based index ($AF_{st}X$) was more robust for the risk assessment of O_3 on rice production in our experiment.

Keywords: rice; open-top chambers (OTCs); Jarvis model; stomatal conductance; O_3 flux; yield

近地层臭氧(O_3)是主要的二次污染物之一,高浓度 O_3 可以显著降低植物体叶绿素含量、气孔导度和净光合速率,改变抗氧化酶的数量和活性,加速植物体衰老^[1-3]。近年来,随着我国化石燃料的大量使用, O_3 前体物质浓度剧增,导致 O_3 浓度超标事件频繁发生^[4-5]。 O_3 污染已严重威胁我国粮食生产安全^[6-7],建立科学的 O_3 风险评价方法对改善我国农业生产具有重要意义。

在 O_3 风险评价中, $SUM06$ (大于 $60 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 的小时平均 O_3 浓度累积值)^[8]和 $AOT40$ (大于 $40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 的小时平均 O_3 浓度与 $40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 差值的累积值)^[9] 是使用最多的两个指标。这两个指标以环境 O_3 浓度为基础,通过对作物生育期内有效 O_3 浓度 (光强 $\geq 50 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$) 进行累加而得,因其较好地反映了 O_3 污染对植物体的潜在威胁而被广泛用于 O_3 的胁迫研究中。利用剂量反应分析方法,Heck 和 Cowling^[10] 研究发现,当 $SUM06$ 达到 $15 \sim 25 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$ 时,作物产量会减少约 10%,郑飞翔等^[11] 研究发现,当 $AOT40$ 达到 $2.32 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$ 时, O_3 污染也会造成水稻 (*Oryza sativa* L. 3694 Fan) 同样的产量损失。除环境 O_3 浓度外,气孔导度 (g_s) 是影响 O_3 胁迫的另一重要因素。气孔是 O_3 进入植物体的主要途径,气孔导度的大小显著影响着到达植物体内部伤害位点的 O_3 数量。由于环境因子对气孔运动的影响,外界 O_3 浓度较高时 (常伴随高温、高水汽压差的环境条件),气孔导度通常较低,进入植物体的 O_3 数量可能明显低于预期值^[12-13]。 O_3 浓度指标 ($AOT40$ 和 $SUM06$) 因忽略了气孔对 O_3 吸收的调节,往往造成对作物产量损失的高估。为准确分析 O_3 的胁迫效应,UN-ECE (联合国欧洲经济委员会)^[14] 详细给出了基于冠层顶部叶片气孔 O_3 吸收通量 (AF_{st}) 的风险评价方法。该方法以 Jarvis^[15] 气孔导度模型为基础,通过建立气孔导度与各限制因子的综合关系,实现了气孔 O_3 通量的连续预测,从而提高了 O_3 风险评价方法的准确性^[16-17]。目前,我国 O_3 胁迫研究多以浓度指标为依据^[11,18],对 O_3 通量的研究很少^[19]。

本研究以我国珠三角地区水稻为研究对象,根据大田开顶箱 O_3 熏气实验结果,利用 Jarvis 气孔导度模型分析了水稻气孔导度与环境因子之间的关系,计

算了不同 O_3 浓度下水稻气孔 O_3 吸收通量和 O_3 暴露剂量。通过分析 O_3 剂量和水稻产量的关系,比较了不同 O_3 评价指标在我国水稻产量损失评估中的优劣。

1 材料与方法

1.1 实验地点和材料

实验地点位于广东省东莞市农业种子研究所 ($23^{\circ}1'N$, $113^{\circ}45'E$)。该地位于珠江三角洲东北部,受亚热带季风影响,夏季漫长,冬季短暂,年均温 $23.1^{\circ}C$,年均降水量为 1819.9 mm 。

实验用水稻品种为粤晶丝苗 2 号 (*Oryza sativa* L.),由东莞市农业种子研究所提供。2009 年 3 月 3 日播种,3 月 29 日移栽。移栽前大田施用生石灰 ($675 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)、 P_2O_5 ($750 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) 和复合肥 ($N:P_2O_5:K_2O=6:5:5$, $750 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) 作为底肥。2009 年 4 月 3 日和 5 月 11 日向大田追施尿素 ($150 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) 和复合肥 ($N:P_2O_5:K_2O=6:5:5$, $60 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)。2009 年 7 月 18 日收获水稻。

1.2 实验设计

利用开顶式熏气系统^[18] 对大田水稻进行原位 O_3 胁迫实验。开顶式熏气系统主要由开顶箱 (OTC)、箱内布气管道、鼓风机、 O_3 发生器、浓度控制系统和 O_3 分析仪组成。开顶箱由钢筋焊接而成,其主体为高 2 m 的棱柱体,横截面为正八边形,边长为 1 m,最大直径为 2.6 m。为减少外界气流对箱内气体运动的影响,箱体顶端增加了一段向内倾角为 45° 的收缩口,收缩口高 0.7 m,顶口边长为 0.24 m。箱内面积约为 4.8 m^2 ,体积约为 7.1 m^3 。外界大气在鼓风机作用下,通过布气管道到达箱体内部,与箱内作物进行气体交换后由顶端开口排出。箱内气体每分钟交换两次以上,从而保证了箱内气温接近外界环境。箱体外围用透明的聚乙烯塑料薄膜包被,保证了箱体的透光。系统内 O_3 通过纯氧经 O_3 发生器 (SK-CFG-3, 济南) 高压放电作用产生。通过质量流量计 (GFC17, Aalborg Industries, Inc., Carson, CA) 精确调节进入 O_3 发生器的 O_3 流量,从而实现系统内 O_3 浓度的准确控制。开顶箱内外 O_3 浓度各由一台 O_3 分析仪 (Model 49c, Thermo Electron Co., Franklin, MA) 进行连续监测,每小时记录 1 个数

据点。

实验共设计 5 个 O_3 浓度水平, 分别为自然大气处理 (Ambient air, 以下简称 AA), 箱内大气处理 (Non-filter, 以下简称 NF), 箱内低浓度 O_3 处理 (NF+30 $nL \cdot L^{-1}$), 箱内中等浓度 O_3 处理 (NF+60 $nL \cdot L^{-1}$) 和箱内高浓度 O_3 处理 (NF+90 $nL \cdot L^{-1}$)。每个水平设置 3 个重复, 每个重复安排为 1 个小区, 共设置 15 个实验小区。实验从 2009 年 4 月 21 日 (水稻分蘖期) 开始熏气, 每日熏气约 10 h (8:00—17:00), 实际熏气时间根据天气条件有所调整, 2009 年 7 月 11 日停止熏气, 共熏气 44 d。

1.3 产量测定

2009 年 7 月 18 日水稻收获时, 在每个小区上选取 1 m^2 样地采集水稻样品, 在 70 $^{\circ}C$ 条件下烘干至恒重, 测定各处理下水稻的实际产量。

1.4 气孔导度和环境因子测定

从水稻剑叶完全展开开始, 利用 CIRAS-1 便携式光合作用系统 (PP systems, Hitchin, U.K.) 对剑叶气孔导度进行测量。测量时采用透明叶室, 利用自然光强和 CO_2 浓度进行测定。气孔导度测量在全部 5 个 O_3 处理中进行, 每个 O_3 处理选取 2 个重复, 每个重复内选取 2~3 株水稻进行定株测定。实验周期为 10 d 左右, 实际测量时间根据天气状况有所调整。每次测量时间为 7:00—18:00。每个小时对所有处理 (共 10 个重复, 20~30 株水稻) 进行 1 次气孔导度测量, 其间每株水稻测量 1 个数据点, 每小时共测得 20~30 个气孔导度数据。

开顶箱内外环境参数 (光强、温度、相对湿度等) 分别由 Watchdog 气象站 (900ET, Spectrum Technologies, Inc.) 和 HOBO 气象站 (H21-001, Onset Computer Corporation) 进行连续监测, 每小时记录 1 个数据点。

1.5 气孔导度模型

根据 UN-ECE^[14] 给出的气孔导度拟合公式对水稻剑叶气孔导度进行模拟:

$$g_{s, H_2O} = g_{max} \times \min(f_{phen}, f_{O_3}) \times f_{PAR} \times \max[f_{min}, (f_{temp} \times f_{VPD})] \quad (1)$$

式中: g_{s, H_2O} 为以投影叶面积 (PLA) 表示的实测气孔导度 ($mmolH_2O \cdot m^{-2}PLA \cdot s^{-1}$), g_{max} 为最大实测气孔导度 ($mmolH_2O \cdot m^{-2}PLA \cdot s^{-1}$); f_{phen} 、 f_{O_3} 、 f_{PAR} 、 f_{temp} 和 f_{VPD} 分别为水稻物候期 (phen)、 O_3 暴露剂量、光强 (PAR)、温度 (T) 和水汽压差 (VPD) 对气孔导度的限制函数 ($0 \leq f \leq 1$), 其中水稻物候期以大于 0 $^{\circ}C$ 的有效积温表示, O_3 暴露剂量以小时 O_3 浓度大于 0 $nL \cdot L^{-1}$ 的累积 O_3

浓度值 (AOT0) 表示, 两参数均从孕穗始期 (2009 年 6 月 3 日) 开始累计。

各限制函数反映了某一环境因子单独作用时, 该因子对最大气孔导度的抑制程度。以环境因子为横坐标, 以相对气孔导度 g_{rel} ($g_{rel} = g_s / g_{max}$) 为纵坐标作散点图, 参考已有文献中的函数形式^[12, 20-21], 对最外围数据点进行拟合, 从而获得适用于本实验水稻品种的气孔导度限制函数。 f_{min} 为最小相对气孔导度, 由最小气孔导度和最大气孔导度的比值确定。

1.6 数据分析

气孔 O_3 吸收通量由 $AF_{st}X$ 表示:

$$AF_{st}X = \sum (F_{st} - X) \quad (2)$$

式中: F_{st} 为气孔 O_3 吸收速率 ($nmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), X 为气孔 O_3 吸收速率临界值 ($nmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$); $AF_{st}X$ 为高于临界值 X 的气孔 O_3 吸收速率 (F_{st}) 与 X 差值的累积值 ($mmol \cdot m^{-2}$)。

O_3 具有强氧化性, 进入叶片内部的 O_3 会迅速与细胞成分反应而消耗, 导致叶片内部 O_3 浓度接近于零^[22], 因而气孔 O_3 吸收通量只取决于叶片外部 O_3 浓度和叶片阻力。根据阻力相似原则^[23], 气孔 O_3 吸收速率的计算公式可表示为^[21]:

$$F_{st, O_3} = \frac{[O_3]_{can}}{R_{b, O_3} + R_{s, O_3}} \quad (3)$$

式中: F_{st, O_3} 为气孔 O_3 吸收速率 ($nmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), $[O_3]_{can}$ 为水稻冠层高度处的 O_3 浓度 ($nmol \cdot m^{-3}$); R_{b, O_3} 和 R_{s, O_3} 分别为 O_3 的边界层阻力^[14] 和气孔阻力^[24] ($s \cdot m^{-1}$), 两阻力的计算公式如下:

$$R_{b, O_3} = 1.3 * 150 * \sqrt{\frac{L}{u}} \quad (4)$$

式中“1.3”为气孔对 O_3 和热量的扩散率比值, “150”为边界层对热量的扩散阻力常数; L 为叶片的特征尺寸 (m), 本研究中取值 0.02 m ^[14]; u 为水稻冠层顶部风速 ($m \cdot s^{-1}$)。

$$R_{s, O_3} = \frac{1.63}{g_{s, H_2O}} \quad (5)$$

式中: “1.63”为气孔对 H_2O 和 O_3 的扩散率比值; g_{s, H_2O} 为气孔对水汽的导度 ($m \cdot s^{-1}$)。

O_3 暴露量由累积 O_3 暴露指数 SUM06 和 AOT40 表示^[8-9]:

$$SUM06 = \sum C_{O_3} \quad C_{O_3} \geq 60 \text{ nL} \cdot L^{-1} \quad (6)$$

$$AOT40 = \sum (C_{O_3} - 40) \quad C_{O_3} \geq 40 \text{ nL} \cdot L^{-1} \quad (7)$$

式中: SUM06 和 AOT40 分别为有效光照条件下 (太阳总辐射 $\geq 50 \text{ W} \cdot m^{-2}$), 大于 60 $nL \cdot L^{-1}$ 的小时平均 O_3

浓度(C_{O_3})累积值和大于 $40\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 的小时平均 O_3 浓度与 $40\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 差值的累积值($\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$)。

利用最小二乘法对水稻产量与 O_3 风险评价指标($AOT40$, $SUM06$ 和 AF_sX)进行线性回归分析,将回归线的截距作为参考产量,实际产量与参考产量比值作为水稻的相对产量。以 O_3 风险评价指标为横坐标,以相对产量为纵坐标进行水稻剂量反应分析,根据分析结果比较不同评价指标在作物产量损失评估中的优劣。其中,参考 Pleijel 等^[21]的剂量反应分析方法,对气孔 O_3 吸收速率临界值(X)从 0~6 进行连续整数取值,以确定最优累积 O_3 通量评价指标。

2 结果与分析

2.1 环境 O_3 浓度

水稻生育前期,各处理 O_3 浓度较高,中后期受连续降水影响,各处理 O_3 浓度明显下降,实验末期,降雨停止后 O_3 浓度又有所回升(图 1)。在实验条件控制下,处理间 O_3 浓度存在明显差异(图 1),其中 NF 处理下的 O_3 浓度最低,生长季 O_3 浓度平均值为 $35.2\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$, $AOT40$ 和 $SUM06$ 分别为 $2.1\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ 和 $2.7\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ (表 1),NF+90 处理下的 O_3 浓度最高,生长季 O_3 浓度平均值为 $117.3\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$, $AOT40$ 和 $SUM06$ 分别为 $30.6\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ 和 $45.8\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ 。

2.1 气孔导度模型

根据 503 个水稻剑叶实测气孔导度数据进行模型拟合(图 2,表 2),其中最大实测气孔导度为 $1\,080\text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\text{PLA}\cdot\text{s}^{-1}$,最小气孔导度约为最大气孔导度的 10%,因此 $f_{\min}$ 取值为 0.1。

水稻剑叶气孔导度对光强(PAR)的响应具有明显的饱和趋势(图 2a)。弱光下气孔导度较低,但气孔

表 1 水稻生长季平均 O_3 浓度、 $AOT40$ 和 $SUM06$
Table 1 Seasonal mean O_3 concentration, $AOT40$ and $SUM06$ during the growing season of rice

项目	O_3 处理				
	AA	NF	NF+30	NF+60	NF+90
O_3 浓度/ $\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$	46.8 ± 2.3	35.2 ± 2.5	65.2 ± 5.7	96.4 ± 5.3	117.3 ± 5.4
$AOT40/\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$	6.0 ± 0.5	2.1 ± 0.4	10.7 ± 1.6	22.4 ± 1.6	30.6 ± 1.7
$SUM06/\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$	7.6 ± 1.3	2.7 ± 0.1	18.8 ± 1.1	36.0 ± 1.4	45.8 ± 1.6

注:所有参数的测定值表示为平均值 $\pm$ 标准差, $N=3$ 。
Notes: All values are given by mean $\pm$ standard deviation, $N=3$.

导度变化速率较高,随着光强的增加气孔导度迅速上升,并在光强约为 $500\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达到最大。随着光强的继续增加,气孔导度基本维持在最大水平。

气孔导度随温度(T)的变化呈典型的单峰型曲线模式(图 2b)。水稻气孔开放的最适温度约为 $33.1\text{ }^\circ\text{C}$,气孔活动的生理温度范围为 $23.5\sim43.5\text{ }^\circ\text{C}$ (表 2),在这个温度范围之外,水稻气孔几乎完全关闭。

VPD 较低时(图 2c),气孔导度下降较为缓慢,当 VPD 超过约 1.3 kPa 时,气孔导度迅速下降,当 VPD 高于 4 kPa 时,气孔趋于关闭。

随着有效积温的增加,水稻气孔导度表现出明显的衰老效应(图 2d),尤其当有效积温超过约 $500\text{ }^\circ\text{C}\cdot\text{d}$ 时,气孔导度迅速下降。

O_3 暴露剂量(AOT)较低时(图 2e), O_3 对水稻气孔导度没有明显影响,气孔完全开放。 O_3 限制作用随 O_3 暴露剂量的增加而增加。当 AOT 大于约 $5\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ 时,气孔导度迅速下降, AOT 大于约 $16\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ 时,气孔趋于关闭。

模型检验结果表明(图 3),Jarvis 模型低估了低值区域的水稻气孔导度,但高估了中高值区域的水稻气

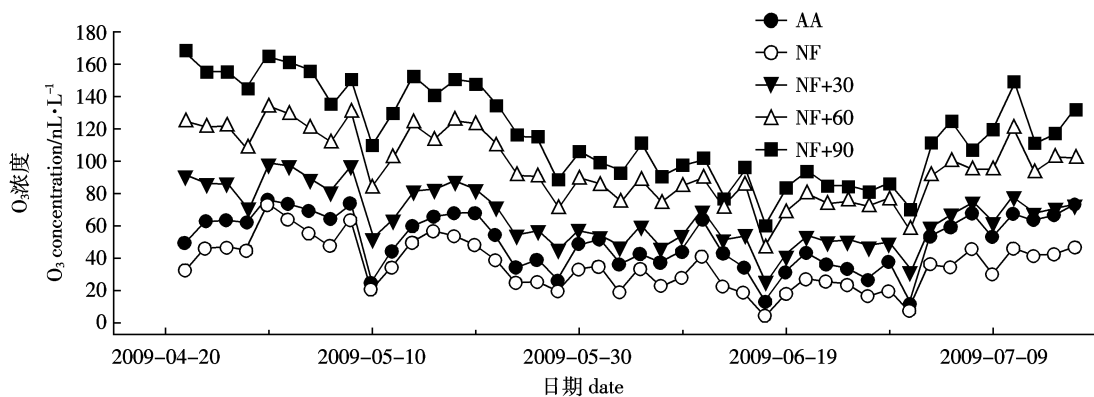


图 1 水稻生长季内日平均 O_3 浓度
Figure 1 Diurnal mean O_3 concentration during the growing season of rice

孔导度。线性回归的决定系数(R^2)为 0.61,斜率为 0.7,截距为 145.9,该截距约为最大气孔导度的 14%。

2.3 剂量反应分析

气孔 O_3 吸收速率临界值(X)等于 $2 \text{ nmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, O_3 吸收通量(AF_{st2})与水稻相对产量的相关性最高($R^2=0.63$)(图 4),但不同通量指标(AF_{stX} , $X \leq 6$)间的剂量反应回归 R^2 值相差较小。

随着各 O_3 评价指标的增加,水稻产量均呈现显著的线性下降趋势($P < 0.01$)(图 5)。 O_3 浓度指标 AOT_{40} 和 SUM_{06} 的剂量反应 R^2 值分别为 0.49 和 0.51,明显低于 O_3 通量指标 AF_{st0} 和 AF_{st2} 的剂量反应 R^2 值(0.63)(图 5)。

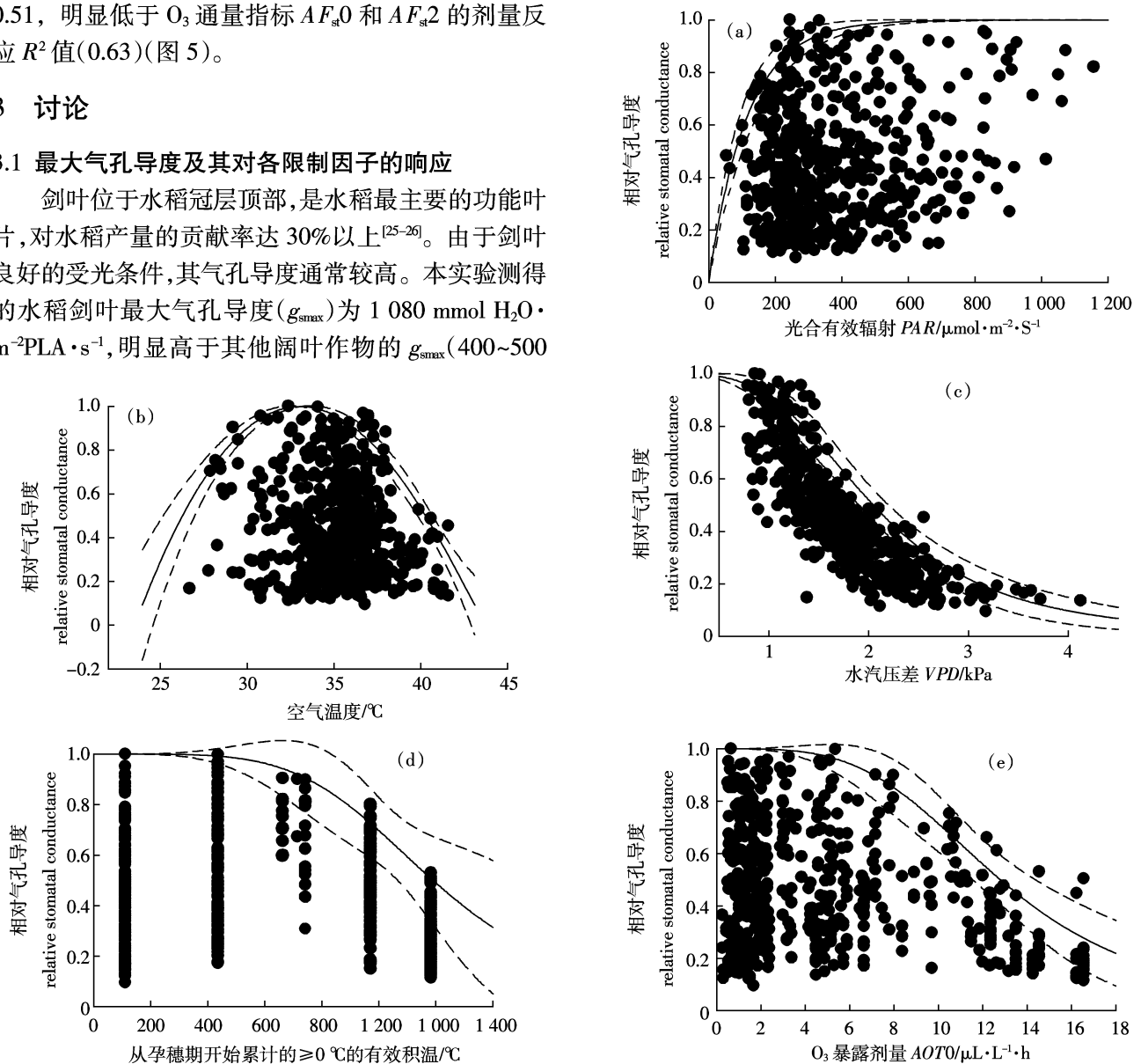
3 讨论

3.1 最大气孔导度及其对各限制因子的响应

剑叶位于水稻冠层顶部,是水稻最主要的功能叶片,对水稻产量的贡献率达 30% 以上^[25-26]。由于剑叶良好的受光条件,其气孔导度通常较高。本实验测得的水稻剑叶最大气孔导度(g_{smax})为 $1\,080 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}\text{PLA} \cdot \text{s}^{-1}$,明显高于其他阔叶作物的 g_{smax} (400~500

$\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}\text{PLA} \cdot \text{s}^{-1}$)^[27]。在水稻大部分生育期内,田间土壤水分处于饱和状态,即使在晒田期间,土壤依然保持较高的湿度。较小的水分因子限制有利于气孔开放以进行必要的气体交换,这可能是水稻气孔导度较高的主要原因。其他学者在研究水稻剑叶的气孔运动时也观测到了类似的 g_{smax} 数值(853~1 200 $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}\text{PLA} \cdot \text{s}^{-1}$)^[28-30]。

目前,关于水稻气孔导度的模拟研究很少,只有 Oue 等^[31]应用多层模型(multi-layer model)对水稻冠



实线代表数据点的边界线 The solid line represents the boundary line;

虚线范围代表边界线的 95% 置信区间 The dashed lines mark the 95% confidence interval of the boundary line

图 2 环境因子光合有效辐射(a)、气温(b)、水气压差(c)、物候期(d)和 O_3 (e)暴露剂量对气孔导度限制作用的边界线分析

Figure 2 Boundary-line analysis of the limiting effects of PAR(a), T (b), VPD(c), phen(d) and AOT0(e) on stomatal conductance

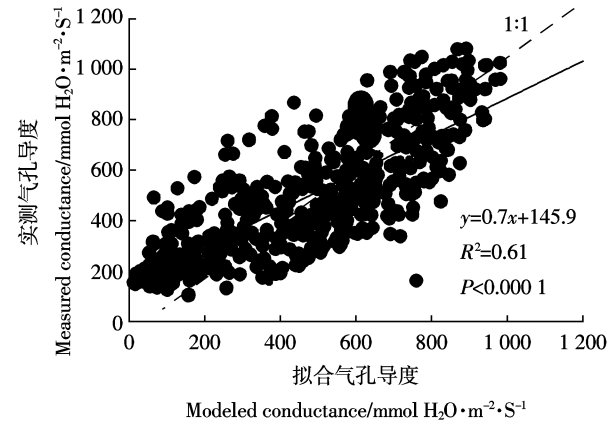
表 2 气孔导度模型限制函数及其参数值

Table 2 Limiting functions of stomatal conductance model and values of function parameters

限制函数 Limiting functions	函数公式 Formula	参数 Parameters	参数值 Parameter values	单位 Units
$g_{\max}$	—	—	1 080	$\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{PLA}\cdot\text{s}^{-1}$
$f_{\min}$	—	—	0.1	—
f_{PAR}	$1-\exp^{-a\text{PAR}}$	a	0.009	—
f_{temp}	$T'_{\min}<T<T'_{\max}$ 时, $(T-T_{\min})/(T_{\text{opt}}-T_{\min})[(T_{\max}-T)/(T_{\max}-T_{\text{opt}})]^b$; $b=(T_{\max}-T_{\text{opt}})/(T_{\text{opt}}-T_{\min})$ $T\geq T'_{\max}$ 或 $T\leq T'_{\min}$ 时, $f_{\min}$	b $T_{\min}$ $T_{\max}$ T_{opt} $T'_{\min}$ $T'_{\max}$	1.1 23.0 44.3 33.1 23.5 43.5	— ℃ ℃ ℃ ℃ ℃
f_{VPD}	$1/[1+(VPD/c)^d]$	c d	2.0 3.3	— —
f_{phen}	$1/[1+(phen/e)^f]$	e f	1 190.3 4.8	— —
f_{O_3}	$1/[1+(AOT0/g)^h]$	g h	12.8 3.7	— —

注： $g_{\max}$ 为最大气孔导度； $f_{\min}$ 为最小相对气孔导度； f_{PAR} 为气孔导度光强限制函数； f_{temp} 为气孔导度温度限制函数； f_{VPD} 为气孔导度水汽压差限制函数； f_{phen} 为气孔导度物候期限制函数； f_{O_3} 为气孔导度 O_3 暴露剂量限制函数； $T_{\min}$ 为气孔运动的数学最小温度； $T_{\max}$ 为气孔运动的数学最大温度； T_{opt} 为气孔运动的最适温度； $T'_{\min}$ 为气孔运动的生理最小温度； $T'_{\max}$ 为气孔运动的生理最大温度； a 、 b 、 c 、 d 、 e 、 f 、 g 、 h 均为函数常数。

Notes: $g_{\max}$ is maximum stomatal conductance; $f_{\min}$ is minimum relative stomatal conductance; f_{PAR} is limiting function of light on stomatal conductance; f_{temp} is limiting function of temperature on stomatal conductance; f_{VPD} is limiting function of vapor pressure deficit on stomatal conductance; f_{phen} is limiting function of phenology on stomatal conductance; f_{O_3} is limiting function of O_3 on stomatal conductance; $T_{\min}$ is mathematical minimum temperature for stomatal movements; $T_{\max}$ is mathematical maximum temperature for stomatal movements; T_{opt} is optimum temperature for stomatal movements; $T'_{\min}$ is physiological minimum temperature for stomatal movements; $T'_{\max}$ is physiological maximum temperature for stomatal movements; a , b , c , d , e , f , g , h are function coefficients.



实线代表回归线 The solid line represents the regression;虚线代表理论 1:1 线 The dashed line represents the theoretical 1:1 relationship

图 3 气孔导度测量值和拟合值的线性回归分析
Figure 3 Regression analysis between measured and modeled stomatal conductance

层 O_3 吸收进行过预测，但并未详细探讨限制函数的建立过程。本研究参考欧洲旱生作物的气孔导度限制函数公式^[14]，对水稻剑叶气孔导度进行了拟合，边界线分析结果表明，每种因子对气孔导度都具有不同的限制形式(图 2)。

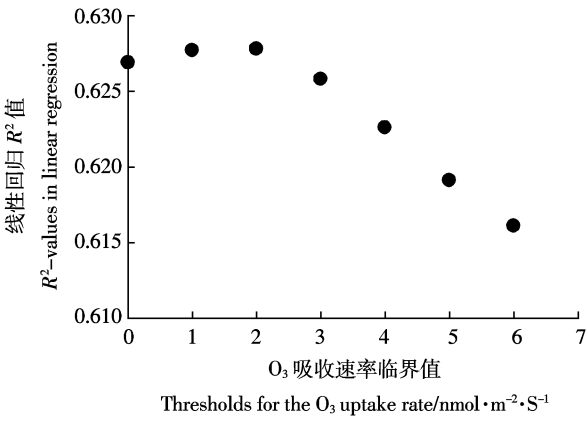
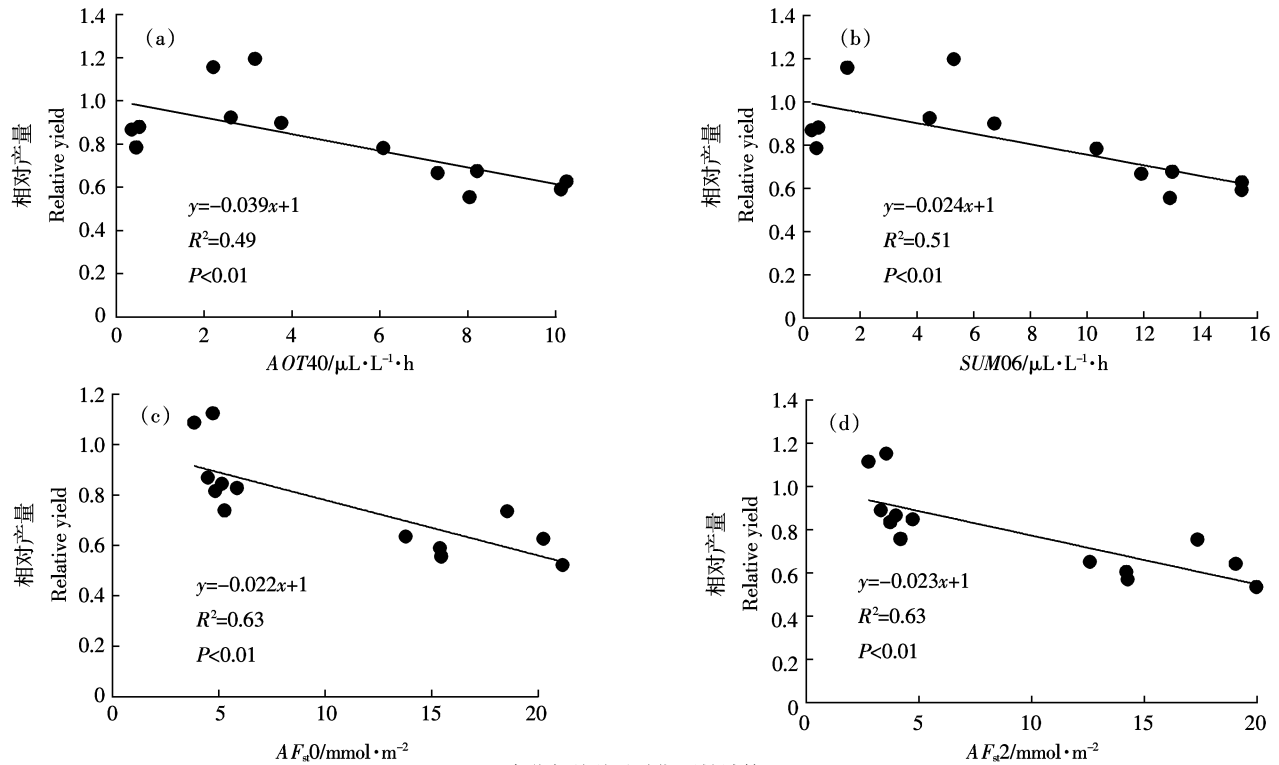


图 4 相对产量与 $AF_{\text{sr}}X$ 回归分析 R^2 值与 O_3 吸收速率临界值(X)的关系

Figure 4 Relationship between R^2 -values for the regressions between relative yield and $AF_{\text{sr}}X$ and different thresholds for the O_3 uptake rate(X)

光强可以诱导并维持植物体气孔开放^[32]。本研究中，在低光强范围内($0\sim500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，随着光强的增加，水稻气孔很快从完全关闭过渡到最大开度，这与欧洲作物(如小麦、西红柿)的气孔导度研究结果相似^[21,33]，表明不同类型作物的气孔运动具有大体相

图5 水稻相对产量与 $AOT40$ (a), $SUM06$ (b), AF_g0 (c) 和 AF_g2 (d) 的关系Figure 5 Relative yield of rice in relation to $AOT40$ (a), $SUM06$ (b), AF_g0 (c) and AF_g2 (d)

同的光响应过程。

气孔运动与酶的调节有关,温度(T)因子通过影响酶活性而间接控制着植物体气孔导度^[34],温度过高或过低时气孔开放都会受到抑制。陈安和^[35]研究发现,水稻(汕优二号)剑叶气孔开放的最适温度为 33℃,当温度上升到 41℃时气孔几乎完全关闭。本研究得到的气孔最适响应温度(33.1℃)与之相似,但最高响应温度(43.5℃)则略高于该结果,表明本水稻品种对高温可能具有较高的耐受性。目前,关于水稻气孔的低温响应研究很少,本研究得到的剑叶气孔最低响应温度($T'_{\min}$)为 23.5℃,明显高于其他作物(如小麦等)的 $T'_{\min}$ 数值(12~13℃)^[14]。水稻起源于热带并广泛种植于热带和亚热带地区,对高温环境的长期适应可能导致水稻气孔打开的温度阈值较高。就本实验而言,剑叶为主要测量叶片,剑叶生长期正值我国南方高温季节,较高的环境温度导致了本研究中高拟合阈值($T'_{\min}$)的出现。

随着水汽压差(VPD)的增加,植物气孔会逐渐关闭^[36]。Pleijel 等^[37]研究发现,当 VPD 小于某一临界值时,小麦和西红栊的气孔可以维持最大开度,但超过该临界值时,气孔导度迅速线性下降。与 Pleijel 的实

验结果不同,本研究发现,随着 VPD 的增加,水稻气孔导度持续下降,且其迅速下降的 VPD 临界值(约 0.8 kPa)明显小于其他实验结果(1.2~2.9 kPa)^[33,37-38]。与旱作物干燥的生境条件相比,水稻湿润的生长环境可能降低了植株的耐旱能力,导致其气孔运动对 VPD 的变化更为敏感,这可能是本研究中 VPD 临界值较低的主要原因。

植物气孔导度通常在叶片刚刚展开时最大,并在维持一段时间后随着叶片的衰老而逐渐下降^[36],本研究中水稻剑叶的气孔导度便呈现这样一种生育期变化模式,反映了物候期因子对气孔开放的限制。与物候期的作用效果相似, O_3 也会加速植物气孔衰老。为准确判断生育期尺度上气孔运动的主导限制因素,避免物候期和 O_3 因子限制作用的重叠,本研究采用最大限制因子法(maximum limiting factor approach)^[37]模拟气孔导度(公式 1)。通过比较两因子气孔限制函数(f_{O_3} 和 f_{phen})的大小可知,高浓度 O_3 处理下(NF+60 和 NF+90), O_3 胁迫可以掩盖物候期效应而成为促进气孔衰老的主导因素,Pleijel 等^[21]在研究 O_3 对西红柿气孔运动的影响时也发现了类似的现象。

O_3 胁迫通常具有一定的累积效应^[39]。本研究发现

$AOT0$ 超过 $5 \mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ 时,水稻气孔导度迅速下降,这一数值远低于 Grütters 等^[38]和 Pleijel 等^[21]对欧洲作物的研究结果(约 $20 \mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$)。较低的 O_3 临界值说明本水稻品种的气孔运动对 O_3 更为敏感,降低的气孔导度缓解了 O_3 对植株的伤害,从而在一定程度上增强了水稻个体对高浓度 O_3 的抵抗能力。

本研究中,模型检验的决定系数($R^2=0.61$)略高于其他作物的气孔导度拟合结果($R^2\leq 0.60$)^[21,33,38],但明显低于欧洲针叶林木的实验结果($0.66<R^2<0.90$)^[20,34]。与针叶树相比,禾本科作物气孔导度较高,与环境因子具有较强的耦合关系,更易受到环境波动的影响^[36],这可能给作物气孔导度的准确预测造成了一定困难。此外,本实验气孔导度测量数量有限,某些环境条件下(如高光强、低温),气孔导度数值明显不足,这可能在一定程度上降低了限制函数的拟合精度,进而影响了模型的预测能力。

3.2 O_3 吸收和产量的关系

植物体生长与其 O_3 吸收量直接相关。本研究发现水稻产量与累积气孔 O_3 通量具有显著的线性递减关系($P<0.01$), $AF_{st}2$ 与水稻产量的相关性最高,二者线性回归的决定系数(R^2)明显高于其他累积 O_3 通量指标($AF_{st}X$, $X\neq 2$)及 O_3 浓度指标($AOT40$ 和 $SUM06$), Danielson 等^[33]在研究小麦 O_3 通量与产量的关系时也得到了类似的结果。与 $AOT40$ 和 $SUM06$ 相比, $AF_{st}X$ 具有较高的剂量反应 R^2 值,表明基于气孔通量的 O_3 风险评价指标能够更好地解释 O_3 对水稻产量的影响。 $AOT40$ 和 $SUM06$ 因只考虑了 O_3 浓度的变化却忽略了环境和生物因子对植物个体 O_3 吸收的调节,因而不能用于对水稻产量的定量分析。

植物体可以通过抗氧化系统来清除进入体内的 O_3 ^[40],从而保证当 O_3 吸收速率小于某一临界值时植物体生长不会受到明显影响。本研究中, O_3 吸收速率为 $2 \text{ nmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, $AF_{st}X$ 与水稻产量的相关性最高,该临界值明显低于欧洲学者对小麦和西红柿的研究结果($5\sim 7 \text{ nmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)^[21,33,37]。与旱生作物相比,本水稻品种可能具有较高的 O_3 敏感性,这与 UN-ECE^[14]对不同作物 O_3 敏感性差异的分析结果不同。影响作物对 O_3 响应过程的因素较多,作物品种生理特性和实验区域气候特征的不同均可能对植物个体的 O_3 敏感性产生影响。本实验选用的水稻品种(粤晶丝苗 2 号)为常规稻种,对环境胁迫的抵抗能力较弱。水稻生殖生长阶段与雨季同期,连续的降水会降低累积 O_3 暴露量,减弱环境 O_3 对水稻生长的累积胁迫效应。长

期对低强度 O_3 胁迫环境的适应可能导致本水稻品种的抗氧化能力较弱,因而在开顶箱高浓度 O_3 熏蒸下,水稻个体较易受到伤害而表现出高 O_3 敏感性。

4 结论

研究表明,欧洲学者广泛使用的气孔导度限制函数能够较好地反映我国水稻气孔导度与各环境因子的关系。与其他种类的作物相比,水稻叶片的气孔运动对环境 O_3 和 VPD 的变化更加敏感。相比于 O_3 浓度指标($AOT40$ 和 $SUM06$),基于气孔导度模型的 O_3 通量指标($AF_{st}X$)能够更好地反映我国水稻产量的变化,可以利用该指标对我国南方地区,特别是珠江三角洲地区 O_3 污染造成的水稻减产进行评估。

参考文献:

- [1] Fuhrer J, Booker F. Ecological issues related to ozone: Agricultural issues [J]. *Environment International*, 2003, 29: 141–154.
- [2] 郑启伟, 王效科, 冯兆忠, 等. 臭氧对原位条件下冬小麦叶片光合色素、脂质过氧化的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25(11): 2240–2244. ZHENG Qi-wei, WANG Xiao-ke, FENG Zhao-zhong, et al. Ozone effects on chlorophyll content and lipid peroxidation in the in situ leaves of winter wheat[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(11): 2240–2244.
- [3] 张巍巍, 赵天宏, 王美玉, 等. 臭氧浓度升高对银杏光合作用的影响[J]. 生态学杂志, 2007, 26(5): 645–649. ZHANG Wei-wei, ZHAO Tian-hong, WANG Mei-yu, et al. Effects of elevated ozone concentration on *Ginkgo biloba* photosynthesis[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(5): 645–649.
- [4] 张远航, 邵可声, 唐孝炎, 等. 中国城市光化学烟雾污染研究[J]. 北京大学学报, 1998, 34(2–3): 392–400. ZHANG Yuan-hang, SHAO Ke-sheng, TANG Xiao-yan, et al. The study of urban photochemical smog pollution in China[J]. *Journal of Peking University*, 1998, 34(2–3): 392–400.
- [5] 周秀骥. 长江三角洲低层大气与生态系统相互作用研究 [M]. 北京: 气象出版社, 2004: 75–81. ZHOU Xiu-ji. The interaction between the atmosphere and ecosystems in Yangtze Delta Region[M]. Beijing: Meteorological Press, 2004: 75–81.
- [6] Chameides W L, Li X S, Tang X Y, et al. Is ozone pollution affecting crop yields in China?[J]. *Geophysical Research Letters*, 1999, 26(7): 867–870.
- [7] Wang H X, Kiang C S, Tang X Y, et al. Surface ozone: A likely threat to crops in Yangtze Delta of China[J]. *Atmospheric Environment*, 2005, 39: 3843–3850.
- [8] US Environmental Protection Agency, Office of Air Quality Planning and Standards, Research Triangle Park. Air quality criteria for ozone and related photochemical oxidants[R]. Vol. II. NC. US EPA Report No. EPA 600/P-93/004bF. Washington DC, 1996.
- [9] Fuhrer J, Skarby L, Ashmore M. Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe[J]. *Environmental Pollution*, 1997, 97: 91–106.
- [10] Heck W W, Cowling E B. The need for a long term cumulative secondary ozone standard: An ecological perspective [J]. *Environmental*

- Management*, 1997, 3:23–33.
- [11] 郑飞翔, 王效科, 张巍巍, 等. 臭氧胁迫对水稻光合作用与产量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2009, 28(11):2217–2223.
ZHENG Fei-xiang, WANG Xiao-ke, ZHANG Wei-wei, et al. Influences of elevated ozone on rice photosynthesis and yield [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2009, 28(11):2217–2223.
- [12] Emberson L D, Ashmore M R, Cambridge H M, et al. Modelling stomatal ozone flux across Europe[J]. *Environmental Pollution*, 2000a, 109: 403–413.
- [13] Köstner B, Matyssek R, Heilmeyer H, et al. Sap flow measurements as a basis for assessing trace-gas exchange of trees[J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2008, 203(1):14–33.
- [14] UN-ECE. Revised Manual on Methodologies and Criteria for Mapping Critical Levels/Loads and Geographical Areas Where They are Exceeded, Chapter 3: Mapping Critical Levels for Vegetation. UNECE convention on long-range transboundary air pollution[M]. Umweltbundesamt, Berlin, Germany, 2004.
- [15] Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 1976, 273:593–610.
- [16] Pleijel H, Danielsson H, Karlsson G P, et al. An ozone flux-response relationship for wheat [J]. *Environmental Pollution*, 2000, 109: 453–462.
- [17] Uddling J, Günthardt-Goerg M S, Matyssek R, et al. Biomass reduction of juvenile birch is more strongly related to stomatal uptake of ozone than to indices based on external exposure[J]. *Atmospheric Environment*, 2004, 38:4709–4719.
- [18] 郑启伟, 王效科, 冯兆忠, 等. 用旋转布气法开顶式气室研究臭氧对水稻生物量和产量的影响[J]. 环境科学, 2007, 28(1):170–175.
ZHENG Qi-wei, WANG Xiao-ke, FENG Zhao-zhong, et al. Effects of elevated ozone on biomass and yield of rice planted in open-top chamber with revolving ozone distribution[J]. *Environmental Science*, 2007, 28(1):170–175.
- [19] 吴荣军, 郑有飞, 赵 泽, 等. 基于气孔导度和臭氧吸收模型的冬小麦干物质累积损失评估[J]. 生态学报, 2010, 30(11):2799–2808.
WU Rong-jun, ZHENG You-fei, ZHAO Ze, et al. Assessment of loss of accumulated dry matter in winter wheat based on stomatal conductance and ozone uptake model[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(11): 2799–2808.
- [20] Emberson L D, Wieser G, Ashmore M R. Modelling stomatal conductance and ozone flux of Norway spruce: Comparison with field data[J]. *Environmental Pollution*, 2000b, 109:393–402.
- [21] Pleijel H, Danielsson H, Vandermeiren K, et al. Stomatal conductance and ozone exposure in relation to potato tuber yield – results from the European CHIP programme[J]. *European Journal of Agronomy*, 2002, 17:303–317.
- [22] Laisk A, Kull O, Moldau H. Ozone concentration in leaf intercellular air space is close to zero[J]. *Plant Physiology*, 1989, 90:1163–1167.
- [23] Unsworth M H, Heagle A S, Heck W W. Gas exchange in open-top field chambers: I. Measurement and analysis of atmospheric resistances to gas exchange[J]. *Atmospheric Environment*, 1984, 18(2):373–380.
- [24] Campbell G S, Norman J M. An Introduction to environmental biophysics[M]. 2nd Edition. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1998:286.
- [25] 周玉萍, 杨从党, 袁平荣, 等. 生长期剪去上部三片功能叶对产量形成的影响研究 [J]. 江西农业大学学报 (自然科学版), 2002, 6: 762–764.
ZHOU Yu-ping, YANG Cong-dang, YUAN Ping-rong, et al. A study on the effect of cutting of three functional leaves in the growth stage of Dianchao 2 on its yield formation[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis (Natural Science)*, 2002, 6:762–764.
- [26] 黄卫群, 何 沛, 魏芳勤, 等. 杂交水稻品种功能叶对穗重的影响研究[J]. 中国稻米, 2010, 16(3):19–20.
HUANG Wei-qun, HE Pei, WEI Fang-qin, et al. Effects of functional leaves on panicle weight of hybrid rice[J]. *China Rice*, 2010, 16(3): 19–20.
- [27] Larcher W. Physiological plant ecology[M]. 4th Edition. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 2003:261–285.
- [28] JIANG De-an, XU Yin-fa. Diurnal changes of photosynthetic rate, stomatal conductance and Rubisco in rice leaf[J]. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1996, 22(1):94–100.
- [29] 王仁雷, 华 春. 杂交稻汕优 63 剑叶光合特性的研究[J]. 南京师大学报(自然科学版), 2001, 4:111–115.
WANG Ren-lei, HUA Chun. Study on photosynthetic characteristics of hybrid rice Shanyou63[J]. *Journal of Nanjing Normal University(Natural Science)*, 2001, 4:111–115.
- [30] Frei M, Tanaka J P, Wissuwa M. Genotypic variation in tolerance to elevated ozone in rice: dissection of distinct genetic factors linked to tolerance mechanisms[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(13): 3741–3752.
- [31] Oue H, Motohiro S, Inada K, et al. Evaluation of ozone uptake by the rice canopy with the multi-layer model[J]. *Journal of Agricultural Meteorology*, 2008, 64(4):223–232.
- [32] Pemadasa M A. Photocontrol of stomatal movements[J]. *Biological Reviews*, 1981, 56(4):551–588.
- [33] Danielsson H, Karlsson P G, Karlsson P E, et al. Ozone uptake modelling and flux-response relationships: An assessment of ozone-induced yield loss in spring wheat[J]. *Atmospheric Environment*, 2003, 37:475–485.
- [34] Livingston N J, Black T A. Stomatal characteristics and transpiration of three species of conifer seedlings planted on a high elevation south-facing clear-cut[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, 17: 1273–1282.
- [35] 陈安和. 高温影响水稻叶片气孔开闭的扫描电镜观察[J]. 渝州大学学报(自然科学版), 1989, 3:45–49.
CHEN An-he. Observation of the states showing opening and closing stomata of the hybrid rice cultivar under the different temperatures with scanning electron microscope[J]. *Journal of Yuzhou University(Natural Science)*, 1989, 3:45–49.
- [36] Jones H G. Plants and microclimate[M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1983.
- [37] Pleijel H, Danielsson H, Emberson L D, 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, 41:3022–3040.
- [38] Grütters U, Fangmeier A, Jäger H-J. Modelling stomatal responses of spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Turbo) to ozone at different levels of water supply[J]. *Environmental Pollution*, 1995, 87:141–149.
- [39] 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[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14:2696–2708.
- [40] Kangasjärvi J, Talvinen J, Utriainen M, et al. Plant defence systems induced by ozone[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1994, 17:783–794.