

杨敏慎, 刘晓雨, 郭 辉. 气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物的影响[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(1): 246-258.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2021.01.032

# 气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物的影响

杨敏慎, 刘晓雨, 郭 辉

(南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏 南京 210095)

**摘要:** 气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高不仅影响着农作物的生长、产量及品质等, 同时也对农业生产结构和生产制度有着不同程度的影响。本文综述了近年来全球气候变暖、CO<sub>2</sub> 浓度升高以及气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高交互作用对农作物物候期、光合作用、产量及作物安全等方面的影响, 从而为气候变化对作物影响的研究提供参考。

**关键字:** 气候变暖; CO<sub>2</sub> 浓度升高; 农作物; 光合作用; 产量

**中图分类号:** Q142.9      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-4440(2021)01-0246-13

## Effects of climate warming and elevated CO<sub>2</sub> concentration on crops

YANG Min-shen, LIU Xiao-yu, GUO Hui

(College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** Climate warming and elevated CO<sub>2</sub> concentration not only affect the growth, yield and quality of crops, but also have effects on agricultural production structure and production system. In this paper, the effects of global warming, elevated CO<sub>2</sub> concentration and their interaction on crop phenology, photosynthesis, yield and crop safety were reviewed, so as to provide reference for the research on the impact of climate change on crops.

**Key words:** climate warming; elevated CO<sub>2</sub> concentration; crops; photosynthesis; yield

近年来, 人类活动例如化石燃料的过度燃烧及森林树木的滥砍滥伐等导致了全球气候的剧烈变化<sup>[1-2]</sup>。同时, 全球气候变化对自然生态系统和人类社会产生了诸多影响, 引发了大量学者对此进行深入的研究探讨。这些研究不仅有助于更好地了解气候变化带来的实际影响, 也有助于提出并制定有效应对气候变化的措施, 同时也对未来气候变化的评估及模拟提供了帮助。

农业生态系统作为一个受人工干预的半自然生态系统, 所受到的气候变化的影响与其他生态系统不同, 对气候变化更为敏感。且农业作为人类生

活的命脉, 与日常生活息息相关, 气候变化对农业的影响成为全世界重视的焦点<sup>[3-13]</sup>, 许多学者围绕农作物对气候变化的响应进行了全面深入的研究。

全球气候变化包括全球变暖、CO<sub>2</sub> 浓度升高及降水变化等, 会引起海平面上升、冰川融化、旱灾、洪灾等极端自然灾害。气候变化不仅影响着农作物的生长、产量及品质营养等, 同时也对农业生产结构和生产制度有着不同程度的影响。气候变化也会带来更多的农业病虫害灾害。本文主要探讨气候变暖及 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物的影响。

### 1 全球气候变化现状

据政府间气候变化专门委员会第六次评估周期中的特别报告显示, 2006–2015 十年间的全球平均地表温度 (GMST) 比 1850–1900 年的平均值高 0.87 °C, 反映了工业化以来气候长期变暖的趋势。

收稿日期: 2020-07-07

作者简介: 杨敏慎 (1998–), 女, 江苏溧阳人, 硕士研究生, 主要从事农田生态系统中植物-土壤反馈研究。(E-mail) 1662455151@qq.com

通讯作者: 郭 辉, (E-mail) hui.guo@njau.edu.cn

且理论估计的和实际观测的变暖水平相匹配。由于过去和现在温室气体的排放,目前估计的人为全球变暖趋势每 10 年增加 0.2 °C<sup>[14]</sup>。

自工业革命开始后,化石燃料大量燃烧,大气 CO<sub>2</sub> 质量浓度在持续上升。1960–1992 年 CO<sub>2</sub> 以每年  $7.0 \times 10^{-7}$  mg/L 的速率增加,而 2001–2011 年增加速率急剧加快,达到了每年  $2.0 \times 10^{-6}$  mg/L<sup>[15-16]</sup>。2013 年,大气 CO<sub>2</sub> 质量浓度第一次被监测到超过  $4.00 \times 10^{-4}$  mg/L。2019 年 5 月大气 CO<sub>2</sub> 达到了  $4.157 \times 10^{-4}$  mg/L ppm<sup>[17]</sup>。

## 2 研究方法

气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物的影响受到了学者的广泛关注,根据研究目的及研究物种的不同,研究人员会采取合适的研究方法以保证研究结果的准确性和可靠性。现有的研究方法大致分为两类:一类是通过温度和 CO<sub>2</sub> 浓度升高的试验处理来研究作物的实际变化情况。常用的研究方法有室内人工增温箱、温室、CO<sub>2</sub>-温度梯度气室(CTGC)、开顶式气室(OTC)以及开放式增温(FATI, Free-air temperature increased)、开放式大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高处理(FACE, Free-air CO<sub>2</sub> enrichment),用来模拟增温和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物生产的影响;另一类是作物生长模拟模型,此模型利用数学模型方法描述农作物生理生长,并模拟作物对温度和 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应规律<sup>[18-19]</sup>。

### 2.1 试验方法

**2.1.1 开顶式气室** 开顶式气室(OTC)是顶部开放,与外界空气接触的由透明结构板围成的空间,大多是八边形、面积不大于 10 m<sup>2</sup>。OTC 通过外接供气 and 气体控制设备改变透明结构内的大气温度、气体组成或者气体浓度<sup>[20]</sup>,模拟如增温、CO<sub>2</sub> 浓度升高及降水改变等气候变化,以满足试验要求。

开顶式气室顶部开放,与大气相接,因此其中气体成分与大气相似,且通过特定设备可以精准控制其中气体浓度及结构,但风速、病虫害等条件与外界还是有所差异<sup>[15]</sup>。

**2.1.2 开放式增温及 CO<sub>2</sub> 浓度升高** 开放式试验处理是在完全开放的条件下,直接通过红外线辐射、热水管道增温等方式进行增温,喷射高浓度 CO<sub>2</sub> 气体以达到试验要求。这样既能保证不同处理下的微

环境对作物有相应的影响,同时也可以保证作物生长的大环境与外界完全相同,得到的结果更符合自然情况下温度和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对作物所产生的影响。开放式试验处理是学界普遍认为的研究温度和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对陆地生态系统影响的最佳方法<sup>[21]</sup>。

FATI、FACE 相对于 OTC 来说,由于是完全开放系统,其风速、降水、光照、病虫害及湿度等与自然环境更相似,因此得出的结果更准确更有参考性。同时,由于是完全开放系统,其热量、大气 CO<sub>2</sub> 散发较 OTC 快得多,因此为确保温度和大气 CO<sub>2</sub> 浓度保持在特定范围,需要投入更多的热量和 CO<sub>2</sub>,系统运行成本相对更高。考虑到各方面的因素,FATI、FACE 和 OTC 是目前进行气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物影响研究的最普遍最常用的方法。

### 2.2 作物生长模拟模型

作物生长模拟模型即作物模型是采用系统分析原理和计算机模拟技术,结合作物生长生理、生态、环境、气候、土壤等方面的信息,利用数学模型方法描述农作物光合、呼吸、蒸腾、营养等机理过程,定量描述作物生长、发育和生产的过程及对光、热、水、肥等环境因子的响应<sup>[22-27]</sup>,同时也可对作物生长发育过程进行动态模拟预测。此模型的核心在于对作物生长发育过程的量化及作物生产知识的综合,通过计算机语言对多方面的知识高度集成。作物生长模拟模型可以使科学研究随时随地进行重复试验,具有简单快捷的优势。理想的作物模型具有系统性、动态性、预测性、通用性、易使用性和灵活性等特点<sup>[28-33]</sup>。

20 世纪 60 年代,超级计算机出现,计算机科学开始兴起,作物生长模拟模型开始有了萌芽。经过几十年的发展,逐渐形成了较为成熟的作物生长模拟模型,不同国家根据实际情况也形成了各自的作物生长模拟模型。如今国外较为成熟的作物生长模拟模型大致有 3 类:荷兰“de Wit 学派”提出的一系列模型,美国 DSSAT 系列模型及澳大利亚 APSIM 系列模型<sup>[28-30]</sup>。国内的作物生长模拟模型从 20 世纪 80 年代开始萌芽,虽然开始时间较晚,但经过不断地学习探索,也形成了成熟、有特色的作物生长模拟模型<sup>[30]</sup>。

## 3 气候变暖对农作物的影响

### 3.1 气候变暖对农作物物候的影响

植物物候期是指植物生长过程中应对环境变

化表现出的生活史对策,在一定意义上决定着植物本身的生存繁衍和其群落物种的多样性保持<sup>[34-35]</sup>。作物的物候期一般包括播种期、抽穗期、开花期、成熟期及生育期长度等<sup>[36]</sup>。物候期是农作物生产管理的重要依据。由于作物的适应进化以及长期的人工干预,作物的物候期已与气候形成了稳定的耦合关系,物候期变化可以客观地直接或间接反映出气候变化,是气候变化研究中较为关键的指标。目前,常用的研究物候期变化的方法有:田间试验观测法、统计分析法、模型模拟法及遥感反演法等。

气候变暖通常会提高作物的生长速率,使作物生育期变短,导致农作物减产。有研究结果显示,气候变暖特别是更高的春季平均气温对冬小麦的抽穗期和开花期有显著影响,如气温升高会使澳大利亚、美国、阿根廷和德国等地的冬小麦的抽穗期和开花期提前<sup>[37-40]</sup>。有学者将1961–2000年德国苹果、玉米等作物的生育期数据整合分析发现,全球气候变暖使作物的生育期提前,尤其对春季前期的物候期有显著的影响<sup>[41]</sup>。另有德国学者对比了德国20种一年生和多年生作物的物候期,结果表明,相比一年生作物对春季平均气温的响应,多年生作物有更显著的响应<sup>[42]</sup>。小麦的生长模型模拟结果显示,在澳大利亚和阿根廷等地,小麦生育期会随着气温升高而提前,在整个生育期内,平均温度每提高1℃,生育期大致会缩短7d<sup>[36,40]</sup>。关于大豆的生长模型研究预测结果显示,气温上升2℃会让大豆的开花期及结荚期有所提前,最终缩短大豆的营养生长期<sup>[43]</sup>。

国内关于作物物候期的研究发现,典型作物如小麦、玉米和水稻等在气温升高的情况下,营养生长期一般都会缩短,而生殖生长期会延长,并且生育期的变化具有地理和物种特异性<sup>[37]</sup>。基于全球变暖对春小麦和冬小麦物候期影响的多站点联合或整合研究发现,全球变暖会提前40%站点的小麦抽穗期和成熟期,同时延长60%站点的小麦生殖生长期,另有30%站点的小麦营养生长期和生育期显著缩短<sup>[44-45]</sup>。春小麦和冬小麦由于其自身品种和生长季节的不同,其物候期变化随气温的改变有差异,相比之下,冬小麦的变化比春小麦更明显。基于1980–2010年华北平原夏玉米的物候期数据整合分析发现,随着气候变暖,夏玉米的营养生长期缩短,成熟期推迟,生殖生长期和生育期有延长<sup>[46-47]</sup>。玉

米生育期的变化与气候因子的种类相关,玉米生育期与平均气温呈负相关关系,而与日照时间及有效积温等呈正相关关系<sup>[48]</sup>。对于种植水稻的长江中下游地区,气温升高对单季稻和双季稻的影响不一样,对于单季稻来说,移栽期提前了,但抽穗期、成熟期有所延迟,营养生长期、生殖生长期和全生育期都有延长;而双季稻的移栽期、抽穗期和成熟期都提前了,且营养生长期、全生育期缩短,只有生殖生长期是延长的<sup>[49]</sup>。因此,全球变暖对作物物候期的影响因物种、品种、种植方式、播种季节和地理位置的差异各有不同。

### 3.2 气候变暖对农作物光合作用的影响

植物的光合作用是植物体吸收光能,转化为生长所需的化学能,利用CO<sub>2</sub>、无机盐和水释放氧气、产生葡萄糖的过程。光合作用有光反应和暗反应2个阶段,包含光吸收、电子传递、光合磷酸化和碳同化等步骤。光照、CO<sub>2</sub>、水分、温度和叶绿素含量都是光合作用的重要影响因子。气温升高主要从影响光合系统和光合产物运输两个方面抑制作物的光合作用。具体来说,一方面高温会破坏叶绿体和细胞质的结构,降低叶片叶绿素含量,使叶绿体内的酶钝化,破坏光系统PSⅡ,最终影响作物的光合速率;另一方面,高温可能抑制光合产物的积累和转运,导致光合产物无法利用,降低光合速率<sup>[36,50-51]</sup>。

同时,高温会增加植物的呼吸作用和蒸腾作用,导致光合作用速率降低。早期研究结果显示,气温升高会使作物叶片的气孔导度下降,减少光合作用原料CO<sub>2</sub>的吸收,减缓光合作用的速率。但后来的研究表明高温造成的光合作用速率下降是非气孔限制因素导致的<sup>[52-53]</sup>。一定范围内的气温升高可以提高作物的净光合作用速率、气孔导度和蒸腾作用等,对植物的生长有促进作用,而气温过高会降低作物的光合作用,导致作物的正常生长发育被中断或终止,对作物产生不利影响<sup>[54-55]</sup>。

气候变暖对叶片叶绿素荧光参数和气孔也会产生影响。研究结果表明,气温每升高1℃,野生大豆叶片光系统PSⅡ潜在量子效率降低6.1%,实际电子传递效率的量子效率上升30.3%,电子传递效率增加32.9%,且使光化学猝灭系数(*qP*)上升34.3%,但叶片叶绿素非光化学猝灭系数(*NPQ*)降低33.5%。光化学猝灭系数表示的是光系统Ⅱ天线色素吸收的光能可用于电子传递的部分,而非光



化学猝灭系数相反,表示的是吸收的光能过多,不能用于电子传递,而以热的形式释放的光能份额,是植物的自我保护机制,在一定程度上保护光合系统<sup>[56-57]</sup>。增温能使玉米叶片的气孔指数显著增加,但不改变气孔密度。玉米叶片气孔在增温的环境下张开度也有变化,气孔长度缩短了 18%,而宽度增长了 26%,进而使气孔的面积增大了 31%、周长增长了 13%。气温升高增加了玉米叶片 50% 的净光合速率,163% 的气孔导度和 81% 的蒸腾速率<sup>[58]</sup>。

气温过高会对作物产生不利影响。当气温过高时,小麦叶片会加速成熟且过快衰老,因此光合作用持续的时间大幅度缩短,减缓了小麦的光合作用速率。小麦的光合速率随温度上升,在 5℃ 时,小麦的光合速率只有最大光合速率的 25%,达到最佳温度后,光合速率减缓,气温达到 40℃ 时,小麦正常的生理活动停止<sup>[59-60]</sup>。气温升高 1℃,小麦拔节期叶片净光合速率有所提高,若上升 2~3℃,会开始限制光合作用<sup>[61]</sup>。增温会降低水稻生长时的蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度,从而降低水稻的净光合速率。还有研究表明,水稻剑叶受到高温胁迫时开放的光系统 II 反应中心量子效率和实际光化学效率均下降,进而净光合作用效率显著下降,且相对于耐热品种,热敏品种的下降更多<sup>[62-63]</sup>。

全球气温升高呈不平衡性,夜间温度升高要强于白天,因此夜间温度升高对作物的生长影响更大。现有关于夜间增温对作物光合作用影响的试验研究有很多,但相关结论并不一致<sup>[36]</sup>。有关水稻的研究结果显示,对照组和夜间增温的水稻植株的暗呼吸速率分别是 15% 和 19%,因此,暗呼吸速率随夜间温度升高而增加,加快了叶片中碳水化合物的消耗,且夜间增温的植株叶面积有所增大、全天净 CO<sub>2</sub> 吸收量较高,可用于光合作用的原料增多,因此,夜间增温刺激了水稻的光合作用<sup>[64]</sup>。夜间增温处理下,水稻叶绿素含量在抽穗前变化不明显,之后显著下降;在分蘖期、拔节期、抽穗期、灌浆期和成熟期,相比于对照处理,夜间增温使叶绿素含量分别下降 0.20%、2.75%、6.31%、10.77% 以及 32.03%,且使光合速率分别降低 26.16%、15.09%、22.45%、19.64% 以及 4.24%,这些结果表明夜间增温对水稻光合作用有显著影响<sup>[65]</sup>。夜间增温会使灌浆期的小麦净光合速率和气孔导度下降,但胞间 CO<sub>2</sub> 浓度有所上升<sup>[66]</sup>。有关大豆的研究结果显示,夜间增温

的大豆相比于对照处理,光合速率降低 10%~14%,尤其在鼓粒期下降最为显著<sup>[67]</sup>。夜间增温也会通过影响有关叶绿素合成或光合作用的酶的活性,以及光系统 PS II 电子转运和细胞膜结构功能,对光合作用产生抑制作用<sup>[36,68-70]</sup>。夜间增温对光合作用的影响机理有很多,对不同作物也会产生不同影响。

### 3.3 气候变暖对农作物产量的影响

作物产量是农业生产的重要目标之一,气候变暖对作物产量产生的影响已经成为当今社会的热点问题,了解气候变暖如何影响粮食生产至关重要。气温的升高会影响作物的生长期,最终影响作物产量<sup>[71]</sup>。一方面有研究结果显示,气温持续升高对作物产量有促进作用<sup>[72-73]</sup>,另一方面有试验研究和模型模拟结果显示,增温会使作物产量下降<sup>[36]</sup>。据报道,仅温度变化就可能对作物生产产生巨大的负面影响,全球范围内已经确定了植物遭受高温胁迫的热点地区<sup>[74-77]</sup>。

利用红外加热的方法进行增温,人们开展了大规模的田间试验研究增温对小麦生长的影响。结果显示,小麦产量会随着增温逐渐减少,当平均气温 15℃ 时,小麦产量大致为每 1 hm<sup>2</sup> 8 t,但当平均温度达到 28℃、最高气温高于 34℃ 时,达到了小麦生长的临界温度,生长停滞,作物未能生长到开花期和成熟期,产量为零。有生长模型模拟结果显示,气候变暖已减缓了大部分地区小麦产量的增长,气温每升高 1.0℃,全球小麦产量约下降 6%<sup>[74]</sup>。另一为期 5 年的开放增温试验结果显示,1.5℃ 的增温能使小麦产量提高 16%<sup>[40]</sup>。开放式增温(FATI)试验结果表明,在室温基础上增温 2.0℃,小麦和水稻产量平均分别减少 12.1% 和 8.5%<sup>[78]</sup>。通过分析长期历史数据可发现,日最低气温上升 1.0℃,水稻产量将会下降 10%,但日最高气温对水稻并没有显著影响<sup>[79]</sup>。将 1982-1998 年的数据整合分析发现,美国的玉米和大豆在增温的影响下,产量降低了 17%<sup>[80]</sup>。中国近 30 年受到极端高温胁迫,导致全国的水稻产量下降了 6.1%<sup>[81-82]</sup>。全球变暖可能对喜凉作物和喜温作物的种植产生不同的影响。喜凉作物如小麦、马铃薯等的种植面积会随着气温升高而减小,而喜温作物如玉米、大豆的种植面积随着气温升高而增大<sup>[12,83-84]</sup>。因此,气候变暖提高了玉米、大豆的生产力,但也降低了小麦、马铃薯的产量。

整合分析相关研究发现,气候变暖对作物的影

响主要有 6 个途径(图 1):1、气候变暖使作物的物候期有所提前,导致生育期缩短,减少了生长所需的同化物的积累,因此产量降低<sup>[79,85-86]</sup>;2、变暖会使处在生殖期的作物不育,降低结实率,最终穗和穗粒数减少,穗粒饱满度降低,粒质量也减少,从而作物产量和质量均有所下降<sup>[87-88]</sup>;3、高温降低了作物的光合速率,且夜间增温提高了呼吸作用,光合产物的积累减少、消耗增多,产量降低<sup>[89-92]</sup>;4、高温使灌浆期

的作物灌浆进程加快,灌浆期缩短,谷物的粒质量下降,产量减少<sup>[93]</sup>;5、变暖会使作物叶片表面的气孔关闭,气孔导度减小,从而降低了水分的利用效率,产量因此降低<sup>[94-95]</sup>;6、变暖会引起农业病虫害频发,影响作物的生长,使作物产量和质量大幅度降低<sup>[96]</sup>。变暖对作物产量的影响也会因为作物品种、灌溉方式、播种制度等的差异有所不同。

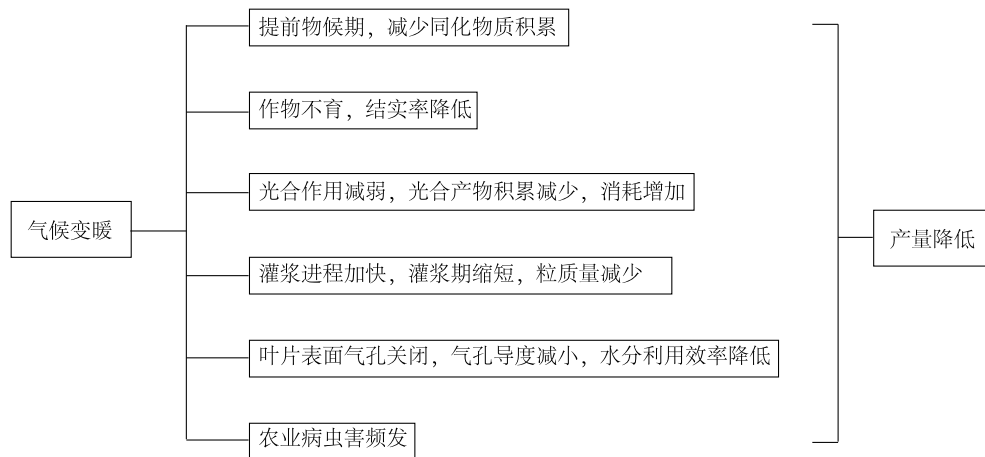


图 1 气候变暖对农作物产量的影响

Fig.1 Effects of climate warming on crop yield

## 4 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物的影响

### 4.1 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物生理生长的影响

CO<sub>2</sub> 作为农作物光合作用必不可少的原料之一,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高会直接影响农作物的生理生化过程,比如地上地下生物量、水分利用效率、光合作用、呼吸作用和气孔导度等。CO<sub>2</sub> 浓度升高对作物的生长发育和生理生化等都有显著的促进作用<sup>[61]</sup>。据开放式大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加试验研究结果显示,CO<sub>2</sub> 浓度上升 200 μmol/mol 时对水稻拔节期和抽穗开花期的光合作用有明显的促进作用<sup>[97-99]</sup>。且在此浓度下,水稻叶片的光合作用氮素利用效率显著提高<sup>[99]</sup>。短期的 CO<sub>2</sub> 浓度升高会在一定程度上促进水稻的光合作用,使光合速率提高 40%,但长期的 CO<sub>2</sub> 浓度升高,则会对光合作用产生负面影响。具体从两个方面体现:一方面高浓度 CO<sub>2</sub> 对作物光合作用的促进作用随时间逐渐减弱直至消失,出现光合适应。例如,水稻会出现光适应现象,即水稻的光合速率不再增加更甚会出现下降的现象,这种现象在梗稻及籼稻中都有出现。光适应现象与气

孔导度并无直接关系,是由于光合作用中 *Rubisco* 酶含量和活性降低导致的<sup>[19,21,100-102]</sup>。另一方面,负反馈机制对光合作用有抑制。长期 CO<sub>2</sub> 浓度升高引起光合速率下降,也可能是因为初期 CO<sub>2</sub> 浓度升高加快了光合作用速率,积累了大量的淀粉和蔗糖,而作物的生长过程中无法代谢全部的有机物,作物体内有负反馈机制,从而抑制了光合作用,因此光合速率下降<sup>[15]</sup>。大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高会增加大豆、小麦、玉米和大白菜的光合速率<sup>[103]</sup>,当 CO<sub>2</sub> 浓度倍增后,大豆、小麦、玉米和大白菜的净光合速率分别增加了 63%、31%、16% 和 68%<sup>[104]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度升高使大豆的光化学猝灭系数和非光化学猝灭系数分别下降 14.4% 和 33.9%<sup>[56]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度升高对 C3 和 C4 作物的光合作用都有促进作用,但 CO<sub>2</sub> 浓度升高对 C3 作物的促进作用比 C4 作物高很多,大约是 3 倍左右。在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增的情况下,C3 作物的光合速率能提高 10%~50%,而 C4 作物的光合速率仅提高 10%,甚至更小<sup>[104]</sup>。且 2 种作物出现光适应现象的 CO<sub>2</sub> 浓度也不相同,C4 作物在 CO<sub>2</sub> 质量浓度达到 4.00×10<sup>-4</sup> mg/L 时开始出现光适应现象,而 C3 作物

在 CO<sub>2</sub> 质量浓度达到  $1.00 \times 10^{-3}$  mg/L 时才会出现光适应现象<sup>[15]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度升高会使作物叶片的部分气孔关闭或张开度减小,使气孔导度下降,进而降低叶片单位面积上的蒸腾强度,有研究表明,小麦、玉米和棉花都会出现此现象。且对 C3 和 C4 作物来说,C3 作物在高 CO<sub>2</sub> 浓度影响下,气孔导度和蒸腾速率的降幅均高于 C4 作物<sup>[104]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度增加会促进马铃薯的光合作用,减少叶片的蒸腾作用,同时增加水分利用效率<sup>[105]</sup>。有试验结果表明,当大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高 350~700  $\mu\text{mol/mol}$  时,马铃薯冠层的光合速率能提高 80%,但在不同生长期也略有差异<sup>[105]</sup>。

CO<sub>2</sub> 浓度升高除了对光合作用产生直接影响外,也会通过光合作用对作物生理生化过程的其他方面产生间接影响。CO<sub>2</sub> 浓度升高会促进作物地上部和地下部的生长,对根的长度、密度、数量、根际分泌物都有影响,也对根的生物量和根冠比有促进作用<sup>[106-107]</sup>,同时也会使叶片的生长加速,增大叶面积和叶面积指数<sup>[108-109]</sup>,增加作物植株高度。例如,高 CO<sub>2</sub> 浓度会使大豆叶片表面多形成一层栅栏细胞<sup>[110-111]</sup>,也增加了大豆植株的总叶片数,高浓度的 CO<sub>2</sub> 也会增大水稻茎顶端分生组织和叶原基长度,使水稻拥有更多的分蘖数<sup>[112]</sup>。有研究结果显示,高 CO<sub>2</sub> 浓度下,C3 作物的地上部生物量平均增加了 20%<sup>[113]</sup>。当 CO<sub>2</sub> 浓度上升到 950  $\mu\text{mol/mol}$  时,大豆的呼吸速率会下降 40% 左右<sup>[104]</sup>。高 CO<sub>2</sub> 浓度使大豆长出更多的新叶片,也推迟了大豆的生殖生长<sup>[114]</sup>,但同时也促进了大豆的淀粉、糖等有机物的代谢,以及糖酵解、三羧酸循环和线粒体电子转移链相关基因的表达<sup>[115]</sup>。对于小麦来说,高 CO<sub>2</sub> 浓度会使其根系统中侧根的分支数量增加,长度增大,叶片的单位面积含氮量增加。CO<sub>2</sub> 浓度的升高会使马铃薯的叶片衰老速度加快,开花期有所提前,干物质累积增多,生物量也有所增加<sup>[105]</sup>。FACE 试验结果显示,高 CO<sub>2</sub> 浓度下,大多数水稻的抽穗期、成熟期都有所提前,但也有少部分水稻品种会延后,这种变化往往与光合作用产生的糖和淀粉的积累和代谢有关。同时 CO<sub>2</sub> 浓度升高会使水稻生育前期的叶面积指数增加,而生育后期的叶片变厚,干质量增加,叶面积指数也相对下降<sup>[18]</sup>。

#### 4.2 CO<sub>2</sub> 浓度升高对作物产量和作物品质的影响

CO<sub>2</sub> 浓度升高会促进作物的生长发育,使作物

地上地下生物量增加,也会对呼吸作用有所抑制,提高水分利用效率,最终使作物产量有所增加(图 2)<sup>[104]</sup>。在高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下,水稻、花生、大豆、扁豆和小麦等作物的茎生物量的增加会增加种子产量,因为作物在 CO<sub>2</sub> 的促进下,会产生更多更厚的叶片,更多的分蘖数以及更发达的根系,最终使花和果实更多,产量增加<sup>[103]</sup>。但当作物长期处于高 CO<sub>2</sub> 浓度下,会出现光适应效应,限制产量的增加。有研究结果表明,当 CO<sub>2</sub> 浓度上升 200  $\mu\text{mol/mol}$  时,水稻产量增加 12.9%~14.8%<sup>[116]</sup>,冬小麦产量增加 24.6%<sup>[117]</sup>。当 CO<sub>2</sub> 浓度倍增时,水稻产量增加 30.73%<sup>[118]</sup>。有关水稻的 FACE 试验结果显示,粳稻在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的条件下产量有显著的提高;籼稻的每穗颖花数、结实率和千粒质量都有提高,且比粳稻更显著,但籼稻的颖花会出现退化<sup>[18]</sup>。在关于小麦的研究中,气室条件和 FACE 条件下的 CO<sub>2</sub> 浓度升高都会使小麦增产。气室条件下,CO<sub>2</sub> 质量浓度每上升  $1.0 \times 10^{-6}$  mg/L,小麦增产 0.072%~0.140%,在 FACE 处理下增幅较小,只有 0.068%。同样,过高的 CO<sub>2</sub> 浓度会抑制小麦产量的增加<sup>[119-120]</sup>。在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,CAM 作物(具景天酸代谢途径的作物)、C3 作物、C4 作物的产量提高 15%、49%、20%,豆科作物、根和茎块作物和蔬菜的产量分别提高 44%、48% 和 37%。当 CO<sub>2</sub> 浓度上升到 850  $\mu\text{mol/mol}$  时,水稻和小麦等 C3 作物的产量增加 40%,而玉米等 C4 作物的产量只增高 15%<sup>[104]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度上升会增加大豆的荚果数和每个荚果里的种子数,使最终产量增加,但单个种子的质量没有明显变化<sup>[121]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度的升高会增加玉米的产量,且玉米产量与叶面积指数有正相关关系,玉米的叶面积越大,产量就越高<sup>[122]</sup>。对 18 种基因型大豆的研究结果显示,CO<sub>2</sub> 浓度升高能使不同生长期的大豆平均增产 9%<sup>[123]</sup>。

在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的情况下,随着农作物产量的增加,作物的品质却有所下降。作物吸收了更多的碳,氮的吸收量无变化或减少,因此碳氮比升高,作物体内的蛋白质含量降低<sup>[104]</sup>。作物中氮含量的下降也有可能是因为高 CO<sub>2</sub> 浓度提高了作物的生物量,从而对作物体内的氮产生了稀释。同时,作物体内的矿物元素如铁和锌等含量降低,使作物的营养价值下降<sup>[103]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度倍增的情况下,全球农作物



的碳吸收量会增加 21%~26%<sup>[124]</sup>。关于大豆的研究结果显示,在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,大豆籽粒中的钙、锌和硒等元素的含量有所增加,但钾和铁的含量有所降低;籽粒中的油酸相对含量有所增加,脂肪含量也增加了 8.5%,氨基酸和蛋白质含量相对减少。油酸能提高大豆油的品质,脂肪能增加出油率,大豆产量、出油量和油的品质都有明显的提高<sup>[125-126]</sup>。在对水稻的研究中,CO<sub>2</sub> 浓度升高会使水稻的精米率和糙米率有所下降,但精米和糙米的产量都有所上升,籽粒氮含量下降<sup>[127]</sup>。同时,CO<sub>2</sub> 浓度升高对水稻的强势粒、中势粒、弱势粒有显著影响。高 CO<sub>2</sub> 浓度能显著提高水稻的强势粒、弱势粒占穗质量比

例,但中势粒所占比降低,水稻的有效穗粒数有所增加<sup>[116]</sup>。一般情况下,高 CO<sub>2</sub> 浓度能使 C3 作物的氮含量降低 9%~16%,C4 作物氮含量降低 7%<sup>[104,128]</sup>。通过开顶式气室研究结果显示,CO<sub>2</sub> 浓度上升会提高小麦籽粒的脂肪、赖氨酸和蛋白质含量,降低淀粉含量,使品质提高。也有试验结果表明,高 CO<sub>2</sub> 浓度能使作物吸收更多的营养物质,提高作物品质,如水果糖分增多、小麦氮素吸收增加等。有研究结果表明,CO<sub>2</sub> 浓度上升,小麦吸收的氮量增多,氮素的利用率提高了 1 倍,最终氮素的收获指数上升了 1%~2%<sup>[120,129]</sup>。

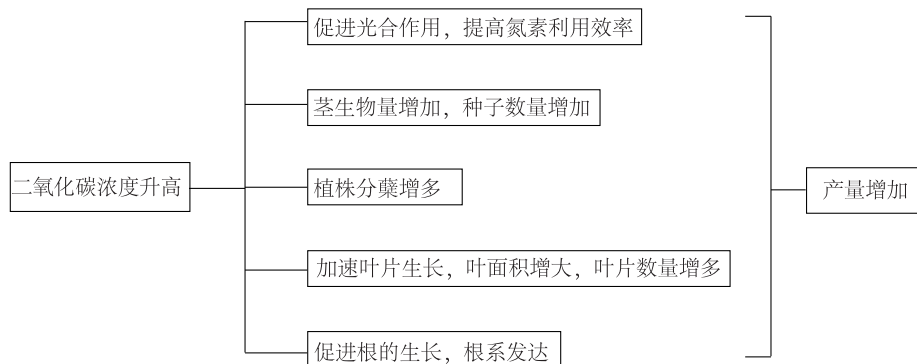


图 2 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物产量的影响

Fig.2 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on crop yield

## 5 气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物的交互影响

### 5.1 气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物生理生化过程的影响

温度和 CO<sub>2</sub> 是光合作用的 2 个重要影响因子,当 CO<sub>2</sub> 浓度发生改变时,作物光合作用的最适温度也会随之改变。植物的光合最适温度会随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高上升 5~10 ℃<sup>[104]</sup>。由于光合作用最适温度的上升,温度和 CO<sub>2</sub> 浓度同时升高通常能够协同促进作物的光合速率的提高<sup>[18]</sup>。研究结果表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高对酸橘光合作用有促进,且该促进效果在夏天明显高于冬天,表明气温升高能进一步提高 CO<sub>2</sub> 浓度升高对光合作用的促进作用。这种协同促进作用在水稻中也有体现,T-FACE 系统下,CO<sub>2</sub> 浓度和温度同时升高会使水稻在拔节期、抽穗期和灌浆期的最大光合速率增加 26.1%、17.6%和

10.4%,且相较于群体光合作用,单叶光合作用受到的影响更大<sup>[18,104]</sup>。增温和 CO<sub>2</sub> 浓度升高的交互作用也可能对有些作物的光合作用产生负面影响。比如,CO<sub>2</sub> 浓度升高虽然能在一定程度上减少气温升高对大豆光合作用产生的不利影响,但 CO<sub>2</sub> 浓度和气温同时升高仍然使大豆的光合速率相对对照下降了 34.3%<sup>[56]</sup>。

气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对作物的生育期有影响。CO<sub>2</sub> 浓度升高后,作物叶片气孔导度和蒸腾作用都有所下降,但气温升高会通过提高叶片内的水汽压来增加叶片蒸腾作用,相应地减小了 CO<sub>2</sub> 浓度升高对蒸腾作用的不利影响<sup>[130]</sup>。气温和 CO<sub>2</sub> 浓度升高处理下,马铃薯的叶片气孔导度相对对照平均降低了 43.4%,蒸腾速率也有下降,但马铃薯的水分利用效率较对照提高了 76.8%<sup>[105]</sup>。一方面,CO<sub>2</sub> 浓度升高会使水稻叶片气孔关闭,导致水稻冠层的温度升高;另一方面,气温升高会由于蒸腾降温

作用使作物冠层温度下降。从而气温和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对水稻冠层温度影响较小<sup>[19]</sup>。

## 5.2 气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物产量的交互影响

气温和 CO<sub>2</sub> 浓度同时升高对作物的产量具有交互效应。有关水稻的研究结果显示,增温和 CO<sub>2</sub> 浓度升高处理对早稻的籽粒产量有促进作用,相较于对照籽粒产量增加了 11.7%<sup>[131]</sup>;对于晚稻,增温和 CO<sub>2</sub> 浓度增加交互处理能够通过增加千粒质量和有效穗数增加晚稻产量,相比对照能使产量增加 14.0%,且比增温和 CO<sub>2</sub> 浓度升高单独处理影响更大<sup>[132]</sup>。研究结果显示,马铃薯的平均单株薯块质量在增温和 CO<sub>2</sub> 浓度升高交互处理下也有所提高,相较对照增加了 54.9%,同时,鲜茎质量也相对增加了 40.6%<sup>[105]</sup>。大豆单株籽粒质量在增温和 CO<sub>2</sub> 浓度升高的情况下有增加的趋势<sup>[133]</sup>。另有研究结果证明,CO<sub>2</sub> 浓度升高对作物的增产效果会被增温减弱。有印度学者通过作物生长模型模拟发现,CO<sub>2</sub> 浓度倍增能提高 50%的作物产量,但温度升高 3℃ 会抵消此增产效果。例如,CO<sub>2</sub> 浓度倍增使水稻的产量增加 15%,但同时气温升高 2℃ 后,增产效果完全抵消;同样的,小麦产量在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增后提高了 15%,但同时增温 3℃ 后无增产效果<sup>[104]</sup>。

## 6 总结

近年来,全球气候变化速度加快,形势严峻,受到人们越来越多的关注。农业作为国民经济的命脉,其受到气候变化的影响也是人们热议的话题。研究人员对气候变化尤其是气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对农作物影响的研究也日益增多。研究内容随着环境变化在不断调整和增加,研究方法也从最开始的人工气室、温室等方法发展到现在的开顶式气室、开放式试验处理以及利用计算机语言、数学模型运作的作物生长模拟模型,新的试验方法使试验结果的精确性、准确性和可靠性有明显的提升,也更加注重细节以及不同气候因子的交互效应。

已有的研究表明,气候变暖和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对作物生理、发育、生长、产量和品质都有显著影响。试验结果显示,气候变暖会加快作物的生长速率,缩短生育期,使作物的物候期有所提前;适当的增温能提高作物的光合速率,但气温过高会抑制光

合作用,最终使作物的产量有所下降。不同的增温方式,比如,日均最高、日均最低温度升高以及夜间温度升高等,对作物的生长发育和产量都有不同的影响。对于 CO<sub>2</sub> 浓度升高,短期会使光合速率加快,但长期处于高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下,作物会出现光适应现象,即光合作用不再增加或有所下降。CO<sub>2</sub> 浓度升高也会促进作物地上、地下生物量增加,植株高度上升,分蘖数增多,作物产量增加。作物品质也会因为作物体内营养元素含量受 CO<sub>2</sub> 浓度升高影响而有所改变,如 CO<sub>2</sub> 浓度升高带来的作物碳氮比的升高会导致作物籽粒蛋白质含量下降。CO<sub>2</sub> 浓度升高在一定程度上能缓解作物生长发育受气温升高而产生的不良影响。当然,对于不同物种和相同物种不同品种作物,试验结果存在一定的差异。但从总体上看,全球气候变化对农作物产生了很大的影响,且往往都是不利的,这些影响不仅体现在作物的生长发育中,也改变着作物的种植地区、种植范围、种植结构和种植制度等。

近年来,试验方法不断完善、试验内容不断细化、试验数量不断增加,但也存在着一些不足需要改进。学界大致认为相对于开顶式气室或人工温室等试验方法,FACE、FATI 等开放式模拟试验是最理想的试验方法,可以最大限度地模拟自然环境,将除了变量以外的其他影响因素控制到与自然大气相同,准确预测未来气候变化对农作物的影响。但目前 FACE 研究中,CO<sub>2</sub> 浓度上升幅度与历史观测的增长幅度不同,在以后的试验中,可以模拟真实 CO<sub>2</sub> 浓度增幅对作物的影响,为未来作物种植生产提供帮助。且由于试验地点、时空尺度及环境要素的差异,每个试验所得到的结论有所不同,不确定性较大。为解决此类问题,在未来的试验中,我们可以将田间试验的研究结果和 3S 技术运用到作物生长模拟模型中,利用生长模型更精确地获得不同环境条件下的试验结果。在人们生活需要日益增长的今天,应有更多的研究关注气候变化对作物蛋白质、维生素、矿物元素等营养物质的影响,在保证产量的同时,减少气候变化给作物营养和品质带来的不利影响。同时,我们要加强预防气候变化引起的农业病虫害和极端天气频发对农业生产带来的严重影响。

在以后的作物种植中,可以利用已有的研究结果,结合实际情况,制定完善的种植方案,加强气候资源高效利用技术研发,强化作物种植对气候变化



的应对措施,以达到高产高品质,稳定农民收入,帮助以种植业为主的贫困区脱贫致富,保障国家粮食安全,使中国农业经济维持良好的发展态势。

# 参考文献:

- [1] FIELD C B, BARROS V R, DOKKEN D J, et al. IPCC, 2014: Summary for policymakers. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [R]. Geneva: IPCC, 2014.
- [2] 朱永彬,白冰,刘昌新,等. 气候变化对我国农作物产量影响及气候损失估算[J].统计与决策,2019,35(24):85-89.
- [3] AUFFHAMMER M, RAMANATHAN V, VINCENT J R. Integrated model shows that atmospheric brown clouds and greenhouse gases have reduced rice harvests in India [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2006, 103(52):19668-19672.
- [4] KUCHARIK C J, SERBIN S P. Impacts of recent climate change on wisconsin corn and soybean yield trends [J]. Environmental Research Letters, 2008, 3(3):034003.
- [5] LUDWIG F, MILROY S P, ASSENG S. Impacts of recent climate change on wheat production systems in western Australia [J]. Climate Change, 2009, 92(3):495-517.
- [6] WANG J, MENDELSON R, DINAR A, et al. The impacts of climate change on China's agriculture [J]. Agricultural Economics, 2009, 40(3):323-337.
- [7] LOBELL D B, SCHLENKER W, COSTA-ROBERTS J. Climate trends and global crop production since 1980 [J]. Science, 2011, 333(6042):616-620.
- [8] TAO F, ZHANG Z. Adaptation of maize production to climate change in North China Plain: quantify the relative contributions of adaptation options [J]. European Journal of Agronomy, 2010, 33(2):103-116.
- [9] TAO F, ZHANG Z, ZHANG S, et al. Response of crop yields to climate trends since 1980 in China [J]. Climate Research, 2012, 54(3):233-247.
- [10] ZHANG T, HUANG Y. Impacts of climate change and inter-annual variability on cereal crops in china from 1980 to 2008 [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2012, 92(8):1643-1652.
- [11] CHEN S, CHEN X, XU J. Impacts of climate change on agriculture: evidence from China [J]. Journal of Environmental Economics & Management, 2016, 76(8):105-124.
- [12] 郭佳,张宝林,高聚林,等. 气候变化对中国农业气候资源及农业生产影响的研究进展[J].北方农业学报,2019,47(1):105-113.
- [13] 马占臣. 气候变化对中国农业生产的影响及应对策略[J].农业与技术,2014,34(3):25.
- [14] MASSON-DELMOTTE V, ZHAI P, PÖRTNER H O, et al. IPCC, 2018: Global warming of 1.5 °C. An IPCC special report on the impacts of globalwarming of 1.5 °C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [R]. Geneva: IPCC, 2018.
- [15] 宋练,蔡创,朱春梧. CO<sub>2</sub> 升高对粮食作物影响的研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(4):130-140.
- [16] HARTMANN D L, ALBERT M G, MATILDE R, et al. Observations: atmosphere and surface in climate change 2013 the physical science basis: working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [M]. New York: Cambridge University Press, 2013.
- [17] IMSTER E, DEBORAH B. Atmospheric CO<sub>2</sub> hits record high in May 2019 [R]. America: NOAA, 2019.
- [18] 杨海龙,蔡金洋. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对水稻生长发育影响的研究进展[J].安徽农业科学,2020,48(4):24-27,30.
- [19] 景立权,赖上坤,王云霞,等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度互作对水稻生长发育的影响[J].生态学报,2016,36(14):4254-4265.
- [20] 邱秋金,郑怀舟,郑宇. 开顶式气室在生态学研究中的应用进展[J].亚热带资源与环境学报,2008,3(4):72-79.
- [21] 杨连新,王云霞,朱建国,等. 开放式空气中 CO<sub>2</sub> 浓度增高(FACE)对水稻生长和发育的影响[J].生态学报,2010,30(6):1573-1585.
- [22] 黄健熙,黄海,马鸿元,等. 遥感与作物生长模型数据同化应用综述[J].农业工程学报,2018,34(21):144-156.
- [23] WILLIAMS J R. The EPIC crop growth model [J]. Transactions of the ASAE, 1989, 32(2):497-511.
- [24] DIEPEN C A, WOLF J, KEULEN H, et al. WOFOST: a simulation model of crop production [J]. Soil Use & Management, 2010,5(1):16-24.
- [25] JONES J W, HOOGENBOOM G, PORTER C H, et al. The DS-SAT cropping system model [J]. European Journal of Agronomy, 2003, 18(3):235-265.
- [26] THEODORE H, LEE H, PASQUALE S, et al. AquaCrop: the FAO crop model to simulate yield response to water [J]. Agronomy Journal, 2009, 101(3):426-459.
- [27] MOULIN S, BONDEAU A, DELECOLLE R. Combining agricultural crop models and satellite observations: from field to regional scales [J]. International Journal of Remote Sensing, 1998, 19(6):1021-1036.
- [28] 赵福成,谭永平,包斐,等. 作物生长模拟模型及其在玉米上的应用综述[J].农业科技通讯,2016(11):12-14.
- [29] 马波,田军仓. 作物生长模拟模型研究综述[J].节水灌溉,2010(2):1-5.
- [30] 陈恩波. 作物生长模拟研究综述[J].中国农学通报,2009,25(22):114-117.
- [31] HODGES T. Predicting crop phenology [M]. USA: CC Press, 1991.
- [32] PENNING DE VRIES F W T, JANSEN D M, BERGE TEN H F

- M, et al. Simulation of ecophysiological process of growth of several annual crops [M]. Wageningen: Pudoc, 1989.
- [33] WHISLER FD, ACOCK B, BAKER DN, et al. Crop simulation models in agronomic systems [J]. *Advances in Agronomy*, 1986 (40): 141-207.
- [34] 莫非,赵 鸿,王建华,等. 全球变化下植物物候研究的关键问题[J]. *生态学报*, 2011, 31(9): 2593-2601.
- [35] 李晓婷,陈 骥,郭 伟. 不同气候类型下植物物候的影响因素综述[J]. *地球环境学报*, 2018, 9(1): 16-27.
- [36] 张丽霞,尹季显. 气候变暖对农作物物候、光合生理特性和产量影响的研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2015, 43(29): 201-203, 218.
- [37] 赵彦茜,肖登攀,柏会子,等. 中国作物物候对气候变化的响应与适应研究进展[J]. *地理科学进展*, 2019, 38(2): 224-235.
- [38] REZAEI E E, SIEBERT S, EWERT F. Intensity of heat stress in winter wheat—phenology compensates for the adverse effect of global warming [J]. *Environmental Research Letters*, 2015, 10(2): 024012.
- [39] HU Q, WEISS A, SONG F, et al. Earlier winter wheat heading dates and warmer spring in the US Great Plains [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 135(1): 284-290.
- [40] SADRAS V O, MONZON J P. Modelled wheat phenology captures rising temperature trends: Shortened time to flowering and maturity in Australia and Argentina [J]. *Field Crops Research*, 2005, 99(2): 136-146.
- [41] CHMIELEWSKI F M, MÜLLER A, BRUNS E. Climate changes and trends in phenology of fruit trees and field crops in Germany, 1961- 2000 [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 121(1): 69-78.
- [42] NICOLE E, TIMH S, ANNETTE M. Trends and temperature response in the phenology of crops in Germany [J]. *Global Change Biology*, 2010, 13(8): 1737-1747.
- [43] BOOTE K J. Improving soybean cultivars for adaptation to climate change and climate variability [M]. West Sussex, UK: John Wiley and Sons, Ltd, 2011.
- [44] TAO F L, ZHANG S, ZHAO Z. Spatiotemporal changes of wheat phenology in China under the effects of temperature, day length and cultivar thermal characteristics [J]. *European Journal of Agronomy*, 2012, 43(43): 201-212.
- [45] TAO F L, ZHANG S, ZHANG Z, et al. Maize growing duration was prolonged across China in the past three decades under the combined effects of temperature, agronomic management, and cultivar shift [J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3686-3699.
- [46] WANG Z, CHEN J, LI Y, et al. Effects of climate change and cultivar on summer maize phenology [J]. *International Journal of Plant Production*, 2016, 10(4): 509-526.
- [47] XIAO D P, QI Y Q, SHEN Y J, et al. Impact of warming climate and cultivar change on maize phenology in the last three decades in North China Plain [J]. *Theoretical & Applied Climatology*, 2016, 124(3/4): 653-661.
- [48] LIU Y J, QIN Y, GE Q S, et al. Responses and sensitivities of maize phenology to climate change from 1981 to 2009 in Henan Province, China [J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2017, 27(9): 1072-1084.
- [49] TAO F L, ZHANG Z, SHI W J, et al. Single rice growth period was prolonged by cultivars shifts, but yield was damaged by climate change during 1981-2009 in China, and late rice was just opposite [J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(10): 3200-3209.
- [50] 张 强,邓振镛,赵映东,等. 全球气候变化对我国西北地区农业的影响 [J]. *生态学报*, 2008, 28(3): 1210-1218.
- [51] BARBER J, ANDERSSON B. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis [J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 1992, 17(2): 61-66.
- [52] 赵玉国,王新忠,吴沿友,等. 高温胁迫对拔节期水稻光合作用和蒸腾速率的影响 [J]. *贵州农业科学*, 2012, 40(1): 41-43.
- [53] DEMMING B, BJRKMAN O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77k) and photon yield of O<sub>2</sub> evolution leaves of higher plants [J]. *Plant*, 1987, 46: 171-184.
- [54] 高文娟,黄 璜. 模拟增温对植物生长发育的影响 [J]. *作物研究*, 2010, 24(3): 205-208, 214.
- [55] 石福孙,吴 宁,吴 彦,等. 模拟增温对川西北高寒草甸两种典型植物生长和光合特征的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 2009, 15(6): 750-755.
- [56] 胡晓雪,杜维俊,杨珍平,等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和气温升高对野生大豆光合作用的影响 [J]. *山西农业科学*, 2015, 43(7): 798-801, 853.
- [57] 何 川,刘国顺,蒋士君. 连作对植烟土壤微生物群落多样性的影响 [J]. *江西农业大学学报*, 2012, 34(4): 658-663.
- [58] 郑云普,徐 明,王建华,等. 玉米叶片气孔特征及气体交换过程对气候变暖的响应 [J]. *作物学报*, 2015, 41(4): 601-612.
- [59] LAWLOR D W, MITCHELL R A C. Crop ecosystem responses to climatic change: Wheat [C]//REDDY K R, HODGES H F. Climate change and global crop productivity. New York, USA: CABI Press, 2000: 57-80.
- [60] POLLEY H W. Implications of atmospheric and climate change for crop yield and water use efficiency [J]. *Crop Science*, 2002, 42(1): 131-140.
- [61] 孟凡超,郭 军,周 莉,等. 气温、CO<sub>2</sub> 浓度和降水交互作用对作物生长和产量的影响 [J]. *应用生态学报*, 2017, 28(12): 4117-4126.
- [62] 张顺堂,张桂莲,陈立云,等. 高温胁迫对水稻剑叶净光合速率和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *中国水稻科学*, 2011, 25(3): 335-338.
- [63] 宋晓雯,王国骄,孙 备,等. 开放式增温对不同耐热性粳稻光合作用和产量的影响 [J]. *沈阳农业大学学报*, 2019, 50(6): 648-655.
- [64] KANNO K, MAE T, MAKINO A. High night temperature stimulates photosynthesis, biomass production and growth during the vegetative stage of rice plants [J]. *Soil Science & Plant Nutrition*, 2009, 55(1): 124-131.

- [65] 张祎玮, 姜运生, 朱怀卫, 等. 夜间增温对水稻生长、生理特性及产量构成的影响[J]. 中国农业气象, 2017, 38(2): 88-95.
- [66] 杨卫君, 吴高明, 高文翠, 等. 增温对北疆灌区冬小麦生长、光合和产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2018, 38(12): 1512-1518.
- [67] 董京铭, 张耀鸿, 田思懿, 等. 夜间模拟增温对大豆生长及产量的影响[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(4): 112-115.
- [68] VAGEN, INGUNN M, MOE R, et al. Diurnal temperature alterations (DIF/drop) affect chlorophyll content and chlorophyll a/chlorophyll b ratio in *Melissa officinalis* L. and *Ocimum basilicum* L. but not in *Viola × wittrockiana* Gams[J]. Scientia Horticulturae, 2003, 97(2): 153-162.
- [69] HAVAUX M, TARDY F. Temperature-dependent adjustment of the thermal stability of photosystem II in vivo: possible involvement of xanthophyll-cycle pigments[J]. Planta, 1996, 198(3): 324-333.
- [70] LARKINDALE J. Protection against heat stress-induced oxidative damage in Arabidopsis involves calcium, abscisic acid, ethylene, and salicylic acid[J]. Plant Physiology, 2002, 128(2): 682-695.
- [71] 宁金花, 申双和. 气候变化对中国农业的影响[J]. 现代农业科技, 2009(12): 251-254, 256.
- [72] MORISON J I L, LAWLOR D W. Interactions between increasing CO<sub>2</sub> concentration and temperature on plant growth[J]. Plant, Cell and Environment, 1999, 22(6): 659-682.
- [73] GÜNTHER LANG. Global warming and German agriculture impact estimations using a restricted profit function[J]. Environmental and Resource Economics, 2001, 19(2): 97-112.
- [74] ASSENG S, EWERT F, MARTRE P, et al. Rising temperatures reduce global wheat production[J]. Nature Climate Change, 2015, 5(2): 143-147.
- [75] ASSENG S, FOSTER I, TURNER N C. The impact of temperature variability on wheat yields[J]. Global Change Biology, 2011, 17(2): 997-1012.
- [76] GOURDJIAN S M, SIBLEY A M, LOBEL D B. Global crop exposure to critical high temperatures in the reproductive period: historical trends and future projections[J]. Environmental Research Letters, 2013, 8(2): 024041.
- [77] TEIXEIRA E I, FISCHER G, VAN VELTHUIZEN H, et al. Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change[J]. Agricultural & Forest Meteorology Amsterdam Elsevier, 2013, 170: 206-215.
- [78] WANG J Q, HASEGAWA T, LI L Q, et al. Changes in grain protein and amino acids composition of wheat and rice under short-term increased [CO<sub>2</sub>] and temperature of canopy air in a paddy from East China[J]. New Phytologist, 2019, 222(2): 726-734.
- [79] WANG J Q, LIU X Y, ZHANG X H, et al. Size and variability of crop productivity both impacted by CO<sub>2</sub> enrichment and warming—A case study of 4 year field experiment in a Chinese paddy[J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 2016, 221: 40-49.
- [80] WANG P, ZHANG Z, CHEN Y, et al. How much yield loss has been caused by extreme temperature stress to the irrigated rice production in China? [J]. Clim Change, 2016, 134: 635-650.
- [81] TAO F, YOKOZAWA M, XU Y, et al. Climate changes and trends in phenology and yields of field crops in China, 1981-2000[J]. Agricultural & Forest Meteorology, 2006, 138(1/4): 82-92.
- [82] 凌霄霞, 张作林, 翟景秋, 等. 气候变化对中国水稻生产的影响研究进展[J]. 作物学报, 2019, 45(3): 323-334.
- [83] 居 焯, 许吟隆, 熊 伟. 气候变化对我国农业的影响[J]. 环境保护, 2007(11): 71-73.
- [84] 李克勤. 东北三省水稻生产概况、经验及启示[J]. 中国稻米, 2004(6): 15-16.
- [85] PORTER J R, GAWITH M. Temperatures and the growth and development of wheat: a review[J]. European Journal of Agronomy, 1999, 10(1): 23-36.
- [86] PENG S, HUANG J, SHEEHY J E, et al. Rice yields decline with higher night temperature from global warming[J]. Proceedings of the National Academy of science, 2004, 101(27): 9971-9975.
- [87] MOHAMMED A R, TARPLEY L. High nighttime temperatures affect rice productivity through altered pollen germination and spikelet fertility[J]. Agricultural & Forest Meteorology, 2009, 149(6/7): 999-1008.
- [88] LELE U. Food security for a billion poor[J]. Science, 2010, 327(5973): 1554.
- [89] TUBIELLO F N, SOUSSANA J F, HOWDEN S M. Crop and pasture response to climate change[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2008, 104(50): 19686-19690.
- [90] DONG W, CHEN J, ZHANG B, et al. Responses of biomass growth and grain yield of midseason rice to the anticipated warming with FATE facility in East China[J]. Field Crops Research, 2011, 123(3): 259-265.
- [91] CHEN J, TIAN Y, ZHANG X, et al. Nighttime warming will increase winter wheat yield through improving plant development and grain growth in North China[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2014, 33(2): 397-407.
- [92] TAHIR I S A, NAKATA N. Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling[J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2005, 191(2): 106-115.
- [93] RANDALL P J, MOSS H J. Some effects of temperature regime during grain filling on wheat quality[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1990, 41(4): 603-617.
- [94] TACARINDUA C R P, SHIRAIWA T, HOMMA K, et al. The response of soybean seed growth characteristics to increased temperature under near-field conditions in a temperature gradient chamber[J]. Field Crops Research, 2012, 131: 26-31.
- [95] TACARINDUA C R P, SHIRAIWA T, HOMMA K, et al. The effects of increased temperature on crop growth and yield of soybean grown in a temperature gradient chamber[J]. Field Crops Research, 2013, 154: 74-81.



- [96] ZISKA L H, BLUMENTHAL D M, RUNION G B, et al. Invasive species and climate change: an agronomic perspective [J]. *Climatic Change*, 2011, 105(1/2):13-42.
- [97] 邵在胜,赵铁鹏,宋琪玲,等. 大气 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>3</sub> 浓度升高对水稻汕优 63 叶片光合作用的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2014, 22(4):422-429.
- [98] ADACHI M, HASEGAWA T, FUKAYAMA H, et al. Soil and water warming accelerates phenology and down-regulation of leaf photosynthesis of rice plants grown under Free-Air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) [J]. *Plant & Cell Physiology*, 55(2):370-380.
- [99] 刘晓萌,于凌飞,黄 耀,等. CO<sub>2</sub> 浓度升高下梗稻叶片光合作用对光强变化的响应[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(4):1051-1057.
- [100] CAI C, YIN X, HE S, et al. Responses of wheat and rice to factorial combinations of ambient and elevated CO<sub>2</sub> and temperature in FACE experiments [J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(2):856-874.
- [101] KIMBALL B A, KOBAYASHI K, BINDI M. Responses of agricultural crops to Free-Air CO<sub>2</sub> enrichment [J]. *Advances in Agronomy*, 2002, 77:293-368.
- [102] GESCHRW, BOOTE K J, VU J C V. Changes in growth CO<sub>2</sub> result in rapid adjustments of Ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase/oxygenase small subunit gene expression in expanding and mature leaves of rice [J]. *Plant Physiology*, 1998, 118(2):521-529.
- [103] 金奖铁,李 扬,李荣俊,等. 大气二氧化碳浓度升高影响植物生长发育的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2019, 55(5):558-568.
- [104] 房世波,沈 斌,谭凯炎,等. 大气[CO<sub>2</sub>]和温度升高对农作物生理及生产的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2010, 18(5):1116-1124.
- [105] 张秀云,姚玉璧,雷 俊,等. CO<sub>2</sub> 浓度升高与增温对马铃薯产量及品质的复合影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2019, 37(4):240-246.
- [106] BENLLOCH-GONZALEZ M, BOCHICCHIO R, BERGER J, et al. High temperature reduces the positive effect of elevated CO<sub>2</sub> on wheat root system growth [J]. *Field Crops Research*, 2014, 165:71-79.
- [107] ROGERS H H, PRIOR S A, RUNION G B, et al. Root to shoot ratio of crops as influenced by CO<sub>2</sub> [J]. *Plant Soil*, 1995, 187:229-248.
- [108] SENEWEERA S P, BASRA A S, BARLOW E W, et al. Diurnal regulation of leaf blade elongation in rice by CO<sub>2</sub> (Is it related to Sucrose-Phosphate synthase activity?) [J]. *Plant Physiology*, 1995, 108(4):1471-1477.
- [109] TAYLOR G, CEULEMANS R, FERRIS R, et al. Increased leaf area expansion of hybrid poplar in elevated CO<sub>2</sub> from controlled environments to open-top chambers and to FACE [J]. *Environmental Pollution*, 2001, 115(3):463-472.
- [110] ROGERS H H, THOMAS J F, BINGHAM G E. Response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide [J]. *Science*, 1983, 220(4595):428-429.
- [111] SMITH R A, LEWIS J D, GHANNOUM O, et al. Leaf structural responses to pre-industrial, current and elevated atmospheric [CO<sub>2</sub>] and temperature affect leaf function in *Eucalyptus sideroxylon* [J]. *Functional Plant Biology*, 2012, 39(4):285-296.
- [112] JITLA D S, ROGERS G S, SENEWEERA S P, et al. Accelerated early growth of rice at elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Plant Physiology*, 1997, 115(1):15-22.
- [113] AINSWORTH E A, LONG S P. What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub> [J]. *New Phytologist*, 2005, 165(2):351-372.
- [114] DERMODY O, LONG S P, DELUCIA E H. How does elevated CO<sub>2</sub> or ozone affect the leaf-area index of soybean when applied independently? [J]. *New Phytologist*, 2006, 169(1):145-155.
- [115] LEAKEY A D B, XU F, GILLESPIE K M, et al. Genomic basis for stimulated respiration by plants growing under elevated carbon dioxide [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106(9):3597-3602.
- [116] 袁嫚嫚,朱建国,孙义祥,等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对水稻籽粒充实度的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2019, 38(10):2251-2262.
- [117] 杨连新,李世峰,王余龙,等. 开放式空气二氧化碳浓度增高对小麦产量形成的影响[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(1):75-80.
- [118] KRISHNAN P, SWAIN D K, BHASKAR B C, et al. Impact of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on rice yield and methods of adaptation as evaluated by crop simulation studies [J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2007, 122(2):233-242.
- [119] MORGAN P B, BOLLERO G A, NELSON R L, et al. Increase in above-ground net primary production and yield of soybean is less when [CO<sub>2</sub>] is elevated in the open [J]. *Global Change Biology*, 2005, 11:1-10.
- [120] 蔡 剑,姜 东. 气候变化对中国冬小麦生产的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2011, 30(9):1726-1733.
- [121] BISHOP K A, BETZELBERGER A M, LONG S P, et al. Is there potential to adapt soybean (*Glycine max* Merr) to future [CO<sub>2</sub>] ? An analysis of the yield response of 18 genotypes in Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment [J]. *Plant Cell & Environment*, 2014, 38(9):1765-1774.
- [122] 卜现美. 空气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对玉米产量的影响[J]. *粮食科技与经济*, 2020, 45(2):103-104.
- [123] AMTHOR J S. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on wheat yield: review of results from experiments using various approaches to control CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Field Crops Research*, 2001, 73(1):30-34.
- [124] 王修兰,徐师华,崔读昌. CO<sub>2</sub> 浓度倍增及气候变暖对农业生产影响的诊断与评估[J]. *中国生态农业学报*, 2003, 11(4):52-53.

- [125] 蒋跃林,张仕定,岳伟,等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加对大豆籽粒品质的影响[J].中国粮油学报,2005,20(5):89-92.
- [126] 郝兴宇,韩雪,居辉,等. 气候变化对大豆影响的研究进展[J].应用生态学报,2010,21(10):2697-2706.
- [127] 蒋倩,朱建国,朱春梧,等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对糙米和精米中矿质营养元素含量的影响[J].江苏农业学报,2018,34(6):1217-1224.
- [128] 谢立勇,林而达. 二氧化碳浓度增高对稻、麦品质影响研究进展[J].应用生态学报,2007,18(3):659-664.
- [129] 马红亮,朱建国,谢祖彬,等. 开放式空气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对冬小麦 P、K 吸收和 C:N、C:P 比的影响[J].农业环境科学学报,2005,24(6):1192-1198.
- [130] 李伏生,康绍忠,张富仓. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对作物生理生态的影响[J].应用生态学报,2002,13(9):1169-1173.
- [131] 万运帆,游松财,李玉娥,等. CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对早稻生长及产量的影响[J].农业环境科学学报,2014,33(9):1693-1698.
- [132] 蔡威威,万运帆,艾天成,等. 空气温度和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对晚稻生长及产量的影响[J].中国农业气象,2015,36(6):717-723.
- [133] 苏营,张逸飞,牟文雅,等. 大豆主要株型和产量指标对大气 CO<sub>2</sub> 和温度升高的响应[J].生态学报,2016,36(9):2597-2606.

(责任编辑:陈海霞)