



地表臭氧浓度升高对陆地生态系统影响的研究进展

冯兆忠^{1*} 袁相洋² 李品² 尚博² 平琴² 胡廷剑² 刘硕²

¹南京信息工程大学应用气象学院, 江苏省农业气象重点实验室, 南京 210044; ²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

摘要 浓度不断升高的地表臭氧(O₃)已成为全球性环境问题, 中国也不例外。目前, 高浓度O₃对叶片光合气体交换、植物生长或生物量的影响已备受关注, 但有关O₃对生态系统层次的研究还相对稀缺且存在较大的不确定性。该文梳理了近40年来地表O₃浓度及其影响相关领域的发展趋势和研究热点, 回顾了地表O₃浓度升高对植物影响的研究手段和评估方法, 综述了地表O₃浓度升高对陆地生态系统影响方面取得的重要进展, 主要包括植物应对O₃胁迫的响应机制、地表O₃对粮食产量和作物品质、生态系统固碳能力、群落结构和地下过程的影响及地表O₃污染区域风险; 此外, 针对目前研究的不足, 对未来研究进行了展望。建议利用先进的完全开放式O₃熏蒸系统模拟O₃浓度升高对生态系统影响的同时加强对地下生态过程的研究, 开展O₃与其他环境因子的复合作用研究; 关注O₃污染对粮食安全的影响; 开展联网研究, 建立统一评价体系; 探索减缓地表O₃污染的生态防控措施; 以期地表O₃污染生态效应领域的发展提供助力。

关键词 地表臭氧浓度升高; 陆地生态系统; 影响; 响应; 碳固定; 风险评估

冯兆忠, 袁相洋, 李品, 尚博, 平琴, 胡廷剑, 刘硕 (2020). 地表臭氧浓度升高对陆地生态系统影响的研究进展. 植物生态学报, 44, 526–542. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0144

Progress in the effects of elevated ground-level ozone on terrestrial ecosystems

FENG Zhao-Zhong^{1*}, YUAN Xiang-Yang², LI Pin², SHANG Bo², PING Qin², HU Ting-Jian², and LIU Shuo²

¹Jiangsu Key Laboratory of Agricultural Meteorology, School of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China; and ²State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Abstract

Rising ground-level ozone (O₃) is currently an essential environmental issue in the world, especially in China. While research on the effects of O₃ on leaf photosynthetic gas exchange, plant growth and biomass has received a lot of attention, ecosystem-scale studies are however scarce and subject to great uncertainties. This article combs trends and hotpots of ground-level O₃ concentration and its effects on plants and ecosystems over the past 40 years. Research techniques and assessment methods for studying the ecological effects of ozone pollution are covered. The most important advances on the impacts of elevated ozone on terrestrial ecosystem are reviewed: plant response mechanisms, effects on grain yield, crop quality, carbon sequestration capacity, community structure and below-ground processes of different terrestrial ecosystems. Finally, regional risk assessment of the O₃ pollution is discussed. Considering the main knowledge gaps, future research should focus on belowground ecosystem response to elevated O₃ and should also incorporate O₃ and multi-factor experiments using Free-Air Ozone Concentration Elevation (FACE) system. More attention should also be paid on food security, establishment of Asian ozone network, standardization of risk assessment approach, and exploration of ecological measures to reduce the negative effects of O₃ pollution. This review can help to promote more studies on the ecological effects of ground-level O₃ pollution.

Key words elevated ground-level ozone concentration; terrestrial ecosystem; effect; response; carbon sequestration; risk assessment

Feng ZZ, Yuan XY, Li P, Shang B, Ping Q, Hu TJ, Liu S (2020). Progress in the effects of elevated ground-level ozone on terrestrial ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 526–542. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0144

收稿日期Received: 2019-06-13 接受日期Accepted: 2019-08-03

基金项目: 国家自然科学基金(41771034)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41771034).

* E-mail: zhaozhong.feng@nuist.edu.cn

地表臭氧(O_3)特指距离地球表面15 km范围内的近地层 O_3 , 除少量来自平流层大气传输外, 其余大部分是氮氧化物(NO_x)、非甲烷类挥发性有机化合物(NMVOCs)、一氧化碳(CO)和甲烷(CH_4)等前体物在强烈光照下发生光化学反应而产生(冯兆忠等, 2018)。自工业革命以来, 伴随城市化进程加快和化石燃料的过度燃烧, 地表 O_3 浓度在世界范围内普遍升高。近年来, 模型和观测数据都表明地表 O_3 浓度小时峰值在欧洲和北美等地已有所下降, 但亚洲地区仍呈不断上升的趋势(Cooper *et al.*, 2014)。中国环境监测网络2013–2017年的数据表明, 过去5年中国地表 O_3 浓度以每年 $3 \mu g \cdot kg^{-1}$ 的速率攀升(Wang *et al.*, 2019), 目前全国地表 O_3 浓度每日8 h滑动平均最大值(MDA8)的年平均值已达(41.2 ± 6.3) $\mu g \cdot kg^{-1}$, 尤其华北平原、长江三角洲和珠江三角洲等地(MDA8峰值年平均值已处于 $60\text{--}70 \mu g \cdot kg^{-1}$), 地表 O_3 污染形势十分严峻(Lu *et al.*, 2018)。地表 O_3 是具有植物毒性的气体污染物, 具有强氧化性。高浓度地表 O_3 或长期低浓度 O_3 能诱导植物叶片出现可见损伤, 加速植物衰老, 降低光合作用, 改变碳分配, 抑制植物生长和生物量积累, 影响作物品质和产量, 最终降低生态系统碳汇能力, 改变生态系统结构和功能(Ashmore, 2005; Ainsworth, 2017; 高峰, 2018)。

地表 O_3 的发现最早可追溯到1839年(Leeds, 1880), 但直到1945年“洛杉矶烟雾”爆发后, 地表 O_3 生态效应的研究才逐渐进入学者的视野(Rogers *et al.*, 1956)。经过近百年的发展, 涉及地表 O_3 对植物、土壤及生态系统影响的研究, 已经遍及世界上大多数国家, 发表了2 500多篇期刊论文和十余本英文专著。到目前为止, O_3 表现伤害症状的描述及症状等级的鉴定(如叶片萎黄、褪绿和坏死等典型症状分

类), O_3 伤害机理的探究(如 O_3 降低光合速率的气孔与非气孔因素等), O_3 对植物叶片(光合作用、气孔导度及抗氧化系统等), 个体(生物量、产量或品质), 种群(种间关系、群落构成)及生态系统(生产力和固碳能力等)的影响, 及 O_3 污染防治对策的探讨(前体物减排措施、化学防护剂的应用和作物栽培管理模式的筛选)等方面都进行了大量相关研究(Ashmore, 2005; Grulke & Heath, 2020)。然而地表 O_3 浓度升高对陆地生态系统水平碳、氮和水循环、营养交互、群落更替及地下生态系统动态变化过程(如根系功能变化、根际过程机制、土壤微生物活性及反馈等)方面的研究仍鲜有报道(Fuhrer *et al.*, 2016)。通过系统梳理和总结目前国内外研究成果, 本文对地表 O_3 浓度升高对生态系统影响这一领域的研究历史、研究方法、评估指标、重大进展和存在的主要问题进行了回顾分析, 并对未来研究进行了展望。

1 基于文献计量的研究发展动态分析

1.1 地表 O_3 浓度及其影响相关研究SCI论文发表情况

基于地表 O_3 与植被、土壤和生态系统研究领域的基本状况, 通过Web of Science核心数据库, 选取检索式TS = ((“vegetation” OR “plant*” OR “soil” OR “ecosystem”) AND (“ O_3 ” OR “ozone”))对1990–2018年世界范围内的SCI文章发表状况进行检索, 得到文献10 705篇。然后根据主题“臭氧对植物、土壤及生态系统等的影响”进行人工筛选和逐一排查, 最终获得有效SCI文章2 549篇。自1995年, 中国和世界上发表地表 O_3 污染对植物及生态系统影响研究的SCI文章统计见图1。文章发表最多的时段是1998–2007年, 平均每年150篇左右, 最高达到182

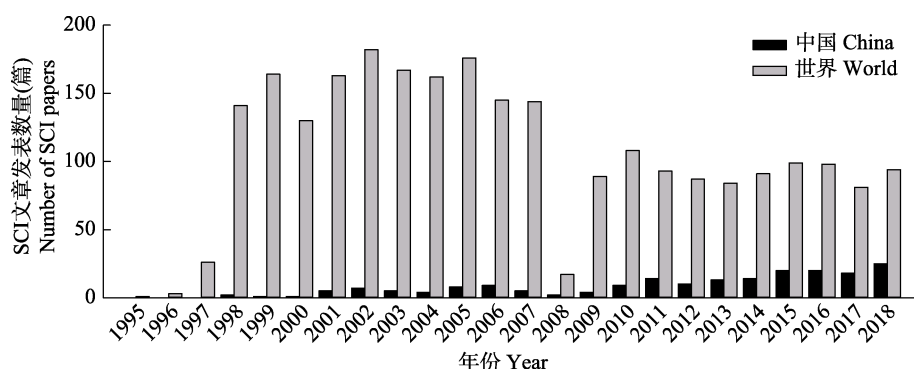


图1 中国与世界上地表 O_3 污染对植物及生态系统影响研究的SCI文章数量统计(从1995年开始)。

Fig. 1 Articles have been published in the SCI journals about the effects of ground-level O_3 on plants or ecosystem from China and the world since 1995.

篇。2008年文章发表量相对较少, 总计只有17篇, 但之后2009至2018年, 文章数量比较平稳, 平均为每年100余篇。中国的研究成果在SCI源期刊发表数量自1998年开始逐年增加, 2018年达到25篇(截止到2018年11月)。

1.2 热点学科分布与关键词

根据文献计量统计结果, 1995–2018年地表O₃

及其对植物及生态系统影响研究SCI发文的热点学科研究方向见图2。从图中可以看出, 发文量前13的热点学科方向(发文量超1%)主要集中在环境科学、生态学、植物科学、大气科学、气象学、工程学、水文学、农学和林业, 占据了总发文量的75%。

表1给出1995–2018年地表O₃浓度升高对植物及生态系统影响研究SCI发文的主要关键词(出现频次

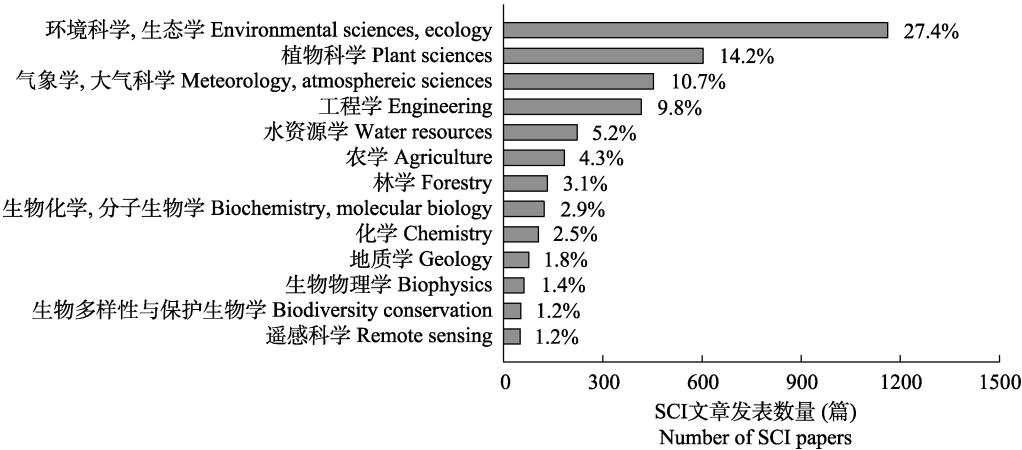


图2 地表O₃浓度升高对植物及生态系统影响研究SCI文章发文的热点学科分布。

Fig. 2 Discipline hotspots distribution of SCI papers about the effects of ground-level O₃ on plants or ecosystem.

表1 O₃浓度升高对植物及生态系统影响的SCI文章出现频次最多的50个关键词

Table 1 Top 50 most frequent keywords of SCI papers about the effects of elevated ground-level O₃ on plants or ecosystem

序号 Number	关键词 Keyword	频次 Frequency	序号 Number	关键词 Keyword	频次 Frequency
1	臭氧 Ozone	748	26	叶绿素 Chlorophyll	27
2	空气污染 Air pollution	118	27	臭氧通量 Ozone flux	27
3	光合作用 Photosynthesis	110	28	臭氧损耗 Ozone depletion	26
4	气孔导度 Stomatal conductance	103	29	臭氧吸收 Ozone uptake	26
5	对流层臭氧 Tropospheric ozone	95	30	风险评估 Risk assessment	26
6	氧化压力 Oxidative stress	75	31	大豆 Soybean	26
7	产量 Yield	70	32	紫外线B辐射 UV-B radiation	26
8	气候变化 Climate change	62	33	二氧化碳 CO ₂	25
9	生长 Growth	62	34	欧洲山毛榉 <i>Fagus sylvatica</i>	25
10	小时臭氧浓度超过40 μg·kg ⁻¹ 的积累值 AOT40	56	35	干旱 Drought	24
11	小麦 Wheat	55	36	森林 Forests	24
12	二氧化碳 Carbon dioxide	54	37	开顶气室 Open top chambers	24
13	生物量 Biomass	50	38	抗坏血酸 Ascorbic acid	23
14	臭氧氧化 Ozonation	49	39	消毒/杀菌 Disinfection	23
15	气体交换 Gas exchange	45	40	乙烯二腈的简称 EDU	23
16	臭氧浓度升高 Elevated ozone	45	41	乙烯二腈 Ethylenediurea	22
17	紫外线B辐射 UV-B	41	42	水稻 Rice	22
18	抗氧化物 Antioxidants	39	43	开放式自由空气增强系统 FACE	22
19	氮 Nitrogen	38	44	烟草 Tobacco	21
20	活性氧 Reactive oxygen species	36	45	叶绿素a荧光 Chlorophyll a fluorescence	21
21	叶绿素荧光 Chlorophyll fluorescence	33	46	乙烯 Ethylene	20
22	全球变化 Global change	33	47	过氧化氢 Hydrogen peroxide	20
23	抗坏血酸盐 Ascorbate	30	48	生物监测 Biomonitoring	20
24	二氧化碳浓度升高 Elevated CO ₂	30	49	膜脂过氧化 Lipid peroxidation	19
25	临界水平 Critical levels	29	50	地表臭氧 Surface ozone	19

AOT40, accumulated hourly O₃ concentration over a threshold of 40 μg·kg⁻¹.

最多的前50个)。从统计表中可以看出, SCI论文中出现频次最高的10个关键词分别为臭氧(ozone)、空气污染(air pollution)、光合作用(photosynthesis)、气孔导度(stomatal conductance)、对流层臭氧(tropospheric ozone)、氧化压力(oxidative stress)、产量(yield)、气候变化(climate change)、生长(growth)和小时臭氧浓度超过 $40 \mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的积累值(AOT40)。

2 研究手段及评估方法的历史回顾

2.1 研究技术与手段

1958年美国加利福尼亚Richards等在期刊文献中首次报道高浓度地表 O_3 引起加利福尼亚城市周边葡萄(*Vitis vinifera*)叶片出现坏死病斑。随后, 高浓度 O_3 对植物的毒害作用逐渐受到社会的关注, 相关研究也逐步活跃起来。历经几十年发展, 其研究对象逐渐从作物、草地转向森林树木, 从地上生态系统逐步向地下生态系统转移; 从探讨单一物种在 O_3 熏蒸下的响应, 转向多因子或多物种种内或种间关系; 研究尺度也从叶片光合生理, 上升到整株生物量, 并逐渐转向生态系统碳氮循环; 从短期实验向长期可控实验发展。

在此期间, 尽管社会经济不断发展、实验设备和研究方法不断更新, 但地表 O_3 污染对植物及生态系统影响的研究主要还是以模拟 O_3 浓度升高的控制实验为主。纵观发展历程, 试验设备与手段的改进和更新大致可分为三个阶段(王春乙, 1995): (1) 1970年之前, 研究主要利用封闭式静态或动态气室或室内生长箱进行模拟实验(Heagle *et al.*, 1973)。(2) 1973年之后, 美国学者Heagle等(1979)和Mandle (1973)研制开顶式气室(OTC)模拟高浓度 O_3 对植物的损伤和影响机制, 并最终在世界范围内推广, 成

为研究地表 O_3 浓度升高对植物及生态系统影响的主流手段。(3)由于OTCs气室内外较大的环境差异, OTCs模拟实验下的熏蒸结果是否适用于大田研究一直备受争议。为解决OTCs内微气候环境带来的影响, 1986年Hendrey和Kimball (1994)提出建立自由空气中气体浓度增加(FACE)系统的想法, 并逐步用于大田实验。由于与外界大气几乎一致的气体流速、温度、光照和风速等条件(Matyssek *et al.*, 2010), FACE系统被普遍认为是当前研究地表 O_3 浓度升高对植物及生态系统影响最为理想的实验平台, 但由于造价昂贵, 技术要求高, 只有少数国家和实验室开展相关研究(有关上述研究方法的优缺点见表2)。 O_3 熏蒸的FACE平台仅有10个左右且多数已经停止运行(Paoletti *et al.*, 2017), 主要包括美国威斯康星州Aspen FACE (停止运行; Karnosky *et al.*, 2003), 美国伊利诺伊州Soybean FACE (停止运行; Morgan *et al.*, 2004), 瑞典苏尔草地FACE (停止运行; Volk *et al.*, 2003), 芬兰库奥皮奥FACE (停止运行; Oksanen, 2003), 德国克兰兹堡森林FACE (停止运行; Matyssek *et al.*, 2010), 中国江都水稻(*Oryza sativa*)/小麦(*Triticum aestivum*)轮作FACE (停止运行; Tang *et al.*, 2011), 日本札幌森林FACE (仍在运行; Watanabe *et al.*, 2013), 意大利佛罗伦萨3D FACE (仍在运行; Paoletti *et al.*, 2017), 以及刚刚建成的中国延庆唐家堡杨树人工林FACE。由于实验条件和FACE平台规模的限制, 有关地表 O_3 浓度升高对生态系统水平的研究成果主要来自美国Aspen FACE和德国克兰兹堡森林FACE (Grulke & Heath, 2020)。

2.2 评估方法与指标

不管研究方法如何更新, 由于空间和时间上的限制, 模拟地表 O_3 浓度升高的控制实验主要探究高

表2 地表 O_3 浓度升高对植物及生态系统影响不同研究方法的优缺点

Table 2 Advantages and disadvantages of different study methods about the effects of elevated ground-level O_3 on plants or ecosystem

研究方法 Study method	优点 Advantage	缺点 Disadvantage
室内生长箱 Growth chamber	技术简单, 操作容易, 费用低, 可控温湿度、光照 Simple technique, easy to operate, low cost. Temperature, humidity and light intensity can be controlled	空间小, 短期实验为主, 与真实大气环境不符 Small space, suitable for short-term experiments, inconsistent with the real atmospheric environment
开顶气室 Open top chamber	技术简单, 操作容易, 低费用, 高精度, 多因子, 可过滤 O_3 并进行田间试验 Simple technique, easy to operate, low cost, high precision, suitable for multi-factor and field experimental study, reducing O_3 less than ambient air	空间小, 短期幼苗实验, 盆栽为主, 微气候效应 Small space, suitable for short-term and pot experiments such as seedling, significant microclimate effects
自由空气中气体浓度增加系统 Free-Air Concentration Elevation	自然环境, 多因子, 长期实验, 大田研究, 研究尺度囊括叶片、个体、群落或生态系统水平 Natural environment, suitable for multi-factor, field and long-term experimental study, scale covers leaf, individual-, community- and ecosystem-level	技术要求高, 费用昂贵, 普适性差 Higher technical requirement, high cost, and poor universality

浓度O₃对植物损伤的机理,而区域尺度上探究O₃对陆地生态系统的影响却很难通过模拟实验获得。为评价区域O₃风险和评估O₃对生态系统影响带来的损失,学者主要通过不同评估指标评估区域、国家或全球尺度上地表O₃污染的生态效应。总体来说,评估指标的研究主要经历了三个阶段,分别是浓度响应关系、剂量响应关系和通量响应关系评估指标(Musselman *et al.*, 2006)。浓度响应关系评估指标主要包括M7/M12 (白天7 h (9:00–16:00) O₃浓度平均值或白天12 h (8:00–20:00) O₃浓度平均值),早期曾广泛应用于表征O₃浓度暴露与农作物产量损失相关性的研究中(Legge *et al.*, 1995)。剂量响应关系评估指标主要有SUM06 (O₃小时浓度高于或等于60 μg·kg⁻¹的累积值)(Lefohn & Foley, 1992), W126 (O₃小时浓度在规定时段内的加权求和值)和AOTX (整个生长季太阳辐射>50 W·m⁻²时段内O₃小时浓度超过X μg·kg⁻¹的累计值, X普遍设为40 μg·kg⁻¹)(Fuhrer *et al.*, 1997; LRTAR Convention, 2015)。剂量响应指标综合考虑O₃浓度和暴露时间对植物生长的影响,在世界范围内得到广泛应用。

然而, O₃对植物的影响不仅依赖于大气O₃浓度同时也依赖于叶片气孔导度(O₃的吸收)和植物自身抗氧化能力(Matyssek *et al.*, 2007)。近年来,基于气

孔O₃吸收量的评估指标POD_Y (植物毒性O₃剂量,整个生长季单位面积上气孔O₃吸收通量超过临界值Y nmol m⁻²·s⁻¹的积累量)被开发并逐步替代浓度暴露剂量指标,用于区域或全球O₃对农作物和森林树种生长影响的评估(Büker *et al.*, 2015; LRTAR Convention, 2015)。目前,哪个指标更适合区域O₃风险评估的争论一直存在,但欧洲和亚洲地区多项O₃对农作物或植被影响的研究均表明:考虑水分供应的情况下, O₃暴露造成的生物量或作物产量的降低与POD_Y的拟合度比AOTX更好(Mills *et al.*, 2011; Gao *et al.*, 2017),能更好表征O₃对生态系统的影响。整体来看,各个评估指标的计算方式和所需参数从简单到复杂,从单一考虑O₃浓度到综合考虑环境因子对植物O₃吸收通量的影响,逐渐可以精确评估地表O₃污染对生态系统农林生产力的影响(表3)。

3 相关研究的重要进展

3.1 植物应对O₃胁迫的响应机制

通常认为,植物通过气孔防御和非气孔防御对O₃胁迫做出响应。气孔作为叶片与外界气体交换的“门户”,是O₃进入植物体内的主要通道,控制着植物蒸腾、呼吸和光合等重要生理过程。正常光热条件下,气孔处于打开状态,但高浓度O₃可以直接影

表3 地表O₃对生态系统影响评估指标的优缺点对比
Table 3 Advantages and disadvantages of different O₃ metrics about the effects of ground-level O₃ on ecosystem

评估模型 Evaluation model	评估指标 Evaluation indicator	优点 Advantage	缺点 Disadvantage
浓度响应关系 Concentration-response relationship	白天7 h (9:00–16:00) O ₃ 浓度平均值(M7)或白天12 h (8:00–20:00) O ₃ 浓度平均值(M12) 7 h (9:00–16:00) seasonal mean O ₃ concentrations (M7), 12 h (8:00–18:00) seasonal mean O ₃ concentrations (M12)	计算简单, 直观易懂, 参数需求较少 Simple calculation, easy understanding, less parameters	仅考虑O ₃ 浓度单一因素, 机理性较差 This approach only considers O ₃ concentration, but no physical mechanism
剂量响应关系 Concentration-based dose-response relationship	O ₃ 小时浓度高于或等于60 μg·kg ⁻¹ 的累积值(SUM06), O ₃ 小时浓度在规定时段内的加权求和值(W126), 整个生长季太阳辐射>50 W·m ⁻² 时段内O ₃ 小时浓度超过X μg·kg ⁻¹ 的累计值(AOTX) The sum of all hourly average concentrations > 60 μg·kg ⁻¹ (SUM06), a cumulative ozone exposure index based on sigmoidally weighted daytime O ₃ concentrations (W126), accumulated hourly O ₃ concentration over a threshold of X μg·kg ⁻¹ during daylight hours (AOTX)	计算简单, 同时关注O ₃ 浓度和暴露时间, 应用广泛 Simple calculation and wide application, the method concerns O ₃ concentration and exposure time simultaneously	只探讨O ₃ 对植物的影响, 没有考虑其他环境因子的影响, 缺乏生物学意义 This approach only considering the factor O ₃ but not consider the effect of other environmental factors on plants, and thus no biological meaning is covered
通量响应关系 Flux-based dose-responses relationship	整个生长季单位面积上气孔O ₃ 吸收通量超过临界值Y nmol m ⁻² ·s ⁻¹ 的积累量(POD _Y) Phytotoxic O ₃ dose over a threshold of Y (POD _Y)	同时考虑环境因子(物候、温度、光照、蒸气压和土壤水势等参数)和植物自身对O ₃ 响应的影响 Environmental factors (e.g. phenology, temperature, photosynthetically photon flux density, water vapor pressure deficit, soil water potential) and plants itself were considered	所需参数较多, 计算过程复杂, 树种特异性限制较大 This approach required many parameters with a complex calculation procedure, but varied by species

响调节气孔开张的保卫细胞上钾离子浓度, 改变细胞膨压, 诱导气孔关闭, 引发逆性的防御响应(Wieser *et al.*, 2002)。因此, 气孔闭合被认为是植物抵御O₃胁迫的第一道防线(Ainsworth, 2017)。然而, 气孔对O₃的响应(关闭)也并不是始终如一的。研究发现随着O₃暴露时间的延长, O₃诱导的气孔关闭会出现滞后甚至失灵的现象(Hoshika *et al.*, 2012), 从而导致大量O₃进入细胞间隙, 气孔防御机制失效。

气孔防御机制失效后, 进入细胞的O₃将诱导叶片内部抗氧化系统启动解毒和修复的非气孔防御响应(冯兆忠等, 2018)。非气孔防御响应主要是指“质外体-共质体系统”内一些抗氧化组分对O₃解毒和修复的防御过程。具体来说, O₃进入植物叶片的细胞间隙后会溶解在细胞壁的结合水里, 经过一系列的化学反应形成活性氧分子(ROS), ROS能够破坏细胞壁并与细胞膜上的不饱和脂肪酸发生反应, 从而对叶片造成损伤(Tausz *et al.*, 2007; Pellegrini *et al.*, 2018)。植物质外体的抗氧化物质如还原性抗坏血酸(ASC)、抗氧化酶(如超氧化物歧化酶)可与ROS反应进行初级解毒, 成为抵御O₃的第二道防线(Kangasjärvi *et al.*, 2005; Dai *et al.*, 2019), 而剩余的ROS会经过质膜到达共质体, 此时共质体内抗氧化成分如过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)及抗氧化剂(如酚类化合物-谷胱甘肽(GSH)、脯氨酸和多胺等)等抗氧化酶类物质被诱导作为次级解毒响应机制参与诸如“抗坏血酸-谷胱甘肽(ASA-GSH)循环”等氧化还原过程, 进而对ROS进行进一步解毒与消除(Luwe, 1996)。气孔闭合除了会减少O₃的吸收, 也会抑制CO₂吸收和水汽交换, 而非气孔防御响应中的抗氧化系统解毒过程也会消耗大量的能量并对光合反应系统造成不同程度的损伤, 降低羧化速率和电子传递速率, 进而抑制光合和蒸腾作用, 损害植物生长(Gao *et al.*, 2016)。然而, 最新研究表明持续整个生长季的长期O₃暴露会影响植物叶片的气孔密度、开度和大小等表观属性(李品等, 2018), 而O₃从气孔进入到细胞间隙后, 也可以通过影响植物的叶肉导度降低植物的光合能力(Xu *et al.*, 2019)。此外, 有关29种落叶和常绿树种应对O₃胁迫的研究还发现不同木本植物对O₃响应的差异主要来自植物功能叶片比叶质量的大小(即叶片比叶质量越大的树种对O₃越不敏感),

与气孔导度无明显相关性(Li *et al.*, 2016)。

除单因子O₃胁迫外, 由于全球气候变化和极端气候常态化, 植物经常受到O₃和其他环境因子交互作用的影响(如O₃与CO₂、升温、干旱或氮沉降等)(Schmadel-Hageböling *et al.*, 1998; Ollinger *et al.*, 2002; Eltayeb *et al.*, 2006; Ghimire *et al.*, 2018)。然而, 植物应对O₃与其他因子交互作用的响应并不是两者或单独作用的简单叠加, 往往取决于植物种类、生长时期、对特定环境因子的敏感性、胁迫浓度及时间, 以及具体的微气候条件(列淦文和薛立, 2014)。一方面, 通过诱导气孔关闭、限制叶片O₃吸收(CO₂浓度升高/干旱胁迫), 或提高碳同化速率、促进植物光合作用(CO₂浓度升高/氮增加), CO₂浓度升高、干旱胁迫和氮沉降经常被报道可增强植物抵御O₃的能力, 减缓O₃伤害(白月明等, 2005; Handley & Grulke, 2008; Gao *et al.*, 2017)。另一方面, 与之相反, 也有研究发现长期高浓度CO₂或干旱降低气孔导度的同时, 会引起植物蒸腾速率、光合产物合成和积累的降低(McDonald *et al.*, 2002; Pollastrini *et al.*, 2010); 而超过植物承载阈值的高氮负荷也会对植物的光合生理活性产生负效应(Yamaguchi *et al.*, 2010), 进而加重植物在复合环境下的碳损失、水分蒸散损失和自由基积累, 对植物产生协同伤害(Karnosky *et al.*, 2005; 列淦文和薛立, 2014)。高峰(2018)认为O₃与其他环境胁迫因子出现的先后次序也会影响植物对复合作用的响应。

3.2 地表O₃浓度升高对粮食产量和品质的影响

O₃不仅抑制植物生长, 还导致农作物大量减产(Fuhrer, 2009; Ainsworth *et al.*, 2012; Feng *et al.*, 2015a; Singh & Agrawal, 2017)。有关O₃对作物产量的影响已经在北美、欧洲和亚洲多地的几十种作物上有所研究报道, 包括对O₃敏感的小麦、西瓜(*Citrullus lanatus*)、豆类、棉花(*Gossypium hirsutum*)、萝卜(*Raphanus sativus*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)、洋葱(*Allium cepa*)、大豆(*Glycine max*)和莴苣(*Lactuca sativa*), 对O₃适度敏感的甜菜(*Beta vulgaris*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)、油菜(*Brassica napus*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)、水稻、玉米(*Zea mays*)、葡萄和西兰花(*Brassica oleracea*), 和对O₃耐受的作物大麦(*Hordeum vulgare*)、李(*Prunus salicina*)和草莓(*Fragaria ananassa*)等(Mills *et al.*, 2007; Booker *et al.*, 2009; Feng & Kobayashi, 2009; Avnery

et al., 2011; Broberg *et al.*, 2015)。通过汇总406个控制实验的数据进行meta分析发现, 与活性炭过滤环境($\leq 26 \mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)相比, 当前环境 O_3 浓度(平均值 $40 \mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)可导致主要粮食作物(小麦、水稻、大豆和马铃薯等)减产10%左右; 未来地表 O_3 浓度升高情景下($51\text{--}71 \mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$), 作物产量将进一步降低10%–20% (Feng & Kobayashi, 2009)。最近, 有关美国、法国、印度、中国和俄罗斯等小麦主产国的模型评估数据显示, 2010–2012年间高浓度 O_3 浓度造成北半球和南半球小麦平均减产9.9%和6.2%, 抵消了因水肥管理或改良品种等措施对其增产所做的努力(Mills *et al.*, 2018)。我国这方面的研究起步较晚, 但发展迅速。从20世纪90年代末开始, 学者先后利用OTC和 O_3 -FACE系统研究了地表 O_3 浓度升高对我国主要粮食作物和蔬菜的影响, 涉及品种包括冬小麦、水稻、大豆、玉米、油菜、菠菜(*Spinacia oleracea*)和青菜(*Brassica rapa*)等(冯兆忠等, 2018)。研究显示, 高浓度 O_3 暴露下农作物均出现不同程度减产, 不同浓度 O_3 对水稻、小麦、大豆等不同品种作物的减产幅度为10%–60% (贾一磊, 2016; 曹嘉晨等, 2017), 对油菜、菠菜和青菜等蔬菜生物产量的降幅为4.0%–89% (白月明等, 2002; 郭建平, 2003)。

相对于农作物产量, O_3 对粮食品质影响的研究集中在几种主要农作物(如小麦、水稻和大豆)(冯兆忠等, 2018)。基于北美、欧洲和亚洲已有的 O_3 对小麦影响的meta分析发现, O_3 显著降低小麦淀粉浓度, 但显著增加蛋白质和一些营养元素浓度(如钾、镁、钙、磷、锌、锰和铜)(Broberg *et al.*, 2015)。印度北部热带地区有关小麦的研究则显示, O_3 显著降低小麦籽粒糖含量, 但没有改变籽粒蛋白质含量(Tomer *et al.*, 2015)。有关水稻的研究还发现, O_3 增加粳稻直链淀粉含量, 但对籼稻直链淀粉含量无显著影响(Sawada *et al.*, 2016)。国内研究则表明, 尽管高浓度 O_3 显著降低冬小麦面粉中支链淀粉和淀粉含量, 但是增加直链淀粉含量(Zhang *et al.*, 2013)。 O_3 显著降低水稻稻米直链淀粉浓度、分解率, 增加黏度、起糊温度、蛋白质和微量矿物质浓度, 但蛋白质总量没有改变(Wang *et al.*, 2012)。此外, 研究还发现 O_3 熏蒸显著降低了小麦籽粒出粉率和硬度, 但增加冬小麦面粉峰值黏度、低谷黏度、最终黏度和反弹值(贾一磊, 2016)。

3.3 地表 O_3 浓度升高对陆地生态系统固碳能力的影响

地表 O_3 浓度升高对植物光合作用、生长和生物量积累、物质分配等过程的连锁负效应导致陆地生态系统生产力和固碳能力降低(Reich, 1987; Wittig *et al.*, 2009; Ainsworth *et al.*, 2012), 削弱了自然生态系统的碳汇能力(Felzer *et al.*, 2005; Sitch *et al.*, 2007; Collins *et al.*, 2010)。基于大量OTCs控制实验下北半球中纬度北方温带树种的meta分析发现, O_3 浓度升高导致树木的净光合作用和总生物量分别降低11%和7% (Wittig *et al.*, 2009)。最近, 有关中国热带、亚热带和温带树种的meta分析则发现, O_3 浓度升高导致中国木本植物的净光合作用和总生物量分别降低28%和14% (Li *et al.*, 2017)。

有关自然环境下 O_3 浓度升高对陆地生态系统影响的研究较为稀缺。但是现有开放式 O_3 浓度增强系统(O_3 -FACE)观测平台下的长期研究也有着相似结果, Aspen FACE实验发现, O_3 浓度升高3–4年后, 欧洲山杨(*Populus tremuloides*)纯林、欧洲山杨-纸皮桦(*Betula papyrifera*)和欧洲山杨-糖枫(*Acer saccharum*)混交林的总生物量分别降低23%、13%和14% (Karnosky *et al.*, 2003, 2005); 虽然在最初的7年内生物量的分配格局并未受 O_3 影响(King *et al.*, 2005), 但在实验11年后, 敏感型欧洲山杨几乎从森林冠层中消失(Kubiske *et al.*, 2007)。德国克兰兹堡郁闭冠层的成熟挪威云杉(*Picea abies*)和欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)混交林(60年)对 O_3 浓度升高长期响应的研究也表明, 8年 O_3 暴露导致欧洲山毛榉的树干生产力降低了44% (Pretzsch *et al.*, 2010)。目前, 国内还没有研究涉及 O_3 -FACE平台下 O_3 浓度升高对森林生态系统碳汇能力的影响。

3.4 地表 O_3 浓度升高对陆地生态系统群落构成和地下过程的影响

植物长期过量摄取 O_3 还可以引起物种组成、冠层结构改变, 影响生态系统种群均匀度和丰富度, 威胁生态系统多样性(Fuhrer *et al.*, 2016; Bergmann *et al.*, 2017), 最终影响生态系统碳、氮和水循环(McLaughlin *et al.*, 2007; Sun *et al.*, 2012; Grulke & Heath, 2020)。基于温室或OTCs控制实验下有关草本植物的多项研究都发现, 随着 O_3 暴露时间的延长, 对 O_3 相对敏感的物种/种群将会被对 O_3 相对耐受的物种/种群替代(Fuhrer *et al.*, 1994; Hayes *et al.*,

2009), 非禾本科杂草与禾本科杂草的比例也在发生改变(Hayes *et al.*, 2010)。有关Aspen FACE森林生态系统的研究也表明, 尽管整个森林林分结构没有受到明显影响, 但敏感型欧洲山杨树种在O₃熏蒸7年后几乎从森林冠层中消失(Kubiske *et al.*, 2007)。然而, 由于种内及种间复杂的竞争关系, O₃对生态系统群落结构的影响有时候并不是统一的, 高浓度O₃暴露环境下O₃敏感型种群首先达到较高覆盖度的情况也时有发生(Evans & Ashmore, 1992; Barbo *et al.*, 1998)。此外, 由于生态系统各营养级之间的交互作用, 高浓度O₃影响植物群落多样性的同时也潜在影响植物组织、化学组成、二次代谢产物(如酚苷类化合物、植物源挥发性有机化合物等)释放, 进而改变植物种群周边与之相关的动植物、真菌、细菌和昆虫行为或活动(ICP Vegetation, 2013; Fuhrer *et al.*, 2016)。例如, O₃暴露使得西黄松(*Pinus ponderosa*)更易受到小蠹虫的袭击(Dahlsten *et al.*, 1997), 但O₃诱导红云杉(*Picea rubens*)萜烯物质释放增加的同时减少了其上蚜虫幼虫的数量(Cannon, 1990); 而有关欧洲山杨的研究则发现O₃暴露降低柳皮苷和特里杨苷含量, 增加了缩合单宁含量, 引起林分中蚜虫和森林天幕毛虫幼虫数量剧增, 但蚜虫捕食者或天敌(如瓢虫、草蛉和蜘蛛)的数量显著减少(Percy *et al.*, 2002; Kopper & Lindroth, 2003)。

此外, 虽然地下生态系统并不是直接暴露在O₃环境下, 但大量证据表明O₃对地上生态系统的影响将会转移至地下(Andersen, 2003; Lindroth, 2010)。如高浓度O₃环境下, 植物分配到根的生物量将会大大减少, 基于100多组实验数据的meta分析研究表明O₃暴露导致生物量分配到地下的量平均减少5.6%(Grantz *et al.*, 2006)。另外, 凋落物分解是生态系统营养循环的关键过程。通过影响凋落物的数量、质量和分解速率, 高浓度地表O₃会间接改变土壤微生物群落活性、组成和结构, 土壤化学属性及土壤营养循环(Larson *et al.*, 2002; Fuhrer *et al.*, 2016)。然而, 比较遗憾的是, 目前有关O₃对地下生态过程影响的研究仅集中在农田生态系统, 仅有少部分研究涉及森林土壤(主要来自Aspen FACE)或草地生态系统(ICP Vegetation, 2013)。而且, 由于凋落物种类、化学成分、分解者种群、土壤和大气环境条件的不同, 高浓度O₃对凋落物分解动态的影响还存在很大争议(Gessner *et al.*, 2010; Fuhrer *et al.*, 2016; Grulke

& Heath, 2020)。例如, 研究发现O₃对欧洲白桦(*Betula pendula*)叶片凋落物质量和损失率有明显影响(Kasurinen *et al.*, 2006, 2007), 但不影响欧洲山毛榉凋落物的分解速率(Schlöter *et al.*, 2005)。有关地表O₃浓度升高对地下生态系统结构和功能的影响还有待进一步探究。

3.5 地表O₃浓度升高的区域风险评估

基于OTCs和O₃-FACE平台下单个站点的控制实验可探究O₃对植物个体、群落或生态系统的影响, 但将站点或样地尺度的研究外推到区域或全球, 评估O₃污染区域风险的研究主要通过响应关系和模型。目前, 其研究领域主要集中在地表O₃污染对农作物产量和森林生产力等方面。早在1994年, Chameides等(1994)就利用经济模型初步预测O₃浓度升高可能导致2025年全球30%–75%的作物面临产量降低的风险。基于O₃前体物排放、化学反应传输模型和M12、AOT40指标的评估显示, 2000年全球O₃污染引起全球小麦、玉米和大豆产量平均降低2.2%–15%, 每年因上述作物产量降低所导致的经济损失达110–180亿美元(Avnery *et al.*, 2011)。最近, 基于POD_y评估指标的研究则表明, O₃对小麦造成的产量损失北半球(9.9%)明显高于南半球(6.2%), 平均产量损失最高的地区主要位于北半球暖温带湿润地区(12.5%)、热带湿热(12.5%)和热带潮湿气候区(17.2%)(Mills *et al.*, 2018)。在区域尺度上, 基于1990年O₃浓度数据, Wang和Mauzerall (2004)利用M7和M12指标评估了O₃对中国、日本和韩国主要农作物产量的影响, 结果显示O₃污染造成小麦、玉米、棉花减产1%–9%, 大豆减产23%–27%, 造成2.4–35亿美元的经济损失, 在维持现有的污染物排放、管理措施和农业生产技术不变的情况下, 预计到2020年小麦、玉米、棉花减产幅度为2%–15%, 大豆为28%–35%。最近, 利用AOT40指标的研究显示, 2014年当前O₃浓度导致中国农作物产量损失7 840万t, 小麦、水稻和玉米相对减产分别为8.5%–14%、3.9%–15%和2.2%–5.5%(Lin *et al.*, 2018)。而只聚焦于长江三角洲地区的研究则发现, 2015年区域O₃污染分别造成小麦和水稻减产9.9%–36.1%和7.3%–23.9%(Zhao *et al.*, 2018)。虽然国内也有少量研究建立了POD_y与个别树种或作物相对生物量或相对产量之间的通量响应关系(Feng *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2015; Gao *et al.*, 2017), 但并没有研究利用POD_y指

标评估区域O₃污染对农作物产量损失的影响。

区域尺度上,地表O₃污染对陆地生态系统固碳能力的影响主要依靠模式算法的估算。早在20世纪90年代,基于AOT40指标的研究就发现高浓度O₃降低美国东北部阔叶林净初级生产力(NPP) 3%–16%,对地上生物量的降低每年为0–10% (Chappelka & Samuelson, 1998)。另有研究表明O₃污染造成美国植被碳固定降低18–38 Tg·a⁻¹, NPP降低至少9 g·m⁻²·a⁻¹,且高浓度O₃导致植物-土壤系统碳积累和固定能力下降(Felzer *et al.*, 2004)。此外,运用自主开发的基于过程的陆地生态系统动态模型(DLEM),国内学者发现近40年来O₃浓度升高使中国森林净固碳量减少7.7%,且不同的森林类型降低幅度不同:如北方落叶阔叶林降低21.8%,北方落叶针叶林降低5.2%,温带落叶阔叶林降低21.1%,温带常绿阔叶林降低7.6%,温带常绿针叶林降低0.4%,温带落叶针叶林降低6.2%,热带落叶阔叶林降低43.1%,热带常绿阔叶林降低9.6% (Ren *et al.*, 2011)。最近,Yue等(2017)用地球系统模式(NASA ModelE2-YIBs)得出O₃污染造成中国陆地植被NPP降低600 Tg·a⁻¹,且对于不同功能类型的植物,O₃对总初级生产力(GPP)的降低都随着O₃浓度的升高而加大。总体来看,模型驱动的结果与大量控制实验的发现相吻合,均表明O₃污染在不同尺度都对自然生态系统碳固定有显著的负效应,未来O₃浓度升高有可能抵消因大气CO₂浓度升高所增加的GPP (18%–34%)(Sitch *et al.*, 2007)。

4 存在问题与研究展望

浓度不断升高的地表O₃对生态系统来说是一个重要的全球变化因子,其对植物个体生长过程的影响可通过生态系统碳、氮和水循环的动态变化逐级扩大。虽然相关研究工作已在国内外开展多年,然而该领域的主要进展多集中在地表O₃浓度升高对植物生长、光合气体交换特性、固碳能力、生物量和作物产量影响等方面,有关地表O₃浓度升高对整个生态系统层次的研究还很稀缺,且已有结果也存在很大的不确定性。因此,为科学评价地表O₃浓度升高对陆地生态系统的综合影响,为决策者提供更有价值的信息,今后还需要在以下几个方面进行重点研究。

(1)开展O₃-FACE研究:现有研究多为OTC系统

下的实验,OTC气室内“微气候”(如温度、水分、光照和风力等生态因素)与外界环境状态存在明显差异,这些生态因子的变化可能影响植物应对O₃的响应,缓解或加重O₃污染对农作物产量或森林植被生产力的损伤(Long *et al.*, 2005; Feng *et al.*, 2018a)。全球模型评估结果显示,OTC实验结果低估了O₃对作物产量损失的影响(van Dingenen *et al.*, 2009)。最近,Feng等(2018b)也发现,同样浓度的O₃对OTC实验下小麦和水稻产量的影响要低于FACE实验;而对大豆产量的影响则相反。因此,OTC实验结果并不能完全应用于实际O₃区域风险的评估。O₃-FACE平台是未来研究实际大田环境下O₃浓度升高对农林生态系统影响的主要依托平台。为减少区域O₃风险评估的不确定性,未来应加大O₃-FACE平台的实验研究。考虑到目前已开展的FACE实验多坐落在温带地区,主要探究温带植被或作物对高浓度O₃的响应,较少涉及热带和寒带植物或其他区域典型生态系统(Ainsworth *et al.*, 2020)。最理想的情况是,不同区域、不同生态系统类型共同开展O₃-FACE实验研究(Ainsworth *et al.*, 2012)。

(2)加强地表O₃污染对地下生态过程的影响研究:地下部分是生态系统水分供给、养分循环、碳分配的核心环节,探究地下生态系统对地表O₃浓度升高的响应对于准确理解地表O₃浓度升高对整个生态系统的影响具有重要意义。事实上,高浓度O₃对地下部分的干扰比地上部分更明显且更早出现(Hofstra *et al.*, 1981)。然而,目前有关O₃对地下生态过程动态变化过程的研究还十分缺乏,其响应机制尚不明确。已有的研究多集中在地表O₃浓度升高对地下碳分配、根系生长和生物量的影响上,少部分涉及凋落物、根系分泌物、土壤呼吸、微生物活性和结构等(Agathokleous *et al.*, 2016),而地表O₃浓度升高对土壤微食物网的影响及其反馈几乎都没有涉及(Grulke & Heath, 2020),更无法将土壤微生物过程(如微生物活性、生物量、群落组成、多样性和功能)与土壤关键生物地球化学循环过程,以及与植物地上生态过程关联起来(Andersen, 2003; 冯兆忠等, 2018)。未来的研究应加强O₃对地下生态过程的长期定位研究,特别是O₃对地下碳分配动态、土壤微生物动态及根际氮循环的研究,量化地下生态过程对O₃响应的程度及其对生态系统长期稳定的反馈。

(3)开展O₃与其他环境因子复合研究: 全球气候变化、极端气候常态化和空气污染加重使两个或两个以上环境因子的交互作用大大增加, 复合作用下的实验条件也更接近植物生长的自然环境。现有的研究多集中在O₃与CO₂对植物或生态系统的共同影响, 并发现O₃污染引起的负面作用经常被高浓度CO₂对植物叶片光合作用或个体生物量累积的“肥效”所削弱(Ollinger *et al.*, 2002)。然而, 目前还无法确定这种结果是否与生态系统水平的响应相匹配(Grulke & Heath, 2020)。植物应对O₃胁迫的响应与土壤水分、氮有效性等因素密切相关(列淦文和薛立, 2014; 高峰, 2018)。控制实验下的研究也发现, O₃浓度的升高可能削弱植物对干旱或其他环境胁迫的抵抗力, 使生态系统更易受到病虫害的侵袭(Grulke *et al.*, 2009)。但是迄今为止, 国内外大部分研究多集中在温带农作物和森林树种上, 较少涉及亚热带地区乡土树种。由于生态系统类型差异, 各级营养交互及种间竞争的复杂性, 不同生态系统下O₃与生物及非生物因子之间的多重交互作用机制还需进一步探究。此外, 已有研究多针对植物地上部分, 对植物地下部分及其功能变化与根际过程相互影响的机制、土壤关键过程研究较少(列淦文和薛立, 2014)。因此, 在开展O₃单因子实验研究的同时, 亟须考虑多个因子(如O₃、CO₂、水分和氮沉降等)共存对整个生态系统结构和功能的复合影响研究。

(4)关注O₃对作物品质及食品安全的危害: 世界上主要粮食作物要么对O₃敏感(小麦、大豆等), 要么对O₃适度敏感(玉米、水稻和马铃薯等)。到2050年, 世界人口预计增加到90亿, 粮食供应需增加至少50%才能满足人口增长的需求, 如何保证粮食供应安全将成为21世纪最重要的一个挑战(Tai *et al.*, 2014)。目前为止, 除作物产量之外, 有关地表O₃浓度升高对作物品质的影响研究多集中在蔬菜作物或粮食作物可食部位糖分、蛋白质和淀粉含量等食用口感方面(Booker *et al.*, 2009), 很少涉及其背后对人体健康的直接影响。随着生活水平的提高, 人们更加关注食品的营养与安全(如微量元素含量或健康风险等), 而长期高浓度O₃暴露可改变粮食作物籽粒微量元素及营养物质含量(Booker *et al.*, 2009; 冯兆忠等, 2018)。此外, 也有研究显示O₃暴露导致马铃薯的糖苷生物碱含量增加, 糖苷生物碱不仅导致味苦而且浓度较高时具有毒性(Pell & Pearson,

1984)。因此, 在全球环境变化大背景下, 长期食用暴露在O₃污染下的粮食作物是否影响人体营养平衡或危及健康值得关注。未来的研究应关注高浓度O₃对农作物外观品质(如籽粒形态、发芽率和成活率等)、加工特性、口感(如黏弹性、柔软性等)、烹饪特性和营养特性等外在和内在价值的综合影响。

(5)开展联网研究, 建立统一评价体系: 目前, 全球覆盖面最广的地表O₃监测网络——TOAR (Tropospheric Ozone Assessment Report)已拥有大大小小近万个监测网点(Mills *et al.*, 2018)。但考虑到站点分布的不均(80%的监测网点分布在北美和欧洲地区, 亚洲地区的站点占据16%, 但主要集中在日本和韩国, 中国地区只有26个监测网点), 观测频率、时长、年份及评价标准或评价体系的差异(如部分站点为长期研究, 有些则为短期观测; 一些研究采用SUM06或W126作为评估指标, 另一些研究使用AOTX和POD_y)(Lefohn *et al.*, 2018), 不同地区、不同学者开展的实验研究结果差异较大, 无法进行统一对比。亚洲地区的研究网点及加入全球的联网实验仍然稀少。因此, 未来亟须扩展联网观测, 建立统一标准为区域或全球O₃风险评估提供更具可比性的实测数据。

(6)探究地表O₃污染的生态控制措施: 欧洲和北美等发达国家治理大气污染的经验告诉我们, 严格的O₃前体物NO_x和挥发性有机化合物(VOCs)减排措施是降低地表O₃浓度的有效手段(Feng *et al.*, 2015b)。然而, 以完全牺牲经济发展为代价的环境保护措施一般并不被发展中国家所接受。事实上, 自然植被与地表O₃存在复杂的交互作用。一方面, 植物释放的VOCs有助于地表O₃的形成; 另一方面, 植物在进行光合作用的同时也可以通过气孔、非气孔途径吸收或沉降大气O₃(Paoletti, 2009)。考虑到植被VOCs释放和O₃移除能力都具有树种特异性, 因此, 在一定条件下通过合理的树种筛选达到减少大气O₃污染的目的将是完全可行的(Sicard *et al.*, 2018)。另外, 除植物自身遗传基因之外, 植物对O₃胁迫的响应受土壤水分和营养元素如氮可利用性的影响(列淦文和薛立, 2014; 高峰, 2018)。例如古巴农民通过提前1–2天灌溉的方式预防夏季高浓度O₃对莴苣和烟草叶面的损伤(ICP Vegetation, 2011); 马来西亚研究者通过氮肥管理, 减轻O₃污染对热带 *Elaeis guineensis* 产量和质量的伤害(Hewitt *et al.*,

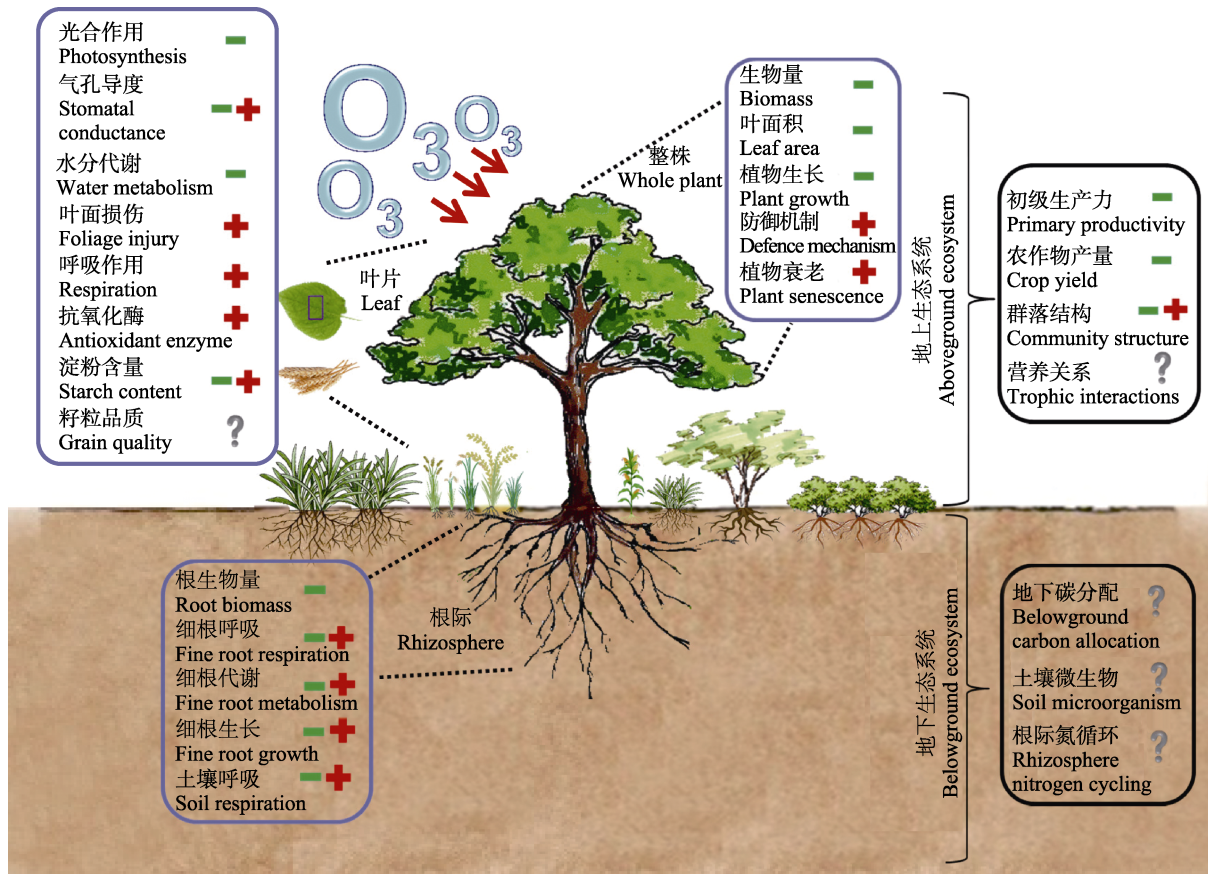


图3 地表O₃对植物叶片、根际、整株及生态系统水平的影响。—, 降低; +, 增加; ?, 不确定或目前研究较少涉及的问题。

Fig. 3 Effects of elevated O₃ on plant processes at the leaf, rhizosphere, whole-plant and ecosystem scales. —, decrease or reduction; +, increase or acceleration; ?, uncertain effect or a question not addressed in current studies.

2009)。因此通过合理的田间水肥管理措施(如改变灌溉模式、施肥剂量和方式)调控植物生长, 增强植物对O₃的抗性, 进而减轻O₃污染的生态效应是未来大气O₃污染防治研究中值得思考的问题。

5 总结

40多年的研究, 无论OTC还是FACE系统下的实验都表明地表O₃污染对陆地生态系统有严重负面影响。图3总结了目前全球研究的相关研究成果。如高浓度地表O₃可以通过降低植物光合速率, 改变抗氧化系统, 加速叶片衰老等方式引起森林生产力降低或农作物减产。O₃还可以影响碳分配模式, 改变植物根冠比, 从而影响生态系统结构和功能。目前, 地表O₃浓度升高对地上生态系统影响的研究较为常见, 但O₃对地下生态系统影响的探究亟待加强。利用先进的完全开放式O₃熏蒸系统(O₃-FACE)模拟O₃浓度升高对生态系统影响的同时, 从生态学角度提出如何减轻O₃污染的生态效应, 是未来学科发展的重点之一。

www.plant-ecology.com

致谢 感谢南京信息工程大学人才启动经费(002992)资助。

参考文献

- Agathokleous E, Saitanis CJ, Wang XN, Watanabe M, Koike T (2016). A review study on past 40 years of research on effects of tropospheric O₃ on belowground structure, functioning, and processes of trees: a linkage with potential ecological implications. *Water, Air, & Soil Pollution*, 227, 33. DOI: 10.1007/s11270-015-2715-9.
- Ainsworth EA (2017). Understanding and improving global crop response to ozone pollution. *The Plant Journal*, 90, 886–897.
- Ainsworth EA, Lemonnier P, Wedow JM (2020). The influence of rising tropospheric carbon dioxide and ozone on plant productivity. *Plant Biology*, 22(S1), 5–11.
- Ainsworth EA, Yendrek CR, Sitch S (2012). The effects of tropospheric ozone on net primary productivity and implications for climate change. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 637–661.
- Andersen CP (2003). Source-sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone: tansley review.

- New Phytologist*, 157, 213–228.
- Ashmore MR (2005). Assessing the future global impacts of ozone on vegetation. *Plant, Cell & Environment*, 28, 949–964.
- Avnery S, Mauzerall DL, Liu JF, Horowitz LW (2011). Global crop yield reductions due to surface ozone exposure: 1. Year 2000 crop production losses and economic damage. *Atmospheric Environment*, 45, 2284–2296.
- Bai YM, Wang CY, Liu L, Guo JP, Wen M (2002). A diagnostic experiment and study of the influence of O₃ on pakchoi. *Journal of Applied Meteorological Science*, 13, 364–370. [白月明, 王春乙, 刘玲, 郭建平, 温民 (2002). O₃浓度增加对油菜影响的诊断试验研究. 应用气象学报, 13, 364–370.]
- Bai YM, Wang CY, Wen M (2005). Response of soybean to O₃, CO₂ and their combination. *Journal of Applied Meteorological Science*, 16, 545–549. [白月明, 王春乙, 温民 (2005). 大豆对臭氧、二氧化碳及其复合效应的响应. 应用气象学报, 16, 545–549.]
- Barbo DN, Chappelka AH, Somers GL, Miller-Goodman MS, Stolte K (1998). Diversity of an early successional plant community as influenced by ozone. *New Phytologist*, 138, 653–662.
- Bergmann E, Bender J, Weigel HJ (2017). Impact of tropospheric ozone on terrestrial biodiversity: a literature analysis to identify ozone sensitive taxa. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 90, 83–105.
- Booker FR, Muntifering R, McGrath M, Burkey K, Decoteau D, Fiscus E, Manning W, Krupa S, Chappelka A, Grantz D (2009). The ozone component of global change: potential effects on agricultural and horticultural plant yield, product quality and interactions with invasive species. *Journal of Integrative Plant Biology*, 51, 337–351.
- Broberg MC, Feng ZZ, Xin Y, Pleijel H (2015). Ozone effects on wheat grain quality—A summary. *Environmental Pollution*, 197, 203–213.
- Büker P, Feng ZZ, Uddling J, Briolat A, Alonso R, Braun S, Elvira S, Gerosa G, Karlsson PE, Thiec DL, Marzuoli R, Mills G, Oksanen E, Wieser G, Wilkinson M, Emberson LD (2015). New flux based dose-response relationships for ozone for European forest tree species. *Environmental Pollution*, 206, 163–174.
- Cannon WN (1990). Olfactory response of eastern spruce budworm larvae to red spruce needles exposed to acid-rain and elevated levels of ozone. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 3255–3261.
- Cao JC, Zheng YF, Zhao H, Xu JX (2017). Impact of elevated ozone concentration on growth and yield of winter wheat and soybean. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 12(2), 129–136. [曹嘉晨, 郑有飞, 赵辉, 徐静馨 (2017). 地表臭氧浓度升高对冬小麦和大豆生长和产量的影响. 生态毒理学报, 12(2), 129–136.]
- Chameides WL, Kasibhatla PS, Yienger J, Levy IHH (1994). Growth of continental-scale metro-agro-plexes, regional ozone pollution and world food production. *Science*, 264, 74–77.
- Chappelka AH, Samuelson LJ (1998). Ambient ozone effects on forest trees of the eastern United States: a review. *New Phytologist*, 139, 91–108.
- Collins WJ, Sitch S, Boucher O (2010). How vegetation impacts affect climate metrics for ozone precursors. *Journal of Geophysical Research*, 115, D23308. DOI:10.1029/2010JD014187.
- Cooper OR, Parrish DD, Ziemke J, Balashov NV, Cupeiro M, Galbally IE, Gilge S, Horowitz L, Jensen NR, Lamarque JF, Naik V, Oltmans SJ, Schwab J, Shindell DT, Thompson AM, Thouret V, Wang Y, Zbinden RM (2014). Global distribution and trends of tropospheric ozone: an observation-based review. *Elementa Science of the Anthropocene*, 2, 000029. DOI: 10.12952/journal.elementa.000029.
- Dahlsten DL, Rowne DL, Kickert RN (1997). Effects of oxidant air pollutants on western pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) populations in southern California. *Environmental Pollution*, 96, 415–423.
- Dai LL, Feng ZZ, Pan XD, Xu YS, Li P, Lefohn AS, Harmens H, Kobayashi K (2019). Increase of apoplastic ascorbate induced by ozone is insufficient to remove the negative effects in tobacco, soybean and poplar. *Environmental Pollution*, 245, 380–388.
- Eltayeb AE, Kawano N, Badawi GH, Kaminaka H, Sanekata T, Morishima I, Shibahara T, Inanaga S, Tanaka K (2006). Enhanced tolerance to ozone and drought stresses in transgenic tobacco overexpressing dehydroascorbate reductase in cytosol. *Physiologia Plantarum*, 127, 57–65.
- Evans PA, Ashmore MR (1992). The effects of ambient air on a seminatural grassland community. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 38, 91–97.
- Felzer B, Kicklighter D, Melillo J, Wang C, Zhuang QL, Prinn RG (2004). Effects of ozone on net primary production and carbon sequestration in the conterminous United States using a biogeochemistry model. *Tellus*, 56B, 230–248.
- Felzer B, Reilly J, Melillo J, Kicklighter DW, Wang C, Prinn RG, Sarofim MC, Zhuang Q (2005). Future effects of ozone on carbon sequestration and climate change policy using a global biogeochemical model. *Climate Change*, 73, 345–373.
- Feng ZZ, Büker P, Pleijel H, Emberson L, Karlsson PE, Uddling J (2018a). A unifying explanation for variation in ozone sensitivity among woody plants. *Global Change Biology*, 24, 78–84.
- Feng ZZ, Hu EZ, Wang XK, Jiang LJ, Liu XJ (2015a). Ground-level O₃ pollution and its impacts on food crops in China: a review. *Environmental Pollution*, 199, 42–48.

- Feng ZZ, Kobayashi K (2009). Assessing the impacts of current and future concentrations of surface ozone on crop yield with meta-analysis. *Atmospheric Environment*, 43, 1510–1519.
- Feng ZZ, Li P, Yuan XY, Gao F, Jiang LJ, Dai LL (2018). Progress in ecological and environmental effects of ground-level O₃ in China. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 1530–1541. [冯兆忠, 李品, 袁相洋, 高峰, 姜立军, 代碌碌 (2018). 我国地表臭氧的生态环境效应研究进展. 生态学报, 38, 1530–1541.]
- Feng ZZ, Liu XJ, Zhang FS (2015b). Air pollution affects food security in China: taking ozone as an example. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2, 152–158.
- Feng ZZ, Tang HY, Uddling J, Pleijel H, Kobayashi K, Zhu JG, Oue H, Guo W (2012). A stomatal ozone flux-response relationship to assess ozone-induced yield loss of winter wheat in subtropical China. *Environmental Pollution*, 164, 16–23.
- Feng ZZ, Uddling J, Tang HY, Zhu JG, Kobayashi K (2018b). Comparison of crop yield sensitivity to ozone between open-top chamber and free-air experiments. *Global Change Biology*, 24, 2231–2238.
- Fuhrer J (2009). Ozone risk for crops and pastures in present and future climates. *Naturwissenschaften*, 96, 173–194.
- Fuhrer J, Shariat-Madari H, Perler R, Tschannen W, Grub A (1994). Effects of ozone on managed pasture: II. Yield, species composition, canopy structure, and forage quality. *Environmental Pollution*, 86, 307–314.
- Fuhrer J, Skarby L, Ashmore M (1997). Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe. *Environmental Pollution*, 97, 91–106.
- Fuhrer J, Val Martin M, Mills G, Heald CL, Harmens H, Hayes F, Sharps K, Bender J, Ashmore MR (2016). Current and future ozone risks to global terrestrial biodiversity and ecosystem processes. *Ecology and Evolution*, 6, 8785–8799.
- Gao F (2018). *Effects of Ozone Pollution and Drought Stress on Growth Regulatory Mechanism of Poplar Saplings*. PhD dissertation, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing. 7–8. [高峰 (2018). 臭氧污染和干旱胁迫对杨树幼苗生长的影响机制研究. 博士学位论文, 中国科学院生态环境研究中心, 北京. 7–8.]
- Gao F, Calatayud V, García-Breijo F, Reig-Arminana J, Feng ZZ (2016). Effects of elevated ozone on physiological, anatomical and ultrastructural characteristics of four common urban tree species in China. *Ecological Indicators*, 67, 367–379.
- Gao F, Calatayud V, Paoletti E, Hoshik Y, Feng ZZ (2017). Water stress mitigates the negative effects of ozone on photosynthesis and biomass in poplar plants. *Environmental Pollution*, 230, 268–279.
- Gessner MO, Swan CM, Dang CK, McKie BG, Bardget RD, Wall DH, Hätenschwiler S (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 372–380.
- Ghimire RP, Kasurinen A, Häikiö E, Holopainen JK, Julkunen-Tiitto R, Holopainen T, Kivimäenpää M (2018). Combined effects of elevated ozone, temperature, and nitrogen on stem phenolic concentrations of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 49, 246–255.
- Grantz DA, Gunn S, Vu HB (2006). O₃ impacts on plant development: a meta-analysis of root/shoot allocation and growth. *Plant, Cell & Environment*, 29, 1193–1209.
- Grulke NE, Heath RL (2020). Ozone effects on plants in natural ecosystems. *Plant Biology*, 22, 12–37.
- Grulke NE, Minnich RA, Paine TD, Seybold SJ, Chavez DJ, Fenn ME, Riggan PJ, Dunn A (2009). Chapter 17 Air pollution increases forest susceptibility to wildfires: a case study in the San Bernardino Mountains in southern California. *Developments in Environmental Science*, 8, 365–403.
- Guo JP, Wang CY, Wen M, Bai YM (2003). Study on the impacts of ozone concentration on vegetables. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 11(2), 18–20. [郭建平, 王春乙, 温民, 白月明 (2003). 大气中臭氧浓度变化对蔬菜的影响研究. 中国生态农业学报, 11(2), 18–20.]
- Handley T, Grulke NE (2008). Interactive effects of O₃ exposure on California black oak (*Quercus kelloggii* Newb.) seedlings with and without N amendment. *Environmental Pollution*, 156, 53–60.
- Hayes F, Mills G, Ashmore M (2009). Effects of ozone on inter- and intra-species competition and photosynthesis in mesocosms of *Lolium perenne* and *Trifolium repens*. *Environmental Pollution*, 157, 208–214.
- Hayes F, Mills G, Jones L, Ashmore M (2010). Does a simulated upland grassland community respond to increasing background, peak or accumulated exposure of ozone? *Atmospheric Environment*, 44, 4155–4164.
- Heagle AS, Body DE, Heck WW (1973). An open-top field chamber to assess the impact of air pollution on plants. *Journal of Environmental Quality*, 2, 365–368.
- Heagle AS, Philbeck RB, Rogers HH, Letchworth MB (1979). Dispensing and monitoring ozone in open-top field chambers for plant-effects studies. *Phytopathology*, 69, 15–20.
- Hendrey GR, Kimball B (1994). The FACE program. *Agricultural and Forest Meteorology*, 70, 3–14.
- Hewitt CN, MacKenzie AR, Di Carlo P, Di Marco CF, Dorsey JR, Evans M, Fowler D, Gallagher MW, Hopkins JR, Jones CE, Langford B, Lee JD, Lewis AC, Lim SF, McQuaid J, Misztal P, Moller SJ, Monks PS, Nemitz E, Oram DE, Owen SM, Phillips GJ, Pugh TAM, Pyle JA, Reeves CE, Ryder J, Siong J, Skiba U, Stewart DJ (2009). Nitrogen management is essential to prevent tropical oil

- palm plantations from causing ground-level ozone pollution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 18447–18451.
- Hofstra G, Ali A, Wukasz RT, Fletcher RA (1981). The rapid inhibition of root respiration after exposure of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants to ozone. *Atmospheric Environment*, 15, 483–487.
- Hoshika Y, Watanabe M, Inada N, Koike T (2012). Ozone-induced stomatal sluggishness develops progressively in Siebold's beech (*Fagus crenata*). *Environmental Pollution*, 166, 152–156.
- Hu EZ, Gao F, Xin Y, Jia HX, Li KH, Hu JJ, Feng ZZ (2015). Concentration- and flux-based ozone dose-response relationships for five poplar clones grown in North China. *Environmental Pollution*, 207, 21–30.
- ICP Vegetation (2011). Ozone pollution: a hidden threat to food security. Programme Coordination Centre for the ICP Vegetation/Mills G, Harmens H. *Programme Coordination Centre for the ICP Vegetation*. NERC/Centre for Ecology and Hydrology, Bangor, UK. 116.
- ICP Vegetation (2013). Ozone pollution: impacts on ecosystem services and biodiversity. Programme Coordination Centre for the ICP Vegetation/Mills G, Wagg S, Harmens H. *Programme Coordination Centre for the ICP Vegetation*. NERC/Centre for Ecology and Hydrology, Bangor, UK. 104.
- Jia YL (2016). *Effects of Ozone Stress on Grain Yield, Quality and Plant Lodging Resistance of Different Wheat Varieties*. Masters degree dissertation, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu. 21–38. [贾一磊 (2016). 臭氧胁迫对不同小麦品种产量、品质和抗倒性的影响. 硕士学位论文, 扬州大学, 江苏扬州. 21–38.]
- Kangasjärvi J, Jaspers P, Kollist H (2005). Signalling and cell death in ozone-exposed plants. *Plant, Cell & Environment*, 28, 1021–1036.
- Karnosky DF, Pregitzer KS, Zak DR, Kubiske ME, Hendrey GR, Weinstein D, Nosal M, Percy KE (2005). Scaling ozone responses of forest trees to the ecosystem level in a changing climate. *Plant, Cell & Environment*, 28, 965–981.
- Karnosky DF, Zak DR, Pregitzer KS, Awmack CS, Bockheim JG, Dickson RE, Hendrey GR, Host GE, King JS, Kopper BJ, Kruger EL, Kubiske ME, Lindroth RL, Mattson WFJ, McDonald EP, Noormets A, Oksanen E, Parsons WFJ, Percy KE, Podile GK, Riemenschneider DE, Sharma P, Thakur R, Söber A, Söber J, Jones WS, Anttonen S, Vapaavuori E, Mankovska B, Heilman W, Isebrands JG (2003). Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. *Functional Ecology*, 17, 289–394.
- Kasurinen A, Peltonen PA, Holopainen JK, Vapaavuori E, Holopainen T (2007). Leaf litter under changing climate: Will increasing levels of CO₂ and O₃ affect decomposition and nutrient cycling processes? *Dynamic Soil, Dynamic Plant*, 1, 58–67.
- Kasurinen A, Riikonen J, Oksanen E, Vapaavuori V, Holopainen T (2006). Chemical composition and decomposition of silver birch leaf litter produced under elevated CO₂ and O₃. *Plant and Soil*, 282, 261–280.
- King JS, Kubiske ME, Pregitzer KS, Hendrey GR, McDonald EP, Giardina CP, Quinn V, Karnosky D (2005). Tropospheric O₃ compromises net primary production in young stands of trembling aspen, paper birch and sugar maple in response to elevated atmospheric CO₂. *New Phytologist*, 168, 623–636.
- Kopper BJ, Lindroth RL (2003). Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the phytochemistry of aspen and performance of an herbivore. *Oecologia*, 134, 95–103.
- Kubiske ME, Quinn VS, Marquardt PE, Karnosky DF (2007). Effects of elevated atmospheric CO₂ and/or O₃ on intra- and interspecific competitive ability of aspen. *Plant Biology*, 9, 342–355.
- Larson JL, Zak DR, Sinsabaugh RL (2002). Extracellular enzyme activity beneath temperate trees growing under elevated carbon dioxide and ozone. *Soil Science Society of America Journal*, 66, 1848–1856.
- Leeds AR (1880). Lines of discovery in the history of ozone. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1, 363–391.
- Lefohn AS, Foley JK (1992). NCLAN results and their application to the standard setting process: protecting vegetation from surface ozone exposures. *Journal of the Air and Waste Management Association*, 42, 1046–1052.
- Lefohn AS, Malley CS, Smith L, Wells B, Hazucha M, Simon H, Naik V, Mills G, Schultz MG, Paoletti E, De Marco A, Xu XB, Zhang L, Wang T, Neufeld HS, Musselman RC, Tarasick D, Brauer M, Feng ZZ, Tang HY, Kobayashi K, Sicard P, Solberg S, Gerosa G (2018). Tropospheric ozone assessment report: global ozone metrics for climate change, human health, and crop/ecosystem research. *Elementa Science of the Anthropocene*, 6, 28. DOI: 10.1525/elementa.279.
- Legge AH, Grünhage L, Noal M, Jäger HJ, Krupa SV (1995). Ambient ozone and adverse crop response: an evaluation of north American and European data as they relate to exposure indices and critical levels. *Journal of Applied Botany*, 69, 192–205.
- Li P, Calatayud V, Gao F, Uddling J, Feng ZZ (2016). Differences in ozone sensitivity among woody species are related to leaf morphology and antioxidant levels. *Tree Physiology*, 36, 1105–1116.
- Li P, Feng ZZ, Calatayud V, Yuan XY, Xu YS, Paoletti E (2017). A meta-analysis on growth, physiological, and biochemical responses of woody species to ground-level

- ozone highlights the role of plant functional types. *Plant, Cell & Environment*, 40, 2369–2380.
- Li P, Feng ZZ, Shang B, Yuan XY, Dai LL, Xu YS (2018). Stomatal characteristics and ozone dose-response relationships for six greening tree species. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 2710–2721. [李品, 冯兆忠, 尚博, 袁相洋, 代碌碌, 徐彦森 (2018). 6种绿化树种的气孔特性与臭氧剂量的响应关系. *生态学报*, 38, 2710–2721.]
- Lie GW, Xue L (2014). Interactions of ozone stress and other environmental factors on plants. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 1678–1687. [列淦文, 薛立 (2014). 臭氧与其他环境因子对植物的交互作用. *生态学杂志*, 33, 1678–1687.]
- Lin YY, Jiang F, Zhao J, Zhu G, He XJ, Ma XL, Li S, Sabel CE, Wang HK (2018). Impacts of O₃ on premature mortality and crop yield loss across China. *Atmospheric Environment*, 194, 41–47.
- Lindroth RL (2010). Impacts of elevated atmospheric CO₂ and O₃ on forests: phytochemistry, trophic interactions, and ecosystem dynamics. *Journal of Chemical Ecology*, 36, 2–21.
- Long SP, Ainsworth EA, Leakey ADB, Morgan PB (2005). Global food insecurity. Treatment of major food crops with elevated carbon dioxide or ozone under large-scale fully open-air conditions suggests recent models may have overestimated future yields. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 2011–2020.
- LRTAR Convention (2015). *Draft Chapter III: Mapping Critical Levels for Vegetation, of the Manual on Methodologies and Criteria for Modelling and Mapping Critical Loads and Levels and Air Pollution Effects, Risks and Trends*. http://icpmapping.org/Mapping_Manual. Cited: 2019-06-13.
- Lu X, Hong JY, Zhang L, Cooper OR, Schultz MG, Xu XB, Wang T, Gao M, Zhao YH, Zhang YH (2018). Severe surface ozone pollution in China: a global perspective. *Environmental Science and Technology Letters*, 5, 487–494.
- Luwe M (1996). Antioxidants in the apoplast and symplast of beech (*Fagus sylvatica* L.) leaves: seasonal variations and responses to changing ozone concentrations in air. *Plant, Cell & Environment*, 19, 321–328.
- Mandle RH (1973). A cylindrical open top chamber for the exposure of plants to air pollutants in the field. *Journal of Environmental Quality*, 2, 371–376.
- Matyssek R, Bytnerowicz A, Karlsson PE, Paoletti E, Sanze M, Schaub M, Wieser G (2007). Promoting the O₃ flux concept for European forest trees. *Environmental Pollution*, 146, 587–607.
- Matyssek R, Wieser G, Ceulemans R, Rennenberg H, Pretzsch H, Haberer K, Low M, Nunn AJ, Werner H, Wipfler P, Osswald W, Nikolova PS, Hanke DE, Kraiger H, Tausz M, Bahnweg G, Kitao M, Dieler J, Sandermann H, Herbinger K, Grebenc T, Blumenrother M, Deckmyn G, Grams TEE, Heerdt C, Leuchner M, Fabian P, Haberle KH (2010). Enhanced ozone strongly reduces carbon sink strength of adult beech (*Fagus sylvatica*)—Resume from the free-air fumigation study at Kranzberg forest. *Environmental Pollution*, 158, 2527–2532.
- McDonald EP, Kruger EL, Riemenschneider DE, Isebrands JG (2002). Competitive status influences tree-growth responses to elevated CO₂ and O₃ in aggregating aspen stands. *Functional Ecology*, 16, 792–801.
- McLaughlin SB, Wullschlegel SD, Sun G, Nosal M (2007). Interactive effects of ozone and climate on water use, soil moisture content and streamflow in a southern Appalachian forest in the USA. *New Phytologist*, 174, 125–136.
- Mills G, Buse A, Gimeno B, Bermejo V, Holland M, Emberson L, Pleijel H (2007). A synthesis of AOT40-based response functions and critical levels of ozone for agricultural and horticultural crops. *Atmospheric Environment*, 41, 2630–2643.
- Mills G, Hayes F, Simpson D, Emberson L, Norris D, Harmens H, Buker P (2011). Evidence of widespread effects of ozone on crops and (semi-) natural vegetation in Europe (1990–2006) in relation to AOT40- and flux-based risk maps. *Global Change Biology*, 17, 592–613.
- Mills G, Sharps K, Simpson D, Pleijel H, Broberg M, Uddling J, Jaramillo F, Davies WJ, Dentener F, van den Berg M, Agrawal M, Agrawal SB, Ainsworth EA, Buker P, Emberson L, Feng ZZ, Harmens H, Hayes F, Kobayashi K, Paoletti E, Dingenen RV (2018). Ozone pollution will compromise efforts to increase global wheat production. *Global Change Biology*, 24, 3560–3574.
- Morgan PB, Bernacchi CJ, Ort DR, Long SP (2004). An *in vivo* analysis of the effect of season-long open-air elevation of ozone to anticipated 2050 levels on photosynthesis in soybean. *Plant Physiology*, 135, 2348–2357.
- Musselman RC, Lefohn AS, Massman WJ, Heath RL (2006). A critical review and analysis of the use of exposure- and flux-based ozone indices for predicting vegetation effects. *Atmospheric Environment*, 40, 1869–1888.
- Oksanen E (2003). Responses of selected birch (*Betula pendula*) clones to ozone change over time. *Plant, Cell & Environment*, 26, 875–886.
- Ollinger SV, Aber JD, Reich PB, Freuder RJ (2002). Interactive effects of nitrogen deposition, tropospheric ozone, elevated CO₂ and land use history on the carbon dynamics of northern hardwood forests. *Global Change Biology*, 8, 545–562.
- Paoletti E (2009). Ozone and urban forests in Italy. *Environmental Pollution*, 157, 1506–1512.
- Paoletti E, Materassi A, Fasano G, Hoshika Y, Carriero G, Silaghi D, Badea O (2017). A new-generation 3D ozone FACE (Free Air Controlled Exposure). *Science of the Total Environment*, 575, 1407–1414.

- Pell EJ, Pearson NS (1984). Ozone-induced reduction in quantity and quality of two potato cultivars. *Environmental Pollution*, 35, 345–352.
- Pellegrini E, Campanella A, Cotrozzi L, Tonelli M, Nali C, Lorenzini G (2018). What about the detoxification mechanisms underlying ozone sensitivity in *Liriodendron tulipifera*? *Environmental Science and Pollution Research*, 25, 8148–8160.
- Percy KE, Awmack CS, Lindroth RL, Kubiske ME, Kopper BJ, Isebrands JG, Pregitzer KS, Hendrey GR, Dickson RE, Zak DR, Oksanen E, Sober J, Harrington R, Karnosky DF (2002). Altered performance of forest pests under CO₂- and O₃-enriched atmospheres. *Nature*, 420, 403–407.
- Pollastrini M, Desotgiu R, Cascio C, Bussotti F, Cherubini P, Saurer M, Gerosa G, Marzuoli R (2010). Growth and physiological responses to ozone and mild drought stress of tree species with different ecological requirements. *Trees*, 24, 695–704.
- Pretzsch H, Dieler J, Matyssek R, Wipfler P (2010). Tree and stand growth of mature Norway spruce and European beech under long-term ozone fumigation. *Environmental Pollution*, 158, 1061–1070.
- Reich PR (1987). Quantifying plant response to ozone: a unifying theory. *Tree Physiology*, 3, 63–91.
- Ren W, Tian HQ, Tao B, Chappelka AH, Sun G, Lu CQ, Liu ML, Chen GS, Xu XF (2011). Impacts of tropospheric ozone and climate change on net primary productivity and net carbon exchange of China's forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 391–406.
- Richards BL, Middleton JT, Hewitt WB (1958). Air pollution with relation to agronomic crops: V. Oxidant stipple of grape. *Journal of the American Society of Agronomy*, 50, 559–560.
- Rogers LH, Renzetti NA, Neiburger M (1956). Smog effects and chemical analysis of the Los Angeles atmosphere. *Journal of the Air Pollution Control Association*, 6, 165–170.
- Sawada H, Tsukahara K, Kohno Y, Suzuki K, Nagasawa N, Masanori T (2016). Elevated ozone deteriorates grain quality of *Japonica Rice* cv. Koshihikari, even if it does not cause yield reduction. *Rice*, 9, 1–10.
- Schlöter M, Winkler JB, Aneja M, Koch N, Fleischmann F, Pritsch K, Heller W, Stich S, Grams TE, Göttlein A, Matyssek R, Munch JC (2005). Short term effects of ozone on the plant-rhizosphere-bulk soil system of young beech trees. *Plant Biology*, 7, 728–736.
- Schmadel-Hageböling HE, Engel C, Schmitt V, Wild A (1998). The combined effects of CO₂, ozone and drought on rubisco and nitrogen metabolism of young oak trees (*Quercus petraea*)—A phytotron study. *Chemosphere*, 36, 789–794.
- Sicard P, Agathokleous E, Araminiene V, Carrari E, Hoshika Y, de Marco A, Paoletti E (2018). Should we see urban trees as effective solutions to reduce increasing ozone levels in cities? *Environmental Pollution*, 243, 163–176.
- Singh AA, Agrawal SB (2017). Tropospheric ozone pollution in India: effects on crop yield and product quality. *Environmental Science and Pollution Research*, 24, 4367–4382.
- Sitch S, Cox PM, Collins WJ, Huntingford C (2007). Indirect radiative forcing of climate change through ozone effects on the land-carbon sink. *Nature*, 448, 791–794.
- Sun G, McLaughlin SB, Porter JH, Uddling J, Mulholland PJ, Adams MB, Pederson N (2012). Interactive influences of ozone and climate on streamflow of forested watersheds. *Global Change Biology*, 18, 3395–3409.
- Tai APK, Val Martin M, Heald CL (2014). Threat to future global food security from climate change and ozone air pollution. *Nature Climate Change*, 4, 817–821.
- Tang HY, Liu G, Han Y, Zhu JG, Kobayashi K (2011). A system for free-air ozone concentration elevation with rice and wheat: control performance and ozone exposure regime. *Atmospheric Environment*, 45, 6276–6282.
- Tausz M, Grulke NE, Wieser G (2007). Defense and avoidance of ozone under global change. *Environmental Pollution*, 147, 525–531.
- Tomer R, Bhatia A, Kumar V, Kumar A, Singh R, Singh B, Singh SD (2015). Impact of elevated ozone on growth, yield and nutritional quality of two wheat species in Northern India. *Aerosol and Air Quality Research*, 15, 329–340.
- van Dingenen R, Dentener FJ, Raes F, Krol MC, Emberson L, Cofala J (2009). The global impact of ozone on agricultural crop yields under current and future air quality legislation. *Atmospheric Environment*, 43, 604–618.
- Volk M, Geissmann M, Blatter A, Contat F, Fuhrer J (2003). Design and performance of a free-air exposure system to study long-term effects of ozone on grasslands. *Atmospheric Environment*, 37, 1341–1350.
- Wang CY (1995). Effects of ozone on crops. *Journal of Applied Meteorological Science*, 6, 343–349. [王春乙 (1995). 臭氧对农作物的影响研究. 应用气象学报, 6, 343–349.]
- Wang N, Lyu XP, Deng XJ, Huang X, Jiang F, Ding AJ (2019). Aggravating O₃ pollution due to NO_x emission control in eastern China. *Science of the Total Environment*, 677, 732–744.
- Wang XP, Mauzerall DL (2004). Characterizing distributions of surface ozone and its impact on grain production in China, Japan and South Korea: 1990 and 2020. *Atmospheric Environment*, 38, 4383–4402.
- Wang YX, Yang LX, Han Y, Zhu JG, Kobayashi K, Tang HY, Wang YL (2012). The impact of elevated tropospheric ozone on grain quality of hybrid rice: a free-air gas concentration enrichment (FACE) experiment. *Field Crops*

- Research*, 129, 81–89.
- Watanabe M, Hoshika Y, Inada N, Wang XN, Mao QZ, Koike T (2013). Photosynthetic traits of Siebold's beech and oak saplings grown under free air ozone exposure. *Environmental Pollution*, 174, 50–56.
- Wieser G, Tegischer K, Tausz M, Häberle KH, Grams TE, Matyssek R (2002). Age effects on Norway spruce (*Picea abies*) susceptibility to ozone uptake: a novel approach relating stress avoidance to defense. *Tree Physiology*, 22, 583–590.
- Wittig VE, Ainsworth EA, Naidu SL, Karnosky DF, Long SP (2009). Quantifying the impact of current and future tropospheric ozone on tree biomass, growth, physiology and biochemistry: a quantitative meta-analysis. *Global Change Biology*, 15, 396–424.
- Xu YS, Feng ZZ, Tarvainen L, Shang B, Dai LL, Uddling J (2019). Mesophyll conductance limitation of photosynthesis in poplar under elevated ozone. *Science of the Total Environment*, 657, 136–145.
- Yamaguchi M, Watanabe M, Matsumura H, Kohno Y, Izuta T (2010). Effects of ozone on nitrogen metabolism in the leaves of *Fagus crenata* seedlings under different soil nitrogen loads. *Trees*, 24, 175–184.
- Yue X, Unger N, Harper K, Xia XG, Liao H, Zhu T, Xiao JF, Feng ZZ, Li J (2017). Ozone and haze pollution weakens net primary productivity in China. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 17, 6073–6089.
- Zhang RB, Hu HJ, Zhao Z, Yang DD, Zhu XK, Guo WS, Zhu JG, Kobayashi K (2013). Effects of elevated ozone concentration on starch and starch synthesis enzymes of yangmai 16 under fully open-air field conditions. *Journal of Integrative Agriculture*, 12, 2157–2163.
- Zhao H, Zheng YF, Wu XY (2018). Assessment of yield and economic losses for wheat and rice due to ground level O₃ exposure in the Yangtze River Delta, China. *Atmospheric Environment*, 191, 241–248.

责任编辑: 何维明 责任编辑: 李 敏