

水稻发育对光周期和CO₂浓度的响应

J. T. Baker L. H. Allen Jr. 等

摘要 地球大气中CO₂浓度的增加已引起了人们对CO₂对植物的影响,尤其是对世界粮食供应的未来展望的兴趣。水稻是一种主要的粮食作物,人们对CO₂浓度在水稻生理生长期和整个生育期的影响了解相对较少,而这是一个水稻品种对一特定地区环境适应性的一个重要方面。本研究的目的是确定一个当代改良水稻品种(*Oryza sativa*, 品种IR-30)在两个对照的光周期下对不同CO₂浓度的响应。在整个生育期中,水稻植株生长在置于室外、采用自然光照并由计算机控制环境条件的人工气候室中。室内的CO₂浓度分别为160、250(低于环境浓度)、330(环境浓度)、500、660和900(高于环境浓度) $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 空气。在1987年,整个试验进行了两次。第一次即早稻试验在营养生长阶段内延长了光周期,而第二次即晚稻(LPR)试验只利用自然出现的光周期。在两个试验中,营养生长期的主茎叶片发育速率均比生殖生长期的主茎叶片发育速率快,同时在营养生长阶段,出叶速度随CO₂处理而加快。在晚稻试验中,与等于环境CO₂浓度和低于环境CO₂浓度的处理相比,高于环境CO₂浓度处理下的水稻幼穗分化和孕穗期出现较早,且整个生育期缩短。这种随CO₂浓度上升而产生的植物发育加速现象与CO₂引起的营养生长阶段内主茎叶片的减少有关。相对于晚稻试验,在早稻试验中水稻植株发育对CO₂的响应的减弱是由人为延长光周期迫使生殖生长发育阶段推迟引起的,在高于环境浓度处理中更是如此。鉴于全球大气中CO₂浓度的持续增大,CO₂导致的发育加速和全生育期缩短可能会成为一个参与挑选水稻品种和安排特定地区农事活动的水稻学家和育种学家感兴趣的问题。

一、前言

在上一个冰期,地球大气中的CO₂浓度

可能很低,为160—200 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ (De-
lmas等,1980)。近来,CO₂浓度已由1958
年的315 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 升高到1985年的

345 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 以上(Bacastow等,1985)。由于继续使用矿物燃料,预计到下一世纪的某一时刻 CO_2 浓度将加倍。

CO_2 浓度主要通过其对光合作用和 气孔生理的直接作用而影响许多植物过程。因此, CO_2 浓度的增加可促进 C_3 禾本科植物的生长,从而提高产量(Cock 和 Yoshida,1973; Fisher 和 Aguilar, 1976; Gifford,1977; Sionit 等, 1981)。然而,水稻长期暴露于不同 CO_2 浓度下其阶段发育速度的反应还未研究。由于水稻是世界上 16 亿人二分之一的口粮及另外 4 亿人四分之一至二分之一的口粮,故研究水稻的生长发育对 CO_2 浓度的响应相当重要。

水稻的生长发育包括三个主要阶段:营养生长、生殖生长和成熟阶段(Stansel, 1975)。营养生长阶段包括出苗至幼穗分化,这一时期以叶片、分蘖的分化和出现为特征。生殖生长阶段从幼穗分化开始至开花,以穗的发育和叶片分化的终止为特征。成熟阶段从开花至成熟,包括籽粒充实及其成熟过程。

一般认为水稻为短日照植物,当其处于长日照条件下时,水稻穗分化推迟甚至不出现(Vergara 和 Chang, 1985)。当品种间在感光性上存在较大差异时,全生育期长度的不同主要由营养生长阶段的长短决定,因此,早熟品种的营养生长阶段较晚熟品种的短(Vergara 和 Chang,1985)。全生育期长度及光周期(光照期)和温度对该长度的影响决定了水稻品种在一地区的适应性(Chang 和 Vergara, 1971)。

本研究的目的是确定水田生长的水稻其生长发育对长期处于低于周围 CO_2 浓度、等于周围 CO_2 浓度及高于周围 CO_2 浓度的环境中的响应。同时进一步对在两种光周期下水稻生长发育对上述 CO_2 浓度的响应状况进行比较。

二、材料和方法

人工气候室

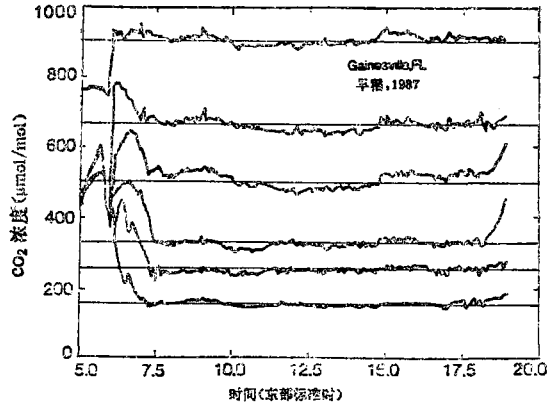


图 1 1987 年 4 月 6 日早稻的 6 个 CO_2 处理中 CO_2 浓度控制质量的例子。水平线表示 CO_2 浓度,其目标浓度分别为 160、250、330、500、660、900 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 空气。二氧化碳浓度以 300 秒为间隔进行监测

水稻(*Oryza sativa* L., 品种‘IR-30’)整季生长在六间人工气候室内(Jones 等于 1984 年已有详述),这些人工气候室暴露在自然光照中,用透明丙烯酸材料建成,其高度为 1.5 米,横截面为 2.0 $\times$ 1.0 米。底部是一截面为 1.5 $\times$ 0.8 米、深为 0.5 米的铝箱,可以为正在生长的水稻提供一不漏水、水层可没过根的土壤环境。

各人工气候室白天 CO_2 浓度分别为 160、250 $\mu\text{mol/mol}$ (低于环境 CO_2 浓度),330 $\mu\text{mol/mol}$ (等于环境 CO_2 浓度)及 500、660 或 900 $\mu\text{mol/mol}$ (高于环境 CO_2 浓度)(图 1)。在光合作用期间,一个由计算机控制、电磁阀调节的 CO_2 注入系统向室内补充植物吸收的 CO_2 。另一个类似的控制系统在低光合速率阶段通过向室内注入没有 CO_2 的空气,维持室内的 CO_2 浓度低于环境的 CO_2 浓度。这一阶段发生在封垅前或低光强阶段。

干球温度和露点温度分别控制在 31 $^{\circ}\text{C}$ 和 18 $^{\circ}\text{C}$,稻田水深控制在土壤表层以上 5cm。把电热器置于水中将水温控制在 27 $^{\circ}\text{C}$,电热器用塑包镍铬合金加热线绕在铝棒之上制成。

栽培

本试验在 1987 年实施了两次,两次播种日期分别为 1 月 22 日(早稻,EPR)和 7 月 23

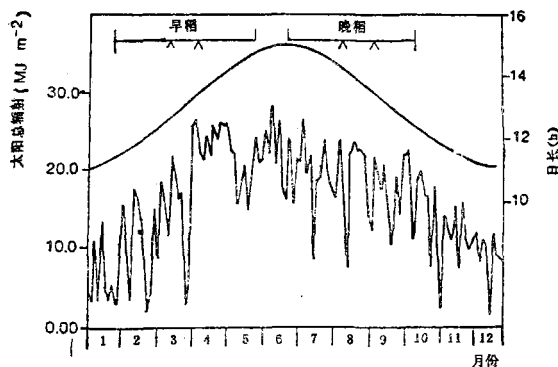


图2 早稻(EPR)和晚稻(LPR)试验的总辐射和日长(民用曙光到民用暮光)。符号表示两个试验中等于环境 CO_2 浓度 ($330 \mu\text{mol/mol}$) 处理下的幼穗分化和开花时间。早稻试验中的 $\times$ 表示使光周期延长到超过18小时的额外光源的停用时间

日(晚稻, LPR)(图2)。为了比较不同光照期下水稻发育对各种 CO_2 浓度的响应状况, 在早稻试验期间延长了光照, 方法是用4只额外的75W白炽灯在东部标准时17:00—24:00间增加光照, 至1987年3月2日。因此, 两个试验的主要差别是在早稻试验中增加了用于延长光照的光源。

在两个试验中, 均采用手工直播方法, 每间人工气候室播11行, 行距为17.8 cm, 在稻秧处于二叶期时进行间苗, 将密度控制在每平方米235株。为模拟田间自然光照条件, 室外冠层高度上保持遮荫设备。

早稻和晚稻试验所使用的土壤分别为Chandler细砂土和Zolfo细砂土。在灌水前, 两个试验分别以12、11、11 g/m^2 和10、9、9 g/m^2 的比例施入氮、磷、钾肥。早稻试验分别在播后32、51、61天时加追4.5、4.5、8.0 g/m^2 的氮肥。晚稻试验分别在播后23、43、64天时加追4.8、4.8、9.5 g/m^2 氮肥。所施氮肥均为尿素。

生长发育测定

每间人工气候室设5个重复, 其主茎在注水之前分别挂上了小塑料环, 按Haun(1973)的方法, 用每周测定2—3次的叶片长度确定植物主茎的叶片发育期。Haun生长单位的计算是将正在生长的可见部分叶长除以上一片展开叶叶长所得的商加上上一展开叶的

叶数*。如一主茎叶龄为8.4, 表明该主茎有8片展开叶和一片叶长为上一展开叶十分之四的生长叶。在晚稻试验中, 在播种后第19天有所破坏地抽取10株主茎样株, 对它们进行叶长测定及Haun生长单位计算。

每两周取5株主茎进行解剖并测定幼穗分化期。此时发育的小穗茎节至穗尖之间的长度达1—4 mm。在两个试验中, 抽穗和生理成熟均以冠层状况来估算。

三、结 果

出叶

在两个试验的所有 CO_2 处理中, 播种后Haun生长单位的日变化曲线具有两种截然不同的出叶速度, 营养生长阶段出叶速度较快而营养生长后期及生殖生长前期出叶速度较慢。图3给出了这种出叶速度变化的一个例子, 其 CO_2 处理为 $330 \mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 。正如以前所描述的水稻幼穗分化时出叶速度明显减慢(Yoshida, 1977; Vergara, 1980), 而春小麦的出叶速度接近双峰型(Baker等, 1986)。在本文的两个试验中, 所有主茎包括旗叶在内的最后五张叶片均在较慢出叶速度阶段出现。在两个试验中, 从解剖的主茎观测到这种突然变速, 这表明出叶速度的这种突降可能是在生殖生长开始和叶片分化末期出现的植物激素转移的一个标志。

相邻两片叶出现的间隔日数称为出叶间隔(PI)(Klepper等, 1982), 对营养生长和生殖生长两个阶段而言, 每一挂签主茎的出叶间隔均由Haun生长单位与播后日数的线性回归曲线的斜率的倒数确定。所有回归方程的 R^2 都大于0.97。

两个试验中出叶间隔具有类似的变化趋势。营养生长阶段出叶间隔PI为每叶3.3—4.1天, 而生殖生长期为每叶6.4—9.9天。早稻试验中, 营养生长阶段出叶间隔PI随

* 原文有误, 直译为: Haun生长单位的计算是将上一展开叶叶长除以正在生长叶的可见部分叶长所得的商加上上一展开叶的叶数。

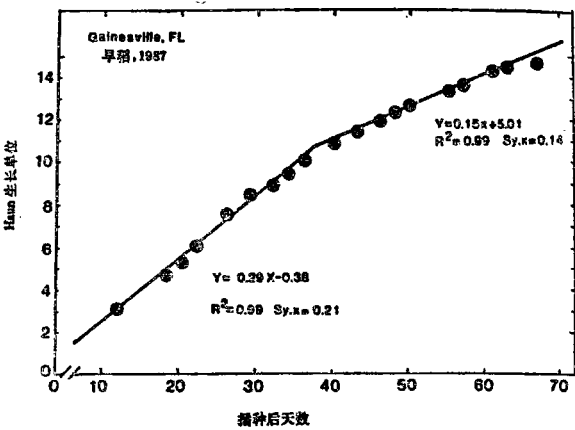


图 3 早稻试验中 330 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 空气处理下一株挂签植株的 Haun 生长单位与播种后天数的关系

表 1 CO_2 处理对早稻(EPR)和晚稻(LPR)营养生长阶段和生殖生长阶段中出叶间隔天数的影响

CO_2 处理 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	出叶间隔(每叶天数)			
	营养生长阶段		生殖生长阶段	
	EPR	LPR	EPR	LPR
160	4.1	3.6	7.1	8.6
250	4.1	3.7	6.6	9.9
330	3.6	3.3	6.9	8.6
500	3.4	3.8	7.0	8.7
660	3.3	3.6	6.4	7.4
900	3.6	3.6	6.7	8.0
$\text{LSD}_{0.05}$	0.6	NS	NS	1.3

注: $\text{LSD}_{0.05}$ 表示信度为 0.05 的最小显著差, NS表示不显著

CO_2 浓度从低于环境 CO_2 浓度至高于环境 CO_2 浓度而缩短(见表 1)。由于第 4 张叶片

以后潜在分蘖速率变成以指数增加(Yoshida, 1981), 所以这种量值虽小但可测到的叶片生长速度随 CO_2 浓度的增加而加快的趋势能影响水稻的生长和产量。在晚稻试验中, 营养生长阶段虽没有明显的差异, 但播后第 19 天 10 株的抽样观测结果为: CO_2 浓度从 160—900 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$, Haun 生长叶龄分别是 6.5 ± 0.2 、 6.8 ± 0.3 、 6.9 ± 0.4 、 6.9 ± 0.4 、 7.2 ± 0.5 和 7.3 ± 0.2 叶, 这再一次证明: 随着 CO_2 浓度的增加, 叶片出叶速度略加快。

Gifford(1977)在人工气候室盆栽试验中发现, CO_2 浓度对小麦出叶间隔(PI)没有影响。而 Imai 和 Murata (1979)发现, CO_2 浓度处于 1000 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 时水稻出叶速度较处于 300 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 时的快。

主茎叶片数

幼穗分化时挂签的主茎叶片数可用 Haun 生长单位日变化曲线的回归方程计算。对于晚稻而不是早稻, CO_2 浓度的增加导致了穗分化时主茎叶片数减少以及主茎总叶片数的减少(表 2)。晚稻试验中, 这种随 CO_2 浓度的增加而主茎叶片数的减少是由于 CO_2 浓度增加造成了营养生长阶段形成的叶片数减少造成的。两个试验在叶片数上的差别应归因于早稻试验中光周期的延长, 光周期延长使生殖器官发育推迟, 尤其表现在等于环境 CO_2 浓度和高于环境 CO_2 浓度这两个处理中。因此, CO_2 对水稻发育速度的影响可以

表 2 CO_2 处理对早稻(EPR)和晚稻(LPR)在幼穗分化和孕穗期主茎叶片数的影响

CO_2 处理 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	幼穗分化期主茎Haun发育期		最终主茎叶片数	
	EPR	LPR	EPR	LPR
160	12.1	12.9 NS	15.4	15.3 NS
250	12.0	12.0 NS	14.6	14.2 NS
330	11.8	11.6 NS	14.8	13.6**
500	12.1	10.7**	14.8	13.0**
660	12.2	10.5**	14.6	12.8*
900	12.0	10.5**	14.6	12.8*
$\text{LSD}_{0.05}$	NS	0.8	NS	0.8

*、** 表示在一特定 CO_2 浓度下, 两种播种期试验具有的显著性差异的假设分别通过信度为 0.05 和 0.01 的 t-检验, 其它符号同表 1。

表 3 CO₂ 处理对早稻(EPR)和晚稻(LPR)发育期的影响

CO ₂ 处理 (μmol/mol)	生殖生长阶段叶片发育开始 (BRPLD)		幼 穗 分 化		孕 穗 期	
	EPR	LPR	EPR (播种后日数)	LPR (播种后日数)	EPR	LPR
160	42	35**	54	57	77	77NS
250	38	29 NS	54	57	71	81NS
330	37	26*	50	51	71	69NS
500	34	25**	50	45	69	66NS
660	34	24*	50	45	66	59*
900	34	25**	50	45	67	62NS
LSD _{0.05}	3.6	4.5			7.1	9.7

*、** 同表 2，其它符号同表 1

用光周期调节。

生殖发育

对于两个试验中的挂签主茎，增加 CO₂ 浓度的处理导致从播种至出叶速度突变的天数即从播种至生殖生长阶段叶片发育开始的天数(BRPLD)减少(表 3)。同样，播种至穗分化及孕穗期的天数(表 3)也随着 CO₂ 浓度的增加而减少。早稻试验的 CO₂ 处理中生育期的不同(表 3)主要归因于营养生长期出叶间隔 PI 的不同(表 1)。这是因为早稻试验中各 CO₂ 处理的植株最后叶片数极为相似(表 3)。晚稻试验中，水稻播种至生殖生长阶段叶片发育开始(BRPLD)和穗始分化的天数对 CO₂ 浓度的不同处理响应较明显。总的来说，两个试验中播种至孕穗期的天数无明显的差异，这是因为在生殖生长阶段晚稻比早稻的出叶间隔 PI 更长一些，不过这种现象通常不明显。

这些结果表明随着 CO₂ 浓度的增加水稻全生育期长度将缩短。因此，未来全球大气 CO₂ 浓度的继续增加可能会影响水稻品种在一些地区的适应能力。

四、结 论

两个试验中，营养生长末期和生殖生长初期之间主茎分蘖出叶速率都比营养生长期慢。这表明这种出叶速度的突然变慢可能是植株从营养生长转入生殖生长以后进入幼穗分化的信号。在两个试验中，与高于环境 CO₂ 浓度相比，低于环境 CO₂ 浓度的处理使植株营养生长阶段叶片发育速度较慢。在晚稻试验中，随着 CO₂ 浓度的增加，由于营养生长阶段主茎生长叶片数减少，所以最终主茎叶片数减少。因此随着 CO₂ 浓度的增加导致营养生长阶段缩短。试验结果表明，晚稻试验中 CO₂ 诱导造成的叶片数减少和全生育期长度的缩短可以通过在营养生长阶段人为延长光照时间改变，这种方法已在早稻试验中采用。

参考文献(略)

钱端妮译自《Agricultural and Forest Meteorology》, Vol. 50, 1990, p.201—210

杨成钢校