

开放式臭氧浓度升高对水稻叶片光合作用日变化的影响

梁 晶^{1,2}, 朱建国¹, 曾 青¹, 谢祖彬¹, 刘 钢¹, 唐昊冶¹, 曹际玲^{1,2}, 朱春梧^{1,2}

(1.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; 2.中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要:运用开放式臭氧浓度升高系统(O_3 -FACE; Ozone-free air controlled enrichment)平台,以武运粳 21(粳稻)和两优培九(杂交稻)两个耐性不同的品种为材料,研究了大气臭氧浓度升高对水稻叶片光合作用日变化的影响,旨在为高臭氧浓度条件下水稻生产和国家粮食安全的制定提供理论依据。结果表明,臭氧胁迫未改变光合作用日变化规律,处理和对照下净光合速率和气孔导度日变化相似,均呈现单峰曲线,高峰值出现在 11:00—15:00 之间;胞间 CO_2 浓度日变化趋势与气孔导度和净光合速率日变化不一致;臭氧处理 55 d 对净光合速率和气孔导度影响较小,随着处理时间的延长,相关指标降低幅度变大,而胞间 CO_2 浓度没有降低,说明臭氧对水稻的影响是一个累积过程,净光合速率降低的主要因素是由非气孔限制引起的;武运粳 21 的净光合速率和气孔导度在臭氧处理时的降低幅度小于两优培九,这种品种间的差异表明武运粳 21 比两优培九对臭氧耐受性强。

关键词:净光合速率;气孔导度; O_3 -FACE; 胞间 CO_2 浓度

中图分类号:X503.231 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2010)04-0613-06

Effects of O_3 -FACE (Ozone-free Air Control Enrichment) on Gas Exchange and Chlorophyll Fluorescence of Rice Leaf

LIANG Jing^{1,2}, ZHU Jian-guo¹, ZENG Qing¹, XIE Zu-bin¹, LIU Gang¹, TANG Hao-ye¹, CAO Ji-ling^{1,2}, ZHU Chun-wu^{1,2}

(1.State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

2.Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to elaborating the response of rice to high ozone concentration, the leaf diurnal photosynthesis of two rice varieties (Wuyunjing 21 and Liangyoupeijiu) was investigated via O_3 -FACE (ozone-free air control enrichment) platform. This research could provide a theoretical basis for the development of rice production and national food security under high ozone concentration. Ozone fumigation began on July 1, 2008, and ended on Oct 10, 2008. 56% of the time was used for active fumigation. The results showed that ozone stress did not change the diurnal pattern of photosynthesis; the maximum diurnal net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (G_s) occurred at 11:00—15:00. The diurnal pattern of internal cellular CO_2 concentration (C_i) was inconsistent with that of P_n and G_s (C_i did not significantly decreased during ozone fumigation). Ozone had little effect on P_n and G_s at 55 days treatment, afterwards, with the extension of fumigation time the reductions of P_n and G_s were enlarged, however, no significant impact on leaf intercellular CO_2 concentration was found. This indicated that the impact of ozone on rice was a cumulative effect and the depression of net photosynthetic rate was mainly restricted by non-stomatal factors. The P_n and G_s of Liangyoupeijiu decreased more than those of Wuyunjing 21, indicating that Wuyunjing 21 was more tolerant to ozone than Liangyoupeijiu.

Keywords: net photosynthetic rate; stomatal conductance; O_3 -FACE; intercellular CO_2 concentration

近地层高浓度的臭氧作为大气中主要的二次污

收稿日期: 2009-10-29

基金项目: 国家科技部国际科技合作计划项目(2009DFA31110); 中国科学院科研装备研制项目(YZ0603); 中国科学院国际合作重点项目(GJHZ0748); 国家自然科学基金项目(30770408); 中国科学院南京土壤研究所知识创新工程领域前沿项目(ISSASIP0709); 日本环境厅全球环境研究基金项目(中日合作)(C-062)

作者简介: 梁 晶(1982—), 女, 黑龙江人, 在读博士, 主要从事全球气候变化与作物生理生态研究。E-mail: jliang@issas.ac.cn

通讯作者: 朱建国 E-mail: jgzhu@issas.ac.cn

染物,不仅直接威胁人类和动物的健康,对植物的生长发育也会造成一定的负面作用,尤其是在一定程度上降低了农作物的产量^[1-2]。近年来,随着我国工业的快速发展和人类活动的加强,低层大气中的 NO_x 、VOCs、CO 等臭氧前体物的排放呈逐年增加趋势,导致了近地层臭氧浓度日益升高,目前仍以每年 2% 左右的速度递增^[3]。特别是我国中东部地区是近年来世界上臭氧浓度增幅最大的地区,高浓度的臭氧造成了该地区水稻产量损失约 59.86 万 t, 直接经济损失达 9.36 亿元人民

币^[1],成为当地较为突出的生态环境问题^[4]。

光合作用是植物产量形成的基础,国内外许多研究表明,臭氧可引起植物光合作用降低,影响植物体内活性氧代谢系统的平衡,进而导致作物减产,甚至丧失遗传基础^[5-8]。然而我国这类研究大多是在封闭式气室或开顶式气室(open top chamber,OTC)下进行的,在 O₃-FACE 条件下的此类研究在国内还未有报道。目前采用开放式臭氧浓度升高技术研究大气臭氧浓度升高的植物生态风险的国家集中于美国和欧洲。2007 年初亚洲首次在中国江都小纪镇稻麦轮作生态系统建成开放式臭氧浓度升高试验平台,该平台中获得的研究结果将为科学评价大气臭氧浓度升高的亚洲特色作物生态风险提供可能,并将是国际上这一领域研究的补充和完善。

水稻是世界三大主要粮食作物之一,而中国是世界上最大的稻米生产和消费国。中国水稻播种面积占世界播种面积的 23%,稻谷总产量占世界的 37%^[9],同时水稻对臭氧的响应较为敏感^[10],因此研究水稻对臭氧的响应有着重要的实际意义。本试验利用中日合作建立的亚洲首个稻/麦 O₃-FACE 平台,研究了臭氧胁迫下两个耐性不同的水稻品种叶片光合作用日变化的影响,旨在为高臭氧浓度条件下水稻生产和国家粮食安全的制定提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 自然概况

试验于 2008 年在中国 O₃-FACE 研究平台上进行。该系统平台位于江苏省江都市小纪镇良种场(119°42'0"E,32°35'5"N)。当地 1995—2000 年平均降水量 918 mm,同期实测年平均蒸发量 1 194.3 mm,年平均温度 14.9 ℃,年日照时间>2 100 h,年无霜期 220 d;土壤类型为下位砂姜土;耕作方式为水稻—冬小麦复种,是典型的稻麦复种农田生态系统。

1.2 田间处理及材料

O₃-FACE 圈设计为正八角形,直径为 14 m,计算机系统自动控制 O₃-FACE 圈周围的管道,通过管道上分布的很多锯齿状小孔,在作物灌层上方 50~60 cm 处向圈中喷射气体,晴天每天 09:00—18:00 释放臭氧,使圈内臭氧浓度始终比对照圈臭氧浓度高 50%。在 90%的放气时间内,平台控制区域臭氧浓度的误差在控制目标值的 20%以内。对照田块没有安装 O₃-FACE 管道,其他环境条件与自然状态完全一致。试验区共有 3 个 O₃-FACE 实验圈和 3 个对照圈。FACE 圈之间以及 FACE 圈与对照圈(Ambient)之间

的间隔大于 70 m,以减少臭氧释放对其他圈的影响。

由于冠层空气臭氧浓度对作物产生可观测效应的阈值为 40 nL·L⁻¹,试验中当对照中冠层空气中臭氧浓度低于 20 nL·L⁻¹时,系统停止释放臭氧;当作物叶片表面有水滴时,为避免水蒸发时水滴所在处臭氧被浓缩,系统也停止释放臭氧(通过湿度传感器自动控制),以免造成对叶片的局部过度伤害。臭氧放气时间为 2008 年 7 月 1 日—10 月 10 日,有效释放臭氧时间为 56%。O₃-FACE 圈与 Ambient 圈内臭氧变化情况见图 1。

水稻供试品种为武运粳 21(粳稻)和两优培九(杂交稻),大田旱育秧于 2008 年 5 月 21 日播种,6 月 18 日人工移栽。水分管理为 6 月 13 日—7 月 10 日保持浅水层(约 5 cm),7 月 11 日—8 月 4 日进行多次轻搁田,8 月 5 日至收割前 7 日进行间隙灌溉。其他管理措施同当地大田生产。

1.3 测定指标及方法

采用 LI-6400 便携式光合系统分析仪(LI-COR, USA)测定水稻剑叶光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和胞间 CO₂ 浓度(C_i)。测定时间选择晴朗的天气进行,分别为 8 月 24 日(臭氧处理 55 d)、9 月 3 日(臭氧处理 65 d)和 9 月 18 日(臭氧处理 80 d),于 9:00—17:00 每隔 2 h 测定一次,每次选取 4~6 片剑叶为对象进行测定。在 380 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下测定叶片光合作用,采用 LI-COR 注入系统控制 CO₂ 浓度。温度设定取决于当时的作物冠层温度,测定叶子时采用自然光源。开始计数前,让被测叶片在叶室中停留 120 s 左右,以便达到光合作用的稳定状态。

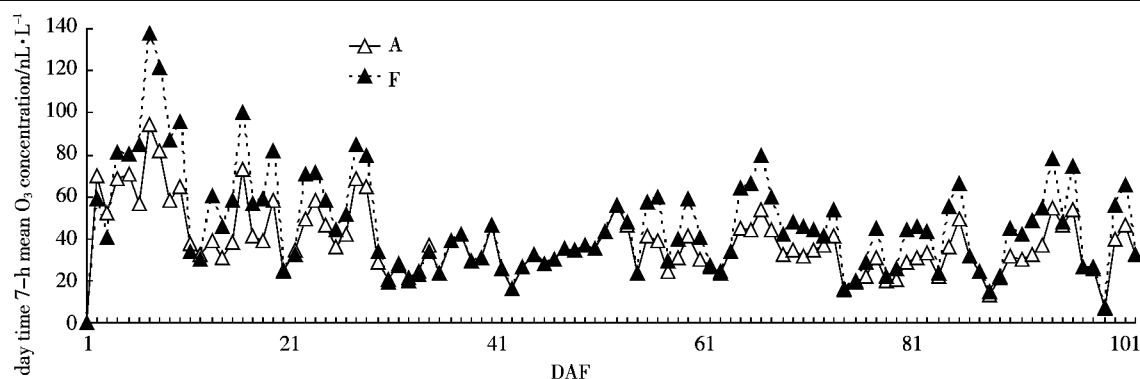
2 结果

2.1 臭氧浓度

从臭氧熏气期间日 7 h 平均臭氧浓度的变化趋势(图 1)中可以看出,在对照中,日 7 h 平均臭氧浓度的变化幅度为 96.77~3.72 nL·L⁻¹,而臭氧处理中,日 7 h 平均臭氧浓度的变化幅度为 146.08~3.39 nL·L⁻¹。从 3 次测定时臭氧浓度的日变化(图 2)中可以看出,早晚臭氧浓度较低,而中午浓度较高;8 月 24 日臭氧浓度的峰值出现在 11:00—12:00,而 9 月 3 日和 9 月 18 日的臭氧浓度峰值均出现在 15:00 左右。

2.2 臭氧浓度升高对水稻叶片净光合速率的影响

处理和对照中两个水稻品种叶片净光合速率变化曲线均呈现出单峰(图 3),最高峰出现在上午 11:00,尤其是在 13:00 以后,净光合速率下降比较快。武运粳 21 和两优培九叶片在臭氧处理 55 d(8



DAF:熏气天数;A:对照;F:处理。DAF:Day after Fumigation;A:ambient;F:O₃ treatment.

图1 臭氧熏气期间日7h平均臭氧浓度的变化

Figure 1 The change of day time 7-h mean O₃ concentration during O₃ fumigation

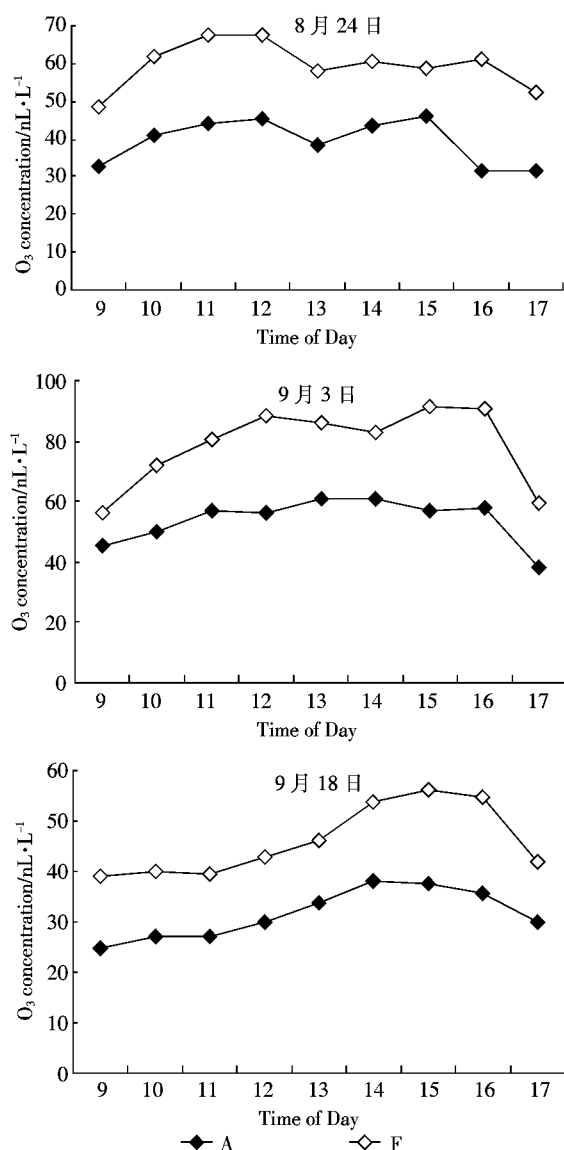


图2 8月24日、9月3日和9月18日臭氧浓度的日变化

Figure 2 Diurnal variation of ozone concentration of
24-Aug., 3-Sep., 18-Sep.

月24日)时,处理与对照净光合速率日变化均没有出现显著差异;而在臭氧处理65d(9月3日),两优培九在上午11:00净光合速率显著低于对照15.25%,而此时武运梗21对照和处理下净光合速率没有出现显著差异。臭氧处理80d(9月18日)时,处理中两个水稻品种净光合速率均低于对照,尤其是武运梗21在9:00、11:00和13:00分别显著低于对照15.67%、21.23%和27.26%,而两优培九在11:00显著低于对照18.76%,从图中可以看出,臭氧处理80d,总体上武运梗21净光合速率降低幅度小于两优培九。

2.3 臭氧浓度升高对水稻气孔导度的影响

两个水稻品种叶片气孔导度的日变化与净光合速率的日变化趋势基本一致。对照与臭氧处理的高峰值都出现在11:00—15:00之间,此后开始下降。武运梗21和两优培九叶片气孔导度与臭氧处理55d(8月24日)时净光合速率变化一致,处理与对照均没有出现显著差异。而在臭氧处理65d时,两优培九在11:00左右气孔导度显著低于对照31.19%,而武运梗21气孔导度虽然处理低于对照,但均没有达到显著水平。臭氧处理80d(9月18日),武运梗21和两优培九叶片气孔导度的降低幅度均大于臭氧处理65d时,尤其是两优培九在11:00和13:00分别显著低于对照41.74%和39.84%,而武运梗21在11:00也低于对照36.85%和32.69%(图4)。

2.4 臭氧浓度升高对水稻叶片胞间CO₂浓度的影响

对照以及臭氧处理下胞间CO₂浓度的日变化曲线(图5)与光合变化的趋势正好相反,在早晨和傍晚时最高。同时在整个臭氧处理时期处理和对照条件下,武运梗21和两优培九两个品种叶片胞间CO₂都

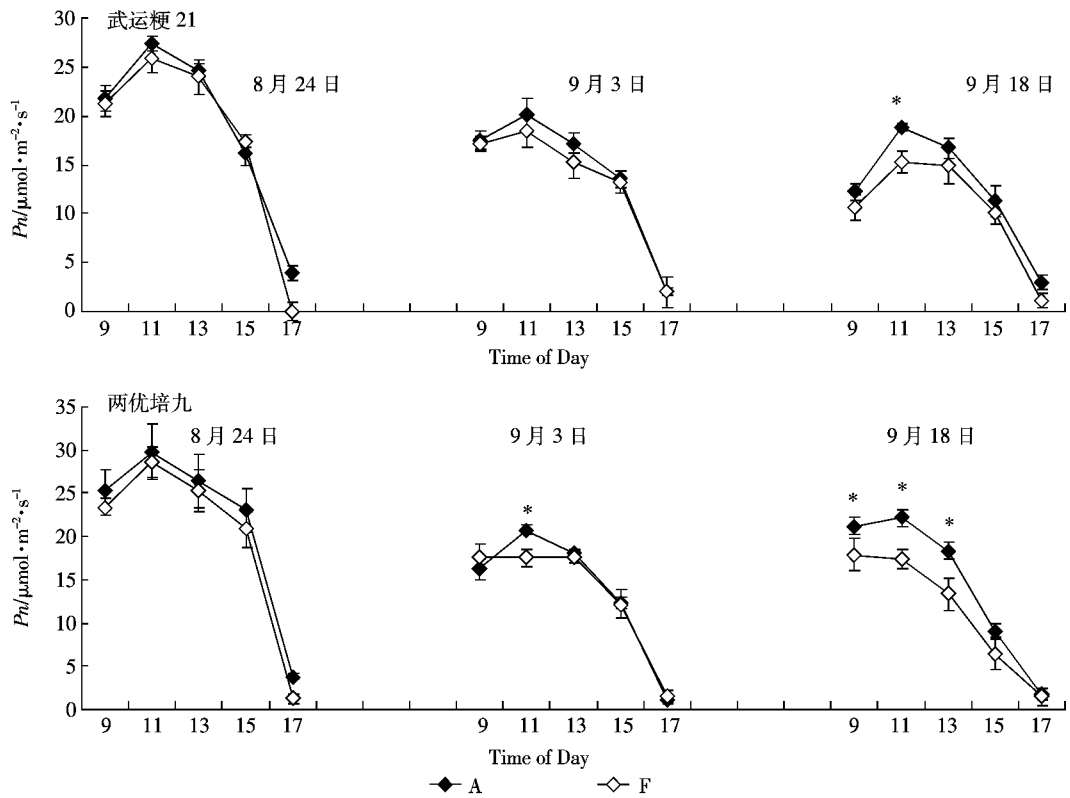


图 3 水稻叶片净光合速率日变化

Figure 3 Diurnal variation of net photosynthesis rate for rice leaves

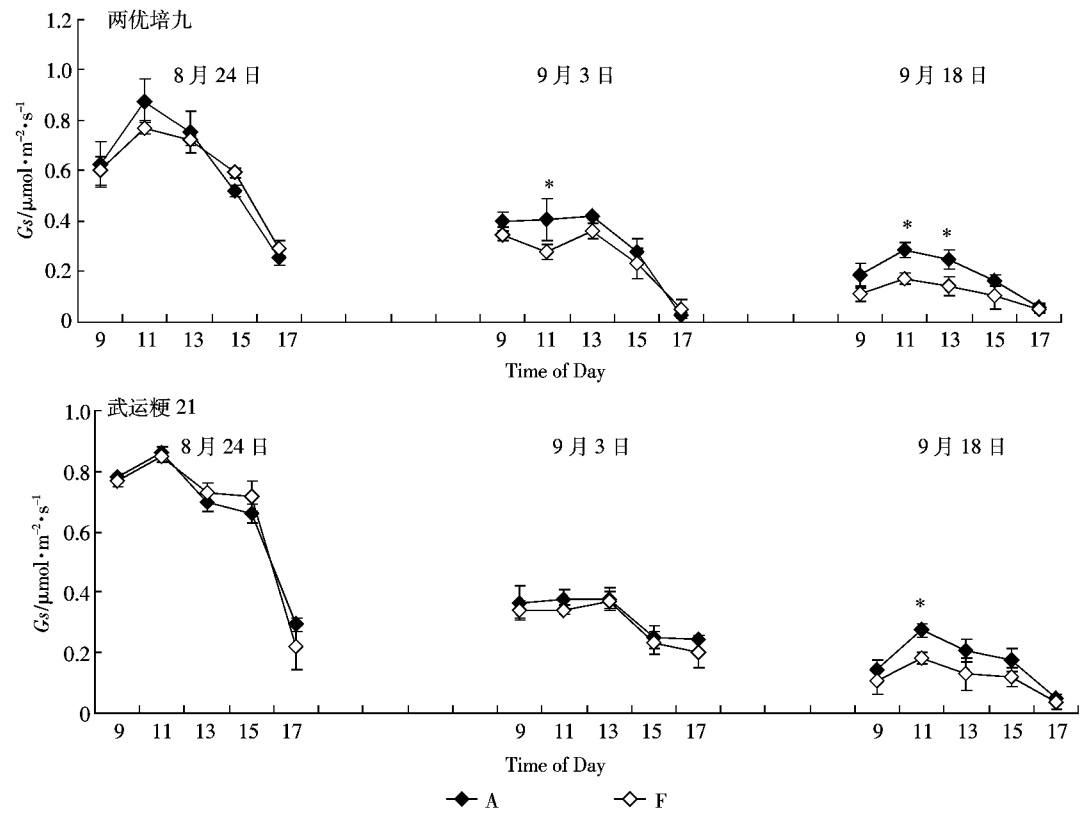


图 4 水稻叶片气孔导度日变化

Figure 4 Diurnal variation of G_s for rice leaves

没有出现显著的差异。

3 讨论

植物的光合作用是对环境因子比较敏感的一个重要生理过程。许多研究表明植物光合作用对臭氧的响应表现为抑制效应^[11-13]。光合速率的下降原因一般可分为气孔限制和非气孔限制,前者主要受气孔数量、气孔孔径和气孔开度等的影响,后者主要受内部的酶活力和光合组分等非气孔因素的影响。本文研究表明,臭氧胁迫下净光合速率日变化呈单峰曲线,气孔导度日变化趋势与其一致,而胞间 CO_2 浓度变化趋势与前两者不同,根据 Farquhar 和 Sharkey^[14]的理论判断,只有当 C_i 和 P_n 变化方向相同,两者都在减少时,才可以认为光合速率的下降主要是受气孔限制所致。本试验中,光合速率和气孔导度的下降并没有引起胞间 CO_2 浓度的降低,可见这种情况下光合速率下降的决定因素是由于非气孔限制引起的。

臭氧胁迫前期,净光合速率和气孔导度日变化在处理和对照下均没有出现差异,但随着臭氧处理时间的延长,净光合速率和气孔导度与对照相比均出现不同程度的降低,尤其是在臭氧处理 80 d 时降低幅度

较大,这可能是由于臭氧对水稻叶片的伤害是一种累积作用^[15]。臭氧处理前期对水稻叶片的影响较小,而在臭氧处理后期,由于臭氧进入叶片累积产生了大量的自由基,诱发膜质过氧化,损伤叶绿体,破坏光合色素,对叶片造成了不可逆的损伤,从而影响叶片的光合作用。刘建栋等^[16]建立的臭氧对水稻冠层光合影响的数值模式结果表明,在其他因子均相同的情况下,高浓度的单峰臭氧变化对水稻群体光合作用影响较大,当臭氧和辐射同步变化时,随日总辐射量的加大,臭氧浓度增加,对光合胁迫程度逐渐加强。从本试验的整个日变化进程来看,在 11:00—15:00 左右,臭氧处理的净光合速率和气孔导度与对照相比降低幅度较大,原因之一可能是由于近地层臭氧主要由光化学反应产生,而一天中此时温度和太阳辐射都比较强烈,增强了大气中氧分子的分解和臭氧的形成^[16],从而使近地层臭氧浓度较高。气孔是臭氧进入植物体内的主要途径,气孔导度的降低可以有效减少臭氧进入植物中,而短期高浓度的臭氧会引起光合产物输出受阻^[17],进而引起光合的反馈抑制。从臭氧胁迫对净光合速率和气孔导度的降低幅度看,在相同处理时间下,两优培九的降低幅度高于武运梗 21,在一定程度上

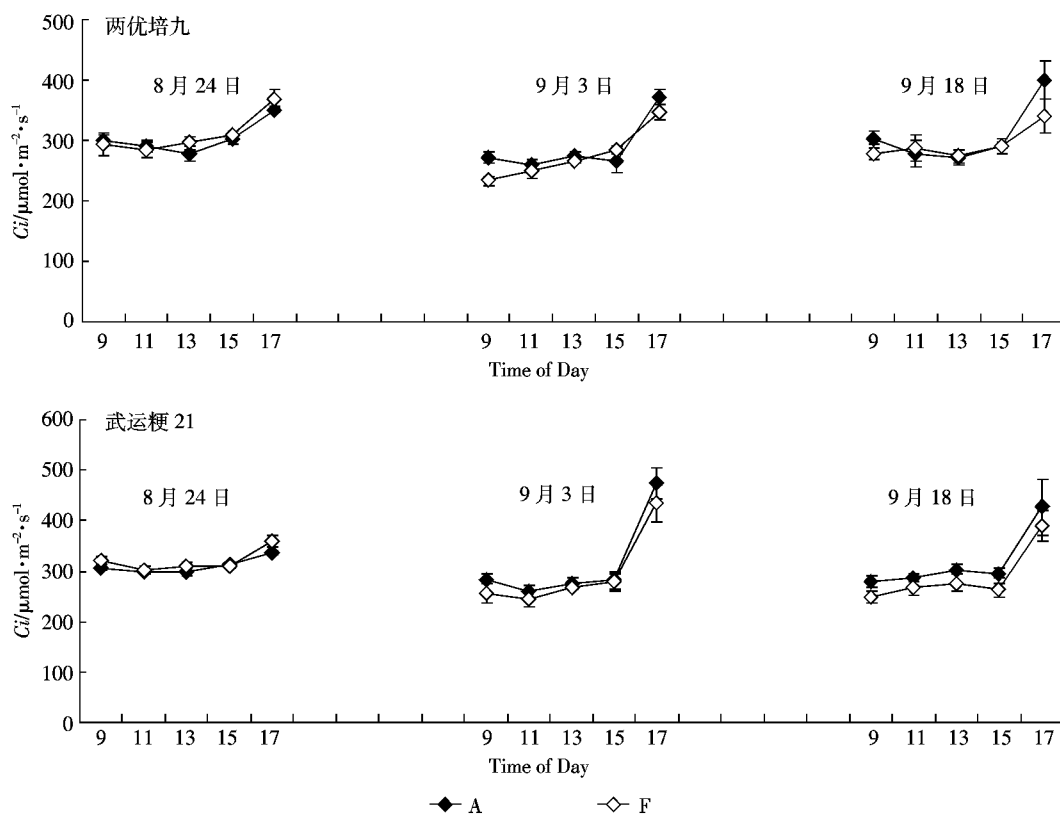


图5 水稻叶片胞间 CO_2 浓度日变化

Figure 5 Diurnal variation of C_i for rice leaves

上说明两优培九比武运粳 21 对臭氧敏感。

4 结论

净光合速率和气孔导度日变化曲线呈现出明显的单峰,而臭氧处理并未改变其日变化规律,但对光合作用有一定的抑制作用。随着臭氧处理时间的延长,降低幅度增加,11:00—15:00 臭氧处理对气孔导度和净光合速率的抑制作用明显。就两种水稻品种而言,武运粳 21 比两优培九的耐臭氧能力更强。

参考文献:

- [1] Feng Z W, Jin M H, Zhang F Z, et al. Effects of ground-level ozone(O_3) pollution on the yields of rice and winter wheat in Yangtze River delta [J]. *Journal of Environment Science*, 2003, 15:360–362.
- [2] Ashmore M R, Toet S, Emberson L D. Ozone—a significant threat to future world production?[J]. *New Phytologist*, 2006, 170:201–204.
- [3] IPCC. *Climate Changes 2001*[R]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA, 2002.
- [4] 许 宏, 杨景成, 陈圣宾, 等. 植物的臭氧污染胁迫效应研究进展[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(6):1205–1213.
XU Hong, YANG Jing-cheng, CHEN Sheng-bin, et al. Review of plant responses to ozone pollution[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(6):1205–1213.
- [5] 王春乙. 臭氧对农作物的影响研究[J]. *应用气象学报*, 1995, 6(3):343–349.
WANG Chun-yi. A study of the effect of ozone on crop[J]. *Journal of Applied Meteorological Science*, 1995, 6(3):343–349.
- [6] 金明红, 黄益宗. 臭氧污染胁迫对农作物生长与产量的影响[J]. *生态环境*, 2003, 4:482–486.
JIN Ming-hong, HUANG Yi-zong. Review of crops damaged and yield loss by ozone stress[J]. *Ecology and Environment*, 2003, 4:482–486.
- [7] Ashmore M R, Emberson L, Karlsson P E, et al. Introduction for ozone deposition special issue[J]. *Atmospheric Environment*, 2004, 38:2211–2212.
- [8] Morgan P B, Timothy A Mies, Germán A Bollero, et al. Season-long elevation of ozone concentration to projected 2050 levels under fully open-air conditions substantially decreases the growth and production of soybean[J]. *New Phytologist*, 2006, 170(2):333–343.
- [9] 应存山. 21 世纪中国水稻持续增产的途径[J]. *作物杂志*, 1997, 5:9–13.
YING Cun-shan. The way of Chinese rice production continues to grow in the 21st century[J]. *Crops*, 1997, 5:9–13.
- [10] Emberson L D, Bükler P, Ashmore M R, et al. A comparison of North American and Asian exposure-response data for ozone effects on crop yields[J]. *Atmospheric Environment*, 2009, 43(12):1945–1953.
- [11] 郑启伟, 王效科, 冯兆忠, 等. 不同臭氧熏蒸方式对油菜光合速率、生物量和产量的影响[J]. *生态毒理学报*, 2006, 1(4):323–329.
ZHENG Qi-wei, WANG Xiao-ke, FENG Zhao-zhong, et al. Impact of different ozone exposure regimes on photosynthetic rate, biomass and yield of field-grown oilseed rape[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2006, 1(4):323–329.
- [12] Maggs R, Ashmore M R. Growth and yield responses of Pakistan rice cultivars to O_3 and NO_2 [J]. *Environmental Pollution*, 1998, 103:159–170.
- [13] Welfare K, Flowers T J, Taylor G, et al. Additive and antagonistic effects of ozone and salinity on the growth, ion contents and gas exchange of five varieties of rice[J]. *Environmental Pollution*, 1996, 92:257–266.
- [14] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1982, 33:317–345.
- [15] 王 亮, 曾 青, 冯兆忠, 等. 开放式臭氧浓度升高对 2 个冬小麦品种光合损伤的研究[J]. *环境科学*, 2009, 30(3):223–230.
WANG Liang, ZENG Qing, FENG Zhao-zhong, et al. Photosynthetic damage induced by elevated O_3 in two winter wheat with free air controlled enrichment approach[J]. *Environmental Science*, 2009, 30(3):223–230.
- [16] 刘建栋, 周秀骥, 于 强, 等. 近地层大气臭氧对水稻光合作用影响的数值模拟[J]. *环境科学学报*, 2003, 23(3):289–294.
LIU Jian-dong, ZHOU Xiu-ji, YU Qiang, et al. Simulation of the impact of ozone on rice canopy photosynthesis[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2003, 23(3):289–294.
- [17] Meyer U, Kollner B, Willenbrink J, et al. Effects of different ozone exposure regimes on photosynthesis, assimilates and thousand grain weight in spring wheat[J]. *Agriculture, Ecological and Environment*, 2000, 78:49–55.