

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2021.02.007

蔡颖, 张继双, 蔡创, 等. 高 CO₂ 浓度对不同氮素供给形态下水稻叶片光合作用的影响. 土壤, 2021, 53(2): 265–271.

高 CO₂ 浓度对不同氮素供给形态下水稻叶片光合作用的影响^①

蔡颖^{1,2}, 张继双^{1,2}, 蔡创¹, 朱春梧^{1*}

(1 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; 2 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为探究水稻叶片光合作用对高 CO₂ 浓度([CO₂])的响应是否与氮素供给形态有关, 利用人工气候生长箱, 以粳稻(武运粳 23 号和淮稻 5 号)、籼稻(扬稻 6 号)和杂交稻(Y-两优 6 号)为试验材料, 设置主处理: 大气[CO₂]和高[CO₂]处理(+200 μmol/mol), 副处理: 硝态氮和铵态氮处理, 测定水稻新展开完全叶片的光合作用。试验结果表明: 高[CO₂]会增加硝态氮处理下粳稻和杂交稻叶片的净光合速率(P_n)、铵态氮处理下粳稻武运粳 23 号叶片 P_n 以及各氮素供给形态下水稻叶片胞间[CO₂](C_i)和水分利用效率(WUE), 其中在硝态氮处理下 P_n 和 WUE 的响应要高于铵态氮处理; 高[CO₂]会降低水稻叶片的气孔导度(g_s)和蒸腾速率(T_r), 其中在硝态氮处理下粳稻 g_s 和 T_r 的响应要高于籼稻, 而在铵态氮处理下高[CO₂]对杂交稻 g_s 和 T_r 的影响要高于粳稻和籼稻。可见, 不同的氮素供给形态会影响水稻叶片的光合作用对高[CO₂]的响应, 且这种影响在水稻品种间存在很大差异。

关键词: 高 CO₂ 浓度; 氮素供给形态; 水稻; 光合作用

中图分类号: S-3; S511.01 文献标志码: A

Effects of Elevated CO₂ Concentration on Photosynthesis of Rice Leaves Under Different Nitrogen Supply Forms

CAI Ying^{1,2}, ZHANG Jishuang^{1,2}, CAI Chuang¹, ZHU Chunwu^{1*}

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to investigate whether the response of photosynthesis of rice leaves to elevated CO₂ concentration ([CO₂]) is related to nitrogen supply forms, artificial climate growth chambers were used for observing the photosynthesis of newly developed leaves of rice cultivars (japonica rice cultivars: Wuyunjing 23 (WYJ) and Huaidao 5 (HD), indica rice cultivar: Yangdao 6 (YD), and hybrid rice cultivar: Y-Liangyou 6 (Y-LY)) with four treatments (main treatment: ambient [CO₂] and elevated [CO₂] (+200 μmol/mol), and secondary treatment: nitrate nitrogen and ammonium nitrogen supply). The results showed that elevated [CO₂] increased net photosynthetic rate (P_n) of WYJ, HD and Y-LY leaves under nitrate nitrogen treatment and WYJ leaves under ammonium nitrogen treatment, and intercellular [CO₂] (C_i) and water use efficiency (WUE) of rice leaves under different Nitrogen supply forms, and the responses of P_n and WUE under nitrate nitrogen treatment were higher than those under ammonium nitrogen treatment. In addition, elevated [CO₂] reduced stomatal conductance (g_s) and transpiration rate (T_r) of rice leaves, and the responses of g_s and T_r of japonica rice cultivars (WYJ and HD) treated with nitrate nitrogen were greater than those of indica rice (YD), and the responses of g_s and T_r of hybrid rice cultivar (Y-LY) treated with ammonium nitrogen was greater than those of japonica and indica rice cultivars. The above results indicate that different Nitrogen supply forms can affect the response of photosynthesis of rice leaves to elevated [CO₂], and this effect varies widely among rice cultivars.

Key words: Elevated CO₂ concentration; Nitrogen supply forms; Rice; Photosynthesis

自工业革命以来, 大气 CO₂ 浓度([CO₂])已由约 280 μmol/mol 上升到 410 μmol/mol 左右, 预计 21 世纪末将达到 700 μmol/mol^[1]。CO₂ 作为光合作用的底物, [CO₂] 升高势必会增加 C₃ 作物叶片的光合速率^[2],

①基金项目: 中国科学院基础前沿科学研究计划从 0 到 1 原始创新项目(ZDBS-LY-DQC020)、国家自然科学基金项目(31870423)和江苏省自然科学基金项目(BK2018402)资助。

* 通讯作者(cwzhu@issas.ac.cn)

作者简介: 蔡颖(1995—), 女, 江西新建人, 硕士研究生, 主要从事高 CO₂ 浓度对水稻氮代谢影响的研究。E-mail: caiying@issas.ac.cn

从而促进生长, 提高产量^[3]。氮(N)作为植物生长过程中必需的矿质元素, 参与核酸、蛋白质等物质的组成, 能够通过影响植物体内的蛋白质, 来影响光合作用^[4]。植物从土壤中吸收的氮主要是无机态氮, 包括硝态氮($\text{NO}_3\text{-N}$)和铵态氮($\text{NH}_4\text{-N}$)^[5]。植物对无机态氮的吸收与它们各自的喜好^[6]以及土壤环境中氮的可利用性有关^[7]。硝态氮和铵态氮作为不同形态的氮素营养对植物的生理生化过程影响是不同的^[8]。有研究发现, 植物在供铵态氮条件下由于表现出较高的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)含量和活性、1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)再生速率以及较少的能量消耗, 导致供铵态氮植物的光合速率高于供硝态氮植物^[8]。Raab 和 Terry^[9]的研究也发现, 植物在铵态氮营养条件下有着更高的光合速率。而植物对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应与氮的可利用性^[10]以及氮的供给形态有关^[11-12]。

水稻是世界主要粮食作物之一^[13]。未来高 $[\text{CO}_2]$ 会显著增加水稻叶片的光合作用, 从而增加其生长和产量^[14]。然而, 由于水稻田长期处于淹水状态, 使得稻田土壤中的无机氮以铵态氮为主; 但在水稻实际生产中常用的烤田措施, 又会使稻田土壤无机氮在特定时间以硝态氮为主。因而不同的氮素供给形态是否会影响水稻叶片光合作用对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应, 值得进一步研究。此外, 前人研究发现, 籼稻和杂交稻比粳稻更能高效地利用高 $[\text{CO}_2]$, 因而籼稻和杂交稻产量在高 $[\text{CO}_2]$ 下增加的幅度要高于粳稻^[15], 故不同氮素供给形态下水稻叶片光合作用对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应是否在品种间存在差异也需要进行研究。因此, 本研究利用人工气候生长箱精准控制大气 $[\text{CO}_2]$, 以粳稻(武运粳 23 和淮稻 5 号)、籼稻(扬稻 6 号)和杂交稻(Y-两优 6 号)为试验材料, 研究不同氮素供给形态下水稻叶片光合作用对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应, 以期为未来高 $[\text{CO}_2]$ 下水稻高效生长的肥料管理策略提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 供试水稻品种

供试水稻(*Oryza sativa* L)为: 武运粳 23 号(WYJ)、淮稻 5 号(HD)、扬稻 6 号(YD)和 Y-两优 6 号(Y-LY), 其中 WYJ 和 HD 为粳稻品种, YD 为籼稻品种, Y-LY 为杂交稻品种。

1.2 试验设计

试验分别设计两种氮素形态和两种 $[\text{CO}_2]$ 处理。供氮形态分别为 1 mmol/L $\text{NH}_4\text{-N}$ ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$)和 1 mmol/L $\text{NO}_3\text{-N}$ (KNO_3), 分别以 NH_4^+ 、 NO_3^- 表示。此外, 添加 0.59 g/L 的双氰胺(DCD)作为硝化抑制剂, 5 mmol/L MES

作为 pH 缓冲剂。 $[\text{CO}_2]$ 处理分别为大气 $[\text{CO}_2]$ (400 $\mu\text{mol/mol}$)处理、高 $[\text{CO}_2]$ (600 $\mu\text{mol/mol}$)处理。本试验共 4 个处理, 即 NH_4^+ + 大气 $[\text{CO}_2]$ 、 NH_4^+ + 高 $[\text{CO}_2]$ 、 NO_3^- + 大气 $[\text{CO}_2]$ 、 NO_3^- + 高 $[\text{CO}_2]$ 。

水稻种子经 10% H_2O_2 消毒 30 min 后, 用蒸馏水清洗, 清洗后均匀地铺于育秧盘中, 使其在 34℃ 的恒温避光条件下露芽, 露芽后的种子接着在 0.5 mmol/L CaCl_2 溶液中暗培养 3 d 后使水稻幼苗在改进的木村 B 完全营养液^[16]中培养, 调节营养液 pH 为 5.5 左右, 并将水稻幼苗放置在生长箱中。改进的木村 B 完全营养液配方为: 0.25 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 0.5 mmol/L KNO_3 , 0.18 mmol/L $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0.18 mmol/L KCl , 0.36 mmol/L $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0.6 mmol/L $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 9 $\mu\text{mol/L}$ $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 0.1 $\mu\text{mol/L}$ $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$, 10 $\mu\text{mol/L}$ H_3BO_3 , 0.7 $\mu\text{mol/L}$ $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 0.3 $\mu\text{mol/L}$ $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 20 $\mu\text{mol/L}$ $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ -EDTA。生长箱光周期设置为 14 h/10 h(白天/夜晚), 相对湿度为 70%, 昼夜温度分别为 30℃ 和 22℃, 光合有效辐射(PAR)为 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。7 d 后选取长势一致的幼苗移栽至不透光的容器中进行氮素形态处理和 $[\text{CO}_2]$ 处理, NO_3^- 、 NH_4^+ 处理的营养液组成见表 1。每个处理重复 4 次, 营养液每 3 d 更换 1 次, 待处理 28 d 后, 对水稻叶片进行光合测定。

1.3 测定项目及方法

叶绿素色度比值: 采用叶绿素仪(型号 SPAD-502)测定新展开完全叶 SPAD 值, 每个重复测定 1 片叶, 每片叶测定 8 次, 取平均值。

表 1 不同氮素供给形态下营养液中大量和微量元素含量
Table 1 Macroelement and microelement contents in nutrient solutions under different N supply forms

营养液成分		试剂	NO_3^- 处理	NH_4^+ 处理
大量元素 (mmol/L)	$\text{NO}_3\text{-N}$	KNO_3	1	0
	$\text{NH}_4\text{-N}$	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	0	1
	K	KCl	1.18	1.18
	P	$\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0.18	0.18
微量元素 ($\mu\text{mol/L}$)	Ca	$\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0.36	0.36
	Mg	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0.6	0.6
	Mn	$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	9	9
	Mo	$(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$	0.1	0.1
	B	H_3BO_3	10	10
	Zn	$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0.7	0.7
	Cu	$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0.3	0.3
	Fe	$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ -EDTA	20	20

叶片光合作用测定：采用 Li-Cor6800 便携式光合系统分析仪测定水稻新展开完全叶的净光合速率 (P_n)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i)、气孔导度 (g_s) 和蒸腾速率 (T_r)，按照公式计算水分利用效率 (WUE)：WUE = P_n/T_r 。测定时大气 [CO₂] 和高 [CO₂] 所选的参比 CO₂ 浓度分别是 400 和 600 μmol/mol，光强设定为 1 500 μmol/(m²·s)，流速设定为 500 m/s，叶温设定为 30℃，相对湿度设定在 50%~60%。每一叶片测定 3 次取平均值，每个处理测定 4 次。

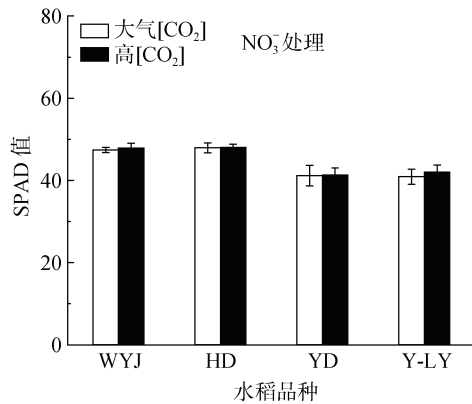
1.4 数据处理

利用 SPSS Statistics 23 进行数据分析，Origin 2018 作图，采用最小显著差异法 (LSD) 进行处理间的差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻叶片 SPAD 值的影响

由图 1 可知，无论在何种氮素供给形态下，高



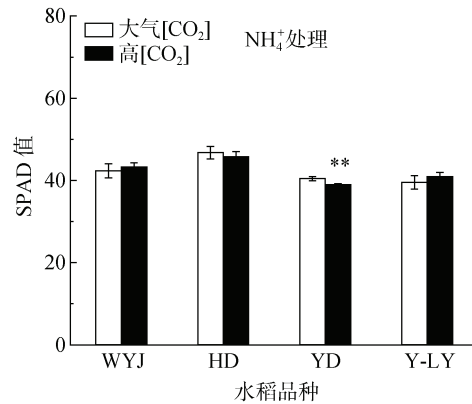
[CO₂] 对 WYJ、HD 和 Y-LY 叶片的 SPAD 值都无显著影响；高 [CO₂] 虽然显著降低了 NH₄⁺ 处理下 YD 叶片的 SPAD 值，但降幅仅 3.7%。因而，总体而言，高 [CO₂] 对水稻叶片 SPAD 值影响不大。

2.2 高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻叶片净光合速率 (P_n) 的影响

由图 2 可知，高 [CO₂] 促进了 NO₃⁻ 处理下水稻叶片 P_n ，使 NO₃⁻ 处理下 WYJ、YD 和 Y-LY 叶片 P_n 分别增加 24.1%、43.2% 和 30.9%，差异达到显著水平；但对 HD 叶片 P_n 无显著影响。相比 NO₃⁻ 处理，高 [CO₂] 对 NH₄⁺ 处理水稻叶片 P_n 影响不大，仅显著地促进了 WYJ 叶片 P_n ，使其增加 22.2%；对其他水稻叶片无显著影响。相比 NO₃⁻ 处理，NH₄⁺ 处理水稻叶片 P_n 高于 NO₃⁻ 处理。[CO₂] 和氮素形态对 P_n 有着显著的交互作用，品种、[CO₂] 和氮素形态对 P_n 也有显著的交互作用 (表 2)。

2.3 高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻叶片胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 的影响

由图 3 可知，高 [CO₂] 极显著地提高了各氮素供



(图中心图 6 中数据为平均值±标准差；*、**和***分别表示同一水稻品种不同 CO₂ 处理间差异在 P<0.05、P<0.01、P<0.001 水平显著)

图 1 高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻叶片 SPAD 值的影响

Fig. 1 Effects of elevated [CO₂] on SPAD values of rice leaves under different N supply forms

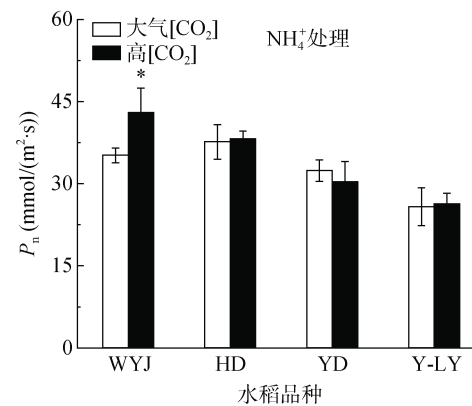
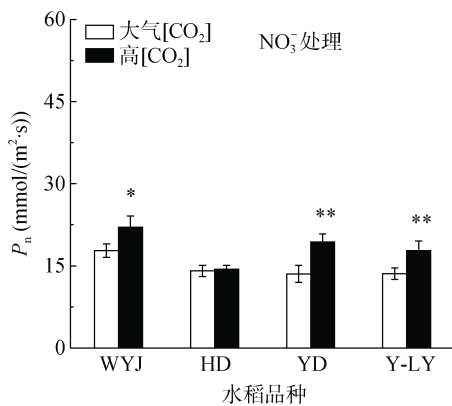


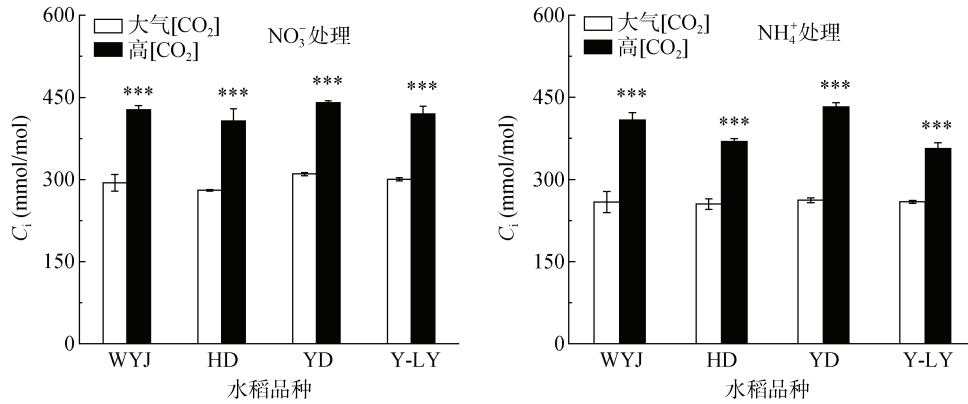
图 2 高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻叶片 P_n 的影响

Fig. 2 Effects of elevated [CO₂] on P_n of rice leaves under different N supply forms

表 2 高[CO₂]、氮素供给形态及品种对水稻叶片光合参数影响的方差分析Table 2 Variance analysis of effects of elevated [CO₂], N supply forms and varieties on photosynthetic parameters of rice leaves

因素	SPAD 值	净光合速率(P_n)	胞间 CO ₂ 浓度(C_i)	气孔导度(g_s)	蒸腾速率(T_r)	水分利用率(WUE)
品种	***	***	***	***	***	***
[CO ₂]	0.582	***	***	***	***	***
氮形态	***	***	***	***	***	*
品种×[CO ₂]	0.090	0.051	***	**	0.083	*
品种×氮形态	**	***	**	***	***	***
[CO ₂]×氮形态	0.392	***	0.330	0.113	0.326	*
品种×[CO ₂]×氮形态	0.561	**	**	*	0.056	0.352

注：*、**和***分别表示在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平影响显著。

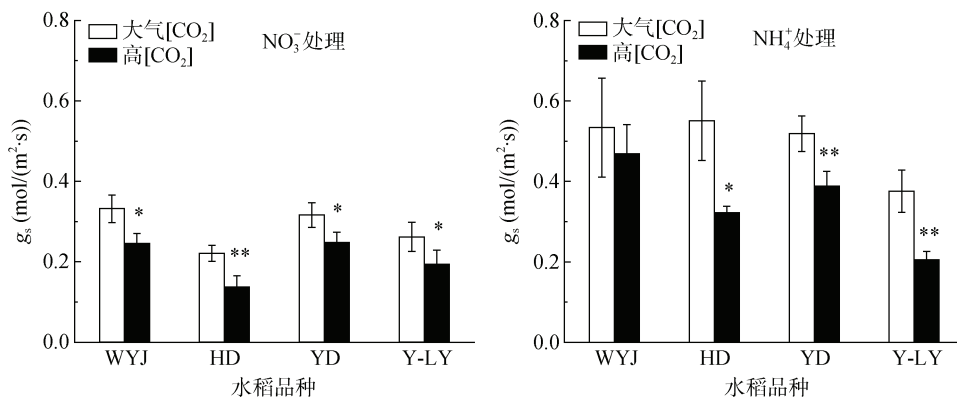
图 3 高[CO₂]对不同氮素供给形态下水稻叶片 C_i 的影响Fig. 3 Effects of elevated [CO₂] on C_i of rice leaves under different N supply forms

给形态下水稻叶片 C_i ，在 NO₃⁻ 处理下，WYJ、HD、YD 和 Y-LY 分别增加 45.5%、45.3%、42.1% 和 39.1%；在 NH₄⁺ 处理下 WYJ、HD、YD 和 Y-LY 分别增加 57.8%、44.8%、65% 和 37.7%。而且，从图 3 可知，NO₃⁻ 处理下的水稻叶片 C_i 值普遍高于 NH₄⁺ 处理。

2.4 高[CO₂]对不同氮素供给形态下水稻叶片气孔导度(g_s)的影响

由图 4 可知，高[CO₂]不同程度地降低了水稻叶

片 g_s ，在 NO₃⁻ 处理下，WYJ、HD、YD 和 Y-LY 叶片的 g_s 分别降低 26%、37.6%、21.7% 和 25.9%，差异达到显著水平；在 NH₄⁺ 处理下，HD、YD 和 Y-LY 叶片的 g_s 分别降低 41.5%、25.1% 和 45.4%，差异达到显著水平，但对 WYJ 降幅不显著。由此可知，粳稻(WYJ 和 HD)叶片 g_s 在 NO₃⁻ 处理下对高[CO₂]的响应大于籼稻(YD)，杂交稻(Y-LY)叶片 g_s 在 NH₄⁺ 处理下对高[CO₂]的响应大于粳稻和籼稻。

图 4 高[CO₂]对不同氮素供给形态下水稻叶片 g_s 的影响Fig. 4 Effects of elevated [CO₂] on g_s of rice leaves under different N supply forms

2.5 高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻叶片蒸腾速率 (T_r) 的影响

由图 5 可知, 高 [CO₂] 会降低水稻叶片蒸腾速率 T_r , 使 NO₃⁻ 处理下 WYJ、HD 和 Y-LY 叶片的 T_r 分别降低 18.4%、33.6% 和 21.1%, 差异达到显著水平,

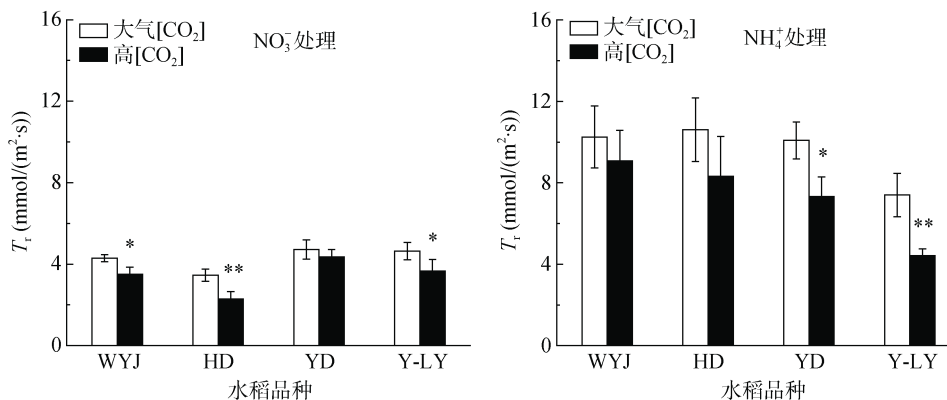


图 5 高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻叶片 T_r 的影响

Fig. 5 Effects of elevated CO₂ on T_r of rice leaves under different N supply forms

2.6 高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻叶片水分利用效率 (WUE) 的影响

由图 6 可知, 无论是 NO₃⁻ 处理还是 NH₄⁺ 处理, 高 [CO₂] 都能促进水稻叶片 WUE。在 NO₃⁻ 处理下, 高 [CO₂] 使 WYJ、HD、YD 和 Y-LY 叶片的 WUE 分别增加 52.2%、

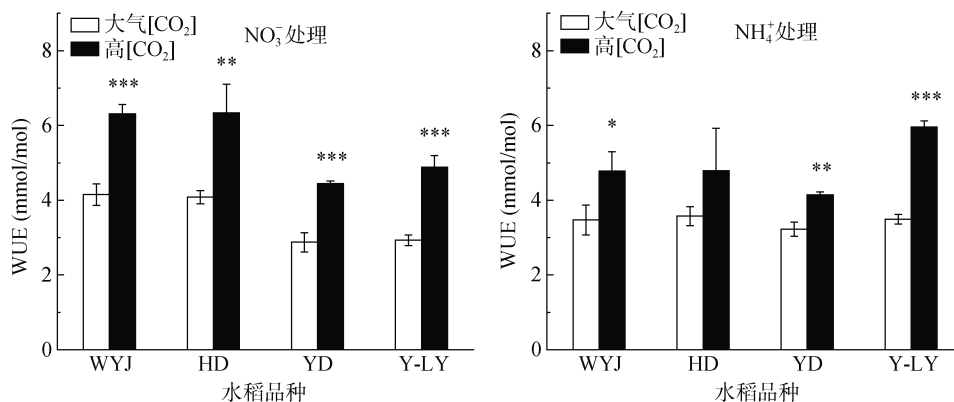


图 6 高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻叶片 WUE 的影响

Fig. 6 Effects of elevated [CO₂] on WUE of rice leaves under different N supply forms

3 讨论

本研究表明, [CO₂] 及氮素供给形态对水稻叶片 P_n 会产生显著的交互作用, 其具体表现为高 [CO₂] 显著或极显著地增加了 NO₃⁻ 处理下的 WYJ、YD 和 Y-LY 水稻叶片的 P_n , 增幅为 24% ~ 43%; 但在 NH₄⁺ 处理下, 高 [CO₂] 对水稻叶片的 P_n 影响不大 (图 2)。这一结果与 Li 等^[17] 的研究结果相同, 但不同于 Cruz 等^[18] 的研究结果。这些研究结果表明植物叶片光合作用对

但对 YD 降幅不显著; 使 NH₄⁺ 处理下 YD 和 Y-LY 叶片的 T_r 降低 27.3% 和 40.4%, 差异达到显著水平, 但对 WYJ 和 HD 降幅不显著。可见, 粳稻叶片 T_r 在 NO₃⁻ 处理下对高 [CO₂] 的响应大于籼稻, 而杂交稻叶片 T_r 在 NH₄⁺ 处理下对高 [CO₂] 的响应大于粳稻和籼稻。

55.5%、54.7% 和 66.6%, 差异达到显著水平。在 NH₄⁺ 处理下, 高 [CO₂] 使 WYJ、YD 和 Y-LY 叶片的 WUE 分别增加 37.6%、28.7% 和 70.8%, 差异达到显著水平, 但对 HD 的增幅无显著影响。因而, 相比 NH₄⁺ 处理下, 高 [CO₂] 更能促进 NO₃⁻ 处理下水稻叶片 WUE。

高 [CO₂] 的响应与氮素供给形态有关, 但由于目前高 [CO₂] 对不同氮素供给形态下水稻光合作用的研究还是空白, 对其他植物还只是初步的研究, 故水稻叶片光合作用对高 [CO₂] 的响应为何偏向于硝态氮或铵态氮, 还有待于进一步研究。另外, 本研究发现, 水稻品种响应差异明显, 粳稻 (WYJ 和 HD) 叶片的 P_n 在 NH₄⁺ 处理下要明显高于籼稻 (YD) 和杂交稻 (Y-LY); 高 [CO₂] 明显促进了 NH₄⁺ 处理下 WYJ 叶片的 P_n , 对其他水稻却无显著影响 (图 2)。NH₄⁺ 处理下 WYJ 和 HD

叶片的 P_n 明显高于 YD 和 Y-LY 可能与 WYJ 和 HD 叶片的 SPAD 值(图 1)比 YD 和 Y-LY 更高有关。因为 SPAD 值标示着叶片中叶绿素含量,能近似反映叶片中氮素积累量^[19]。当叶片氮素积累量低时,叶片的 P_n 值也会低^[20]。高 $[\text{CO}_2]$ 对 NH_4^+ 处理下 C_3 作物叶片 P_n 的影响还存在种间和种内的差异^[17-18,21],因而除 WYJ 外其他水稻叶片 P_n 在高 $[\text{CO}_2]$ 下无显著差异的原因还有待进一步研究。此外,与 NO_3^- 处理相比, NH_4^+ 处理下水稻叶片的 P_n 值更高(图 2),这与孙园园等^[22]的研究结果相一致。有研究显示, NH_4^+ 处理下叶片更高的 P_n 值可能与 Rubisco 含量有关^[9]。根据 Raab 和 Terry^[9] 的研究,供以铵态氮营养的植物有着更高的 Rubisco 含量;由于 Rubisco 含量会影响植物的光合作用,因而,在 NH_4^+ 处理下高含量的 Rubisco 会导致叶片的 P_n 值更高。植物叶片的光合作用除了受 Rubisco 含量影响外,还可能受气孔导度的影响^[23]。Farquhar 和 Sharkey^[24] 认为,当 P_n 、 g_s 和 C_i 值同时下降时, P_n 的下降可认为与 g_s 有关。而本研究发现,虽然水稻叶片在 NH_4^+ 处理下有着更高的 P_n 和 g_s ,但水稻叶片在 NO_3^- 处理下的 C_i 值普遍高于 NH_4^+ 处理,因而推测 NH_4^+ 处理下水稻叶片有着更高的 P_n 与 g_s 无关。这一点不同于 Raab 和 Terry^[9] 的研究结果,其可能是研究的植物种类以及环境条件存在差异所致。

气孔是植物与外界环境进行气体交换的门户,其开闭活动控制着 CO_2 和水汽进出叶片,从而影响叶片的光合作用和蒸腾作用^[25]。本研究结果表明,高 $[\text{CO}_2]$ 显著降低水稻叶片的 g_s ,使 NO_3^- 处理下水稻叶片的 g_s 降低 22% ~ 38%,使 NH_4^+ 处理下水稻叶片的 g_s 降低 12% ~ 45%。有研究显示,叶片气孔导度的降低可能与植物为保持细胞间分压的稳定性有关^[26];植物在高 $[\text{CO}_2]$ 条件下通过调节气孔开闭程度来降低胞间 $[\text{CO}_2]$,由于气孔对胞间 $[\text{CO}_2]$ 很敏感,胞间 $[\text{CO}_2]$ 过高会引起气孔的关闭,进而降低气孔导度^[26],这一结果与邵在胜等^[27] 和周宁等^[28] 的研究结果相一致。另外,相对 NO_3^- 处理, NH_4^+ 处理条件下水稻叶片 g_s 值更高,究其原因可能与 NO_3^- 处理下营养液 pH 增加有关。因为增加的 pH 可能会通过改变保卫细胞膜离子通量而影响保卫细胞的活性以及气孔孔径,导致气孔关闭,气孔导度降低^[29]。并且,本研究发现,不同氮素供给形态下水稻叶片的 g_s 和 T_r 对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应在品种间存在很大的差异,具体表现为: NO_3^- 处理下粳稻叶片的 g_s 和 T_r 对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应大于籼稻,但是 NH_4^+ 处理下杂交稻叶片的 g_s 和 T_r 对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应大于粳稻和籼稻。然而,不同氮素供给形态下水稻叶片的 g_s 和 T_r 对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应在

品种间差异的原因尚未明确,有待进一步的研究。此外,本研究还发现,与叶片 g_s 的结果类似,高 $[\text{CO}_2]$ 会降低水稻叶片的 T_r ,使 NO_3^- 处理下水稻叶片的 T_r 降低 8% ~ 34%, NH_4^+ 处理下降低 11% ~ 40%。这是因为高 $[\text{CO}_2]$ 会导致叶片 g_s 下降,气孔阻力增加,从而减少了叶片内水分的逸出量,使蒸腾作用也相应减弱^[3],这与 Meng 等^[30] 的研究结果一致。

本研究表明,高 $[\text{CO}_2]$ 显著增加了水稻叶片 WUE,这与 P_n 和 g_s 有关。因为高 $[\text{CO}_2]$ 会增加水稻叶片的 P_n ,降低叶片的 g_s ,引起 T_r 下降;又因 WUE 为 P_n 与 T_r 的比值,因而增加的 P_n 和降低的 T_r 会共同导致水稻 WUE 的增加,这与 Seibt 等^[31] 利用同位素技术研究高 $[\text{CO}_2]$ 对植物 WUE 影响的结果相一致。此外,本研究结果显示,水稻叶片的 WUE 在 NO_3^- 处理下对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应要高于 NH_4^+ 处理,其原因可能是在 NO_3^- 处理下高 $[\text{CO}_2]$ 对 P_n 的促进作用要高于 NH_4^+ 处理。Li 等^[17] 在研究高 $[\text{CO}_2]$ 对不同 $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ 比率下植物 WUE 影响时也发现,无论在单位叶片水平上还是单位植株水平上,植物 WUE 在 NO_3^- 处理下($\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ 为 0/100)对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应要高于 NH_4^+ 处理($\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ 为 100/0),并且这种更高的响应与其在 NO_3^- 处理下有着更高的 P_n 有关。此外,本研究还发现,水稻品种响应存在差异;在 NH_4^+ 处理下杂交稻叶片的 WUE 对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应要明显高于粳稻和籼稻,这与上述原因类似,主要是因为杂交稻的 T_r 对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应要高于粳稻和籼稻。通常,植物 WUE 越高,抵御干旱胁迫的能力越强,越有利于适应干旱胁迫的环境^[32]。因而,在未来高 $[\text{CO}_2]$ 条件下, NO_3^- 处理的水稻以及 NH_4^+ 处理的杂交稻有更高的 WUE,表明其有更强的抵御干旱胁迫的能力。

4 结论

本研究利用人工气候箱首次探究不同氮素供给形态下水稻叶片光合作用、对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应,结果表明,水稻叶片的光合作用和水分利用效率对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应与氮素供给形态有关,且不同氮素供给形态下水稻叶片的气孔导度和蒸腾速率对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应在不同基因型品种间存在很大的差异。本试验说明了合理选择不同基因型的水稻品种来高效利用不同氮素形态及抵御未来可能的干旱胁迫的必要性。

参考文献:

- [1] Change Intergovernmental Panel on Climate. Evaluation of climate models pages 801 to 866[M]//Climate Change

- 2013-The Physical Science Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2013: 801–866.
- [2] Wang J Y, Wang C, Chen N N, et al. Response of rice production to elevated [CO₂] and its interaction with rising temperature or nitrogen supply: a meta-analysis[J]. *Climatic Change*, 2015, 130(4): 529–543.
- [3] Kimball B A, Kobayashi K, Bindi M. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment[J]. 2002, 77: 293–368.
- [4] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants[J]. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9–19.
- [5] Epstein E, Bloom A J. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives [M]. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2005
- [6] Zhang J B, Wang J, Müller C, et al. Ecological and practical significances of crop species preferential N uptake matching with soil N dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 103: 63–70.
- [7] Hasegawa S, MacDonald C A, Power S A. Elevated carbon dioxide increases soil nitrogen and phosphorus availability in a phosphorus-limited Eucalyptus woodland[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(4): 1628–1643.
- [8] Guo S, Zhou Y, Shen Q, et al. Effect of ammonium and nitrate nutrition on some physiological processes in higher plants - growth, photosynthesis, photorespiration, and water relations[J]. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 2007, 9(1): 21–29.
- [9] Raab T K, Terry N. Nitrogen source regulation of growth and photosynthesis in beta vulgaris L[J]. *Plant Physiology*, 1994, 105(4): 1159–1166.
- [10] 吴晶晶, 施卫明. 高低应答 CO₂ 水稻品种苗期根系对高碳环境的响应[J]. *土壤*, 2019, 51(6): 1057–1064.
- [11] Bloom A J. The increasing importance of distinguishing among plant nitrogen sources[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 25:10–16.
- [12] Asensio J S R, Rachmilevitch S, Bloom A J. Responses of Arabidopsis and wheat to rising CO₂ depend on nitrogen source and nighttime CO₂ levels[J]. *Plant Physiology*, 2015, 168(1): 156–163.
- [13] RRI.1993-1995 IRRI rice almanac [M]. Manila: International Rice Research Institute, 1993
- [14] 景立权, 赵新勇, 周宁, 等. 高 CO₂ 浓度对杂交水稻光合作用日变化的影响——FACE 研究[J]. *生态学报*, 2017, 37(6): 2033–2044.
- [15] Zhu C W, Xu X, Wang D, et al. An indica rice genotype showed a similar yield enhancement to that of hybrid rice under free air carbon dioxide enrichment[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 12719.
- [16] Cao X C, Zhong C, Zhu C Q, et al. Ammonium uptake and metabolism alleviate PEG-induced water stress in rice seedlings[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 132: 128–137.
- [17] Li J, Zhou J M, Duan Z Q. Effects of elevated CO₂ concentration on growth and water usage of tomato seedlings under different ammonium/nitrate ratios[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2007, 19(9): 1100–1107.
- [18] Cruz J L, Alves A A C, LeCain D R, et al. Effect of elevated CO₂ concentration and nitrate: ammonium ratios on gas exchange and growth of cassava (*Manihot esculenta* Crantz)[J]. *Plant and Soil*, 2014, 374(1/2): 33–43.
- [19] Peng S B, Laza M R C, Garcia F V, et al. Chlorophyll meter estimates leaf area-based nitrogen concentration of rice[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1995, 26(5/6): 927–935.
- [20] 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[J]. *Plant Physiology*, 1997, 115(1): 191–198.
- [21] Vega-Mas I, Marino D, Sánchez-Zabala J, et al. CO₂ enrichment modulates ammonium nutrition in tomato adjusting carbon and nitrogen metabolism to stomatal conductance[J]. *Plant Science*, 2015, 241: 32–44.
- [22] 孙园园, 孙永健, 秦俭, 等. 适度水分胁迫下增硝对不同基因型水稻苗期生长及生理特性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2013, 31(4): 144–151.
- [23] Sharkey T D. O₂-insensitive photosynthesis in c(3) plants: Its occurrence and a possible explanation[J]. *Plant Physiology*, 1985, 78(1): 71–75.
- [24] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317–345.
- [25] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. *Nature*, 2003, 424(6951): 901–908.
- [26] Bunce J A. Responses of stomatal conductance to light, humidity and temperature in winter wheat and barley grown at three concentrations of carbon dioxide in the field[J]. *Global Change Biology*, 2000, 6(4): 371–382.
- [27] 邵在胜, 赵铁鹏, 宋琪玲, 等. 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对水稻 ‘汕优 63’ 叶片光合作用的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2014, 22(4): 422–429.
- [28] 周宁, 景立权, 朱建国, 等. 杂交水稻光合和荧光特性对高 CO₂ 浓度的动态响应[J]. *核农学报*, 2019, 33(4): 772–780.
- [29] Wilkinson S. pH as a stress signal [J]. *Plant Growth Regulation*, 1999, 29(1/2): 87–99.
- [30] Meng F C, Zhang J H, Yao F M, et al. Interactive effects of elevated CO₂ concentration and irrigation on photosynthetic parameters and yield of maize in Northeast China[J]. *PLoS One*, 2014, 9(5): e98318.
- [31] Seibt U, Rajabi A, Griffiths H, et al. Carbon isotopes and water use efficiency: Sense and sensitivity[J]. *Oecologia*, 2008, 155(3): 441–454.
- [32] Jensen B, Christensen B T. Interactions between elevated CO₂ and added N: effects on water use, biomass, and soil 15N uptake in wheat[J]. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science*, 2004, 54(3): 175–184.