

DOI: 10.5846/stxb201408051557

赵轶鹏, 邵在胜, 王云霞, 宋琪玲, 王余龙, 杨连新. 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. 生态学报, 2015, 35 (24): - .

Zhao Y P, Shao Z S, Wang Y X, Song Q L, Wang Y L, Yang L X. Impact of elevated atmospheric carbon dioxide and ozone concentration on growth dynamic, dry matter production, and nitrogen uptake of hybrid rice Shanyou 63. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(24): - .

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

赵轶鹏^{1,2}, 邵在胜¹, 王云霞^{1,3}, 宋琪玲¹, 王余龙¹, 杨连新^{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, 扬州 225009

2 江苏徐淮地区徐州农业科学研究所, 徐州 221121

3 扬州大学 环境科学与工程学院, 扬州 225009

摘要: 大气二氧化碳 (CO₂) 和近地层臭氧 (O₃) 浓度升高将极大地改变作物的生长环境, 进而影响作物包括主要粮食作物的生产力。本文利用自然光气体熏蒸平台, 设置室外对照 (Ambient)、室内对照 (CK, 实时模拟室外环境)、高浓度 CO₂ (Ambient CO₂ + 200 μmol/mol)、高浓度 O₃ (Ambient O₃ 的 1.6 倍)、高浓度 CO₂ + O₃ 5 个处理, 研究大气组分变化对敏感水稻汕优 63 生长动态、物质生产及氮素吸收的影响。结果表明, 室外对照和室内对照水稻的多数测定指标无显著差异。与 CK 相比, O₃ 处理使水稻生育中后期株高和分蘖数明显下降, 且随时间推移降幅逐渐增加, 最大降幅分别达 21% 和 15%, 但 CO₂ 处理使水稻生育中后期株高和分蘖数明显增加, 最大增幅分别为 5% 和 18%, CO₂ + O₃ 处理使水稻株高最大下降为 7%, 但对各期分蘖数没有影响。与 CK 相比, O₃ 处理使水稻成熟期叶片、茎鞘、稻穗和根系生物量大幅下降, 使全株总生物量平均下降 51%, CO₂ 处理对绿叶和黄叶生物量无显著影响, 但使茎鞘、稻穗和根系生物量明显增加, 使全株总生物量平均增加 37%, CO₂ + O₃ 处理对各器官和全株生物量均无显著影响。臭氧处理使生物量在叶片中的分配比例显著增加, 而 CO₂ 处理则表现相反, CO₂ + O₃ 处理对水稻物质分配的影响小于单独的 O₃ 处理。与 CK 相比, O₃ 处理使水稻抽穗期植株含氮率平均增加 29%, 吸氮量下降 31%, 而 CO₂ 处理或 CO₂ + O₃ 处理对地上部植株含氮率和吸氮量的影响均未达显著水平。本试验结论, 近地层臭氧浓度升高使水稻变矮、分蘖减少、生长受抑, 但同步增加的二氧化碳浓度可明显减缓甚至抵消臭氧胁迫对汕优 63 生长发育的负效应。

关键词: 汕优 63; 人工气候室; 二氧化碳; 臭氧; 生长发育

Impact of elevated atmospheric carbon dioxide and ozone concentration on growth dynamic, dry matter production, and nitrogen uptake of hybrid rice Shanyou 63

ZHAO Yipeng^{1,2}, SHAO Zaisheng¹, WANG Yunxia^{1,3}, Song Qiling¹, WANG Yulong¹, YANG Lianxin^{1,*}

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 Xuzhou Institute of Agricultural Sciences of the Xuhuai District of Jiangsu Province, Xuzhou 221121, China

3 College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

Abstract: Changes in atmospheric composition will greatly alter future rice production. In this study, a new closed-top chamber was used to investigate the effects of elevated CO₂ and O₃ on growth, dry matter production, and nitrogen (N)

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31371563, 31171460, 31071359); 江苏省高校自然科学重大基础研究项 (11KJA210003); 江苏高校优秀科技创新团队和江苏省高校优势学科建设工程项目资助

收稿日期: 2014-08-05; 网络出版日期: 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lxyang@yzu.edu.cn

uptake. A three-line indica hybrid rice cultivar, Shanyou 63, was grown under five gas treatments: ambient, CK (realtime simulation of ambient conditions), elevated $[O_3]$ (60% higher than the ambient O_3 concentration), elevated $[CO_2]$ (200 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ above ambient CO_2 concentration), and combined elevation of $[CO_2+O_3]$. For most of the measured parameters, there was no statistically significant difference between ambient and CK plants. Relative to the CK, elevated $[O_3]$ was significantly related to decreased plant height and tiller number within the middle and late growth stages, with the largest decreases (21% for plant height and 15% for tiller number) detected at the final measurements. Elevated $[CO_2]$ showed opposite trends, with the largest ozone-induced increases of 5% and 18% for plant height and tiller number, respectively. Elevated $[CO_2+O_3]$ decreased plant height (largest reduction: 7%), but did not alter tiller number. Compared with the CK, elevated $[O_3]$ greatly decreased the biomass of leaves, stems, panicles, and roots at grain maturity, with 51% reduction recorded for total biomass. Elevated $[CO_2]$ did not change the biomass of green and senescent leaves, but increased the biomass of stems, panicles, roots, and thus total biomass (37%). There was no significant effect of elevated $[CO_2+O_3]$ on total biomass and its components. Dry matter distribution in leaves significantly increased with elevated $[O_3]$, while opposite trends were observed with elevated $[CO_2]$. The magnitude of the combined $[CO_2+O_3]$ effect on dry matter distribution was smaller than that of the solo $[O_3]$ treatment. Elevated $[O_3]$ increased shoot N concentration by 29%, and it decreased shoot N uptake by 31% at heading stage. Elevated $[CO_2]$ and $[CO_2+O_3]$ had no significant effect on aboveground N concentration and uptake. The above results suggested that the projected increase of surface ozone concentration will inhibit plant elongation, tiller production, and growth of hybrid Shanyou 63. The concurrent increases in $[CO_2+O_3]$ either ameliorated or negated the detrimental effects of O_3 stress on growth and development.

Key Words: Shanyou 63; Closed-top chamber; Carbon dioxide; Ozone; Growth and development

工业革命的出现和人口的快速增长导致大气组分发生显著改变,其中一个显著变化就是大气 CO_2 浓度的迅速上升:已从 1800 年的 280 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 到目前的 396 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ^[1],预测 2050 年至少达到 550 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ^[2]。伴随 CO_2 浓度上升,在对流层大气中的空气污染物臭氧(O_3)浓度亦在迅速上升^[3-4]。在许多亚洲国家,近年来经济的快速发展伴随空气污染物 NO_x , CO 和挥发性有机化合物的排放,这些气体在高温和高辐照条件下转化为 O_3 ^[5],导致许多亚洲国家包括中国地表 O_3 浓度迅速上升^[3-4]。据预测,在未来 40 年里,东亚和南亚地区地表平均 O_3 浓度将比现在高 25 nmol/mol ^[5]。大气中的 CO_2 是绿色植物进行光合作用的底物,而 O_3 是一种强氧化剂,两者通过气孔进入植物后引发一系列生理代谢过程的变化,对作物生产力进而对未来世界的粮食安全产生影响。前人已对主要粮食作物水稻^[6-10]、小麦^[11-13]、大豆^[9,13,14]以及玉米和高粱^[15]等对 CO_2 或 O_3 的响应进行过详细的综述。

水稻是人类最重要的粮食来源之一,世界上超过半数的人口以此为主食,任何大气组分变化对水稻的效应都将产生重大的经济和社会影响^[6]。大气 CO_2 ^[6,7,9] 或 O_3 浓度^[8] 增加对水稻生长发育的影响已有不少报道,但对 CO_2 与 O_3 互作效应的认知非常有限^[16]。本课题组前期研究表明,大气 CO_2 和 O_3 浓度同时升高可缓解 O_3 胁迫对水稻光合作用的负效应^[16],但这种互作是否亦对水稻生长、物质生产和氮素吸收产生影响尚不清楚。

中国稻田 FACE(Free Air gas Concentration Enrichment,自由空气中微量气体浓度增高)研究表明,杂交稻(如汕优 63、两优培九)对高浓度 CO_2 ^[17-21] 或 O_3 ^[22-24] 的反应较常规稻更为敏感。本研究将以杂交水稻汕优 63 为供试材料,利用熏蒸环境接近于自然条件的人工气候室^[25],模拟 2050 年前后大气 CO_2 和 O_3 浓度,研究了高浓度 CO_2 和 O_3 对杂交水稻生长动态、物质生产和氮素吸收的影响,以期为我国稻作生产应对大气变化策略提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验平台

试验于 2011 和 2012 年在扬州大学农学院(119.42°E, 32.39°N)日光型气体熏蒸平台上进行。试验土壤类型为清泥土,所在地年均降水量 1 000 mm,年均蒸发量在 940 mm,年平均温度 15 °C,年日照时间大于 2 100 h,年平均无霜期 220 d。土壤理化性质为:有机质 32.7 g/kg,全氮 1.8 g/kg,碱解氮 126.1 mg/kg,全磷 0.66 g/kg,速效磷 12.0 mg/kg,速效钾 54.6 mg/kg,电导率 0.17 mS/cm,含水率 2.0%,pH 7.1,土壤中砂粒(0.02—2 mm)占 57.9%,粉砂粒(0.002—0.02 mm)占 28.4%,黏粒(<0.002 mm)占 13.7%。

本研究利用自然光气体熏蒸平台(2010 年建成),其结构、控制及运行状况详见赵轶鹏等^[25]。系统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、湿度、光照、压力及目标气体浓度的变化,利用温度、湿度调控和布气系统实现对外界环境的动态模拟,使气室内的环境因子与室外的差异维持在最小水平,并使气体浓度达预定目标的要求。本试验共设置 5 个处理,具体熏气方案见表 1。其中,气室内 CO₂和 O₃熏蒸的浓度和时间参考中国 CO₂-FACE^[26]和 O₃-FACE^[27]系统(亦位于中国扬州)。O₃是以纯氧为气源,由佳环臭氧发生器(QD-001-3A)产生,通过 Model 49i 臭氧分析仪对室内 O₃浓度进行即时检测;CO₂由瓶装液态 CO₂直接输送至气室内,通过 CO₂分析仪(LI-820)进行实时监测。

2012 年 6 月 18 日将水稻秧苗移栽至气室,返青期内仅对温、湿度进行调控,6 月 29 日返青后开始进行熏气处理,9 月 11 日停止熏气。平台运行期间,因设备故障、雷雨天气以及臭氧仪器仪校准等原因短时间暂停熏 O₃,整个熏气期间,CK、O₃、CO₂和 CO₂+O₃处理分别有 72%、83%、72%和 83%的时间 O₃正常布气。

表 1 2011 和 2012 年水稻生长季熏气处理方案

Table 1 Fumigation treatments for rice growing season in 2011 and 2012

处理 Treatment	说明 Explanation	气体浓度值 Gas concentration	气体释放时间 Gas fumigation period
室内对照 CK	室内对照	大气本底浓度 ¹⁾	9:00 至日落 ²⁾
O ₃	高浓度 O ₃	O ₃ 本底浓度×160%	9:00 至日落
CO ₂	高浓度 CO ₂	CO ₂ 本底浓度+200 μmol/mol	日出至日落
CO ₂ +O ₃	高浓度 CO ₂ 和 O ₃	CO ₂ 本底浓度+200 μmol/mol; O ₃ 本底浓度值×160%	日出至日落(CO ₂), 9:00 至日落(O ₃)

(1)由气象站采集;(2)由气象站光照传感器控制。当光照传感器测得的照度≥0.3 klx 时,定义为日出;照度<0.2 klx 时,定义为日落^[28]。

1.2 材料培育

供试品种为杂交籼稻汕优 63。大田早育秧,5 月 21 日播种,6 月 18 日移栽,行距 25 cm,株距 16.7 cm,1 株/穴。肥料运筹:总施氮量为 15 g/m²,使用尿素,有效成分占 46.7%,其中 6 月 15 日施基肥(占总施氮量的 60%),7 月 30 日施穗肥(占总施氮量的 40%);磷、钾肥施用量均为 7 g/m²,磷肥使用过磷酸钙,有效成分占 27.5%,钾肥使用氯化钾,有效成分占 60%,均做为基肥一次性施用。水分管理为 6 月 20 日—7 月 15 日保持水层(约 4 cm),7 月 16—25 日控水搁田,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

生育期:于移栽后 7 d(返青后),每间隔 7 d 标记叶龄一次,每区定点 10 穴。

株高茎蘖:约每 14 d 普查 1 次(对象为小区内所有正常生长的植株),使用直尺测量株高并记录,精确至 0.1 cm,人工清查茎蘖数。穗前测量地面到叶片自然伸展时的最高处,穗后为地面到穗顶端的高度。

干物质重量:在抽穗期和成熟期,每区调查 27 穴,计算平均茎蘖数,据此每重复取代表性植株 3 穴,以水稻植株为中心,挖取约 25.0×16.7×20.0 cm³的土块,清水冲洗,控制水压,尽量保证根系完整性。清洗后移至实验室后分割为根、茎、叶、穗四部分,105°C 杀青 0.5 h;70°C 恒定烘干 72 h 后,分别称量各器官干重,精确至 0.01 g。物质分配按各器官干重占全株干重比例计。

氮素吸收和利用:抽穗期(第 16 片叶完全伸展后第二周)每区取代表性植株 10 穴,样品经粉碎过筛后进行高温消煮,待消化液完全冷却后,使用全自动凯氏定氮仪(FOSS2300,瑞士),分别测定叶片、茎鞘和稻穗中的氮含量。全株含氮率=各器官含氮率之和/植株地上部干物质重量(未测定地下部分);不同器官含氮量=各器官含氮率×对应器官的干物质重量。

1.4 统计分析方法

本试验于 2011 年和 2012 年实施,两年结果趋势基本一致,本文只报告 2012 年的试验结果。所有数据采用 Excel 软件进行基本数据处理和图表绘制,采用 SPSS 19.0 进行统计分析。各处理的比较采用最小显著差法(LSD),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 熏蒸平台的控制

为了使气室熏蒸系统更真实地模拟未来水稻生长的环境,在借鉴传统气室优点的基础上我们研制新建了自然光气体熏蒸平台,增大了试验空间,并采用自然采光特别是土培方式培育水稻植株,同时实现了对室外 O_3 、 CO_2 、温度和湿度的动态模拟,使控制区域的微环境更接近自然条件。

熏蒸平台的控制可用 TAR (target achievement ratio, 实际测定值/设定目标值) 值来表示。图 1 为气体熏蒸期间 5 个处理的平均 O_3 浓度、 CO_2 浓度、温度、湿度、光照和压力。结果表明,① 整个熏蒸期平均, Ambient (室外对照) 平均 CO_2 浓度为 $389 \mu\text{mol/mol}$, CK (室内对照)、 O_3 、 CO_2 和 CO_2+O_3 处理平均 CO_2 浓度分别为 402 、 421 、 602 和 $596 \mu\text{mol/mol}$, 对应处理的 TAR 值分别为 1.03、1.08、1.03 和 1.02。② 气体熏蒸期间, Ambient 平均 O_3 浓度为 46.5 nmol/mol , CK、 O_3 、 CO_2 和 CO_2+O_3 处理的平均 O_3 浓度分别为 46.8 、 77.4 、 47.4 和 78.6 nmol/mol , 处理 TAR 值均在 0.99—1.01 之间。③ 各处理熏蒸期间的平均温度和大气压接近 (TAR 值多为 1.00), 其中平均温度在 29.4 — 29.5°C 之间, 平均大气压在 99.9 — 100.3 kPa 之间。④ 整个熏气期, Ambient、CK、 O_3 、 CO_2 和 CO_2+O_3 处理的相对湿度分别为 72.4%、71.3%、72.2%、70.5% 和 72.6%, 室内对应处理的 TAR 值分别为 0.98、0.97、0.96 和 0.99。⑤ 相比较,光照强度的控制精度稍低, Ambient、CK、 O_3 、 CO_2 和 CO_2+O_3 处理平均光照强度分别为 21.8、20.6、22.3、22.4 和 20.0 klx , 后四个处理对应 TAR 分别为 1.06、1.04、0.94 和 0.94。

2.2 大气 CO_2 和 O_3 浓度升高对汕优 63 株高动态的影响

高浓度 CO_2 和 O_3 对汕优 63 株高动态的影响(表 2):① 随着生育进程推移,株高逐渐增加,各处理表现一致。② 除移栽后 51 d 外,CK 与 Ambient 处理间均无显著差异。③ 与 CK 比较(下同), O_3 处理对移栽后 10、23 和 37 d 株高没有影响,但使移栽后 51、66 和 82 d 株高分别下降 10.9、22.6 和 24.8 cm, 降幅分别为 10.8%、18.8% 和 20.8%, 均达极显著水平。④ 与 CK 比较, CO_2 处理对移栽后 10、23、37 和 51 d 株高均无显著影响,但使移栽后 66 和 82 d 株高分别增加 4.6、5.4 cm, 增幅分别为 4.6% 和 5.4%, 达极显著和显著水平。⑤ 与 CK 相比, CO_2+O_3 处理对前三个测定时期的株高没有影响,但使移栽后 51、66 和 82 d 株高分别降低 6.0、8.4 和 7.5 cm, 降幅分别为 6.0%、7.0% 和 6.3%, 移栽后 51 d 达显著水平, 移栽后 66 和 82 d 达极显著水平。

方差分析表明, O_3 处理对移栽后 51、66、82 d 株高的影响均达 0.01 显著水平, 对应时期 CO_2 处理及其与 O_3 的互作对株高的影响均达 0.05 或 0.01 显著水平。

2.3 大气 CO_2 和 O_3 浓度升高对汕优 63 分蘖动态的影响

高浓度 CO_2 和 O_3 对汕优 63 分蘖动态的影响(表 3):① 随着生育进程的推移,水稻茎蘖数逐渐增加,至 8 月 7 日达到或接近最大值,之后基本不变。② CK 茎蘖数与 Ambient 无显著差异。③ 与 CK 相比, O_3 处理使移栽后 10、23 d 茎蘖数平均分别增加 15.6% ($P=0.09$) 和 10.8% ($P=0.29$), 使移栽后 37、51、66 和 82 d 茎蘖数平均分别下降 2.7% ($P=0.32$)、7.7% ($P=0.08$)、11.9% ($P=0.02$) 和 14.5% ($P=0.02$)。④ 与 CK 比较, CO_2 处理对前两期茎蘖数没有影响,但使移栽后 37、51、66 和 82 d 茎蘖数平均分别增加 6.3%、11.5%、16.2% 和 17.8%, 均达显著水平。⑤ CO_2 和 O_3 浓度同时升高使各期茎蘖数略增或略减,但均无显著影响。

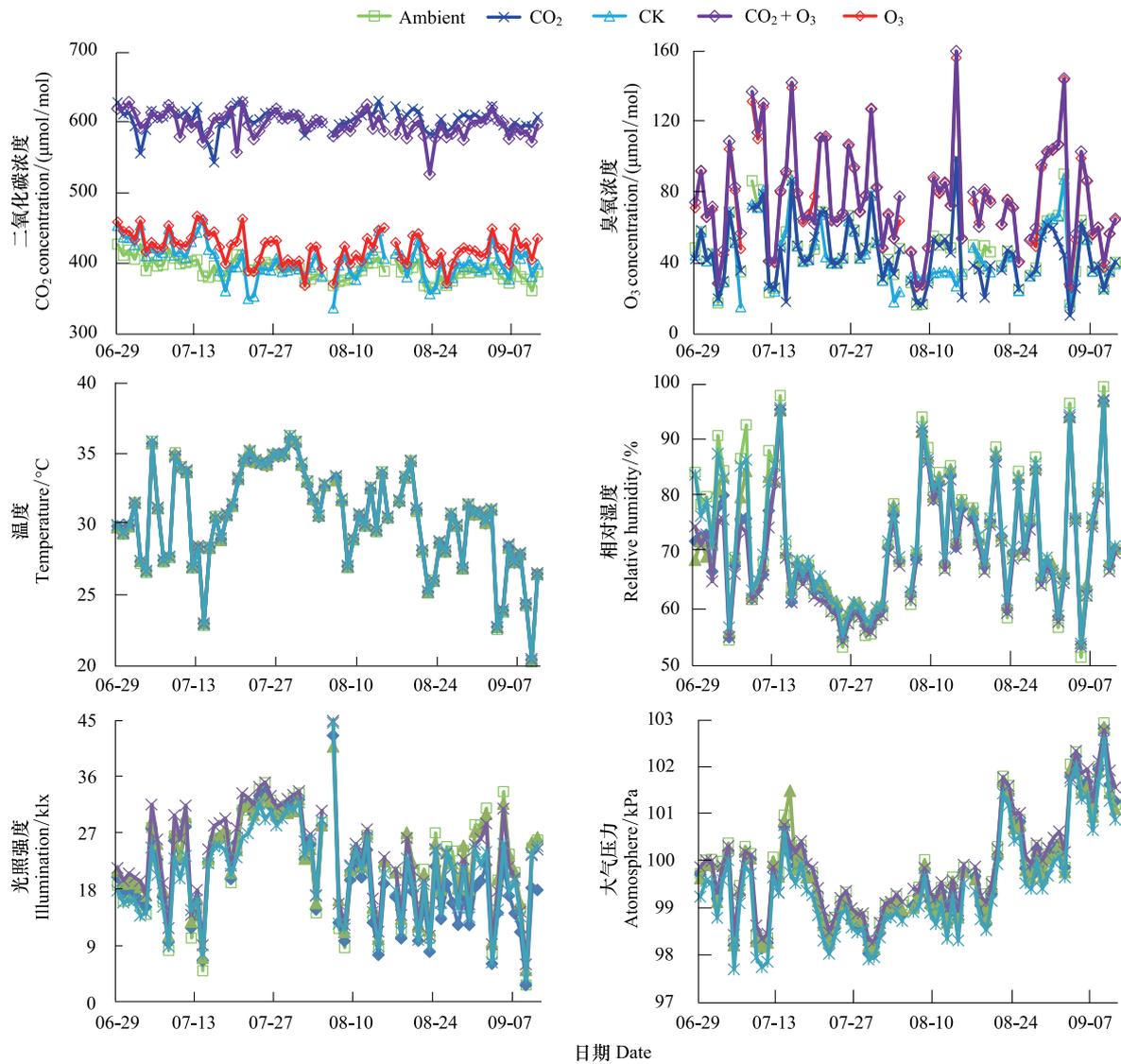


图 1 气体熏蒸期间各处理 CO₂ 浓度 (a)、O₃ 浓度 (b)、温度 (c)、相对湿度 (d)、光照强度 (e) 和大气压力 (f) 的动态变化

Fig. 1 Temporal performance of CO₂ concentration (a), O₃ concentration (b), air temperature (c), relative humidity (d), illumination intensity (e) and atmospheric pressure (f) in sola-illuminated gas fumigation platform

表 2 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对汕优 63 不同生育期株高的影响

Table 2 Effect of elevated CO₂ and O₃ concentration on plant height at different growth stages of Shanyou 63

处理 Treatments	测定日期(月/日) Determination data (Month/Date)					
	6/27 ⁽¹⁾	7/10	7/24	8/7	8/22	9/7
室外对照 Ambient	41.5±0.0 ⁽²⁾	69.8±0.3	80.3±0.4	91.6±0.5	115.1±1.1	114.6±1.4
CK	40.9±0.1	70.8±0.7	86.8±1.7	100.8±1.0	119.9±0.4	119.0±0.5
O ₃	41.6±0.1	71.1±0.3	86.1±0.0	89.8±0.3	97.3±1.3	94.3±0.3
CO ₂	42.1±0.7	70.3±1.5	84.8±0.3	99.8±0.5	125.4±0.4	125.5±0.9
CO ₂ +O ₃	40.8±1.1	71.4±0.9	84.8±1.3	94.7±0.8	111.5±0.0	111.5±0.2
方差分析 ANOVA Results						
O ₃	0.662	0.528	0.781	<0.001 ⁽³⁾	<0.001	<0.001
CO ₂	0.826	0.921	0.211	0.053	<0.001	<0.001
0.175	0.658	0.781	0.015	0.003	0.001	

¹⁾ 水稻 6 月 18 日移栽, /27、7/10、7/24、8/7、8/22、9/7 分别相当于移栽后 10 d、23 d、37 d、51 d、66 d、82 d; ²⁾ 图中数据为 2 个重复共 24 株水稻的平均值。³⁾ 粗体数据表示达 0.05 或 0.01 显著水平。

方差分析表明, O_3 处理对移栽后 51、66、82 d 茎蘖数的影响均达 0.01 显著水平, CO_2 处理对移栽 66、82 d 茎蘖数的影响分别达 0.1 和 0.05 显著水平, CO_2 与 O_3 处理间存在微弱的互作效应 ($P < 0.2$)。

表 3 大气 CO_2 和 O_3 浓度升高对汕优 63 成熟期分蘖动态的影响

Table 3 Effect of elevated CO_2 and O_3 concentration on tillering dynamic at different growth stages of Shanyou 63

处理 Treatments	测定日期(月/日) Determination data (Month/Date)					
	6/27 ⁽¹⁾	7/10	7/24	8/7	8/22	9/7
室外对照 Ambient	3.8±0.3 ⁽²⁾	8.4±1.1	11.8±1.4	13.7±0.2	14.8±0.0	14.4±0.0
CK	4.0±0.2	8.1±0.6	12.5±0.1	14.1±0.2	14.7±0.3	14.1±0.2
O_3	4.6±0.0	9.0±0.0	12.2±0.3	13.0±0.3	12.9±0.1	12.0±0.2
CO_2	4.1±0.3	9.0±0.1	13.3±0.0	15.7±0.1	17.0±0.3	16.6±0.4
CO_2+O_3	4.3±0.6	8.8±1.4	11.9±1.2	12.9±0.8	13.1±1.1	12.8±0.9
方差分析 ANOVA Results						
O_3	0.292	0.745	0.223	0.011 ⁽³⁾	0.008	0.006
CO_2	0.740	0.659	0.638	0.170	0.088	0.038
CO_2+O_3	0.556	0.506	0.445	0.114	0.131	0.190

¹⁾ 水稻 6 月 18 日移栽, 故 6/27、7/10、7/24、8/7、8/22、9/7 分别相当于移栽后 10 d、23 d、37 d、51 d、66 d、82 d; ²⁾ 图中数据为 2 个重复共 24 株水稻的平均值; ³⁾ 粗体数据表示达 0.1 以上显著水平。

2.4 大气 CO_2 和 O_3 浓度升高对汕优 63 物质生产与分配的影响

汕优 63 生物产量见图 2a, 结果表明: ① Ambient 和 CK 水稻全株生物量平均分别为 93.8、90.4 g 穴⁻¹, 无显著差异。② 与 CK 相比, O_3 处理使汕优 63 全株生物量平均下降 45.7 g 穴⁻¹, 降幅达 50.6%, 达极显著水平。③ 与 CK 相比, CO_2 处理使全株生物量平均增加 33.4 g 穴⁻¹, 增幅达 37.0%, 达显著水平。④ CO_2+O_3 处理使全株生物量略有下降 (-5.7%), 未达显著水平。

全株生物量为各器官生物量之和(图 2b-f): ① Ambient 和 CK 水稻不同器官的生物量均无显著差异。② 与 CK 相比, O_3 处理对黄叶生物量无显著影响, 但使绿叶、茎鞘、稻穗和根系生物量分别下降 37.3%、52.3%、54.4% 和 68.5%, 均达 0.1 及以上显著水平。③ CO_2 处理对绿叶和黄叶生物量均无显著影响, 但使茎鞘、稻穗和根系生物量分别增加 39.4%、49.4% 和 51.6%, 分别达 0.05、0.01 和 0.1 显著水平。④ CO_2+O_3 处理使各器官生物量多呈下降趋势, 但均未达显著水平。

计算叶片(绿叶+黄叶)、茎鞘、稻穗和根系占全株生物量的比例, 结果列于表 4。① Ambient 和 CK 水稻叶片、茎鞘、稻穗和根系占全株生物量的比例均无显著差异。② 与 CK 相比, O_3 处理使叶片占全株生物量的比例平均增加 52.3% ($P < 0.01$), 但使茎鞘、稻穗和根系占全株生物量的比例分别下降 3.6% ($P = 0.12$)、8.1% ($P = 0.17$) 和 34.5% ($P < 0.10$)。③ 与 CK 相比, CO_2 处理使叶片、茎鞘占全株生物量的比例平均下降 27.1% ($P < 0.01$)、5.5% ($P = 0.02$), 但稻穗和根系占全株生物量的比例分别增加 9.0% ($P = 0.13$) 和 12.5% ($P = 0.37$)。④ CO_2+O_3 处理使生物量在叶片和茎鞘中的分配比例分别下降 10.5% ($P = 0.11$) 和 11.3% ($P < 0.01$), 而使生物量在稻穗和根系中的分配比例略增, 均未达显著水平。

方差分析表明, O_3 或 CO_2 处理对全株生物量、各器官(叶片、茎鞘、稻穗和根系)生物量及其占全株总生物量的比例均有显著或极显著影响, CO_2 与 O_3 的互作对绿叶生物量、叶片和根系占全株生物量比例的影响均达显著或极显著水平。

2.5 大气 CO_2 和 O_3 浓度升高对汕优 63 植株含氮率和吸氮量的影响

汕优 63 抽穗期各器官含氮(N)率对不同处理的响应见图 3。① CK 水稻各器官和地上部植株含氮率均高于 Ambient 水稻, 其中叶片和地上部含 N 率分别达 0.1 和 0.05 显著水平。② 与 CK 相比, O_3 处理对叶片含 N 率无显著影响, 但使茎鞘和稻穗含 N 率分别增加 83.1% ($P < 0.01$) 和 20.3% ($P = 0.03$), 进而使地上部植株含 N 率增加 28.6% ($P = 0.03$)。③ 与 CK 相比, CO_2 处理对茎鞘含 N 率无显著影响, 但使叶片、稻穗和地上部植株

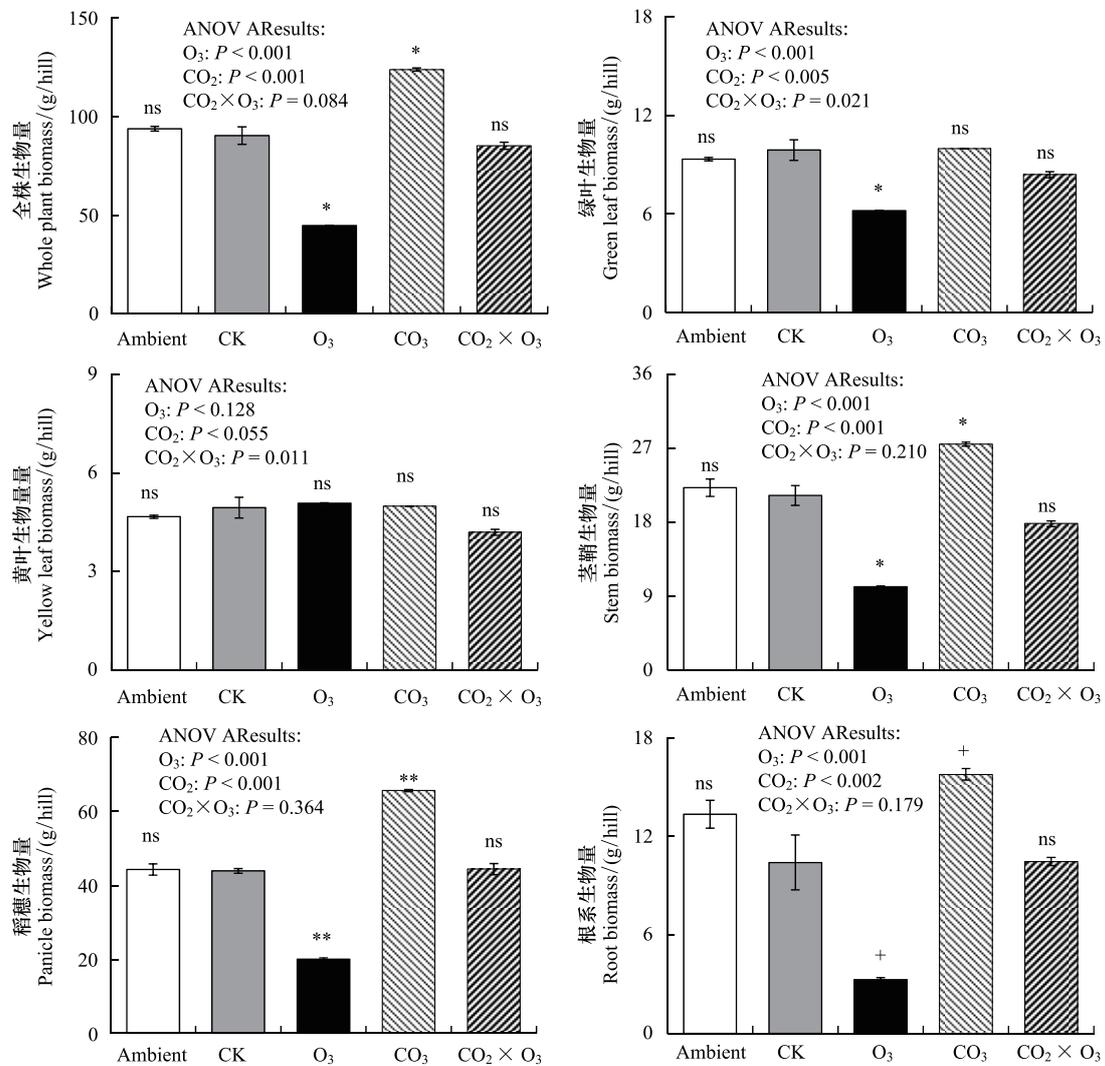


图 2 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对汕优 63 成熟期全株生物量及其组分的影响

Fig. 2 Effect of elevated CO₂ and O₃ concentration on biomass yield of whole plants and its components of Shanyou 63

表 4 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对汕优 63 成熟期物质分配的影响

Table 4 Effect of elevated CO₂ and O₃ concentration on dry matter distribution at grain maturity of Shanyou 63

处理 Treatments	叶片占全株生物量 的比例/%	茎秆占全株生物量 的比例/%	稻穗占全株生物量 的比例/%	根系占全株生物量 的比例/%
室外对照 Ambient	15.1±0.7	23.8±0.9	46.8±0.6	14.3±2.2
CK	16.6±1.3	23.5±0.3	48.7±1.8	11.3±3.4
O ₃	25.2±2.4	22.6±0.4	44.7±1.6	7.4±0.4
CO ₂	12.1±0.5	22.2±0.3	53.0±0.8	12.7±1.6
CO ₂ +O ₃	14.8±1.3	20.8±0.1	52.0±0.4	12.3±1.9
方差分析 ANOVA Results				
O ₃	0.000	0.033	0.001	0.049
CO ₂	0.000	0.033	0.001	0.049
CO ₂ +O ₃	0.000	0.778	0.364	0.044

¹⁾ 粗体数据表示达 0.05 以上显著水平。²⁾ 图中数据为 2 个重复共 12 株水稻的平均值。

含 N 率分别减少 8.6% ($P=0.08$)、17.0% ($P=0.03$)、11.0% ($P=0.09$)。④ 高浓度 CO₂+O₃ 对水稻各器官含 N 率和地上部植株含 N 率的影响均未达 0.1 以上显著水平。

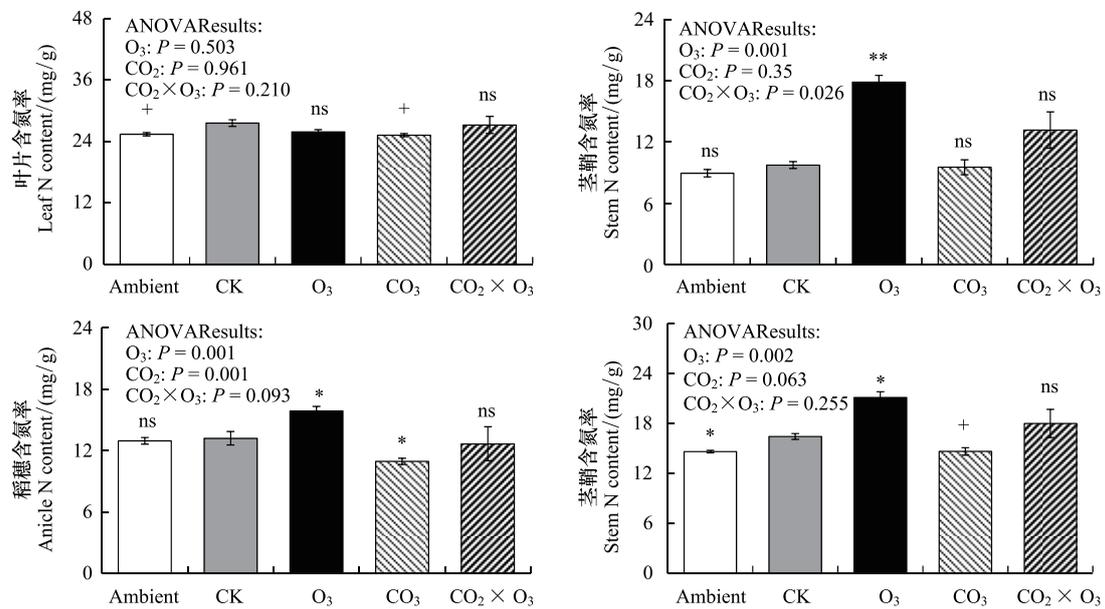


图3 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对汕优 63 抽穗期叶片、茎鞘、稻穗、地上部含氮率的影响

Fig. 3 Effect of elevated CO₂ and O₃ on nitrogen concentration of leaf, stem, panicle and above ground of Shanyou 63

根据含 N 率计算各器官和地上部植株吸 N 量,结果示于图 4。① 除稻穗外,CK 水稻叶片、茎鞘和地上部吸 N 量与 Ambient 水稻没有差异。② 与 CK 相比,O₃ 处理使叶片、茎鞘、稻穗和地上部吸 N 量分别减少 37.4% ($P=0.01$)、14.8% ($P=0.28$)、43.8% ($P=0.07$) 和 31.3% ($P=0.03$)。③ CO₂ 处理对叶片、茎鞘、稻穗和地上部植株吸 N 量均无显著影响。④ CO₂+O₃ 处理使稻穗吸 N 量平均下降 35.3% ($P=0.04$),但对叶片、稻穗和地上部吸 N 量均无显著影响。

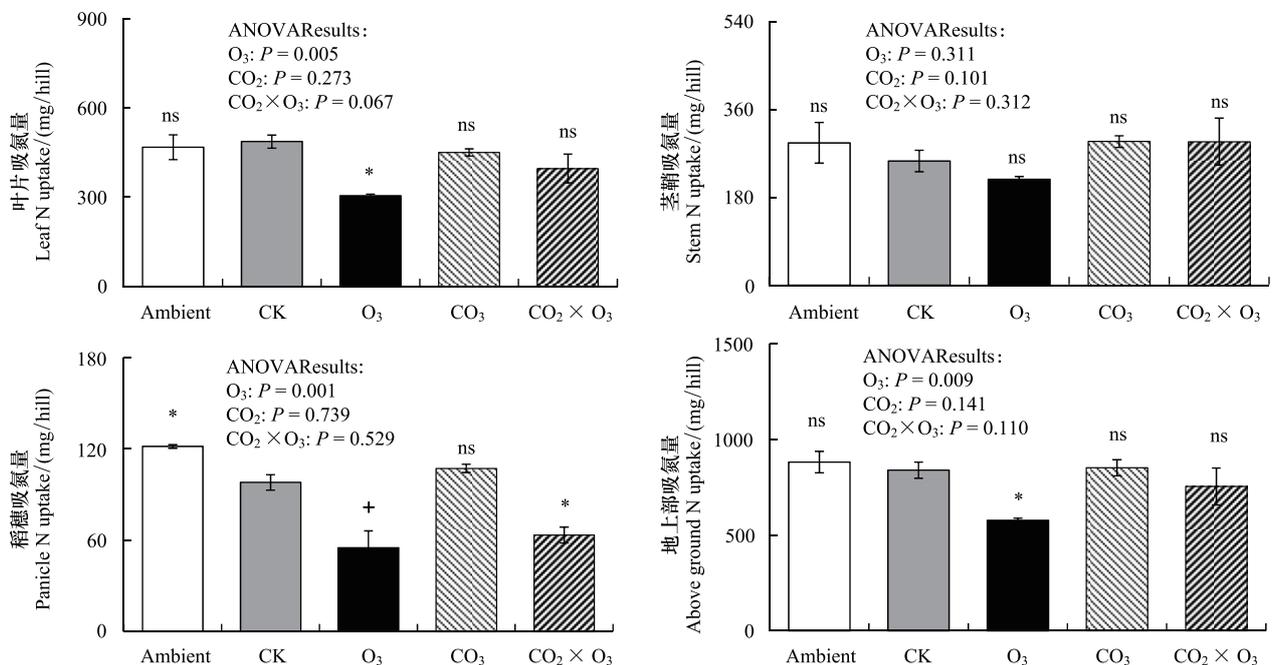


图4 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对汕优 63 抽穗期叶片、茎鞘、稻穗和地上部吸氮量的影响

Fig. 4 Effect of elevated CO₂ and O₃ on nitrogen uptake of leaf, stem, panicle and above ground of Shanyou 63

3 讨论

FACE 技术已被用于水稻对 CO₂^[26]或 O₃响应^[27]的研究,但目前稻田利用 FACE 技术研究 CO₂与 O₃的交互作用尚未实现。2012 年水稻生长季气室运行结果表明,除光照外,O₃、CO₂、温度和湿度的控制与目标值接近(图 1),说明该平台控制相对准确,满足气体熏蒸试验的要求。加上气室研究在其他方面的优势,如运行成本低以及容易控制其他试验因子的处理水平等,因此利用熏蒸环境接近于自然条件的人工气候室可能是当前研究 CO₂与 O₃互交效应的理想选择^[25]。

前期开放式 FACE 研究表明,臭氧处理(比 Ambient 增加约 25%)使汕优 63 成熟期株高平均下降 4—8%^[2,24]。本研究表明,77 nmol/molO₃浓度使汕优 63 最终株高平均下降 21%(表 2),明显大于前期 FACE 研究中的降幅,这可能与气室内连续的空气强制环流增加群体中下部茎节与臭氧的接触有关。动态监测结果表明,O₃处理对水稻生长前期株高没有影响,但使移栽后 51、66 和 82 d 株高分别下降 11、23、25 cm,降幅分别达 11%、19%和 21%,随时间推移降幅增大,进一步验证了臭氧伤害的累积效应。与 O₃效应相反,大气 CO₂浓度升高使水稻成熟期株高显著增加(+5.4 cm),增幅与前期 FACE 研究相似^[17]。与 CK 相比,同时升高空气中的 CO₂和 O₃浓度对水稻生育前期株高没有影响,但使生育中后期株高平均下降 6—8 cm,降幅为 6—7%,降幅明显低于单独的臭氧处理。方差分析表明,O₃与 CO₂的互作对移栽后 51、66、82 d 株高的影响均达显著或极显著水平(表 2),证明大气 CO₂浓度升高可以明显减缓臭氧胁迫对植株伸长的抑制作用。类似缓解作用在其它粮食作物上亦有报道^[11,29]。这一现象可能与前报观察到的高浓度 CO₂环境下汕优 63 叶片气孔导度下降进而减少了臭氧向叶内的扩散有关^[16]。

本研究一个有趣的结论是,臭氧处理使水稻生育前期的茎蘖数明显增加,但增幅随时间推移明显下降,生长后期分蘖数不增反降,成熟期降幅达 15%($P=0.02$,表 3)。这种季节性响应说明,臭氧熏蒸对水稻前期的分蘖有正向刺激作用,但随着熏蒸时间的延长,臭氧的累积伤害表现出来。与株高一样,臭氧处理下汕优 63 分蘖数的最大降幅大于 FACE 试验中同一供试材料的降幅^[22,24]。与臭氧处理不同,单独的 CO₂处理对前两期茎蘖数没有影响,但使移栽后 37、51、66 和 82 d 茎蘖数平均分别增加 6%、12%、16%和 18%,最大增幅明显大于同一品种的 FACE 结果^[18; 21]。CO₂和 O₃浓度同时升高对各期茎蘖数均无显著影响。说明对分蘖而言,大气 CO₂浓度升高对臭氧胁迫亦有一定程度的缓解作用(表 3)。

Ainsworth^[7]对气室研究中 68 个观察值的整合分析表明,与干净空气相比,84 nmol/mol¹臭氧浓度使地上部生物量平均下降 16%。本研究表明,与 CK 相比,O₃处理使汕优 63 成熟期全株生物量平均下降 51%($P<0.01$,图 2a),降幅明显大于气室研究,亦大于同一品种的 FACE 结果(地上部生物量平均下降 17%^[30])。进一步观察发现,臭氧处理使汕优 63 各器官生物量均明显下降(图 2b-f),绿叶和黄叶的降幅(<40%)明显小于茎鞘、稻穗和根系的降幅(>50%),因此叶片占全株生物量的比例明显增加(+52%,表 4)。这一结果说明,臭氧胁迫条件下更多的干物质被分配到叶片中,而根系等其它器官则相反。臭氧胁迫下植物资源分配策略的改变在水稻^[8,31]和其它作物^[32]上均有报道。这种分配模式的改变可能是植物的一种自我调节:臭氧熏蒸植物需要更多的能量用于叶片的修复,进而阻止光合产物向其它器官的分配^[33]。与臭氧相反,CO₂处理植株成熟期总生物量平均增加 37%(图 2a),增幅略大于 FACE 研究^[20]。从不同器官看,CO₂处理对绿叶和黄叶生物量均无显著影响,但使茎鞘、稻穗和根系生物量增加 40—50%(图 2b-f)。因此,高浓度 CO₂环境下生长的水稻叶片占全株生物量的比例显著下降(-27%,表 4),这与文献报道的结果一致^[8]。CO₂+O₃处理对全株生物量、各器官生物量以及叶片、稻穗和根系占全株生物量比例均无显著影响。进一步说明,大气 CO₂浓度升高可以明显减缓或抵消臭氧胁迫对植株生长的抑制作用。这与前报观察到两种气体浓度升高情形下水稻叶片净同化率的降幅明显低于 O₃处理叶片相一致。

前人水稻研究表明,地表 O₃浓度升高使植株元素浓度增高^[34],而大气 CO₂浓度升高处理则呈相反趋势^[6,19,35,36],前者可能与“浓缩效应”有关^[37],而后者可能与“蒸腾效应”^[38]或“稀释效应”^[39]有关。本研究表

明,与 CK 相比, O_3 处理水稻抽穗期茎鞘和稻穗含 N 率显著增加,使地上部植株含 N 率平均增加 29% ($P=0.03$), CO_2 处理植株则表现出相反趋势:叶片、稻穗含 N 率下降,使地上部植株含 N 率平均下降 11% ($P=0.09$)。两种气体浓度同时升高对各器官含 N 率和地上部植株含 N 率的影响均无显著影响(图 3)。植株吸氮量为生物量和含 N 率的乘积。由于臭氧熏蒸水稻生物量下降幅度明显大于含 N 率增加幅度,故各器官吸 N 量均呈下降趋势,地上部总吸 N 量降幅达 31% ($P=0.03$),这与前期同一品种的 FACE 研究一致^[31,40]。与此不同,大气 CO_2 浓度升高对地上部生物量和含 N 率的影响相互抵消,因此 CO_2 熏蒸水稻抽穗期各器官和地上部吸 N 量均无明显变化,这与日本 FACE 结果接近^[35,41],但与中国 FACE 研究结果不同^[18,19,36]。除稻穗外, CO_2+O_3 处理对叶片、稻穗和地上部吸 N 量的影响明显小于单独的臭氧处理,方差分析表明 CO_2+O_3 处理的影响均未达显著水平(图 4)。

综上所述,地表臭氧浓度增加可使杂交稻生产力明显下降,但同步增加的大气二氧化碳浓度可在很大程度上抵御臭氧胁迫对水稻生长的伤害。这一结果说明开展全球变化多因子操作试验的重要性(包括 CO_2 与臭氧的互作研究)。尽管本研究是在熏蒸环境接近于自然条件的人工气候室实施,室外对照水稻和室内对照水稻测定指标(绝对值)多无显著差异,但气室内多数参数的响应特别是全株生物量的响应要大于 FACE 结果(相对值)。因此,本文结果能否在开放式农田熏蒸试验中(即 FACE 研究)重演? 以及这一结果是否因供试品种或环境条件而异? 还需进一步试验。

参考文献 (References):

- [1] NOAA. Trends in Atmospheric Carbon Dioxide. (2015-03-05) [2013]. <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/>. (请核对本条文献格式)
- [2] IPCC. Climate change 2007: the physical science basis // Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, 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.
- [3] Engardt M. Modelling of near-surface ozone over South Asia. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 2008, 59(1): 61-80.
- [4] Wang Y, Zhang Y, Hao J, Luo M. Seasonal and spatial variability of surface ozone over China; contributions from background and domestic pollution. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2011, 11: 3511-3525.
- [5] Xing J, Wang S X, Chatani S, Zhang C Y, Wei W, Hao J M, Kmout Z, Cofala J, Amann M. Projections of air pollutant emissions and its impacts on regional air quality in China in 2020. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2011, 11: 3119-3136.
- [6] Ainsworth E A. Rice production in a changing climate: a meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration. *Global Change Biology*, 2008, 14(7): 1642-1650.
- [7] 杨连新, 王余龙, 黄建晔, 杨洪建, 刘红江. 开放式空气 CO_2 浓度增高对水稻生长发育影响的研究进展. *应用生态学报*, 2006, 17(7): 1331-1337.
- [8] 杨连新, 王余龙, 石广跃, 王云霞, 朱建国, Kobayashi K, 赖上坤. 近地层高臭氧浓度对水稻生长发育影响研究进展. *应用生态学报*, 2008, 19(4): 901-910.
- [9] 杨连新, 王云霞, 朱建国, Hasegawa T, 王余龙. 开放空气中 CO_2 浓度增高 (FACE) 对水稻生长和发育的影响. *生态学报*, 2010, 30(6): 1573-1585.
- [10] Feng Z Z, Kobayashi K, Ainsworth E A. Impact of elevated ozone concentration on growth, physiology, and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.): a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2008, 14(11): 2696-2708.
- [11] Feng Z Z, Kobayashi K, Wang X K, Feng Z W. A meta-analysis of responses of wheat yield formation to elevated ozone concentration. *Chinese Science Bulletin*, 2009, 54(2): 249-255.
- [12] Feng Z Z, Kobayashi K. Assessing the impacts of current and future concentrations of surface ozone on crop yield with meta-analysis. *Atmospheric Environment*, 2009, 43(8): 1510-1519.
- [13] 杨连新, 王云霞, 赵秩鹏, 朱建国, Sun J D, 王余龙. 自由空气中臭氧浓度升高对大豆的影响. *生态学报*, 2010, 30(23): 6635-6645.
- [14] Sun J D, Yang L X, Wang Y L, Ort D R. FACE-ing the global change: Opportunities for improvement in photosynthetic radiation use efficiency and crop yield (A research review). *Plant Science*, 2009, 177(6): 511-522.
- [15] 王云霞, 杨连新, Manderscheid R, 王余龙. C_4 作物 FACE (free-air CO_2 enrichment) 研究进展. *生态学报*, 2011, 31(5): 1450-1459.
- [16] 邵在胜, 赵秩鹏, 宋琪玲, 贾一磊, 王云霞, 杨连新, 王余龙. 大气 CO_2 和 O_3 浓度升高对水稻‘汕优 63’叶片光合作用的影响. *中国生态农业学报*, 2014, 22(4): 422-429.

- [17] Liu H J, Yang L X, Wang Y L, Huang J Y, Zhu J G, Wang Y X, Dong G C, Liu G. Yield formation of CO₂-enriched hybrid rice cultivar Shanyou 63 under fully open-air field conditions. *Field Crops Research*, 2008, 108(1): 93-100.
- [18] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, Zhu J G, Huang J Y, Liu G, Dong G C, Wang Y L. Impact of elevated CO₂ concentration on inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open air field conditions. *Field Crops Research*, 2009, 112(1): 7-15.
- [19] 刘红江, 杨连新, 黄建晔, 董桂春, 朱建国, 刘钢, 王余龙. FACE 对三系杂交水稻汕优 63 氮素吸收利用的影响. *农业环境科学学报*, 2008, 27(3): 1015-1021.
- [20] 刘红江, 杨连新, 黄建晔, 董桂春, 朱建国, 刘钢, 王余龙. FACE 对杂交水稻汕优 63 干物质生产与分配的影响. *农业环境科学学报*, 2009, 28(1): 8-14.
- [21] 赖上坤, 周三妮, 顾伟锋, 庄时腾, 周娟, 朱建国, 杨连新, 王余龙. 二氧化碳、施氮量和移栽密度对汕优 63 产量形成的影响—FACE 研究. *农业环境科学学报*, 2014, 33(5): 836-843.
- [22] Shi G Y, Yang L X, Wang Y X, Kobayashi K, Zhu J G, Tang H Y, Pan S T, Chen T, Liu G, Wang Y L. Impact of elevated ozone concentration on yield formation of four Chinese rice cultivars under fully open-air field conditions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 131(3/4): 178-184.
- [23] 杨开放, 杨连新, 王云霞, 石广跃, 赖上坤, 朱建国, Kobayashi K, 王余龙. 近地层臭氧浓度升高对杂交稻颖花形成的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(3): 609-614.
- [24] Wang Y X, Yang L X, Kobayashi K, Zhu J G, Charles P C, Yang K F, Tang H Y, Wang Y L. Investigations on spikelet formation in hybrid rice as affected by elevated tropospheric ozone concentration in China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2012, 150: 63-71.
- [25] 赵轶鹏, 邵在胜, 宋琪玲, 赖上坤, 周娟, 王云霞, 秦超, 杨连新, 王余龙. 一种新型自然光气体熏蒸平台: 系统结构与控制精度. *农业环境科学学报*, 2012, 31(11): 2082-2093.
- [26] 刘钢, 韩勇, 朱建国, 岗田益己, 中村浩史, 吉本真由美. 稻麦轮作 FACE 系统平台 I. 系统结构与控制[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1253-1258.
- [27] Tang H Y, Liu G, Han Y, Zhu J G, Kobayashi K. A system for free-air ozone concentration elevation with rice and wheat: control performance and ozone exposure regime. *Atmospheric Environment*, 2011, 45(35): 6276-6282.
- [28] Kim S H, Reddy V R, Baker J T, Gitz D C, Tinlin D J. Quantification of photosynthetically active radiation inside sunlit growth chambers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 126(1/2): 117-127.
- [29] Morgan P B, Ainsworth E A, Long S P. How does elevated ozone impact soybean? A meta-analysis of photosynthesis, growth and yield. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26(8): 1317-1328.
- [30] 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. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 132(3/4): 203-211.
- [31] 罗克菊, 朱建国, 刘钢, 唐昊冶, 李春华, 曾青. 水稻物质生产与分配对臭氧及氮肥的响应. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(2): 286-292.
- [32] Cooley D R, Manning W J. The impact of ozone on assimilate partitioning in plants: a review. *Environmental Pollution*, 1987, 47(2): 95-113.
- [33] Nouchi I, Ito O, Harazono Y, Kobayashi K. Effects of chronic ozone exposure on growth, root respiration and nutrient uptake of rice plants. *Environmental Pollution*, 1991, 74(2): 149-164.
- [34] 彭斌. 不同密度条件下臭氧胁迫对水稻生长发育和产量形成的影响——FACE 研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2014.
- [35] Yamakawa Y, Saigusa M, Okada M, Kobayashi K. Nutrient uptake by rice and soil solution composition under atmospheric CO₂ enrichment. *Plant and Soil*, 2004, 259(1/2): 367-372.
- [36] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, Dong G C, Liu H J, Liu G, Zhu J G, Wang Y L. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on nitrogen (N) uptake and utilization of rice at three levels of N fertilization. *Field Crops Research*, 2007, 100(2/3): 189-199.
- [37] Wang Y X, Frei M. Stressed food-The impact of abiotic environmental stresses on crop quality (review). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2011, 141(3/4): 271-286.
- [38] Conroy J, Hocking P. Nitrogen nutrition of C₃ plants at elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Physiologia Plantarum*, 1993, 89(3): 570-576.
- [39] O'Neill E G, Luxmoore R J, Norby R J. Elevated atmospheric CO₂ effects on seedling growth, nutrient uptake, and rhizosphere bacterial populations of *Liriodendron tulipifera* L. *Plant and Soil*, 1987, 104(1): 3-11.
- [40] 罗克菊, 朱建国, 刘钢, 唐昊冶, 李春华, 曾青. 臭氧胁迫对水稻的光合损伤与施氮的缓解作用. *生态环境学报*, 2012, 21(3): 481-488.
- [41] Kim H Y, Lieffering M, Kobayashi K, Okada M, Miura S. Seasonal changes in the effects of elevated CO₂ on rice at three levels of nitrogen supply: a free air CO₂ enrichment (FACE) experiment. *Global Change Biology*, 2013, 9(6): 826-837.