

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

赖上坤¹, 周三妮¹, 顾伟锋¹, 庄时腾¹, 周娟¹, 朱建国², 杨连新^{1*}, 王余龙^{1*}

(1.扬州大学 江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏 扬州 225009; 2.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: 大气二氧化碳(CO₂)浓度升高使水稻产量增加,但这种影响是否因不同栽培条件而异尚不清楚。2011年利用中国稻田FACE(Free Air CO₂ Enrichment)系统平台,以敏感水稻品种汕优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⁻¹),施氮量设低氮(15 g·m⁻²)和高氮(25 g·m⁻²),移栽密度设低密度(16穴·m⁻²)和高密度(24穴·m⁻²),研究了不同栽培条件下大气CO₂浓度升高对杂交水稻产量形成的影响。结果表明:高浓度CO₂对水稻抽穗期和成熟期没有影响,但使结实期株高显著增高(+7%);使单位面积穗数(+8%)和每穗颖花数(+19%)明显增多,进而使单位面积颖花量大幅增加(+29%)。高浓度CO₂条件下穗数增多主要与最高分蘖数明显增加有关,而分蘖成穗率显著下降;穗型增大主要由单茎干重而非单位干重形成的颖花数增加所致。高浓度CO₂环境下水稻结实能力呈增加趋势,其中平均粒重的增幅达显著水平。大气CO₂浓度升高使水稻籽粒产量平均增加36%,其中在低氮低密度、低氮高密度、高氮低密度和高氮高密度条件下分别增加43%、46%、34%、23%。增施氮肥或增加移栽密度使水稻产量略有下降,但均未达显著水平。以上结果表明,高浓度CO₂环境下杂交水稻因库容量增大导致产量大幅增加,调整施氮水平和移栽密度可在一定程度上改变这种肥料效应。

关键词: 水稻;FACE(Free Air CO₂ Enrichment);二氧化碳;产量;产量构成

中图分类号:S511 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2014)05-0836-08 doi:10.11654/jaes.2014.05.003

Effects of CO₂ Concentration, Nitrogen Supply and Transplanting Density on Yield Formation of Hybrid Rice Shanyou 63: A FACE Study

LAI Shang-kun¹, ZHOU San-ni¹, GU Wei-feng¹, ZHUANG Shi-teng¹, ZHOU Juan¹, ZHU Jian-guo², YANG Lian-xin^{1*}, WANG Yu-long^{1*}

(1.Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou 225009, China; 2.State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: Increasing atmospheric CO₂ concentrations ([CO₂]) generally increases yield of rice grains, but it is unclear whether such effect of elevated [CO₂] is modified by cultivation practices. Under FACE conditions, a responsive cultivar Shanyou 63 was grown under two levels of [CO₂] (ambient, ambient + 200 μmol·mol⁻¹), two nitrogen rates (LN, 15 g·m⁻²; HN, 25 g·m⁻²), and two transplanting densities (LD, 16 hill·m⁻²; HD, 24 hill·m⁻²). The results showed that elevated [CO₂] had no effects on phenological development, but significantly increased plant height at grain filling stage (+7%), as compared with ambient CO₂. Under elevated [CO₂], panicle number per unit area (+8%) and spikelet number per panicle (+19%) were increased, thus resulting in substantial increase in spikelet number per unit area (+29%). The CO₂-induced increase in panicle number per unit area was mainly due to an increase in maximum tiller number, while percentage of productive tillers reduced significantly. The enhanced panicle size in high [CO₂] resulted from the increase in dry weight per stem rather than the ratio of spikelet number to stem weight. Elevated [CO₂] significantly increased average grain weight. Increasing CO₂ concentration increased rice grain yield by an average of 36%, being 43%, 46%, 34% and 23% for LNLD-, LNHD-, HNLD- and HNHD, respectively. These results indicate that the CO₂-induced increase in spikelet number per unit area results in substantial increase in grain yield of hybrid rice, which can be modulated by appropriate adjustment in nitrogen supply and transplanting density.

Keywords: rice; FACE(Free Air CO₂ Enrichment); CO₂; yield; yield components

收稿日期:2013-11-03

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

作者简介:赖上坤(1985—),男,贵州遵义人,博士生,主要从事全球变化生物学方面的研究。E-mail:yzlksk@126.com

*通信作者:杨连新 E-mail:lyyang@yzu.edu.cn;王余龙 E-mail:ylwang@yzu.edu.cn

大气二氧化碳(CO_2)浓度已从工业革命前的 $280 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 上升到 1959 年的 $318 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 目前大气 CO_2 浓度已高达 $395 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 预测 2050 年至少达到 $550 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ^[1-2]。大气中的 CO_2 是绿色植物进行光合作用的底物, 其快速增长必然对水稻^[3-4]、小麦^[5]、玉米和高粱^[6]等主要粮食作物的生长发育产生深刻影响。水稻是人类最重要的粮食作物之一, 针对空气中迅速增加的 CO_2 浓度, 研究其对稻作生产系统的潜在影响, 最大化高浓度 CO_2 环境下水稻的生产力, 才能有效应对世界未来的粮食危机^[3-4, 7-8]。

为了最大化高浓度 CO_2 环境下水稻的生产力, 必须明确 CO_2 与外界条件的互作效应。高浓度 CO_2 使大多数水稻品种产量增加, 增产幅度因品种^[9-13](变异范围达 5%~400%) 和施氮量^[14-19]而异, 在较低施氮水平下, CO_2 的增产效应随施氮量的增加而增强, 但在较高施氮水平下, 这种肥料效应逐步减小甚至消失。尽管我们对 CO_2 与品种或氮肥的互作效应已有较多认识, 但与其他栽培措施如移栽密度之间的互作效应及其可能原因不甚清楚。因此, 开展包括密度在内的农艺措施与 CO_2 互作效应的研究, 对构建未来高浓度 CO_2 背景下新的水稻栽培技术体系, 最大化水稻生产力至关重要^[3-4, 8]。FACE(Free Air CO_2 Enrichment) 试验的空间优势为科学家提供了一个非常好的机会来检测各种适应措施。本试验依托中国 FACE 平台^[20], 模拟本世纪中叶大气 CO_2 浓度^[1], 以敏感品种汕优 63 为试验材料^[21-24], 研究了水稻在不同施氮量和移栽密度条件下对高浓度 CO_2 响应的差异及其可能原因, 以期对未来大气环境情形下最大化水稻生产力提供依据。

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 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 ($119^{\circ}42'0''\text{E}$, $32^{\circ}35'5''\text{N}$)。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 $18.4 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全 N $1.45 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全 P $0.63 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全 K $14.0 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 速效 P $10.1 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 速效 K $70.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 砂粒 ($2\sim 0.02 \text{ mm}$) $578.4 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 粉砂粒 ($0.02\sim 0.002 \text{ mm}$) $285.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 粘粒 ($<0.002 \text{ mm}$) $136.5 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 容重 $1.16 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$, pH 7.2。

平台共有 3 个 FACE 试验圈和 3 个对照(Ambi-

ent)圈。FACE 圈之间以及 FACE 圈与对照圈之间的间隔 $>90 \text{ m}$, 以减少 CO_2 释放对其他圈的影响。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 CO_2 气体, 利用计算机网络对平台的 CO_2 浓度进行监测和控制, 根据大气中的 CO_2 浓度、风向、风速、作物冠层高度的 CO_2 浓度等因素自动调节 CO_2 气体的释放速度及方向, 使水稻主要生育时期 FACE 圈内 CO_2 浓度保持比大气背景 CO_2 浓度高 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。对照田块没有安装 FACE 管道, 其余环境条件与自然状态一致。平台熏气时间为 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 CO_2 浓度为 $416.2 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, FACE 圈实际 CO_2 处理浓度为 $580.6 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

1.2 材料培育

供试材料为杂交中籼组合汕优 63, 大田旱育秧, 5 月 21 日播种, 6 月 22 日移栽, 单本栽插 (每穴 1 株)。本试验采用三因素裂区设计, 主区为二氧化碳, 设置环境 CO_2 浓度(Ambient)和高 CO_2 浓度(Ambient + $200 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$), 裂区为施氮量, 设低氮(LN, $15 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$)和高氮(HN, $25 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$), 小裂区为移栽密度, 设低密度(LD, $16 \text{ 穴}\cdot\text{m}^{-2}$)和高密度(HD, $24 \text{ 穴}\cdot\text{m}^{-2}$)。氮肥采用复合肥(有效成分 $\text{N}:\text{P}_2\text{O}_5:\text{K}_2\text{O}=15\%:15\%:15\%$, 下同)和尿素(含 N 率 46.7%, 下同)配合施用, 分别于 6 月 20 日施基肥(复合肥 $46.7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$, 尿素 $4.3 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$), 6 月 28 日施分蘖肥(尿素 $12.9 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$, 仅 HN 小区施用), 7 月 26 日施穗肥(尿素 $21.4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$)。基肥和分蘖肥占总施氮量的 60%, 穗肥占 40%。磷钾肥均采用复合肥, 施用量为 $7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$, 全作基肥(6 月 20 日, 复合肥 $46.7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$)施用。水分管理: 6 月 20 日至 7 月 10 日保持水层(约 5 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。

1.3 测定内容与方 法

(1) 记载不同小区水稻抽穗(试验区 50% 植株抽穗)和成熟(试验区 80% 植株进入完熟期, 即每穗谷粒颖壳 95% 以上变黄或 95% 以上谷粒小穗轴及副护颖变黄)的日期。

(2) 于拔节期、抽穗期和成熟期在田间原位测量各小区水稻株高, 测定标准为抽穗前从植株基部到最高叶叶尖, 抽穗后从基部到穗顶总长度。各小区连续测量 20 穴。

(3) 普查(100 穴)各小区水稻不同生育时期茎蘖数。根据普查最高茎蘖数(即高峰苗)和成熟期穗数计

算成穗率。成穗率(%)=单位面积穗数/单位面积最高茎蘖数×100。

(4)各小区于成熟期连续割取 2~3 m² 水稻,计数总穴数,经脱粒机脱粒后风干称重,计算水稻单位面积实际产量。

(5)成熟期根据各小区普查的平均穗数取代表性植株 6 穴,分成两个重复计数单位面积穗数、每穗颖花数,水漂法区分饱粒(沉入水底者)和空秕粒,在歪白仪上区分秕粒和空粒,用数粒板计数饱粒数,人工计数秕粒数和空粒数,计算饱粒率、秕粒率和空粒率,烘干至恒重(60 °C, 72 h)后称量干重,计算饱粒重和平均粒重。饱粒率(%)=饱粒数/总粒数×100,类似地计算秕粒率和空粒率;饱粒重(mg)=总饱粒重(g)×1000/总饱粒数;平均粒重(mg)=总粒重(g)×1000/总粒数。

1.4 统计分析方法

本试验所有数据均以 Excel 2007 进行数据处理和图表绘制。以 SPSS 18.0 进行三因素裂区方差分析,采用一般线性模型,以 CO₂、施氮量和移栽密度为固定因子,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 LSD0.01、LSD0.05 和 LSD0.1 水平的分别视为极显著(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 生育期和株高

供试品种于 5 月 21 日播种、6 月 22 日移栽、8 月 27 日抽穗、10 月 14 日成熟,全生育期共 146 d,其中抽穗期至成熟期 48 d。方差分析表明,CO₂、施氮量和移栽密度对汕优 63 生育进程均无显著影响。

汕优 63 不同生育期株高的变化列于表 1。结果表明:

(1)高浓度 CO₂ 使拔节期、抽穗期和成熟期株高平均分别增加 0.7、7.1、7.3 cm,增幅分别为 0.8%、6.5%和 6.5%,后两期均达极显著水平。与对照植株相比,低氮低密度(LNLD)、低氮高密度(LNHD)、高氮低密度(HNLD)和高氮高密度(HNHD)条件下,抽穗期 CO₂ 熏蒸植株株高分别增加 8.6%、10.2%、4.8%和 2.6%,成熟期 CO₂ 熏蒸植株分别增高 8.2%、9.9%、5.0%和 2.9%。

(2)增施氮肥和增加移栽密度,对拔节期株高没有影响,使抽穗期和成熟期株高呈下降趋势,平均下降 1.7~1.8 cm,但均未达显著水平。

表 1 大气 CO₂ 浓度升高对不同施氮量和移栽密度条件下汕优 63 生育期和株高的影响

Table 1 Effect of elevated CO₂ on growth stage and plant height of Shanyou 63 at two levels of nitrogen and planting density

氮素	密度	CO ₂	生育期(日/月)		株高/cm		
			抽穗期	成熟期	拔节期	抽穗期	成熟期
LN	LD	Ambient	27/08	14/10	88.9±2.5	111.3±3.4	114.9±3.6
		FACE	27/08	14/10	89.7±1.3	120.8±2.4	124.4±2.6
	HD	Ambient	27/08	14/10	88.2±1.7	106.8±2.5	110.5±2.6
		FACE	27/08	14/10	89.6±1.5	117.7±3.3	121.4±3.5
HN	LD	Ambient	27/08	14/10	88.9±2.5	109.3±3.9	112.6±3.8
		FACE	27/08	14/10	88.2±1.9	114.6±0.9	118.3±1.0
	HD	Ambient	27/08	14/10	88.2±2.4	105.5±5.8	108.8±5.8
		FACE	27/08	14/10	89.6±1.5	113.7±2.5	117.5±2.6

注:LN、HN 分别表示低氮和高氮;LD、HD 分别表示低密度和高密度;Ambient 为环境二氧化碳浓度;FACE 为开放式空气中 CO₂ 浓度升高。下同。

Note:LN and HN mean low and high nitrogen levels, respectively;LD and HD mean low and high densities, respectively;Amibient means ambient CO₂ concentration; FACE means Free Air CO₂ Enrichment. The same below.

(3)由表 1 计算株高增长速度,高浓度 CO₂ 使拔节至抽穗期株高增长速度由对照的 0.82 cm·d⁻¹ 增至 1.14 cm·d⁻¹,增幅达 39%(*P*=0.011),但对抽穗至成熟期阶段没有影响。

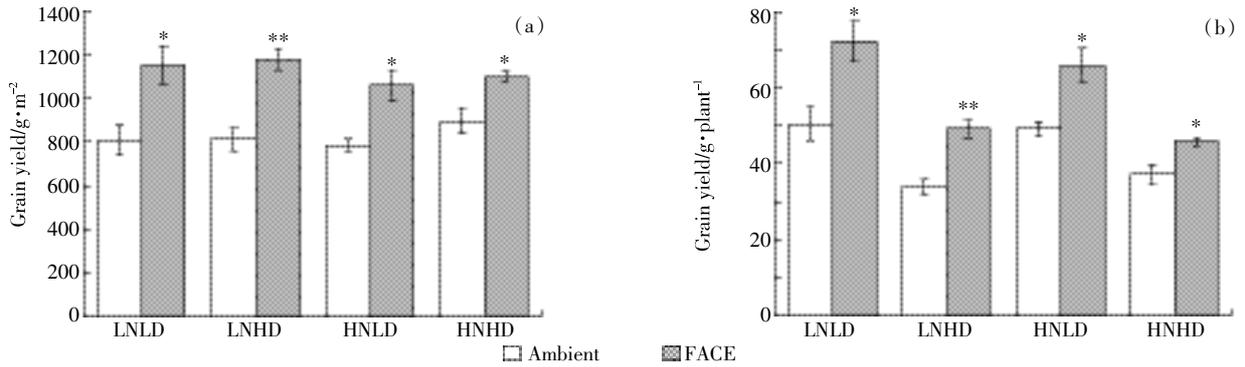
(4)方差分析表明,不同处理间的互作对不同生育期株高均无显著影响。

2.2 单位面积和单株籽粒产量

汕优 63 成熟期各小区连续割方测产(2~3 m²)试验结果示于图 1。结果表明,高浓度 CO₂ 使水稻单位面积产量由 825 g·m⁻² 增加至 1122 g·m⁻²,单株产量由 42.7 g 增至 58.3 g,增幅均达 36%,达极显著水平,其中 LNLD、LNHD、HNLD 和 HNHD 处理单位面积或单株产量分别增加 42.8%、45.6%、34.2%和 23.2%,均达极显著水平。低氮和高氮条件下水稻单位面积产量平均分别为 987、960 g·m⁻²,单株产量平均分别为 51.3、49.6 g,均无显著差异。低密度和高密度条件下水稻单位面积产量分别为 951、996 g·m⁻²,单株产量平均分别为 59.4、41.5 g,后者差异达极显著水平。方差分析表明,CO₂×N 对单位面积产量的互作以及 CO₂×D 对单株产量的互作效应接近 0.1 显著水平(表 2)。

2.3 单位面积穗数

不同施氮水平和移栽密度条件下大气 CO₂ 浓度升高对每平方米穗数的影响示于图 2。结果表明,高浓度 CO₂ 使每平方米穗数比对照平均增加 16,增幅为 8%(*P*=0.078),其中 LNLD、LNHD、HNLD 和 HNHD 条件下分别增加 2%、13%、8%和 10%,均未达显著水



ns: no significant; +: $P \leq 0.1$; *: $0.01 < P \leq 0.05$; **: $P \leq 0.01$ 下同 The same below

图1 不同施氮水平和移栽密度条件下大气CO₂浓度升高对汕优63单位面积(a)和单株(b)籽粒产量的影响
Figure 1 Effects of elevated CO₂ concentration on grain yield per unit area(a) and per plant(b) of Shanyou 63 at two levels of nitrogen and plant density

表2 不同处理对汕优63产量和产量构成因素影响的显著性检验(P值)

Table 2 Significance test for gain yield and its component factors of Shanyou 63 in different treatments

指标	CO ₂	N	D	CO ₂ ×N	CO ₂ ×D	N×D	CO ₂ ×N×D
单位面积产量	0.003*	0.515	0.283	0.167	0.814	0.436	0.608
单株产量	0.005*	0.444	<0.001*	0.218	0.129	0.389	0.829
单位面积穗数	0.078*	0.006*	0.017*	0.899	0.667	0.596	0.380
最高茎蘖数	<0.001*	0.710	<0.001*	0.092*	0.547	0.570	0.346
茎蘖成穗率	<0.001*	0.040*	0.082*	0.033*	0.494	0.635	0.587
每穗颖花数	0.007*	0.083*	0.770	0.869	0.984	0.875	0.488
单茎干重	0.013*	0.103	0.666	0.832	0.592	0.357	0.433
单位干重形成的颖花数	0.686	0.858	0.682	0.808	0.278	0.503	0.224
单位面积颖花数	0.017*	0.061*	0.005*	0.898	0.266	0.266	0.729
空粒率	0.153	0.108	0.067*	0.208	0.732	0.835	0.217
秕粒率	0.363	0.003*	0.029*	0.823	0.595	0.061*	0.761
饱粒率	0.195	0.004*	0.022*	0.507	0.787	0.127	0.476
饱粒重	0.620	0.127	0.197	0.574	0.867	0.612	0.274
平均粒重	0.019*	0.983	0.112	0.932	0.695	0.126	0.776

注: *表示达0.1显著、0.05显著或0.01显著水平; N、D分别表示氮肥处理和密度处理。

Note: *mean 0.1, 0.05 or 0.01 significant level; N and D mean nitrogen and density, respectively.

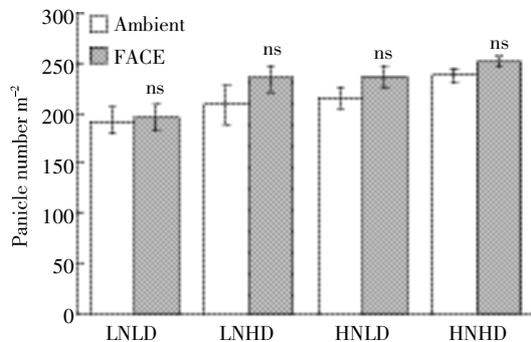


图2 不同施氮水平和移栽密度条件下大气CO₂浓度升高对汕优63每平方米穗数的影响

Figure 2 Effects of elevated CO₂ concentration on panicle number per square meter of Shanyou 63 at two levels of nitrogen and plant density

平。低氮和高氮条件下每平方米穗数平均分别为208和235,后者比前者增加13%,达极显著水平。低密度和高密度条件下每平方米穗数分别为210和232,后者比前者增加11%,达显著水平。方差分析表明,不同处理间的互作均未达显著水平(表2)。

每平方米穗数为每平方米最高茎蘖数和茎蘖成穗率的乘积。图3表明,高浓度CO₂使每平方米最高茎蘖数由328增至365,增幅为11.1%,达极显著水平,其中LNLD、LNHD、HNLD和HNHD条件下分别增加9.7%、11.3%、16.8%和6.4%,后两者增幅分别达极显著和显著水平。与此不同,高浓度CO₂使茎蘖成穗率平均下降3.4%,达极显著水平,其中LNLD、LNHD、HNLD和HNHD条件下分别增加5.3%($P=$

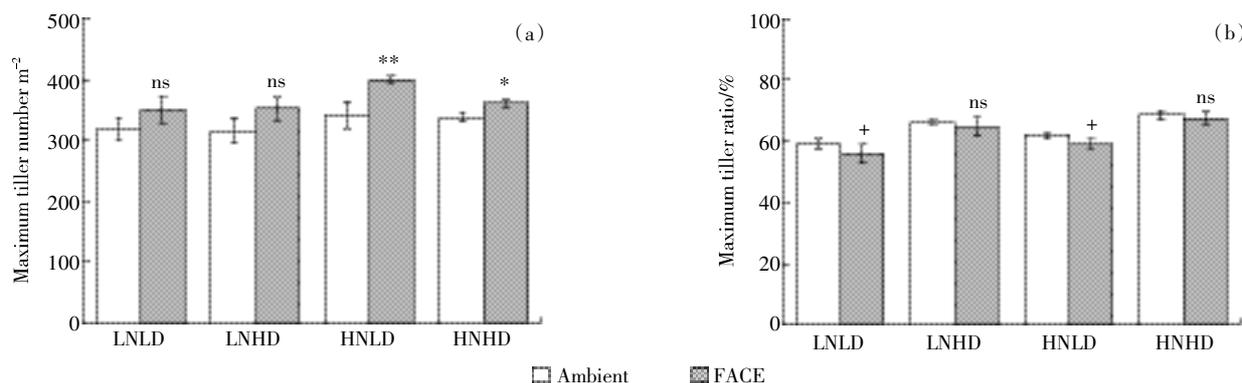


图3 不同施氮水平和移栽密度条件下大气CO₂浓度升高对汕优63每平方米最高茎蘖数(a)和茎蘖成穗率(b)的影响
Figure 3 Effects of elevated CO₂ concentration on maximum tiller number per square meter(a) and productive tiller percentages(b) of Shanyou 63 at two levels of nitrogen and plant density

0.059)、2.3% ($P=0.152$)、4.7% ($P=0.059$) 和 1.5% ($P=0.983$)。方差分析表明,不同处理间的互作对最高茎蘖数和茎蘖成穗率多未达显著水平(表2)。

2.4 每穗颖花数和单位面积颖花数

每穗颖花数对试验处理的响应示于图4a。结果表明,高浓度CO₂使每穗颖花数平均由176增加至210,增幅为19%,达极显著水平,其中LNLN、LNHD、HNLD和HNHD条件下分别增加22% ($P=0.026$)、16% ($P=0.234$)、16% ($P=0.092$)和23% ($P=0.011$)。增加施氮量和移栽密度均使每穗颖花数呈下降趋势,但均未达显著水平。方差分析表明,不同处理间互作对每穗颖花数的影响均未达显著水平(表2)。

单位面积颖花数为单位面积穗数和每穗颖花数的乘积。图4b表明,高浓度CO₂使每平方米颖花数由37 223增至47 864,增幅为29%,达极显著水平,其中LNLN、LNHD、HNLD和HNHD条件下分别增加25%、32%、26%和30%,均达显著或极显著水平。增加施氮量对每平方米颖花数无显著影响,但增加移栽

密度使每平方米颖花数显著增加(+10%)。方差分析表明,不同处理间的互作对每平方米颖花数的影响均未达显著水平(表2)。

每穗颖花数为单茎干重和单位干重形成颖花量的乘积。图5表明,高浓度CO₂使单茎干重平均由1.89 g增至2.58 g,增幅为36%,达极显著水平,其中LNLN、LNHD、HNLD和HNHD条件下单茎干重分别增加31% ($P=0.083$)、36% ($P=0.042$)、50% ($P=0.002$)和31% ($P=0.094$)。与此不同,高浓度CO₂使单位干重形成的颖花量由94朵·g⁻¹下降至81朵·g⁻¹,降幅为13%,其中LNLN、LNHD、HNLD和HNHD条件下分别下降8% ($P=0.349$)、14% ($P=0.047$)、23% ($P=0.022$)和6% ($P=0.582$)。方差分析表明,施氮量、移栽密度以及不同处理间的互作对这两个参数均无显著影响(表2)。

2.5 结实能力

所有氮和密度处理平均,高浓度CO₂使空粒率和秕粒率平均下降19.1%、9.2%,但均未达显著水平(表2)。相反,高浓度CO₂使饱粒率、饱粒重以及所有籽

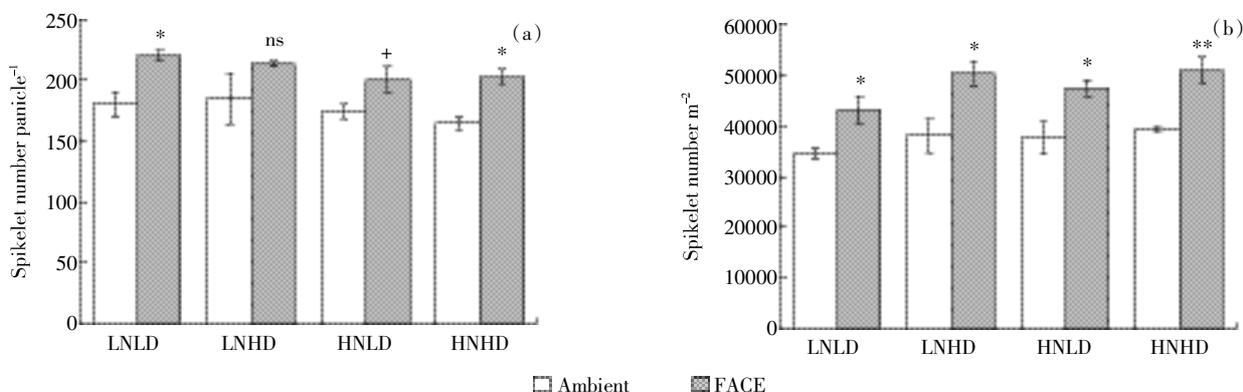


图4 不同施氮水平和移栽密度条件下大气CO₂浓度升高对汕优63每穗颖花数(a)和每平方米颖花数(b)的影响
Figure 4 Effects of elevated CO₂ concentration on spikelet number per panicle(a) and per square meter(b) of Shanyou 63 at two levels of nitrogen and plant density

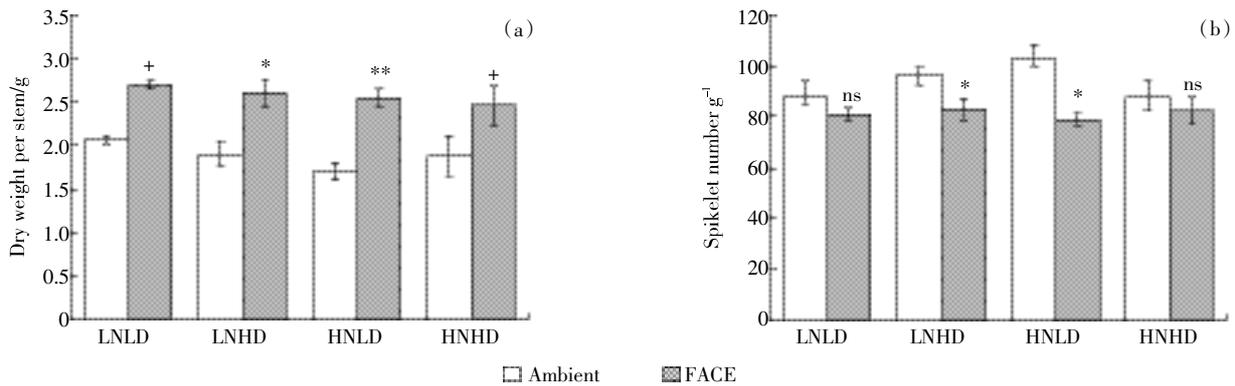


图5 不同施氮水平和移栽密度条件下大气CO₂浓度升高对汕优63单茎干重(a)和单位干重形成颖花数(b)的影响
Figure 5 Effects of elevated CO₂ concentration on dry weight per stem(a) and spikelet number per stem weight(b) of Shanyou 63 at two levels of nitrogen and plant density

粒的平均粒重均呈增加趋势,其中平均粒重的增幅(+2.1%)达显著水平(图6)。与低密度相比,增加密度使水稻空粒率和秕粒率增加,相应地饱粒率、饱粒重和平均粒重下降,其中秕粒率和饱粒率的变幅达显著水平。与低氮相比,增施氮肥使秕粒率和饱粒重下降,但对空粒率、饱粒率和平均粒重均无显著影响。方差分析表明,不同处理间互作对结实能力的影响多未达显著水平(表2)。

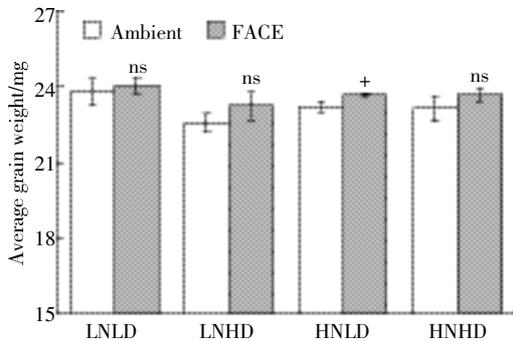


图6 不同施氮水平和移栽密度条件下大气CO₂浓度升高对汕优63平均粒重的影响

Figure 6 Effects of elevated CO₂ concentration on average grain weight of Shanyou 63 at two levels of nitrogen and plant density

3 讨论

大量研究表明,大气CO₂浓度使水稻生育进程加快,生育期多呈缩短趋势,但亦有生育期不变甚至延长的报道^[4]。本研究表明,高浓度CO₂对水稻抽穗期和成熟期均无明显影响,不同施氮量和移栽密度条件下趋势一致(表1)。前期FACE研究表明,大气CO₂浓度使常规水稻^[12-13,17]生育期缩短,但对杂交稻没有影响^[21,25]。高浓度CO₂环境下杂交稻产量响应大于常规稻可能亦与其生育期没有缩短有关,后者意味着截获

光和固定碳的时间没有改变。高浓度CO₂环境下水稻分蘖数和最终穗数增加^[3]。Ainsworth^[7]对气室试验的整合分析表明,大气CO₂浓度从365 μmol·mol⁻¹升高到627 μmol·mol⁻¹,单位面积穗数平均增加17%。本试验表明,大气CO₂浓度升高使单位面积穗数平均增加7.6%,不同施氮量和移栽密度下趋势基本一致(图2)。这一结果明显小于气室试验的结果(常规稻),但与前期对杂交稻的FACE研究结果接近^[21,25]。进一步分析发现,FACE使水稻穗数明显增加主要是最高分蘖数大量增加的缘故,但分蘖数增加,成穗率不升反降(图3)^[17,21],其中前者主要与生长前期分蘖发生速度明显加快有关(平均增加32%),而成穗率下降主要是生长后期分蘖消亡速度加快所致(数据未列出)。

前人研究表明,大气CO₂浓度增加使每穗颖花数增加、不变或减少^[4]。本研究发现,高浓度CO₂使汕优63每穗颖花数平均增加19%,其中LNLN、LNHD、HNLD和HNHD条件下分别增加22%、16%、16%和23%(图4a)。与其他产量构成因子相比,每穗颖花数是高浓度CO₂环境下产量增加的主要贡献者,这在气室^[10]和FACE研究^[18,21,25]中均有报道。每穗颖花数可分解为单茎干重和单位干重形成的颖花数。高浓度CO₂条件下每穗颖花数增加主要与单茎干重增加有关,而单位干重形成的颖花数则呈下降趋势(图5)。前者亦与高浓度CO₂环境下株高显著增加一致(表1),后者则与植株含氮率下降导致的单位干重产颖花能力降低有关^[29]。单位面积颖花数代表库容量的大小。本试验表明,大气CO₂浓度升高使单位面积颖花数平均增加29%(图4b),该结果与气室研究中的平均增幅(约27%)^[7]以及前期FACE试验中杂交稻的响应(约20%)^[21]相近,但明显大于常规粳稻的FACE研究结

果^[17,27]。杂交稻单位面积库容量对 FACE 的响应能力明显大于常规水稻主要与每穗颖花数(而非穗数)的响应能力明显增强有关,而后者可能又与高浓度 CO₂ 对杂交稻生育中期根系的促进以及由此引起的吸氮能力的增强有关联^[23-24]。

与气室研究一致,FACE 处理使水稻结实能力增强,显著性因品种和年度而异^[4]。本研究表明,高浓度 CO₂ 使汕优 63 空粒率和秕粒率呈下降趋势,相应地使饱粒率、饱粒重和平均粒重呈增加趋势,其中平均粒重的增幅达显著水平,不同施氮量和移栽密度条件下趋势基本一致(表 2)。可见,高浓度 CO₂ 环境下汕优 63 增产主要与库容形成能力提高有关,部分亦与同化产物利用能力略有增强相关。

Ainsworth^[7]的整合分析表明,CO₂ 处理浓度从 365 上升到 627 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 使水稻产量平均增加 23%($n=97$ 个独立数据,下同),其中 FACE 条件下的增幅只有 13%($n=20$),明显小于其他 CO₂ 熏蒸方式的试验结果。必须指出的是,这一整合分析中的 FACE 数据非常有限,且没有包含中国对杂交稻的试验结果(当时尚未发表)。本试验表明,FACE 情形下高浓度 CO₂ 使水稻籽粒产量平均增加 36%(图 1),这一增幅明显大于 Ainsworth 对 FACE 试验整合分析的结果,但接近于同一 FACE 平台对杂交稻的结果^[20-21]。本试验进一步设置氮肥和密度处理,结果表明在低氮低密度、低氮高密度、高氮低密度和高氮高密度条件下汕优 63 分别增产 43%、46%、34%和 23%,表明汕优 63 产量对 CO₂ 的响应在不同栽培条件之间存在一定差异。尽管高浓度 CO₂ 对水稻生长的促进作用受低氮水平的限制^[14-15,27],但施用过多(如本试验 25 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)不仅导致水稻略有减产(图 1),而且使高浓度 CO₂ 下产量的正响应减小,可能与此种情形下氮同化和碳同化激烈竞争同化力有关。再从密度效应看,低氮条件下增加密度对产量的响应影响较小,但在高氮条件下,进一步增加密度可能使 CO₂ 的肥料效应明显下降。这可能与水稻群体大小的变化有关:高氮水稻的群体大于低氮水稻(特别是生育中后期),在这基础上进一步增加密度,必然会限制甚至抑制它对高浓度 CO₂ 的响应能力(低密高氮条件下最终穗数和最高分蘖数均大幅增加,但高密高氮条件下增幅明显减小甚至略有降低,见图 2 和图 3)。

不同栽培条件下汕优 63 产量对高浓度 CO₂ 的响应趋势亦被抽穗和成熟期株高的变化所支持(表 1)。本研究过程中我们对抽穗后 7 d 剑叶净光合速率的测定亦证明了这一点:低氮条件下,两种密度水稻的

叶片净光合速率对高浓度 CO₂ 的响应没有差异,但在高氮条件下,增加密度使净光合速率对高浓度 CO₂ 的响应减少,即由低密水稻的 32%降为高密水稻的 25%(数据未列出)。

4 结论

本试验结果进一步证实未来高浓度二氧化碳环境下杂交稻汕优 63 的产量(+36%)高于预期(+12%)。高浓度 CO₂ 环境下杂交稻高响应能力主要源自库容量对高浓度 CO₂ 的响应能力,而后者主要是单位面积穗数特别是每穗颖花数的增加所致。适当改变施氮量或移栽密度可进一步增大高浓度 CO₂ 环境下水稻产量的响应能力,但这一结果是否因不同水稻品种或不同气象条件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:

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate Change 2007: The Physical Science Basis[C]//Solomon S, Qin D, Manning M, et al. Contribution of working group I to the fourth annual assessment report of the IPCC, Cambridge UK: Cambridge University Press, 2007: 996.
- [2] Ziska L H, Bunce J A, Simono H, et al. Food security and climate change: On the potential to adapt global crop production by active selection to rising atmospheric carbon dioxide[J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 2012, 279: 4097-4105.
- [3] 杨连新, 王云霞, 朱建国, 等. 十年水稻 FACE 研究的产量响应[J](综述). *生态学报*, 2009, 29(3): 1486-1497.
YANG Lian-xin, WANG Yun-xia, ZHU Jian-guo, et al. What have we learned from 10 years of Free Air CO₂ Enrichment (FACE) experiments on rice? CO₂ and grain yield[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1486-1497.
- [4] 杨连新, 王云霞, 朱建国, 等. 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): 1573-1585.
YANG Lian-xin, WANG Yun-xia, ZHU Jian-guo, et al. What have we learned from 10 years of Free-air CO₂ Enrichment (FACE) experiment on rice? Growth and development[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(6): 1573-1585.
- [5] Feng Z Z, Kobayashi K, Ainsworth E A. Impact of elevated ozone concentration on growth, physiology, and yield of wheat: A meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14: 2696-2708.
- [6] 王云霞, 杨连新, Remy Manderscheid, 等. C₄ 作物 FACE (Free Air CO₂ Enrichment) 研究进展[J]. *生态学报*, 2011, 31(5): 1450-1459.
WANG Yun-xia, YANG Lian-xin, Remy Manderscheid, et al. Progress of Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) research on C₄ crop: A review [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(5): 1450-1459.

- [7] Ainsworth E A. Rice production in a changing climate: A meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14: 1642-1650.
- [8] Yang L X, Peng S B. Agronomic avenues to maximize the benefits of rising atmospheric CO₂ concentration in the Asian irrigated rice system [M]//Araus J L, Slafer G A. Crop stress management and global climate change (CABI Climate Change Series Vol. 2). CABI International Publishing, Oxon UK, 2011: 37-46.
- [9] Ziska L. Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa* L.) to increased CO₂ and temperature: Growth and yield response of 17 cultivars[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(302): 1353-1359.
- [10] Baker J T. Yield responses of southern US rice cultivars to CO₂ and temperature[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 122: 129-137.
- [11] Moya T B, Ziska L H, Namuco O S, et al. Growth dynamics and genotypic variation in tropical, field-grown paddy rice (*Oryza sativa* L.) in response to increasing carbon dioxide and temperature[J]. *Global Change Biology*, 1998, 4, 645-656.
- [12] Shimono H, Okada M, Yamakawa Y, et al. Genotypic variation in rice yield enhancement by elevated CO₂ relates to growth before heading, and not to maturity group[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(2): 523-532.
- [13] Hasegawa T, Sakai H, Tokida T, et al. Rice cultivar responses to elevated CO₂ at two free-air CO₂ enrichment (FACE) sites in Japan[J]. *Functional Plant Biology*, 2013, 40: 148-159.
- [14] Ziska, L H, Weerakoon W, Namuco O S, et al. The influence of nitrogen on the elevated CO₂ response on field-grown rice [J]. *Plant Physiol*, 1996, 23: 45-52.
- [15] Kim H Y, Lieferring M, Miura S, et al. Growth and nitrogen uptake of CO₂-enriched rice under field conditions[J]. *New Phytol*, 2001, 150: 223-229.
- [16] Kim H Y, Lieferring M, Kobayashi K, et al. Seasonal changes in the effects of elevated CO₂ on rice at three levels of nitrogen supply: A free-air CO₂ enrichment (FACE) experiment[J]. *Global Change Biology*, 2003, 9: 826-837.
- [17] 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.
- [18] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, et al. Impact of elevated CO₂ concentration on inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open air field conditions[J]. *Field Crops Research*, 2009, 112: 7-15.
- [19] Shimono H, Okada M, Yamakawa Y, et al. Rice yield enhancement by elevated CO₂ is reduced in cool weather[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14: 276-284.
- [20] 刘 钢, 韩 勇, 朱建国, 等. 稻麦轮作 FACE 系统平台 I. 系统结构与控制[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1253-1258.
LIU Gang, HAN Yong, ZHU Jian-guo, et al. Rice-wheat rotational FACE platform I. System structure and control[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(10): 1253-1258.
- [21] 刘红江, 杨连新, 黄建晔, 等. FACE 对三系杂交籼稻汕优 63 产量形成的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2008, 27(6): 2285-2290.
LIU Hong-jiang, YANG Lian-xin, HUANG Jian-ye, et al. Effect of Air CO₂ Enrichment (FACE) on yield formation of three-line indica hybrid rice cultivar Shanyou 63[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2008, 27(6): 2285-2290.
- [22] 刘红江, 杨连新, 黄建晔, 等. 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): 1015-1021.
LIU Hong-jiang, YANG Lian-xin, HUANG Jian-ye, et al. Effect of Free-air CO₂ Enrichment (FACE) on nitrogen uptake and utilization of three-line indica hybrid rice cultivar Shanyou 63[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2008, 27(3): 1015-1021.
- [23] 刘红江, 杨连新, 黄建晔, 等. FACE 对三系杂交籼稻汕优 63 根系生长动态的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2008, 27(6): 2291-2296.
LIU Hong-jiang, YANG Lian-xin, HUANG Jian-ye, et al. Effect of Free-air CO₂ Enrichment on root growth dynamic of indica rice (*Oryza sativa* L.) cultivar Shanyou 63[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2008, 27(6): 2291-2296.
- [24] 刘红江, 杨连新, 黄建晔, 等. FACE 对三系杂交籼稻汕优 63 根系活性影响的研究[J]. *农业环境科学学报*, 2009, 28(1): 15-20.
LIU Hong-jiang, YANG Lian-xin, HUANG Jian-ye, et al. Effect of Free-air CO₂ Enrichment on root activity of indica rice (*Oryza sativa* L.) cultivar Shanyou 63[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2009, 28(1): 15-20.
- [25] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, et al. Yield formation of CO₂-enriched inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open-air field condition in a warm sub-tropical climate[J]. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2009, 129: 193-200.
- [26] 姚友礼, 王余龙, 蔡建中, 等. 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[J]. *江苏农学院学报*. 1997, 18(4): 29-35.
YAO You-li, WANG Yu-long, CAI Jian-zhong, et al. Formation of large panicle in rice—effect of nitrogen application time on the differentiated, retrograded and survived spikelets per panicle[J]. *Journal of Jiangsu Agricultural College*, 1997, 18(4): 29-35.
- [27] Kim H Y, Lieferring 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: 261-270.