

李春华, 曾青, 朱建国, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对不同类型水稻灌浆期有机物合成与分配的影响[J]. 农业环境科学学报, 2016, 35(5): 824–833.
LI Chun-hua, ZENG Qing, ZHU Jian-guo, et al. Synthesis and distribution of organic substances in different types of rice during filling stage under elevated atmospheric CO₂ condition [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2016, 35(5): 824–833.

大气 CO₂ 浓度升高对不同类型水稻灌浆期有机物合成与分配的影响

李春华^{1,2}, 曾青¹, 朱建国^{1*}, 刘钢¹

(1.中国科学院南京土壤研究所土壤与可持续农业国家重点实验室, 南京 210008; 2.中国科学院研究生院, 北京 100080)

摘要:为明确不同类型水稻对高浓度 CO₂ 的响应差异,应用先进的 FACE(Free air CO₂ enrichment)试验平台,以粳稻(*Japonica*)武运粳 21(WYJ21)和籼稻(*Indica*)扬稻 6(YD6)为试材,研究灌浆期两种类型水稻体内有机物含量的变化。与对照相比,WYJ21 籽粒中直链和支链淀粉含量在 FACE 处理下略有增加,YD6 籽粒中直链淀粉含量在完熟期显著高于对照 8.9%;WYJ21 籽粒中 α 淀粉酶、β 淀粉酶活性变化不显著,YD6 籽粒中 β 淀粉酶活性在完熟期显著低于对照 28.1%;WYJ21 籽粒蔗糖含量在乳熟期高于对照 11.5%,YD6 籽粒中蔗糖含量在蜡熟期低于对照 14.4%,WYJ21 和 YD6 茎中蔗糖含量分别在蜡熟和乳熟期显著下降。FACE 下两水稻品种茎中蔗糖合成酶(SS)活性变化自乳熟至完熟期呈现先降后升的趋势,且均在中后期达到显著水平,WYJ21 在灌浆前期茎中磷酸蔗糖合成酶(SPS)活性显著增加,YD6 茎中 SPS 活性在灌浆后期显著增加;FACE 处理降低了两水稻茎中蛋白质含量,其中 WYJ21 茎中蛋白质含量在蜡熟期显著下降 38.5%,YD6 茎中蛋白质含量在蜡熟和完熟期分别下降 33.9%和 60.5%。CO₂、时期、品种对水稻茎中蔗糖含量、SS 和 SPS 活性的影响达到显著水平;CO₂、时期、品种以及它们的交互作用显著影响直链和支链淀粉含量、α 与 β 淀粉酶活性以及蛋白质含量。上述结果表明,不同类型水稻在不同灌浆时期对高浓度 CO₂ 的响应程度不同,籼稻 YD6 的响应程度要大于粳稻 WYJ21。

关键词:FACE;粳稻;籼稻;有机物

中图分类号:S511 文献标志码:A 文章编号:1672–2043(2016)05–0824–10 doi:10.11654/jaes.2016.05.002

Synthesis and distribution of organic substances in different types of rice during filling stage under elevated atmospheric CO₂ condition

LI Chun-hua^{1,2}, ZENG Qing¹, ZHU Jian-guo^{1*}, LIU Gang¹

(1.State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;
2.Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: Elevated atmospheric CO₂ concentration ([CO₂]) may enhance carbohydrate content but decrease protein concentrations in plants. Here a field experiment was conducted to examine the effects of CO₂ enrichment on synthesis and distribution of organic substances in two different types of rice, Wuyunjing 21 (WYJ21, Japonica) and Yangdao6 (YD6, Indica) under Free-air CO₂ enrichment (FACE) conditions in China. Compared with the control, amylose and amylopectin content in grains of WYJ21 was increased slightly under CO₂ enrichment, whereas the amylase content in YD6 grains significantly increased by 8.9%. Meanwhile, the β-amylase activity in grains of YD6 under FACE was significantly decreased by 28.1% at post-filling stage, while no significant changes in α-amylase and β-amylase were ob-

收稿日期:2015–12–04

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31261140364,41271310);科技部国际科技合作与交流项目(2010DFA22770);中国科学院知识创新方向项目(KZCX2-EW-414)

作者简介:李春华(1986—),女,山东泰安人,博士研究生,从事大气环境变化对农作物生长研究。E-mail:lichunhua008@163.com

* 通信作者:朱建国 E-mail:jgzhu@issas.ac.cn

served in WYJ21. The sucrose content in grains was 11.5% higher at milk stage in WYJ21, but 14.4% lower at ripening stage in YD6 than the control check, respectively. Meanwhile, the sucrose content in stems of WYJ21 and YD6 under FACE was significantly reduced at ripening stage and milk stage, respectively. In addition, the sucrose synthetase(SS) activity of stems in both rice types was significantly increased at post-filling stage. FACE increased the sucrose phosphate synthase(SPS) activity of stems in WYJ21 at pre-filling stage and increased that of YD6 at post-filling stage. On the other hand, FACE decreased the protein content in stems of WYJ21 by 38.5% at ripening stage and by 33.9% and 60.5% in YD6 at ripening stage and full ripe stage, respectively. Statistical analysis showed that CO₂, stages and cultivars significantly affected the sucrose content and SS and SPS activities in stems. CO₂, stage, cultivar and/or their interactions significantly affect the amylose and amylopectin content, α -amylose and β -amylose activity, and protein content. All these results demonstrated that different responses were detected in different types of rice to elevated [CO₂] during the filling stage. Rice YD6 had greater CO₂ responses to some extent than WYJ21.

Keywords: FACE; *japonica*; *indica*; organic substances

人类活动及土地利用方式的改变,导致大气 CO₂ 浓度逐年增加,目前已经达到 390 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 且未来有继续增加的趋势,预计本世纪中期 CO₂ 浓度将会上升 200 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 左右^[1]。高浓度 CO₂ 会提高作物的光合速率,增加其生物量和产量,同时也会改变作物品质^[2-4]。

作为重要的粮食作物,大气 CO₂ 浓度升高对水稻籽粒品质影响的研究已有大量报道,主要表现在高浓度 CO₂ 下水稻籽粒中蔗糖含量增加^[5],蛋白质含量下降^[6-8]。另外直链淀粉与支链淀粉含量比例升高会导致米饭的硬度增加,但前人关于淀粉含量随 CO₂ 浓度升高而变化的研究结论并不一致^[9-11],且这些研究多是在密闭系统或 OTC 中进行的,对田间真实状况的反映有一定的局限性。目前在 FACE 条件下进行的研究主要集中于外观品质、蒸煮品质、加工品质和营养品质,且大多是针对同一水稻品种^[6,12],对不同类型水稻籽粒品质变化的研究相对较少^[13]。水稻籽粒品质的改变主要与高浓度 CO₂ 影响不同有机物在各器官中的合成与运输以及相关代谢酶的变化有关^[14-15],但对开放式 CO₂ 浓度升高条件下不同类型水稻品质的改变及其相关生理机制的研究尚未见报道。

本试验旨在从有机物变化的角度来反映高浓度 CO₂ 对水稻的影响,应用先进的 FACE 试验平台以粳稻武运梗 21 和籼稻扬稻 6 号为试验材料,研究大气 CO₂ 浓度升高时不同类型水稻体内各有机物的合成、分配以及探讨产生这种现象的机制,为未来大气 CO₂ 浓度升高情形下不同类型水稻的选择种植提供一定的参考。

1 材料与方法

1.1 试验地区及平台概况

试验地位于江苏省江都市小纪镇马陵村良种场(119°42'0"E,32°35'5"N),该地区年降雨量约 1000

mm,年均温度约 15℃,年均日照时间大于 2000 h,年无霜期约 220 d。土壤类型为砂姜土,土壤质地为砂壤(2~0.02 mm 砂粒占 57.8%,0.02~0.002 mm 粉粒占 28.5%,<0.002 mm 粘粒占 13.7%)。耕层土壤的基本性质为:有机碳 18.4 g·kg⁻¹,全氮 1.45 g·kg⁻¹,全磷 0.63 g·kg⁻¹,全钾 14.02 g·kg⁻¹,速效磷 10.1 mg·kg⁻¹,速效钾 70.5 mg·kg⁻¹,阳离子交换量 12.8 cmol·kg⁻¹,容重 1.16 g·cm⁻³,pH7.2。

试验平台设有 3 个 CO₂ 浓度升高(FACE)圈和 3 个对照(Amb)圈,各圈之间相距>70 m,以减少 CO₂ 释放对其他圈的影响。FACE 圈是一个直径 14 m,由 8 根释放 CO₂ 气体管带围成的正八角形,每根管带长 5 m,水稻全生育期圈内 CO₂ 浓度由计算机控制在 580 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$,控制误差 10%。对照圈田块没有 FACE 管道,与大田自然条件一致。本试验中高浓度 CO₂ 和对照处理均为开放式田间试验,因此光照等自然条件相同。2012 年具体的气象数据见图 1。整个水稻季 FACE 圈 CO₂ 实际检测浓度为(581.2±0.2) $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 。

1.2 试验设计

本试验为裂区设计,CO₂ 浓度水平分为两个:正

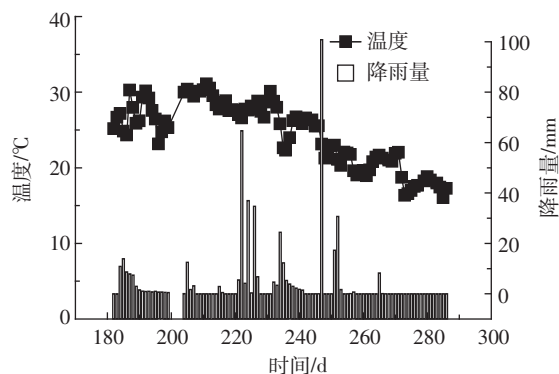


图 1 2012 年水稻季大气温度和降雨量的变化情况

Figure 1 Variations of air temperature and rainfall during rice growing season in 2012

常大气浓度和高 CO_2 浓度(比对照高出 $200 \mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$), 每个水平 3 个重复。每一圈内设置低氮 $125 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}$ 和常氮 $250 \text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}$ 两个氮肥水平, 所施用肥料为氮磷钾复合肥($\text{N-P}_2\text{O}_5\text{-K}_2\text{O}$: 15-15-15)和尿素。常氮处理下氮肥分基肥、分蘖肥和穗肥施用, 基肥占总施氮量的 36%, 分蘖肥占 24%, 穗肥占 40%; 低氮处理的氮肥分基肥和穗肥两次施用, 基肥占 60%, 穗肥占 40%。磷钾肥用量为 $70 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, 均作基肥一次性施入稻田。

试验于 2012 年水稻季进行, 供试品种为粳稻武运粳 21(WYJ21)和籼稻扬稻 6 号(YD6)。5 月 18 日进行大田育秧, 6 月 20 日人工移栽, 行距 25 cm, 株距 16.7 cm, 24 穴 $\cdot\text{m}^{-2}$, 2 株 $\cdot\text{穴}^{-1}$ 。移栽前一天施用基肥, 6 月 27 日和 7 月 31 日分别追施分蘖肥和穗肥, 其中武运粳 21 种于低氮区, 扬稻 6 号种于常氮区。其他田间管理如水分、病虫害等同大田一致。

1.3 样品采集与分析

分别于水稻 WYJ21 和 YD6 的乳熟(抽穗后 16、11 d)、蜡熟(抽穗后 30、26 d)和完熟期(抽穗后 45、38 d), 在每一处理中各选取 6~9 片长势基本一致的功能叶, 3~6 个分蘖(每一分蘖从基部剪下), 在基部、中部和上部分别取 5~6 cm 长的茎段以及相应的穗, 存于液氮中, 以备后期室内相应酶活性的测定。另取 2~3 穴整株水稻, 将茎、叶、穗分开, 105°C 杀青 30 min, 80°C 烘干至恒重, 粉碎以备各有机物含量的测定。采用双波长法测定籽粒中直连淀粉和支链淀粉^[16], 茎、叶、粒中蔗糖的测定采用间苯二酚法^[17], 蛋白质含量的测定采用考马斯亮蓝法^[18]。

酶液的制备与活性测定: 取样品籽粒 1 g, 茎和叶各 0.3 g, 加 5 mL 提取液(含 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Tricine-NaOH, $\text{pH}7.5$, $8 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ MgCl_2 , $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ EDTA, 12.5% (V

V) Glycerol; 1% (m/V) PVP-40, $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 2-Mercaptoethanol), 磨成匀浆, $15\ 000\times g$ 离心 10 min, 收集上清液然后冰浴, 作为粗酶液备用。籽粒中 α 、 β 淀粉酶活性的测定采用 3,5-二硝基水杨酸法^[19], 蔗糖合成酶(SS)、磷酸蔗糖合成酶(SPS)活性的测定参照 Nakamura 的方法^[20]。

1.4 数据处理

采用 SPSS 16.0 软件对结果进行统计分析, 用 One-way ANOVA 方法进行单因素方差分析。采用单因变量多因素分析方法(Univariate analysis of variance)对 CO_2 、品种进行主、副因素及其交互作用的分析, 方差分析的检验显著性概率临界值为 0.05。应用 Origin 8.0 软件作图。

2 结果与分析

7、8、9 月各圈平均气温分别是 28.1、26.4、19.6 $^\circ\text{C}$ 。降雨主要集中在移栽后 220~250 d, 生育期总降雨量为 457 mm(图 1)。

2.1 不同类型水稻籽粒中淀粉含量与 α 、 β 淀粉酶对高 $[\text{CO}_2]$ 的响应

从图 2 可以看出, 两水稻籽粒中直链淀粉含量在 FACE 处理下较对照略有升高, WYJ21 在整个灌浆期籽粒直链淀粉含量增加幅度不明显, YD6 仅在完熟期直链淀粉含量显著高于对照 8.9% ($P=0.026$)。支链淀粉含量的变化与直链淀粉类似, 灌浆期间 WYJ21 与 YD6 籽粒支链淀粉含量在 FACE 处理与对照间差异不显著。经统计分析, CO_2 和品种对水稻籽粒中直链淀粉的影响达到显著水平, 时期和品种的交互作用均显著影响直链和支链淀粉的含量(表 1)。

如图 3 所示, FACE 处理下两水稻籽粒中 α 淀粉酶活性与对照相比变化不显著, β 淀粉酶活性的趋势

表 1 CO_2 、时期、品种以及它们之间的交互作用对直链淀粉、支链淀粉、蔗糖和蛋白质影响的显著性分析

Table 1 Significance of CO_2 , period, cultivar and their interactions on amylose, amylopectin, sucrose and soluble protein

处理 Treatment	直链淀粉 Amylose/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	支链淀粉 Amylopectin/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	蔗糖 Sucrose/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$			蛋白质 Soluble protein/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$		
	G	G	S	L	G	S	L	G
CO_2	*	ns	**	ns	ns	**	**	ns
时期	ns	**	**	**	**	ns	**	**
品种	**	ns	**	**	ns	**	**	**
$\text{CO}_2\times$ 时期	ns	ns	**	ns	+	**	ns	*
$\text{CO}_2\times$ 品种	ns	ns	ns	ns	+	ns	ns	**
时期 $\times$ 品种	**	**	**	**	**	**	**	**
$\text{CO}_2\times$ 时期 $\times$ 品种	ns	ns	ns	ns	ns	**	**	**

注: S, L 和 G 分别代表茎、叶和籽粒; +、* 和 ** 分别表示 0.1、0.05 和 0.01 显著水平。下同。

Note: S, L, and G present stem, leaf and grain, respectively; +, *, ** indicate the significance levels of 0.1, 0.05 and 0.01, respectively. The same below.

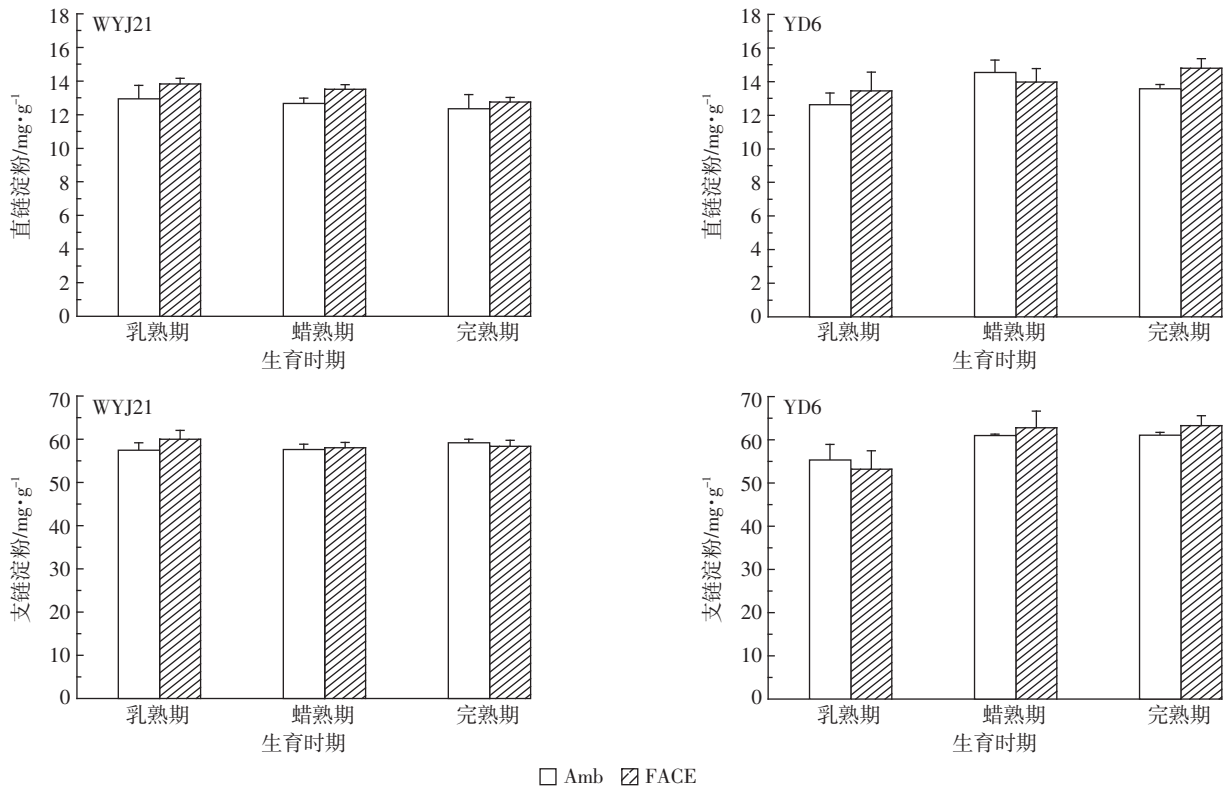


图2 不同生育时期不同类型水稻籽粒中直链和支链淀粉含量对高[CO₂]的响应

Figure 2 Responses of amylose and amylopectin in grains of different rice to elevated [CO₂] at different stages

与之类似,但YD6籽粒中 β 淀粉酶活性在灌浆后期显著低于对照28.1% ($P=0.001$)。统计分析表明,CO₂并未显著影响水稻籽粒中 α 与 β 淀粉酶活性,但时期、品种以及二者的交互作用对这两种酶活性的影响达到显著水平(表2)。

2.2 不同类型水稻体内蔗糖含量、SS、SPS对高[CO₂]的响应

FACE处理对WYJ21和YD6不同器官中蔗糖含量的影响不同。灌浆期间两水稻茎中蔗糖含量在FACE处理下均有所下降,其中WYJ21在蜡熟期蔗糖含量显著降低22.9% ($P=0.004$),YD6在乳熟期茎中蔗糖含量显著降低34.2% ($P=0.000$)。与对照相比,FACE下两水稻叶中蔗糖含量并无明显变化,而籽粒中蔗糖含量呈现先降后升的趋势,WYJ21在乳熟期籽粒蔗糖含量高于对照11.5% ($P=0.093$),YD6籽粒蔗糖含量在蜡熟期低于对照14.4% ($P=0.093$) (图4)。经统计分析可知,CO₂、时期、品种对水稻茎中蔗糖含量的影响达到显著水平,时期和/或品种以及它们的交互作用也显著影响水稻茎、叶和籽粒中蔗糖含量(表1)。

图5显示,FACE下两水稻品种茎中SS活性在

乳熟期均低于对照,而在蜡熟和完熟期却显著高于对照 ($P<0.05$),其中WYJ21茎中SS活性增幅在96.5%~121.5%,YD6茎中SS活性增幅在48.4%~96.6%。叶中SS活性变化与茎中趋势类似,均在FACE处理下增加,WYJ21在完熟期叶中SS活性高于对照52.1% ($P=0.091$),YD6在蜡熟期叶中SS活性高于对照26.7% ($P=0.103$)。

图6显示了FACE处理下两水稻茎叶中SPS活性的变化。WYJ21在灌浆前期茎中SPS活性显著 ($P<0.05$) 增加,YD6茎中SPS活性在灌浆后期显著 ($P<0.01$) 增加。两水稻叶中SPS活性在FACE处理下的变化与茎中趋势类似。统计分析表明,CO₂、时期、品种以及品种和时期的交互作用对水稻茎叶中SS和SPS活性的影响均达到显著水平(表2)。

2.3 不同类型水稻体内蛋白质含量对高[CO₂]的响应

图7显示,整个灌浆期FACE处理降低了两水稻茎中蛋白质含量,其中WYJ21茎中蛋白质含量在蜡熟期显著下降38.5% ($P=0.050$),YD6茎中蛋白质含量在蜡熟和完熟期分别下降33.9% ($P=0.058$) 和60.5% ($P=0.001$)。叶中蛋白质含量变化趋势与茎类似,WYJ21在蜡熟期叶中蛋白质显著低于对照27.5%

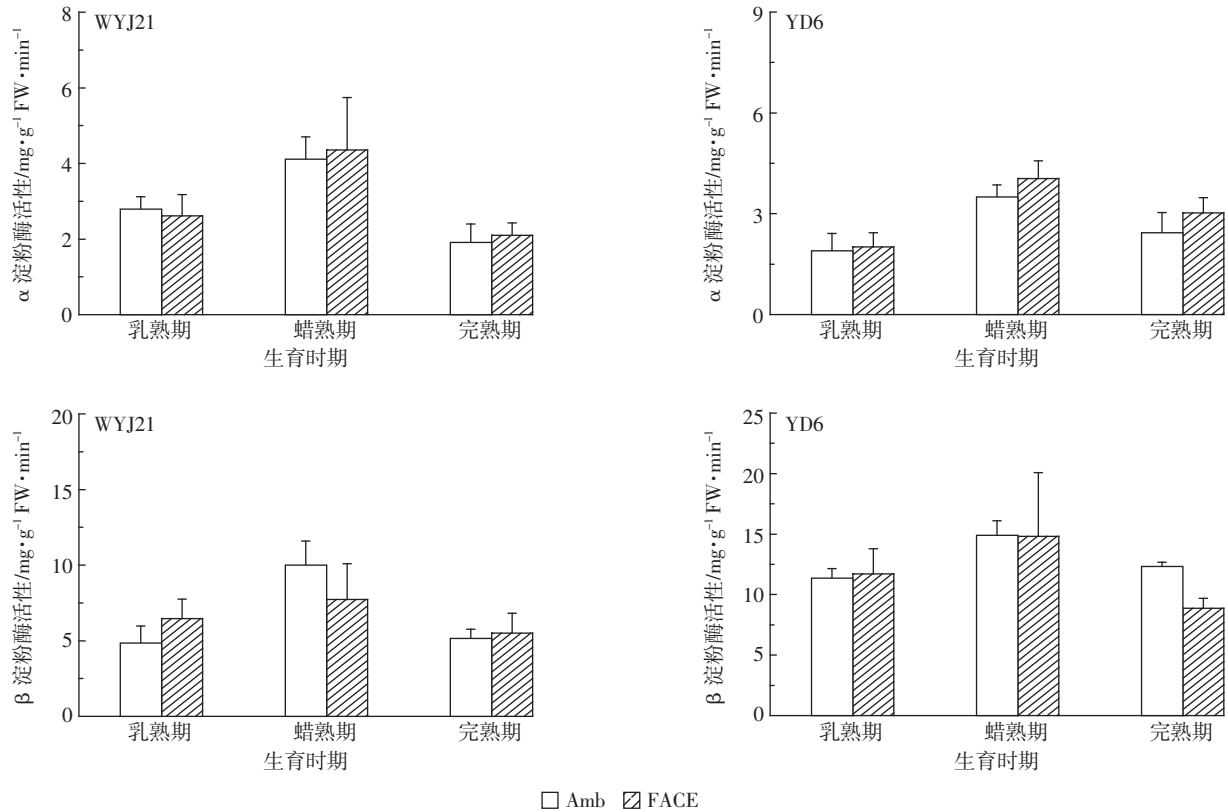


图 3 不同生育时期不同类型水稻籽粒中淀粉酶活性对高[CO₂]的响应

Figure 3 Responses of α-amylase and β-amylase in grain of different rice to elevated[CO₂] at different stages

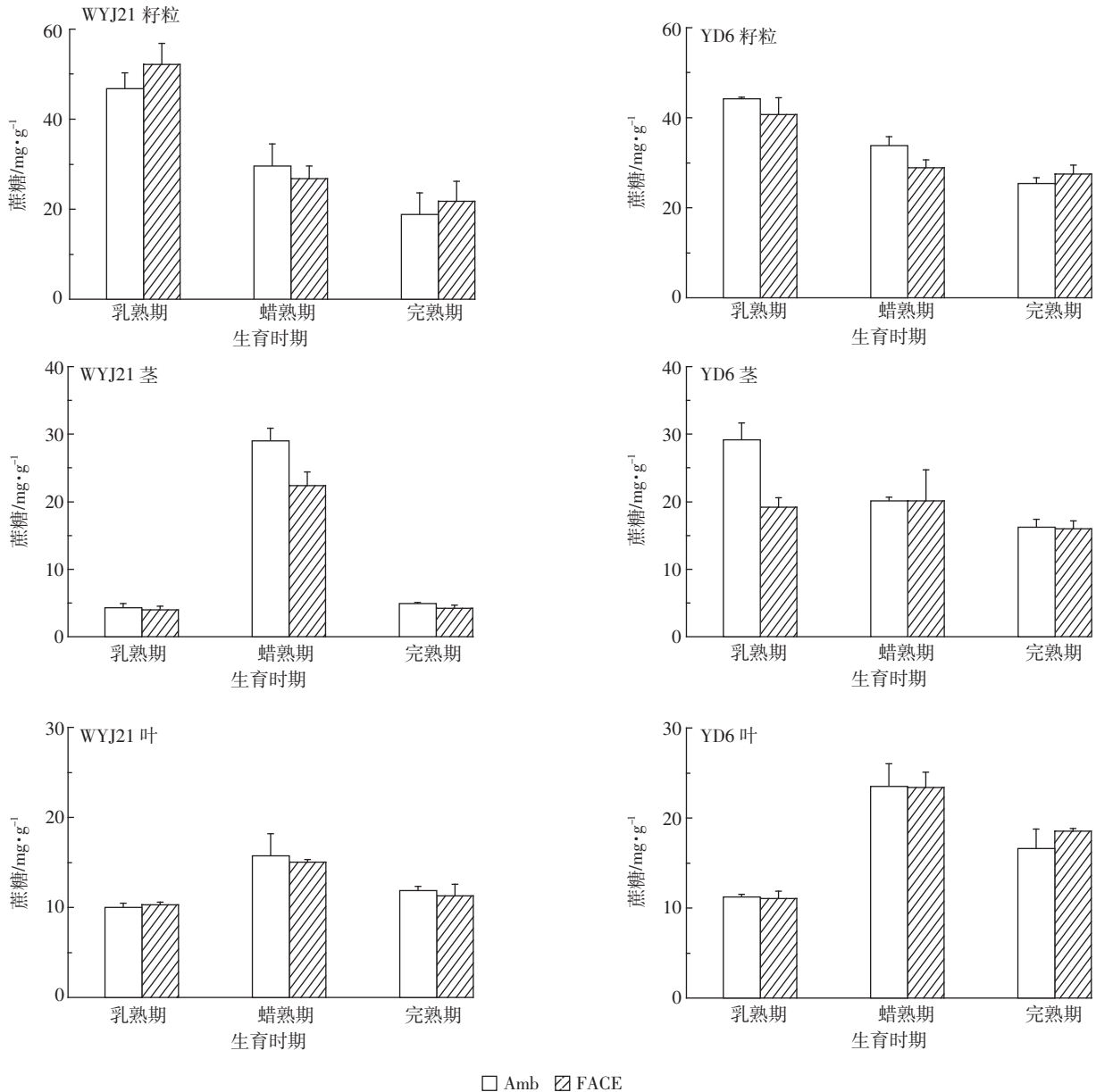
表 2 CO₂、时期、品种以及它们之间的交互作用对 α-淀粉酶、β-淀粉酶、蔗糖合成酶和磷酸蔗糖合成酶活性影响的显著性分析
Table 2 Significance of CO₂, period, cultivar and their interactions on activities of α-amylase, β-amylase, sucrose synthetase and sucrose phosphate synthase

处理 Treatment	α-淀粉酶 α-amylase/ mg·g ⁻¹ FW·min ⁻¹	β-淀粉酶 β-amylase/ mg·g ⁻¹ FW·min ⁻¹	蔗糖合成酶 Sucrose synthetase/ μg·g ⁻¹ FW·h ⁻¹		磷酸蔗糖合成酶 Sucrose phosphate synthase/μg·g ⁻¹ FW·h ⁻¹	
	G	G	S	L	S	L
CO ₂	ns	ns	**	*	**	**
时期	**	**	**	**	**	**
品种	ns	**	**	**	**	**
CO ₂ ×时期	ns	ns	**	ns	**	ns
CO ₂ ×品种	ns	ns	ns	ns	*	*
时期×品种	*	ns	*	**	**	**
CO ₂ ×时期×品种	ns	ns	ns	ns	**	+

($P=0.005$), YD6 在灌浆中后期叶中蛋白质含量降幅高达 38.6% ($P=0.000$)。FACE 处理使 WYJ21 籽粒中蛋白质含量在乳熟期低于对照 34.1% ($P=0.042$), 而 YD6 籽粒中蛋白质含量在乳熟期较对照高出 73.6% ($P=0.001$), 中后期逐渐下降但无明显降幅。CO₂ 对水稻茎、叶中蛋白质含量的变化具有显著效应, CO₂、时期、品种以及它们的交互作用对水稻茎、叶、粒中蛋白质含量的影响达到显著性水平(表 1)。

3 讨论

大气 CO₂ 浓度升高在提高水稻产量和生物量的同时, 也改变了碳水化合物在植株中的转运及分配。黄建晔等^[21]指出 FACE 下水稻茎鞘中积累了大量的可溶性碳水化合物, 而水稻籽粒的灌浆物质来源于源器官(叶片与茎鞘)制造和积累的碳水化合物, 因而作为籽粒碳水化合物组成部分的淀粉(直连和支

图4 不同生育时期不同类型水稻各器官中蔗糖含量对高[CO₂]的响应Figure 4 Responses of sucrose in each organs of different rice to elevated [CO₂] at different stages

链淀粉),其含量提高的物质基础是存在的。另有研究表明,水稻花前储存在茎中的可溶性碳水化合物的主要形式为淀粉^[22],淀粉必须首先降解为单糖,再合成蔗糖向籽粒运转。淀粉的降解可在酶的作用下通过水解和磷酸化反应完成,包括: α 淀粉酶、 β 淀粉酶、 α 葡萄糖苷酶和淀粉磷酸化酶^[22]。本文主要研究了FACE处理对两水稻籽粒中 α 淀粉酶、 β 淀粉酶的影响。在灌浆期FACE处理并未显著改变WYJ21籽粒中 α 淀粉酶和 β 淀粉酶的活性,由此导致该处理下籽粒中淀粉含量较对照无明显差异。对YD6而言,FACE处理在灌浆后期显著降低了 β 淀粉酶的活性,使其对

淀粉的降解程度减小,相关分析研究表明直链淀粉和支链淀粉含量与 β 淀粉酶活性显著正相关($r^2=0.713$, $r^2=0.741$),从而使后期籽粒中淀粉含量显著增加。由于淀粉代谢途径复杂且特别^[23],我们推测本研究中淀粉含量的变化趋势可能与他酶(如 α 葡萄糖苷酶和淀粉磷酸化酶)的改变也有关系,有待进一步研究。

水稻通过茎叶等绿色组织进行光合作用合成有机物,并以蔗糖的形式转运到籽粒中,经过一系列酶参与,部分蔗糖在叶绿体中合成淀粉^[24]。参与蔗糖生成的主要酶有SS和SPS,SS既可催化蔗糖合成又可催化蔗糖分解,但通常认为SS主要起降解蔗糖的作

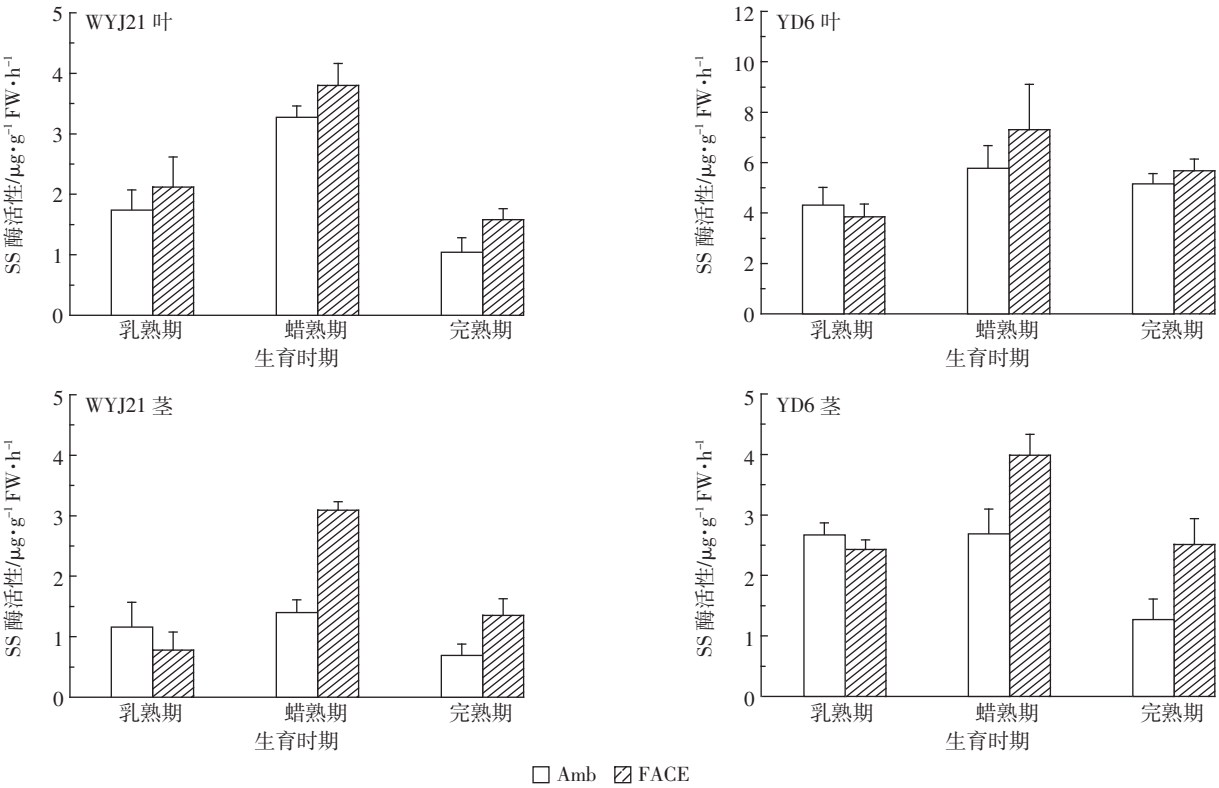


图 5 不同生育时期不同类型水稻各器官中 SS 酶活性对高[CO₂]的响应

Figure 5 Responses of sucrose-synthase in leaves and stems of different rice to elevated [CO₂] at different stages

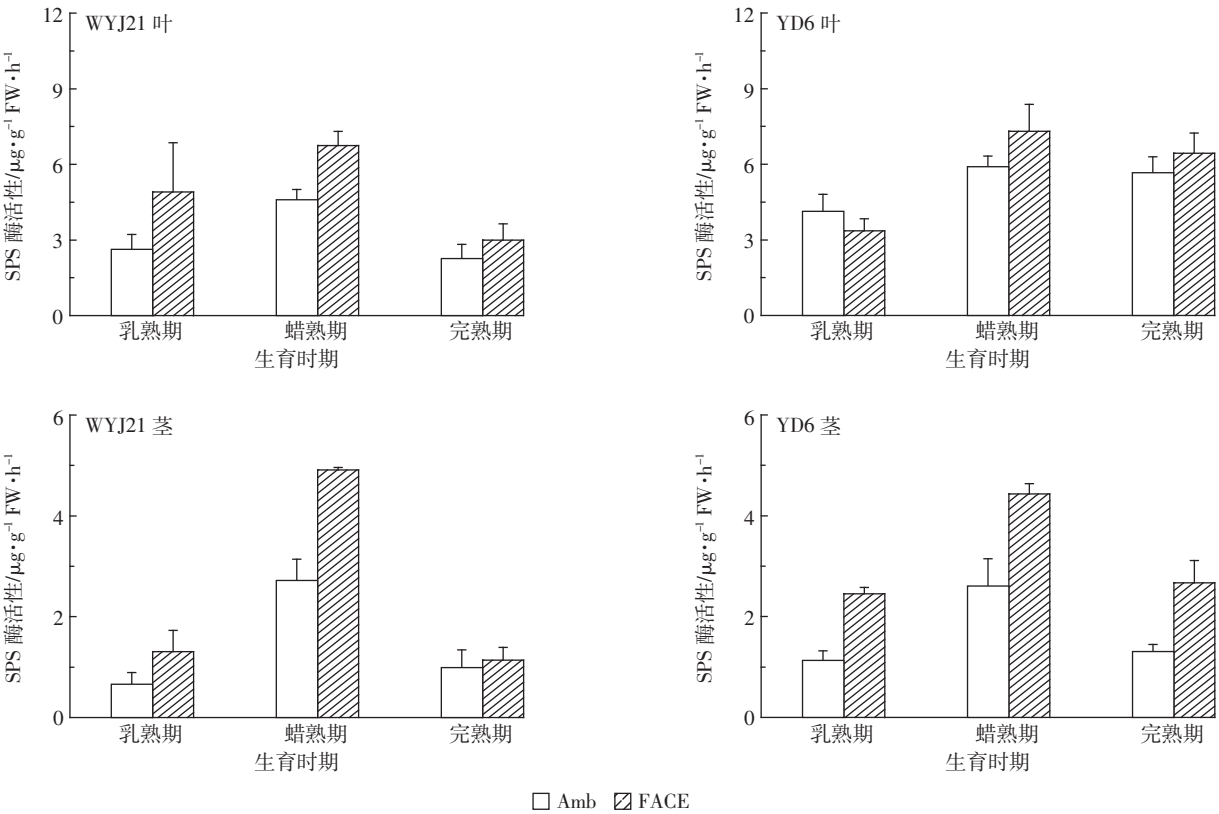
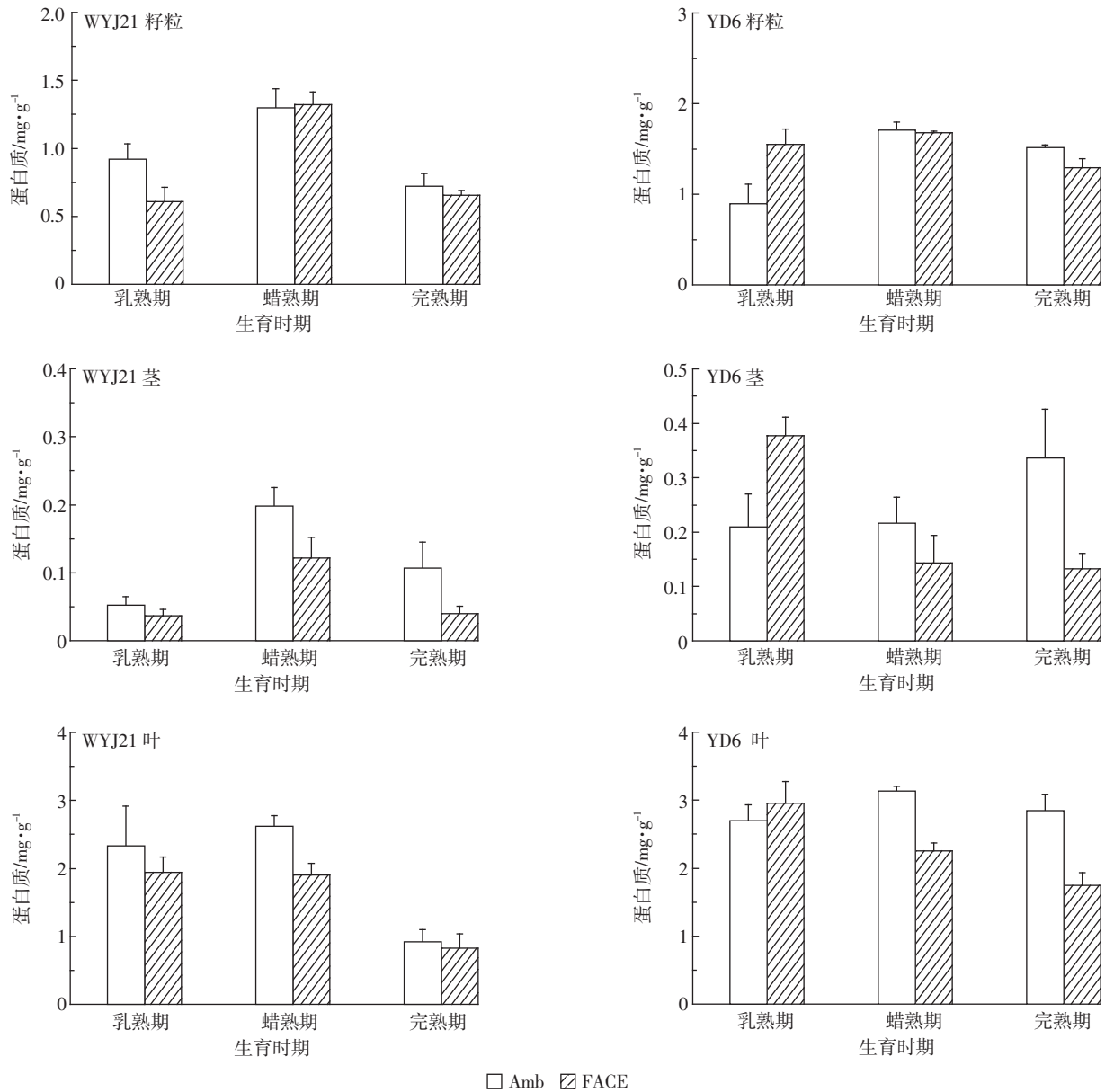


图 6 不同生育时期不同类型水稻各器官中 SPS 酶活性对高[CO₂]的响应

Figure 6 Responses of sucrose phosphate synthase in leaves and stems of rice to elevated [CO₂] at different stages

图7 不同生育时期不同类型水稻各器官中蛋白质对高[CO₂]的响应Figure 7 Responses of soluble protein in each organs of different rice to elevated [CO₂] at different stages

用,SPS 则负责蔗糖的积累^[25]。本研究发现 FACE 处理下两水稻叶中 SS 和 SPS 变化规律基本一致,在整个灌浆期间 SS 和 SPS 酶活性均高于对照处理,但叶片中蔗糖含量变化不显著,推测是由于叶中蔗糖的合成与降解速率相当所致,经相关性分析发现叶中蔗糖含量与 SS 和 SPS 活性均显著正相关($r^2=0.903$, $r^2=0.921$)。FACE 处理下两水稻茎中 SS 酶活性在灌浆中后期显著高于对照,SPS 酶活性在整个灌浆期都显著高于对照。WYJ21 茎中蔗糖含量在蜡熟期显著下降,说明此时 WYJ21 茎中 SS 酶活性占主导作用。YD6 茎中蔗糖含量则在乳熟期显著下降,推测由于 YD6 水

稻库容大于 WYJ21,使得 YD6 早于 WYJ21 出现单位质量蔗糖含量的下降。另外随着生育期的延长,相同处理下籽粒中蔗糖含量逐渐下降,茎叶中蔗糖含量出现先升高后降低的变化趋势。我们推测在水稻成熟过程中,由于蔗糖不断转化成淀粉,使得库容逐渐缩小限制了更多的蔗糖输入籽粒^[26],从而导致茎叶中蔗糖含量累积。同时,由于底物浓度的增大,促使蔗糖的代谢向降解方向进行,最终在后期降低了蔗糖在茎叶中的含量。分析发现 FACE 对两种水稻叶和籽粒中蔗糖含量无显著影响,但是对 SS 和 SPS 活性有显著影响,因此未来可通过进行 ¹³C 标记的研究来进一步分析

此现象的原因。

大气 CO₂ 浓度增加使得作物茎叶、果实和种子中可溶性 N、蛋白质均有所降低,从而导致营养品质的下降^[27]。王惠贞等^[28]研究发现,CO₂ 浓度增高条件下水稻叶片中可溶性蛋白质含量降低,Nakano 等^[29]研究也表明高浓度 CO₂ 下水稻叶片中的 N 含量下降。因此,籽粒灌浆中源器官中 N 积累量降低是造成籽粒中蛋白质含量下降的一个不可忽视的因素。本研究 FACE 处理对灌浆期两水稻茎、叶、粒中蛋白质含量的影响整体表现为下降趋势且 YD6 茎、叶中蛋白质的含量下降达到显著水平。对籽粒蛋白质含量的研究表明,FACE 处理显著降低了水稻籽粒中蛋白质的含量^[8,13]。本研究完熟期实验结果与以往类似,但两水稻籽粒中蛋白质含量下降并不显著,可能与不同的水稻品种在不同生育时期其蛋白质的积累有所不同,或是与两水稻种植区氮肥施用量不同有关。

本试验从灌浆过程入手对灌浆期不同类型水稻在 FACE 处理下地上部各器官营养物质及相关代谢酶活性的动态变化进行了较为客观的分析,与以往的相关研究相比,部分结果未表现出显著的 CO₂ 响应,可能与当季的气候或施肥条件有关。同时本实验模拟的是 20 世纪中叶的 CO₂ 浓度,在一定范围内,随着 CO₂ 浓度升高水稻的响应会增强。由于 C3 植物的 CO₂ 饱和点不明显,而且本研究平台以往的试验结果表明,在现有基础上增加 200 μL·L⁻¹ 情形下,水稻的光合速率依旧升高,所以对于不同增幅的 CO₂ 浓度(50、100、150 μL·L⁻¹),作物的响应趋势应该类似但响应程度会有所不同。另外,关于有机物质运输方面,有研究表明稻茎中碳同化物的转运与 α 淀粉酶、β 淀粉酶活性高度相关^[30],今后可针对 FACE 条件下水稻茎叶中 α、β 淀粉酶活性的改变以及调控各类酶活性的相关基因表达展开研究。参与有机物合成和运输过程中相关激素的变化以及灌浆期不同类型水稻地下部分对高浓度 CO₂ 的响应,也有待于今后试验的进一步探讨。由于本试验只进行了一年,在叶片、茎和籽粒采样过程中,不均匀采样也可能导致误差,未来可增加试验年限及其他类型水稻对 FACE 响应的研究,通过较为系统完善的研究为未来大气环境下水稻的栽培和管理调控提供一定的参考。

4 结论

FACE 处理显著降低了 YD6 籽粒中 β 淀粉酶活性,提高了淀粉含量。两水稻茎中蔗糖含量在 FACE

处理下显著下降,YD6 茎中 SS 及 SPS 活性后期显著增加,WYJ21 茎中 SPS 活性在前期显著增加。此外,FACE 处理降低了两水稻体内蛋白质含量且 YD6 中降幅大于 WYJ21。综上所述,在 CO₂ 浓度升高对灌浆期水稻有机物合成与分配方面,籼稻 YD6 的响应一定程度上大于粳稻 WYJ21。

参考文献:

- [1] IPCC(The Intergovernmental Panel on Climate Change). Climate change 2013:The physical science basis. http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_and_data.shtml.
- [2] Reddy A R, Rasineni G K, Raghavendra A S. The impact of global elevated CO₂ concentration on photosynthesis and plant production[J]. *Current Science*, 2010, 99(1):46-57.
- [3] 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 Crop Research*, 2006, 98:141-150.
- [4] Wang Y X, Frei M, Song Q L, et al. The impact of atmospheric CO₂ concentration enrichment on rice quality: A research review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(6):277-282.
- [5] 李军营, 徐长亮, 谢 辉, 等. CO₂ 浓度升高加快水稻灌浆前期籽粒的生长发育进程[J]. 作物学报, 2006, 32(6):905-910.
LI Jun-ying, XU Chang-liang, XIE Hui, et al. Acceleration of grain growth and development process by FACE during early grain filling stage of rice(*Oryza sativa* L.)[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(6):905-910.
- [6] 董桂春, 王余龙, 黄建晔, 等. 稻米品质性状对开放式空气二氧化碳浓度增高的响应[J]. 应用生态学报, 2004, 15(7):1217-1222.
DONG Gui-chun, WANG Yu-long, HUANG Jian-ye, et al. Response of rice grain quality traits to free-air CO₂ enrichment[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(7):1217-1222.
- [7] Taub D, Miller B, Allen H. Effects of elevated CO₂ on the protein concentration of food crops: A meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(3):565-575.
- [8] 周晓冬, 赖上坤, 周 娟, 等. 开放式空气中 CO₂ 浓度增高(FACE)对常规粳稻蛋白质和氨基酸含量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(7):1264-1270.
ZHOU Xiao-dong, LAI Shang-kun, ZHOU Juan, et al. The impact of free air CO₂ enrichment(FACE) on protein and amino acids concentration of conventional japonica rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(7):1264-1270.
- [9] 张 旭, 刘彦卓, 孔清霓, 等. 高 CO₂ 浓度下水稻高产品种特三矮 2 号的生长、产量与米质的研究[J]. 应用与环境生物学报, 1998, 4(3):238-242.
ZHANG Xu, LIU Yan-zhuo, KONG Qing-ni, et al. Growth, grain yield and kernel quality of high yield rice variety Te-San-Ai 2 growing in a simulated CO₂ enrichment habitat[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 1998, 4(3):238-242.
- [10] Seneweera S P, Conroy J P. Growth, grain yield and quality of rice(*Oryza sativa* L.) in response to elevated CO₂ and phosphorus nutrition[J].

- Plant nutrition for Sustainable Food Production and Environment*, 1997, 78:873–878.
- [11] Terao T, Miura S, Yanagihara T, et al. Influence of free-air CO₂ enrichment(FACE) on the eating quality of rice[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2005, 85(11):1861–1868.
- [12] Yang L X, Wang Y L, Dong G C, et al. The impact of free-air CO₂ enrichment(FACE) and nitrogen supply on grain quality of rice[J]. *Field Crops Research*, 2007, 102(2):128–140.
- [13] 徐长亮, 李军营, 谢 辉, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度升高对稻米品质的影响[J]. 中国农学通报, 2008, 24(9):391–397.
XU Chang-liang, LI Jun-ying, XIE Hui, et al. Effect of free air CO₂ enrichment to rice quality of rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(9):391–397.
- [14] Li J Y, Liu X H, Cai Q S, et al. Effects of elevated CO₂ on growth, carbon assimilation, photosynthate accumulation and related enzymes in rice leaves during sink-source transition[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(6):723–732.
- [15] Thitisaksakul M, Jimenez R C, Arias M C, et al. Effects of environmental factors on cereal starch biosynthesis and composition[J]. *Journal of Cereal Science*, 2012, 56(1):67–80.
- [16] 何照范. 粮油籽粒品质及其分析技术[M]. 北京:农业出版社, 1985:275–297.
HE Zhao-fan. Grain quality of cereal and the analytical technique[M]. Beijing: Agriculture Press, 1985:275–297.
- [17] 汤章城. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京:科学出版社, 1999:127.
TANG Zhang-cheng. Experimental guide of the modern plant physiology[M]. Beijing: Science Press, 1999:127.
- [18] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72:248–254.
- [19] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2000:169–172.
LI He-sheng. Experiment principle and technology of plant physiology and biochemistry[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000:169–172.
- [20] Nakamura Y, Utsumi Y, Sawada T, et al. Characterization of the reactions of starch branching enzymes from rice endosperm[J]. *Plant Cell Physiology*, 2010, 51(5):776–794.
- [21] 黄建晔, 董桂春, 杨洪建, 等. 开放式空气 CO₂ 增高对水稻物质生产与分配的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(2):253–257.
HUANG Jian-ye, DONG Gui-chun, YANG Hong-jian, et al. Effect of free-air CO₂ enrichment on biomass accumulation and distribution in rice[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(2):253–257.
- [22] 范桂芝, 蔡庆生, 朱建国. CO₂ 浓度升高对水稻灌浆期茎鞘中碳水化合物代谢及其产量的影响[J]. 中国农学通报, 2008, 24(10):272–275.
FAN Gui-zhi, CAI Qing-sheng, ZHU Jian-guo. Effect of elevated CO₂ on yield and metabolism of carbohydrate during grain filling in rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(10):272–275.
- [23] James M G, Denyer K, Myers A M. Starch synthesis in the cereal endosperm[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6:215–222.
- [24] 司丽珍, 储成才. 植物蔗糖合成的分子机制[J]. 中国生物工程杂志, 2003, 23(1):11–16.
SI Li-zhen, CHU Cheng-cai. Manipulation of sucrose synthesis in transgenic plants[J]. *Journal of Chinese Biotechnology*, 2003, 23(1):11–16.
- [25] 张明方, 李志凌. 高等植物中与蔗糖代谢相关的酶[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(3):289–295.
ZHANG Ming-fang, LI Zhi-ling. Sucrose metabolizing enzymes in higher plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2002, 38(3):289–295.
- [26] 李国辉, 崔克辉. 水稻蔗糖转运及其与产量形成的关系[J]. 植物生理学报, 2014, 50(6):735–740.
LI Guo-hui, CUI Ke-hui. Sucrose Translocation and its relationship with grain yield formation in rice[J]. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(6):735–740.
- [27] 柴如山, 牛耀芳, 朱丽青, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对农产品品质影响的研究进展[J]. 应用生态学报, 2011, 22(10):2765–2775.
CHAI Ru-shan, NIU Yao-fang, ZHU Li-qing, et al. Effects of elevated CO₂ concentration on the quality of agricultural products: A review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(10):2765–2775.
- [28] 王惠贞, 赵洪亮, 冯永祥, 等. 北方水稻生育后期剑叶可溶性物质含量及植株生产力对 CO₂ 浓度增高的响应[J]. 作物学报, 2014, 40(2):320–328.
WANG Hui-zhen, ZHAO Hong-liang, FENG Yong-xiang, et al. Response of soluble substances content in flag leaves during late growth stage and plant productivity of rice to elevated CO₂ in North China[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(2):320–328.
- [29] 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, 115:191–198.
- [30] 杨建昌, 徐国伟, 王志琴, 等. 旱种水稻结实期茎中碳同化物的运转及其生理机制[J]. 作物学报, 2004, 30(2):108–114.
YANG Jian-chang, XU Guo-wei, WANG Zhi-qin, et al. Remobilization of carbon assimilates in the stems during grain filling and its physiological mechanism in dry cultivated rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(2):108–114.