

DOI: 10.5846/stxb201501130105

赖上坤, 吴艳珍, 沈士博, 景立权, 王云霞, 朱建国, 杨连新, 王余龙. 剪叶疏花条件下高浓度 CO₂ 对汕优 63 生长和产量的影响. 生态学报, 2016, 36(15): - .

Lai S K, Wu Y Z, Shen S B, Jing L Q, Wang Y X, Zhu J G, Yang L X, Wang Y L. Effect of elevated CO₂ concentration on growth and yield of Shanyou 63 with source-sink manipulation at heading. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(15): - .

剪叶疏花条件下高浓度 CO₂ 对汕优 63 生长和产量的影响

赖上坤^{1,2}, 吴艳珍¹, 沈士博¹, 景立权¹, 王云霞³, 朱建国⁴, 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, 扬州 225009

2 江苏省农业科学院宿迁农科所, 宿迁 223801

3 扬州大学 环境科学与工程学院, 扬州 225009

4 中国科学院南京土壤研究所土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 南京 210008

摘要: 利用稻田 FACE (Free Air CO₂ Enrichment) 系统平台, 以杂交稻汕优 63 为供试材料, 二氧化碳设环境 CO₂ 浓度 (Ambient) 和高 CO₂ 浓度 (Ambient + 200 μmol/mol), 抽穗期源库改变设剪叶 (剪除剑叶) 和疏花处理 (相间剪除一次枝梗), 以不处理为对照 (CK), 研究大气 CO₂ 浓度升高对不同源库处理水稻产量形成及物质生产的影响。结果表明: CK 条件下, 大气 CO₂ 浓度升高使汕优 63 籽粒产量显著增加 32%, 这主要与单位面积总颖花量大幅增加 (+26%) 有关, 结实能力亦呈增加趋势但未达显著水平。大气 CO₂ 浓度升高使抽穗期剪叶处理水稻的籽粒产量平均增加 55%, 明显大于对照水稻, 这主要与受精率 (+28%)、饱粒率 (+23%) 和所有籽粒平均粒重 (+19%) 大幅增加有关。相反, 对抽穗期疏花处理水稻而言, 高 CO₂ 浓度环境下籽粒产量的增幅 (+25%, $p=0.07$) 明显小于对照水稻, 这主要与结实能力的响应略有下调有关。与产量响应类似, 大气 CO₂ 浓度升高使对照、剪叶和疏花条件下最终生物量分别增加 39%、43% 和 28%, 除疏花处理外均达显著水平。抽穗期剪叶和疏花处理本身使水稻籽粒产量分别降低 40% 和 45%, 前者主要是结实能力大幅下降所致, 而后者与总颖花量减半相关。以上结果表明, 大气 CO₂ 浓度升高使杂交水稻生产力大幅增加, 人为减小源库比 (如剪叶) 可增强 CO₂ 肥料效应, 而增加源库比 (如疏花) 则可使这种肥料效应减弱。

关键词: 水稻; FACE (Free Air CO₂ Enrichment); 二氧化碳; 剪叶疏花; 产量; 生物量

Effect of elevated CO₂ concentration on growth and yield of Shanyou 63 with source-sink manipulation at heading

LAI Shangkun^{1,2}, WU Yanzhen¹, SHEN Shibo¹, JING Liqun¹, WANG Yunxia³, ZHU Jianguo⁴, YANG Lianxin^{1,*}, WANG Yulong¹

1 Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province / Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou 225009, China

2 Suqian Institute of Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Suqian 223801, China

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

4 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31371563, 31171460, 31071359, 31571597); 国家自然科学基金国际 (地区) 合作与交流项目 (31261140364); 江苏省高校自然科学重大基础研究项目 (11KJA210003); 科技部国际合作计划项目 (2010DFA22770); 江苏高校优势学科建设工程资助项目

收稿日期: 2015-01-13; 网络出版日期: 2015-00-00

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

Abstract: Empirical records have proven global climate change to be an indisputable fact, with an important contribution from the increase in atmospheric carbon dioxide (CO_2) concentration. According to the projections of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) in 2007, global CO_2 concentration is expected to double in the middle of the 21st century compared to its pre-industrial level. As the main substrate for plant photosynthesis, elevated CO_2 concentration will directly influence the growth and development of all terrestrial higher plants, especially those grown as crops. Rice (*Oryza sativa* L.) is one of the most important crops in the world and is the primary staple food in Asia, as well as China. Many studies have indicated that increasing CO_2 concentration generally increases the grain yield of rice, but it is unclear whether this CO_2 fertilization effect varies with alteration in the source-sink relationship of plants. In order to answer this question, we designed an experiment with treatments of elevated CO_2 concentration and source-sink manipulation of the hybrid rice Shanyou 63 by using a rice Free Air CO_2 Enrichment (FACE) facility at Jiangdu (119°42'0"E, 32°35'5"N), Yangzhou, China, in 2011. Rice plants were grown under two levels of CO_2 concentration (ambient and ambient + 200 $\mu\text{mol}/\text{mol}$) from transplanting until maturity. Source-sink manipulation was achieved through cutting off the whole flag leaf (LC, leaf cutting) or half of the spikelets at heading (SC, spikelets cutting; remove every other primary branch of a panicle). The results showed that under the CK (control, no leaf or spikelet cutting) condition, elevated CO_2 concentration increased grain yield by 32% ($p < 0.05$), which was mainly due to the increase in spikelet number per square meter (+26%, $p < 0.05$) and was partly due to the non-significant increase in fertility. On average, CO_2 elevation increased grain yield by 55% ($p < 0.01$) for LC-crops, with the increase being much larger than that of CK-crops. This higher response was mainly attributed to the dramatic increase in fertile grain percentage (+28%, $p < 0.05$), filled grain percentage (+23%, $p < 0.05$), and average grain weight (+19%, $p < 0.05$). By contrast, for SC-crops, the yield response to the high CO_2 level (+25%, $p = 0.07$) was much lower than that of CK-crops, which was related to the trends of down-regulation in fertility. Similarly, elevated CO_2 concentration increased the final aboveground biomass by 39%, 43%, and 28%, for CK-, LC-, and SC-crops, respectively, with the effect being significant for the former two. Compared with CK, LC- and SC-treatment at heading significantly decreased grain yield by 40% and 45%, respectively. The former was mainly due to the great decrease in grain fertility, while the latter was linked with the reduction in total spikelet number by half. Compared to CK, LC-treatment at heading significantly decreased the leaf, stem and sheath, panicle, and above-ground biomass at maturity by 29% ($p < 0.05$), 32% ($p < 0.01$), 28% ($p < 0.01$), and 29% ($p < 0.01$), respectively; SC-treatment reduced the biomass of the corresponding plant parts by 15% ($p = 0.24$), 33% ($p < 0.05$), 47% ($p < 0.01$), and 17% ($p < 0.05$), respectively. These results indicated that elevated atmospheric CO_2 concentration greatly increased the productivity of hybrid rice. Furthermore, this fertilization effect was enhanced by decreasing the source-sink ratio (i.e., leaf cutting at heading), but was reduced by increasing the source-sink ratio (i.e., spikelet cutting at heading).

Key Words: rice; Free Air CO_2 Enrichment (FACE); CO_2 ; leaf and spikelet cutting; grain yield; biomass

17 世纪工业革命前,地球大气中 CO_2 浓度长期保持在 280 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 左右,而后由于人类大量使用化石燃料和砍伐森林,大气 CO_2 浓度不断提高,1960 年后上升速度明显加快,近十年每年增长量达 2 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,目前已接近 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ^[1]。联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)预测,如不采取有效减排措施,预计 2050 年大气 CO_2 浓度将达到 550 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ^[2],本世纪末最高将增至 936 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ^[3]。作为主要温室气体,持续快速升高的大气 CO_2 浓度不仅导致全球变暖、降水分布异常等气候变化;与此同时,作为植物光合作用的底物,其快速升高势必对主要粮食作物包括水稻^[4-7]、小麦^[8]、大豆^[9]及玉米和高粱^[10]等造成一系列影响。

水稻是世界上最重要的粮食作物之一,世界上有半数以上人口以稻米为主食^[11]。随着人口增长和耕地减少,人类对稻米的需求量将继续增大^[12-13]。因此,定量评估预期大气 CO_2 浓度对水稻的影响对保障世界长期粮食安全具有重要意义^[4,13]。前人基于不同试验平台的研究结果均表明,大气 CO_2 浓度升高能促进大多数

水稻生长和产量增加^[5-7]。从产量构成因子看,CO₂浓度升高导致的水稻增产多与单位面积库容量显著增加有关,而结实能力通常响应较小^[14-18]。从物质生产与分配角度看,CO₂对水稻产量的肥料效应主要是生物量大幅增加所致,而非收获指数变化^[5]。但从源库关系角度分析 CO₂浓度升高对水稻产量的影响鲜有报道。前期稻田 FACE(Free Air CO₂ Enrichment)研究发现,高 CO₂浓度环境下杂交稻产量^[16-18]响应明显大于常规稻^[14-15,19-21],这除了与杂交稻库容量大相关外,可能亦与生长后期较强的叶片扩展能力有关^[7]。大气 CO₂浓度升高对水稻产量的肥料效应究竟是源限制还是库限制目前尚不明确。本试验依托稻田大型 FACE 平台^[22],模拟本世纪中叶大气 CO₂浓度^[2],以敏感品种汕优 63 为试验材料^[16,18],研究了抽穗期剪叶疏花处理对高 CO₂浓度环境下水稻产量响应的影响及其可能原因,以期对未来大气 CO₂浓度升高情形下水稻高产群体构建和株型育种提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验地点与平台

本试验于 2011 年在中国稻田 FACE(Free Air CO₂ Enrichment)研究平台上进行,该平台建于江苏省扬州市江都区小纪镇良种场试验田内(119°42'0"E,32°35'5"N)。试验田土壤类型为清泥土,年均降水量 980 mm 左右,年均蒸发量大于 1100 mm,年平均温度 14.9 °C,年日照时间大于 2100 h,年平均无霜期 220 d,耕作方式为水稻-冬闲单季种植。土壤理化性质为:有机碳 18.4 g/kg,全 N 1.45 g/kg,全 P 0.63 g/kg,全 K 14.0 g/kg,速效 P 10.1 mg/kg,速效 K 70.5 mg/kg,砂粒(2—0.02 mm)578.4 g/kg,粉砂粒(0.02—0.002 mm)285.1 g/kg,粘粒(<0.002 mm)136.5 g/kg,容重 1.16 g cm⁻³,pH 7.2^[16]。研究平台共有 6 个试验圈,包括 3 个 FACE 圈和 3 个对照(Ambient)圈。FACE 圈之间及其与对照圈之间的间隔大于 90 m,以减少 CO₂释放对其它圈的影响。FACE 圈设计为正八角形,直径 12 m,平台运行时通过 FACE 圈周围的管道向中心喷射纯 CO₂气体,利用计算机网络对平台的 CO₂浓度进行监测和控制,根据大气中的 CO₂浓度、风向、风速、作物冠层高度的 CO₂浓度等因素自动实时调节 CO₂气体的释放速度及方向,使水稻主要生育时期 FACE 圈内 CO₂浓度保持比大气背景 CO₂浓度高 200 μmol/mol。对照田块没有安装 FACE 管道,其余环境条件与自然状态一致。

1.2 试验处理

本试验采用二因素裂区设计,主区为二氧化碳:设置环境 CO₂浓度(Ambient)和高 CO₂浓度(FACE, Ambient + 200 μmol/mol);裂区为源库改变处理:齐穗期根据各小区普查平均茎蘖数选取长势一致的植株进行挂牌标记,分别设置剪叶(剪去整张剑叶叶片)、疏花(间隔剪去稻穗一次枝梗)和对照(不剪叶或疏花)三个处理,每处理 8 穴,重复三次。平台熏气时期为 6 月 27 日至 10 月 18 日,每日熏气时间为日出至日落,熏蒸期间对照圈平均 CO₂浓度为 416.2 μmol/mol,FACE 圈实际 CO₂处理浓度平均为 580.6 μmol/mol。

1.3 材料培育

供试材料为杂交中粳组合汕优 63,大田旱育秧,5 月 21 日播种,6 月 22 日移栽,单本栽插,行距 25.0 cm,株距 16.7 cm(每平米 24 穴)。氮肥采用复合肥(有效成分 N:P₂O₅:K₂O=15%:15%:15%,下同)和尿素(含 N 率 46.7%,下同)配合施用。总施氮量为 15 g/m²,施肥时期分别为 6 月 21 日施基肥(占总施氮量的 60%),7 月 26 日追施穗肥(占 40%)。磷钾肥均采用复合肥,施用量为 7 g/m²,全作基肥(6 月 21 日)施用。6 月 22 日至 7 月 10 日保持水层(约 3 cm),7 月 11 日至 7 月 25 日多次轻搁田,7 月 26 日至收获前 10 日间隙灌溉。及时防治病虫害,保证水稻正常生长发育。

1.4 测定内容与方 法

成熟后将所有处理水稻于田间剪下稻穗装袋并统计收获穴数和穗数,小心挖取植株剩余部分。稻穗分成两个重复脱粒后将枝梗与籽粒分开装袋,用水漂法区分饱粒(沉入水底者)和空秕粒,在垩白仪上区分秕粒和空粒,用数粒板计数饱粒数,手工计数秕粒数和空粒数,然后将所有样品于恒温鼓风干燥器烘干至恒重(60 °C,72 h)后称量干重。同时将植株剩余部分分解为叶片、茎鞘等器官,于恒温鼓风干燥器中 105 °C 杀青 30

min、60 °C 烘至恒重后(72 h)称量干重。

根据以上原始测定参数计算以下二级参数:

单位面积穗数 = 收获穗数/穴数 × 24(每平方米穴数)。

每穗颖花数 = 样本总粒数/穗数。

饱粒率(%) = 样本饱粒数/总粒数 × 100。

受精率(%) = (样本饱粒数 + 秕粒数)/总粒数 × 100

饱粒重(mg) = 样本饱粒重/饱粒数。

所有籽粒平均粒重(mg) = 样本总粒重/总粒数。

地上部干重(g/m^2) = 叶片 + 茎鞘 + 稻穗干重。

单茎干重(g) = 茎鞘干重(g/m^2)/单位面积茎蘖数(stem number m^{-2})。

单位茎鞘干重形成颖花数(spikelets g^{-1}) = 总颖花数(spikelets m^{-2})/茎鞘干重(g/m^2)。

叶片占地上部干重比例(%) = 叶片干重/地上部干重 × 100, 类似地计算茎鞘或稻穗占地上部干重比例。

1. 5 统计分析方法

本试验所有数据均以 Excel 2013 进行数据处理和图表绘制。以 SPSS 21.0 进行二因素裂区方差分析, 采用一般线性模型, 以 CO_2 、源库改变处理为固定因子, 以小区重复为随机因子。各处理的比较均采用最小显著差法(LSD), 凡超过 $LSD_{0.01}$ 、 $LSD_{0.05}$ 和 $LSD_{0.1}$ 水平的视为极显著(或 0.01 显著)、显著(或 0.05 显著)和接近显著(或 0.1 显著)。

2 结果与分析

2.1 大气 CO_2 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻单位面积穗数的影响

大气 CO_2 浓度升高对每平方米穗数的影响示于图 1。结果表明, 与 Ambient 相比, 大气 CO_2 浓度升高使每平方米穗数平均增加 13% ($p=0.13$), 其中对照、剪叶和疏花条件下分别增加 18%、17% 和 5%, 均未达显著水平。与对照相比, 抽穗期剪除剑叶(剪叶)或间隔去除稻穗一次枝梗(疏花)本身对每平方米穗数均无显著影响。方差分析表明, CO_2 与剪叶或疏花处理对每平方米穗数均无互作效应(表 1)。

2.2 大气 CO_2 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻每穗颖花数和单位面积颖花数的影响

每穗颖花数对试验处理的响应示于图 2a。大气 CO_2 浓度升高使每穗颖花数比 Ambient 平均增加 13 朵, 增幅为 7% ($p=0.08$), 其中对照、剪叶和疏花条件下分别增加 6%、3% 和 18%, 均未达显著水平。与对照相比, 抽穗期剪叶处理对每穗颖花数没有影响, 但疏花处理使每穗颖花数减少 113 朵, 降幅为 51%, 达极显著水平。方差分析表明, CO_2 与剪叶或疏花处理间不存在互作效应(表 1)。

水稻单位面积颖花数为单位面积穗数和每穗颖花数的乘积。图 2b 表明, 大气 CO_2 浓度升高使每平方米颖花数平均增加 8249 朵, 增幅为 25% ($p<0.01$), 其中对照、剪叶和疏花条件下分别增加 25% ($p=0.04$)、23% ($p=0.03$) 和 25% ($p=0.06$)。与对照相比, 剪叶处理对单位面积颖花数没有影响, 但疏花处理使之减少 23094

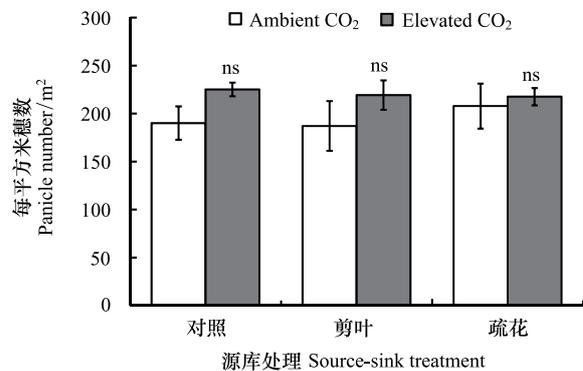


图 1 大气 CO_2 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻每平方米穗数的影响

Fig.1 Effect of elevated CO_2 concentration on panicle number per square meter of Shanyou 63 under different source-sink treatments

CK, 对照(未剪叶或疏花) control; LC, 剪除剑叶 cutting off whole flag leaf; SC, 间隔去除稻穗一次枝梗 cutting off half of primary branch; ns, 未达显著水平 no significant; Ambient CO_2 , 环境 CO_2 浓度; Elevated CO_2 , 高 CO_2 浓度

朵,降幅为 50%,达极显著水平。方差分析表明,CO₂与剪叶或疏花处理间的互作对单位面积颖花数均无显著影响(表 1)。

表 1 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻稻穗和颖花密度影响的显著性检验(*p* 值)

Table 1 Significance test for panicle and spikelet density of Shanyou 63 among different source-sink treatments

指标 Index	CO ₂	剪叶(LC)	疏花(SC)	CO ₂ ×LC	CO ₂ ×SC
单位面积穗数 Panicle number per unit area	0.128	0.734	0.755	0.911	0.443
每穗颖花数 Spikelet number per panicle	0.081	0.256	<0.001	0.753	0.700
单位面积颖花数 Spikelet number per unit area	0.004	0.201	<0.001	0.672	0.224
单茎干重 Dry weight per stem	<0.001	<0.001	0.821	0.677	0.410
单位茎鞘干重形成颖花量 Spikelet number per unit stem weight	<0.001	0.677	<0.001	0.826	0.222

LC 和 SC 分别表示剪除剑叶和间隔去除稻穗一次枝梗 LC and SC mean cutting off whole flag leaf and cutting off half of primary branch respectively; 粗体 *p* 值表示达 0.01 显著水平 bold *p*-values mean 0.01 significant level

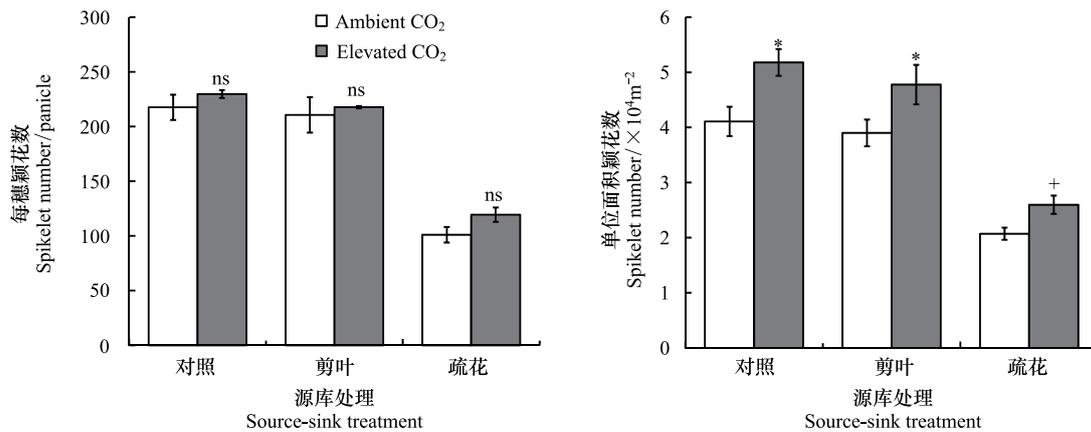


图 2 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻每穗 (a) 和单位面积 (b) 颖花数的影响

Fig.2 Effect of elevated CO₂ concentration on spikelet number per panicle (a) or per square meter (b) of Shanyou 63 under different source-sink treatments

CK, 对照(未剪叶或疏花)control; LC, 剪除剑叶 cutting off whole flag leaf; SC, 间隔去除稻穗一次枝梗 cutting off half of primary branch; ns, 未达显著水平 no significant; +, 0.1 显著水平 $0.05 < p \leq 0.1$; *, 0.05 显著水平 $0.01 < p \leq 0.05$; Ambient CO₂, 环境 CO₂ 浓度; Elevated CO₂, 高 CO₂ 浓度

水稻每穗颖花数为单茎干重和单位干重形成颖花量的乘积。本试验结果表明,对照、剪叶和疏花条件下,大气 CO₂ 浓度升高使单茎干重分别增加 31%、28% 和 47%,均达显著水平(图 3a)。与此相反,大气 CO₂ 浓度升高使不同库源处理水稻单位茎鞘干重形成的颖花量均下降 19%,达显著或极显著水平(图 3b)。与对照相比,抽穗期剪叶和疏花处理对单茎干重均没有影响(图 3a),但疏花处理使单位干重形成颖花量极显著下降 50%(图 3b)。方差分析表明,不同处理这两个参数均无显著的互作效应(表 1)。

2.3 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻结实能力的影响

不同处理水稻受精率和饱粒率的结果示于图 4a-b。由图可知,大气 CO₂ 浓度升高使水稻受精率和饱粒率分别增加 4.9、5.4 个百分点,增幅分别为 6.5%、6.4%,均达显著水平。尽管对照和疏花条件下,受精率和饱粒率对 CO₂ 没有响应,但剪叶条件下,大气 CO₂ 浓度升高使受精率和饱粒率分别增加 16.0、14.1 个百分点,增幅分别为 23.2%、28.3%,均达显著水平。方差分析表明,CO₂ 与剪叶处理的互作对水稻受精率和饱粒率均有显著影响,CO₂×疏花处理对受精率亦有微弱的互作效应($p=0.15$,表 2)。

各处理对水稻饱粒重和所有籽粒平均粒重的影响示于图 4c-d。结果表明,大气 CO₂ 浓度升高使水稻饱粒重和所有籽粒平均粒重分别增加 0.3、1.4 mg,增幅分别为 1.3% ($p=0.09$)、6.6% ($p=0.01$)。其中对照、剪叶

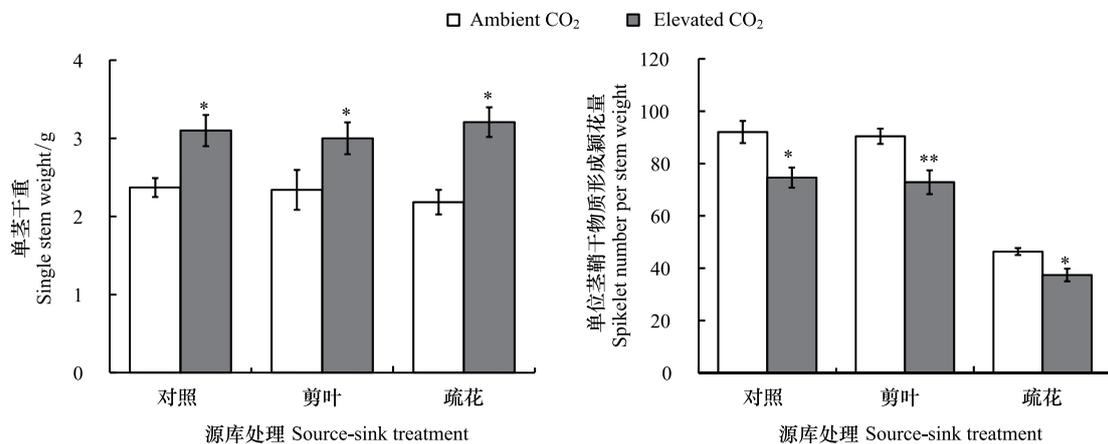


图3 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻抽穗期单茎干重 (a) 和单位茎鞘干重形成颖花数 (b) 的影响

Fig.3 Effect of elevated CO₂ concentration on dry weight per stem (a) and the ratio of spikelet number to stem weight (b) of Shanyou 63 under different source-sink treatments

CK, 对照(未剪叶或疏花)control; LC, 剪除剑叶 cutting off whole flag leaf; SC, 间隔去除稻穗一次枝梗 cutting off half of primary branch; *, 0.05 显著水平 $0.01 < p \leq 0.05$; **, 0.01 显著水平 $p \leq 0.01$; Ambient CO₂, 环境 CO₂ 浓度; Elevated CO₂, 高 CO₂ 浓度

和疏花条件下大气 CO₂ 浓度升高对饱粒重无显著影响, 但使所有籽粒平均粒重分别增加 1.0、3.3 和 0.1 mg, 增幅分别为 4.1% ($p=0.07$)、19.4% ($p=0.02$) 和 0.4% ($p=0.87$)。方差分析表明, CO₂ × 剪叶处理对饱粒重 ($p=0.13$) 和所有籽粒平均粒重 ($p=0.04$) 均有一定的互作效应(表 2)。

表 2 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻结实能力影响的显著性检验 (p 值)

Table 2 Significance test for seed-set capacity of Shanyou 63 among different source-sink treatments

指标 Index	CO ₂	剪叶 (LC)	疏花 (SC)	CO ₂ × LC	CO ₂ × SC
受精率 Fertile grain percentage	0.047	<0.001	0.304	0.016	0.154
饱粒率 Filled grain percentage	0.019	<0.001	0.003	0.024	0.290
饱粒重 Filled grain weight	0.092	0.011	0.008	0.134	0.460
平均粒重 Average grain weight	0.012	<0.001	0.004	0.044	0.239

LC 和 SC 分别表示剪除剑叶和间隔去除稻穗一次枝梗 LC and SC mean cutting off whole flag leaf and cutting off half of primary branch respectively; 粗体 p 值表示分别达 0.1、0.05 或 0.01 显著水平 bold p -values mean 0.1, 0.05 or 0.01 significant level; Ambient CO₂, 环境 CO₂ 浓度; Elevated CO₂, 高 CO₂ 浓度

2.4 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻籽粒产量的影响

水稻单位面积籽粒产量的结果示于图 5a。由图可知, 大气 CO₂ 浓度升高使每平米产量由 645 g 增加至 879 g, 增幅为 36% ($p < 0.01$), 其中对照、剪叶和疏花条件下分别增加 32% ($p=0.02$)、55% ($p < 0.01$) 和 25% ($p=0.07$)。与对照相比, 剪叶或疏花处理使每平米产量分别降低 430 g、482 g, 降幅分别为 40%、45%, 均达极显著水平。方差分析表明, CO₂ × 剪叶处理对单位面积产量没有互作效应, 但 CO₂ × 疏花间存在微弱的互作效应 ($p=0.12$, 表 3)。

表 3 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻籽粒产量影响的显著性检验 (p 值)

Table 3 Significance test for grain yield of Shanyou 63 among different source-sink treatments

指标 Index	CO ₂	剪叶 (LC)	疏花 (SC)	CO ₂ × LC	CO ₂ × SC
单位面积籽粒产量 Grain yield per unit area	0.001	<0.001	<0.001	0.838	0.122
单穗籽粒产量 Grain yield per panicle	0.001	<0.001	<0.001	0.511	0.945

LC 和 SC 分别表示剪除剑叶和间隔去除稻穗一次枝梗 LC and SC mean cutting off whole flag leaf and cutting off half of primary branch respectively; 粗体 p 值表示达 0.01 显著水平 bold p -values mean 0.01 significant level

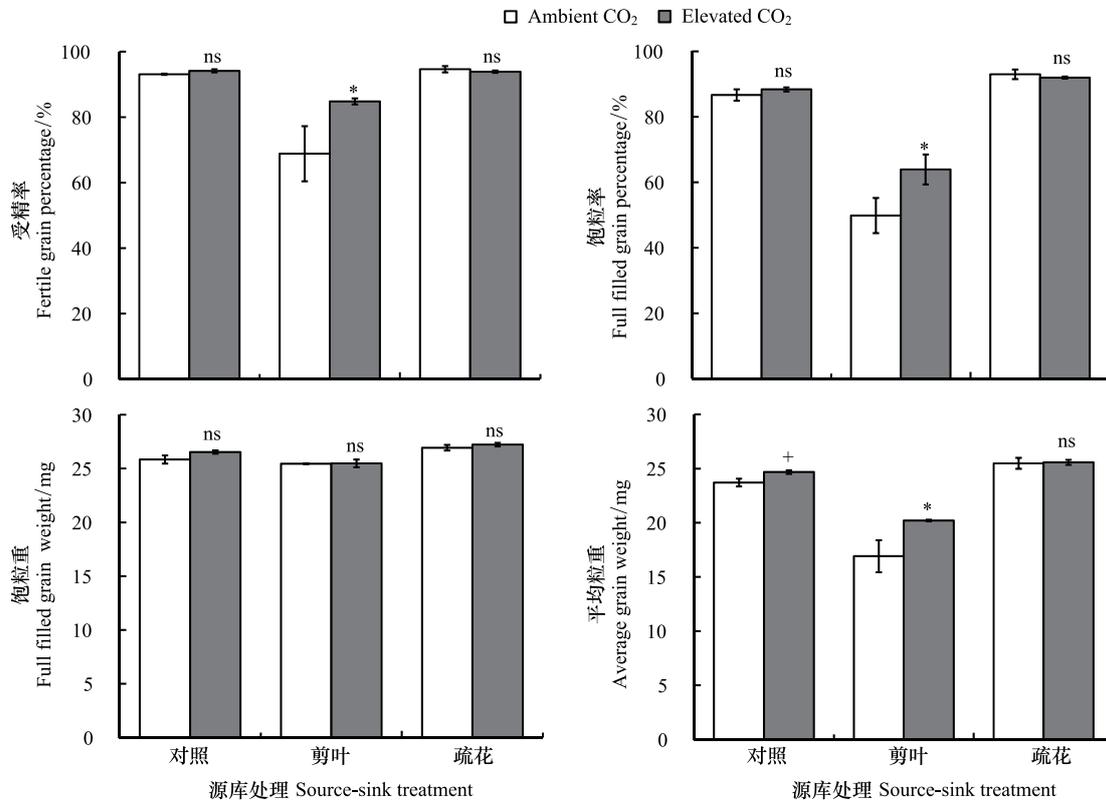


图 4 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻受精率 (a)、饱粒率 (b)、饱粒重 (c) 和平均粒重 (d) 的影响

Fig.4 Effect of elevated CO₂ concentration on fertile grain percentage (a), filled grain percentage (b), filled grain weight (c) and average grain weight (d) of Shanyou 63 under different source-sink treatments

CK, 对照 (未剪叶或疏花) control; LC, 剪除剑叶 cutting off whole flag leaf; SC, 间隔去除稻穗一次枝梗 cutting off half of primary branch; ns, 未达显著水平 no significant; +, 0.1 显著水平 0.05 < p ≤ 0.1; *, 0.05 显著水平 0.01 < p ≤ 0.05; Ambient CO₂, 环境 CO₂ 浓度; Elevated CO₂, 高 CO₂ 浓度

每平方米产量除以每平方米穗数得单穗籽粒产量。图 5b 表明, 大气 CO₂ 浓度升高使单穗籽粒产量由 3.3 g 增至 4.0 g, 增幅为 19% (p < 0.01), 其中对照、剪叶和疏花条件下分别增加 11% (p = 0.14)、34% (p < 0.01) 和 19% (p = 0.09)。与对照相比, 剪叶和疏花处理使单穗籽粒产量分别降低 2.0 g、2.4 g, 降幅分别为 40%、46%, 均达极显著水平。方差分析表明, CO₂ 处理与抽穗期源库改变对单穗籽粒产量没有显著互作效应 (表 3)。

2.5 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻成熟期生物量的影响

CO₂ 和剪叶疏花处理对汕优 63 成熟期地上部生物量的影响示于图 6a。大气 CO₂ 浓度升高使地上部生物量平均由 1350 g/m² 增至 1839 g/m², 增幅为 36% (p < 0.01), 其中对照、剪叶和疏花条件下分别增加 39% (p = 0.02)、43% (p = 0.04) 和 28% (p = 0.11)。与对照相比, 剪叶和疏花处理使地上部生物量分别降低 29% (p < 0.01)、17% (p = 0.04)。方差分析表明, 各处理对水稻地上部生物量没有互作效应 (表 4)。

表 4 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻成熟期生物量影响的显著性检验 (p 值)

Table 4 Significance test for biomass of Shanyou 63 among different source-sink treatments

指标 Index	CO ₂	剪叶 (LC)	疏花 (SC)	CO ₂ × LC	CO ₂ × SC
地上部生物量 Above-ground biomass	0.002	0.002	0.038	0.563	0.409
叶片干重 Leaf biomass	0.004	0.016	0.240	0.496	0.616
茎鞘干重 Stem and sheath biomass	0.009	0.007	0.026	0.291	0.840
稻穗干重 Panicle biomass	0.001	<0.001	<0.001	0.976	0.114

LC 和 SC 分别表示剪除剑叶和间隔去除稻穗一次枝梗 LC and SC mean cutting off whole flag leaf and cutting off half of primary branch respectively; 粗体 p 值表示分别达 0.05 或 0.01 显著水平 bold p-values mean 0.05 or 0.01 significant level

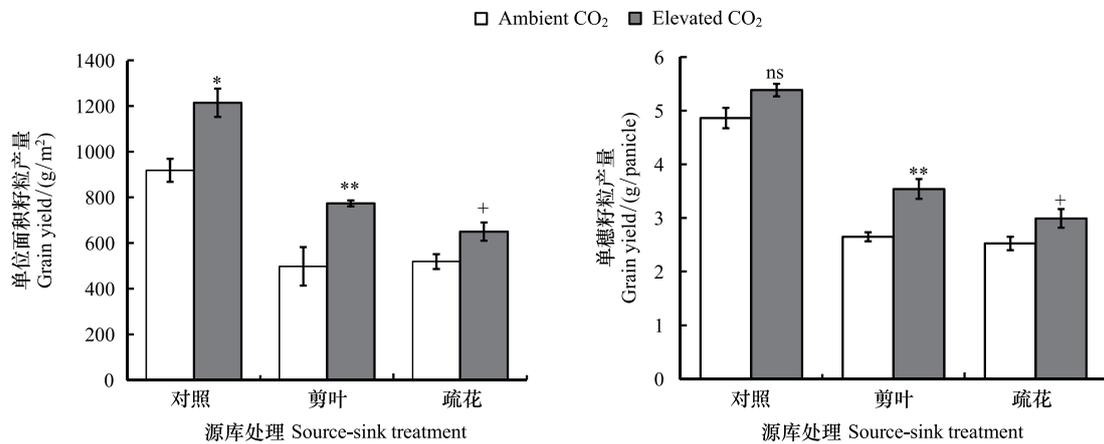


图5 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻单位面积 (a) 和单穗 (b) 籽粒产量的影响

Fig.5 Effect of elevated CO₂ concentration on grain yield per unit area (a) and per panicle (b) of Shanyou 63 under different source-sink treatments

CK, 对照 (未剪叶或疏花) control; LC, 剪除剑叶 cutting off whole flag leaf; SC, 间隔去除稻穗一次枝梗 cutting off half of primary branch; ns, 未达显著水平 no significant; +, 0.1 显著水平 $0.05 < p \leq 0.1$; *, 0.05 显著水平 $0.01 < p \leq 0.05$; **, 0.01 显著水平 $p \leq 0.01$; Ambient CO₂, 环境 CO₂ 浓度; Elevated CO₂, 高 CO₂ 浓度

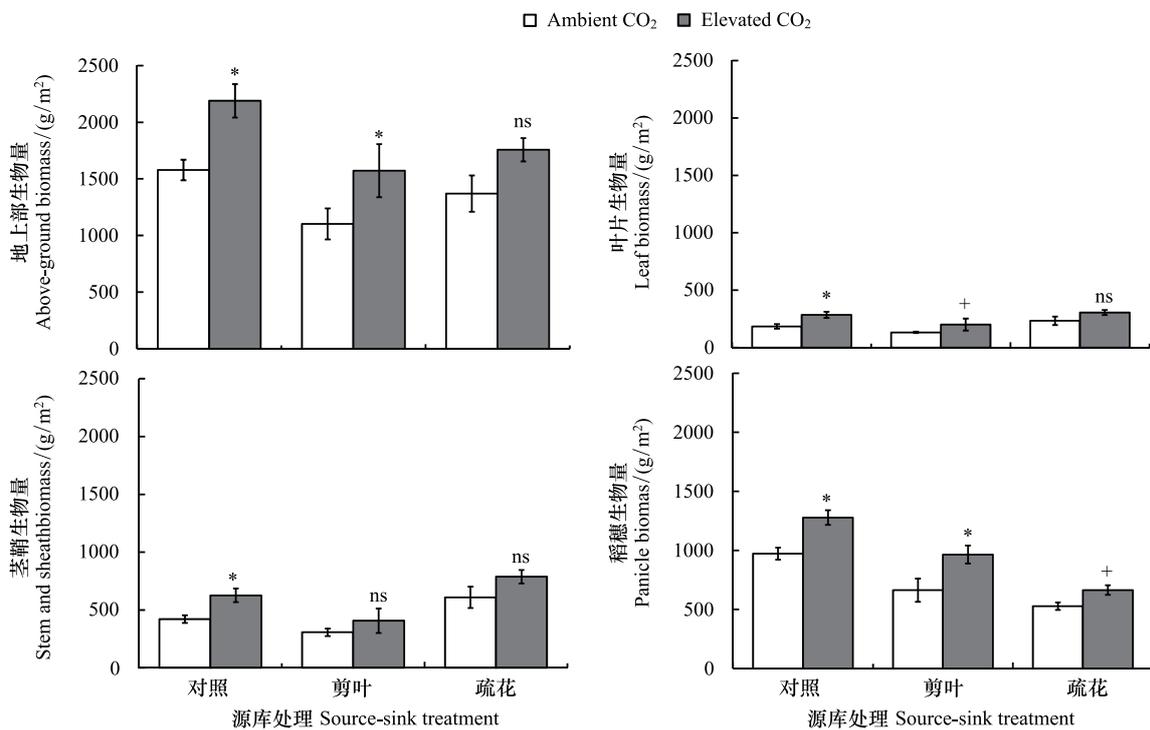


图6 大气 CO₂ 浓度升高对抽穗期不同源库处理水稻成熟期地上部生物量及其组分的影响

Fig.6 Effect of elevated CO₂ concentration on biomass of above-ground and its components of Shanyou 63 at maturity under different source-sink treatments

CK, 对照 (未剪叶或疏花) control; LC, 剪除剑叶 cutting off whole flag leaf; SC, 间隔去除稻穗一次枝梗 cutting off half of primary branch; ns, 未达显著水平 no significant; +, 0.1 显著水平 $0.05 < p \leq 0.1$; *, 0.05 显著水平 $0.01 < p \leq 0.05$; **, 0.01 显著水平 $p \leq 0.01$; Ambient CO₂, 环境 CO₂ 浓度; Elevated CO₂, 高 CO₂ 浓度

地上部生物量为地上部各器官生物量之和。由图 6b-d 可知, 大气 CO₂ 浓度升高使汕优 63 成熟期叶片、

茎鞘和稻穗生物量平均分别增加 44%、36% 和 34%，均达极显著水平。对照、剪叶和疏花条件下，大气 CO₂ 浓度升高使叶片生物量分别增加 54% ($p=0.04$)、52% ($p=0.09$)、31% ($p=0.17$)，使茎鞘生物量分别增加 49% ($p=0.04$)、33% ($p=0.19$) 和 29% ($p=0.18$)，使稻穗生物量分别增加 31% ($p=0.02$)、46% ($p=0.01$) 和 26% ($p=0.06$)。与对照相比，抽穗期剪叶处理使成熟期叶片、茎鞘和稻穗生物量分别降低 29%、32% 和 28%，均达显著或极显著水平；而疏花处理只使稻穗生物量极显著下降(-47%)。方差分析表明，各处理对水稻各器官生物量均无显著互作效应(表 4)。

3 讨论

水稻单位面积颖花数代表库容量的大小。Ainsworth 对气室的整合分析表明，大气 CO₂ 浓度从 365 上升到 627 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 使水稻单位面积颖花数增加 27%^[4]。相似地，本研究发现，对没有进行剪叶疏花处理的水稻(即对照)而言，开放条件下 CO₂ 浓度增加 164 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 使单位面积颖花数平均增加 26%。这一结果与前期 FACE 试验中杂交稻的响应(约+20%)相近^[16-18]。抽穗期剪叶和疏花处理下大气 CO₂ 浓度升高使水稻单位面积颖花数分别增加 23%、25%(图 2b)，与对照水稻响应接近。方差分析亦表明，CO₂ 与剪叶或疏花处理对单位面积颖花数均无互作效应。可见，抽穗期源库改变处理并未改变汕优 63 总颖花量对大气 CO₂ 浓度升高的响应，这可能与抽穗时水稻的分蘖和颖花形成过程均已结束有关。同时，这也说明本试验抽穗期减源疏库处理所选的样本具有较好的代表性。

单位面积颖花数为单位面积穗数和每穗颖花数的乘积。本研究发现，高 CO₂ 浓度环境下总颖花量大幅增加是单位面积穗数(+13%，图 1)和每穗颖花数(+7%，图 2a)共同增加所致。前期 FACE 研究表明，大气 CO₂ 浓度升高使水稻穗数增加主要源自最高分蘖数的大量增加，而分蘖成穗率不升反降^[16,18]，其中前者主要与生长前期分蘖发生速度明显加快有关，而成穗率下降主要是生长后期分蘖消亡速度加快所致^[18]。每穗颖花数可分解为单茎干重和单位茎鞘干重形成的颖花量。大气 CO₂ 浓度升高导致每穗颖花数增多主要与单茎干重增加有关(图 3a，图 7)，而单位干重形成的颖花数则呈下降趋势(图 3b)。前者与高 CO₂ 浓度环境下水稻茎鞘碳水化合物含量^[23-24]以及株高增加(见图 7)^[16,18]相一致，后者则与植株含氮率下降导致的单位植株干重颖花形成能力降低有关^[25]。

结实率、受精率以及粒重的大小反应水稻灌浆期的结实能力。气室^[4]和 FACE^[7]研究均表明，大气 CO₂ 浓度升高使水稻结实能力多呈增加趋势，显著性因试验条件和年度而异。本研究发现，对照条件下，大气 CO₂ 浓度升高使水稻受精率、饱粒率、饱粒重和所有籽粒平均粒重均略有增加，其中所有籽粒平均粒重接近显著水平(图 4)。抽穗期剪叶处理条件下，尽管大气 CO₂ 浓度升高对饱粒重没有影响，但使水稻受精率、饱粒率和所有籽粒平均粒重分别增加 23%、28% 和 19%，均达显著水平。与此相反，大气 CO₂ 浓度升高对疏花处理水稻受精率、饱粒率、饱粒重和所有籽粒平均粒重的影响均呈下调趋势(图 4)。稻穗并不只是光合产物被动的受容器官，还具有主动向源器官提取光合产物的能力，形成受容器官的某种拉力，进而促进光合生产效率。抽穗期剪叶处理水稻总颖花量未变，但光合叶面积减少，因此相对扩大了库容量(库源比增大)，这可能是剪叶处理水稻对 CO₂ 响应增大的重要原因。与此相反，疏花处理水稻由于总颖花量减半，库容大幅减小，进而导致其对空气中高浓度 CO₂ 的利用能力明显减弱。

Ainsworth^[4] 2008 年发表的综述表明，CO₂ 处理浓度从 365 上升到 627 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 使水稻产量平均增加 23% ($n=97$)，其中 FACE 条件下的增幅只有 13% ($n=20$)，但这一整合分析没有包含近期杂交稻的 FACE 研究结果^[16-18]。本试验表明，FACE 情形下大气 CO₂ 浓度升高使水稻籽粒产量大幅增加(+32%，图 5a)，这一增幅明显大于 Ainsworth 前期整合分析的结果，但与同一 FACE 平台^[22] 杂交稻产量的响应接近^[16,18]。本试验在抽穗期进一步设置减源疏库处理，结果发现在剪叶和疏花条件下大气 CO₂ 浓度升高使水稻单位面积籽粒产量分别增加 55% ($p<0.01$) 和 25% ($p<0.1$)，前者明显大于对照水稻产量的响应，后者则呈相反趋势(图 5)，这与结实能力相关参数的响应趋势基本一致(图 4)。单穗籽粒产量可排除剪叶疏花处理前样本穗数的差异，可更

准确地反映减源疏库处理对 CO₂肥料效应的调节作用。与单位面积产量相似,高 CO₂浓度环境下剪叶处理水稻单穗产量的增幅(+34%)明显大于对照或疏花处理水稻(< 20%,图 5)。

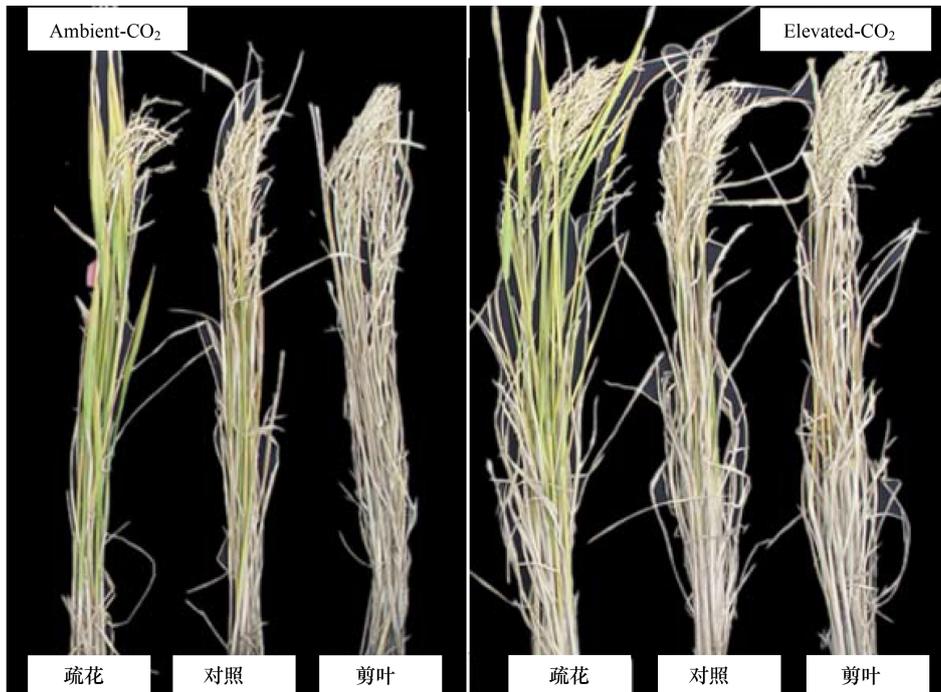


图 7 不同 CO₂浓度和源库处理水稻成熟期植株生长状况(2011年10月18日)

Fig.7 Growth situation of above-ground under different CO₂ concentration and source-sink treatments of Shanyou 63 at maturity (Oct. 18, 2011)

CK, 对照(未剪叶或疏花)control; LC, 剪除剑叶 cutting off whole flag leaf; SC, 间隔去除稻穗一次枝梗 cutting off half of primary branch; Ambient CO₂, 环境 CO₂浓度; Elevated CO₂, 高 CO₂浓度

水稻生物量的高低反映了植株的生长状况。与产量响应趋势一致,本研究发现大气 CO₂浓度升高使对照、剪叶和疏花处理水稻地上部生物量分别增加 39%、43%和 28%,前两者达显著水平。同样地,大气 CO₂浓度升高使对照、剪叶和疏花处理水稻稻穗生物量分别增加 31%、46%和 26%,表现为剪叶>对照>疏花水稻,但叶片和茎鞘生物量没有表现出类似的响应趋势(图 6)。本试验还发现,源库处理还改变了同化物在植株各器官的分配比例,其中疏花处理本身使水稻叶片(+39%)和茎鞘(+61%)占地上部生物量比例大幅增加。这可能与疏花处理水稻因库容量减小而使过剩的光合同化物滞留于叶片和茎鞘中有关(见图 7)。

水稻品种的源库类型可划分源限制型、库限制型、源库限制型和源库优化型^[26],且同一品种的源库类型也会随栽培措施等外界环境的变化而发生转化^[27]。由此推测,不同品种类型或施氮策略条件下,减源疏库处理对 CO₂肥料效应的调节作用可能因此发生改变,当然这还需田间试验的确认。

4 结论

本试验进一步证实了杂交稻^[16-18]对大气 CO₂浓度升高的响应高于常规稻^[4],这种高应答主要与单位面积库容量的大幅增加有关。本试验还发现,抽穗期人为减小源库比(如剪叶)可增强 CO₂的肥料效应,而增大源库比(如疏花)则使这种肥料效应减弱。前者主要与结实参数的响应能力大幅提高有关,而后者则呈相反趋势。由于水稻源库类型差异及对 CO₂肥料效应的敏感度不同,抽穗期减源疏库处理对 CO₂肥料效应的调节作用是否因供试品种或施氮水平等因素而异还需更多的试验研究来回答。

致谢:感谢中国科学院南京土壤研究所刘钢、唐昊冶和朱国兴老师对 FACE 系统的日常维护。

参考文献 (References):

- [1] Dlugokencky and Pieter Tans, eds. Trends in Atmospheric Carbon Dioxide. (2015-3-5) [2015-3-15]. <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>.
- [2] IPCC. Climate change 2007: The physical science basis // Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Mille H L, eds. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge UK: Cambridge University Press, 2007: 996-996.
- [3] IPCC. Climate change 2013: The physical science basis // Stocker T F, Qin D, Plattner G K, Tignor M, Allen S K, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M, eds. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge UK: Cambridge University Press, 2013: 29-29.
- IPCC, 2013: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- [4] Elizabeth A Ainsworth. 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.
- [5] 杨连新, 王余龙, 黄建晔, 杨洪建, 刘红江. 开放式空气 CO₂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.
- [6] 杨连新, 王云霞, 朱建国, 王余龙. 十年水稻 FACE 研究的产量响应. *生态学报*, 2009, 29(3): 1486-1497.
- [7] 杨连新, 王云霞, 朱建国, Toshihiro Hasegawa, 王余龙. 开放空气中 CO₂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.
- [8] Jeffrey S Amthor. Effects of atmospheric CO₂ concentration on wheat yield: Review of results from experiments using various approaches to control CO₂ concentration. *Field Crops Research*, 2001, 73(1): 1-34.
- [9] Sun J D, Yang L X, Wang Y L, Donald R Ort. FACE-ing the global change: Opportunities for improvement in photosynthetic radiation use efficiency and crop yield. *Plant Science*, 2009, 177(6): 511-522.
- [10] 王云霞, 杨连新, Remy Manderscheid, 王余龙. C₄作物 FACE (free-air CO₂ enrichment) 研究进展. *生态学报*, 2011, 31(5): 1450-1459.
- [11] J L Maclean, D C Dawe, G P Hettel. *Rice Almanac: Source Book for the Most Important Economic Activity on Earth*. 3rd ed. Oxon, UK: CABI Publishing, 2002.
- [12] Magnus Bengtsson, Shen Y J, Taikan Oki. A SRES-based gridded global population data set for 1990-2100. *Population and Environment*, 2006, 28(2): 113-131.
- [13] Yang L X, Peng S B. Agronomic avenues to maximize the benefits of rising atmospheric CO₂ concentration in the Asian irrigated rice system// Araus J L, Slafer G A. *Crop Stress Management and Global Climate Change (CABI Climate Change Series Vol. 2)*. Oxon, UK: CABI International Publishing, 2011: 37-46.
- [14] Han-Yong Kim, Mark Loefflering, Kazuhiko Kobayashi, Masumi Okadad, Matthew W Mitchelle, Marcia Gumpertze. Effects of free-air CO₂ enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops. *Field Crops Research*, 2003, 83(3): 261-270.
- [15] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, Zhu J G, Liu H J, Dong G C, Liu G, Han Y, Wang Y L. The impact of free-air CO₂ enrichment (FACE) and N supply on yield formation of rice crops with large panicle. *Field Crops Research*, 2006, 98(2/3): 141-150.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] 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.
- [19] 刘红江, 杨连新, 黄建晔, 董桂春, 朱建国, 刘钢, 王余龙. FACE 对常规籼稻扬稻 6 号产量形成的影响. *农业环境科学学报*, 2009, 28(2): 299-304.
- [20] Hiroyuki Shimono, Masumi Okada, Y Yasuhiro Yamakawa, Hirofumi Nakamura, Kazuhiko Kobayashi, Tishihiro Hasegawa. Genotypic variation in rice yield enhancement by elevated CO₂ relates to growth before heading, and not to maturity group. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(2): 523-532.

- [21] Toshihiro Hasegawa, Hidemitsu Sakai, Takeshi Tokida, Hirofumi Nakamura, Zhu C W, Yasuhiro Usui, Mayumi Yoshimoto, Minehiko Fukuoka, Hitomi Wakatsuki, Nobuko Katayanagi, Toshinori Matsunami, Yoshihiro Kaneta, Takashi Sato, Fumiaki Takakai, Ryoji Sameshima, Masumi Okada, Tadahiko Mae, Amane Makino. Rice cultivar responses to elevated CO₂ at two free-air CO₂ enrichment (FACE) sites in Japan. *Functional Plant Biology*, 2013, 40(2): 148-159.
- [22] 刘钢, 韩勇, 朱建国, 冈田益己, 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. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1253-1258.
- [23] 黄建晔, 董桂春, 杨洪建, 王余龙, 朱建国, 杨连新, 单玉华. 开放式空气 CO₂ 增高对水稻物质生产与分配的影响. *应用生态学报*, 2003, 14(2): 253-257.
- [24] 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.
- [25] 姚友礼, 王余龙, 蔡建中, 李昙云, 徐加宽, 卞悦. 水稻大穗形成机理的研究—穗肥施用时期对每穗颖花分化、退化和现存数的影响. *江苏农学院学报*, 1997, 18(4): 29-35.
- [26] 王夫玉, 黄丕生. 水稻群体源库特征及高产栽培策略研究. *中国农业科学*, 1997, 30(5): 26-33.
- [27] 庄文锋, 杨文月, 王全芳, 杨猛, 徐正进. 种植密度和施 N 时期对不同穗型水稻源库关系的影响. *北方水稻*, 2013, 43(2): 5-13.