

# 臭氧胁迫对水稻光合作用与产量的影响

郑飞翔, 王效科, 张巍巍, 段晓男, 侯培强

(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:**采用开顶式气室(OTC),对水稻“3694 繁”(Oryza sativa L. 3694 Fan)进行田间原位臭氧(O<sub>3</sub>)熏气实验,研究了不同 O<sub>3</sub> 浓度熏气处理下水稻光合色素、气体交换参数以及产量的响应。实验设置分 4 个水平:过滤大气组(CF, 10 nL·L<sup>-1</sup>)、自然大气组(NF, 40 nL·L<sup>-1</sup>)和两个不同浓度的 O<sub>3</sub> 处理组(O1: 100 nL·L<sup>-1</sup>; O2: 150 nL·L<sup>-1</sup>)。结果表明:(1)与 CF 组相比,两个不同浓度的 O<sub>3</sub> 处理均导致水稻叶片光合色素含量大幅度下降,加速水稻的衰老过程;(2)在实验进程中,O<sub>3</sub> 处理导致水稻叶片气体交换参数发生显著变化,饱和 CO<sub>2</sub> 浓度的净光合速率( $P_{\text{sat}}$ )、气孔导度( $G_s$ )、水分利用效率( $WUE$ )、气孔限制值( $L_s$ )和羧化效率( $CE$ )均呈现下降趋势,表明 O<sub>3</sub> 浓度的升高使水稻光合作用对 CO<sub>2</sub> 的利用效率降低,水稻在灌浆期对 O<sub>3</sub> 最为敏感;(3)O<sub>3</sub> 处理使水稻产量损失明显,当 AOT40 值达到 2.32  $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$  时,就能导致水稻产量 10%的减产。

**关键词:**臭氧;水稻;光合色素;气体交换参数;AOT40 ;产量损失

**中图分类号:**Q945.78    **文献标志码:**A    **文章编号:**1672-2043(2009)11-2217-07

## Influences of Elevated Ozone on Rice Photosynthesis and Yield

ZHENG Fei-xiang, WANG Xiao-ke, ZHANG Wei-wei, DUAN Xiao-nan, HOU Pei-qiang

(State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

**Abstract:** In order to investigate the effects of elevated ozone concentration on the leaf photosynthesis and yield loss of rice (Oryza sativa L. 3694 Fan), we planted rice using open-top chambers(OTC) in situ in Jiaxing, Zhejiang Province and applied four treatments: charcoal-filtered air (CF, 10 nL·L<sup>-1</sup>), unfiltered air (NF, 40 nL·L<sup>-1</sup>), and charcoal-filtered air with ozone additions(O1: 100 nL·L<sup>-1</sup>; O2: 150 nL·L<sup>-1</sup>). Rice was exposed to ozone concentrations from July 29 to October 11, 2007 and the actual days of exposure was 54. Photosynthetic pigments, gas exchange parameters and yield of rice were determined. All results indicated that elevated ozone had significant effects on rice photosynthesis and yield loss: (1) Compared to CF, the content of rice photosynthetic pigments declined markedly under O1 and O2 treatments and ozone accelerated rice leaf senescence; (2) The gas exchange parameters, including the CO<sub>2</sub> saturated rate of photosynthesis ( $P_{\text{sat}}$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), water usage efficiency( $WUE$ ), stomatal limit value( $L_s$ ) and carboxylation efficiency( $CE$ ) significantly decreased, indicating the decrease in CO<sub>2</sub> usage efficiency on the photosynthesis of rice under the exposure of elevated ozone concentrations. Rice was the most sensitive to O<sub>3</sub> at grain filling stage; (3) The effects of elevated ozone on the photosynthesis was embodied in the rice yield loss and the rice yield loss reached 10% when AOT40 (Accumulated exposure over athreshold ozone concentration of 40 nL·L<sup>-1</sup>) was 2.32  $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ .

**Keywords:** ozone; rice; photosynthetic pigments; gas exchange parameters; AOT40; yield loss

臭氧(O<sub>3</sub>)是光化学烟雾污染的主要成分,已成为危害最严重的二次污染物之一,对陆地植被有很

强的植物毒素作用<sup>[1]</sup>。近几十年来,由于大量使用化石燃料、含 N 化合物,大气中氮氧化物(NO<sub>x</sub>)、挥发性有机化合物(volatile organic compounds, VOCs)浓度剧增,导致近地层 O<sub>3</sub> 浓度不断升高,污染范围不断扩大<sup>[2]</sup>。长江三角洲地区是我国水稻的主要产区之一,近年来 O<sub>3</sub> 浓度逐年攀升,目前平均监测浓度可达 50~60 nL·L<sup>-1</sup>,O<sub>3</sub> 污染已成为该地区农作物产量损失的一个主要原因<sup>[3-6]</sup>。

收稿日期:2009-04-30

基金项目:国家重点基础研究发展规划项目(2002CB410803);国家自然科学基金资助项目(30670387);环境保护公益性行业科研专项经费(200809152)

作者简介:郑飞翔(1982—),男,湖北英山人,在读博士,主要从事 O<sub>3</sub> 对农田生态系统的研究。E-mail:zhengfx08@sohu.com

通讯作者:王效科 E-mail:wangxk@rcees.ac.cn

利用开顶式气室(Open-top chamber, OTC)在田间自然条件下研究  $O_3$  对植物生长的影响,气室内小环境比较接近自然状况,结果相对可靠<sup>[7-8]</sup>。目前是研究近地层大气污染对地表生物影响的有效工具,在国内外研究中得到了大量采用<sup>[3-10]</sup>。但由于  $O_3$  的活性高,熏气浓度不易控制,气室内一般采用的是固定浓度的处理。本研究运用自制的改进型开顶式气室<sup>[7-8]</sup>,气室内  $O_3$  浓度与外界  $O_3$  浓度同步变化,在田间原位条件下,分析了不同浓度  $O_3$  熏气对水稻叶片光合色素、叶片气体交换参数和产量的影响,为  $O_3$  胁迫对水稻产量损失的临界指标的评估和环境评价提供理论依据和科学指导。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料与设计

实验样地位于浙江省嘉兴市秀洲区双桥农场(31°53'N, 121°18'E)。该农场地处长江三角洲杭嘉湖平原腹地地带,年平均气温 15.9℃,年均降水量 1 168.6 mm,年均日照 2 017.0 h。

实验用水稻品种为 3694 繁(*Oryza sativa* L.),种子由浙江省嘉兴市秀洲区农科所提供。2007 年 5 月 25 日播种,6 月 29 日移栽水稻苗至实验小区内。小区面积约 3 m<sup>2</sup>,施用 375 g 复合肥作为底肥,每小区种植 12×11 丛水稻,每丛 4 株秧苗。

$O_3$  熏气从 2007 年 7 月 29 日水稻拔节期开始,2007 年 10 月 11 日水稻成熟期熏气结束,熏气时间从每天 9:00 到 17:00 结束,共 8 h,扣除阴雨天气的影响,实际熏气天数是 54 d,通过自制的开顶式气室(Open-top chamber)<sup>[7-8]</sup>进行大气  $O_3$  浓度动态变化的田间原位实验。开顶式气室由钢筋和聚乙烯塑料薄膜构建,主要包括大气过滤系统、鼓气系统、 $O_3$  发生和加入系统、布气系统、暴露室、 $O_3$  浓度控制系统和数据自动采集系统组成。 $O_3$  由医用氧(纯度为 99.5%)通过浙江省余姚市圣莱特电器有限公司生产的  $O_3$  发生器生成, $O_3$  浓度通过 ML9810B 型  $O_3$  分析仪(Monitor 公司,美国)进行动态监测。

试验共设 4 种  $O_3$  浓度水平:(1)活性炭过滤的大气(charcoal-filter, 以下称 CF, 日平均  $O_3$  浓度为 10 nL·L<sup>-1</sup>);(2)自然大气(non-filter, 以下称 NF, 日平均  $O_3$  浓度为 40 nL·L<sup>-1</sup>);(3)低浓度  $O_3$  处理(O1):日平均熏气  $O_3$  浓度为 100 nL·L<sup>-1</sup>; (4) 高浓度  $O_3$  处理(O2),日平均熏气  $O_3$  浓度为 150 nL·L<sup>-1</sup>。每个处理 3 个重复,共 12 个 OTC 气室,排成 4 行 3 列,每个气室

面积是 2 m×2 m, 各气室之间有 2 m×3 m 的保护行,田埂宽 0.5 m,具体气室分布如图 1 所示。CF、NF、O1 和 O2 的 AOT40 值分别为 3.99、5.08、13.83 和 32.08  $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{h}$ 。在整个水稻生长期内的所有的田间管理方式与当时耕作方式保持一致,其他因素如水肥条件、病虫害等不成为本实验的限制因子。

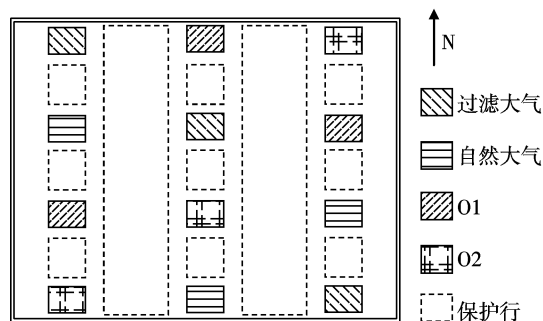


图 1 田间 OTC 气室分布图

Figure 1 Sketch of OTC blocks in situ

### 1.2 测定方法

光合色素:叶绿素和类胡萝卜素含量用 80%丙酮提取,采用 Amon 法测定<sup>[11]</sup>,单位为  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。采样测定时间分别为 7 月 22 日(水稻拔节期),8 月 8 日(水稻分蘖期),9 月 7 日(水稻扬花期),10 月 4 日(水稻乳熟期)。

水稻叶片气体交换参数:采用 CIRAS-1 便携式光合作用测定系统(PP Systems LnC, 英国)在控光条件下(PPFD: 1 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )分别测定各个处理组水稻旗叶叶片在不同  $\text{CO}_2$  浓度(50~2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )下的光合响应曲线,测定时间分别为 8 月 23 日(水稻始穗期),9 月 10 日(水稻扬花期),9 月 25 日(水稻灌浆期),10 月 3 日(水稻乳熟期)。

根据光合曲线计算饱和  $\text{CO}_2$  浓度下的叶片净光合速率( $P_{\text{sat}}$ )和羧化效率(carboxylation efficiency,  $CE$ )<sup>[12]</sup>。水分利用效率(Water usage efficiency,  $WUE$ )由光合速率与蒸腾速率之比计算求得<sup>[13]</sup>。气孔限制值(Stomal limit value,  $L_s$ )按 Berry 和 Bjorlonan<sup>[14]</sup>的方法计算,即

$$L_s = 1 - C_i / C_a$$

式中: $C_i$  为植物叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度,  $C_a$  为环境  $\text{CO}_2$  浓度。

产量:2007 年 11 月 2 日水稻收获以后统计每个小区的水稻干重,根据面积得出产量。

### 1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2007 软件进行数据处理与制图,采用 SPSS 13.0 统计软件对数据进行方差分析(ANOVA)。

## 2 结果与分析

### 2.1 光合色素

在 7 月 22 日第一次采样测定时(此时还未进行  $O_3$  熏气),各个处理组的各种光合色素含量无明显差异,表明此时各个处理组水稻生长基本处于同一水平。在整个的测定时间内,CF 和 NF 处理组的叶绿素 a 和叶绿素 b 含量均是先升高后下降,而类胡萝卜素含量缓慢上升,与水稻生长进程一致,两个处理组之间没有明显差异(图 2)。

经过  $O_3$  熏气处理后,O1 和 O2 处理组各种光合

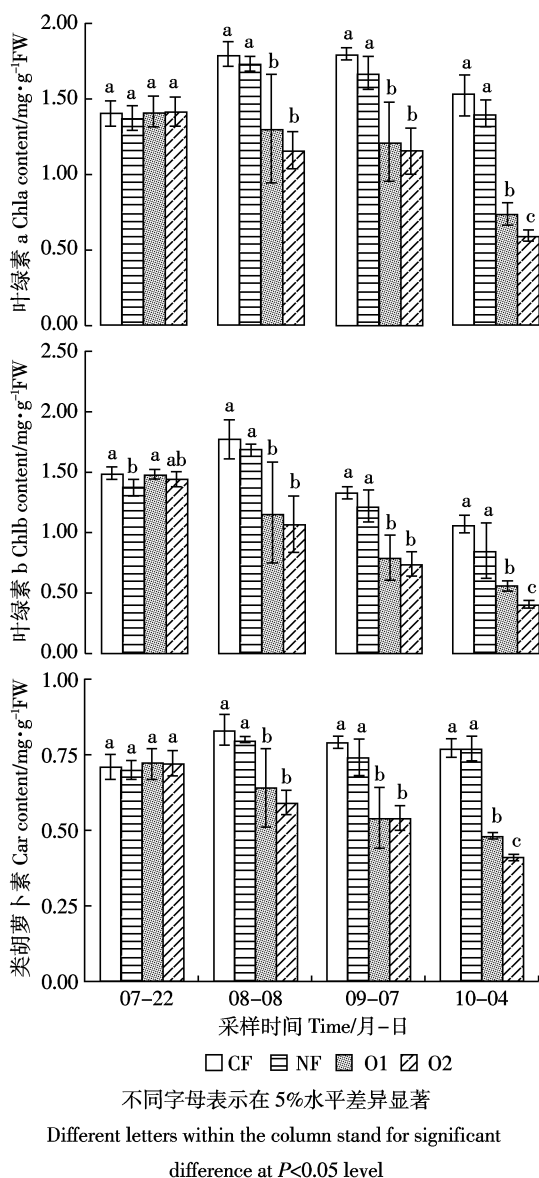


图 2 水稻叶片光合色素含量( $mg \cdot g^{-1}$  鲜重)的变化

Figure 2 Change on photosynthetic pigments ( $mg \cdot g^{-1}$  fresh weight) among the treatments

色素含量均随熏气时间的增加而大幅下降,但不同  $O_3$  处理下光合色素含量下降幅度不同,随着  $O_3$  浓度升高光合色素下降幅度增大。与 CF 组 8 月 8 日测量值相比,同一测量时间点 O1 处理组叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量分别下降 27.22%、34.27% 和 22.89%;O2 处理组叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量分别下降 35.00%、39.33% 和 28.92%。与 CF 组 9 月 7 日测量值相比,同一测量时间点 O1 处理组叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量分别下降 32.22%、40.30% 和 31.65%;O2 处理组叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量分别下降 35.56%、44.02% 和 31.65%。与 CF 组 10 月 4 日测量值相比,同一测量时间点 O1 处理组叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量分别下降 51.63%、48.15% 和 37.66%;O2 处理组叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量分别下降 60.78%、62.04% 和 46.75%。

叶绿素和类胡萝卜素是光合过程中吸收光能的色素。色素含量和比例随物种、环境和叶片年龄的变化而变化。叶绿素 a 和 b 的比例在同一种植物中有相当大的变化。类胡萝卜素在植物体内具有双重作用,即吸收光能和保护光合膜的抗氧化功能。通过比较发现,随着熏气的进行,经过  $O_3$  熏气的水稻叶片光合色素均呈现不同程度的下降。其中,叶绿素 b 下降幅度最大,类胡萝卜素下降幅度最小。在熏气前期,O1 和 O2 处理组之间水稻叶片光合色素含量无明显差异,但在熏气后期,两个处理组之间的水稻叶片光合色素含量差异极显著( $P < 0.01$ ),表明不同浓度  $O_3$  熏气对水稻的叶片生长产生的效果不同, $O_3$  熏气浓度越高,叶片光合色素含量越低。

### 2.2 水稻叶片气体交换参数

#### 2.2.1 饱和 $CO_2$ 浓度的净光合速率( $P_{sat}$ )

$P_{sat}$  反映了光反应活性,即光合电子传递和光合磷酸化活性,因而又被称为光合能力。如表 1 所示,在 8 月 23 日第一次测定水稻叶片气体参数时,O2 处理组  $P_{sat}$  明显低于其他 3 个组( $P < 0.05$ ,此时  $O_3$  熏气已经开始 30 d),随着水稻生长期和熏气的进行,除了 O2 处理组,其他 3 个处理组  $P_{sat}$  均存在先上升后下降的趋势,表明水稻  $P_{sat}$  随着生长期变化,灌浆期  $P_{sat}$  最高,表明此时水稻生理活动最为活跃,对  $O_3$  作用也更为敏感;高浓度  $O_3$ (O2 处理组)水稻  $P_{sat}$  值呈现一直下降趋势,表明此时  $O_3$  对水稻的影响幅度大于其生长期变化的影响幅度,使  $P_{sat}$  明显降低( $P < 0.01$ )。

实验中水稻叶片  $P_{sat}$  随着  $O_3$  浓度的升高而下

表 1 不同处理水稻叶片气体交换参数的变化

Table 1 Changes on gas exchange parameters of rice leaves among the treatments

| 采样时间<br>(time) | 处理<br>(group) | 饱和 CO <sub>2</sub> 浓度的净光合速率/<br>( $P_{sat}$ ) $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ | 羧化效率( $CE$ )/<br>$\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ | 气孔导度( $GS$ )/<br>$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ | 气孔限制值<br>( $L_s$ ) | 水分利用效率<br>( $WUE$ ) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ |
|----------------|---------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|--------------------|-----------------------------------------------------------|
| 8 月 23 日       | CF            | 64.63±0.64a                                                                                               | 0.16±0.01a                                                            | 474.67±7.64a                                                           | 0.34±0.00a         | 2.32±0.02a                                                |
|                | NF            | 61.88±0.83b                                                                                               | 0.15±0.01ab                                                           | 437.33±10.02b                                                          | 0.35±0.01b         | 2.17±0.04b                                                |
|                | O1            | 61.29±0.25b                                                                                               | 0.15±0.00b                                                            | 773.67±22.05c                                                          | 0.24±0.00c         | 1.67±0.01c                                                |
|                | O2            | 57.86±0.56c                                                                                               | 0.09±0.01c                                                            | 650.00±21.63d                                                          | 0.22±0.01d         | 1.60±0.07c                                                |
| 9 月 10 日       | CF            | 50.29±0.71a                                                                                               | 0.09±0.01a                                                            | 463.00±5.00a                                                           | 0.42±0.00a         | 7.30±0.27a                                                |
|                | NF            | 58.05±0.20b                                                                                               | 0.15±0.00b                                                            | 444.00±8.19b                                                           | 0.46±0.01b         | 4.49±0.14b                                                |
|                | O1            | 47.12±0.97c                                                                                               | 0.12±0.01c                                                            | 221.00±5.57c                                                           | 0.40±0.01c         | 4.20±0.09b                                                |
|                | O2            | 46.34±0.16c                                                                                               | 0.08±0.00a                                                            | 211.00±14.73c                                                          | 0.30±0.01d         | 2.01±0.07c                                                |
| 9 月 25 日       | CF            | 63.47±0.87a                                                                                               | 0.24±0.01a                                                            | 382.67±4.73a                                                           | 0.46±0.01a         | 3.40±0.47a                                                |
|                | NF            | 79.23±7.80b                                                                                               | 0.32±0.09a                                                            | 371.33±16.65a                                                          | 0.54±0.01b         | 2.91±0.04ab                                               |
|                | O1            | 60.22±0.27a                                                                                               | 0.13±0.00b                                                            | 247.00±5.57b                                                           | 0.45±0.01a         | 2.51±0.05b                                                |
|                | O2            | 38.23±0.12c                                                                                               | 0.09±0.00c                                                            | 207.00±1.00c                                                           | 0.20±0.04c         | 1.17±0.25c                                                |
| 10 月 3 日       | CF            | 53.60±2.04a                                                                                               | 0.20±0.02a                                                            | 317.00±7.00a                                                           | 0.49±0.01a         | 3.62±0.06a                                                |
|                | NF            | 58.54±0.32b                                                                                               | 0.22±0.01a                                                            | 221.00±3.61b                                                           | 0.49±0.01a         | 2.76±0.08b                                                |
|                | O1            | 39.68±0.14c                                                                                               | 0.08±0.00b                                                            | 187.00±2.00c                                                           | 0.20±0.01b         | 0.98±0.04c                                                |
|                | O2            | 33.95±1.23d                                                                                               | 0.07±0.01b                                                            | 113.00±6.24d                                                           | 0.28±0.01c         | 1.56±0.04d                                                |

注:所有参数的测定值表示为“均值±标准差”,不同字母表示在 5%水平差异显著。

Notes: All values are given by "mean ± standard errors", different letters within the column stand for significant difference at  $P < 0.05$  level.

降,且在实验后期下降愈显著(10月3日 O1 和 O2 处理组  $P_{sat}$  相对同期 CF 组  $P_{sat}$  分别下降 25.97% 和 36.67%),表明水稻光合产量累积减少,影响了水稻生物量的形成。叶片  $P_{sat}$  可反映 RuBP(1,5-二磷酸核酮糖)再生速率<sup>[15]</sup>,本实验中  $\text{O}_3$  处理后水稻叶片  $P_{sat}$  下降,也表明  $\text{O}_3$  使水稻叶片 RuBP 再生速率降低。

## 2.2.2 羧化效率( $CE$ )

在低  $\text{CO}_2$  浓度条件下, $\text{CO}_2$  浓度是光合作用的限制因子,直线的斜率( $CE$ )受羧化酶活性和量的限制。因而, $CE$  被称为羧化效率。 $CE$  值大,则表示在较低的  $\text{CO}_2$  浓度下有较高的光合速率,亦即 Rubisco(核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶)的羧化效率较高。

在各个处理组中(表 1),随着实验进程的进行,在 9 月 25 日水稻处于灌浆期时, $CE$  值到达最大,表明此时 Rubisco 的羧化效率相对较高,水稻的生长处于最旺盛时期。同一时期  $\text{O}_3$  处理组(O1, O2)的  $CE$  值明显小于非  $\text{O}_3$  处理组(NF, CF)的  $CE$  值( $P < 0.01$ ),表明  $\text{O}_3$  对水稻羧化效率影响较大, $\text{O}_3$  浓度越高,其羧化效率越低。同一处理的羧化效率呈现出先升后降的趋势(CF 组和 NF 组  $CE$  在灌浆期处在最高点),表明不同生长期水稻光合作用对  $\text{CO}_2$  的利用效率不同且灌浆期是最关键时期,同时, $\text{O}_3$  浓度的升高使光合作用对  $\text{CO}_2$  的利用效率降低。

## 2.2.3 气孔导度( $G_s$ )与气孔限制值( $L_s$ )

气孔导度表示的是气孔张开的程度,影响光合作用,呼吸作用及蒸腾作用。气孔导度与蒸腾作用成正比,与气孔阻力呈反比。在  $\text{O}_3$  熏气前期(8 月 23 日),各个处理组之间的气孔导度呈现不规则变化,这可能是由高体积分数的  $\text{O}_3$  急性暴露严重改变叶片细胞功能所致。但是随着熏气实验的进行, $\text{O}_3$  处理组的气孔导度均呈现下降趋势,且随着  $\text{O}_3$  浓度的升高而降低(表 1)。

气孔限制值是气孔开度与其工作效率的综合反映,能够对植物光合速率、蒸腾速率以及水分利用效率产生影响<sup>[16]</sup>。在实验前期,高  $\text{O}_3$  浓度处理组(O2)  $L_s$  值下降明显( $P < 0.05$ ),而实验后期(10 月 3 日),两个  $\text{O}_3$  处理组  $L_s$  值均呈现极显著下降趋势( $P < 0.01$ )。

## 2.2.4 水分利用效率( $WUE$ )

水分利用效率指的是植物消耗单位水分所产生的同化物质的量,是对植物光合、蒸腾特性的综合反映,是评价植物生长适宜程度的综合生理生态指标<sup>[17]</sup>。在本实验中,各个实验阶段  $\text{O}_3$  熏气组的  $WUE$  值低于 CF 组( $P < 0.05$ ),表明  $\text{O}_3$  使水稻产生同化物质质量的减少,对水稻生物量的累积产生了严重的不利影响(表 1)。

## 2.3 水稻产量变化

2007 年 11 月 2 日水稻收获后统计每个小区所得水稻穗粒干重,根据小区面积计算得出水稻产量,

CF 和 NF 处理组水稻产量分别为 6 978.0 和 7 000.5  $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ , O1 和 O2 处理组水稻产量分别为 4 689.0 和 2 911.5  $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。从水稻产量上来看, CF 和 NF 处理组之间无明显差异, 而 O1 和 O2 处理组的产量则显著下降 ( $P < 0.01$ ), 且  $\text{O}_3$  浓度越高下降幅度越大。

欧美一些研究表明, 高浓度  $\text{O}_3$  长期暴露对农作物造成的负面影响是  $\text{O}_3$  累积效应引起的, 在研究  $\text{O}_3$  暴露时如果只考虑  $\text{O}_3$  浓度是不合理的。根据长期的研究资料, 他们提出了  $\text{O}_3$  剂量的概念<sup>[18-19]</sup>。联合国欧洲经济委员会(UNECE)确定的农作物受害的临界  $\text{O}_3$  浓度为  $40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ , 并且建立了 AOT40 指标 (Accumulated exposure over athreshold ozone concentration of  $40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ ,  $40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  为临界浓度)<sup>[20]</sup>, 即 AOT40 为大气中  $\text{O}_3$  浓度高于  $40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  时的小时累计效应指数:

$$\text{AOT40}(\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}) = \sum (C_{\text{O}_3} - 40)$$

以过滤大气组水稻产量为基准值, 用其他处理组水稻产量与之的比值得出水稻产量损失比。用水稻产量损失比作纵坐标, 以实验期间的臭氧 AOT40 值为横坐标, 得出图 3。从图中可以看出, AOT40 值和水稻产量损失比达到明显的线性相关, 其相关系数是 0.907, 达到极显著水平, 表明  $\text{O}_3$  熏气对水稻产量产生了极为明显的影响。由这条曲线可以算出水稻产量损失 10% 的 AOT40 值为  $2.32 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}$  时, 即当大气中的  $\text{O}_3$  浓度高于  $40 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  时的小时累计效应指数为 2.32 时, 就能造成水稻 10% 的产量减产。

### 3 讨论

本实验结果表明, 两个  $\text{O}_3$  处理组的水稻叶片光合色素含量随着熏气时间的增加而急剧下降, 且高浓

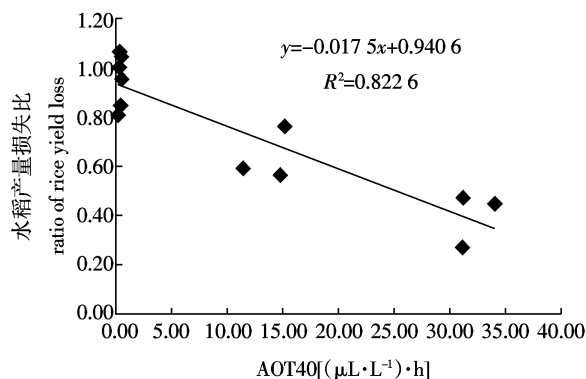


图 3 水稻产量损失比与 AOT40 值的关系图

Figure 3 Relationship between the ratio of rice yield loss and AOT40

度  $\text{O}_3$  处理组光合色素含量下降幅度更大。叶绿素是植物光合作用的关键物质和有机营养的基础。刘道宏<sup>[21]</sup>认为叶绿素含量下降是叶片衰老最明显的特征。研究表明<sup>[22-24]</sup>, 叶绿素含量的下降与叶绿体膜系统膜质过氧化有关,  $\text{O}_3$  加剧了膜脂过氧化作用, 对水稻的膜系统产生损害, 使叶片叶绿素降解导致叶绿素含量迅速下降, 叶片衰老加剧。在高浓度  $\text{O}_3$  处理下, 水稻叶片伤害程度加深且出现受害症状的时间提前。此外, 在田间实际观察实验中也发现两个  $\text{O}_3$  处理组的水稻叶片黄化速度加快且黄化斑增大, 水稻抽穗延迟但成熟提前, 使水稻的生长期缩短, 说明  $\text{O}_3$  能够加速水稻的衰老进程。

在实验中, O2 处理组 4 个测量点水稻叶片  $P_{\text{sat}}$  呈下降趋势, 气孔导度也大幅度下降, 即水稻叶片  $P_{\text{sat}}$  下降与气孔导度降低相伴发生。  $\text{O}_3$  对气孔导度的影响, 必然会引起气体交换频率发生改变, 尤其是  $\text{O}_3$  引起气孔关闭, 而气孔关闭是  $\text{O}_3$  引起光合作用下降的原因<sup>[25]</sup>。气孔关闭可以限制  $\text{CO}_2$  进入植物体内, 减少了光合作用对  $\text{CO}_2$  的吸收, 使光合速率受到影响, 之前的研究也说明了这一点<sup>[10, 26-27]</sup>。Farquhar 与 Sharke<sup>[15]</sup>认为, 如果胞间  $\text{CO}_2$  浓度和净光合速率变化方向相反, 且气孔限制值减小, 则认为净光合速率下降应归因于叶肉细胞同化能力的降低, 是非气孔限制的结果。根据气孔限制值的计算公式, 气孔限制值是与胞间  $\text{CO}_2$  浓度成反比例关系的。在  $\text{O}_3$  熏气时间内气孔限制值与  $P_{\text{sat}}$  变化一致, 说明胞间  $\text{CO}_2$  浓度与  $P_{\text{sat}}$  的变化方向相反, 也就表明非气孔限制是  $\text{O}_3$  胁迫水稻光合速率降低的原因之一。

作物的减产通常由光合作用能力降低和供应繁殖器官生长发育以及种子形成所需营养物质的吸收能力降低所致<sup>[28-30]</sup>。在实验中, 与 CF 组相比, 两个不同浓度的  $\text{O}_3$  处理均使水稻叶片光合色素含量下降, 抑制了水稻的光合作用, 使光合作用对  $\text{CO}_2$  的利用效率降低, 影响水稻干物质的生产, 从而使水稻产量降低。大量研究发现,  $\text{O}_3$  暴露通常通过降低穗数(或荚数)和每穗、每小穗(或每荚)籽粒数以及单粒重来降低作物的产量<sup>[31-32]</sup>。在我国长三角地区的研究也表明,  $\text{O}_3$  主要通过影响水稻的穗部形状特别是穗部的一次枝梗和二次枝梗分化以及产量构成如穗粒数、结实率、千粒重、单穗粒重等带来水稻产量的损失<sup>[33-34]</sup>。灌浆期是水稻籽粒产量形成的重要时期<sup>[35-36]</sup>, 在测定水稻叶片气体交换参数的 4 个时间点中, 水稻在其灌浆期对  $\text{O}_3$  最为敏感, 表明灌浆期  $\text{O}_3$  熏气对水稻产量的

影响最大。因此,在评估  $O_3$  对水稻的影响时,应特别关注  $O_3$  对水稻灌浆期的影响。

我们采用了 100 和 150  $nL \cdot L^{-1}$  两个  $O_3$  熏气浓度,其产量损失比与臭氧 AOT40 值呈明显线性关系 ( $P < 0.01$ )。  $O_3$  对水稻光合作用的影响最终在水稻产量上得到体现,两个不同浓度的  $O_3$  处理明显降低了水稻的产量,且浓度越高,降低幅度越大。NCLAN 研究表明,当  $O_3$  季节平均浓度达到 60~70  $nL \cdot L^{-1}$ ,几乎所有作物产量均有不同程度的下降,并且降幅与  $O_3$  浓度的增加呈线性关系<sup>[37-38]</sup>。 Mills 等<sup>[39]</sup>在总结 Kobayashi 等<sup>[6]</sup>人数据的基础上得出了水稻产量损失比与 AOT40 值的关系方程为

$y = -0.003 9x + 0.94$  ( $R^2 = 0.20$ ) (该值为 3 个月内统计所得)。在本实验中,所得的以下方程与 Mills 方程的结果类似:

$$y = -0.017 5x + 0.940 6 \quad (R^2 = 0.822 6)$$

本次实验为田间原位实验,其实验品种仅有“3694 繁”一个品种,实验时间仅为一个生长季,因此实验结果仅能在一定程度上反应  $O_3$  浓度 AOT40 值与水稻产量损失之间的量化关系。同时,在实验期间实验地点还遭遇两次台风过境等恶劣天气的影响,分别是水稻扬花期和乳熟期前后等水稻产量形成的关键时期,而在阴雨天气根据  $O_3$  特点需停止熏气处理,也可能对  $O_3$  伤害作用有所缓解或者恢复。此外,利用 OTC 气室模拟  $O_3$  对植物的伤害作用,虽然能够最大程度上模拟自然状态下  $O_3$  浓度升高的情况,但其还是存在局限性<sup>[36]</sup>。因此,在本研究的基础上必须进一步拓宽研究思路,深化研究方法,同时开展其他  $O_3$  对水稻影响机制的研究,以期能够科学准确评估  $O_3$  浓度升高对水稻产量损失的影响。

#### 参考文献:

- [1] Krupa S, McGrath M T, Andersen C P, et al. Ambient ozone and plant health[J]. *Plant Disease*, 2001, 85: 4-12.
- [2] Vingarzan R. A review of surface ozone background levels and trends[J]. *Atmospheric Environment*, 2004, 38(21): 3431-3442.
- [3] Feng ZW, Jin MH, Zhang FZ, et al. Effects of ground-level ozone ( $O_3$ ) pollution on the yield of rice and winter wheat in the Yangtze River Delta[J]. *Journal of Environmental Science*, 2003, 15: 360-362.
- [4] Heck W C, Adams R M. A reassessment of crop loss from ozone[J]. *Environmental Science and Technology*, 1983, 17: 572-581.
- [5] Mathy P. The European open-top chambers programme: objectives and implementation. Assessment of crop loss from air pollutants[M]. New York: Elsevier Applied Science, 1988: 505-513.
- [6] Kobayashi K, Okada M, Nouchi I. Effects of ozone on dry matter partitioning and yield of Japanese cultivars of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1995, 53: 109-122.
- [7] 郑启伟. 大气  $O_3$  浓度升高对长江三角洲地区典型农作物的影响研究[D]. 北京: 中国科学院博士学位论文, 2006.
- [8] 郑启伟, 王效科, 冯兆忠, 等. 用旋转布气法开顶式气室研究臭氧对水稻生物量和产量的影响[J]. *环境科学*, 2007, 28(1): 170-175.
- [9] 王春乙, 高素华, 潘亚茹, 等. OTC-1 型开顶式气室中  $CO_2$  对大豆影响的实验结果[J]. *气象*, 1993, 7: 23-26.
- [10] 郭建平, 王春乙, 温民, 等. 大气中  $O_3$  浓度变化对水稻影响的试验研究[J]. *作物学报*, 2001, 27(6): 823-826.
- [11] Armon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1949, 24: 1-15.
- [12] Watling J R, Press M C. Infection with the parasitic angiosperm striga hermonthica influences the response of the  $C_3$  cereal *Oryza sativa* to elevated  $CO_2$ [J]. *Global Change Biology*, 2000, 6: 919-930.
- [13] 蒋高明. 植物生理生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [14] Berry J, Bjorkman O. Photosynthesis response and adaptation to temperature in higher plants[J]. *Annual Review Plant Physiology and Biochemistry*, 1980, 31: 491-543.
- [15] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [16] 徐俊增, 彭世彰, 丁加丽, 等. 控制灌溉的水稻气孔限制值变化规律试验研究[J]. *水利学报*, 2006, 4: 486-491.
- [17] 张岁岐, 山仑. 植物水分利用效率及其研究进展[J]. *干旱地区农业研究*. 2002, 4: 1-5.
- [18] Nussbaum S, Geissmann M, Fuhrer J. Ozone exposure-response relationships for mixtures of perennial ryegrass and white clover depend on ozone exposure patterns[J]. *Atmospheric Environment*, 1995, 29(9): 989-995.
- [19] Fuhrer J, Skarby L, Ashmore M R. Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe[J]. *Environmental Pollution*, 1997, 97: 91-106.

- [20] US Environmental Protection Agency, Office of Air Quality Planning and Standards, Research Triangle Park, Air quality criteria for ozone and related photochemical oxidants. Vol. II[R]. NC. US EPA Report No. EPA 600/P-93/004bF. 1996, Washington DC.
- [21] 刘道宏. 植物叶片衰老[J]. 植物生理学通讯. 1983, 2: 14-19.  
LIU Dao-hong. Plant leaf senescence[J]. *Plant Physiology Communications*, 1983, 2: 14-19.
- [22] 金明红, 冯宗炜, 张福珠. 臭氧对水稻叶片膜脂过氧化和抗氧化系统的影响[J]. 环境科学. 2000, 5: 1-5.  
JIN Ming-hong, FENG Zong-wei, ZHANG Fu-zhu. Effects of ozone on membrane lipid peroxidation and antioxidant system of rice leaves[J]. *Environmental Science*, 2000, 5: 1-5.
- [23] 张巍巍, 郑飞翔, 王效科, 等. 大气臭氧浓度升高对水稻叶片膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2485-2489.  
ZHANG Wei-wei, ZHENG Fei-xiang, WANG Xiao-ke, et al. Effects of elevated ozone on rice (*Oryza sativa* L.) leaf lipid peroxidation and antioxidant system [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(11): 2485-2489.
- [24] Rajinder S D, Pamela P D, Trevor A T. Leaf senescence; correlated with increased levels of membrane permeability and peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase [J]. *Journal Experiment Botany*, 1981, 32(126): 93-101.
- [25] Weber J A, Scottclark C, Hogsett W E. Analysis of the relationships among  $O_3$  uptake, conductance, and photosynthesis in needles of *Pinus ponderosa*[J]. *Tree Physiology*, 1993, 13: 157-172.
- [26] Maggs R, Ashmore M R. Growth and yield responses of Pakistan rice (*Oryza sativa* L.) cultivars to  $O_3$  and  $NO_2$ [J]. *Environmental Pollution*, 1998, 103: 159-170.
- [27] Ariyaphanphitak W, Chidthaisong A, Sarobol E, et al. Effects of elevated ozone concentrations on Thai Jasmine rice cultivar (*Oryza sativa* L.) [J]. *Water, Air and Soil Pollution*, 2005, 167: 179-200.
- [28] Zelitch I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield[J]. *Bioscience*, 1982, 10: 796-802.
- [29] Krupa S V, Kickert R N. The greenhouse effect: Impacts of ultraviolet-B (UV-B) radiation, carbon dioxide and ozone on vegetation[J]. *Environmental Pollution*, 1989, 61: 263-395.
- [30] Balaguer L, Barnes J D, Panicucci A, et al. Production and utilization of assimilates in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves exposed to elevated  $O_3$  and/or  $CO_2$ [J]. *New Phytologist*, 1995, 129: 57-568.
- [31] Finnan J M, Jones M B, Burke J I. A time-concentration study on the effects of ozone on spring wheat (*Triticum aestivum* L.). 1. Effects on yield[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1996, 57: 159-167.
- [32] Benton J, Fuhrer J, Gimeno B S, et al. An international cooperative programme indicates the widespread occurrence of ozone injury on crop[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2000, 78(1): 19-30.
- [33] 谢居清, 郑启伟, 王效科, 等. 臭氧对原位条件下水稻叶片光合、穗部性状及产量构成的影响[J]. 西北农业学报. 2006, 15(3): 27-30.  
XIE Ju-qing, ZHENG Qi-wei, WANG Xiao-ke, et al. Effect of ozone on photosynthesis of rice leaves, ear character and yield component in situ[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2006, 15(3): 27-30.
- [34] Chen Z, Wang XK, Feng ZZ, et al. Effects of elevated ozone on growth and yield of field-grown rice in Yangtze River Delta, China[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2008, 20: 320-325.
- [35] Ntanos D A, Koutroubas S D. Dry matter and N accumulation and translocation for Indica and Japonica rice under Mediterranean conditions[J]. *Field Crops Research*, 2002, 74: 93-101.
- [36] Yoshida S. Physiological analysis of rice yield [C]//Yoshida S. Fundamentals of rice crop science. Malkita City, Philippines: International Rice Research Institute, 1981: 231-251.
- [37] Allen S H. Ozone and crop yield[J]. *Annu Rev Phytopathol*, 1989, 27: 397-423.
- [38] Somerville M C, Dassel K A, Rawlings J O. Adequacy of interval estimates of yield responses to ozone estimated from NCLAN data[J]. *Crop Science*, 1990, 30: 836-844.
- [39] Mills G, Buse A, Gimeno B, et al. A synthesis of AOT40-based response functions and critical levels of ozone for agricultural and horticultural crops[J]. *Atmospheric Environment*, 2007, 41: 2630-2643.