

大气 CO₂ 浓度升高对水稻氮代谢影响的研究进展^①

王 亮, 朱建国*, 曾 青, 谢祖彬, 刘 钢

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

摘 要: 自工业革命以来, 大气中浓度不断升高的 CO₂ 对 C₃ 植物生长发育的影响十分显著。CO₂ 浓度升高条件下, 植物光合作用增强, C 同化产物增多, C、N 代谢的平衡受到影响, 植株 N 代谢发生变化。水稻 (*Oryza sativa* L.) 作为世界上最主要的食物来源之一, 其 N 素营养状况的变化必然引起人类食物品质的改变, 近年来已成为人们关注的焦点。本文结合气室条件的研究结果, 从水稻 N 吸收和 N 积累量、N 浓度、N 代谢相关酶、不同形态的 N (主要是蛋白氮)、C/N 比、根系含 N 分泌物以及 N 与光合适应的关系等方面, 重点收集和整理开放式空气中 CO₂ 浓度升高 (FACE, Free Air Carbon-dioxide Enrichment) 条件下水稻对 N 素的吸收、分配和利用等方面的研究进展, 并对有待进一步深入的问题进行了探讨。

关键词: 大气 CO₂ 浓度升高; 水稻; 氮代谢

中图分类号: S511

随着工业化的进程, 大气 CO₂ 浓度持续升高已成为不争的事实, 到本世纪中期 CO₂ 浓度将从目前的 380 μl/L 左右上升到 450 ~ 550 μl/L^[1]。CO₂ 作为主要的温室气体, 其浓度的升高将导致全球气候变暖, 同时它作为光合作用的底物将直接影响植物的生长发育。大量研究表明, C₃ 植物对 CO₂ 浓度升高反应强烈, 其净光合速率增加必然引起碳 (C) 同化产物增加^[2-5], 这意味着可以为氮 (N) 同化过程提供更多的 C 骨架。再者也意味着呼吸作用底物的增多, 为 N 代谢提供更多的代谢中间产物和能量。但同时也有可能加剧与 N 代谢对同化力的竞争^[6], 改变相关的 N 代谢过程。

水稻 (*Oryza sativa* L.) 是人类最重要的粮食作物之一, 水稻 N 营养状况的变化必然引起人类食物品质的改变^[7]。因此研究大气 CO₂ 浓度升高对水稻 N 营养的影响, 可为研究全球气候变化对人类食品品质的影响及解决对策提供依据, 同时有助于人们更好地理解在未来气候条件下水稻对 N 的需求, 以及植物-土壤-大气间 N 的循环规律, 并对未来水稻合理施用 N 肥提供理论依据。另外, 植物不同物种对 N 吸收和利用性质的改变对未来气候变化条件下生态系统中的物种竞争和物种组成必将产生深远的影响^[8], 因此研究高浓度 CO₂ 对水稻体内 N 营养的影响还可为预测未来气候条件下稻田生态系统的演替提供依据。近几十年来,

人们采用生长室^[9-10]、开顶式气室^[11]等试验手段, 进行 CO₂ 浓度升高的模拟试验, 但由于气室内温度高于外界环境, 光照不足, 蒸腾作用以及病虫害发生依然与大田环境存在较大差异, 试验结果用于预测有较多的不确定性。因此为了真实地反映植物对大气 CO₂ 浓度升高的响应, 在 20 世纪 80 年代中期发展出了开放式 CO₂ 浓度升高 (FACE, free air carbon-dioxide enrichment) 技术。它是在没有任何隔离设施的情况下, 直接将高浓度的 CO₂ 通入试验区, 并用计算机系统控制其浓度, 十分接近自然生态环境, 并且植物的生长空间相对较大, 所提供的作物品种较多, 因此是本领域研究的最佳手段^[4]。开展 FACE 下水稻研究工作的主要国家是日本和中国, 经过多年的工作, 关于 N 代谢方面已取得了不少进展, 认识逐步深入^[12]。因此本文结合气室条件的研究结果, 重点收集和整理 FACE 条件下水稻对 N 吸收、分配和利用等方面的研究进展, 并对这些方面有待进一步深入的问题进行了探讨。

1 CO₂ 浓度升高对水稻氮吸收和氮积累量的影响

N 素在 C₃ 植物对 CO₂ 浓度升高的适应中起着极重要的作用, CO₂ 浓度升高将导致植物对无机 N 吸收和同化需求提高^[13]。Kim 等^[14]在日本 FACE 下发

①基金项目: 中国科学院创新方向项目 (KZCX3-SW-440, KZCX2-SW-133) 和国家自然科学基金面上项目 (30470334, 40571157) 资助。

* 通讯作者 (jgzhu@issas.ac.cn)

作者简介: 王亮 (1982—), 男, 硕士研究生, 主要从事作物对全球气候变化响应的研究。E-mail: biologyse@gmail.com

现水稻植株 N 积累量在 3 个 N 水平下表现不完全一致, 中 N 和高 N 水平下 FACE 促进营养生长期 N 积累量, 在生殖生长阶段 FACE 降低了 N 积累量, 而低 N 下正好相反。但在成熟时期植株 N 积累量在各 N 水平下增加均不明显。谢祖彬等^[15]和董桂春等^[16]在我国 FACE 平台发现 FACE 处理使水稻不同生育时期的 N 素积累量有所提高, 但无显著影响。黄建晔等^[17]通过年季重复发现 FACE 使水稻不同生育期 N 素积累量增加, 生育前期的增幅明显大于生育中、后期, 但移栽 47 天后 N 素积累量已无显著差异。庞静等^[18]利用 FACE 平台, 用水培试验研究发现水稻在两个 N 水平 (14 mg/L 和 28 mg/L) 下, 分蘖期平均 N 吸收速率分别提高了 31%~56% 和 19%~87%, 在其他时期则无明显影响。而整个生育期总吸 N 量分别显著增加为 7% 和 5%。水稻叶、茎的 N 素累积分别显著降低 30%、11% (14 mg/L), 39%、26% (28 mg/L), 根中的 N 素累积影响不显著, 穗中 N 积累量则明显增加了 20% (14 mg/L) 和 28% (28 mg/L), 而总的 N 素积累量无明显差异。就目前结果来看, 大多报道集中在粳稻品种, 认为在 CO₂ 浓度升高条件下, 水稻 N 积累量的影响受供 N 水平的影响, 并且水稻在成熟期 N 积累量差异不明显。但不同品种表现有所差异, FACE 下籼稻各生育时期 N 素吸收量均显著增加, 生育中期的增幅明显小于生育前、后期^[19-20]。而最近 Shimono 和 Bunce^[21]发现, 长期处于高浓度 CO₂ 下的水稻对 N 吸收能力存在下调的现象并且其对高浓度 CO₂ 的响应随生育期不同而变化。

2 大气 CO₂ 浓度升高下水稻氮浓度的变化

大气 CO₂ 浓度升高使植物 N 浓度普遍下降, 但各个器官以及在不同生育期, N 浓度下降趋势有所不同^[22]。Lin 等^[23]在 OTC 环境下发现当 CO₂ 浓度较正常大气增加 200 μl/L 时, 水稻叶片 N 浓度在整个生育期无明显变化; 当增加 300 μl/L 时, 除成熟期无差异, 其余时期稻叶片 N 浓度均显著低于对照。Nakano 等^[2]和 Seneweera 等^[24]研究高浓度 CO₂ 处理下水稻叶片光合适应现象时, 分别在 FACE 和气室条件下发现了叶片 N 浓度下降的现象。Weerakoon 等^[25]在 CO₂ 浓度为 600 μl/L 左右的 OTC 中同样发现水稻叶片 N 浓度下降的现象。谢祖彬等^[15]分析了水稻各器官的 N 浓度的变化, 结果表明 FACE 降低茎、叶 N 浓度; 增加抽穗期穗 N 浓度, 降低成熟期穗 N 浓度; 对分蘖期根 N 浓度影响不显著, 而降低拔节期、抽穗期和成熟期根 N 浓度。从整个植株来看, 水稻 N 浓度在整个生育时期

也是呈下降趋势。Ziska 等^[26]在 CO₂ 浓度为 700 μl/L 左右的 OTC 中发现 3 个 N 水平下水稻地上部分的植株 N 浓度在整个生育期均显著下降。Yamakawa 等^[27]在日本 FACE 中发现水稻植株在幼穗分化和收获时 N 浓度显著下降。在我国 FACE 试验中, 董桂春等^[16]和 Yang 等^[28]发现 FACE 处理使水稻不同生育时期的植株 N 浓度显著下降, 黄建晔等^[17]通过年季重复也发现除移栽后 16 天, FACE 使其他生育期稻株 N 浓度显著或极显著下降, 生育中期的降幅大于生育前、后期。从以上结果来看, 虽然关于高浓度 CO₂ 下水稻各器官 N 浓度在不同生育期的变化有所不同, 但成熟期各器官 N 浓度显著下降却是一致的。关于 N 浓度下降的解释目前有以下几种观点: ①稀释效应。植物 C 积累和生物量增加的同时没有同比例增加 N 积累量, 导致 N 表现为被“稀释”而浓度降低^[29], 但有人却发现高浓度 CO₂ 引起水稻叶鞘 C 同化产物积累的同时 N 浓度并未下降^[30]。庞静等^[31]在 FACE 下通过对水稻各器官 N、P、K、Ca、Mg、Cu、Zn、Fe、Mn 等元素的测定, 表明稀释效应不是在 CO₂ 浓度升高条件下的降低的唯一原因, 植株体内其他 8 种营养元素的测定结果也并不支持生物量的稀释效应, 而且仅以上述结果来看很难分辨生物量的稀释效应是水稻体内 N 浓度降低的原因还是结果, 同时稀释效应也不能解释水稻各部分如叶 N 浓度显著下降时, 叶总生物量却无显著差异。②植物体内 N 的分配改变。大量研究表明高浓度 CO₂ 使 N 素在植株各生育期不同器官的分配比例发生不同程度的改变。Makino 等^[32]在气室条件下报道了高浓度 CO₂ 减少了水稻整个生育期 N 在叶的分配, 增加了在叶鞘和根的 N 分配, 并提出水稻在植株水平对高浓度 CO₂ 的响应主要是由 N 在叶中的分配以及叶面积扩展控制。在我国 FACE 平台下黄建晔等^[17]和 Yang 等^[28]研究了高浓度 CO₂ 对水稻 N 分配的影响, 认为 FACE 增加 N 素在茎鞘 (生育前中期) 或稻穗 (生育后期) 的分配, 而减少在叶片 (全生育期) 的分配。马红亮等^[33]在两个供 N 水平下也发现高浓度 CO₂ 使 N 在叶的分配降低, 穗的分配增加; 水稻抽穗期根中 N 的分配在低 N 和常 N 处理下分别降低 9.67% 和 13.1%, 其他生育期则增加 3.5%~26.6%; 拔节期茎的分配分别增加 7.03% 和 5.71%, 成熟期分别降低 10.5% 和 7.43%。庞静等^[29]利用水培试验发现高浓度 CO₂ 使水稻成熟时体内 N 向根的分配变化不大, 向茎和叶的分配显著降低, 向穗的分配显著增加。以上各结果之间虽然有所差异, 但 CO₂ 浓度升高降低 N 在叶的分配却是一致的。这可很好地说明各组

织 N 浓度下降幅度不同,但无法解释整个植株 N 浓度下降。③植物的 N 利用效率提高^[34]。Upreti 等^[35]发现高浓度 CO₂ 下 Rubisco 蛋白含量下降,但并未对 CO₂ 诱导的光合速率增加产生影响,因此 Rubisco 催化效率提高。Aben 等^[30]研究发现,高浓度 CO₂ 条件下水稻达到最大生长和最高光合速率的需 N 量减少,即 N 利用效率提高。FACE 研究也表明,高浓度 CO₂ 下水稻单位 N 素的干物质生产效率在不同生育期均明显增加,而在成熟期单位 N 素的籽粒生产效率和收获指数也明显增加^[16-17,28]。因此,水稻生产单位干物质质量对 N 的需求是减少的。④蒸腾效应,高浓度 CO₂ 降低气孔导度导致蒸腾的下降,从而引起根部 N 向上运输量下降^[36]。但 Pang 等^[37]在 FACE 条件下通过水培试验,证实水稻蒸腾效应并不明显,并提出高浓度 CO₂ 降低了根系 N 吸收效率、增加了 N 损失,再加之生物量的显著增加,从而导致体内 N 浓度的下降,同时 Pang 等推测这部分 N 素是以 NH₃ 形式挥发损失,然而关于 CO₂ 浓度升高下的 N 损失尚缺乏直接证据。

3 大气 CO₂ 浓度升高下水稻氮代谢相关酶的变化

植物吸收的 NO₃⁻ 必须在作为限速酶的硝酸还原酶(NR)和亚硝酸还原酶(NiR)的协同作用下还原成 NH₄⁺ 才能进入进一步的 N 同化的过程。NO₃⁻ 还原为的 NH₄⁺ 或从土壤直接吸收的 NH₄⁺ 立即被谷氨酰胺合成酶(GS)同化为谷氨酰胺,紧接着在谷氨酸合酶(GOGAT)的催化下形成谷氨酸,两者构成 GS/GOGAT 循环是高等植物氮同化的主要途径。当在某些逆境条件引起植物体内 NH₄⁺ 的积累或组织器官衰老时,谷氨酸脱氢酶(GDH)含量上升,起着 NH₄⁺ 和补充 GS/GOGAT 循环的作用^[38]。而当植物进入生殖生长阶段,叶、茎、根中的蛋白质等 N 素将在蛋白水解酶等的作用下重新分解,以氨基酸和酰胺等形式再转运。关于 CO₂ 浓度升高下水稻 N 代谢相关酶活性的变化情况的文献比较少见。喻尚其等^[39]在玻璃罩内模拟 CO₂ 浓度升高的试验中发现水稻在幼苗期,体内硝酸还原酶的活性随着大气 CO₂ 含量的增加而有不同程度的提高。胡健等^[40]通过对在拔节期、孕穗期、抽穗期、穗后 10 天及 20 天的测定,表明 FACE 明显提高了各生育期功能叶片硝酸还原酶活性。施 N 处理对硝酸还原酶活性有明显影响,并且在不同生育期存在不同的趋势。胡健等^[41]同时也证实了 FACE 处理下,水稻剑叶及倒二叶结实中后期可

溶性蛋白含量明显下降与结实期叶片内肽酶活力的变化关系密切。而王亮等^[42]发现增施 N 肥,有利于同化酶的表达,降低叶片蛋白水解酶活力,从而缓解叶片 N 含量的下降。而在小麦试验中,门中华和李秀生^[43]发现增加 CO₂ 浓度,小麦根部硝酸还原酶活性上升,而叶片内硝酸还原酶活性有下降趋势。Bloom 等^[44]也证实 CO₂ 浓度上升会抑制小麦 NO₃⁻ 的光合同化作用(photoassimilation)。因此,进一步探讨 N 代谢相关酶对 CO₂ 浓度升高的响应情况,有助于从生理水平理解 N 素在高浓度 CO₂ 的行为变化。

4 大气 CO₂ 浓度升高下水稻体内不同形态氮的变化

植物体内 N 素以非蛋白态 N 和蛋白态 N 两种形式存在,前者又分为氨基态 N 和无机 N 等形态,是蛋白质合成原料或分解产物,在植物 N 代谢中起着代谢库的作用;后者是植物体内 N 存在的主要形式,其含量的变化反映无机 N 的同化情况^[45]。在我国 FACE 平台下,庞静等^[46]研究了 CO₂ 浓度增高条件下水稻体内总 N 以及蛋白态 N、氨基酸态 N 和无机态 N 浓度的变化,发现 CO₂ 浓度升高使整个生育期内水稻不同部位总 N、蛋白态 N 以及氨基酸态 N 浓度普遍降低,而无机态 N 浓度随生育期和植株部位不同表现为降低或者升高,并进一步提出蛋白态 N 浓度的降低是 N 浓度下降的直接原因。彭长连等^[47]利用生长于田间不同浓度 CO₂ 的塑料大棚,报道了在高浓度 CO₂ 条件下生长的水稻叶片,除普通野生稻外,其他 5 个品种的可溶性蛋白含量都较对照有不同程度的下降。Upreti 等^[35]在 OTC 条件下采用 SDS 电泳分离了水稻叶片蛋白组分,发现高浓度 CO₂ 一方面降低了包括 Rubisco 在内的分子量相对较低的蛋白含量,但蛋白的减少并未影响由 CO₂ 引起的光合速率的增加;另一方面光合速率增加的同时,高浓度 CO₂ 提高了包括光系统 II(PS II)蛋白复合体在内的分子量相对较高的蛋白含量。前者可能是由于高浓度 CO₂ 下糖积累的结果^[48],后者则与高浓度 CO₂ 下捕光能力和光合速率增加有关^[49]。Upreti 等^[50]发现高浓度 CO₂ 促进芸薹属植物的捕光能力,从而增加其光合速率,这也支持以上在水稻中的观测结果。胡健等^[51]则在大田条件下研究了整个生育时期水稻顶叶、倒二叶和根中的可溶性蛋白含量,发现 FACE 处理对水稻叶片及根系可溶蛋白含量的影响与对总 N 浓度及总蛋白含量的影响并不完全一致,他们推测这是由于 FACE 处理对两者的控制基因具有不同的调节作用引起的。

5 大气 CO₂ 浓度升高下水稻根系含氮分泌物的改变

由于大气 CO₂ 浓度升高, 作物地上部分固定的光合产物输入根中的碳水化合物增多, 导致根系分泌物的数量增加, 分泌物的组成发生改变^[52]。王大力和林伟宏^[53]在 OTC 模拟 CO₂ 倍增条件下发现, 水稻单株根系分泌物总有机C及乙酸、甲酸释放总量明显增加。马红亮等^[54]在 FACE 平台下通过对水稻根系分泌的总C和总糖的测定, 也得到类似增加的结果。C分泌的增多会改变植物体的C/N比, 势必影响N素向根的分配和根部N的分泌。有报道指出作物幼苗根系的确可向土壤分泌有机N, 但作物生长后期根系向外分泌的N素非常少^[55]。Bruno 等^[56]应用 ¹⁵N 示踪手段, 在作物后期根系分泌物中未检测到含N物质。Hodge 和 Paterson^[57] 与 Uselman 等^[58]在 CO₂ 浓度倍增的条件下分别对黑麦草和刺槐根系分泌物的分析, 均表明在高浓度 CO₂ 下含N物质的分泌量变化不大。由于试验方法的限制, 关于高浓度 CO₂ 下水稻根系分泌物中含N化合物量的研究很少。

6 大气 CO₂ 浓度升高下氮与光合适应的关系

N 是构成光合器官的重要元素, 因此叶片光合能力与 N 含量关系紧密^[59-60]。短期 CO₂ 浓度升高促进叶片光合作用, 较高的光合速率会使植物对 C 的获取相对强于对 N 的吸收, 从而将改变植物体内 C、N 平衡^[61]。而当植物长期处于高浓度 CO₂ 下时, 叶片光合速率会逐渐地下降, 最终接近甚至低于正常 CO₂ 浓度下生长的对照水平 (在相同 CO₂ 浓度下测定比较), 即光合适应现象^[62]。Rowland-Bamford 等^[63]发现水稻对不同浓度大气 CO₂ 的适应是受叶片 Rubisco 酶活性和蛋白含量所调控的。Seneweera 等^[24]认为在 CO₂ 浓度升高的环境中, 水稻对 N 的需求 (为了满足生殖生长) 大于 N 的供给 (根吸收和叶片内 N 的重组) 是导致光合适应的原因。Nakano 等^[2]则认为由于高浓度 CO₂ 引起了 N 含量的改变, 很难明确 N 在 Rubisco 和其他光合组分的分配, 因此他们直接将水稻光合适应现象简单地归结为叶片绝对 N 量的下降。而一个有趣的现象是 Yong 等^[6]在连续晴天情况下观测, 发现常 N 下发生光合适应现象, 而在低 N 下不发生。然而, 在雨后第一个晴天上午测定时, 低 N 下 FACE 水稻叶片也出现了光合适应现象。这或许是由于 FACE 条件下过多的 N 供应导致 N 同化与 C 同化对同化力的强烈竞争。在小麦中, Sicher 和

Bunce^[64]发现光合适应与旗叶初始 Rubisco 酶活性的变化呈正相关。张道允等^[65]在我国 FACE 研究中提出小麦发生光合适应的主要原因是活化的 Rubisco 减少导致的 RuBP 羧化限制。而与小麦不同, FACE 条件下水稻叶片同时存在 RuBP 羧化限制和 RuBP 再生限制, 而后者是主导因素, 并且细胞色素 f 含量下降所导致的非循环电子传递能力的降低是 FACE 叶片 RuBP 再生能力下调的重要原因^[65-68]。总之, 光合作用对高浓度 CO₂ 的适应或许与 RuBP 羧化限制和 RuBP 再生限制都有关, 但在不同物种中, 主导因子可能不同。

7 研究展望

水稻是我国主要的粮食作物之一, 而随着工业化的进程, 大气 CO₂ 浓度升高已成为不争的事实, 因此探明高浓度 CO₂ 条件下水稻体内 N 代谢变化的机理, 一方面有助于人们理解未来气候条件下水稻对 N 的需求、吸收和利用, 为高效、安全地施用 N 肥提供理论依据; 另一方面, 对于预测未来气候条件下人类稻米品质的变化意义重大。而目前这方面研究的进一步的探索空间还很大。因此, 在前人的基础上进行以下几个方面的深入是必要的: ①CO₂ 浓度升高条件下植物特别是水稻体内 N 浓度降低的机理研究还相当薄弱, 上述的几种解释实质上都只是对 CO₂ 浓度升高条件下植物体内 N 浓度降低原因的推测。有必要在验证以上几种解释的基础上采用如同位素示踪或测定 NH₃ 等直接方法, 定量描述 CO₂ 浓度升高条件下水稻对 N 的吸收、分配和利用规律。②大气 CO₂ 浓度升高下 C 和 N 代谢相互关系的研究。大气 CO₂ 浓度升高对植物体内 N 代谢的影响应该是由 C 代谢改变所驱动的间接影响, N 代谢的改变又会反过来对植物 C 代谢起调节作用。但到目前为止, 此类研究仍处于初始阶段, 不足以形成任何定论, 因此寻找高浓度 CO₂ 下水稻 C、N 代谢联系起来的切入点显得尤为重要。③CO₂ 浓度升高不仅影响植株地上部, 也同时影响其地下部 N 代谢^[69]。根系作为作物吸收无机 N 并合成氨基态 N 的重要场所, 相对于高浓度 CO₂ 对水稻地上部分 N 代谢过程影响的研究, 对地下部分根系的研究显得薄弱, 仍需进一步开展根系 N 素代谢等相关工作, 如量化从植株根系 (包括根系分泌、周转、脱落等) 到土壤的 N 量等。再者 CO₂ 浓度升高会影响相关土壤酶的活性^[70], 因此也有必要将根与根际微生物研究相结合。④已有的研究大多集中在常规的农学和生理生化指标, 对于内在的分子机理缺乏

深入的研究。因此,有必要拓展研究深度,将分子生物学等手段引入 FACE 平台,强化水稻对大气 CO₂ 浓度升高下 N 代谢变化的机制的研究。⑤植物对高浓度的响应与自身属性如 C₃、C₄, 品种以及施 N 水平等密切相关^[71-72]。而由于试验的局限性,不可能覆盖所有的水稻品种、施 N 水平等条件,因此有必要构建适合预测未来 CO₂ 浓度升高条件下水稻 N 素代谢变化的模型。⑥现阶段关于植物对 CO₂ 浓度升高的响应都是在当代观察到的,至于子代是否发生适应现象,迄今还未见报告。这或许也将是今后的研究方向之一。

参考文献:

- [1] IPCC. Climate Change 2007: The physical science basis // Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL. Contribution of Working Group I to the Fourth Annual Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007: 996
- [2] Nakano H, Makino A, Mae T. The effect of elevated partial pressures of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiol.*, 1997, 115: 191-198
- [3] 廖轶, 陈根云, 张海波, 蔡时青, 朱建国, 韩勇, 刘钢, 许大全. 水稻叶片光合作用对开放式空气 CO₂ 浓度增高 (FACE) 的响应与适应. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1205-1209
- [4] Kimball BA, Kobayashi K, Bindi M. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment. *Adv. Agron.*, 2002, 77: 293-368
- [5] Yang LX, Huang JY, Yang HJ, Dong GC, Liu G, Zhu JG, Wang YL. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crop. Res.*, 2006, 98: 12-19
- [6] Yong ZH, Chen GY, Zhang DY, Chen Y, Chen J, Zhu JG, Xu DQ. Is photosynthetic acclimation to free-air CO₂ enrichment (FACE) related to a strong competition for the assimilatory power between carbon assimilation and nitrogen assimilation in rice leaf? *Photosynthetica*, 2006, 45(1): 85-91
- [7] Loladze I. Rising atmospheric CO₂ and human nutrition: toward globally imbalanced plant stoichiometry. *Trends Ecol. Evol.*, 2002, 17(10): 457-461
- [8] 曾青, 朱建国. 开放式空气 CO₂ 浓度升高与作物/杂草的竞争关系. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1339-1343
- [9] Imai K, Murata Y. Effect of Carbon Dioxide Concentration on Growth and Dry Matter Production of Crop Plants: VII. Influence of light intensity and temperature on the effect of carbon dioxide-enrichment in some C₃ and C₄ species. *Jpn. J. Crop Sci.*, 1979, 48(3): 409-417
- [10] Imai K, Coleman DF, Yanagisawa T. Increase in atmospheric partial pressure of carbon dioxide and growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.). *Jpn. J. Crop. Sci.*, 1985, 54(4): 413-418
- [11] Ziska LH, Teramura AH. Intraspecific variation in the response of rice to increase CO₂-photosynthetic, biomass and reproductive characteristics. *Physiol. Plantarum*, 1992, 84: 269-274
- [12] 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
- [13] Stitt M, Krapp A. The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: The physiological and molecular background. *Plant Cell Environ.*, 1999, 22(6): 583-621
- [14] Kim HY, Liefferring M, Miura S, et al. Growth and nitrogen uptake of CO₂-enriched rice under field conditions. *New Physiol.*, 2001, 150(2): 223-229
- [15] 谢祖彬, 朱建国, 张雅丽, 马红亮, 刘钢, 韩勇, 曾青, 蔡祖聪. 水稻生长及其体内 C、N、P 组成对开放式空气 CO₂ 浓度增高和 N、P 施肥的响应. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1223-1230
- [16] 董桂春, 王余龙, 杨洪建, 黄建晔, 朱建国, 杨连新, 单玉华. 开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻 N 素吸收利用的影响. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1219-1222
- [17] 黄建晔, 杨洪建, 杨连新, 王余龙, 朱建国, 刘红江, 董桂春, 单玉华. 水稻不同生育时期 N 素营养对 FACE 响应的研究. *作物学报*, 2004, 30(12): 1237-1243
- [18] 庞静, 朱建国, 谢祖彬, 刘刚, 陈改革. CO₂ 浓度升高条件下水稻蒸腾与 N 吸收的关系. *中国水稻科学*, 2006, 20(2): 205-209
- [19] 刘红江, 杨连新, 黄建晔, 董桂春, 朱建国, 刘钢, 王余龙. FACE 对三系杂交籼稻汕优 63 氮素吸收利用的影响. *农业环境科学学报*, 2008, 27(3): 1015-1021
- [20] Liu HJ, Yang LX, Wang YL, Huang JY, Zhu JG, Wang YX, Dong GC, Liu G. 2008. Yield formation of CO₂-enriched hybrid rice cultivar Shanyou 63 under fully open-air field conditions. *Field Crop. Res.*, 108: 93-100
- [21] Shimono H, Bunce JA. Acclimation of nitrogen uptake capacity of rice to elevated atmospheric CO₂ concentration. *Ann. Bot.*, 2009, 103: 87-94
- [22] Cotrufo MF, Ineson P, Scott AY. Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biol.*, 1998, 4: 43-54

- [23] Lin HW, Bai KZ, Kuang TY. Effects of elevated CO₂ and high temperature on single leaf and canopy photosynthesis of rice. *Acta Bot. Sin.*, 1999, 41(6): 624–628
- [24] Seneweera SP, Conroy JP, Ishimaru K, Ghannoum O, Okada M, Loefflering M, Kim HY, Kobayashi K. Changes in source-sink relations during development influence photosynthetic acclimation of rice to free air CO₂ enrichment (FACE). *Funct. Plant Biol.*, 2002, 29: 945–953
- [25] Weerakoon WMW, Ingram KT, Moss DN. Atmospheric carbon dioxide and fertilizer nitrogen effects on radiation interception by rice. *Plant Soil*, 2000, 220: 99–106
- [26] Ziska LH, Weerakoon W, Namuco OS, Pamplona R. The influence of nitrogen on the elevated CO₂ response in field-grown rice. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1996, 23(1): 45–52
- [27] Yamakawa Y, Saigusa M, Okada M, Kobayashi K. Nutrient uptake by rice and soil solution composition under atmospheric CO₂ enrichment. *Plant Soil*, 2004, 259: 367–372
- [28] Yang LX, Huang JY, Yang HJ, Dong GC, Liu HJ, Liu G, Zhu JG, Wang YL. 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 Crop. Res.*, 2007, 100: 189–199
- [29] Coleman JS, McConnaughay KDM, Bazzaz FA. Elevated carbon dioxide and plant nitrogen-use: Is reduced tissue nitrogen concentration size-dependent? *Oecologia*, 1993, 93: 195–200
- [30] Aben SK, Seneweera SP, Ghannoum O, Conroy JP. Nitrogen requirements for maximum growth and photosynthesis of rice *Oryza sativa* L. cv. Jarrah grown at 36 and 70 Pa CO₂. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1999, 26(8): 759–766
- [31] 庞静, 朱建国, 谢祖彬, 陈改苹, 刘刚, 张雅丽. 自由空气CO₂浓度升高对水稻营养元素吸收和籽粒中营养元素含量的影响. *中国水稻科学*, 2005, 19(4): 350–354
- [32] Makino A, Harada M, Sato T, Nakano H, Mae T. Growth and N allocation in rice plants under CO₂ enrichment. *Plant Physiol.*, 1997, 115: 199–203
- [33] 马红亮, 朱建国, 谢祖彬, 曾青, 刘钢. CO₂浓度升高对水稻生物量及C、N吸收分配的影响. *中国生态农业学报*, 2005, 13(3): 38–41
- [34] Drake BG, González-Meler MA, Long SP. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, 48: 609–639
- [35] Upreti DC, Dwivedi N, Jain V, Mohan R, Saxena DC, Jolly M, Paswan G. Responses of Rice Cultivars to the Elevated CO₂. *Biol. Plantarum*, 2003, 46(1): 35–39
- [36] Conroy JP, Hocking P. Nitrogen Nutrition of C3 plants at elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Physiol. Plantarum*, 1993, 89: 570–576
- [37] Pang J, Zhu JG, Xie ZB, Liu G, Zhang YL, Chen GP, Zeng Q, Cheng L. A new explanation of N concentration decrease in tissues of rice (*Oryza sativa* L.) exposed to elevated atmosphere pCO₂. *Environ. Exp. Bot.*, 2005, 57: 98–105
- [38] Kwinta J, Bielawski W. Glutamate dehydrogenase in higher plants. *Acta Physiol. Plant*, 1998, 20: 453–463
- [39] 喻尚其, 苟茂海, 万兆良. 模拟大气中不同 CO₂ 含量对水稻生长发育的影响. *西南农业学报*, 2004, 17(4): 455–459
- [40] 胡健, 王余龙, 杨连新, 周娟, 朱建国. 开放式二氧化碳浓度提高对武香粳14叶片硝酸还原酶活力的影响. *应用生态学报*, 2006, 17(11): 2 179–2 184
- [41] 胡健, 杨连新, 周娟, 王余龙, 朱建国. 开放式空气CO₂浓度增高和施氮量对水稻结实期叶片内肽酶活力的影响. *中国水稻科学*, 2008, 22(2): 155–160
- [42] 王亮, 朱建国, 朱春梧, 曹际玲, 曾青, 谢祖彬, 刘钢. 高浓度CO₂条件下水稻叶片氮含量下降与氮代谢关键酶活性的关系. *中国水稻科学*, 2008, 22(5): 499–506
- [43] 门中华, 李秀生. CO₂ 浓度对冬小麦氮代谢的影响. *中国农业科学*, 2005, 38(2): 320–326
- [44] Bloom AJ, Smart DR, Nguyen DT, Searles PS. Nitrogen assimilation and growth of wheat under elevated carbon dioxide. *PNAS*, 2002, 99: 1 730–1 735
- [45] Buchanan BB, Gruissem W, Jones R. *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*(影印本). Beijing: Science Press, 2002
- [46] 庞静, 朱建国, 刘钢. 开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻体内不同形态 N 素含量的影响. *农业环境科学学报*, 2005, 24(5): 833–837
- [47] 彭长连, 林植芳, 林桂珠. 加富 CO₂ 条件下水稻叶片抗氧化能力的变化. *作物学报*, 1999, 25(1): 39–43
- [48] Stitt M. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant Cell Environ.*, 1991, 14: 741–762
- [49] Evans JR. Acclimation by the thylakoid membranes to growth irradiance and the partitioning of nitrogen between soluble and thylakoid proteins // Evans JR. *Ecology of Photosynthesis in Sun and Shade*. Canberra: CSIRO, 1988: 93–106
- [50] Upreti DC, Dwivedi N, Mohan R. Characterization of CO₂ responsiveness in Brassica oleracea inter-specific hybrid. *J. Agron. Crop Sci.*, 1998, 175: 231–237
- [51] 胡健, 王余龙, 杨连新, 周娟, 朱建国. FACE 对武香粳14各生

- 育期功能叶片及根系可溶蛋白含量的影响. 农业环境科学学报, 2006, 25(5): 1117-1121
- [52] 陈改革, 朱建国, 程磊. 高CO₂ 浓度下根系分泌物的研究进展. 土壤, 2005, 37(6): 602-606
- [53] 王大力, 林伟宏. CO₂ 浓度升高对水稻根系分泌物的影响-总有机碳、甲酸和乙酸含量的变化. 生态学报, 1999, 19(4): 570-572
- [54] 马红亮, 朱建国, 谢祖彬, 张雅丽, 刘刚, 曾青. 开放式空气 CO₂浓度升高对水稻土壤可溶性C、N和P的影响. 土壤, 2004, 36(4): 392-372
- [55] Wetselaar R, Farquhar GD. Nitrogen losses from tops of plants. *Adv. Agron.*, 1980, 23: 263-302
- [56] Bruno M, Recos S, Machet JM. A comprehensive approach to the fertilizer part of plant nitrogen uptake // Jenkinson DS, Smith KA. *Nitrogen Efficiency in Agricultural Soil*. London and New York: Elsevier Applied Science, 1988: 85-94
- [57] Hodge A, Paterson E. Characterization and microbial utilization of exudates material from the rhizosphere of *Lolium Perenne* grown under CO₂. *Soil Biol. Biochem.*, 1998, 30: 1 033-1 043
- [58] Uselman SM, Quails RG, Thomas RB. A test of a potential short cut in the nitrogen cycle: The role of exudation of symbiotically fixed nitrogen from the roots of a N-fixing tree and the effects of increased atmospheric CO₂ and temperature. *Plant Soil*, 1999, 210: 21-32
- [59] Evans JR. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, 1989, 78: 9-19
- [60] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: Patterns, physiological causes, and ecological importance. *J. Plant Res.*, 2004, 117: 481-494
- [61] Hikosaka K, Onoda Y, Kinugasa T, Nagashima H, Anten NPR, Hirose T. Plant responses to elevated CO₂ concentration at different scales: Leaf, whole plant, canopy, and population. *Ecol. Res.*, 2005, 20: 243-253
- [62] Delucia EH, Sasek TW, Strain BR. Photosynthetic inhibition after long-time exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynth. Res.*, 1985, 7: 157-184
- [63] Rowland-Bamford AJ, Baker JT, JR Allen IH, Bowes G. The acclimation of rice to different atmospheric CO₂ conditions involved the modulation of both the activity and amount of rubisco protein in the leaf. *Plant Cell Environ.*, 1991, 14: 577-583
- [64] Sicher RC, Bunce JA. Relationship of photosynthetic acclimation to changes of Rubisco activity in field-grown winter wheat and barley during growth in elevated carbon dioxide. *Photosynth. Res.*, 1997, 52: 27-38
- [65] 张道允, 许大全. 植物光合作用对 CO₂ 浓度增高的适应机制. 植物生理与分子生物学学报, 2007, 33(6): 463-470
- [66] 廖轶, 陈根云, 张海波, 蔡时青, 朱建国, 韩勇, 刘钢, 许大全. 水稻叶片光合作用对开放式空气 CO₂ 浓度增高(FACE)的响应与适应. 应用生态学报, 2002, 13(10): 1 205-1 209
- [67] Zhang DY, Wang XH, Chen Y, Xu DQ. Determinant of photosynthetic capacity in rice leaves under ambient air conditions. *Photosynthetica*, 2005, 43: 273-276
- [68] Chen GY, Yong ZH, Liao Y, Zhang DY, Chen Y, Zhang HB, Chen J, Zhu JG, Xu DQ. Photosynthetic acclimation in rice leaves to free-air CO₂ enrichment related to both ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation limitation and ribulose-1,5-bisphosphate regeneration limitation. *Plant Cell Physiol.*, 2005, 46: 1 036-1 045
- [69] 马红亮, 朱建国, 谢祖彬. 大气 CO₂ 浓度升高对植物-土壤系统地下过程影响的研究. 土壤, 2003, 35(6): 465-472
- [70] 吴秀臣, 孙辉, 杨万勤. 土壤酶活性对温度和 CO₂ 浓度升高的响应研究. 土壤, 2007, 39(3): 358-363
- [71] Wong S. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interaction of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C₃ and C₄ plants. *Oecologia*, 1979, 44: 68-74
- [72] Tissue DT, Griffin KL, Thomas RB, Strain BR. Effects of low and elevated CO₂ on C₃ and C₄ annuals. II Photosynthesis and leaf biochemistry. *Oecologia*, 1995, 101: 21-28

Responses of Nitrogen Metabolism in Rice Plant to Elevated Atmospheric CO₂ : A Research Review

WANG Liang, ZHU Jian-guo, ZENG Qing, XIE Zu-bin, LIU Gang

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

Abstract: The increasing concentration of atmospheric CO₂ has significant effects on the growth and development of C₃ plants. Enhanced carbohydrate accumulation in plant tissues as the result of stimulated photosynthesis under elevated atmospheric CO₂ affects carbon and nitrogen metabolism, and might alter the balance between them. Rice (*Oryza sativa* L.) is one of the most important food resources in the world and the changed nitrogen content of the rice grain affecting the quality of human nutrition has become a hot issue. Mainly based on the data from FACE (Free Air Carbon-dioxide Enrichment) experiments and some results from chamber-based trials, this paper reviewed the effects of the elevated atmospheric CO₂ on the nitrogen uptake, allocation and assimilation including the nitrogen uptake and accumulation, nitrogen concentration, enzymes related to nitrogen metabolism, different nitrogen forms (mainly the protein-N), the ratio of nitrogen/carbon, root exudates containing nitrogen and the relationship between nitrogen status and photosynthetic acclimation. The further research directions in this field were discussed as well.

Key words: Elevated atmospheric CO₂, Rice, Nitrogen metabolism