

DOI: 10.11766/trxb202502060048

CSTR: 32215.14.trxb202502060048

纪洋, 杜一鸣, 赵梦颖, 张艺嘉, 李雨欣, 尚博, 冯兆忠. 不同水稻品种土壤养分和微生物群落对臭氧浓度升高的响应[J]. 土壤学报, 2025,

Ji Yang, DU Yiming, ZHAO Mengying, ZHANG Yijia, LI Yuxin, SHANG Bo, FENG Zhaozhong. Responses of Soil Nutrients and Microbial Communities to Elevated Ozone Concentrations across Different Rice Cultivars[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025,

不同水稻品种土壤养分和微生物群落对臭氧浓度升高的响应*

纪洋, 杜一鸣, 赵梦颖, 张艺嘉, 李雨欣, 尚博, 冯兆忠[†]

(气候系统预测与变化应对全国重点实验室, 中国气象局生态系统碳源汇开放重点实验室, 南京信息工程大学生态与应用气象学院, 南京 210044)

摘要: 近地层臭氧 (O_3) 浓度升高对水稻生产的威胁日益加剧, 但其对土壤养分循环及微生物等地下生态系统的影响机制及剂量效应尚不明晰。本研究以长江三角洲地区 3 种主栽水稻品种 (淮稻 5 号、南粳 5055 号、武运粳 27 号) 为对象, 通过开顶气箱 (Open Top Chamber) 模拟不同 O_3 浓度梯度 [NF (环境大气)、NF20 (环境大气+20 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$)、NF40 (环境大气+40 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$)、NF60 (环境大气+60 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$)] 的 84 d 熏蒸试验, 系统解析 O_3 浓度升高对稻田土壤养分含量及微生物群落的剂量效应。结果表明, O_3 浓度升高显著改变水稻灌浆期表层土壤硝态氮 (NO_3^- -N) 和有效磷 (AP) 含量、甲烷氧化菌 (*pmoA*) 和古菌丰度, 而可溶性有机碳 (DOC)、全碳 (TC)、速效钾 (AK) 含量、细菌和产甲烷菌丰度无显著响应。不同水稻品种存在特异性响应规律, O_3 和水稻品种的交互效应显著影响土壤铵态氮 (NH_4^+ -N)、 NO_3^- -N 和 AP 含量, 其中 O_3 熏蒸显著降低淮稻 5 号土壤 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 含量、武运粳 27 号 NO_3^- -N 含量, 其抑制作用随 O_3 浓度升高而减弱; 而高浓度 NF60 处理下南粳 5055 号 NO_3^- -N、武运粳 27 号 NH_4^+ -N 含量显著增加。淮稻 5 号土壤 AP 含量与 O_3 浓度呈显著负相关, 而其他两个品种无显著剂量效应。 O_3 熏蒸显著增加南粳 5055 和武运粳 27 品种土壤 *pmoA* 丰度, 其促进效应与 O_3 浓度呈显著正相关。同时 O_3 浓度升高显著改变土壤细菌群落结构, 其中南粳 5055 品种绿弯菌门 (Chloroflexi)、武运粳 27 品种拟杆菌门 (Bacteroidota) 的相对丰度与 O_3 浓度呈显著正相关, 南粳 5055 品种 Bacteroidota、淮稻 5 品种脱硫菌门 (Desulfobacterota) 则呈显著负相关, 而南粳 5055、武运粳 27 品种碳氮代谢通路丰度随 O_3 浓度升高呈非线性剂量关系。研究结果表明不同水稻品种的土壤养分含量和微生物群落对 O_3 胁迫存在特异性响应, 且其对 O_3 的敏感度可能存在阈值浓度, 因此关于 O_3 胁迫对地下生态系统元素循环的影响机制及其关键生态阈值的精确量化, 仍需长期定位观测来深入解析。研究可为量化 O_3 污染的稻田生态风险及抗性品种选育提供理论依据。

关键词: 臭氧; 水稻品种; 土壤养分; 土壤微生物; 水稻土

中图分类号: S19

文献标志码: A

Responses of Soil Nutrients and Microbial Communities to Elevated Ozone Concentrations across Different Rice Cultivars

* 国家自然科学基金项目(42130714, 42477124)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 42130714, 42477124)

[†] 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhaozhong.feng@nuist.edu.cn

作者简介: 纪洋 (1986—), 女, 博士, 教授, 主要从事土壤碳氮循环与全球变化。E-mail: jiyang@nuist.edu.cn

收稿日期: 2025-02-06; 收到修改稿日期: 2025-06-26; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2025- -

Ji Yang, DU Yiming, ZHAO Mengying, ZHANG Yijia, LI Yuxin, SHANG Bo, FENG Zhaozhong[†]

(State Key Laboratory of Climate System Prediction and Risk Management, Key Laboratory of Ecosystem Carbon Source and Sink, China Meteorological Administration, School of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: 【Objective】 Elevated near-surface ozone (O_3) concentrations are an increasing threat to rice production, but the mechanisms and dose effects on below-ground ecosystems, including soil nutrient cycling and microbial communities, remain poorly understood. 【Method】 This study targeted three major rice cultivars (HuaiDao 5, NanJing 5055, and WuYunJing 27) in the Yangtze River Delta. Using open-top chambers, we conducted an 84-day fumigation experiment with four ozone concentration gradients, including [NF (ambient air), NF20 (ambient air + 20 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$), NF40 (ambient air + 40 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$), and NF60 (ambient air + 60 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$)], to systematically analyze the dose-response effects of elevated O_3 concentration on soil nutrients and microbial communities in paddy fields. 【Results】 The results showed that increasing O_3 concentration significantly altered soil NO_3^- -N and available phosphorus (AP) contents, as well as the abundances of methanotrophs (*pmoA* gene) and archaea during the rice filling stage, whereas no significant effects were observed for soil DOC, total carbon (TC), available potassium (AK), bacterial or methanogen (*mcrA* gene) abundances. The interaction between O_3 fumigation and rice cultivar significantly affected soil NH_4^+ -N, NO_3^- -N, and AP contents. Specifically, O_3 fumigation significantly reduced NO_3^- -N contents in HuaiDao 5 and WuYunJing 27, although the inhibitory effect weakened with increasing O_3 concentration. In contrast, NH_4^+ -N content in NanJing 5055 significantly increased under the highest O_3 treatment (NF60). Similarly, NH_4^+ -N in HuaiDao 5 decreased under O_3 stress but the effect weakened at higher concentrations, whereas NH_4^+ -N in WuYunJing 27 increased under NF60. AP content in HuaiDao 5 exhibited a negative correlation with O_3 concentration, whereas no significant effects were observed in the other two cultivars. O_3 fumigation significantly increased the abundance of *pmoA* gene in NanJing 5055 and WuYunJing 27, with the promoting effect intensifying under higher O_3 concentrations. Soil bacterial community analysis revealed cultivar-specific responses, the relative abundance of Bacteroidota in WuYunJing 27 and Chloroflexi in NanJing 5055 was positively correlated with O_3 concentration, while the relative abundance of Bacteroidota in NanJing 5055 and Desulfobacterota in HuaiDao 5 showed significant negative correlations. Moreover, the abundance of carbon and nitrogen metabolic pathways in NanJing 5055 and WuYunJing 27 exhibited nonlinear dose-response relationships with increasing O_3 concentrations. 【Conclusion】 Our findings demonstrate that soil nutrient dynamics and microbial community responses to O_3 stress are highly cultivar-specific, with evidence suggesting the existence of threshold concentrations for O_3 sensitivity. However, accurately quantifying the mechanisms underlying O_3 -induced alterations in below-ground elemental cycling and identifying key ecological thresholds will require long-term in situ observations. These findings offer critical insights for assessing the ecological risks of ozone pollution in rice paddies and guiding the selection of ozone-tolerant cultivars.

Key words: Ozone; Rice cultivar; Soil nutrient; Soil microbiota; Paddy soil

地表臭氧 (O_3) 指距离地球表面 15 km 范围内的近地层 O_3 , 大部分是人为活动排放的氮氧化物、非甲烷类挥发性有机化合物、一氧化碳等前体物在强烈光照下发生光化学反应而产生的二次污染物, 对植被有毒害作用^[1]。随全球城市化进程加快, 地表 O_3 浓度不断升高, 截至 2023 年我国 339 个地级及以上城市 O_3 日最大 8 小时平均值第 90 百分位数高达 64 $nmol \cdot mol^{-1}$, 较 2020 年下降了 0.7%^[2]。在植物生长发育旺盛的夏季 O_3 浓度甚至超过 100 $nmol \cdot mol^{-1}$, 远超 O_3 对植物生长危害的阈值 (40 $nmol \cdot mol^{-1}$)^{[2][3]}。我国是重要的水稻生产大国, 而 O_3 高浓度污染时期与水稻关键生长期几乎同步, 最新研究表明, O_3 浓度升高使我国水稻产量降低约 23%^[4]。

近年来, 有关 O_3 浓度升高对稻田生态系统的影响大多集中在对水稻生长、产量等地上部的研究, 如 O_3 直接作用于作物叶片, 造成植物叶片的可见损伤, 光合作用活性降低、生物量积累减少

和作物产量降低等^{[5]-[7]}。当植物叶片暴露于高浓度 O_3 中, 由于自我修复机制, 植物会利用更多的碳来修补叶片的损伤而维持光合作用, 导致碳水化合物在叶片中积累并减少对根部的运转, 使根部生物量减少^{[8][9]}, 植物根系分泌物的释放量和组成也随之改变^[10]。因此, 地表 O_3 浓度升高极有可能影响植物-土壤界面的养分循环及相关土壤微生物。由于 O_3 渗透到土壤中的范围仅限于顶部的几毫米, 因此 O_3 仅能通过植物介导间接影响土壤性质^[11], 例如: O_3 浓度升高通过减少植物根系向土壤中的碳源输入, 降低了土壤 DOC 含量^[12]; 通过抑制根系生长和活性影响土壤中氮的矿化与固定, 进而减少土壤中 NH_4^+-N 含量^[13]。 O_3 浓度升高对于土壤微生物的影响表现在改变土壤微生物的群落组成和代谢活性、提高土壤中真菌与细菌的比值, 以及影响与碳氮循环相关的特定功能基因的丰度^{[14]-[16]}。然而上述研究多聚焦于单一 O_3 浓度的影响, O_3 对土壤养分和微生物的影响可能存在类似于植物响应的剂量非线性特征^{[17][18]}, 因此 O_3 污染对土壤养分及微生物的剂量效应尚不明晰。

水稻品种选择是实现农业高产高效和低碳减排的关键措施。由于生理特性和生长习性的差异, 不同水稻品种对臭氧胁迫的耐受性存在显著差异^[19]。研究表明, 杂交稻品种通常较常规稻对 O_3 更为敏感, 表现出更严重的叶片损伤、凋萎以及产量损失等现象^[4]。这种差异主要归因于不同品种间叶片气孔导度的差异, 而 O_3 胁迫可进一步降低植物气孔导度, 抑制光合作用^[20]。相较而言, 常规稻通常表现出更强的臭氧耐受性, 在生物量等方面具有一定优势^[20]。值得注意的是, 即使在常规稻品种内部, 也存在显著的耐受性差异。如邵在胜等^[21]研究发现, 在 $100\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ O_3 浓度下常规稻品种 Kasalath 叶片净光合速率仅降低 5%~8%, 而敏感型常规稻品种 Nipponbare 降幅高达 20%~25%, 因此不同常规稻品种对 O_3 的响应也存在显著差异。本团队近期研究^[22]进一步发现, 不同浓度 O_3 对水稻地上部分光合速率的影响机制存在差异, 低浓度 O_3 主要引起气孔限制, 而高浓度 O_3 则同时诱发气孔限制和由叶绿素降解导致的生化限制。以上研究表明, 不同 O_3 污染水平对作物生长的影响机制各异, 且不同作物品种对 O_3 胁迫的响应也存在显著差异。然而, 现有研究多聚焦于 O_3 浓度或品种等单一因素, 系统探讨 O_3 浓度梯度与品种间交互作用的研究仍较为缺乏。

本研究以开顶气箱 (Open Top Chamber, OTC) 作为试验平台, 设置 4 种 O_3 熏蒸浓度处理 (NF、NF20、NF40、NF60), 选取长江三角洲地区三种广泛种植的常规稻品种 (淮稻 5 号、南粳 5055 号、武运粳 27 号), 系统探究不同 O_3 浓度对稻田土壤养分含量及微生物群落结构与丰度的影响, 旨在揭示不同水稻品种下土壤养分循环对 O_3 胁迫的敏感性差异。研究结果有助于深化对地表 O_3 污染影响稻田生态系统过程的认知, 为 O_3 污染背景下科学开展农田水稻品种选择和管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点概况

该试验区位于江苏省扬州市江都区南京信息工程大学扬州绿色农业研究与示范基地 ($32^{\circ}25'N$, $119^{\circ}43'E$), 属亚热带季风气候, 年均温 $14.8^{\circ}C$, 年均降水量 $1\,147\text{ mm}$, 年日照时间 $2\,140\text{ h}$, 全年无霜期平均 220 d , 当地实行长期的稻麦轮作体系, 是典型的农田生态系统。试验选用的三种供试水稻品种分别为淮稻 5 号、南粳 5055 号和武运粳 27 号, 均为长三角地区广泛种植的水稻品种。各水稻品种在 2020 年 5 月 20 日育苗, 7 月 2 日将长势一致的幼苗进行田间插秧, 7 月 25 日至 10 月 14 日期间每天 8:00—18:00 进行熏蒸 (雨天除外)。

1.2 试验设计与样品采集

通过开顶箱 (OTC) 设施设置 4 个 O_3 浓度梯度处理, 包括 NF (环境大气)、NF20 (环境大气 + $20\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ O_3)、NF40 (环境大气 + $40\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ O_3)、NF60 (环境大气 + $60\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ O_3), 每个处理 3 座 OTC 重复, 共设置 12 座 OTC。水稻生长期间 NF、NF20、NF40 和 NF60 处理的臭氧 M10 (8:00-18:00) 平均浓度分别为 $(38.0\pm 1.6)\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ O_3 、 $(51.2\pm 0.6)\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ O_3 、 (66.7 ± 1.0)

$\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}\text{O}_3$ 和 $(84.2\pm 0.8)\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}\text{O}_3$ 。每座 OTC 中分别种植淮稻 5 号、南粳 5055 号、武运粳 27 号三种水稻品种。水稻生长期的水肥管理模式参考当地操作, 其中水分管理方式为长期淹水。OTC 为高 2.3 m, 直径 4.8 m 的正八面柱体, 顶部留有直径约 3 m 的开口。 O_3 由 O_3 发生器 (HY003, 济南创成科技有限公司) 产生, 通过风机混合空气通入每个 OTC 内。OTC 中 O_3 浓度由 49i O_3 分析仪 (美国 Thermo Scientific 公司) 监测。

在水稻灌浆期 (9 月 21—23 日) 采集不同处理表层 (0~15 cm) 土壤样品, 取样位置均靠近植株, 每座 OTC 内每个品种三个重复, 分别装入做好标记的无菌密封袋中, 一部分用于土壤养分的测定, 一部分用于土壤微生物群落结构和丰度的测定。土壤全碳 (TC) 含量采用元素分析仪测定, 可溶性有机碳 (DOC) 测定采用浸提法-TOC 仪测定, 铵态氮 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) 和硝态氮 ($\text{NO}_3^-\text{-N}$) 采用比色法测定, 速效钾 (AK) 采用火焰光度计法测定, 有效磷 (AP) 采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗分光光度法测定^[23]。

1.3 土壤微生物丰度测定

称取 0.5 g 新鲜土样, 采用 Fast DNA SPIN Kit (MP Biomedicals, Germany) 提取总 DNA, 利用 NanoDrop ND-1000 测定 DNA 浓度与纯度, 并通过琼脂糖凝胶电泳检测完整性。采用 LightCycler ST300 (Roche Diagnostics, Germany) 进行定量 PCR, 分析细菌 16S rRNA、古菌 16S rRNA、产甲烷菌 *mcrA* 基因及甲烷氧化菌 *pmoA* 基因的丰度, 所用引物分别为 Ba519f/Ba907r、Ba364f/Ba934r、m1as/mcrA-rev 和 A189F/mb661R。

qPCR 反应体系为 25 μL , 包括 12.5 μL SYBR Green JumpStart Taq Ready Mix、0.66 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 引物、0.4 $\mu\text{g}\cdot\mu\text{L}^{-1}$ BSA、2 μL 稀释 DNA 模板, 余量为无菌水。各基因扩增程序如下: 细菌 16S rRNA: 95 $^{\circ}\text{C}$ 5 min; 30 个循环 (94 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 55 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 30 s); 古菌 16S rRNA: 94 $^{\circ}\text{C}$ 5 min; 40 个循环 (94 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 52 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 60 s); *mcrA*: 94 $^{\circ}\text{C}$ 3 min; 35 个循环 (94 $^{\circ}\text{C}$ 25 s, 50 $^{\circ}\text{C}$ 45 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 60 s); *pmoA*: 95 $^{\circ}\text{C}$ 5 min; 35 个循环 (92 $^{\circ}\text{C}$ 1 min, 50 $^{\circ}\text{C}$ 1.5 min, 72 $^{\circ}\text{C}$ 60 s)。标准曲线通过 PEASY-T3 试剂盒克隆扩增片段, 提取质粒后用 NanoDrop ND-2000 测定浓度, 计算基因拷贝数。将质粒进行 10 倍系列稀释, 与样品同步扩增, 构建以稀释倍数对数为横坐标、Ct 值为纵坐标的标准曲线, 溶解曲线均呈单峰, R^2 为 0.991~0.999。

1.4 土壤细菌群落结构测定

采用 Illumina MiSeq 高通量测序技术, 对土壤细菌 16S rRNA 基因进行扩增与测序。扩增引物为 515F 和 907R, 每个样本引物中均含 6 bp 条形码序列以区分样本。PCR 反应体系包括: 5 μL 10 $\times$ AccuPrimeTM PCR 缓冲液 II、0.5 μL AccuPrimeTM Taq 酶 (Thermo Scientific, Germany)、0.25 μL BSA、0.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 引物、2 μL 模板, 总反应体积 50 μL 。扩增程序为: 95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 5 min; 25~30 个循环 (95 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 55 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 45 s); 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 10 min。PCR 产物经 1% 琼脂糖凝胶电泳鉴定并用 TaKaRa 胶回收试剂盒纯化, 纯化后等量混合进行 MiSeq 测序。测序覆盖度为 88%~92%。测序数据经 USEARCH 软件去除嵌合体, 获得高质量 Clean Tags, 并在 97% 相似度下通过 unioise3 算法聚类为 OTU。利用 RDP Classifier 在 Silva 数据库上进行物种注释, 功能预测采用 PICRUST2 (v2.3.0b) 与 KEGG 数据库比对获得功能基因的相对丰度。原始测序数据已上传至 NCBI 并获得登录号 (PRJNA985102)。

1.5 数据处理

采用 Excel 2019 进行数据处理, 采用 SPSS26.0 进行单因素方差分析 (one way ANOVE)、LSD 法进行多重比较, 采用 Origin2023 绘制图形, 采用 R 4.3.1 中 “dplyr” “ggplot2” 和 “linkET” 包进行 Mantel 检验和相关性热图绘制。

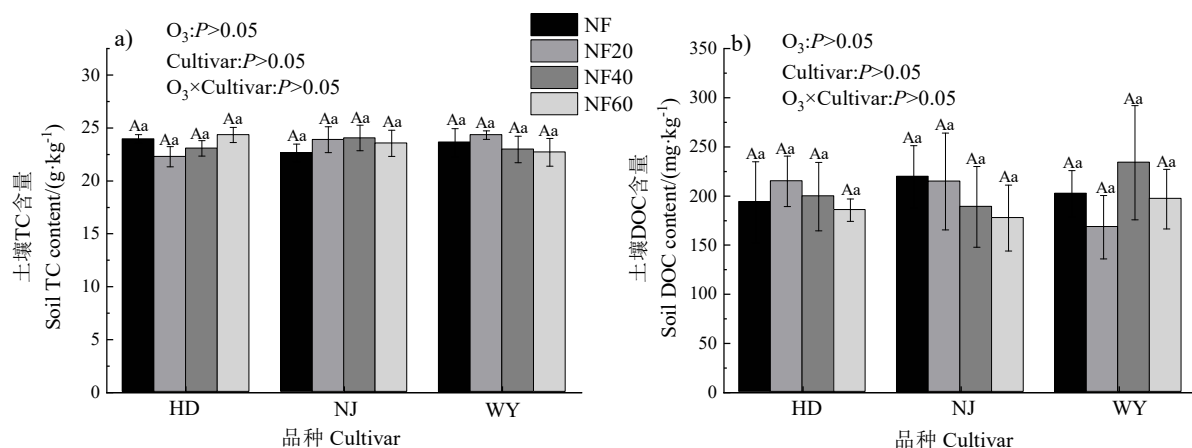
Mantel 检验是控制了第三个距离矩阵的效应后来检验两个距离矩阵间的相关性。本研究以 O_3 浓度和水稻品种为一矩阵, 采用 Mantel Test 方法分析 O_3 浓度与水稻品种和稻田土壤养分因子与微生物丰度矩阵的相关性。采用 R Studio 软件绘制 Mantel test 结果, 当 Mantel's r 值 < 0.2 时, 表明两个

矩阵相关性较低, 当 Mantel's r 值在 0.2~0.4 时, 表明两矩阵仅有部分重合, 相关性较高, 当 Mantel's r 值大于等于 0.4 时, 表明两矩阵大部分重合, 重合度最高。统计检验水平 Mantel's $P < 0.01$ 时, Mantel's r 值越高, 两矩阵相关性越强, 反之亦然。

2 结果

2.1 不同水稻品种土壤碳含量对 O_3 浓度升高的响应

不同浓度 O_3 、水稻品种及二者的交互效应对土壤 TC 和 DOC 含量均无显著影响 ($P > 0.05$)。三种水稻品种土壤 TC 含量在不同浓度 O_3 熏蒸下变化范围在 22.2~24.3 $g \cdot kg^{-1}$ (图 1a)。三种水稻品种土壤 DOC 含量在 O_3 浓度梯度熏蒸下变化范围为 168.2~233.8 $mg \cdot kg^{-1}$ (图 1b), 其中淮稻和南粳品种土壤 DOC 含量在低 O_3 浓度 (NF, NF20) 处理下最高, 在高浓度 (NF60) 处理下最低, 而武运粳品种呈相反规律。



注: 左上角为双因素方差分析结果; “ $O_3 \times Cultivars$ ”表示二者的交互效应; 不同大写字母表示同一 O_3 浓度不同水稻品种的差异显著; 不同小写字母表示同一水稻品种不同 O_3 浓度的差异显著。NF, 环境大气; NF20, 环境大气+20 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$; NF40, 环境大气+40 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$; NF60, 环境大气+60 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$; HD, 淮稻 5 号; NJ, 南粳 5055 号; WY, 武运粳 27 号; 下同。Note: The results of the two-way ANOVA are shown in the upper left, and “ $O_3 \times Cultivars$ ” indicates the interaction effect. Different capital letters indicate significant differences in ozone concentrations among different rice cultivars, and different lowercase letters indicate significant differences in O_3 concentrations in the same rice cultivars. NF, ambient air; NF20, ambient air + 20 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$; NF40, ambient air + 40 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$; NF60, ambient air + 60 $nmol \cdot mol^{-1} O_3$; HD, Huaidao 5; NJ, Nanjing 5055; WY, Wuyunjing 27; The same below.

图 1 不同水稻品种土壤 TC 和 DOC 含量对 O_3 浓度梯度的响应

Fig. 1 Responses of soil TC and DOC contents in different rice cultivars to O_3 concentration gradients

2.2 不同水稻品种土壤氮含量对 O_3 浓度升高的响应

不同 O_3 浓度和水稻品种对土壤 NH_4^+-N 含量无显著主效应 (图 2a), 但二者存在显著交互作用 ($P < 0.05$)。淮稻和武运粳品种对 O_3 处理响应较为敏感, 且趋势相反 (图 2b)。 O_3 浓度升高显著抑制淮稻土壤 NH_4^+-N 含量, NF20、NF40、NF60 处理分别较对照降低 36.7%、29.4%、27.9% ($P < 0.05$); 而武运粳则表现出 NH_4^+-N 含量随 O_3 浓度升高而增加的趋势, NF60 处理下提升 33.9% ($P > 0.05$)。在 NF 处理下, 淮稻品种土壤 NH_4^+-N 含量显著高于南粳与武运粳品种 ($P < 0.05$)。

O_3 浓度对土壤 NO_3^--N 含量具有极显著影响 ($P < 0.001$), 与水稻品种存在极显著交互作用 ($P < 0.01$, 图 2c)。三品种均对 O_3 响应敏感但趋势各异 (图 2d)。淮稻品种土壤 NO_3^--N 含量随 O_3 浓度升高显著下降, 降幅为 29.6%~31.5% ($P < 0.05$)。南粳品种则呈升高趋势, NF60 处理下 NO_3^--N 含量显著高于其他处理 ($P < 0.05$)。武运粳品种表现为低浓度 O_3 抑制明显, NF20、NF40 处理分别较

对照降低 31.1%和 30.4% ($P < 0.05$)；高浓度则无显著抑制，甚至在较低浓度下显著升高 ($P < 0.05$)。

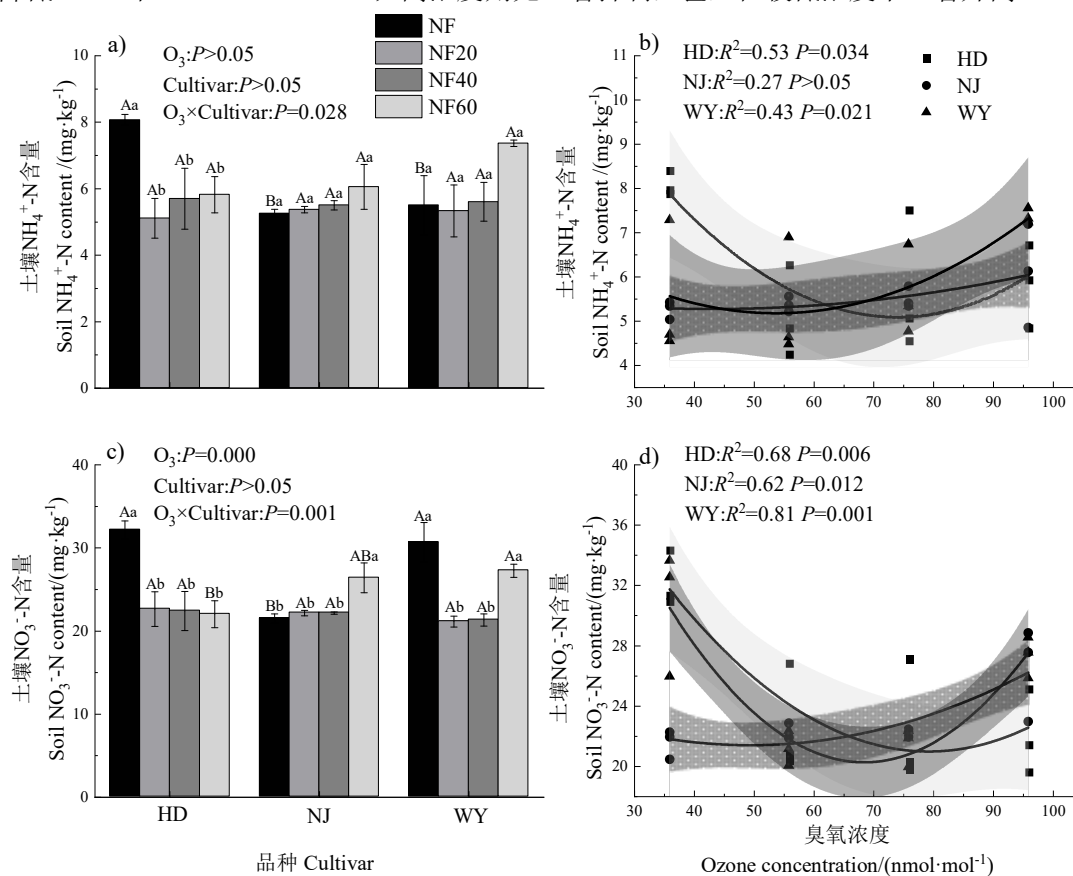


图 2 不同水稻品种土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量对 O_3 浓度梯度的响应

Fig. 2 Responses of soil $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ contents in different rice cultivars to O_3 concentration gradients

2.3 不同水稻品种土壤磷钾含量对 O_3 浓度升高的响应

如图 3a 所示，不同浓度 O_3 处理显著影响土壤 AP 含量 ($P < 0.05$)，品种主效应不显著，但二者存在显著交互作用 ($P < 0.05$)。淮稻与武运粳品种对 O_3 胁迫较为敏感，且响应模式不同 (图 3b)。淮稻土壤 AP 含量随 O_3 浓度升高显著下降，最高降幅达 60.0% (NF60) ($P < 0.05$)。武运粳品种表现为低浓度 O_3 抑制，而高浓度则转为促进，低 O_3 处理 (NF20 和 NF40) 降低 27.1%~29.1%，NF60 处理较对照升高 27.5% ($P > 0.05$)。此外，NF 处理下淮稻品种 AP 含量显著高于南粳与武运粳品种，差异分别达 119.5%和 72.3% ($P < 0.05$)。

不同浓度 O_3 熏蒸、水稻品种及二者交互效应对土壤 AK 含量均无显著影响 (图 3c, $P > 0.05$)。不同浓度 O_3 处理间无显著差异 ($P > 0.05$)，南粳和武运粳品种土壤 AK 含量随 O_3 浓度升高呈先降后升趋势 (图 3d)，但均无显著相关性 ($P > 0.05$)。

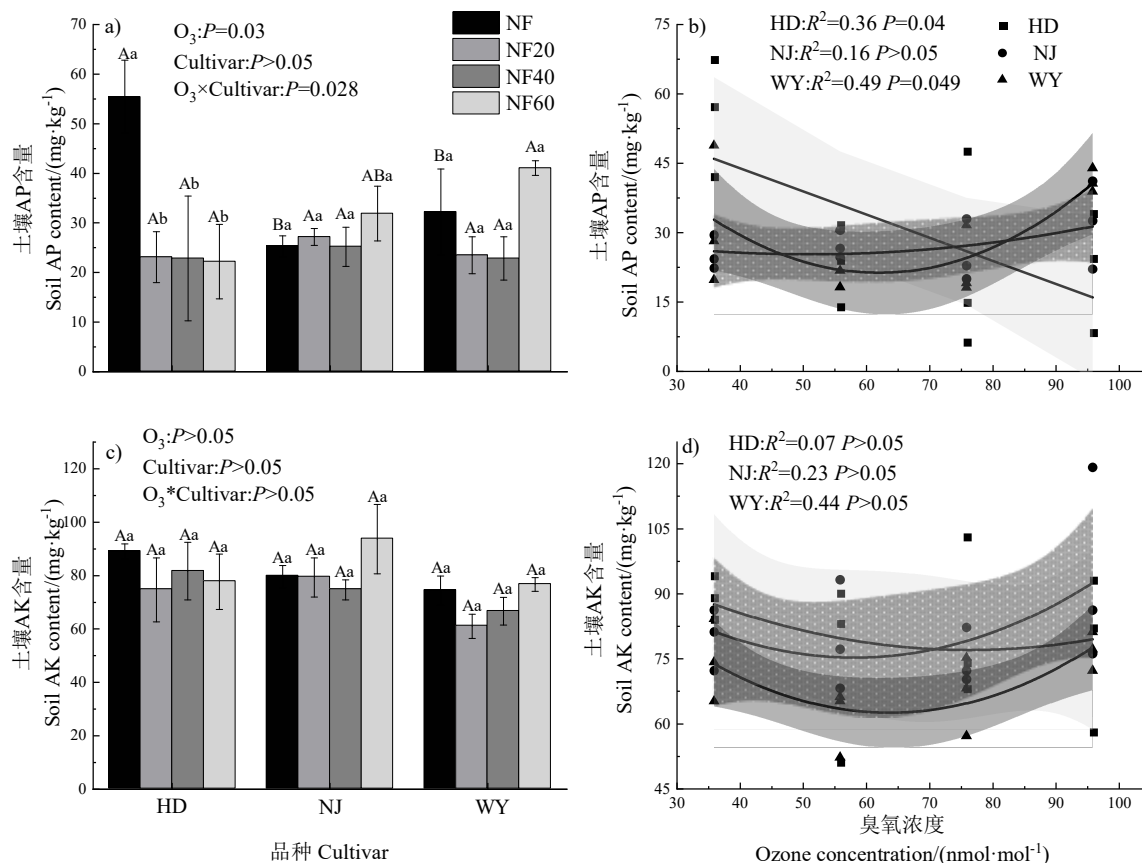


图 3 不同水稻品种土壤 AP 和 AK 含量对 O₃ 浓度梯度的响应

Fig. 3 Responses of soil AP and AK contents in different rice cultivars to O₃ concentration gradients

2.4 不同水稻品种土壤微生物丰度对 O₃ 浓度升高的响应

土壤细菌丰度对不同浓度 O₃、水稻品种及两者的交互效应无显著响应 (图 4a, 图 4b, $P > 0.05$)。不同浓度 O₃ 对土壤古菌丰度呈现显著影响 (图 4c, $P < 0.05$)，而不同水稻品种及两者间交互效应均无显著影响 ($P > 0.05$)。NF60 处理下淮稻 5 号土壤古菌丰度显著高于 NF20 处理 273.0% ($P < 0.05$)。整体来看，土壤古菌丰度随 O₃ 浓度升高呈现极显著升高趋势，均在 NF60 处理时达到最大值 (图 4d)。

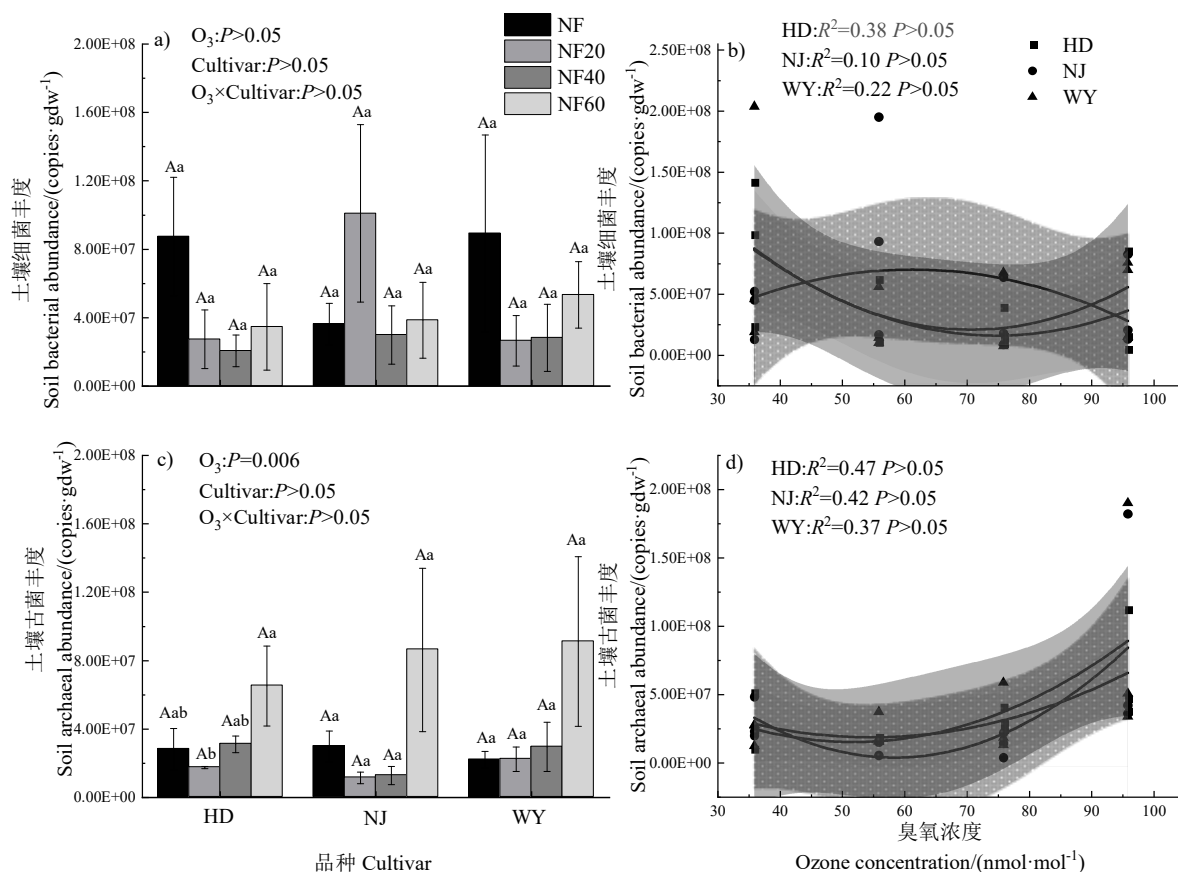


图4 不同水稻品种土壤细菌和古菌丰度对 O_3 浓度梯度的响应

Fig. 4 Responses of soil bacterial and archaeal abundances in different rice cultivars to O_3 concentration gradients

如图5所示,土壤产甲烷菌(*mcrA*)丰度对 O_3 浓度、水稻品种及其交互作用均无显著影响($P > 0.05$),尽管在NF处理下三品种均表现出较高丰度,且随 O_3 浓度升高呈下降趋势,但差异未达显著水平(图5a,图5b)。相比之下,土壤甲烷氧化菌(*pmoA*)丰度对 O_3 浓度表现出显著响应($P < 0.05$),但不受品种和交互效应影响($P > 0.05$)。其中南粳与武运粳品种对 O_3 浓度敏感,*pmoA*基因丰度与 O_3 浓度呈显著正相关(图5d, $P < 0.05$)。南粳品种在NF60处理下*pmoA*丰度显著高于其他处理,且分别较淮稻和武运粳显著升高281.8%和355.9%($P < 0.01$);武运粳品种在NF40处理下*pmoA*丰度较对照显著提高34倍($P < 0.05$)。而淮稻品种*pmoA*丰度对 O_3 处理无显著变化($P > 0.05$)。

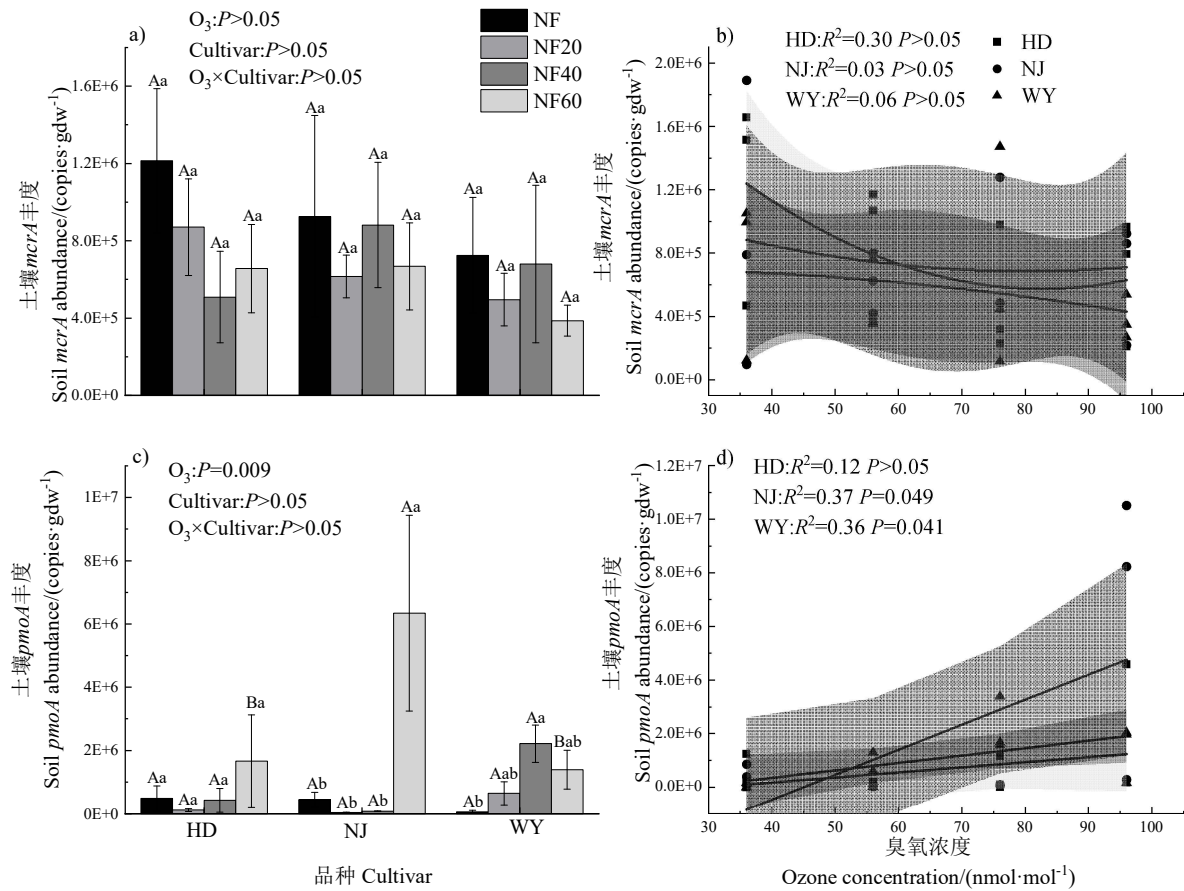
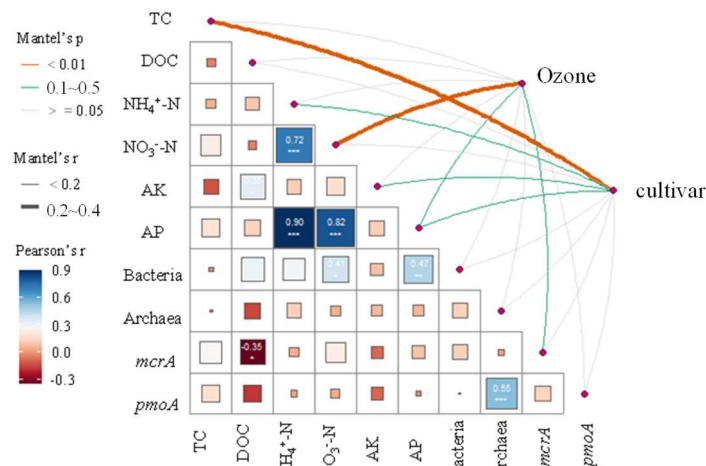


图 5 不同水稻品种土壤 *mcrA* 和 *pmoA* 丰度对 O_3 浓度梯度的响应

Fig. 5 Response of soil *mcrA* and *pmoA* abundance in different rice cultivars to O_3 concentration gradients

2.5 O_3 浓度和水稻品种与土壤因子的相关性

O_3 浓度梯度、水稻品种与土壤因子间的相关性结果不同。如图 6 所示, O_3 浓度与土壤 NO_3^- -N 含量的相关性 ($0.2 < r < 0.4$) 和显著性 ($P < 0.01$) 均较高; O_3 浓度虽对土壤 AP 含量和 *mcrA* 丰度均有显著影响 ($0.01 < P < 0.05$), 但相关性较弱 ($r < 0.2$)。水稻品种与土壤 TC 含量的相关性 ($0.2 < r < 0.4$) 和显著性 ($P < 0.01$) 均较高; 水稻品种虽对土壤 NH_4^+ -N、AK 和 AP 含量均有显著影响 ($0.01 < P < 0.05$), 但相关性较弱 ($r < 0.2$)。



注: TC, 全碳; DOC, 可溶性有机碳; $\text{NH}_4^+\text{-N}$, 铵态氮; $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 硝态氮; AP, 有效磷; AK, 速效钾; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$ 。Note: TC, Total carbon; DOC, Dissolved organic carbon; $\text{NH}_4^+\text{-N}$, Ammonium nitrogen; $\text{NO}_3^-\text{-N}$, Nitrate nitrogen; AP, Available phosphorus; AK, Available potassium; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$ 。

图 6 O_3 浓度和水稻品种与土壤因子间曼特尔检验分析

Fig. 6 Mantel-Test analysis between ozone concentrations, rice varieties and soil factors

2.6 不同水稻品种土壤细菌群落结构对 O_3 浓度升高的响应

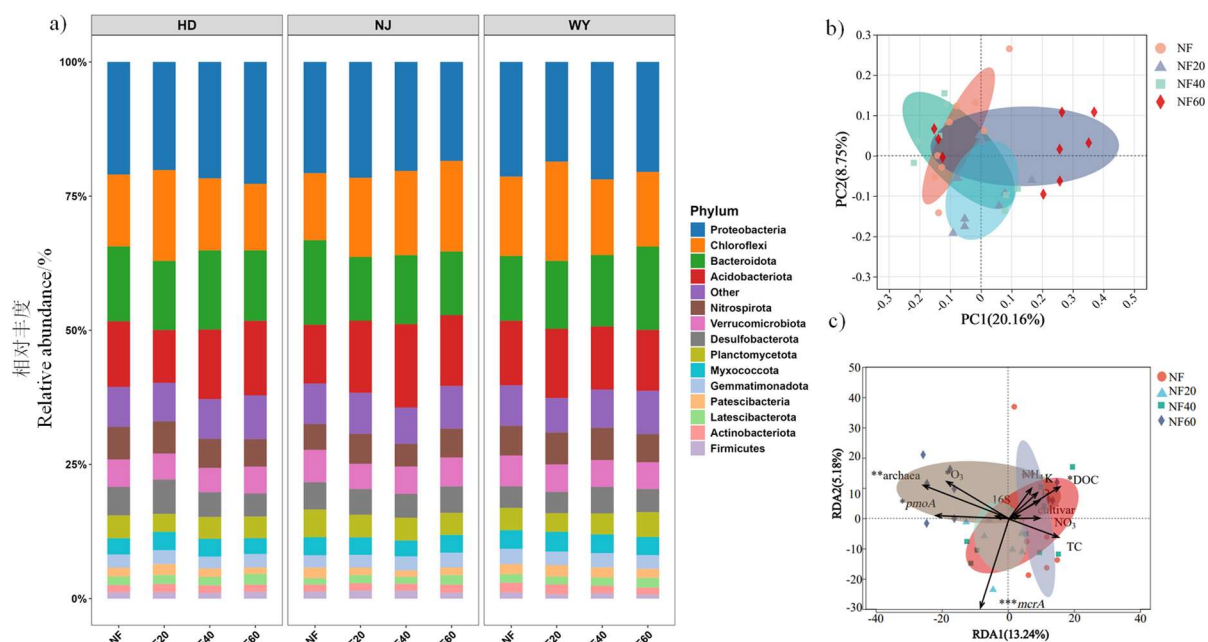
土壤细菌群落主要由变形菌门 (Proteobacteria)、绿弯菌门 (Chloroflexi)、拟杆菌门 (Bacteroidota) 和酸杆菌门 (Acidobacteria) 构成 (图 7a)。双因素方差分析 (表 1) 表明, O_3 浓度对 Chloroflexi 丰度具有极显著影响 ($P < 0.01$), 而品种与 O_3 的交互作用对 Chloroflexi 和 Bacteroidota 的丰度也产生极显著影响 ($P < 0.01$)。此外, NF20 处理下, 南粳品种的 Desulfobacterota 丰度显著高于武运粳。回归分析结果 (图 8) 进一步显示, 不同品种土壤细菌群落对 O_3 胁迫响应存在差异。南粳品种 Chloroflexi 丰度与 O_3 浓度呈显著正相关, 而其 Bacteroidota 丰度则呈负相关 ($P < 0.05$); 武运粳品种 Bacteroidota 丰度与 O_3 浓度显著正相关; 淮稻品种的 Desulfobacterota 丰度则与 O_3 浓度显著负相关 ($P < 0.05$)。

表 1 O_3 、水稻品种及二者的交互效应对土壤细菌群落结构的影响

Table 1 Effects of O_3 , rice cultivars and their interactive effects on soil bacterial structure

土壤细菌物种 Soil bacterial	品种 Cultivar	O_3 Ozone	品种 $\times$ O_3 Cultivar $\times$ Ozone
Proteobacteria	0.360	0.582	0.155
Chloroflexi	0.212	0.006**	0.022*
Bacteroidota	0.590	0.166	0.008**
Acidobacteriota	0.167	0.174	0.382
Desulfobacterota	0.052	0.532	0.067
Verrucomicrobiota	0.311	0.104	0.859
Nitrospirota	0.360	0.725	0.862
Planctomycetota	0.146	0.062	0.502
Myxococcota	0.111	0.609	0.710
Gemmatimonadota	0.317	0.872	0.395
Patescibacteria	0.206	0.269	0.634
Latescibacterota	0.186	0.354	0.906
Actinobacteriota	0.409	0.649	0.750
Firmicutes	0.026*	0.751	0.662

基于 PCoA 分析, 土壤细菌群落在不同 O_3 处理下于坐标空间中呈显著分离, 表明 O_3 浓度梯度对群落结构具有明显影响 (图 7b)。冗余分析 (RDA) 进一步揭示, 土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、TC、DOC、AK、AP 含量及水稻品种与 RDA1 轴正相关, DOC 含量与细菌群落结构呈显著正相关 ($P < 0.05$), 为主要的驱动因子 (图 7c)。相较之下, O_3 浓度及 *mcrA*、*pmoA*、古菌丰度与 RDA1 轴呈负相关, 其中 *mcrA* 基因丰度与群落结构呈极显著负相关 ($P < 0.001$), 其余因素也均达显著水平 ($P < 0.05$)。变量分解结果显示, 影响细菌群落结构的主导因子依次为 *mcrA*、古菌、*pmoA* 丰度、 O_3 浓度及 DOC 含量, 综合反映了 O_3 胁迫下微生物功能群与碳氮供给状况的协同调控作用。



注: a), 三种品种不同处理下土壤细菌群落组成; b), 不同处理下土壤细菌群落的 PCoA 分析; c), 不同处理下土壤细菌群落结构与理化性质及微生物丰度的冗余分析; Note: a), Soil bacterial community composition under different treatments of three cultivars; b), PCoA analysis of soil bacterial communities under different treatments; c), Redundancy analysis of soil bacterial community structure in relation to soil physicochemical properties and microbial abundance under different treatments.

图 7 O₃ 浓度梯度对不同水稻品种土壤细菌群落组成和结构的影响

Fig. 7 Effects of O₃ concentrations gradients on the composition and structure of soil bacterial communities in different rice cultivars

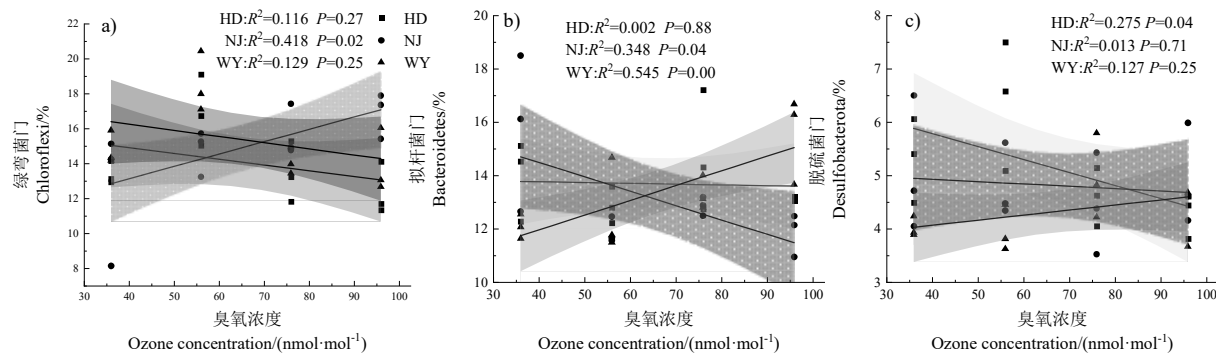


图 8 不同水稻品种土壤细菌门水平优势菌与 O₃ 浓度的线性回归分析

Fig. 8 Linear regression analysis between soil dominant bacteria at the phylum level and O₃ concentration

PICRUSt2 功能预测分析结合 KEGG 注释结果 (图 9) 表明, 不同水稻品种土壤细菌的碳氮代谢功能对 O₃ 胁迫响应存在显著差异。南粳品种在 NF40 处理下碳氮代谢通路丰度显著提高 43%~45% ($P < 0.05$), 呈低促高抑的剂量效应; 武运粳品种在同一处理下通路丰度显著下降 53%~54% ($P < 0.05$), 表现为低抑高促的响应模式。淮稻品种在 O₃ 处理下碳氮代谢通路丰度虽整体下降, 但差异不显著 ($P > 0.05$), 表明其功能响应较为稳定。

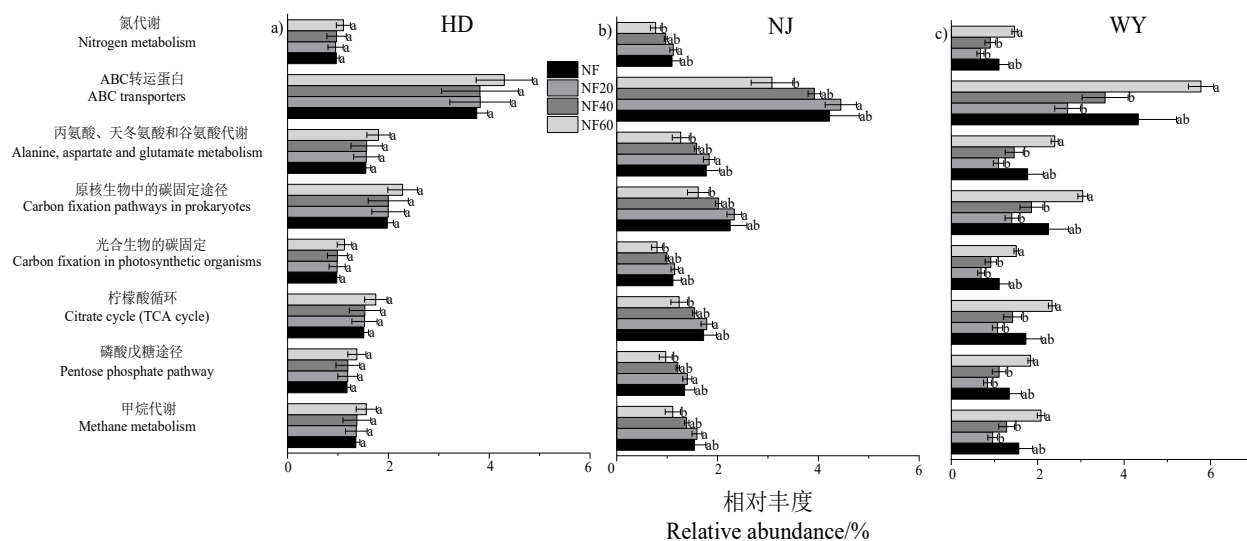


图 9 O_3 浓度升高对不同水稻品种土壤细菌碳氮代谢功能丰度的影响

Fig. 9 Effects of elevated ozone concentrations on soil bacterial carbon and nitrogen metabolic functions in different rice cultivars

3 讨论

O_3 对土壤碳循环的影响主要通过对植物地上部的生理调控间接实现。由于高活性 O_3 在土壤表层即发生快速降解^[11], 其对土壤碳库的作用主要通过改变植物光合产物的分配来完成^[24]。本研究有关地上部响应的结果显示, O_3 浓度升高显著降低了光饱和下的 CO_2 同化速率、气孔导度以及蒸腾速率^[22]。这与近期 Meta 分析结果一致, O_3 胁迫通过破坏敏感型植物源-库平衡, 导致向地下部的碳分配减少, 从而降低根系分泌物和残体输入, 因此 O_3 升高通常降低土壤 TC 含量^[25]。然而, 本研究中三个水稻品种的土壤 TC 含量在不同 O_3 处理下保持稳定 ($P > 0.05$), 这可能源于碳输入减少和有机质分解延缓两个过程的抵消效应, O_3 诱导的植物残体苯酚和木质素含量增加, 延缓了有机质分解^[15], 最终植物碳分配减少和分解速率的下降维持了土壤碳库平衡。土壤 DOC 是土壤有机碳库中最活跃的组分, 已有研究表明土壤 DOC 含量对 O_3 浓度升高呈现不同生育期特异性响应。2015 年 Tang 等^[26]通过 FACE 控制试验发现环境大气 1.5 倍 O_3 浓度 ($42 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 对水稻分蘖期和开花期的土壤 DOC 无显著影响, Zhong 等^[13]通过 FACE 控制试验发现环境大气 1.5 倍 O_3 浓度 ($44 \sim 56 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 显著降低了水稻拔节期和孕穗期的土壤 DOC 含量, 但对其他时期未产生显著影响。本研究中各水稻品种土壤 DOC 含量在灌浆期均无显著变化, 原因可能是水稻敏感生育期 (拔节和孕穗期), 植株生长和根系活动旺盛, O_3 对根系分泌物影响较大, DOC 显著降低, 而在灌浆期等相对稳定期, DOC 无显著变化^[27]。小麦土壤 DOC 对 O_3 胁迫的响应也呈现时间积累效应。小麦连续 3 年的 O_3 暴露 ($+20 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 降低了土壤 DOC 含量^[28], 而 1 年的短期处理 (环境大气 1.5 倍 O_3 浓度) 未对小麦土壤 DOC 产生显著影响^[29]。上述结果说明 O_3 对土壤碳库的影响可能存在碳输入-输出过程的动态平衡性、作物种类和生育期差异以及时间累积效应^[30]。

本研究发现 O_3 浓度升高对土壤氮库具有复杂影响, O_3 浓度升高显著降低了淮稻品种土壤 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 含量, 这与本试验前期地上部研究中 O_3 胁迫抑制淮稻 5 号根系生物量的结论一致^[22], 这种现象可能归因于根系生物量减少导致根系分泌物释放减少^[31], 进而削弱微生物驱动的氮转化过程^[32], 最终引发土壤无机氮含量下降。这一结果与 Zhong 等^[13]在 FACE 条件下 1.5 倍 O_3 浓度 ($44 \sim 56 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 处理水稻时的发现相符。值得注意的是, 本研究发现了水稻品种特异性剂量响应规律, O_3 熏蒸对淮稻 5 号土壤 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 含量的抑制作用随 O_3 浓度升高而减弱; 武运粳 27 号的

$\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量随 O_3 浓度升高而增加, 而其 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量却下降且抑制效应随浓度升高而减弱。这种非线性响应特征与 Li 等^[33]报道的氮循环微生物品种差异相似, 也印证了 Agathokleous 等^{[17][18]}提出的植物对 O_3 胁迫存在非线性剂量效应的观点。本试验进一步发现部分高剂量 O_3 处理下负效应的减弱, 如 O_3 胁迫对武运粳品种 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、淮稻 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量的负效应均随 O_3 浓度升高而降低, 说明高剂量的 O_3 胁迫可能会诱导部分作物的适应性响应, 从而增强土壤微生物对 O_3 的耐受性^[34]。综上, O_3 对稻田土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的影响取决于作物敏感性、 O_3 剂量及土壤条件等多重因素, 然而其微观机制尚存在不确定性, 需进一步结合作物品种和功能微生物群落开展深入研究。

土壤有效磷是衡量土壤磷素供应能力的关键指标, 也是农田养分平衡变化的敏感信号。已有研究表明, 高浓度 O_3 可能通过抑制磷酸溶解酶等酶活性^[35], 减少有机磷的矿化和磷的释放, 从而降低 AP 含量。一项 OTC 试验研究发现, $80\sim 110\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ O_3 浓度显著降低了大豆土壤 AP 含量^[35]。本研究观察到类似结果, O_3 浓度升高显著降低了淮稻 5 号的 AP 含量, 可能与 O_3 胁迫下细菌丰度下降、微生物驱动的有机磷矿化减少有关。同上述土壤无机氮响应规律类似, 本研究同时发现了土壤 AP 的水稻品种特异性剂量响应规律, 淮稻 5 号土壤 AP 含量随 O_3 浓度升高呈显著线性下降趋势, 而武运粳品种随 O_3 浓度呈升高先降后升的非线性变化, NF60 处理下土壤 AP 含量达峰值。部分高剂量处理下负效应的减弱, 说明高剂量的 O_3 胁迫可能会诱导部分作物的适应性响应。上述结果表明, O_3 对土壤养分的影响存在明显的元素特异性和品种依赖性, 这种差异可能源于不同元素循环途径、作物生理特性、根系发育特征及土壤微生物群落的综合作用, 需要进一步从元素生物地球化学循环和植物-微生物互作角度深入解析。

土壤微生物作为土壤中极为活跃的成分, 是土壤中物质转化的动力, 在生物地球化学循环中扮演重要角色。 O_3 胁迫抑制植物光合作用, 降低光合产物对根系的碳分配和根系分泌物, 进而可能影响土壤微生物活性及微生物驱动的地下过程^[36]。在本研究中, 三个水稻品种的土壤细菌与 *mcrA* 基因丰度在 O_3 熏蒸下均呈现下降趋势, 虽未达显著水平, 但与 FACE 试验中 1.5 倍 O_3 浓度 ($43\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 对水稻土 *mcrA* 丰度的抑制效应一致^[14]。这种抑制可能源于 O_3 减少光合产物分配及其导致的根系分泌物输入减少^[31], 进而限制产甲烷菌的碳源供应^[37]。与之相反, 土壤 *pmoA* 基因 (甲烷氧化菌) 丰度随 O_3 浓度升高呈线性增加, 这与 Huang^[38]在麦地土壤中的发现一致。值得注意的是, 高 O_3 处理 (NF60) 下南粳 5055 号和武运粳 27 号的土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量达到峰值, 可能与根系氮吸收受抑导致的土壤氮素积累有关^[39], 这种氮素有效性提升可能缓解了甲烷氧化菌的氮限制, 部分解释了 O_3 胁迫下 *pmoA* 丰度的增加。然而, 近期研究显示氮素对甲烷氧化存在“低促高抑”阈值效应^[40], 因此本试验中 O_3 胁迫诱导的氮素变化可能仍处于对甲烷氧化过程的促进区间, 但长期高 O_3 暴露下的氮库-甲烷氧化菌互作效应仍需进一步研究。这些结果共同表明, O_3 可能通过调控“光合产物-根系分泌物-微生物底物”级联反应, 改变稻田土壤甲烷产生与氧化的平衡进而影响稻田甲烷排放, 且水稻品种间差异显著。

本研究发现 O_3 浓度升高对土壤细菌群落结构和功能的差异化影响。前人 FACE 试验表明, O_3 升高 ($+40\text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 显著降低了氮循环相关功能基因丰度, 并改变了特定细菌属的相对丰度^[41], 改变微生物群落组成, 进而影响微生物介导的碳氮循环过程^[33]。本研究发现 O_3 主要通过改变土壤细菌群落 β 多样性发挥作用, 并未显著改变 α 多样性, 但显著提高了 *Chloroflexi* 的相对丰度, 与张浩然等^[29]在 FACE 试验中的发现一致。这种选择性富集可能源于 *Chloroflexi* 对 O_3 诱导的根系分泌物变化具有适应性^[42]。本研究进一步发现显著的 O_3 和品种交互效应, 武运粳品种 *Bacteroidota* 和南粳品种 *Chloroflexi* 丰度与 O_3 浓度呈正相关, 而南粳品种 *Bacteroidota* 和淮稻 5 品种 *Desulfobacterota* 丰度则显著负相关。功能预测分析显示, 南粳 5055 号的碳氮代谢通路丰度呈现低促高抑的剂量效应, 而武运粳 27 号则表现为低抑高促的相反规律。上述水稻品种间的响应差异可能反映了耐受品种和敏感品种土壤微生物在碳源利用策略上的分化, 前者倾向于易分解碳源, 后者依赖复杂碳源^{错误!}。上述研究结果表明, O_3 胁迫可能通过改变“植物-微生物-养分循环”的互作网络, 最终影响

稻田生态系统的碳氮平衡和温室气体排放。本研究中, O₃ 浓度监测过程中出现了实测值与设计值之间的偏差, 这主要归因于环境因素(如温度和湿度)对臭氧浓度的干扰。Tang 等^[26]在 FACE 控制实验研究中也发现类似偏差, 降雨导致 O₃ 实测值出现偏差。为提高 O₃ 浓度的控制精度和数据可靠性, 后续研究可引入温度和湿度等环境参数的实时监测, 并进一步分析这些参数与 O₃ 浓度偏差之间的关系, 以提升 O₃ 浓度控制和测量的准确性。

4 结 论

O₃ 浓度升高显著改变了水稻土氮磷养分有效性(NH₄⁺-N、NO₃⁻-N、AP)以及微生物群落结构和丰度。不同指标对 O₃ 胁迫存在差异响应模式, 所有供试水稻品种的土壤 NO₃⁻-N、特定品种的 NH₄⁺-N、AP 含量以及碳氮代谢通路丰度随 O₃ 浓度升高呈非线性响应关系, 而部分品种的土壤 AP 含量、甲烷氧化菌丰度、部分细菌优势菌相对丰度随 O₃ 浓度升高呈线性响应关系。不同水稻品种的土壤-微生物系统对 O₃ 胁迫存在特异性响应, 且其对 O₃ 的敏感度可能具有浓度阈值响应特征。然而, 关于 O₃ 胁迫对地下生态系统元素循环的影响机制及其关键生态阈值的界定尚不明确, 仍需依托长期定位试验进行深入研究。

参考文献 (References)

- [1] Feng Z Z, Li P, Yuan X Y, et al. Progress in ecological and environmental effects of ground-level O₃ in China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(05): 1530-1541. [冯兆忠, 李品, 袁相洋, 等. 我国地表臭氧生态环境效应研究进展[J]. *生态学报*, 2018, 38(05): 1530-1541.]
- [2] Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China. Bulletin on Ecological and Environmental Conditions in China (2023) [R]. Beijing: Ministry of Ecology and Environment, 2024. [中华人民共和国生态环境部. 2023 中国生态环境状况公报 [R]. 北京: 生态环境部, 2024.]
- [3] Sicard P, Anav A, De Marco A, et al. Projected global ground-level ozone impacts on vegetation under different emission and climate scenarios [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2017, 17(19): 12177-12196.
- [4] Feng Z, Xu Y, Kobayashi K, et al. Ozone pollution threatens the production of major staple crops in East Asia [J]. *Nature Food*, 2022, 3(1): 47-56.
- [5] Xu Y, Tang J, Xia J, et al. Joint ozone pollution and climate warming reduce yield but enhance grain protein content in a resistant wheat variety [J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(7): e70351.
- [6] Lee H S, Jo S H, Kim J H, et al. Impact of heat and ozone stress on rice growth and productivity: interactive and mitigating effects [J]. *Science of The Total Environment*, 2025, 980: 179471.
- [7] Nowroz F, Hasanuzzaman M, Siddika A, et al. Elevated tropospheric ozone and crop production: potential negative effects and plant defense mechanisms [J]. *Science of The Total Environment*, 2024, 14: 1244515.
- [8] Gu X, Wang T, Li C. Elevated ozone decreases the multifunctionality of belowground ecosystems [J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(3): 890-908.
- [9] Li P, Zhou H, Xu Y, et al. The effects of elevated ozone on the accumulation and allocation of poplar biomass depend strongly on water and nitrogen availability [J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 665: 929-36.
- [10] Singh A A, Ghosh A, Agrawal M, et al. Secondary metabolites responses of plants exposed to ozone: An update [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, 30(38): 88281-312.
- [11] Toet S, Subke J A, D'Haese D, et al. A new stable isotope approach identifies the fate of ozone in plant-soil systems [J]. *New Phytologist*, 2009: 85-90.
- [12] Lu X, Li J, Zhou X, et al. Negative effects of elevated ozone levels on soil microbial characteristics: a meta-analysis [J].

Plant and Soil, 2025: 1-16.

[13] Zhong X, Agathokleous E, Wu J, et al. Elevated ozone mitigates warming-induced methane emissions in a rice paddy field [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2025, 385: 109577.

[14] Zhang J, Tang H, Zhu J, et al. Divergent responses of methanogenic archaeal communities in two rice cultivars to elevated ground-level O₃ [J]. Environmental Pollution, 2016, 213: 127-34.

[15] Zheng H, Vesterdal L, Agathokleous E, et al. Ozone strengthens the ex vivo but weakens the in vivo pathway of the microbial carbon pump in poplar plantations [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 198: 109559.

[16] Zhu N, Qian Y, Song L, et al. Regulating leaf photosynthesis and soil microorganisms through controlled-release nitrogen fertilizer can effectively alleviate the stress of elevated ambient ozone on winter wheat [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(17): 9381.

[17] Agathokleous E, Araminiene V, Belz R G, et al. A quantitative assessment of hormetic responses of plants to ozone [J]. Environmental Research, 2019, 176: 108527.

[18] Agathokleous E, Belz R G, Calatayud V, et al. Predicting the effect of ozone on vegetation via linear non-threshold (LNT), threshold and hormetic dose-response models [J]. Science of the Total Environment, 2019, 649: 61-74.

[19] Shao Z, Zhang Y, Mu H, et al. Ozone-induced reduction in rice yield is closely related to the response of spikelet density under ozone stress [J]. Science of the total environment, 2020, 712: 136560.

[20] He L, Bao M, Li Y, et al. Leaf biochemical and physiological responses to elevated atmospheric ozone concentration in eight modern rice cultivars [J]. Ecosystem Health and Sustainability, 2024, 10: 0269.

[21] Shao Z S, Shen S B, Jia Y L, et al. Impact of ozone stress on growth and yield formation of rice genotypes with different ozone sensitivity [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(17): 3319-3331.[邵在胜, 沈士博, 贾一磊, 等. 臭氧胁迫对不同敏感型水稻生长和产量形成的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(17): 3319-3331.]

[22] Shang B, Deng T, Chen H, et al. Effects of elevated ozone on physiology, growth, yield and grain quality of rice (*Oryza sativa* L.): An ozone gradient experiment [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2024, 363: 108858.

[23] Lu R K. Analytical Methods of Soil and Agro-chemistry [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000. [鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.]

[24] Andersen C P. Source-sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone [J]. New phytologist, 2003, 157(2): 213-28.

[25] Hu E, Ren Z, Wang X, et al. Effect of elevated tropospheric ozone on soil carbon and nitrogen: a meta-analysis [J]. Environmental Research Letters, 2022, 17(4): 043001.

[26] Tang H, Liu G, Zhu J, et al. Effects of elevated ozone concentration on CH₄ and N₂O emission from paddy soil under fully open-air field conditions [J]. Global Change Biology, 2015, 21(4): 1727-36.

[27] Zhu A, Gao J, Huang J, et al. Research progress on morphophysiology of rice root system and its relationship with rice quality[J]. Journal of Crops, 2020, 36(2): 1-8. [朱安, 高捷, 黄健, 等. 水稻根系形态生理及其与稻米品质关系的研究进展[J]. 作物杂志, 2020, 36(2): 1-8.]

[28] Zhang W, He H, Li Q, et al. Soil microbial residue dynamics after 3-year elevated O₃ exposure are plant species-specific [J]. Plant and Soil, 2014, 376: 139-49.

[29] Zhang H R, Shi Y, Liu Y Y, et al. Effects of ozone pollution and ethylenediurea spraying on the rhizospheric bacterial community of wheat plant [J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61(06): 1694-1702. [张浩然, 施羽, 刘园园, 等. 臭氧污染和亚乙基二脲喷施对小麦根际细菌群落的影响[J]. 土壤学报. 2024, 61(06): 1694-1702.]

[30] Feng Z Z, Yuan X Y, Li P, et al. Progress in the effects of elevated ground-level ozone on terrestrial ecosystems [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(05): 526-542. [冯兆忠, 袁相洋, 李品, 等. 地表臭氧浓度升高对陆地生态系统影响的研究进展[J]. 植物生态学报, 2020, 44(05): 526-542.]

[31] Zhang K, Zentella R, Burkey K O, et al. Long-term tropospheric ozone pollution disrupts plant-microbe-soil interactions

- in the agroecosystem [J]. *Global Change Biology*, 2024, 30(3): e17215.
- [32] Wang Y, Hu Z, Shang D, et al. Effects of warming and elevated O₃ concentrations on N₂O emission and soil nitrification and denitrification rates in a wheat-soybean rotation cropland [J]. *Environmental Pollution*, 2020, 257: 113556.
- [33] Li X, Deng Y, Li Q, et al. Shifts of functional gene representation in wheat rhizosphere microbial communities under elevated ozone [J]. *The ISME journal*, 2013, 7(3): 660-71.
- [34] Wang Q, Zhang M, Tang Z, et al. Ozone stress alters rhizosphere soil pH, enzymes and microbial communities of *Acer negundo* and *A. mono Maxim* [J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2025: 1-17.
- [35] Tian R R. Effects of ozone stress on soil nutrients, enzyme activities and microbial communities in the root system of soybean[D], Shenyang Agricultural University, Northeast China, 2018. [田荣荣. 臭氧胁迫对大豆根系土壤养分, 酶活性及微生物群落的影响[D], 东北 沈阳农业大学, 2018.]
- [36] Agathokleous E, Feng Z, Oksanen E, et al. Ozone affects plant, insect, and soil microbial communities: A threat to terrestrial ecosystems and biodiversity [J]. *Science Advances*, 2020, 6(33): eabc1176.
- [37] Guan S, Qi Z, Li S, et al. Effects of rice root development and rhizosphere soil on methane emission in paddy fields [J]. *Plants*, 2024, 13(22): 3223.
- [38] Huang Y, Zhong M. Influence of elevated ozone concentration on methanotrophic bacterial communities in soil under field condition [J]. *Atmospheric Environment*, 2015, 108: 59-66.
- [39] Yang B, Wang X-M, Ma H-Y, et al. Fungal endophyte *Phomopsis liquidambari* affects nitrogen transformation processes and related microorganisms in the rice rhizosphere [J]. *Frontiers in microbiology*, 2015, 6: 982.
- [40] Pan H, Li Y, Meng C M, et al. Effects of nitrogen levels on interactions between active methanotrophs and nitrifiers [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(02): 557-567. [潘红, 李勇, 孟春梅, 等. 氮素水平对土壤甲烷氧化和硝化微生物相互作用的影响[J]. *土壤学报*, 2022, 59(02): 557-567.]
- [41] Li K, Hayes F, Chadwick D R, et al. Changes in microbial community composition drive the response of ecosystem multifunctionality to elevated ozone [J]. *Environmental Research*, 2022, 214: 114142.
- [42] Wang Q, Li Z, Li X, et al. Interactive effects of ozone exposure and nitrogen addition on the rhizosphere bacterial community of poplar saplings [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 754: 142134.
- [43] Bao X, Yu J, Liang W, et al. The interactive effects of elevated ozone and wheat cultivars on soil microbial community composition and metabolic diversity [J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, 87: 11-18.

(责任编辑: 卢 萍)