

大豆产量形成对大气 CO₂ 浓度升高响应的基因型差异

杨淞超^{1,2}, 李彦生², 刘长锴², 刘晓冰², 王光华², 毛健伟³, 殷奎德¹, 金 剑²

(1. 黑龙江八一农垦大学 生命科学技术学院, 黑龙江 大庆 163319; 2. 中国科学院 东北地理与农业生态研究所/黑土区农业生态重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150081; 3. 吉林省农业技术推广总站, 吉林 长春 130033)

摘 要:为明确大气 CO₂ 浓度升高对不同品种大豆产量形成的影响差异, 本研究以正常大气 CO₂ 浓度为对照, 利用开顶式气候箱模拟大气 CO₂ 浓度升高至 550 μmol·mol⁻¹, 解析了 1950~2006 年间推广的 8 个大豆品种在 CO₂ 浓度 550 μmol·mol⁻¹ 条件下的产量形成差异。结果表明: 大气 CO₂ 浓度升高后, 大豆地上生物量平均增加 46.1%, 产量平均增加 37.8%; 不同大豆品种产量增加幅度存在差异, 增幅最小的品种合交 4 号仅为 0.6%, 增幅最大的品种小黄金达到 95.3%; CO₂ 浓度升高对收获指数影响不大, 只有绥农 9 号显著增加。大豆产量构成要素在大气 CO₂ 浓度升高后也有所增加, 株高平均增加 15 cm, 节数增加未达到显著水平 ($P > 0.05$); 大豆的总荚数和粒数增加明显, 分别增加了 42.9% 和 37.0%。不同产量构成要素对大豆高 CO₂ 条件下的产量增加的贡献不同, 相关分析证明三粒荚数、总荚数和粒数的增加与大豆产量增加具有显著相关关系 ($P < 0.05$)。利用逐步回归法分析发现大气 CO₂ 升高后大豆产量的增加幅度可以用粒数和产量间的回归方程进行估计 $y = 0.175x + 0.102$ ($P < 0.05$; $R^2 = 0.792$)。

关键词: 气候变化; CO₂ 升高; 大豆产量; 产量组成

中图分类号: S565.1 文献标识码: A DOI: 10.11861/j.issn.1000-9841.2015.05.0819

The Response of Yield Formation to Elevated Atmospheric CO₂ in Different Soybean Cultivars

YANG Song-chao^{1,2}, LI Yan-sheng², LIU Chang-kai², LIU Xiao-bing², WANG Guang-hua², MAO Jian-wei³, YIN Kui-de¹, JIN-Jian²

(1. College of Life and Sci-technology, Heilongjiang BaYi Agricultural University, Daqing 163319, China; 2. Key Laboratory of Mollisols Agroecology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Harbin 150081, China; 3. Jilin Provincial Agro-tech Extension Center, Changchun 130033, China)

Abstract: The soybean yield formation in response to the elevated CO₂ (eCO₂) was analyzed in open top chamber (OTC) simulation systems using 8 soybean cultivars which were released in 1950-2006. Results showed that above ground biomass increased by 46.1% and yield increased by 37.8% across 8 soybean cultivars when the concentrations of atmospheric CO₂ increased up to 550 μmol·mol⁻¹. The yield response to eCO₂ varied in the 8 soybean cultivars. The minimum increase was only 0.6% in Hejiao 4 hao, while the maximum was 95.3% in Xiaohuangjin. The effect of eCO₂ on harvest index was not significant except for Suinong 9 hao. Yield components of soybean were also increased under eCO₂. Average plant height of 8 soybean cultivars was increased by 15 cm, while the soybean node number did not change significantly ($P > 0.05$). The pod number and seed number increased by 42.9% and 37.0% under eCO₂ on average, respectively. This study also found that the contribution of yield components to soybean yield increase under eCO₂ differed. Under eCO₂, the increase of the 3-seed pod number, total pod number and seed number were significant correlated ($P < 0.05$). Due to the significant contribution of seed number to yield, the increase of yield under eCO₂ could be estimated by a model of $y = 0.175x + 0.102$ ($P < 0.05$; $R^2 = 0.792$), which was obtained through stepwise regression analysis.

Keywords: Climate change; Elevated CO₂; Soybean yield; Yield components

大气 CO₂ 浓度升高是导致全球气候变化的因素之一。由于人类活动, 大气 CO₂ 浓度的迅速升高, 其浓度已从工业革命前的 270 μmol·mol⁻¹ 升高到 2013 年的 390 μmol·mol⁻¹, 上升幅度达 45%^[1]。目前的 CO₂ 浓度是过去 2 000 万年间的最高值^[2-5]。以现在上升模式估计, 到本世纪中叶, 大气 CO₂ 浓度会

达到 550 μmol·mol⁻¹, 本世纪末预计将达到 700 μmol·mol⁻¹^[6]。政府间气候变化专门委员会 (IP-PC) 第四次评估报告 (AR4) 指出, CO₂ 浓度实际的增长速度甚至高于预期^[7-9]。

CO₂ 是光合作用的底物, 也是光合作用、光合同化物分配和植物生长的调节因子^[10], CO₂ 浓度的升

收稿日期: 2015-02-09
基金项目: 国家自然科学基金 (41271261); 中国科学院重点部署项目 (KZZD-EW-TZ-16-01); 国家“十二五”科技支撑计划 (2014BAD11B01-A01)。
第一作者简介: 杨淞超 (1989-), 男, 硕士, 主要从事作物生理研究。E-mail: yangsongchao_1989@126.com。
通讯作者: 殷奎德 (1964-), 男, 博士, 教授, 主要从事作物生理及分子生物学研究。E-mail: yinkuide@163.com;
金剑 (1974-), 男, 博士, 研究员, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: jinjian@iga.ac.cn。

高势必影响植物的生理过程,从而改变植物的生长模式。基于 CO_2 在光合作用中的作用,可以推断 CO_2 浓度升高后,许多植物的地上生物量将会提高。不同的研究结果证实了这种推断,79种植物在高 CO_2 浓度条件下开花数量平均增加 19%;果实或籽粒数量增加 16%~18%;单个籽粒(果实)重量提高 4%;籽实产量提高 25%^[11-13]。然而,利用 FACE 长期定位试验发现, C_4 植物长期处于高 CO_2 条件下生长会产生光合适应,生物量的增加并不如预期的明显; C_3 植物在高 CO_2 条件下则可以抑制本身的光呼吸,产量明显提高^[14]。

C_3 植物在高 CO_2 条件下都会增强光合作用从而提高 C 供应能力。而要使植物在高 CO_2 条件下同化能力最大化和可持续化,必须提高 N 的供应来满足植物 C 同化对 N 的需求^[15]。由于许多豆科植物具有共生生物固氮系统,利用所增加的 C 换取 N 的特点,在高 CO_2 下,豆科植物在产量形成方面比非豆科植物具有更高的竞争能力。Jablonski 等^[13] 利用元分析的方法总结了大量的相关试验得出,豆科植物在 500~800 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度下,地上干物质重显著增加 56%。还有研究者通过对典型豆科植物大豆在高 CO_2 条件下产量表现的研究证实了这种假设。蒋跃林等^[16] 发现,大气 CO_2 浓度升高到 550 和 750 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,大豆豌豆 13 的单株荚数有所增加,产量显著提高 15% 和 29%。Morgan 等^[17] 利用 FACE 试验,分析了在 550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度下 2 个大豆品种的 3 年产量表现,结果表明大豆产量平均增加 15%。

综上,大气 CO_2 浓度升高后大豆产量呈增加的趋势。国内外相关研究工作中所利用大豆品种一般只涉及 1~2 个品种,不同基因型大豆的产量构成要素对 CO_2 浓度升高的响应是否具有差异,目前还鲜有报道。虽然,全世界在环境保护和气候变化方面做了大量的努力,但大气 CO_2 浓度逐年上升却是不争的事实。如何使农作物适合未来气候条件是育种学家和栽培学家急需解决的问题。本研究在 1950~2005 年间推广的大豆品种中进行筛选,以 10 年为间隔期选择了 8 个推广面积较大的品种为研究对象,解析不同品种大豆关键产量构成要素对大气 CO_2 浓度升高的响应差异,可以为选育适应高 CO_2 浓度的大豆品种提供理论参考,保证在未来全球气候变化条件下的粮食安全。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料选取黑龙江省不同年代推广的主要大豆品种,分别为小黄金(1951),合交 4 号(1962),牡丰 5 号(1972),嫩丰 9 号(1980),绥农 9 号

(1989),绥农 14(1996),黑农 45(2003) 和绥农 22(2005)。供试土壤为典型的黑土,主要农化性状为:pH6.6、有机质 29 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全氮 2.3 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全磷 1.3 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、全钾 18.9 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、碱解氮为 167 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效磷 21.8 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效钾 195 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。试验采取盆栽的方式,黑土与洗净的河沙按 2:3 比例均匀混合 4 kg,装入 PVC 桶(高 40 cm,直径 11 cm),每盆施入基础肥料: $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$:0.87 g、 KH_2PO_4 :0.75 g、 $\text{CaCl}_2\cdot 2\text{H}_2\text{O}$:0.60 g 和 $\text{MgSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$:0.20 g。于 2014 年 5 月 25 日播种,每盆播种 6 粒,出苗 7 d 后每盆保留长势一致幼苗 2 株。整个生育期内对所有盆栽试验进行精细一致的管理方式。

1.2 试验设计

试验于 2014 年在中国科学院东北地理与农业生态研究所哈尔滨试验场内进行($\text{N}45^\circ 73'$, $\text{E}126^\circ 61'$,海拔 128 m)。通过开顶式气候箱(Open Top Chamber, OTC)对大气 CO_2 浓度升高进行模拟。开顶式气候箱主体高 2 m,直径为 3.5 m,横截面为面积 10.6 m^2 的正八边形,正八面柱体顶端增加 45° 收缩口,收缩口高为 1 m,用于减少外部气体对气候箱内气体的干扰,整个气候箱的体积约为 25 m^3 。气候箱框架由方形钢管与聚乙烯薄膜(透光率 $\geq 90\%$)构建^[18]。气候箱内 CO_2 浓度通过大气 CO_2 浓度监测系统实时监测,并通过控制外接 CO_2 钢瓶的开关调节气候箱内 CO_2 浓度,同时利用空气搅匀系统来保持气候箱内 CO_2 均匀分布。

试验以目前大气 CO_2 浓度(aCO_2 , 390 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)为对照,以多数模型所预测的本世纪中叶大气 CO_2 浓度(eCO_2 , 550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)进行大气 CO_2 浓度升高模拟^[1],每个处理设置 3 个 OTC 重复。在大豆的整个生育期内,升高 CO_2 浓度处理时间为每天 3:00~20:00。

1.3 测定项目与方法

待大豆成熟后对所有处理进行取样、测产。分别测定不同处理下大豆株高、节数、一粒荚数、二粒荚数、三粒荚数、四粒荚数、植株地上生物量和粒重。大豆成熟后植株置于鼓风干燥箱中 105°C 杀青 30 min,再 70°C 下烘干 80 h,全株称重计算出地上部生物量,脱粒称重计算籽粒产量。收获指数计算运用公式: $\text{HI} = \text{籽粒产量} / \text{地上生物量}$

1.4 数据分析

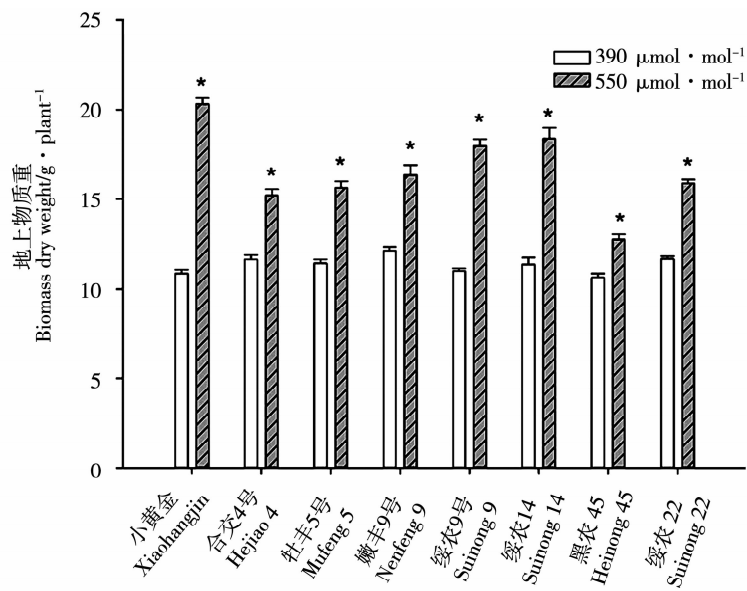
利用 Excel 2010 和统计软件 SPSS 16.0 进行数据统计分析,获得平均值、方差和标准误等描述性统计数据。运用二因素方差分析(ANOVA)计算 $P = 0.05$ 下最小显著性差异 $\text{LSD}_{0.05}$ 值,并分析了相同处理下不同大豆品种间产量构成要素的差异。运用相关分析的方法(Bivariate correlations)确定在大气 CO_2 浓度升高条件下,与大豆产量增加显著相关

的关键产量构成要素。以大气 CO₂ 浓度升高后大豆产量增加值为因变量,关键产量构成要素的增加值为自变量利用逐步回归法 (Stepwise regression), 建立大气 CO₂ 浓度升高后大豆产量增加与关键产量构成要素改变的回归关系。

2 结果与分析

2.1 大气 CO₂ 浓度升高对大豆植株地上生物量的影响

大气 CO₂ 浓度升高对大豆地上生物量影响明显



* 表示相同品种在不同 CO₂ 浓度下差异显著; n. s. 则表示差异不显著 ($P > 0.05$), 下同。
* means significant difference between the two CO₂ concentrations for the same cultivar; n. s. means the difference is not significant ($P > 0.05$). The same below.

图 1 大气 CO₂ 浓度升高对不同品种大豆地上生物量的影响

Fig. 1 Effect of elevated CO₂ on shoot biomass in different soybean cultivars

2.2 大气 CO₂ 浓度升高对大豆产量、收获指数和单粒重的影响

CO₂ 浓度升高显著增加大豆产量 (图 2a), 但不同品种间增加程度具有差异 (图 2b)。正常 CO₂ 浓度条件下, 产量最低的品种是小黄金, 为 3.72 g·株⁻¹, 最高的品种是嫩丰 9 号, 为 4.77 g·株⁻¹。当大气 CO₂ 浓度增加后, 小黄金产量增加到 7.26 g·株⁻¹, 增幅达 95.3%, 在所有品种中增幅最大; 产量增加最小的是合交 4 号, 增幅仅为 0.6%。同时还发现, 大气 CO₂ 浓度增加后大豆产量平均增幅低于地上生物量。

不同品种大豆的收获指数在大气 CO₂ 浓度升高后表现不同 (图 2c)。合交 4 号、牡丰 5 号、嫩丰 9 号和黑农 45 在大气 CO₂ 浓度升高后收获指数下降显著 ($P < 0.05$), 分别下降 22.9%、16.8%、10.7% 和 8.8%。小黄金、绥农 14 和绥农 22 的收获指数在大气 CO₂ 浓度升高后并无显著改变 ($P > 0.05$),

(图 1)。在正常大气 CO₂ 浓度条件下, 不同大豆品种地上生物量差异不明显。其中地上生物产量最低的是黑农 45 为 10.6 g·株⁻¹, 最高的是嫩丰 9 号为 12.2 g·株⁻¹, 两者相差仅为 14.2%。然而, 大气 CO₂ 浓度升高后, 不同品种大豆地上生物量均表现出增加的趋势, 最高的是小黄金为 20.3 g·株⁻¹, 而最小的是黑农 45 为 12.8 g·株⁻¹, 两者相差 59.0%。同时, 不同大豆品种增加幅度有差异 (图 1), 最大增幅品种是小黄金为 86.7%, 最小的是黑农 45 为 19.9%, 所有品种平均增幅为 46.1%。

只有绥农 9 号的收获指数显著增加 ($P < 0.05$)。

不同品种大豆单粒重对大气 CO₂ 浓度升高的响应不同 (图 2d)。在大气 CO₂ 浓度升高后合交 4 号、牡丰 5 号、绥农 14 和绥农 22 大豆单粒重并无显著变化 ($P > 0.05$); 小黄金和黑农 45 单粒重显著增加 ($P < 0.05$), 增幅分别为 6.6% 和 16.8%; 嫩丰 9 号则下降 15.0% ($P < 0.05$)。

2.3 大气 CO₂ 浓度升高对大豆株高和节数的影响

大气 CO₂ 浓度升高后, 不同品种大豆株高均有所提高 (图 3)。正常 CO₂ 浓度条件下, 8 个不同品种大豆的平均株高为 39.9 cm。大气 CO₂ 提高后, 不同品种大豆的平均株高为 45.8 cm, 而且不同品种间的增加幅度存在差异, 增幅最大是牡丰 5 号, 增加了 35.8%; 增加幅度最小的是绥农 22, 增幅仅为 5.4%。

与株高不同, 大豆节数在大气 CO₂ 浓度升高后

增加趋势并不明显(图4)。在正常大气CO₂浓度条件下,不同品种大豆植株的平均节数是11个;在高CO₂浓度条件下,大豆植株的平均节数增加1节。

2.4 大气CO₂浓度升高对大豆荚数和粒数的影响

大气CO₂浓度升高对大豆结荚数量产生影响(表1),不同品种大豆的荚数均有所增加,但不同级别荚对大气CO₂浓度升高的响应存在差异。一粒荚数和四粒荚数在正常大气条件下数量较少,且变异系数较大,分别为113.3%和126.5%;大气CO₂浓度升高后,数量增加并不明显,但变异系数有所下

降,分别降低到84.0%和71.3%。二粒荚数和三粒荚数占总荚数比重较大分别占总荚数的33.3%和57.1%;大气CO₂浓度升高后,二粒荚数和三粒荚数分别增加71.4%和16.7%。大豆总荚数在大气CO₂浓度升高后增加了42.9%,品种间变异系数从15.9%增加到30.1%。与荚数类似,大豆的总粒数在高CO₂浓度条件下也显著增加($P < 0.05$),大豆的总粒数平均增加了37.0%,变异系数增加了7.1%。

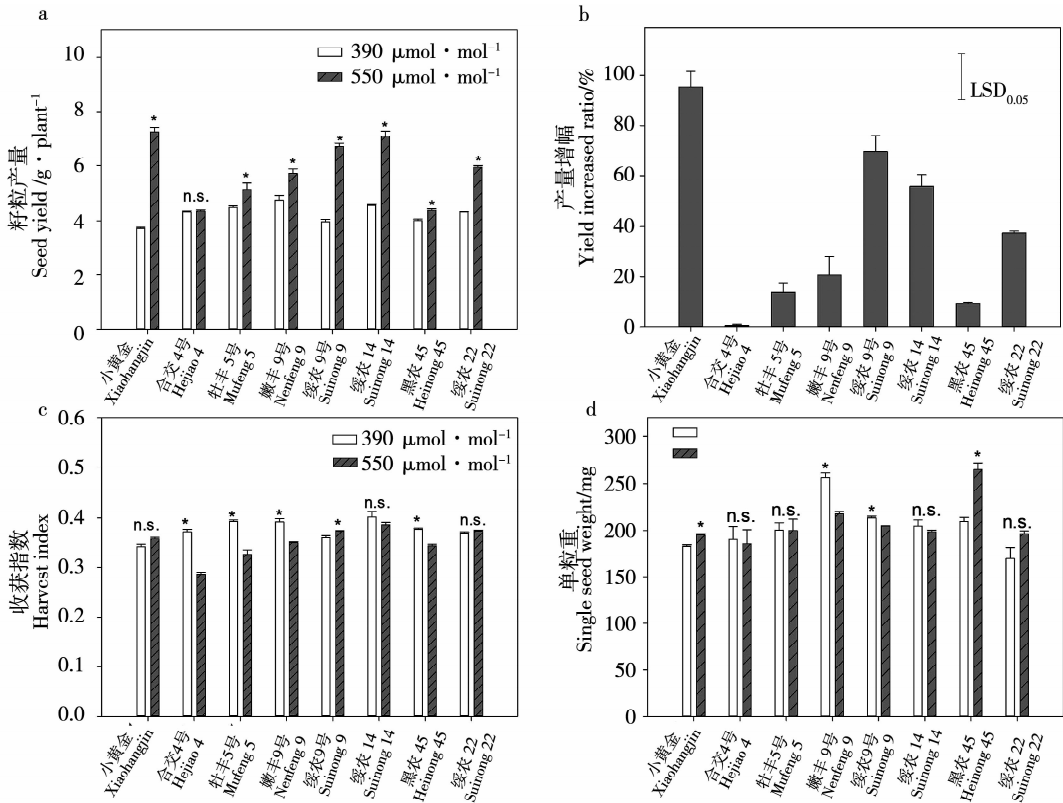


图2 大气CO₂浓度升高条件下不同品种大豆籽粒产量(a)、产量增加幅度(b)、收获指数(c)和单粒重(d)

Fig. 2 Seed yield (a), proportion of yield increase (b), harvest index (c) and single seed weight (d) in different soybean cultivars under elevated CO₂

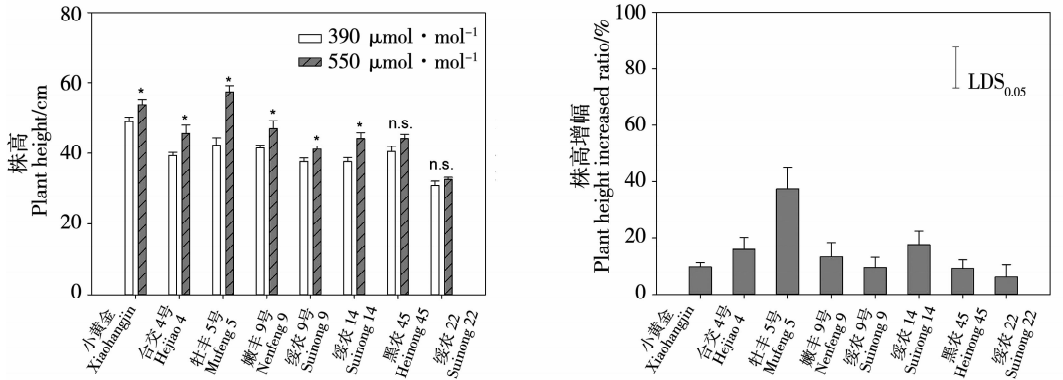


图3 大气CO₂浓度升高对不同品种大豆株高的影响

Fig. 3 Effect of elevated CO₂ on plant height in different soybean cultivars

表1 大气CO₂浓度升高对不同品种大豆单株荚数及粒数的影响

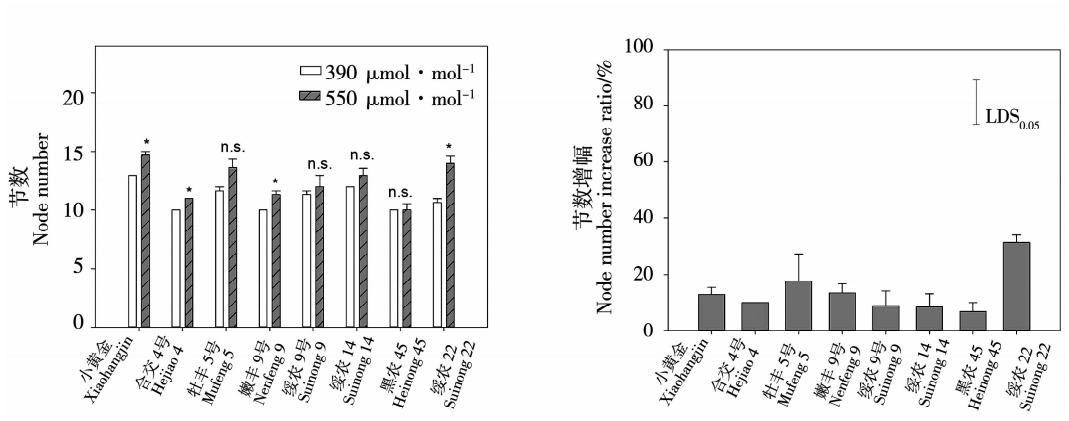


图4 大气CO₂浓度升高对不同品种大豆节数的影响

Fig. 4 Effect of elevated CO₂ on node number in different soybean cultivars

Table 1 Effect of elevated CO₂ on pod and seed number per plant in different soybean cultivars

品种 Cultivars	一粒荚数		二粒荚数		三粒荚数		四粒荚数		总荚数		粒数	
	One-seed pod No.		Two-seed pod No.		Three-seed pod No.		Four-seed pod No.		Pod number		Seed number	
	aCO ₂	eCO ₂	aCO ₂	eCO ₂	aCO ₂	eCO ₂	aCO ₂	eCO ₂	aCO ₂	eCO ₂	aCO ₂	eCO ₂
小黄金 Xiaohuangjin	0±0 b	0±0 d	4±0.5 bc	2±0.5 cd	7±1.05 ab	15.5±0.75 a	0±0 d	0.5±0.3 ab	11±1.55 ab	18±1.45 ab	21.5±0.5 de	40±0.75 a
合交4号 Hejiao 4	1.5±0.3 a	1±0.3 cd	6.5±0.5 a	7±0.5 b	4±0.6 d	4.5±0 d	0.5±0.3 cd	0.5±0.3 ab	12.5±0.75 a	13±0.6 cd	24±1.0 bc	28±0.5 e
牡丰5号 Mufeng 5	0±0 b	1.5±0.6 bc	0.5±0.5 e	3.5±0.6 c	9±0.85 a	7±1.05 c	0±0 d	0.5±0.5 ab	9.5±0.5 bed	12.5±1.45 d	23±0.5 bed	28±0.5 e
嫩丰9号 Nenfeng 9	0.5±0.3 b	0±0 d	2.5±0.3 cd	3.5±0.3 c	4.5±0.6 cd	6±0.5 cd	1±0.3 bc	1.5±0.6 a	8.5±1.05 cd	11±0.5 de	20±0.75 e	28±0.85 e
绥农9号 Suinong 9	0.5±0.3 b	3±0.3 a	3±0.75 c	10±0.75 a	6±0.75 bed	6±0.85 cd	0±0.0 d	1±0.6 ab	9.5±0.75 bed	20±0.75 a	20±0.5 e	35.5±1.05 e
绥农14 Suinong 14	0.5±0.5 b	2±0.3 ab	4±0.5 bc	9±0.5 a	6.5±0.5 bc	9±0.5 b	0±0.0 d	0.5±0.3 ab	11±0.5 abc	20.5±1.15 a	24.5±1.15 b	37.5±0.6 b
黑农45 Heinong 45	0±0.0 b	1±0.3 cd	1±0.6 de	1±0.3 d	5.5±0.5 bed	4.5±0.3 d	1.5±0.6 ab	1.5±0.3 a	8±0.5 d	8±1.0 e	22±1.05 cde	22.5±0.6 f
绥农22 Suinong 22	0.5±0.3 b	1±0.5 cd	5±0.75 ab	10.5±0.75 a	4.5±0.5 cd	45±0.6 d	2±0.6 a	0±0.0 b	12±0.85 ab	16±1.55 bc	28±0.75 a	32±1.0 d
平均值 Mean	0.4	1.1	3.3	5.8	5.8	7.1	0.6	0.7	10.2	14.8	22.8	31.4
变异系数 CV/%	113.3	84.0	60.3	64.9	28.0	52.2	126.5	71.3	15.9	30.1	11.6	18.7

aCO₂:大气CO₂浓度为390 μmol·mol⁻¹处理;eCO₂:大气CO₂浓度为550 μmol·mol⁻¹处理;同一列内具有相同字母数据差异不显著(P>0.05)。
aCO₂: Atmospheric CO₂ concentration is 390 μmol·mol⁻¹; eCO₂: Atmospheric CO₂ concentration is 550 μmol·mol⁻¹; Means followed by the same lowercase letter in the same column are not significantly different among cultivars (P>0.05).

2.5 大气CO₂浓度升高后大豆产量组成要素与产量增加相关分析

通过对大气CO₂浓度升高后不同品种大豆产量组成要素的变化与产量增加进行相关分析发现(表2),三粒荚数、总荚数和粒数的增加与产量的增加具有显著相关(P<0.05),而株高、节数、一粒荚数、

二粒荚数和四粒荚数的改变和产量的增加未发现具有显著相关性(P>0.05)。利用逐步回归法进行分析则发现,大气CO₂升高后大豆粒数的增加与产量增加间的回归关系达到显著水平,两者之间可建立回归方程y=0.175x+0.102(表3)。

表 2 大气 CO₂ 浓度升高后产量性状与产量增加幅度相关分析

Table 2	Correlations of increasing proportion of yield components with yield increase in response to elevated CO ₂								
	株高 Plant height	节数 Node number	一粒荚数 One-seed pod No.	二粒荚数 Two-seed pod No.	三粒荚数 Three-seed pod No.	四粒荚数 Four-seed pod No.	总荚数 Pod number	粒数 Seed number	产量 Yield
相关系数 Correlation efficiency	-1.86	0.078	0.331	0.178	0.655	0.157	0.773	0.890	-0.091
P 值 P value	0.385	0.718	0.114	0.405	0.001	0.465	0.000	0.000	0.672

表 3 大气 CO₂ 浓度升高大豆关键产量性状与产量逐步回归分析

Table 3	Stepwise regression between major yield components and soybean yield under elevated CO ₂				
	Beta 值 Beta value	t 检验 t test	P 值 P value	R ²	
方程常数 Regression efficiency	0.102	0.255	0.801	-	
粒数 Seed number	0.175	9.162	<0.001	0.792	
三粒荚数 Three-seed pod No.	0.090	0.669	0.510	-	
总荚数 Pod number	0.211	1.409	0.173	-	

3 结论与讨论

CO₂是植物光合作用的底物,大气 CO₂ 浓度升高有利于提高植物的光合作用,不同作物提高程度具有差异。有研究发现,大气 CO₂ 浓度升高后水稻光合作用可以提高 9% ~ 35%;小麦可以提高13% ~ 21%;大豆则可以提高 19% ~ 32%^[19]。大豆具有共生生物固氮能力,在光合碳获得能力提高后可以直接促进共生生物固氮,避免大豆植株体内 N 含量的降低,保证了大豆在高 CO₂ 浓度下的光合能力。所以,大气 CO₂ 升高后大豆的地上生物量和产量均会有所提高,这与国内外相关研究结果相一致^[16, 20]。在大气 CO₂ 浓度升高条件下植株体内 N 含量的降低,尤其是叶片中 N 含量的下降被认为是光合作用中关键限速酶 Rubisco 酶蛋白含量下降的标志,为了保持光合能力植株会通过增加叶片数、叶面积等措施弥补 Rubisco 酶蛋白绝对含量的下降,导致大豆在高 CO₂ 条件下营养生长旺盛^[21],这可能是大气 CO₂ 浓度提高后不同品种大豆地上生物量平均增加幅度 (46.1%) 高于籽粒产量的平均增加幅度 (37.8%) 的主要原因。不同品种的大豆产量形成对大气 CO₂ 浓度升高的响应具有明显差异,不同品种大豆产量的增加幅度差异较大,从 0.6% 到 95.3% (图 2)。这可能与不同品种大豆共生固氮能力对大气 CO₂ 浓度升高响应的差异紧密相关^[22],同时这种差异也可能来自大豆品种其他与产量相关性状的基因差异,但有待于进一步研究。而基因改良和遗传改良对大豆产量增加的贡献巨大,研究发现大豆品种的推广年代和产量间呈显著线性回归关系,产量平均每年增加 1.27%^[23]。但是当大气 CO₂ 浓度升高后,产量的增加并未表现出类似的趋势,品种小黄金作为 1951 年推广的大豆品种在正常

大气条件下产量最低,大气 CO₂ 浓度升高后产量提高 95.3% 成为产量最高的品种,这可能是因为品种选育过程中不可避免受到当时气候条件的限制,这种不同大豆品种产量对大气 CO₂ 浓度升高的响应差异表明,许多大豆品种资源具有潜在的适应未来的气候条件的高产基因有待挖掘。不同品种大豆的收获指数对大气 CO₂ 浓度升高的响应差异较大,很可能因为收获指数与产量间关系复杂,收获指数高而单株籽粒产量不高的品种,与收获指数不高但单株产量和生物量都高的品种都有可能是优良的高产基因型,所以在育种实践中还要综合考虑大豆植株群体数量、荚数、粒数和品种习性等才能做出正确选择^[24]。

与地上生物量相适应,当大气 CO₂ 浓度升高后大豆植株的株高平均增加 15 cm,而大豆的节数增加并不明显说明大气 CO₂ 浓度增加后大豆植株的节间增长,这与其他研究结果相似^[17, 21],通过进一步的统计分析发现株高与节数的增加和大豆产量增加无相关关系,但是增加株高和节间长度会扩大大豆植株倒伏发生几率,所以品种选育过程中高产前提下,秆强的大豆品系适应未来气候条件的能力会更强。

根据产量构成要素在产量形成中的作用判断品种优劣是大豆栽培和育种工作中十分有效的方法。研究表明,大豆单株荚数 ($r = 0.458; P < 0.01$) 和单株粒数 ($r = 0.329; P < 0.01$) 等产量构成要素与大豆产量密切相关^[25-26]。分析大气 CO₂ 浓度增加后导致产量构成要素的改变对产量增加的贡献程度对评估不同大豆品种适应未来气候条件的能力是十分必要的。国内外研究者发现,大豆荚数和粒数等关键产量构成要素在大气 CO₂ 浓度升高后会有所增加^[16-17],这与本研究结果相一致。同时利用相关分析法统计发现大气 CO₂ 浓度升高后大豆的总荚数和粒数增加与产量的增加显著相关 ($P < 0.05$)。大豆植株荚数增加后粒数势必增加,所以二者同时与产量增加显著相关具有合理性。但是,通过进一步分析发现,不同级别荚对大气 CO₂ 浓度增加的响应具有差异,只有三粒荚数的增加与产量增加之间具有显著相关关系 ($P < 0.05$)。不同品种大豆的一粒荚数、二粒荚数和四粒荚数在正常大气条件下和升高大气 CO₂ 浓度条件下的变异程度 ($CV/\%$) 均高于三粒荚数,表明了三粒荚数是这些产量构成要素中较为稳定的因子。所以,总荚数虽然是关键的产

量构成要素,但是在选育适应未来气候条件的大豆品种过程中把它作为中重要的参考性状可能不如三粒荚数和总粒数更为可靠,通过逐步回归的方法也证实了这种观点。大豆产量的形成受到环境、基因以及两者互作的共同控制,因此评估特定环境条件下不同基因型大豆产量性状的表现对大豆高产基因的挖掘尤为重要。在未来的研究中,还需要注重其它与产量相关的性状研究,如大气 CO₂ 浓度升高条件下大豆的光合能力、同化物运输能力,共生生物固氮能力,品种间的差异以及遗传能力等方面的研究工作。

参考文献

- [1] IPCC, 2013: Climate Change 2013. Stocker T F, Qin D, Plattner G K, et al. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (2013).
- [2] Wieser G, Gruber A, Bahn M, et al. Respiratory fluxes in a canary islands pine forest [J]. *Tree Physiology*, 2009, 29(3): 457-466.
- [3] 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.
- [4] Pagani M, Freeman K H, Arthur M A. Late miocene atmospheric CO₂ concentrations and the expansion of C4 grasses [J]. *Science*, 1999, 285(5429): 876-879.
- [5] Pearson P N, Palmer M R. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years [J]. *Nature*, 2000, 406(6797): 695-699.
- [6] Prentice I C, Farquhar G D, Fasham M J R, et al. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide [R]// Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, et al. *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press; 183-237.
- [7] Dyson T. On development, demography and climate change: The end of the world as we know it? [J]. *Population and Environment*, 2005, 27: 117-149.
- [8] Canadell J G, Quere C L, Raupach M R, et al. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(47): 18866-18870.
- [9] Hansen J, Sato M, Kharecha P, et al. Target atmospheric CO₂: Where should humanity aim? [J]. *Open Atmospheric Science Journal*, 2008, 2: 217-231.
- [10] 杨金艳, 杨万勤, 王开运. CO₂ 和温度增加的相互作用对植物生长的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2002, 8(3): 319-324. (Yang J Y, Yang W Q, Wang K Y. Effects of interactions between elevated CO₂ and increased temperature on growth of plants [J]. *Journal of Applied and Environmental Biology*, 2002, 8(3): 319-324.)
- [11] Wand S J E, Midgley G F, Jones M H, et al. Responses of wild C4 and C3 grass (*Poaceae*) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions [J]. *Global Change Biology*, 1999, 5: 723-741.
- [12] Anthor J S. Effects of atmospheric CO₂ concentration on wheat yield: Review of results from experiments using various approaches to control CO₂ concentration [J]. *Field Crops Research*, 2001, 73: 1-34.
- [13] Jablonski L M, Wang X Z, Curtis P S. Plant reproduction under elevated CO₂ conditions: a meta-analysis of reports on 79 crop and wild species [J]. *New Phytologist*, 2002, 156: 9-26.
- [14] 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.
- [15] Rogers A, Ainsworth E, et al. Will elevated carbon dioxide concentration amplify the benefits of nitrogen fixation in legumes? [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(3): 1009-1016.
- [16] 蒋跃林, 张庆国, 岳伟, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对大豆生长和产量的影响 [J]. *中国农学通报*, 2005, 6: 355-357. (Jiang Y L, Zhang Q G, Yue W, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on growth and yield of soybean [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 6: 355-357.)
- [17] Morgan P B, Bollero G A, Nelson R L, et al. Smaller than predicted increase in aboveground net primary production and yield of field-grown soybean under fully open-air [CO₂] elevation [J]. *Global Change Biology*, 2005, 11: 1856-1865.
- [18] 张巍巍, 王光华, 王美玉, 等. 东北春大豆品种东生 1 号对臭氧胁迫的响应 [J]. *环境科学*, 2014, 4: 1473-1478. (Zhang W W, Wang G H, Wang M Y, et al. Responses of soybean cultivar Dongsheng-1 to different O₃ concentrations in Northeast China [J]. *Environmental Science*, 2014, 4: 1473-1478.)
- [19] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, et al. Food for thought: Lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations [J]. *Science*, 2006, 312: 1918-1921.
- [20] Ainsworth E A, Davey P A, Bernacchi C J, et al. A meta-analysis of elevated [CO₂] effects on soybean (*Glycine max*) physiology, growth and yield [J]. *Global Change Biology*, 2002, 8: 695-709.
- [21] 郝兴宇, 林而达, 杨锦忠, 等. 自由大气 CO₂ 浓度升高对夏大豆生长与产量的影响 [J]. *生态学报*, 2009, 29: 4595-4602. (Hao X Y, Lin E D, Yang J Z, et al. Effects of free air CO₂ enrichment (FACE) on growth and yield of summer soybean [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(9): 595-4602.)
- [22] 蒋跃林, 张庆国, 张仕定, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对大豆根瘤量及其固氮活性的影响 [J]. *大豆科学*, 2006, 1: 53-57. (Jiang Y L, Zhang Q G, Zhang S D, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on root nodule and nitrogenase activity in soybean [J]. *Soybean Science*, 2006, 1: 53-37.)
- [23] 金剑, 王光华, 刘晓冰, 等. 1950-2006 年间黑龙江省大豆品种农艺性状的演变 [J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2008, 34(3): 296-302. (Jin J, Wang G H, Liu X B, et al. Agronomic changes of soybean cultivars released during 1950 to 2006 in Heilongjiang Province [J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Science)*, 2008, 34(3): 296-302.)
- [24] 黄中文, 赵团结, 喻德跃, 等. 大豆生物量积累、收获指数及产量间的相关与 QTL 分析 [J]. *作物学报*, 2008(6): 944-951. (Huang Z W, Zhao T J, Yu D Y, et al. Correlation and QTL mapping of biomass accumulation, apparent harvest index, and yield in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(6): 944-951.)
- [25] Karasu A, Goksoy A T, Turan Z M. Genotype by environment interactions, stability, and heritability of seed yield and certain agronomical traits in soybean [*Glycine max* (L.) Merr] [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2009, 8(4): 580-590.
- [26] Machikawa T, Laosuan P. Path coefficient analysis for yield of early maturing soybean [J]. *Songklanakarin Journal of Science and Technology*, 2011, 33(4): 365-368.