

开放式空气中臭氧浓度升高对超级稻Ⅱ优084生长和产量的影响

彭斌^{1,2}, 赖上坤¹, 李潘林¹, 王云霞^{1,3}, 周楠¹, 朱建国³, 杨连新^{1*}, 王余龙^{1*}

(1.扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室,江苏 扬州 225009; 2.盐城工学院,江苏 盐城 224000; 3.中国科学院南京土壤研究所土壤与农业可持续发展国家重点实验室,南京 210008)

摘要:依托中国稻田臭氧 FACE(Free Air gas Concentration Enrichment)技术平台,以超级稻Ⅱ优084为供试材料,设置环境臭氧浓度(Ambient)和高臭氧浓度(平均比 Ambient 高约 25%)2个水平,无蘖苗和一蘖苗2种秧苗类型,研究臭氧胁迫对超级稻大田期生长发育、光合作用和产量形成的影响及其与秧苗素质的互作。结果表明:(1)臭氧胁迫使Ⅱ优084全生育期缩短约7 d,使成熟期株高降低8%。(2)臭氧胁迫对结实期叶片胞间CO₂浓度无明显影响,但使叶片叶绿素相对含量SPAD值、净光合速率、气孔导度和蒸腾速率显著降低,且后期降幅大于前期。(3)高浓度臭氧使成熟期地上部总生物量平均下降24%,这主要与抽穗至成熟阶段物质生产量大幅下降有关。(4)高浓度臭氧对单位面积穗数没有影响,但每穗颖花数(-19%)、饱粒率(-12%)和饱粒重(-5%)均明显下降,空粒率和秕粒率大幅增加,最终导致水稻显著减产(-27%)。(5)尽管臭氧与秧苗类型间无显著互作效应,但臭氧胁迫对一蘖苗株高、叶片SPAD值、每穗颖花数、饱粒率、秕粒率和空粒率的影响程度均略小于无蘖苗。综上所述,高浓度臭氧环境下Ⅱ优084大幅减产主要是单穗库容量变小所致,亦与籽粒结实能力下降有关,而后者又与水稻生长后期光合生产明显受抑相关。

关键词:超级稻;臭氧;生长;产量

中图分类号:S511 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2014)02-0217-07 doi:10.11654/jaes.2014.02.002

Effects of Free Air Ozone Enrichment on Growth and Yield of Super Rice II -you 084

PENG Bin^{1,2}, LAI Shang-kun¹, LI Pan-lin¹, WANG Yun-xia^{1,3}, ZHOU Nan¹, ZHU Jian-guo³, YANG Lian-xin^{1*}, WANG Yu-long^{1*}

(1.Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 2.Yancheng Institute of Technology, Yancheng 224000, China; 3.State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: An ozone FACE(free air concentration enrichment) experiment was conducted to investigate the effects of ozone stress on growth, development, photosynthesis, and yield of super rice at ambient and elevated ozone concentrations(ambient×1.25) using II -you 084 cultivar with two seedling ages(no tiller and one-tiller). The results showed: (1)Ozone stress accelerated phonological development for about one week, and decreased plant height at maturity by 8%. (2)Ozone stress decreased the SPAD value, net photosynthetic rate(*Pn*), stomatal conductivity(*Gs*) and transpiration rate(*Tr*) of flag leaves during the grain-filling period with the effect being larger in the late vs. early stage. However, no ozone effect was detected on intercellular CO₂ concentration(*Ci*). (3)Elevated ozone concentration greatly reduced total dry matter accumulation at maturity stage, by 24%, which was largely due to the decrease of dry matter production in the period from heading to maturity stage. (4)There was no ozone effect on the panicle number per unit ground area. However, elevated ozone concentration reduced spikelet number per panicle, filled grain percentage and filled grain weight by 19%, 12%, and 5%, respectively, and significantly increased the blighted grain rate and empty grain rate as well. As a result, grain yield was reduced by an average of 27% under ozone stress. (5)Although no significant interactions was observed between ozone and seedling ages, the responses of plant height, leaf SPAD value, spikelet number per panicle, filled grain percentage, sterile grain percentage and unfulfilled grain percentage to ozone were slightly less in one-tiller seedlings than in no tiller seedlings. Ozone-induced yield loss of II -you 084 might be due mainly to reduced sink capacity per panicle, and partly to decreased grain-filling ability. The latter was associated with inhibited photosynthesis during the late growth stage of rice.

Keywords: super rice; ozone; growth; yield

收稿日期:2013-08-16

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31071359,31371563,30871486);中国科学院知识创新重要方向项目(KZCX2-EW-414);江苏高校优势学科建设工程资助项目;江苏省普通高校研究生科研创新计划项目(CXZZ11_0984);土壤与农业可持续发展国家重点实验室开放基金(0812201233)

作者简介:彭斌(1975—),男,硕士,副教授,从事农业生态环境研究。E-mail:pb@ycit.cn

*通信作者:杨连新 E-mail:lxyang@yzu.edu.cn;王余龙 E-mail:ylwang@yzu.edu.cn

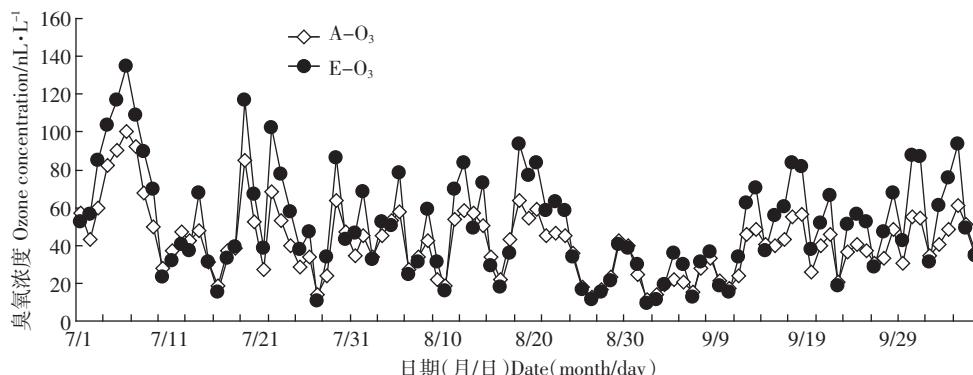
近地层臭氧(O_3)是人们公认的危害程度较高的空气污染物之一。近几十年来,由于人类活动导致 O_3 前体物 NO_x 和VOCs的排放显著增加^[1],使得地球近地层 O_3 浓度迅速上升,当前地表空气中平均 O_3 浓度已超过敏感作物的伤害阈值($40\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$),已经对野生和栽培植物产生广泛的肉眼可见的伤害,而未来这种伤害会变得更为严重^[2-3]。作为人类最重要的粮食来源之一,水稻为全球半数以上人口提供营养^[4]。在我国,水稻种植面积约占粮食作物总面积的30%,总产占粮食总产的40%,是全国50%以上人口的主食^[5]。因此,准确评估臭氧胁迫对水稻的影响具有重要意义。

前人对臭氧胁迫下水稻生长、产量^[6-7]、品质^[8]和抗倒性^[9-10]的变化已有较多报道,但这些报道多为单因素试验,对臭氧与环境和栽培条件互作的多因子操作试验甚少,特别是在完全开放的大田条件下^[6]。同时,前人研究表明,秧苗素质通过影响大田群体的发展和物质生产,直接影响到穗数、粒数和粒重的形成,从而对产量构成显著影响^[11-12]。超级稻作为中国自主创新的重大技术,对实现我国水稻单产第三次飞跃具有重要意义^[13-14],臭氧胁迫下超级稻生长和产量的响应与其他类型品种有什么差异?不同类型秧苗素质对臭氧效应是否存在一定的调控?这些问题均不清楚^[15]。与气室相比,FACE(Free Air gas Concentration Enrichment)试验在完全开放的农田条件下运行,被认为是评估大气组份变化对作物产量实际影响的最佳方法^[16]。本项目依托中国臭氧FACE平台,模拟本世纪中叶地球近地层臭氧浓度(比当前地表 O_3 浓度增加25%左右^[17]),以超级稻Ⅱ优084为试验材料,首次研究了水稻不同秧苗素质类型对高浓度臭氧响应的可能差异及其原因,以期为未来近地层臭氧浓度升高情形下我国稻作生产的适应对策提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验地背景和臭氧FACE平台

本试验在中国 O_3 -FACE研究技术平台上进行。该平台位于江苏省扬州市江都区小纪镇良种场试验田($119^{\circ}42'0''\text{E}, 32^{\circ}35'5''\text{N}$)。试验田所在地区年均降水量980 mm左右,年均蒸发量大于1100 mm,年平均温度14.9 °C,年日照时间大于2100 h,年平均无霜期220 d,耕作方式为水稻-冬小麦轮作。试验田土壤类型为沙壤土,土壤理化性质为:有机碳 $18.8\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全N $1.58\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全P $0.67\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全K $15.1\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效P $10.8\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效K $72.1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,容重 $1.23\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$,pH 7.3 ^[18]。试验平台共有4个正八角形的FACE实验圈(直径14 m)和4个对照圈,每圈有效面积约 120 m^2 。FACE圈之间以及FACE圈与对照圈之间的间隔大于70 m,以减少 O_3 释放对其他圈的影响。FACE圈周围管道(位于作物冠层上方50~60 cm处)上的小孔斜向上 45° 向圈中心喷射纯 O_3 气体,计算机系统根据圈内浓度监测系统检测的大气中 O_3 浓度、风向和风速等因素自动调节 O_3 释放的速率及方向,使FACE圈中心点冠层位置 O_3 浓度始终保持比大气中 O_3 浓度高50%^[19]。放气从7月1日开始直至水稻成熟,每天放气时间为9:00至17:00。当对照圈 O_3 浓度低于 $20\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 、下雨和露水等造成叶片湿润以及校正 O_3 分析仪、检修设备的时候暂停放气,因此水稻整个生长季FACE圈内实际平均 O_3 浓度比对照圈 O_3 浓度只增加25%。对照田块没有安装FACE管道,其余环境条件与自然状态一致。各关键生育阶段和成熟期FACE圈的取样均在有效区内进行,有效区为FACE圈喷气管1.5 m以内区域,这一区域 O_3 浓度较为稳定。图1为臭氧熏气期间FACE圈和对照圈 O_3 浓度的变化情况。



A-O₃: Ambient O_3 concentration, 环境臭氧浓度; E-O₃: Elevated O_3 concentration, 高浓度臭氧。下同, The same below

图1 臭氧熏气期间日7 h平均臭氧浓度的变化

Figure 1 Dynamics of daily 7-h mean ozone concentrations during experiment

1.2 材料培育与处理

材料培育:试验于2012年实施,供试品种为超级稻Ⅱ优084,大田旱育秧,5月31日播种,6月21日移栽,栽插株行距分别为12.5 cm和25 cm,每穴1苗。全生育期总施N量为150 kg·hm⁻²,其中基肥、分蘖肥和穗肥施用比例为5:1:4,施用日期分别为6月20日、6月28日和8月7日。P、K肥均作基肥施用,施用量均为70 kg·hm⁻²。水分管理为6月21日至7月3日保持3~5 cm浅水层,7月4日至8月5日进行多次轻搁田,8月6日以后间隙灌溉(抽穗开花期保持浅水层),在收获前10 d断水。适时进行病虫草害防治,重点做好稻飞虱、纵卷叶螟、螟虫和稻瘟病、纹枯病、稻曲病以及草害的防治,大田期共喷施农药10次。

试验处理:本试验为裂区试验,臭氧浓度处理为主区,裂区为秧苗素质处理。秧苗带蘖数作为秧苗素质的重要指标^[20],本试验设置了两种秧苗类型,即无蘖苗(移栽时不带分蘖)和一蘖苗(移栽时带1个分蘖)。无蘖苗与一蘖苗选育过程:结合前人关于播种量对秧苗素质培育的影响研究^[21],本试验采取播种量的差异培育不同秧苗带蘖数,移栽时在正常播种量区选择无蘖苗,在播种量减半区选择一蘖苗。

1.3 测定内容和方法

成熟期株高:成熟期每小区分别取长势一致的水稻植株8穴,直尺测量茎基部到穗顶的长度。

叶片叶绿素相对含量SPAD值:移栽后63 d(8月23日)、77 d(9月6日)和86 d(9月15日)采用SPAD-502叶绿素仪(Minolta, Japan)测定水稻剑叶SPAD值,每个小区测定20张剑叶,每张叶片从叶柄到叶尖测定5个点取均值。

叶片气体交换参数:于移栽后77 d和86 d,利用LI-6400便携式光合系统分析仪(LI-COR, USA)测定水稻剑叶净光合速率(*Pn*)、气孔导度(*Gs*)、胞间CO₂浓度(*Ci*)和蒸腾速率(*Tr*)。每个小区测定6张剑叶,在每日10:00至16:00内进行测定。由于环境条件对气体交换参数有着较大的影响,在进行叶片气体交换参数测定前先做好环境控制:流量控制默认值为500 μmol·s⁻¹,通过F3键设置RFF CO₂浓度为380 μmol·mol⁻¹,通过功能键F4控制温度在环境温度值±6 °C内,通过功能键F5控制光强为光合有效辐射强度1200 μmol·m⁻²·s⁻¹。

干物重:于分蘖期(有效分蘖临界叶龄期)、拔节期(小区50%植株基部第一节间伸长1 cm)、抽穗期(小区50%植株抽穗)和成熟期各小区在普查100穴

的基础上取代表性植株6穴,分别测定地上部不同器官干物重(105 °C杀青30 min,80 °C烘干72 h至恒重),据此计算各生育时期植株地上部总干物重和各生育阶段物质生产量。

产量构成因素:成熟期每小区通过普查统计单位面积穗数;在普查的基础上取有代表性植株8穴,再选取接近平均穗数的4穴,通过手工脱粒计算每穗颖花数;以水漂法区分饱粒(沉入水底者)和空秕粒,在垩白仪上区分空粒和秕粒,分别统计饱粒、秕粒和空粒数,据此计算饱粒率、空粒率和秕粒率;饱粒烘干至恒重后称重并按8.8%含水量折算成饱粒千粒重。

籽粒产量:成熟期在每个实验圈固定位置(移栽期确定,离圈喷气杆2.5~4 m)连续取样64穴,风干后机器脱粒,测定各小区水稻实际产量。

1.4 数据处理

使用Excel进行基础统计与软件制图,差异显著性分析为两因素ANOVA。

2 结果与分析

2.1 臭氧胁迫对生育期和成熟期株高的影响

高浓度O₃对Ⅱ优084生育期和成熟期株高的影响列于表1。结果表明:(1)一蘖苗抽穗期比无蘖苗平均提前3.5 d。臭氧胁迫使水稻生育期明显缩短,其中无蘖苗和一蘖苗抽穗期分别提前3 d和4 d,使无蘖苗成熟期提前7 d。(2)高浓度臭氧使无蘖苗成熟期株高下降8.4 cm,降幅为8.3%(P<0.05)。

2.2 臭氧胁迫对叶片叶绿素相对含量SPAD值和气体交换参数的影响

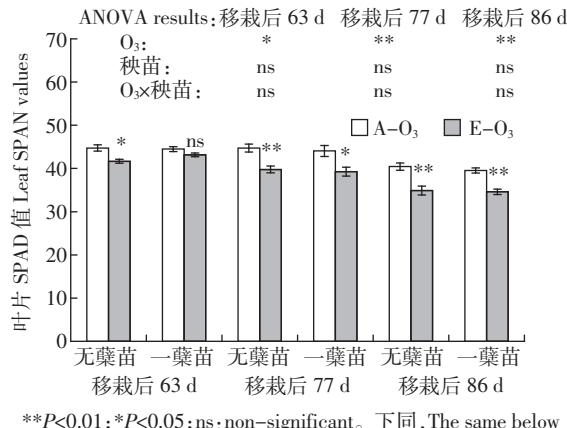
臭氧胁迫对Ⅱ优084抽穗前后叶片叶绿素相对含量SPAD值的影响示于图2。由图可知,水稻叶片SPAD值在两种秧苗类型间无显著差异,3个测定期一致。臭氧胁迫使水稻移栽后63 d、77 d和86 d的

表1 臭氧胁迫对Ⅱ优084不同秧苗类型生育期和成熟期株高的影响

Table 1 Effects of ozone stress on growth stages and plant height of II-you 084 in different age seedlings

秧苗类型	臭氧处理	抽穗期(月/日)	成熟期(月/日)	成熟期株高/cm
无蘖苗	A-O ₃	8/29	10/19	109.3±2.4
	E-O ₃	8/26	10/12	100.9±2.9
一蘖苗	A-O ₃	8/26	—	—
	E-O ₃	8/22	—	—

注:一蘖苗由于生育后期倒伏较重,没有统计成熟日期和株高;本试验移栽期为6月21日。



** $P<0.01$; * $P<0.05$; ns: non-significant。下同, The same below

图 2 臭氧胁迫对Ⅱ优084不同秧苗大田期叶片叶绿素相对含量SPAD值的影响

Figure 2 Effects of ozone stress on SPAD values of II-you 084 leaves in different age seedlings

叶片SPAD值平均分别降低5%($P<0.05$)、11%($P<0.01$)和13%($P<0.01$)，降幅随生育进程推移呈增加趋势，其中无蘖苗对应时期分别降低7%、11%和14%，一蘖苗对应时期分别降低3%、11%和12%，降幅略小于无蘖苗。

水稻结实期测定2次剑叶气体交换参数，结果列于表2。2类秧苗间叶片各气体交换参数均无显著差异，2个测定时期一致。臭氧胁迫使水稻移栽后77 d和86 d叶片净光合速率(Pn)平均分别下降了19%($P<0.01$)和26%($P<0.01$)，气孔导度(Gs)平均分别下

降了24%($P<0.05$)和55%($P<0.01$)，蒸腾速率(Tr)平均分别下降了7%($P>0.05$)和62%($P<0.01$)，后期降幅明显大于前期。臭氧胁迫对叶片胞间CO₂浓度(Ci)则无显著影响。臭氧与秧苗类型的互作对以上气体交换参数的影响均未达显著水平。

2.3 臭氧胁迫对生物产量及不同生育阶段物质生产的影响

高浓度O₃对2种秧苗类型生物产量的影响列于表3。结果表明：(1)一蘖苗生物产量略低于无蘖苗(-7%)，无显著差异。(2)高浓度O₃使水稻生物产量平均降低24%($P<0.01$)，其中无蘖苗和一蘖苗分别降低22%($P<0.01$)和26%($P=0.083$)。(3)方差分析表明，臭氧和秧苗类型的互作对生物产量无显著影响。

成熟期生物量由不同生育阶段物质生产量组成，由表3可知：(1)2种秧苗类型分蘖至拔节期、抽穗至成熟期物质生产量无显著差异，但拔节至抽穗期物质生产量一蘖苗显著低于无蘖苗(-46%)。(2)高浓度O₃使水稻分蘖至拔节期、拔节至抽穗期、抽穗至成熟期物质生产量平均分别降低5%、3%和48%，其中抽穗至成熟阶段降幅达极显著水平，此阶段物质生产量无蘖苗和一蘖苗分别下降了49%($P<0.05$)和47%($P=0.064$)。(3)臭氧和秧苗类型间的互作对各生育阶段物质生产量影响均未达显著水平。

2.4 臭氧胁迫对籽粒产量及产量构成因素的影响

成熟期水稻实产及产量构成因素数据示于表4

表2 臭氧胁迫对Ⅱ优084不同秧苗大田期叶片气体交换参数的影响

Table 2 Effects of ozone stress on gas exchange parameters of II-you 084 leaves in different age seedlings

测定时期	秧苗类型	臭氧处理	净光合速率 $Pn/\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	气孔导度 $Gs/\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	胞间CO ₂ 浓度 $Ci/\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$	蒸腾速率 $Tr/\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
移栽后77 d	无蘖苗	A-O ₃	21.3±0.1	0.56±0.1	268.2±6.0	6.5±0.4
		E-O ₃	18.0±0.3	0.46±0.1	275.3±2.7	6.7±0.7
	一蘖苗	A-O ₃	21.4±0.2	0.61±0.2	266.5±15.3	7.8±1.5
		E-O ₃	16.5±1.3	0.43±0.1	276.5±4.7	6.6±1.2
	ANOVA(P 值)	O ₃	0.004**	0.260	0.553	0.651
		秧苗(S)	0.360	0.958	0.986	0.577
		O ₃ ×S	0.315	0.710	0.918	0.569
	移栽后86 d	无蘖苗	A-O ₃	15.2±0.2	0.40±0.1	281.7±1.3
			E-O ₃	12.0±1.1	0.16±0.0	245.2±1.8
		一蘖苗	A-O ₃	14.8±0.1	0.35±0.1	274.4±3.7
			E-O ₃	10.0±0.2	0.17±0.0	262.6±16.4
		ANOVA(P 值)	O ₃	0.003**	0.001**	0.043*
			秧苗(S)	0.109	0.408	0.349
			O ₃ ×S	0.257	0.318	0.242

注：* 和 ** 分别代表差异达显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)水平，下同。

表3 臭氧胁迫对Ⅱ优084不同秧苗生物量及各生育阶段物质生产量的影响

Table 3 Effects of ozone stress on biomass and dry matter production of II-you 084 in different age seedlings

秧苗类型	臭氧处理	生物产量/g·m ⁻²	分蘖至拔节期/g·m ⁻²	拔节至抽穗期/g·m ⁻²	抽穗至成熟期/g·m ⁻²
无蘖苗	A-O ₃	1 890.3±26.3	415.6±28.5	451.4±46.2	852.1±59.3
	E-O ₃	1 475.2±40.7	390.2±25.0	470.0±50.1	432.4±70.5
一蘖苗	A-O ₃	1 796.7±244.7	422.5±21.0	273.1±20.3	852.9±208.4
	E-O ₃	1 332.1±66.9	406.8±53.1	239.9±28.8	451.1±32.2
ANOVA(P值)	O ₃	0.004**	0.578	0.565	0.006**
	秧苗(S)	0.798	0.246	0.001**	0.694
	O ₃ ×S	0.535	0.473	0.355	0.587

表4 臭氧胁迫对Ⅱ优084不同秧苗产量及其构成因素的影响

Table 4 Effects of ozone stress on yield and yield components of II-you 084 in different age seedlings

秧苗类型	臭氧处理	每平方米穗数	每穗颖花数	每平方米颖花数	饱粒率/%	空粒率/%	秕粒率/%	饱粒重/mg	籽粒产量/g·m ⁻²
无蘖苗	A-O ₃	350±7	132±9	46 278±3900	90±0.8	7±0.5	3±0.4	27.5±0.2	1025±88
	E-O ₃	366±7	103±5	37 566±1374	78±2.5	12±3.6	9±2.8	26.1±0.4	747±43
一蘖苗	A-O ₃	341±9	125±3	42 648±891	87±1.6	8±1.1	5±0.6	26.4±0.6	—
	E-O ₃	341±9	104±8	35 619±2310	77±4.4	12±1.8	11±2.5	25.0±1.3	—
ANOVA(P值)	O ₃	0.370	0.005**	0.017*	0.042*	0.096	0.018*	0.004**	0.025*
	秧苗(S)	0.079	0.708	0.337	0.630	0.831	0.423	0.015*	—
	O ₃ ×S	0.053	0.562	0.767	0.840	0.776	0.941	0.892	—

注:因一蘖苗后期倒伏,故一蘖苗籽粒产量未进行统计。

(一蘖苗因后期倒伏,未统计籽粒产量)。结果表明:(1)高浓度O₃使水稻减产278 g·m⁻²,减幅为27%,达显著水平。(2)每平方米穗数、每穗颖花数、每平方米颖花数、饱粒率、空粒率和秕粒率2类秧苗间均无显著差异,但饱粒重一蘖苗显著低于无蘖苗(-4%)。(3)高浓度O₃对Ⅱ优084每平方米穗数没有影响,但使每穗颖花数、每平方米颖花数、饱粒率、饱粒重平均分别降低19%、18%、12%和5%,其中无蘖苗对应参数分别下降22%、19%、13%和5%,一蘖苗分别下降17%、16%、11%和5%,均达显著或极显著水平。臭氧胁迫使空粒率和秕粒率平均分别增加69%和137%,其中无蘖苗分别增加88%和180%,一蘖苗分别增加52%和109%,均达显著或极显著水平。(3)臭氧和秧苗类型的互作对产量构成因素的影响均未达显著水平。

3 讨论

多数气室研究表明,臭氧胁迫使水稻生育期缩短^[6]。FACE研究表明,浓度比对照高24%的臭氧胁迫使汕优63、扬稻6号、武运粳3号和两优培九成熟期分别缩短了7、1、4、1 d^[15]。本研究发现比环境臭氧浓度高25%的处理使超级稻Ⅱ优084抽穗期提前3.5 d,成熟期提前7 d,与FACE情形下汕优63生育期的变化相

似^[15,22]。与此相对应,株高显著降低8%,亦与同一FACE研究对汕优63株高的观察结果一致^[15,22]。

叶片是臭氧胁迫的最初感应器^[23]。臭氧胁迫造成可见叶片伤害的同时,叶片内生理参数也发生变化,使叶片衰老加剧^[6]。本研究表明,臭氧胁迫使Ⅱ优084抽穗前后表征叶绿素相对含量的叶片SPAD值明显下降,降幅随生育进程推移而增加(图2),与气室研究的报道一致^[24]。稻叶是光合作用的重要器官,臭氧胁迫在破坏叶片光合色素的同时,也使其光合速率降低^[6-7]。本研究结实期2次光合测定结果表明,臭氧浓度升高使叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率显著降低(表2),但降幅大于前人FACE研究对汕优63和武运粳3号的观察结果^[18,25],说明臭氧胁迫下超级稻光合响应可能更为敏感。与前人报道一致的是,本研究发现后期降幅大于前期,而2个时期叶片气体交换参数响应的差异也说明了臭氧胁迫对光合作用影响的累积效应^[18]。与其他光合参数不同,臭氧胁迫对结实期叶片胞间CO₂浓度无明显影响(表2),说明臭氧胁迫下水稻G_s下降可能不是气孔限制的结果,而主要归因于叶肉细胞同化能力,即内部Rubisco酶活性和光合组分等非气孔因素的影响^[26]。

臭氧胁迫下水稻SPAD值下降和光合受阻必然

影响物质生产。本研究表明,大田期平均 $51 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1} \text{ O}_3$ 处理使Ⅱ优084最终地上部总干重较对照(环境 O_3 浓度 $41 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$)下降了24%,与本研究净光合速率的结论一致,但这一结果大于前人气室整合的结果^[7],同时也大于FACE平台不同品种的研究结果^[18]。将大田生长期分为分蘖至拔节(生育前期)、拔节至抽穗(生育中期)和抽穗至成熟期(生育后期)3个阶段的物质生产,发现臭氧胁迫对生育前期和中期物质生产量无显著影响,而生育后期物质生产量大幅下降(-48%),说明臭氧胁迫下水稻最终生产力明显下降主要是生育后期生长受抑所致,而后者又与这一阶段光合能力明显受抑有关(表2)。这种累积伤害现象在水稻^[6]、小麦^[27]和大豆^[28]中均有报道。

前人对臭氧胁迫下超级稻产量构成因子和产量的响应鲜有报道^[15]。本研究表明,高浓度臭氧对超级稻Ⅱ优084单位面积穗数无显著影响,这与气室^[6-7]或FACE^[15,22]研究的结果一致。与此不同,臭氧胁迫使Ⅱ优084每穗颖花数和单位面积颖花数明显下降,降幅与Ainsworth^[7]对气室研究整合分析的结果相近,也与同一平台杂交稻的FACE响应相近^[15,22,29]。高浓度臭氧使Ⅱ优084饱粒率和饱粒重分别降低13%和5%,降幅略大于前期FACE研究的结果^[22]。本研究还发现,在饱粒率降低的同时,空粒率和秕粒率都大幅增加,可见从Ⅱ优084结实能力的响应来看,臭氧胁迫不仅影响了水稻的受精过程,同时也显著降低了籽粒的灌浆能力,与本试验观察到的高浓度臭氧条件下生育后期物质生产明显受抑一致。由于一蘖苗后期倒伏,未统计其产量数据,本试验无蘖苗最终实际产量的结果表明,高浓度臭氧使Ⅱ优084产量降低27%,这一结果明显大于Ainsworth^[7]对气室试验整合分析的结果(与过滤空气相比, $61 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1} \text{ O}_3$ 处理使水稻产量平均降低了14%),也大于近期同一FACE平台不同品种的研究结果^[15,18]。综合臭氧胁迫对光合作用、物质生产和产量的影响,可以推测,未来大气背景下超级稻生长发育和产量形成对臭氧胁迫的响应可能与其他水稻品种存在一定的差异。综上所述,地表臭氧浓度升高对Ⅱ优084产量的影响与穗数的变化没有关系,主要与单穗库容量和籽粒结实能力这两者明显下降有关,后者又与生育中后期光合生产受抑相关联。本试验一蘖苗生育前期较无蘖苗生长旺盛,茎鞘含糖量较高,诱使稻飞虱的大量发生,因未能及时防治,使得后期倒伏现象较严重。与无蘖苗相比,一蘖苗尽管生育前期的分蘖发生(数据未列出)和物质生产

(表3)都有优势,但生育中后期物质生产显著降低。方差分析表明,臭氧与秧苗类型间无显著的互作效应,但高浓度臭氧对株高(-6% vs. -8%)、叶片SPAD值(-9% vs. -11%)、每穗颖花数(-17% vs. -22%)、单位面积颖花数(-16% vs. -19%)、饱粒率(-11% vs. -13%)、空粒率(+53% vs. +88%)和秕粒率(+109% vs. +180%)的影响程度均为一蘖苗略低于无蘖苗。

4 结论

本试验结果表明,开放式大气中臭氧浓度升高使超级稻Ⅱ优084叶片叶绿素相对含量和光合作用显著降低,从而使生育中后期物质生产受阻,造成水稻单穗库容量和籽粒灌浆结实能力明显下降,最终使产量显著降低。由于本试验一蘖苗后期倒伏严重,使得试验结果未能完全反映臭氧的胁迫效应在不同秧苗素质间的差异,提高秧苗素质是否会在一定程度上减轻臭氧胁迫下的产量损失还需进一步的试验研究来回答。

致谢:感谢中国科学院南京土壤研究所刘钢、唐昊治和朱国兴老师对臭氧FACE系统的日常维护,这为本试验的实施提供了硬件保障。

参考文献:

- Chameides W L, Kasibhatla P S, Yienger J. Growth of continental-scale metro-agro-plexes, regional ozone pollution, and world food production [J]. *Science*, 1994, 264: 74-77.
- Feng Z Z, Kobayashi K. Assessing the impacts of current and future concentrations of surface ozone on crop yield with meta-analysis[J]. *Atmospheric Environment*, 2009, 43(8): 1510-1519.
- Fiscus E L, Booker F L, Burkey K O. Crop responses to ozone: Uptake, modes of action, carbon assimilation and partitioning[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 997-1011.
- IRRI. Rice Almanac: Source book for the most important economic activity on Earth[M]. 3rd. Oxford: CABI Publishing, 2002.
- 张曲,肖丽萍,蔡金平,等.我国水稻生产机械化发展现状[J].中国农机化,2012(5):9-16.
ZHANG Qu, XIAO Li-ping, CAI Jin-ping, et al. Present situation of rice production mechanization in China[J]. *Chinese Agricultural Mechanization*, 2012(5):9-16.
- 杨连新,王余龙,石广跃,等.近地层高臭氧浓度对水稻生长发育影响研究进展[J].应用生态学报,2008,19(4): 901-910.
Yang L X, Wang Y L, Shi G Y, et al. Responses of rice growth and development to elevated near surface layer ozone (O_3) concentration: A review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(4):901-910.
- Ainsworth E A. Rice production in a changing climate: A meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14: 1-9.

- [8] Wang Y X, Frei M. Stressed food: The impact of abiotic environmental stresses on crop quality[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2011, 141: 271–286.
- [9] 王云霞,王晓莹,杨连新,等.臭氧胁迫使两优培九倒伏风险增加:FACE研究[J].生态学报,2011,31(20):6098–6107.
- WANG Yun-xia, WANG Xiao-ying, YANG Lian-xin, et al. Ozone stress increases lodging risk of rice cultivar Liangyoupei9: A FACE study[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(20):6098–6107.
- [10] 王云霞,王晓莹,周晓冬,等.近地层臭氧(O_3)浓度升高对水稻武运粳21抗倒性的影响[J].江苏农业学报,2011,27(6):1167–1173.
- WANG Yun-xia, WANG Xiao-ying, ZHOU Xiao-dong, et al. Impacts of tropospheric ozone of rice Wuyunjing 21[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2011, 27(6):1167–1173.
- [11] 蒋彭炎,姚长溪,任正龙.水稻稀播少本插高产技术的研究[J].作物学报,1981,7(4):241–248.
- JIANG Peng-yan, YAO Chang-xi, REN Zheng-long. A study on high-yield technique of thinner sowing and planting with fewer seedlings in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1981, 7(4):241–248.
- [12] 李刚华,李德安,宁加朝,等.秧苗密度和施氮量对超高产杂交籼稻秧苗素质的影响[J].中国水稻科学,2008,22(6):610–616.
- LI Gang-hua, LI De-an, NING Jia-chao, et al. Effects of nitrogen level and seeding density on seeding quality of indica-Type super-high yielding hybrid rice[J]. *Chinese J Rice Sci*, 2008, 22(6):610–616.
- [13] 程式华.中国超级稻育种研究的创新与发展[J].沈阳农业大学学报,2007,38(5):647–651.
- CHENG Shi-hua. Innovation and development of rice breeding for super high yield in China[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2007, 38(5):647–651.
- [14] 陈温福,徐正进,张文忠,等.中国超级稻育种研究进展与前景[J].沈阳农业大学学报,2007,38(5):662–666.
- CHEN Wen-fu, XU Zheng-jin, ZHANG Wen-zhong, et al. Advances and prospects in research of rice breeding for super high yield in China [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2007, 38(5):662–666.
- [15] Shi G Y, Yang L X, Wang Y X, et al. Impact of elevated ozone concentration on yield of four Chinese rice cultivars under fully open-air field conditions[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 131: 178–184.
- [16] Long S P, Ainsworth E A. 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[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2005, 360:2011–2020.
- [17] Solomon S, Qin D, Manning M, et al. Climate change 2007: The physical science basis: Contribution of working group I to the fourth annual assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [18] Pang J, Kazuhiko K. Yield and photosynthetic characteristics of flag leaves in Chinese rice (*Oryza sativa* L.) varieties subjected to free-air release of ozone[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 132:203–211.
- [19] Tang H Y, Liu G, Han Y, et al. A system for free-air ozone concentration elevation with rice and wheat: Control performance and ozone exposure regime[J]. *Atmospheric Environment*, 2011, 45(35):6276–6282.
- [20] 苏祖芳,吴九林,李国生,等.水稻秧苗素质对分蘖成穗率及产量构成因素的影响[J].耕作与栽培,1995,3:10–14.
- [21] 孙 涛,商文楠,曹海峰,等.不同播种粒数对水稻生育及其产量的影响[J].中国农学通报,2005,21(7):134–137.
- SUN Tao, SHANG Wen-nan, CAO Hai-feng, et al. Effects of different seedling quantity on rice growing and yield[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(7):137–137.
- [22] Wang Y X, Yang L X, Kobayashi K, et al. Investigations on spikelet formation in hybrid rice as affected by elevated tropospheric ozone concentration in China[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2012, 150:63–71.
- [23] Sagar V K, William J M. Atmospheric ozone: Formation and effects on vegetation[J]. *Environmental Pollution*, 1988, 50:101–137.
- [24] Olszyk D M, Wise C. Interactive effects of elevated CO_2 and O_3 on rice and flacca tomato[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1997, 66:1–10.
- [25] 梁 晶,朱建国,曾 青,等.开放式臭氧浓度升高对水稻叶片光合作用日变化的影响[J].农业环境科学学报,2010,29(4):613–618.
- LIANG Jing, ZHU Jian-guo, ZENG Qing, et al. Effects of O_3 -FACE (Ozone-free Air Control Enrichment) on gas exchange and chlorophyll fluorescence of rice leaf[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2010, 29(4):613–618.
- [26] 梁 晶,曾 青,朱建国,等.开放式臭氧浓度升高对水稻叶片气体交换和荧光特性的影响[J].光谱学与光谱分析,2010,30(4):991–995.
- LIANG Jing, ZENG Qing, ZHU Jian-guo, et al. Effects of O_3 -FACE (Ozone-Free Air Control Enrichment) on gas exchange and chlorophyll fluorescence of rice leaf[J]. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 2010, 30(4):991–995.
- [27] 陈 娟,曾 青,朱建国,等.臭氧和氮肥交互对小麦干物质生产、N、P、K含量及累积量的影响[J].生态环境学报,2011,20(4):616–622.
- CHEN Juan, ZENG Qing, ZHU Jian-guo, et al. Interactive effects of elevated ozone and nitrogen on dry matter production, concentration and accumulation of nitrogen, phosphorus and potassium in winter wheat[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2011, 20(4):616–622.
- [28] 杨连新,王云霞,赵秩鹏,等.自由空气中臭氧浓度升高对大豆的影响[J].生态学报,2010,30(23):6635–6645.
- YANG L X, WANG Y X, ZHAO Y P, et al. Responses of soybean to free-air ozone concentration enrichment: A research review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(23):6635–6645.
- [29] 杨开放,杨连新,王云霞,等.近地层臭氧浓度升高对杂交稻颖花形成的影响[J].应用生态学报,2009,20(3):609–614.
- YANG Kai-fang, YANG Lian-xin, WANG Yun-xia, et al. Effects of increasing surface ozone concentration on spikelet formation of hybrid rice cultivars[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(3):609–614.