

近地层臭氧浓度升高对常规稻颖花形成的影响: FACE 研究

王云霞¹, 杨开放¹, 杨连新^{1*}, 朱建国², Kazuhiko Kobayashi³, 王余龙¹

(1.扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室/农业部长江中下游作物生理生态与栽培重点开放实验室, 江苏 扬州 225009; 2.中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008; 3.Department of Global Agricultural Sciences, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan)

摘 要:FACE(free air gas concentration enrichment)研究使用标准的作物管理技术,在完全开放的大田条件下运行,代表了目前人类对未来大气环境的最好模拟。利用独特的大型稻田 FACE 平台,以典型的常规水稻品种武粳 15(粳稻)和扬稻 6 号(籼稻)为供试材料,研究近地层臭氧(O₃)浓度升高(比大气背景臭氧浓度平均增高 26%)对常规水稻颖花形成的影响。结果表明:(1)高浓度 O₃ 对供试品种全穗以及一、二次枝梗颖花分化数均无显著影响;(2)高浓度 O₃ 使供试品种全穗和二次枝梗颖花退化数和退化率均显著增加,颖花退化增多是由于现存一次枝梗上二次枝梗大量退化而引起的二次颖花退化所造成;(3)颖花退化数在颖花分化数中所占比例很低,故高浓度 O₃ 对两供试品种全穗和一、二次枝梗颖花现存数以及稻穗构成均无显著影响。结合前报可知,选用常规水稻品种以及增施保花肥可能是未来近地层高浓度 O₃ 环境下稻作生产重要的适应措施。

关键词:FACE(free air gas concentration enrichment); 臭氧浓度升高; 常规水稻; 颖花; 分化; 退化

中图分类号:X503.231 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2011)08-1482-07

Effect of Increased Surface Ozone Concentration on Spikelet Formation of Inbred Rice Cultivars: A Free Air Gas Concentration Enrichment(FACE) Experiment

WANG Yun-xia¹, YANG Kai-fang¹, YANG Lian-xin^{1*}, ZHU Jian-guo², Kazuhiko Kobayashi³, WANG Yu-long¹

(1.Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province / Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Cultivation in Middle and Lower Reaches of Yangtze River of Ministry of Agriculture, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 2.Institute of Soil Science, Chinese Academy of Science, Nanjing 210008, China; 3. Department of Global Agricultural Sciences, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan)

Abstract:Free air gas concentration enrichment(FACE) experiment, conducted in fully open-air field condition using regional standard agronomic practices, represents the best simulations of future atmospheric environment. To investigate the impact of high ozone concentration ([O₃]) on spikelet differentiation and degeneration of inbred rice cultivars, an experiment using a unique free-air ozone concentration enrichment (ozone-FACE) system was conducted in Yangzhou, China. Two typical inbred rice cultivars, Wujing15 (Japonica, WJ15) and Yangdao 6 (Indica, YD6), were grown at ambient and elevated[O₃](ca. 26% above ambient). The results showed that (1)Elevated [O₃] had no effect on the number of differentiated spikelets per panicle, and the number of differentiated spikelets on primary branches(PB) and secondary branches(SB) per panicle of two inbred rice cultivars. (2)Both inbred rice cultivars showed significant increases in the number of degenerated spikelets per panicle, the number of degenerated SB spikelets per panicle, the percentage of degenerated spikelets and the percentage of degenerated SB spikelets to total spikelets, due to ozone exposure. The O₃-induced increasing in the number of degenerated

收稿日期:2011-01-08

基金项目:国家科技部国际科技合作计划项目(2009DFA31110);国家自然科学基金项目(30871486,30771275);江苏省高校自然科学重大基础研究项目(08KJA210003);日本环境厅全球环境研究基金项目(C-062);江苏省“333 高层次人才培养工程”项目(2009);中国科学院国际合作重点项目(GJHZ0748)

作者简介:王云霞(1974—),女,江苏盐城人,博士,副研究员,主要从事作物逆境生理和全球变化生物学的研究。E-mail:yxwang@yzu.edu.cn

*** 通讯作者:**杨连新 E-mail:lyyang@yzu.edu.cn

spikelets was mainly attributed to the increased number of degenerated SB spikelets on degenerated SB of surviving PB. (3) Since the number of degenerated spikelets accounts only small portion of the differentiated spikelets, the number of (surviving) spikelets per panicle, the number of PB or SB spikelets per panicle of two cultivars were not significantly affected by elevated $[O_3]$, which resulted in no change in panicle composition. These results, together with findings from our previous studies, suggest that the selection of inbred rice cultivars with high yield and applying more fertilizers during rice flowering stage might be an important adaptation strategy to reduce yield loss in future atmospheric environment with increasing surface $[O_3]$.

Keywords: FACE (free air gas concentration enrichment); elevated ozone concentration ($[O_3]$); inbred rice; spikelet; differentiation; degeneration

臭氧(O_3)是近地层最主要的空气污染物(强氧化剂)之一。工业革命的出现和人类活动的加强使近地层大气中的 NO_x 、VOCs 和 CO 等臭氧前体物的排放明显增加,导致近地层白天平均 O_3 浓度迅速上升,瞬时峰值已经达到 $100\sim 200\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$ [1],特别是中国中东部地区的 O_3 浓度增幅更为明显,估计在 20 年内将翻番 [2-3]。大量证据表明,当前地表空气中的平均 O_3 浓度已经超过敏感作物的伤害阈值($40\text{ nL}\cdot\text{L}^{-1}$),广泛地对栽培和野生植物产生肉眼可见的伤害,而未来臭氧浓度增加将使这种伤害变得更为严重 [4-7]。因此,全球变化研究必须考虑近地层 O_3 浓度升高对未来粮食安全的影响 [8]。

水稻是人类最重要的粮食作物之一,迄今为止国内外已就 O_3 或光氧化剂(主要成分是 O_3)对水稻生长和产量的影响进行了较多的研究 [9-10]。但这些研究均在封闭式气室或开顶式气室(OTC)条件下进行。同封闭式或开顶式气室研究相比,FACE (free air gas concentration enrichment) 研究在完全开放的大田条件下实施,气体可以自由流通,有效地避免气室研究的局限性,代表了目前人类对未来大气高浓度 O_3 环境的最好模拟 [11]。中国于 2007 年建立了世界上第一个稻麦轮作生态系统 O_3 -FACE 研究平台,标志水稻 O_3 研究进入了一个新的阶段。依托中国 O_3 -FACE 平台,杨开放等 [12] 开展了高浓度 O_3 对杂交稻颖花形成影响的研究,结果发现高浓度 O_3 使杂交稻每穗颖花数平均减少 15%。从稻穗构成看, O_3 胁迫下稻穗明显变小主要与每穗二次枝梗颖花数明显减少有关;从颖花形成看,则主要与颖花分化受到抑制所致。常规稻品种在我国稻作生产中占有重要地位 [13]。近地层 O_3 浓度升高对常规水稻颖花分化数、退化数以及现存数影响的方向和程度如何? 同杂交水稻相比有什么异同? 这些问题无论在气室还是 FACE 研究中均未见报道 [9]。

本项目依托独特的中国 O_3 -FACE 平台,以典型

的籼稻和粳稻品种为试材,研究高浓度 O_3 对常规水稻颖花形成的影响,以期对评价高浓度 O_3 对中国稻作生产的影响以及制订相应的适应措施提供更为全面的信息。

1 材料与方法

1.1 试验地背景、 O_3 -FACE 平台和材料培育

本试验在中国水稻 FACE 研究技术平台上进行。该平台位于江苏省江都市小纪镇良种场试验田($119^\circ 42'0''\text{E}$, $32^\circ 35'5''\text{N}$)。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。试验处理期间白天日均温为 25.9°C ,总降雨量 351.7 mm ,平均太阳日辐射 $12.1\text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}$ 。

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 圈中一台 O_3 分析仪用于测量其中心点的 O_3 浓度,作为控制点;另一台 O_3 分析仪轮流测量圈内 13 个点的 O_3 浓度值,以得到圈内 O_3 浓度分布。在对照实验圈中,有一台 O_3 分析仪,测量对照圈中心点 5 个不同高度的 O_3 浓度,用于布气目标浓度设置值的选择。FACE 圈周围管道(位于作物冠层上方 $50\sim 60\text{ cm}$ 处)上的小孔向圈中心喷射纯 O_3 气体,计算机系统根据大气中 O_3 浓度、风向和风速等因素自动调节 O_3 释放的速度及方向,使 FACE 圈内 O_3 浓度始终保持比大气中 O_3 浓度高 50%。放气从 7 月 1 日开始直至水稻成熟,每日放气时间为早上 9:00 至日落。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、检修设备等的时候暂停放气,因此水稻生长季 FACE 圈内实际平均 O_3 浓度比对照圈 O_3 浓度只增加 25.9% (详见唐昊冶等 [14])。对照田块没有安装 FACE 管道,其余环境条件与自然状态一致。

以典型的常规粳稻品种武粳 15 和常规籼稻品种

扬稻 6 号为供试材料。大田旱育秧,5 月 20 日播种,6 月 17 日移栽,行株距分别为 25 cm 和 16.7 cm,每穴 3 苗。总施 N 量为 20 g·m⁻²,其中 6 月 16 日基肥占总施 N 量的 50%,6 月 24 日分蘖肥占总施 N 量的 10%,8 月 5 日穗肥占总施 N 量的 40%。P、K 肥均作为基肥施用,P、K 量均为 7 g·m⁻²。水分管理为 6 月 18 日至 7 月 2 日保持浅水层,7 月 3 日至 8 月 4 日进行多次轻搁田,8 月 5 日以后间隙灌溉,收获前 10 d 断水。适时进行病虫草害防治,保证水稻正常生长发育。

1.2 测定项目与方法

在稻穗抽出剑叶叶鞘 1/2~3/4 时,每个小区取代表性植株 4 穴,杀青后烘干以备观察(预备试验表明烘干后退化颖花更易识别且穗部强度增加)。以单茎为单位,用肉眼或在立体解剖镜下观察稻穗不同部位枝梗和颖花的现存数和退化数,然后按单茎测定干物重。统计时,稻穗不同部位退化颖花依其着生枝梗的不同及其着生枝梗退化与否,分 5 种类型分别进行统计^[15-16]。

1.3 数据处理

每穗颖花分化数为每穗颖花(现存)数与每穗颖花退化数之和。每穗颖花退化率为每穗颖花退化数占每穗颖花分化数的百分比。每穗 1 次枝梗颖花退化率为每穗 1 次枝梗颖花退化数占每穗 1 次枝梗颖花分化数的百分比。每穗 2 次枝梗颖花退化率为每穗 2 次枝梗颖花退化数占每穗 2 次枝梗颖花分化数的百分比。每穗 1 次枝梗颖花比例为每穗 1 次枝梗颖花现存数占全穗颖花现存数的百分比。每穗 2 次枝梗颖花比例为每穗 2 次枝梗颖花现存数占全穗颖花现存数的百分比。

本试验为两因素随机裂区设计,其中臭氧为主区,品种为副区。试验重复 4 次。采用 Microsoft Excel 进行数据处理和作图,SPSS13.0 软件进行差异显著性分析,显著水平设 $P<0.01$ 、 $P<0.05$ 、 $P<0.1$ 、 $P>0.1$,分别

用 **、*、+和 ns 表示。数据表示为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 高浓度 O₃ 对常规水稻颖花分化的影响

大气 O₃ 浓度升高对水稻每穗颖花分化数的影响列于表 1。由表 1 可知,武粳 15 和扬稻 6 号每穗颖花分化数平均分别为 156 朵和 225 朵,后者比前者增加了 44%(69 朵),品种间差异达极显著水平。高浓度 O₃ 使武粳 15 和扬稻 6 号每穗颖花分化数略有增加(4~5 朵),但均未达显著水平。方差分析表明,O₃ 和品种的互作对每穗颖花分化数无显著影响。说明不同品种对高浓度 O₃ 的响应无显著差异。

每穗颖花分化数可分解为每穗 1 次枝梗颖花分化数和 2 次枝梗颖花分化数。由表 1 可知,武粳 15 每穗 1 次枝梗颖花分化数(78 朵)略大于扬稻 6 号(62 朵),但每穗 2 次枝梗颖花分化数(79 朵)明显小于扬稻 6 号(163 朵)。高浓度 O₃ 条件下两品种每穗 1 次枝梗颖花分化数没有变化,每穗 2 次枝梗颖花分化数略有增加(4~5 朵),但均未达到显著水平。方差分析表明,O₃ 和品种的互作对水稻每穗 1、2 次枝梗颖花分化数均无显著影响。

2.2 高浓度 O₃ 对常规水稻颖花退化的影响

高浓度 O₃ 对水稻每穗颖花退化数和退化率的影响见图 1。武粳 15 和扬稻 6 号每穗颖花退化数平均分别为 13 朵和 47 朵(图 1a),每穗颖花退化率平均分别为 8%和 22%(图 1b),扬稻 6 号颖花退化的数量和比例均明显大于武粳 15($P<0.01$),这可能是大穗型品种自身特点所决定的。与对照相比,高浓度 O₃ 使武粳 15 和扬稻 6 号每穗颖花退化数分别增加 7 朵和 12 朵,增幅分别为 74%和 28%,相应地高浓度 O₃ 使两品种每穗颖花退化率分别增加 4%和 5%,增幅分别达 69%和 24%。方差分析表明,O₃ 和品种的互作对每穗颖花退化数和退化率的影响均未达显著水平。

表 1 高浓度 O₃ 对武粳 15 和扬稻 6 号颖花分化的影响
Table 1 Effect of elevated ozone concentration([O₃]) on spikelet differentiation of Wujing 15 and Yangdao 6

供试品种	臭氧处理	每穗颖花分化数	每穗 1 次颖花分化数	每穗 2 次颖花分化数
武粳 15	Ambient [O ₃]	154.0 ±3.4	76.6 ±1.4	77.3 ±2.6
	Elevated [O ₃]	158.7 ±2.9	78.3 ±1.5	80.3 ±2.3
扬稻 6 号	Ambient [O ₃]	223.2 ±5.1	62.6 ±0.3	160.6 ±5.1
	Elevated [O ₃]	227.1 ±1.6	62.2 ±0.4	164.9 ±1.6
ANOVA	Ozone	ns	ns	ns
	Cultivar	**	**	**
	Ozone×Cultivar	ns	ns	ns

每穗颖花退化数由一、二次枝梗颖花退化数组成。武粳15和扬稻6号每穗一次枝梗颖花退化数(1朵左右,图1c)和退化率均很低(1%~2%,图1d),每穗颖花退化数主要取决于二次枝梗颖花的退化。武粳15和扬稻6号每穗2次枝梗颖花退化数平均分别为12朵和46朵(图1e),每穗2次枝梗颖花退化率平均分别为16%和30%(图1f),大穗型品种扬稻6号2次枝梗颖花退化的数量和比例均明显大于武粳15($P < 0.01$)。高浓度 O_3 使武粳15和扬稻6号每穗2次枝梗颖花退化数分别增加7朵和12朵,增幅分别为

72%和28%(图1e),使每穗2次枝梗颖花退化率分别增加了8%和6%,增幅分别为64%、21%(图1f)。方差分析表明, O_3 和品种的互作对每穗1、2次枝梗颖花的退化数和退化率均无显著影响。

2.3 高浓度 O_3 对常规水稻颖花退化类型的影响

水稻颖花的退化可分为2大类型(表2):第一大类型为随着枝梗退化而退化的颖花,包括随着1次枝梗退化而退化的1次颖花、随着1次枝梗退化而退化的2次枝梗上的颖花和现存1次枝梗上退化2次枝梗上的颖花等3种情形(表2中A、B、C);第二大类

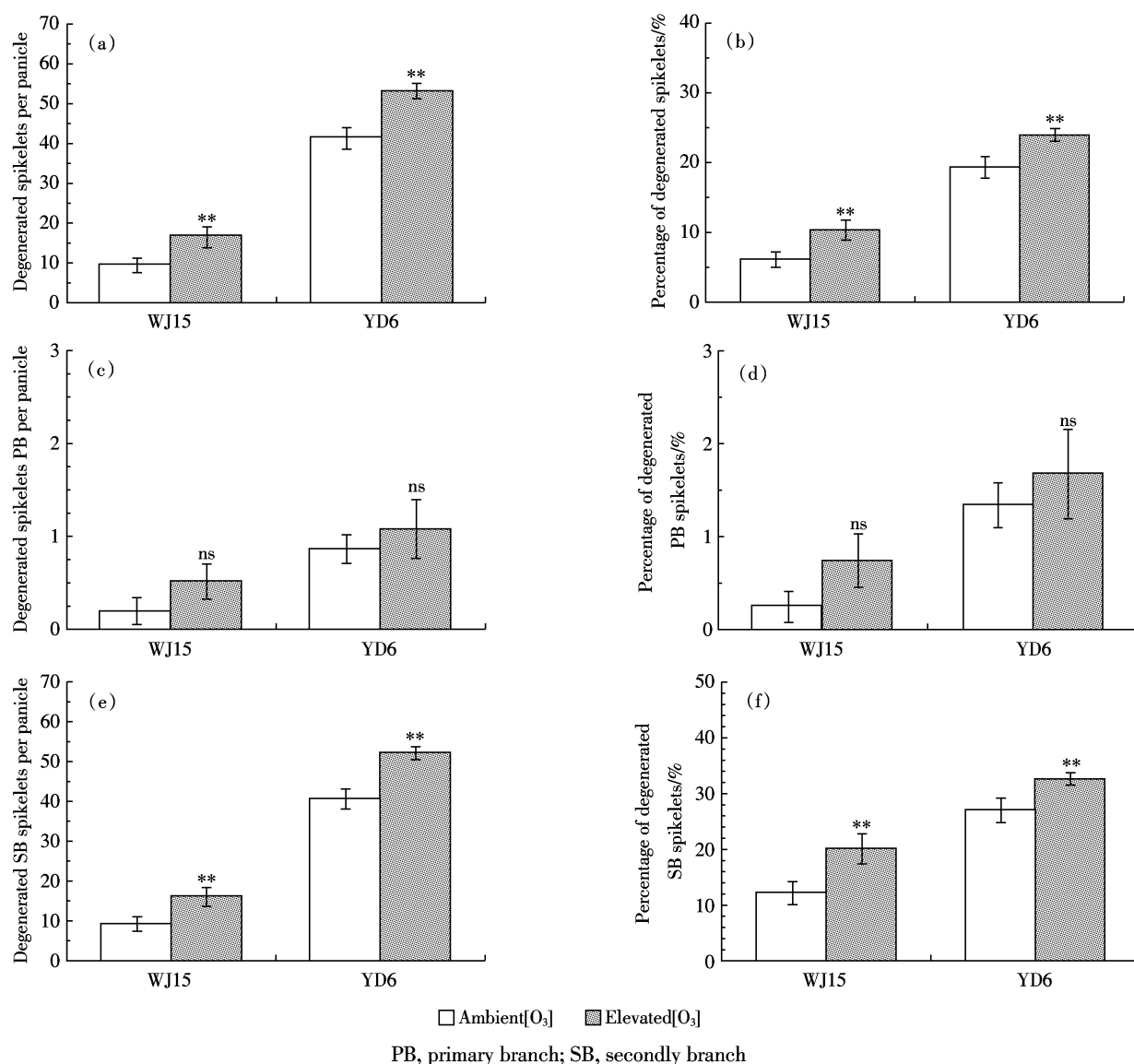


图1 高浓度 O_3 对武粳15和扬稻6号每穗颖花退化数(a)和退化率(b)、每穗一次枝梗颖花退化数(c)和退化率(d)、每穗二次枝梗颖花退化数(e)和退化率(f)的影响

Figure 1 Effect of elevated ozone concentration(E- O_3) on the number of degenerated spikelets(a) and percentage of degenerated spikelets per panicle(b), the number of degenerated PB spikelets(c) and percentage of degenerated PB spikelets per panicle(d), the number of degenerated SB spikelets(c) and percentage of degenerated SB spikelets per panicle(d) of Wujing 15(WJ15) and Yangdao 6(YD6)

表 2 高浓度 O₃ 对武粳 15 和扬稻 6 号颖花退化类型的影响

Table 2 Effect of elevated ozone concentration ([O ₃]) on category of degenerated spikelets of Wujing 15 and Yangdao 6						
供试品种	臭氧处理	A	B	C	D	E
武粳 15	Ambient [O ₃]	0.07±0.07	0.14±0.08	0.00±0.00	8.6±1.6	0.75±0.15
	Elevated [O ₃]	0.11±0.11	0.41±0.10	0.02±0.02	14.4±2.3	1.66±0.17
扬稻 6 号	Ambient [O ₃]	0.12±0.05	0.75±0.19	0.02±0.02	38.8±2.6	1.79±0.12
	Elevated [O ₃]	0.00±0.00	1.04±0.28	0.00±0.00	50.3±1.3	1.83±0.39
ANOVA	Ozone	ns	ns	ns	**	+
	Cultivar	**	**	ns	**	**
	Ozone×Cultivar	ns	ns	ns	ns	ns

注:A:随 1 次枝梗退化而退化的 1 次颖花 Number of degenerated primary branch(PB)spikelets on degenerated PB;B:现存 1 次枝梗上退化的 1 次颖花 Number of degenerated PB spikelets on surviving PB;C:退化 1 次枝梗上退化的 2 次颖花 Number of degenerated SB spikelets on degenerated PB;D:现存 1 次枝梗上的退化 2 次枝梗上的退化颖花 Number of degenerated spikelets on degenerated SB of surviving PB;E:现存 2 次枝梗上退化的 2 次颖花 Number of degenerated SB spikelets on surviving SB.

型为现存枝梗上退化的颖花,包括现存 1 次枝梗上退化的 1 次颖花和现存 2 次枝梗上退化的 2 次颖花等 2 种情形(表 2 中 D、E)。这些类型中以现存 1 次枝梗上退化 2 次枝梗上的退化颖花数量最大,是全穗退化颖花的主体。统计分析表明,O₃ 胁迫对现存 1 次枝梗上退化 2 次枝梗上的颖花有极显著影响:高浓度 O₃ 使武粳 15、扬稻 6 号现存 1 次枝梗上退化 2 次枝梗上的退化颖花分别增加 6、12 朵,增幅分别为 68%、30%,均达极显著水平(表 2)。说明 O₃ 胁迫下常规水稻每穗颖花退化数显著增加主要与现存 1 次枝梗上退化 2 次枝梗上的颖花退化数明显增加有关。

2.4 高浓度 O₃ 对常规水稻每穗颖花现存数及其构成的影响

O₃ 浓度升高对常规水稻每穗颖花现存数的影响见图 2。武粳 15 和扬稻 6 号每穗颖花现存数平均分别为 143 朵和 178 朵,后者比前者多 35 朵,说明供试品种间稻穗大小差异较大。高浓度 O₃ 使武粳 15 和扬稻 6 号每穗颖花现存数分别减少 2 朵和 8 朵,降幅分

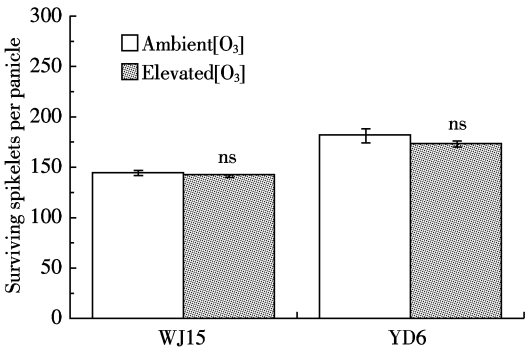


图 2 高浓度 O₃ 对武粳 15 和扬稻 6 号每穗颖花现存数的影响
Figure 2 Effect of elevated ozone concentration ([O₃]) on surviving spikelets per panicle of Wujing 15 (WJ15) and Yangdao 6 (YD6)

别为 2%和 4%,均未达显著水平。方差分析表明,O₃ 与品种的互作对每穗颖花现存数无显著影响。

水稻每穗颖花现存数可分解为 1、2 次枝梗颖花现存数。由表 3 可知,武粳 15 每穗 1 次枝梗颖花现存数多于扬稻 6 号(多 16 朵),而每穗 2 次枝梗颖花现存数则显著小于扬稻 6 号(少 50 朵),品种间差异均达极显著水平。高浓度 O₃ 对武粳 15 和扬稻 6 号每穗一次枝梗颖花现存数几乎没有影响,使每穗 2 次枝梗颖花现存数平均分别减少 4 朵和 7 朵,但均未达显著水平。方差分析表明,O₃ 和品种的互作对每穗 1、2 次枝梗颖花现存数没有显著影响。

每穗 1、2 次枝梗颖花数占全穗颖花现存数的比例反映了稻穗的构成。由表 3 可知,武粳 15 和扬稻 6 号每穗 1 次枝梗颖花比例平均分别为 54%和 35%,每穗 2 次枝梗颖花比例平均分别为 46%和 65%,可见武粳 15 的稻穗为 1、2 次枝梗颖花并重型,但扬稻 6 号稻穗则以 2 次枝梗颖花为主。由于高浓度 O₃ 下稻穗二次枝梗颖花现存数减少的幅度大于一次枝梗颖花现存数增加或减少的幅度,故 O₃ 处理使供试品种的每穗 1 次枝梗颖花比例略有增加(3%~4%)、每穗 2 次枝梗颖花比例略有减少(2%~4%),但均未达到显著影响。说明 O₃ 胁迫条件下稻穗构成没有发生显著改变。方差分析表明,O₃ 和品种的互作对每穗 1、2 次枝梗颖花比例均无显著影响。

3 讨论

最新综述表明^[9-10],封闭式或开顶式气室条件下,近地层 O₃ 浓度升高使水稻每穗颖花数减少,且减少幅度多数情况下大于其他产量构成因素。水稻每穗颖花数取决于颖花形成的过程(包括颖花分化和退化),

表 3 高浓度 O₃ 对武粳 15 和扬稻 6 号每穗颖花数组分的影响

Table 3 Impact of high ozone concentration([O₃]) on the components of spikelets per panicle of inbred cultivars Wujing 15 and Yangdao 6

供试品种	臭氧处理	每穗 1 次枝梗现存颖花		每穗 2 次枝梗现存颖花	
		数量	%	数量	%
武粳 15	Ambient[O ₃]	76.4 ±1.2	52.9	68.0 ±2.0	47.1
	Elevated[O ₃]	77.8 ±1.7	54.8	64.3 ±0.3	45.2
扬稻 6 号	Ambient[O ₃]	61.8 ±0.3	34.0	120.0 ±6.5	66.0
	Elevated[O ₃]	61.1 ±0.5	35.2	112.7 ±2.5	64.8
ANOVA	Ozone	ns	ns	ns	ns
	Cultivar	**	**	**	**
	Ozone×Cultivar	ns	ns	ns	ns

因此准确评估近地层 O₃ 浓度升高对水稻颖花形成的影响具有重要意义。Shi 等^[17]FACE 研究发现 O₃ 胁迫下杂交稻每穗颖花数变少是产量损失的主要原因,证实了气室研究的结果^[9-10]。杨开放等^[12]进一步观察了高浓度 O₃ 环境条件下杂交稻穗型变化与颖花形成的关系,结果发现 O₃ 胁迫下每穗颖花数明显变少是颖花分化(特别是 2 次枝梗颖花)受到抑制所致,而非颖花退化增加所造成。至于这一发现是否可以外推至常规水稻品种? 迄今为止未见报道。

本研究以武粳 15(1、2 次颖花并重型)和扬稻 6 号(2 次颖花为主型)两个不同穗型的常规稻品种为供试材料,开展 FACE 情形下常规稻每穗颖花数对高浓度 O₃ 的响应及其与颖花形成关系的研究。结果发现,与杂交水稻不同,高浓度 O₃ 对不同穗型常规稻品种稻穗不同部位颖花的分化均无显著影响(表 1)。尽管 O₃ 胁迫下供试品种颖花退化的数量和比例均显著增加(图 1),但由于其绝对值较小(同颖花分化数相比),高浓度 O₃ 对两个供试品种全穗和 1、2 次枝梗颖花现存数以及稻穗组成(即 1、2 次枝梗颖花现存数占全穗的比例)均无显著影响(图 2、表 3),这与臭氧胁迫下武粳 15 和扬稻 6 号产量略有下降的结果相一致。前人研究表明,水稻每穗颖花现存数与穗分化期的物质积累和氮素吸收关系密切^[15-16,18-19]。本研究发现尽管高浓度 O₃ 条件下供试品种抽穗期单茎干重(武粳 15 和扬稻 6 号分别下降 3.5%、5.1%)和吸氮量均呈下降趋势(武粳 15 和扬稻 6 号分别下降 6.4%、1.7%),但未达显著水平。说明,O₃ 胁迫下常规稻每穗颖花数无显著变化可能与穗分化期氮素吸收和物质生产受抑程度很小有直接或间接的关系。

上述结果对未来高浓度 O₃ 环境下的稻作生产有指导意义。首先,对常规稻而言,未来高浓度 O₃ 环境下增施保花肥可能会减轻 O₃ 胁迫对穗分化过程的负面

影响,进而有利于增大库容、提高籽粒产量;其次,结合前报可知^[12],近地层 O₃ 浓度升高对常规稻穗分化过程,特别是颖花形成过程的影响可能小于杂交水稻。因此,选用高产常规水稻品种可能是近地层高浓度 O₃ 环境下减少水稻产量损失的重要适应措施。水稻有 10 多万个品种,上述假设是否适用于其他水稻品种?尚需要更多的品种试验来验证,特别是在严格的开放大田试验条件下,这项工作目前正在进行之中。

4 结论

利用开放式空气中 O₃ 浓度增加技术(FACE),本研究发现本世纪中叶近地层臭氧浓度(大约比目前大气 O₃ 浓度高 25%^[20])总体上对常规稻的颖花形成影响较小。除每穗颖花退化的数量和比例显著增加外,高浓度 O₃ 对常规稻品种稻穗不同部位颖花的分化数和现存数均无显著影响。

参考文献:

[1] Ashmore M R. Assessing the future global impacts of ozone on vegetation[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 949-964.

[2] Wang HX, Kiang CS, Tang XY, et al. Surface ozone: A likely threat to crops in Yangtze delta of China[J]. *Atmospheric Environment*, 2005, 39: 3843-3850.

[3] Wang X K, Manning W, Feng Z W, et al. Ground-level ozone in China: Distribution and effects on crop yields[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147: 394-400.

[4] Benton J, Fuhrer J, Skarby L, et al. Results from the UN/ECE ICP-Crops indicate the extent of exceedance of the critical levels of ozone in Europe[J]. *Water, Air and Soil Pollution*, 1995, 85: 1473-1478.

[5] Skelly J M, Innes J L, Savage J E, et al. Observation and confirmation of foliar ozone symptoms of native plant species of Switzerland and southern Spain[J]. *Water, Air and Soil Pollution*, 1999, 116: 227-234.

[6] Krupa S, McGrath M T, Andersen C P, et al. Ambient ozone and plant health[J]. *Plant Disease*, 2001, 85: 4-12.

[7] 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.
- [8] 杨连新, 王云霞, 赵秋鹏, 等. 自由空气中臭氧浓度升高对大豆的影响(综述)[J]. 生态学报, 2010, 30(23):6635-6645.
- YANG Lian-xin, WANG Yun-xia, ZHAO Yi-peng, et al. Responses of soybean to free-air ozone concentration enrichment: A research review [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(23):6635-6645.
- [9] 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 Lian-xin, WANG Yu-long, SHI Guang-yao, 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.
- [10] 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, 14:1642-1650.
- [11] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, et al. Food for thought: Lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO_2 concentrations[J]. *Science*, 2006, 312:1918-1921.
- [12] 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 cultivar [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(3): 609-614.
- [13] 杨仕华, 廖 琴, 胡小军, 等. 我国常规水稻品种选育与推广分析[J]. 中国稻米, 2009, 5:1-4.
- [14] 唐昊冶, 刘 钢, 韩 勇, 等. 农田开放体系中调控臭氧浓度装置平台(O_3 -FACE)研究[J]. 土壤, 2010, 42(5):833-841.
- TANG Hao-ye, LIU Gang, HAN Yong, et al. Ozone concentration enrichment system under fully free-air condition in agricultural field(O_3 -FACE)[J]. *Soils*, 2010, 42(5):833-841.
- [15] Yao Y, Yamamoto Y, Wang Y, et al. Degenerated and surviving spikelet numbers associate with differentiated spikelet number among various rice cultivars[J]. *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, 2000, 44: 51-60.
- [16] Yao Y, Yamamoto Y, Yoshida T, et al. Response of differentiated and degenerated spikelets to top-dressing, shading and day/night temperature treatments in rice cultivars with large panicle[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2000, 46: 631-641.
- [17] Shi G Y, Yang L X, Wang Y X, et al. Impact of elevated ozone concentration on yield formation of four Chinese rice cultivars under fully open-air field conditions[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 131:178-184.
- [18] Horie T, Ohnishi M, Angus J F, et al. Physiological characteristics of high-yielding rice inferred from cross-location experiments[J]. *Field Crops Research*, 1997, 52:55-67.
- [19] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, et al. The impact of free-air CO_2 enrichment (FACE) and N supply on yield formation of rice crops with large panicle[J]. *Field Crops Research*, 2006, 98:141-150.
- [20] IPCC. Climate change 2007: The physical science basis[C] // Solomon S, Qin D, Manning M, et al. eds. Contribution of working group I to the fourth annual assessment report of the intergovernmental panel on climate change, Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007:996.
- 感谢:** 中国科学院南京土壤研究所刘钢研究员和唐昊冶老师对臭氧 FACE 系统的日常维持, 这为本试验的实施提供了硬件保障。