

十年水稻 FACE 研究的产量响应

杨连新¹, 王云霞¹, 朱建国², 王余龙^{1,*}

(1. 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室 / 农业部长江中下游作物生理生态与栽培重点开放实验室, 扬州 225009;

2. 中国科学院南京土壤研究所 土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 南京 210008)

摘要:联合国政府间气候变化专业委员会(IPCC)最新报告预测 20 世纪中叶全球大气二氧化碳(CO₂)浓度将由目前的 381 μmol mol⁻¹ 至少上升到 550 μmol mol⁻¹, CO₂ 浓度不断升高将对世界粮食生产和安全产生深刻影响。与封闭和半封闭气室相比, FACE(Free Air CO₂ Enrichment, 开放式空气中 CO₂ 浓度增高)技术平台, 在完全开放的大田条件下运行, 代表了人们对未来高 CO₂ 浓度环境的最好模拟。水稻是世界上最重要的粮食作物之一, 在过去 10a 中(1998 ~ 2007 年), 全球有两个大型水稻 FACE 平台(直径 12 m)在运行, 一个在温带地区的日本岩手, 另一个在亚热带地区的中国江苏。以 FACE 研究为重点, 系统收集和整理了高 CO₂ 浓度对水稻产量影响的研究进展, 比较了 FACE 与各种气室研究结果的异同点, 评估了 CO₂ 与生物(品种、病虫害和杂草)和非生物因子(肥料、水分、温度和臭氧)的互作效应, 提出了未来大气 CO₂ 浓度升高情形下水稻生产的适应策略, 并讨论了该领域有待深入研究的方向。

关键词:开放式空气 CO₂ 浓度增高(FACE); 水稻; 产量; 粮食安全

文章编号:1000-0933(2009)03-1486-12 中图分类号:S511 文献标识码:A

What have we learned from 10 years of Free Air CO₂ Enrichment (FACE) experiments on rice? CO₂ and grain yield

YANG Lian-Xin¹, WANG Yun-Xia¹, ZHU Jian-Guo², WANG Yu-Long^{1,*}

1 Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province/Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Cultivation in Middle and Lower Reaches of Yangtse River of Ministry of Agriculture, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

2 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1486 ~ 1497.

Abstract: Current Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) projections indicate that the atmospheric carbon dioxide concentration ([CO₂]) will increase from current 381 μmol mol⁻¹ to at least 550 μmol mol⁻¹ by 2050, which will have profound impacts on global food production and security. The Free Air CO₂ Enrichment (FACE) experiments, conducted in fully open-air field condition without altering microclimatic and biotic variables represent our best simulations of the future high [CO₂] environment. *Oryza sativa* L. (rice) is one of the most important crops in the world. However, over the last decade (1998 – 2007), only two large-scale (12m diameter) replicated rice FACE experiments have been conducted across the world, one commenced in Iwate, Japan in a cool temperate climate, the other in Jiangsu, China in a warm sub-tropical climate. In this review, we mainly focused upon studies of the effects of rising [CO₂] on rice yield, compared the similarities and differences in yield responses between FACE and different enclosure methodologies, evaluated the interactive effects of CO₂ by biotic (varieties, insects, diseases and weeds) and abiotic factors (nutrient and water availability, temperature and ozone), and primarily identified adaptation strategies of rice production to future high-CO₂ environments. Based on the current progress, further research orientation in this field was discussed.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30671226, 30270777, 30871486); 江苏省“六大人才高峰”资助项目(A类)(07-G-023); 国家自然科学基金重大国际合作研究资助项目(40120140817)

收稿日期:2008-11-09; 修订日期:2008-12-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ylwang@yzu.edu.cn

Key Words: Free Air CO₂ Enrichment (FACE); rice; yield; food security

全球气候变化已经成为当今世界关注的热门课题之一。全球气候变化中最显著的一个变化就是大气中二氧化碳(CO₂)浓度的迅速上升:由于人类大量使用石油、煤炭以及大量砍伐森林,大气 CO₂ 浓度已从过去 250a 前的 280 μmol mol⁻¹ 上升到目前的 381 μmol mol⁻¹,这一浓度已经超过了过去 65 万 a、甚至 2300 万 a 任一时期的大气 CO₂ 浓度^[1]。最新模型预测 2050 年大气 CO₂ 浓度将至少达到 550 μmol mol⁻¹^[1],到本世纪末将上升到 730 ~ 1020 μmol mol⁻¹^[2]。水稻是人类最重要的食物来源,世界上至少有 95 个国家种植水稻,为全球半数以上人口提供营养^[3]。而且,由于人口快速增长(预计 2050 年将由目前的 66 亿上升到 87 ~ 113 亿^[4])和耕地的日益减少,对稻米的需求在未来的几十年中将持续增加,特别是亚洲、非洲和北美洲这些稻米主要消费地区。因此,准确预测高 CO₂ 浓度对稻作生产的影响是全球科学家和政策制定者必须考虑的粮食安全问题。与全球变化其它因子如大气温度上升、土壤湿度下降以及近地层臭氧浓度升高等作物生长逆境因子存在明显时空变化不同,大气 CO₂ 浓度的变化是全球均一的^[1]。因此,定量评估不可避免的大气高 CO₂ 浓度对水稻产量的肥料效应对减少全球变化背景下世界粮食安全预测的不确定性亦具有重要意义。

本文在回顾水稻试验 CO₂ 熏蒸技术发展历史的基础上,以 FACE 研究为重点,系统总结了大气 CO₂ 浓度升高对水稻产量影响的最新研究进展,比较了不同 CO₂ 试验控制平台对 CO₂ 肥料效应的影响,评估了 CO₂ 与生物(品种、病虫和杂草)和非生物因子(肥料、水分、温度和臭氧)的互作效应,提出了未来高 CO₂ 浓度情形下水稻生产的适应策略,最后分析了未来研究发展的趋势。

1 CO₂ 熏蒸技术(fumigation method)的发展

尽管科学家早在 200a 前就知道 CO₂ 浓度加富可以促进植物的生长,但真正利用熏气法试验系统开展 CO₂ 对水稻影响的研究始于 40a 前,这些试验系统主要包括温室^[5-9]、土壤-植物-大气研究系统(SPAR)^[10,11]、温度梯度气室(TGCs)^[12,13]和开顶式气室(OTCs)^[14,15]等 4 种(表 1)。这些试验系统(以下统称为气室)中 CO₂ 浓度的控制比较容易,因此目前多数水稻研究在气室条件下开展,但利用气室研究预测作物产量存在明显的缺陷,主要表现在以下几个方面:(1)气室狭小的试验空间(通常直径 < 2 m)以及人为的隔离设施对植株周围的小气候会产生巨大的扰动(称为小气候效应, microclimatic effects),包括生物(品种、病虫和杂草)和非生物因素(温度、光照、辐射、湿度、风速、风向和降雨量等),在这种情况下气室本身对作物的影响通常会超过 CO₂ 浓度升高对作物的影响^[16];(2)气室研究中广泛采用的盆栽水稻对根系生长的限制(同大田研究相比)亦被认为影响 CO₂ 的真实效应^[16];另外,单株水平下水稻对高 CO₂ 浓度的响应很难外推至大田群体水平;(3)气室伴随明显的边际效应(edge effects):在农学试验中,处理之间要设置缓冲区,缓冲区宽度一般是植株高度的两倍。由于气室实际空间较小,大部分或全部的处理植株都在缓冲区范围之内,这可能会增大高 CO₂ 的肥料效应^[16-18];(4)气室研究有限的试验空间无法进行大规模破坏性取样,有限的样本量(重复)常导致试验结果

表 1 不同 CO₂ 浓度控制方法下水稻产量对高 CO₂ 浓度(700 相对于 370 μmol mol⁻¹)的响应值

Table 1 Mean relative enhancement of rice yields at 700 relative to 370 μmol mol⁻¹ CO₂ for a range of methodologies

CO ₂ 控制方法 Methodology	相对产量 Relative yield(700/370)	文献 Reference	备注 Comments
温室	1.44(0.91 ~ 3.41)	Imai 等 ^[5] ; Teramura 等 ^[7] ; Ziska & Teramura ^[8] ; Alberto 等 ^[9] ; Ziska 等 ^[6]	20 个试验的平均值
温度梯度气室	1.24(1.18 ~ 1.37)	Kim 等 ^[12] ; Nakagawa & Horie ^[13]	6 个试验的平均值
SPAR	1.19(1.04 ~ 1.27)	Baker 等 ^[10] ; Sakai 等 ^[11]	10 个试验的平均值
OTC	1.26(0.91 ~ 1.57)	DeCosta 等 ^[15] ; Moya 等 ^[14]	6 个试验的平均值
FACE	1.20(1.11 ~ 1.22)	Kim 等 ^[29] ; Yang 等 ^[44]	6 个试验的平均值

(1) 括号中为最大和最小值 Minimum and maximum values are shown in parentheses; (2) 只利用没有受到温度、水分和养分胁迫的数据 Rice data were determined only for rice growing under nonlimiting conditions of temperature, water, nutrients, etc; (3) FACE, free-air CO₂ enrichment; OTC, open-top chambers; SPAR, soil-plant-atmosphere research

伴随巨大的变异^[6]。因此,气室研究的可靠性受到了广泛的质疑^[19~22]。

为了避免上述问题,稻田开放式空气中 CO₂ 浓度增高 (Free Air CO₂ Enrichment, FACE) 技术应运而生^[23], 这是研究未来高 CO₂ 浓度情形下水稻产量响应最好的试验平台^[22]。稻田 FACE 设施是由直径 12m 的八角型圈组成,在水稻冠层上方 0.5m 处逆风向向圈内释放 CO₂。在 FACE 圈的中心监测风向、风速以及 CO₂ 浓度,然后通过计算机快速反馈系统自动调节 FACE 圈四周 CO₂ 释放的位点和数量,圈内 CO₂ 实际浓度在 90% 的时间内控制在目标浓度 10% 的误差范围之内^[24,25]。在过去 10a 中 (1998 ~ 2007 年),全球有两个大型水稻 FACE 平台在运行,第一个于 1998 年在温带地区的日本岩手开始运行^[23] (图 1a)。日本水稻 FACE 于 1998 ~ 2000 年连续进行 3a,然后停了 2a,于 2003 ~ 2004 年又实施了 2a。2001 年,世界上第二个水稻 FACE 系统 (图 1b),也是全球连续运行时间最长 (2001 年至今:2001 ~ 2003 年在无锡,2004 年转移到江都) 的稻田 FACE 系统,在亚热带地区的中国无锡开始实施^[25]。中日水稻 FACE 平台的仪器设备和目标 CO₂ 浓度 (均比大气背景 CO₂ 浓度高 200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) 相同,但栽培和环境条件存在很大差异,包括供试品种、肥水管理以及气候条件 (如气温和辐射)^[18]。10a 水稻 FACE 研究取得了一系列创新性认识,这对减少未来高 CO₂ 浓度情形下世界粮食安全预测的不确定性以及制定适应对策均具有重要意义。

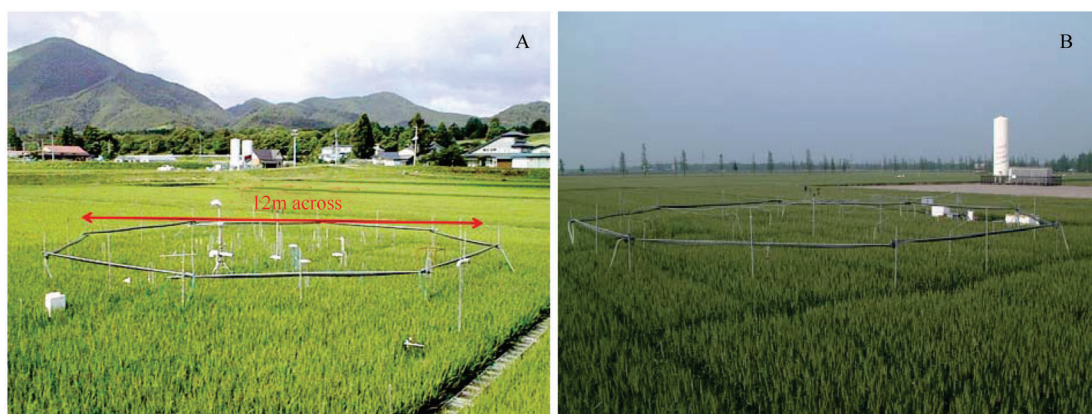


图 1 分别位于日本岩手 (39°38' N, 140°57' E) (A) 和中国无锡 (31°35' N, 120°30' E) (B) 的水稻 FACE 圈

Fig. 1 One of four FACE plots of rice at Iwate, Japan (39°38' N, 140°57' E; A) and one of three FACE plots at Wuxi, China (31°35' N, 120°30' E; B)

CO₂ 从 FACE 圈四周管道喷嘴处逆风向喷出,喷出的速度取决于风速和各 FACE 圈中心测定的 CO₂ 浓度 CO₂ is released into the wind from nozzles in the pipe, on the upwind side of the plot. Release rate is determined by wind speed and [CO₂], which is measured at the center of each ring

2 高 CO₂ 浓度对水稻产量的影响及其机制

由于水稻产量是最重要的经济参数,迄今为止,CO₂ 浓度升高对水稻产量影响的报道很多。尽管多数研究表明 CO₂ 浓度升高有加快生育进程的趋势^[26],减少水稻截获光和固定碳的时间,但除一个品种外,其余品种在高 CO₂ 浓度下均表现为增产,但变化幅度很大 5% ~ 400%。Ainsworth^[20] 最新整合分析 (meta-analysis) 表明 ($n = 97$ 个独立数据,下同),CO₂ 处理浓度从 365 上升到 627 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 使水稻平均增产 23%;进一步将 CO₂ 处理浓度划分为 500 ~ 599、600 ~ 699 和大于 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 3 个区间,产量分别增加 18%、24% 和 33%,增幅随 CO₂ 处理浓度的增加而增加,这与光合强度的响应趋势基本一致^[20]。必须指出的是,CO₂ 浓度升高是一个长期过程,而当前的试验多是将水稻直接置于较高 CO₂ 浓度 (多为浓度加倍) 环境中。水稻长期生长于较低的高 CO₂ 浓度情景下 (例如只比对照增加 50 或 100 $\mu\text{mol mol}^{-1}$),其产量响应的大小和方向有什么变化?有待进一步研究。

再生稻在中国和世界均有一定种植面积。Baker^[27] 利用室外的日光温室首次开展了对再生稻的研究,结果发现昼夜温度为 27/23℃ 的条件下,CO₂ 浓度加倍 (700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) 对头季水稻 (main crop) 产量没有影响,但使再生季 (ratoon crop) 产量成倍增加 (+104%)。

光合作用增强是高 CO_2 条件下水稻增产的主要原因,但增产的幅度是如何被决定的尚需进一步回答。气室^[10,12]和 FACE 研究^[28~30]均表明,高 CO_2 下水稻增产主要取决于单位面积颖花数的增加,后者主要通过增加单位面积穗数^[5,6,10,14,28~32]或每穗颖花数^[27,30]或两者同时增加^[18]来实现,而水稻结实能力的变化较小^[26]。最新整合分析表明 CO_2 浓度从 365 升高到 627 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 使水稻单位面积穗数($n=17$)和单位面积颖花数($n=14$)分别增加了 17% 和 27%,而粒重($n=24$)只增加了 7%^[20]。大量研究表明,无论何种气候和土壤条件,水稻单位面积颖花数与生育前期植株吸 N 量关系密切^[33,34]。中日 FACE 研究证明了这一点。相关分析表明,FACE 水稻单位面积颖花数增加的百分比与拔节前吸 N 量增加的百分比呈显著正相关^[35,36],而后者又直接或间接地与根系生长动态相关联^[28,37,38]。因此,水稻根与氮、氮与颖花形成之间的关系在产量响应的“库调节机制(sink-mediated mechanism)”中起着重要作用。FACE 水稻生长前期吸 N 能力显著增强,其实与 FACE 水稻碳同化的加强相一致(两者存在正向反馈),因此,FACE 水稻生长早期表现出更强的获取地上部(光合能力)和地下部资源(吸 N 能力)的能力。生长前期这种增强的吸 N 能力导致单位面积颖花数显著增加。进入籽粒灌浆期后,由于 FACE 水稻库容(即颖花数)明显增大,必然要求比对照更多的碳水化合物和 N 素。这一增强的需求主要通过光合产物的运输或(和)储藏物质的重新分配来实现^[39]。上述假设亦被气室研究所证实:Sasaki 等^[40]利用同位素 ^{13}C 发现,水稻灌浆结实期高 CO_2 使当前形成和贮藏的光合产物向籽粒转移加快。

3 CO_2 熏蒸技术对 CO_2 肥料效应的影响

关于不同 CO_2 熏蒸方法是否改变水稻产量对高 CO_2 浓度的响应大小,以及这种改变是否影响未来粮食安全的预测,目前存在激烈的讨论^[19~22,41,42]。这一讨论起源于 Long 等提出的假设,这一假设 2005 年首先在《Philosophical Transactions of the Royal Society》^[21]上发表,2006 年又在《Science》^[22]再次提出。通过比较,他们发现高 CO_2 浓度处理(550 $\mu\text{mol mol}^{-1}$)下,世界五大主要粮食作物(包括水稻)在气室试验中产量的增幅明显大于 FACE 试验中产量的增幅(大约多 50%),认为目前多数基于气室数据(而非 FACE 数据)的作物模型过高估计了未来高 CO_2 浓度对作物产量的肥料效应。但这一分析没有将气室进一步区分为不同类型。Ainsworth^[20]最新整合分析进一步将高 CO_2 处理分为 500~599 和 600~699 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 两大区间,再进一步比较几种不同 CO_2 熏蒸试验水稻产量响应的差异。结果发现,温室和 SPAR 试验中水稻产量对高 CO_2 浓度的响应值显著大于 OTCs 和 FACE 试验中产量的响应值($P < 0.01$),且 OTCs 试验中产量的增幅大于 FACE 试验中产量的增幅(图 2),认为 CO_2 熏蒸环境越接近于自然的大田条件,水稻产量对高 CO_2 浓度的响应值就越小。Long 和其同事们的这一假设立即受到不同程度的质疑^[41,42]。Tubiello 等^[41]首先提出了不同的观点,认为 FACE 研究中作物(包括水稻)对高 CO_2 浓度的响应大小与非 FACE 研究是一致的,且多数作物模型预测的高 CO_2 浓度条件下作物产量的响应大小与 FACE 研究的试验结果也是相近的。Ziska 和 Bunce^[42]随后综合分析了 5 种 CO_2 控制设施对水稻产量响应大小的影响(表 1),结果发现 CO_2 浓度从 370 上升到 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 时,不同 CO_2 熏蒸方法中以温室研究法水稻产量的增幅最大(但主要是由于其中两个供试品种产量的增幅特别大有关^[6]),而 TGC、SPAR、OTC 和 FACE 研究法水稻产量的响应值相近(19%~26%)。

关于 FACE 与非 FACE 研究中产量数据谁大谁小以及谁更能代表水稻的真实响应,目前还不能轻易下结论,主要原因有:(1)同气室研究相比,FACE 研究的试验地点、次数以及供试品种均非常有限,特别是中国 FACE 研究中关于籼稻^[30]和杂交稻产量^[18,39]的试验结果还没有被包含在整合分析中,而这可能会影响人们作出准确的判断;(2)目前对影响 CO_2 肥料效应的生物和非生物因素的认识还存在很多不确定性,增强这方面的认识可能是正确预测高 CO_2 情形下水稻产量以及未来世界粮食安全的关键^[41,42];(3)要回答不同 CO_2 浓度控制技术孰优孰劣最直接可行的方法是进行同时同地的比较试验:即在同一土壤、品种、温度和养分等环境和栽培条件下开展不同 CO_2 熏蒸方法的比较^[19,42]。然而令人吃惊的是,迄今为止没有一例这样的研究来比较水稻(包括其它作物)产量响应的差异。

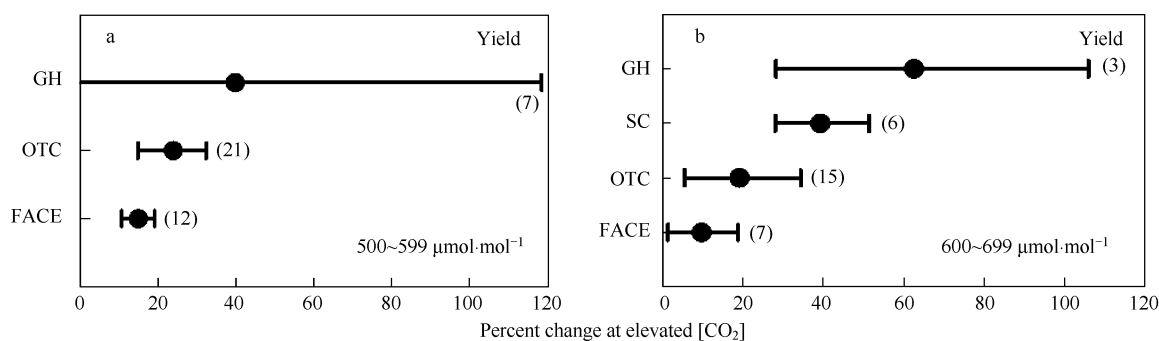


图2 不同 CO₂熏蒸方法水稻产量对高 CO₂浓度的响应

Fig. 2 Variation in rice yield with method of fumigation

先将高 CO₂浓度处理划分成两大类:500 ~ 599 和 600 ~ 699 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 然后分析各类不同 CO₂熏蒸方法水稻产量响应的差异。Elevated [CO₂] treatments were first divided into two categories: 500 ~ 599 and 600 ~ 699 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, then methods of fumigation were tested for differences in response; 圆点表示高 CO₂浓度条件下水稻产量增加的百分比(%),短棒表示 95%的置信区间;括号内数据为自由度(独立观察值);GH, 温室;SC,封闭式日光温室;OTC,开顶式气室;FACE,开放式空气中 CO₂浓度增高。Symbols represent the percent change at elevated [CO₂] and are surrounded by 95% confidence intervals; The degrees of freedom are given in parentheses; GH, greenhouse; SC, closed sunlit chamber; OTC, open-top chamber; FACE, free air CO₂ enrichment

4 CO₂与其它非生物和生物因素间的互作

4.1 CO₂与非生物因素的互作

4.1.1 CO₂与肥料或水分的互作

氮是水稻最重要的营养元素。气室研究表明,水稻生长前期 CO₂与 N 存在明显的互作效应,表现在 CO₂与 N 对最高分蘖数、分蘖发生速度以及根系生长速度的互作效应均达到了显著水平^[13, 43]。然而迄今为止,只有 FACE 研究报道了 CO₂和 N 肥对水稻产量的互作效应。Kim 等^[29]利用日本 FACE 平台,观察到在较低供 N 水平下(4 ~ 15 g m^{-2})CO₂和 N 处理对水稻产量有显著的互作效应,而中国 FACE 在较高供 N 水平下(15 ~ 35 g m^{-2})实施,没有发现[CO₂] × N 对水稻产量的互作效应,且不同供试品种趋势一致^[18, 30, 39, 44]。说明增施 N 肥对 CO₂肥料效应的促进作用随着供 N 水平的增加逐渐减少,甚至消失^[18, 30, 39, 44]。磷(P)是稻作生产上仅次于 N 的最重要元素。非常有限的试验数据表明,P 对 CO₂肥料效应的影响与 N 相反:受低 P 胁迫水稻的产量对高 CO₂浓度的响应能力反而高于没有胁迫的水稻^[20, 32, 45],这可能与高 CO₂浓度条件下稻叶的需 P 临界值不升反降有关^[45]。需要指出的是,关于 CO₂与养分的互作,目前尚有不少问题不太清楚。例如,为了最大化水稻产量,高 CO₂浓度条件下最佳施 N、P 量是多少? 高 CO₂下水稻根系发育对不同时期土壤养分的利用有何影响? 其它营养元素(特别是 K 和 Si 等)的供应策略应如何调整?

与肥料不同,CO₂与水分对水稻产量的互作效应未见报道。但由于缺水条件下,CO₂对气孔导度的间接影响可能会增加 CO₂肥料效应,未来高 CO₂世界,水稻生长更能应对缺水逆境。但不同生育时期水稻的需水指标有没有变化? 不同品种间存在什么差异? 高 CO₂下生长的水稻对不同水质(如盐害、重金属污染、有机污染等)的响应是否与现在大气背景 CO₂浓度下的水稻相似? 这些问题有待进一步的试验来回答。

4.1.2 CO₂与温度或臭氧的互作

从理论上讲,白天气温增高使 CO₂浓度上升对作物光合作用的促进作用增强^[46],但这种正向互作并不一定完全转化为作物产量的增加(同单独升高 CO₂浓度相比)。早期的预测^[47]表明 CO₂与日平均气温对水稻的影响是相互独立的(也就是说水稻产量对 CO₂的响应不会因温度而发生变化)。但近期的温室^[6, 48]、TGCs^[12]和 OTC 试验^[14]均表明,高温可抵消大气 CO₂浓度升高对水稻产量的肥料效应,Ainsworth^[20]的整合分析亦证明了这一点。尽管确切的机理尚不清楚,但有一种解释认为,这主要是因为高 CO₂浓度使水稻冠层和稻穗温

度升高(高 CO_2 浓度使稻叶气孔导度下降,蒸腾降温减少),进而导致高 CO_2 条件下生长的水稻其成花过程对高温处理更为敏感,表现为花粉败育和结实率下降更为明显^[49,50](图 3)。另一方面,全球变暖过程中夜温升高快于白天气温的升高^[51]。研究表明,夜温(而不是白天气温)升高已经对全球水稻产量构成威胁^[52]。但迄今为止只有一例关于夜温与 CO_2 互作对水稻产量影响的报道^[53]。Cheng 等^[53] 利用气室对盆栽水稻生殖生长期进行夜温与 CO_2 处理,发现 22℃ 和 32℃ 条件下高 CO_2 浓度($680 \mu\text{mol mol}^{-1}$)使水稻产量分别增加 27%、9%,夜温升高使 CO_2 的肥料效应明显降低。利用 CERES 水稻模型对印度北部的预测,Lal 等^[54] 报道日平均气温升高 2℃ 将抵消 CO_2 浓度升高对水稻产量的肥料效应,如果同时再考虑水资源缺乏,高 CO_2 条件下生长的水稻产量将下降,这对提高稻米生产以满足因人口不断增加而增加的需要提出了严峻的挑战。上述有限的气室和模型结果说明,培育耐高温品种是未来世界实现水稻高产的关键所在。

与高温一样,水稻对低温冷害也很敏感,目前已有大量低温条件下水稻产量损失的报道^[55,56],未来冷害事件对水稻产量的影响很大程度上取决于 CO_2 与低温的互作。由于 CO_2 引起的全球变暖受到普遍关注,目前已有不少水稻气室研究开展了 CO_2 与高温互作研究^[6, 12, 14, 48],但迄今为止未见 CO_2 与低温互作对水稻产量影响的报道。日本 FACE 研究首次发现^[31],2003 年低温寡照条件下(全生育期气温和光辐射分别比 2004 年低 1.5℃ 和 17%),FACE 使水稻产量平均只增加了 6%,而 2004 年高温多照条件下,同一品种水稻产量增幅高达 17%, CO_2 和年度间存在显著的互作效应,从而推测低温亦可以降低高 CO_2 对水稻产量的肥料效应。但未来高 CO_2 浓度情形下水稻耐低温能力到底是增强了还是削弱了以及主要的决定因素尚待进一步明确。

臭氧(O_3)被认为是最主要的空气污染物之一,20 世纪全球 O_3 浓度迅速上升。小麦上已有一些试验开始研究大气中 O_3 增加是否会抵消高 CO_2 对产量的肥料效应^[57]。尽管 O_3 对水稻生长发育的影响已有大量报道^[58],但 O_3 与 CO_2 的互作对水稻产量的影响未见报告。Olszyk 和 Wise^[59] 温室试验发现 CO_2 浓度升高会减轻高 O_3 浓度对水稻生长和叶片的伤害,但是由于试验没有进行到成熟,无产量数据。因此 O_3 如何改变 CO_2 的肥料效应应该成为未来优先考虑的研究课题之一。

4.2 CO_2 与生物因子(品种、病虫和草害)的互作

4.2.1 CO_2 与品种

水稻有超过 10 万不同品种,鉴别并利用水稻对高 CO_2 响应的基因型差异可显著改善未来高 CO_2 背景下世界的稻米安全。但遗憾的是,目前的政府、大学和公司还没有清醒地意识到系统评估这种基因型差异的重要性和必要性。尽管气室研究已有少量关于水稻产量对高 CO_2 响应品种间差异的报道^[6, 14],但观点不尽一致。Ziska 等^[6] 对 17 个供试品种的温室试验表明,高 CO_2 浓度使水稻产量增加的幅度因品种而异,变异幅度为 30%~400%,统计分析表明 CO_2 与品种间存在极显著的互作效应;但 Baker^[27] 日光温室研究表明,28℃ 条件下 CO_2 浓度倍增($700 \mu\text{mol mol}^{-1}$)使 3 个美国南方水稻品种产量增加 46%~71%,但 CO_2 和品种之间无互作效应。由于 FACE 试验时空方面的优势,利用 FACE 平台开展水稻品种比较试验具有明显的优势,迄今为止尚无这方面的报道。

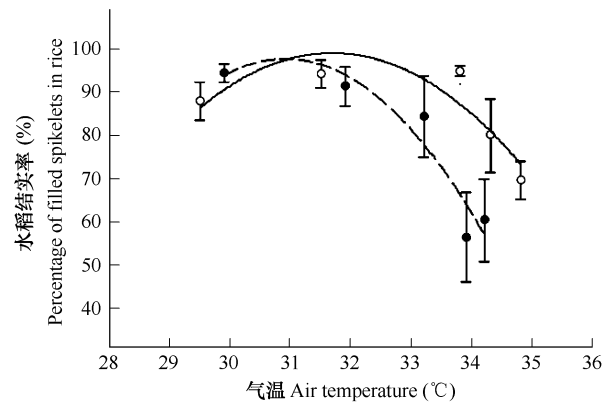


图 3 大气背景 CO_2 浓度(空心圈)和高 CO_2 浓度(比对照高 $300 \mu\text{mol mol}^{-1}$, 实心圈)条件下水稻 IR72 结实率与温度的关系

Fig. 3 Relationship between percentage of filled spikelets and increasing air temperature at ambient (open circles) and elevated (closed circles; ambient + $300 \mu\text{mol mol}^{-1}$) atmospheric CO_2 concentration.

数据来自菲律宾 OTC 试验^[40] Data are from paddy rice (IR 72) grown in open-top chambers in the Philippines. Bars are $\pm$ standard error^[40]

杂交稻因其杂种优势强、抗逆性好、穗型大、产量潜力高,无论是过去、还是现在,在世界(特别是中国)粮食生产中占有重要的、不可替代的作用。所以量化杂交稻产量形成对 CO_2 的敏感性,特别是在严格的开放大田条件下,对世界未来粮食安全的预测是非常紧要的,中国 FACE 研究首次开展了这方面的研究工作,结果发现 FACE 处理使杂交稻汕优 63 和两优培九 3a 平均分别增产 34% 和 30%^[18, 39],这一增幅不仅明显高于先前报道的 FACE 情形下常规粳稻品种的响应值^[29, 44],亦高于气室研究中常规水稻品种的响应^[22, 50],说明杂交稻可能从未来大气高 CO_2 浓度中的获益更大,但这一假设还需要系统的研究结果的证实,这一工作目前正在进行之中。中国 FACE 研究还发现,同先前 FACE 研究中的粳稻品种相比(+13% 左右),杂交稻产量响应能力大幅增强不仅与其高 CO_2 浓度条件下库容形成能力的提高有关,亦与其同化产物的利用能力较高有关。这一结果表明,未来高产水稻栽培的挑战是如何同步提高这两个指标,以实现水稻产量的最大化。

4.2.2 CO_2 与病虫害

病虫害限制了水稻的增产潜力,这种危害增强还是削弱了未来高 CO_2 浓度情形下水稻产量的响应能力? 迄今为止只有一例这方面的报道。FACE 系统的自然农田环境为开展病虫害和 CO_2 互作研究提供了最佳的平台(气室使病虫害侵入受到限制,但一旦侵入室内,高湿和荫蔽的环境将加速其流行)。日本 FACE 研究发现,同对照相比,FACE 水稻感染稻瘟病(rice blast)和纹枯病(sheath blight)(稻作生产中流行最广发生最为严重的病害)的机率明显增大,前者主要与 FACE 稻叶含硅量降低有关,而后者主要与 FACE 水稻分蘖数增多,群体下部叶鞘(接近水面)接触真菌菌核的概率增加有关。研究还发现,增加施 N 量将使这两种病害变得更为严重,进而使高 N 水稻产量对 FACE 处理的响应能力受到限制^[28, 60]。

尽管杂草是水稻生产中一个重要因素,然而 CO_2 浓度升高如何改变其对水稻产量的影响目前只有两列报道,且观点不尽一致^[9, 61]。Alberto 等^[9]研究了培养箱中 CO_2 浓度升高对溶液培养的 C_3 植物水稻和 C_4 杂草稗草(*E. glabrescens*)的竞争关系,发现水稻和稗草比例为 1:1,当昼夜温度为 37℃/29℃ 时, CO_2 浓度增加 200 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 使水稻和稗草产量分别降低 75% 和 14% ($P > 0.05$),而当昼夜温度为 27℃/21℃,同样的处理使水稻和稗草产量分别增加 40% 和 20% ($P < 0.05$),而中国 FACE 研究报道^[61],FACE 使水稻产量增加 38%,稗草则减产 48%,可惜没有进行显著性分析。两个试验一致是,在水稻:稗草比例为 1:1 时,水稻与稗草产量比率均增加,水稻和稗草的竞争关系发生变化,即水稻竞争生存资源和空间的能力相对增加,稗草竞争能力相对下降^[9, 61]。这种竞争关系的变化可能与高 CO_2 浓度增加对水稻和稗草生理作用的影响不同有关。研究发现,高 CO_2 浓度条件下稗草的光合速率、胞间 CO_2 浓度、可溶性蛋白含量和 PEP 羧化酶活性均显著降低^[62],而水稻的光合速率、碳同化的量子效率和水分利用率则显著增加^[63]。高 CO_2 浓度条件下水稻-稗草的竞争关系变化将影响稻田杂草群落结构,这对于未来稻田杂草管理具有重要意义。

5 FACE 情形下水稻产量的预测

基于过程的水稻生长模型是设计未来稻作生产应对策略的有力工具,但是在推广之前需经实际观察数据的检验。由于 FACE 试验在很少人为干扰(artifacts)的自然农田实施,因此实际观察值和模型估计值之间的偏离有机会改进模型参数。相比而言,气室研究中模型值和观察值的偏差可能是由壁箱效应(例如非自然的小气候和很小的试验区)导致,而这不能由模型本身来解决^[64]。因此,对气室研究结果直接进行模拟很难进一步增进对实际稻田生态系统响应规律的认识。

10a 水稻 FACE 数据目前正在被用来检测水稻生长和产量模型。日本 FACE 研究发现,广泛使用的水稻生长模型 ORYZA2000 可较好地模拟中 N 和高 N 条件下水稻籽粒产量对高 CO_2 的响应,但高估了低 N 条件下水稻产量的响应值^[65]。这与全球气候变化背景下水稻生产的模型预测结果相一致^[66];该综合模型亦高估了低 N 生产系统(主要发展中国家) CO_2 的肥料效应。因此,全球气候变化对稻作生产的综合影响可能比目前被广泛接受(例如 Gitay 等^[67])的更为悲观。考虑到高 CO_2 浓度进一步恶化气温升高对水稻授粉过程的负面影响^[49](图 3),大气 CO_2 浓度升高对目前施 N 水平较低的发展中国家(特别是低纬度地区)的负面影响将变得更为突出,因为这些地区目前已经处于较高的温度之下。

6 未来高 CO₂ 环境下水稻生产的适应 (adaptation) 策略

这里所讲的适应主要是指未来高 CO₂ 情形下,是否需要调节或变化稻作栽培技术和品种选育策略。如果高 CO₂ 与外界因子(包括生物和非生物因子)没有互作效应,就无需调节。因此,明确外界因子对 CO₂ 肥料效应影响的大小和方向是至关重要的。FACE 试验为农学家和育种家提供了一个非常好的机会来检测各种适应措施,以最大化未来高 CO₂ 条件下水稻的生产力。

(1) 施 N 策略

已有 FACE 研究表明,未来条件下水稻(特别是粳稻)的推荐施 N 数量、比例和时间须作出相应的调整。

①施 N 量 如前所述,只有在低 N 到中 N 条件下,CO₂ × N 对水稻产量的互作效应才达显著水平^[28,29], 进一步增加施 N 量不再增强产量对高 CO₂ 浓度的响应能力^[18, 30, 39, 44]。因此,低 N 地区(如日本)还有一定施 N 空间,而高 N 地区(如中国)目前的推荐施 N 量无需改变。适度控制施 N 量亦有利于改善稻米品质^[68]、控制环境污染以及减少病虫害发生^[28, 60]。

②施 N 比例和时间 针对 FACE 水稻生长前期根系生长迅速^[38]、吸氮能力强^[35, 37],而生长中、后期无效分蘖发生快,分蘖成穗率和收获指数下降(特别在高 N 条件下)^[30, 44]以及生育中后期水稻根系活性明显下调^[38]等特点,施 N 适应措施应侧重于水稻生育中后期:对施 N 比例而言,拔节后的施 N 比例(也就是穗粒肥和基肥的比例)须高于现有水平,从目前推荐的 4:6 上升至 5:5 甚至更高,以促进拔节后更多 N 素的吸收;对施 N 时间而言,拔节前施用的 N 肥应更多地作为基肥,以延长 N 素的释放时间(这亦可通过使用缓释 N 肥或/和深层施肥等措施实现),而拔节后施用的 N 素应更多的在穗分化中期施用(生产上亦称保花肥),以利于减少颖花的退化以及防止生长后期的早衰。

(2) 移栽密度

尽管目前没有 CO₂ 与密度互作对水稻产量影响的报道,但在对汕优 63 和两优培九的 FACE 研究中发现边际效应可以增强水稻产量对高 CO₂ 的响应:有边际效应的 2004 年水稻产量对高 CO₂ 浓度的响应值明显大于没有边际效应的 2005 和 2006 年水稻产量对高 CO₂ 浓度的响应值,暗示未来高 CO₂ 浓度情形下,适当降低密度可能会有利于最大化水稻的生产力^[18, 39]。

(3) 水分管理

根据 FACE 水稻的生长特点,特别是生育中后期根量大但根系活性明显降低这一突出现象^[38],未来高 CO₂ 浓度条件下水稻水分管理的适应策略亦应重视生育中后期的调控(例如搁田时间提前和搁田程度加重),以建立优质根系,促进养分吸收。

(4) 病虫害防治

FACE 研究发现,高 CO₂ 情形下水稻稻瘟病和纹枯病加害,特别是高 N 条件下^[28, 60]。因此,未来高 CO₂ 浓度条件下稻田病虫害为害程度总体上可能加重,从而导致农药使用量增加,生产成本增加。因此,必须同时加强植保技术的更新和抗病稻种的选育,以提高水稻对全球变化的适应能力。

(5) 品种选育

同肥料运筹相比,水稻的品种选育提供了应对未来高 CO₂ 浓度环境更为重要的机会^[18, 39]。尽管目前尚无 FACE 情形下 CO₂ 与品种互作效应的报道,但中国最新 FACE 研究表明,大穗型杂交水稻(例如汕优 63 和两优培九)可能是很有希望的备选品种^[18, 39]。必须指出的是,选用一个响应能力强,但产量低的品种是有助于应对高 CO₂ 浓度环境的,所以更需要了解的是目前生产中应用的高产品种在未来高 CO₂ 条件下是否还能获得高产。

上述适应措施仅仅局限于籽粒产量,在设计应对策略时,应该同时考虑由于 CO₂ 浓度升高对水稻生产其它方面的影响,包括品质、对生物和环境逆境的适应能力以及甲烷(CH₄)的排放等。随着稻田成为第二大温室气体 CH₄(对全球升温的贡献大约占 20%)排放的主要源头,未来大气背景下稻作生产的适应措施应该同时考虑 CH₄ 的减排。虽然,长期大气 CO₂ 浓度增加促进了稻田 CH₄ 的排放^[69],但这可以通过农艺措施(包括

氮肥运筹、水分管理和秸秆还田技术)得到控制^[69]。

7 展望

纵观前人在水稻产量对高 CO₂ 浓度响应方面的研究,未来的优先议题有以下 3 个方面:

尽管对 CO₂ 与 N 之间的互作效应已有一定认识,但 CO₂ 与其它重要生物和非生物因子间的互作尚有很大的不确定性,需大力加强研究,特别是在开放的大田条件下。其中迫切需要了解的高 CO₂ 浓度与品种和环境逆境的互作,包括全球升温、不继恶化的空气污染(特别是臭氧)、水资源缺乏、矿质营养(特别是 P、K)以及变化的病虫害危害,定量评估这些互作效应对提升预测高 CO₂ 浓度背景下水稻的生产力具有非常重要的意义。温室研究发现,高 CO₂ 条件下水稻响应的基因型差异(17 个品种)随着处理温度的升高而消失^[6],这可能是因为温度升高会导致 CO₂ 处理浓度下所有水稻品种的花粉败育;中国最新大田数据表明,尽管杂交水稻从高 CO₂ 浓度中的获益较大^[18, 39],但在近地层高 O₃ 浓度下其产量损失亦显著大于常规水稻^[6]。上述事实说明,只有开展包括品种在内的多因子试验才能全面有效地减少 CO₂ 对未来稻作安全预测的不确定。技术的不断进步表明利用大型的开放系统平台来同步研究这些互作效应,特别是 3 个以上因子的互作(如同时改变 CO₂、O₃、温度和土壤湿度)是可能的^[71]。

其次,目前 FACE 研究只在温带(日本)和亚热带(中国)开展,在其它水稻生产地区(如热带地区)开展亦是必要的,如非洲、美洲等。

最后,为了全面明确这些互作效应进而有效评估其对未来稻作安全的影响,更大规模的合作研究和数据共享已势在必行,包括在不同学科之间的试验和模拟,以揭示全球变化对水稻的影响,为稻作生产制订应对全球变化的对策提供理论和实践依据。

References:

- [1] IPCC. Climate change 2007: the physical science basis. In S Solomon, D Qin, M Manning, Z Chen, M Marquis, KB Averyt, M Tignor, HL Miller, eds. Contribution of Working Group I to the Fourth Annual Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2007, 996.
- [2] Meehl G A, Stocker T F, Collins W D, *et al.* Global climate projections. In: Solomon S, Qin D, Manning M *et al.* eds. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Inter-Governmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA, 2007. 747—845.
- [3] IRRI. Rice Almanac: Source Book for the Most Important Economic Activity on Earth, 3rd edn. CABI Publishing, Oxon, UK, 2002.
- [4] Bengtsson M, Shen Y, Oki T. A SRES-based gridded global population data set for 1990—2100. Population and Environment, 2006, 28: 113—131.
- [5] Imai K, Coleman D F, Yanagisawa T. Increase in atmospheric partial pressure of carbon dioxide and growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.). Japanese Journal of Crop Science, 1985, 54: 413—418.
- [6] Ziska L H, Manalo P A and Ordóñez R A. Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa* L.) to increased CO₂ and temperature: Growth and yield response of 17 cultivars. Journal of Experimental Botany, 1996, 47: 1353—1359.
- [7] Teramura A H, Sullivan J H, Ziska L H. Interaction of elevated ultraviolet-B radiation and CO₂ on productivity and photosynthetic characteristics in wheat, rice and soybean. Plant Physiology, 1990, 94: 470—475.
- [8] Ziska L H, Teramura A H. CO₂ enhancement of growth and photosynthesis in rice (*Oryza sativa*). Plant Physiology, 1992, 99: 473—481.
- [9] Alberto A M P, Ziska L H, Cervancia C R, *et al.* The influence of increasing carbon dioxide and temperature on competitive interactions between a C₃ crop, rice (*Oryza sativa*) and a C₄ weed (*Echinochloa glabrescens*). Australian Journal of Plant Physiology, 1996, 23: 795—802.
- [10] Baker J T, Allen Jr L H. Contrasting crop species responses to CO₂ and temperature: rice, soybean and citrus. Vegetation, 1993, 104/105, 239—260.
- [11] Sakai H, Kim H Y, Hasegawa T, *et al.* 2004. Rice yield enhancement by elevated CO₂ negatively correlates with hastened occurrence of heading—results from five years of chamber studies. In: Fischer T ed. New Directions for a Diverse Planet: Proceedings for the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia, 26 September-1 October 2004. [http://www.cropscience.org.au](http://www.cropsscience.org.au)
- [12] Kim H Y, Horie T, Nakagawa H, *et al.* Effects of elevated CO₂ concentration and high temperature on growth and yield of rice. II. The effect on yield and its components of Akihikari rice. Japanese Journal of Crop Science, 1996, 65: 644—651.

- [13] Nakagawa H, Horie T. Rice responses to elevated CO₂ and temperature. *Global Environmental Research*, 2000, 2: 101 — 113.
- [14] Moya T B, Ziska L H, Namuco O S, *et al.* Growth dynamics and genotypic variation in tropical, field-grown paddy rice (*Oryza sativa* L.) in response to increasing carbon dioxide and temperature. *Global Change Biology*, 1998, 4: 645 — 656.
- [15] DeCosta W A J M, Weerakoon W M W, Herath H M L K, *et al.* Response of growth and yield of rice (*Oryza sativa*) to elevated atmospheric carbon dioxide in the subhumid zone of Sri Lanka. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2003, 189: 83 — 95.
- [16] McLeod A R, Long S P. Free-air carbon dioxide enrichment (FACE) in global change research: a review. *Advances in Ecological Research*, 1999, 28: 1 — 56.
- [17] Hendrey G R. The FACE Program. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 70: 3 — 14.
- [18] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, *et al.* Yield formation of CO₂-enriched inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open-air field condition in a warm sub-tropical climate. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 129: 193 — 200.
- [19] Ainsworth E A and Long S P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, 2005, 165: 351 — 372.
- [20] Ainsworth E A. Rice production in a changing climate: a meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration. *Global Change Biology*, 2008, 14: 1 — 9.
- [21] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, *et al.* Global food insecurity: treatment of major food crops with elevated carbon dioxide or ozone under large-scale fully open-air conditions suggests recent models may have overestimated future yields. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 2005, 360, 00 2011 — 2020.
- [22] 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. *Science*, 2006, 312: 1918 — 1921.
- [23] Kobayashi K, Okada M, Kim H Y. The free-air CO₂ enrichment (FACE) with rice in Japan. In: Horie T, Geng S, Amano T, Inamura T, Shiraiwa T eds. *World Food Security and Crop Production Technologies for Tomorrow*, Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto, Japan, 1999, 213 — 215.
- [24] Okada M, Lieffering M, Nakamura H, *et al.* Free-air CO₂ enrichment (FACE) using pure CO₂ injection: system description. *New Phytologist*, 2001, 150: 251 — 260.
- [25] Liu G, Han Y, Zhu J G, *et al.* Rice-wheat rotational FACE platform. I. System construct and control. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13: 1253 — 1258.
- [26] Yang L X, Wang Y L, Huang J Y, *et al.* Responses of rice growth and development to free-air CO₂ enrichment (FACE): A research review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17 (7): 1331 — 1337.
- [27] Baker J T. Yield responses of southern US rice cultivars to CO₂ and temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 122: 129 — 137.
- [28] Kim H Y, Lieffering M, Miura S, *et al.* Growth and nitrogen uptake of CO₂-enriched rice under field conditions. *New Phytologist*, 2001, 150: 223 — 229.
- [29] Kim H Y, Lieffering M, Kobayashi K, *et al.* Effects of free-air CO₂ enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops. *Field Crops Research*, 2003, 83: 261 — 270.
- [30] Yang L X, Liu H J, Wang Y L, *et al.* Yield formation of CO₂-enriched indica rice cultivar under fully open-air field condition. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2009 (submitted).
- [31] Shimono H, Okada M, Yamakawa Y, *et al.* Rice yield enhancement by elevated CO₂ is reduced in cool weather. *Global Change Biology*, 2008, 14: 276 — 284.
- [32] Seneweera S, Milham P, Conroy J. Influence of elevated CO₂ and phosphorus nutrition on the growth and yield of a short-duration rice (*Oryza sativa* L. cv. Jarrah). *Australian Journal of Plant Physiology*, 1994, 21: 281 — 292.
- [33] Ling Q H, Zhang H C, Ling L, *et al.* *New Theory in Rice Production*. Beijing: Science Press, 1994.
- [34] Horie T, Ohnishi M, Angus J F, *et al.* Physiological characteristics of high-yielding rice inferred from cross-location experiments. *Field Crops Research*, 1997, 52: 55 — 57.
- [35] Kim H Y, Lieffering M, Kobayashi K, *et al.* Seasonal changes in the effects of elevated CO₂ on rice at three levels of nitrogen supply: a free-air CO₂ enrichment (FACE) experiment. *Global Change Biology*, 2003, 9: 826 — 837.
- [36] Kobayashi K, Okada M, Kim H Y, *et al.* Paddy rice responses to Free-Air [CO₂] Enrichment. In: Nosberger J, Long SP, Norby RJ, Stitt M, Hendrey GR, Blum H. eds. *Managed ecosystems and CO₂: Case studies, processes and perspectives*. Ecological Studies Series, vol. 187. Springer Verlag, 2006, 87 — 104.
- [37] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, *et al.* Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on nitrogen uptake and utilization of rice at three levels of nitrogen fertilization. *Field Crops Research*, 2007, 100: 189 — 199.

- [38] Yang L X, Wang Y L, Kobayashi K, *et al.* Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on growth, morphology and physiology of rice root at three levels of nitrogen fertilization. *Global Change Biology*, 2008, 14: 1844—1853.
- [39] Liu H J, Yang L X, Wang Y L, *et al.* Yield formation of CO₂-enriched hybrid rice cv. Shanyou 63 under fully open-air field conditions. *Field Crops Research*, 2008, 108: 93—100.
- [40] Sasaki H, Aoki N, Sakai H, *et al.* Effect of CO₂ enrichment on the translocation and partitioning of carbon at the early grain filling stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science*, 2005, 8: 8—15.
- [41] Tubiello F N, Amthor J S, Boote K J, *et al.* Crop response to elevated CO₂ and world food supply. A comment on “Food for Thought...” by Long *et al.*, *Science* 312: 1918—1921, 2006. *European Journal of Agronomy*, 2007, 26: 215—223.
- [42] Ziska L H, Bunce J A. Predicting the impact of changing CO₂ on crop yields: some thoughts on food. *New Phytologist*, 2007, 175: 607—618.
- [43] Ziska L H, Weerakoon W, Namuco O S, *et al.* The influence of nitrogen on the elevated CO₂ response on field-grown rice. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1996, 23: 45—52.
- [44] 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. *Field Crops Research*, 2006, 98: 141—150.
- [45] Seneweera S, Blakeney A, Milham P, *et al.* Influence of rising atmospheric CO₂ and phosphorus nutrition on the grain yield and quality of rice (*Oryza sativa* L. cv. Jarrah). *Cereal Chemistry*, 1996, 73: 239—243.
- [46] Long S P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated? *Plant, Cell & Environment*, 1991, 14: 729—739.
- [47] Kropff M J, Cassman K G, de Vries P F T, *et al.* Increasing the yield plateau in rice and the role of global climate change. *Journal of Agricultural Meteorology*, 1993, 48: 795—798.
- [48] Ziska L H, Namuco O S, Moya T, *et al.* Growth and yield responses of field-grown tropical rice to increasing carbon dioxide and air temperature. *Agronomy Journal*, 1997, 89: 45—53.
- [49] Matsui T, Namuco O S, Ziska L H, *et al.* Effects of high temperature and CO₂ concentration on spikelet sterility in Indica rice. *Field Crops Research*, 1997, 51: 213—221.
- [50] Horie T, Baker J T, Nakagawa H, *et al.* Crop ecosystem responses to climate change: rice. In: Reddy K R, Hodges H F eds. *Climate Change and Global Crop Productivity*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, 2000. 81—106.
- [51] Easterling R, Horton B, Jones P, *et al.* Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science*, 1997, 277, 364—367.
- [52] Peng S, Huang J, Sheehy J E, *et al.* Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *The Proceedings of the National Academy of Sciences (US)*, 2004, 101: 9971—9975.
- [53] Cheng W G, Sakai H, Yagi K, *et al.* Interactions of elevated [CO₂] and night temperature on rice growth and yield. *Agricultural and Forest Meteorology*, doi:10.1016/j.agrformet.2008.07.006.
- [54] Lal M, Singh K K, Rathore L S, *et al.* Vulnerability of rice and wheat yields in NW India to future changes in climate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, 89: 101—114.
- [55] Shimono H, Okada M, Kanda E, *et al.* Low temperature-induced sterility in rice: evidence for the effects of temperature before panicle initiation. *Field Crops Research*, 2007, 101: 221—231.
- [56] Sipaseuth, Basnayake J, Fukai S, *et al.* Opportunities to increase dry season rice productivity in low temperature affected areas. *Field Crops Research*, 2007, 102: 87—97.
- [57] Amthor J S. Effects of atmospheric CO₂ concentration on wheat yield: review of results from experiments using various approaches to control CO₂ concentration. *Field Crops Research*, 2001, 73: 1—34.
- [58] Yang L X, Wang Y L, Shi G Y, *et al.* Responses of rice growth and development to elevated near-surface layer ozone (O₃) concentration: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(4): 901—910.
- [59] Olszyk D M, Wise C. Interactive effects of elevated CO₂ and O₃ on rice and flacca tomato. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 1997, 66: 1—10.
- [60] Kobayashi T, Ishiguro K, Nakajima T, *et al.* Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on rice blast and sheath blight epidemics. *Phytopathology*, 2006, 96 (4): 425—431.
- [61] Zheng Q, Zhu J G, Liu G, *et al.* Effect of FACE on competition between a C₃ crop (rice, *Oryza sativa*) and a C₄ weed (barnyardgrass, *Echinochloa crusgalli*). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(10): 1231—1234.
- [62] 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). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(10): 1201—1204.
- [63] Liao Y, Chen G Y, Zhang H B, *et al.* Response and acclimation of photosynthesis in rice leaves to free-air CO₂ enrichment (FACE). *Chinese*

Journal of Applied Ecology, 2002, 13(10): 1205—1209.

- [64] Ewert F, Rodriguez D, Jamieson P, *et al.* Effects of elevated CO₂ and drought on wheat: testing crop simulation models for different experimental and climatic conditions. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2002, 93: 249—266.
- [65] Bannayan M, Kobayashi K, Kim H Y, *et al.* Modeling the interactive effects of atmospheric CO₂ and N on rice growth and yield. *Field Crops Research*, 2005, 93: 237—251.
- [66] Matthews R B, Kropff M J, Horie T, *et al.* Simulating the impact of climate change on rice production in Asia and evaluating options for adaptation. *Agric Sys*, 1997, 54: 399—425.
- [67] Gitay H, Brown S, Easterling W, *et al.* Contribution of working group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: McCarthy JJ, Canziani OF, Leary NA, Dokken DJ, White KS eds. *Climate change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge, 2001. 235—342.
- [68] 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. *Field Crops Research*, 2007, 102: 128—140.
- [69] Zheng Z H, Zhou Z X, Wang Y S, *et al.* Nitrogen-regulated effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on methane emissions from paddy rice fields. *Global Change Biology*, 2006, 12: 1717—1732.
- [70] Shi G Y, Yang L X, Wang Y X, *et al.* Impact of elevated ozone concentration on yield formation of four Chinese rice cultivars under fully open-air field conditions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2008.
- [71] Nosberger J, Long S P, Norby R J, *et al.* Eds. *Managed Ecosystems and CO₂ Case Studies, Processes, and Perspectives*, Ecological Studies, 2006. 187.

参考文献:

- [25] 刘纲, 韩勇, 朱建国, 等. 稻麦轮作 FACE 系统平台 I. 系统结构与控制. 2002, 13(10): 1253 ~ 1258.
- [26] 杨连新, 王余龙, 黄建晔, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻生长发育影响的研究进展. *应用生态学报*, 2006, 17(7): 1331 ~ 1337.
- [58] 杨连新, 王余龙, 石广跃, 等. 近地层高臭氧浓度对水稻生长发育影响研究进展. *应用生态学报*, 2008, 19(4): 901 ~ 910.
- [61] 曾青, 朱建国, 刘刚, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度增高条件下 C₃ 作物 (水稻) 与 C₄ 杂草 (稗草) 的竞争关系. *应用生态学报*, 2008, 13(10): 1231 ~ 1234.
- [62] 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. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1201 ~ 1204.
- [63] 廖轶, 陈根云, 张海波, 等. 水稻叶片光合作用对开放式空气 CO₂ 浓度增高 (FACE) 的响应与适应. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1205 ~ 1209.