

邵在胜, 沈士博, 贾一磊, 等. 臭氧浓度增加对不同敏感型水稻元素吸收与分配的影响[J]. 农业环境科学学报, 2016, 35(9): 1642–1652.

SHAO Zai-sheng, SHEN Shi-bo, JIA Yi-lei, et al. Impact of ozone stress on element absorption and distribution of rice genotypes with different Ozone sensitivities[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2016, 35(9): 1642–1652.

臭氧浓度增加对不同敏感型水稻元素吸收与分配的影响

邵在胜¹, 沈士博¹, 贾一磊¹, 穆海蓉¹, 王云霞^{2*}, 杨连新¹, 王余龙¹

(1.扬州大学江苏省作物遗传生理国家重点实验室培育点/粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009; 2.扬州大学环境科学与工程学院, 江苏 扬州 225009)

摘要:利用新型自然光气体熏蒸平台,以23个水稻品种或株系为供试材料,设置室内对照($10.4 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$)和臭氧浓度增高($100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$)处理,采用组内最小平方和的动态聚类方法,将供试材料按地上部最终生物量对臭氧胁迫的响应从小到大依次分为A、B和C类,研究不同敏感类型水稻营养器官中元素浓度、吸收与分配对臭氧胁迫的响应。臭氧熏蒸使A、B和C三类水稻地上部生物量平均分别下降19%、39%和52%,后两者达极显著水平。与对照相比,臭氧胁迫使稻草中N、P、K、Mg、Mn、Fe、Cu和Zn浓度显著或极显著增加(5%~42%),但对Ca浓度没有影响。与此相反,臭氧熏蒸使稻草中所有测定元素的吸收总量均呈下降趋势,其中N、P、K、Ca、Mg、Cu、Fe和Zn吸收量的降幅均达极显著水平(11%~34%)。多数情形下,茎鞘各元素浓度和吸收量对臭氧胁迫的响应大于叶片。与此相对应,臭氧胁迫使水稻吸收的元素向叶片中分配的比例增加,而向茎鞘分配的比例减少,导致叶片与茎鞘元素吸收量的比值大幅增加(32%~92%)。臭氧与水稻类型的互作对营养器官各元素浓度以及元素在茎叶中的分配比例多无显著影响,但对元素吸收量的影响多达显著或极显著水平,后者表现为臭氧胁迫下敏感水稻元素吸收的受抑程度更大。研究结果表明,与干净空气相比, $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 臭氧浓度对水稻营养器官中各元素浓度、吸收和分配多有显著影响,其中元素吸收量对臭氧胁迫的响应明显受水稻敏感程度的影响。

关键词:水稻;臭氧;元素浓度;元素吸收;元素分配

中图分类号:X503.231 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2016)09-1642-11 doi:10.11654/jaes.2015-1449

Impact of ozone stress on element absorption and distribution of rice genotypes with different ozone sensitivities

SHAO Zai-sheng¹, SHEN Shi-bo¹, JIA Yi-lei¹, MU Hai-rong¹, WANG Yun-xia^{2*}, YANG Lian-xin¹, WANG Yu-long¹

(1.Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 2.College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract: In this study, 23 rice cultivars or lines were grown in glasshouse-type fumigation chambers at two ozone levels: low ozone concentration as control (C-O_3 , $10 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$) and high ozone concentration (E-O_3 , $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$) until rice maturity. Based on the decreases in the above-ground biomass under high ozone concentration, these rice genotypes were clustered into three groups by the MinSSw (dynamic clustering method—minimum sum of squares within groups) method, namely A, B and C in order of ozone sensitivity from low to high. The effect of ozone stress on element uptake and distribution in rice vegetative organs were then determined. At grain maturity, ozone stress decreased the above-ground biomass of rice by 19%, 39% and 52% for A, B and C group, respectively. Significant treatment effects were observed in groups B and C. Compared to the control, ozone stress significantly increased N, P, K, Mg, Mn, Fe, Cu and Zn concentrations of rice straw in a range of 5% to 42%, but had no effect on Ca concentration. In the contrast, the uptake of N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu and Zn in rice straw were significantly 11% to 34% lower under high ozone concentration. In most cases, the ozone-induced changes in element concentrations

收稿日期:2015-11-06

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31471437, 31371563);土壤与农业可持续发展国家重点实验室开放基金(0812201233);2012年中德合作科研项目(PPP);江苏高校优势学科建设工程项目

作者简介:邵在胜(1989—),男,江苏扬州人,博士研究生,主要从事大气变化与作物响应方面的研究。E-mail:460180389@qq.com

*通信作者:王云霞 E-mail:yxwang@yzu.edu.cn

and uptake were greater in stems than in leaves. In line with this, ozone stress increased element allocation to leaves but decreased that in stems, resulting in significant increases in the leaf to stem ratios (32% to 92%). There were barely interactions between ozone and rice sensitivity types for element concentrations or allocation in leaves and stems, but significant interactions were found for element uptake. The sensitive rice cultivars showed greater ozone-induced inhibition of element uptake. These results indicate that $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ ozone have profound impacts on the element concentration, uptake and allocation of rice organs, and that the responses of plant element uptake to ozone stress are significantly affected by rice sensitivity to ozone.

Keywords: rice; ozone stress; element concentration; element uptake; element allocation

臭氧(O_3)是近地层空气中二次气体污染物,属短生命期的温室气体,除少量经平流层向近地面传输及自然产生(自然源)外,大部分是由氮氧化物(NO_x)和挥发性有机物(VOCs)等前体物质经光化学反应生成的^[1]。近年来,由于化石燃料燃烧、含氮化肥的过度使用及汽车尾气排放急剧增加,导致 O_3 浓度升高^[2-3],特别在光照强度大、风速低的气候条件下,近地层中的 O_3 易积累至较高浓度^[4]。有文献表明^[5-9],长江三角洲地区作为我国水稻的主要产区之一,近年来 O_3 浓度逐年攀升,其污染已成为该地区农作物产量损失的一个主要原因^[7-8],目前平均监测浓度可达 $50\sim 60 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$,最高达到 $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$,对栽培植物已产生严重的负面影响^[9],而未来 O_3 浓度进一步增加将使这种伤害变得更为严重^[10]。

水稻是世界上最重要的作物之一,种植面积分布非常广泛,全世界超过一半人口以此为主食。近年来国内外开展了大量有关 O_3 浓度升高对水稻影响的研究,但多数集中在生长发育和产量形成方面^[11],鲜有涉及到 O_3 胁迫下水稻品质的响应。仅有的几例研究表明,稻米或稻草^[1,2-14]品质在 O_3 胁迫下表现出总体变劣的趋势。水稻中富含人类健康不可或缺的P、K、Mg、Ca、Fe、Zn等多种矿质元素^[15],其在植物代谢中起着重要作用。因此,高臭氧浓度环境下水稻矿质元素吸收和利用的变化势必影响作物的生长发育,同时通过土壤输入(如秸秆还田和根茬输入)影响元素的地球生物化学循环^[16],进而对环境造成影响。但迄今为止,这方面的研究非常有限。

前期研究表明, O_3 胁迫对水稻生长的影响因品种而异,但这些研究一般只局限于少数几个品种^[17-19]。鉴于此,本研究依托新型自然光气体熏蒸平台,以23个不同 O_3 敏感型水稻品种(或株系)为供试材料,采用自然采光特别是土培方式培育水稻植株。试验室内对照(约 $10 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$)和高浓度 O_3 处理($100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$)两个水平,于水稻成熟期测定植株叶片和茎秆中N、P、K、Ca、Mg、Mn、Fe、Cu和Zn的浓度,研究 O_3 胁迫对不同敏感类型水稻营养器官元素浓度、吸收量和分配

的影响,旨在为地表 O_3 浓度升高情形下我国水稻耐性品种的选育提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验平台

试验于2013年在扬州大学农学院(119.42°E , 32.39°N)自然光气体熏蒸平台上进行。土壤类型为清泥土,所在地年均降水量1000 mm左右,年均蒸发量在940 mm左右,年平均温度 15°C ,年日照时间大于2100 h,年平均无霜期220 d。土壤理化性质为:有机质 $24.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全N $1.5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,碱解N $126.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,全P $0.66 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效P $13.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效K $35.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,电导率 $0.17 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$,pH7.1,土壤中砂粒(0.02~2 mm)占57.9%,粉砂粒(0.02~0.002 mm)占28.4%,黏粒(<0.002 mm)占13.7%。

实验平台的结构和控制详见前报^[20],简要说明如下:采用分布式拓扑结构,通过实时监测由平台附属气象站观测采集到的温度变化,利用温度调控系统实现对外界环境的动态模拟,使气室内的温度与室外的差异维持在最小水平。试验共设置两个处理,即对照(C-O_3)和高臭氧浓度(设定为 $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$, E-O_3)处理,每处理两个气室,即重复两次。臭氧熏气时间设定为每天上午9:00至下午5:00。相对湿度在7月22日之前设定为78%,后根据室外平均湿度改为65%,9月3日至10日又调整为50%。温度、光照和大气压力动态模拟外界环境。臭氧是以纯氧为气源,由佳环臭氧发生器(QD-001-3A)产生,通过Model 49i臭氧分析仪对 O_3 浓度进行即时检测。

水稻返青后即6月13日开始进行熏气处理,9月10日停止熏气,共90 d。平台运行期间,除因设备故障、雷雨天气以及臭氧分析仪校准等原因暂停布气外(6月17日、7月10日、7月17—18日和7月20—21日,共6 d),其余时间系统运行正常。

1.2 材料培育

以23个水稻品种或株系为供试材料,分别为

L2、L9、L12、L17、L26、L35、L36、L48、L54、L56、L71、L81、L82、L92、L95、L105、L147、L152、L154、L156、Nipponbare、SL41 和 SL46, 其中 SL41 和 SL46 为 Nipponbare 和野生稻品种 Kasalath 杂交得到的两个株系, 其余均为 SL41 和 SL46 杂交再自交得到的株系。大田早育秧, 于 5 月 14 日播种, 6 月 5 日移栽, 9 月 10 日开始收获。密度为 $27 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$, 每室 3 个重复。全生育期总施氮量为 $15 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 其中 6 月 4 日施基肥(占总施氮量的 60%), 7 月 20 日施穗肥(占总施氮量的 40%); 磷、钾肥总施用量均为 $7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 均作为基肥一次性施用。氮、磷、钾肥分别使用尿素(有效成分)、过磷酸钙(有效成分 27.5%)和氯化钾(有效成分 60%)。水分管理为 6 月 5 日—7 月 15 日保持水层(约 4 cm), 7 月 16 日—7 月 25 日控水搁田, 以轻搁为主, 7 月 26 日—8 月 10 日保持水层(约 3 cm), 8 月 10 日以后干湿交替, 8 月 25 日后断水。适时进行病虫草害防治, 保证水稻正常生长发育。

1.3 测定内容和方法

成熟期以穴为单位分别测定各品种地上部不同营养器官(叶片、茎鞘和稻穗)干物重(105 °C 杀青 30 min, 80 °C 烘干 72 h), 并计算植株地上部总干重。利用植物微型粉碎机将植株茎鞘和叶片部位粉碎后, 称取样品 0.1 g 左右置于 50 mL 消化管中, 并加入 5 mL 浓 H_2SO_4 置于 360 °C 的红外消煮炉上, 该过程中加 30% 分析纯的 H_2O_2 直到消煮液呈透明状, 且无气泡产生, 即可取出冷却定容, 再稀释 10 倍后, 用化学自动间断分析仪(SMART CHEM 200)测定 N 的浓度。营养器官 P、K、Ca 和 Mg 元素浓度用 IRIS 电感耦合离子体原子发射光谱仪(ICP, Thermo Elemental, 美国)测定, 即元素浓度=测定值 $\times 10 \times 50 \times 10^{-3} \div 0.1 \text{ mg} \cdot \text{g}$ 。Mn、Fe、Cu 和 Zn 元素含量的测定采用马弗炉(F6010 Blue M, Thermolyne)灰化法: 称取 0.1 g 左右样品, 移入 10 mL 坩埚中, 置于马弗炉中 480 °C 下灰化 16 h, 冷却后加入 2 mL 25% HNO_3 静置 3~5 h, 加 8 mL 纯净水, 过滤后用 IRIS 电感耦合离子体原子发射光谱仪测定 Mn、Fe、Cu 和 Zn 浓度, 即元素浓度=测定值 $\times 10 \div 0.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 最终元素吸收量=元素浓度 $\times$ 对应部位总生物量。稻草部位元素吸收量为叶片和茎鞘元素吸收量之和, 稻草部位元素浓度=稻草部位元素吸收量/(叶片生物量+茎鞘生物量)。

1.4 统计分析方法

最小组内平方和动态聚类方法是以组内平方和之和最小为标准的新的动态聚类方法, 能有效地调整

初始分组中的个体, 使其达到最优的分类, 并具有良好的稳健性^[21]。本研究采用这种聚类方法将供试材料按成熟期地上部生物量对臭氧胁迫的响应从低到高依次分为 A、B、C 共 3 种类型。使用 Excel 软件进行基础统计和作图, 应用 SPSS19.0 软件进行数据标准化处理和方差分析, 显著水平设 $P < 0.01$ 、 $P < 0.05$ 、 $P < 0.1$ 、 $P > 0.1$, 分别用 **、*、+ 和 ns 表示。

2 结果与分析

2.1 臭氧熏蒸平台的控制

熏蒸平台臭氧、温度、光照和大气压的日平均曲线示于图 1。熏蒸平台的控制一般用 TAR(Target Achievement Ratio, 实际测定值/设定目标值)值来表示, TAR 值越接近 1, 则控制精度越高。图 1 表明, 室内对照和高浓度臭氧处理熏蒸期间平均臭氧浓度分别为 $10.4 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $100.1 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ (图 1A), 臭氧精度控制的 TAR 值为 1.01。整个臭氧熏蒸期间的各室平均温度(图 1B)和大气压力变幅(图 1C)分别为 $32.1 \sim 32.2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $99.2 \sim 99.6 \text{ kPa}$, TAR 值均达到 1.00。室内对照和臭氧处理的平均光照值分别为 26.8 klx 和 29.0 klx (图 1D), TAR 值为 1.6。

2.2 臭氧胁迫对不同水稻地上部生物量的影响

本研究采用组内最小平方和的动态聚类分析方法, 根据 23 个水稻品种或株系成熟期地上部生物量对臭氧胁迫的响应大小, 从低到高依次分为 A、B 和 C 类共 3 个类别, 各类型材料数分别为 3、13 和 7 个。与对照相比, 臭氧胁迫使 A、B、C 类水稻地上部生物量平均分别下降 9.3、22.4 $\text{g} \cdot \text{plant}^{-1}$ 和 28.6 $\text{g} \cdot \text{plant}^{-1}$, 降幅分别为 19.2%、38.5% 和 51.8%, 后两者达极显著水平(图 2 和表 1)。方差分析表明, 臭氧处理、水稻类型及其互作对地上部生物量的影响分别达 0.01、0.05、0.1 显著水平(图 2)。多重比较表明, 地上部生物量对臭氧胁迫的响应不同水稻类型间均达极显著水平(表 1)。

2.3 臭氧胁迫对不同水稻元素浓度的影响

所有供试材料平均, 臭氧胁迫使叶片 N、K、Mg、Mn、Fe 和 Zn 浓度分别增加 14%、14%、23%、24%、33% 和 13%, 使 Ca 浓度减少 20%, 均达极显著水平, 而对 P 和 Cu 浓度无显著影响(图 3a)。除 K 外, 臭氧和水稻类型的互作对叶片所有测定元素浓度均无显著影响(图 3a)。多重比较表明, 叶片各元素浓度对臭氧的响应不同水稻类型间均无显著差异(表 2)。

对茎鞘而言, 臭氧胁迫对 Ca 浓度没有影响, 但使

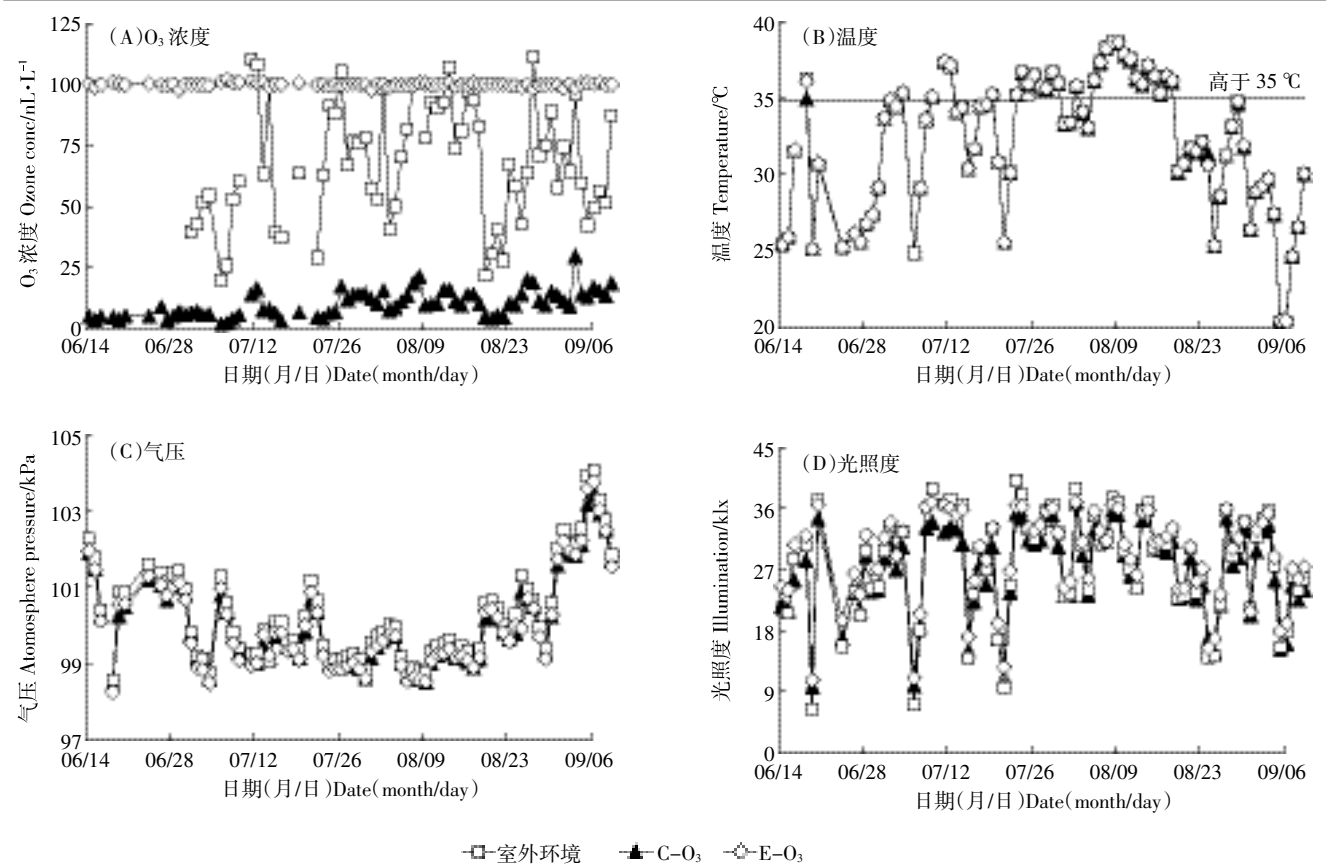


图 1 2013 年水稻生长季自然光气体熏蒸平台的控制状态

Figure 1 Performance of greenhouse-type gas fumigation device in 2013 rice growing season

表 1 供试材料地上部生物量对臭氧胁迫响应 (%) 的统计分析
Table 1 Statistical analysis of above-ground biomass of different types of rice in response to ozone stress

类型 Type	最小值 Min/%	最大值 Max/%	平均数 Mean/%	F 值 F-value	显著性水平 Significance level	
					0.05	0.01
A	-6.4	-24.9	-19.2±6.0	5.0	a	A
B	-31.7	-44.2	-38.5±1.1	82.0	b	B
C	-47.0	-63.3	-51.8±2.0	61.3	c	C

注:A 类包括 L147、L12、L92;B 类包括 L136、L17、L48、L26、L82、L81、L35、L56、L54、L156、L71、SL46、L154;C 类包括 L95、L152、SL41、L2、L9、Nipponbare、L105。显著性一列,字母相同者表示差异不显著,不同大写字母者表示差异达 0.01 显著水平,不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。下同。

N、P、K、Mg、Mn、Fe、Cu 和 Zn 浓度分别增加 20%、9%、22%、29%、40%、14%、26%和 34%,多数达极显著水平(图 3b)。尽管 B、C 两类水稻茎鞘元素浓度对臭氧响应显著的数量(均为 7 个元素)多于 A 类水稻(4 个元素),但臭氧和水稻类型的互作对各元素浓度(除 Cu 外)均无显著影响。多重比较表明,水稻茎鞘中 N 和 Fe 浓度对臭氧胁迫的响应在 A 类与 C 类水稻间

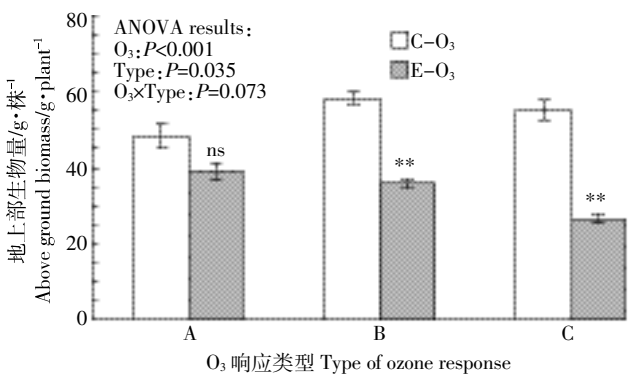


图 2 臭氧胁迫对不同敏感型水稻成熟期地上部生物量的影响

Figure 2 Effects of ozone stress on aboveground biomass of different types of rice at maturity

存在显著差异,但其他元素对臭氧的响应在不同类型间均无显著差异(表 2)。

根据叶片和茎鞘元素浓度计算稻草元素浓度,结果示于图 3c。臭氧处理使稻草中 N、P、K、Mg、Mn、Fe、Cu 和 Zn 浓度分别增加 24%、5%、22%、33%、42%、

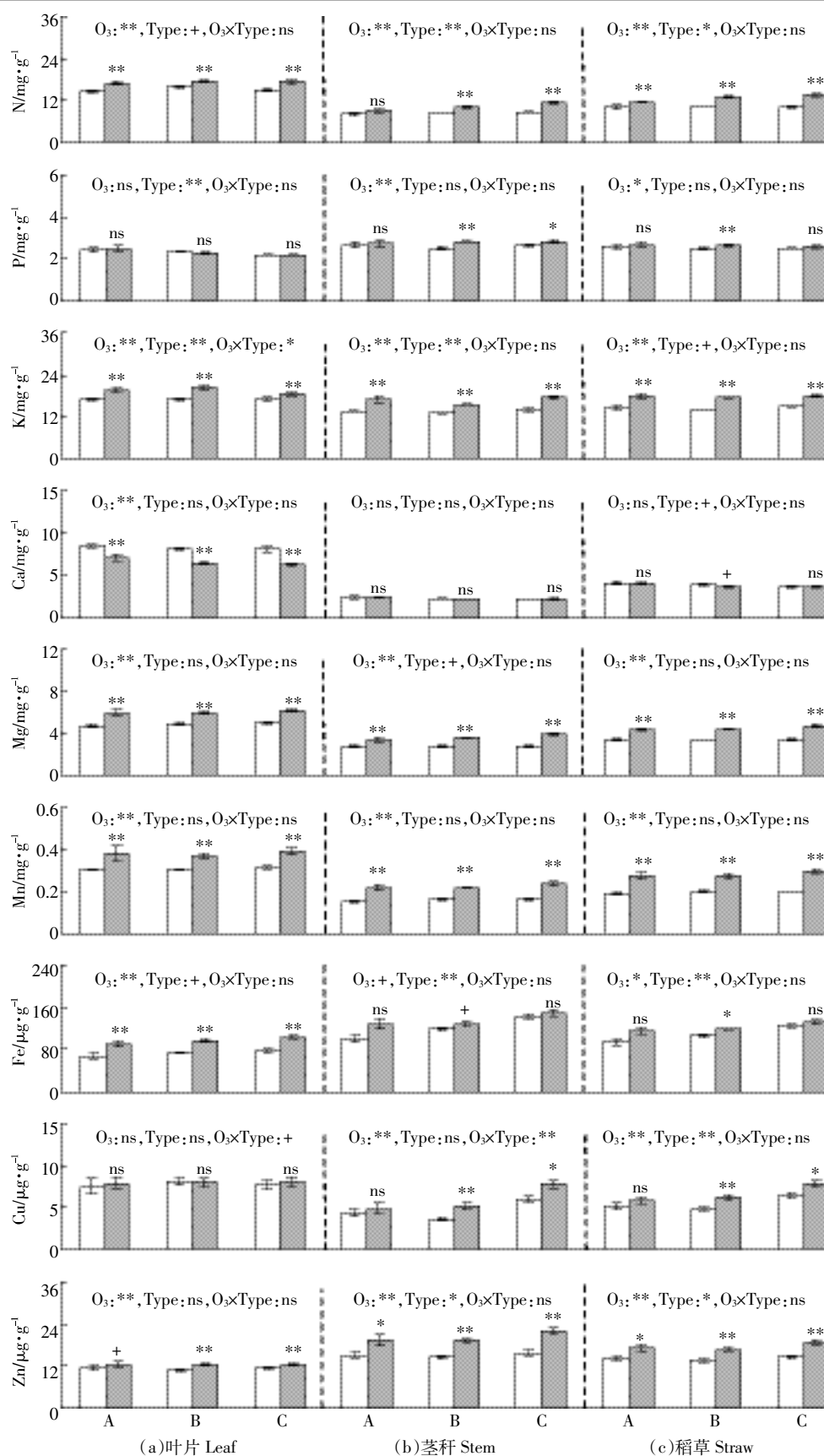
图3 臭氧胁迫对不同水稻叶片、茎秆和稻草元素浓度的影响(□ C-O₃ ■ E-O₃)

Figure 3 Effects of ozone stress on elements concentrations of leaf, stem and straw of different types of rice

表 2 不同类型水稻叶片、茎秆和稻草各元素浓度、吸收量及其分配对臭氧胁迫的响应(%)

Table 2 Responses of elements concentration, uptake and allocation in different types of rice to ozone stress(%)

元素 Element	类型 Type	浓度 Concentration			吸收量 Accumulation			分配 Allocation
		叶片 Leaf	茎鞘 Stem	稻草 Straw	叶片 Leaf	茎鞘 Stem	稻草 Straw	叶片/茎鞘 Ratio of leaf to stem
N	A	+14.7a	+11.8b	+19.2b	+30.0a	-12.3a	+4.0a	+54.0a
	B	+11.0a	+18.4ab	+21.0ab	-1.0b	-30.3b	-18.6b	+45.0a
	C	+15.3a	+29.6a	+31.5a	-12.8b	-44.7c	-33.3c	+59.8a
P	A	+4.5a	+4.3a	+3.4a	+17.3a	-21.0a	-11.8a	+52.9b
	B	-2.6a	+14.0a	+7.4a	-13.9b	-33.1a	-28.2b	+28.8b
	C	-2.8a	+8.9a	+2.9a	-26.4c	-53.5b	-47.8c	+58.4a
K	A	+15.1a	+22.4a	+22.0a	+31.0a	-7.5a	+3.9a	+45.2a
	B	+18.5a	+20.6a	+23.0a	+4.8b	-28.6b	-17.6b	+49.1a
	C	+8.9a	+22.5a	+20.0a	-18.0c	-47.7c	-39.4c	+60.9a
Ca	A	-15.8a	-5.6a	-2.0a	-7.9a	-30.5a	-18.2a	+30.6a
	B	-21.1a	-3.3a	-4.3a	-29.2b	-44.4b	-35.8b	+25.9a
	C	-22.2a	-0.8a	+0.9a	-41.3b	-57.8b	-48.7c	+38.0a
Mg	A	+26.2a	+22.0a	+29.3b	+39.9a	-8.7a	+9.2a	+55.6a
	B	+21.2a	+26.0a	+30.2ab	+8.0b	-26.4a	-12.9b	+47.4a
	C	+21.8a	+38.6a	+40.5a	-7.9c	-41.2c	-29.1c	+57.7a
Mn	A	+27.1a	+40.2a	+42.3a	+45.1a	+1.9a	+19.0a	+44.3a
	B	+23.3a	+35.5a	+37.1a	+9.6b	-19.0b	-7.4b	+36.6a
	C	+22.8a	+44.5a	+45.5a	-6.6b	-39.3c	-26.9c	+57.1a
Fe	A	+31.8a	+27.3a	+25.4a	+48.2a	-2.8a	+6.8a	+70.5b
	B	+31.2a	+8.6ab	+10.3ab	+18.2b	-33.2b	-23.5b	+77.7b
	C	+36.2a	+4.5b	+4.4b	+1.7b	-55.1c	-46.6c	+127.8a
Cu	A	+5.3a	+10.2a	+10.9a	+18.4a	-19.5	-5.6a	+57.6a
	B	+0.1a	+42.6a	+28.2a	-12.2b	-19.5	-16.3a	+7.2a
	C	+6.6a	+26.3a	+21.0a	-20.1b	-45.6	-38.3b	+47.5a
Zn	A	+11.8a	+29.5a	+21.6a	+29.2a	-8.3a	-0.7a	+40.8a
	B	+15.4a	+30.3a	+23.2a	+1.8b	-20.5a	-15.7a	+30.7a
	C	+12.3a	+42.2a	+28.9a	-14.5b	-40.3b	-35.4b	+40.5a

注:字母相同者表示差异不显著,字母不同者表示差异达显著水平。

13%、20%和 25%,均达显著或极显著水平,但对Ca 浓度无显著影响。与此不同,臭氧处理与水稻类型间的互作均未达显著水平。表 2 表明,稻草 N、Mg、Fe 浓度对臭氧的响应 A 类与 C 类间存在显著差异,但其他元素不同水稻类型间均无差异。

2.4 臭氧胁迫对不同类型水稻元素吸收量的影响

臭氧胁迫使叶片 Ca 吸收量减少(26%),使 Mg、Fe、Mn 吸收量增加(增幅为 13%~23%),但对其他元素吸收量均无显著影响(图 4a)。除 Fe 和 Cu 外,臭氧处理与水稻类型的互作对其他元素吸收量的影响均达显著或极显著水平(图 4a)。多重比较表明,叶片 P、K、Mg 吸收量对臭氧胁迫的响应三种水稻类型间差异均达显著差异,其他元素吸收量对臭氧的响应 A 与 B 和 A 与 C 类水稻间均存在显著差异,但 B、C 两

类水稻间没有差异(表 2)。

臭氧胁迫使茎鞘所有元素的吸收量均大幅下降。N、P、K、Ca、Mg、Mn、Fe、Cu 和 Zn 吸收量分别减少 29%、36%、28%、44%、25%、19%、30%、28%和 23%(图 4b)。臭氧和水稻类型的互作均达显著或极显著水平(除 Ca 外),表现在臭氧胁迫下茎鞘各元素吸收量的降幅总体上为 C 类>B 类>A 类水稻。多重比较表明,茎鞘 N、K、Mg、Mn、Fe 吸收量对臭氧胁迫的响应在不同类型间差异均达显著或极显著水平,P 和 Zn 吸收量 A、B 两类水稻间没有差异,但这两类与 C 类水稻均有显著差异(表 2)。

对稻草而言,臭氧胁迫使 N、P、K、Ca、Mg、Fe、Cu 和 Zn 吸收量平均分别减少 16%、29%、18%、34%、11%、21%、20%和 17%,但对 Mn 吸收量无显著影响(图 4c)。

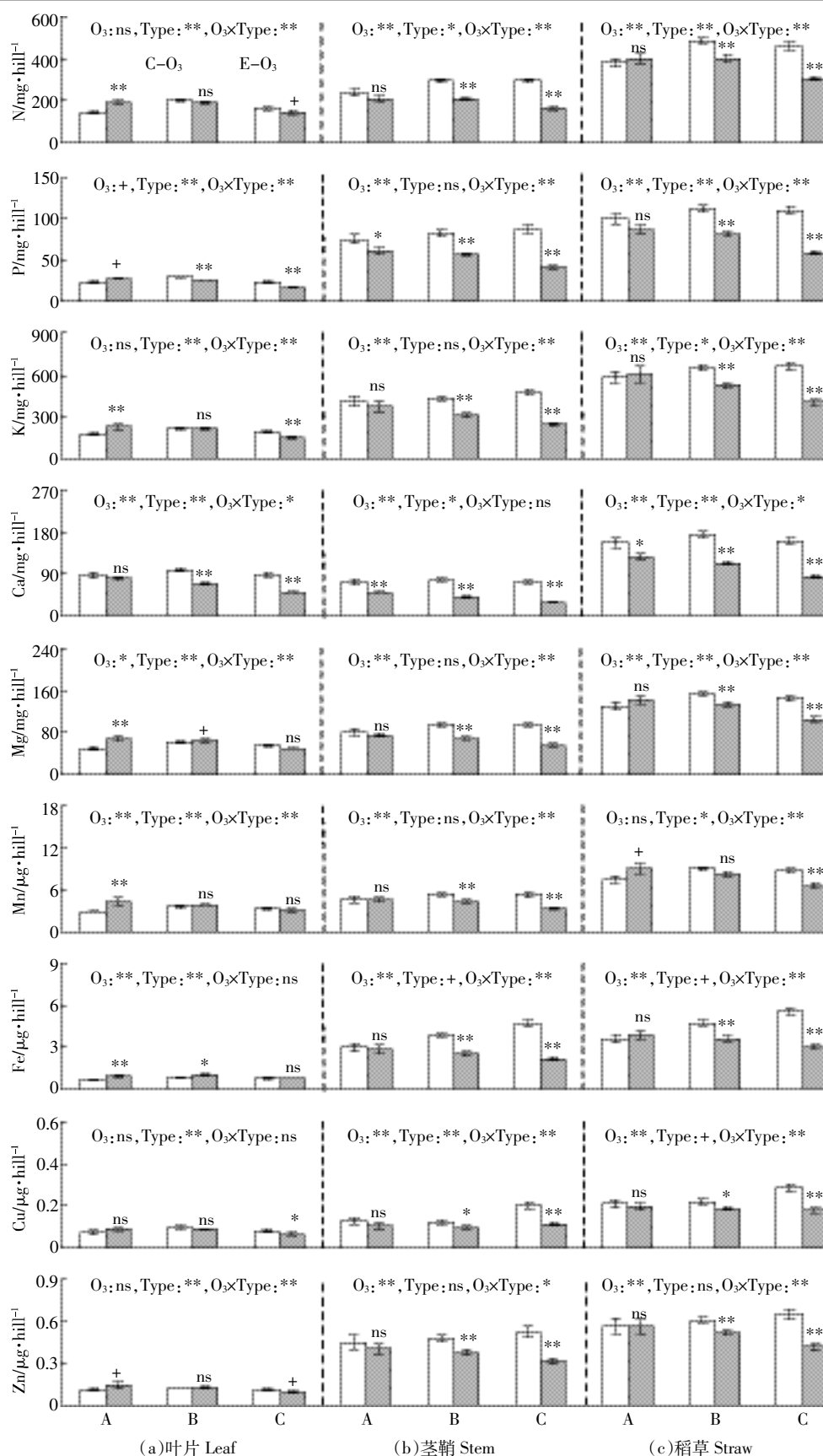


图4 臭氧胁迫对不同敏感水稻叶片、茎鞘和稻草元素吸收量的影响(□ C-O₃ ■ E-O₃)

Figure 4 Effects of ozone stress on elements uptake of leaf, stem and straw of different sensitivities of rice

从不同类型看,臭氧胁迫对A类水稻稻草各元素吸收量均无显著影响(Ca除外),但使B和C两类水稻各元素吸收量均大幅下降,且C类水稻降幅更为明显,表现在臭氧与水稻类型间的互作均达显著或极显著水平(图4c)。多重比较表明,不同类型水稻间稻草各元素吸收量对臭氧的响应多存在显著差异(表2)。

2.5 臭氧胁迫对不同类型水稻元素分配的影响

与对照相比,臭氧胁迫使稻叶中N、P、K、Ca、Mg、Mn、Fe、Cu和Zn元素累积量与茎鞘中的比值平均分别增加53%、47%、52%、32%、54%、46%、92%、37%和37%,除Cu外均达极显著水平。方差分析表明,叶片与茎秆中元素吸收量的比例在不同水稻类型间多存在显著或极显著的差异,但臭氧和水稻类型间均无交互作用(图5)。多重比较表明,除P、Fe外,不同类型水稻间叶片与茎秆元素累积量的比例对臭氧胁迫的响应均无显著差异(表2)。

3 讨论

试验平台是在借鉴传统气候室优点的基础上研制的一种新型自然光气体熏蒸平台^[20]。平台自然采光并用群体土培方式培育试验材料,同时对室外温度进行动态模拟,使控制区域内的微环境更接近自然条件。气室运行数据表明,尽管光照强度由于平台框架结构的影响控制精度稍低,但其他因子如臭氧和温度

的控制与目标值接近,满足了试验的要求(图1)。

水稻地上部生物量的积累是形成籽粒产量的物质基础,是衡量作物逆境条件下生长状况的重要指标。臭氧胁迫使水稻光合作用和生长发育受到抑制,造成最终生物量下降^[11,22-23]。Ainsworth^[24]对气室研究中68个观察值的整合分析表明,与过滤空气相比,84 nL·L⁻¹臭氧浓度使水稻地上部生物量平均下降16%,变幅为8%~24%。本试验依据收获期地上部生物量对臭氧胁迫的响应大小,通过聚类分析将23个供试水稻品种或株系分为A、B、C3种敏感类型。同类水稻所有供试材料平均,臭氧胁迫使A、B和C类水稻地上部最终生物量分别下降19%、39%和52%,类型间差异均达极显著水平(图2和表2)。与整合分析结果相比,尽管A类水稻生物量的响应相近,但B、C两类水稻的降幅分别增大了2倍和3倍。这除了与本试验设置的臭氧处理浓度略高(100 nL·L⁻¹)有关外,可能亦与水稻生长季遭遇极端高温有关。该生长季臭氧熏蒸期间平均温度超过35℃的多达29d,日最高气温超过38℃的多达12d,且多集中在7月下旬至8月中旬期间(图1B),对水稻开花和灌浆过程均造成明显的负面影响。当然,臭氧胁迫与气温之间是否存在互作还需进一步研究。

臭氧胁迫使水稻生物量降低,但使植株元素浓度多呈增加趋势^[25-26]。本研究发现除Ca元素外,臭氧胁迫

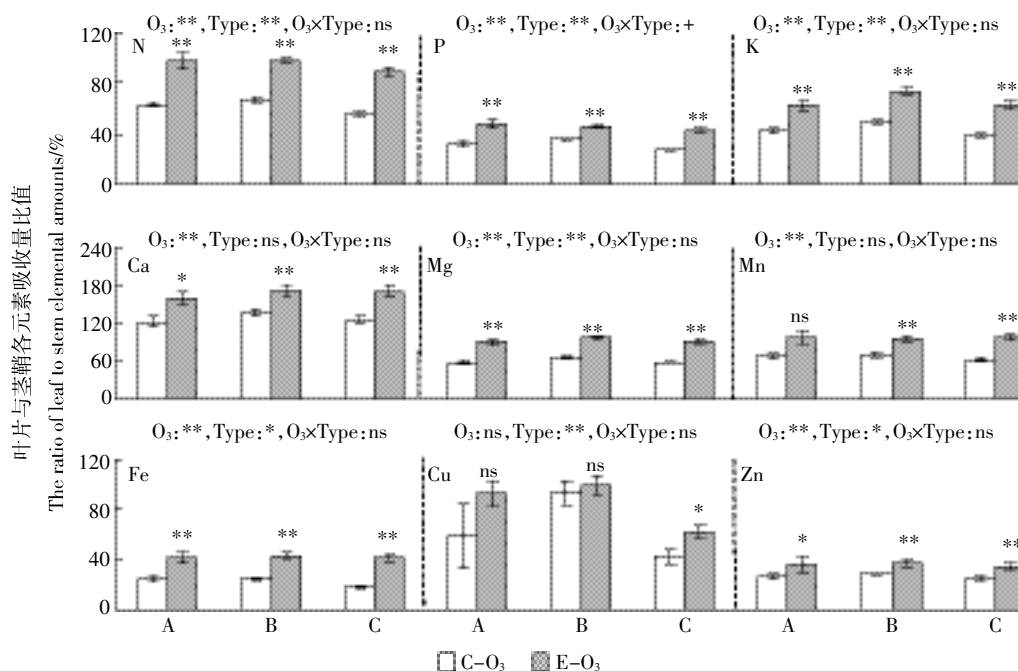


图5 臭氧胁迫对水稻叶片与茎鞘各元素吸收量比值的影响

Figure 5 Effects of ozone stress on ratio of elements uptake in rice leaf to stem

迫使水稻叶片、茎鞘和稻草中其他元素(N、P、K、Mg、Mn、Fe、Cu 和 Zn)浓度均呈增加趋势,增幅分别为 4%~33%、13%~40%和 13%~42%,多达显著水平(图 3)。这些元素直接参与叶片光合作用、碳水化合物代谢、淀粉、蛋白质合成等一系列生理过程,因此臭氧胁迫导致的元素浓度增加可能是水稻自身对逆境的一种适应。植物的蒸腾作用是吸收钙元素的主要动力,臭氧胁迫使叶片气孔导度下降,植株蒸腾减弱,可直接导致钙的吸收下降,因此水稻叶片和茎秆钙的浓度下降或不变,不同于其他元素浓度增加的趋势。研究还发现,无论是叶片、茎鞘和稻草,尽管臭氧胁迫使测定元素的浓度多呈增加趋势,但不同敏感类型水稻间多无显著差异,方差分析(图 3a~图 3c)和多重比较结果(表 2)均说明了这一点。相关分析表明,臭氧胁迫下地上部生物量的响应与稻草及其组分中测定元素浓度(除 N 外)的响应均未达显著相关水平(表 3),进一步说明臭氧胁迫下水稻元素浓度的增幅与其对臭氧的敏感性无明显关联。这一结果说明,臭氧胁迫导致的元素浓度增加,除了与“浓缩”效应有关外^[27],可能还与其他因子的变化相关联。已有文献表明,与其他作物相似^[28],臭氧胁迫对水稻地下部生长的影响通常要大于地上部,导致根冠比减少^[11,23]。这种资源分配策略有助于减弱逆境对地上部叶片光合作用的影响,但同时亦影响水稻对土壤矿质元素的吸收。臭氧胁迫下敏感品种根系受到的伤害可能大于钝感品种,导致对矿质元素吸收的抑制作用增大。除此之外,臭氧胁迫导致气孔关闭引起的蒸腾下降,敏感水稻可能明显大于钝感水稻^[29],亦会影响植株对元素的吸收和转运。以上两个因素对水稻元素浓度影响的方向与“浓

缩”效应刚好相反,可能是本试验不同敏感类型间水稻茎叶元素浓度对臭氧响应没有差异的重要原因。

近地层臭氧浓度升高对植物尤其对水稻植株的营养元素吸收量的影响目前鲜有报道。小麦研究结果表明,地表臭氧浓度增加 50%使小麦秸秆中 P、K 元素吸收量呈降低趋势,但降幅因品种而异^[30-31]。本研究表明,臭氧胁迫下稻叶元素吸收量的响应呈现 3 种情形(增加、减少或没有变化),但多数情况下变幅较小;与此不同,臭氧胁迫导致供试材料茎鞘和稻草各元素的吸收量均大幅下降,降幅分别为 19%~44%和 5%~34%,多达 0.05 以上显著水平(图 4)。稻草作为饲料主要来源,臭氧胁迫下水稻茎叶中元素累积量的不均衡下降,可能会给用稻草作为部分饲料来源地区的动物健康带来隐患。从稻草组分看,对照茎鞘、叶片元素浓度的响应可以推知,臭氧胁迫下叶片元素吸收量的降幅小于茎鞘主要与生物量的响应有关:所有供试材料平均,茎鞘生物量的降幅(-41%, $P<0.01$)平均是叶片生物量降幅(-8%, $P=0.09$)的 5 倍。从不同类型水稻看,臭氧胁迫对 C 类水稻营养器官元素吸收的负面影响最大,A 类水稻最小(甚至增加),而 B 类水稻多介于两者之间,叶片、茎鞘和稻草趋势一致(图 4a~图 4c)。相关分析亦表明,臭氧胁迫下稻草及其组分所有测定元素(除 Cu 外)吸收量的响应与地上部生物量的响应均达极显著正相关(表 3)。以上结果说明,臭氧胁迫对水稻营养器官中元素吸收量的影响可在较大程度上反映水稻生长对臭氧胁迫的敏感性。

臭氧胁迫对水稻元素吸收在不同器官中的分配报道甚少。本研究表明,与对照相比,臭氧胁迫对水稻叶片和茎鞘中所有元素吸收量的比值均大幅增加,除

表 3 水稻不同部位各元素浓度、吸收量及其分配对臭氧胁迫响应与生物量响应的关系

Table 3 Relationships between ozone-induced changes in above-ground biomass and elements concentration, uptake and allocation in different parts of rice plants

元素 Element	浓度 Concentrations			吸收量 Accumulation			分配 Allocation
	叶片 Leaf	茎鞘 Stem	稻草 Straw	叶片 Leaf	茎鞘 Stem	稻草 Straw	叶片/茎鞘 Ratio of leaf to stem
N	-0.206	-0.521*	-0.567**	0.824**	0.843**	0.907**	-0.228
P	0.225	-0.147	-0.041	0.863**	0.772**	0.843**	-0.280
K	0.192	-0.212	-0.126	0.857**	0.785**	0.846**	-0.215
Ca	-0.024	-0.035	-0.225	0.739**	0.786**	0.864**	-0.385
Mg	0.033	-0.377	-0.462	0.879**	0.823**	0.901**	-0.262
Mn	0.123	-0.283	-0.257	0.782**	0.746**	0.880**	-0.111
Fe	-0.125	0.286	0.341	0.738**	0.786**	0.848**	-0.530**
Cu	-0.152	-0.108	-0.170	0.626**	0.342	0.689**	-0.154
Zn	0.005	-0.331	-0.277	0.726**	0.637**	0.705**	0.090

Cu 元素外均达极显著水平。这种响应模式与臭氧胁迫下水稻物质分配的变化一致。本试验数据表明,臭氧胁迫使干物质在叶片中的分配比例平均增加51% ($P<0.01$),而使茎鞘中的分配比例平均减少8% ($P<0.01$),说明臭氧胁迫下水稻有更多的光合产物被分配至叶片中,而茎鞘表现出相反趋势。这种物质分配的变化在水稻^[11,22-23,32]和其他作物^[33]中均有报道。叶片是臭氧胁迫的最初感应器官,当受到臭氧伤害时,植物体本身存在一个自我修复机制,即利用更多的能量和物质来修补叶片的损伤以维持植物必须的光合作用,从而减少了茎秆中光合产物和矿质元素的累积。本研究还发现,方差分析(图3)、多重比较(表2)和相关分析(表3)均表明,臭氧胁迫对元素在茎、叶中的分配比例不同敏感类型水稻间没有差异,说明根据这一参数的变化难以判定水稻对臭氧胁迫的敏感性。

4 结论

多数情形下,臭氧胁迫使水稻营养器官中各元素浓度明显增加,但吸收量则呈明显的下降趋势。高臭氧浓度环境下元素在稻叶中的分配比例增加,而在茎鞘中分配比例减少。臭氧胁迫下敏感水稻元素吸收的受抑程度明显大于钝感水稻。需要指出的是,由于本试验水稻生长季遭遇高温热害,部分水稻结实能力明显受到影响,个别材料没有结实,故本试验没有测定稻穗部位(籽粒),本试验观察的现象及其内在生理机制还需进一步的研究,特别是在完全开放的大田条件下。

参考文献:

- [1] 刘峰,朱永官,王效科.我国地面臭氧污染及其生态环境效应[J].生态环境,2008,17(4):1674-1679.
LIU Feng, ZHU Yong-guan, WANG Xiao-ke. Surface ozone pollution and its eco-environmental impacts in China[J]. *Ecology and Environment*, 2008, 17(4): 1674-1679.
- [2] Wang L L, He X Y, Chen W. Effects of elevated ozone on photosynthetic CO_2 exchange and chlorophyll a fluorescence in leaves of *Quercus mongolica* grown in urban area[J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2009, 82(4): 478-481.
- [3] Yasutomo H, Makoto W, Naoki I, et al. Growth and leaf gas exchange in three birch species exposed to elevated ozone and CO_2 in summer[J]. *Water, Air and Soil Pollution*, 2012, 223(8): 5017-5025.
- [4] Alley R, Berntsen T, Bindoff N L, et al. Climate change 2007: The physical science basis[R]. Cambridge UnivPr: 2007.
- [5] Sith S, Cox P M, Collins W J. Indirect radiative forcing of climate change through ozone effects on the land-carbon sink[J]. *Nature*, 2007, 448(7155): 791-794.
- [6] Zeng G, Pyle J A. Influence of ElNiño Southern Oscillation on stratosphere/troposphere exchange and the global tropospheric ozone budget[J]. *Geophysical Research Letters*, 2005, 32, doi:10.1029/2004GL021353.
- [7] 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 the Yangtze River Delta[J]. *Journal of Environmental Science*, 2003, 15(3): 360-362.
- [8] Wang X K, Manning W J, Feng Z W, et al. Ground-level ozone in China: Distribution and effects on crop yields[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147(2): 394-400.
- [9] Shao M, Tang X, Zhang Y, et al. City clusters in China: Air and surface water pollution[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2006, 4(7): 353-361.
- [10] 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.
- [11] 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-yue, 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.
- [12] Wang Y X, Yang L X, Han Y, 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.
- [13] Michael F, Kohno Y, Wissuwa M, et al. Negative effects of tropospheric ozone on the feed value of rice straw are mitigated by an ozone tolerance QTL[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(7): 2319-2329.
- [14] Michael F, Harinder P S, Makkar B, et al. Ozone exposure during growth affects the feeding value of rice shoots[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2010, 155(1): 74-79.
- [15] Tanaka K, Ogawa M, Kasai Z. The rice scutellum: II. A comparison of scutellar and aleurone by electron energy dispersive X-ray analysis[J]. *Cereal Chem*, 1997, 54: 684-689.
- [16] Kasurinen A, Gonzales P K, Riikonen J, et al. Soil CO_2 efflux of two silver birch clones exposed to elevated CO_2 and O_3 levels during three growing seasons[J]. *Global Change Biology*, 2004, 10: 1654-1665.
- [17] Rai R, Agrawal M, Agrawal S. Threat to food security under current levels of ground level ozone: A case study for Indian cultivars of rice[J]. *Atmos Environ*, 2010, 44(34): 4272-4282.
- [18] Michael F, Yoshihisa K, Stefan T, et al. The response of rice grain quality to ozone exposure during growth depends on ozone level and genotype[J]. *Environmental Pollution*, 2012, 163: 199-206.
- [19] Sarkar A, Agrawal S. Evaluating the response of two high yielding Indian rice cultivars against ambient and elevated levels of ozone by using open top chambers[J]. *Environ Manag*, 2012, 95(Suppl): 19-24.
- [20] 赵铁鹏,邵在胜,宋琪玲,等.一种新型自然光气体熏蒸平台:系统结构与控制精度[J].农业环境科学学报,2012,31(11):2082-2093.
ZHAO Yi-peng, SHAO Zai-sheng, SONG Qi-ling, et al. System structure and control accuracy of a solar-illuminated gas fumigation platform[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(11): 2082-2093.

- [21] 顾世梁, 莫惠栋. 动态聚类的一种新方法——最小组里平方和法[J]. 江苏农学院学报, 1989, 10(4):1-8.
GU Shi-liang, MO Hui-dong. A new dynamic clustering method: MinSSw mehtod[J]. *Journal of Jiangsu Agriculture College*, 1989, 10(4):1-8.
- [22] 彭 斌, 赖上坤, 李潘林, 等. 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[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(2):217-223.
PENG Bin, LAI Shang-kun, LI Pan-lin, et al. Effects of free air ozone enrichment on growth and yield of super rice Ⅱ-you 084[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2014, 33(2):217-223.
- [23] 赵轶鹏, 邵在胜, 宋琪玲, 等. 大气CO₂和O₃浓度升高对汕优63生长动态、物质生产和氮素吸收的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(24):8128-8138.
ZHAO Yi-peng, SHAO Zai-sheng, SONG Qi-ling, et al. Impact of elevated atmospheric carbon dioxide and ozone concentration on growth dynamic, dry matter production and nitrogen uptake of hybrid rice Shanyou 63[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(24):8128-8138.
- [24] 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(7):1642-1650.
- [25] Wang Y X, Song Q L, Michael F, et al. Effects of elevated ozone, carbon dioxide, and the combination of both on the grain quality of Chinese hybrid rice[J]. *Environmental Pollution*, 2014, 189:9-17.
- [26] 郑飞翔, 王效科, 侯培强, 等. 臭氧胁迫对水稻生长以及C、N、S元素分配的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(6):1479-1486.
ZHENG Fei-xiang, WANG Xiao-ke, HOU Pei-qiang, et al. Influences of elevated ozone on growth and C, N, S allocations of rice[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(6):1479-1486.
- [27] Wang Y X, Michael F. Stressed food—The impact of abiotic environmental stresses on crop quality[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2011, 141(3/4):271-286.
- [28] Thomas V F D, Braun S, Flückiger W. Effects of simultaneous ozone exposure and nitrogen loads on carbohydrate concentrations, biomass and growth of young spruce trees (*Picea abies*) [J]. *Environmental Pollution*, 2005, 137(3):507-516.
- [29] 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 and Environment*, 2009, 132(3/4):203-211.
- [30] 寇太记, 刘德鸿, 徐晓峰, 等. 近地层臭氧污染对不同品种小麦钾素吸收与分配的影响[J]. 土壤学报, 2014, 51(3):531-537.
KOU Tai-ji, LIU De-hong, XU Xiao-feng, et al. Effects of tropospheric ozone pollution on absorption and distribution of potassium in wheat relative to variety[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2014, 51(3):531-537.
- [31] 刘德鸿, 寇太记, 徐晓峰, 等. 臭氧污染对不同品种小麦磷素吸收与分配的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(6):1319-1325.
LIU De-hong, KOU Tai-ji, XU Xiao-feng, et al. Effects of pollution on phosphorus absorption and distribution in different varieties of wheat [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2012, 18(6):1319-1325.
- [32] Chen Z, Wang X K, Feng Z Z, 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(3):320-325.
- [33] Cooley D R, Manning W J. The impact of ozone on assimilate partitioning in plants: A review[J]. *Environmental Pollution*, 1987, 47(2):95-113.