

CO₂ 倍增条件下不同生育期水稻碳氮磷含量及其计量比特征

唐美玲^{1,2}, 肖谋良², 袁红朝², 王光军^{1*}, 刘守龙², 祝贞科², 葛体达², 吴金水²

(1. 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004; 2. 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125)

摘要: 生态化学计量比的变化特征在一定程度上可反映植物对环境条件变化适应的本质. 本研究利用 CO₂ 连续标记系统模拟大气 CO₂ 体积分数升高(800 × 10⁻⁶) 条件, 探讨水稻各器官 C、N、P 含量及其计量比变化的特征. 结果表明, CO₂ 倍增促进水稻各器官生长, 并增加了根冠比. 在植株生长过程中 CO₂ 倍增可一定程度上降低不同生育期内秸秆全氮(TN) 含量, 同时使得水稻根系、秸秆和籽粒的 C/N 比值增大, 降低 N 和提高 P 的利用效率. 多重比较和韦恩图分析表明 CO₂ 体积分数仅对水稻秸秆 TN 有着显著影响, 对水稻养分含量及其计量比特征的变异解释率均为 -1.0%, 即几乎不受 CO₂ 倍增影响. 在大气 CO₂ 体积分数升高条件下, 水稻各器官 C、N、P 含量及其计量比具有良好的计量学内稳性特征, 同时在不同生育期内其计量比变化特征与“生长速率理论”相符. 在农田管理措施中, 可适当施加氮肥来缓解 CO₂ 体积分数升高带来的养分平衡压力.

关键词: 生态化学计量学; CO₂ 倍增; 生育期; 动态平衡理论; 生长速率理论

中图分类号: X171 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2018)12-5708-09 DOI: 10.13227/j.hj.kx.201804241

Effect of CO₂ Doubling and Different Plant Growth Stages on Rice Carbon, Nitrogen, and Phosphorus and Their Stoichiometric Ratios

TANG Mei-ling^{1,2}, XIAO Mou-liang², YUAN Hong-zhao², WANG Guang-jun^{1*}, LIU Shou-long², ZHU Zhen-ke², GE Ti-da², WU Jin-shui²

(1. College of Life Science and Engineering, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; 2. Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China)

Abstract: The variation characteristics of ecological stoichiometric ratios can reflect the nature of plant adaptation to environmental changes. The C, N, and P contents, and their stoichiometric ratios in different organs of rice were studied using a CO₂ continuous labeling system, by simulating the increase of atmospheric CO₂ concentration (800 × 10⁻⁶). The results showed that CO₂ doubling promoted the growth of rice organs and increased the root/shoot ratio. CO₂ doubling reduced the shoot TN content in different growth periods, increased the C/N ratio in the rice root, shoot, and grain, decreased the N use efficiency, and improved the P use efficiency. Multiple comparison and Venn diagram analyses showed that CO₂ concentration only has a significant impact on the TN content in the rice shoot; it contributed little to the variation in rice nutrient content and their stoichiometric ratios, indicating that CO₂ doubling had no effect on these. Under the condition of elevated atmospheric CO₂ concentrations, the C, N, and P contents and their stoichiometric ratios, in rice organs had good homeostasis, and the stoichiometric change during growth periods was consistent with “the Growth Rate Theory”. In farmland management, appropriate nitrogen fertilizers can alleviate the nutrient balance pressure caused by the increase in CO₂ concentration.

Key words: ecological chemometry; CO₂ doubling; growth stage; dynamic equilibrium theory; growth rate theory

由于人类活动等影响, 大气二氧化碳(CO₂) 体积分数在 1850 ~ 2010 年间呈现指数形式增长^[1]. 世界气象组织(WMO) 和美国莫纳罗亚天文台近期都曾报道指出, 目前地球大气中的 CO₂ 体积分数是数百万年来最高的, 并已突破了 400 × 10⁻⁶ 大关. 预计到 2100 年, 二氧化碳体积分数可能增加至 550 × 10⁻⁶ ~ 850 × 10⁻⁶ ^[2], 而目前其影响已不容忽视. 大气中 CO₂ 体积分数的增加会刺激植物的生长, 影响生态系统养分元素的分配和利用过程^[3,4].

Kimball 等^[5] 的研究表明 CO₂ 体积分数升高会促进植物光合作用, 降低植株体内 N 含量, 提高生物量和 C₃ 作物产量, 其中根系生长的促进作用大于地上部分. 而林伟宏等^[6] 的研究认为, 虽然高体积分数 CO₂ 对水稻地上及地下生物量均具有显著促进

收稿日期: 2018-04-29; 修订日期: 2018-06-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(41771334, 41771337)

作者简介: 唐美玲(1993 ~), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为稻田土壤生态, E-mail: 3193067323@qq.com

* 通信作者 E-mail: wangji652@163.com

作用,影响了各器官中同化物的分配,但是未曾同人们预期的那样增加水稻产量。由于光适应现象、植物养分利用和营养分配等的复杂性以及试验模拟条件的差异性,大气中 CO₂ 体积分数的变化对农作物生长发育和养分循环的影响机制尚无一明确定论。

在全球气候变化和人为干扰大背景下,研究 C、N、P 等关键元素平衡的生态化学计量学现已广泛应用于分析植被组成和养分限制等方面^[7,8]。碳氮比(C/N)是植物光合产物分配方向的重要指标,可一定程度上表征碳、氮代谢协调程度^[9]。而氮磷比(N/P)是影响植物生产力和养分平衡的重要因子,可指示植物 N、P 养分元素限制情况^[10]。一些研究表明,在应对生存环境改变的情况下,由于植物器官功能分化等原因,不同生育期内各器官的 C/N/P 比值响应各异^[11]。在 CO₂ 体积分数升高条件下,一方面,植物可能会减少或增加 N 吸收,从而改变 C/N 比^[12,13]影响其光合产物流向;另一方面,植物各器官中 P 含量可能为不变、增加或者减少^[14-16],进而来调控植物各生育期的生命活动。在长期进化过程中,植物能够协调自身体内各器官元素计量比并维持自身特性的相对稳定,即生态化学计量学的核心理论——“动态平衡理论”^[17-19]。尽管过去几十年间,有关植物对 CO₂ 体积分数升高响应的报道数不胜数^[20-24]。然而,很少有人研究在 CO₂ 体积分数升高条件下不同生育期内农作物 C、N、P 计量比的变化特征。因此,基于生态化学计量学原理,研究作物各器官中 C/N/P 元素计量比对环境变化的响应特征迫在眉睫,同时对研究作物生长、肥料配施以及田间管理具有重要意义。

在人类众多农作物中,水稻具有种植历史悠久,面积广和可食用价值高等特点;另外,干湿交替的栽培方式使得水稻的生长环境更为复杂。有研究表明,水稻各器官的生物量和 C、N、P 含量及其计量比随稻田水肥管理等变化具有较大的变异^[25,26];而 CO₂ 体积分数升高对其的影响还尚不明确。因此,本试验采用 CO₂ 连续标记系统模拟 CO₂ 体积分数升高环境,通过盆栽培养,研究水稻各器官 C、N、P 及其元素计量比,探讨 CO₂ 倍增对不同生育期内水稻各器官生长发育、养分利用和元素计量比的影响,以期应对全球大气 CO₂ 体积分数变化和保障粮食安全提供了理论基础和科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试土壤

本试验供试土壤为多年种植水稻的典型红壤,采自中国科学院长沙农业环境观测研究站(113°19'52"E,28°33'04"N,亚热带湿润气候,年平均温度 17.5℃,降雨量 1300 mm,日照时长 1663 h),土壤采集时间为 2016 年 3 月。采集的土壤为耕作层(0~20 cm),湿润条件(含水率,40%)下过筛(4 mm)去除植物残体,并测定其基本理化性质。该土壤 pH 为 6.4,土壤有机碳为 27.10 g·kg⁻¹,全氮为 2.60 g·kg⁻¹,全磷为 0.74 g·kg⁻¹,砂粒占总粒径的 16.5%,粉粒占总粒径的 73.5%。

1.2 试验设计

上述土壤样品除去可见植物残体,混合均匀分装于 PVC 盆(直径 17.2 cm,高 16.7 cm)中,每盆装入相当于烘干重 1.20 kg 土壤,以 100 mg·kg⁻¹ 的尿素(以 N/土计)施用氮肥(相当于田间正常施肥量 225 kg·hm⁻²,分别在水稻苗期、分蘖期和抽穗期按照总施氮量的 50%、30% 和 20% 分批施入),土壤淹水培养 30 d(约 3 cm),选择长势相当的水稻苗(稻田常规育种 25 d,籼型两系杂交稻 Y 两优 1998)移栽至 PVC 盆中,每盆 3 株,待秧苗成活后,将栽有水稻的 PVC 盆分别随机转移至 2 组密闭的植物生长箱(每组 3 个)中,调节 CO₂ 使生长箱维持相应体积分数(400×10⁻⁶和 800×10⁻⁶)。水稻培养过程中及时记录 CO₂ 体积分数及温湿度的变化。

植物生长箱长 150 cm,宽 100 cm,高 150 cm。该培养箱通过智能型精密数显温湿度控制器(杭州时域电子科技有限公司,ST-96S 系列)维持箱内温度与箱外大气温度相差 ±1℃ 之内。同时采用 CO₂ 发生器和控制系统(青岛圣森数控技术研究所)进行 CO₂(以 Na₂CO₃ 和 H₂SO₄ 反应产生)供应和体积分数控制。为使各个箱内 CO₂ 体积分数均在设定值 ±50×10⁻⁶ 范围内,该装置可通过箱内的 CO₂ 红外检测器监控反馈信号,然后通过 CO₂ 控制器控制 CO₂ 的供应,或者通过将多余的 CO₂ 抽吸到生长箱外进行洗脱。本试验共设置了两个 CO₂ 体积分数处理:① 常规 CO₂ 体积分数 400×10⁻⁶(AP);② CO₂ 体积分数倍增至 800×10⁻⁶(EP)。

在水稻分蘖期、孕穗期、扬花期和成熟期(移栽后 15、45、75 和 105 d)的 4 个生育期进行破坏性采样。采集水稻地上部和地下部植株部分,分离根、秸秆和籽粒,用去离子水冲洗后,滤纸吸干,在 105℃

下杀青 30 min, 然后在 60°C 下烘干至恒重, 测定其生物量. 将上述各器官分别剪碎磨细过 60 目尼龙筛, 取适量水稻根系、秸秆和籽粒样品, 测定各个植物器官中碳氮磷含量, 研究 CO₂ 倍增条件下, 水稻各器官的生态化学计量学特征和时间变异性.

1.3 测定方法

pH 测定按土水比为 1 : 2.5 (g·mL⁻¹) 用 Mettler-toledo 320 pH 计测定. 土壤黏粒含量采用吸管法测定, 颗粒分级命名采用美国制. 土壤全氮和土壤有机碳采用碳氮元素分析仪 (VARIO MAX C/N, 德国) 测定 (干烧法). 土壤全磷采用氢氧化钠溶融法提取并用紫外分光光度计 (UV-2450, 日本) 测定. 水稻各器官碳氮磷全量用浓硫酸-双氧水消煮, 其中全碳 (TC) 和全氮 (TN) 采用碳氮元素分析仪测定, 全磷 (TP) 采用钼锑抗显色-紫外分光光度计测定.

1.4 数据处理和统计分析

植物 C/N、C/P、N/P 均为物质总量的比 (mol·mol⁻¹). 采用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 18.0 进行数据处理和统计分析 ($P < 0.05$), 采用独立样本 *T* 检验进行显著性差异分析, 同时 Origin 15.0 作图. 另外, 采用 SPSS18.0 的多变量 方差分

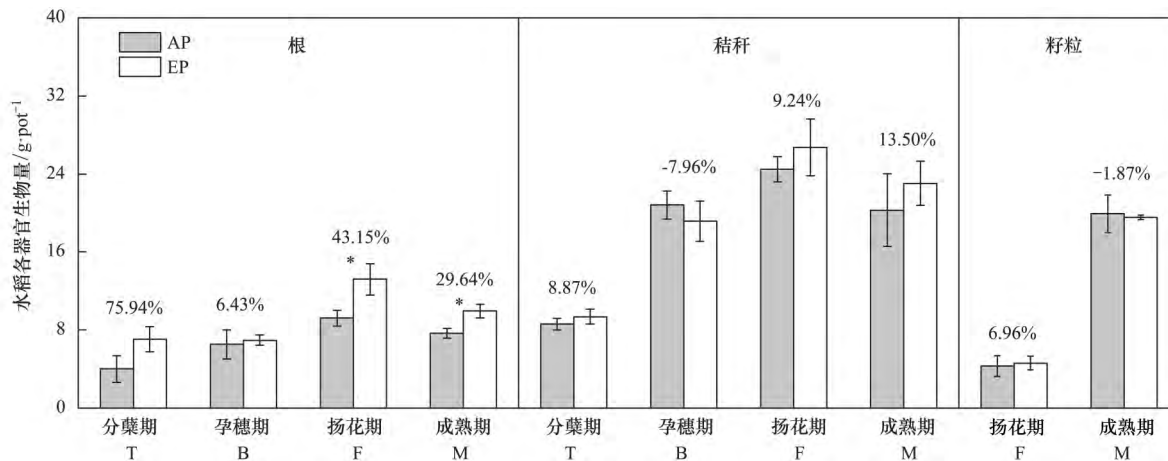
析做多重比较, 并用 Canoco5 做方差分解并作韦恩图.

2 结果与分析

2.1 水稻各器官生物量

在不同生育期内, 水稻根系、秸秆和籽粒的生物量变化特征如图 1 所示. 随着水稻的生长, 水稻根系和秸秆的生物量均先逐步增加至扬花期, 而后下降. 在不同生育期内, CO₂ 倍增有利于水稻植株生长, 根系和秸秆均存在增加趋势, 而成熟期籽粒生物量无明显增加响应. 其中在扬花期和成熟期, CO₂ 倍增使得水稻根系生物量分别比常规 CO₂ 体积分数条件下增加了 43.15% 和 29.64% ($P < 0.05$).

为表征在 CO₂ 倍增条件下不同生育期内水稻各器官生长状况, 计算各器官生物量百分比和根冠比结果见图 2. 在水稻整个生长发育期间, CO₂ 倍增促进水稻根系生长, 使其占整个植株生物量百分比增大, 同时使得根冠比增大, 其中扬花期根冠比显著增加了 30.77% ($P < 0.01$). 另外, CO₂ 倍增显著减少了扬花期秸秆和成熟期根系的生物量百分比 ($P < 0.05$).



* (或小写字母) 和** (或大写字母) 分别表示不同处理间在 0.05 水平上差异显著、0.01 水平上差异显著, 无显著差异未标出; AP 表示 CO₂ 体积分数 400 × 10⁻⁶, EP 表示 CO₂ 体积分数 800 × 10⁻⁶ 处理; 柱上百分数值表示 EP 较 AP 的变化幅度; T: 分蘖期; B: 孕穗期; F: 扬花期; M: 成熟期; 所有数据均为平均值和标准误 ($n = 3$), 下同

图 1 水稻各器官的生物量

Fig. 1 Biomass of different rice organs

2.2 水稻各器官碳氮磷含量

在常规 CO₂ 体积分数和 CO₂ 体积分数倍增的两个处理中, 水稻根系、秸秆和籽粒的碳氮磷含量均表现为一定的时间变异规律 (图 3). 在整个生育期内, 水稻根系、秸秆和籽粒的 TC 含量分别保持在 288 ~ 376、409 ~ 433 和 447 ~ 464 g·kg⁻¹

范围内; 随着植株的分蘖、孕穗、扬花和成熟, 水稻根系和秸秆的 TN、TP 均呈下降趋势; 在生育后期, 籽粒 TN 含量保持在 10.5 ~ 12.5 g·kg⁻¹ 范围内; 与扬花期的籽粒相比, 成熟期的 AP 和 EP 两个处理籽粒 TP 含量分别增加了 49.1% 和 63.0%. 在大部分水稻生长过程中, 大气 CO₂ 体

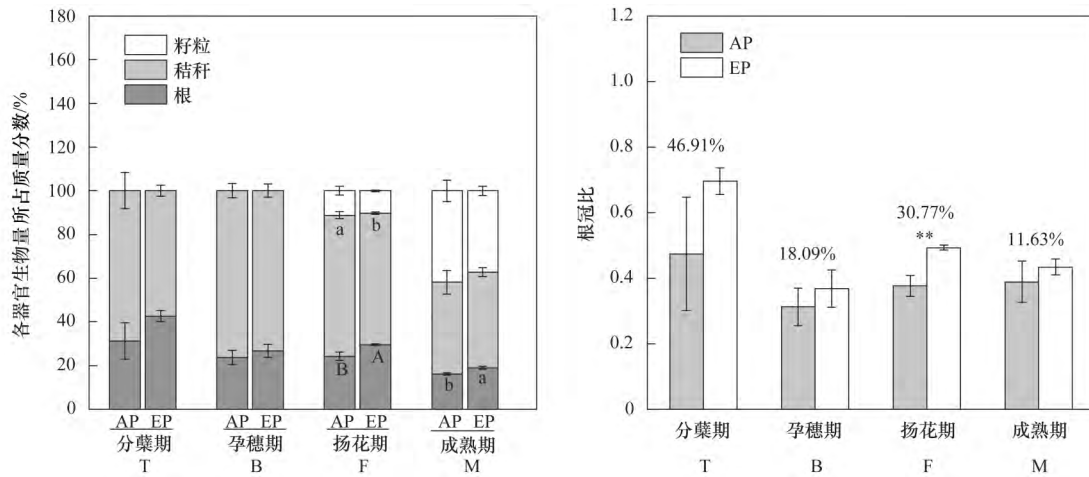


图2 水稻各器官生物量分配(百分比)及根冠比

Fig. 2 Rice plant biomass allocation and the root/shoot ratio

积分数升高表现为可降低根系 TN 和 TP 含量; 另外, 在整个生育期内 CO₂ 倍增促使秸秆和籽粒的 TN 含量均表现为一致的下降趋势, 而秸秆 TP 含量则呈现相反的升高趋势.

2.3 水稻各器官 C/N/P 计量比变化特征

如图 4 所示, 无论是常规 CO₂ 体积分数还是 CO₂ 体积分数倍增处理, 在整个生育期内根系 C/N 和 C/P 比值逐渐增大, 而 N/P 呈现不规则性波动变化. 秸秆的 C/N 和 C/P 生长前期先稳步增加, 然后在成熟期迅速增加至扬花期的 2~3 倍; AP 处理秸秆的 N/P 比值随着水稻生长从 20(分蘖期) 逐渐降至 11(扬花期) 而后升高至 13(成熟期); EP 处理的 N/P 比值由 15(分蘖期) 降至 9(扬花期), 成熟期回升效果不显著. 籽粒 C/N 维持在 45 左右, 而 C/P 和 N/P 在成熟期分别下降至扬花期的 30.7%~36.6% 和 39.5%~44.1%.

在不同生育期内, CO₂ 倍增对水稻各器官养分元素计量比作用不同. 在分蘖期, CO₂ 倍增促进根

系 N/P 比值下降了 17.69% ($P < 0.01$), 秸秆 C/N 比值升高了 31.00% ($P < 0.05$). 在成熟期, CO₂ 倍增使得秸秆 C/N 增大了 15.47% ($P < 0.05$), C/P 和 N/P 比值分别显著减小了常规 CO₂ 体积分数条件下的 16.85% ($P < 0.05$) 和 28.08% ($P < 0.01$). 在其他生育期内, CO₂ 倍增存在着促使水稻各器官 C/N 和根系 C/P 具有一定的增大趋势, 秸秆和籽粒 C/P 与各器官的 N/P 具有减小的趋势.

2.4 CO₂ 倍增和生育期对水稻各器官 C、N、P 含量及其计量比的影响

在同一水肥管理条件下, 对影响水稻各器官养分元素含量及其计量比的两因素(CO₂ 倍增和生育期) 进行多重比较(表 1). CO₂ 倍增显著影响了水稻根系的 C/N 和 N/P、秸秆的 TN 和 C/N/P 计量比; 生育期对根系和秸秆的 TN、TP 含量和 C/N/P 计量比存在极显著作用, 而仅对水稻籽粒的 TC、TP、C/P 和 N/P 有影响. 另外, CO₂ 倍增和生育期的交互作用对根系 N/P 和秸秆 C/P 有极显著影响.

表 1 CO₂ 倍增和生育期对水稻植株 C、N、P 含量及其计量比的多重比较¹⁾

Table 1 Effects of doubled CO₂ and the growth stages on rice C, N, and P nutrient contents and their stoichiometric ratios

水稻器官	因素	养分元素含量			计量比		
		TC	TN	TP	C/N	C/P	N/P
根	CO ₂ 倍增	0.209	0.530	0.660	0.027*	0.042*	0.574
	生育期	0.108	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.002**
	CO ₂ 倍增 × 生育期	0.171	0.279	0.034	0.275	0.297	0.006**
秸秆	CO ₂ 倍增	0.485	0.019*	0.061	0.019*	0.003**	0.001**
	生育期	0.122	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.002**
	CO ₂ 倍增 × 生育期	0.368	0.072	0.820	0.352	0.008**	0.467
籽粒	CO ₂ 倍增	0.951	0.330	0.282	0.405	0.606	0.134
	生育期	0.019*	0.106	0.000**	0.062	0.000**	0.000**
	CO ₂ 倍增 × 生育期	0.994	0.865	0.197	0.957	0.475	0.736

1) * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$

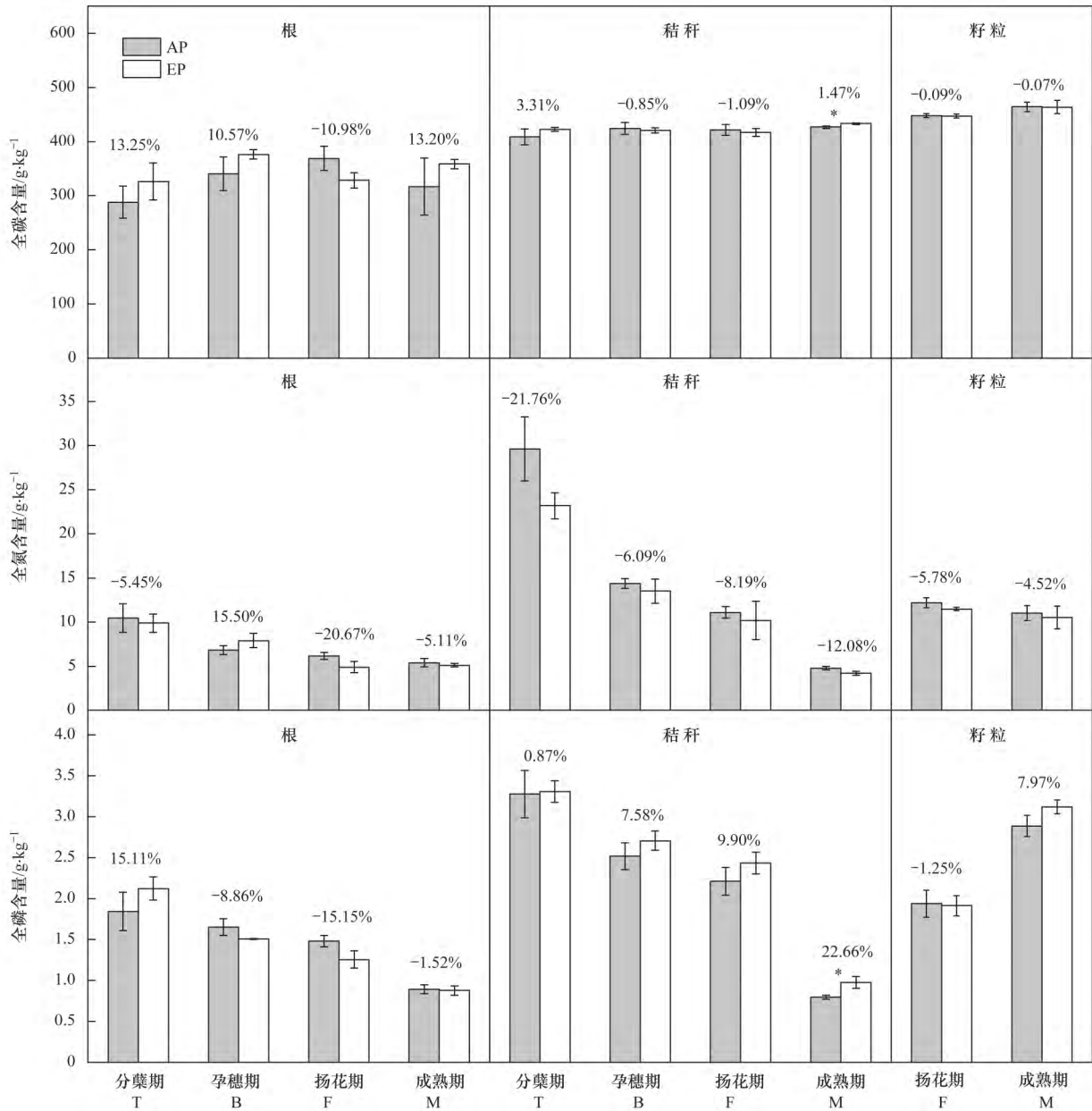


图3 不同生育期内水稻植株养分含量

Fig. 3 Rice nutrient content during different growth stages

为进一步分析 CO₂ 倍增和生育期对水稻养分元素含量及其计量比的影响,分别进行了方差分解,结果如图 5 所示. CO₂ 倍增对水稻 TC、TN、TP 含量及其计量比解释率均为 -1.0%,即贡献率为 0. CO₂ 倍增和生育期对养分元素含量不能解释变异为 92.3%;另外,该两因素对计量比总变异解释率为 37.8%,其中生育期可解释 39.5%.

3 讨论

3.1 CO₂ 倍增条件下水稻植株生长及养分利用

C、N、P 是作物体内的大量元素,它们的吸收

和分配对植株生长和繁殖至关重要. 一般而言,水稻不同器官养分含量及分配特征可侧面反映出水稻生长和养分利用状况. 大量研究表明,生长前期 CO₂ 倍增可促进农作物生长,生长后期其对根系促进作用高于地上部分,表现为根冠比增大^[5,6]. 其中,庞静等^[27]曾研究指出整个生育期间在高体积分数 CO₂ 处理下水稻叶片生物量有增加趋势但差异不显著. 本研究发现 CO₂ 倍增对水稻各器官生物量的促进作用与前人研究相同. 另外,本试验中,扬花期相较于其他生育期更易受 CO₂ 倍增影响,改变水稻同化物分配(图 2). 这可能是由于扬花期是

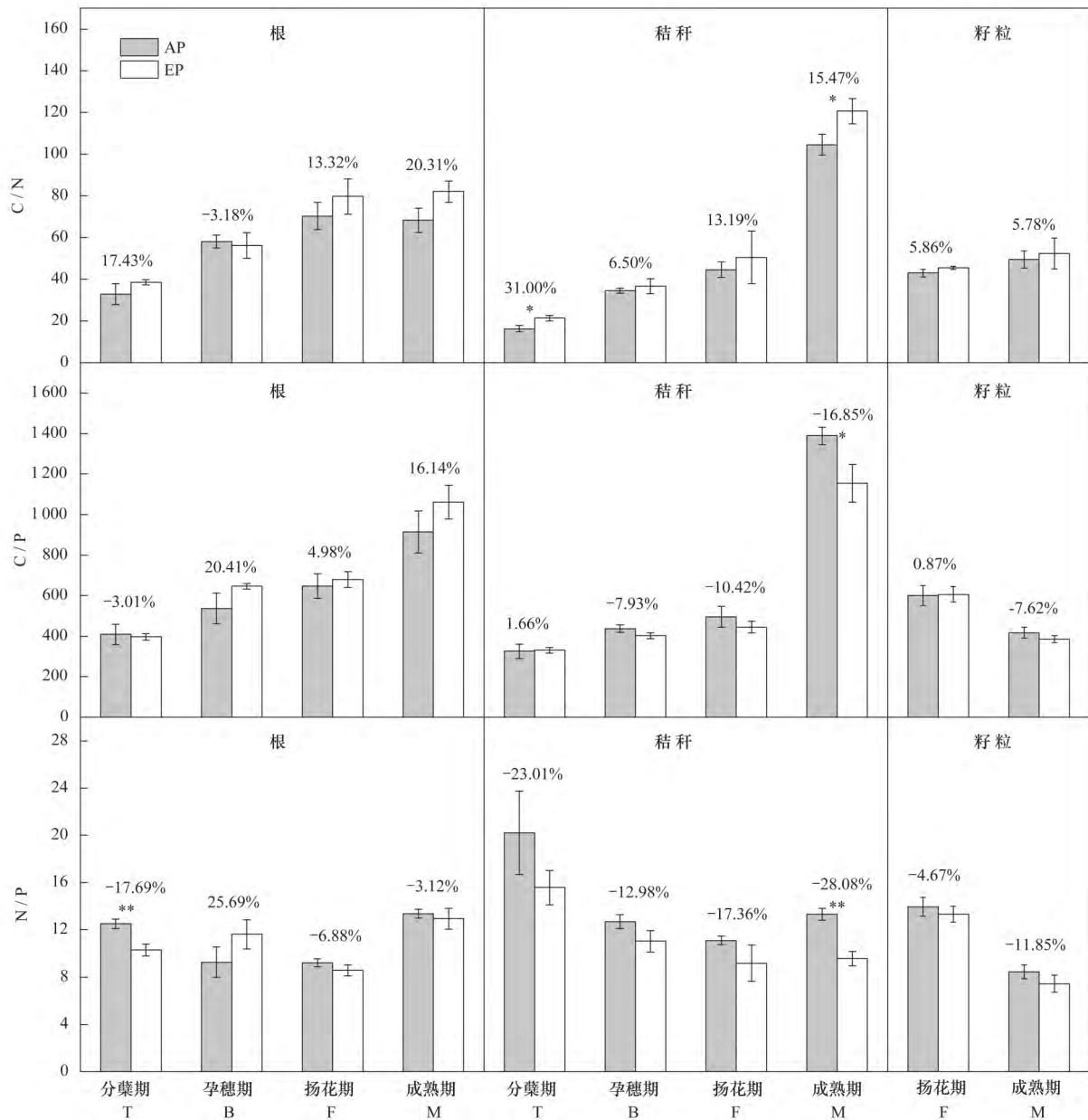


图4 不同生育期内水稻植株 C/N、C/P 和 N/P 计量比

Fig. 4 C/N, C/P, and N/P ratios of the different rice organs during the different growth stages

水稻生殖生长的初期,碳水化合物分配方向发生改变. 在本研究中,不同生育期内水稻根系、秸秆和籽粒的 TC、TN 和 TP 含量均呈现为一定的变化规律. 其中,在整个生育期内,水稻根系、秸秆和籽粒的 TC 含量变化较小,分别维持在 288 ~ 376、409 ~ 433 和 447 ~ 464 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 范围内. 在时间变化梯度上,水稻根系和秸秆的全氮、全磷均随着水稻生长发育呈下降趋势,籽粒全氮含量保持稳定,为 10.5 ~ 12.5 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$. 而对于籽粒 TP 含量而言,表现为成熟期高于扬花期. 这表明在大气 CO₂ 体积分数一定升高范围内 (800×10^{-6}),水肥适宜条件下水稻

植株可维持自身元素相对平衡,并可保持水稻各器官养分元素在不同生育期内利用方式大体不变. 在王亮等^[28]的低 N 和常 N 两种水平下水稻叶片 N 含量下降和 N 代谢关键酶活性关系的研究中指出,在高体积分数 CO₂ 条件下 NO₃⁻ 可加速转化为 NH₄⁺, 而 NH₄⁺ 进一步同化为有机 N 却受阻,由于后期蛋白水解加速,将进一步加剧叶片 N 含量的下降;而增施 N 肥,有利于同化酶的表达,降低叶片蛋白水解酶活力,从而缓解叶片 N 含量的下降. 本研究是在常规稻田氮素施肥条件下 CO₂ 倍增对水稻生长过程中植株 TC 和 TP 含量无明显作用,但均可一定

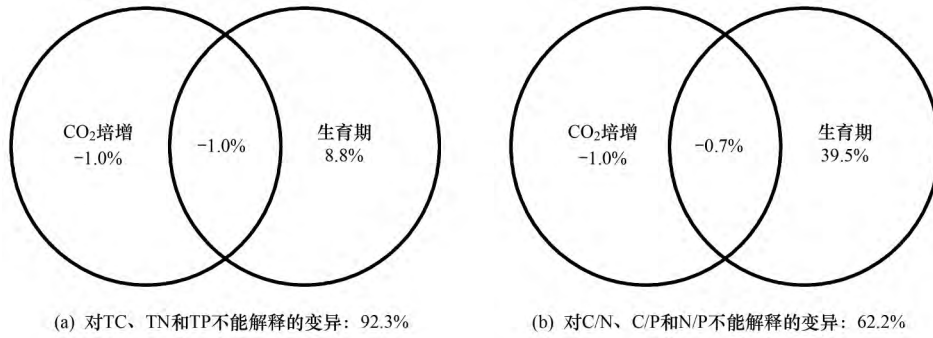


图5 两组解释变量(CO₂倍增和生育期)对水稻植株养分含量及其计量比变化贡献的韦恩图分析

Fig. 5 Venn diagram analysis of explanatory variables (doubled CO₂ and the growth stages) on the rice nutrient contents and their stoichiometric ratios

程度上降低不同生育期内水稻秸秆 TN 含量(表 1)。这与王亮等^[28]关于高 CO₂ 体积分数对水稻叶片 N 含量下降的影响机制相互印证,同时该研究也侧面说明了本研究中 CO₂ 倍增对水稻 N 素影响程度可能与本试验施氮水平有关。在多重比较和韦恩图分析中[图 5(a)], CO₂ 体积分数仅对水稻秸秆 TN 有着显著影响, CO₂ 倍增和生育期及其两者相互作用对水稻养分含量的总解释率变异为 7.7%。这不仅表明了在大气 CO₂ 倍增条件下,水稻生长对氮素需求增大,同时表明水稻养分含量特征几乎不受 CO₂ 倍增影响。

3.2 CO₂ 倍增条件下水稻器官的元素计量比的变化特征

生态化学计量学是研究生态系统能量平衡和 C、N、P 等多重化学元素平衡的一门工具学科。一般认为,植物叶片 N/P 可表征植物生长限制情况,而湿地植物组织叶片的阈值范围为 14~16^[29]。在本研究中,AP 处理水稻秸秆由分蘖期的 20 降至扬花期的 11,成熟期回升至 13,而 EP 处理由 15 降至 9,成熟期回升效果不显著。依据植物组织 N/P 阈值范围,可解释本研究中 AP 处理从 P 限制到 N 限制的过程,而 EP 处理从 N 和 P 都不缺少或均限制的情况到极度 N 限制。本研究中,CO₂ 倍增使得水稻根系、秸秆和籽粒的 C/N 比值增大,该结果与王绍强等^[30]认为大气 CO₂ 体积分数升高可能造成植物组织具有更高 C/N 比的观点一致。黄菊莹等^[31]认为由于植物体内光合 C 代谢与矿质代谢存在内在联系,其叶片 C/N 通常可反映植物对 N 的利用效率。同理,叶片 C/P 亦可反映植物对 P 的利用效率。应用上述理论,本研究中 CO₂ 倍增可降低 N 和提高 P 的利用效率,尤其是在水稻分蘖期和成熟期作用更为显著。在时间变化尺度上,随着水稻生长

发育,植物表现为对 N 和 P 的利用效率均缓慢降低,而成熟期迅速减小可能是由于水稻灌浆完成致使对 N、P 需求降低。水稻在生长过程中从分蘖期至孕穗期再至成熟期,经历了营养生长到生殖生长阶段,水稻根系和秸秆生长速率逐渐降低,而籽粒则与之相反。在本研究中发现水稻各器官养分元素计量比随着生育期推移而呈现规律性变化。基于海洋生物研究获得的“生长速率理论”认为,有机体的生长速率与其 C/N 和 C/P 呈反比例关系^[32,33],而本研究结果与该理论相符。

植物可调节自身各器官间的养分元素计量比(C/N、C/P、N/P)来适应多变的环境,并具有保持自身养分体积分数稳定的能力^[11,34]。在本研究中,无论常规 CO₂ 体积分数处理还是 CO₂ 倍增处理,在整个生育期内水稻各器官养分元素计量比表现为一定的时间变化规律。该现象为“动态平衡理论”^[17-19]提供了证据。本文的方差分解[图 5(b)]表明生育期可解释水稻植株生态化学计量学特征变异的 39.5%,几乎不受 CO₂ 倍增影响,这可能更归因于水稻植株物种内部差异特征。胡伟芳等^[35]也曾指出植物生态化学计量学特征与植物器官、生育期、叶片特征和生活型等诸多因子密切相关。因此,在 CO₂ 倍增条件下,水稻各器官能够保持稳定的 C/N/P 元素计量比,表现出了较强的元素计量学内稳性特征。

4 结论

CO₂ 倍增可促进水稻植株生长,其对根系促进作用高于地上部分,表现为根冠比增大,但其对籽粒生物量并未有显著影响。在 CO₂ 倍增条件下,在常规施氮水平下栽培的水稻可充分利用土壤养分来维持自身各器官生长和养分平衡。在生长后期,高

CO₂ 体积分数条件下水稻更易表现为 N 限制。相较于生育期而言, CO₂ 倍增对水稻 C、N、P 含量及其计量比的影响非常微弱。CO₂ 倍增可通过影响水稻植株的 TN 含量来影响水稻生长及其计量学。因此, 在稻田生态系统中, 适当施加氮肥可缓解 CO₂ 体积分数升高带来的养分平衡压力。

参考文献:

- [1] Wang W, Nemani R. Dynamics of global atmospheric CO₂ concentration from 1850 to 2010: a linear approximation [J]. *Biogeosciences Discuss*, 2014, **11**: 13957–13983.
- [2] Franks P J, Adams M A, Amthor J S, et al. Sensitivity of plants to changing atmospheric CO₂ concentration: from the geological past to the next century [J]. *New Phytologist*, 2013, **197**(4): 1077–1094.
- [3] Makino A, Harada M, Sato T, et al. Growth and N allocation in rice plants under CO₂ enrichment [J]. *Plant Physiology*, 1997, **115**(1): 199–203.
- [4] Feng Z Z, Rütting T, Pleijel H, et al. Constraints to nitrogen acquisition of terrestrial plants under elevated CO₂ [J]. *Global Change Biology*, 2015, **21**(8): 3152–3168.
- [5] 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 [J]. *应用生态学报*, 2002, **13**(10): 1323–1338.
- Kimball B A, Zhu J G, Cheng L, et al. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, **13**(10): 1323–1338.
- [6] 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 [J]. *科学通报*, 1998, **43**(21): 2299–2302.
- [7] Allen A P, Gillooly J F. Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling [J]. *Ecology Letters*, 2009, **12**(5): 369–384.
- [8] Hessen D O, Ågren G I, Anderson T R, et al. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry [J]. *Ecology*, 2004, **85**(5): 1179–1192.
- [9] 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.
- Chen G P, Zhu J G, Pang J, et al. Effects of free-air carbon dioxide enrichment (FACE) on some traits and C/N ratio of rice root at the heading stage [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2006, **20**(1): 53–57.
- [10] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 2000, **408**(6812): 578–580.
- [11] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry [J]. *Plant Biology*, 2014, **16**(5): 897–907.
- [12] 陈根云, 廖轶, 蔡时青, 等. 水稻田稗草叶片光合作用对开放式空气 CO₂ 浓度增高 (FACE) 的适应 [J]. *应用生态学报*, 2002, **13**(10): 1201–1204.
- Chen G Y, Liao Y, Cai S Q, et al. Leaf photosynthetic acclimation of *Echinochloa crusgalli* grown in rice field to free-air CO₂ enrichment (FACE) [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, **13**(10): 1201–1204.
- [13] Cotrufo M F, Ineson P, Scott A. Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues [J]. *Global Change Biology*, 1998, **4**(1): 43–54.
- [14] Teng N J, Wang J, Chen T, et al. Elevated CO₂ induces physiological, biochemical and structural changes in leaves of *Arabidopsis thaliana* [J]. *New Phytologist*, 2006, **172**(1): 92–103.
- [15] Liu J X, Huang W J, Zhou G Y, et al. Nitrogen to phosphorus ratios of tree species in response to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in subtropical forests [J]. *Global Change Biology*, 2013, **19**(1): 208–216.
- [16] Johnson D W, Cheng W, Joslin J D, et al. Effects of elevated CO₂ on nutrient cycling in a sweetgum plantation [J]. *Biogeochemistry*, 2004, **69**(3): 379–403.
- [17] Kooijman S A L M. The stoichiometry of animal energetics [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, **177**(2): 139–149.
- [18] Cannon W B. Organization for physiological homeostasis [J]. *Physiological Reviews*, 1929, **9**(3): 399–431.
- [19] Bradshaw C, Kautsky U, Kumlad L. Ecological stoichiometry and multi-element transfer in a coastal ecosystem [J]. *Ecosystems*, 2012, **15**(4): 591–603.
- [20] Rogers H H, Runion G B, Krupa S V. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere [J]. *Environmental Pollution*, 1994, **83**(1–2): 155–189.
- [21] 庄明浩, 李迎春, 郭子武, 等. CO₂ 浓度升高对毛竹和四季竹叶片主要养分化学计量特征的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2013, **19**(1): 239–245.
- Zhuang M H, Li Y C, Guo Z W, et al. Effects of elevated CO₂ on the leaf nutrient stoichiometrical characteristics in *Phyllostachys edulis* and *Oligostachyum lubricum* [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2013, **19**(1): 239–245.
- [22] King J Y, Mosier A R, Morgan J A, et al. Plant nitrogen dynamics in shortgrass steppe under elevated atmospheric carbon dioxide [J]. *Ecosystems*, 2004, **7**(2): 147–160.
- [23] Huang W J, Houlton B Z, Marklein A R, et al. Plant stoichiometric responses to elevated CO₂ vary with nitrogen and phosphorus inputs: evidence from a global-scale meta-analysis [J]. *Scientific Reports*, 2015, **5**: 18225.
- [24] Leakey A D B, Ainsworth E A, Bernacchi C J, et al. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, **60**(10): 2859–2876.
- [25] 刘明, 杨士红, 徐俊增, 等. 控释氮肥对节水灌溉水稻产量及水肥利用效率的影响 [J]. *节水灌溉*, 2014, (5): 7–10.
- Liu M, Yang S H, Xu J Z, et al. Effects of controlled release fertilizer on rice yield, water and nitrogen use efficiency under water-saving irrigation [J]. *Water Saving Irrigation*, 2014, (5): 7–10.
- [26] 李霞. 土壤磷素耦合的水田碳—氮库动态消长规律及其生态化学计量学调控潜能 [D]. 杭州: 浙江大学, 2014.
- Li X. Soil phosphorus eco-stoichiometric behaviour integrated with carbon and nitrogen sequestration in paddy field: a mesocosm investigation [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2014.
- [27] 庞静, 朱建国, 刘刚. 开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻体内不同形态 N 素含量的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2005, **24**(5): 833–837.

- Pang J, Zhu J G, Liu G. Effects of Free-air CO₂ enrichment (FACE) on concentrations of various N forms in rice tissues[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2005, **24**(5): 833-837.
- [28] 王亮,朱建国,朱春梧,等. 高浓度 CO₂ 条件下水稻叶片氮含量下降与氮代谢关键酶活性的关系[J]. *中国水稻科学*, 2008, **22**(5): 499-506.
- Wang L, Zhu J G, Zhu C W, *et al.* Relationship between decrease in nitrogen content and activities of key enzymes related to nitrogen metabolism in rice leaves under elevated CO₂ concentration[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2008, **22**(5): 499-506.
- [29] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, **33**(6): 1441-1450.
- [30] 王绍强,于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2008, **28**(8): 3937-3947.
- Wang S Q, Yu G R. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(8): 3937-3947.
- [31] 黄菊莹,赖荣生,余海龙,等. N 添加对宁夏荒漠草原植物和土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响[J]. *生态学杂志*, 2013, **32**(11): 2850-2856.
- Huang J Y, Lai R S, Yu H L, *et al.* Responses of plant and soil C:N:P stoichiometry to N addition in a desert steppe of Ningxia, Northwest China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32**(11): 2850-2856.
- [32] Sterner R W, Elser J J. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere* [M]. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press, 2002.
- [33] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations[J]. *Ecology Letters*, 2004, **7**(3): 185-191.
- [34] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, *et al.* Biological stoichiometry of plant production: Metabolism, scaling and ecological response to global change[J]. *New Phytologist*, 2010, **186**: 593-608.
- [35] 胡伟芳,章文龙,张林海,等. 中国主要湿地植被氮和磷生态化学计量学特征[J]. *植物生态学报*, 2014, **38**(10): 1041-1052.
- Hu W F, Zhang W L, Zhang L H, *et al.* Stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in major wetland vegetation of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(10): 1041-1052.