

大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻植株碳氮吸收及分配的影响^①

张立极，潘根兴，张旭辉^{*}，李恋卿，郑经伟，郑聚峰，俞欣妍，王家芳

(南京农业大学农业资源与生态环境研究所，南京 210095)

摘要：气候变化会对作物生长及养分吸收利用产生显著影响。本研究利用开放式气候变化野外试验平台，研究大气 CO₂ 浓度和温度升高对不同生育期水稻植株 C、N 含量，积累量和分配的影响。试验平台的小区处理有大气 CO₂ 浓度升高(500 μmol/mol)、温度升高(+2°C)和大气 CO₂ 浓度和温度同时升高处理。结果表明： 大气 CO₂ 浓度升高显著增加了水稻植株中 C 含量，C、N 积累量及水稻茎鞘中 C、N 分配；显著降低了水稻植株中 N 含量及穗中 C、N 的分配； 温度升高显著增加了拔节期和成熟期水稻叶片中 C 含量及各生育期水稻植株中 N 含量，拔节期植株中 N 积累量及成熟期茎鞘和叶片中 C、N 分配；显著降低了开花期和成熟期稻穗中 C 含量，开花期和灌浆期水稻植株中 C 积累量，成熟期水稻植株中 N 积累量，开花和灌浆期茎鞘中 C 素分配及成熟期穗中 C、N 分配； 大气 CO₂ 浓度和温度同时升高显著增加了灌浆期水稻植株中 C 含量及成熟期茎鞘中 C、N 分配并降低了叶片中 N 的含量和穗中 C、N 的分配，而 C、N 积累量则无显著变化。

关键词：CO₂ 浓度升高；温度升高；水稻植株；C、N 含量；积累和分配

中图分类号：S181

水稻是重要的粮食作物，C、N 等水稻主要营养元素的变化状况对其生长发育和籽粒品质都会产生显著影响。近年来，由于大气 CO₂ 等温室气体浓度升高所导致的气候变暖问题越来越受到人们的关注，研究气候变化条件下水稻养分的代谢吸收状况成为学术界关注的热点。国内外学者通过 FACE 系统(自由大气 CO₂ 浓度升高)开展大气 CO₂ 浓度升高对水稻养分吸收利用影响的研究已经取得比较多的进展。研究表明大气 CO₂ 浓度升高会直接影响水稻的光合作用、呼吸作用及水分生理等生理生化过程，进而影响水稻对 C、N 等养分元素的代谢吸收^[1-2]，同时也会改变水稻植株地下部和植株凋落物的 C/N^[3-4]，进而影响土壤有机碳和土壤矿质元素的转化、土壤酶活性及土壤微生物群落结构等稻田系统各种土壤和生物过程^[5-8]。而对于温度升高对水稻生长发育影响的研究此前多集中于探讨花后灌浆初期升温处理对水稻生长的影响，对水稻全生育期升温影响的研究则较少。研究表明，灌浆期温度升高会显著影响水稻生殖器官发育和灌浆期生理生化过程进而对水稻产量和稻米品质产生不利影响^[9-10]。目前，关于田间条件下气候变化对水稻生长影响的研究多集中于大气 CO₂

浓度升高或温度升高的单独处理的影响，而对大气 CO₂ 浓度和温度同时升高的影响研究则较少。未来的气候变化是大气温室气体浓度和温度同时升高的情景，因此本研究利用野外开放式田间气候变化模拟试验平台，研究大气 CO₂ 和温度浓度升高及二者同时升高对水稻生长过程中 C、N 吸收利用的影响，以期分析大气 CO₂ 浓度和温度同时升高对水稻植株 C、N 吸收及利用的综合影响，为探讨未来气候变化条件下水稻养分利用变化规律和农业生产措施的改进提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况及试验设计

本试验在“气候变化对农业生产的影响野外试验平台”中开展，试验平台位于江苏省常熟市古里镇康博村。试验区地处太湖平原，属亚热带季风气候，年降水量 1 083.8 mm，年平均气温 15.4°C，年日照时数 2 187.3 h，年无霜天数 242 天。试验地耕作方式长期以稻麦水旱轮作为主，每年 6—10 月为水稻种植期。土壤类型为水耕人为土(乌棚土)，主要土壤养分指标为：有机碳 16.0 g/kg、全氮 1.9 g/kg、土壤

基金项目：公益性行业科研专项(200903003)资助。

* 通讯作者(xuhuizhang@njau.edu.cn)

作者简介：张立极(1988—)，男，江苏无锡人，硕士研究生，主要从事气候变化对农业的影响研究。E-mail: zhang_li_ji@126.com

pH(液土比 2.5:1)7.0、速效磷 12.27 mg/kg、速效钾 94.33 mg/kg。试验平台共占地约 1.3 hm², 共 4 个处理, 即对照处理(CK)、单独大气 CO₂ 浓度升高处理(CE)、单独温度升高处理(WA)及大气 CO₂ 浓度和温度同时升高处理(CW), 每个处理 3 个重复, 共计 12 个处理小区, 每小区为正八边形结构, 直径 8 m。八边形结构可以控制 CO₂ 从 8 个不同方向向小区内吹扫 CO₂, 吹扫的速度和方向根据风速和风向进行调节, 并由 CO₂ 分析仪(Licor820)和数据采集控制装置对小区近冠层 CO₂ 的浓度进行实时监测和控制, 小区内近冠层 CO₂ 深度控制在 500 ml/m³。小区内升温系统采用红外辐射灯对作物全生育期进行升温处理, 温度升高幅度比对照处理高 2℃, 采用红外温度传感器和相应数据采集装置对作物冠层温度进行实时监测和控制, 监测数据表明水稻生育期内植株冠层叶片表面温度显著升高, 升温处理下冠层空气温度与对照比较无显著变化。试验平台在所允许的气象条件下为 24 h 全天候运行。

1.2 样品采集及测定

供试水稻品种为常优 5 号,于 2012 年 6 月 9 日播种, 6 月 24 日移栽, 10 月 29 日收获, 试验各处理小区内水稻株距、行距及施肥、打药等管理措

施与小区外一致, 按照当地稻田常规管理措施进行。

水稻样品采样时间为移栽后 40 天(拔节期)、61 天(开花期)、75 天(灌浆期)、128 天(成熟期); 每生育期采样分别在各处理小区普查的基础上(100 株)选取具有代表性植株地上部分, 分为茎鞘、叶片和穗于 105℃ 杀青 30 min, 80℃ 烘干至恒重, 测定干物重, 粉碎后用半微量蒸馏法测定植株全氮含量, 用德国 Elementar 大进样量元素分析仪(Vario Max)测定植株全碳含量。

1.3 统计处理方法

试验结果以 Excel 2003 进行数据处理和图表绘制, 采用 SPSS 20.0 进行单因素方差分析, 显著性水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻产量和植株中 C、N 含量及 C/N 的影响

大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻产量的影响见表 1。结果表明, 和 CK 处理比较, CE 处理和 CW 处理下, 水稻产量均无显著变化; WA 处理下, 水稻产量则显著降低 24.9%。

表 1 大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻产量的影响(kg/hm²)
Table 1 Effects of elevated CO₂ concentration and warming on rice yield

处理	CK	CE	CW	WA
产量	6 921.2 ± 564.0 a	6 462.5 ± 396.2 a	6 116.4 ± 611.3 ab	5 206.7 ± 295.8 b

注: 表中数据小写字母不同表示处理间差异达 $P < 0.05$ 显著水平。

大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻茎鞘、叶片和穗中 C 含量的影响见表 2。结果表明, CE 处理下, 植株中 C 含量比 CK 处理显著增加, 其中茎鞘、叶片中 C 含量在拔节、灌浆和成熟 3 个生育期分别增加 3.1%、1.5%、2.4% 和 2.0%、4.1%、4.3%; 穗中 C 含量在开花期和成熟期分别增加 1.5% 和 1.8%。WA 处理下, 叶片中 C 含量在拔节期和成熟期比 CK 处理增加 1.9% 和 2.6%, 而在开花期则比 CK 处理降低 4.8%; 而穗中 C 含量在开花期和成熟期分别比 CK 处理降低 1.4% 和 2.8%。CW 处理下, 茎鞘中 C 含量在拔节期和灌浆期分别比 CK 处理增加 2.5% 和 2.2%, 在开花期则比 CK 处理降低 1.4%; 叶片中 C 含量在灌浆期比 CK 处理增加 2.9%; 穗中 C 含量在灌浆期比 CK 处理增加 4.2%, 在开花期和成熟期则分别比 CK 处理降低 2.3% 和 2.0%。

大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻茎鞘、叶片和穗中 N 含量的影响见表 3。结果表明, CE 处理下, 叶片中 N 含量在拔节、开花和成熟等 3 个生育期分别比 CK

处理降低 26.0%、14.9% 和 22.0%; 穗中 N 含量在成熟期比 CK 处理降低 0.63%。WA 处理下, 叶片中 N 含量在拔节、开花和成熟 3 个生育期分别比 CK 处理显著增加 30.3%、21.8%、20.7%; 穗中 N 含量在成熟期比 CK 处理显著增加 5.8%。CW 处理下, 叶片、茎鞘和穗中 N 含量在各生育期和 CK 处理比较无显著变化。

大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻茎鞘、叶片和穗中 C/N 的影响见表 4。结果表明, 与 CK 处理相比, CE 处理下, 叶片中 C/N 在拔节、开花和成熟 3 个生育期均有显著提高; 穗中 C/N 在成熟期显著提高。WA 处理下, 叶片中 C/N 在拔节期和开花期显著降低; 穗中 C/N 在成熟期显著降低。而 CW 处理下除灌浆期穗中 C/N 显著增加外, 水稻地上部各器官中 C/N 在其余各生育期内均无显著变化。

2.2 大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻 C、N 吸收的影响

水稻植株养分状况不仅取决于各生育期养分元

表 2 大气 CO₂ 浓度和温度升高对植株中 C 含量的影响

(g/kg)

Table 2 Effects of elevated CO₂ concentration and warming on C content in rice plant

生育期	处理	茎鞘	叶片	穗
拔节期	CK	363.1 ± 3.3 b	400.2 ± 5.8 b	
	CE	374.4 ± 4.6 a	408.4 ± 1.7 a	
	CW	372.2 ± 1.4 a	405.2 ± 3.8 ab	
	WA	367.0 ± 5.4 ab	408.0 ± 0.1 a	
开花期	CK	375.2 ± 2.0 a	402.6 ± 2.3 a	383.0 ± 0.50 b
	CE	374.6 ± 1.2 ab	407.9 ± 5.4 a	388.8 ± 2.8 a
	CW	370.1 ± 4.0 b	398.8 ± 5.6 a	374.3 ± 3.2 c
	WA	371.3 ± 1.5 ab	383.2 ± 10 b	377.7 ± 2.0 c
灌浆期	CK	374.4 ± 5.3 b	383.7 ± 3.6 c	397.5 ± 0.5 b
	CE	381.5 ± 1.2 a	399.5 ± 9.6 a	400.5 ± 2.1 b
	CW	382.5 ± 1.7 a	394.9 ± 0.90 ab	414.0 ± 5.8 a
	WA	377.8 ± 4.5 b	386.1 ± 4.50 bc	403.9 ± 2.7 b
成熟期	CK	374.2 ± 3.0 b	383.9 ± 1.4 c	387.2 ± 0.60 b
	CE	383.0 ± 1.0 a	400.5 ± 7.2 a	394.2 ± 3.8 a
	CW	377.9 ± 0.10 b	384.7 ± 6.2 bc	379.6 ± 2.8 c
	WA	378.4 ± 2.8 b	393.8 ± 2.9 ab	376.4 ± 3.0 c

注 : 表中同一生育期不同处理数据小写字母不同表示处理间差异达 $P < 0.05$ 显著水平 , 下表同

表 3 大气 CO₂ 浓度和温度升高对植株中 N 含量的影响

(g/kg)

Table 3 Effects of elevated CO₂ concentration and warming on N content in rice plant

生育期	处理	茎鞘	叶片	穗
拔节期	CK	8.01 ± 0.72 ab	11.8 ± 1.6 b	
	CE	6.91 ± 0.98 b	8.75 ± 0.28 c	
	CW	7.45 ± 2.1 ab	11.8 ± 1.5 b	
	WA	9.65 ± 0.70 a	15.4 ± 0.22 a	
开花期	CK	6.11 ± 0.47 a	19.4 ± 0.68 b	11.0 ± 0.50 a
	CE	7.09 ± 1.4 a	16.5 ± 0.29 c	10.40 ± 1.0 a
	CW	7.19 ± 0.88 a	19.1 ± 0.74 b	11.0 ± 0.010 a
	WA	6.01 ± 0.43 a	23.6 ± 2.1 a	11.6 ± 2.4 a
灌浆期	CK	4.68 ± 0.61 a	19.5 ± 3.3 a	11.9 ± 0.38 a
	CE	4.58 ± 0.75 a	17.8 ± 0.42 a	11.1 ± 0.74 a
	CW	4.91 ± 2.03 a	16.4 ± 0.71 a	10.7 ± 0.39 a
	WA	5.03 ± 0.82 a	17.1 ± 1.1 a	11.1 ± 0.26 a
成熟期	CK	4.92 ± 0.48 a	9.65 ± 0.90 b	14.7 ± 0.010 b
	CE	6.38 ± 1.0 a	7.53 ± 0.17 c	13.9 ± 0.27 c
	CW	5.95 ± 1.3 a	9.34 ± 0.61 b	14.9 ± 0.040 b
	WA	5.97 ± 0.61 a	11.6 ± 1.9 a	15.6 ± 0.45 a

素的含量 , 还与各生育期植株的生物量密切相关。因此可用水稻 C、N 积累量即某一生育期水稻 C、N 含量与此生育期植株生物量的乘积来表示水稻对 C、N 元素的吸收状况。大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻植株在不同生育期内 C、N 吸收状况的影响见表 5。

表 4 大气 CO₂ 浓度和温度升高对植株中 C/N 的影响Table 4 Effects of elevated CO₂ concentration and warming on C/N ratio in rice plant

生育期	处理	茎鞘	叶片	穗
拔节期	CK	45.5 ab	34.3 b	
	CE	54.8 a	46.7 a	
	CW	52.4 ab	34.7 b	
	WA	38.2 b	26.5 c	
开花期	CK	61.7 a	20.9 b	34.9 a
	CE	54.2 a	24.7 a	37.5 a
	CW	52.1 a	20.9 b	31.3 a
	WA	61.9 a	16.3 c	33.5 a
灌浆期	CK	81.7 a	20.1 a	33.4 b
	CE	85.0 a	22.4 a	36.2 ab
	CW	87.9 a	24.1 a	38.8 a
	WA	75.9 a	22.6 a	36.4 ab
成熟期	CK	76.5 a	40.0 bc	26.3 b
	CE	61.0 a	53.2 a	28.5 a
	CW	65.4 a	41.3 b	25.4 b
	WA	63.7 a	34.1 c	24.1 c

结果表明 , CE 处理下 , 植株 C 素吸收量在开花、灌浆和成熟等 3 个生育期比 CK 处理分别增加 17.7%、19.5% 和 33.0% ; WA 处理下 , 植株 C 素吸收量在开花期和灌浆期分别比 CK 处理降低 32.0% 和 22.5% ; 而 CW 处理下 , 植株 C 素吸收量在各生育期与 CK 处理相比无显著变化。而对植株 N 吸收的影响结果表明 , CE 处理下 , 植株 N 素吸收量在拔节期比 CK 处理降低 24.7% , 在成熟期则增加 22.0% ; WA 处理下 , 植株 N 素吸收量在拔节期比 CK 处理增加 33.9% , 而在灌浆期和成熟期则分别降低 26.5% 和 12.3% ; CW 处理下植株 N 素吸收量在灌浆期比 CK 处理降低 20.4% 。

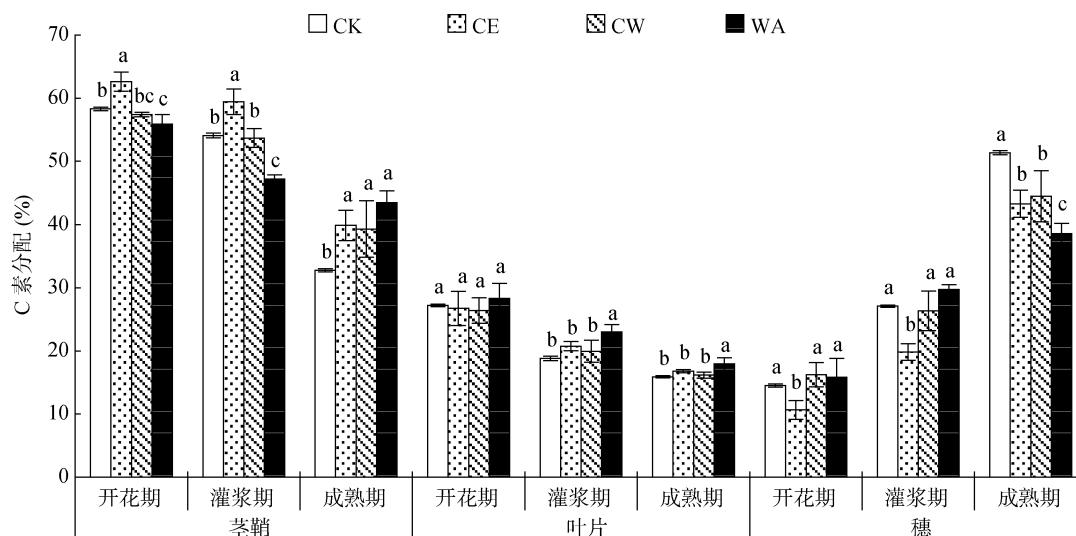
2.3 大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻植株 C、N 分配的影响

大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻植株在不同生育期 C 分配比例的影响见图 1。CE 处理下 , 茎鞘中 C 的分配比例在开花期、灌浆期和成熟期分别比 CK 处理增加 7.4%、9.9% 和 21.6% , 穗中 C 的分配比例在开花期、灌浆期和成熟期分别比 CK 处理降低 26.5%、26.9% 和 15.6%。WA 处理下 , 茎鞘中 C 的分配比例在开花期和灌浆期分别比 CK 处理降低 4.2% 和 12.6% , 而在成熟期则增加 32.8% ; 叶片中 C 的分配比例在灌浆期和成熟期分别比 CK 处理增加 22.2% 和 12.8% ; 穗中 C 的分配比例在成熟期比 CK 处理降低 24.9%。CW 处理下 , 茎鞘中 C 的分配比例在成熟期比 CK 处理增加了 20.0% ; 而穗中 C 的分配在成熟期则降低了 13.3%。

表5 大气CO₂浓度和温度升高对水稻C、N积累量的影响(g/m²)
Table 5 Effects of elevated CO₂ concentration and warming on C and N accumulation in rice plant

生育期	元素	CK	CE	CW	WA
拔节期	C	250.3 ± 2.9 a	242.7 ± 20.5 a	258.6 ± 19.0 a	270.7 ± 26.3 a
	N	6.44 ± 0.31 b	4.85 ± 0.18 c	6.32 ± 0.93 b	8.62 ± 0.67 a
开花期	C	595.8 ± 3.2 b	701.4 ± 30.8 a	540.1 ± 55.2 b	405.4 ± 39.3 c
	N	16.2 ± 0.23 ab	17.5 ± 2.02 a	14.2 ± 2.09 b	13.8 ± 1.42 b
灌浆期	C	663.8 ± 6.7 b	793.5 ± 86.0 a	627.1 ± 66.1 b	514.2 ± 47.5 c
	N	17.2 ± 0.60 a	17.3 ± 1.30 a	13.7 ± 0.83 b	12.6 ± 1.48 b
成熟期	C	638.7 ± 3.0 b	844.8 ± 106.8 a	626.6 ± 109.4 b	539.4 ± 28.9 b
	N	17.4 ± 0.41 b	21.2 ± 2.73 a	16.8 ± 1.40 b	15.2 ± 0.97 b

注：表中同行数据小写字母不同表示处理间差异达P<0.05显著水平。



(图中不同小写字母代表植株器官同一生育期不同处理间C素分配比例在P<0.05水平差异显著)

图1 大气CO₂浓度和温度升高对水稻C素分配的影响

Fig. 1 Effects of elevated CO₂ concentration and warming on C distribution in rice plant

大气CO₂浓度和温度升高对水稻植株在不同生育期N分配比例的影响见图2。CE处理下，茎鞘中N的分配比例在开花期和成熟期分别比CK处理增加29.6%和67.3%；叶片中N的分配比例在开花期比CK处理降低13.0%；穗中N的分配比例在开花期、灌浆期和成熟期分别比CK处理降低27.2%、26.2%和12.4%。WA处理下，茎鞘中N的分配比例在成熟期比CK处理增加52.5%；叶片中N的分配比例在开花期和成熟期比CK处理增加15.5%和27.2%；穗中N的分配比例在成熟期比CK处理降低17.8%。CW处理下，茎鞘中N的分配比例在成熟期比CK处理增加41.2%；叶片中N的分配比例在开花期比CK处理降低13.7%；穗中N的分配比例在成熟期比CK处理降低9.1%。

3 讨论

大气CO₂浓度升高导致短期内水稻净光合速率

增强，植株生物量显著增加，植株尤其叶片中N含量显著下降，C/N显著升高^[17-18]。本研究中CE处理下各生育期水稻茎鞘、叶片和穗中C含量都显著增加，水稻叶片中N含量显著下降，茎鞘和穗中N含量无显著变化，因此水稻植株各器官尤其是叶片的C/N显著升高，这可能和大气CO₂浓度升高条件下作物生物量显著增长所导致的“稀释效应”有关，即高浓度CO₂条件下植株C积累和生物量的增长导致植株N素利用效率提高^[19]。高CO₂浓度条件下将导致植物尤其是C3植物光合作用显著增强，作物生长旺盛，因此水稻C素积累及其对土壤无机N素的吸收同化会显著增加^[20-22]。本研究中CE处理下水稻植株中C素吸收在开花期、灌浆期和成熟期则均显著高于CK处理，而水稻植株中N素吸收在生育前期无显著变化，成熟期N素吸收则显著增加。大气CO₂浓度升高会显著增加水稻茎鞘和穗中N素分配，降低叶片中N素分配，并提高茎鞘干物重占比^[23-24]。本研究

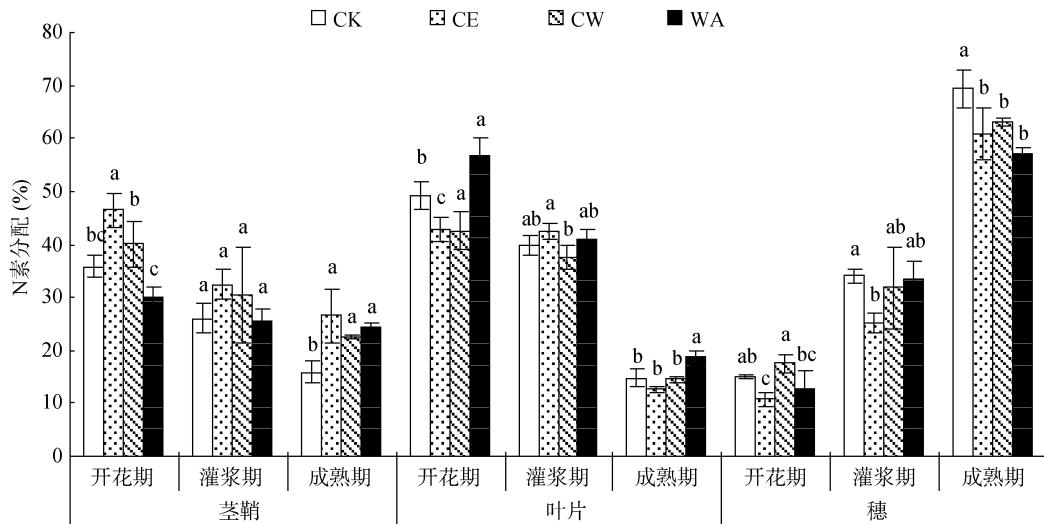
(图中不同小写字母代表植株器官同一生育期不同处理间 N 素分配比例在 $P < 0.05$ 水平差异显著)

图 2 大气 CO_2 浓度和温度升高对水稻 N 素分配的影响
Fig. 2 Effects of elevated CO_2 concentration and warming on N distribution in rice plant

中 CE 处理显著降低了 C、N 素在叶片和穗中的分配比例，增加了 C、N 素在茎鞘中的分配比例，而穗中 N 素分配比例则显著降低，但其 N 素积累量却有增加的趋势，这表明大气 CO_2 浓度升高条件下水稻 N 素收获指数(NHI，籽粒 N 素积累量与整株 N 素积累量之比)下降，这可能与高 CO_2 浓度条件下增加了水稻无效分蘖有关^[25]。

升温会显著降低水稻剑叶中叶绿素含量，并对水稻光合作用产生抑制作用^[26–27]，而作物的光合过程与其体内 C、N 代谢有密切关系^[28]。本研究中 WA 处理下叶片中 C 含量在水稻生育期内变化不同，拔节期和成熟期叶片 C 含量显著增加，开花期则显著下降，叶片 C 含量并未因水稻叶片光合作用抑制而大幅度下降，叶片 N 含量则在 4 个生育期内均显著增加，而拔节期和开花期叶片中 C/N 显著降低，这可能是温度升高条件下水稻叶面积的增加抵消了一部分高温对水稻光合的不利影响^[29]。本研究中 WA 处理下穗中 N 含量在成熟期显著增加，而 C 含量小幅下降，籽粒的 C/N 下降，这可能与温度升高条件下调控籽粒淀粉转化的关键性酶活性下降进而导致籽粒淀粉含量下降以及高温促进植株氨基酸向穗部转运有关^[30–31]。升温不仅直接影响水稻光合作用进而影响水稻的灌浆进程和干物质积累，同时还会影响作物呼吸作用，升温条件下作物呼吸消耗会随着温度升高而呈指数式增加^[32]。本研究中 WA 处理下与 CK 处理相比水稻地上部 C 素积累量在开花期和灌浆期显著降低，而 N 素积累量在拔节期显著增加，在灌浆期和成熟期则显著降低，这表明升温仅会促进水稻生育前期的 C、N 积累量，而对整个生育期来说，温度

升高将不利于水稻干物质和 C、N 养分的积累。开花后到水稻成熟期水稻物质分配状况决定水稻最终产量，升温会显著影响水稻灌浆进程和水稻颖花受精进而导致水稻产量下降^[33–34]，同时相关研究还表明高温处理下水稻在开花、乳熟和蜡熟等生育期内干物质在穗中分配比率和转运率显著降低^[35]。本研究中 WA 处理显著降低了茎鞘在开花和灌浆期的 C 素分配比例和穗在成熟期 C、N 素的分配比例，增加了茎鞘和叶片在成熟期的 C、N 素分配比例，研究结果进一步表明温度升高不利于 C、N 等营养元素向水稻穗部的转运，而开花和灌浆始期茎鞘中 C 分配比例下降可能和升温条件下灌浆初期籽粒蔗糖淀粉合成旺盛有关^[36]。

目前对于大气 CO_2 浓度和温度同时升高条件下水稻 C、N 等营养元素含量的研究认识较少，已有的研究表明高浓度 CO_2 和高温同时处理会显著增加水稻 S、Fe、Ca、Mg 等中微量元素的含量及水稻植株内非结构性碳(NSC)的含量^[37–38]。本研究结果表明 CW 处理下植株中 C 含量在灌浆期显著高于 CK 处理，而叶片中 N 含量则显著降低，灌浆期水稻 C/N 显著增加，穗中的 C 含量在开花期和成熟期则显著低于 CK 处理。大气 CO_2 浓度和温度同时升高会对水稻生理过程和养分代谢过程产生较为复杂的影响，相关研究表明大气 CO_2 和温度同时升高会对水稻叶片光合作用产生协同促进作用^[39]，并提高土壤酶活性，促进土壤有机质矿化，进而促进了作物的养分积累^[40]。本研究结果表明，CE 处理对于水稻地上部养分积累有促进作用，而 WA 处理则明显不利于水稻地上部养分积累，但在 CW 处理下，除灌浆期 N 素

积累量显著低于CK处理，其余各生育期C、N积累量均无显著变化。另外，在本研究中CW处理下水稻C、N分配情况则与WA处理下变化相似，即在成熟期茎鞘中的C、N分配比例显著升高，而穗中的C、N分配比例显著下降，表明CW处理对穗中干物质和营养元素分配产生显著影响，这可能是由于高浓度CO₂和高温处理显著降低了水稻籽粒中的蛋白质含量和淀粉转化率的缘故^[41]。综上可初步推断相对于单独的大气CO₂浓度或温度升高的处理，大气CO₂浓度和温度同时升高可能存在相互抵消作用，并且仅就本试验条件下，升温的影响可能大于CO₂浓度升高的影响，但大气CO₂浓度和温度同时升高对作物是否存在交互作用还有待于更深入的研究。

4 结论

综上所述，单独大气CO₂浓度升高处理一方面使得水稻植株地上部C、N养分累积量显著增加，另一方面使得水稻植株尤其是叶片中N浓度显著降低，植株C/N显著增加，从而就水稻地上部而言其N素生产效率显著升高。同时在养分分配和最终的产量方面，虽然在单独大气CO₂浓度升高条件下水稻植株地上部干物质和养分累积显著增加，但是C、N等养分在水稻穗部分配比例显著降低，在开花期至成熟期大气CO₂浓度升高处理对水稻养分向穗部转运代谢过程产生显著影响，这也是大气CO₂浓度升高处理下水稻产量无显著变化的重要原因。本研究还表明，单独升温处理对水稻生长发育以及养分吸收产生了显著的抑制作用，在升温处理下，水稻产量和C、N养分累积均显著下降。同时通过对大气CO₂浓度和温度同时升高情形研究，可以初步推断升温会削弱大气CO₂浓度升高对水稻生产的促进作用，在大气CO₂浓度和温度同时升高处理下，各个生育期内水稻植株C、N累积量和产量均无显著变化。

参考文献：

- [1] 孙成明, 庄恒扬, 杨连新, 王余龙. 大气CO₂浓度升高对水稻生理生态效应的影响[J]. 环境与可持续发展, 2009(5): 45–48
- [2] 杨连新, 王云霞, 朱建国, Toshihiro H, 王余龙. 开放式空气中CO₂浓度增高(FACE)对水稻生长和发育的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1 573–1 585
- [3] 陈改革, 朱建国, 谢祖彬, 朱春梧, 程磊, 曾青, 庞静. 开放式空气CO₂浓度升高对水稻根系形态的影响[J]. 生态环境, 2005, 14(4): 503–507
- [4] 陈改革, 朱建国, 程磊. 高CO₂浓度下根系分泌物的研究进展[J]. 土壤, 2005, 37(6): 602–606
- [5] 马红亮, 吴艳红, 朱建国, 徐一杰, 谢祖彬, 刘钢, 杨玉盛. 大气CO₂浓度升高对作物根际土壤氮的影响[J]. 农业环境科学学报, 2009, 28(4): 849–854
- [6] 马红亮, 徐一杰, 朱建国, 吴艳红, 谢祖彬, 刘钢, 高人. 大气CO₂浓度升高对稻麦根系周围土壤C、P、K的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(9): 4 949–4 955
- [7] 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[J]. 土壤, 2008, 39(3): 358–363
- [8] 胡君利, 林先贵, 褚海燕, 尹睿, 张华勇, 苑学霞, 朱建国. 土壤微生物对大气CO₂浓度升高的响应研究[J]. 土壤通报, 2006, 37(3): 601–605
- [9] 戴云云, 丁艳锋, 刘正辉, 王强盛, 李刚华, 王绍华. 花后水稻穗部夜间远红外增温处理对稻米品质的影响[J]. 中国水稻科学, 2009, 23(4): 414–420
- [10] 张桂莲, 陈立云, 张顺堂, 黄明, 唐文邦, 雷东阳, 李梅华, 贺治洲. 高温胁迫对水稻花器官和产量构成要素及稻米品质的影响[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2007, 33(2): 132–136
- [11] Yamakawa Y, Saigusa M, Okada M, Kobayashi K. Nutrient uptake by rice and soil solution composition under atmospheric CO₂ enrichment[J]. Plant and Soil, 2004, 259: 367–372
- [12] 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[J]. 应用生态学报, 2002, 23(10): 1 223–1 230
- [13] Coleman JS, McConaughay KDM, Bazzaz FA. Elevated CO₂ and plant nitrogen-use: Is reduced tissue nitrogen concentration size-dependent?[J]. Oecologia, 1993, 93(2): 195–200
- [14] Wand SJ, Midgley G, Jones MH, Curtis PS. Responses of wild C4 and C3 grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: A meta-analytic test of current theories and perceptions[J]. Global Change Biology, 1999, 5(6): 723–741
- [15] 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[J]. 中国生态农业学报, 2005, 13(3): 38–41
- [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[J]. 应用生态学报, 2002, 13(10): 1 219–1 222
- [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[J]. 作物学报, 2004, 30(12): 1 237–1 243
- [18] 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[J]. 农业环境科学学报, 2008, 27(3): 1 015–1 021
- [19] Yang L, Huang J, Yang H, Dong G, Liu G, Zhu J, Wang Y. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Field Crops Research, 2006, 98(1): 12–19
- [20] 谢晓金, 李秉柏, 朱红霞, 杨沈斌, 申双和. 抽穗期高温对水稻叶片光合特性和干物质积累的影响[J]. 中国农业气象, 2012, 33(3): 457–461

- [21] 滕中华. 灌浆结实期高温胁迫下水稻生理适应特性与稻米品质形成研究[D]. 重庆: 西南大学, 2009
- [22] 宋建民, 田纪春, 赵世杰. 植物光合碳和氮代谢之间的关系及其调节[J]. 植物生理学通讯, 1998, 34(3): 230–238
- [23] Dong W, Chen J, Zhang B, Tian Y, Zhang W. Responses of biomass growth and grain yield of midseason rice to the anticipated warming with FATI facility in East China[J]. Field Crops Research, 2011, 123(3): 259–265
- [24] 李天, 刘奇华, 大杉立, 山岸徹, 佐佐木治人. 灌浆结实期高温对水稻籽粒蔗糖及降解酶活性的影响[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(6): 626–630
- [25] 金正勋, 杨静, 钱春荣, 刘海英, 金学泳, 秋太权. 灌浆成熟期温度对水稻籽粒淀粉合成关键酶活性及品质的影响[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(4): 377–380
- [26] Rodomiro O, Kenneth DS, Bram G, Raj G, Subbarao GV, Tomohiro B, David H, John MJ, Iván Ortiz-Monasterio, Matthew R. Climate change: Can wheat beat the heat?[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2008, 126(1): 46–58
- [27] Porter JR, Gawith M. Temperatures and the growth and development of wheat: A review[J]. European Journal of Agronomy, 1999, 10(1): 23–36
- [28] Lele U. Food security for a billion poor[J]. Science, 2010, 327(5973): 1 554
- [29] 郑志广. 光温条件对水稻结实及干物质生产的影响[J]. 北京农学院学报, 2003, 18(1): 13–16
- [30] 程方民, 钟连进, 孙宗修. 灌浆结实期温度对早籼水稻籽粒淀粉合成代谢的影响[J]. 中国农业科学, 2003, 36(5): 492–501
- [31] 郭建平, 高素华. 高温、高 CO₂ 对农作物影响的试验研究[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(1): 17–20
- [32] Rowland-Bamford AJ, Baker JT, Allen Jr LH, Bowes G. Interactions of CO₂ enrichment and temperature on carbohydrate accumulation and partitioning in rice[J]. Environmental and Experimental Botany, 1996, 36(1): 111–124
- [33] 林伟宏, 白克智, 匡廷云. 大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻叶片及群体光合作用的影响[J]. 植物学报, 1999, 41(6): 624–628
- [34] 李伏生. CO₂ 浓度和气温升高对小麦水分养分利用的效应和机制研究[D]. 西安: 西北农林科技大学, 2002
- [35] 谢立勇, 马占云, 韩雪, 林而达. CO₂ 浓度与温度增高对水稻品质的影响[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(3): 1–9

Effect of Experimental CO₂ Enrichment and Warming on Uptake and Distribution of C and N in Rice Plant

ZHANG Li-ji, PAN Gen-xing, ZHANG Xu-hui*, LI Lian-qing, ZHENG Jing-wei,
ZHENG Ju-feng, YU Xin-yan, WANG Jia-fang

(Institute of Resource, Ecosystem and Environment of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: Climate change significantly affects the growth and nutrition accumulation of the rice. The objective of this research was to investigate the effects of CO₂ enrichment and warming on the content, accumulation and distribution of C and N in rice plant. The treatments included the enrichment of atmospheric CO₂ concentration up to 500 μmol/mol (CE), warming of canopy air with temperature increment of 2°C (WA), and combined CO₂ enrichment and warming (CW) in comparison to ambient condition (CK). The results showed that: 1) CE treatment significantly decreased N concentration in rice plant and C and N distribution in rice spike, while elevated CO₂ significantly increased C concentration and C and N accumulation in rice plant. The treatment also increased C and N distribution in rice stems. 2) WA treatment significantly increased N concentration in rice plant and C concentration in the leaf at jointing stage and mature stage. Meanwhile, WA treatment significantly decreased C concentration in rice grain at flowing stage and mature stage. WA treatment significantly increased C accumulation at filling stage and flowing stage and also significantly increased N accumulation at jointing stage. WA treatment also increased C distribution in rice stems at flowing and filling stage and decreased C and N distribution in rice grain at mature stage. 3) CW treatment significantly increased C concentration, but significantly decreased N concentration in rice plant at filling stage. The treatment also decreased C and N distribution in rice grain, but increased the distribution in stems at mature stage.

Key words: CO₂ enrichment; Warming; Rice plant; C and N content; Accumulation and distribution