

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

陈改苹 朱建国* 庞静 程磊 谢祖彬 曾青

(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, 江苏南京 210008; *通讯联系人, E-mail: jgzhu@issas.ac.cn)

Effects of Free-Air Carbon Dioxide Enrichment (FACE) on Some Traits and C/N Ratio of Rice Root at the Heading Stage

CHEN Gai-ping, ZHU Jian-guo*, PANG Jing, CHENG Lei, XIE Zu-bin, ZENG Qing

(State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; *Corresponding author, E-mail: jgzhu@issas.ac.cn)

Abstract: Rice root growth was examined by using hydroponics in a FACE (free-air carbon dioxide enrichment) study. Root biomass, root volume, ratio of root/shoot, number of adventitious roots and root diameter were all increased significantly under FACE conditions. CO₂ enrichment decreased the N content in the rice root, but did not change the C content, leading to an obvious increase in the ratio of C/N. Elevated CO₂ decreased the rice root activity remarkably. Decrement in nutrient uptake efficiency may be the mechanism of decreased N content in root.

Key words: free-air CO₂ enrichment; rice; C/N ratio of root; root activity

摘要: 在 FACE (free-air carbon dioxide enrichment) 实验平台上, 采用水培的方法观测了抽穗期水稻根系的生长情况。结果表明, FACE 条件下根生物量、根体积和根冠比极显著增加且不定根明显增多、变粗。高 CO₂ 浓度显著降低了根中 N 含量, 而 C 含量变化不明显, 导致碳氮比极显著增加。基于单位根质量的根系活力在 CO₂ 浓度增加条件下极显著降低, 养分吸收效率的降低可能是根中 N 含量下降的重要原因。

关键词: CO₂ 浓度增加; 水稻; 根碳氮比; 根系活力

中图分类号: Q948.112; S511.01; X16

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2006)01-0053-05

由于人类活动的影响, 大气中的 CO₂ 浓度已从工业革命前的 280 μmol/mol 上升到目前的 370 μmol/mol 左右^[1], 并以每年大约 1.5 μmol/mol 的速率继续上升, 预计到 21 世纪中叶将超过 550 μmol/mol^[2]。大气 CO₂ 浓度的快速增长引起了科学家们对陆地生态系统的广泛关注。已有的研究结果表明, 大气 CO₂ 浓度升高促进植物光合作用, 增加同化产物, 导致过量的同化碳在体内积累并重新分配^[3]。

碳氮比 (C/N) 是光合产物分配方向的重要指标, 是碳、氮代谢协调程度的反映和体现。很多 CO₂ 浓度增加条件下的研究表明, 根中碳的含量不受 CO₂ 浓度的影响, 而氮的含量极显著下降导致根 C/N 显著增加^[4-8], 但是, 对于根 C/N 增加的原因及其可能机制少有报道。水稻是我国主要的粮食作物, 开展水稻根系形态及其活力对 CO₂ 浓度升高的响应研究, 对阐明未来大气 CO₂ 浓度升高条件下水稻的水分和养分吸收特征具有重要的科学意义。本研究利用中国惟一的 FACE 技术, 采用水培的方法, 观测了开放式空气 CO₂ 浓度升高条件下水稻根系的生长变化, 并从根系活力的角度阐释了根中氮含量下

降的可能原因。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

稻麦轮作 FACE 系统平台位于江苏省无锡市安镇镇年余农场 (31°37' N, 120°28' E), 年降雨量 1100~1200 mm, 年日照时间大于 2000 h, 年辐射为 4500 MJ/m², 年无霜天数大于 230 d, 水稻生长季日平均气温 29℃。FACE 圈具体的设计和运行见参考文献 [9, 10]。计算机系统实时控制 FACE 圈内的 CO₂ 浓度高出周围大气 CO₂ 浓度 200 μmol/mol, 对照田块没有安装 FACE 管道, 其余环境条件与自然状态完全一致。

1.2 实验设计

水培实验在野外进行。CO₂ 浓度处理为主因子, 即一个 FACE 圈田块和一个对照田块。N 处理

收稿日期: 2005-01-04; 修改稿收到日期: 2005-03-07。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (40231003, 40271061); 国家自然科学基金重大国际合作研究资助项目 (40120140817); 中国科学院知识创新重要方向项目 (KZCX2-408)。

第一作者简介: 陈改苹 (1980 -), 女, 在读硕士研究生。

为副因子,设置低氮 (1.0 mmol/L) 和常氮 (2.0 mmol/L) 两个 N 水平,5 次重复。

水稻品种为武香粳 14,2003 年 5 月 17 日育秧,27 d 后挑选无分蘖、健壮、高度基本一致的水稻幼苗移栽至约 5 L 小桶中,用脱脂棉固定,每桶 5 株。营养液配比和浓度参照国际水稻研究所配方^[11],但铁营养换成 EDTA-Fe,且每次现用现配,另外在营养液中加入硅酸钠以保持溶液中 SiO₂ 的浓度为 120 mg/kg^[12]。每周换 1 次营养液,每天调节 pH 值在 5.5~6.0,并进行日常管理 (包括下雨的时候盖上遮雨布)。

1.3 测定方法

水稻苗一直培养至抽穗期 (移栽后 75 d)。取样时,先从每桶取出 1 株水稻,将根剪下用甲烯蓝法测定根表面积作为根系活力的指标^[13]。剩余 4 株水稻将叶、穗、茎和根分开,不定根数的测定采用观测法;不定根粗采用每株水稻的总根粗除以不定根总数的方法计算得出^[14];最后用吸水纸将根擦干采用排水法测定体积。将分开后的植株样品放在烘箱内,先在 105℃ 下杀青半个小时,再在 60℃ 下烘干、称量。根样品磨碎后,用元素分析仪 (PERKIN ELMER 2400, Series , CHNS/O analyzer) 测定全 C 和全 N。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 浓度升高对根系生长的影响

2.1.1 CO₂ 浓度升高对水稻根干物质质量和根体积的影响

由表 1 可知,高 CO₂ 浓度极显著增加了水稻根

干物质质量和根体积 ($P < 0.001$)。在常 N 处理 (2.0 mmol/L) 条件下,FACE 处理的水稻单株根干物质质量比对照增加了 88%,根体积增加了 100%。在低 N 处理 (1.0 mmol/L) 条件下,FACE 处理的单株根干物质质量比对照增加了 74%,根体积增加了 58%,都达极显著水平;N 处理的效应也很明显,在 FACE 圈,常 N 处理的水稻单株根干物质质量和根体积分别比低 N 处理的增加了 54% 和 70%,在对照圈,常 N 处理的单株根干物质质量和根体积分别比低 N 处理的增加了 42% 和 34%,统计上同样有极显著差异。FACE 处理和 N 处理间还有极显著的交互效应。由此表明,CO₂ 浓度升高能极显著促进水稻根系生长,而且这种促进作用受到了养分的调控。高 CO₂ 浓度处理和常 N 处理的水稻有最优的生长条件,因此根生物量也最大。

2.1.2 CO₂ 浓度升高对水稻不定根数和根粗的影响

高 CO₂ 浓度极显著刺激了根系的生长,水培水稻的不定根明显增多、变粗 (表 1)。在常 N 条件下,FACE 处理的水稻不定根数明显高于对照,单株不定根数比对照增加了 17%;在低 N 条件下,FACE 处理的水稻单株不定根数比对照增加了 28%,平均增加了 22%,达极显著水平 ($P < 0.001$)。常 N 处理的单株不定根数在 FACE 圈和对照圈分别比低 N 处理的增加了 43% 和 56%,平均增加了 48%,同样达极显著水平 ($P < 0.001$)。根粗的变化也很明显,在常 N 条件下,FACE 处理的根粗比对照增加了 13%,在低 N 条件下,FACE 处理的根粗比对照增加了 28%,平均增加了 20%,也达极显著水平 (P

表 1 CO₂ 浓度升高对水稻抽穗期根系性状的影响

Table 1. Effects of elevated CO₂ on root traits of rice at heading stage.

N 处理	CO ₂ 处理	根干物质质量	根体积	不定根数	根粗	根冠比
N treatment	CO ₂ treatment	Root dry weight	Root volume	No. of adventitious	Root diameter	Root/ Shoot
		/ (g · plant ⁻¹)	/ (cm ³ · plant ⁻¹)	roots per plant	/ mm	
常 N NN	FACE 圈 FACE	2.08 ± 0.06	81.6 ± 2.2	430 ± 12	0.61 ± 0.01	0.23 ± 0.01
	对照 Ambient	1.11 ± 0.02	40.6 ± 0.9	368 ± 12	0.54 ± 0.02	0.17 ± 0.00
低 N LN	FACE 圈 FACE	1.36 ± 0.04	48.0 ± 1.0	301 ± 16	0.64 ± 0.03	0.22 ± 0.01
	对照 Ambient	0.78 ± 0.01	30.4 ± 0.5	235 ± 6	0.50 ± 0.01	0.19 ± 0.00
<i>P</i> _{CO₂}		**	**	**	**	**
<i>P</i> _N		**	**	**	ns	ns
<i>P</i> _{CO₂ × N}		**	**	ns	*	**

*, ** 分别表示差异达显著 ($P < 0.05$) 和极显著 ($P < 0.01$) 水平。*P*_{CO₂}、*P*_N 和 *P*_{CO₂ × N} 分别表示 CO₂、N 和 CO₂ × N 交互作用的差异显著性;表中所列数值为平均值 ± 标准差。

*, ** Significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively. *P*_{CO₂}, *P*_N and *P*_{CO₂ × N} represent the significance of CO₂, N and CO₂ × N interaction, respectively. Values in the table represent means ± SE.

LN, Low nitrogen level; NN, Normal nitrogen level.

< 0.001)。

2.1.3 CO₂浓度升高对根冠比的影响

高 CO₂ 浓度极显著增加了水培水稻的根冠比 ($P < 0.001$, 表 1)。在常 N 条件下, FACE 处理水稻的根冠比明显高于对照, 比对照处理的增加了 35%; 在低 N 条件下, FACE 处理水稻的根冠比也高于对照 16%, 平均高出 26%, 统计上有极显著差异。而 N 处理的效应不明显, FACE 处理和 N 处理间有极显著的交互效应。由此表明, CO₂ 浓度升高, 植物光合作用增强, 更多的光合产物被转运到了植株地下部分, 贮存在水稻根部。

2.2 CO₂浓度升高对根系活力的影响

水培水稻的根系能不受任何损伤, 这是大田取样无法实现的, 因此测定的根系活力值更能反映出根系的实际情况。高 CO₂ 浓度对水稻根系活力的影响见图 1。FACE 极显著降低了基于单位根干物质质量的根系活力, 在常 N 条件下, FACE 处理的单位根质量活跃吸收面积比对照低了 53%; 在低 N 条件下, FACE 处理的基于单位根质量的活跃吸收面积比对照低了 60%, 平均降低了 56%, 达极显著水平 ($P < 0.001$)。低 N 处理的根系活力显著高于常 N 处理, 在 FACE 圈和对照圈分别增加了 22% 和 45%, 平均增加了 33%, 也达极显著水平 ($P = 0.005$)。

2.3 CO₂浓度升高对根碳氮比的影响

抽穗期根中的碳含量和氮含量情况见图 2。高 CO₂ 浓度对根中碳的含量影响不大(图 2-A), 然而却极显著地降低了根中氮含量(图 2-B), FACE 处理的氮含量平均比对照降低了 19%, 导致水稻根 C/N 在 CO₂ 浓度升高情况下极显著增加(图 2-C)。在常 N 条件下, FACE 处理的根 C/N 比对照增加了 27%, 在低 N 条件下, FACE 处理的根 C/N 比对

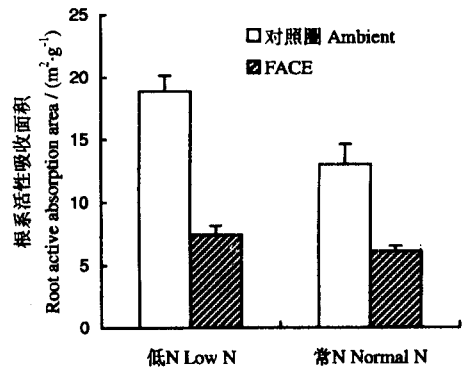


图 1 CO₂ 浓度升高对水稻根系活力的影响
Fig. 1. Effect of elevated CO₂ on rice root activity.

照增加了 20%, 平均增加了 24%, 达极显著水平。常 N 处理根中的氮含量高于低 N 处理, 平均比低 N 处理的增加了 11%, 因此极显著降低了根 C/N。在 FACE 圈, 常 N 处理的根 C/N 比低 N 处理的降低了 7%, 在对照圈, 常 N 处理的根 C/N 比低 N 处理的降低了 12%, 平均降低了 10%, 也达极显著水平。FACE 处理和 N 处理间无交互效应。由此表明, 根 C/N 在 FACE 条件下极显著增加是根中含 N 量显著下降的结果, 常 N 处理能显著增加根中含 N 量, 因而根 C/N 极显著降低。

3 讨论

研究结果显示, 高 CO₂ 浓度下, 根生物量极显著增加, 这点已经被很多研究证实^[18, 14-18]。Kimball 等^[3] 对近 10 多年的 FACE 研究做了综合: 在养分和水分充足的情况下, 大气 CO₂ 浓度升高, 根的生物量平均增加了 47%, 而地上部分只增加了 12%, 导致根冠比显著增加。很多学者假设, 高 CO₂ 浓度情况下, 根冠比显著增加是光合产物在植

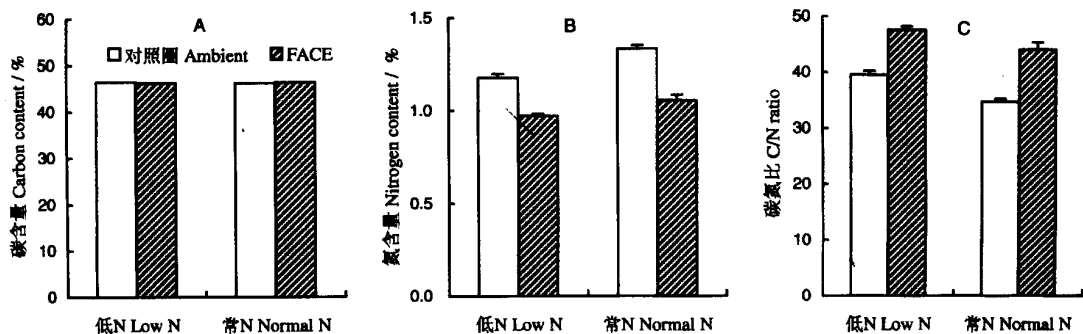


图 2 水稻根中碳含量、氮含量和碳氮比
Fig. 2. Carbon and nitrogen contents and ratio of C/N in rice roots.

物体内重新分配,更多的碳水化合物被转运到根部的缘故^[15]。最近 Stulen 和 Hertog^[19]提出了不同的观点,认为根冠比的增加不是由 CO₂ 浓度升高直接引起的,更可能是受到了水分和养分的限制。Lammers 等^[20]认为,CO₂ 浓度升高后,快速生长引起的养分区域性耗竭促进了根系的生长,养分供应不足和水分胁迫使根呼吸增加,也导致碳向根系分配的增加。在本次实验中,水分和养分显然不是限制因子,FACE 处理极显著地增加了水培水稻的根冠比,而 N 的效应并不显著,说明在大气 CO₂ 浓度升高情况下,根的作用可能一方面表现为主动地适应养分胁迫,以满足植物快速生长的需要,另一方面是被动地作为贮存器官,以容纳更多的光合产物。

高 CO₂ 浓度下,根系形态会发生变化^[21],主要表现在根直径变粗、中柱变厚、栓皮层变宽等,另外根系也明显发达,次生根数量和土表根系数量增加。Rogers 等^[22]收集分析了 183 篇有关根的文献,结果表明,多数情况下,CO₂ 浓度升高会引起根数增多和根长增加。除此之外,根直径、根体积和根的分支也会对高 CO₂ 浓度有积极的响应。Pritchard 和 Rogers^[23]认为,高 CO₂ 浓度下细胞膨压增加,细胞壁疏松,导致细胞膨大,表现为根伸长或增粗,另外顶端分生组织大量分裂细胞的存在也加速了根的生长。在本实验中,FACE 处理的根数和根粗都是极显著增加的,根体积也明显膨大,尤其在常 N 条件下,根体积增加了 100%,根的膨大除与生物量直接相关外,是否还与细胞的膨大有关需要从根结构上进一步研究。

本实验采用根活跃吸收面积作为根系活力的指标,低 N 条件下,水稻根系活力要显著高于常 N 处理(图 1)。作者认为,这是水稻对养分胁迫的一种自身调节。在养分不足的情况下,水稻会通过增加根毛的数量来最大限度地获取养分,而根毛的表面积占到根总表面积的 70%^[24],因此测定出的根系活力值表现为显著地高于常 N 处理。FACE 条件下,总根系活力略有增加,但基于单位根干物质量的根系活力却极显著降低,下降的原因目前还不清楚,推测可能与 FACE 条件下一部分根只是作为被动的贮存器官有关。

大气 CO₂ 浓度升高,根中 C 的含量基本不变而 N 的含量显著下降导致根 C/N 极显著增加(图 2)。其他很多研究也有类似的报道^[4,25]。有关 CO₂ 浓度升高,植物 N 含量显著下降的现象,目前有多种假设^[20]:1) 稀释效应。高 CO₂ 浓度下的植物生长快

速,体内淀粉积累,导致养分浓度降低;2) CO₂ 浓度升高,根系吸 N 不足,难以满足植物对 N 的需求;3) CO₂ 浓度升高,植物气孔缩小,蒸腾速率下降引起水分和养分输送下降,导致体内 N 分布发生变化;4) 水分利用率增加,减少质流运送养分;5) CO₂ 浓度升高,养分利用率提高。就本次实验结果而言,根中碳含量变化不大,因此“稀释效应”的解释不成立。水培实验中水分和养分供应充足,理论上,高 CO₂ 浓度引起生物量的显著增加和过量同化碳的积累会增加植物对氮的需求,而根在 FACE 处理下发生的一系列变化,如根生物量、根体积、根冠比增加,根数增多也将有利于养分的吸收,然而根中的氮含量并没有像期望的那样增加,反而在 FACE 处理下极显著降低。水稻根是吸收水分和矿质元素的器官,也是氨基酸、植物激素等物质同化、转化和合成的器官,根系活力的强弱直接反映了水稻吸收养分的能力。根系活力在 CO₂ 浓度升高情况下显著降低,导致养分吸收效率降低可能是根中 N 含量显著下降的主要原因。大气 CO₂ 浓度升高条件下根系活力下降的原因及可能导致 N 含量显著下降的机理值得深入探讨。

参考文献:

- 1 Kobayashi K. The experimental study of FACE. *Jpn J Crop Sci*, 2001, 70(1): 1-16.
- 2 Keeling C D, Whorf T P, Wahlen M. Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature*, 1995, 375: 666-670.
- 3 Kimball B A, 朱建国,程 磊,等. 开放系统中农作物对空气 CO₂ 浓度增加的响应. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1323-1338.
- 4 Curtis P S, Balduman L M. Elevated atmospheric CO₂ effects on belowground processes in C₃ and C₄ estuarine marsh communities. *Ecology*, 1990, 71(5): 2001-2006.
- 5 Jastrow D, Miller R M, Owensby C E. Long-term effects of elevated atmospheric CO₂ on below-ground biomass and transformations to soil organic matter in grassland. *Plant and Soil*, 2000, 224: 85-97.
- 6 Vit G, Matra J, Andreas L, et al. Soil mineral nitrogen availability was unaffected by elevated atmospheric pCO₂ in a four-year-old field experiment (Swiss FACE). *Plant and Soil*, 2000, 227: 291-299.
- 7 Entry J A, Runion G B, Prior S A, et al. Influence of CO₂ enrichment and nitrogen fertilization on tissue chemistry and carbon allocation in longleaf pine seedlings. *Plant and Soil*, 1998, 200: 3-11.
- 8 Hodge A, Paterson E, Grayston S J, et al. Characterisation and microbial utilization of exudates material from the rhizosphere of *Lolium perenne* grown under CO₂ enrichment. *Soil Biol & Bio*

- chem*, 1998, 30: 1033-1043.
- 9 刘 钢,韩 勇,朱建国,等. 稻麦轮作 FACE 系统平台: .系统结构与控制. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1253-1258.
 - 10 韩 勇,刘 钢,朱建国,等. 稻麦轮作 FACE 系统平台: .系统控制与数据分析软件. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1259-1263.
 - 11 毛达如. 植物营养研究法. 北京: 中国农业大学出版社, 1994: 16-18.
 - 12 何文寿,李生秀,李辉桃. 水稻对铵态氮和硝态氮吸收特性的研究. *中国水稻科学*, 1998, 12(4): 249-252.
 - 13 上海师范大学生物系. 水稻栽培生理. 上海: 上海科学技术出版社, 1978: 395-397.
 - 14 Ineson P, Cotrufo M F, Bol R, et al. Quantification of soil carbon inputs under elevated CO₂: C₃ plants in a C₄ soil. *Plant and Soil*, 1996, 187: 345-350.
 - 15 Gorissen A, Cotrufo M F. Decomposition of leaf and root tissue of three perennial grass species grown at two levels of atmospheric CO₂ and N supply. *Plant and Soil*, 2000, 224: 75-84.
 - 16 林伟宏,王大力. 大气二氧化碳升高对水稻生长及同化物分配的影响. *科学通报*, 1999, 43: 2299-2302.
 - 17 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.
 - 18 庞 静,朱建国,谢祖彬,等. 自由空气 CO₂浓度升高对水稻营养元素的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.
 - 19 Stulen I, Hertog J. Root growth and functioning under atmospheric CO₂ enrichment. *Vegetatio*, 1993, 104/ 105: 99-115.
 - 20 Lambers H, Stulen I. Carbon use in root respiration as affected by elevated atmospheric CO₂. *Plant and Soil*, 1996, 187: 251-263.
 - 21 李伏生,康绍忠,张富仓. 大气 CO₂浓度和温度升高对作物生理生态的影响. *应用生态学报*, 2002, 13(9): 1169-1173.
 - 22 Rogers H H, Runion G B. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environ Poll*, 1994, 83: 155-189.
 - 23 Pritchard S, Rogers H H. Elevated CO₂ and plant structure: a review. *Global Change Biology*, 1999, 5: 807-837.
 - 24 Cecile B, Xiao H Y. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 2003, 256: 67-83.
 - 25 谢祖彬,朱建国,张雅丽,等. 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.