

水稻品质对主要气候变化因子的响应

王云霞, 杨连新

引用本文:

王云霞, 杨连新. 水稻品质对主要气候变化因子的响应[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(4): 822–833.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0223>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[CO₂]升高对粮食作物影响的研究进展

宋练, 蔡创, 朱春梧

农业环境科学学报. 2020, 39(4): 786–796 <https://doi.org/10.11654/jaes.2019-1360>

放牧草地氧化亚氮排放: 研究进展与展望

黄俊翔, 刘春岩, 姚志生, 郑循华, 倪长健

农业环境科学学报. 2020, 39(4): 700–706 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0093>

我国保护性耕作对农田温室气体排放影响研究进展

张国, 王效科

农业环境科学学报. 2020, 39(4): 872–881 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0102>

大气CO₂浓度和温度升高对水稻体内微量元素累积的影响

李春华, 曾青, 沙霖楠, 张继双, 朱建国, 刘钢

农业环境科学学报. 2017, 36(6): 1021–1026 <https://doi.org/10.11654/jaes.2016-1636>

农田N₂O排放时空格局的形成机理和全球评估

周丰, 崔晓庆, 尚子吟, 王琪慧

农业环境科学学报. 2020, 39(4): 680–690 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0113>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

王云霞, 杨连新. 水稻品质对主要气候变化因子的响应[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(4): 822–833.

WANG Yun-xia, YANG Lian-xin. Response of rice quality to major climate change factors[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2020, 39(4): 822–833.



开放科学 OSID

水稻品质对主要气候变化因子的响应

王云霞¹, 杨连新^{2*}

(1. 扬州大学环境科学与工程学院, 江苏 扬州 225009; 2. 扬州大学/江苏省作物遗传生理国家重点实验室培育点/粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009)

摘要: 人类活动导致的气候变化显著改变水稻的生长环境, 引发一系列生理代谢过程的变化, 进而影响水稻植株的理化性状, 最终改变稻米品质。本文总结了高浓度 CO₂、高浓度 O₃ 和高温对水稻食用和饲用品质影响的最新进展, 这些进展来自封闭式、开顶式和开放式试验研究。多数情形下, 高浓度 CO₂ 生长环境下稻米垩白增加, 可加工程度下降, 蛋白质、氨基酸和矿质元素浓度下降, 但蒸煮/食味品质可能变优; 高浓度 O₃ 环境下水稻的外观、加工、食味以及秸秆的可消化性均有变劣趋势; 高温使稻米整精米率下降、垩白增加、蛋白质浓度增加、米饭食味变差; 已有研究观察到单一气候因子对水稻品质的影响受其他环境和栽培措施的影响, 但多因子互作研究还存在大量知识空缺。未来这一领域应结合多种模拟手段, 强化多因子互作对水稻品质的复合影响及其调节机制研究。

关键词: 气候变化; 高浓度 CO₂; 高浓度 O₃; 高温; 水稻; 品质

中图分类号: X511 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-2043(2020)04-0822-12 doi:10.11654/jaes.2020-0223

Response of rice quality to major climate change factors

WANG Yun-xia¹, YANG Lian-xin^{2*}

(1. College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 2. Yangzhou University/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/ Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou 225009, China)

Abstract: The climate change caused by human activities significantly changes the growth environment of crops, and causes a series of effects in plant physiological and metabolic processes, which affects the physical and chemical properties of crops, including rice plants; Ultimately, it changes rice grain quality and feeding value of rice straw for animals. This review summarized the latest progress of the effects of high concentration of CO₂, O₃ and high temperature on the grain quality of rice and feeding value of rice straw, which derived from experimental studies using closed chambers, open-top chambers and open-air field gas enrichment systems. In most cases, grains harvested from rice plants grown under elevated CO₂ concentration had increased grain chalkiness, poor processing suitability, lower concentrations of proteins, amino acids and mineral elements, but a possibility of better cooking / eating quality. Rice grains obtained from plants grown in high O₃ concentration environment showed a tendency of quality deterioration in grain appearance, processing suitability and palatability of cooked rice, as well as the digestibility of rice straw for animals. High temperature decreased the head rice percentage, increased the grain chalkiness and protein concentration, lowered the palatability of cooked rice. It had been observed that the effects of single climate factor

收稿日期: 2020-02-28 录用日期: 2020-03-21

作者简介: 王云霞 (1974—), 女, 江苏省阜宁人, 博士, 研究员, 主要从事作物逆境生理和生物强化的研究。E-mail: yxwang@yzu.edu.cn

*通信作者: 杨连新 E-mail: lxyang@yzu.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31671618, 31571597, 31471437, 31171460); 江苏高校优势学科建设工程资助项目

Project supported: The National Natural Science Foundation of China (31671618, 31571597, 31471437, 31171460); The Priority Academic Program Development of Jiangsu Higher Education Institutions

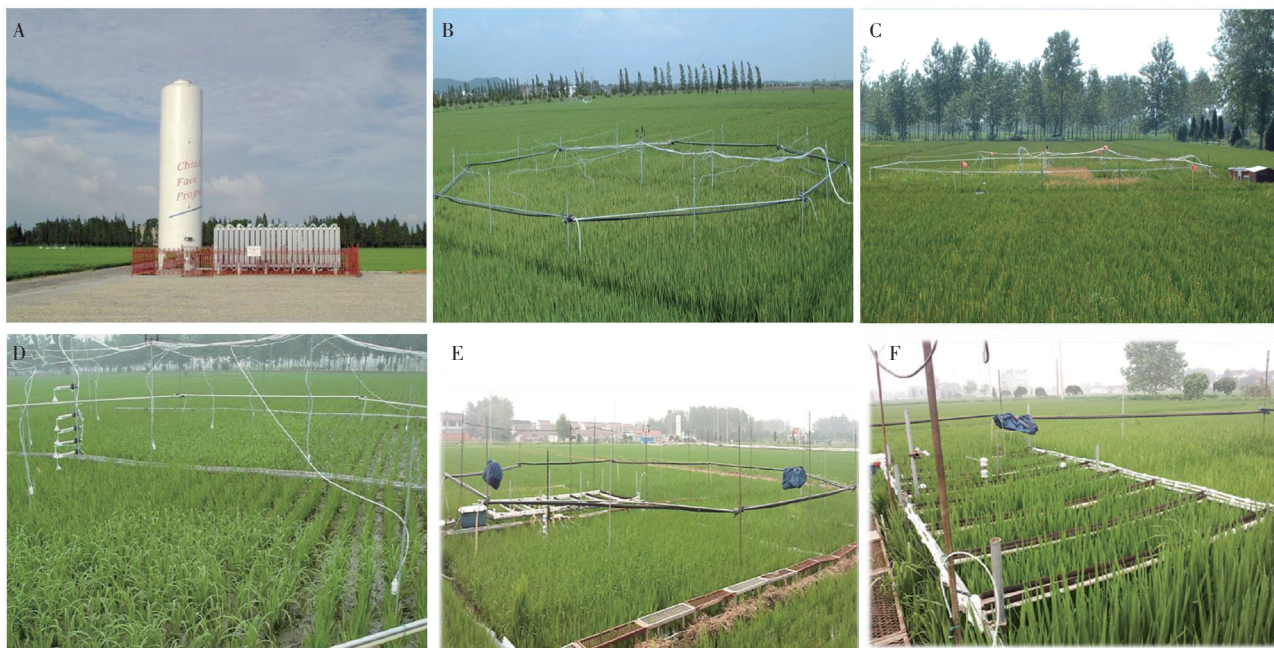
on rice quality was influenced by other environment factors and cultivation measures, but the research of multiple factors interaction has just begun, and there were still a lot of knowledge gaps. In the future, we should incorporate a variety of simulation methods, and strengthen the studies on the comprehensive effects of multiple factors interaction on rice quality and its regulation mechanism.

Keywords: climate change; elevated CO₂ concentration; high O₃ concentration; high temperature; rice; quality

大气中二氧化碳(CO₂)浓度自工业革命以来持续攀升。2016年,全球大气CO₂浓度已增至约403 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,约为工业革命前水平的145%^[1]。模型预测,即使采取额外措施减少排放量,本世纪中叶大气中CO₂浓度将增加到550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,21世纪末将超过700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ^[2]。伴随大气CO₂浓度升高,近地层具有强氧化性的另一种痕量气体臭氧(O₃)浓度在全球范围普遍升高,它是由NO_x和VOC_s等前体物在强烈阳光照射下发生光化合反应而产生的二次污染物。近地层O₃浓度每年以1~3 $\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ 的速度升高^[3],本世纪末可能达到80 $\text{nL}\cdot\text{L}^{-1}$ ^[4]。随着大气中CO₂和O₃等温室气体递增,全球气温持续升高。IPCC第五次评估报告指出,在1880—2012年间陆地与海洋表面气温

已经升高了0.85℃,预计到本世纪末全球地表平均气温还将继续上升1.8~4.0℃^[5]。最新研究表明,即使人类将碳排放降低至1990年水平以下,全球地表气温仍将升高1.5℃以上^[6]。

目前气候变化试验模拟的方式可简单分为封闭式、开顶式(OTC, Open Top Chamber)和开放式(FACE, Free Air Controlled Environment)3大类型。与前两种气室研究相比,FACE系统一次性成本较高、控制精度较低,但它试验空间大,能模拟出接近于作物自然生态的环境^[7-8]。1998、2007年和2013年,日本和中国学者先后在稻田创建了CO₂-FACE^[7]、O₃-FACE以及Temperature-FACE^[8]试验平台(图1),依次用于模拟CO₂浓度升高、O₃浓度升高以及CO₂浓度和



A~B: 2001年位于无锡安镇的CO₂气罐和CO₂-FACE圈。八角形FACE圈中CO₂目标浓度设置为较环境CO₂浓度增高200 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

C~D: 2007年位于扬州江都的O₃-FACE圈。FACE圈中O₃目标浓度设置为高于环境O₃浓度50%。E~F: 2016年位于扬州江都的Temperature-FACE圈。在CO₂-FACE中特定位置加装热水增温管道区(小区规格为3 m×7 m),以热辐射形式向增温区域进行增温处理,使小区内水稻冠层空气温度比大气环境温度升高1℃左右

A~B: The CO₂ tank and a CO₂-FACE ring at Anzhen, Wuxi in 2001. The target [CO₂] in the octagonal FACE plots was 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ above that of ambient [CO₂]. C~D: O₃-FACE rings at Jiangdu, Yangzhou in 2007. The target [O₃] for the O₃-FACE rings was 50% higher than that of ambient [O₃]. E~F: Temperature-FACE platform at Jiangdu, Yangzhou in 2016. Within each CO₂-FACE ring, a subplot with elevated air temperature was established in an area of 3 m×7 m, where heat radiation emitted from the running hot water in the tubes elevated the canopy air temperatures by 1℃ compared with that of ambient

图1 中国稻田大型FACE研究平台

Figure 1 China FACE(Free Air Controlled Environment) facilities in the paddy field

温度同时升高的稻田生态环境。目前,世界上100多个国家种植水稻,全球生产的稻米超过80%是被人类直接消费的,这一比例显著高于其他谷类作物^[9]。因此,气候变化对未来粮食安全的影响必须考虑水稻品质的响应,这方面的定量研究近年来也越来越受到国际学术界的重视^[10-11]。由于试验手段的不断进步,本世纪以来气候变化与水稻品质研究取得了较多进展。本文将从加工、外观、蒸煮/食味、营养以及饲用品质等方面,系统总结气候变化对水稻品质影响的最新进展,并对该领域未来研究进行展望。气候变化涉及因子较多,本文将重点聚焦高浓度CO₂、高浓度O₃以及高温这3个重要因子及其交互作用。

1 高浓度CO₂对水稻品质的影响

1.1 加工和外观品质

已有研究表明,高浓度CO₂环境下生长的稻米多表现出机械硬度较低、加工易碎的特性^[12-16]。Terao等^[13]首先观察到高浓度CO₂导致两水稻品种精米率显著下降。随后的大田研究发现,除了精米率,高浓度CO₂环境下稻米糙米率特别是整精米率多呈下降趋势^[14-15],不同施氮量趋势一致^[14]。高浓度CO₂对加工品质的影响存在品种依赖,例如Usui等^[16]报道高浓度CO₂使5个温度敏感品种整精米率平均下降10个百分点,而7个耐高温品种仅下降2.2个百分点。王东明等^[12]研究了中花11、日本晴及其8种基因调控遗传材料对CO₂的响应,发现高浓度CO₂对稻米加工性状的影响多存在品种依赖,但年度差异很小。

多数研究表明,高浓度CO₂通常使稻米体积和质量增加,籽粒变得短圆,未成熟绿粒率减少^[17]。高浓度CO₂情形下稻米垩白多呈增加趋势^[12, 15]。Yang等^[14]首先观察到高浓度CO₂环境下大田水稻垩白明显增加的现象,此后陆续有不少独立研究也观察到这一现象^[16-22]。根据发生位置将垩白性状进一步区分为基白、腹白以及乳白等,研究发现FACE圈稻米各类垩白的占比多数高于对照圈,特别是基白占比^[16, 21]。FACE研究还表明,稻米垩白对CO₂的响应不受施肥量^[14]和人为源库处理^[19]的影响,但存在种间差异^[12, 16, 21]和粒位差异^[17]。例如,最近研究发现^[12]高浓度CO₂对稻米垩白的影响因供试材料而异,通过基因改良促进水稻蒸腾作用是减少垩白的有效途径。从稻穗不同位置看,高浓度CO₂下强势粒垩白粒率和垩白度的增幅大于弱势粒,表现为稻穗一次枝梗>二次枝梗、稻穗上部>中部>下部^[17]。高浓度CO₂导致稻米

垩白增加的可能原因尚不确定,多数认为这与高浓度CO₂环境下水稻气孔关闭导致的冠层和组织温度升高有关^[14, 23]。其次,植株早衰、库强不足,导致籽粒灌浆明显波动,这也可能是高浓度CO₂下垩白增加的重要原因^[14, 23-26]。FACE研究发现,高浓度CO₂环境下水稻早期灌浆速度过快而后期速度下降并提前终止^[23-25]。另外,最近有研究发现,高浓度CO₂条件下稻米蛋白质及其组分浓度下降,而大淀粉粒占比明显增加,认为这些变化与FACE稻米垩白形成密切相关^[18]。以上假设均待深入探究。

1.2 蒸煮/食味品质

高浓度CO₂环境下稻米直链淀粉含量的响应有正^[27-29]、负^[14, 30]或没有^[13, 15, 17, 19]3种情形。从已有研究看,品种、籽粒着生位置^[17]以及剪穗处理^[19]对CO₂效应没有影响^[17],但稻米各组分的响应差异较大^[30]。Goufo等^[30]报道,高浓度CO₂下糙米和糠层直链淀粉含量的降幅是精米的2~3倍。RVA(Rapid Visco Analyser)黏滞性谱可真实反映稻米的质地和口感。高浓度CO₂环境下稻米RVA谱特征值多呈变优趋势,主要表现为最高黏度和崩解值增加和/或消解值降低^[13-14, 15, 18, 22]。物性分析仪、食味计或人工品尝的结果表明,高浓度CO₂环境下生长的稻米香气、光泽度、完整性、味道、口感以及适口性等指标总体变优^[18]或没有变化^[13, 31]。

1.3 营养品质

大气CO₂浓度升高使稻米氮浓度^[20, 32]、蛋白质和氨基酸浓度下降,降幅与品种^[15, 23, 32-33]、籽粒着生位置^[23]以及稻米的不同组分有关^[34]。Taub等^[35]整合分析表明,高浓度CO₂对稻米蛋白质浓度的影响不受熏蒸方法的影响,但不同材料培育方式存在差异:盆栽水稻的响应(-15%)大于大田生长水稻的响应(-6%)。高浓度CO₂使稻米清蛋白、谷蛋白、球蛋白、醇溶蛋白以及蛋白氮浓度显著下降,但对非蛋白氮没有影响^[18, 22]。从氨基酸组成与含量看,高浓度CO₂环境下稻米必需和非必需氨基酸浓度均有不同程度下降趋势,但氨基酸平衡没有变化,表现在必需和非必需氨基酸的相对含量没有变化^[33]。

整合分析解决了单个试验统计威力有限的问题。尽管单个研究结果不尽一致,整合分析表明,CO₂熏蒸稻米的元素浓度多呈减少趋势^[10, 36]。Myers等^[10]对多年多地多品种的FACE数据进行整合分析后发现,546~586 μmol·mol⁻¹ CO₂浓度使稻米Zn、Fe、Cu、Mn和S等重要元素浓度均显著下降,降幅达3%~11%。

这说明大气CO₂浓度升高导致稻米微量元素的下降是系统性的、全球性的。多因子试验表明,高浓度CO₂下稻米元素浓度的响应不受施磷量、移栽密度以及叶面肥的影响^[14, 37-39],但CO₂与品种或氮处理间存在不同程度的互作效应^[40-42]。例如,蒋倩等^[41]发现,高浓度CO₂下杂交籼稻Ⅱ优084稻米Fe、Mn、Cu、Zn、Ni、Se浓度呈明显下降,但对常规粳稻武运粳23的影响很小。童楷程等^[42]报道,对大量元素P、K和S浓度而言,在氮肥供应充足的条件下高浓度CO₂导致的降幅大于不施氮处理。高浓度CO₂对稻米元素浓度的影响还与稻米不同组分有关,Ujiie等^[34]对9个品种的研究发现,高浓度CO₂使精米和糙米的N、S、Mn和Zn浓度均显著下降,但精米的降幅明显大于糙米。

除了矿质元素,高浓度CO₂环境下稻米的维生素含量亦多呈下降趋势。Zhu等^[32]对18个品种的多年多地FACE研究发现,除维生素E(α -生育酚)外,高浓度CO₂使稻米维生素B1(硫胺素)、B2(核黄素)、B5(泛酸)和B9(叶酸)浓度一致下降,降幅达13%~30%,不同品种趋势一致。相关分析表明,高浓度CO₂对稻米维生素含量的影响与维生素中氮的占比密切相关。综合评估显示,高浓度CO₂导致的营养不足对人均GDP低、严重依赖稻米的亚洲国家构成更大的威胁。

与其他元素相比,人们对高浓度CO₂环境下氮浓度的响应机制研究最多,目前有生物量增加导致的稀释效应^[43]、蒸腾减弱等导致的氮素吸收和转运效率下降^[44-45]以及氮素损失增加^[44]等观点。然而,人们对CO₂熏蒸稻米其他元素含量下降的机理还不清晰^[10, 36],最多的一种观点也认为是“稀释效应”造成的,即CO₂熏蒸环境促进作物碳水化合物化合物的生产,从而使籽粒其他化学组分浓度因“稀释”而下降^[41, 43]。但这一假设与已经观察到的一些试验现象存在矛盾^[21, 42],需要进一步探明。例如,最新大田研究发现,高浓度CO₂下产量响应低的钝感品种也被发现稻米元素浓度显著下降^[42]。因此,本文推测导致上述现象的机理可能要远比被动“稀释”复杂,还需从其他角度进行研究。Ujiie等^[34]利用元素流动分析和转录组学方法对此作了探索,发现CO₂熏蒸水稻吸收和转运能力减弱是导致稻米元素浓度下降的关键因素;作者认为可通过基因改良促进相关转运基因的表达,以增强吸收和或转运能力,进而减少高浓度CO₂下稻米矿质营养的降低。最近一例大田研究^[45]验证了这一假设,该研究发现与野生型中花11相比,高浓度CO₂环境下

促根突变体ERF3根系生长和活性的响应具有明显优势,进而减缓了高浓度CO₂对ERF3氮素吸收的负效应。

微量元素的生物有效性也是决定稻米营养价值的重要指标,但这方面的研究还未受到应有的重视^[10, 36]。仅有的几例文献表明^[10, 37-38, 42],高浓度CO₂使稻米微量元素生物有效性降低或没有变化。例如大田研究发现高浓度CO₂使籼型水稻精米、糙米和糠层部位的锌浓度和生物有效性均显著降低^[37],但粳型水稻这些参数多无显著变化^[38, 42]。

1.4 饲用品质

与籽粒相比,高浓度CO₂对秸秆质量(化学组成)的影响报道较少。大田研究表明,高浓度CO₂使水稻秸秆蛋白质浓度下降^[46],非结构碳水化合物包括淀粉、蔗糖、游离葡萄糖、游离果糖和 β -葡聚糖浓度一致增加,因此非结构碳水化合物总糖的释放量多呈增加趋势^[47-48]。Zhu等^[47]报道高浓度CO₂使两水稻品种秸秆的纤维素和木质素含量显著降低,半纤维素没有变化,而纤维素和半纤维素的降解率增加。然而,亦有研究^[48-49]发现水稻秸秆纤维素、半纤维素和木质素含量对CO₂均无显著响应,不同施氮量和不同品种趋势一致。从稻草元素浓度看,高浓度CO₂使植株元素含量多呈下降趋势,降幅因不同生育期而异^[48-50]。最近,Ujiie等^[34]研究发现,高浓度CO₂对植株元素浓度的影响大于籽粒:高浓度CO₂使植株Mg、S和Mn浓度分别下降了28%、21%和53%,分别是为籽粒降幅的2、1.5倍和4倍。

2 高浓度O₃对水稻品质的影响

2.1 加工和外观品质

中国FACE研究表明,地表O₃浓度增加使稻谷加工品质多呈下降趋势,表现在糙米率、精米率和整精米率下降,不同品种趋势基本一致^[51-52]。与此吻合,多数情况下O₃熏蒸使稻米垩白增加^[22, 51-53]。Wang等^[22, 51]首次报道了O₃胁迫对稻米垩白的影响,发现O₃浓度增加25%使籼型水稻汕优63垩白增加,但气室试验中的增幅明显大于FACE试验。粳型水稻垩白性状对O₃胁迫的响应也有类似趋势,且多存在品种依赖^[52-53]。O₃胁迫导致稻米垩白增加的原因,可能与O₃熏蒸水稻灌浆期碳水化合物供应不足或波动有关^[22, 53]。另外,有研究发现稻米垩白性状与叶片氮、籽粒蛋白相关性状之间存在显著性相关,认为氮素分配和吸收能力的改变也是O₃胁迫下垩白增加的重要

原因,现有认知可能低估了氮代谢的作用^[53]。

2.2 蒸煮和食味品质

多数情况下,高浓度 O₃ 使稻米淀粉或直链淀粉含量下降^[51, 53-54]。最近,章燕柳等^[54]对 8 品种连续 2 个生长季的研究发现,高浓度 O₃ 使稻米直链淀粉含量平均下降 6%,年度间以及稻穗不同部位间没有差异,但品种间差异显著:粳型水稻的降幅(-7.8%)明显大于粳型水稻(-4.8%)。说明 O₃ 胁迫下稻米直链淀粉的下降幅度因品种而异。

RVA 谱响应曲线表明 O₃ 胁迫下稻米的食味品质多呈变劣趋势,主要体现在崩解值减小、消解值增加^[22, 51, 54]。多品种多年度试验表明^[54],100 nL·L⁻¹ O₃ 处理使 8 个供试品种稻米最高黏度、热浆黏度、崩解值和冷胶黏度平均分别下降 7.6%、5.9%、11.6% 和 2.9%,但消减值和糊化温度均显著增加;O₃ 胁迫对 RVA 参数的影响存在品种和生长季依赖;总体而言,光照强的生长季响应大于寡照的生长季,粳型水稻的响应大于粳型水稻。高浓度 O₃ 环境下生长的稻米适口性变差,亦得到了物性分析仪和食味计测定结果的支持;观察发现 O₃ 胁迫使熟米的硬度增加,使香气、光泽、味道、口感和食味综合值等多呈下降趋势^[55]。

淀粉糊化过程中伴随有热力学性质的变化。章燕柳等^[56]发现高浓度 O₃ 下稻米食味品质呈下降趋势,但蒸煮时的稻米更易糊化(热焓值显著下降),而且这个趋势因生长季和品种不同而差异较大。

2.3 营养品质

与 CO₂ 效应相反,高浓度 O₃ 使稻米蛋白质和氨基酸浓度增加^[22, 51]。Wang 等^[22, 51]报道 O₃ 胁迫使汕优 63 精米总含氮率增加,主要来源于蛋白氮浓度显著增加。高浓度 O₃ 使稻米谷蛋白、球蛋白和醇溶蛋白均增加,但清蛋白浓度显著下降^[53]。关于稻米氨基酸组成和含量的变化,气室研究^[53]报道 O₃ 胁迫使日本晴和 L81 籽粒亮氨酸、蛋氨酸和苏氨酸浓度均显著增加,其他 7 个氨基酸存在 O₃ 与品种的互作效应,L81 较日本晴表现出更多的增加趋势。从稻穗不同部位看,O₃ 胁迫使南粳 9108 稻米氨基酸及其组分浓度均呈增加趋势(除半胱氨酸),但弱势粒的增幅多大于强势粒,这是因为弱势粒较强势粒灌浆慢、历期长,故生长过程更多地受到 O₃ 的胁迫^[57]。

一般认为,O₃ 熏蒸使稻米蛋白浓度增加与“浓缩效应”有关,即碳代谢途径受 O₃ 胁迫的影响可能大于氮代谢^[57]。最近一例研究^[53]发现上述现象也与 O₃ 胁迫导致氮素分配的改变有关:即灌浆期 O₃ 胁迫叶片

的蛋白合成代谢速率下降,而蛋白质分解代谢速率没有变化,相对地促进了无机氮向稻穗的重新转运。除此之外,O₃ 胁迫下稻米蛋白质浓度增加可能还与逆境响应蛋白如抗氧化酶或脯氨酸浓度的升高等有关^[11]。上述假设还需试验佐证,其生理和分子机理还有待探索。

多数情况下,高浓度 O₃ 环境下稻米大量和微量元素浓度亦呈增加趋势^[22, 51]。O₃ 胁迫导致稻米元素浓度增加的原因除了与“浓缩效应”有关外,可能亦与植株早衰进而促进元素向籽粒的运转有关。O₃ 胁迫下稻米矿质营养的变化需要结合植酸与酚类物质合成的响应,后两者通常因 O₃ 胁迫而增加^[11]。目前这方面尚未见报道,但最新小麦研究发现,O₃ 胁迫使面粉、次粉和麸皮部位的植酸浓度均显著增加^[58]。与元素浓度相似,O₃ 胁迫下糙米脂类物质浓度也增加,增幅因 O₃ 处理浓度和供试品种而异^[59]。另有研究发现,高浓度 O₃ 下中作 9321 籽粒维生素 B₁ 含量呈下降趋势,而维生素 B₂ 含量则相反^[60]。

2.4 稻草饲用品质

对 23 个供试材料的分析显示,O₃ 胁迫使稻草中 N、P、K、Mg、Mn、Fe、Cu 和 Zn 浓度均显著增加,但使所有测定元素的吸收总量下降,越是敏感的品种降幅越大^[61]。通过化学组成测定及体外模拟瘤胃消化试验等方法发现 O₃ 胁迫下稻草的可消化性明显降低,具体表现在稻草的粗灰分^[64]以及木质素和酚类物质浓度均增加(主要与苯基丙酸类生物合成途径因 O₃ 胁迫而被诱导有关)^[62],导致体外培养试验中的气体产生速率和总量^[62-63]、有机物实际消化量以及短链脂肪酸、乙酸、丙酸和丁酸的形成量明显减少^[63],但这种响应因 O₃ 处理浓度以及供试品种而异^[62-63]。另外,全生育期试验还发现,即使在轻度 O₃ 胁迫或者未有减产的情况下,高浓度 O₃ 对很多稻草饲用品质有显著的负面影响,这给用稻草作为部分饲料来源地区的动物带来健康隐患^[63]。总体而言,O₃ 胁迫对稻草饲用品质的影响报道很少,如果要得出有价值的结论,还需更多的证据支持。

3 高温对水稻品质的影响

3.1 加工和外观品质

水稻灌浆结实期高温可导致糙米率、精米率和整精米率下降^[64-65]。但是,近期对大量文献的整合分析表明,灌浆结实期高温处理对糙米率和精米率均无显著影响,而使整精米率平均下降 22.5%,变幅为 8%~

34.8%;整合分析还发现,单独夜间高温或全天高温均使整精米率显著下降,但单独日间高温对整精米率的影响并不显著^[66]。

水稻结实期遭遇高温后最为突出的现象就是垩白粒增多、垩白度增大^[67-70]。最近的整合分析发现,单独日间高温、单独夜间高温和全天高温使稻米垩白度平均分别增加222%、61%和331%^[66]。可见日间高温比夜间高温对垩白的影响更大,且二者存在叠加效应。

垩白是一种典型的多基因控制性状,对环境敏感。到目前为止,高温导致垩白的遗传基础和分子机制尚不完全清楚^[71]。有研究认为,高温导致稻米垩白增加是由于胚乳中缺乏淀粉底物^[72]、一些淀粉合成相关基因的下调^[73]以及控制淀粉降解的 α -淀粉酶编码基因的上调^[73-74],这些变化使得淀粉的合成和降解失衡^[75]。也有人认为高温导致垩白形成的原因可能与高温下胚乳水分的异常流失有关^[67]。还有研究发现,垩白基因*Chalk5*的高表达通过干扰发育种子中内膜运输系统的pH动态平衡,从而影响蛋白质体的生物生成,增加了小泡状结构,导致胚乳贮藏物质之间形成空隙,最终形成垩白粒^[76]。Liao等^[77]分析了一对遗传背景相似的耐热和热敏水稻系对早期乳熟期夜间高温的反应。结果表明,35个转录本在耐热水稻和敏感水稻中有不同的表达。其中,21个基因具有明确功能,它们主要涉及氧化还原、代谢、转运、转录调节、防御反应和光合过程。他们根据两个水稻品系间表达的差异提出了一个模型,即夜间高温胁迫破坏了线粒体中的电子传递,导致线粒体和细胞基质中氢离子浓度的变化,影响了三羧酸循环相关酶的活性以及它在植物细胞中的次生代谢^[77]。

高温通过降低整精米率和增加垩白度影响籽粒品质^[66,78]。垩白的存在通常会导致在稻米加工时整精米率下降,因为垩白稻米在碾磨过程中比半透明的稻米更容易破碎^[79]。

3.2 蒸煮食味品质

水稻生长的环境温度与稻米直链淀粉含量的关系比较复杂:灌浆期高温可导致直链淀粉含量下降^[80-82]或升高^[65,83]。最近的整合分析表明,高温条件下稻米直链淀粉含量有下降趋势,但总体不显著^[66]。高温还使支链淀粉的长链部分增加^[84-85]。环境温度对稻米糊化温度影响的研究结论较一致:高温环境下生长的水稻其稻米的糊化温度升高^[70,78]。高温使稻米胶稠度下降或无显著变化^[80,84,86],整合分析表明高

温对胶稠度的影响总体较小^[66]。

研究发现,当气温大于26℃时,稻米蛋白质含量和直链淀粉含量与食味均无相关性^[87-88]。因此,高温胁迫导致的稻米食味变差可能无法通过改变蛋白质含量或直链淀粉含量来调节。淀粉黏滞性谱特征与适口性的关系随气温的变化更为复杂:Okamoto^[87]发现,优质水稻越光(Koshihikari)感官测试评估的米饭黏性与花后30 d期间的日平均温度存在二次曲线关系,并且当温度为25.3℃时黏性最高。Matsue^[88]也发现适口性(通过感官测试获得的总体食味品质)与籽粒灌浆期温度呈二次曲线关系。关于高温胁迫下稻米的适口性与外观品质的关系,有研究报道高温胁迫下稻米垩白度对其适口性有负面影响^[89-90]。

3.3 营养品质

温度是影响稻米蛋白质浓度的主要环境因素。许多研究均发现,高温环境下生长的水稻其稻米蛋白质浓度增加^[65-66,83,86,91],且结实前期高温对蛋白质浓度的影响大于结实后期^[65,83]。但是不同蛋白质种类对高温的响应可能不一致,例如水稻花后高温增加了灌浆早期籽粒中所有种类储藏蛋白的积累,但是减少了成熟期醇溶蛋白的积累^[80]。这一研究还发现,相比其他储藏蛋白,醇溶蛋白和球蛋白的积累对高温更敏感^[80]。

高温环境下稻米蛋白质浓度增加的机理尚不清楚,但是人们提出了一种假设,即浓缩效应。高温胁迫对水稻碳水化合物合成代谢的影响大于蛋白质的合成代谢,导致稻米中蛋白质浓度相对增高^[11]。高温使稻米蛋白质浓度增加似乎增加了稻米的营养品质,但是由于高温下稻米产量大幅下降,整精米产量的降幅远大于稻米蛋白质浓度的增幅^[66],导致单位土地面积上蛋白质产量下降。

4 高浓度CO₂与高温互作对水稻品质的影响

目前只有两例涉及CO₂与温度互作对水稻加工品质影响的研究(表1)。这两例大田研究发现,高浓度CO₂或高温处理使粳稻加工品质呈变差趋势,两因子复合处理条件下变劣程度更为明显^[118,92]。另外,有气室研究^[93]也显示,CO₂和温度复合处理使中作93加工品质参数均呈下降趋势,但该试验没有设置独立的高浓度CO₂或高温处理,因此该研究结果的指导意义较弱。

关于外观品质,大田研究发现高浓度CO₂或高温使稻米垩白率、垩白面积和垩白度均增加,CO₂浓度

和温度同增条件下垩白性状增幅更大,说明这两因素对垩白影响存在加性效应^[18],其后亦有类似报道^[92]。上述累加效应在气室研究中亦被观察到^[20, 93],但在短期高温试验中未见这种现象^[94]。

CO₂和温度互作对稻米蒸煮/食味品质的影响因不同指标而异。短期^[94]和长期^[95]高温胁迫试验均表明,CO₂与温度处理间互作对稻米直链淀粉含量的影响甚少。关于胶稠度,尽管CO₂浓度与温度互作对供试水稻N22没有影响,但对另外两个品种均有显著影响^[94](表1)。米粉RVA谱以及熟米食味仪测定结果显示,高浓度CO₂或高温使稻米食味品质均呈变优趋势,在两因子同增条件下最为明显^[18]。

关于稻米营养品质,Jing等^[18]报道,环境CO₂浓度条件下,高温处理对稻米蛋白质、清蛋白、谷蛋白、球蛋白和醇溶蛋白浓度多无影响,而在高浓度CO₂环境下高温处理使这些参数明显增加。Usui等^[92]也发现了CO₂与温度处理对稻米蛋白质浓度的正向互作效应(表1)。与大田研究不同,Ziska等^[95]OTC试验发现CO₂与温度互作对IR72籽粒Ca、K以及蛋白质浓度均无显著影响。最近,Chaturvedi等^[20]OTC试验发现高浓度CO₂使稻米N、Ca、Mg、Cu、Fe、Mn和Zn显著下降,高浓度CO₂和高温复合处理下降幅更大,但该试

验没有设置单独的增温处理。

关于水稻整株元素含量,有研究发现高浓度CO₂总体上增加了茎秆、叶片和稻穗中Fe、Mn和Zn的累积量,而增温明显降低这3个微量元素的累积量,CO₂和温度两因子同时升高可在一定程度上缓解高温引起的微量元素累积下降的状况^[29](表1)。

5 高浓度CO₂与O₃互作对水稻品质的影响

目前,CO₂与O₃交互作用对稻米品质的影响仅见一例报道^[22](表1)。该研究模拟本世纪中叶的大气环境,结果表明O₃浓度增加使汕优63稻米外观品质、蒸煮和食味品质总体变劣,但CO₂和O₃浓度复合增加条件下这些性状多无显著变化;方差分析显示,CO₂和O₃互作对糙米率、整精米率、垩白粒率、稻米氮浓度、蛋白氮、非蛋白氮、Zn和Cu浓度均有一定程度的交互作用,高浓度CO₂多表现为减弱O₃胁迫对这些品质指标的影响。上述交互作用在汕优63产量响应的研究中亦有体现^[96]。高浓度CO₂减缓O₃伤害的机理目前有两种解释,一是高浓度CO₂浓度引发气孔关闭,减少O₃吸收,进而缓解O₃对光合系统的损伤^[97];二是高浓度CO₂引起碳同化速率提高,进而促进植物次生代谢物质的形成和分泌,增加抗氧化物质含量和活性^[98]。

表1 气候变化因子交互作用对水稻品质影响的研究汇总

Table 1 Summary of experiments reporting grain quality response to interactive effect of climate change factors for rice crops

交互 Interaction	参考文献 References	熏蒸方式/国家 Fumigation method/Country	品种 Cultivars	试验处理 Treatments	主要结果 Summary of findings
CO ₂ 与温度	[18]	开放式/中国	武运梗23	2个CO ₂ (AMB, AMB+200 μmol·mol ⁻¹)和2个温度水平(AMB, AMB+1℃);处理时期为分蘖至灌浆后期。	高浓度CO ₂ 或高温使稻米加工和外观品质呈变劣趋势但适口性改善,两因子同增环境下更为明显;高温使FACE圈稻米的蛋白质及其组分浓度明显增加,但对AMB圈稻米无显著影响;高浓度CO ₂ 对稻米品质的影响大于高温处理。
	[29]	开放式/中国	武运梗23	2个CO ₂ (AMB, AMB+200 μmol·mol ⁻¹)和2个温度水平(AMB, AMB+1℃);处理时期为分蘖至灌浆后期。	高浓度CO ₂ 总体上增加了茎秆、叶片和籽粒中Fe、Mn和Zn的累积量,增温表现相反,而两因子同时升高可在一定程度上缓解增温导致的水稻体内微量元素累积下降的状况。
	[92]	开放式/日本	Koshihikari	2个CO ₂ (AMB, AMB+200 μmol·mol ⁻¹)和2个土壤温度水平(AMB, AMB+2℃);处理时期为分蘖至灌浆后期。	高浓度CO ₂ 、高温使稻米整米率下降,垩白增加,两因子同增情形下响应更大;高温使CO ₂ 熏蒸稻米蛋白质含量明显增加,但对照稻米没有变化;高CO ₂ 浓度对上述性状的影响大于高温处理。
	[94]	封闭式/英国	IR75217H, IR64, N22	2个CO ₂ (380, 760 μmol·mol ⁻¹)和3个温度处理(29, 35℃和38℃);CO ₂ 处理为全生育期(除开花期),温度处理从开花至花后5d。	高浓度CO ₂ 、高温及其互作对稻米垩白、直链淀粉影响甚少;CO ₂ 浓度、温度处理及其互作对N22胶稠度没有影响,但对另两个品种均有显著影响,即高温只使CO ₂ 熏蒸水稻的胶稠度显著下降。
	[95]	开顶式/菲律宾	IR72	3个CO ₂ (AMB, AMB+200 μmol·mol ⁻¹ , AMB+300 μmol·mol ⁻¹)和2个温度水平(AMB, AMB+4℃);处理时期为播种至成熟期。	高浓度CO ₂ 、高温使稻米蛋白质浓度显著下降,但对直链淀粉含量、Ca和K浓度影响甚少;两处理对上述参数均无交互作用。
CO ₂ 与O ₃	[22]	封闭式/中国	汕优63	2个CO ₂ (AMB, AMB+200 μmol·mol ⁻¹)和2个O ₃ 水平(AMB, AMB×1.6 nL·L ⁻¹);处理时期为分蘖至灌浆后期。	高浓度CO ₂ 使稻米垩白呈增加趋势,元素含量则相反;高浓度O ₃ 浓度显著增加垩白以及N、Zn和Cu浓度,但蒸煮/食味品质变劣;两因子同增条件下,绝大多数指标无显著响应;高浓度CO ₂ 对米质影响大于高浓度O ₃ 。

6 展望

本文总结了大气CO₂和O₃浓度升高以及高温对水稻品质影响的最新进展。虽然有些品质性状对气候变化的响应尚无定论,但亦发现了一些确定性的趋势。总体而言,气候变化对水稻多数品质指标有负面影响,表现在外观、食味和饲用品质多呈变劣趋势;另外,尽管O₃和温度胁迫使稻米蛋白质和微量元素浓度增加,但由于籽粒产量明显下降,最终蛋白质和营养元素的收获量可能不增反降。针对气候变化可能对水稻品质造成的负面影响,系统推进该领域的研究不仅重要而且迫切。目前,水稻品质研究大多局限于响应现象的描述,而对气候变化背景下品质响应的生理机制以及调控途径研究比较缺乏,未来应增强以下两方面的研究广度和深度:

首先,增强O₃胁迫、夜温升高以及不同强度气候变化对水稻品质影响的研究。与大气CO₂浓度比较,O₃浓度升高对水稻品质影响的研究相对滞后。同时,有证据表明夜间温度增加的速度可能快于白天温度^[99],且夜温升高对稻米品质的负面影响可能比昼温升高更为显著^[70];但高温对水稻品质的影响研究多为白天增温处理,夜间增温或全天增温处理较少。另外,现有单因子气候试验通常仅设置一个处理水平,故设置浓度或温度的梯度试验也势在必行。梯度试验数据可用于优化模型参数,建立气体浓度或温度与品质响应之间的剂量关系,进而有利于将试验结果和结论向外推演。

其次,逐步推进气候变化和栽培措施等多因子互作对水稻品质影响的研究。自然环境下,水稻生长受气候变化和环境条件交互作用的共同影响。随着全球气候变化的加剧,这些交互作用的程度有可能逐渐增加。同时,这些交互作用还受品种、生育期、增温幅度、CO₂/O₃增高浓度以及处理时间等因子的影响,呈现复杂的作用特性。相对单因子试验,目前二种及以上的交互作用影响研究很少,长期大田试验更是匮乏(表1),因此很难准确评估自然生境下由多种环境要素交互作用而显现的综合效应。未来本领域应强化以下两类多因子复合研究。一是强化气候变化对水稻品质的复合影响。目前,O₃与温度之间的互作、及O₃、温度以及CO₂ 3个因子间的互作研究还是空白(表1)。一个必须关注的事实是,不同气候带的温度和O₃浓度存在明显的时空差异。当短期高温或O₃胁迫事件与水稻结实灌浆过程同步时,必然对水稻品质形

成的动态过程产生影响。因此,水稻关键生育期这些因子单独影响特别是复合影响也待加强研究。其次,强化气候变化因子与其他环境和栽培条件的互作机制研究。已有研究发现,高浓度CO₂/O₃和高温对水稻产量形成的影响还受其他环境和人为管理措施的影响^[8,10],推测水稻品质形成过程中亦存在类似交互作用。只有通过系统的多因子互作研究,才能找到有针对性的栽培调控措施,如品种、密度、肥料、水分以及化学调节物质,以减缓气候变化因子对水稻品质的负面影响。

参考文献:

- [1] WMO. WMO greenhouse gas bulletin: The state of greenhouse in the atmosphere based on global observations through 2016[R]. 2017:13.
- [2] Pachauri R K, Allen M R, Barros V R. Climate change 2014: Synthesis report[R]//Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014.
- [3] Cooper O R, Parrish D D, Ziemke J, et al. Global distribution and trends of tropospheric ozone: An observation-based review[J]. *Elementa Science of the Anthropocene*, 2014, 2, 000029: 1–28.
- [4] Fiscus E L, Booker F L, Burkey K O. Crop responses to ozone: Uptake, modes of action, carbon assimilation and partitioning[J]. *Plant Cell and Environment*, 2005, 28: 997–1011.
- [5] IPCC. The physical science basis[R]//Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, 2013.
- [6] Bongaarts J. Intergovernmental Panel on Climate Change special report on global warming of 1.5 °C Switzerland: IPCC, 2018[J]. *Population and Development Review*, 2019, 45(1):251–252.
- [7] Kobayashi K, Okada M, Kim H Y, et al. Paddy rice responses to free-air [CO₂] enrichment[M]//Nösberger J, Long S P, Norby R J, et al. Managed ecosystems and CO₂, Springer, Berlin, Germany, 2006: 87–104.
- [8] 景立权, 赖上坤, 王云霞, 等. 大气CO₂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.
- [9] JING Li-quan, LAI Shang-kun, WANG Yun-xia, et al. Combined effect of increasing atmospheric CO₂ concentration and temperature on growth and development of rice: A research review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(14): 4254–4265.
- [10] GRiSP. Rice almanac[M]. 4th edition. Los Banos: International Rice Research Institute, 2013.
- [11] Myers S S, Zanobetti A, Kloog I, et al. Increasing CO₂ threatens human nutrition[J]. *Nature*, 2014, 510(7503): 139–142.
- [12] Wang Y X, Frei M. Stressed food: The impact of abiotic environmental stresses on crop quality[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2011, 141(3/4): 271–286.
- [13] 王东明, 陶冶, 朱建国, 等. 稻米外观与加工品质对大气CO₂浓度升高的响应[J]. *中国水稻科学*, 2019, 33(4): 338–346.
- [14] WANG Dong-ming, TAO Ye, ZHU Jian-guo, et al. Responses of rice

- appearance and processing quality to elevated atmospheric CO₂ concentration[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2019, 33(4): 338–346.
- [13] Terao T, Miura S, Yanagihara T, et al. Influence of free-air CO₂ enrichment (FACE) on the eating quality of rice[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2005, 85(11): 1861–1868.
- [14] 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.
- [15] 徐长亮, 李军营, 谢 辉, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度升高对稻米品质的影响[J]. 中国农学通报, 2008, 24(9): 391–397.
- XU Chang-liang, LI Jun-ying, XIE Hui, et al. Effect of free air CO₂ enrichment to rice quality of rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(9): 391–397.
- [16] Usui Y, Sakai H, Tokida T, et al. Heat-tolerant rice cultivars retain grain appearance quality under free-air CO₂ enrichment[J]. *Rice*, 2014, 7(1): 6–9.
- [17] 户少武, 张 欣, 景立权, 等. 高浓度 CO₂ 对稻穗不同位置籽粒结实和米质性状的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(11): 3725–3734.
- HU Shao-wu, ZHANG Xin, JING Li-quan, et al. Effects of elevated CO₂ concentration on grain filling capacity and quality of rice grains located at different positions on a panicle[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(11): 3725–3734.
- [18] Jing L Q, Wang J, Shen S B, et al. The impact of elevated CO₂ and temperature on grain quality of rice grown under open-air field conditions[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2016, 96: 3658–3667.
- [19] Jing L Q, Wu Y Z, Zhuang S T, et al. Effects of CO₂ enrichment and spikelet removal on rice quality under open-air field conditions[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 15(9): 2012–2022.
- [20] Chaturvedi A K, Bahuguna R N, Pal M, et al. Elevated CO₂ and heat stress interactions affect grain yield, quality and mineral nutrient composition in rice under field conditions[J]. *Field Crops Research*, 2017, 206: 149–157.
- [21] Zhang G Y, Sakai H, Tokida T, et al. The effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on carbon and nitrogen accumulation in grains of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(11): 3179–3188.
- [22] Wang Y X, Song Q L, Michael F, et al. Effects of elevated ozone, carbon dioxide, and the combination of both on the grain quality of Chinese hybrid rice[J]. *Environmental Pollution*, 2014, 189: 9–17.
- [23] Zhang G Y, Sakai H, Usui Y, et al. Grain growth of different rice cultivars under elevated CO₂ concentrations affects yield and quality[J]. *Field Crops Research*, 2015, 179: 72–80.
- [24] 李军营, 徐长亮, 谢 辉, 等. CO₂ 浓度升高加快水稻灌浆前期籽粒的生长发育进程[J]. 作物学报, 2006, 32(6): 905–910.
- LI Jun-ying, XU Chang-liang, XIE Hui, et al. Acceleration of grain growth and development process by FACE during early grain filling stage of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(6): 905–910.
- [25] 胡 健, 杨连新, 周 娟, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度增高 (FACE) 对水稻灌浆动态的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(11): 2443–2451.
- HU Jian, YANG Lian-xin, ZHOU Juan, et al. Effect of free-air CO₂ enrichment (FACE) on grain filling dynamics of rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(11): 2443–2451.
- [26] Chen C L, Sung J M. Carbohydrate metabolism enzymes in CO₂-enriched developing rice grains varying in grain size[J]. *Physiologia Plantarum*, 1994, 90: 79–85.
- [27] Seneweera S P, Conroy J P. Growth, grain yield and quality of rice (*Oryza sativa* L.) in response to elevated CO₂ and phosphorus nutrition[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1997, 43: 1131–1136.
- [28] Seneweera S, Blakeney A, Milham P, et al. Influence of rising atmospheric CO₂ and phosphorus nutrition on the grain yield and quality of rice (*Oryza sativa* cv. Jarrah)[J]. *Cereal Chemistry*, 1996, 73(2): 239–243.
- [29] 李春华, 曾 青, 沙霖楠, 等. 大气 CO₂ 浓度和温度升高对水稻体内微量元素累积的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(6): 1021–1026.
- LI Chun-hua, ZENG Qing, SHA Lin-nan, et al. Influence of elevated atmospheric CO₂ and temperature on microelement accumulation in rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(6): 1021–1026.
- [30] Goufo P, Ferreira L M M, Carranca C, et al. Effect of elevated carbon dioxide concentration on rice quality: Proximate composition, dietary fibers, and free sugars[J]. *Cereal Chemistry*, 2014, 91(1): 293–299.
- [31] 赵铁鹏, 宋琪玲, 王云霞, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对梗稻稻米物性及食味品质的影响[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(8): 1475–1482.
- ZHAO Yi-peng, SONG Qi-ling, WANG Yun-xia, et al. Impacts of elevated CO₂ concentration on texture and palatability of cooked japonica rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(8): 1475–1482.
- [32] 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): eaq1012.
- [33] 周晓冬, 赖上坤, 周 娟, 等. 开放式空气中 CO₂ 浓度增高 (FACE) 对常规梗稻蛋白质和氨基酸含量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(7): 1264–1270.
- ZHOU Xiao-dong, LAI Shang-kun, ZHOU Juan, et al. The impact of free air CO₂ enrichment (FACE) on protein and amino acids concentration of conventional japonica rice[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(7): 1264–1270.
- [34] Ujiie K, Ishimaru K, Hirotsu N, et al. How elevated CO₂ affects our nutrition in rice, and how we can deal with it[J]. *PLoS One*, 2019, 14(3): e0212840.
- [35] Taub D R, Miller B, Allen H. Effects of elevated CO₂ on the protein concentration of food crops: A meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(3): 565–575.
- [36] Loladze I. Hidden shift of the ionome of plants exposed to elevated CO₂ depletes minerals at the base of human nutrition[J]. *Elife*, 2014, 3(4): e02245.
- [37] 周三妮, 王云霞, 赖上坤, 等. FACE 下二氧化碳、施氮量、密度和锌

- 肥对Ⅱ优084稻米锌浓度及有效性的影响[J]. 中国水稻科学, 2014, 28(3): 289-296.
- ZHOU San-ni, WANG Yun-xia, LAI Shang-kun, et al. Effects of elevated CO₂ concentration, nitrogen fertilization, planting density and foliar Zn application on rice Zn concentration and bioavailability of super rice Ⅱ You084 under FACE conditions[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2014, 28(3): 289-296.
- [38] 周三妮, 赖上坤, 吴艳珍, 等. 大气CO₂浓度升高和叶面施锌对武运粳23稻米不同部位锌浓度和有效性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(9): 1686-1692.
- ZHOU San-ni, LAI Shang-kun, WU Yan-zhen, et al. Effects of elevated CO₂ concentration and foliar Zn application on Zn concentration and bioavailability in different parts of grains of rice Wuyunjing 23[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2014, 33(9): 1686-1692.
- [39] 陈旭, 沈士博, 赖上坤, 等. 大气二氧化碳体积分数、氮肥、移栽密度对汕优63稻米矿质元素的影响-FACE研究[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(2): 94-98.
- CHEN Xu, SHEN Shi-bo, LAI Shang-kun, et al. Effects of different CO₂ concentration, nitrogen and transplanting density on rice grain mineral element of Shan You 63[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2016, 44(2): 94-98.
- [40] 庞静, 朱建国, 谢祖彬, 等. 自由空气CO₂浓度升高对水稻营养元素吸收和籽粒中营养元素含量的影响[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(4): 350-354.
- PANG Jing, ZHU Jian-guo, XIE Zu-bin, et al. Effects of elevated pCO₂ on nutrient uptake by rice and nutrient contents in rice grain[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2005, 19(4): 350-354.
- [41] 蒋倩, 朱春梧, 刘钢, 等. 籼稻和粳稻品种糙米矿质营养对开放式空气CO₂浓度升高的响应[J]. 生态学杂志, 2019, 38(5): 1363-1369.
- JIANG Qian, ZHU Chun-wu, LIU Gang, et al. Responses of mineral nutrients in brown rice of indica and japonica cultivars (*Oryza sativa* L.) to elevated atmospheric [CO₂] [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(5): 1363-1369.
- [42] 童楷程, 户少武, 景立权, 等. 大气CO₂浓度和氮处理对“武运粳23”产量及营养品质的影响: FACE研究[J]. 中国稻米, 2020 (已录用).
- TONG Kai-cheng, HU Shao-wu, JING Li-quan, et al. Effects of atmospheric CO₂ concentration and nitrogen application on yield and nutritional quality of rice cultivar "Wuyunjing 23": A FACE study[J]. *China Rice*, 2020 (accepted).
- [43] Gifford R M, Barrett D J, Lutze J L. The effects of elevated [CO₂] on the C:N and C:P mass ratios of plant tissues[J]. *Plant and Soil*, 2000, 224: 1-14.
- [44] Pang J, Zhu J G, Xie Z B, et al. A new explanation of the N concentration decrease in tissues of rice (*Oryza sativa* L.) exposed to elevated atmospheric pCO₂[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 57(1/2): 98-105.
- [45] 王伟露, 袁嫚嫚, 朱建国, 等. ERF3促根突变体缓解高浓度CO₂对梗稻植株氮吸收的负效应[J]. 生态环境学报, 2018, 27(7): 1203-1210.
- WANG Wei-lu, YUAN Man-man, ZHU Jian-guo, et al. Evaluation of the impact of large root mutant ERF3 on alleviating negative effect of elevated CO₂ on nitrogen uptake of japonica rice[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, 27(7): 1203-1210.
- [46] 李春华, 曾青, 朱建国, 等. 大气CO₂浓度升高对不同类型水稻灌浆期有机物合成与分配[J]. 农业环境科学学报, 2016, 35(5): 824-833.
- LI Chun-hua, ZENG Qing, ZHU Jian-guo, et al. Synthesis and distribution of organic substances in different types of rice during filling stage under elevated atmospheric CO₂ condition[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2016, 35(5): 824-833.
- [47] Zhu C W, Xu X, Wang D, et al. Elevated atmospheric [CO₂] stimulates sugar accumulation and cellulose degradation rates of rice straw [J]. *GCB Bioenergy*, 2016, 8: 579-587.
- [48] 石梦园, 郁红艳, 邹路易, 等. 大气CO₂浓度升高对水稻秸秆化学组成的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(8): 2717-2724.
- SHI Meng-yuan, YU Hong-yan, ZOU Lu-yi, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ on chemical composition of rice straw[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(8): 2717-2724.
- [49] Xie Z B, Zhu J G, Pan H L, et al. Stimulated rice growth and decreased straw quality under free air CO₂ enrichment (FACE)[C]//Proceedings of the Fifth Annual Conference for Young Scientists of China Association for Science and Technology, Shanghai: Science Press, 2004.
- [50] Li Z Y, Tang S R, Deng X F, et al. Contrasting effects of elevated CO₂ on Cu and Cd uptake by different rice varieties grown on contaminated soils with two levels of metals: Implication for phytoextraction and food safety[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 177(1/3): 352-361.
- [51] Wang Y X, Yang L X, Han Y, et al. The impact of elevated tropospheric ozone on grain quality of hybrid rice: A free-air gas concentration enrichment (FACE) experiment[J]. *Field Crops Research*, 2012, 129: 81-89.
- [52] 沈士博, 张顶鹤, 杨开放, 等. 近地层臭氧浓度增高对稻米品质的影响—FACE研究[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(9): 1231-1238.
- SHEN Shi-bo, ZHANG Ding-he, YANG Kai-fang, et al. Effect of elevated surface layer ozone concentration on grain quality of two rice cultivars: A FACE study[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2016, 24(9): 1231-1238.
- [53] Jing L Q, Dombiniv V, Shen S B, et al. Physiological and genotype-specific factors associated with grain quality changes in rice exposed to high ozone[J]. *Environmental Pollution*, 2016, 210: 397-408.
- [54] 章燕柳, 穆海蓉, 邵在胜, 等. 臭氧胁迫对稻穗不同部位糙米直链淀粉含量和RVA谱特征值的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4211-4221.
- ZHANG Yan-liu, MU Hai-rong, SHAO Zai-sheng, et al. Effects of ozone stress on amylose content and RVA profile in superior and inferior grains of different rice varieties[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(12): 4211-4221.
- [55] 宋琪玲, 齐义涛, 赵铁鹏, 等. 自由空气中臭氧浓度升高对“武运粳21”稻米物性及食味品质的影响[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(5): 566-571.

- SONG Qi-ling, QI Yi-tao, ZHAO Yi-peng, et al. Impact of free air ozone concentration enrichment on cooked rice (Wuyunjing 21) texture and palatability[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, 21(5): 566-571.
- [56] 章燕柳, 穆海蓉, 邵在胜, 等. 臭氧胁迫对稻米淀粉热力学特征值影响及其强弱势粒间差异[J]. *中国生态农业学报*, 2019, 27(12): 1812-1822.
- ZHANG Yan-liu, MU Hai-rong, SHAO Zai-sheng, et al. Impact of ozone stress on thermodynamic characteristic values of rice starch and the differences between superior and inferior grains[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2019, 27(12): 1812-1822.
- [57] 穆海蓉, 邵在胜, 沈士博, 等. 臭氧浓度增加对超级稻南粳9108稻穗不同部位籽粒氨基酸含量的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2017, 36(3): 420-427.
- MU Hai-rong, SHAO Zai-sheng, SHEN Shi-bo, et al. Impacts of ozone stress on grain amino acids of super rice cultivar Nanjing 9108 differ with grain positions on a panicle[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(3): 420-427.
- [58] 张庆, 贾一磊, 王余龙, 等. 臭氧胁迫和叶面施锌对小麦籽粒产量、锌浓度及有效性的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2019, 38(4): 728-736.
- ZHANG Qing, JIA Yi-lei, WANG Yu-long, et al. Impacts of elevated ozone concentration and foliar zinc application on yield, grain zinc content and bioavailability of wheat[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(4): 728-736.
- [59] Frei M, Kohno Y, Tietze S, et al. The response of rice grain quality to ozone exposure during growth depends on ozone level and genotype[J]. *Environmental Pollution*, 2012, 163(4): 199-206.
- [60] 郭建平, 王春乙, 温民, 等. 大气中O₃浓度变化对水稻影响的试验研究[J]. *作物学报*, 2001, 27(6): 822-826.
- GUO Jian-ping, WANG Chun-yi, WEN Min, et al. The experimental study on the impact of atmospheric O₃ variation[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(6): 822-826.
- [61] 邵在胜, 沈士博, 贾一磊, 等. 臭氧浓度增加对不同敏感型水稻元素吸收与分配的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2016, 35(9): 1642-2652.
- SHAO Zai-sheng, SHEN Shi-bo, JIA Yi-lei, et al. Impact of ozone stress on element absorption and distribution of rice genotypes with different ozone sensitivities[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2016, 35(9): 1642-1652.
- [62] Frei M, Makkar H P S, Becker K, et al. Ozone exposure during growth affects the feeding value of rice shoots[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2010, 155(1): 74-79.
- [63] Frei M, Kohno Y, Wissuwa M, et al. Negative effects of tropospheric ozone on the feed value of rice straw are mitigated by an ozone tolerance QTL[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(7): 2319-2329.
- [64] Lyman N B, Jagadish K S V, Nalley L L, et al. Neglecting rice milling yield and quality underestimates economic losses from high-temperature stress[J]. *PLoS One*, 2013, 8: e72157.
- [65] 张桂莲, 张顺堂, 王力, 等. 抽穗结实期不同时段高温对稻米品质的影响[J]. *中国农业科学*, 2013, 46(14): 2869-2879.
- ZHANG Gui-lian, ZHANG Shun-tang, WANG Li, et al. Effects of high temperature at different times during the heading and filling periods on rice quality[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(14): 2869-2879.
- [66] Xiong D X, Ling X X, Huang J L, et al. Meta-analysis and dose-response analysis of high temperature effects on rice yield and quality[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 141: 1-9.
- [67] Ishimaru T, Horigane A K, Ida M, et al. Formation of grain chalkiness and changes in water distribution in developing rice caryopses grown under high-temperature stress[J]. *Journal of Cereal Science*, 2009, 50: 166-174.
- [68] Lanning S B, Siebenmorgen T J, Counce P A, et al. Extreme nighttime air temperatures in 2010 impact rice chalkiness and milling quality[J]. *Field Crops Research*, 2011, 124: 132-136.
- [69] Morita S, Wada H, Matsue Y. Countermeasures for heat damage in rice grain quality under climate change[J]. *Plant Production Science*, 2016, 19(1): 1-11.
- [70] Siddik M A, Zhang J, Chen J, et al. Responses of indica rice yield and quality to extreme high and low temperatures during the reproductive period[J]. *European Journal of Agronomy*, 2019, 106: 30-38.
- [71] Sreenivasulu N, Butardo Jr V M, Misra G, et al. Designing climate-resilient rice with ideal grain quality suited for high-temperature stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66: 1737-1748.
- [72] Kobata T, Uemuki N, Inamura T, et al. Shortage of assimilate supply to grain increases the proportion of milky white rice kernels under high temperatures[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 2004, 73: 315-322.
- [73] Yamakawa H, Hirose T, Kuroda M, et al. Comprehensive expression profiling of rice grain filling related genes under high temperature using DNA microarray[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144: 258-277.
- [74] Hakata M, Kuroda M, Miyashita T, et al. Suppression of α -amylase genes improves quality of rice grain ripened under high temperature[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2012, 10(9): 1110-1117.
- [75] Mitsui T, Yamakawa H, Kobata T. Molecular physiological aspects of chalking mechanism in rice grains under high-temperature stress[J]. *Plant Production Science*, 2016, 19(1): 22-29.
- [76] Li Y, Fan C, Xing Y, et al. Chalk5 encodes a vacuolar H⁺-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice[J]. *Nature Genetics*, 2014, 46: 398-404.
- [77] Liao J, Zhou H, Peng Q, et al. Transcriptome changes in rice (*Oryza sativa* L.) in response to high night temperature stress at the early milky stage[J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 18.
- [78] Krishnan P, Ramakrishnan B, Reddy K R, et al. Chapter three-high-temperature effects on rice growth, yield, and grain quality[J]. *Advances in Agronomy*, 2011, 111: 87-206.
- [79] Lisle A J, Martin M, Fitzgerald M A. Chalky and translucent rice grains differ in starch composition and structure and cooking properties[J]. *Cereal Chemistry*, 2000, 77: 627-632.
- [80] Lin C J, Li C Y, Lin S K, et al. Influence of high temperature during grain filling on the accumulation of storage proteins and grain quality in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58: 10545-10552.
- [81] 高焕晖, 王三根, 宗学风, 等. 灌浆结实期高温干旱复合胁迫对稻

- 米直链淀粉及蛋白质含量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(1):40-47.
- GAO Huan-ye, WANG San-gen, ZONG Xue-feng, et al. Effects of combined high temperature and drought stress on amylose and protein contents at rice grain-filling stage[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2012, 20(1): 40-47.
- [82] Kato K, Suzuki Y, Hosak Y, et al. Effect of high temperature on starch biosynthetic enzymes and starch structure in japonica rice cultivar "Akitakomachi" (*Oryza sativa* L.) endosperm and palatability of cooked rice[J]. *Journal of Cereal Science*, 2019, 87: 209-214.
- [83] 张国发, 王绍华, 尤娟, 等. 结实期不同时段高温对稻米品质的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(2): 283-287.
- ZHANG Guo-fa, WANG Shao-hua, YOU Juan, et al. Effect of higher temperature in different filling stages on rice qualities[J]. *Acta Agronomica Sinica*. 2006, 32(2): 283-287.
- [84] 段骅. 高温与干旱对水稻产量和品质的影响及其生理机制[D]. 扬州: 扬州大学, 2013.
- DUAN Hua. Effect of high temperature and soil drying on the yield quality and quality of rice and its physiological mechanism[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2013.
- [85] Patindol J A, Siebenmorgen T J, Wang Y J, et al. Impact of elevated nighttime air temperatures during kernel development on starch properties of field-grown rice[J]. *Cereal Chemistry Journal*, 2014, 91: 350-357.
- [86] 曹云英. 高温对水稻产量与品质的影响及其生理机制[D]. 扬州: 扬州大学, 2009.
- CAO Yun-ying. Effect of high temperature on the quality and quantity of rice yield and its physiological mechanism[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2009.
- [87] Okamoto M. Studies on effect of chemical components on stickiness of cooked rice and their selection methods for breeding[J]. *Bulletin of the Chugoku National Agricultural Experiment Station*, 1994, 14: 1-68.
- [88] Matsue Y. 2012. Rice palatability science from the viewpoint of crop production[M]. Tokyo: Yokendo, 2012.
- [89] Chun A, Song J, Kim K J, et al. Quality of head and chalky rice and deterioration of eating quality by chalky rice[J]. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 2009, 12: 239-244.
- [90] Ishizuki H, Matsue Y, Ogata T, et al. Effect of thickness and appearance quality of brown rice on palatability and physicochemical properties of rice grown under shading and high-temperature treatments[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 2013, 82: 252-261.
- [91] 马启林, 李阳生, 田小海, 等. 高温胁迫对水稻贮藏蛋白质的组成和积累形态的影响[J]. 中国农业科学, 2009, 42(2): 714-718.
- MA Qi-lin, LI Yang-sheng, TIAN Xiao-hai, et al. Influence of high Temperature stress on composition and accumulation configuration of storage protein in rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(2): 714-718.
- [92] Usui Y, Sakai H, Tokida T, et al. Rice grain yield and quality responses to free-air CO₂ enrichment combined with soil and water warming[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(3): 1256-1270.
- [93] 谢立勇, 马占云, 韩雪, 等. CO₂浓度与温度增高对水稻品质的影响[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(3): 1-6.
- XIE Li-yong, MA Zhan-yun, HAN Xue, et al. Impacts of CO₂ enrichment and temperature increasing on grain quality of rice[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2009, 40(3): 1-6.
- [94] Madan P, Jagadish V K, Craufurd P Q, et al. Effect of elevated CO₂ and high temperature on seed-set and grain quality of rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(10): 3843-3852.
- [95] Ziska L H, Namuco O, Moya T, et al. Growth and yield response of field-grown tropical rice to increasing carbon dioxide and air temperature[J]. *Agronomy Journal*, 1997, 89(1): 45-53.
- [96] 赵轶鹏, 邵在胜, 王云霞, 等. 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对汕优 63 生长动态、物质生产和氮素吸收的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(24): 8128-8138.
- ZHAO Yi-peng, SHAO Zai-sheng, WANG Yun-xia, et al. Impact of elevated atmospheric carbon dioxide and ozone concentration on growth dynamic, dry matter production, and nitrogen uptake of hybrid rice Shanyou 63[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(24): 8128-8138.
- [97] 赵天宏, 史奕, 黄国宏. CO₂ 和 O₃ 浓度倍增及其交互作用对大豆叶绿体超微结构的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(12): 2229-2232.
- ZHAO Tian-hong, SHI Yi, HUANG Guo-hong. Effect of doubled CO₂ and O₃ concentration and their interactions on ultrastructure of soybean chloroplast[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(12): 2229-2232.
- [98] Li X M, Zhang L H, Li Y Y, et al. Effects of elevated carbon dioxide and/or ozone on endogenous plant hormones in the leaves of *Ginkgo biloba*[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33: 129-136.
- [99] Easterling D R, Horton B, Jones P D, et al. Maximum and minimum temperature trends for the globe[J]. *Science*, 1997, 277(5324): 364-367.