

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2021.03.003

于海洋, 张广斌, 马静, 等. 稻田 CH₄ 和 N₂O 排放对大气 CO₂ 浓度升高响应的研究进展. 土壤, 2021, 53(3): 458–467.

稻田 CH₄ 和 N₂O 排放对大气 CO₂ 浓度升高响应的研究进展^①

于海洋^{1,2}, 张广斌¹, 马静¹, 徐华^{1*}

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008; 2 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 大气 CO₂ 浓度升高是全球气候变化的主要驱动力, 可直接或间接影响陆地生态系统碳氮循环。阐明稻田生态系统 CH₄ 和 N₂O 排放对大气 CO₂ 浓度升高的响应及其机制, 是农业生产应对全球气候变化的重要组成部分。本文综述了国内外不同大气 CO₂ 浓度升高模拟技术平台条件下稻田 CH₄ 和 N₂O 排放的响应规律, 进一步讨论分析了大气 CO₂ 浓度升高影响 CH₄ 和 N₂O 排放的相关机制, 并展望了今后稻田 CH₄ 和 N₂O 排放对大气 CO₂ 浓度升高响应的主要研究方向, 以期为应对全球气候变化提供理论依据和技术支撑。

关键词: CO₂ 浓度升高; 稻田; CH₄; N₂O; 排放机制

中图分类号: S-3; S511 **文献标志码:** A

Response of CH₄ and N₂O Emissions to Elevated Atmospheric CO₂ Concentration from Rice Fields: A Review

YU Haiyang^{1,2}, ZHANG Guangbin¹, MA Jing¹, XU Hua^{1*}

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Elevated atmospheric CO₂ concentration is the main driving force of global climate change, which directly or indirectly affects carbon (C) and nitrogen (N) biogeochemical cycles of terrestrial ecosystems. It is necessary to clarify the effects and mechanisms of elevated CO₂ concentration on CH₄ and N₂O emissions from rice fields, for which is an important part of agricultural systems to mitigate global climate change. Therefore, this review focused on the mechanisms of CH₄ and N₂O emissions from rice fields in response to elevated atmospheric CO₂ concentration under various facilities in different countries, discussed and prospected the effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on CH₄ and N₂O emissions from rice fields. The review would provide an important theoretical basis and technical support for responding to global climate change.

Key words: Elevated atmospheric CO₂; Rice fields; CH₄; N₂O; Mechanism

CH₄ 和 N₂O 是大气重要的温室气体, 对全球气候变化具有深刻影响。稻田是 CH₄ 和 N₂O 的重要人为排放源^[1], 约占全球农业生产活动 CH₄ 和 N₂O 排放总量的 15%^[2]和 11%^[3]。大气 CO₂ 浓度升高是全球气候变化的重要内容之一^[1]。自 20 世纪末, 大气 CO₂ 浓度升高影响稻田温室气体排放的研究备受国际密切关注^[4-6]。

探究大气 CO₂ 浓度升高对稻田温室气体排放的影响多以 CH₄ 为研究对象。前人通过整合分析 (meta-analysis) 发现: 大气 CO₂ 浓度升高显著增加稻田 CH₄ 排放 43%(24%~72%)^[7]和 34%(4%~118%)^[8],

其原因可能是大气 CO₂ 浓度升高可促进水稻植株生长, 导致根系分泌物增加, 产 CH₄ 底物增加, 从而促进稻田 CH₄ 排放^[6, 9-18]。也有研究发现, 大气 CO₂ 浓度升高促进水稻生长的同时也可能促进 O₂ 通过植株向下传输, 从而促进稻田土壤 CH₄ 氧化, 降低稻田 CH₄ 排放^[5]。有关大气 CO₂ 浓度升高影响稻田 N₂O 排放的研究较少^[10, 12, 14, 19-21], 主要原因可能是稻田处于长期淹水状态, 即使其间有中期烤田和间歇灌溉等农业措施, 其排放量也很少, 相对于 CH₄ 对综合温室效应的贡献几乎可以忽略不计。有的研究表明, 大气 CO₂ 浓度升高增加稻田 N₂O 排放量约 19%~

①基金项目: 国家自然科学基金项目(41671241, 41877325)和中国科学院青年创新促进会项目(2018349)资助。

* 通讯作者(hxu@issas.ac.cn)

作者简介: 于海洋(1990—), 男, 山东烟台人, 博士研究生, 主要研究方向为碳氮循环与全球变化。E-mail: yuhy@issas.ac.cn

140%^[10, 14, 19]; 而有的研究却发现, 大气 CO₂ 浓度升高对稻田 N₂O 排放并无明显影响^[12, 20, 21]。

可见, 受限于复杂的土壤环境及多样的农艺措施等因素, 相应的稻田 CH₄ 和 N₂O 排放规律和机制尚不统一。因此, 系统阐明大气 CO₂ 浓度升高条件下稻田温室气体排放规律以及相关机制是水稻种植应对气候变化亟需解决的任务之一。

1 研究方法

当前模拟未来气候的技术平台主要有开顶式气室(open-top chambers, OTCs)、土壤-植物-大气研究箱(soil-plant-atmosphere research chambers, SPAR)、温度梯度室(temperature-gradient chambers, TGCs)、人工气候室(climatron 或 growth chambers)和开放式 CO₂ 浓度升高平台(free air carbon-dioxide enrichment, FACE)等。利用这些平台开展大气 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 和 N₂O 排放影响的研究主要分布在日本、中国、韩国、菲律宾、印度、美国以及葡萄牙等国家^[4-6, 9-32]。

1.1 开顶式气室

稻田气候变化模拟试验研究主要采用开顶式气室(OTCs), 这是一种具有较好控制效果的模拟平台^[33]。最早研究稻田温室气体排放的 OTCs 位于菲律宾国际水稻研究所^[6]。OTCs 系统通常将 CO₂ 和温度控制在所需设定值(误差小于 10%), 并安排 3 ~ 5 个固定处理^[10, 14, 19], 即: ①无室对照 UC(开放体系, 实际 CO₂ 浓度和空气温度); ②室内对照 CC(保持实际 CO₂ 浓度和空气温度); ③室内升高 CO₂ 浓度处理 EC(提高空气 CO₂ 浓度, 保持实际空气温度); ④室内升高温度处理 ET(保持实际 CO₂ 浓度, 提高空气温度); ⑤室内同时升高 CO₂ 浓度和温度处理 ETEC(同时提高 CO₂ 浓度和空气温度)。利用 OTCs 观测印度持续淹水稻田 CH₄ 和 N₂O 排放的结果表明, 与正常大气 CO₂ 浓度相比, 大气 CO₂ 浓度升高分别增加 CH₄ 和 N₂O 排放 26% 和 25%^[10]。而葡萄牙的 OTCs 试验却表明, 在温度升高 2℃ 条件下, 大气 CO₂ 浓度升高并未显著影响间歇灌溉稻田 CH₄ 和 N₂O 排放量^[19]。但是中国双季稻 OTCs 试验表明, 大气 CO₂ 浓度升高可分别增加间歇灌溉稻田 CH₄ 和 N₂O 的排放量 20% ~ 53% 和 102% ~ 140%; 温度升高条件下, 大气 CO₂ 浓度升高可进一步增加稻田 CH₄ 排放, 但对 N₂O 排放有抵消作用^[14]。

1.2 土壤-植物-大气研究箱

土壤-植物-大气研究箱(SPAR)是控制环境变量的研究设施平台之一, 其主要优势在于可将大田试验

中出现的许多协同的多因素影响最小化, 可严格控制环境变量, 多用于植物生长对多种环境因素的响应, 通常比大田试验更方便和经济^[34]。SPAR 平台能够精确控制影响作物生长过程的主要环境变量, 包括温度、湿度和大气 CO₂ 浓度等, 曾被认为是研究作物冠层光合、呼吸、蒸腾等气体交换最现实的方法^[35]。然而, 依托 SPAR 平台研究稻田温室气体排放的研究较少^[9]。研究发现, 大气 CO₂ 浓度升高可显著增加稻田稻季 CH₄ 总排放量 53% ~ 118%, 温度与大气 CO₂ 浓度同时升高对稻田 CH₄ 排放具有协同作用^[9]。另外, 基于 SPAR 平台的稻田 N₂O 排放研究未见报道。

1.3 温度梯度室

可升高 CO₂ 浓度的温度梯度室(TGCs)试验始于日本^[36-37]。这种 TGCs 一般分为正常的 CO₂ 浓度和升高的 CO₂ 浓度两个气室, 其构造和运行成本相对便宜, 气候条件类似于野外大田, 可密切跟踪室外温度、太阳辐射和湿度的日变化及季节变化, 并能够重复观测整个生育期内作物的响应^[36]。这种特性在解释作物对大气 CO₂ 浓度升高的响应方面简单有效。利用 TGCs 平台的研究表明, 大气 CO₂ 浓度加倍升高可显著降低稻田 CH₄ 排放量, 降幅达 10 倍 ~ 45 倍, 其原因可能是大气 CO₂ 浓度升高增加了根系生物量, 促使更多的 O₂ 向根际传输, 从而抑制 CH₄ 产生^[5]。当然, 该稻田极低的土壤有机碳含量(<1%)也可能对 CH₄ 产生造成影响。而韩国的 TGCs 试验发现, 大气 CO₂ 浓度升高能够显著增加稻田 CH₄ 排放量 17%; 在温度升高情况下, 大气 CO₂ 浓度升高显著增加稻田 CH₄ 排放 18%^[17]。这表明大气 CO₂ 浓度升高可能对稻田 CH₄ 排放产生不同的反馈作用。然而, 利用 TGCs 平台对稻田 N₂O 排放的研究目前未见报道。

1.4 人工气候室

人工气候室(climatron 或 growth chambers), 也称为受控环境室(controlled-environment chambers)。这种生长箱成本较低, 可严格控制 CO₂ 浓度、湿度和温度等环境因素, 但是相对密闭, 模拟正常大气环境能力较差。早期的 Climatron 用于研究大气 CO₂ 浓度升高对水稻生长的影响^[11]。而利用 Climatron 技术开展大气 CO₂ 浓度升高对稻田温室气体排放的影响试验始于 1994 年^[4]。研究表明, 大气 CO₂ 浓度升高能够促进稻田 CH₄ 排放, 增幅为 4% ~ 58%^[11-13, 24]。利用 Growth chambers 开展的最新研究发现, 无秸秆还田条件下, 大气 CO₂ 浓度升高显著增加稻田 CH₄ 排放 24% ~ 117%; 而秸秆还田条件下, 大气 CO₂ 浓度升高可降低稻田 CH₄ 排放 3% ~ 15%^[38]。这表明,

秸秆还田条件下, 大气 CO_2 浓度升高对稻田 CH_4 排放的促进效应低于预期值, 实践中可通过创新农业管理措施减少未来气候条件下稻田 CH_4 排放。利用 Climatron 平台的研究发现, 大气 CO_2 浓度升高对持续淹水稻田 N_2O 排放无显著影响^[12]。

1.5 开放式 CO_2 浓度升高平台

20 世纪 80 年代末, 有关学者开始利用近地表面增加 CO_2 浓度的研究平台(FACE 平台)来模拟未来大气 CO_2 浓度升高的微生态环境^[39]。FACE 平台是一个开放式体系, 相对于其他研究手段, 可真实反映作物对大气 CO_2 浓度升高的响应情况。FACE 系统根据作物冠层的实际 CO_2 浓度, 由控制系统调节 FACE 圈内的 CO_2 浓度, 具有较高的精度^[40], 被公认为是目前研究作物对 CO_2 浓度升高响应的最佳平台^[39]。利用 FACE 平台研究大气 CO_2 浓度升高对稻田温室气体排放的响应, 以日本和中国的大型稻田 FACE 平台尤为突出。更值得关注的是, 中国江都稻田 FACE 平台是全球连续运行最长的水稻 FACE 平台。依托 FACE 平台, 研究未来大气 CO_2 浓度升高对稻田温室气体排放的影响已有大量文献报道^[15, 16, 18, 21-32]。其结果与其他平台的结果基本一致: 大气 CO_2 浓度升高显著增加稻田 CH_4 排放, 但对于稻田 N_2O 排放则促进效果不显著^[7, 8, 20, 41]。当然, 大部分 FACE 平台同时具有增温系统(也称 T-FACE 平台)^[15, 20, 27, 42], 其结果也同样表明, 温度和大气 CO_2 浓度同时升高(T+C)促进稻田 CH_4 排放, 而对稻田 N_2O 排放并无显著影响。然而, 这些研究试验基本开展于平台建立后的 5 年之内, CO_2 熏气年限较短。运行 10 年的 FACE 平台结果^[29]表明, 对比正常大气 CO_2 浓度, 大气 CO_2

浓度升高增加稻田 CH_4 排放 26%, 但差异并未达到显著水平。以上分析表明, 大气 CO_2 浓度升高对稻田 CH_4 排放的促进作用可能随着高 CO_2 浓度熏气年限的增加而减弱, 相应机理值得深入研究。

不同大气 CO_2 浓度升高平台对稻田 CH_4 和 N_2O 排放的影响存在着一定差异, 为此本文整理分析了全球观测数据。从图 1 可见, 研究大气 CO_2 浓度升高对稻田 CH_4 和 N_2O 排放较多的平台是 OTCs、Climatron 和 FACE 平台。对于稻田 CH_4 排放对大气 CO_2 浓度升高的响应, OTCs、Climatron 和 FACE 平台模拟效果相近, 而 SPAR 和 TGCs 的模拟效果低于平均水平。通过估算的全球稻田 CH_4 排放总量(30 Tg/a)^[2]和联合国粮食及农业组织(FAO)公布的全球稻田总面积(16 429 万 hm^2)^[43]可计算出每年全球稻田平均 CH_4 排放量约为(183 ± 37) kg/hm^2 , 这与 OTCs、Climatron 和 FACE 平台的对照处理(正常大气 CO_2 浓度处理)平均 CH_4 排放量(155 ± 15)、(210 ± 33)和(207 ± 22) kg/hm^2 相当(图 1A)。利用所有平台观测的正常大气 CO_2 浓度处理和大气 CO_2 浓度升高处理的平均稻田 CH_4 排放量(分别为(195 ± 15)和(236 ± 15) kg/hm^2), 可估算当未来大气 CO_2 浓度平均升高 200 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 全球稻田 CH_4 排放可能增加约(7 ± 1) Tg/a。对于 N_2O 排放, 各平台模拟效果差别较大。其中, OTCs 平台条件下, 大气 CO_2 浓度升高促进 N_2O 排放 71%, FACE 平台却只有 17%, 而 Climatron 平台却减少 N_2O 排放 1%(图 1B)。FACE 平台对照处理的平均稻田 N_2O 排放系数 EFs(N-rate-dependent effect factors)约为 0.56%, 与前人估算的排放系数(0.46% ~ 0.54%)^[44]很接近, 因此其模拟效果最佳(图 1B)。

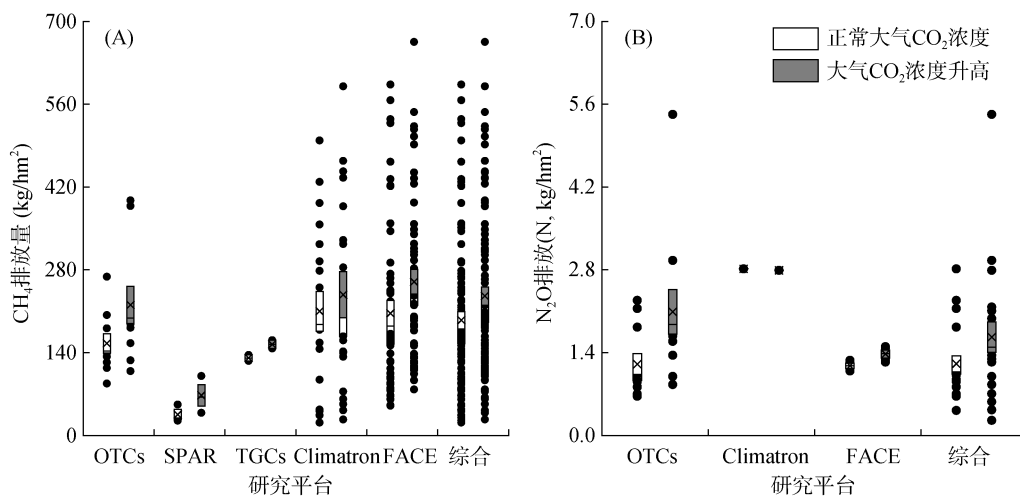


图 1 各平台平均稻田 CH_4 (A)和 N_2O (B)排放量

Fig. 1 Average emissions of (a) CH_4 and (b) N_2O from rice fields under various platforms

2 影响机制

2.1 CH₄ 排放

影响稻田 CH₄ 排放的因素有很多, 包括: 气候因素(CO₂ 浓度、温度、降水、湿度)、作物因素(品种、根系活力、通气作用)、土壤特性(水分、O₂、Eh、pH、质地、有机质、矿物质营养)以及田间管理(水肥管理、作物品种、耕作方式、土地利用转换)等^[45-50]。大气 CO₂ 浓度升高可促进水稻光合生长, 改变土壤理化性质, 进而影响稻田微环境, 直接或间接影响稻田 CH₄ 排放。大气 CO₂ 浓度升高增加稻田 CH₄ 排放的可能机制主要包括 3 个方面: ①水稻根际分泌物增多, 产 CH₄ 底物增加, 产甲烷菌丰度增加, 进而促进 CH₄ 产生; ②稻田土壤甲烷氧化菌丰度减少, CH₄ 氧化能力减弱; ③水稻分蘖数增加, CH₄ 传输能力增强^[45]。也有研究发现, 大气 CO₂ 浓度升高并未显著增加稻田 CH₄ 排放, 其原因可能是大气 CO₂ 浓度升高并未增加产甲烷菌群落丰度; 然而, 当温度和大气 CO₂ 浓度同时升高时, 稻田 CH₄ 排放显著增加, 这说明其他环境因素可与大气 CO₂ 浓度升高交互影响稻田 CH₄ 排放^[29]。另外, 大气 CO₂ 浓度升高可能减少稻田 CH₄ 排放, 主要由于大气 CO₂ 浓度升高促进水稻植株生长、根系发育, 促进 O₂ 通过水稻植株向根部运输, 增加稻田土壤 CH₄ 氧化能力^[5]。综上, 大气 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 排放的影响机制主要有以下几个方面。

2.1.1 产甲烷菌和甲烷氧化菌 稻田 CH₄ 产生和氧化过程与产甲烷菌和甲烷氧化菌的数量及活性密切相关^[51]。大气 CO₂ 浓度升高增加稻田 CH₄ 排放的原因之一可能是增加了稻田土壤产甲烷菌的群落丰度, 进而提高了 CH₄ 产生潜力^[52]。中国常熟 FACE 平台的研究结果也表明, 对比正常 CO₂ 浓度条件, 大气 CO₂ 浓度升高可增加稻田土壤产甲烷菌的群落丰度 17% ~ 77%, 并且产甲烷菌的群落丰度与 CH₄ 排放通量呈显著正相关关系; 然而, 在温度升高 1.5 ~ 2 °C 条件下, 大气 CO₂ 浓度升高并未显著增加水稻根际土壤产甲烷菌的群落丰度。另外, 大气 CO₂ 浓度升高增加稻田 CH₄ 排放可能与降低甲烷氧化菌的群落丰度有关^[15]。日本 Tsukuba FACE 平台研究发现, 大气 CO₂ 浓度升高条件下, 产甲烷功能基因 *mcrA*(甲基辅酶 M 还原酶)含量提高, 而甲烷氧化功能基因 *pmoA*(甲烷单加氧酶)含量下降, 这表明大气 CO₂ 浓度升高促进 CH₄ 产生的同时能够抑制 CH₄ 氧化, 从而影响稻田碳循环^[25, 53]。但是, 也有研究指

出, 整个水稻生长季, 大气 CO₂ 浓度升高并未减少稻田 CH₄ 氧化潜力和甲烷氧化菌的群落丰度; 并且, 在温度升高 2 °C 条件下, 大气 CO₂ 浓度升高会显著增加 CH₄ 氧化潜力^[26]。

稻田 CH₄ 产生有两条途径: 乙酸型和 H₂/CO₂ 型^[54]。若按产甲烷途径划分产甲烷菌属, 则乙酸型的产甲烷菌属主要有甲烷八叠球菌属(*Methanosarcina*)和甲烷鬃菌属(*Methanosaeta*), 而 H₂/CO₂ 型主要有甲烷胞菌属(*Methanocella*)、甲烷规则菌属(*Methanoregula*)、甲烷杆菌属(*Methanobacterium*)和 Rice Cluster I in *Methanocellaceae*(简称: RC-I)。大气 CO₂ 浓度升高可增加甲烷胞菌属和甲烷杆菌属的相对丰度, 降低甲烷鬃菌属和甲烷规则菌属的相对丰度, 进而显著影响产甲烷菌群落组成^[15]。中国常熟 FACE 平台研究结果表明, 虽然大气 CO₂ 浓度升高在属水平上并未显著影响稻田土壤产甲烷菌群落的多样性, 但可导致乙酸型甲烷菌相对丰度向 H₂/CO₂ 型的转变^[15, 26]。这说明, 目前稻田土壤乙酸型产甲烷菌占主导地位, 但当大气 CO₂ 浓度升高时, H₂/CO₂ 型产甲烷菌可能会发挥更重要的作用^[52, 55]。

淹水稻田一般为厌氧环境, 根际和土水界面的好氧区域决定了稻田甲烷氧化菌主要以 I 型和 II 型的好氧甲烷氧化菌为主^[56]。在好氧甲烷氧化菌的参与下, 约一半的稻田 CH₄ 在传输到大气之前被根际和土水界面的好氧区域甲烷氧化菌氧化^[57]。大气 CO₂ 浓度升高条件下, 稻田根际和土水界面甲烷氧化菌受水稻品种及水稻生长期影响, 但其组成和分布基本保持稳定, 并且甲基球菌属 *Methylococcus*(I 型)、甲基暖菌属 *Methylocaldum*(I 型)以及甲基包囊菌属 *Methylocystis*(II 型)是水稻根际主导菌属^[26]。大气 CO₂ 浓度升高往往伴随着大气温度升高, 甲烷氧化菌对大气 CO₂ 浓度和温度升高有不同的反应, 因此, 需要进一步研究大气 CO₂ 浓度和温度同时升高对稻田 CH₄ 排放的长期交互作用^[14]。此外, 长期的产甲烷菌和甲烷氧化菌群落丰度、群落组成及活性对大气 CO₂ 浓度和温度升高的响应研究, 有必要在 mRNA 水平上进一步分析。

2.1.2 根系分泌物与泌氧能力 水稻光合产物碳是产甲烷菌代谢底物的重要来源, 稻田排放的大部分 CH₄(超过 60%)底物源自水稻的光合作用^[58-59]。根系分泌物可直接为产甲烷菌提供产 CH₄ 底物^[60]。大气 CO₂ 浓度升高显著促进植物的光合作用^[61], 加快碳的同化和迁移过程的同时, 刺激水稻根系生长, 从而进一步导致根系分泌物增加。这可以促使参与产 CH₄

的根际产甲烷菌群落丰度及活性提高,进而可能增加稻田 CH_4 排放^[45]。对于水稻根的泌氧能力而言,尽管大气 CO_2 浓度升高促进植物生长的同时加快了 O_2 的消耗,但也可能促进大气中更多的 O_2 通过水稻植株进入根际土壤,从而增加根系呼吸和 CH_4 氧化^[5]。另外,稻田土壤中 O_2 的有效性受诸多因素影响,如土壤质地、光照能力、自养水生生物以及水稻品种等。多种因素影响加大了根区 CH_4 氧化的研究难度,导致稻田 CH_4 的氧化率可能被低估^[62]。因此,亟需从方法学上研究定量原位稻田 CH_4 氧化的微生物机制。

2.1.3 水稻分蘖数与通气组织 淹水稻田 CH_4 排放多通过植株传输,水稻生长期稻田 CH_4 排放量约有 60%~90% 由水稻植株传输^[63]。大气 CO_2 浓度升高影响水稻生长,可增加产量、水稻地下生物量以及有效分蘖数等。OTCs 平台^[6]和 FACE 平台^[21]的研究结果均表明:大气 CO_2 浓度升高增加稻田 CH_4 排放量可能与大气 CO_2 浓度升高增加水稻分蘖数,促进 CH_4 通过水稻植物传输有关。当然,不同水稻品种的植株通气组织形态和数量不一,这与 CH_4 输送能力(methane transport capacity, MTC)有直接关系^[64]。高 CH_4 排放的水稻品种在形态、生理和解剖上的特征主要有较大的叶面积、较多的分蘖数、较高的气孔开合频率、较快的蒸腾速率以及较宽植株气腔直径等^[65]。因此,未来大气 CO_2 浓度升高条件下,如何培育高产低排的水稻品种值得深入研究。

2.1.4 水稻品种 不同水稻品种植株类型、根系特征及代谢特性等对大气 CO_2 浓度升高响应不一,势必导致稻田产 CH_4 能力的差异。高产水稻可将光合产物充分地分配到地下部,增大根系,增强根系对氮的吸收、同化及转运能力,保证叶片中碳和氮代谢的协调^[66]。Meta 分析表明,与低生物量水稻品种相比,高产水稻品种会显著减少 CH_4 排放^[67]。其原因主要由于高产水稻品种根系生物量和根系空隙率较高,增加了 O_2 向根部的运输,促进 CH_4 氧化^[68]。另外,对比粳稻,籼稻具有更强的分蘖能力,更利于 O_2 向根部的传输,促进 CH_4 氧化^[69]。大气 CO_2 浓度升高是否会进一步促进高产水稻的根系泌氧,达到增强氧化、减少排放的效果目前尚不清楚。

已有研究结果表明,大气 CO_2 浓度升高能够促进水稻品种武香粳 14 和 *Akitakomachi* 增产约 10%~15%,这类水稻品种被称为低应答水稻^[70-72]。另外,中国江都 FACE 平台连续 3 年试验发现,水稻品种汕优 63 和两优培九的增产比率均高于 30%,此类水稻品种被称为高应答水稻^[66, 71]。目前有关大气 CO_2 浓

度升高对稻田 CH_4 排放影响的研究主要集中在低应答水稻品种上^[24, 30, 32],而关于高应答水稻品种的稻田 CH_4 排放对大气 CO_2 浓度升高的响应规律及其与低应答水稻品种差异机制的系统研究尚未见报道。未来大气 CO_2 浓度升高条件下,高应答水稻品种具有较高的收获指数、较少的无效分蘖数以及较高的根际泌氧能力等多项优点,兼具经济和环境双重效益^[67]。另外,研究大气 CO_2 浓度升高在筛选水稻品种影响环境效应的同时,应特别注意大气 CO_2 浓度升高对稻米品质和粮食安全问题^[73]。

2.1.5 温度 大气 CO_2 浓度升高一般伴随着温度升高,因此研究稻田 CH_4 排放对未来气候条件的响应及其机制时,应考虑区分温度升高和大气 CO_2 浓度升高,同时也应将两者的协同作用作为综合处理^[6, 9, 15, 29]。温度是影响稻田 CH_4 排放的重要因素之一,它影响着稻田土壤水分的去向以及产甲烷菌和甲烷氧化菌的活性从而影响稻田 CH_4 的排放^[59, 74-76]。以往研究考察大气 CO_2 浓度和温度升高对稻田 CH_4 排放的影响主要是指土壤温度^[6, 29]。一般而言,稻田 CH_4 排放随土壤温度的升高呈指数型增长^[77],这可能加剧大气 CO_2 浓度升高对稻田 CH_4 排放的促进作用。但实际上,大气 CO_2 浓度升高导致的是气温升高。稻田生态系统前期淹水时,稻田表面对温度升高的缓冲作用以及水稻植株“封行”后对土壤的隔热降温作用,可能导致土壤温度无明显变化^[74]。因此,大气 CO_2 浓度升高引起的空气温度升高对土壤 CH_4 产生并无直接作用。然而,气温上升加快呼吸作用和叶片老化,导致更多光合产物转运到土壤中,为 CH_4 产生提供更多底物,间接影响 CH_4 的排放^[15, 78]。另外,气温上升可能导致水稻植株叶片以及叶鞘气孔适当关闭,从而抑制稻田 CH_4 通过水稻植株的传输。综上,关于大气 CO_2 浓度升高与温度升高的综合效应还需进一步深入研究。

2.2 N_2O 排放

硝化和反硝化过程是稻田 N_2O 主要产生途径^[79]。涉及稻田 N_2O 排放对大气 CO_2 浓度升高的响应及其机制的研究并不多,利用的技术平台主要有 OTCs^[10, 14, 19]、Climatron^[12]和 FACE^[20-21, 80]等。

一般认为,大气 CO_2 浓度升高增加稻田 N_2O 排放,其可能机制包括:①大气 CO_2 浓度升高提高碳的有效性,更多的碳源为硝化和反硝化作用提供了能量,增加了净硝化作用以及反硝化作用潜势,从而增加了稻田 N_2O 排放^[10, 81-83];②大气 CO_2 浓度升高,导致温度升高,增加了硝化和反硝化菌的活性,增加

了氮通过 N₂O 形式损失^[84]。

稻田 N₂O 排放受水肥影响, 多集中于施肥后、烤田阶段以及后期干湿交替。淹水时期, 尽管有肥料施入, 但由于土壤处于还原性条件, N₂O 产生和排放很少, 即便大气 CO₂ 浓度升高促进水稻植株生长, N₂O 产生和排放依然会受到一定程度的限制; 而当稻田处于中期烤田或后期干湿交替, 水分条件适宜 N₂O 产生和排放, 此时大气 CO₂ 浓度升高对 N₂O 排放的影响才可能表现出来^[80, 85, 86]。另一方面, 由于农业灌溉水源愈发紧张, 由此发展起来的节水灌溉措施可能导致稻田 CH₄ 排放减少, 但与此同时也极有可能促进稻田 N₂O 排放^[87-89]。而大气 CO₂ 浓度升高导致的气温上升可能会增加稻田水分的蒸发, 进而加剧这一现象。

当然, 大气 CO₂ 浓度升高能够促进植物生长, 提高植物的氮素利用率, 促使土壤氮的残留量减少, 进而可能降低土壤 N₂O 排放^[90]。大气 CO₂ 浓度升高可能增加定量施氮的稻田土壤 C/N 比, 进而导致有效氮向微生物氮转移, 减少参与硝化和反硝化作用的氮量^[21], 进而减少稻田 N₂O 排放。同时, 温度和大气 CO₂ 浓度同时升高的交互作用也可能存在抵消稻田 N₂O 排放的作用^[14], 相关机制研究目前比较欠缺, 亟需进一步加深。

4 研究展望

1) 为满足日益增长的人口对粮食的需求, 种植高产水稻品种对提高粮食产量、保障国家粮食安全显得尤为重要。大气 CO₂ 浓度升高有助于筛选适合未来气候条件的高产水稻品种。未来气候条件下, 高产水稻品种的种植也可能会改变现有的水肥管理模式。在此背景下, 稻田温室气体排放可能随之发生相应变化。因此, 未来气候条件下高产水稻品种的减排潜力及调控机制值得探究。

2) 实际大气 CO₂ 浓度升高是一个缓慢过程, 并非骤增结果。以往研究发现, 大气 CO₂ 浓度骤增高估了模拟植物-土壤系统的微生物群落响应^[91]。并且, 最新研究表明, FACE 平台高 CO₂ 浓度的试验环境与未来高 CO₂ 的自然环境存在差异, 主要表现在试验中 CO₂ 浓度的波动频率很高^[92]。这表明, 骤增的模拟效果对植物-土壤系统的影响效果可能失真。另外, 不同的 CO₂ 浓度对水稻生长发育的影响程度不同, 可能对稻田温室气体排放的影响也会存在差异。因此, 有必要深入方法学研究, 提高现有试验的模拟效果。同时, 也有必要进一步深入研究不同梯度的大气

CO₂ 浓度升高水平, 即大气 CO₂ 浓度渐增, 对稻田温室气体排放的影响及其机理。尽管已有极少关于不同大气 CO₂ 浓度水平对稻田生态系统作物生长和产量形成影响的研究报道^[93-96], 但大气 CO₂ 浓度渐增对稻田温室气体排放的影响及其差异机制尚不清楚, 有待亟需解决。

3) 目前, 关于稻田温室气体排放对大气 CO₂ 浓度升高响应的研究年限较短, 绝大部分低于 5 年。大气 CO₂ 浓度升高的短期效应会急剧促进与 CH₄ 和 N₂O 排放相关的微生物生长, 并可能进一步激发土壤本底有机碳的转化, 增加 CH₄ 和 N₂O 产生和排放。然而, 随着时间推移, 高浓度 CH₄ 会刺激甲烷氧化菌的生长和活性, 可能促使氧化能力逐渐增强, 从而降低 CH₄ 排放。因此, 长期(5~10 年以上)大气 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 和 N₂O 排放的影响很可能与其短期效应存在一定差异。本课题组基于连续运行时间最长的稻麦轮作 FACE 平台(2004—2018 年), 观测了大气 CO₂ 浓度升高 13~15 年后稻田的 CH₄ 和 N₂O 排放通量, 发现大气 CO₂ 浓度升高明显降低 CH₄ 和 N₂O 排放量, 并初步明确了其减排机理(未发表数据)。全球范围内, 不同稻田生态系统该现象是否具有普遍性还有待更多观测数据加以证实, 这将是未来相当长一段时期内的研究热点。

4) 近几年, 再生稻在东南亚主要水稻生产国家得到了快速发展, 这为国际粮食安全提供了有力保障^[97]。“再生稻”是指头季水稻收割后, 利用稻桩重新发苗、长穗, 再收一季^[98]。适合蓄留再生稻的地区主要是阳光和热量不够种植双季稻, 但种植单季稻又有余的地区。大气 CO₂ 浓度升高通常伴随温度升高, 这将导致热量资源增多, 有利于扩大水稻潜在种植面积, 增加粮食总生产能力。这充分说明大气 CO₂ 浓度升高不仅有助于提升水稻光合效率, 有利于提高单产, 又可能扩大再生稻潜在种植面积, 从而增加水稻总产量。不难预见, 未来大气 CO₂ 浓度升高条件下, 再生稻种植面积的可能进一步扩大, 将对现有稻田生态系统的温室气体排放产生巨大影响。因此, 探讨大气 CO₂ 浓度升高可能导致的稻田耕作制度转变将是未来稻田生态系统温室气体排放的又一重要研究方向。

参考文献:

- [1] IPCC. Climate change 2014: Synthesis report. contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[M]. Cambridge University Press, Cambridge, 2014.

- [2] Saunio M, Stavert A R, Poulter B, et al. The global methane budget 2000-2017[J]. *Earth System Science Data*, 2020, 12(3): 1561-1623.
- [3] Datta A, Santra S C, Adhya T K. Environmental and economic opportunities of applications of different types and application methods of chemical fertilizer in rice paddy[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2017, 107(3): 413-431.
- [4] Allen L H, Albercht S L J, Colon W, et al. Effects of carbon dioxide and temperature on methane emission of rice[J]. *International Rice Research Newsletter*, 1994, 19(3): 43.
- [5] Schroppe M K, Chanton J P, Allen L H, et al. Effect of CO₂ enrichment and elevated temperature on methane emissions from rice, *Oryza sativa*[J]. *Global Change Biology*, 1999, 5: 587-599.
- [6] Ziska L H, Moya T B, Wassmann R, et al. Long-term growth at elevated carbon dioxide stimulates methane emission in tropical paddy rice[J]. *Global Change Biology*, 1998, 4(6): 657-665.
- [7] van Groenigen K J, Osenberg C W, Hungate B A. Increased soil emissions of potent greenhouse gases under increased atmospheric CO₂[J]. *Nature*, 2011, 475(7355): 214-216.
- [8] Liu S W, Ji C, Wang C, et al. Climatic role of terrestrial ecosystem under elevated CO₂: a bottom-up greenhouse gases budget[J]. *Ecology Letters*, 2018, 21(7): 1108-1118.
- [9] Allen L H, Jr., Albrecht S L, Colon-Guasp W, et al. Methane emissions of rice increased by elevated carbon dioxide and temperature[J]. *Journal of Environmental Quality*, 2003, 32(6): 1978-1991.
- [10] Bhattacharyya P, Roy K S, Neogi S, et al. Impact of elevated CO₂ and temperature on soil C and N dynamics in relation to CH₄ and N₂O emissions from tropical flooded rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Science of the Total Environment*, 2013, 461/462: 601-611.
- [11] Cheng W G, Sakai H, Hartley A, et al. Increased night temperature reduces the stimulatory effect of elevated carbon dioxide concentration on methane emission from rice paddy soil[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(3): 644-656.
- [12] Cheng W G, Yagi K, Sakai H, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on CH₄ and N₂O emission from rice soil: an experiment in controlled-environment chambers[J]. *Biogeochemistry*, 2006, 77(3): 351-373.
- [13] Lou Y S, Inubushi K, Mizuno T, et al. CH₄ emission with differences in atmospheric CO₂ enrichment and rice cultivars in a Japanese paddy soil[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14: 2678-2687.
- [14] Wang B, Li J L, Wan Y F, et al. Responses of yield, CH₄ and N₂O emissions to elevated atmospheric temperature and CO₂ concentration in a double rice cropping system[J]. *European Journal of Agronomy*, 2018, 96: 60-69.
- [15] Wang C, Jin Y G, Ji C, et al. An additive effect of elevated atmospheric CO₂ and rising temperature on methane emissions related to methanogenic community in rice paddies[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2018, 257: 165-174.
- [16] Xu Z J, Zheng X H, Wang Y S, et al. Effects of elevated CO₂ and N fertilization on CH₄ emissions from paddy rice fields[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18(3): GB3009.
- [17] Yun S I, Kang B M, Lim S S, et al. Further understanding CH₄ emissions from a flooded rice field exposed to experimental warming with elevated [CO₂][J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 154/155: 75-83.
- [18] 马红亮, 朱建国, 谢祖彬, 等. 自由大气 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 排放的影响研究[J]. *农业环境科学学报*, 2010, 29(6): 1217-1224.
- [19] Pereira J, Figueiredo N, Goufo P, et al. Effects of elevated temperature and atmospheric carbon dioxide concentration on the emissions of methane and nitrous oxide from Portuguese flooded rice fields[J]. *Atmospheric Environment*, 2013, 80: 464-471.
- [20] 王从. 稻麦轮作生态系统温室气体排放对大气 CO₂ 浓度和温度升高的响应研究[C]. 南京: 南京农业大学, 2017.
- [21] 徐仲均, 郑循华, 王跃思. 大气 CO₂ 增加对陆地生态系统微量气体地气交换的影响[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1344-1348.
- [22] Cheng W G, Inubushi K, Hoque M M, et al. Effect of elevated [CO₂] on soil bubble and CH₄ emission from a rice paddy: A test by ¹³C pulse-labeling under free-air CO₂ enrichment[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2008, 25(7/8): 396-403.
- [23] Fumoto T, Hasegawa T, Cheng W G, et al. Application of a process-based biogeochemistry model, DNDC-Rice, to a rice field under free-air CO₂ enrichment (FACE)[J]. *Journal of Agricultural Meteorology*, 2013, 69(3): 173-190.
- [24] Inubushi K, Cheng W, Mizuno T, et al. Microbial biomass carbon and methane oxidation influenced by rice cultivars and elevated CO₂ in a Japanese paddy soil[J]. *European Journal of Soil Science*, 2011, 62(1): 69-73.
- [25] Liu D Y, Tago K, Hayatsu M, et al. Effect of elevated CO₂ concentration, elevated temperature and no nitrogen fertilization on methanogenic archaeal and methane-oxidizing bacterial community structures in paddy soil[J]. *Microbes and Environments*, 2016, 31(3): 349-356.
- [26] Liu Y, Liu X Y, Cheng K, et al. Responses of methanogenic and methanotrophic communities to elevated atmospheric CO₂ and temperature in a paddy field[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1895.
- [27] Tokida T, Adachi M, Cheng W G, et al. Methane and soil CO₂ production from current-season photosynthates in a rice paddy exposed to elevated CO₂ concentration and soil temperature[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(11): 3327-3337.
- [28] Tokida T, Cheng W, Adachi M, et al. The contribution of entrapped gas bubbles to the soil methane pool and their role in methane emission from rice paddy soil in free-air [CO₂] enrichment and soil warming experiments[J]. *Plant and Soil*, 2012, 364(1/2): 131-143.

- [29] Tokida T, Fumoto T, Cheng W, et al. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) and soil warming on CH₄ emission from a rice paddy field: impact assessment and stoichiometric evaluation[J]. *Biogeosciences*, 2010, 7(9): 2639–2653.
- [30] Xie B H, Zhou Z X, Mei B L, et al. Influences of free-air CO₂ enrichment (FACE), nitrogen fertilizer and crop residue incorporation on CH₄ emissions from irrigated rice fields[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2012, 93(3): 373–385.
- [31] Yang B, Chen Z Z, Zhang M, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature on the soil profile methane distribution and diffusion in rice-wheat rotation system[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2015, 32: 62–71.
- [32] Zheng X H, Zhou Z X, Wang Y S, et al. Nitrogen-regulated effects of free-air CO₂ enrichment on methane emissions from paddy rice fields[J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(9): 1717–1732.
- [33] 万云帆, 游松财, 李玉娥, 等. 开顶式气室原位模拟温度和 CO₂ 浓度升高在早稻上的应用效果[J]. *农业工程学报*, 2014, 30(5): 123–130.
- [34] Raddy K R, Hodges H F, Read J J, et al. Soil-Plant-Atmosphere-Research (SPAR) facility: A tool for plant research and modeling[J]. *Biotronics*, 2001, 30: 17–50.
- [35] Sang W G, Kim J H, Shin P, et al. Current Research Works on Climate Change Issue using SPAR (Soil-Plant-Atmosphere-Research) System in USDA-ARS[J]. *Journal of the Korean Society of International Agriculture*, 2017, 29(4): 382–388.
- [36] Horie T, Nakagawa H, Nakano J, et al. Temperature-gradient chambers for research on global environment change. 3. A system designed for rice in Kyoto, Japan[J]. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18(9): 1064–1069.
- [37] Kim H Y, Horie T, Nakagawa H, et al. Effects of elevated CO₂ concentration and high temperature on growth and yield of rice[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 1996, 65(4): 634–643.
- [38] Qian H Y, Huang S, Chen J, et al. Lower-than-expected CH₄ emissions from rice paddies with rising CO₂ concentrations[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26: 2368–2376.
- [39] Long S P, Ainsworth E A, Rogers A, et al. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future[J]. *Annual review of plant biology*, 2004, 55: 591–628.
- [40] 刘钢, 韩勇, 朱建国, 等. 稻麦轮作 FACE 系统平台 I 系统结构与控制[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1253–1258.
- [41] Dijkstra F A, Prior S A, Runion G B, et al. Effects of elevated carbon dioxide and increased temperature on methane and nitrous oxide fluxes: evidence from field experiments[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2012, 10(10): 520–527.
- [42] 周超, 刘树伟, 张令, 等. 温度和 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 的影响: T-FACE 平台观测研究[J]. *农业环境科学学报*, 2013, 32(10): 2077–2083.
- [43] FAO. Food and agriculture data[M]. Rome, Italy, 2014.
- [44] Wang Q H, Zhou F, Shang Z Y, et al. Data-driven estimates of global nitrous oxide emissions from croplands[J]. *National science review*, 2020, 7(2): 441–452.
- [45] Malyan S K, Bhatia A, Kumar A, et al. Methane production, oxidation and mitigation: A mechanistic understanding and comprehensive evaluation of influencing factors[J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 572: 874–896.
- [46] Wang C, Lai D Y, Sardans J, et al. Factors related with CH₄ and N₂O emissions from a paddy field: clues for management implications[J]. *PLoS One*, 2017, 12(1): e0169254.
- [47] Wu X, Liu H F, Zheng X H, et al. Responses of CH₄ and N₂O fluxes to land-use conversion and fertilization in a typical red soil region of southern China[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 10571.
- [48] Yuan Y, Dai X Q, Wang H M, et al. Effects of land-use conversion from double rice cropping to vegetables on methane and nitrous oxide fluxes in southern China[J]. *PLoS One*, 2016, 11(5): e0155926.
- [49] Zhang G, Ma J, Yang Y, et al. Achieving low methane and nitrous oxide emissions with high economic incomes in a rice-based cropping system[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 259: 95–106.
- [50] 邹建文, 黄耀, 宗良纲, 等. 稻田 CO₂、CH₄ 和 N₂O 排放及其影响因素[J]. *环境科学学报*, 2003, 23(6): 758–764.
- [51] Holmes A J, Costello A, Lidstrom M E, et al. Evidence that particulate methane monooxygenase and ammonia monooxygenase may be evolutionarily related[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 1995, 132: 203–208.
- [52] Das S, Adhya T K. Dynamics of methanogenesis and methanotrophy in tropical paddy soils as influenced by elevated CO₂ and temperature interaction[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 47: 36–45.
- [53] Okubo T, Liu D Y, Tsurumaru H, et al. Elevated atmospheric CO₂ levels affect community structure of rice root-associated bacteria[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 136.
- [54] 蔡祖聪, 徐华, 马静. 稻田生态系统 CH₄ 和 N₂O 排放[M]. 中国科学技术大学出版社, 合肥, 2009.
- [55] Conra R. Soil microbial communities and global climate change-methanotrophic and methanogenic communities as paradigms[M]. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 2006.
- [56] Hu A, Lu Y H. The differential effects of ammonium and nitrate on methanotrophs in rice field soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 85: 31–38.
- [57] Thauer R K. Functionalization of methane in anaerobic microorganisms[J]. *Angew Chem Int Ed Engl*, 2010, 49(38): 6712–6713.
- [58] Pump J, Pratscher J, Conrad R. Colonization of rice roots with methanogenic archaea controls photosynthesis-derived methane emission[J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(7): 2254–2260.
- [59] Peng J J, Lv Z, Rui J P, et al. Dynamics of the methanogenic archaeal community during plant residue decompo-

- sition in an anoxic rice field soil[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(9): 2894–2901.
- [60] Maurer D, Kiese R, Kreuzwieser J, et al. Processes that determine the interplay of root exudation, methane emission and yield in rice agriculture[J]. *Plant Biology*, 2018, 20(6): 951–955.
- [61] Prior S A, Runion G B, Marble S C, et al. A review of elevated atmospheric CO₂ effects on plant growth and water relations: Implications for horticulture[J]. *Hortscience*, 2011, 46(2): 158–162.
- [62] Cho R, Schroth M H, Zeyer J. Circadian methane oxidation in the root zone of rice plants[J]. *Biogeochemistry*, 2011, 111(1/2/3): 317–330.
- [63] Aulakh M S, Bodenbender J, Wassmann R, et al. Methane transport capacity of rice plants. II. Variations among different rice cultivars and relationship with morphological characteristics[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2000, 58(1/2/3): 367–375.
- [64] Aulakh M S, Wassmann R, Rennenberg H, et al. Pattern and amount of aerenchyma relate to variable methane transport capacity of different rice cultivars[J]. *Plant Biology*, 2000, 2(2): 182–194.
- [65] Das K, Baruah K K. Methane emission associated with anatomical and morphophysiological characteristics of rice (*Oryza sativa*) plant[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 134(2): 303–312.
- [66] Liu H J, Yang L X, Wang Y L, et al. Yield formation of CO₂-enriched hybrid rice cultivar Shanyou 63 under fully open-air field conditions[J]. *Field Crops Research*, 2008, 108(1): 93–100.
- [67] Jiang Y, van Groenigen K J, Huang S, et al. Higher yields and lower methane emissions with new rice cultivars[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(11): 4728–4738.
- [68] Ma K, Qiu Q F, Lu Y H. Microbial mechanism for rice variety control on methane emission from rice field soil[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16: 3085–3095.
- [69] Singh S, Singh J S, Kashyap A K. Methane flux from irrigated rice fields in relation to crop growth and N-fertilization[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(9): 1219–1228.
- [70] 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[J]. *Field Crops Research*, 2003, 83(3): 261–270.
- [71] 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[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 129(1/2/3): 193–200.
- [72] 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[J]. *Field Crops Research*, 2007, 102(2): 128–140.
- [73] Zhu C W, Kobayashi K, Loladze I, et al. Carbon dioxide (CO₂) levels this century will alter the protein, micronutrients, and vitamin content of rice grains with potential health consequences for the poorest rice-dependent countries[J]. *Science Advances*, 2018, 4(5).
- [74] Kuzyakov Y, Horwath W R, Dorodnikov M, et al. Review and synthesis of the effects of elevated atmospheric CO₂ on soil processes: No changes in pools, but increased fluxes and accelerated cycles[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 66–78.
- [75] Lu Y, Fu L, Lu Y H, et al. Effect of temperature on the structure and activity of a methanogenic archaeal community during rice straw decomposition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 17–27.
- [76] Luo G J, Kiese R, Wolf B, et al. Effects of soil temperature and moisture on methane uptake and nitrous oxide emissions across three different ecosystem types[J]. *Biogeosciences*, 2013, 10(5): 3205–3219.
- [77] Conrad R. Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O, and NO)[J]. *Microbiological Reviews*, 1996, 60(4): 609–640.
- [78] Cai C, Yin X Y, He S Q, et al. Responses of wheat and rice to factorial combinations of ambient and elevated CO₂ and temperature in FACE experiments[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 856–874.
- [79] Bremner J M, Blackmer A M. Nitrous oxide: emission from soils during nitrification of fertilizer nitrogen[J]. *Science*, 1978, 199(4326): 295–296.
- [80] 王从, 李舒清, 刘树伟, 等. 大气 CO₂ 浓度和温度升高对稻麦轮作生态系统 N₂O 排放的影响[J]. *中国农业科学*, 2018, 51(13): 2535–2550.
- [81] Carnol M, Hogenboom L, Jach M E, et al. Elevated atmospheric CO₂ in open top chambers increases net nitrification and potential denitrification[J]. *Global Change Biology*, 2002, 8(6): 590–598.
- [82] Li C S, Frolking S, Butterbach-Bahl K. Carbon sequestration in arable soils is likely to increase nitrous oxide emissions, offsetting reductions in climate radiative forcing[J]. *Climatic Change*, 2005, 72(3): 321–338.
- [83] Smith M S, Tiedje J M. Effect of roots on soil denitrification[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1979, 43(5): 951–955.
- [84] Wrage N, Velthof G L, van Beusichem M L, et al. Role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(12/13): 1723–1732.
- [85] Ottman M J, Kimball B A, Pinter P J, et al. Elevated CO₂ increases sorghum biomass under drought conditions[J]. *New Phytologist*, 2001, 150(2): 261–273.
- [86] 徐华, 邢光喜, 蔡祖聪, 等. 土壤水分状况和质地对稻田 N₂O 排放的影响[J]. *土壤学报*, 2000, 37(4): 499–505.
- [87] Meijide A, Gruening C, Goded I, et al. Water management reduces greenhouse gas emissions in a Mediterranean rice paddy field[J]. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2017, 238: 168–178.
- [88] Peyron M, Bertora C, Pelissetti S, et al. Greenhouse gas emissions as affected by different water management

- practices in temperate rice paddies[J]. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2016, 232: 17–28.
- [89] Sun H F, Zhou S, Zhang J N, et al. Year-to-year climate variability affects methane emission from paddy fields under irrigated conditions[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(13): 14780–14789.
- [90] Kim H Y, Lim S S, Kwak J H, et al. Dry matter and nitrogen accumulation and partitioning in rice (*Oryza sativa* L.) exposed to experimental warming with elevated CO₂[J]. *Plant and Soil*, 2011, 342(1/2): 59–71.
- [91] Klironomos J N, Allen M F, Rillig M C, et al. Abrupt rise in atmospheric CO₂ overestimates community response in a model plant-soil system[J]. *Nature*, 2005, 433(7026): 621–624.
- [92] Allen L H, Kimball B A, Bunce J A, et al. Fluctuations of CO₂ in Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) depress plant photosynthesis, growth, and yield[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 284: 107899.
- [93] 范佩佩, 冯芳, 刘超, 等. 不同 CO₂ 浓度升高水平对梗稻叶片荧光特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3735–3744.
- [94] 冯芳, 范佩佩, 刘超, 等. 水稻叶绿素荧光特性对 CO₂ 浓度升高的代际响应研究[J]. *生态环境学报*, 2019, 29(3): 463–471.
- [95] 刘超, 胡正华, 陈健, 等. 不同 CO₂ 浓度升高水平对水稻光合特性的影响[J]. *生态环境学报*, 2018, 27(2): 246–254.
- [96] 孙文娟, 张晨希, 刘晓萌, 等. 不同 CO₂ 浓度升高水平对梗稻灌浆速率的影响[J]. *农业现代化研究*, 2018, 39(1): 148–154.
- [97] Torres R O, Natividad M A, Quintana M R, et al. Ratooning as a management strategy for lodged or drought-damaged rice crops[J]. *Crop Science*, 2020, 60(1): 367–380.
- [98] 熊洪, 冉茂林, 徐富贤, 等. 南方稻区再生稻研究进展及发展[J]. *作物学报*, 2000, 26(3): 297–304.