

开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻生长发育影响的研究进展*

杨连新^{1,2} 王余龙^{1*} 黄建晔¹ 杨洪建¹ 刘红江¹

(¹ 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室, 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】 地球大气中 CO₂ 浓度不断升高已是不争的事实. CO₂ 浓度升高势必对植物的生长发育过程产生深刻的影响. 水稻是世界上最重要的作物之一, 也是中国第一大作物. 结合气室条件下的研究结果, 从光合作用、水分关系、生育期、叶片和根系生长、物质生产与分配、化学组分以及产量和品质等方面, 重点收集和整理了开放式空气中 CO₂ 浓度增高 (FACE) 对水稻生长发育影响的研究进展, 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 生长发育

文章编号 1001-9332(2006)07-1331-07 中图分类号 S511 文献标识码 A

Responses of rice growth and development to free-air CO₂ enrichment (FACE): A research review. YANG Lianxin^{1,2}, WANG Yulong¹, HUANG Jianye¹, YANG Hongjian¹, LIU Hongjiang¹ (¹Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; ²Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2006, 17(7): 1331 ~ 1337.

The ongoing increasing of atmospheric CO₂ has become a hot topic in the last two decades due to its profound impact on crop growth and development. *Oryza sativa* L. (rice) is one of the most important crops in the world and the first food in China. This paper reviewed the results based on chamber-based experiments, mainly focused on the effects of free-air carbon dioxide enrichment (FACE) on the photosynthesis, water relationship, growth stage, leaf and root growth, dry matter production and distribution, chemical composition, and grain yield and quality of rice crop. The further research directions in this field were discussed.

Key words Free-air CO₂ enrichment (FACE), *Oryza sativa*, Growth and development.

1 引言

自 19 世纪 70 年代工业化革命以来, 由于人类大量使用石油、煤炭以及大量砍伐森林, 地球大气中 CO₂ 浓度从 18 世纪后半期的工业革命时期 (280 μl · L⁻¹) 开始升高, 20 世纪后半期上升速度不断加快, 现在地球大气中 CO₂ 浓度已达到 370 μl · L⁻¹ 左右^[29]. IPCC (2001) 最新报告显示, 21 世纪末大气 CO₂ 浓度将上升到 540 ~ 970 μl · L⁻¹. 以大气中 CO₂ 浓度升高及由此引起的气候变暖为主要特征的全球气候变化, 势必对地球生态环境和世界农业生产产生深远影响. 这不仅引起了科学家们的广泛关注, 各国政府组织也极为重视, 已成为当今全球性关注的热门课题之一. 水稻是世界上最重要的作物之一, 亦是中国第一大作物, 绝大多数人以此为主食. 据估计, 为了确保世界上水稻消费国家的粮食安全, 2025 年前稻农需要在更少的土地上增收 50% 以上的具有更好品质的稻米. 因此, 开展大气 CO₂ 浓度升高对水稻生长发育、产量和品质影响的研究意义重大^[58].

在过去的几十年中, 为了研究 CO₂ 浓度增加对水稻生产的影响, 人们设计了各种试验系统来控制 CO₂ 的浓度, 其

中主要有生长室 (growth chamber)^[19-22]、土壤-作物-大气试验单元 (SPAR units)^[2]、温度梯度室 (TGCs)^[11]、开顶式气室 (OTCs)^[61]. 上述设备在提供作物较高的大气 CO₂ 浓度的同时, 其箱壁效应也使室内光、温、水、风等生态因素以及根系生长环境与自然状态下有明显差异, 从而导致研究结果的代表性和可比性较差^[38], 因此, FACE (free-air CO₂ enrichment) 系统应运而生. 这是一个模拟未来 CO₂ 浓度增加的微域生态环境. 根据冠层 CO₂ 浓度测定的结果, 由控制系统实时调节 FACE 圈内的 CO₂ 浓度, 使之保持在高于对照的设定浓度值. 由于 FACE 圈没有任何隔离设施, 气体可以自由流通, 因此十分接近自然生态环境. 在这一微域生态环境条件下进行 CO₂ 增加的模拟试验, 获得的数据更接近于真实情况. 另一方面由于 FACE 研究所提供的水稻材料数远多于室内实验, 可同步进行生理、生态和生化等多学科的研究, 有利于揭示水稻对 FACE 响应和适应的深层机理. 因此, 国际上

* 国家自然科学基金项目 (30270777, 30471013)、国家自然科学基金重大国际合作研究项目 (40120140817)、江苏省高校自然科学基金研究计划项目 (04KJB210159) 和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开放课题资助项目 (2005).

** 通讯联系人. E-mail: ylwang@yzu.edu.cn
2005-07-18 收稿, 2006-05-24 接受.

普遍认为 FACE 是研究大气 CO₂ 浓度增加后陆地生态系统响应的最佳方法。目前开展水稻 FACE 研究的国家主要是日本和中国,日本于 1996 年开始在岩手县建立世界上第 1 个水稻 FACE 系统,并于 1998 年正式开始运行;中国于 2001 年在江苏无锡建立了世界上第 2 个水稻 FACE 系统(亦是世界上第 1 个稻麦轮作 FACE 研究平台),并于当年启动了对水稻的研究。中日 FACE 系统的结构、功能以及 CO₂ 处理浓度(均比大气 CO₂ 浓度高 200 μl · L⁻¹)相似^[35,41],但两国的试验条件(如供试品种、施氮量、施氮比例、水分管理以及气候条件等)存在很大差异,因此通过两地 FACE 研究结果的比较分析,可以拓展关于品种、肥水、温度、土壤等因素与大气 CO₂ 浓度增加对水稻生长发育交互作用的认识。

结合气室条件下(包括封闭式气室、开顶式气室)的研究结果,本文重点收集和整理了开放式空气中 CO₂ 浓度增高对水稻生长发育、产量和品质影响的研究进展,并对这方面有待深入研究的问题进行了展望。

2 大气 CO₂ 浓度升高对水稻光合作用的影响

CO₂ 是绿色植物进行光合作用的底物,其浓度的改变必然对植物的光合效率产生影响。研究表明,水稻冠层光合速率在 500 μl · L⁻¹ CO₂ 以下随 CO₂ 浓度升高而升高,在更高浓度下促进作用消失^[4],而 Ziska 和 Teramura^[61]发现饱和光强下水稻的光合作用在一定范围内(250 ~ 1 200 μl · L⁻¹)随细胞间隙 CO₂ 浓度升高而升高(在氮素充足的条件下)。一般来说,短期内高 CO₂ 浓度使植物的光合作用增加,但当长期处于高 CO₂ 浓度条件下时,会出现光合适应(acclimation)或下调(down-regulation)现象。Tang^[46]报道,在高 CO₂ 浓度升高第 1 天水稻光合作用速率升高 45%,而在第 1 周和第 2 周后却分别降低 14% 和 21%。最近 Seneweera 等^[45]报道了水稻剑叶光合作用的适应现象;Baker 等^[4]、林伟宏等^[32]和 Sakai 等^[42]则从水稻冠层或群体水平证明了水稻光合作用存在明显的适应现象,但亦有研究者报道没有观测到水稻光合适应的现象^[6]。有研究表明,水稻高 CO₂ 浓度下出现的光合适应现象并非由气孔导度的降低引起^[10,31],而是与叶肉细胞中参与光合作用的酶(如 Rubisco)含量和活性降低有关^[40,45],或由高浓度 CO₂ 下稻体内碳水化合物的大量积累构成对光合作用的反馈抑制所导致^[10],或与水稻生育后期群体呼吸增加及冠层叶片早衰有关^[32]。对高 CO₂ 浓度导致水稻光合下调的关键因子还需做深入研究。

3 大气 CO₂ 浓度升高对水稻与水分关系的影响

Cure 等^[7]对非 FACE 条件下的试验结果进行过总结,在水分和 N 充足、CO₂ 浓度为 550 μl · L⁻¹ 的条件下,水稻的气孔导度减少了 18%。FACE 试验亦表明,大气 CO₂ 浓度增加使水稻叶片的气孔导度明显降低^[31,36],且上层叶片的降低程度大于下层叶片,灌浆前期大于灌浆后期^[36]。

CO₂ 浓度增加使水稻叶片气孔导度降低,从而削弱了植

株的蒸腾降温作用,提高了水分利用率^[1,20,31,33],同时也改变了整个冠层的温度环境。罗卫红等^[36]在 FACE 试验中对水稻抽穗至成熟期冠层微气候的连续观测表明,从开花至成熟期,FACE 水稻冠层白天平均温度比对照高 0.43 °C,前期的增幅大于后期;FACE 水稻冠层温度升高使冠层空气温度也升高,观察表明水稻白天冠层中部空气温度 FACE 与对照的差异日最大值在 0.47 °C ~ 1.2 °C 之间,而冠层顶部 FACE 与对照的差异日最大值在 0.37 °C ~ 0.8 °C 之间,且这种差异随太阳辐射增强而增大,冠层中部大于冠层顶部。FACE 对夜间水稻冠层(空气)温度以及对全天的冠层空气湿度影响均较小。

4 大气 CO₂ 浓度升高对水稻生育期的影响

Baker 和 Allen^[1]气室内研究表明,大气 CO₂ 浓度从 160 μl · L⁻¹ 上升到 500 μl · L⁻¹,水稻整个生育期缩短了 10 ~ 12 d,而从 500 μl · L⁻¹ 上升到 900 μl · L⁻¹ 则无明显变化;Imai 等^[19]温室实验表明 CO₂ 浓度为 700 μl · L⁻¹ 时,水稻开花期提前 6 ~ 8 d;Kim 等^[24]发现 CO₂ 浓度对水稻生育期的影响与温度有关:28 °C 时 CO₂ 浓度倍增使播种至抽穗期的天数缩短 6%,30 °C 时缩短 11%;水稻全生育期的缩短主要与营养生长期缩短(主茎总叶数减少)有关^[1,38]。日本 FACE 实验发现水稻抽穗期提前 2 d,成熟期提前 7 d^[30]。中国 FACE 研究表明,FACE 使梗稻武香梗 14 播种期至抽穗期、抽穗期至成熟期和全生育期的天数平均分别缩短 3.4、2.4 和 5.8 d,增施 N 肥可以减缓 FACE 对生育期的缩短程度^[14,17]。对 FACE 水稻生育期缩短的原因,黄建晔等^[17]认为,除 FACE 水稻冠层温度升高外,还与 FACE 水稻分蘖期和拔节期植株含 N 率明显降低,抽穗期植株含 P 率和茎鞘可溶性碳水化合物含有率明显提高有关。大量研究已经证实温室气体(主要是 CO₂)的增加将使本世纪全球温度升高 2 °C ~ 5 °C^[23],而温度升高势必导致水稻生育期进一步缩短。因此,如何应对未来气候变化导致的水稻生育期缩短对我国稻作生产带来的不利影响,是值得深入研究的重要课题。

5 大气 CO₂ 浓度升高对水稻叶片生长的影响

叶片是水稻光合作用的主要器官。气室条件下的研究表明,CO₂ 浓度增加尽管使水稻叶片数减少,单叶面积亦没有增加,但由于分蘖数的大量增加,因此使单株的叶面积扩大^[18,19],但这种扩大主要表现在抽穗前,而抽穗后 CO₂ 浓度增加对叶面积的影响明显减小^[24,62]。Seneweera 等^[43]观察到水稻移栽后 21 d 叶片伸长明显受到 CO₂ 的促进,但移栽后 42 d 则相反,认为在这过程中蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性起了主要作用,而高 CO₂ 浓度使比叶重显著增加主要与叶片中果糖和葡萄糖的增加有关。FACE 试验亦表明,生育前期 FACE 水稻叶面积和叶干重明显大于对照,但生育中后期则与对照的差异缩小甚至明显低于对照^[14,26,49,56],FACE 水稻不同生育期比叶重(SLW)以及生育中后期的黄叶重均大于对照^[26]。从单叶的面积看,廖轶等^[31]观察到在生长期前

期 FACE 圈内水稻单叶没有明显变化,但抽穗后 FACE 水稻剑叶面积比对照小 20% 以上。这是一个值得关注的变化。

6 大气 CO₂ 浓度升高对水稻根系生长发育的影响

水稻根系生长在土壤中,其研究难度远大于地上部,所以这方面的研究相对较少。气室内研究表明,CO₂ 浓度增加使水稻根系生物量明显增加^[1,19,34]。Imai 等^[19]认为水稻分蘖盛期的增幅明显大于成熟期,而林伟宏和王大力^[34]却认为水稻生长后期增幅更为显著。Baker 等^[3]还观察到高 CO₂ 浓度下不同土层水稻根重以及最长根长均明显增加。日本 FACE 研究报道高 CO₂ 浓度使水稻穗分化期和抽穗期根干重分别增加 44% 和 17%^[28]。中国 FACE 平台^[52-54]对水稻根系性状进行了比较系统的观测,发现 FACE 水稻不同生育期每穴不定根的数量、长度、体积和重量以及分蘖期、拔节期的不定根粗度均极显著大于对照,但从不同生育阶段看,FACE 主要促进了水稻有效分蘖期和无效分蘖期根系的发生和生长,对拔节长穗期根系发生和生长的影响较小(甚至负响应,如不定根粗度);从根系活性变化动态来看,FACE 使水稻单位干重根系的总吸收面积、活跃吸收面积最大值出现的时间比对照提早 10 d 左右,移栽后 18 d 及其以后不同生育时期单位干重根系的总吸收面积、活跃吸收面积、 α -萘胺氧化量均显著或极显著低于对照。分析表明 FACE 水稻生育前期根系生长量大,植株含氮率低,茎鞘中可溶性碳水化合物含有率高、碳氮比高等可能是造成其单位干重根系活性显著低于对照的重要原因^[52]。

7 大气 CO₂ 浓度升高对水稻物质生产与分配的影响

7.1 物质生产

在气室条件下的大量研究表明,CO₂ 浓度升高使水稻生物量明显增加^[5,34,38,44,60,61],增幅大小取决于施 N 水平^[39,44,62]、光照强度^[22]、氧气浓度^[21]、空气温度^[5,38,60]和供试品种^[37]。水稻生物量的增加主要与辐射利用率(RUE)有关,而不是截获的光辐射总量^[38,47]。但气室条件下水稻物质生产对高 CO₂ 浓度季节性响应的规律研究甚少。日本 FACE 研究表明^[26],FACE 水稻分蘖中期、穗分化期、开花期、结实中期和成熟期干物质积累量分别比对照增加 32%、28%、21%、15% 和 12%,随时间推移,增幅直线下降,认为这主要与 FACE 对水稻冠层光合作用的正效应逐渐下降有关,而后者主要是绿叶面积(GLAI)和叶片含 N 率下降共同作用的结果。而中国 FACE 研究^[56]发现高 CO₂ 浓度使上述对应生育期的干物质积累量分别比对照增加 40%、30%、22%、26% 和 16%,与日本 FACE 研究不同的是,结实中期的响应值明显增加;从不同生育阶段看,抽穗前不同生育阶段物质生产量对 FACE 的正响应逐渐下降,结实前半期的正响应又明显增大,而结实后半期干物质生产量则表现出明显的负响应,生长分析表明这种变化趋势与 GLAI 和净同化率(NAR)的季节性响应基本一致。笔者认为^[56],中日 FACE 水稻这种光合生产的不同特点可能与两地肥水运筹策略的明显不同有

关,说明水稻生长对高 CO₂ 浓度的逐渐适应并不必然发生,发生与否还与环境条件(包括栽培条件)有关。

从 CO₂ 浓度与 N 处理对干物质生产的交互作用来看,一般认为生育早期(例如穗分化期之前)对干物质生产存在显著的交互作用^[26,39,62],但生育中后期报道不尽一致,有的认为有显著的交互作用^[39,62],有的认为没有^[26],这可能与不同试验的施 N 量、施 N 时间和施 N 比例等因素有关。

7.2 物质分配

Imai 等^[20]温室短期(15 d)试验表明,CO₂ 浓度增加使叶片和茎鞘占全株干重的比例均明显下降,前者降幅更大;FACE 研究表明,高 CO₂ 浓度使水稻不同生育时期茎鞘占地上部干重的比例极显著增加(结实中期除外),使叶片占地上部干重的比例极显著下降,而对稻穗占地上部干重比例的影响因不同时期而异^[12,56]。收获指数反映了水稻光合产物向籽粒运转的效率。多数研究发现 CO₂ 浓度增加使水稻收获指数明显下降^[12,16,27,28,34,56,57],并认为这与分蘖成穗率的下降(无效生长增加)和库的限制等有关^[15,57],但亦有收获指数随 CO₂ 浓度升高而增加的报道^[1,19,61]。

气室内研究表明,水稻根冠比(或根茎比)受 CO₂ 促进^[3,19,20,61],一般认为这是水稻适应养分缺乏的一种机制^[61]。但从不同生育时期看,林伟宏等^[34]的 OTCs 试验表明,高 CO₂ 浓度对生育前期根茎比没有影响,而使生育后期明显增加,而谢祖彬等^[49]的 FACE 研究表明,高 CO₂ 浓度对水稻根冠比的影响不仅与生育期有关,亦与施氮水平有关。

8 大气 CO₂ 浓度升高对水稻化学组分的影响

8.1 氮素营养

气室条件下研究表明,高 CO₂ 浓度使水稻植株和叶片含 N 量均下降^[2,32,44,47]。FACE 研究表明,除生育早期外,FACE 使不同生育期稻株含 N 率显著或极显著下降^[15,50],生育中期的降幅大于生育前、后期^[15];从不同器官看,水稻叶、茎、根和穗等诸器官不同生育时期含 N 率多呈下降趋势^[49]。Kim 等^[26]亦发现除生育早期外,FACE 水稻叶片的含 N 率均明显低于对照,并认为这主要与 FACE 水稻生育中期库容量增加、后期吸 N 能力下降以及早衰等因素有关。总体而言,高 CO₂ 浓度下水稻含 N 率下降的原因,目前还不能在机理上完全解释清楚。

Ziska 等^[62]在气室条件下的研究表明,在生育早期,水稻 N 吸收随着 CO₂ 浓度的增加而增加,但不同处理之间最后的 N 吸收量差异较小。FACE 研究表明,高 CO₂ 浓度使水稻生育前、中期吸 N 量明显增加;而成熟期有的认为明显增加^[50],有的认为没有影响^[9,26],有的则认为与施肥策略有关^[15]。Yamakawa 等^[50]研究认为,穗分化前 FACE 水稻吸 N 量主要取决于植株的吸收能力,穗分化后则主要取决于土壤的 N 供应状况。

黄建群等^[15]首次报道了高 CO₂ 浓度对水稻 N 分配的影响,认为 FACE 使茎鞘(生育前中期)或稻穗(生育后期)的 N 积累能力相对增强,使叶片(全生育期)的 N 积累能力

相对减弱。

FACE 研究表明,高 CO₂ 浓度使不同生育期水稻的 N 干物质生产效率明显增加^[9,15,28],使成熟期的 N 籽粒生产效率和收获指数亦有明显的增加^[9,15]。

8.2 磷素营养

与 N 相比,关于高 CO₂ 浓度对植物含 P 率和吸 P 量的影响研究较少,且观点不尽一致。Yamakawa 等^[50]报道了 FACE 使水稻穗分化期和成熟期植株的含 P 率下降的现象,其中穗分化期达显著水平。而黄建晔等^[13]、杨连新等^[55]研究表明,FACE 使水稻移栽后 16、27、47 和 58d,抽穗期和成熟期植株含 P 率均显著或极显著增加;从不同器官看,FACE 使拔节期、抽穗期和成熟期叶片含 P 率增加,但对茎、穗、根各期含 P 率影响不显著^[49]。由于 FACE 条件下水稻生物量的增幅明显大于含 P 率的变异,所以一般都认为 FACE 使水稻不同生育期吸 P 量均显著增加^[13,49,50,55],且生育前、中期的增幅明显大于生育后期^[55]。黄建晔等^[13]认为 FACE 水稻不同生育时期吸 P 量显著提高,除与 FACE 能促进水稻根系生长外,还与提高土壤磷酸酶活性有关。

FACE 研究表明,高 CO₂ 浓度对水稻抽穗前不同生育期 P 在叶片、茎鞘中的比例无显著影响,但与 N 分配相反的是,FACE 使抽穗后 P 在生殖器官中的比例显著或极显著减少,而在营养器官中的比例显著或极显著增加^[55]。这是否表明水稻对高 CO₂ 浓度的一种主动适应?其生理机制还有待深入研究。

FACE 研究表明,高大气 CO₂ 浓度使水稻不同生育时期单位 P 的干物质生产效率、籽粒生产效率和收获指数均明显下降^[13,55]。因此,在未来大气 CO₂ 浓度增加条件下,如何解决 P 吸收和效率两者的矛盾,是一个突出的值得深入研究的课题。

8.3 碳水化合物及其它含碳化合物

黄建晔等^[12]FACE 研究表明,大气 CO₂ 浓度升高使水稻抽穗期、抽穗后 20 d 和成熟期茎鞘中可溶性糖、淀粉等可溶性碳水化合物含量增加,使茎鞘中可溶性碳水化合物含量显著增加。但谢祖彬等^[48,49]研究表明,FACE 水稻各组织 C 含量变化不显著,但 C/N 比值增加,C/N 比值的增加主要与 N 含量下降有关。稻体内其它含碳化合物的含量也受高 CO₂ 浓度的影响。Xie 等^[48]研究表明,高 N 条件下,FACE 水稻秸秆中的水溶物浓度增加了 23%,而纤维素含量下降了 12%,而在低 N 条件下,FACE 秸秆中的水溶物、纤维素、半纤维素、木质素变化较小;FACE 使根系中水溶物和木质素浓度分别增加了 11% 和 12%。

8.4 其它化学组成

CO₂ 浓度增加对水稻其它化学组成影响的报道目前只有一例。Yamakawa 等^[50]FACE 研究表明,高 CO₂ 浓度使水稻穗分化期植株的 K、Mg 含量显著下降,对 Ca 和 Si 含量影响较小,使成熟期 K 含量显著下降,而对 Mg、Ca 和 Si 含量影响较小。从吸收量看,FACE 使水稻穗分化期植株 K、Ca、Mg 和 Si 吸收量均显著增加,使成熟期 Si 吸收量显著增加,而对成

熟期 K、Mg、Ca 吸收量无明显影响。研究还发现穗分化前水稻 K 吸收量主要取决于植株的吸收能力,穗分化后,水稻 K 吸收量主要受制于土壤的供 K 状况,而水稻对 Ca 和 Mg 的吸收量主要取决于植株对 Ca 和 Mg 的需求及其吸收能力。

9 大气 CO₂ 浓度升高对水稻产量构成因素和产量的影响

9.1 单位面积穗数

大部分气室条件下的研究表明,CO₂ 浓度增加促进水稻的分蘖,进而使单位面积穗数明显增加^[1,5,19,37,44,60],但亦有一例相反的报道^[59]。FACE 研究表明,高 CO₂ 浓度使水稻单位面积穗数明显增加,其中日本 FACE 水稻平均增加了 8.6%^[27],而中国 FACE 水稻增加了 18.8%^[16],后者增幅明显大于前者,这可能与不同穗型品种分蘖能力的强弱有关^[57]。单位面积穗数取决于最高分蘖数的多少与分蘖成穗率的高低。FACE 水稻穗数明显增加主要是最高分蘖数大量增加的缘故,而分蘖成穗率明显下降,前者主要与 FACE 水稻移栽 1 个月内分蘖发生速度明显加快有关,后者则主要由 FACE 水稻移栽 45 d 后分蘖消亡速度明显加快所致^[57]。高 CO₂ 浓度条件下水稻分蘖成穗的生理机理尚待进一步研究。

9.2 每穗粒数

Imai 等^[19]温室试验表明,CO₂ 浓度增加使水稻主茎每穗实粒数增加 26%,Baker 等^[1]报道 CO₂ 浓度对每穗实粒数没有影响,而张旭等^[59]观察到高 CO₂ 浓度使每穗粒数下降 5.4%。FACE 研究的结果亦不一致,Kim 等^[27]研究发现,FACE 使水稻每穗粒数平均增加 2% (显著),且随施 N 量的增加而增加,而黄建晔等^[16]和 Yang 等^[57]报道,FACE 使每穗粒数平均减少 8% (显著),施 N 量多少对每穗粒数无显著影响,说明高 CO₂ 浓度对每穗粒数的影响可能因供试品种或供试条件而异。每穗粒数的多少是由不同枝梗分化颖花数和退化颖花数所决定的,杨洪建等^[51]观察到 FACE 对水稻每穗 1 次、2 次颖花的分化数和 1 次颖花的退化数均无显著影响,但使每穗 2 次颖花的退化数显著提高,并认为 FACE 使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^[57]。但这似乎无法解释日本 FACE 的试验结果^[27],因此,除了植株体内碳、氮养分的变化外,可能还有其它更为重要的因子控制着水稻颖花形成的过程。

9.3 结实率和千粒重

无论是气室条件下,还是 FACE 条件下,高 CO₂ 浓度使水稻粒重^[1,14,16,19,27,57,59,60]和结实率^[14,16,19,27,57,59]多呈增加趋势,但显著性因试验地点和年度而异。中国 FACE 研究表明^[57],高 CO₂ 浓度使水稻结实性能提高可能是由于 FACE 水稻 1 次颖花比例以及抽穗期源库比(干重颖花比和糖花比)显著增加而共同作用的结果。

9.4 产量

由于水稻产量是一个重要的经济参数,所以在温室或开顶式气室条件下关于 CO₂ 浓度对水稻产量影响的报道较多。所有气室条件下的研究均表明,除个别品种外^[34,37],CO₂

浓度升高使水稻产量增加 5% ~ 60%, 增幅大小与温度^[1,25,38,60]、品种^[37]有关,但在气室条件下没有关于 CO₂ 与 N 处理交互作用对水稻产量影响的报道. 日本和中国 FACE 试验对此进行了较为系统的研究,结果表明,高 CO₂ 浓度使水稻产量平均增加 12% 左右^[16,27,57]. 从产量响应值看,在较低施 N 水平下 (90 ~ 150 kg · hm⁻²), CO₂ 和 N 处理对产量有极显著的正向交互作用^[27];在较高施 N 水平下 (150 ~ 350 kg · hm⁻²),则没有交互作用;另外值得关注的是,尽管年度之间水稻产量差异较大,但 CO₂ 和年度之间无明显交互作用,说明气候条件(如温度、光照等)对 CO₂ 的增益效应无显著影响^[27,57]. 从产量绝对值看,在较低施 N 水平下 (90 ~ 150 kg · hm⁻²),FACE 水稻产量随施氮量的增加而明显增加^[27],而在较高施 N 水平下 (150 ~ 350 kg · hm⁻²),适当增加施氮量能显著提高其水稻产量,施氮量过多则明显下降^[16,57]. 比较气室和 FACE 的研究结果可知,FACE 试验中水稻产量对高 CO₂ 浓度的响应明显低于气室条件下的结果,这可能与气室条件下环境温度额外升高等因素有关.

关于高 CO₂ 浓度使水稻增产的原因,从产量构成因素看,主要与单位面积的颖花数明显增加有关,而单位面积颖花数的增加主要与穗数明显增加有关^[3,16,19,27,44,57];从物质生产与分配看,主要是生物产量的提高,而与光合产物分配到籽粒中的比例关系不大^[12,27,56];而从根系性状看,水稻抽穗期每穴不定根的长度、干重以及活跃吸收表面积是影响水稻产量的主要根系性状^[54].

10 大气 CO₂ 浓度升高对水稻籽粒品质的影响

大气 CO₂ 浓度增加对稻米品质的影响报道甚少. 中国 FACE 研究首次报道了 CO₂ 浓度增加对稻米加工品质和外观品质的影响,研究表明,高 CO₂ 浓度使稻米的蛋白粒率、蛋白度极显著提高,使整精米率极显著降低^[8];高 CO₂ 浓度对稻米的直链淀粉含量、胶稠度^[8,59]和碱消值影响较小^[59],使稻米的糊化温度显著提高^[8];而使蛋白质^[8,59]和氨基酸含量^[59]明显下降. 氮磷肥可以改变稻米品质对高 CO₂ 浓度的响应^[8].

11 展 望

综上所述,尽管关于水稻生长发育对大气 CO₂ 浓度升高的响应和适应方面已有很多报道,但在广度和深度方面均有待加强. 笔者认为,今后开展以下几个方面的工作是十分必要的:1) 开展 CO₂ 浓度与其它主要栽培措施之间交互作用的研究. 已有研究主要集中在 CO₂ 浓度与 N 处理的互作效应方面,而 CO₂ 浓度与水分、密度等其它主要栽培措施之间的互作效应对水稻生长发育的影响尚不清楚,开展这方面的工作,对未来高 CO₂ 浓度条件下水稻高产优质栽培措施的制订具有更直接的指导意义. 2) 强化水稻对 FACE 响应和适应的生理、生化和分子机制方面的研究. 已有的 FACE 研究多侧重于水稻对高 CO₂ 浓度响应和适

应的一般观测,而对已观测现象的生理、生化,特别是分子机理缺乏研究和探讨. 例如,FACE 水稻早发的驱动机制,FACE 水稻早衰的分子机理,FACE 水稻颖花退化与生育中期源库端的内源激素、碳氮代谢以及光合生产与分配有何联系? FACE 水稻灌浆过程中碳氮代谢与米质形成的关系等. 因此,目前水稻 FACE 研究正面临从生长发育现象的描述向生理、生化和分子机理的探讨转变的时期. 3) 开展水稻对 FACE 响应和适应的基因型差异及其机理研究. 气室条件下有限的研究表明(供试品种较少),不同水稻品种的生长对 CO₂ 浓度升高的响应存在很大差异^[33,37,61,62],因此,有必要采用 FACE 技术,进一步扩大供试品种的范围,全面阐明水稻生长发育、产量和品质等对高 CO₂ 浓度响应的基因型差异及其生理和遗传机制,为未来 CO₂ 浓度增加条件下选育适宜的水稻品种提供依据. 4) 开展 FACE 条件下水稻生长模型的研究. 由于试验不可能覆盖所有土壤、气候和品种等影响因素,因此,为了能预测在全球或地区尺度上会有何变化,利用现有的大量 FACE 试验数据,构建水稻生长模型就显得很有必要. 5) 拓展试验平台. 在水稻对大气 CO₂ 浓度升高响应的研究基础上,将研究工作扩展至全球变化,特别是关于大气成分变化(如臭氧)和温度升高对水稻生长发育、产量和品质形成的影响研究,以全面揭示全球变化对水稻的影响,为我国稻作生产制订应对全球变化的对策提供理论和实践依据.

参考文献

- Baker JT, Allen LH Jr. 1993. Effects of CO₂ and temperature on rice: A summary of five growing seasons. *J Agric Meteorol*, **48**: 575 ~ 582
- Baker JT, Allen LH Jr. 1993. Contrasting crop species responses to CO₂ and temperature: Rice, soybean and citrus. *Vegetatio*, **104/105**: 239 ~ 260
- Baker JT, Allen LH Jr, Boote KJ. 1990. Growth and yield response of rice to carbon dioxide concentration. *J Agric Sci*, **115**: 313 ~ 320
- Baker JT, Allen LH Jr, Boote KJ, et al. 1990. Rice photosynthesis and evapotranspiration in subambient, ambient and superambient carbon dioxide concentrations. *Agron J*, **82**: 834 ~ 840
- Baker JT, Allen LH Jr, Boote KJ, et al. 1996. Assessment of rice response to global climate change: CO₂ and temperature. In: Koch GW, Mooney HA, eds. *Terrestrial Ecosystem Response to Elevated CO₂*. San Diego, USA: Academic Press. 265 ~ 282
- Baker JT, Allen LH Jr, Boote KJ, et al. 1997. Rice responses to drought under carbon dioxide enrichment II. Photosynthesis and evapotranspiration. *Glob Change Biol*, **3**: 129 ~ 138
- Cure JD, Acock B. 1986. Crop responses to carbon dioxide doubling: A literature survey. *Agric For Meteorol*, **38**: 127 ~ 145
- Dong G-C (董桂春), Wang Y-L (王余龙), Huang J-Y (黄建晖), et al. 2004. Response of grain quality traits to free-air CO₂ enrichment in rice (*Oryza sativa* L.). *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **15**(7): 1217 ~ 1222 (in Chinese)
- Dong G-C (董桂春), Wang Y-L (王余龙), Yang H-J (杨洪建), et al. 2002. Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on nitrogen accumulation and utilization efficiency in rice. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **13**(10): 1219 ~ 1222 (in Chinese)
- Gesch RW, Boote KJ, Vu JCV, et al. 1998. Change in growth CO₂ result in rapid adjustments of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit gene expression in expanding and mature leaves of rice. *Plant Physiol*, **118**: 521 ~ 529
- Horie T, Nakagawa H, Nakano J, et al. 1995. Temperature gradi-

- ent chambers for research on global environment change III. A system designed for rice in Kyoto, Japan. *Plant Cell Environ*, **18**: 1064 ~ 1069
- 12 Huang J-Y (黄建晔), Dong G-C (董桂春), Yang H-J (杨洪建), et al. 2003. Effects of free-air CO₂ enrichment on biomass accumulation and distribution in rice. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **14**(2): 253 ~ 257 (in Chinese)
 - 13 Huang J-Y (黄建晔), Wang Y-L (王余龙), Yang H-J (杨洪建), et al. 2002. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on phosphorus accumulation and utilization efficiency in rice (*Oryza sativa* L.). *J Yangzhou Univ (Agric Life Sci) (扬州大学学报·农业与生命科学版)*, **23**(4): 39 ~ 42 (in Chinese)
 - 14 Huang J-Y (黄建晔), Yang H-J (杨洪建), Dong G-C (董桂春), et al. 2002. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on yield formation in rice. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **13**(10): 1210 ~ 1214 (in Chinese)
 - 15 Huang J-Y (黄建晔), Yang H-J (杨洪建), Yang L-X (杨连新), et al. 2004. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on nitrogen nutrition at different growth stages in rice (*Oryza sativa* L.) cultivar Wuxiangjing 14. *Acta Agron Sin (作物学报)*, **30**(12): 1237 ~ 1243 (in Chinese)
 - 16 Huang J-Y (黄建晔), Yang H-J (杨洪建), Yang L-X (杨连新), et al. 2004. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on yield formation of rice (*Oryza sativa* L.) and its interaction with nitrogen. *Sci Agric Sin (中国农业科学)*, **37**(12): 1824 ~ 1830 (in Chinese)
 - 17 Huang J-Y (黄建晔), Yang L-X (杨连新), Yang H-J (杨洪建), et al. 2005. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on growth duration of rice (*Oryza sativa* L.) and its cause. *Acta Agron Sin (作物学报)*, **31**(7): 882 ~ 887 (in Chinese)
 - 18 Imai K. 1995. Physiological response of rice to carbon dioxide, temperature and nutrients. In: Peng S, Ingram KT, Neve HU, eds. *Climate Change and Rice*. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 253 ~ 257
 - 19 Imai K, Coleman DF, Yanagisawa T. 1985. Increase in atmospheric partial pressure of carbon dioxide and growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.). *Jpn J Crop Sci*, **54**: 413 ~ 418
 - 20 Imai K, Murata Y. 1976. Effect of carbon dioxide concentration on growth and dry matter production of crop plants. *Jpn J Crop Sci*, **45**: 598 ~ 606
 - 21 Imai K, Murata Y. 1979. Effect of carbon dioxide concentration on growth and dry matter production of crop plants. *Jpn J Crop Sci*, **48**: 58 ~ 65
 - 22 Imai K, Murata Y. 1979. Increase in atmospheric partial pressure of carbon dioxide and growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.). *Jpn J Crop Sci*, **48**: 409 ~ 417
 - 23 IPCC. 1996. *Climate change 1995: Summary for policy makers and technical summary of the working group I report*. In: Houghton JT, Meira Filho LG, Callander BA, eds. *Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press
 - 24 Kim HY, Horie T, Nakagawa H, et al. 1996. Effects of elevated CO₂ concentration and high temperature on growth and yield of rice I. The effect on development, dry matter production and some growth characters. *Jpn J Crop Sci*, **65**: 634 ~ 643
 - 25 Kim HY, Horie T, Nakagawa H, et al. 1996. 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. *Jpn J Crop Sci*, **65**: 644 ~ 651
 - 26 Kim HY, Lieffering M, Kobayashi K, et al. 2003. Seasonal changes in the effects of elevated CO₂ on rice at three levels of nitrogen supply: A free-air CO₂ enrichment (FACE) experiment. *Glob Change Biol*, **9**: 826 ~ 837
 - 27 Kim HY, Lieffering M, Kobayashi K, et al. 2003. Effects of free-air CO₂ enrichment and nitrogen supply on the yield of temperate paddy rice crops. *Field Crops Res*, **83**: 261 ~ 270
 - 28 Kim HY, Lieffering M, Miura S, et al. 2001. Growth and nitrogen uptake of CO₂-enriched rice under field conditions. *New Phytol*, **150**: 223 ~ 229
 - 29 Kobayashi K. 2001. The experimental study of FACE. *Jpn J Crop Sci*, **70**: 1 ~ 16
 - 30 Kobayashi K, Lieffering M, Kim HY. 2001. Growth and yield of paddy rice under free-air CO₂ enrichment. In: Shiyomi M, Koizumi H, eds. *Structure and Function in Agroecosystem Design and Management*. Boca Raton, Florida, USA: CRC Press, 371 ~ 395
 - 31 Liao Y (廖轶), Chen G-Y (陈根云), Zhang H-B (张海波), et al. 2002. Response and acclimation of photosynthesis in rice leaves to free-air CO₂ enrichment (FACE). *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **13**(10): 1205 ~ 1209 (in Chinese)
 - 32 Lin W-H (林伟宏), Bai K-Z (白克智), Kuang T-Y (匡廷云). 1999. Effects of elevated CO₂ and high temperature on single leaf and canopy photosynthesis of rice. *Acta Bot Sin (植物学报)*, **41**(6): 624 ~ 628 (in Chinese)
 - 33 Lin W-H (林伟宏), Bai K-Z (白克智), Kuang T-Y (匡廷云). 1996. Effects of CO₂ enrichment on rice photosynthesis, transpiration and water use efficiency. *Eco-Agric Res (生态农业研究)*, **4**(2): 40 ~ 43 (in Chinese)
 - 34 Lin W-H (林伟宏), Wang D-L (王大力). 1998. Effects of CO₂ enrichment on rice growth and assimilate distribution. *Chin Sci Bull (科学通报)*, **43**(21): 335 ~ 341 (in Chinese)
 - 35 Liu G (刘纲), Han Y (韩勇), Zhu J-G (朱建国), et al. 2002. Rice wheat rotational FACE platform I. System structure and control. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **13**(10): 1253 ~ 1258 (in Chinese)
 - 36 Luo W-H (罗卫红), Yoshimoto M, Dai J-F (戴剑峰), et al. 2002. Effects of free-air CO₂ enrichment on rice canopy microclimate. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **13**(10): 1235 ~ 1239 (in Chinese)
 - 37 Moya TB, Ziska LH, Namuco OS, et al. 1998. Growth dynamics and genotypic variation in tropical, field-grown paddy rice (*Oryza sativa* L.) in response to increasing carbon dioxide and temperature. *Glob Change Biol*, **4**: 645 ~ 656
 - 38 Nakagawa H, Horie T. 2000. Rice responses to elevated CO₂ and temperature. *Glob Environ Res*, **3**: 101 ~ 113
 - 39 Nakagawa H, Horie T, Kim HY. 1994. Environmental factors affecting rice response to elevated carbon dioxide concentrations. *Int Rice Res Note*, **19**: 45 ~ 46
 - 40 Nakano H, Makino A, Mae T. 1997. The effect of elevated partial pressure of CO₂ on the relation between photosynthesis capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiol*, **115**: 191 ~ 198
 - 41 Okada M, Lieffering M, Nakamura H, et al. 2001. Free-air CO₂ enrichment (FACE) using pure CO₂ injection: System description. *New Phytol*, **150**: 251 ~ 260
 - 42 Sakai H, Yagi K, Kobayashi K, et al. 2001. Rice carbon balance under elevated CO₂. *New Phytol*, **150**: 241 ~ 249
 - 43 Seneweera SP, Basra AS, Barlow EW, et al. 1995. Diurnal regulation of leaf blade elongation in rice by CO₂, is it related to sucrose-phosphate synthase activity? *Plant Physiol*, **108**: 1471 ~ 1477
 - 44 Seneweera SP, Conroy J. 1997. Growth, grain yield and quality of rice (*Oryza sativa* L.) in response to elevated CO₂ and phosphorus nutrition. *Soil Sci Plant Nutr*, **43**: 1131 ~ 1136
 - 45 Seneweera SP, Conroy JP, Ishimaru K, et al. 2002. Changes in source-sink relations during development influence photosynthetic acclimation of rice to free air CO₂ enrichment (FACE). *Funct Plant Biol*, **29**: 945 ~ 953
 - 46 Tang R. 1999. Effect of double atmospheric CO₂ concentration on rice photosynthesis and rubisco. *Rice Res Newsletter*, **7**: 7 ~ 8
 - 47 Weerakoon WMW, Ingram KT, Moss DN. 2000. Atmospheric carbon dioxide and fertilizer effects on radiation interception by rice. *Plant Soil*, **220**: 99 ~ 106
 - 48 Xie ZB, Zhu JG, Pan HL, et al. 2004. Stimulated rice growth and decreased straw quality under free air CO₂ enrichment (FACE). Proceedings of the Fifth Annual Conference for Young Scientists of China Association for Science and Technology. Shanghai: Science Press.
 - 49 Xie Z-B (谢祖彬), Zhu J-G (朱建国), Zhang Y-L (张雅丽), et al. 2002. Responses of rice (*Oryza sativa*) growth and its C, N and P composition to FACE (free-air carbon dioxide enrichment) and N, P fertilization. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **13**(10):

- 1223 ~ 1230 (in Chinese)
- 50 Yamakawa Y, Saigusa M, Okada M, *et al.* 2004. Nutrient uptake by rice and soil solution composition under atmospheric CO₂ enrichment. *Plant Soil*, **259**: 367 ~ 372
- 51 Yang H-J (杨洪建), Wang Y-L (王余龙), Huang J-Y (黄建晔), *et al.* 2002. Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on spikelets differentiation and retrogression in rice. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **13**(10): 1215 ~ 1218 (in Chinese)
- 52 Yang H-J (杨洪建), Yang L-X (杨连新), Liu H-J (刘洪江), *et al.* 2005. Effect of free-air CO₂ enrichment on root activity of japonica rice (*Oryza sativa* L.) cultivar Wuxiangjing 14. *Acta Agron Sin (作物学报)*, **31**(12): 1612 ~ 1618 (in Chinese)
- 53 Yang H-J (杨洪建), Yang L-X (杨连新), Liu H-J (刘洪江), *et al.* 2005. Effect of free-air CO₂ enrichment on root growth dynamics of japonica rice (*Oryza sativa* L.) cultivar Wuxiangjing 14. *Acta Agron Sin (作物学报)*, **31**(11): 1490 ~ 1495 (in Chinese)
- 54 Yang H-J (杨洪建), Yang L-X (杨连新), Liu H-J (刘洪江), *et al.* 2005. Effects of free-air CO₂ enrichment on root system and yield in rice (*Oryza Sativa* L.). *Acta Agron Sin (作物学报)*, **31**(9): 1221 ~ 1226 (in Chinese)
- 55 Yang L-X (杨连新), Huang J-Y (黄建晔), Wang Y-L (王余龙), *et al.* 2005. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on phosphorus nutrition of *Oryza sativa* at its different growth stages. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **16**(5): 924 ~ 928 (in Chinese)
- 56 Yang LX, Huang JY, Yang HJ, *et al.* 2006. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on dry matter production and distribution of rice (*Oryza sativa* L.). *Field Crop Res*, **98**: 12 ~ 19
- 57 Yang LX, Huang JY, Yang HJ, *et al.* 2006. The impact of free-air CO₂ enrichment (FACE) and N supply on yield formation of rice crops with large panicle. *Field Crop Res*, **98**: 141 ~ 150
- 58 Yang L-X (杨连新), Wang Y-L (王余龙), Zhang Y-J (张亚洁), *et al.* 2004. Countermeasures for sustainable development of fine quality rice in our country. *Jiangsu Agric Sci (江苏农业科学)*, **5**: 1 ~ 3, 22 (in Chinese)
- 59 Zhang X (张旭), Liu Y-Z (刘彦卓), Kong Q-N (孔清霓), *et al.* 1998. Growth, grain yield and kernel quality of high-yield rice variety Te-San-Ai growing in a simulated CO₂-enriched habitat. *Chin J Appl Environ Biol (应用与环境生物学报)*, **4**(3): 238 ~ 242 (in Chinese)
- 60 Ziska LH, Namuco OS, Moya T, *et al.* 1997. Growth and yield responses of field-grown tropical rice to increasing carbon dioxide and air temperature. *Agron J*, **89**: 45 ~ 53
- 61 Ziska LH, Teramura AH. 1992. Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa*) to increased CO₂-photosynthetic, biomass and reproductive characteristics. *Physiol Plant*, **84**: 269 ~ 274
- 62 Ziska LH, Weerakoon W, Namuco OS, *et al.* 1996. The influence of nitrogen on the elevated CO₂ response on field-grown rice. *Aust J Plant Physiol*, **23**: 45 ~ 52

作者简介 杨连新,男,1966年生,博士,副教授.主要从事作物栽培、生理和生态方面的教学和研究工作,发表论文40余篇,出版专著1部. Tel: 0514-7979276; E-mail: lxyang@yzu.edu.cn

责任编辑 张凤丽
