农业环境科学学报
JOURNAL OF AGRO-ENVIRONMENT SCIENCE
中文核心期刊/CSCD
请通过网上投稿系统投稿
网址：http://www.aes.org.cn

不同水稻品种光合特性及叶绿素对臭氧浓度升高的响应差异

何龙鑫, 徐彦森, 冯兆忠, 张涵, 曹蓉, 钟鑫, 马艳泽

引用本文:
何龙鑫, 徐彦森, 冯兆忠, 张涵, 曹蓉, 钟鑫, 马艳泽. 不同水稻品种光合特性及叶绿素对臭氧浓度升高的响应差异[J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(4): 715–723.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.11654/jaes.2022–0750

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同生育期臭氧熏蒸对水稻光合作用及生长的影响差异
付娆, 尚博, 张国友, 冯兆忠
农业环境科学学报. 2021, 40(10): 2066–2075 https://doi.org/10.11654/jaes.2021–0139

高CO_2浓度和叶面施锌对稻米锌营养的影响
杨阳, 户少武, 牛玺朝, 童楷程, 陈晨, 杨连新, 王云霞
农业环境科学学报. 2021, 40(2): 436–444 https://doi.org/10.11654/jaes.2020–0899

太湖流域不同再生稻品种的温室气体排放强度
樊迪, 李若林, 马静, 张广斌, 徐华
农业环境科学学报. 2022, 41(9): 2082–2090 https://doi.org/10.11654/jaes.2022–0219

水稻营养器官镉积累特性对稻米镉含量的影响
张昕, 张长波, 黄永春, 王常荣, 薛卫杰, 刘仲齐
农业环境科学学报. 2022, 41(4): 707–715 https://doi.org/10.11654/jaes.2021–0945

不同水稻品种甲烷排放与土壤酶的关系
周文涛, 戈家敏, 王勃然, 龙攀, 徐莹, 傅志强
农业环境科学学报. 2020, 39(11): 2675–2682 https://doi.org/10.11654/jaes.2020–0517

关注微信公众号，获得更多资讯信息

何龙鑫, 徐彦森, 冯兆忠, 等. 不同水稻品种光合特性及叶绿素对臭氧浓度升高的响应差异[J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(4): 715-723.
HE L X, XU Y S, FENG Z Z, et al. Different responses to elevated ozone among cultivars in the photosynthetic characteristics and chlorophyll of rice [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2023, 42(4): 715-723.

不同水稻品种光合特性及叶绿素对臭氧浓度升高的响应差异

何龙鑫, 徐彦森, 冯兆忠*, 张涵, 曹蓉, 钟鑫, 马艳泽

(南京信息工程大学应用气象学院, 中国气象局生态系统碳源汇重点开放实验室, 江苏省农业气象重点实验室, 南京 210044)

摘　要: 为研究不同水稻品种光合特性及其叶绿素含量对臭氧(O_3)污染响应的差异并选育O_3耐受性品种,本研究基于开放式O_3浓度增加系统(O_3-FACE),以12个水稻(*Oryza sativa* L.)品种(4个杂交稻品种和8个常规稻品种)为供试材料,设置两个O_3处理(A-O_3:环境大气;E-O_3:1.5倍环境O_3浓度),分别在灌浆前期和灌浆中期测定供试水稻的叶片光合特性及叶绿素含量。结果表明:在灌浆前期和灌浆中期,O_3浓度升高使杂交稻的饱和光合速率(A_{sat})分别平均下降15.1%和26.8%,气孔导度(g_s)分别平均下降9.2%和27.4%,常规稻的A_{sat}分别平均下降8.7%和20.4%,g_s分别平均下降20.2%和13.1%。两个时期水稻的A_{sat}和g_s下降的同时,大部分品种的叶片胞间CO_2浓度(C_i)几乎维持不变,但电子传递效率(ETR)发生不同程度的变化,这说明O_3浓度升高对不同水稻品种影响的差异主要是由于ETR、叶肉细胞同化能力等非气孔因素的限制。由于O_3浓度升高的累积效应,大部分供试水稻品种的叶绿素总量在灌浆中期才出现明显下降,瞬时水分利用效率(WUE)由灌浆前期上升变为灌浆中期下降。研究表明,O_3浓度升高下不同水稻品种间的光合作用响应存在显著差异,且杂交稻比常规稻响应更敏感,其中扬两优6号对O_3最敏感,淮稻5号和南粳5055的O_3耐受性较强。

关键词: 臭氧;水稻;光合作用;叶绿素;O_3-FACE

中图分类号: S511　　**文献标志码:** A　　**文章编号:** 1672-2043(2023)04-0715-09　　doi:10.11654/jaes.2022-0750

Different responses to elevated ozone among cultivars in the photosynthetic characteristics and chlorophyll of rice

HE Longxin, XU Yansen, FENG Zhaozhong*, ZHANG Han, CAO Rong, ZHONG Xin, MA Yanze

(Key Laboratory of Ecosystem Carbon Source and Sink, China Meteorological Administration (ECSS-CMA), Key Laboratory of Agrometeorology of Jiangsu Province, School of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: It is important to select the most O_3-tolerant cultivars to adapt to the high O_3 environment. This study assessed the genotypic differences of rice (*Oryza sativa* L.) exposed to elevated O_3 in terms of photosynthetic characteristics and chlorophyll content at the early and middle grain-filling stages (4 hybrid cultivars and 8 inbred cultivars). There were two O_3 treatments (A-O_3: Ambient atmosphere; E-O_3: 1.5 times ambient O_3 concentration) based on a Free-Air O_3 Concentration Enhancement system. The results showed that E-O_3 decreased the light-saturated photosynthetic rate (A_{sat}) of hybrid rice by 15.1% and 26.8%, stomatal conductance (g_s) by 9.2 % and 27.4%, and A_{sat} of inbred rice by 8.7% and 20.4%, and g_s by 20.2% and 13.1% at the early and middle grain-filling stages, respectively. While the A_{sat} and g_s of rice decreased during these two periods, the intercellular CO_2 concentration (C_i) of leaves of most rice varieties remained

收稿日期: 2022-07-24　　**录用日期:** 2022-10-24
作者简介: 何龙鑫(2000—),男,甘肃定西人,硕士研究生,研究方向为农业生态气象。E-mail:2116923802@qq.com
***通信作者:** 冯兆忠　E-mail:zhaozhong.feng@nuist.edu.cn
基金项目: 江苏省碳达峰碳中和科技创新专项项目(BE2022312)
Project supported: The Research & Development Foundation of Jiangsu Province, China (BE2022312)

almost unchanged and the electron transfer efficiency (ETR) changed at varying degrees, which indicated that the differences in the effects of O_3 concentration on different rice varieties was mainly due to the limitation of non-stomatal factors such as ETR and mesophyll cell assimilation ability. Due to the cumulative effect of O_3, the total chlorophyll in most of the tested rice cultivars showed significant decreases only at the mid-grain-filling stage, and the instantaneous water use efficiency (WUE) changed from an increase at the early grain filling stage to a decrease at the middle grain filling stage. In conclusion, there are significant differences in photosynthesis responses to E-O_3 among cultivars, with hybrid rice being more sensitive than inbred rice, since it is indicated that Yangliangyou 6 is the most sensitive, whereas Huaidao 5 and Nanjing 5055 are more tolerant.

Keywords: ozone; rice; photosynthesis; chlorophyll; O_3-FACE

近地层臭氧(O_3)是由氮氧化物(NO_x)、挥发性有机化合物(VOCs)等O_3前体物经过光化学反应形成的[1],对植被具有毒害作用[2-4]。随着工业化、城市化进程的不断加快以及人类活动的日益加剧,过去几十年里北半球中纬度地区的O_3浓度以每年0.5%~2%的速度持续增长[5-6],且一些地区O_3浓度的平均小时最高值可达109 nmol·mol^{-1},远超O_3对植物的危害阀值浓度(40 nmol·mol^{-1})[7-8]。近几年我国O_3浓度急速上升,O_3污染对我国粮食作物的生长产生了巨大影响[9],造成了严重的经济损失[10]。据研究统计,当前O_3污染导致我国水稻、小麦和玉米的相对产量损失分别达到23%、33%和9%[11],仅2014—2017年,O_3污染就导致长江三角洲地区水稻年平均减产2.445×10^9 t,约占实际产量的9.1%,造成年平均经济损失达10.37亿美元[12]。

O_3通过叶片气孔进入质外体后,形成活性氧自由基(ROS)并引发氧化胁迫。当作物长时间暴露在高浓度O_3下,ROS的累积量一旦超过植物自身的解毒防御阈值,便会导致细胞程序性死亡,从而加速叶片衰老、降低叶绿素含量、抑制叶片光合作用,进而造成产量下降[13-14]。因此,探究不同水稻品种O_3敏感性的差异,选育O_3耐受性品种将有利于应对O_3污染对水稻产量的危害[15]。目前研究人员已经开展了大量O_3熏蒸对水稻光合作用[16]、生理生化[17]、地上生物量、产量[18]以及限制因素[19-20]等方面的影响研究。O_3浓度升高降低作物产量主要是由于O_3通过气孔进入作物体内破坏了光合作用机制,从而减少同化物的积累,并改变同化物的分配[21]。利用光合速率变化可以有效并快速评估不同水稻品种O_3敏感性并揭示其机理。如Pang等[22]在整个水稻生育期进行1.5倍大气O_3浓度熏蒸试验,通过光合速率和产量指标揭示了汕优63的O_3敏感性强于武育粳3号。因此,研究O_3对不同水稻品种光合作用的影响差异是揭示水稻品种O_3敏感性的重要手段。

Shi等[23]基于自由式O_3浓度增加系统(O_3-FACE)研究了O_3浓度升高对4个我国水稻品种产量的影响,结果表明杂交稻品种比常规稻品种产量损失更大,这可能与O_3浓度升高抑制了杂交稻品种每穗颖花数的形成有关[24]。研究显示,O_3浓度升高会对汕优63的品质产生不利影响[25-26]。目前已经开展了一些水稻的O_3-FACE试验,但其中大部分试验品种单一,只测试了汕优63、武育粳3号等个别品种。关于O_3浓度升高下多个杂交稻和常规稻品种的响应差异鲜有研究,对杂交稻和常规稻的O_3敏感性差异了解还不够。探究O_3熏蒸对多个不同水稻品种的影响差异不仅可为选育O_3耐受性品种提供参考,而且有利于更精准地采取减缓O_3浓度升高对水稻伤害的防护措施,从而降低O_3污染对水稻产量的不利影响。因此,本试验利用O_3-FACE平台,设置两个O_3处理,在水稻生长的全生育期对4个杂交稻品种和8个常规稻品种进行O_3熏蒸试验,探究不同水稻品种间以及杂交稻和常规稻间对O_3浓度升高的叶片光合特性指标及叶绿素的响应差异,为选育O_3抗性的水稻品种提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验地点位于江苏省扬州市江都区(32°25′ N,119°43′ E),地处长江三角洲,属于亚热带湿润气候。当地长期实行稻麦轮作体系,是典型的农田生态系统,2009—2018年平均气温和年平均降水量分别为16.2 ℃和1 131.3 mm,年日照时间为1 936.1 h,年无霜期>290 d。

1.2 试验设计

本试验在O_3-FACE平台中进行,平台中设有O_3升高(E-O_3)圈和环境大气(A-O_3)圈各4个。每个圈均为直径14 m的正八面形,通过围成正八角形的8根PPR管上的许多小孔向圈中心喷射O_3气体,PPR管位于作物冠层上方20 cm左右,计算机系统通过圈中心传感器对大气中O_3浓度进行实时监测,自动调节混合气体中的O_3浓度,从而控制E-O_3圈内O_3浓度保持

为A-O_3圈内O_3浓度的1.5倍。O_3熏蒸从2021年7月13日开始，10月28日停止，共计108 d，每日熏气时间为8:00—18:00，雨天关闭设备停止通气，暂停熏蒸天数为23 d，有效熏蒸天数为85 d。整个熏蒸期间内，A-O_3圈的O_3浓度日均值为36.4 nmol·mol^{-1}，E-O_3圈的O_3浓度日均值为52.9 nmol·mol^{-1}。A-O_3圈只对冠层空气O_3浓度进行监测，其余环境条件均与自然环境条件一致。

本试验分别在A-O_3圈和E-O_3圈内设置长宽各3 m的试验样地。每个试验样地内分别种植12个水稻品种，包括4个杂交稻品种（甬优2640、扬两优6号、汕优63、丰优香占）和8个常规稻品种（淮稻5号、金香玉1号、南京16、南粳5055、南粳9108、武育粳3号、武运粳24、扬稻6号）。2021年6月27日人工插秧，自西向东依次种植杂交稻和常规稻，为保证试验随机性，杂交稻内和常规稻内分别随机种植，南北向为同一品种，每个水稻品种种植13穴，每穴间隔为25 cm，每两个供试水稻品种间隔25 cm，杂交稻与常规稻的相邻分界间隔30 cm。试验样地采用大田常规田间管理方式。图1为O_3熏蒸期间A-O_3处理与E-O_3处理的白天10 h平均O_3浓度变化。

1.3 指标测定

1.3.1 光合特性指标的测定

采用Li-6800便携式光合测定仪（LI-COR，美国）分别于9月21日（灌浆前期）和10月2日（灌浆中期）测定叶片光合特性指标。具体测定方法为：晴天的9:00—11:30，在每个试验样地内选取每个品种光照条件好、长势较一致的旗叶叶片进行光合特性指标测定，测定时光合有效辐射设置为1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1}，CO_2浓度设置为410 μmol·mol^{-1}。光合特性指标包括：饱和光合速率（A_{sat}）、气孔导度（g_s）、叶片胞间CO_2浓度（C_i）、瞬时水分利用效率（WUE）以及表观光合电子传递效率（ETR），其中WUE通过A_{sat}与g_s的比求得。

1.3.2 叶绿素总量的测定

分别于9月21日和10月2日选取完成光合特性指标测定的叶片，用打孔器取直径为0.7 cm的圆形叶片，将其放入2 mL 95%的乙醇中浸泡，并放入4 ℃冰箱中黑暗保存直至完全褪色。将提取液分别于664、649 nm与470 nm处测定吸光度，并根据Lichtenthaler[26]的方法得到叶绿素总量（Total chl）。

1.4 数据统计分析

采用Excel 2016对试验数据进行初步整理，利用JMP 11.0检验数据的正态性与方差齐性，统计分析采用裂区试验设计，以O_3处理为主区，品种为裂区，运用JMP 11.0中的裂区设计方差模型对各变量进行方差分析，采用t双尾检验分析单一品种不同O_3处理下各变量的显著性差异。采用Origin 2022制图，柱形图中的数据为平均值±标准误差（SE）。

2 结果与分析

2.1 O_3浓度升高对不同水稻品种的影响

灌浆前期，O_3浓度升高显著降低了供试水稻的A_{sat}和g_s（P<0.01），不同品种的A_{sat}和g_s的差异也均达到显著水平（P<0.05）。灌浆中期，O_3浓度升高显著降低了供试水稻的A_{sat}（P<0.05），且不同品种的A_{sat}的差异也达到显著水平（P<0.05），而g_s变化不显著。在任一生育期，O_3与品种间的交互作用均未对A_{sat}和g_s产生显著影响（图2）。

由图2（a）和图2（b）可见，O_3浓度升高下，灌浆前期丰优香占、灌浆中期扬两优6号和扬稻6号的A_{sat}分别显著下降16.7%、40.4%和22.0%。由图2（c）和图2（d）可见，O_3浓度升高下，灌浆前期南粳9108、武运粳

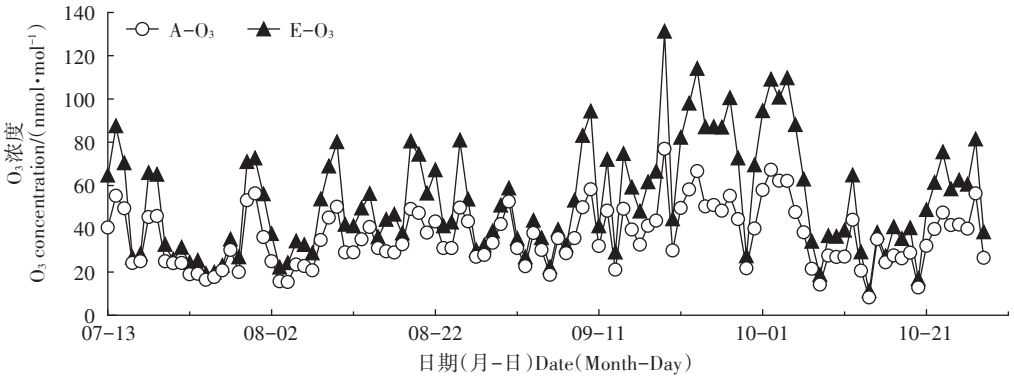
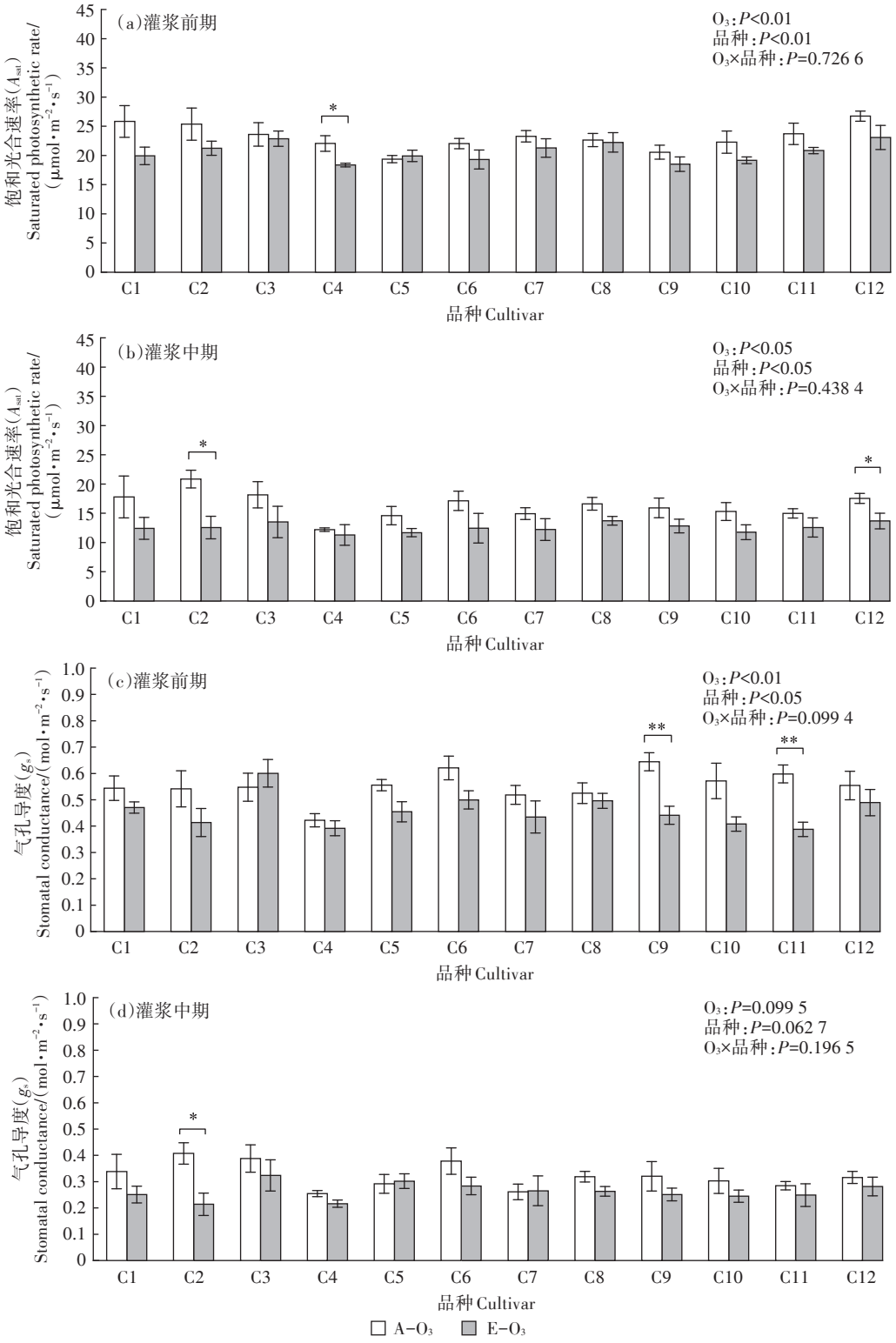


图1 O_3熏蒸期间日10 h平均O_3浓度变化

Figure 1 Change of daily 10-hour mean O_3 concentration during ozone fumigation



C1代表甬优2640,C2代表扬两优6号,C3代表汕优63,C4代表丰优香占,C5代表淮稻5号,C6代表金香玉1号,C7代表南京16,C8代表南粳5055,C9代表南粳9108,C10代表武育粳3号,C11代表武运粳24,C12代表扬稻6号。C1~C4为杂交稻,C5~C12为常规稻。*P<0.05,**P<0.01。下同。

C1 stands for Yongyou 2640,C2 stands for Yangliangyou 6,C3 stands for Shanyou 63,C4 stands for Fengyouxiangzhan,C5 stands for Huaidao 5,C6 stands for Jinxiangyu 1,C7 stands for Nanjing 16,C8 stands for Nanjing 5055,C9 stands for Nanjing 9108,C10 stands for Wuyujing 3,C11 stands for Wuyunjing 24,and C12 stands for Yangdao 6. C1-C4 are hybrid rice,C5-C12 are inbred rice. *P<0.05,**P<0.01. The same below.

图2 O_3浓度升高对不同水稻品种叶片饱和光合速率(A_{sat})和气孔导度(g_s)的影响

Figure 2 Effects of elevated O_3 concentration on light-saturated photosynthetic rate(A_{sat}) and stomatal conductance(g_s) in leaves of different rice cultivars

24和灌浆中期扬两优6号的g_s分别显著下降31.6%、35.1%和47.5%，其余品种的A_{sat}和g_s变化均不显著。

如图3所示，两个时期O_3浓度升高对供试水稻的C_i和WUE值均无显著影响，不同品种的C_i和WUE值的差异均达到显著水平。O_3和品种间的交互作用对C_i和WUE的影响在灌浆前期达到显著水平（$P<0.01$）。

由图3（a）和图3（b）可见，O_3浓度升高下，灌浆前期武运粳24的C_i值显著下降，淮稻5号在两个时期的C_i值均显著变化。由图3（c）和图3（d）可见，O_3浓度升高下，武运粳24在灌浆前期的WUE值显著上升38.9%，淮稻5号在灌浆前期和灌浆中期的WUE值分别显著上升28.1%和显著下降26.5%，其余品种的C_i和WUE值变化均不显著。

如图4所示，两个时期O_3浓度升高对供试水稻的ETR值和Total chl值均无显著影响，而不同品种Total chl值的差异在两个时期均达到显著水平（$P<0.01$），不同品种的ETR值差异在灌浆中期达到显著水平（$P<0.05$）。在任一生育期，O_3与品种间的交互作用均未达到显著水平。灌浆前期O_3浓度升高下甬优2640和丰优香占的ETR值分别显著下降34.2%和32.0%，其余品种的ETR值和Total chl值变化均不显著。

2.2 O_3浓度升高对杂交稻和常规稻的影响

由表1可知，杂交稻在O_3浓度升高下，A_{sat}和ETR值在灌浆前期分别平均显著下降15.1%和24.5%，在灌浆中期均无显著变化；g_s在灌浆前期变化不显著，在灌浆中期平均显著下降27.4%；WUE由灌浆前期的小幅度下降变为灌浆中期的小幅度上升。在O_3浓度升高下，常规稻的A_{sat}在两个时期变化均不显著，g_s在灌浆前期平均显著下降20.2%，但在灌浆中期变化不显著；ETR由灌浆前期的几乎不变到灌浆中期的下降；WUE由灌浆前期的上升变为灌浆中期的小幅度下降。杂交稻和常规稻的C_i在两个时期几乎维持不变，Total chl在灌浆中期下降。

3 讨论

光合作用是作物积累有机物的主要过程，可维持作物的生长。叶绿素是植物进行光合作用的主要色素，是影响光合作用的重要因子。随着水稻进入灌浆期，植株内部碳、氮代谢发生变化，光合机构不断损伤，上部叶片的光合功能迅速衰退，叶片逐渐衰老，叶绿素含量逐渐降低，O_3浓度升高会加速这一进程。本研究发现，灌浆中期水稻的A_{sat}、g_s和Total chl值普遍低于灌浆前期，这主要与O_3浓度升高对水稻生长的影响具有累积效应有关。不同水稻品种的光合特性对O_3胁迫的响应差异显著，且杂交稻的A_{sat}、g_s和ETR值的响应比常规稻更明显，表明杂交稻比常规稻对O_3胁迫更敏感。O_3具有强氧化性，高浓度O_3通过叶片气孔进入植物体内会损害叶片表观特征，导致叶片的光合速率降低[27-29]。进入质外体的O_3通量受气孔交换速率的调控，而气孔数量、大小以及开度等又决定了O_3进入质外体空间的速率[30]，由此可见，气孔因素对于调控植物对O_3的吸收有重要作用。Ainsworth等[31]对在O_3-FACE中进行的水稻试验进行整合分析发现，相较于过滤空气环境，水稻在O_3浓度为59 nmol·mol^{-1}的环境中生长时，其叶片A_{sat}平均下降28%，在O_3浓度为55 nmol·mol^{-1}的环境中生长时，其叶片g_s平均下降23%。本试验中，灌浆前期和灌浆中期分别有丰优香占、扬两优6号和扬稻6号的A_{sat}显著下降，其他品种的A_{sat}变化不显著，这表明不同水稻品种的A_{sat}对O_3胁迫的响应存在差异，且丰优香占、扬两优6号和扬稻6号对O_3较敏感。研究普遍发现O_3浓度升高会导致植物g_s下降，g_s降低一方面限制CO_2的进入、降低光合作用，另一方面也是植物应对O_3浓度升高的一种保护性机制[32]，即植物通过降低g_s来减少进入体内的O_3通量，从而抵抗O_3浓度的升高[33]。本试验中，两个时期均有不同品种的g_s显著下降，表明O_3浓度升高对不同水稻品种的g_s的影响存在差异。

O_3浓度升高可以通过气孔因素和非气孔因素共同影响A_{sat}，C_i是水稻光合作用的直接限制因子，其变化方向是判断光合速率变化主要受气孔因素还是非气孔因素影响的重要依据。Feng等[19]利用O_3-FACE探究O_3浓度升高对5个冬小麦品种光合作用影响的差异时发现，O_3对不同冬小麦品种光合作用影响的差异主要取决于非气孔因素（如抗氧化酶）而不是g_s。本试验中，在两个时期不同水稻品种的A_{sat}和g_s下降的同时，大部分品种的C_i几乎维持不变且ETR发生不同程度的变化，这说明O_3浓度升高对不同水稻品种影响的差异主要由于ETR、叶肉细胞同化能力等非气孔因素的限制。灌浆前期杂交稻的A_{sat}和ETR值显著下降，常规稻的A_{sat}小幅度下降且ETR值维持不变，这表明O_3浓度升高对杂交稻和常规稻的光合作用影响存在差异，且对杂交稻影响更大，其差异可能与ETR的限制有关。

WUE是解释植物固碳耗水权衡关系的重要指标，提高WUE有利于提高植物单位耗水能力下的碳固定量。现有研究利用O_3-FACE分别探究了O_3浓度

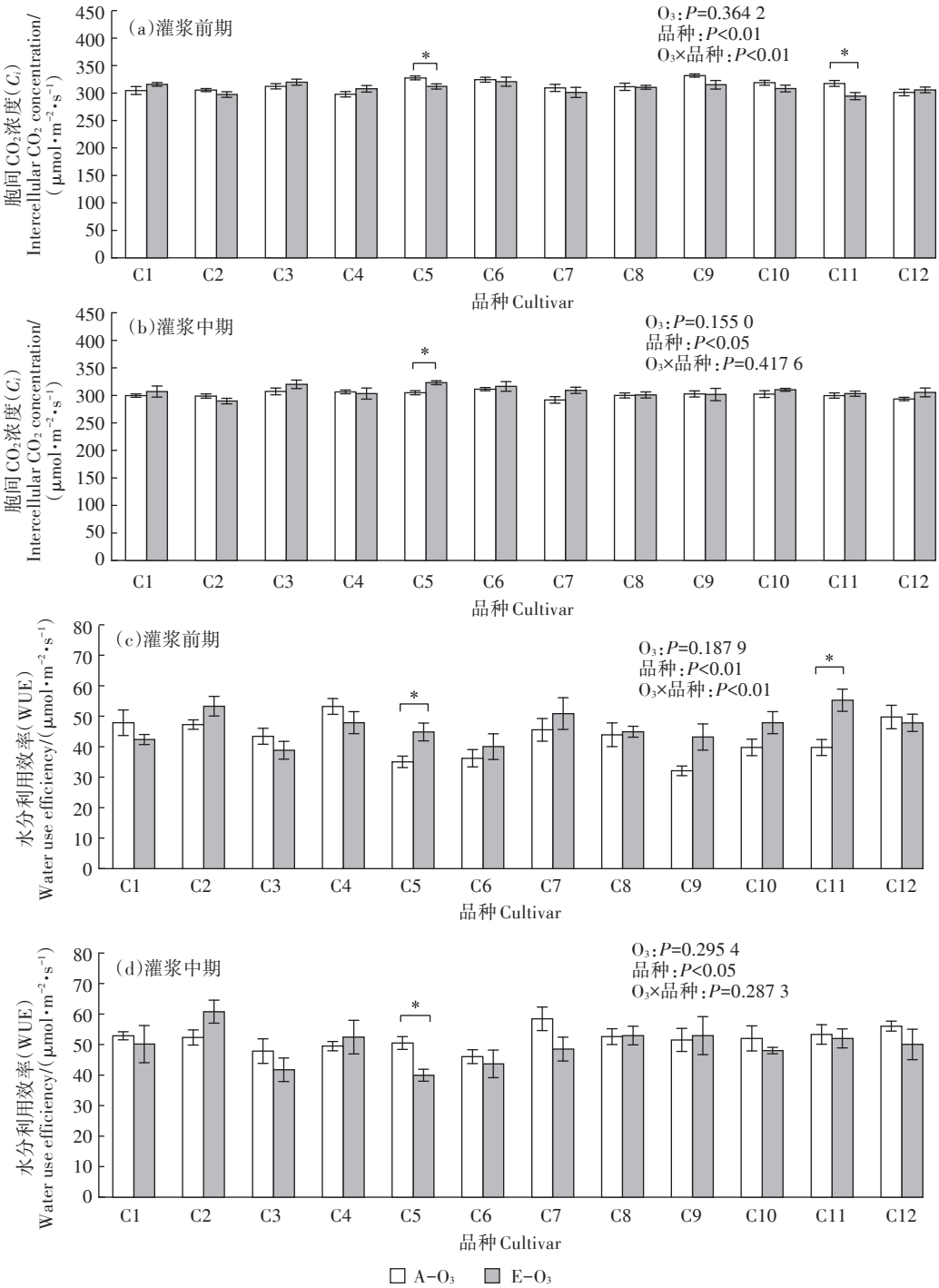


图3 O_3浓度升高对不同水稻品种叶片胞间CO_2浓度(C_i)和瞬时水分利用效率(WUE)的影响

Figure 3 Effects of elevated O_3 concentration on intercellular CO_2 concentration(C_i) and instantaneous water use efficiency(WUE) in leaves of different rice cultivars

升高对几个水稻品种的WUE、光合生化能力和Ball-berry模型参数的影响。Masutomi等[34]通过光合模型模拟发现,高浓度O_3主要是通过影响汕优63的叶片光合和气孔回归关系中的截距来降低叶片的WUE。在本研究中,O_3浓度升高下常规稻的WUE由灌浆前期的上升变为中期的小幅度下降,造成这种变化的原因主要是O_3浓度升高导致灌浆中期大部分常规稻品种叶片光合作用降低大于g_s的降低,光合与气孔呈现解耦合关系[35],进而导致WUE降低。研究发现O_3浓度升高会降低叶片叶绿素含量[36],促进膜脂过氧化作用,损害水稻膜系统,促使叶片叶绿素降解导致的叶绿素含量迅速下降并加剧叶片衰老。本试验中,O_3浓

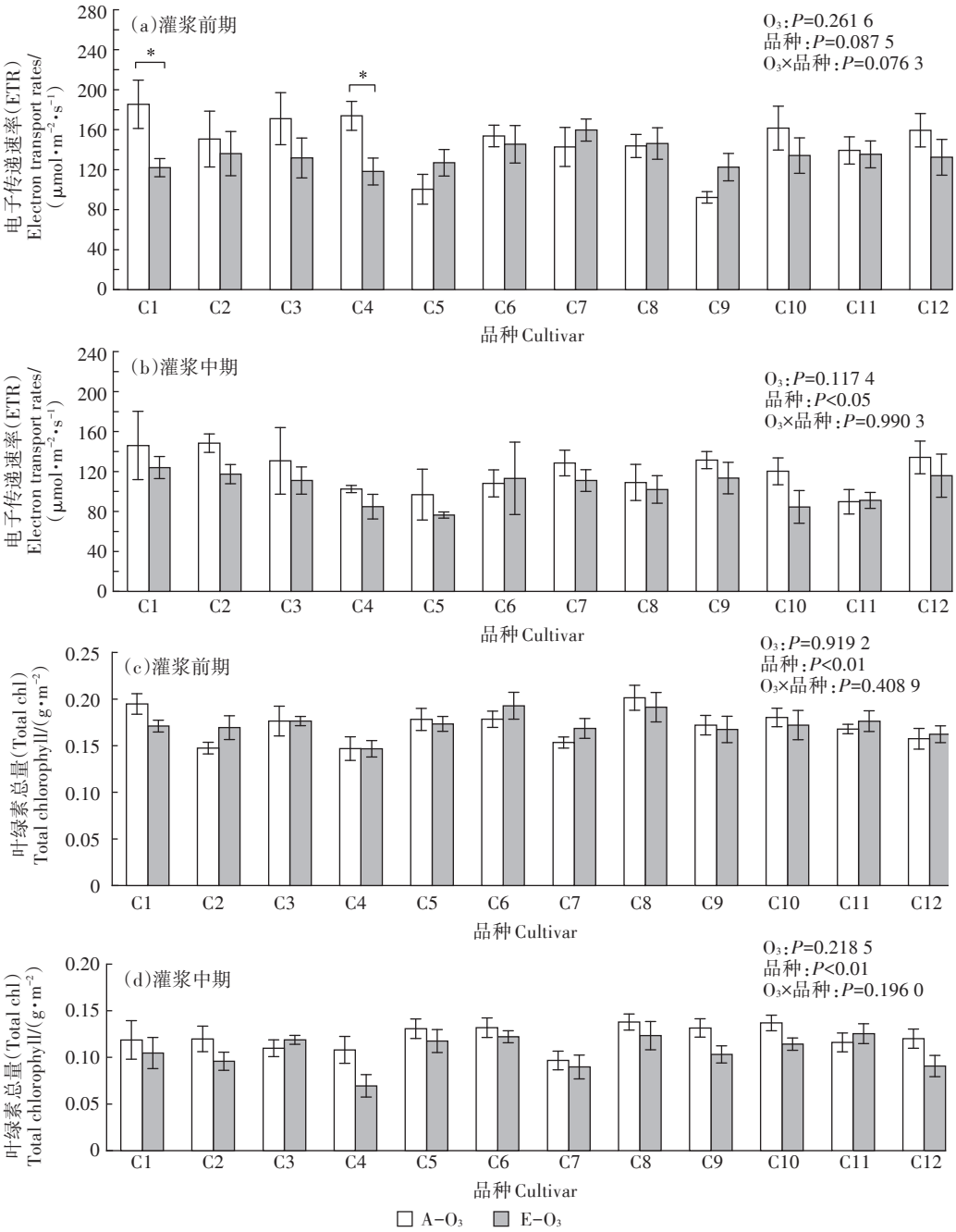


图4 O_3浓度升高对不同水稻品种叶片表观光合电子传递效率(ETR)和叶绿素总量(Total chl)的影响

Figure 4 Effects of elevated O_3 concentration on apparent photosynthetic electron transfer efficiency (ETR) and total chlorophyll (Total chl) in leaves of different rice cultivars

度升高下不同水稻品种Total chl主要在灌浆中期下降,且杂交稻和常规稻的响应相似,这主要与叶绿素含量对O_3浓度升高的响应具有累积效应有关[19]。

水稻光合速率变化是有效且快速评估不同水稻品种O_3敏感性的重要依据。考虑到不同品种生育期对O_3响应的差异,本试验利用O_3浓度升高下水稻品种两个时期A_{sat}下降均值并结合变化显著性进行不同品种O_3敏感性的筛选。本研究中仅扬两优6号在两个时期的A_{sat}下降均值大于25%,且其A_{sat}在灌浆中期显著下降,表明扬两优6号对O_3敏感性最强;淮稻5号和南粳5055在两个时期的A_{sat}下降均值小于10%,且其A_{sat}在两个时期变化均不显著,表明供试品种中淮稻5号和南粳5055对O_3抗性强。现有研究表明相比于常规稻,O_3浓度升高下杂交稻的响应变化更明显[22-23]。本研究中,O_3浓度升高下杂交稻比常规稻的光合特性指标响应更显著,且更多的常规稻品种的

表1 O_3浓度升高对杂交稻和常规稻的影响

Table 1 Effects of elevated O_3 concentration on hybrid rice and inbred rice

日期 Date	指标 Index	杂交稻 Hybrid rice			常规稻 Inbred rice		
		A-O_3	E-O_3	响应幅度%	A-O_3	E-O_3	响应幅度%
9月21日	A_{sat}	24.1±0.6	20.4±0.2	-15.1**	22.5±0.4	20.6±0.8	-8.7ns
	g_s	0.508±0.022	0.461±0.021	-9.2ns	0.569±0.011	0.454±0.019	-20.2**
	C_i	304.7±1.3	309.7±4.1	1.7ns	317.3±2.5	308.9±4.6	-2.7ns
	WUE	48.2±1.1	45.9±2.3	-4.8ns	40.5±1.5	46.6±2.4	15.0ns
	ETR	168.2±2.7	127.0±11.3	-24.5*	136.6±5.2	137.1±11.2	0.3ns
	Total chl	0.166±0.006	0.166±0.008	-0.3ns	0.174±0.004	0.176±0.011	1.1ns
10月2日	A_{sat}	16.9±0.4	12.4±1.9	-26.8ns	15.8±0.7	12.6±1.1	-20.4ns
	g_s	0.344±0.004	0.249±0.028	-27.4*	0.306±0.024	0.266±0.027	-13.1ns
	C_i	303.6±1.0	305.1±4.9	0.5ns	300.2±2.7	308.4±2.8	2.7ns
	WUE	50.3±0.8	51.3±2.4	2.0ns	52.9±1.9	48.8±1.7	-7.8ns
	ETR	127.9±11.0	108.4±3.6	-15.2ns	114.6±8.9	100.6±2.3	-12.3ns
	Total chl	0.114±0.010	0.097±0.008	-14.8ns	0.125±0.006	0.111±0.009	-11.5ns

注：表中数据为平均值±标准误差，ns表示不显著，*表示 $P<0.05$，**表示 $P<0.01$。

Note: Data in the table are represented with mean±standard error, ns means insignificant, * means $P<0.05$, ** means $P<0.01$.

O_3抗性更强，如淮稻5号、南粳5055等，这表明杂交稻比常规稻对O_3胁迫更敏感。总之，本研究结果表明，O_3浓度升高对不同水稻品种光合作用的影响存在差异，对叶绿素影响差异不显著，杂交稻的O_3敏感性强于常规稻。未来可结合水稻品种抗氧化特性、产量构成等指标验证本试验结论并进一步深入研究，为研究不同水稻品种对高浓度O_3胁迫的响应机制提供可靠依据，为O_3耐受性品种选育以及减缓O_3污染对水稻的影响提供科学指导。

4 结论

O_3浓度升高下不同水稻品种间光合作用响应存在品种差异，叶绿素含量变化差异不显著，杂交稻比常规稻对O_3胁迫的敏感性更强。O_3浓度升高对不同水稻品种光合作用影响的差异主要由于电子传递速率等非气孔因素的限制。基于水稻饱和光合速率变化值，本试验选用的品种中扬两优6号对O_3最敏感，淮稻5号和南粳5055对O_3抗性强，这2个抗性品种在O_3污染下可广泛种植。

参考文献：

[1] CRUTZEN P L, LAWRENCE M G, PÖSCHL U. On the background photochemistry of tropospheric ozone[J]. *Tellus A*, 1999, 51(1): 123-146.

[2] MONKS P S, ARCHIBALD A T, COLETTE A, et al. Tropospheric ozone and its precursors from the urban to the global scale from air quality to short-lived climate forcer[J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2014, 14(23): 32709-32933.

[3] AINSWORTH E A, YENDREK C R, SITCH S, et al. The effects of tropospheric ozone on net primary productivity and implications for climate change[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63(1): 637-661.

[4] DELANG M N, BECKER J S, CHANG K L, et al. Mapping yearly fine resolution global surface ozone through the bayesian maximum entropy data fusion of observations and model output for 1990—2017[J]. *Environmental Science and Technology*, 2021, 55(8): 4389-4398.

[5] TANG H, TAKIGAWA M, LIU G, et al. A projection of ozone-induced wheat production loss in China and India for the years 2000 and 2020 with exposure-based and flux-based approaches[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(9): 2739-2752.

[6] VINGARZAN R. A review of surface ozone background levels and trends[J]. *Atmospheric Environment*, 2004, 38(21): 3431-3442.

[7] SICARD P, ANAV A, ALESSANDRA D M, et al. Projected global ground-level ozone impacts on vegetation under different emission and climate scenarios[J]. *Atmospheric Chemistry & Physics*, 2017, 17(19): 12177-12196.

[8] FUHRER J, SKARBY L, ASHMORE M R. Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe[J]. *Environmental Pollution*, 1997, 97(1/2): 91-106.

[9] LU X, ZHANG L, WANG X, et al. Rapid increases in warm-season surface ozone and resulting health impact in China since 2013[J]. *Environmental Science & Technology*, 2020, 7: 240-247.

[10] 冯兆忠，彭金龙. 中国粮食作物产量和木本植物生物量与地表臭氧污染的响应关系[J]. 环境科学, 2021, 42(6): 3084-3090. FENG Z Z, PENG J L. Relationship between relative crop yield/woody plant biomass and groundlevel ozone pollution in China[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(6): 3084-3090.

[11] FENG Z Z, XU Y S, KOBAYASHI K, et al. Ozone pollution threatens the production of major staple crops in East Asia[J]. *Nature Food*,

2022, 3:47-56.

[12] REN X, SHANG B, FENG Z, et al. Yield and economic losses of winter wheat and rice due to ozone in the Yangtze River Delta during 2014—2019[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 745:140847.

[13] HASAN M M, RAHMAN M, SKALICKY M, et al. Ozone induced stomatal regulations, mapk and phytohormone signaling in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22:1-14.

[14] AINSWORTH E A. Understanding and improving global crop response to ozone pollution[J]. *The Plant Journal*, 2017, 90(5):886-897.

[15] MONTES C M, DEMLER H J, LI S, et al. Approaches to investigate crop responses to ozone pollution: From O_3-FACE to satellite-enabled modeling[J]. *The Plant Journal*, 2022, 109(2):432-446.

[16] 彭斌, 赖上坤, 李潘林, 等. 不同密度下臭氧浓度升高对Ⅱ优084水稻光合作用和物质生产的影响——FACE研究[J]. 应用生态学报, 2015, 26(1):17-24. PENG B, LAI S K, LI P L, et al. Effects of ozone stress on photosynthesis and dry matter production of rice Ⅱ-you 084 under different planting densities[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(1):17-24.

[17] 邵在胜, 穆海蓉, 赵轶鹏, 等. 臭氧浓度升高对不同敏感型水稻叶片伤害的比较研究[J]. 中国水稻科学, 2017, 31(2):175-184. SHAO Z S, MU H R, ZHAO Y P, et al. A comparative study of ozone-induced leaf injury of rice with different ozone sensitivity[J]. *Chinese Journal Rice Science*, 2017, 31(2):175-184.

[18] 方笑堃, 罗小三, 张丹, 等. 臭氧污染对水稻生长、产量及矿质金属元素含量的影响[J]. 环境科学, 2020, 41(8):3797-3803. FANG X K, LUO X S, ZHANG D, et al. Effects of ozone pollution on growth, yields and mineral metallic element contents of paddy rice[J]. *Environment Science*, 2020, 41(8):3797-3803.

[19] FENG Z, LIANG W, PLEIJEL H, et al. Differential effects of ozone on photosynthesis of winter wheat among cultivars depend on antioxidative enzymes rather than stomatal conductance[J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 572:404-411.

[20] 付娆, 尚博, 张国友, 等. 不同生育期臭氧熏蒸对水稻光合作用及生长的影响差异[J]. 农业环境科学学报, 2021, 40(10):2066-2075. FU R, SHANG B, ZHANG G Y, et al. Differential effects of ozone pollution on photosynthesis and growth of rice during two growth stages[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2021, 40(10):2066-2075.

[21] CALATAYUD A, IGLESIAS D J, TALON M, et al. Response of spinach leaves(*Spinacia oleracea* L.) to ozone measured by gas exchange, chlorophyll a fluorescence, antioxidant systems, and lipid peroxidation [J]. *Photosynthetica*, 2004, 42(1):23-29.

[22] PANG J, KOBAYASHI K, ZHU J G. Yield and photosynthetic characteristics of flag leaves in Chinese rice(*Oryza sativa* L.) varieties subjected to free-air release of ozone[J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2009, 132(3/4):203-211.

[23] SHI G, YANG L, WANG Y, et al. Impact of elevated ozone concentration on yield of four Chinese rice cultivars under fully open-air field conditions[J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2009, 131(3/4):178-184.

[24] 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 & Environment*, 2012, 150:63-71.

[25] WANG Y, YANG L, YAN H, et al. The impact of elevated tropospheric ozone on grain quality of hybrid rice: a free-air gas concentration enrichment(FACE) experiment[J]. *Field Crops Research*, 2012, 129:81-89.

[26] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes[J]. *Methods in Enzymology*, 1987, 148C:350-382.

[27] FENG Z Z, ZENG H Q, WANG X K, et al. Sensitivity of metasequoia glyptostroboides to ozone stress[J]. *Photosynthetica*, 2008, 46(3):463-465.

[28] ZHANG W, FENG Z, WANG X, et al. Responses of native broad-leaved woody species to elevated ozone in subtropical China[J]. *Environmental Pollution*, 2012, 163:149-157.

[29] WITTIG V E, AINSWORTH E A, LONG S P. To what extent do current and projected increases in surface ozone affect photosynthesis and stomatal conductance of trees? A meta-analytic review of the last 3 decades of experiments[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(9):1150-1162.

[30] CASTAGNA A, RANIERI A. Detoxification and repair process of ozone injury: from O_3 uptake to gene expression adjustment[J]. *Environmental Pollution*, 2009, 157(5):1461-1469.

[31] AINSWORTH E. 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(7):1642-1650.

[32] VAHISALU T, PUZRJOVA I, BROSCHE M, et al. Ozone-triggered rapid stomatal response involves the production of reactive oxygen species, and is controlled by SLAC1 and OST1[J]. *The Plant Journal*, 2010, 62(3):442-453.

[33] MARZUOLI R, MONGA R, FINCO A, et al. Biomass and physiological responses of *Quercus robur*(L.) young trees during 2 years of treatments with different levels of ozone and nitrogen wet deposition[J]. *Trees*, 2016, 30(6):1995-2010.

[34] MASUTOMI Y, KINOSE Y, TAKIMOTO T, et al. Ozone changes the linear relationship between photosynthesis and stomatal conductance and decreases water use efficiency in rice[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 655:1009-1016.

[35] LOMBARDOZZI D, SPARKS J P, BONAN G, et al. Ozone exposure causes a decoupling of conductance and photosynthesis: implications for the Ball-Berry stomatal conductance model[J]. *Oecologia*, 2012, 169(3):651-659.

[36] FENG Z, KOBAYASHI K, AINSWORTH E. Impact of elevated ozone concentration on growth, physiology, and yield of wheat(*Triticum aestivum* L.): A meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(11):2696-2708.

(责任编辑:李丹)