

高低应答 CO₂ 水稻品种苗期根系对高碳环境的响应^①

吴晶晶^{1,2}, 施卫明^{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: 本文利用水培试验和琼脂板培养试验研究了高 CO₂ 条件下产量响应存在显著差异的两个水稻品种: II 优 084(高响应)和武运粳 23(低响应), 在幼苗期根系形态对高 C 的响应差异。水培试验结果表明, 在幼苗时期, 高应答品种 II 优 084 在低氮条件下地上部生物量在高 CO₂ 下增加 28.5%, 根系干物质量对高 CO₂ 响应显著, 增幅为 28.5%, 而其不定根数目没有显著增加, 对干物质量响应贡献较大的为总根长。II 优 084 的总根长在高 CO₂ 下增幅为 26.3%, 不同根粗的根长均有高响应。低应答品种武运粳 23 低氮下地上部和根系响应不显著, 而在正常氮和高氮下则不同。正常氮条件下, 地上部对高 CO₂ 响应不显著, 而根系生物量在高 CO₂ 下显著增加 76.0%, 不定根数目增加 25.8%, 同时总根长增加 45.0%, 不同根粗的根长均有高响应, II 优 084 则没有显著响应。在高氮条件下, 武运粳 23 地上部生物量在高 CO₂ 下增加 35.5%, 根系生物量增加 80.3%, 不定根数目增加 38.5%, 根系平均直径增加 16.7%, 总根长无响应, 而 II 优 084 生物量在高氮下无显著差异。同时, 武运粳 23 在正常氮和高氮下的根系表面积和体积对高 CO₂ 响应也较 II 优 084 显著。琼脂板培养试验的结果与水培结果一致, 武运粳 23 根系形态对高浓度蔗糖的响应普遍高于 II 优 084。试验结果说明品种对高 C 环境的响应特征不随培养条件的变化而变化。与植株生长后期不同, 在幼苗期正常氮条件下低应答品种武运粳 23 的根系生物量和各形态指标对高 C 的响应明显高于 II 优 084, 说明水稻苗期生长响应参数与后期产量响应参数不一定一致, 可能是由于苗期生长高响应的品种在营养生长期旺长, 反而不利于后期生殖生长, 从而导致后期产量的低响应。

关键词: 高 C 环境; 培养条件; 品种差异; 根系形态

中图分类号: S511 **文献标识码:** A

根据 NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) 的最新数据, 2017 年全球大气 CO₂ 平均浓度已达到 0.793 mg/L, 且仍然处于上升的趋势^[1]。除温室效应导致的全球气候变化对植物的间接影响外, 大气 CO₂ 浓度升高还直接影响植物的生长发育^[2]。水稻是重要的粮食作物, 其在 CO₂ 浓度升高条件下的生长发育和产量的响应已被国内外学者广泛关注和报道^[2-7]。CO₂ 浓度升高, 水稻光合速率短期内显著增加^[8-9], 气孔导度变小^[10], 分蘖和有效穗数明显增多, 生物量和产量也相应增加^[11-15]。

根系是植物吸收水和营养元素的重要通道。植物对其所处环境的适应性, 在很大程度上取决于植物根系的形态、结构特性和生理特点。许多研究表明, 高浓度 CO₂ 条件下, 植物除地上部的生长受到影响外, 根系的长度、密度、粗细、生物量、根冠比、生理特

性以及根系分泌物等也会发生明显变化^[16-21], 从而有助于植物从土壤中获取更多的水分和养分, 更好地适应 CO₂ 浓度升高的环境。Kim 等^[4]报道在 FACE 条件下水稻品种 Akitakomachi 的根系较对照有明显增加, 且根系生物量与氮素吸收呈正相关关系。陈改苹等^[18-19]报道指出, 在水稻各生育期, CO₂ 浓度升高都极显著增加了干物质量, 且主要增加根粗为 2.0~2.5 mm 的部位, 根冠比也显著增加。Yang 等^[22]报道武香粳 14 的高 CO₂ 条件下不定根数和根长分别比对照条件下增加 25%~31% 和 25%~37%。我们前期的研究也表明 FACE 条件下产量高响应的品种 II 优 084 的根系干物质量在分蘖期后各生育期增幅均大于 30%, 而产量响应不明显的品种武运粳 23 的根系生物量增幅较小或者不显著^[23]。

由于田间试验是在水稻苗播种约 1 个月移栽后

基金项目: 国家自然科学基金项目(31430095)资助。

* 通讯作者(wmshi@issas.ac.cn)

作者简介: 吴晶晶(1989—), 女, 山西临汾人, 博士研究生, 主要从事水稻分子生理研究。E-mail: jjwu@issas.ac.cn

才开始进行高 CO₂ 处理, 因此对两水稻品种幼苗期在高 C 环境的响应是否与中后期的表现相一致, 我们并不清楚。水稻品种 II 优 084 在高 CO₂ 下穗重产量和生物量的响应明显高于品种武运粳 23^[23], 结合前人筛选的其他水稻品种的产量响应数据^[24], 在本文中将 II 优 084 归类为高应答水稻品种, 将武运粳 23 归类为低应答水稻品种。为了探究高、低应答两个水稻品种的根系在幼苗期对高 C 的响应, 本试验分别用水培和琼脂板两种方法为幼苗地上部提供高 C 环境, 比较两个品种苗期根系形态的应答差异。同时比较它们在幼苗期与生长中后期响应的特点。

1 材料与方 法

1.1 田间试验

水稻 FACE(Free-air CO₂ enrichment)基地位于扬州市江都区小纪镇良种场(119°42'0"E, 32°35'5"N)。平台共有 3 个 FACE 试验圈和 3 个对照圈, FACE 圈与圈以及 FACE 圈与对照圈之间间隔大于 90 m, 以减少 CO₂ 释放对其他圈的影响。通过 FACE 圈周围管道向圈内喷射纯 CO₂ 气体。通过计算机网络对圈内 CO₂ 浓度进行监测和控制, 使水稻生长时期内圈内 CO₂ 保持比大气背景 CO₂ 浓度高 200 μmol/mol。对照没有安装管道, 其他条件与 FACE 圈保持一致。同时每个圈内设有不施氮肥和正常施氮肥两个区域。本试验供试水稻品种为 II 优 084(IY)和武运粳 23(WYJ)。于 2014 年 5 月 21 日播种于大气 CO₂ 条件下, 6 月 20 日移栽于 FACE 和对照圈内的两个氮肥处理区域。施肥水平与当地常规水平一致, 分别是总氮 22.5 g/m², 总磷 9 g/m², 总钾 9 g/m²。磷钾肥作为基肥一次性施加; 氮肥分 3 次施加: 基肥 40%、分蘖肥 30%、穗肥 30%, 分别于 6 月 20 日、6 月 28 日、8 月 1 日施加。田间管理和病虫害防治等为大田常规管理。

1.2 试验设计

室内水培试验在可控 CO₂ 浓度的两台植物光照培养箱中进行。箱内配有进口 CO₂ 红外传感器, 将信号传入控制器以控制箱内 CO₂ 浓度。培养箱中 CO₂ 浓度调节通过外源接钢瓶通入 CO₂ 和每天更换 CO₂ 吸附剂(氢氧化钙)进行。当箱内 CO₂ 浓度低于设定值时, 控制器会自动打开通气阀通入 CO₂ 直到箱内达到设定值; 当箱内 CO₂ 浓度高于设定值时通气阀关闭, 箱内多余的 CO₂ 会被吸附剂缓慢吸附。本试验设置两培养箱内 CO₂ 浓度分别为 0.746 mg/L(对照)和 1.492 mg/L(处理)。光周期设置为 12 h 白天/12 h 夜晚,

相对湿度设置为 80%, 温度为 30 °C 白天/25 °C 夜晚。

水培营养液选用国际水稻研究所(IRRI)常规营养液配方加以微调, 添加 Na₂SiO₃ 以保持营养液中的 SiO₂ 为 0.1 mmol/L。常规营养液配方为: 1.25 mmol/L NH₄NO₃, 0.3 mmol/L KH₂PO₄, 0.35 mmol/L K₂SO₄, 1 mmol/L CaCl₂·2H₂O, 1 mmol/L MgSO₄·7H₂O, 0.5 mmol/L Na₂SiO₃·9H₂O, 9 μmol/L MnCl₂·4H₂O, 0.39 μmol/L Na₂MoO₄·2H₂O, 20 μmol/L H₃BO₃, 0.77 μmol/L ZnSO₄·7H₂O, 0.32 μmol/L CuSO₄·5H₂O, 20 μmol/L EDTA-Fe。正常 N 处理(MN)采用 1.25 mmol/L NH₄NO₃, 低 N 处理(LN)采用 0.25 mmol/L NH₄NO₃, 高 N 处理(HN)采用 3.75 mmol/L NH₄NO₃。

供试水稻同样用 II 优 084 和武运粳 23, 挑选大小均匀、颗粒饱满的种子用 10% 的 H₂O₂ 消毒 30 min, 用去离子水冲洗 5 次后 30 °C 下在 0.5 mmol/L CaSO₄ 中浸种 1 d, 后黑暗催芽 48 h。然后挑选萌发的种子播于网筛上, 1/4 全营养液培养 3 d 后, 1/2 全营养液培养至 10 d 后挑选长势一致的苗进行处理, 期间 2 d 换一次全营养液, 处理 3 周后将植株分为地上部和根系, 地上部样品直接 105 °C 杀青 30 min, 80 °C 烘干后测干物质量, 根系样品对其进行根系形态统计后杀青、烘干测其干物质量。

琼脂板培养, 先将营养液中加入琼脂粉制普通板和上下分离板留存, 其中上板中加入不同含量蔗糖(0、10、50、100、200 g/kg)处理。在超净工作台上将挑选的已去壳的种子先用无水乙醇浸泡 1 min, 无菌水清洗 3 ~ 5 次后加入 20% 次氯酸钠和 1 滴吐温 80 轻摇、浸泡 20 min 后用无菌水清洗 5 ~ 10 次。将消过毒的种子放在灭菌的密封容器中, 加入适量无菌水, 30 °C 黑暗浸种、催芽 48 h 后播于普通琼脂板上置于光照培养箱中培养 2 ~ 3 d 后, 将幼苗去胚乳移至上下分离板处理 1 周后取样监测两品种根系的响应。

根系形态分析采用根系扫描仪扫描, 根系分析软件 WinRHIZO2012 分析获得数据。

1.3 数据处理

数据均采用 SPSS 分析软件进行方差分析和多重比较。

2 结果

2.1 水培条件下, 两水稻品种苗期地上部对高 CO₂ 的响应差异

幼苗时期, II 优 084 的地上部生物量在不同 N 水平下均高于武运粳 23, 而两品种地上部生物量对高 CO₂ 的响应却因 N 水平不同而不同。如图 1A 所示, 在 LN 处理下, II 优 084 的地上部生物量在高 CO₂ 下增加了

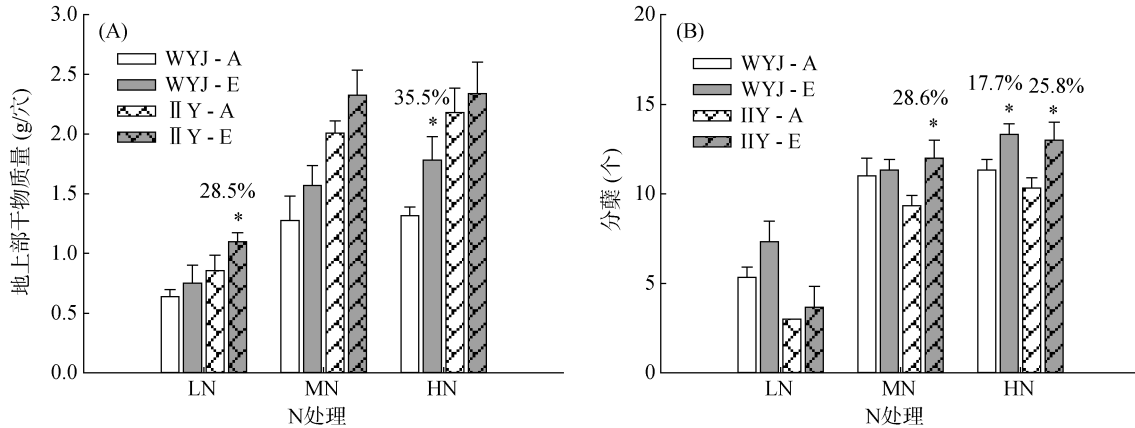
28.5%，武运粳 23 则无显著变化；在 MN 条件下，高 CO₂ 对两品种地上部生物量的增加效应均不显著；而在 HN 处理下，高 CO₂ 对低应答品种武运粳 23 的增幅高达 35.5%，对高应答品种 II 优 084 的增幅却不明显。

高 CO₂ 对早期分蘖影响情况统计显示，武运粳 23 在 LN 时分蘖略有增加，但是增加不显著；MN 时高 CO₂ 未增加武运粳 23 分蘖；HN 时，分蘖在高 CO₂ 处理下增加了 17.7%。而对 II 优 084 来说，LN 下分蘖增加不显著，MN 及 HN 下 CO₂ 增加分蘖达 28.6%

和 25.8%，均高于同条件下的武运粳 23(图 1B)。

2.2 水培条件下，两水稻品种根系生物量对高 CO₂ 的响应差异

如图 2 所示，与地上部相似，II 优 084 的根系生物量也普遍较武运粳 23 大。LN 下，高 CO₂ 显著增加 II 优 084 根系，增幅达 31.8%，武运粳 23 增加不显著(图 2)。在 MN 和 HN 条件下，高 CO₂ 对武运粳 23 根系生物量的增幅为 76.0% 和 80.3%，而对 II 优 084 的根系生物量增幅不显著(图 2)。



(WYJ：武运粳 23；IY：II 优 084；CO₂ 两个浓度水平：0.746 mg/L (A)、1.492 mg/L (E)；*代表同一水稻品种同一 N 处理下不同 CO₂ 处理间差异显著(P < 0.05)；百分数值来源于(E-A)/A；下图同)

图 1 两水稻品种苗期在 CO₂ 和 N 的 6 种处理组合下的地上部干物质质量和分蘖数

Fig. 1 Dry weights of shoot and tillering numbers per hill of WYJ and IY at ambient (A) and elevated (E) [CO₂], and LN, MN and HN three N levels

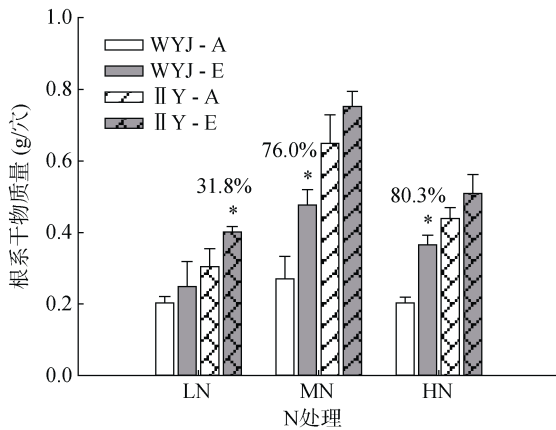


图 2 两水稻品种苗期在 CO₂ 和 N 的 6 种处理组合下的根系干物质质量

Fig. 2 Root dry weights of WYJ and IY at ambient (A) and elevated (E) [CO₂], and LN, MN and HN three N levels

2.3 水培条件下，两水稻品种根系形态对高 CO₂ 的响应差异

我们从不定根数目、总根长、直径小于 0.5 mm 的根长、直径大于 0.5 mm 的根长、根平均直径、根表面积和根体积等方面考察两水稻品种的根系形态对高 CO₂ 的响应。由图 3A 可知，LN 条件下，两品

种不定根数目对高 CO₂ 无明显响应；在 MN 和 HN 下，武运粳 23 的根系不定根数目在高 CO₂ 下分别增加了 25.8% 和 38.5%，而 II 优 084 无明显响应。由图 3B 可知，II 优 084 的总根长仅在 LN 条件下对高 CO₂ 有明显响应，增幅为 26.3%；而武运粳 23 的总根长仅在 MN 下对高 CO₂ 有显著响应，增幅达 45.0%。进一步对根系生长进行分析，由图 3C 可知，在 LN 条件下，II 优 084 直径小于 0.5 mm 的根长增幅为 25.9%；MN 条件下，武运粳 23 直径小于 0.5 mm 的根长增幅为 43.5%。图 3D 为直径大于 0.5 mm 的根长，武运粳 23 在 3 种 N 水平下响应均显著，增幅分别为 49.5%、63.5% 和 50.8%，而 II 优 084 仅在 LN 下表现出显著增加，增幅为 30.2%。

两品种根系平均直径对高 CO₂ 响应比较如图 3E 所示，LN 条件下，两品种间及 CO₂ 处理间均无明显响应；MN 和 HN 下，II 优 084 根系直径均大于武运粳 23。CO₂ 响应只在 HN 下的武运粳 23 中表现，增幅为 16.7%。根系表面积对高 CO₂ 响应比较如图 3F 所示，LN 条件下，两品种 CO₂ 处理间均无明显响应；MN 和 HN 下，II 优 084 无响应，而武运粳 23 对高

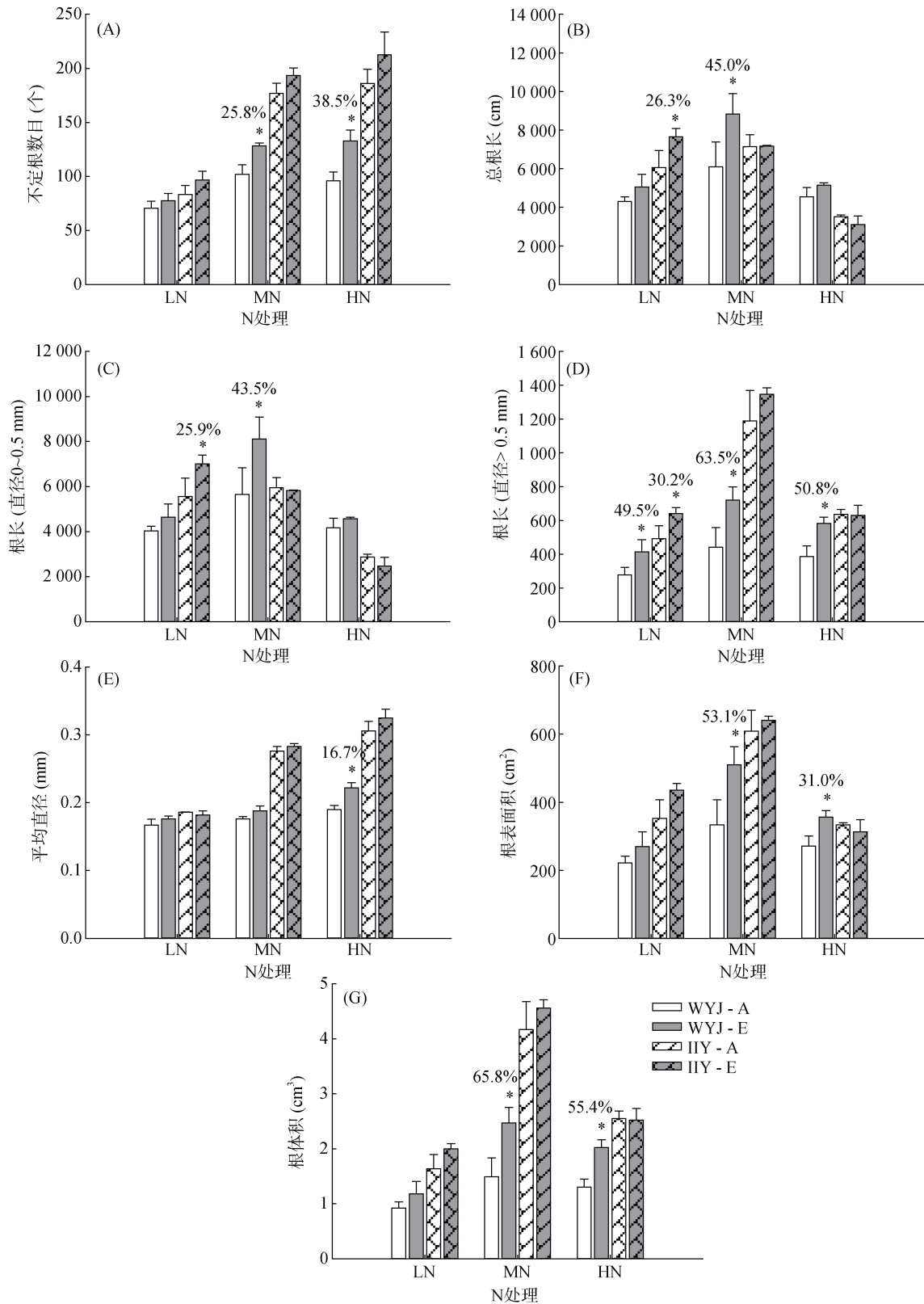


图 3 两水稻品种苗期在 CO₂ 和 N 的 6 种处理组合下的根系形态

Fig. 3 Root morphology of WYJ and ILY at ambient (A) and elevated (E) [CO₂], and LN, MN and HN three N levels

CO₂ 响应显著, 分别增加 53.1% 和 31.0%。根体积与表面积响应相似, II 优 084 的根体积在 3 个 N 水平

下对高 CO₂ 均无明显响应; 武运粳 23 在 LN 下无响应, 在 MN 和 HN 条件下明显增加 增幅分别为 65.8%

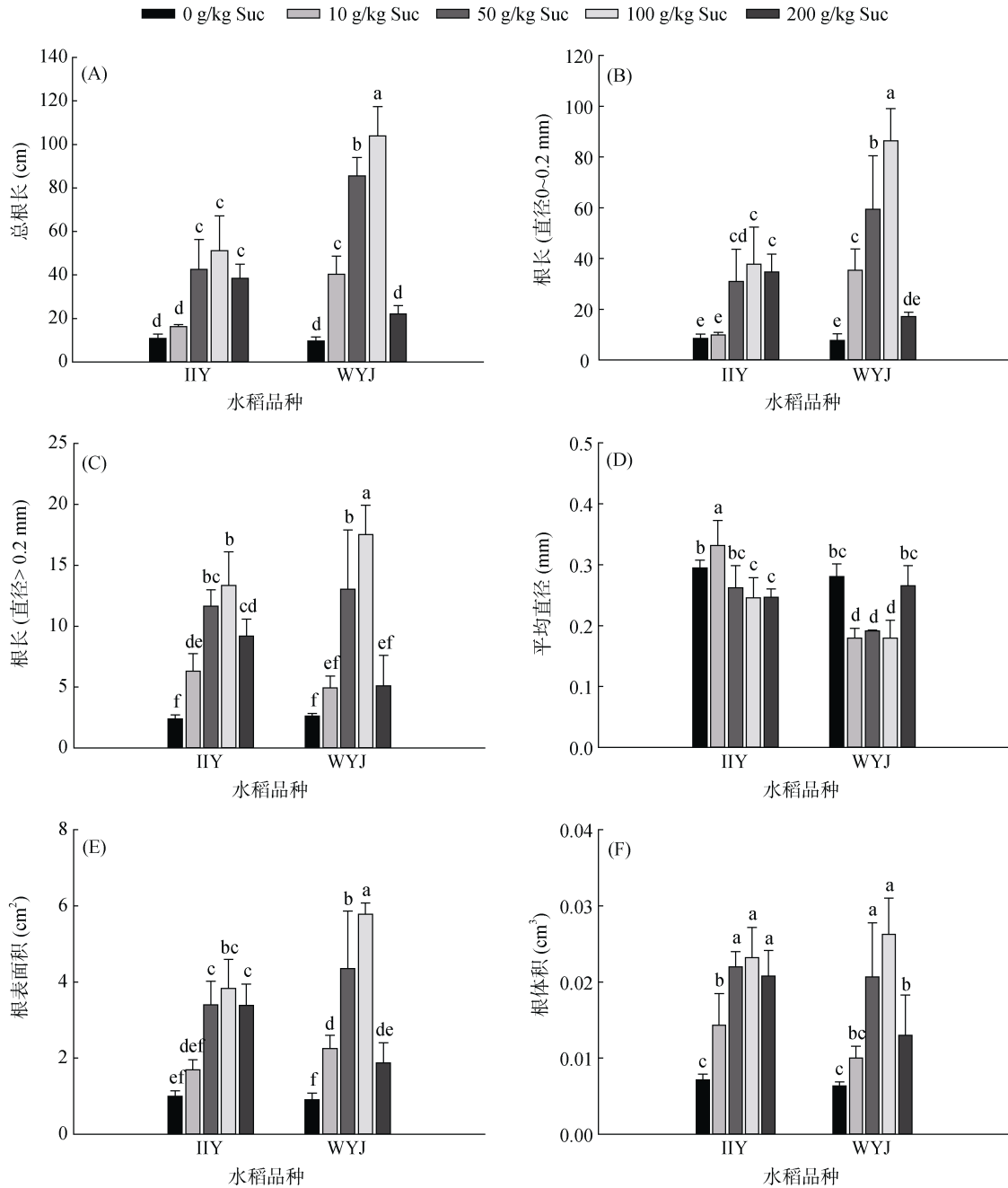
和 55.4% (图 3G)。

2.4 琼脂培养条件下，两水稻品种根系形态对高 C 的响应差异

琼脂板培养条件下，用蔗糖模拟高 C 处理水稻苗期地上部，观察根系表型。总根长统计显示(图 4A)，两品种根长在 100 g/kg 蔗糖处理时响应最显著，相对不添加蔗糖对照来说，武运粳 23 在 10、50、100 g/kg 蔗糖处理下的响应都明显高于 II 优

084，增幅明显。此外，直径小于 0.2 mm 的根长和直径大于 0.2 mm 的根长在不同浓度蔗糖下的响应趋势一致(图 4B、4C)。

根系平均直径统计显示(图 4D)，10、50、100 g/kg 蔗糖处理时 II 优 084 的根系平均直径明显大于武运粳 23。但是两品种根系表面积(图 4E)随蔗糖浓度的变化趋势与总根长趋势一致(图 4A)；各蔗糖处理下两水稻品种间根体积差异不大(图 4F)。



(图中小写字母不同表示不同水稻品种不同蔗糖处理间差异显著(P < 0.05))

图 4 两水稻品种苗期在蔗糖处理下的根系形态

Fig. 4 Root morphology of WYJ and ILY at 5 levels of sucrose

3 讨论

目前关于高浓度 CO_2 条件下水稻响应的研究大多集中于单一品种的生长响应和产量方面^[4-5], 在高 CO_2 条件下, 光合作用增强致碳水化合物增多, 从而促进生物量和产量的提高。同时高 CO_2 也影响水稻根系的生长和营养元素的吸收^[21-22, 25-26]。 CO_2 浓度升高对水稻生物量的影响, 因供试品种、光照、温湿度、地理位置等因素的不同而有不同。不同品种间响应差异的报道相对较少, 尤其是根系响应的比较。

Zhu 等^[6]报道了高、低应答水稻品种的光合参数和 CO_2 固定的相关基因的表达, 发现高应答品种比低应答品种拥有更大的库源比, 使其在生育期维持更高的光合能力和产量。武慧斌等^[27]利用 Minirhizotrons 微根管技术监测高 CO_2 条件下 4 个水稻品种根系的生长发育, 发现根长密度、根表面积、根体积和根数都有不同程度的增加。本试验运用了室内水培和琼脂板培养两种方法, 监测田间 FACE 下产量响应差异明显的两品种在苗期对高 C 环境的响应, 以更全面分析高、低应答水稻品种响应差异的表现和原因所在, 为水稻适应高 CO_2 环境的深入研究做铺垫。

从生长情况和对高 C 环境的响应来看, 在植物光照培养箱中提供高浓度 CO_2 和在分离的琼脂培养板上对地上部供应蔗糖两种方法均能够促进水稻幼苗根系的生长和根系形态的相应变化, 说明两种方法研究地上部供应高 C 对水稻幼苗影响的可行性。且相对来说, 后者在设备要求和培养时间上更灵活, 为以后高 C 环境的研究提供了思路。

我们的研究结果显示, 高 C 环境确实能够促进水稻生长发育和根系形态的高响应, 这与前人的结果相一致。同时我们更注重品种间的差异比较。低应答品种武运粳 23 苗期地上部生物量在高 N(HN)下响应显著, 而高应答品种 II 优 084 地上部仅在低 N(LN)下响应显著(图 1A), 说明水稻苗期地上部两品种对高 CO_2 的响应与 N 供应密切相关。分蘖情况显示 II 优 084 对高 CO_2 的响应更明显(图 1B), 分蘖响应与地上部生物量响应不一致, 说明地上部生物量响应不依赖于分蘖的响应。相较于地上部生物量, 根系生物量响应更显著, 且在正常 N(MN)下武运粳 23 有明显响应, 而 II 优 084 无响应, 说明在水稻苗期 MN 下武运粳 23 的根系较地上部响应早, 推测高 CO_2 下叶片产生的额外的光合产物首先用于根系的生长(图 2)。

由图 3 可知, LN 条件下 II 优 084 根系生物量的高响应(图 2)主要源自于总根长而非根系的不定根数

目, 且总根长在直径 0 ~ 0.5 mm 和大于 0.5 mm 两个水平均有明显响应(图 3C、D); MN 下武运粳 23 根系生物量的高响应表现在不定根数目(图 3A)、总根长(图 3B), 且总根长在直径 0 ~ 0.5 mm 和大于 0.5 mm 两个水平均有明显响应(图 3C、D); 而 HN 条件下, 武运粳 23 根系生物量的高响应则主要表现在不定根数目(图 3A)和根系平均直径(图 3E)。说明高、低应答品种的根系响应特征随施 N 水平而变化: 在 LN 水平下, II 优 084 根系优先增加根系长度, 以增强根系对营养物质的吸收和增加生物量, 不定根数目无明显响应, 武运粳 23 的不定根数目和总根长的响应均不显著; 在 HN 水平下, 武运粳 23 则优先增加不定根数目, 而总根长无明显响应, II 优 084 的不定根数目和总根长的响应均不显著; 而在 MN 水平下, 武运粳 23 同时增加不定根数目和总根长以响应高 CO_2 环境, II 优 084 则两者均无显著响应。

不同 N 水平下, 水稻的高 CO_2 响应会表现出不同^[5-12]。Kim 等^[12]的田间 FACE 试验表明, LN 下水稻的高 CO_2 响应会受限制, 而 HN 下的响应并没有预想中的高。本试验中, 两品种苗期在不同的供 N 环境下的响应差异也不同。就地上部生物量而言, 武运粳 23 在 LN 和 MN 下无响应, 在 HN 下有显著响应, II 优 084 则不同, 在 LN 下高响应, 在 MN 和 HN 下无显著响应。就根系生物量而言, 武运粳 23 在 LN 下无响应, 在 MN 和 HN 下高响应, 而 II 优 084 同样是在 LN 下高响应, MN 和 HN 下无显著响应。总体来说, 武运粳 23 更倾向于在 MN 和 HN 下对高 CO_2 有响应, 而 II 优 084 则更倾向于在 LN 下有显著响应。相似的结果也表现在根系的不定根数目、总根长、根表面积和根体积等方面。对武运粳 23 而言, 低 N 条件可能限制了 C 的同化利用, 因此各生长指标无显著响应, 这与前人的 FACE 试验结果相一致^[5-12]。对 II 优 084 而言, N 充足时无明显高 CO_2 响应, 可能与其苗期生长速率较快有关, 机体能够有效利用有限的 C 资源用于自身生长, C 源可能不是其生长的主要限制因子, 而在 LN 下, 机体能够高效利用有限的 N, 此时 C 源成为主要限制因子, 因此 II 优 084 能够高响应。推测 II 优 084 有更强的 C、N 协同能力。

琼脂板培养数据显示, 除 200 g/kg 蔗糖处理外, 其余处理下武运粳 23 根系对高蔗糖响应均大于 II 优 084, 且 100 g/kg 蔗糖处理时最显著。同时, 总根长的响应差异主要表现在根系直径位于 0 ~ 0.2 mm 之间的根系长度。在 10、50、100 g/kg 蔗糖处理下, 虽然武运粳 23 总根长相对 II 优 084 来说有明显的响

应优势，但其根系平均直径却偏低(图 4D)，导致虽然表面积仍有较大趋势但根系体积却与 II 优 084 相当。反过来说，虽然两者的根体积相同，但武运粳 23 能分配更多的能量用于生长根系的长度而非让根变得粗壮。这样使根系变得细长，增加根系吸收面积而更有利于养分的吸收和生物量的积累。

我们之前的田间试验结果显示，在水稻的营养生长后期以及生殖生长期，高应答品种 II 优 084 无论是地上部还是根系生物量对高 CO₂ 的响应均明显高于低应答品种武运粳 23，而本文中试验结果显示低应答品种武运粳 23 在幼苗期对高 CO₂ 和高浓度蔗糖的响应更显著，说明在水稻生长发育的不同时期，不同品种对高 C 环境的响应也不尽相同。

根系对植物生物量积累起着重要的作用，根系发育程度的好坏直接影响养分的吸收利用。高 CO₂ 条件下水稻根系的生长和形态变化的研究直接关系到未来高 CO₂ 条件下的粮食安全问题。CO₂ 浓度升高及其与其他环境因素的互作对水稻根系的影响，及不同基因型水稻根系对高 CO₂ 的响应差异机制与养分吸收的关系，还有待进一步研究。

4 结论

本文同时运用两种方法对水稻苗期的高 C 环境进行模拟，且获得的结果一致。比较两个产量对高 CO₂ 响应有显著差异的水稻品种的根系在幼苗时期对高 C 环境的响应。结果证明，苗期水稻根系对高 CO₂ 的响应与氮素供应浓度有关。低氮条件下，产量高应答品种 II 优 084 根系响应更显著；而正常氮和高氮条件下产量低应答品种武运粳 23 根系对高 C 的响应更显著，说明在水稻生长发育的不同时期，不同品种对高 C 环境的响应也不尽相同。

参考文献：

[1] NOAA/ESRL. Trends in atmospheric carbon dioxide[OL]. <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>. Accessed 2018

[2] Ainsworth E A, Long S P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (face)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy[J]. *New Phytologist*, 2005, 165(2): 351–371

[3] Bloom A J, Smart D R, Nguyen D T, et al. Nitrogen assimilation and growth of wheat under elevated carbon dioxide[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(3): 1730–1735

[4] Kim H Y, Liefferring M, Miura S, et al. Growth and nitrogen uptake of CO₂-enriched rice under field conditions[J]. *New Phytologist*, 2001, 150(2): 223–229

[5] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, et al. The impact of free-air CO₂ enrichment (face) and N supply on yield formation of rice crops with large panicle[J]. *Field Crops Research*, 2006, 98(2/3): 141–150

[6] Zhu C W, Zhu J G, Cao J, et al. Biochemical and molecular characteristics of leaf photosynthesis and relative seed yield of two contrasting rice cultivars in response to elevated [CO₂][J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20): 6049–6056

[7] Ziska L H, Bunce J A, Caulfield F A. Rising atmospheric carbon dioxide and seed yield of soybean genotypes[J]. *Crop Science*, 2001, 41(2): 385–391

[8] Ainsworth E A, Rogers A, Nelson R, et al. Testing the “source-sink” hypothesis of down-regulation of photosynthesis in elevated [CO₂] in the field with single gene substitutions in glycine max[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 122(1/2): 85–94

[9] Zhu C, Ziska L, Zhu J, et al. The temporal and species dynamics of photosynthetic acclimation in flag leaves of rice (*oryza sativa*) and wheat (*triticum aestivum*) under elevated carbon dioxide[J]. *Physiol. Plant*, 2012, 145(3): 395–405

[10] 卞景阳, 张文忠, 张佳华, 等. CO₂ 浓度增高对水稻叶片微观结构的影响[J]. *沈阳农业大学学报*, 2013, 44(6): 733–737

[11] Ainsworth E A, Beier C, Calfapietra C, et al. Next generation of elevated [CO₂] experiments with crops: A critical investment for feeding the future world[J]. *Plant Cell and Environment*, 2008, 31(9): 1317–1324

[12] Kim H Y, Liefferring M, Kobayashi K, et al. Effects of free-air CO₂ enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops[J]. *Field Crops Research*, 2003, 83(3): 261–270

[13] Liu H J, Yang L X, Wang Y L, et al. Yield formation of CO₂-enriched hybrid rice cultivar shanyou 63 under fully open-air field conditions[J]. *Field Crops Research*, 2008, 108(1): 93–100

[14] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, et al. Food for thought: Lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations[J]. *Science*, 2006, 312(5782): 1918–1921

[15] Long S P, Ainsworth E A, Rogers A, et al. Rising atmospheric carbon dioxide: Plants face the future[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 591–628

[16] Drake B G, Gonzalez-Meler M A, Long S P. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂[J]? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, 48: 609–639

[17] Jongen M, Fay P, Jones M B. Effects of elevated carbon dioxide and arbuscular mycorrhizal infection on trifolium repens[J]. *New Phytologist*, 1996, 132(3): 413–423

[18] 陈改苹, 朱建国, 庞静, 等. CO₂ 浓度升高对水稻抽穗期根系有关性状及根碳氮比的影响[J]. *中国水稻科学*, 2006, 20(1): 53–57

- [19] 陈改苹, 朱建国, 谢祖彬, 等. 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
- [20] 马永亮, 王开运, 孙卿, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对植物根系的影响[J]. 生态学杂志, 2007, 26(10): 1640–1645
- [21] 牛耀芳, 宗晓波, 都韶婷, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对植物根系形态的影响及其调控机理[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(1): 240–246
- [22] Yang L X, Wang Y L, Kobayashi K, et al. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on growth, morphology and physiology of rice root at three levels of nitrogen fertilization[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(8): 1844–1853
- [23] Wu J J, Kronzucker H J, Shi W M. Dynamic analysis of the impact of free-air CO₂ enrichment (FACE) on biomass and N uptake in two contrasting genotypes of rice[J]. *Functional Plant Biology*, 2018, 45(7): 696–704
- [24] 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(12710). DOI: 10.1038/srep15312
- [25] 孙会峰, 朱建国, 谢祖彬, 等. 稻田 CO₂ 排放对大气 CO₂ 浓度升高的响应[J]. 土壤, 2012, 44(6): 933–940
- [26] 王亮, 朱建国, 曾青, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对水稻氮代谢影响的研究进展[J]. 土壤, 2010, 42(3): 344–351
- [27] 武慧斌, 宋正国, 沈跃, 等. 水稻根系生长发育对 CO₂ 浓度升高的响应及其品种间的差异[J]. 生态环境学报, 2014, 23(3): 439–443

Response of Root Morphology in Seedling Stage of Different Rice Cultivars to High Carbon Condition

WU Jingjing^{1,2}, SHI Weiming^{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: Two rice cultivars, Wuyunjing23 (WYJ) and Ilyou084 (IY), have a different response to elevated [CO₂] in their seed yield. It is not clear how their seedling root respond to high [CO₂]. In this study, hydroponic culture and agar plate culture were utilized to explore the difference in WYJ and IY response to elevated C condition in seedling root morphology. The results of hydroponics experiment showed that the elevated [CO₂] increased shoot biomass of IY by 28.5% under low nitrogen condition, and the dry weight of root was significantly responsive to high [CO₂] at seedling stage. The number of adventitious roots was not increased significantly, and the total root length played a more important role in root biomass response. The total root length of IY increased by 26.3% under high [CO₂], and the root length in both levels of root diameter had high response. The response of shoot and root biomass of WYJ was not significant under low nitrogen level, while it is not the case under normal and high nitrogen levels. Under normal nitrogen condition, the response of WYJ shoots to high [CO₂] was not significant, while its root biomass was increased significantly by high [CO₂]. The number of adventitious roots was increased by 25.8%, while the total root length was increased by 45.0%. The root length in both levels of root diameter had high response. IY did not respond significantly under normal nitrogen. At the high nitrogen level, the shoots biomass of WYJ was increased by 35.5% under high [CO₂], the root biomass was increased by 80.3%, the number of adventitious roots was increased by 38.5%, and the root mean diameter was increased by 16.7%. The total root length had no response to elevated [CO₂], and the biomass of IY had no significant difference under high nitrogen condition. At the same time, WYJ showed higher response in the root surface area and volume to high [CO₂] than IY under normal nitrogen and high nitrogen conditions. The results of agar plate culture test were consistent with the results of water culture test, and response of WYJ root morphology to high concentration of sucrose was higher than that of IY. The results showed that the different response to high C condition between cultivars would not change with different culture conditions. Different from the response in middle and late growth stage, response of seedlings root biomass and morphology to high [CO₂] was more significant in WYJ than in IY at normal nitrogen level, which shows that the response of rice yield are not always consistent with the response of seedling growth. The high response of seedling growth may not reflect the high response of later yield.

Key words: High C condition; Culture; Cultivars; Root morphology