

遮荫条件下 O₃ 胁迫对冬小麦气孔导度影响的模拟

郑有飞^{1,2,3}, 徐静馨^{2*}, 吴荣军^{1,2,3}

(1.江苏省大气环境监测与污染控制高新技术研究重点实验室, 南京 210044; 2.南京信息工程大学大气物理学院, 南京 210044; 3.南京信息工程大学环境科学与工程学院, 南京 210044)

摘要:为了探究在遮荫条件下地表 O₃ 浓度增加对冬小麦气孔导度的影响,开展了两种不同强度遮荫与开顶式气室(OTC)相结合的大田试验,设置 3 个处理组:O₃ 浓度为(100±9)nL·L⁻¹ 结合(60±5)%遮荫的处理组(T1);O₃ 浓度为(100±9)nL·L⁻¹ 结合(20±5)%遮荫的处理组(T2);O₃ 浓度为(100±9)nL·L⁻¹ 不作遮荫的处理组(CK)。利用 SC-1 型气孔导度仪测定了 3 个处理组冬小麦不同生育期的气孔导度值。综合分析了生育期和 O₃ 胁迫,以及水汽压差(*VPD*)、温度(*T*)、光照(*PAR*)环境因子的变化对冬小麦气孔导度的影响,采用修正后的 Jarvis 非线性气孔导度模型模拟了 3 个处理组的气孔导度值。结果表明:遮荫对大田环境因子均产生了影响,其中, T1、T2 处理组 8:00—16:00 点的平均温度和水汽压差较 CK 相比分别下降了 5.6 °C、4.1 °C 和 0.84 kPa、0.74 kPa; 用该模型得到的气孔导度模拟值与观测值进行了比较, $R^2=0.88$,表明模型模拟效果良好;同时,根据 O₃ 吸收通量模型计算出 T1、T2 和 CK 处理组在整个 O₃ 熏蒸时期,冬小麦 O₃ 累积吸收通量分别为 14.92、15.52、16.23 mmol O₃·m⁻²,并由此建立了 O₃ 吸收通量(*x*)与干物质损失(*y*)的关系分别为: $y=1.0-0.038x$ 和 $y=1.0-0.022x$,表明在相同 O₃ 胁迫条件下,遮荫导致了冬小麦 O₃ 累积吸收通量的差异,在 60%和 20%遮荫条件下,O₃ 吸收通量增加 10 mmol·m⁻²,与 CK 相比,其干物质累积损失分别为 38.0 %和 22.0%。

关键词:遮荫;臭氧;气孔导度;模拟

中图分类号:Q945.78 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2012)07-1271-10

Simulative Research into Ozone Stress on Stomatal Conductance of Winter Wheat Under Different Shading Conditions

ZHENG You-fei^{1,2,3}, XU Jing-xin^{2*}, WU Rong-jun^{1,2,3}

(1.Jiangsu Key Laboratory of Atmospheric Environment Monitoring and Pollution Control, Nanjing 210044,China; 2.Atmospheric Physics and Environment College of Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044,China; 3.Environmental Science and engineering College of Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: To assess the stomatal conductance responses of winter wheat to surface CO₃ increase (*Triticum aestivum* L., YangMai13) in shadings two field experiments were conducted inside open-top-chambers(OTC). Three treatments(T1, T2 and CK) were designed as follows: a) T1 consisted of CO₃ concentration reaching (100±9)nL·L⁻¹ in combination with (60±5)% shading; b) T2 of (100±9)nL·L⁻¹ and (20±5)% shading; c) of (100±9)nL·L⁻¹ and no shading denoted as control test(CK). ASC-1 stomatal conductance device was used to measure the conductance in different growth periods of the wheat development in the treatments. Afterward, comprehensive analysis was made of the impact upon the conductance in growth stages and ozone stress of vapor pressure difference(*VPD*), temperature(*T*) and Photosynthetically Active Radiation(*PAR*), followed by utilizing revised Jarvis nonlinear stomatal conductance model to study the conductance values of the three treatment groups. Results showed that shading exerted effect on the field environmental factors, and in particular, the mean *T* and *VPD* in T1 and T2 dropped by 5.6 °C and 4.1 °C and 0.84 kPa and 0.74 kPa, respectively as compared to CK over 8:00—16:00 BST. The model-given conductances were compared with the observations demonstrating $R^2=0.88$, indicating that the modelings were good enough. On the basis of model-calculated crop ozone flux uptake we found the accumulative absorption fluxes during the smudging to arrive at 14.92 mmol O₃·m⁻², 15.52

收稿日期:2011-12-18

基金项目:江苏省高校自然科学研究重大项目(编号:09KJA170004);国家自然科学基金面上项目(编号:41075114);江苏省普通高校研究生科研创新计划(CX10B_291z)

作者简介:郑有飞(1959—),江苏无锡人,博士,教授,博士生导师,近年来主要从事环境气象及农业气象研究。

E-mail:zhengyf@nuist.edu.cn

* 通讯作者:徐静馨 E-mail:zhengyf@nuist.edu.cn

mmol O₃·m⁻² and 16.23 mmol O₃·m⁻², respectively, for T1, T2 and CK, whence the relations between ozone uptake flux(x) and dry matter loss(y) were established in the form of $y=1.0-0.038x$ and $y=1.0-0.022x$, thereby showing that under the same ozone stress the different-degree shading led to difference in cumulative ozone uptake flux, and for 60% and 20% screening the dry matter loss reached 38.0% and 22.0%, in order, for T1 and T2 in comparison with CK, when the accumulated uptake flux increased by 10 mmol·m⁻².

Keywords: shading; ozone; stomatal conductance; simulation

目前,由于气溶胶等环境污染的影响,使得到达地表的太阳辐射、对流层臭氧(O₃)浓度均发生了潜在的改变,有研究指出,1961—1990 年到达地表的太阳辐射全球以每年 1.3% 的量在减少^[1],同时我国的地表辐射在 20 世纪最后 40 年也以每年 2.54% 的速度下降^[2];同时,对流层大气平均 O₃ 浓度已经从工业革命前的 38 nL·L⁻¹(夏季每日 8 h 平均)上升到 2000 年的 50 nL·L⁻¹,这个浓度已经超过了敏感作物 O₃ 伤害阈值 AOT₄₀ (O₃ 浓度高于 40 nL·L⁻¹ 时的小时累计效应指数)的 25%,悲观估计到 2100 年大气 O₃ 浓度将上升到 80 nL·L⁻¹^[3]。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的 NO_x 等 O₃ 前体物的人为排放量近年来也显著升高,导致对流层 O₃ 浓度显著增加^[4-5]。从而由气溶胶引起的辐射减弱效应和臭氧浓度增加的环境变化对作物的影响受到了越来越多学者的关注,其中对植物叶片气孔的影响成为当今研究的热点之一。

气孔是植物体与外界气体交换的“大门”,是 O₃ 进入植物体的主要通道,控制着植物蒸腾、光合、呼吸等重要生理过程^[6]。国内外已经开展了很多关于植物叶片气孔导度与环境因子关系的研究^[7-10],并建立了一些经验性或半经验性气孔导度模型,最具代表性的是 Jarvis 模型和 Ball-Berry 模型^[11]。Jarvis 模型建立了气孔导度与环境因子的多元非线性模型,认为气孔导度是多个单一环境因子反应叠加后综合作用的产物^[12],广泛应用于农田蒸散、陆面过程和生物地球化学循环^[13]。Ball-Berry 模型在稳定状态下,当叶片表层 CO₂ 浓度和大气湿度不变时,建立了气孔导度和净光合速率之间的线性关系^[14-15],在运用中学者们又发展了不同形式的修正模型^[16-17],也得到了较广泛的应用。现阶段,遮荫单因子胁迫对作物的气孔导度观测与模拟研究已得到大量结果^[18-20],通常认为遮荫会降低作物的气孔导度,也有很多研究结果指出 O₃ 单因子胁迫对作物的气孔导度有较强的负效应^[21-23]。而作物气孔导度往往受多个因子共同影响,单纯研究单因子很难正确评价其实际的生物学效应^[24]。遮荫不仅削弱了到达地表的太阳辐射,且相应地改变了温度、湿度、

水汽压差等环境因子,因此弄清遮荫条件下地表 O₃ 胁迫效应对冬小麦叶片气孔导度的影响,并对其准确定量地模拟具有重要意义。鉴于此,本文搭建两种不同强度的遮荫棚,并结合开顶式气室(OTC)大田试验,借助 SC-1 型气孔导度仪,测定了相同 O₃ 胁迫条件下,不同强度遮荫的冬小麦处理组不同生育期的气孔导度值;利用修订后的 Jarvis 模型模拟了此条件下冬小麦的气孔导度值,并相应地建立了 O₃ 吸收通量与干物质损失的关系,为防止气候变化对我国农作物的影响提供一定的理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验地点与设计

试验于 2010 年 11 月至 2011 年 5 月在南京市浦口区盘城镇南京信息工程大学农业气象试验站(32°14'N, 118°42'E)试验田进行,试验地海拔约 22 m。该地年均降水量 1 107 mm,年均气温 15.6℃,1、7 月的平均气温分别为 2.2、27.8℃,日照资源比较丰富。耕作土壤类型为黄棕壤,土质细腻均匀,黏粒含量为 26.1%,pH 值为 7.26,0~30 cm 土层有机质含量为 12.1 g·kg⁻¹,全氮含量为 0.55 g·kg⁻¹,全磷含量为 0.47 g·kg⁻¹,全钾含量为 0.21 g·kg⁻¹,肥力中等。

供试作物为扬州下里河提供的冬小麦(扬麦 13),为当地主栽品种之一。2010 年 11 月 18 日进行大田播种,采用条播的方式,行距为 25 cm,播种量为 50 kg·hm⁻²。2011 年 5 月底收获冬小麦。

试验利用镀锌钢管(南京桥旺管业有限公司)搭建遮荫棚。镀锌钢管物理性质为内径 40 mm,壁厚 2 mm,长 6 m,深埋地下 1 m,地上部分 3 m,搭建成 3 m×3 m 的遮荫小区。遮荫棚搭建完成后,采用两种透光度(分别为总太阳辐射的 40%和 80%)的尼龙遮荫网固定于竹杠上安置在钢管的上方,东西加盖遮荫网,南北方向不加盖遮荫网,保持遮荫棚内部通风。试验所用开顶式气室(OTC)由圆形不锈钢框架构成,高 1.9 m、内部直径 2 m,上部高 0.25 m,上台面为下台面面积 30%的正八棱台,外面用透光很好的聚乙烯薄膜包裹。OTC 气室曝气系统用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,这样可以更真实地模拟气流的情况,使曝气更均匀外包聚乙烯塑料膜,开顶室气室主要由气室、通风系统、O₃ 发生系统、O₃ 浓度控制和监测系统 4 个部分组成。O₃ 发生器购于南京万杰臭氧机电设备厂,为 WJ-H-Y5 型高频 O₃ 发生器,气源由臭氧发生器内置的制氧机生成。臭氧发生器每小时生产 5 g 臭氧,生成的臭氧借助轴流式风机(沈阳沈力牌 SF2-2 型)经过硅胶管和布气盘进入开顶式气室内。用臭氧检测仪监测气室内臭氧浓度,并调节气流调节阀控制气室内臭氧浓度稳定在设定的水平。用以上方法对各气室逐一进行调节,直至所有气室内浓度均到达相对稳定为止,之后每 1 h 对室内的 O₃ 浓度检测并调节一次,保证 OCT 室内臭氧浓度相对稳定。遮荫棚搭架在 OTC 气室外,与 OTC 气室顶部、左右部各间距 50 cm,使棚内有良好的通风环境。试验麦区的东西南北 4 个方向分别留出 2 m 的保护行,相邻两个处理组之间的距离为 250 cm,防止相互干扰。

试验于 3 个完全相同 O₃ 浓度的 OTC 内,并设置了 3 个水平,分别为(100±9)nL·L⁻¹O₃ 熏气结合(60±5)%遮荫处理组(T1)、(100±9)nL·L⁻¹O₃ 熏气结合(20±5)%遮荫处理组(T2)、(100±9)nL·L⁻¹熏气不作遮荫处理组(CK)。每个水平安排 1 个小区。试验从 2011 年 3 月 26 日开始进行遮荫及 O₃ 曝气处理,遮荫时段为 24 h,曝气时段为每日上午 8 点至下午 4 点,共 8 h。其中,雨天停止曝气,整个冬小麦生育期,气室内水肥条件和田间管理与气室外大田保持一致。

1.2 测定方法

1.2.1 遮荫强度的控制和 O₃ 浓度的监测

试验期间,采用 TBQ-2 型总辐射表(上海杰韦弗仪器公司生产)测定遮荫处理组到达冠层的太阳总辐射量,使到达植物冠层的太阳总辐射量误差控制在±5%的范围内。通过便携式 O₃ 检测仪 HK90 每日每隔 1~2 h 监测 1 次,调控 T1、T2、CK 处理组中 O₃ 浓度均在(100±9)nL·L⁻¹之间。

1.2.2 气孔导度和环境因子的测定

试验开始后,利用 SC-1 稳态气孔导度仪对各处理组的冬小麦气孔导度进行测量。选择条件相似的晴好天气分别于冬小麦拔节期(4 月 10 日)、抽穗期(4 月 20 日)、扬花期(4 月 28 日)和灌浆期(5 月 13 日)原位测定冬小麦的气孔导度值。测定时每个处理组随机选择 5~8 株冬小麦的叶片,每次测量时间为 8:00—

17:00,每个小时对所有处理进行 1 次气孔导度测量,其间每株冬小麦测量 1 个数据点。拔节和抽穗期选取冬小麦倒二叶,扬花和灌浆期选取旗叶。

在 T1、T2、CK 气室内安置自动气象站设备。通过 TBQ-1 型线性光量子仪(上海杰韦弗仪器公司生产)对光合有效辐射量(PAR)进行 24 h 连续观测,每 1 min 记录一次数据。由 HOBO U23-001 环境温度/相对湿度数据记录仪(美国 Onset 公司生产)对空气温度(*T*)、相对湿度(*RH*)进行连续观测,每次记录的时间间隔为 20 min。

1.2.3 干物质的测量方法

主要在室内进行,每隔 10 d 取样一次,每次每组各取样 5 株。分别将冬小麦按叶片、叶鞘、茎、根、麦穗官进行分类,分别放入挂上标签经过称重的布袋内称取鲜重,之后将样本袋放入恒温干燥箱内加热,第 1 个小时温度控制在 100~105 °C 杀青,以后维持在 70~80 °C,12 h 后进行第一次称重,以后每小时称重一次,当样本前后两次重量差≤0.5%时,该样本不再烘烤,然后分别称重。

1.3 模型的介绍

1.3.1 气孔导度模型

气孔导度模型采用 Jarvis 非线性阶乘式算法模型。Jarvis 模型是由太阳辐射、温度、水汽压差等多个环境因子综合作用的产物,通过单一环境因子反应的叠加得到多个环境因子同时变化对气孔导度的综合影响^[12]。太阳辐射既是决定叶片气孔开闭的关键因子,又影响着气孔一天内的开放程度;温度对气孔的影响较为复杂;水汽压差对气孔有一种直接作用。综上本模型重点考虑了太阳辐射、温度和水汽压差环境因子对气孔导度的影响,此外还加入了物候期和 O₃ 胁迫对气孔导度的影响。这个公式基于 Jarvis^[25]和 Emberson 等^[26]早期的研究,由 Danieleson 等^[27]重新修正。具体形式如下:

$$G_{ST} = \max\{G_{\min}; G_{\max}(\min[f_{\text{phen}}f_{\text{O}_3}]f_{VPD}f_Tf_{PAR})\} \quad (1)$$

式中: G_{ST} 是气孔导度值; $G_{\min}$ 是发生在白天的最小气孔导度,取值为 0.1^[28]; $G_{\max}$ 是冬小麦的最大气孔导度;参数 f_{phen} 、 f_{O_3} 、 f_{VPD} 、 f_T 和 f_{PAR} 分别用来表示物候期、O₃、叶片与空气间的水汽压亏缺(*VPD*)、温度(*T*)和瞬时光合有效辐射(*PAR*)对气孔导度 G_{ST} 的影响函数。其中 f 函数表示气孔导度对于每一个环境因子变化的修订,其值在 0~1 之间变化。 f_{phen} 和 f_{O_3} 是主要限制因子, f_{phen} 表示作物正常发育而衰老的影响, f_{O_3} 代表由于 O₃ 胁迫而诱导的提前衰老的影响。

同时,研究表明,冬小麦叶片最大气孔导度 $G_{\max}$ 出现在冬小麦扬花期,根据实测值,本模型取值为 $0.427 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。另外,有 O₃ 胁迫的实测 G_{ST} 从 CO₂ 和 H₂O 转化为 O₃ 的计算主要根据 Graham 定律,分子扩散转化因子为 0.61^[29]。

(1) 物候函数 f_{phen}

物候函数 f_{phen} 主要基于热时间的积累而得到,表示温度对植物发育速率的影响^[29]。

$$f_{\text{phen}} = \begin{cases} 1 - \frac{(f_a - 1)}{(f_c)} TT, \text{扬花期前} \\ 1 - \frac{(1 - f_b)}{(f_d)} TT, \text{扬花期后} \end{cases} \quad (2)$$

式中: TT 为高于生物学零度的有效日积温 ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$), 在扬花期前 O₃ 熏气的积温累计以 f_c ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$) 开始计算,扬花期以后用 f_d ($^{\circ}\text{C} \cdot \text{day}$) 计算; f_a 和 f_b 分别为冬小麦 O₃ 熏期开始和结束时的气孔导度限制参数, f_a 、 f_b 、 f_c 和 f_d 分别取值为 0.8、0.2、270 和 700^[30-31]。

(2) O₃ 胁迫系数 f_{O_3}

冬小麦扬花期后由于 O₃ 胁迫导致叶片衰老,从而导致气孔导度下降^[32-33],因此,通过大量的 O₃ 诱导冬小麦叶片衰老的 OTC 实验, O₃ 胁迫系数:

$$f_{O_3} = [1 + (AF_{sto} 0 / 11.5)^{10}]^{-1} \quad (3)$$

式中: $AF_{sto} 0$ 为根据方程 (8), Y 值为 0 时的整个 O₃ 熏期叶片累积 O₃ 吸收通量。

(3) 水汽压差胁迫函数 f_{VPD}

VPD 计算方法是先假设大气边界层的湿度是恒定的,根据 Monteith and Unsworth^[34]的公式利用 2 m 高度的湿度仪测得湿度,并基于温度公式,使用了一个标准温度来计算相对于空气中植物叶片的 VPD 值^[35]。

$$f_{VPD} = \min \{1, [(1 - G_{\min}) \times (VPD_{\min} - VPD) / (VPD_{\min} - VPD_{\max}) + G_{\min}]\} \quad (4)$$

式中: $VPD_{\max}$ 为开始限制气孔导度 g_{sto} 时的 VPD 值,取值为 0.9 kPa^[36],而 $VPD_{\min}$ 为限制气孔导度值使之达到 $G_{\min}$ 时 VPD 值,取值为 2.8 kPa。

(4) 温度胁迫函数 f_T

温度函数是一个抛物线函数,表示如下:

$$f_T = \begin{cases} 1 - (T - T_{opt})^2 / (T_{opt} - T_{min})^2, & T_{min} \leq T \leq T_{opt} \\ G_{min}, & T < T_{min} \text{ 或 } T \geq T_{max} \end{cases} \quad (5)$$

式中: T_{min} 、 T_{max} 是气孔开闭发生时候的最低、最高温度,取值分别为 13、40 ($^{\circ}\text{C}$); T_{opt} 表示最适合温度 26 ($^{\circ}\text{C}$)^[37]。

(5) 光合有效辐射强迫函数 f_{PAR}

一般情况下气孔会随着太阳辐射强度的增加而开张,当辐射增加到一定程度后,气孔的开张程度会

随着太阳辐射的增加而减少。太阳辐射中可被植物吸收、转化并用于合成有机物质的波段主要是光合有效辐射 (PAR)。此强迫函数采用的是一个矩形双曲线函数,表示如下:

$$f_{PAR} = 1 - e^{-L \cdot PAR_{ave}} \quad (6)$$

式中: L 是指定双曲线函数形状的一个具体参数,取值为 -0.002 7^[38]; PAR_{ave} 表示的是小时平均光合有效辐射,其值用矩形积分求得。公式如下:

$$PAR_{ave} = \frac{\sum_{i=1}^{60} (PAR_i)}{2} \quad (7)$$

1.3.2 O₃ 吸收通量模型

O₃ 吸收通量由 $AF_{sto} Y$ 表示,公式为:

$$AF_{sto} Y = \sum_{i=1}^n (F_{leafi} - Y) \quad (8)$$

式中: 当 $F_{leafi} \geq Y \text{ nmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, F_{leafi} 是小时 O₃ 吸收通量; n 是整个 O₃ 熏期的小时数。

在目前研究中,通常认为叶片胞间 O₃ 浓度为零,主要是由于 O₃ 具有强氧化性,进入叶片内部的 O₃ 会迅速与细胞成分反应而消耗,导致叶片内部 O₃ 浓度接近于零^[39]。叶片 O₃ 吸收通量的计算采用阻力相似原理 Resistance analogue principle^[40],计算公式为:

$$F_{leaf} = \frac{[O_3]}{r_b + r_s} \quad (9)$$

式中: F_{leaf} 为叶片内部的 O₃ 吸收通量; r_b 为叶片边界层阻力,其值是一个常数,是叶片边界层导度 (g_b) 的倒数,为 $1.138 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}^[30]; r_s 为气孔阻力,其值由阶乘式气孔导度模型公式 (1) 计算得到。$

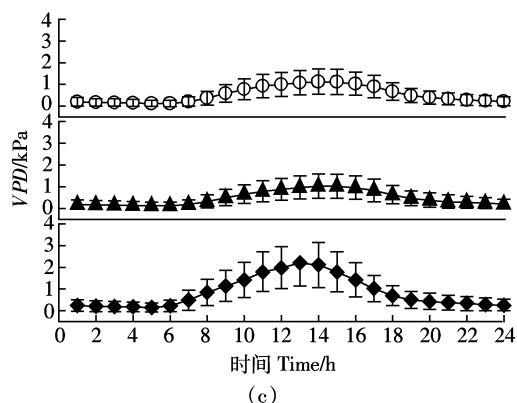
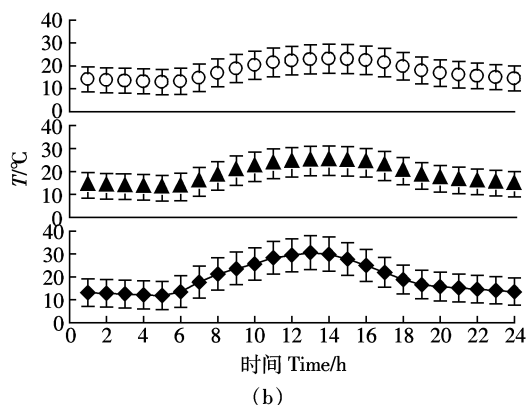
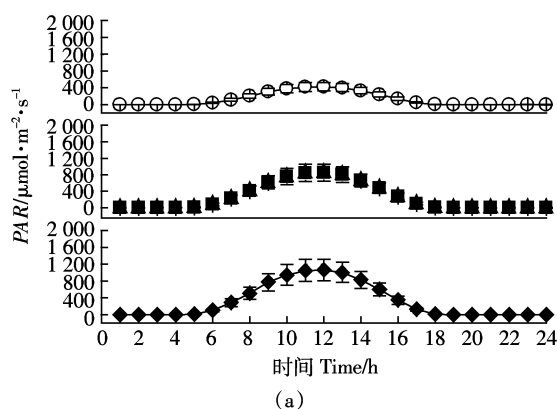
2 结果与分析

2.1 遮荫处理后各处理组大田环境因子的变化

图 1 是遮荫处理后各处理组光合有效辐射 (PAR)、温度 (T) 和水汽压差 (VPD) 的小时变化图。由图 1a 可以看出, T1、T2 和 CK 处理组 PAR 均从上午 6:00 开始上升,在中午 12:00 出现“峰值”,分别为 426.26、852.52、1 065.65 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 12:00 以后开始下降直到下午 18:00 趋于 0。图 1b 中, T1、T2 和 CK 处理组气室内 T 均从上午 7:00 开始上升 (12~15 $^{\circ}\text{C}$), 下午 13:00—15:00 达到最大值,分别为 23.15、24.69 $^{\circ}\text{C}$ 和 30.59 $^{\circ}\text{C}$ 。T1、T2 气室内在遮荫处理后 8:00—16:00 的平均温度较 CK 相比分别下降了 5.6 $^{\circ}\text{C}$ 和 4.1 $^{\circ}\text{C}$ 。图 1c 看出, T1、T2 和 CK 处理组 VPD 也均在 13:00—15:00 出现峰值,分别为 1.03、1.14 kPa 和 2.19

kPa。T1、T2 和 CK 处理组在处理 8:00—16:00 的平均 VPD 较 CK 相比分别降低了 0.84 kPa 和 0.74 kPa。

以上结果表明,遮荫处理对大田环境因子产生了不同的改变,总体变化趋势大致相同:均随着 PAR 增强,气室内空气 T 升高,空气湿度降低,叶片和空气间的 VPD 增大,且各环境因子均在 12:00—15:00 出现最大值。



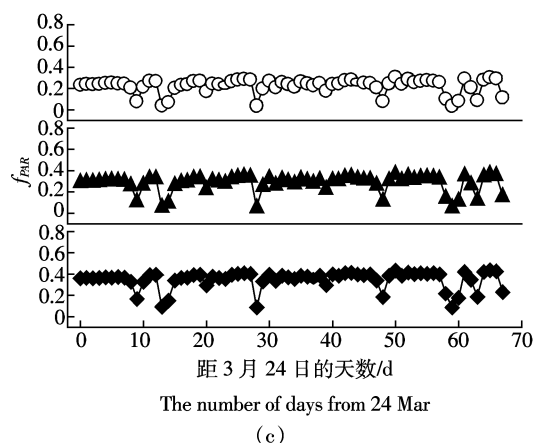
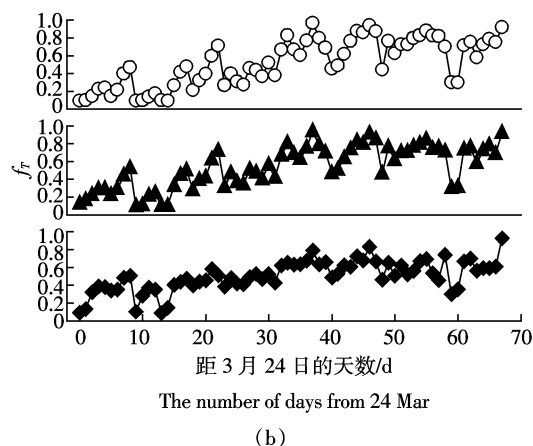
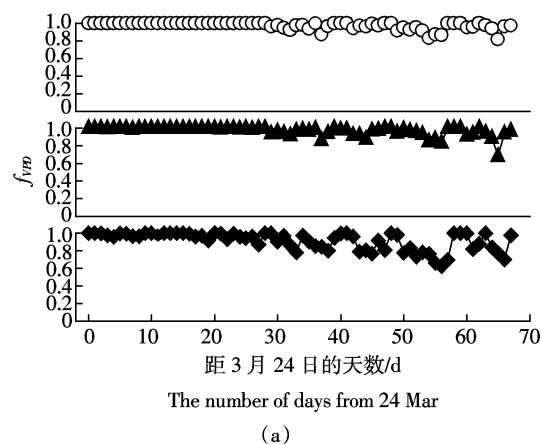
○、▲、◆分别代表 T1、T2、CK 处理组

图1 遮荫后不同处理组大田环境因子(PAR 、 T 、 VPD)变化
Figure 1 The field environmental factor changes of different treatments under shading condition

2.2 冬小麦气孔导度的模拟

2.2.1 不同处理组环境因子的变化特征

图2是不同处理组(T1、T2、CK)冬小麦在试验期间环境变量 VPD 、 T 和 PAR 对气孔导度影响的日变化过程图。这些胁迫系数是通过公式(4)~(7)分析计算得到。由图2a可以看出,T1、T2 处理组 OTC 气室

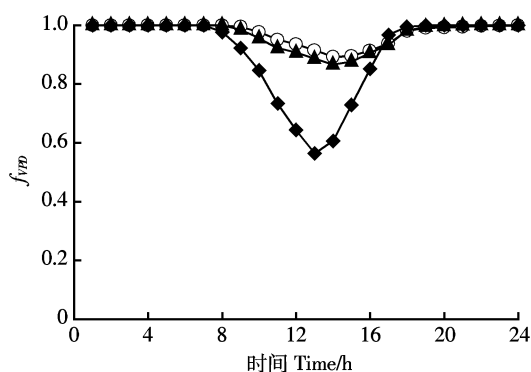


○、▲、◆分别代表 T1、T2、CK 处理组

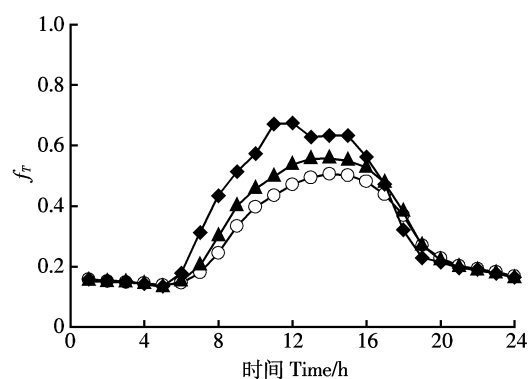
图2 不同处理组环境变量 VPD 、 T 和 PAR 对气孔导度影响的胁迫系数的日变化过程
Figure 2 The daily changes of f_{VPD} , f_T and f_{PAR} of different treatments

内的日 f_{VPD} 变化趋势大致相似, 但和 CK 处理组变化趋势明显不同。遮荫处理前 30 d VPD 不是影响 T1、T2 处理组气孔导度的主要限制因子。由图 2b、c 可以看出, T1、T2 处理组 OTC 气室内的日 f_T 和 f_{PAR} 变化趋势相似。在 T 较低或 PAR 较小时, T 和 PAR 均会成为限制气孔导度的主要因子。

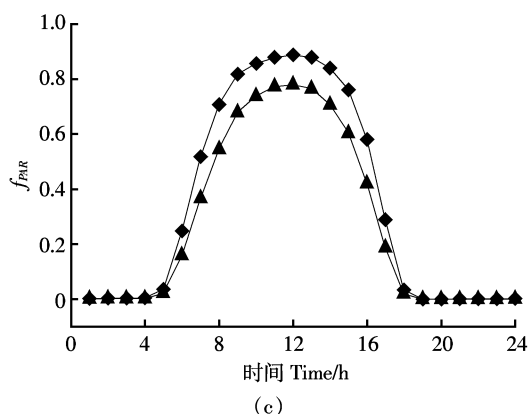
图 3 是不同处理组(T1、T2、CK)冬小麦在试验期



(a)



(b)



(c)

○、△、◆分别代表 T1、T2、CK 处理组

图 3 不同处理组冬小麦环境变量 VPD 、 T 和 PAR 对气孔导度影响的胁迫系数的小时变化过程

Figure 3 The hourly changes of f_{VPD} , f_T and f_{PAR} of different treatments

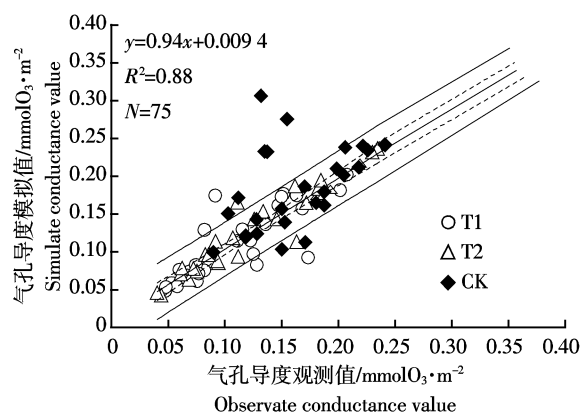
间环境变量 VPD 、 T 和 PAR 对气孔导度影响的小时变化曲线图。从图 3a 可以看出, 每日的 8:00 至 16:00 之间 VPD 均是气孔导度的最主要限制因子。由图 3b 可以看出, T1、T2 处理组总体变化趋势平缓, 在一日中并无明显波动, 而每日的 8:00 至 16:00, T 是 CK 处理组气孔导度的主要限制因子。图 3c 显示, 小时 f_{PAR} 大小变化趋势为 $T1 < T2 < CK$, 表明 PAR 强度的减小加剧了对气孔导度的限制作用。

2.2.2 冬小麦气孔导度模型的验证

选择冬小麦拔节、抽穗、扬花和灌浆期 4 个生育期, 连续测定了不同处理组的日气孔导度, 并与根据气孔导度模型计算得到的结果进行比较, 以此来验证该模型的适用性。图 4 给出了各处理组的气孔导度观测值和模拟值的关系, 通过双样本 t 检验分析, 观测值和计算值不存在显著差异 ($P < 0.01$), 决定系数 R^2 为 0.88, 表明该模型计算的气孔导度解释了不同处理组所有数据中 88% 的气孔导度变化。此外, 线性回归直线的斜率为 0.94, 与 1:1 的斜率不存在显著的差异 ($P > 0.05$), 而截距为 0.009 4, 远远低于最大气孔导度 g_{max} 的 15%, 符合精确度的要求^[41]。

2.2.3 臭氧吸收通量的变化

图 5 是在整个 O_3 熏蒸时期不同处理组的 O_3 累积吸收通量变化图。 O_3 累积吸收通量是由公式(8)计算而得。从图 5 可以看出, 在 O_3 熏蒸期的前 40 d, T1、T2 和 CK 3 个处理组的 O_3 吸收通量增长迅速, 此后增长均逐渐趋于平缓。在整个 O_3 熏期 3 个处理组吸收通量大小顺序为 $T1 < T2 < CK$ 。T1、T2 和 CK 在整个 O_3 熏蒸时期的冬小麦 O_3 累积吸收通量分别为 14.92、



“---”和“—”分别表示 95%置信度下个值和总体均值的置信域

图 4 不同处理组气孔导度观测值与模型计算值的比较

Figure 4 The calculated stomatal conductance values are plotted versus the observed stomatal conductance values in different treatments

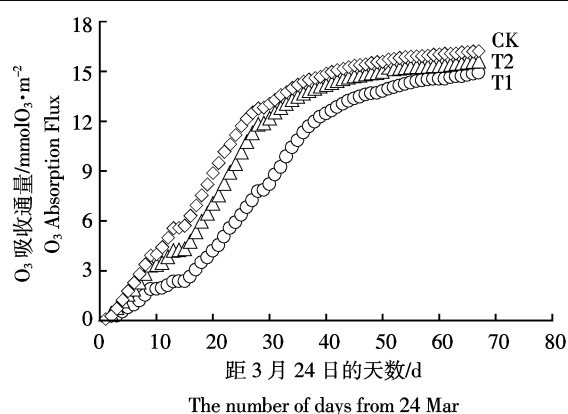


图5 整个O₃熏蒸时期不同处理组的累积O₃吸收通量变化图
Figure 5 The accumulate O₃ absorption flux variation of different treatments in whole O₃ fumigation period

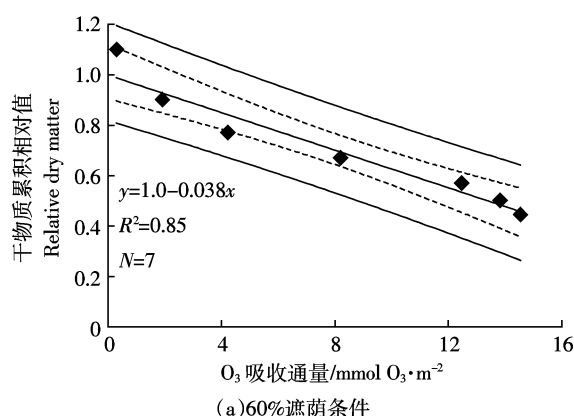
15.52、16.23 mmolO₃·m⁻²。

2.2.4 遮荫条件下臭氧吸收通量和干物质累积的关系

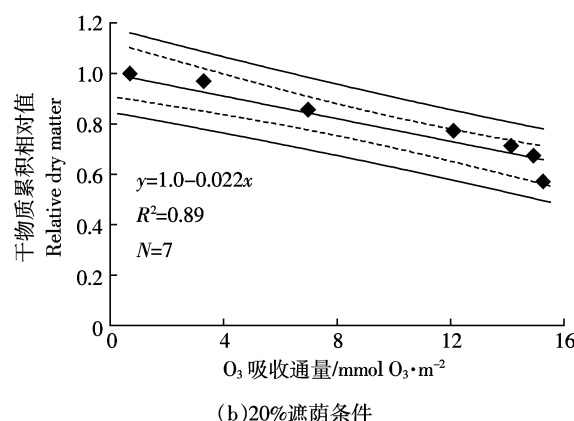
图6a、b分别是60%、20%遮荫条件下O₃累积吸收通量与冬小麦干物质累积损失的关系图。可以看出,在相同O₃胁迫[(100±9)nL·L⁻¹]条件下,60%、20%遮荫处理组T1和T2累积O₃吸收通量与冬小麦不同生育期的干物质相对CK处理组累积量的决定系数R²分别为0.85和0.89(P<0.01),存在显著的相关关系。在60%、20%遮荫条件下,当O₃累积吸收通量增加10 mmolO₃·m⁻²,与对照相比,其干物质累积损失分别为38.0%和22.0%。

3 讨论

通常研究认为,遮荫降低了到达地表的太阳总辐



(a)60%遮荫条件



(b)20%遮荫条件

干物质累积相对值指的是T1、T2处理组的干物质与CK干物质的比值;(a)、(b)图中的横坐标分别是指T1、T2处理组的O₃吸收通量;图中的“——”和“——”分别表示95%置信度下个值和总体均值的置信域

图6 遮荫条件下O₃累积吸收通量与冬小麦干物质累积损失的关系

Figure 6 The relationship between relative loss of dry matter accumulated and the modelled, accumulated stomatal uptake flux of zone under 60%, 20% shading condition

射量,相应的也改变地表层的地、气温度及相对湿度。本研究中,60%和20%遮荫处理组OTC气室内的温度(T)较CK相比在8:00—16:00平均降低了5.6℃和4.1℃,同时水汽压差(VPD)也降低了0.84 kPa和0.74 kPa。气孔是植物与外界环境联系的主要通道,与植物叶片的蒸腾和光合性能有着密切的关系。植物叶片的气孔导度对光合有效辐射、温度、水汽压亏缺等环境因子反映十分敏感^[42]。同时,环境条件的变化也直接影响了气孔的发生、分化和发育。

作物的气孔会随着VPD的增加而逐渐关闭。本研究发现,VPD对T1、T2遮荫处理组的负效应影响比CK小得多,在O₃熏蒸前30 d,T1、T2遮荫处理组 f_{VPD} 趋于0;在每天8:00—16:00中,平均 f_{VPD} 明显小于遮荫处理组。这主要是因为遮荫导致了VPD的下降,从而使得 f_{VPD} 变大,这表明遮荫可以减弱VPD对气孔导度的影响,使其维持较大的气孔开度。这与Pleijel等^[31]指出小麦的气孔导度在当VPD小于某一临界值可以维持最大开度的研究结果相类似。这是因为当VPD较小时,植物损失的水分能得到及时补充,当VPD较大时,植物为了保护自身,防止水分散失过多,从而使脱落酸量增加^[43],使得气孔导度减小。较高的水汽压差VPD或多或少的瞬时效应导致气孔关闭,从而减少叶片的蒸腾速率和水汽通量^[44]。

T对气孔导度的影响相当复杂,不仅与植物种类有关,而且,温度与湿度往往共同作用于水汽压差,环境或叶片温度的改变往往使相对湿度和水汽压发生改变。本研究发现,T对作物气孔导度的负效应随着遮荫强度的增加而增加。在O₃熏蒸前期,T较低,因

此 T 成为影响作物气孔导度的主要限制因子。 T 通过影响酶活性而间接控制着植物气孔导度^[45], 温度过低时气孔开放都会受到抑制。在每天的 8:00—16:00, CK 处理组平均 f_T 在午间变小, 且在中午 12:00 趋于最小值; 同时 f_{VPD} 在午间也呈现下降趋势, 这表明 CK 处理组有明显的“午休”现象, 而 T1、T2 遮荫处理并没有出现该现象。这表明遮荫有可能会解除作物的“午休”现象, 但是 T1、T2 遮荫处理组并未因无“午休”现象而使气孔导度增大, 这可能是因为遮荫导致 T 降低, 使其小于最低温度的临界值, 且过低的温度影响了作物体内酶的活性^[46], 最终使气孔导度变小。

光强可以诱导并维持植物气孔开放。本研究发现在整个 O₃ 熏蒸期, 光合有效辐射 (PAR) 是影响作物气孔导度的重要环境因子, 并随着遮荫强度的增加, PAR 的负效应越明显; 在每日的 8:00—16:00, 平均 f_{PAR} 也随着遮荫强度的增加而减小。遮荫使得作物光合有效辐射量不足, 从而导致了作物气孔导度变小, 这与叶片在光线较弱的条件下, 气孔导度随遮荫程度的增加逐渐下降研究结果相似^[47]。这可能是因为弱光下单位叶面积的叶肉细胞表面积增加, 叶肉阻力也随之增加^[20], 使气孔导度下降。通常, 光照强度的增强可以导致气孔数目的增加, 而弱光下气孔数目会减少, 尤其是叶表面^[48], 从而使气孔导度变小。

另一方面 O₃ 胁迫会降低作物的气孔导度。O₃ 通过气孔进入植物体后, 溶解于与细胞壁结合的水中, 并经反应形成一系列的活性氧自由基 (AOS)^[49], AOS 攻击细胞膜, 导致细胞膜部分破裂, 同时细胞膜通过产生乙烯及茉莉酸等信号物质引起细胞内发生一系列的改变^[50], 从而破坏了叶片表面, 改变了气孔的可塑性^[51], 诱导气孔关闭。此外气孔导度的变化与叶肉细胞内其他过程的变化相偶联^[52], 也是植物气孔导度降低的一个原因。

本模型考虑了物候期 f_{phen} 对冬小麦气孔导度的影响, 所建立的物候胁迫系数 f_{phen} 是根据整个生育期的积温来确定。研究指出, 作物的气孔导度会随着叶片的生长而达到最大值, 当叶片逐渐衰老的时候^[43], 气孔导度也随之下降。冬小麦叶片较高的气孔导度在扬花期, 因此在该时期的 f_{phen} 取到最大值。积温常被用于描述植物的生长, 它比用一个固定时间段的温度描述对植物的影响要准确很多, 且它更好地解释了冬小麦在灌浆期的持续时间。O₃ 胁迫会使冬小麦生育期缩短, 加速叶片的老化程度, 所以, 在气孔导度模型中增加 f_{phen} 将能更加贴切的反映 O₃ 对气孔导度的

伤害。

气孔导度除了受遮荫造成的环境因素差异影响以外, 还取决于植物所吸收的 O₃ 量以及植物抗氧化能力的大小^[53]。小麦是对臭氧极其敏感的作物之一^[54], T1、T2 和 CK 处理组均处于 100 nL·L⁻¹ 的 O₃ 熏蒸, 由图 5 可以看出, 3 个处理组在 O₃ 熏蒸的前 20 d 吸收的 O₃ 通量速度缓慢, 这可能由于在冬小麦生育早期, O₃ 浓度较低, 生育期是主要的限制因子, 且此时 T 较低, 从而导致气孔导度较小, O₃ 吸收不多。在整个 O₃ 熏蒸期吸收的 O₃ 通量大小顺序为 CK>T2>T1。吸收通量主要由 O₃ 浓度和气孔导度两方面决定, 臭氧吸入量与气孔开度大小呈正比^[55], 气孔开度越大, O₃ 吸入量越大。T1、T2 遮荫处理组的气孔导度受到了严重的抑制, 气孔开度较小, 阻碍了叶片臭氧的吸收。由此建立了相同 O₃ 胁迫条件下, 60% 和 20% 遮荫处理的干物质累积损失与不遮荫处理 CK 的 O₃ 吸收通量的关系, 关系式分别为:

$$y=1.0-0.038x; y=1.0-0.022x。$$

相同 O₃ 胁迫在遮荫条件下, 当 O₃ 吸收通量增加 10 mmol·m⁻², 与 CK 相比, 60% 和 20% 遮荫条件下干物质累积损失分别为 38.0% 和 24.0%。遮荫引起了冬小麦气孔关闭, 从而导致 O₃ 吸收通量的减少, 但干物质质量并没有随 O₃ 吸收通量的减少而增大。这可能是由于遮荫降低了作物光合速率, 从而影响了作物的光合生产, 尤其是长时间的遮荫使得作物自身对环境的相应调节能力难于恢复, 进一步使干物质的累积下降。

模型中没有考虑土壤水分亏缺对气孔导度的影响。理论上, 土壤水分亏缺可降低植物的气孔导度, 减少 O₃ 吸收量, 从而在很大程度上降低 O₃ 对植物的伤害^[56]。因此, 土壤水分已经在很多研究中纳入到气孔导度的模拟过程当中。此外, 有研究指出由于遮荫会延长作物的生育期^[18], 本文只考虑了臭氧对物候期的影响, 并没有从遮荫的角度去考虑遮荫对物候期的影响。因此, 这些不足都需要在今后的研究中进一步的完善。

4 结论

研究表明, 遮荫对大田环境因子均产生了影响, VPD 、 T 和 PAR 是影响作物气孔导度的主要因子, Jarvis 气孔导度模型能够较好地反映遮荫条件下 O₃ 胁迫对我国冬小麦气孔导度与各环境因子的关系 ($R^2=0.88$)。基于 O₃ 通量模型计算出遮荫条件下 O₃ 吸收量

比不遮荫的少,60%遮荫和20%遮荫条件下臭氧吸收通量分别为14.92、15.52、16.23 mmol O₃·m⁻²,以此建立的干物质损失模型表明,当O₃累积吸收通量增加10 mmol·m⁻²,60%、20%遮荫条件下干物质累积损失分别为38.0%和22.0%。可以利用该指标对我国南方地区,特别是长三角地区由于辐射减弱和O₃污染造成的冬小麦减产进行评估。

参考文献:

- [1] IPCC, 2007. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment.
- [2] Che H Z, Shi G Y, Zhang X Y. Analysis of sky conditions using 40 year records of solar radiation data in China[J]. *Theoretical and Applied Climatology*, 2006, 89: 83–93.
- [3] Fiscus E L, Booker F L, Burdley K O. Crop responses to ozone: Uptake, modes of action, carbon assimilation and partitioning[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 997–1011.
- [4] Luo C, John J, Zhou X J, et al. A nonurban ozone air pollution episode over eastern China: Observations and model simulations[J]. *J Geophys Res*, 2000, 105(D2): 1889–1908.
- [5] 王效科, 欧阳志云, 苗 鸿. DNDC 模拟在长江三角洲农田生态系统 CH₄ 和 N₂O 排放量估算中的应用[J]. *环境科学*, 2001, 22(3): 15–19. Wang X K, Ouyang Z Y, Miao H. Application of DNDC model in estimation of CH₄ and N₂O emissions in agricultural ecosystems in Yangtze River Delta[J]. *Chinese Journal of Environmental Science*, 2001, 22(3): 15–19.
- [6] 寇太记, 常会庆, 张联合, 等. 近地层 O₃ 污染对陆地生态系统的影响[J]. *生态环境学报*, 2009, 18(2): 704–710. Kou T J, Chang H Q, Zhang L H, et al. Effect of near-surface O₃ pollution on terrestrial ecosystems[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(2): 704–710.
- [7] 齐 华, 于贵瑞, 刘允芬, 等. 柑橘叶片气孔导度的环境响应模型研究[J]. *中国生态农业学报*, 2004, 12(4): 43–48. Qi H, Yu G R, Liu Y F, et al. Study of Jarvis model on stomatal conductance of mandarin leaf[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2004, 12(4): 43–48.
- [8] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photo-synthesis model for C₃ plants[J]. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18(4): 339–335.
- [9] 唐凤德, 武耀祥, 韩士杰, 等. 长白山阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子的关系[J]. *生态学报*, 2008, 28(11): 5649–5655. Tang F D, Wu Y X, Han S J, et al. Relationship of stomatal conductance of leaf with environmental factors in broad leaved Korean pine forest at Changbai Mountain[J]. *Acta Oecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5649–5655.
- [10] 王玉辉, 周广胜. 羊草叶片气孔导度对环境因子的响应模拟[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 739–743. Wang Y H, Zhou G S. Analysis and quantitative simulation of stomatal conductance of *Aneurolepidium chinense*[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(6): 739–743.
- [11] 李永秀, 娄运生, 张富存. 冬小麦气孔导度模型的比较[J]. *中国农业气象*, 2011, 32(1): 106–110. Li Y X, Lou Y S, Zhang F C. Comparison of stomatal conductance models for winter wheat[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2011, 32(1): 106–110.
- [12] 王玉辉, 何兴元. 羊草叶片气孔导度特征及数值模拟[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(4): 517–521. Wang Y H, He X Y. Characteristics and quantitative simulation of stomatal conductance of *Aneurolepidium chinense*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(4): 517–521.
- [13] 叶子飘, 于 强. 植物气孔导度的机理模型 [J]. *植物生态学报*, 2009, 33(4): 772–782. Ye Z P, Yu Q. Mechanism model of stomatal conductance[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(4): 772–782.
- [14] 石建红, 周锁铨, 余 华, 等. 鄱阳湖流域典型树种夏季气孔导度模型及影响因素比较[J]. *环境科学研究*, 2010, 23(1): 33–40. Shi J H, Zhou S Q, Yu H, et al. Stomatal conductance models of typical tree species in the Basin of Poyang Lake in summer and comparison of their influencing factors [J]. *Research of Environmental Sciences*, 2010, 23(1): 33–40.
- [15] Ball J T. An analysis of stomatal conductance[M]. Stanford University Dept of biological Sciences, 1998.
- [16] Leuning R. Modelling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis* [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1990, 17(2): 159–75.
- [17] Kim S H, Lieth H. A coupled model of photosynthesis, stomatal conductance and transpiration for a rose leaf (*Rosa hybrida* L.) [J]. *Annals of Botany*, 2003, 91(7): 771–781.
- [18] 刘贤超, 康绍忠, 周吉福. 遮阴对作物生长影响的研究进展[J]. *干旱地区农业研究*, 2001, 19(4): 65–73. Liu X Z, Kang S Z, Zhou J F. Development of research on the effects of shading on crop growth[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2001, 19(4): 65–73.
- [19] 宋晓蕾, 杨红玉, 曾黎琼, 等. 植物遮荫效应的研究进展[J]. *北方园艺*, 2009(5): 129–133. Song X L, Yang H Y, Zeng L Q, et al. Study on the shading impact on plant[J]. *Northern Horticulture*, 2009(5): 129–133.
- [20] 王绍辉, 郝翠玲, 张振贤. 植物遮荫效应的研究与进展[J]. *山东农业大学学报*, 1998, 29(1): 130–134. Wang S H, Hao C L, Zhang Z X. The study and advance in the shade effect of plant[J]. *Journal of Shandong Agricultural University*, 1998, 29(1): 130–134.
- [21] Elagöz V, Han S S, Manning W J. Acquired changes in stomatal characteristics in response to ozone during plant growth and leaf development of bush beans (*Phaseolus vulgaris* L.) indicate phenotypic plasticity[J]. *Environmental Pollution*, 2006, 140(3): 395–405.
- [22] 许 宏, 杨景成, 陈圣宾, 等. 植物的臭氧污染胁迫效应研究进展[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(6): 1205–1213. Xu H, Yang J C, Chen S B, et al. Review of plant response to ozone pollution[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(6): 1205–1213.
- [23] 梁 晶, 曾 青, 朱建国, 等. 植物对近地层高浓度臭氧响应的评价指标研究进展[J]. *中国生态农业学报*, 2010, 18(2): 440–445. Liang J, Zeng Q, Zhu J G, et al. Review of indexes for evaluating plant response to elevated near-surface ozone concentration[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(2): 440–445.
- [24] UNEP. Environment effects of ozone depletion and its interactions with climate, 2002 assessment[M]. United Nations Environmental Programme, 2003.
- [25] 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*, London B, 1976, 273:593–610.
- [26] Emberson L, Ashmore M A, Cambridge H M, et al. Modelling stomatal ozone flux across Europe[J]. *Environ Pollut*, 2000, 109:403–413.
- [27] Danielsson H, Karlsson, G P, Karlsson P E, et al. Ozone uptake modelling and flux–response relationships: An assessment of ozone–induced yield loss in spring wheat[J]. *Atmosphere Environment*, 2003, 37(4): 475–485.
- [28] Körner C. Leaf diuasive conductances in the major vegetation types of the globe[A]//Schulze E D, Caldwell M M (Eds.), *Eco–physiology of Photosynthesis*. Ecological Studies Vol. 100. Springer, Heidelberg: 463–490.
- [29] Campbell G S, Norman J M. An introduction to environmental biophysics[M]. Second edition. Berlin, Heidelberg: Springer, 1998:286.
- [30] Pleijel H, Danielsson H, Karlsson, G P, et al. An ozone flux–response relationship for wheat[J]. *Environmental Pollution*, 2000, 109(3):453–462.
- [31] 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, 41:3022–3040.
- [32] Pleijel H, Danielsson H, Vandermeiren K. 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.
- [33] Gelang J, Pleijel H, Sild E, et al. Rate and duration of grain filling in relations to flag leaf senescence and grain yield in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) exposed to different concentrations of ozone[J]. *Physiologia Plantarum*, 2000, 110(3):366–375.
- [34] Monteith J L, Unsworth M. Principles of environmental physics[M]. 2nd Edition. London: Arnold, 1990.
- [35] Jones H G. Plants and Microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology[M]. 2nd Edition. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- [36] Weber P, Rennenberg H. Dependency of nitrogen dioxide(NO₂) fluxes to wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves from NO₂ concentration, light intensity, temperature and relative humidity determined from controlled dynamic chamber experiments[J]. *Atmospheric Environment*, 1996, 30(17):3001–3009.
- [37] Grüters U, Fangmeier A, Jäger H J. Modelling stomatal responses of springwheat(*Triticum aestivum* L. cv. Turbo) to ozone at different levels of water supply[J]. *Environmental Pollution*, 1995, 87(2), 141–149.
- [38] Op de Beeck M, De Bock M, Vandermeiren k, et al. A comparison of two stomatal conductance models for ozone flux modeling using data from two Brassica species[J]. *Environmental Pollution*, 2010, 158(10): 3251–3260.
- [39] Laisk A, Kull O, Moldau H. Ozone concentration in leaf intercellular air spaces is close to zero[J]. *Plant Physiology*, 1989, 90(3): 1163–1167.
- [40] Unsworth M H, Heagle A S, Heck W W. Gas exchange in open–top field chambers: II. Resistances to ozone uptake by soybeans[J]. *Atmospheric Environment*, 1984, 18(2):381–385.
- [41] Underwood A J. Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997:504.
- [42] 李银鹏, 季劲钧. 陆地碳循环研究中植物生理生态过程模拟进展[J]. *生态学报*, 2002, 22(12):2227–2237.
- Li Y P, Ji J J. Progresses in modeling plant ecophysiological processes in the study of terrestrial carbon cycles [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(12):2227–2237.
- [43] Jones H G. Plants and Microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology[M]. Cambridge University Press, 1992.
- [44] 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价[J]. *生态学报*, 2010, 30(11):2799–2808.
- Wu R J, Zheng Y F, Zhao Z, et al. Assessment of loss accumulated dry matter in winter wheat based on stomatal conductance and ozone uptake model[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(11):2799–2808.
- [45] 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.
- [46] 佟 磊, 王效科, 苏德·毕力格, 等. 水稻气孔臭氧通量拟合及通量与产量关系的比较分析[J]. *农业环境科学学报*, 2011, 30(10): 1930–1938.
- Tong L, Wang X K, Sude Bilige, et al. Stomatal ozone uptake modeling and comparative analysis of flux–response relationships of rice[J]. *Journal of Agro–Environment Science*, 2011, 30(10):1930–1938.
- [47] 周兴元, 曹幅亮. 遮荫对假俭草抗氧化酶系统及光合作用的影响[J]. *南京林业大学学报*, 2006, 30(3):32–36.
- Zhou X Y, Cao F L. Effects of shading on the antioxidant enzymatic system and photosynthesis of Centipedegrass[J]. *Journal of Nanjing Forestry University(Natural Science Edition)*, 2006, 30(3):32–36.
- [48] Ryski I, Spigelmon M. Use of shading to control the time of harvest of red–ripe pepper fruits during the winter season in a high–radiation desert climate[J]. *Scientia Horticulture*, 1986, 29:37–45.
- [49] Wohlgemuth H, Mittelstrass K, Kschieschan S, et al. Activation of an oxidative burst is a general feature of sensitive plants exposed to the air pollutant ozone[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25(6):717–726.
- [50] Long S P, Naidu S L. Effects of oxidants at the biochemical, cell and physiological levels[M]. London, UK: John Wiley, 2002.
- [51] Elagoz V, Manning W J. Ozone and bean plants: Morphology matters[J]. *Environmental Pollution*, 2002, 120(3):521–524.
- [52] Noormets A, Sober A, Pell E J, et al. Stomatal and nonstomatal limitation to photosynthesis in two trembling aspen (*Populustremuloides* Michx.) clones exposed to elevated CO₂ and/or O₃[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(3):327–336.
- [53] Tausz M, Grulke N E, Wieser G. Defense and avoidance of ozone under global change[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147(3):525–531.
- [54] 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 Y M, Guo J P, Wang C Y, et al. The reaction and sensitivity experiment of O₃ on rice and winter wheat[J]. *Chinese Journal of Eco–Agriculture*, 2002, 10(1):13–15.
- [55] 金明红, 黄益宗. 臭氧污染胁迫对农作物生长与产量的影响[J]. *生态环境*, 2003, 12(4):482–486.
- Jin M H, Huang Y Z. Review of crops damaged and yield loss by ozone stress[J]. *Ecology and Environment*, 2003, 12(4):482–486.
- [56] King D A. Modeling the impact of ozone x drought interactions on regional crop yields[J]. *Environmental Pollution*, 1988, 53:351–364.