

开放式空气中 CO₂ 浓度增高 (FACE) 对水稻生长和发育的影响

杨连新¹, 王云霞¹, 朱建国², Toshihiro Hasegawa³, 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;

3. Division of Agro-Meteorology, National Institute for Agro-Environmental Sciences, 3-1-3 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8604, Japan)

摘要:人类活动导致的大气和气候变化将极大地改变作物的生长环境,其中最大的一个变化就是大气二氧化碳(CO₂)浓度的迅速上升:从工业革命前的平均 270 μmol/mol 上升到目前的 381 μmol/mol,到 2050 年至少超过 550 μmol/mol。FACE(Free-air CO₂ enrichment,开放式空气中 CO₂ 浓度增高)试验是目前评估未来高浓度 CO₂ 对作物生长和产量实际影响的最佳方法。水稻无疑是人类最重要的食物来源,迄今为止人类利用 FACE 技术开展水稻响应和适应的研究已有 10a(1998—2008 年)的历史。以生长发育为主线,首次系统综述了 10a 水稻 FACE 试验在该领域的研究成果,总结了 FACE 情形下高浓度 CO₂(模拟本世纪中叶大气 CO₂ 浓度)对主要供试水稻品种(小区面积大于 4 m²)光合作用、生育进程、地上部生长、地下部生长、物质分配、籽粒灌浆、产量构成以及倒伏性状等影响的研究进展,比较了 FACE 与非 FACE 研究之间以及中国和日本 FACE 研究(世界上唯一的两个大型水稻 FACE 研究)之间的异同点。根据研究进展以及当前的技术水平,文章最后提出了该领域的 3 个优先课题:(1)FACE 情形下杂交稻生产力响应高于预期的生物学机制;(2)FACE 情形下 CO₂ 与主要栽培措施的互作效应;(3)FACE 情形下 CO₂ 与主要空气污染物臭氧的互作效应。这些响应的机理性解析将有助于从根本上减少人类预测未来粮食安全的不确定性,进而更加有效地制订出应对全球变化的适应策略。

关键词:FACE(Free-air CO₂ enrichment,开放式空气中 CO₂ 浓度增高;水稻;生长;发育

What have we learned from 10 years of free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments on rice? Growth and development

YANG Lianxin¹, WANG Yunxia¹, ZHU Jianguo², Toshihiro Hasegawa³, WANG Yulong^{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 Yangtze 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

3 Division of Agro-Meteorology, National Institute for Agro-Environmental Sciences, 3-1-3 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8604, Japan

Abstract: Human activities are causing rapid changes in the atmosphere and climate that alter many elements of the future crop production environment. Foremost among these changes is the increasing atmospheric carbon dioxide concentration ([CO₂]), which averaged about 270 μmol/mol prior to the industrial revolution, have now surpassed 381 μmol/mol, and will exceed 550 μmol/mol by 2050. Free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments currently provide the most realistic measure of the future impact of elevated [CO₂] on yield and growth crops. Rice (*Oryza sativa* L.) is unarguably the most important food source in the world. It has been 10 years (1998—2008) since the first FACE project was set up to investigate the response and adaptation of rice to elevated [CO₂]. The present review summarizes the evidence from 10-year FACE experiments on the growth and development of rice, mainly focuses on the effects of FACE treatment (elevated

基金项目:国家自然科学基金面上资助项目(30671226,30270777);国家自然科学基金重点资助项目(40231003);江苏省“六大人才高峰”资助项目(A类)(07-G-023)

收稿日期:2009-10-12; 修订日期:2009-12-17

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

[CO₂] anticipated for the middle of this century) on the photosynthesis, phenology, aboveground growth, underground growth, dry matter allocation, grain filling, yield components and lodging traits of main tested cultivars (the planting area of each plot was no less than 4 m²), compares the similarities and differences in research results obtained from FACE and non-FACE experiments and obtained at two experimental sites (i. e., Japan and China; only two large-scale rice FACE experiments in the world). Based on the current state of knowledge and technological advances, three priority areas for future FACE research on rice are presented as follows: (1) Biological mechanisms for higher-than-expected productivity stimulation of hybrid rice cultivars with FACE; (2) Interactions between elevated [CO₂] and main crop technologies on rice under fully open air conditions; (3) Interactions between elevated [CO₂] and ozone (a major air pollutant) concentration on rice under fully open-air conditions. Mechanistic understanding of these responses could help in reducing uncertainties in projections of future global food security, and develop more effective adaptation strategies under the anticipated global changes.

Key Words: free-air CO₂ enrichment (FACE); rice; growth; development

人类活动导致的大气和气候变化将极大地改变作物未来的生长环境,其中一个最大的改变就是大气二氧化碳(CO₂)浓度的迅速上升:从工业革命前的 280 μmol/mol 上升到目前的 381 μmol/mol^[1],预测 2050 年至少达到 550 μmol/mol,2100 年将上升至 730—1020 μmol/mol^[2]。与其它全球变化因子不同(例如气温升高、土壤湿度下降以及近地层臭氧浓度上升等),大气 CO₂ 浓度升高的独特性在于(1)迅速上升的趋势不可逆转;(2)全球均一性(时空变异小^[1]);(3)对作物生长的肥料效应^[3]。因此,作物对高浓度 CO₂ 的响应被认为是评估全球变化对未来粮食安全潜在影响以及制定适应策略不确定性的主要来源^[4-5]。水稻是人类最重要的食物来源,为全球半数以上人口提供营养^[2]。1998 年之前,科学家主要利用封闭或半封闭试验系统(简称气室,下同)开展 CO₂ 对水稻影响的研究。尽管气室试验系统 CO₂ 浓度的控制比较容易,但是人为的隔离设施以及狭小的试验空间会改变水稻对高浓度 CO₂ 响应的大小甚至方向,同时有限的样本容量使水稻生长的动态监测难以实现^[6],因此水稻 FACE(Free Air CO₂ Enrichment,开放式空气中 CO₂ 浓度增高)系统应运而生^[6]。与气室试验系统相比,FACE 研究使用试验地标准的作物管理技术,在空气完全自由流动的农田环境下运行,很少改变作物生长环境的小气候和生物因素,代表了人类对未来高浓度 CO₂ 环境的最好模拟^[4]。尽管人类开展作物 FACE 研究已有 20 多年的历史,但水稻 FACE 研究只有 10a(1998—2008 年),先后在日本岩手(1998—2000 年和 2003—2004 年)^[7] 和中国江苏(2001—2008 年)陆续展开^[6](图 1 和表 1)。中日 FACE 研究团队依托独特的研究平台开展多学科合作研究,在过去 10a 取得了一系列前瞻性认识。本文在以往研究的基础上^[6],首次系统综述了 10a 来主要供试水稻品种生长与发育对高浓度 CO₂(比空气背景 CO₂ 浓度增高 200 μmol/mol)响应和适应的研究进展,比较了中、日 FACE 试验之间以及 FACE 与气室研究之间的异同点,同时对该领域未来优先课题进行了展望,旨在推动中国 FACE 研究向纵深发展。

1 光合作用

作物对高浓度 CO₂ 的直接感应和响应主要通过叶片光合作用来实现。中国和日本科学家开展了粳稻光合作用的 FACE 研究,结果发现 FACE 处理能够增强 CO₂ 与核酮糖 1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)结合位点的竞争力,使 Rubisco 的羧化速度和叶片的光合速率得到提高;同时,因为高浓度 CO₂ 环境有利于 CO₂ 对 Rubisco 活性中心的竞争性(与 O₂ 竞争)结合,抑制 Rubisco 加氧活性引起的光呼吸,使 FACE 叶片碳同化的表观量子效率显著增加^[8]。但随着处理时间的延长,FACE 对水稻光合作用的促进作用逐渐减少,以至即使在各自生长 CO₂ 浓度下测定,抽穗后 FACE 叶片的羧化效率和光合速率均显著低于对照叶片^[8-9],这种光合适应或下调现象亦相应地反映在生物量的动态变化上:即随着生育进程的推移,物质生产对 FACE 的响应能力直线下降^[10-11]。单叶^[12]和冠层^[13]水平的光合适应现象在气室研究中亦有报道。关于水稻光合适应的确切机

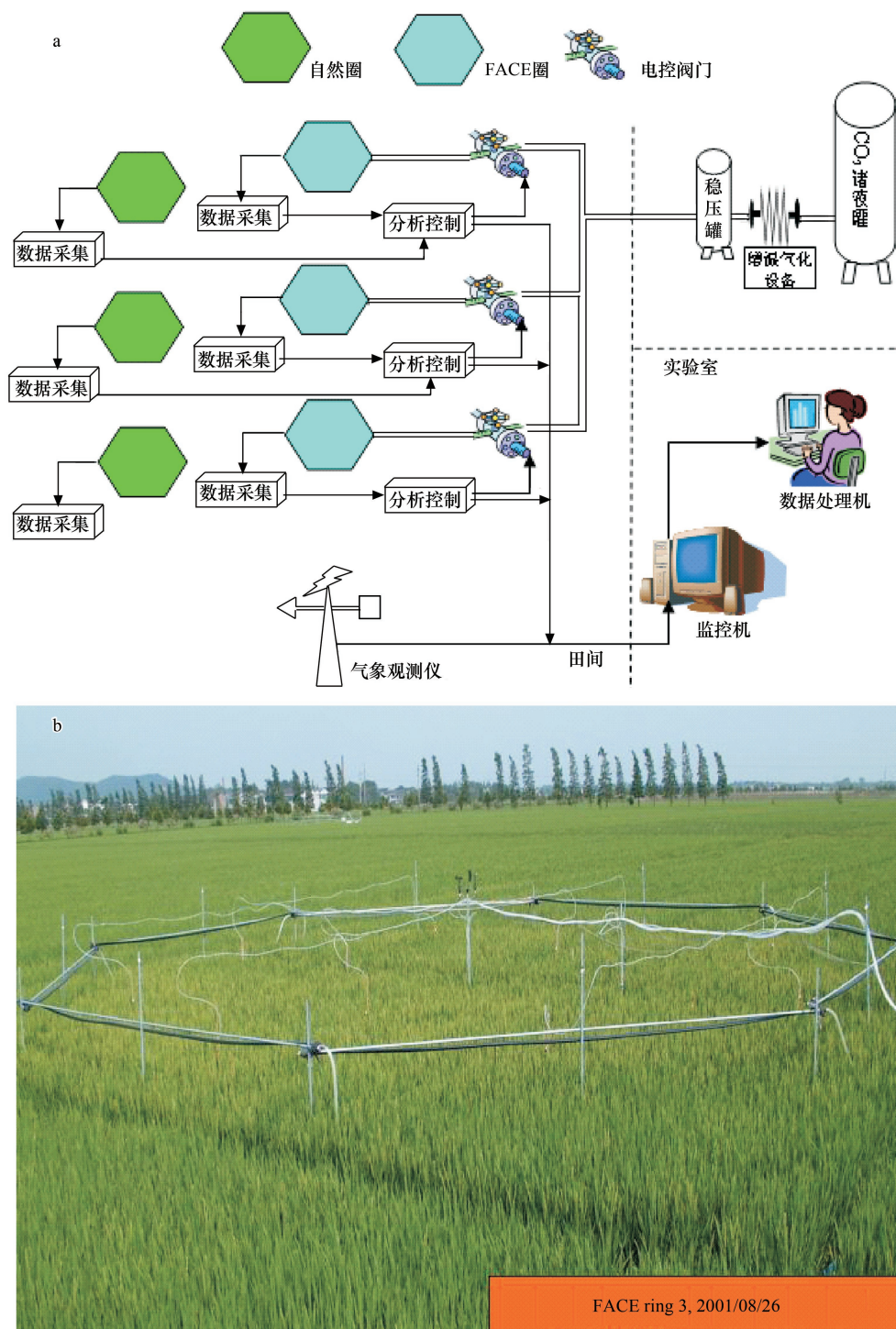


图1 中国 FACE 试验总体运行环境示意图和其中一个 FACE 圈

Fig. 1 Sketch map of the running environment of China FACE experiment

a. 数据来源 <http://co-lab.chinalab.gov.cn/sites/>; b. 由朱建国等提供

制目前尚不清楚,且说法不一。日本 FACE 研究认为这主要是与水稻源库失衡有关^[9]:即随着生育进程的推移,FACE 水稻生殖生长期库容量显著增大(相对于叶面积),对氮(N)的需求随之增大,但根系吸 N 量没有相应增加,导致叶片 N 输出增多,进而使叶肉细胞内一些参与光合作用的酶如 Rubisco 含量和活性明显降低。中国 FACE 研究认为水稻光合适应现象并非叶片气孔导度降低所致,而是由 RuBP 羧化限制、特别是 RuBP 再

生限制所造成,前者表现在 FACE 叶片的羧化效率、Rubisco 含量和活性明显下降(可能与 FACE 叶片蔗糖、果糖以及葡萄糖等可溶性糖的过量积累有关),而后者主要是由于细胞色素 b_6f (质体醌-质蓝素氧化还原酶)含量降低导致全链电子传递速率下降所造成^[14]。中国 FACE 研究还发现施 N 量过多亦会出现水稻的光合适应现象,认为这可能是 CO₂ 浓度升高和氮过量条件下碳同化和氮同化激烈竞争同化力的结果^[15]。植物对高浓度 CO₂ 的光合适应机理比较复杂,仅从某一方面解释可能失之偏颇。高浓度 CO₂ 环境下因碳水化合物的过量积累而导致的反馈抑制以及植株体内 C/N 平衡、生长调节物质和己糖激酶对光合基因表达水平的调控等方面是否对水稻叶片的光合下调产生影响值得深入研究。

表 1 日本和中国十年水稻 FACE 研究(1998—2008 年)主要试验条件汇总

Table 1 Summary of main experimental conditions for the Japan and China FACE studies over the last decade (1998—2008)

项目 Items	日本 FACE Japan FACE	中国 FACE China FACE
试验地描述 Experimental site description		
时间 Time	1998—2000;2003—2004	2001—2003 2004—2008
地点 sites	Shizukuishi township, Iwate prefecture (39° 38' N, 140° 57' E, elevation 200 a. s. l)	无锡市安镇镇 (31° 37' N, 120° 28' E; elevation 5 a. s. l) 江都市小纪镇 (32° 35. 5' N, 119° 42' E; elevation 5 a. s. l)
土壤类型 Soil type	类型暗色土	水耕人为土(俗称黄泥土) 下位砂姜土
供试品种及其特性 Tested cultivars and their characteristics		
品种名称 Name	Akitakomachi	武香粳 14 汕优 63 和两优培九等
品种类型 Genotypes	常规粳稻	常规粳稻 杂交稻等 3 种类型水稻品种
生育期 Growth duration	146 d	158 d 136 d, 147 d
实际 CO ₂ 浓度 Actual CO ₂ concentrations/ (μmol/mol)		
FACE plots	575 (1998—2000) 559 (2003—2004)	571 568
Ambient plots	367	364 376
施肥量 Fertilizer application rate		
N/(g N m ⁻²)		
Low N (LN)	4 (1998—2000)	15 125
Normal N (NN) *	8 或 9	25 250
High N (HN)	12 或 15 (1999—2000)	35 —
P (g P ₂ O ₅ m ⁻²)	30 (1998, 2000) 或 48 (1999) 或 13 (2003—2004)	7 7
K (g K ₂ O m ⁻²)	15 (1998—2000) 或 12.5 (2003—2004)	7 7
作物管理** Crop management		
播种期 Sowing dates	4 月 27 日—5 月 7 日	5 月 18 日 5 月 20 日
移栽期 Transplanting dates	5 月 20—22 日	6 月 13 日 6 月 15 日
栽插规格 Planting density	17.5×30 cm; 每穴 3 苗	16.7×25 cm; 每穴 3 苗 16.7×25 cm; 杂交稻每穴 1 苗
施肥策略 Fertilizer strategy	氮肥:基肥占 83%, 穗肥占 17%; 磷钾肥全部为基肥	氮肥:基肥占总施 N 量的 60%, 穗肥占 40%; 磷钾肥:全部作基肥施用
水分管理 Water management	移栽至收割前 10 日水层灌溉(7 月中旬排水 5 d), 收割前 10 日停水。	移栽至够苗期保持浅水层, 够苗期至穗分化始期多次搁田, 穗分化期至收割前 7 日间隙灌溉, 收割前 7 日停水

* NN 代表当地稻农的平均施氮水平; ** 除手工移栽外(确保每穴一致的苗数), 其它所有农艺措施都和当地稻农相同

大气 CO₂ 浓度升高对水稻光合作用的影响很大程度上决定了增产的潜力。由于发展中国家人口和经济的快速增长, 至 2050 年世界粮食总产至少增加 50% 才能满足人类的需求^[16], 然而就是响应能力最强的杂交稻其在高浓度 CO₂ 下产量的平均增幅(+30%)^[6]也不能满足这一需求。因此只有大幅提高作物的光能利用效率, 最大化产量的潜力, 才能应对人类未来的粮食危机。基因组测序、功能基因组学、新型生物技术以及系统生物学等方面的进展为之提供了可能。最新综述^[17]提出了 4 条途径来实现作物光合效率的新突破: 即增

强叶片光合能力和减少光呼吸损失、调节激素代谢获得理想株型、延长光合时间以及增加库强以减缓对光合的反馈抑制。

2 生育进程

与 FACE 水稻冠层温度升高以及植株含氮率降低、含磷率和可溶性碳水化合物含有率增加相对应,高浓度 CO₂ 环境下水稻生育进程加快,生育期有缩短趋势^[18],但不同品种存在差异:FACE 处理使日本粳稻品种 Akitakomachi 抽穗和成熟期分别提前了 2 d 和 3 d^[19-20],使中国粳稻品种武香粳 14 抽穗和成熟期分别提前了 3.4 d(图 1)和 5.8 d^[18],而对杂交组合汕优 63^[21]和两优培九生育期^[22]几乎没有影响。这种差异可能与供试品种生育期的长短有关:高浓度 CO₂ 环境下水稻生育期长的品种(如武香粳 14,表 1)较短生育期品种(其余 3 个品种)受缺氮胁迫的时间更长,从而导致生育期缩短更为明显,但这一假设尚需更多品种试验的证实。已有文献表明,气室试验中水稻生育期对高浓度 CO₂ 响应大小的差异更为明显,如 Baker 和 Allen^[23]报道 CO₂ 浓度从 160 μmol/mol 上升到 500 μmol/mol,供试品种 IR30 因主茎总叶数减少使全生育期缩短了 10 d 左右,而 Ziska 等^[24]人工气候室研究发现 17 个不同形态和来源的供试品种在高浓度 CO₂ 条件下(664 μmol/mol,昼夜温度为 29/21℃)抽穗期平均缩短了 8 d,但品种响应的差异很大:印度品种 MGL-2 抽穗期平均缩短了 28 d,而巴西品种 IAC165 抽穗期平均延长了 15 d。说明,除植株营养状况和生育期长短之外,其它因素(如 CO₂ 熏蒸方式和环境条件等)也有可能控制高浓度 CO₂ 环境下水稻的生育进程。

3 地上部生长

日本 FACE 研究表明,高浓度 CO₂ 使粳稻 Akitakomachi 生物产量平均比对照增加 12%^[10];中国报道 FACE 使武香粳 14、汕优 63 和两优培九的生物产量分别比对照增加 16%^[25]、33%^[21]和 20%^[26]。杂交水稻汕优 63 和两优培九生物产量对高浓度 CO₂ 的响应明显大于常规粳稻。从生长动态看,FACE 对粳稻生长的促进作用随着生育进程的推移逐渐削弱甚至消失:高浓度 CO₂ 使武香粳 14 有效分蘖期、无效分蘖期、生育中期以及生育后期的物质生产量分别比对照增加 41%、27%、15%和 12%^[11],Akitakomachi 亦有类似趋势^[10]。这种季节性响应趋势亦突出地表现在分蘖数、绿叶面积和重量的动态变化上:FACE 使生育前期上述参数均明显大于对照,但生育中、后期与对照的差异明显缩小甚至低于对照^[10-11],导致生长中、后期植株截获光能的能力明显降低^[19]。与此不同,杂交稻表现出相反的趋势:FACE 使汕优 63 上述 4 个对应生育阶段的物质生产量分别比对照增加 39%、20%、32%和 41%,前两个阶段的响应大小与粳稻基本一致,但后两个阶段的响应值明显大于粳稻,导致最终生产力大幅增加(>30%)^[21, 27],两优培九表现出类似趋势^[22, 26]。进一步研究发现,水稻物质生产量对 FACE 处理的响应主要取决于平均叶面积系数(代表冠层截获的光辐射总量)的变化,而非净同化率(代表辐射利用效率)^[11, 26]。同粳稻品种相比,高浓度 CO₂ 环境下杂交稻生育中期叶片扩展能力明显大于粳稻品种,而生育后期叶面积衰减速度又明显小于粳稻品种,叶面积的这种动态响应又直接或间接地与 N 素吸收和根系发育相关联:同粳稻不同,FACE 圈杂交稻生育中、后期仍有旺盛的根系发育和强大的吸 N 能力^[26-29]。上述结果说明水稻对高浓度 CO₂ 响应能力逐渐下调这种趋势并非一定发生,发生与否同供试品种有关^[11, 26]。

中日 FACE 研究还表明,无论叶面积、分蘖数以及生物量,高浓度 CO₂ 环境下中国品种生长后期的响应能力明显大于日本品种。这种差异除了供试品种不同外,可能亦与两地栽培措施的差异有关(表 1)^[11]:从肥料运筹看,中国水稻生长季的总施 N 量以及生育中期的施 N 比例均显著高于日本;从水分管理看,中国在水稻生育中期多次排水搁田,而在日本水稻全生育期多为水层灌溉。适度搁田可更新稻田土壤,增强水稻根系活性,进而增加 N 素吸收。与日本相比,中国这种肥水运筹策略有助于增加水稻生长后期的可利用 N 素,这可能是 FACE 情形下中国品种生长后期具有更强响应能力的原因之一^[11]。

使用缓释氮肥(CRN, Controlled-release nitrogen fertilizer)无需精确判断施肥时期,可 1 次施用减少人工,是未来氮素运筹的重要选择。植物生长后期常因缺 N 导致对 CO₂ 的响应能力降低,CRN 缓慢但连续地释放 N 素可能有助于减弱这种下降趋势^[20, 30]。日本最新 FACE 研究表明,CRN 使 Akitakomachi 生长后期光合作用

的下降速度减缓,但由于库容量没有因此增加,故成熟期籽粒产量无明显变化^[20]。可见,需要一种在水稻生长前期较快释放且能维持释放至收获期的新型 CRN^[20]。

综上所述,高浓度 CO₂ 对水稻生长的促进作用随着生育进程的推移逐渐下降,但这种下降趋势可因栽培措施的调整而改变:通过品种、施 N 策略以及水分管理等农艺措施的更新或调整可以增强水稻生长后期的响应能力,进而最大化水稻的生产力。

4 地下部生长

根系不仅是作物吸收水分和养分的主要平台,而且也是氨基酸、植物激素等物质同化、转化和合成的器官,对作物产量形成具有举足轻重的影响。日本 FACE 研究报道高浓度 CO₂ 使 Akitakomachi 拔节期和成熟期根干重分别增加 0—20% 和 24%—48%^[10],成熟期增幅明显大于拔节期,这与林伟宏和王大力^[31]开顶式气室(OTCs)的研究一致,但与 Imai 等^[32]温室试验的结果相反。以武香粳 14 为供试材料,中国系统研究了 FACE 情形下粳稻根系发育的动态响应规律及其对地上部生长的作用,并取得重要进展:(1)水稻根系生长对 FACE 的响应因生育进程而异:高浓度 CO₂ 显著促进生育前期根系的生长,但使生育中期根系生长受到抑制,而使生育后期根系分解(或死亡)减慢,后者与 FACE 水稻根系含氮率下降以及碳氮比增加有关^[33];(2)水培试验电镜扫描结果表明^[34],FACE 水稻抽穗期根量的增加主要与直径大于 0.5 mm 粗根的增加有关(特别是直径 2.0—2.5 mm 的根系),而直径 0—0.5 mm 的细根(占全部根重 40% 以上)不升反降,这与 King 等^[35]对火炬松的研究相似;(3)FACE 使水稻单位干重根系活性最大值出现的时间提前,但使生育中、后期单位干重根系活性显著下降;FACE 水稻生育前期根系生长量大,生育中、后期根系含氮率低和碳氮比高是造成生育中、后期单位干重根系活性显著低于对照的重要原因^[33];(4)水稻地上部生长对高浓度 CO₂ 的动态响应直接或间接地取决于根系综合性状(形态和生理)的时序变化^[33]。中国还首次报道了杂交稻根系发育的 FACE 响应^[28]。与武香粳 14 不同是,FACE 使杂交稻汕优 63 拔节至抽穗期每穴根体积、每穴不定根总长以及每穴根干重的增加量均显著大于对照;杂交稻生殖生长期养分吸收和地上部生长的响应能力显著大于常规粳稻可能与这一阶段根系生长量(特别是根干重)的增幅显著大于常规粳稻有关。上述发现对未来高浓度 CO₂ 环境下水稻优质根系的建立具有重要意义。根据 FACE 水稻生育中、后期根量大但根系活性明显降低这一特点,未来高浓度 CO₂ 环境下水稻水分管理应该重视生育中、后期的调控(例如搁田时间提前和搁田程度加重),以促进养分吸收,进而充分利用未来大气中增加的 CO₂ 资源^[33]。

需要指出的是,尽管 FACE 对水稻根系生长动态的研究取得了一定进展,但尚有不少问题尚需明确。例如,FACE 水稻根系受到促进,但从细胞水平看是由于细胞分裂加快,还是细胞增大之故,还是两者兼而有之;FACE 水稻不同层次根系发根规则和根系活性的时空响应特征;决定水稻产量响应的主要根系性状;以及高浓度 CO₂ 环境下水稻根际过程的变化特征等等。

5 物质分配

大气 CO₂ 浓度升高不仅增强了水稻的物质生产能力,亦改变了物质在不同器官中分配的规律。中国报道 FACE 使武香粳 14 不同生育时期茎鞘占地上部干重的比例显著增加(结实中期除外),使叶片占地上部干重的比例显著下降,这一结果与 FACE 叶片含 N 率下降,而茎鞘可溶性糖和淀粉含有率和含量均大幅增加相一致^[11, 27],杂交稻亦有类似报道^[27]。但上述结果与 Imai 等^[36]温室短期试验(15 d)的结果不尽一致。稻穗占地上部干重的比例反映了水稻光合产物向结实器官运转的效率,成熟期稻穗占地上部干重的比例,即为收获指数(HI)。中日 FACE 研究表明,高浓度 CO₂ 使水稻(武香粳 14 和汕优 63)HI 平均下降 3% 左右,这可能与分蘖成穗率下降(即无效生长增加)有关^[11, 27, 37]。但 Ainsworth^[38]对气室研究的整合分析发现 CO₂ 处理浓度从 365 μmol/mol 上升到 627 μmol/mol 使水稻 HI 平均增加 9% (n = 29 个独立数据,下同),处理浓度越高,HI 的增幅越大,当 CO₂ 浓度大于 600 μmol/mol 时,增幅达显著水平(n = 17)。

地下部分与地上部分生物量之比称为根冠比,是反映同化产物在水稻体内分配的一项重要指标。谢祖彬等^[39]报道大田条件下 FACE 使武香粳 14 不同生育时期根冠比均呈增加趋势,但高 N 水稻以及生长后期(特

别是成熟期)根冠比的增幅更为明显,后者可能与结实期 FACE 根系分解速率较低有关^[33]。这一结果与林伟宏和王大力^[31]OTCs 研究相近,但与陈改革等^[34]利用 FACE 平台的水培试验结果不同:水培条件下,FACE 使武香粳 14 分蘖期、拔节期和抽穗期根冠比的增幅相近(24%—28%, $P < 0.01$),但低 N 水稻的增幅明显大于高 N 水稻。可见,材料培育方式可能亦会影响水稻根系对 CO₂ 的响应。大气 CO₂ 浓度增加使根冠比增加在其它作物上亦有大量报道^[3],但这是 CO₂ 浓度升高的直接效应(即高浓度 CO₂ 导致光合产物在植株体内的重新分配,更多的碳水化合物被转运到根)还是间接效应(高浓度 CO₂ 环境下作物快速生长引起的养分区域性耗竭促进了根系的生长)的缘故尚需要新的试验回答。

6 产量构成因素

6.1 稻穗密度

与气室研究相似^[40],FACE 水稻的单位面积穗数较对照显著增加。对粳稻而言,FACE 使日本品种 Akitakomachi 平均增加了 9%^[37],而中国品种武香粳 14 增幅高达 19%^[25],后者与 Ainsworth^[38]对气室研究的整合分析接近(CO₂ 浓度从 365 $\mu\text{mol/mol}$ 到 627 $\mu\text{mol/mol}$ 穗数平均增加 17%, $n = 17$)。同期的气室试验发现在相同试验条件下,Akitakomachi 和武香粳 14 的分蘖能力对高浓度 CO₂ 的响应没有任何差异,FACE 情形下武香粳 14 穗数的响应能力明显大于 Akitakomachi 主要与该品种生育前期高 N(中国、日本 FACE 试验前期施 N 量分别为 9—21、3—12 g/m²)和适宜的生长条件(特别是气温较高)共同作用的结果(未发表的资料)。随后对杂交稻的研究发现,FACE 条件下汕优 63 和两优培九单位面积穗数的平均增幅只有 8%—10%,明显小于相似试验条件下的武香粳 14,这可从两者叶片形态的差异得到解释:与粳稻相比,杂交稻叶片更长、更薄、更为披垂,这在一定程度抑制了其分蘖对高浓度 CO₂ 的响应能力,导致穗数增幅明显小于粳稻^[21-22]。但这一假设尚需进一步的试验证实。

单位面积穗数可分解为最高分蘖数与分蘖成穗率两个因子。研究表明,FACE 使水稻穗数明显增加主要是最高分蘖数大量增加的缘故,而分蘖成穗率下降(常规粳稻)或没有变化(杂交水稻),前者主要与高浓度 CO₂ 条件下水稻生长前期分蘖发生速度明显加快有关,而后者主要是生长后期分蘖消亡速度加速或没有变化所致^[21, 25]。不同类型水稻品种分蘖(模式)对 FACE 处理的动态响应可能存在差异^[21],但 FACE 情形下水稻分蘖成穗的机理有待探明。

6.2 颖花密度

与气室报道相似^[40],水稻每穗颖花数对 FACE 的响应因品种而异。对粳稻而言,FACE 使日本品种 Akitakomachi 每穗颖花数略有增加 2% ($P < 0.01$)^[37],但使中国品种武香粳 14 每穗颖花数显著减少了 8%^[25]。同为粳稻,两地品种的响应方向正好相反,这主要与武香粳 14 前期对高浓度 CO₂ 响应较大(表现在穗数大幅增加),单位面积颖花量过多而不能被有效维持,导致颖花退化大量增加有关(未发表的数据)。相比而言,杂交稻每穗颖花数对 FACE 的响应(汕优 63^[21] 和两优培九^[22] 均增加 10% 左右)明显大于粳稻品种,是响应最大的产量构成因子。Baker^[41] 室外日光温室试验亦有类似报道:在昼夜温度均为 28℃ 的条件下,CO₂ 倍增使 3 个常规品种 Cocodrie、Cypress 和 Jefferson 每穗实粒数分别增加了 16%、41% 和 38%,是产量增加(分别增加 46%、71% 和 57%)的主要贡献者,这一现象在 Cypress 再生季的试验中表现得更为明显。水稻每穗颖花数的多少是由分化颖花数和退化颖花数所决定的。中国首次开展了水稻颖花形成的 FACE 研究,发现高浓度 CO₂ 对武香粳 14 每穗一、二次颖花分化数和一次颖花退化数均无显著影响,但使每穗二次颖花退化数显著提高,认为 FACE 水稻颖花形成期碳代谢有所增强,氮代谢明显减弱,碳、氮代谢不协调可能是造成其颖花大量退化的重要原因之一^[25, 42]。但这似乎无法解释水稻 FACE 试验中其它品种的试验结果^[21-22, 37],因此除了植株体内碳、氮养分的变化外,可能还有其它重要的因子(如激素浓度和平衡)控制着水稻颖花形成的过程,目前相关研究工作正在进行之中。

单位面积颖花数为穗数和每穗颖化数的乘积,代表库容量的大小。FACE 使粳稻 Akitakomachi 和武香粳 14 单位面积颖花数分别增加 11.5%^[37] 和 9.1%^[25],使杂交稻汕优 63 和两优培九分别增加 21.7%^[21] 和

19.0%^[22], 杂交稻库容量的响应能力明显大于粳稻品种, 但两者均小于气室研究的平均增幅(CO_2 浓度从 $365 \mu\text{mol/mol}$ 到 $627 \mu\text{mol/mol}$ 平均增加 27%, $n = 14$)^[38]。FACE 水稻增产的幅度主要取决于库容量对高浓度 CO_2 的响应能力, 后者主要通过穗数(常规粳稻)和每穗颖花数(杂交稻)的增加来实现。相关分析表明, FACE 水稻库容量的增幅与拔节前(常规粳稻)或抽穗前(杂交稻)吸氮量的响应大小呈极显著正相关, 而后者又直接或间接地与根系发育动态相关联^[10, 30, 33]。杂交稻库容量对 FACE 的响应能力明显大于常规粳稻主要与杂交稻生育中期根系的促进以及由此引起的吸氮能力的增强有关^[21, 28-29], 这一发现是对高浓度 CO_2 条件下水稻产量响应“库调节机制”等。

6.3 结实能力

与气室研究一致^[40], FACE 使水稻结实能力增强, 但显著性因品种和年度而异。日本 FACE 研究表明, 高浓度 CO_2 使粳稻 Akitakomachi 结实率和千粒重分别增加了 0.8% ($P > 0.05$) 和 1.2% 左右 ($P < 0.05$)^[37]; 中国报道 FACE 使粳稻武香粳 14 结实率和千粒重分别增加 5% ($P < 0.05$) 和 1% ($P < 0.05$)^[25], 而杂交稻汕优 63 和两优培九结实率和千粒重增加了 4%—5% ($P < 0.01$)^[21-22]。粳稻品种相比, 武香粳 14 结实率的响应值显著大于 Akitakomachi, 这与稻穗构成的变化相一致: 高浓度 CO_2 下武香粳 14 二次颖花退化数显著增加, 导致一次颖花占全穗总颖花数的比例增加^[25], 而 Akitakomachi 稻穗组成没有变化^[37]; 不同类型水稻品种比较, 杂交稻千粒重对 FACE 的响应值明显大于粳稻, 说明高浓度 CO_2 下杂交稻产量的响应能力^[20-21] 高于预期不仅与库容形成能力的提高有关, 亦与同化产物利用能力的增强相关。粒重形成物质除了直接来源于抽穗后叶片光合产物的运转(约占 60%—80%), 也部分来自抽穗前贮藏于营养器官(主要是茎鞘)中的光合产物的再分配(约占 20%—40%)。进一步研究发现, FACE 使杂交稻每朵颖花占有的抽穗后物质生产量和茎鞘贮藏性碳水化合物化合物的运转量均增加, 且后者的增幅(23%—33%)明显大于前者(5%—19%)。因此, 高浓度 CO_2 环境下杂交稻结实能力增强是这两个指标共同增加所致, 但后者的贡献更大^[21-22]。这一假设亦被日本 FACE 和气室试验证实: Sasaki 等^[43-44] 同位素 ^{13}C 标记试验发现, 高浓度 CO_2 使水稻当前的和贮藏的光合产物向籽粒的转移均加快, 认为这与库容增大(如分蘖数和颖花数)以及代谢活性(与淀粉降解和运转相关的酶活性)增强有关。

7 籽粒灌浆

水稻最终结实能力的高低决定于籽粒库容的大小(籽粒体积)及其充实程度。库容的形成发生在开花后 0—10 d, 此期胚乳细胞分裂增殖, 决定库容的粒长和粒宽迅速增长并达到最大值; 形成一定库容后, 胚乳细胞内开始大量积累淀粉, 粒重迅速增加直至最大值, 淀粉积累的速率和总量决定了籽粒的充实度。中国 FACE 研究表明高浓度 CO_2 显著促进武香粳 14 结实早期籽粒伸长、增宽和灌浆的速度, 使籽粒大小(长宽积)和灌浆速度均提前 3 d 达到最大值^[45], 但使后期灌浆速度显著下降^[11], 加上中、后期的灌浆历期缩短^[11, 46], 导致充实不良(表现稻米垩白增加^[47]), 收获期粒重亦没有随库容加大而显著增加^[45]。灌浆前、后期这种截然相反响应特点亦反映在叶片叶绿素和可溶性蛋白含量的动态变化上: 中国报道 FACE 使武香粳 14 抽穗后 5—10 d 剑叶叶绿素 a、b 和 a + b 含量均显著增加, 但使抽穗 15 d 之后显著低于对照^[48], 气室研究亦有类似报道^[49]; 与此同时, FACE 使抽穗期功能叶可溶性蛋白含量显著增加, 但抽穗后 10、20 d 和成熟期因功能叶内肽酶活力增幅较大导致可溶性蛋白含量显著下降^[50-51]。李进营等^[45] 从糖代谢角度探讨了 FACE 影响早期籽粒库容大小的可能机制, 认为这主要与 FACE 水稻开花后 2—5 d 内籽粒中的蔗糖和总还原糖的含量以及细胞壁转化酶和细胞质转化酶的活性显著高于对照有关(为增大库容提供了保障), 而淀粉含量和可溶性酸性转化酶活性则无显著差异(同化物质向库端转运不畅或库强不足)。上述结果说明 FACE 促进了常规粳稻籽粒库容的形成, 但因植株早衰, 对灌浆后期籽粒充实和增重没有促进作用。Chen 等^[52] 气室研究发现高浓度 CO_2 明显提高了水稻源端同化物质的供应水平, 但由于籽粒中参与蔗糖转化为淀粉的酶活性未受影响, 所以高浓度 CO_2 没有促进淀粉在发育籽粒中的积累及粒重的增加。由此可见, 在高浓度 CO_2 下水稻同化物质供应充足时, 有必要着力于增大库强的研究, 从而使源和库在高浓度 CO_2 环境下达到新的平衡^[45]。

高浓度 CO_2 对结实率和千粒重的影响因施 N 水平而异: FACE 使低 N 条件下粳稻的结实率和千粒重显著

增加,而高 N 水稻的结实率和千粒重没有变化甚至下降^[37, 46],这与生育前期主要生长参数的变化完全相反^[10-11, 25]。对中日粳稻品种的综合分析表明,高 N 水稻生长前期的分蘖速度、最高分蘖数以及根系生长速度对 FACE 的响应值明显大于低 N 水稻,与水稻气室研究一致^[53-54]。基于以上结果,推测 CO₂ 与 N 的互作可能与水稻群体大小的动态变化有关:随着生育进程的推移,高 N 水稻的群体明显大于低 N 水稻,从而限制甚至抑制了它对高浓度 CO₂ 的响应能力。

8 倒伏性状

倒伏是稻作生产中的一个常见问题^[55-56]。水稻倒伏之后因相互遮蔽冠层光合作用降低^[56],干扰了光合产物和养分向籽粒的输送^[55],最终导致产量下降和品质变劣。如果大气 CO₂ 浓度升高增加了倒伏的风险,则水稻产量的获益就可能减少、消失甚至低于对照^[55]。因此为了准确预测未来水稻产量、确定最佳对策,必须定量评估高浓度 CO₂ 对水稻倒伏的影响,但准确评估必须在完全开放的大田群体条件下才能实现。FACE 试验在很少扰动的自然农田实施,其特有的时空优势为解决这一问题提供了最好的机会。日本首次报道了这方面的 FACE 研究成果^[57],研究表明,增加施 N 量(由 8—9 g/m² 增加至 15 g/m²)使 Akitakomachi 倒伏等级(茎秆弯曲度越大,倒伏等级越大)增加,但 FACE 使高 N 水稻(15 g m⁻²)的倒伏等级显著降低。水稻的抗倒能力取决于植株质量矩(穗重和茎秆长度的乘积,代表茎秆受力及倒伏程度)和单茎强度。FACE 水稻倒伏风险降低主要与单茎强度增强有关(表现在茎秆基部节间变短且茎壁变厚),而植株质量矩不降反升。前者又与高浓度 CO₂ 条件下水稻含 N 率降低而碳水化合物含量明显增加相关联。大气 CO₂ 浓度升高降低水稻倒伏的风险,但这种降低是否因不同品种和环境条件而异?其解剖学机制以及生理生化机制是什么?目前尚不清楚。明确这些问题并将它们整合到基于过程的机理性生长模型,对更加精确地预测气候和环境变化背景下的水稻产量有重要作用^[57]。

9 未来优先课题

9.1 FACE 情形下杂交稻生产力响应高于预期的生物学机制

水稻有超过 10 万不同品种,鉴别不同类型水稻品种以及同一类型不同品种生长发育对 CO₂ 的敏感性,并充分利用这种差异可显著改善未来高浓度 CO₂ 背景下世界的粮食安全。但遗憾的是,目前我们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^[58]。尽管气室研究已有少量这方面的报道,发现常规稻生长发育对高浓度 CO₂ 的响应存在很大的品种间差异^[24, 59],但这一假设尚未在完全开放的大田条件下得到系统的验证^[60]。同常规稻相比,杂交稻产量潜力大、抗逆性强,自 20 世纪 70 年代在我国大面积推广以来,为解决中国粮食安全问题发挥了不可替代的作用。中国 FACE 研究首次发现高浓度 CO₂ 使杂交稻汕优 63 和两优培九的产量大幅度增加,不仅明显大于先前报道的 FACE 情形下粳稻品种的响应值,亦高于气室研究中常规稻的平均响应大小^[21-22]。由于其它全球变化因子如气温升高、土壤湿度下降以及近地层臭氧浓度上升等将导致水稻生产力下降,因此上述发现对全球变化背景下中国乃至世界的粮食安全具有重大意义。但这一结果是否可以外推至其它杂交稻组合以及小麦、玉米和大豆等其它粮食作物?栽培技术的调节或更新能否进一步增强这种响应能力?以及这种高响应能力的内在生物学机制是什么?等等,这些问题可能是当前中国 FACE 研究最迫切需要解决的重要课题。

9.2 FACE 情形下 CO₂ 与主要栽培措施的互作效应

尽管对 CO₂ 与施 N 量的互作效应已有较多认识,但与其它栽培措施之间(如施 N 比例、施 N 时期、施 N 方式、移栽密度、水分管理以及磷钾等其它肥料的运筹方式)的互作效应及其生理生态学机制均不清楚(见杨连新等综述^[6])。中国最新 FACE 研究发现边际效应可以显著促进杂交稻生长对高浓度 CO₂ 的响应能力,暗示适当降低密度有利于水稻利用未来大气中的 CO₂ 资源^[21-22]。因此,在严格标准的大田条件下(如 FACE 研究),开展包括密度在内的农艺措施与 CO₂ 互作效应的研究,对构建未来高浓度 CO₂ 背景下新的水稻栽培技术体系,最大化水稻生产力至关重要。

9.3 FACE 情形下 CO₂ 与主要空气污染物臭氧的互作效应

伴随 CO₂ 浓度上升,近地层臭氧(O₃) 浓度亦在迅速上升:从工业革命前的 10 ppb 上升到目前的 50 ppb (夏季每天 8 h 平均),据预测这一浓度将在 2015—2050 年增加 20%—25%,本世纪末将增加 40%—60%^[61]。与 CO₂ 不同,近地层 O₃ 浓度因时因地而异,其中亚洲(包括中国) O₃ 浓度上升的幅度和范围更为突出^[62-63]。Wang 等^[63] 最新监测数据表明,中国部分农村地区年平均 O₃ 浓度已达 74 ppb,每小时平均值最高已接近 200 ppb。O₃ 是地表最主要的空气污染物(强氧化剂),大量实验数据表明目前大气背景 O₃ 浓度已经广泛地造成水稻减产和经济损失^[61],而未来 O₃ 浓度的增加将使这种损失变得更大^[63]。尽管 O₃ 胁迫对水稻生长发育的影响已有大量报道,但 CO₂ 与 O₃ 的交互作用对水稻生长发育的影响则未见报道。从技术层面看,尽管目前利用 FACE 技术研究 CO₂ 与温度的交互作用尚有一定难度,但利用这一技术评估 CO₂ 与 O₃ 的互作已经成熟,并且已在大豆作物上实现。中国利用 FACE 技术分别开展了高浓度 CO₂ 和 O₃ (模拟 2050 年前后大气中的浓度) 对杂交稻影响的研究,数据表明尽管杂交稻在高浓度 CO₂ 环境下的获益较大^[21-22],但在地表 O₃ 浓度升高条件下其产量损失亦显著大于常规水稻^[65],那么同时升高 CO₂ 和 O₃ 浓度,CO₂ 的肥料效应是否完全被 O₃ 的胁迫效应所抵消或在多大程度上被抵消? 急需进一步的 FACE 研究来回答。

致谢:感谢日本国立农业环境研究所(NIEAS)在建立中国 FACE 系统平台工作中给予的大力支持和帮助,特此致谢。

References:

- [1] IPCC. 2007. Climate change 2007: the physical science basis//Solomon S, Qin D, Manning M, et al., eds, Contribution of Working Group I to the Fourth Annual Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007: 996.
- [2] IRRI. Rice Almanac: Source Book for the Most Important Economic Activity on Earth, 3rd edn. Oxon, UK: CABI Publishing, 2002.
- [3] Kimball B A, Kobayashi K, Bindi M. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment. *Advances in Agronomy*, 2002, 77: 293-368.
- [4] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, Nösberger J, Ort D R. Food for Thought: Lower-Than-Expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations. *Science*, 2006, 312: 1918-1921.
- [5] Parry M L, Rosenzweig C, Iglesias A, Livermore M, Fischer G. Effects of climate change on global food production under SRES emissions and socio-economic scenarios. *Global Environmental Change*, 2004, 14: 53-67.
- [6] Yang L X, Wang Y X, Zhu J G, Wang Y L. What have we learned from 10 years of Free Air CO₂ Enrichment (FACE) experiments on rice? CO₂ and grain yield. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29 (3): 1486-1497.
- [7] Kobayashi K, Okada M, Kim H Y. The free-air CO₂ enrichment (FACE) with rice in Japan// Horie T, Geng S, Amano T. *World Food Security and Crop Production Technologies for Tomorrow*. Graduate School of Agriculture, Kyoto, Japan: Kyoto University, 1999: 213-215.
- [8] Chen G Y, Yong Z H, Liao Y, Zhang D Y, Chen Y, Zhang H B, Chen J, Zhu J G, Xu D Q. Photosynthetic acclimation in rice leaves to free-air CO₂ enrichment related to both ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation limitation and ribulose-1,5-bisphosphate regeneration limitation. *Plant Cell Physiology*, 2005, 46: 1036-1045.
- [9] Seneweera, S P, Conroy J P, Ishimura K, Ghannoum O, Okada M, Lieffering M, Kim H Y, Kobayashi K. Changes in source-sink relations during development influence photosynthetic acclimation of rice to free air CO₂ enrichment (FACE). *Functional Plant Biology*, 2002, 29 (8): 945-953.
- [10] Kim H Y, Lieffering M, Kobayashi K, Okada M, Miura S. 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.
- [11] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, Dong G C, Liu G, Zhu J G, Wang Y L. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Research*, 2006, 98 (1): 12-19.
- [12] Imai K, Murata Y. Effect of carbon dioxide concentration on growth and dry matter production of crop plants V. Analysis of after-effect of carbon dioxide treatment on apparent photosynthesis. *Japanese Journal of Crop Science*, 1978, 47: 587-595.
- [13] Sakai H, Hasegawa T, Kobayashi K. Enhancement of rice canopy carbon gain by elevated CO₂ is sensitive to growth stage and leaf nitrogen concentration. *New Phytologist*, 2006, 170: 321-332.
- [14] Zhang D Y, Chen G Y, Gong Z Y, Chen J, Yong Z H, Zhu J G, Xu D Q. Ribulose-1,5-bisphosphate regeneration limitation in rice leaf photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Science*, 2008, 175: 348-355.

- [15] Yong Z H, Chen G Y, Zhang D Y, Chen Y, Chen J, Zhu J G, Xu D Q. Is photosynthetic acclimation to free-air CO₂ enrichment (FACE) related to a strong competition for the assimilatory power between carbon assimilation and nitrogen assimilation in rice leaf? *Photosynthetica*, 2007, 45: 85-91.
- [16] Rosegrant M W, Cline S A. Global food security: challenges and policies. *Science*, 2003, 302: 1917-1919.
- [17] Sun J D, Yang L X, Wang Y L, Ort D R. FACE-ing the global change: Opportunities for improvement in photosynthetic radiation use efficiency and crop yield. *Plant Science*, 2009, 177: 511-522.
- [18] Huang J Y, Yang L X, Yang H J, Liu H J, Dong G C, Zhu J G, Wang Y L. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on growth duration of rice (*Oryza sativa* L.) and its cause. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31 (7): 882-887.
- [19] Kobayashi K, Okada M, Kim H Y, Lieffering M, Miura S, Hasegawa T. Paddy rice responses to free-air [CO₂] enrichment// Nosberger J, Long S P, Norby R J, Stitt M, Hendrey G R, Blum H eds, *Ecological Studies Series*, vol. 187. Springer- Verlag Berlin Heidelberg, 2006: 87-104.
- [20] Shimono H, Okada M, Yamakawa Y, Nakamura H, Kobayashi K, Hasegawa T. Rice yield enhancement by elevated CO₂ is reduced in cool weather. *Global Change Biology*, 2008, 14: 276-284.
- [21] Liu H J, Yang L X, Wang Y L, Huang J Y, Zhu J G, Wang Y X, Dong G C, Liu G. Yield formation of CO₂-enriched hybrid rice cv. Shanyou 63 under fully open-air field conditions. *Field Crops Research*, 2008, 108: 93-100.
- [22] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, Zhu J G, Huang J Y, Liu G, Dong G C, Wang Y L. 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.
- [23] Bake J T, Allen Jr L H. Contrasting crop species responses to CO₂ and temperature: rice, soybean and citrus. *Vegetation*, 1993, 104/105: 239-260.
- [24] Ziska L H, Manalo P A, Ordonez 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.
- [25] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, Zhu J G, Liu H J, Dong G C, Liu G, Han Y, Wang Y L. 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 (2/3): 141-150.
- [26] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, Zhu J G, Huang J Y, Liu G, Dong G C, Wang Y L. Impact of elevated CO₂ concentration on inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open air field conditions. *Field Crops Research*, 2009, 112: 7-15.
- [27] Liu H J, Yang L X, Huang J Y, Dong G C, Zhu J G, Liu G, Wang Y L. Effect of Free Air CO₂ Enrichment (FACE) on production and distribution of dry matter of three-line *Indica* hybrid rice cultivar Shanyou 63. *Journal of Agro-Environment Science*, 2009, 28 (1): 8-14.
- [28] Liu H J, Yang L X, Huang J Y, Dong G C, Liu H J, Liu G, Zhu J G, Wang Y L. Effect of Free-air CO₂ enrichment on root growth dynamics of *Indica* rice (*Oryza sativa* L.) cultivar Shanyou 63. *Journal of Agro-Environment Science*, 2008, 27 (6): 2291-2296.
- [29] Liu H J, Yang L X, Huang J Y, Dong G C, Liu H J, Liu G, Zhu J G, Wang Y L. Effect of Free-air CO₂ enrichment (FACE) on on nitrogen uptake and utilization of three- line indica hybrid rice cultivar Shanyou 63. *Journal of Agro-Environment Science*, 2008, 27 (3): 1015-1021.
- [30] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, Dong G C, Liu H J, Liu G, Zhu J G, Wang Y L. 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.
- [31] Lin W H, Wang D L. Effects of CO₂ enrichment on rice growth and assimilate distribution. *Chinese Science Bulletin*, 1998, 43(21): 335-341.
- [32] 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.
- [33] Yang L X, Wang Y L, Kobayashi K, Zhu J G, Huang J Y, Yang H J, Wang Y X, Dong G C, Liu G, Han Y, Shan Y H, Hu J, Zhou J. 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.
- [34] Chen G P, Zhu J G, Xie Z B, Zhu C W, Cheng L, Zeng Q, Pang J. Effects of free-air CO₂ enrichment on root morphology of rice. *Ecology and Environment*, 2005, 14(4): 503-507.
- [35] King J S, Thomas R B, Strain B R. Growth and carbon accumulation in root systems of *Pinus taeda* L. and *Pinus Ponderosa* seedlings as affected by varying CO₂, temperature and nitrogen. *Tree Physiology*, 1996, 16: 635-642.
- [36] Imai K, Murata Y. Effect of carbon dioxide concentration on growth and dry matter production of crop plants. *Japanese Journal of Crop Science*, 1976, 48: 58-65.
- [37] Kim H Y, Lieffering M, Kobayashi K, Okada M, Mitchell M W, Gumpertze M. Effects of free-air CO₂ enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops. *Field Crops Research*, 2003, 83: 261-270.
- [38] 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: 1642-1650.

- [39] Xie Z B, Zhu J G, Zhang Y L, Ma H L, Liu G, Han Y, Zhen Q, Cai Z C. Responses of rice (*Oryza sativa*) growth and its C, N and P composition to FACE (Free-air Carbon Dioxide Enrichment) and N, P fertilization. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13 (10): 1223-1230.
- [40] Yang L X, Wang Y L, Huang J Y, Yang H J, Liu H J. 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.
- [41] Baker J T. Yield responses of southern US rice cultivars to CO₂ and temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 122: 129-137.
- [42] Yang H J, Wang Y L, Huang J Y, Dong G C, Zhu J G, Yang L X, San Y H. Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on spikelets differentiation and retrogression in rice (*Oryza sativa*). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13 (10): 1215-1218.
- [43] Sasaki H, Aoki H, Sakai H, Hara T, Uehara N, Ishimaru K, Kobayashi K. Effect of CO₂ Enrichment on the distribution and translocation of carbon at the early grain-filling stage in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science*, 2005, 8: 8-15.
- [44] Sasaki H, Hara T, Ito S, Uehara N, Kim H Y, Lieffering M, Okada M, Kobayashi K. Effect of free-air CO₂ enrichment on the storage of carbohydrate fixed at different stages in rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crops Research*, 2007, 100: 24-31.
- [45] Li J Y, Xu C L, Xie H, Zhu J G, Cai Q S. Acceleration of grain growth and development process by FACE during early grain filling stage of rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32 (6): 905-910.
- [46] Hu J, Yang L X, Zhu J, Wang Y L, Zhu J G. Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on grain filling dynamics of rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40 (11): 2443-2451.
- [47] Yang L X, Wang Y L, Dong G C, Gu H, Huang J Y, Zhu J G, Yang H J, Liu G, Han Y. The impact of free-air CO₂ enrichment (FACE) and nitrogen supply on grain quality of rice. *Field Crops Research*, 2007, 102: 128-140.
- [48] Hu J, Zhou J, Yang L X, Wang Y L, Zhu J G. Effect of free air CO₂ enrichment (FACE) on dynamics of chlorophyll content and composition in flag leaves of rice during grain filling stage. *Journal of Agro-Environment Science*, 2007, 26 (4): 322-326.
- [49] Peng C L, Lin Z F, Sun Z J, Lin G Z, Chen Y Z. Response of rice photosynthesis to CO₂ enrichment. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1998, 24 (3): 272-278.
- [50] Hu J, Wang Y L, Yang L X, Zhou J, Zhu J G. Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on concentrations of soluble protein in functional leaves and roots of japonica rice (*Oryza sativa* L.) cultivar Wuxianjing 14. *Journal of Agro-Environment Science*, 2006, 25 (5): 1117-1121.
- [51] Hu J, Yang L X, Zhou J, Wang Y L, Zhu J G. Effect of free air CO₂ enrichment (FACE) and nitrogen level on endopeptidase activities in rice leaves during grain filling stage. *Chinese Journal of Rice Science*, 2008, 22 (2): 155-160.
- [52] Chen C L, Sung J M. Carbohydrate metabolism enzymes in CO₂-enriched developing rice grains varying in grain size. *Physiologia Plantarum*, 1994, 90: 79-85.
- [53] Nakagawa H, Horie T, Kim H Y. Environmental factors affecting rice response to elevated carbon dioxide concentration. *International Rice Research Note*, 1994, 19: 45-46.
- [54] Ziska L H, Weerakoon W, Namuco O S, Pamplona R. The influence of nitrogen on the elevated CO₂ response on field-grown rice. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1996b, 23: 45-52.
- [55] Hitaka H, Kobayashi H. Studies on the lodging of rice plants. (II) Source of decreasing yield due to lodging. *Japanese Journal of Crop Science*, 1961, 32: 270-276.
- [56] Setter T L, Laureles E V, Mazaredo A M. Lodging reduces yield of rice by self-shading and reductions in canopy photosynthesis. *Field Crops Research*, 1997, 49: 95-106.
- [57] Shimono H, Okada M, Yamakawa Y, Nakamura H, Kobayashi K, Hasegawa T. Lodging in rice can be alleviated by atmospheric CO₂ enrichment. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2007, 118: 223-230.
- [58] 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.
- [59] Moya T B, Ziska L H, Namuco O S, Olszyk D. 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.
- [60] Shimono H, Okada M, Yamakawa Y, Nakamura H, Kobayashi K, Hasegawa T. Genotypic variation in rice yield enhancement by elevated CO₂ relates to growth before heading, and not to maturity group. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 523-532.
- [61] Feng Z, Kobayashi K. Assessing the impacts of current and future concentrations of surface ozone on crop yield with meta-analysis. *Atmospheric Environment*, 2009, 43: 1510-1519.
- [62] Emberson L D, Ashmore M R, Murray F. Impacts of air pollutants on vegetation in developing countries. *Water, Air & Soil Pollution*, 2001, 130, 107-118.
- [63] Wang X, Manning W, Feng Z, Zhu Y G. Ground-level ozone in China: distribution and effects on crop yields. *Environmental Pollution*, 2007, 147: 394-400.

- [64] Yang L X, Wang Y L, Shi G Y, Wang Y X, Zhu J G, Kobayashi K, Lai S K. 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.
- [65] Shi G Y, Yang L X, Wang Y X, Kobayashi K, Zhu J G, Tang H Y, Pan S T, Chen T, Liu G and Wang Y L. Impact of elevated ozone concentration on yield formation of four Chinese rice cultivars under fully open-air field conditions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 131: 178-184.

参考文献:

- [6] 杨连新,王云霞,朱建国,王余龙. 十年水稻 FACE 研究的产量响应. *生态学报*,2009, 29(3):1486-1497.
- [18] 黄建晔,杨连新,杨洪建,刘红江,董桂春,朱建国,王余龙. 开放式空气 CO₂ 浓度增加对水稻生育期的影响及其原因分析. *作物学报*, 2005,31(7):882-887.
- [27] 刘红江,杨连新,黄建晔,董桂春,朱建国,刘钢,王余龙. FACE 对三系杂交水稻汕优 63 物质生产与分配的影响. *农业环境科学学报*, 2009,28(1):8-14.
- [28] 刘红江,杨连新,黄建晔,董桂春,朱建国,刘钢,王余龙. FACE 对三系杂交水稻汕优 63 根系生长动态的影响. *农业环境科学学报*,2008, 27(6):2291-2296.
- [29] 刘红江,杨连新,黄建晔,董桂春,朱建国,刘钢,王余龙. FACE 对三系杂交水稻汕优 63 氮素吸收利用的影响. *农业环境科学学报*,2008, 27(3):1015-1021.
- [31] 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. *科学通报*, 1998,43(21):335-341.
- [34] 陈改革,朱建国,谢祖彬,朱春梧,程磊,曾青,庞静. 开放式空气 CO₂ 浓度升高对水稻根系形态的影响. *生态环境*,2005,14(4):503-507.
- [39] 谢祖彬,朱建国,张雅丽,马红亮,刘钢,韩勇,曾青,蔡祖聪. 水稻生长及其体内 C、N、P 组成对开放式空气 CO₂ 浓度增高和 N、P 施肥的响应. *应用生态学报*,2002,13(10):1223-1230.
- [40] 杨连新,王余龙,黄建晔,杨洪建,刘红江. 开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻生长发育影响的研究进展(综述). *应用生态学报*,2006,17(7):1331-1337.
- [42] 杨洪建,王余龙,黄建晔,董桂春,朱建国,杨连新,单玉华. 开放式空气 CO₂ 增加对水稻颖花分化和退化的影响. *应用生态学报*,2002,13(10):1215-1218.
- [45] 李军营,徐长亮,谢辉,朱建国,蔡庆生. CO₂ 浓度升高加快水稻灌浆前期籽粒的生长发育进程. *作物学报*,2006,32(6):905-910.
- [46] 胡健,杨连新,周娟,王余龙,朱建国. 开放式空气 CO₂ 浓度增高(FACE)对水稻灌浆动态的影响. *中国农业科学*,2007,40(11):2443-2451.
- [48] 胡健,周娟,杨连新,王余龙,朱建国. 水稻结实期剑叶叶绿素含量和组成对 FACE 的动态响应. *农业环境科学学报*,2007,26(4):322-326.
- [49] 彭长连,林植芳,孙梓健,林桂珠,陈贻竹. 水稻光合作用对加富 CO₂ 的响应. *植物生理学报*,1998,24(3):272-278.
- [50] 胡健,王余龙,杨连新,周娟,朱建国. FACE 对武香梗 14 功能叶片及根系可溶蛋白含量的影响. *农业环境科学学报*,2006,25(5):1117-1121.
- [51] 胡健,杨连新,周娟,王余龙,朱建国. 开放式空气 CO₂ 浓度增高和施氮量对水稻结实期叶片内肽酶活力的影响. *中国水稻科学*,2008,22(2):155-160.
- [64] 杨连新,王余龙,石广跃,王云霞,朱建国,Kobayashi K,赖上坤. 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.