

DOI: 10.20103/j.stxb.202405040996

周钰清, 徐彦森, 何龙鑫, 张宇杰, 冯兆忠. 臭氧浓度升高和增温对水稻叶片光合作用的复合影响. 生态学报, 2025, 45(2): 877-888.

Zhou Y Q, Xu Y S, He L X, Zhang Y J, Feng Z Z. Combined effects of elevated ozone concentration and warming on photosynthesis of rice leaves. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(2): 877-888.

臭氧浓度升高和增温对水稻叶片光合作用的复合影响

周钰清, 徐彦森, 何龙鑫, 张宇杰, 冯兆忠*

南京信息工程大学生态与应用气象学院, 江苏省农业与生态气象重点实验室, 南京 210044

摘要: 人类活动导致的地表臭氧(O_3)浓度升高和气候变暖正严重影响作物生长。利用开放式 O_3 浓度与温度升高平台(O_3 -T-FACE), 以南粳 9108 为实验材料, 设置两个 O_3 浓度: 环境大气 O_3 浓度(A)和 1.5 倍环境 O_3 浓度(E), 三个增温处理: 环境温度(CK), 冠层红外增温 1.5°C ($+1.5$) 和 2°C ($+2$)。于灌浆中期和后期测定水稻叶片光合速率和叶绿素含量, 以明确 O_3 浓度升高和温度增加对水稻叶片光合作用的复合影响。两年重复实验结果表明, 与环境大气 O_3 浓度相比, O_3 浓度升高对水稻灌浆中期叶片光合指标无显著影响, 但显著降低了水稻灌浆后期的饱和光合速率(A_{sat})、气孔导度(g_s)和叶绿素含量, 分别平均下降 31.3%、19.9% 和 30.7%; 对胞间 CO_2 浓度(C_i)、电子传递速率(ETR)、水分利用率(WUE)等指标的影响两年均不显著, 说明 O_3 浓度升高导致的 A_{sat} 降低主要是由于叶绿素含量的下降, 而非气孔限制 CO_2 传输。增温显著降低了 2022 年灌浆后期叶片 A_{sat} 和 g_s , 显著降低 2021 年灌浆中期和后期叶片 C_i , 增加叶片 WUE, 但对其他光合指标和叶绿素含量无显著影响。灌浆后期叶片光合速率对 O_3 浓度升高和增温的响应存在年际差异, 2021 年灌浆期间高的环境 O_3 浓度和温度加重了叶片光合损失。实验设置的不同增温幅度间的影响未达到显著性差异, 说明开放条件下增加冠层温度 $1.5\text{--}2^\circ\text{C}$ 对当前的试验水稻品种不足以产生高温胁迫。 O_3 浓度升高和增温对叶片光合速率和叶绿素含量的复合影响未达显著性水平, 意味着高浓度 O_3 和温度对试验水稻品种的叶片光合作用不存在协同或拮抗效应。

关键词: 臭氧; 增温; 光合速率; 气孔导度; 水分利用率; 叶绿素

Combined effects of elevated ozone concentration and warming on photosynthesis of rice leaves

ZHOU Yuqing, XU Yansen, HE Longxin, ZHANG Yujie, FENG Zhaozhong*

Jiangsu Provincial Key Laboratory of Agricultural and Ecological Meteorology, School of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

Abstract: Rising tropospheric ozone (O_3) concentration and global warming caused by anthropogenic activities have severely affected crop growth. In this study, japonica rice Nanjing 9108 was used as the test material based on the free-air O_3 concentration and temperature enhancement (O_3 -T-FACE) system. The O_3 concentration were set to ambient O_3 concentration (A) and 1.5 times ambient O_3 concentration (E); the warming treatments were set to ambient temperature (CK), canopy temperature + 1.5°C ($+1.5$) and canopy temperature + 2°C ($+2$), respectively. The photosynthetic rate and chlorophyll content of rice leaves were measured at the middle and late grain filling stage to clarify the combined effects of elevated O_3 concentration and warming on photosynthesis. The results of two years experiments showed that compared with ambient O_3 concentration, elevated O_3 concentration had no significant effect on the photosynthetic indexes of rice leaves at the middle grain filling stage, but significantly decreased the saturated photosynthetic rate (A_{sat}), stomatal conductance (g_s) and chlorophyll content of rice at the late grain filling stage, with an average decrease of 31.3%, 19.9% and 30.7%,

基金项目: 江苏省碳达峰碳中和专项(BE2022312); 国家自然科学基金重点项目(42130714)

收稿日期: 2024-05-04; 网络出版日期: 2024-10-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaozhong.feng@nuist.edu.cn

respectively. The effect on intercellular CO_2 concentration (C_i), electron transfer rate (ETR), water use efficiency (WUE) and other indexes were not significant in the two years, suggesting that elevated O_3 concentration induced reductions in A_{sat} was mainly due to the decrease in chlorophyll content, rather than the stomatal limitations of CO_2 transport. Warming significantly reduced the A_{sat} and g_s at the late grain filling stage of 2022, significantly reduced the C_i , and increased the WUE of leaves in the middle and late grain filling stage of 2021, but had no significant effect on other photosynthetic indexes and chlorophyll content. The open experimental conditions of O_3 -T-FACE platform are greatly affected by the environment. Significant differences in the response of leaf photosynthetic rate to elevated O_3 concentration and warming across years at the late grain filling stage, as indicated by large photosynthetic loss in 2021. There was no significant difference in the effects of different warming ranges set in this experiment, suggesting that it is not enough to produce high temperature stress on the tested cultivar by increasing canopy temperature 1.5—2 °C under open conditions. No significant interactions were detected between elevated O_3 concentration and warming on leaf photosynthesis and chlorophyll content in this study, suggesting that high concentration of O_3 and air temperature will not induce synergistic or antagonistic effects on the photosynthesis of the tested rice cultivar.

Key Words: ozone; warming; photosynthetic rate; stomatal conductance; water use efficiency; chlorophyll

近地层臭氧(O_3)是一种具有植物毒性的空气污染物^[1]。随工业化和城市化的加速推进,挥发性有机化合物和氮氧化物等 O_3 前体物大量排放,导致 O_3 浓度不断升高^[2]。与此同时,人为活动大量排放温室气体,全球气温不断升高,联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)报告中指出,当前空气温度较工业革命前已升高 1℃,在未来高排放情景下,预计到 21 世纪末全球气温将升高 2—4℃^[3]。 O_3 是第三大温室气体, O_3 浓度的升高将导致气温上升^[4],而全球气候变暖也会促进 O_3 生成,进一步加剧近地面 O_3 污染^[5]。未来或将出现 O_3 浓度和温度同时升高的现象,因此探究 O_3 浓度升高和增温对植物的复合影响具有重要意义。

光合作用是作物生长发育和产量形成的基础^[6]。叶片是光合作用的主要场所, O_3 吸收通量超过一定阈值会破坏植物防御系统^[7],降低叶片气孔导度和叶绿素含量^[8],抑制光合速率^[9],最终导致作物减产^[10–11]。Shao 等^[12]对多个品种水稻的研究发现, O_3 浓度升高导致叶片光合速率、气孔导度和叶绿素含量分别平均下降 34.7%、41.6%和 24.2%。光合作用是一个复杂的热敏性生理过程^[13],温度通过影响叶片的最大羧化速率、最大电子传递速率和呼吸速率等参数,进而决定光合速率的温度响应特征^[14]。当叶片温度低于光合最适温度时,适当增温会提高叶片的光合速率^[15],增加籽粒产量。当叶片温度超过光合最适温度后,光合速率将被显著抑制^[16]。高温胁迫还会破坏参与光合作用酶的活性,降低叶片的光合速率^[17]。Wang 等^[18]利用开顶箱的增温实验结果表明,高温导致水稻灌浆到成熟时期的光合速率下降 1.7%—16.6%。

前人的研究多为 O_3 和增温的单因子控制实验,鲜有研究关注二者的复合影响。现有的部分研究中,Xu 等^[19]利用开顶箱对树木的研究发现, O_3 胁迫会产生负面影响,而增温能一定程度缓解高浓度 O_3 对光合速率的抑制作用。Hansen 等^[20]基于人工气候室的小麦研究结果表明,增温能缓解 O_3 浓度升高对产量的影响。Burkey 等^[21]关于大豆的研究,却发现二者对产量的影响无显著复合影响。而 Tsai 等^[22]通过模型模拟发现温度升高会加剧 O_3 胁迫对作物的影响,导致产量进一步降低。综上, O_3 浓度升高和增温的复合影响还存在很大的不确定性,需要深入分析其影响机制。

水稻作为我国主要的粮食作物之一,约占我国粮食总产量的 25.4%^[23]。我国 O_3 浓度的高峰期^[24]和高温时期多发生在夏季,与水稻生长季节时间重合。因此,本研究通过大田实验,探究 O_3 浓度升高和增温对水稻光合作用的复合影响,揭示其可能的作用机制,为评估和预测 O_3 浓度升高和增温对我国水稻生产的影响提供一定的理论基础和科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验地背景

试验平台位于江苏省扬州市江都区吴桥镇南京信息工程大学扬州绿色农业研究与示范基地(32°44'N, 119°75'E),地处长江中下游平原,属于亚热带湿润气候,2009—2018年平均降水量为1131.3 mm,年平均气温为16.18℃,年日照时数为1936.14 h,年无霜期>290 d,研究区域属于典型的稻麦轮作地区,具有悠久的水稻种植历史。

1.2 试验设计

于2021和2022年利用开放式大气臭氧浓度和温度升高系统(O_3 -T-FACE)开展实验,采用裂区设计,其中 O_3 处理为主区,增温处理为亚区,以长江中下游地区广泛种植的南粳9108为研究对象,开展 O_3 浓度升高和冠层温度增加双因子控制试验。设置两个 O_3 浓度,分别为环境大气 O_3 浓度(A)和1.5倍环境 O_3 浓度(E)。每个 O_3 处理设置4个直径14 m的八边形小区作为重复,自然对照同样有4个小区重复,共计8个小区,每个小区至少间隔50 m,以防止 O_3 扩散过程中相互干扰。每日通气时间最长为10 h(08:00—18:00),遇到阴雨天及雾天则关闭仪器停止通气,试验期间每日10小时平均 O_3 浓度,如图1所示。

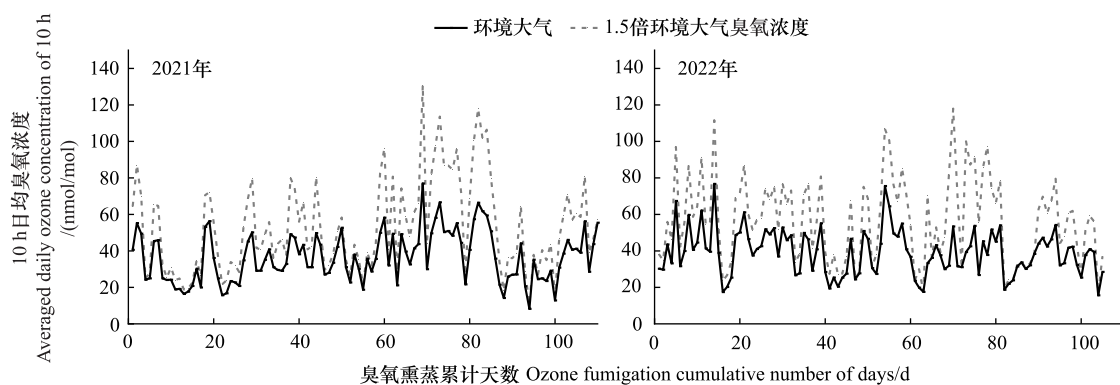


图1 试验期间不同处理下 O_3 -T-FACE平台内每日10 h臭氧浓度均值

Fig.1 Averaged daily ozone concentration of 10 h in the O_3 -T-FACE system under different treatments during the experiment

O_3 -T-FACE: 开放式大气臭氧浓度和温度升高系统

在每个小区中设有三个3 m×3 m的增温亚区,分别为环境温度对照(CK)、24 h冠层红外增温1.5℃(+1.5)和24 h冠层红外增温2℃(+2)。增温采用2000 W红外加热灯(HS-2420, Kalglo Electronics, USA)进行加热。为了监测冠层温度,在每个小区的增温和对照亚区都安装了红外测温探头(Model SI-1H1, Apogee, USA)。为排除红外加热灯阴影对水稻的影响,对照(CK)亚区安装了相同的假灯。试验期间每日24小时平均温度,如图2所示。整个水稻生长季施肥、除草等农艺措施均与大田保持一致。

2021年水稻季 O_3 熏蒸从7月13日开始,至10月30日停止,生长季平均环境 O_3 浓度为36.6 nmol/mol,增施 O_3 后平均浓度为52.9 nmol/mol,灌浆期平均环境 O_3 浓度为39.4 nmol/mol,增施 O_3 后平均浓度为59.5 nmol/mol。2022年水稻季 O_3 熏蒸从7月15日开始,至10月27日停止,生长季平均环境 O_3 浓度为39.3 nmol/mol,增施 O_3 后平均浓度为57.0 nmol/mol,灌浆期平均环境 O_3 浓度为38.3 nmol/mol,增施 O_3 后平均浓度为57.6 nmol/mol。两年水稻生长季平均温度分别为24.7℃和24.1℃,灌浆期间环境平均温度分别为21.9℃和18.9℃,两年水稻开花时间分别为8月28日和9月1日。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 光合特性指标测定

分别于灌浆中期(开花后25 d)和灌浆后期(开花后45 d),每个处理选取长势较一致的两穴水稻,每穴测

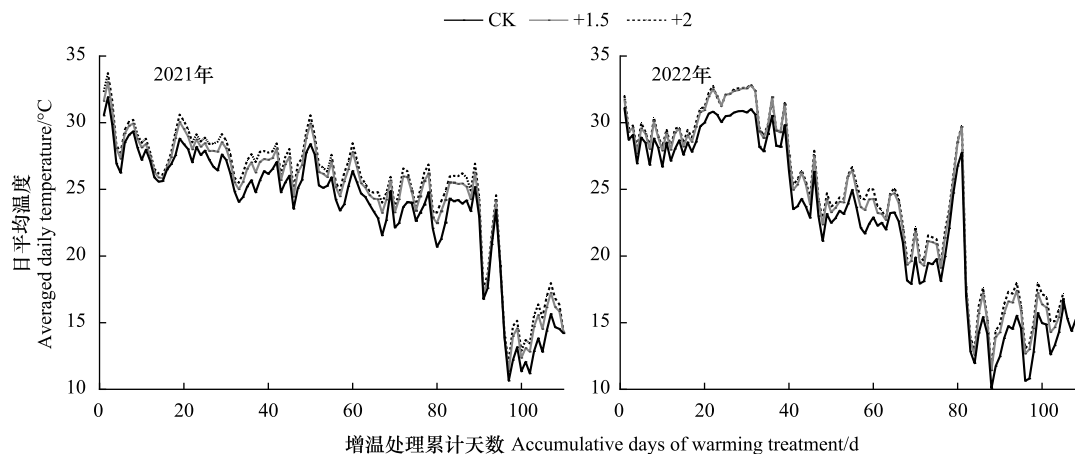


图2 试验期间不同处理下 O_3 -T-FACE 平台内日温度均值

Fig.2 Averaged daily temperature in the O_3 -T-FACE system under different treatments during the experiment

CK:环境温度,+1.5;24h 冠层增温 1.5°C,+2;24h 冠层增温 2°C

定一片剑叶,将叶片置于 Li-6800 便携式光合测定仪 (LI-COR, USA) 的荧光叶室 (6800—01A) 中,设置饱和光强为 $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [25],叶室中 CO_2 浓度为 $420 \mu\text{mol/mol}$ [26],等数据稳定后,记录叶片在饱和光下的饱和光合速率 (A_{sat})、气孔导度 (g_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、电子传递速率 (ETR) 和光适应下 PSII 最大光化学效率 (F_v'/F_m') 等气体交换与荧光参数。瞬时水分利用效率 (WUE) 通过公式 $\text{WUE} = A_{\text{sat}}/g_s$ 计算。所有测量均在晴天上午 08:30—11:30 完成。

1.3.2 叶绿素含量测定

于灌浆中期和灌浆后期选取完成光合指标测定的叶片,用打孔器取两个直径为 0.7 cm 的叶圆片,并将其置于 2 mL 95% 的乙醇溶液中浸泡,用锡纸包好避光,后移入到 4°C 冰箱中黑暗保存至完全褪色。测定时将提取液分别于 664 nm 和 649 nm 处测定吸光度,根据 Lichtenthaler [27] 的方法计算得到叶绿素含量,本研究中叶绿素含量为叶绿素 a 和叶绿素 b 的总和。

1.4 数据分析

数据通过 Excel 2021 进行初步整理,使用 JMP 10.0 检验数据正态性和方差齐性,然后以 O_3 处理为主区,增温 (W) 处理为裂区,通过裂区方差模型对数据进行双因素方差分析,采用 Tukey-Kramer HSD 分析相同增温不同 O_3 处理间显著性差异。柱形图中数据为平均值 $\pm$ 标准误差 (SE),显著水平设置 $P < 0.01$ (极显著)、 $P < 0.05$ (显著)、 $P > 0.05$ (不显著),分别用 **, * 和 ns 表示。

2 结果与分析

2.1 O_3 浓度升高和增温对水稻叶片光合作用的影响

O_3 浓度升高显著降低了两年来水稻灌浆后期叶片 A_{sat} 和 2021 年灌浆后期的 g_s , 增温显著降低了 2022 年灌浆后期叶片 A_{sat} 和 g_s (图 3)。与环境大气 O_3 浓度相比, O_3 浓度升高对 2021 年水稻灌浆中期叶片 A_{sat} 无显著影响,但对 2021 年灌浆后期、2022 年灌浆中期和后期的叶片 A_{sat} 分别显著降低 41%、20.3% 和 21.6%。与环境温度相比,增温对灌浆中期叶片 A_{sat} 无显著影响,但 2022 年灌浆后期全天增温 1.5°C 和 2°C 对叶片 A_{sat} 分别显著降低 18.1% 和 14.2%。与环境大气 O_3 浓度相比, O_3 浓度升高对水稻灌浆中期叶片 g_s 无显著影响,对 2021 年灌浆后期叶片 g_s 显著降低 39.7%。增温对灌浆中期叶片 g_s 无显著影响,在 2022 年灌浆后期全天增温 1.5°C 和 2°C 分别引起 g_s 显著下降 23.6% 和 12.8%。 O_3 浓度升高和增温对叶片 A_{sat} 和 g_s 的复合影响未达显著性水平。 O_3 浓度升高与年际交互效应对灌浆后期叶片 A_{sat} 和 g_s 的影响达显著性水平 (表 1)。

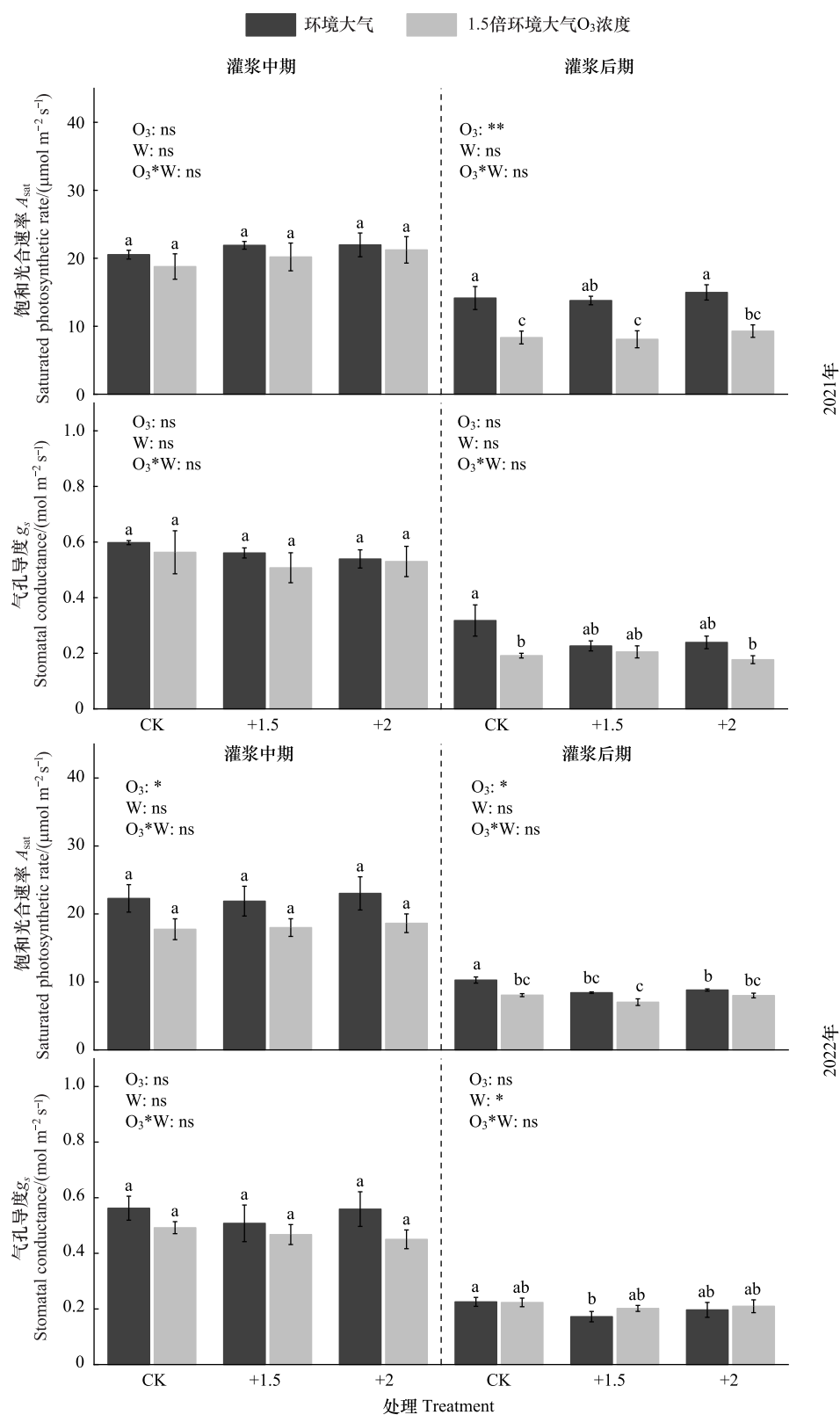


图3 臭氧(O_3)浓度升高和增温(W)对灌浆期水稻叶片的饱和光合速率(A_{sat})和气孔导度(g_s)的影响

Fig.3 Effects of elevated ozone (O_3) and warming (W) on leaf saturated photosynthetic rate (A_{sat}) and stomatal conductance (g_s) of rice during grain-filling stage

处理间字母不同表示存在显著差异 ($P < 0.05$)

表 1 臭氧(O₃)浓度升高、增温(W)和年际(Y)差异对水稻叶片的饱和光合速率(A_{sat})和气孔导度(g_s)的方差分析结果(P值)

Table 1 Analysis of variance (ANOVA) of the effects of elevated ozone (O₃) concentration, warming (W) and interannual (Y) variation on leaf saturated photosynthetic rate (A_{sat}) and stomatal conductance (g_s) of rice (P-value)

生育期 Growth stages	测定指标 Index	O ₃	W	Y	O ₃ ×W	O ₃ ×Y	W×Y	O ₃ ×W×Y
灌浆中期	A _{sat}	0.17	0.33	0.50	0.95	0.06	0.70	0.92
Middle grain filling stage	g _s	0.19	0.34	0.09	0.98	0.42	0.92	0.65
灌浆后期	A _{sat}	<0.01 **	0.15	<0.01 **	0.77	<0.01 **	0.29	0.83
Late grain filling stage	g _s	0.21	<0.05 *	0.09	0.09	<0.01 **	0.64	0.47

增温于 2021 年显著增加了叶片 WUE,显著降低了叶片 C_i,而 2022 年无显著影响。O₃浓度升高对叶片 WUE、C_i的影响两年均未达显著性水平(图 4)。与环境温度相比,增温对 2021 年水稻叶片 WUE 的促进作用和 C_i的抑制作用,均在灌浆中期达到显著水平,在灌浆后期达到极显著水平。表明,WUE 和 C_i受增温影响的变化幅度随生育期进程而增大。O₃浓度升高和增温对叶片 WUE 和 C_i的复合影响未达显著性水平。O₃浓度升高、增温和年际的交互效应对灌浆后期叶片 WUE 和 C_i的影响未达显著性水平(表 2)。

表 2 臭氧(O₃)浓度升高、增温和年际差异对水稻叶片的瞬时水分利用效率(WUE)和胞间 CO₂浓度(C_i)的方差分析结果(P值)

Table 2 Analysis of variance (ANOVA) of the effects of elevated ozone (O₃) concentration, warming and interannual variation on instant leaf water use efficiency (WUE) and intercellular CO₂ concentration (C_i) of rice (P-value)

生育期 Growth stages	测定指标 Index	O ₃	W	Y	O ₃ ×W	O ₃ ×Y	W×Y	O ₃ ×W×Y
灌浆中期	WUE	0.46	<0.05 *	0.15	0.89	0.34	0.83	0.56
Middle grain filling stage	C _i	0.38	<0.05 *	<0.01 **	0.88	0.43	0.76	0.63
灌浆后期	WUE	<0.05 *	<0.05 *	<0.01 **	0.09	0.77	0.11	0.56
Late grain filling stage	C _i	<0.05 *	<0.05 *	<0.01 **	0.09	0.40	0.09	0.63

WUE:瞬时水分利用效率 Water use efficiency;C_i:胞间 CO₂浓度 Intercellular CO₂ concentration

O₃浓度升高显著降低了 2021 年水稻灌浆后期叶片 Fv'/Fm',而 2022 年同时期无显著影响,增温显著增加两年灌浆后期叶片 ETR(图 5)。与环境大气 O₃浓度相比,O₃浓度升高对叶片 ETR 无显著影响;与环境温度相比,增温对水稻灌浆中期叶片 ETR 无显著影响,但显著增加了 2021 年和 2022 年灌浆后期叶片 ETR(P<0.05)。与环境大气 O₃浓度相比,O₃浓度升高导致 2021 年灌浆后期叶片 Fv'/Fm'显著下降 21.5%(P<0.01),其他时期无显著影响。增温对叶片 Fv'/Fm'无显著影响。O₃浓度升高和增温对叶片 ETR 和 Fv'/Fm'的复合影响未达显著性水平。O₃浓度升高与年际交互效应对两时期叶片 Fv'/Fm'的影响均达显著水平。增温与年际交互效应对灌浆后期叶片 ETR 影响达显著水平(表 3)。

表 3 臭氧(O₃)浓度升高、增温和年际差异对水稻叶片的电子传递速率(ETR)和光系统 II 有效光化学量子产量(Fv'/Fm')的方差分析结果(P值)

Table 3 Analysis of variance (ANOVA) of the effects of elevated ozone (O₃) concentration, warming and interannual variation on leaf electron transfer rate (ETR) and photochemical efficiency of photosystem II in the light (Fv'/Fm') of rice (P-value)

生育期 Growth stages	测定指标 Index	O ₃	W	Y	O ₃ ×W	O ₃ ×Y	W×Y	O ₃ ×W×Y
灌浆中期	ETR	0.15	0.80	0.94	0.83	0.77	0.85	0.68
Middle grain filling stage	Fv'/Fm'	0.07	0.42	<0.01 **	0.29	<0.05 *	0.15	0.50
灌浆后期	ETR	0.05	<0.05 *	<0.01 **	0.67	0.94	<0.05 *	0.68
Late grain filling stage	Fv'/Fm'	<0.01 **	0.28	<0.01 **	0.79	<0.01 **	0.09	0.56

ETR:电子传递速率 Electron transfer rate;Fv'/Fm':光系统 II 有效光化学量子产量 Photochemical efficiency of photosystem II in the light

2.2 O₃浓度升高和增温对水稻叶片叶绿素含量的影响

O₃浓度升高显著降低了两年水稻灌浆后期叶片叶绿素含量,增温对叶片叶绿素含量两年均无显著影响(图 6)。与环境大气 O₃浓度相比,受 O₃浓度升高的影响,2021 年和 2022 年灌浆后期叶片叶绿素含量分别显著

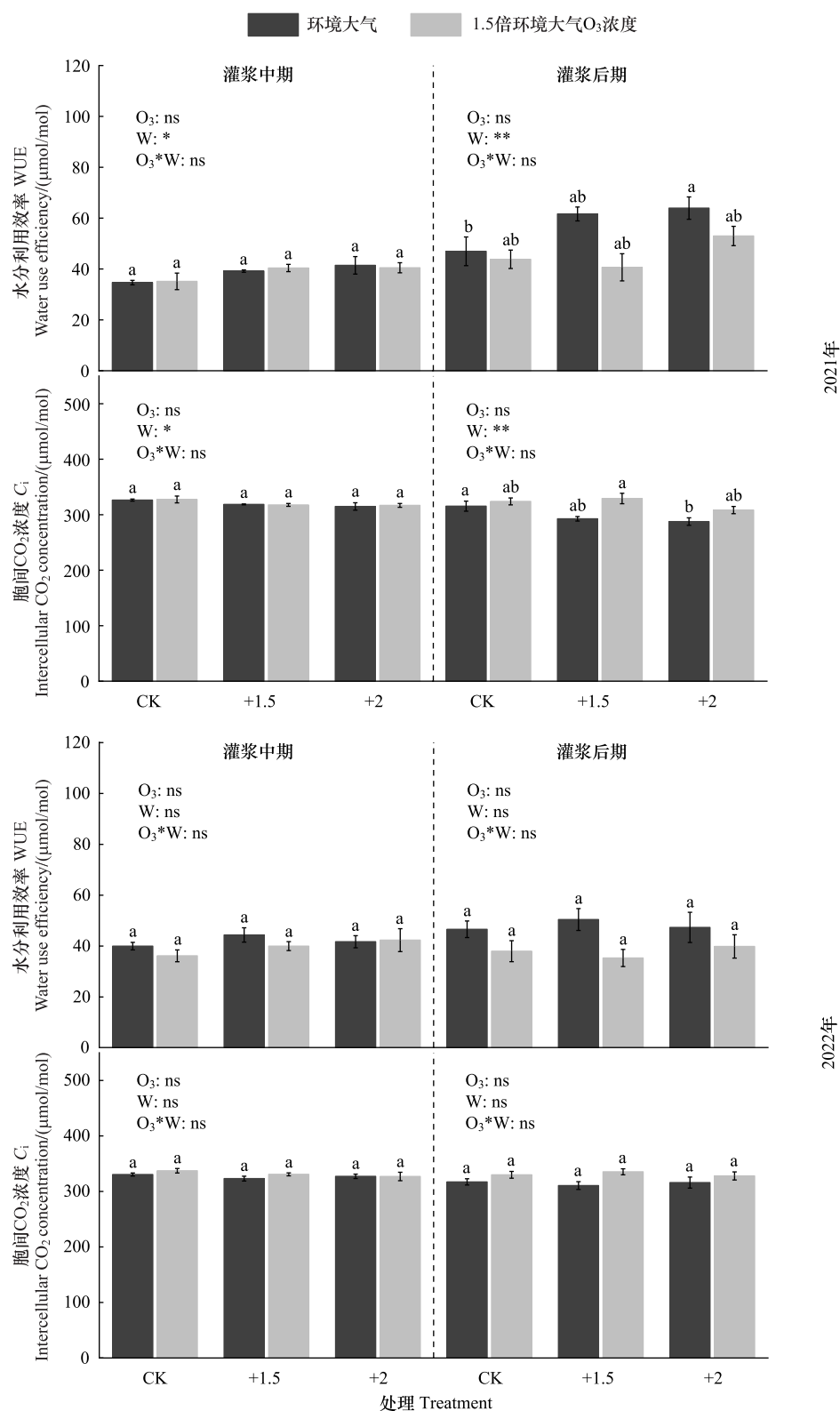


图4 臭氧(O_3)浓度升高和增温(W)对灌浆期水稻叶片的瞬时水分利用效率(WUE)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的影响

Fig.4 Effects of elevated ozone (O_3) and warming (W) on instant leaf water use efficiency (WUE) and intercellular CO_2 concentration (C_i) of rice during grain-filling stage

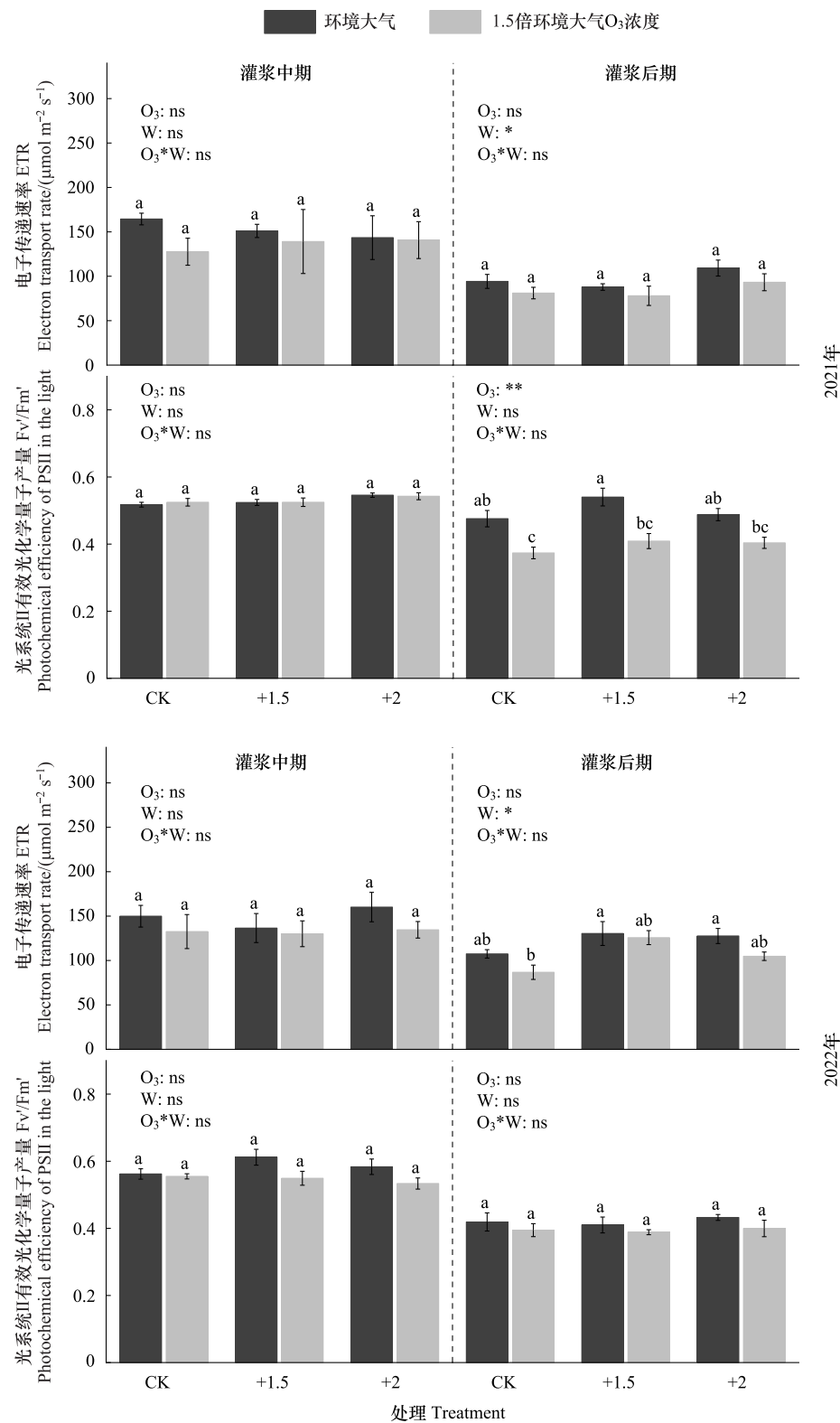


图5 臭氧(O_3)浓度升高和增温(W)对灌浆期水稻叶片的电子传递速率(ETR)和光系统 II 有效光化学量子产量(F_v'/F_m')的影响

Fig.5 Effects of elevated ozone (O_3) and warming (W) on leaf electron transfer rate (ETR) and photochemical efficiency of photosystem II in the light (F_v'/F_m') of rice during grain-filling stage

下降 36.4% ($P<0.01$) 和 25% ($P<0.01$)。O₃ 浓度升高和增温对叶片叶绿素含量的复合影响未达显著性水平。灌浆后期 O₃ 浓度升高与年际的交互效应以及增温与年际的交互效应对叶绿素含量的影响均达显著水平(表 4)。

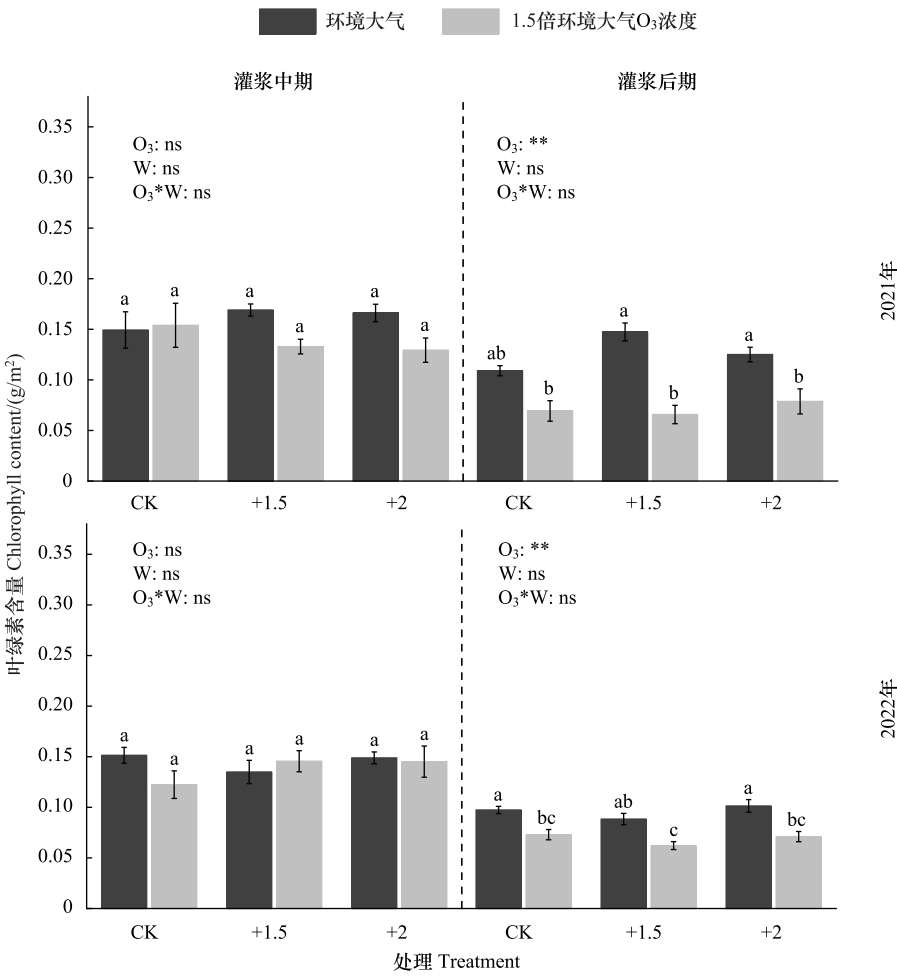


图 6 臭氧(O₃)浓度升高和增温(W)对灌浆期水稻叶片的叶绿素含量的影响

Fig.6 Effects of elevated ozone (O₃) and warming (W) on leaf chlorophyll content of rice during grain-filling stage

表 4 臭氧(O₃)浓度升高、增温和年际差异对水稻叶片的叶绿素含量的方差分析结果(P 值)

Table 4 Analysis of variance (ANOVA) of the effects of elevated ozone (O ₃) concentration, warming and interannual variation on leaf chlorophyll content of rice (P-value)								
生育期 Growth stages	测定指标 Index	O ₃	W	Y	O ₃ ×W	O ₃ ×Y	W×Y	O ₃ ×W×Y
灌浆中期 Middle grain filling stage	叶绿素含量	0.11	0.91	0.16	0.83	0.21	0.63	<0.05
灌浆后期 Late grain filling stage	叶绿素含量	<0.01 **	0.39	<0.01 **	0.09	<0.01 **	<0.01 **	0.09

3 讨论

灌浆期是水稻籽粒形成的关键期,灌浆期叶片光合能力的变化直接影响籽粒灌浆,关系到作物最终的产量与品质^[28]。本研究发现,O₃浓度升高对灌浆中期水稻叶片 A_{sat} 存在一定的负面影响,而灌浆后期叶片 A_{sat} 的下降幅度更为显著($P<0.01$),表明 O₃ 的负效应随 O₃ 暴露时间的增加而逐步增大,与前人的结论一致^[29]。O₃ 浓度升高对 A_{sat} 的影响由气孔因素和非气孔因素共同限制,其判断依据是 C_i 的变化,当 C_i 下降时气孔因素起

主导, C_i 不变或升高则是非气孔因素主导^[7]。本研究中, 与环境大气 O_3 浓度相比, O_3 浓度升高导致 2021 年灌浆后期叶片 g_s 显著降低 ($P < 0.05$), 但对 C_i 和 WUE 无显著影响, 表明导致叶片 A_{sat} 下降的主要原因不是气孔因素的限制。何龙鑫等^[30]通过分析不同品种水稻的光合特性及叶绿素对 O_3 浓度升高的响应差异同样发现, 高浓度 O_3 导致 A_{sat} 下降主要原因是非气孔因素。高浓度 O_3 导致 A_{sat} 下降的非气孔因素主要包括: 影响叶片光合组分、抑制参加光合作用的酶活性^[8]、减少光合色素含量及限制植物光系统 II 反应中心能力等^[31]。本研究中, O_3 浓度升高对 ETR 无显著影响, 但降低了 2021 年灌浆后期叶片 Fv'/Fm' ($P < 0.01$), 导致两年灌浆后期叶片叶绿素含量均显著下降 ($P < 0.01$), 这说明 O_3 浓度升高会通过降低 Fv'/Fm' 而限制叶片 A_{sat} , 但导致 A_{sat} 下降的主要原因是 O_3 浓度升高引起灌浆后期叶片叶绿素含量的减少。Burkart 等^[32]关于 O_3 浓度升高对小麦影响的研究结果中, 发现 O_3 浓度升高对叶绿素的负面影响高于其对 g_s 的限制, 与本研究结果一致。灌浆后期叶片 A_{sat} 、 g_s 、 Fv'/Fm' 和叶绿素含量对 O_3 浓度升高的响应存在年际差异, 这是由于 2021 年灌浆期间高的环境 O_3 浓度加重了叶片光合损失。

水稻对于温度较为敏感, 尤其在籽粒灌浆阶段^[33]。温度变化直接影响叶片光合能力^[34], 进而限制籽粒灌浆, 最终影响产量^[35]。本研究中, 与环境温度相比, 增温显著降低了 2022 年灌浆后期 A_{sat} ($P < 0.01$) 和 g_s ($P < 0.05$), 增加了叶片 ETR ($P < 0.05$), 而对同时期其他指标无显著影响。这是因为 2022 年的灌浆期温度要远低于 2021 年, 灌浆期增温的累积影响更显著, 导致灌浆后期叶片 A_{sat} 和 g_s 同时大幅下降。WUE 作为植物碳循环和水循环的关联因素, 其变化反映植物固碳耗水的效率^[36]。本研究中, 增温显著升高了 2021 年两个时期水稻叶片 WUE ($P < 0.05$), 而 C_i 呈现显著下降趋势 ($P < 0.05$), 这是由于增温提升了叶片固碳耗水的效率, CO_2 被大量消耗, C_i 降低。López-Palacios 等^[37]关于增温对燕麦的生理性能的研究结果发现, 增温对 PSII 能力无显著影响, 而后期其对 ETR 的促进作用是由于植株已经适应增温环境。与本研究结果一致, Fv'/Fm' 和叶绿素含量受增温的影响未达显著性水平, 灌浆后期植物逐渐适应增温环境, 两年的 ETR 显著升高 ($P < 0.05$), 但 ETR 的升高未能缓解增温对 A_{sat} 和 g_s 产生的负面影响。两年增温的影响存在差异主要是因为增温的效果受到环境温度高低的影响, 2021 年的灌浆期平均温度要显著高于 2022 年, 增温对 WUE 和 C_i 所产生的影响更明显。Zhou 等^[38]的研究发现, 在不同季节环境温度不同的情况下, 小麦对增温表现出不同的适应能力, 这也印证了增温对作物的影响会受环境温度限制。

本研究未发现 O_3 浓度升高和增温对水稻叶片光合作用和叶绿素含量的复合影响。前人的实验多为 O_3 浓度升高和增温对树木、小麦和大豆等研究^[19-21], 暂未关注二者对水稻的复合影响。Wang 等^[39]利用开顶箱对银杏的实验中发现增温和 O_3 浓度升高的复合影响促进银杏生长, 表现于增温对光合作用及抗氧化系统的促进作用抵消了高浓度 O_3 对光合作用的负面影响。Xu 等^[19]基于开顶箱设施对两种城市树种的研究也发现增温能缓解 O_3 浓度升高的不利影响。但本研究 O_3 浓度升高和增温对水稻光合速率和叶绿素含量的复合影响未达显著性水平, 表明在开放条件下增加冠层温度 1.5—2 °C 不足以对该试验品种产生高温胁迫。过去的研究利用开顶箱升高 O_3 浓度和温度探究二者对树木的影响, 开顶箱属于被动增温装置, 箱内温度高于自然环境温度^[40], 连续增温会因较高的升温幅度而刺激植物产生热胁迫, 促进叶片抗氧化酶的活性和抗氧化物质产生, 从而清除进入叶片内的 O_3 ^[19,39]。值得注意的是水稻的生长环境水分充足, 当出现高温时, 充足的水分蒸发能显著降低冠层温度, 缓解增温所带来的不利影响^[41]。未来研究需要从抗氧化能力、干物质分配和产量组成等方面进一步分析 O_3 浓度升高和增温对水稻的复合影响机制。

4 结论

本研究利用 O_3 -T-FACE 平台进行两年的重复实验, 探究 O_3 浓度升高和增温对水稻叶片光合作用的影响。结果表明 O_3 浓度升高显著降低了水稻灌浆后期的 A_{sat} 和 g_s , 这主要是由于叶绿素含量下降等非气孔因素限制。增温对灌浆后期叶片 A_{sat} 和 g_s 产生负面影响。增温还会增加叶片 WUE, 降低 C_i , 其影响效果受到环境温

度的限制。灌浆后期叶片光合速率对 O_3 浓度升高和增温的响应存在年际差异,2021 年灌浆期间高的环境 O_3 浓度和温度加重了叶片光合损失。实验设置的不同增温幅度间影响差异不显著。 O_3 浓度升高和增温对水稻叶片光合速率及叶绿素含量的复合影响未达显著性水平,表明未来 O_3 浓度和温度同时升高的环境下,二者对试验水稻品种的叶片光合作用的协同或拮抗效应不显著。

参考文献 (References):

- [1] 冯兆忠,李品,袁相洋,高峰,姜立军,代碌碌.我国地表臭氧生态环境效应研究进展.生态学报,2018,38(5):1530-1541.
- [2] Gaudel A, Cooper O R, Ancellet G, Barret B, Boynard A, Burrows J P, Clerbaux C, Coheur P F, Cuesta J, Cuevas E, Doniki S, Dufour G, Ebojie F, Foret G, Garcia O, Granados-Muoz M J, Hannigan J W, Hase F, Hassler B, Huang G, Hurtmans D, Jaffe D, Jones N, Kalabokas N, Kerridge B, Kulawik S, Latter B, Leblanc T, Flochmon E L, Lin W, Liu J, Liu X, Mahieu E, McClure-Begley A, Neu J L, Osman M, Palm M, Petetin H, Petropavlovskikh I, Querel R, Rappoe N, Rozanov A, Schultz M G, Schwab J, Siddans R, Smale D, Steinbacher M, Tanimoto H, Tarasick D W, Thouret V, Thompson A M, Trickl T, Weatherhead E, Wespes C, Worden H M, Vigouroux C, Xu X, Zeng G, Ziemke J. Tropospheric ozone assessment report: present-day distribution and trends of tropospheric ozone relevant to climate and global atmospheric chemistry model evaluation. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 2018, 6: 39.
- [3] Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K, Tignor M, Miller H L. Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Summary for policymakers. Cambridge: Cambridge University Press. (2021-08) [2022-04-20] <http://www.ipcc.ch/working-group/wgl/>.
- [4] Hu Y T, Wu Q G, Hu A X, Schroeder S. Quantifying contributions of ozone changes to global and Arctic warming during the second half of the twentieth century. *Climate Dynamics*, 2023, 61(3): 1209-1228.
- [5] Kou W B, Gao Y, Zhang S Q, Cai W J, Geng G N, Davis S J, Wang H, Guo X W, Cheng W X, Zeng X R, Ma M C, Wang H W, Wang Q Q, Yao X H, Gao H W, Wu L X. High downward surface solar radiation conducive to ozone pollution more frequent under global warming. *Science Bulletin*, 2023, 68(4): 388-392.
- [6] Heyneke E, Fernie A R. Metabolic regulation of photosynthesis. *Biochemical Society Transactions*, 2018, 46(2): 321-328.
- [7] 列淦文,叶龙华,薛立.臭氧胁迫对植物主要生理功能的影响.生态学报,2014,34(2):294-306.
- [8] Ainsworth E A. Understanding and improving global crop response to ozone pollution. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2017, 90(5): 886-897.
- [9] Wilkinson S, Mills G, Illidge R, Davies W J. How is ozone pollution reducing our food supply? *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(2): 527-536.
- [10] Feng Z Z, Xu Y S, Kobayashi K, Dai L L, Zhang T Y, Agathokleous E, Calatayud V, Paoletti E, Mukherjee A, Agrawal M, Park R J, Oak Y J, Yue X. Ozone pollution threatens the production of major staple crops in East Asia. *Nature Food*, 2022, 3: 47-56.
- [11] 冯兆忠,彭金龙.地表臭氧对中国主要粮食作物产量与品质的影响:现状与展望.农业环境科学学报,2020,39(4):797-804.
- [12] Shao Z S, Zhang Y L, Hu S W, Jing L Q, Wang Y X, Wang Y L, Yang L X. Identification of key responsive leaf traits for ozone tolerance in six modern indica and japonica rice cultivars (*Oryza sativa* L.) over two years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2023, 349: 108451.
- [13] Zahra N, Hafeez M B, Ghaffar A, Kausar A, Al Zeidi M, Siddique K H M, Farooq M. Plant photosynthesis under heat stress: effects and management, *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 206: 105178.
- [14] 蔡创.冬小麦和水稻生长与产量对 CO_2 浓度和温度同时升高的响应[D].南京:南京农业大学,2016.
- [15] 徐兴利,金则新,何维明,王兴龙,车秀霞.不同增温处理对夏蜡梅光合特性和叶绿素荧光参数的影响.生态学报,2012,32(20):6343-6353.
- [16] 周宁.开放式空气中 CO_2 浓度和温度升高对梗稻生长和光合的影响[D].扬州:扬州大学,2020.
- [17] Cai C, Li G, Di L J, Ding Y J, Fu L, Guo X H, Struik P C, Pan G X, Li H Z, Chen W P, Luo W H, Yin X Y. The acclimation of leaf photosynthesis of wheat and rice to seasonal temperature changes in T-FACE environments. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 539-556.
- [18] Wang B, Cai W W, Li J L, Wan Y F, Li Y E, Guo C, Wilkes A, You S C, Qin X B, Gao Q Z, Liu K W. Leaf photosynthesis and stomatal conductance acclimate to elevated $[CO_2]$ and temperature thus increasing dry matter productivity in a double rice cropping system. *Field Crops Research*, 2020, 248: 107735.
- [19] Xu S, Wang Y J, Zhang W W, Li B, Du Z, He X Y, Chen W, Zhang Y, Li Y, Li M H, Schaub M. Experimental warming alleviates the adverse effects from tropospheric ozone on two urban tree species. *Environmental Pollution*, 2021, 268(Pt A): 115289.
- [20] Hansen E M Ø, Hauggaard-Nielsen H, Launay M, Rose P, Mikkelsen T N. The impact of ozone exposure, temperature and CO_2 on the growth and yield of three spring wheat varieties. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 168: 103868.

- [21] Burkey K, Tisdale R, Zobel R, Ray S, Pursley W. Interactive effects of elevated ozone and temperature on growth and yield of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under field conditions. *Agronomy*, 2020, 10(11): 1803.
- [22] Tsai I C, Shu L S, Chen J P, Hsieh P R, Cheng C T. Projecting ozone impact on crop yield in Taiwan under climate warming. *The Science of The Total Environment*, 2022, 846: 157437.
- [23] 国家统计局. 中国统计年鉴 2022. 北京: 中国统计出版社, 2022.
- [24] 宋世鹏, 范萌, 陶金花, 陈三明, 顾坚斌, 韩宗甫, 梁晓霞, 陆晓艳, 王甜甜, 张莹. 基于集成学习方法的中国近地面臭氧浓度时空分布. *遥感学报*, 2023, 27(8): 1792-1806.
- [25] Xiong D L, Flexas J. From one side to two sides: the effects of stomatal distribution on photosynthesis. *The New Phytologist*, 2020, 228(6): 1754-1766.
- [26] 中国气象局. 中国温室气体公报. (2023-12-28). [2024-06-06]. http://www.cma.gov.cn/zfxgk/gknr/qxbg/202312/t20231218_5958795.html.
- [27] Lichtenthaler H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. Amsterdam: Elsevier, 1987: 350-382.
- [28] 龚金龙, 张洪程, 胡雅杰, 龙厚元, 常勇, 王艳, 邢志鹏, 霍中洋. 灌浆结实期温度对水稻产量和品质形成的影响. *生态学杂志*, 2013, 32(2): 482-491.
- [29] 付晓, 尚博, 张国友, 冯兆忠. 不同生育期臭氧熏蒸对水稻光合作用及生长的影响差异. *农业环境科学学报*, 2021, 40(10): 2066-2075.
- [30] 何龙鑫, 徐彦森, 冯兆忠, 张涵, 曹蓉, 钟鑫, 马艳泽. 不同水稻品种光合特性及叶绿素对臭氧浓度升高的响应差异. *农业环境科学学报*, 2023, 42(4): 715-723.
- [31] Ryang S Z, Woo S Y, Kwon S Y, Kim S H, Lee S H, Kim K N, Lee D K. Changes of net photosynthesis, antioxidant enzyme activities, and antioxidant contents of *Liriodendron tulipifera* under elevated ozone. *Photosynthetica*, 2009, 47(1): 19-25.
- [32] Burkart S, Bender J, Tarkotta B, Faust S, Castagna A, Ranieri A, Weigel H J. Effects of ozone on leaf senescence, photochemical efficiency and grain yield in two winter wheat cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2013, 199(4): 275-285.
- [33] Arshad M S, Farooq M, Asch F, Krishna J S V, Prasad P V V, Siddique K H M. Thermal stress impacts reproductive development and grain yield in rice. *Plant Physiology and Biochemistry: PPB*, 2017, 115: 57-72.
- [34] 袁嫚嫚, 朱建国, 刘钢, 王伟露. 不同天气水稻光合日变化对大气 CO₂ 浓度和温度升高的响应——FACE 研究. *生态学报*, 2018, 38(6): 1897-1907.
- [35] Xiong D L, Ling X X, Huang J L, Peng S B. Meta-analysis and dose-response analysis of high temperature effects on rice yield and quality. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 141: 1-9.
- [36] Quan Q, Zhang F Y, Tian D S, Zhou Q P, Wang L X, Niu S L. Transpiration dominates ecosystem water-use efficiency in response to warming in an alpine meadow. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2018, 123(2): 453-462.
- [37] López-Palacios C, Ramírez-Tobias H M, Flores J, Gelviz-Gelvez S M, Rojas-Velázquez A N, Saucedo-Acosta C P. Warming due to climate change alters physiological performance, biomass production and microenvironment of *Avena sativa*. *Brazilian Journal of Botany*, 2022, 45(3): 1139-1148.
- [38] Zhou H R, Xu M, Hou R X, Zheng Y P, Chi Y G, Ouyang Z. Thermal acclimation of photosynthesis to experimental warming is season-dependent for winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 150: 249-259.
- [39] Wang Y, Xu S, Zhang W, Li Y, Wang N, He X, Chen W. Responses of growth, photosynthesis and related physiological characteristics in leaves of *Acer ginnala* Maxim. to increasing air temperature and/or elevated O₃. *Plant Biology*, 2021, 23(Suppl 1): 221-231.
- [40] 江星浩, 谢柳娟, 叶思源, 周攀, 裴理鑫, 陈皓, 赵俐红. 江苏滨海湿地芦苇和互花米草光合特性对模拟增温的响应. *生态学报*, 2022, 42(19): 7760-7772.
- [41] 张彬, 郑建初, 黄山, 田云录, 彭兰, 卞新民, 张卫建. 抽穗期不同灌水深度下水稻群体与大气的温度差异. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 87-92.