

非对称性增温对江淮粳稻植株源库特征的影响

董文军^{1,2,3}, 杨忠良⁴, 来永才¹, 田云录², 张 彬⁵, 孟 英¹, 陈 金⁶

(1. 黑龙江省农业科学院 耕作栽培研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 南京农业大学 农学院, 江苏 南京 210095; 3. 中国科学院 北方粳稻分子育种联合研究中心, 黑龙江 哈尔滨 150086; 4. 黑龙江省农业科学院 五常水稻研究所, 黑龙江 五常 150229; 5. 广东省农业科学院 水稻研究所, 广东 广州 510640; 6. 江西省农业科学院 土壤肥料与资源环境研究所, 江西 南昌 330200)

摘要:气候变暖存在明显的昼夜非对称性, 夜间增温幅度大于白天增温幅度, 但关于非对称性增温对水稻源库特征影响的研究尚少。为此, 于 2006-2008 年, 借助稻田开放式主动增温系统, 在江苏南京开展了昼夜不同增温对水稻源库特征影响的研究。结果表明: 全天增温(AW)、白天增温(DW)和夜间增温(NW)处理下, 水稻地上部干物质和籽粒产量均呈下降趋势。与常温对照相比, AW、DW 和 NW 使干物质分别降低 9.3%、16.3% 和 6.1%, 产量分别降低 4.6%、12.0% 和 7.7%。AW、DW 和 NW 分别使花后干物质积累降低 23.9%、30.5% 和 13.9%, 但花前干物质无显著影响。不同增温处理对水稻成熟期叶干重所占比例有增加趋势, 但对叶干重无显著影响, 对茎干重及其所占比例有降低趋势。增温对强势粒的灌浆不利, 而有利于弱势粒的灌浆。与对照相比, AW、DW 和 NW 处理使每穗库容量分别平均降低 9.9%、7.4% 和 7.4%, 使粒叶比分别平均下降 4.1%、9.5% 和 8.1%。由此表明, 在未来气候变暖背景下, 江淮水稻植株的源下降和库不足是影响产量形成的主要原因。

关键词:气候变暖; 水稻生产; 昼夜不同增温; 开放式增温; 干物质积累; 籽粒灌浆; 籽粒产量

中图分类号:S511 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2016)04-0006-10 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2016.04.0006

随着全球人口的不断增长和现代化工业进程的不断增长, 二氧化碳等温室气体排放的增加导致温度升高, 即气候变暖(增温)的主要原因是由于温室效应。在近百年里全球平均气温已升高了 $0.6 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$, 而且夜间气温的升高幅度明显高于白天, 昼夜增温幅度呈现非对称性^[1-3]。IPCC(The Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013)第五次评估报告基于新一代气候系统模式和新排放情景的模拟结果表明, 与 1986-2005 年相比, 2081-2100 年全球地表平均气温可能升高 $0.3 \sim 4.8^{\circ}\text{C}$ ^[4]。水稻作为我国最主要的粮食作物^[5], 种植面积约占粮食作物总面积的 30%, 产量约占粮食总产的 40%, 且我国一半以上的人口以稻米为主食, 因此, 研究气候变暖对水稻产量形成源库特征的影响, 将对评价未来我

国粮食安全意义重大。

作物产量的形成实际上是作物源库互作的过程^[6]。环境条件对水稻群体的源库特征影响较大^[7]。近年来, 就增温对水稻源库特征的影响做了大量研究。滕中华等^[8]利用人工气候室在灌浆结实期对水稻进行增温处理, 发现增温下水稻叶片叶绿素含量降低。盛婧等^[9]研究发现, 灌浆结实期增温处理使籽粒的结实率显著下降, 粒重下降。还有研究表明^[10], 在水稻开花期, 遭受短期增温后, 水稻颖花的花粉活力和结实率均下降。最近有研究发现^[11], 增温处理使灌浆中后期剑叶的叶绿素含量和净光合速率显著下降, 灌浆结实期的结实率、实粒数显著降低。李健陵等^[7]的最新研究表明, 增温处理下, 剑叶 SOD 酶和 POD 酶活性逐渐下降, MDA 含量逐渐上升, 光合活性降低, 结实率下降。以上的研究结果表明, 增温对水稻的源库特性产生了重要的影响。

以往的研究主要是利用人工气候室控温的方法, 且大多数集中在灌浆结实期及不同日均温对水稻源库特征的影响, 增温幅度也往往高于气候变暖的预测值, 而关于非对称性增温对水稻生产影响的田间试验较少, 尤其是关于非对称性增温

收稿日期: 2016-01-31

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30771278)

第一作者简介: 董文军(1981-), 男, 黑龙江省哈尔滨市人, 博士, 助理研究员, 从事作物栽培生理与全球环境变化研究。E-mail: dongwenjun0911@163.com。

通讯作者: 来永才(1964-), 男, 博士, 研究员, 从事大豆种质创新利用和作物耕作栽培研究。E-mail: yame0451@163.com。

对江淮水稻植株源库特征的影响研究则更少。鉴于这些研究中的不足,为进一步揭示未来气候变暖对水稻产量形成源库特征的实际影响,田间原位开放式增温试验被广泛的应用。为此,本课题组借助在江苏南京建立的稻田开放式主动增温系统^[12],对水稻进行昼夜不同增温试验,研究非对称性增温对江淮粳稻产量形成过程中源库特征的实际影响,拟为未来气候变暖情景下我国水稻高产栽培提供理论依据和应对技术途径。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2006 年 6 月-2008 年 10 月份在江苏省农业科学院(N32°02',E118°52',海拔 11 m)试验地进行,该区域属江淮单季稻作区,为北亚热带季风气候。年平均日照时数超过 1 900 h,无霜期为 237 d,年降水量 1 000~1 100 mm。2000-2008 年该地年平均气温为 16.7℃,较 20 世纪 80 年代和 90 年代分别提高了 1.5℃和 0.7℃^[12]。试验区土壤为棕壤土,土壤有机质、全氮、全磷、全钾含量分别为 8.24、2.52、0.60 和 14.00 g·kg⁻¹。前茬均为小麦。

1.2 材料

供试水稻品种 2006 年和 2007 年均均为武运粳 7 号(*Oryza sativa* L. cv Wuyunjing 7),2008 年为南粳 44(*Oryza sativa* L. cv Nanjing 44),均属早熟晚粳品种。

1.2.1 试验设计 试验设全天增温(All-day warming, AW)、白天增温(Daytime warming, DW)、夜间增温(Nighttime warming, NW)和常规对照(Control, CK)4 个处理,全天增温是指水稻从移栽到成熟全生育期内昼夜不间断增温,白天增温是每日 7:00~19:00 进行增温,夜间增温是每日 19:00~次日 7:00 进行增温,常规对照则是安装与增温处理相同的装置,但不供电。小区随机区组设计,重复 3 次,小区面积为 20 m²,其中有效取样面积为 4 m²。采用董文军等^[12]建立的稻田开放式增温系统对水稻进行全生育期不间断增温。温度监测结果分析表明,全天、白天和夜间增温处理可使水稻全生育期冠层日平均温度、昼间平均温度和夜间平均温度分别升高 2.0℃、1.1℃和 1.8℃。水稻秧苗生长 30 d 后,2006 年于 6 月 24 日双本移栽,2007 和 2008 年均于 6 月 16 日双本移栽,株行距均为 16.7 cm×20.0 cm。

整田时施 1 245.00 kg·hm⁻² 复合肥(含总养分 45%,N:P₂O₅:K₂O=1:1:1)作为基肥,在分蘖期和抽穗期分别施尿素(养分含量 46%)折合成纯氮 93.75 kg·hm⁻²。田间日常管理与当地高产栽培技术规程相同。

1.2.2 测定项目及方法 在开花和成熟期,每个小区取地上部具有代表性的水稻植株样 5 穴并将其分为叶、茎鞘和穗 3 部分。所有样品先放于 105℃烘箱杀青 0.5 h,然后在 80℃下烘干至恒重,并称重。在收获期,每个小区取 1 m² 样品,用于实际产量的测定;将移栽后各小区标记好的 10 穴水稻进行考种,用于测定每穗总粒数、每穗实粒数和千粒重。在开花期,每个小区取具有代表性的水稻植株单茎 10 个,用 Li-3000 便携式叶面积仪(Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA)测定单茎的总绿叶面积。各项指标计算公式:

花后干物质积累=成熟期干物质积累-开花期干物质积累;

花前干物质所占比例(%)=开花期干物质积累/成熟期干物质积累×100;

花后干物质所占比例(%)=花后干物质积累/成熟期干物质积累×100;

叶干重所占比例(%)=成熟期叶干重/成熟期干物质积累×100;

茎干重所占比例(%)=成熟期茎干重/成熟期干物质积累×100;

每穗库容量(g)=每穗总粒数×千粒重/1 000^[13-14];

绿叶比(%)=开花期总的绿叶干重/开花期总的干物质积累×100^[15];

粒叶比=成熟期每穗实粒数/开花期单茎总绿叶面积^[15];

花后叶片的转运率(%)=(开花期叶片干重-成熟期叶片干重)/开花期叶片干重×100;

花后茎秆的转运率(%)=(开花期茎秆干重-成熟期茎秆干重)/开花期茎秆干重×100;

花后干物质的转运率(%)=(开花期茎叶干重-成熟期茎叶干重)/开花期茎叶干重×100;

在抽穗开花期,每个小区选择同日始穗的单茎穗 100 个并挂牌标记。将中部颖花盛花期定为全穗的开花期,分别于开花期、此后每隔 5 d 到成熟期随机取标记穗 5 个,并按照文献^[16]的方法分为强势粒和弱势粒,置于 105℃烘箱杀青 0.5 h,然后在 80℃下烘干至恒重,并称重。

生长模型及参数意义:用 Curve Expert 1.3 软件以 Richards 方程模拟籽粒生长。籽粒重(W)依开花后天数(t)的变化可用(1)式的 Richards 方程表示:

$$W = \frac{a}{(1 + e^{(b-ct)})^{1/d}} \quad (1)$$

式中: a 为终极生长量, b 为灌浆初值参数, c 是灌浆速率参数, d 是灌浆曲线形状参数。当 $d=1$ 时,(1)式即为 Logistic 方程;当 $d>1$ 时,生长发育的初始值较大,前中期的籽粒增重平稳增加;当 $d<1$ 时,生长发育的初始值较小,早期增长慢,前中期后则会补偿超出。这些特性可用方程(2)和(3)予以说明。

$$W_{(t \rightarrow \infty)} = aW_{(t=0)} = a(1 + e^b)^{-(1/d)} \quad (2)$$

灌浆速率 GR (grain-filling rate) 以方程(3)求解。

$$GR = W \times c \times d [1 - (W/a)^d] \quad (3)$$

当 $t=0$ 时,可计算起始灌浆速率 GR_0 和初始相对灌浆速率即起始势:

$$RGR_0 = GR_0 / W_0 \quad (4)$$

对 Richards 方程求二阶导数,得到灌浆速率变化率 $GR'=0$,即:

$$\frac{e^b \exp(-ct)}{d} - 1 = 0 \quad (5)$$

此时,为灌浆速率的高峰期,也是灌浆物质积累曲线的拐点,灌浆速率由快变慢的转折点。其时间(花后天数 t_{poi})可由公式表示:

$$t_{poi} = \frac{\ln(\frac{e^b}{d})}{c} \quad (6)$$

生长模型和参数的意义,可参照顾世梁等^[17]和张强等^[18]的方法。

1.2.3 数据处理与统计分析 采用 Microsoft Excel 2003 绘制相关图表,并用 SPSS 11.5 对所有数据进行统计分析,并利用最小显著极差法(LSD)进行方差检验。

2 结果与分析

2.1 地上干物质与籽粒产量

由图1可见,3种增温处理均有降低水稻地上部干物质和产量的趋势。2006-2008年,AW、DW和NW使水稻地上部干物质平均分别降低9.3%、16.3%和6.1%,且2006年AW和DW的差异均达到显著水平。同时,AW、DW和NW处理使水稻产量3a平均分别下降4.6%、12.0%和7.7%,并且2007年DW处理的差异显著。

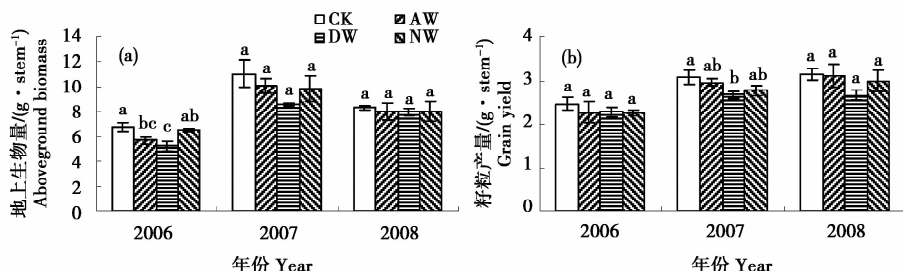


图1 非对称性增温对水稻地上部干物质(a)和籽粒产量(b)的影响

Fig. 1 Effects of asymmetric warming on rice aboveground dry mass (a) and grain yield (b) under the FATI facility

2.2 籽粒灌浆动态

对稻穗不同部位籽粒灌浆过程中籽粒重依穗后天数的动态过程用 Richards 方程拟合,得方程参数估计值及决定系数于表1。从表1可以看出,增温处理及常规对照稻穗不同部位籽粒灌浆进程 Richards 方程的拟合度均较高(0.98 以上)。因此,供试水稻品种在非对称性增温处理下,稻穗不同部位籽粒灌浆过程可以用 Richards 方程来描述。

比较 Richards 方程拟合的增温和对照各粒位最终粒重(a)可知,在不同增温处理下,强势粒的 a 值均小于常规对照,而弱势粒的 a 值相反。相对于常规对照,全天增温、白天增温和夜间增温

的强势粒 a 值的降幅分别为6.1%、4.7%和5.6%;而弱势粒 a 值的增幅分别为6.8%、2.5%和17.8%。同时,对千粒重的分析也发现,增温处理使强势粒的千粒重呈下降趋势,而弱势粒的千粒重呈上升趋势。可见,增温处理对强势粒的灌浆不利,而有利于弱势粒的灌浆。

由表2可知,增温处理对强势粒的起始灌浆速率(GR_0)、相对起始势(GR_0/W_0)、最大速率(GR_m)和平均灌浆速率(V_a)有增加的趋势,而对最大速率时间(T_{poi})、实灌时间(T_{99})和最大速率时粒重(W_{poi})有降低的趋势,除了夜间增温的最大速率时粒重(W_{poi})外。相对于常规对照,全天增温和白天增温处理对弱势粒的最大速

率(GR_m)、平均灌浆速率(V_a)、最大速率时 而夜间增温对上述参数则有降低的趋势。
间(T_{poi})和最大速率时粒重(W_{poi})有增加的趋势,

表 1 非对称性增温对 2008 年水稻籽粒灌浆过程的 Richards 方程参数估值
Table 1 The parameters of the Richards equation for grain filling of rice grown under the asymmetric warming regimes in 2008

粒位 Positions	处理 Treatments	a	b	c	d	R ²	千粒重/g 1000-grain weight
强势粒 Superior grain	CK	26.97	0.70	0.17	0.52	0.995	26.88±0.36 a
	AW	25.33	0.66	0.23	0.59	0.995	26.16±0.39 a
	DW	25.70	−1.00	0.15	0.17	0.992	26.20±0.16 a
	NW	25.47	1.98	0.26	1.40	0.988	26.18±0.36 a
弱势粒 Inferior grain	CK	20.20	14.68	0.44	7.54	0.997	20.10±0.25 a
	AW	21.58	29.42	0.85	13.77	0.995	21.57±0.74 a
	DW	20.71	37.06	1.05	19.41	0.995	20.70±0.30 a
	NW	23.79	5.72	0.18	2.61	0.985	21.82±0.92 a

a 为籽粒最大重量;b,c 和 d 为方程参数;R²为决定系数。
A means the maximum weight of akernel;b,c and d mean equation parameters;R² means determination coefficient

表 2 非对称性增温对 2008 年籽粒灌浆特征参数的影响
Table 2 Grain filling parameters of midseason rice grown under the asymmetric warming regimes in 2008

粒位 Positions	处理 Treatments	GR ₀	GR ₀ /W ₀	GR _m	T _{poi}	W _{poi}	T ₉₉	V _a
强势粒 Superior grain	CK	0.70	0.21	1.32	8.11	12.07	35.77	0.75
	AW	1.05	0.25	1.66	5.16	11.55	25.25	1.00
	DW	0.97	0.25	1.35	5.19	10.19	35.00	0.73
	NW	0.91	0.16	1.46	6.39	13.63	24.24	1.05
弱势粒 Inferior grain	CK	0.17	0.06	0.78	28.80	15.20	39.18	0.52
	AW	0.16	0.06	1.02	31.48	17.75	36.80	0.59
	DW	0.17	0.05	0.91	32.51	17.73	36.80	0.56
	NW	0.18	0.07	0.73	26.32	14.55	51.70	0.46

GR₀:起始灌浆速率;GR₀/W₀:相对起始势;GR_m:最大灌浆速率;T_{poi}:最大速率时间;W_{poi}:最大速率时粒重;T₉₉:实灌时间;V_a:平均灌浆速率
GR₀: Initial grain filling potential;GR₀/W₀: Relatively initial grain filling potential;GR_m: Maximum grain filling rate;T_{poi}: Time reaching the maximum grain rate;W_{poi}:Weight of a kernel at the time of maximum grain filling rate;T₉₉: The time of grain filling reaching 99%;V_a: Mean grain filling rate

2.3 花前与花后物质积累及比例

由表 3 可知,3 种增温处理下,水稻花后干物质积累呈下降趋势。2006-2008 年,AW、DW 和 NW 处理使花后干物质积累平均分别降低 23.9%、30.5%和 13.9%,且 2006 年各处理的差异均达显著水平;增温对花前干物质积累的影响虽在年份之间存在小幅波动,但总体平均未达显

著水平。增温处理使花前干物质所占比例增加而花后下降,与 CK 相比,AW、DW 和 NW 处理的花前干物质所占比例分别增加 14.6%、21.6%和 13.5%,2006 年 AW、DW 以及 2007 年 DW 处理的差异显著;而花后干物质所占比例分别下降 15.9%、22.2%和 14.1%,2006 和 2007 两年的 DW 和 NW 处理的差异均达显著水平。

表 3 非对称性增温对水稻花前与花后干物质积累及其所占总干物质比例的影响

Table 3 Effects of asymmetric warming on pre-and post-anthesis dry mass accumulation and their ratios to the total biomass under the FATI facility

年份 Year	品种 Cultivars	处理 Treatments	花前干物质 积累/g	花后干物质 积累/g	花前干物质所占比例/%	花后干物质所占比例/%
			Pre-anthesisdry mass accumulation	Post-anthesis dry mass accumulation	Ratio of pre-anthesis dry mass to totalbiomass	Ratio of post-anthesis dry mass to totalbiomass
2006	武运粳 7 号 Wuyunjing 7	CK	3.49±0.10 b	3.29±0.27 a	51.66±1.81 b	48.34±1.81 a
		AW	3.31±0.19 b	2.37±0.11 b	58.17±0.50 ab	41.83±0.50 ab
		DW	3.53±0.13 b	1.70±0.31 b	67.97±3.07 a	32.03±3.07 b
		NW	4.10±0.25 a	2.42±0.36 b	63.08±4.93 a	36.92±4.93 b
2007	武运粳 7 号 Wuyunjing 7	CK	5.80±0.19 a	4.90±1.38 a	48.58±3.12 b	51.42±3.12 a
		AW	5.40±0.37 a	4.03±0.11 a	57.13±2.15 ab	42.87±2.15 ab
		DW	5.40±0.11 a	3.25±0.08 a	62.46±0.88 a	37.54±0.88 b
		NW	5.41±0.08 a	4.44±0.94 a	55.89±4.66 ab	44.11±4.66 ab
2008	南粳 44 Nanjing 44	CK	4.74±0.51 a	3.60±0.44 a	56.74±5.69 a	43.26±5.69 a
		AW	4.85±0.43 a	2.66±0.22 a	64.41±5.62 a	35.59±5.62 a
		DW	4.72±0.19 a	3.26±0.34 a	59.34±2.85 a	40.66±2.85 a
		NW	4.67±0.21 a	3.39±0.64 a	58.65±3.94 a	41.35±3.94 a

同列数值后不同字母表示 5%差异显著水平。
Datas followed by different lowercases within each column mean significant difference at 5% level.

2.4 花后干物质转运率

由表 4 可知,3 种增温处理下,水稻花后叶片的转运率、花后茎秆的转运率和花后干物质的转运率均呈现下降的趋势。AW、DW 和 NW 处理

使花后叶片的转运率平均分别降低 15.7%、17.8%和 20.5%,花后茎秆的转运率平均分别下降 17.2%、12.5%和 11.3%,花后干物质的转运率平均分别降低 1.5%、8.3%和 9.9%。

表 4 非对称性增温对花后水稻干物质转运的影响

Table 4 Effects of asymmetric warming on dry matter translocation of rice leaf and stem to the grain during post-anthesis phase under the FATI facility

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatments	花后叶片的转运率/%	花后茎秆的转运率/%	花后干物质的转运率/%
			Rate of rice leaf translocation to the grain during post-anthesis phase	Rate of rice stem translocation to the grain during post-anthesis phase	Rate of rice leaf and stem translocation to the grain during post-anthesis phase
2006	武运粳 7 号 Wuyunjing 7	CK	20.88±2.90 a	29.12±3.15 a	25.0 ± 3.05 a
		AW	17.29±3.00 a	24.84±1.58 a	22.4 ± 3.21 a
		DW	19.70±1.79 a	21.57±0.51 a	21.1 ± 1.55 a
		NW	17.54±3.46 a	26.72±2.51 a	23.7 ± 0.57 a
2007	武运粳 7 号 Wuyunjing 7	CK	25.65±3.39 a	25.01±2.07 a	25.8±8.11 a
		AW	19.10±2.39 a	22.35±2.56 a	25.1 ± 1.79 a
		DW	16.63±3.48 a	24.53±3.85 a	24.7 ± 3.95 a
		NW	18.76±2.55 a	26.48±2.94 a	24.7 ± 2.95 a
2008	南粳 44 Nanjing 44	CK	34.82±0.30 a	22.68±3.06 a	25.2 ± 4.94 a
		AW	33.34±2.36 a	16.75±3.09 a	27.4± 7.65 a
		DW	30.49±3.21 a	20.47±2.84 a	24.0 ± 3.07 a
		NW	28.28±3.34 a	15.50±0.66 a	20.2 ± 3.47 a

2.5 成熟期叶和茎干重及其占总干物质的比例

从表 5 可以看出,不同增温处理下,成熟期水稻叶干重占总干重的比例呈递增趋势,而茎干重及其所占比例呈下降趋势。AW、DW 和 NW 处理使水稻成熟期叶干重所占比例分别平均提高了 14.2%、14.7%和 15.3%,其中 2006 年各增温处理的差异显著。AW、DW 和 NW 处理使水稻成熟期茎干重分别平均降低了 20.0%、20.7%和 11.9%,2006 年 AW 和 DW 处理的差异达显著水平;茎干

重所占比例分别降低了 6.4%、5.6%和 3.0%。

2.6 每穗库容量、粒叶比和绿叶比

由表 6 分析表明,三种增温处理均降低了水稻的每穗库容量、绿叶比和粒叶比。AW、DW 和 NW 处理下,水稻每穗库容量较 CK 分别平均降低了 9.9%、7.4%和 7.4%,且 2006 年各增温处理的差异均达显著水平。AW、DW 和 NW 处理下,植株绿叶比平均分别下降了 0.4%、2.8%和 4.8%,粒叶比平均分别下降了 4.1%、9.5%和 8.1%。

表 5 非对称性增温对水稻成熟期叶和茎干重及其占总干重比例的影响

Table 5 Effects of asymmetric warming on leaf and stem dry weight and their ratios to the total biomass at maturity under FATI facility

年份 Year	品种 Cultivars	处理 Treatments	叶干重/g Leaf dry weight	茎干重/g Stem dry weight	叶干重所占比例/% Ratio of leaf dry weight to total biomass	茎干重所占比例/% Ratio of stem dry weight to total biomass
2006	武运粳 7 号 Wuyunjing 7	CK	1.23±0.06 ab	2.69±0.11 a	18.65±0.28 b	40.81±1.21 a
		AW	1.25±0.09 ab	2.21±0.14 b	22.57±1.01 a	40.12±0.89 a
		DW	1.15±0.05 b	2.04±0.13 b	21.88±0.99 a	38.67±0.86 a
		NW	1.35±0.04 a	2.61±0.01 a	21.52±0.45 a	40.59±0.22 a
2007	武运粳 7 号 Wuyunjing 7	CK	1.65±0.13 a	4.97±1.16 a	15.60±0.80 a	45.25±4.82 a
		AW	1.57±0.20 a	3.60±0.49 a	17.79±0.75 a	40.63±2.35 a
		DW	1.53±0.25 a	3.44±0.63 a	18.95±2.76 a	42.13±5.19 a
		NW	1.57±0.17 a	3.69±0.32 a	18.99±1.83 a	44.15±1.72 a
2008	南粳 44 Nanjing 44	CK	1.21±0.10 a	2.88±0.25 a	14.91±1.26 a	35.41±2.99 a
		AW	1.20±0.05 a	2.46±0.01 a	16.02±0.19 a	32.83±1.18 a
		DW	1.25±0.10 a	2.67±0.17 a	15.72±0.95 a	33.76±1.35 a
		NW	1.30±0.12 a	2.68±0.25 a	16.22±0.47 a	33.32±1.17 a

表 6 非对称性增温对水稻每穗库容量、粒叶比和绿叶比的影响

Table 6 Effects of asymmetric warming on sink capacity of per panicle, grain-leaf ratio and the ratio of green leaves weight to total biomass under FATI facility

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatment	每穗库容量/g Sink capacity of per panicle	粒叶比 Grain-leaf ratio	绿叶比/% Ratio of green leaves to total biomass)
2006	武运粳 7 号 Wuyunjing 7	CK	3.39±0.18 a	0.96±0.01 a	30.05±2.54 a
		AW	2.78±0.12 b	0.92±0.01 ab	30.01±2.99 a
		DW	2.89±0.12 b	0.88±0.02 b	28.16±3.52 a
		NW	2.91±0.05 b	0.89±0.01 b	29.50±2.40 a
2007	武运粳 7 号 Wuyunjing 7	CK	4.45±0.15 a	-	22.50±0.42 a
		AW	4.04±0.16 a	-	22.38±1.35 a
		DW	4.24±0.17 a	-	22.36±0.53 a
		NW	4.16±0.20 a	-	21.20±1.60 a
2008	南粳 44 Nanjing 44	CK	4.01±0.10 a	1.17±0.06 a	12.50±0.50 a
		AW	3.91±0.06 a	1.13±0.05 a	12.44±0.32 a
		DW	3.89±0.40 a	1.05±0.08 a	12.30±0.73 a
		NW	3.93±0.10 a	1.07±0.01 a	11.64±0.39 a

2.7 籽粒产量与积温和冠层平均温度的相关性

表 7 是增温后水稻产量的降幅与积温和冠层温度的相关性分析。可以看出,产量的降幅与抽穗前积温的降幅呈显著正相关,与抽穗后积温、全

生育期积温、日均温、日最低温以及各增温处理与对应常规对照温度均值的差值的增幅呈显著负相关,而与日最高温和日较差的变化无显著相关性。

表 7 籽粒产量与积温和冠层平均温度的相关分析

Table 7 The correlation of grain yield and accumulated temperatures and rice canopy average temperatures during whole growing duration

指标 Index	积温 Accumulated temperatures				温度增幅 Increment of temperature			
	抽穗前降幅	抽穗后增幅	全生育期增幅	日均温	各增温处理与对应常规 对照温度均值的差值	日最高温	日最低温	日较差
	Reduction of pre- heading	Increment of post- heading	Increment of whole duration	Diurnal average temperature	Difference of average temperature between warming and correspond to control	Average maximum temperature	Average minimum temperature	Average diurnal temperature range
产量降幅 Reduction of yield	0.963 *	-0.929 *	-0.934 *	-0.915 *	-0.977 *	-0.698	-0.999 *	0.417

* 表示 0.05 水平的显著性。
* mean significant difference at 0.05 level.

3 讨论与结论

3.1 讨论

近年来,气候变暖对作物生产力的影响已引起各界的广泛关注^[19-21],气候变暖伴随着温度的升高,二氧化碳浓度也在升高。大多数的研究结果显示,增温可能会显著地降低水稻的产量,而二氧化碳浓度增加会提高水稻的产量^[22],如果能同时进行增温和二氧化碳浓度增加的研究,会更加准确地预测未来气候变暖对水稻产量的影响。但限于研究二氧化碳浓度增加的试验设施缺乏以及运行成本高等原因本研究是想探讨温度升高的效应,所以,只做了增温试验。如果要做全球变暖背景下的作物生产响应,还应该考虑 CO₂ 浓度升高的问题,在今后的研究中,需要进一步完善和补充。有关温度升高对水稻产量的影响前人做了许多研究。Peng 等^[19]通过对多年气象数据和水稻产量变化的相关分析发现,日最低温每升高 1℃ 水稻产量将降低 10%;也有模型预测认为,日最低温每升高 1℃,水稻产量将减少 13.7%^[23];Lele^[24]预测发现,增温 2℃ 可能导致谷物产量下降 20%~40%,且大部分发生在亚洲和非洲。最近也有研究发现,增温对水稻的产量没有显著的影响^[25]。但最新的田间试验研究发现,夜间温度升高 1℃,东北水稻单产可提高 10%左右^[26-27]。由于以前绝大多数关于增温对作物产量的影响多集

中于作物模型预测^[23,28-29] 和对历史数据的分析^[19,30],其结果存在很大的不确定性。在不考虑二氧化碳浓度增加的情况下,本研究发现,在增温幅度小于 2℃ 的情况下,3 种增温处理使江淮地区水稻产量均呈下降趋势,且降幅为 4.6%~12.0%。可见以往的研究可能高估了增温对水稻生产力的影响;另一方面,不同年份处理间产量的差异显著性会不同,可能与当年水稻种植区域背景温度的高低和生育期内的积温有密切的关系。增温对产量下降的影响具体表现为白天增温>夜间增温>全天增温,而结合以往和本研究的结果发现水稻抽穗前积温的降幅与产量的下降趋势是一致的,抽穗后和全生育期积温的增幅与产量的下降趋势是相反的^[31];白天增温的白天冠层温度升高幅度<夜间增温的夜间冠层温度升高幅度<全天增温的全天冠层温度升高幅度,水稻全生育期冠层日均温和日最低温升高幅度均表现为白天增温<夜间增温<全天增温^[12]。可以看出,在一定温度范围内,积温越高产量下降的越低,不同增温时段各自对应常规对照冠层温度增幅越大产量下降的越少,冠层日均温和日最低温升高幅度越高产量下降的越低。此外,研究还发现^[31],不同增温处理使水稻的始穗期呈不同程度的提前,提前天数表现为白天增温<夜间增温<全天增温,这一生育时期对应的积温略微有所下降;而增温处理对水稻始穗期到成熟期的天数影响几乎不

大,却增加了这一生育时期的积温,表现为白天增温<夜间增温<全天增温,可见,全天增温比白天和夜间增温处理的全生育期缩短的更多,灌浆结实期的温度也高于白天和夜间增温,但并没有比水稻生长的适应温度高很多,因此对水稻的产量影响较小。

作物源库关系是作物高产生理中广泛被关注的热点问题之一,在气候变暖背景下,有关作物产量与源库关系的研究主要有三种观点。第一种观点认为,源是籽粒发育的物质基础,源的不足是限制水稻产量的主要因素^[14]。例如,夜间增温加速早稻剑叶衰老^[32]。类似的研究发现^[8],在灌浆结实期对水稻进行增温处理,使水稻叶片叶绿素含量降低。徐振江等^[11]最近的研究表明,增温处理使灌浆中后期剑叶的叶绿素含量和净光合速率显著下降。同样,从最新的研究^[7]中也可以发现,增温处理下,剑叶 SOD 酶和 POD 酶活性逐渐下降,MDA 含量逐渐上升,光合活性降低。结果也发现,在增温处理下,水稻的绿叶比、叶片转运率、茎秆转运率和干物质转运率均呈下降趋势。笔者研究还发现^[31],虽然增温后水稻的剑叶面积、剑叶叶绿素含量和总绿叶面积均呈不同程度的上升趋势,但光合速率并没有显著变化,而呼吸速率均增强。可见,水稻的源下降不仅与花后物质的转运不畅有关,还与夜间呼吸速率的增强密切相关。第二种观点认为,库是产量的直接构成者,并且库容对源的生产具有反馈作用,要提高产量就要依靠不断的扩大库^[14]。有研究表明^[9-11,7],灌浆结实期增温处理使籽粒的结实率下降、实粒数降低以及粒重下降。还有研究发现^[33-34],不同生育阶段夜间增温对水稻库容的影响存在明显差异。幼穗分化前夜间增温促进双季稻的有效穗数显著增加;然而幼穗分化至抽穗期夜间增温导致颖花退化,使每穗发育颖花数减少;灌浆结实期夜间增温使双季早稻的结实率显著下降,而双季晚稻的结实率则显著提高。本研究的结果发现,昼夜不同增温处理使水稻的库容量下降,进而影响水稻的产量。同时发现,增温对强势粒的灌浆不利,而促进弱势粒的灌浆,使强势粒的最终粒重下降,弱势粒的最终粒重上升,由于弱势粒的粒重小于强势粒,总的粒重下降,最终影响水稻的产量。

第三种观点则是将粒叶比作为评价水稻源库关系是否协调的一个综合指标,认为在适宜的 LAI 条件下,粒叶比高则有利于源库的协调,并

可进一步提高作物的产量^[35]。研究表明,在增温处理下,水稻的粒叶比下降,说明增温后不利于水稻源库关系的协调。从以上论述可以看出,不论是从源、库的角度出发,还是源库协调的关系分析,均发现增温后对水稻产量形成的源库特征主要以负面影响为主,源库关系不能很好的协调,进而影响水稻产量的进一步提高。

作物产量的高低取决于光合产物的积累与分配,水稻产量的形成过程实际上是群体干物质合成、积累与分配的过程^[36]。本研究证实,尽管增温使成熟期水稻的叶干重所占比例呈增加的趋势,但是降低了茎干重及其所占的比例,最终使水稻的地上干物质呈下降趋势,且与籽粒产量的变化规律一致。已有研究显示,花后的干物质积累对籽粒产量形成的贡献大于花前^[37-40]。从本文结果来看,花前干物质的积累受增温处理影响不显著,但花后干物质的积累及其所占比例均受增温影响而呈下降趋势,因此,增温处理导致的地上干物质和花后干物质的降低是造成水稻产量下降的主要因素。然而,魏金莲等^[32]认为,夜间增温对双季早稻的干物质没有影响,但显著提高了晚稻的干物质。Kanno^[41]等也发现,在营养生长期进行夜间增温后,有利于水稻总干物质的增加。可见,增温处理对不同生育期干物质积累的影响以及进一步对作物产量的影响还存在争议,今后还有待更多的大田试验验证。

3.2 结论

在小于 2℃ 的不同增温处理条件下,水稻地上部干物质和籽粒产量均呈下降趋势,且 AW、DW 和 NW 处理使干物质分别下降 9.3%、16.3%和 6.1%;产量也分别下降 4.6%、12.0%和 7.7%。不同增温处理均使水稻花后干物质积累降低而对花前干物质的积累无显著影响。同时,增温对水稻成熟期叶干重所占的比例有增加的趋势,而对茎干重及其所占的比例有降低的趋势。增温不利于强势粒的灌浆,而对弱势粒的灌浆有利。增温处理降低了水稻的每穗库容量、绿叶比和粒叶比,且 AW、DW 和 NW 使水稻的每穗库容量平均分别降低 9.9%、7.4%和 7.4%,粒叶比平均分别下降 4.1%、9.5%和 8.1%。以上结果表明,在未来的气候变暖背景下,江淮水稻花后的源下降和库不足是导致水稻产量下降的主要原因。

参考文献:

- [1] Harvey L D D. Warm days, hot nights[J]. Nature, 1995, 377:15-16.
- [2] Easterling D R, Horton B, Jones P D, et al. Maximum and minimum temperature trends for globe[J]. Science, 1997, 277:364-367.
- [3] IPCC, 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]. Cambridge: United Kingdom. Cambridge University Press, 2007.
- [4] IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]. Cambridge: United Kingdom and New York, NY, USA. Cambridge University Press, 2013.
- [5] 居辉, 熊伟, 许吟隆, 等. 气候变化对我国小麦产量的影响[J]. 作物学报, 2005, 31(10): 1340-1343.
- [6] 霍中洋, 叶全宝, 李华, 等. 水稻源库关系研究进展[J]. 中国农学通报, 2002, 18(6): 72-77, 148.
- [7] 李健陵, 张晓艳, 杜尧东, 等. 高温对抽穗开花期至灌浆结实期水稻源库特性的影响[J]. 中国农业气象, 2013, 34(1): 23-29.
- [8] 滕中华, 智丽, 宗学风, 等. 高温胁迫对水稻灌浆结实期叶绿素荧光、抗活性氧活力和稻米品质的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(9): 1662-1666.
- [9] 盛婧, 陶红娟, 陈留根. 灌浆结实期不同时段温度对水稻结实与稻米品质的影响[J]. 中国水稻科学, 2007, 21(4): 396-402.
- [10] 张彬, 芮雯奕, 郑建初, 等. 水稻开花期花粉活力和结实率对高温的响应特征[J]. 作物学报, 2007, 33(7): 1177-1181.
- [11] 徐振江, 肖立中, 刘洪, 等. 灌浆结实期适度高温对香稻产量的影响及其机理[J]. 作物杂志, 2012, (2): 55-58.
- [12] 董文军, 邓艾兴, 张彬, 等. 开放式昼夜不同增温对单季稻影响的试验研究[J]. 生态学报, 2011, 31(8): 2169-2177.
- [13] 杨建昌, 王志琴, 朱庆森. 水稻产量源库关系的研究[J]. 江苏农学院学报, 1993, 14(3): 47-53.
- [14] 盛大海, 刘元英, 李广宇. 水稻源库关系研究进展与应用[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(5): 117-122.
- [15] 田云录, 陈金, 邓艾兴, 等. 开放式增温下非对称性增温对冬小麦生长特征及产量构成的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(3): 681-686.
- [16] 赵全志, 殷春渊, 宁慧峰, 等. 氮素调控对水稻子粒相对充实度的影响及子粒相对充实度与产量形成和品质的关系[J]. 河南农业大学学报, 2007, 41(2): 128-133.
- [17] 顾世梁, 朱庆森, 杨建昌, 等. 不同水稻材料籽粒灌浆特性的分析[J]. 作物学报, 2001, 27(1): 7-14.
- [18] 张强, 李自超, 傅秀林, 等. 不同株穗型水稻超高产品种叶绿素含量变化规律及籽粒灌浆动态研究[J]. 作物学报, 2005, 31(9): 1198-1206.
- [19] Peng S P, Huang J L, Sheehy J E, et al. Rice yields decline with higher night temperature from global warming[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2004, 101: 9971-9975.
- [20] Aronson E L, McNulty S G. Appropriate experimental ecosystem warming methods by ecosystem, objective, and practicality[J]. Agric For Meteorol, 2009, 149: 1791-1799.
- [21] Mohammed A R, Tarpley L. High nighttime temperatures affect rice productivity through altered pollen germination and spikelet fertility[J]. Agric For Meteorol, 2009, 149: 999-1008.
- [22] Liu H, Yang L, Wang Y, et al. Yield formation of CO₂-enriched hybrid rice cultivar Shanyou 63 under fully open-air field conditions[J]. Field Crops Res, 2008, 108: 93-100.
- [23] Sheehy J E, Mitchell P L, Ferrer A B. Decline in rice grain yields with temperature: Models and correlations can give different estimates[J]. Field Crops Res, 2006, 98: 151-156.
- [24] Lele U. Food security for a billion poor [J]. Science, 2010, 326: 1554-1554.
- [25] Lobell D B, Schlenker W, Costa-Roberts J. Climate trends and global crop production since 1980[J]. Science, 2011, 333(6024): 616-620.
- [26] 张卫建, 陈金, 徐志宇, 等. 东北稻作系统对气候变暖的实际响应与适应[J]. 中国农业科学, 2012, 45(7): 1265-1273.
- [27] 陈金, 田云录, 董文军, 等. 东北水稻生长发育和产量对夜间升温的响应[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(1): 84-90.
- [28] Tan G, Shibasaki R. Global estimation of crop productivity and the impacts of global warming by GIS and EPIC integration[J]. Ecol Model, 2003, 168: 357-370.
- [29] Lin E, Xiong W, Ju H, et al. Climate change impacts on crop yield and quality with CO₂ fertilization in China[J]. Phil Trans R Soc B, 2005, 360: 2149-2154.
- [30] You L, Rosegrant M W, Wood S, et al. Impact of growing season temperature on wheat productivity in China[J]. Agric For Meteorol, 2009, 149: 1009-1014.
- [31] Dong W, Chen J, Zhang B, et al. Responses of biomass growth and grain yield of midseason rice to the anticipated warming with FATI facility in East China[J]. Field Crops Res, 2011, 123: 259-265.
- [32] 魏金连, 潘晓华. 夜温升高对双季水稻物质生产与养分吸收的影响[J]. 中国生态农业学报, 2010, 18(4): 770-774.
- [33] 魏金连, 潘晓华, 邓强辉. 不同生育阶段夜温升高对双季水稻产量的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(2): 331-337.
- [34] 魏金连, 潘晓华, 邓强辉. 夜间温度升高对双季早晚稻产量的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(10): 2793-2798.
- [35] 凌启鸿, 杨建昌. 水稻群体“粒叶比”与高产栽培途径的研究[J]. 中国农业科学, 1986, 19(3): 1-8.

- [36] 黄元财,王术,吴晓冬,等. 肥水条件对不同类型水稻干物质积累与分配的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2004, 35(4):346-349.
- [37] Bonnett G D, Incoll L D. The potential pre-anthesis and post-anthesis contributions of stem internodes to grain yield in crops of winter barley[J]. Ann Bot, 1992, 69: 219-225.
- [38] Evans L T, Fischer R A. Yield potential: its definition, measurement, and significance[J]. Crop Sci, 1999, 39: 1544-1551.
- [39] Ntanos D A, Koutroubas S D. Dry matter and N accumulation and translocation for Indica and Japonica rice under Mediterranean conditions[J]. Field Crops Res, 2002, 74: 93-101.
- [40] Yang J, Zhang J. Grain-filling problem in 'super' rice[J]. J Exp Bo, 2010, 61: 1-5.
- [41] Kanno K, Mae T, Makino A. High night temperature stimulates photosynthesis, biomass production and growth during the vegetative stage of rice plants[J]. Soil Sci Plant Nutr, 2009, 55: 124-131.

Impacts of Asymmetric Warming on Plant Source-sink Characteristics of *Japonica* Rice in Jianghuai Region

DONG Wen-jun^{1,2,3}, YANG Zhong-liang⁴, LAI Yong-cai¹, TIAN Yun-lu², ZHANG Bin⁵, MENG Ying¹, CHEN Jin⁶

(1. Institute of Farming and Cultivation, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086; 2. College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu 210095; 3. Northern Japonica Rice Molecular Breeding Joint Research Center, Chinese Academy of Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086; 4. Rice Institute of Wuchang, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Wuchang, Heilongjiang 150229; 5. Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou, Guangdong 510640; 6. Soil and Fertilizer and Resources and Environment Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang, Jiangxi 330200)

Abstract: Climate warming presents significantly asymmetric trends with greater temperature elevation in the daily mean minimum than the daily maximum temperature. However, less was known about the impacts of asymmetric warming on the source-sink characteristics of rice plant. Therefore, a field warming experiment was performed with a Free Air Temperature Increase (FATI) facility to investigate the actual impacts of asymmetric warming on plant source - sink characteristics of *japonica* rice in Jianghuai region from 2006 to 2008 in Nanjing city, Jiangsu province, China. The results showed that field warming tended to reduce the aboveground dry mass averagely by 9.3%, 16.3% and 6.1%, and the grain yield were averagely by 4.6%, 12.0% and 7.7% in the all-day warming (AW), daytime warming (DW) and nighttime warming (NW) plots, respectively. The AW, DW and NW decreased post-anthesis dry mass accumulations respectively by 23.9%, 30.5% and 13.9% on average while the pre-anthesis dry mass staying almost unchanged. Warming tended to increase the ratio of leaf dry weight to total dry mass weight and decrease the ratio of the stem dry weight to total dry mass weight. Warming was to the disadvantage of the filling of superior kernels, while it was in favour of the filling of inferior kernels. The sink capacity of per panicle was respectively 9.9%, 7.4% and 7.4% lower in the AW, DW and NW treatments than the un-warmed control. Meanwhile, warming decreased the grain-leaf ratio averagely by of 4.1%, 9.5% and 8.1%, respectively, in the AW, DW and NW treatments. The results indicated that warming-led decline of source and deficiency of sink might be the main factors of warming-led decrease in rice yield under future climate pattern in Jianghuai region.

Keywords: climate warming; rice production; asymmetric warming; free air temperature increase (FATI); dry mass accumulation; grain filling; grain yield

(本文作者还有唐傲、张喜娟、冷春旭、刘猷红和邸树峰,单位同第一作者; 谢光,单位为宝清县夹信子镇农业技术中心)