

# 开放式空气中 CO<sub>2</sub> 浓度和温度增高对水稻叶片叶绿素含量和 SPAD 值的动态影响

周宁<sup>1,2</sup> 景立权<sup>1</sup> 王云霞<sup>3</sup> 朱建国<sup>4</sup> 杨连新<sup>1,\*</sup> 王余龙<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup> 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; <sup>2</sup> 江苏食品药品职业技术学院, 江苏 淮安 223003; <sup>3</sup> 扬州大学 环境科学与工程学院, 江苏 扬州 225009; <sup>4</sup> 中国科学院 南京土壤研究所 土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 南京 210008; \*通讯联系人, E-mail: lxyang@yzu.edu.cn; ylwang@yzu.edu.cn)

## Effects of Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub> and Temperature on Dynamics of Leaf Chlorophyll Contents and SPAD Value of Rice in Open-Air Field Conditions

ZHOU Ning<sup>1,2</sup>, JING Liquan<sup>1</sup>, WANG Yunxia<sup>3</sup>, ZHU Jianguo<sup>4</sup>, YANG Lianxin<sup>1,\*</sup>, WANG Yulong<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup> Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; <sup>2</sup> Jiangsu Food & Pharmaceutical Science College, Huai'an 223003, China; <sup>3</sup> College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; <sup>4</sup> State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; \* Corresponding author, E-mail: lxyang@yzu.edu.cn; ylwang@yzu.edu.cn)

**Abstract: 【Objective】**In view of the potential impacts of increasing atmospheric carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) concentration and air temperature, the dynamic effects of these two important environmental factors and their interaction on leaf chlorophyll contents and SPAD values of rice in field were studied. **【Method】** By using T-FACE (Temperature-Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment) facility, a high yield and excellent-quality *japonica* rice (*Oryza sativa* L.) Wuyunjing 23 was grown at two levels of CO<sub>2</sub> (ambient and elevated CO<sub>2</sub> concentration) and two temperature regimes (ambient and elevated temperature) in a field experiment. We measured leaf chlorophyll contents and SPAD values during the whole growth period of rice plants. **【Result】** Elevated CO<sub>2</sub> concentration increased chlorophyll a, b, a+b contents of rice on 41, 77 and 94 days after transplanting (DAT), with the maximum increase of 6.4%. On the contrary, they were decreased by elevated CO<sub>2</sub> concentration on 110 and 119 DAT, with the maximum decrease of 5.4%. Due to the greater responses of chlorophyll b to CO<sub>2</sub> concentration than that of chlorophyll a, elevated CO<sub>2</sub> concentration decreased chlorophyll a/b ratio on 41, 77 and 94 DAT by 4.7%, 2.3% and 0.9%, but increased it on 110 and 119 DAT by 1.9% and 5.3%, respectively. No obvious effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration on leaf SPAD values was detected in the early and middle growth stages. But elevated CO<sub>2</sub> concentration decreased leaf SPAD values by 3.5% ( $P=0.1$ ) and 19.1% ( $P<0.01$ ) on 110 and 119 DAT. 1°C increase in temperature on average had positive effects on chlorophyll a, b, a+b contents in each growth stage of rice, but negative effects were found on chlorophyll a/b ratio. In general, the magnitudes of variation induced by temperature were less than those by elevated CO<sub>2</sub> concentration. No obvious effect of temperature elevation on leaf SPAD values was detected in the early and middle growth stages. But temperature elevation decreased leaf SPAD values by 7.1% ( $P<0.01$ ) and 14.8% ( $P<0.01$ ) on 110 and 119 DAT, respectively. No CO<sub>2</sub>-temperature interaction was detected for most of measured parameters, but significant CO<sub>2</sub>- or temperature-growth stage interactions were found. **【Conclusion】** The results indicated that elevated CO<sub>2</sub> concentration favored the leaf chlorophyll formation of rice in the early and middle growth stages. But in the late growth stage, leaf chlorophyll contents and SPAD value declined, meanwhile chlorophyll a/b ration increased significantly. Such phenomenon of quick-leaf-senescence induced by elevated CO<sub>2</sub> concentration was identical under the two temperature regimes.

**Key words:** FACE (Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment); carbon dioxide; temperature; chlorophyll content; SPAD values

**摘 要: 【目的】**针对不断增高的大气二氧化碳(CO<sub>2</sub>)浓度和温度, 研究这两个重要环境因子及其互作对大田生长

收稿日期: 2017-02-14; 修改稿收到日期: 2017-04-13。

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作项目(31261140364); 国家自然科学基金面上项目(31671618、31571597、31371563和31171460); 江苏省作物栽培生理重点实验室开放课题资助项目(K13015); 江苏省高校“青蓝工程”项目(苏教师(2016)15号); 江苏食品药品职业技术学院科研基金面上引导项目(3011500115)和江苏高校优势学科建设工程资助项目。

水稻叶片叶绿素含量和 SPAD 值的动态影响。【方法】利用农田 T-FACE(Temperature-Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment)系统, 以高产优质粳稻武运梗 23 为供试材料, 设置两个 CO<sub>2</sub> 浓度(环境 CO<sub>2</sub> 浓度和高 CO<sub>2</sub> 浓度)和两个温度处理(环境温度和高温), 测定自然生长环境下水稻不同生育期叶片的叶绿素含量及 SPAD 值。【结果】550  $\mu\text{mol/mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度使水稻移栽后 41、77、94 d 叶绿素 a、b 和 a+b 含量均增加(最大增幅为 6.4%), 但移栽 110、119 d 后均减少(最大降幅为 5.4%)。由于叶绿素 b 含量对 CO<sub>2</sub> 较叶绿素 a 含量更敏感, 故高 CO<sub>2</sub> 浓度使移栽后 41、77 和 94 d 叶绿素 a/b 值均下降, 降幅分别为 4.7%、2.3% 和 0.9%, 但移栽 110 和 119 d 后分别增加 1.9% 和 5.3%; 以上对 CO<sub>2</sub> 的响应多达显著水平。对叶片 SPAD 值而言, 高 CO<sub>2</sub> 浓度对水稻生长前、中期的影响较小, 但移栽 110 和 119 d 后分别下降 3.5% ( $P=0.1$ ) 和 19.1% ( $P<0.01$ )。大田生长期增温 1℃, 各期叶绿素 a、b 以及 a+b 含量多呈增加趋势, 叶绿素 a/b 值表现相反, 但总体上变幅小于 CO<sub>2</sub> 效应; 高温对水稻前、中期叶片 SPAD 的影响较小, 但移栽 110 和 119 d 后 SPAD 值平均下降 7.1% 和 14.8%, 均达极显著水平。CO<sub>2</sub> 与温度处理对上述测定参数多无显著互作效应, 但 CO<sub>2</sub> 浓度、温度处理与生育期之间多存在明显的互作效应。【结论】大气 CO<sub>2</sub> 浓度增高有利于水稻生长前中期叶片叶绿素的形成, 但生长后期叶绿素含量和 SPAD 值均明显下降且伴随叶绿素 a/b 值的显著升高, 这种早衰现象在不同生长温度下趋势一致。

关键词: FACE (Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment); 二氧化碳; 温度; 叶绿素含量; SPAD 值

中图分类号: S181.3; S511.01

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2017)05-0524-09

空气中的 CO<sub>2</sub> 浓度从不到 280  $\mu\text{mol/mol}$  不断增高, 目前已突破 400  $\mu\text{mol/mol}$ , 预测 21 世纪末最高将增至 936  $\mu\text{mol/mol}$ <sup>[1]</sup>。作为光合作用的底物, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高必然对作物光合作用及最终生产力产生深刻影响。在光合作用的光吸收、传递和转换过程中叶绿素起到了重要作用, 其含量变化可通过影响光合作用, 进而影响作物产量, 并反映叶片的衰老进程<sup>[2]</sup>。叶绿素这一指标的变化经常被用来解释光合响应的生理原因<sup>[3-4]</sup>。大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高普遍导致作物叶片含氮率下降<sup>[5]</sup>, 但对叶绿素含量的影响报道并不一致。有研究表明, CO<sub>2</sub> 浓度升高能够促进光合色素合成<sup>[6-7]</sup>, 也有下降<sup>[8]</sup>或没有变化的报道<sup>[9]</sup>。水稻是最重要的粮食作物之一, 封闭或半封闭气室研究表明, CO<sub>2</sub> 浓度升高对水稻叶绿素含量的影响因时间、品种而异<sup>[10-13]</sup>。近期开放式 FACE(Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment)研究也有一些这方面的报道, 但都聚焦某一生育期例如分蘖期<sup>[14]</sup>或结实期<sup>[15-17]</sup>, 这些研究表明高 CO<sub>2</sub> 浓度对水稻叶绿素含量的影响因施氮水平和供试品种而异。

作为主要的温室气体, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度的升高必然同时伴随着气温的增高。温度对酶促反应及其发生在细胞膜上的生理生化反应有很大影响。一般认为, 高温胁迫下植株叶绿素含量的响应方向或幅度与增温阶段或强度有关<sup>[18]</sup>。关于单一 CO<sub>2</sub> 浓度或温度升高对水稻光合色素的影响已有很多研究, 但鲜见开放农田环境条件下二者交互作用的报道<sup>[19]</sup>。2016 年 11 月世界气象组织发布报告, 2011—2015 年是有记录以来最热的五年, 平均温度较 1961—1990 年平均温度高出 0.57℃。随着空气中温室气体的增多, 大气温度还会继续上升。因此, 定量研究大气 CO<sub>2</sub> 浓度与温度增高并存情况下作物的响应和适应

非常重要<sup>[19-20]</sup>。

与封闭和半封闭气室相比, 开放的 FACE 试验平台提供了最接近于自然生态环境的模拟系统<sup>[21]</sup>。2013 年我国科学家将位于江苏扬州的 FACE 系统升级改造为 T-FACE 试验平台, 用于同时升高水稻冠层空气的 CO<sub>2</sub> 浓度和温度<sup>[19]</sup>。利用这一独特的实验平台, 笔者等发现高 CO<sub>2</sub> 浓度使常规粳稻武运梗 23 移栽 61 d 后不同时刻净光合速率大幅增加, 但增幅随生育期推移直线下降, 两种生长温度下趋势一致<sup>[22]</sup>。这种明显的光合适应是否与 CO<sub>2</sub> 熏蒸水稻光合色素(如叶片叶绿素和 SPAD 值)的动态变化有关? 不同生长温度环境下是否存在差异? 为此, 本研究将在前期研究基础上系统报道这方面的大田观察结果, 以期阐明 CO<sub>2</sub> 浓度和温度增高对水稻光合生理特征的影响及其互作机制提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地点与平台

试验在江苏省扬州市江都区小纪镇良种场试验田内(119°42'0"E, 32°35'5"N)的增温 FACE 平台上进行。土壤类型为清泥土, 年均降水量 980 mm 左右, 年蒸发量大于 1100 mm, 年平均温度约 14.9℃, 年日照时间大于 2100 h, 年平均无霜期 220 d, 耕作方式为冬闲单季种植。土壤理化性质如下: 有机碳 18.4 g/kg, 全 N 1.45 g/kg, 全 P 0.63 g/kg, 全 K 14.0 g/kg, 速效 P 10.1 mg/kg, 速效 K 70.5 mg/kg, 容重 1.16 g/cm<sup>3</sup>, pH 7.2。

平台共有 3 个 FACE 试验圈和 3 个对照(Ambient)圈。FACE 圈设计为正六边形, 直径 12 m, 平台运行时通过 FACE 圈周围的管道向中心喷射纯

CO<sub>2</sub> 气体,并在 FACE 和 Ambient 圈中特定位置加装热水增温管道,以热辐射形式向增温区域进行增温处理,CO<sub>2</sub> 放气管的高度距作物冠层 50 cm 左右,增温管道约 5~10 cm。利用计算机网络对平台 CO<sub>2</sub> 浓度和水稻冠层温度进行监测和控制,根据大气中的 CO<sub>2</sub> 浓度、风向、风速、作物冠层高度的 CO<sub>2</sub> 浓度和温度自动调节 CO<sub>2</sub> 气体的释放速度和方向以及增温管道中热水流速和进出口的水温差,使水稻主要生育期 FACE 圈内 CO<sub>2</sub> 浓度比大气环境高 200 μmol/mol,增温区域的温度比大气环境温度高 1℃ 左右。FACE 圈之间以及 FACE 圈与对照圈之间的间隔>90 m,以减少 CO<sub>2</sub> 释放对其他圈的影响。对照田块没有安装 FACE 管道,所有田块非增温区域没有安装热水增温管道,其余环境条件与自然状态一致<sup>[19, 23]</sup>。CO<sub>2</sub> 熏气和温度开始于 6 月 28 日,结束于 10 月 26 日。熏气时间及温度处理时间为日出至日落,熏蒸期间对照圈平均 CO<sub>2</sub> 浓度为 371.9±2.0 μmol/mol,FACE 圈实际 CO<sub>2</sub> 处理浓度为 571.9±0.3 μmol/mol,FACE 圈较对照圈平均增加 199.2±1.9 μmol/mol。

## 1.2 试验设计与材料培育

试验为裂区设计,主区为 CO<sub>2</sub> 处理,设大气环境 CO<sub>2</sub> 浓度(Ambient, 约 395 μmol/mol)和高 CO<sub>2</sub> 浓度(比 Ambient 高 200 μmol/mol)2 个水平。裂区为温度处理,设大气环境温度(NT, normal temperature)和高温(ET, elevated temperature, 比环境温度高 1℃)2 个水平;每处理重复 3 次。

供试品种为当地高产粳稻品种武运粳 23,大田早育秧,2014 年 5 月 20 日播种,6 月 21 日移栽,24 穴/m<sup>2</sup>,秧苗均为单蘖苗,每穴 2 苗。总施氮量为 22.5 g/m<sup>2</sup>,采用复合肥(有效成分 N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O=15%:15%:15%)和尿素(含氮率 46.7%)配合施用。其中,基肥(6 月 20 日)占 40%;分蘖肥(6 月 28 日施用)和穗肥(7 月 25 日施用)各占 30%。总施 P、K 肥均为 9 g/m<sup>2</sup>,全作基肥施用。6 月 21 日—7 月 20 日保持水层(约 3 cm),7 月 21 日—8 月 10 日多次轻搁田(自然落干后保持 3d 无水→灌水保持 1d→放干水保持干旱 4d→灌水保持 1d,如此 4d 干旱 1d 灌水反复),8 月 11 日—收获前 10 日间隙灌溉(3d 保水 2d 无水),之后断水至收获。及时防治病虫害,保证水稻正常生长。

## 1.3 叶片叶绿素含量和 SPAD 值的测定

于 8 月 1 日(移栽后 41 d,相当于分蘖中期)、9 月 6 日(移栽后 77 d,抽穗期)、9 月 23 日(移栽后 94 d,灌浆前期)、10 月 9 日(移栽后 110 d,灌浆中期)、10 月

18 日(移栽后 119 d,灌浆后期),取倒 1 叶(从上数第 1 张完全展开叶,抽穗后均为剑叶)测叶绿素含量。去叶脉,剪碎(每段长 1~2 mm)、混匀,取其中 0.2 g 置于 25 mL 的容量瓶中,用 95% 酒精萃取,避光静置 6~8 h 后,分别于 649 nm 和 665 nm 下测定吸光度。

根据 Lichtenthaler 等修正的 Arnon 公式进行计算:

叶绿素 a 的浓度  $C_a(\text{g/L}) = 13.95D_{665\text{ nm}} - 6.88D_{649\text{ nm}}$

叶绿素 b 的浓度  $C_b(\text{g/L}) = 24.96D_{649\text{ nm}} - 7.32D_{665\text{ nm}}$

单位鲜质量各色素含量如下:

叶绿素 a 含量 (mg/g) =  $C_a \times V / (1000 \times W)$  ;

叶绿素 b 含量 (mg/g) =  $C_b \times V / (1000 \times W)$  ;

其中,  $V$  为提取液总量(mL),  $W$  为样品质量(g)。

SPAD 值叶绿素仪通过测量叶片对两个波长段里的吸收率,来评估当前叶片叶绿素的相对含量。于 7 月 23 日(移栽后 32 d,相当于分蘖早期)、8 月 7 日(移栽后 47 d,拔节期)、9 月 6 日(移栽后 77 d,抽穗期)、9 月 19 日(移栽后 90 d,灌浆前期)、10 月 9 日(移栽后 110 d,灌浆中期)、10 月 18 日(移栽后 119 d,灌浆后期)测定倒 1 叶(从上数第 1 张完全展开叶,抽穗后均为剑叶)的 SPAD 值。使用 SPAD-502 叶绿素仪(Minolta, 日本)测定距叶尖 1/3 至 1/2 处,避开叶脉,每张叶片测定 3 次后的平均值即为该叶片叶绿素的相对含量。

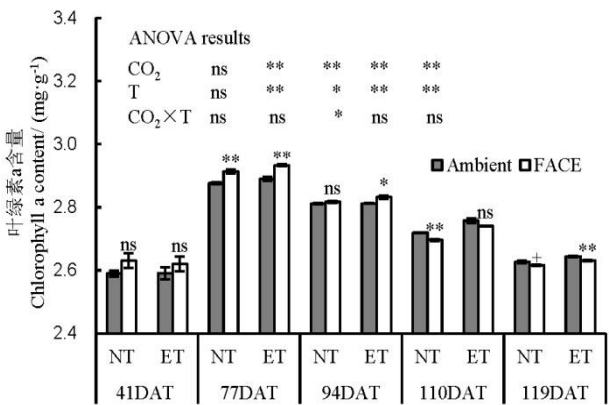
## 1.4 数据处理

所有数据采用 Excel 2013 软件进行处理和图表绘制,用 SPSS 22.0 进行方差分析。各处理的比较采用最小显著差法(LSD),显著水平设  $P < 0.01$ 、 $P < 0.05$ 、 $P < 0.1$ 、 $P > 0.1$ ,分别用 \*\*、\*、+ 和 ns 表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 水稻叶片叶绿素 a 含量对高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温的动态响应

高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温对水稻叶片叶绿素 a(Chl a)含量的影响如图 1 所示。结果表明,随着生育进程的推移,叶片 Chl a 含量均呈先升后降的趋势,以移栽后 77 d 最大,不同处理趋势一致。两生长温度平均,高 CO<sub>2</sub> 浓度处理移栽后 41、77 和 94 d, Chl a 含量分别增加 1.4%、1.4% 和 0.5%,移栽后 110 和 119 d Chl a 含量分别减少 0.7% 和 0.5%,除移栽后 41 d 外均达极显著水平。高 CO<sub>2</sub> 浓度对不同生长温度下水稻的影响趋势基本一致:常温、高温下水稻前 3 个时期 Chl a 含量均增加,但后 2 个时期均减少,尽管变幅较小,但差异多达显著或极显著水平。两个 CO<sub>2</sub> 浓度平均,大田生长期增温 1℃ 对移栽后 41 d Chl a



Ambient, FACE, NT and ET 分别表示环境 CO<sub>2</sub> 浓度、环境 CO<sub>2</sub> 浓度 +200 μmol/mol、环境温度、环境温度+1℃。DAT 表示移栽后天数。\*\*, \*, +, ns 分别表示  $P \leq 0.01$ 、 $P \leq 0.05$ 、 $P \leq 0.1$ 、 $P > 0.1$ 。下同。Ambient, FACE, NT and ET refer to air CO<sub>2</sub> concentration( $C_{air}$ ),  $C_{air}+200\mu\text{mol/mol}$ , air temperature( $T_{air}$ ), and  $T_{air}+1^\circ\text{C}$ , respectively. DAT, Days after transplanting; \*\*, \*, +, ns mean  $P \leq 0.01$ ,  $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.1$  and  $P > 0.1$ , respectively. The same as below.

图1 高CO<sub>2</sub>浓度和高温对水稻不同生育期叶片叶绿素a含量的影响

Fig. 1. Effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and high temperature on chlorophyll a content in leaves at different growth stages of rice.

含量影响不显著,但随后的4个测定期Chl a含量均显著或极显著增加。方差分析表明,除移栽后94 d外,CO<sub>2</sub>与温度处理的互作对水稻不同生育期Chl a含量均无显著影响。

对水稻全生育期所有Chl a含量的数据进行综合方差分析(表1),CO<sub>2</sub>处理、温度处理以及生育期对叶片Chl a含量的影响均达显著或极显著水平,CO<sub>2</sub>或温度处理与生育期之间的互作亦均达显著或极显著水平,但CO<sub>2</sub>和温度处理间互作效应不显著。

## 2.2 水稻叶片叶绿素 b 含量对高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温的动态响应

高CO<sub>2</sub>浓度和高温对水稻叶片叶绿素b(Chl b)含量的影响示于图2。随时间推移,叶片Chl b含量均呈先升后降的趋势,以移栽后77 d最大,各处理趋

势一致。两生长温度平均,高CO<sub>2</sub>浓度下移栽后41、77和 94 d Chl b含量平均分别增加6.4%、3.7%和1.3%,移栽后110和119 d叶绿素b含量分别下降2.6%和5.4%,均达显著或极显著水平。从不同生长温度看,高CO<sub>2</sub>浓度使常温条件下水稻移栽后41、77和94 d Chl b含量分别增加7.6%、3.5%和1.1%,高温条件下对应时期分别增加5.2%、3.9%和1.6%;与此相反,高CO<sub>2</sub>浓度下移栽110和119 d后Chl b含量常温下分别减少2.3%和5.2%,高温下分别减少2.8%和5.7%,差异多达显著或极显著水平。两个CO<sub>2</sub>浓度平均,增温处理使各期Chl b含量呈增加趋势,其中,移栽后110和119 d分别增加2.5%和0.6%,达极显著和显著水平。CO<sub>2</sub>与温度处理间的互作对水稻不同测定期Chl b含量均无显著影响。

对水稻全生育期所有叶片Chl b含量的数据进行综合分析,结果表明,温度处理、生育期对Chl b含量的影响达显著和极显著水平,CO<sub>2</sub>处理与生育期间的互作达极显著水平(表2)。

## 2.3 水稻叶片叶绿素 a+b 含量对高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温的动态响应

高CO<sub>2</sub>浓度和高温对稻叶叶绿素a+b(Chla+b)含量的影响见图3。与叶绿素a、b含量相似,各处理叶片Chl a+b含量均以移栽后77 d最大,呈单峰曲线。高CO<sub>2</sub>浓度下移栽后41、77和 94 d, Chl a+b含量平均分别增加2.4%、2.0%和0.6%,但移栽后110和119 d Chl a+b含量平均分别减少1.1%和1.6%,均达显著或极显著水平。从不同温度看,高CO<sub>2</sub>浓度下,常温区水稻移栽后41、77和 94 d Chl a+b含量分别增加2.8%、1.8%和0.4%,高温区水稻对应时期分别增加2.0%、2.1%和0.9%,但使移栽后110和119 d常温区水稻分别减少1.2%和1.5%,高温区水稻分别降低1.1%和1.7%,差异多达显著或极显著水平。增温处理对首次测定的Chl a+b含量没有影响,但使其他各期均显著或极显著增加,最高增幅为1.7%。除移

表1 水稻顶部完全展开叶绿素 a 含量的差异显著性检验

Table 1. Analysis of variance for chlorophyll a content of the first fully expanded leaf from the top of the rice plants.

| 指标<br>Index          | 自由度<br>df | 总均方<br>Total mean square | 均方<br>Mean square | F 值<br>F value | P 值<br>P value |
|----------------------|-----------|--------------------------|-------------------|----------------|----------------|
| CO <sub>2</sub>      | 1         | 0.002                    | 0.002             | 7.206          | 0.011          |
| 温度 Temperature(T)    | 1         | 0.004                    | 0.004             | 13.476         | 0.001          |
| 时期 Stage(S)          | 4         | 0.751                    | 0.188             | 708.332        | <0.001         |
| CO <sub>2</sub> ×T   | 1         | 0.000                    | 0.000             | 0.121          | 0.730          |
| CO <sub>2</sub> ×S   | 4         | 0.009                    | 0.002             | 8.259          | <0.001         |
| T×S                  | 4         | 0.003                    | 0.001             | 3.253          | 0.021          |
| CO <sub>2</sub> ×T×S | 4         | 0.000                    | 0.000             | 0.289          | 0.884          |

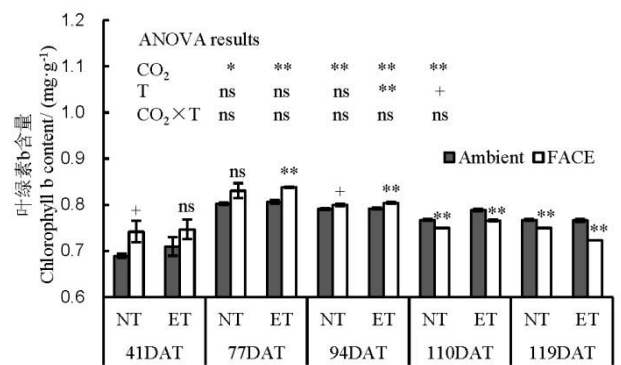


图 2 高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温对水稻不同生育期叶片叶绿素 b 含量的影响

Fig. 2. Effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and high temperature on chlorophyll b content in leaves at different growth stages of rice.

表 2 水稻顶部完全展开叶叶绿素 b 含量的差异显著性检验

| Table 2. Analysis of variance for chlorophyll b content of the first fully expanded leaf from the top of the rice plants. |     |                   |             |         |         |
|---|-----|-------------------|-------------|---------|---------|
| 指标  | 自由度 | 总均方               | 均方          | F 值     | P 值     |
| Index   | df  | Total mean square | Mean square | F value | P value |
| CO <sub>2</sub>   | 1   | 0.000             | 0.000       | 1.283   | 0.264   |
| 温度 Temperature(T)   | 1   | 0.001             | 0.001       | 4.532   | 0.039   |
| 时期 Stage(S)   | 4   | 0.075             | 0.019       | 70.455  | <0.001  |
| CO <sub>2</sub> ×T  | 1   | 0.000             | 0.000       | 0.164   | 0.687   |
| CO <sub>2</sub> ×S  | 4   | 0.015             | 0.004       | 14.182  | <0.001  |
| T×S   | 4   | 0.001             | 0.000       | 0.509   | 0.730   |
| CO <sub>2</sub> ×T×S  | 4   | 0.000             | 0.000       | 0.177   | 0.949   |

表 3 水稻顶部完全展开叶片叶绿素 a+b 含量的差异显著性检验

| Table 3. Analysis of variance for chlorophyll a+b content of the first fully expanded leaf from the top of the rice plants. |     |                   |             |         |         |
|---|-----|-------------------|-------------|---------|---------|
| 指标  | 自由度 | 总均方               | 均方          | F 值     | P 值     |
| Index   | df  | Total mean square | Mean square | F value | P value |
| CO <sub>2</sub>   | 1   | 0.004             | 0.004       | 6.636   | 0.014   |
| 温度 Temperature(T)   | 1   | 0.009             | 0.009       | 15.316  | <0.001  |
| 时期 Stage(S)   | 4   | 1.295             | 0.324       | 556.529 | <0.001  |
| CO <sub>2</sub> ×T  | 1   | 0.000             | 0.000       | 0.002   | 0.969   |
| CO <sub>2</sub> ×S  | 4   | 0.045             | 0.011       | 19.309  | <0.001  |
| T×S   | 4   | 0.005             | 0.001       | 2.273   | 0.078   |
| CO <sub>2</sub> ×T×S  | 4   | 0.001             | 0.000       | 0.397   | 0.810   |

栽后94 d外, CO<sub>2</sub>与温度的互作对水稻不同生育期 Chl a+b含量均无显著影响。

对水稻全生育期叶片Chl a+b含量的分析结果表明,CO<sub>2</sub>处理、温度处理以及生育期对叶片Chl a+b含量的影响均达0.05或0.01显著水平, CO<sub>2</sub>、温度处理与生育期之间的互作达0.01、0.1显著水平,但CO<sub>2</sub>和温度处理间没有互作效应(表3)。

2.4 水稻叶片叶绿素 a/b 值对高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温的动态响应

叶片叶绿素a/b值(Chl a/b)对高CO<sub>2</sub>浓度和高温

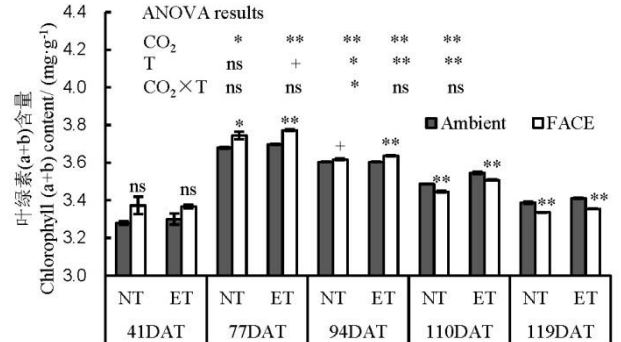


图 3 高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温对水稻不同生育期叶片叶绿素 a+b 含量的影响

Fig. 3. Effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and high temperature on chlorophyll a+b content in leaves at different growth stages of rice.

的响应示于图4。随生育期推移, Ambient圈中稻叶的Chl a/b逐渐下降, 而FACE圈叶片呈相反趋势。两温度处理平均, 高CO<sub>2</sub>浓度下移栽后41、77和 94 d, Chla/b值平均分别降低4.7%、2.3%和0.9%, 移栽后110和119 d, Chl a/b值分别极显著升高1.9%和5.3%, 除首期(P=0.1)外均达显著或极显著水平。从不同温度看, 高CO<sub>2</sub>浓度下常温下水稻移栽后41、77和 94 d, Chl a/b值分别减少5.6%、2.2%和0.9%, 高温处理水稻对应时期分别减少3.8%、2.3%和0.8%, 多数达到或接近0.05显著水平; 相反, 高CO<sub>2</sub>浓度下移

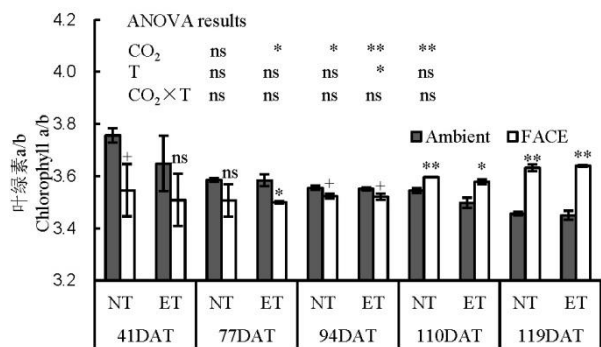


图 4 高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温对水稻不同生育期叶片叶绿素 a/b 值的影响  
Fig. 4. Effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and high temperature on chlorophyll a/b in leaves at different growth stages of rice.

表 4 水稻顶部完全展开叶叶绿素 a/b 值的差异显著性检验

Table 4. Analysis of variance for chlorophyll a/b of the first fully expanded leaf from the top of the rice plants.

| 指标                      | 自由度 | 总均方               | 均方          | F 值      | P 值     |
|-------------------------|-----|-------------------|-------------|----------|---------|
| Index                   | df  | Total mean square | Mean square | F value  | P value |
| CO <sub>2</sub>         | 1   | 0.001             | 0.001       | 0.182    | 0.672   |
| 温度 Temperature(T)       | 1   | 0.008             | 0.008       | 1.240    | 0.272   |
| 时期 Stage(S)             | 4   | 65.618            | 16.404      | 2617.749 | <0.001  |
| CO <sub>2</sub> x T     | 1   | 0.001             | 0.001       | 0.221    | 0.641   |
| CO <sub>2</sub> x S     | 4   | 0.224             | 0.056       | 8.933    | <0.001  |
| T x S                   | 4   | 0.010             | 0.002       | 0.396    | 0.810   |
| CO <sub>2</sub> x T x S | 4   | 0.003             | 0.001       | 0.112    | 0.978   |

表 5 水稻顶部完全展开叶 SPAD 值的差异显著性检验

Table 5. Analysis of variance for leaf SPAD values of the first fully expanded leaf from the top of the rice plants.

| 指标                      | 自由度 | 总均方               | 均方          | F 值     | P 值     |
|-------------------------|-----|-------------------|-------------|---------|---------|
| Index                   | df  | Total mean square | Mean square | F value | P value |
| CO <sub>2</sub>         | 1   | 29.334            | 29.334      | 5.511   | 0.020   |
| 温度 Temperature(T)       | 1   | 44.645            | 44.645      | 8.387   | 0.004   |
| 时期 Stage(S)             | 5   | 24603.975         | 4920.795    | 924.447 | <0.001  |
| CO <sub>2</sub> x T     | 1   | 3.375             | 3.375       | 0.634   | 0.427   |
| CO <sub>2</sub> x S     | 5   | 171.373           | 34.275      | 6.439   | <0.001  |
| T x S                   | 5   | 99.644            | 19.929      | 3.744   | 0.003   |
| CO <sub>2</sub> x T x S | 5   | 21.667            | 4.333       | 0.814   | 0.541   |

栽后110和119 d, 常温下生长水稻分别增加1.4%和5.1%, 高温下水稻分别增加2.3%和5.5%, 均达显著或极显著水平。增温处理使各生育期Chl a/b值均略呈下降趋势, 但只有移栽后110 d达显著水平。CO<sub>2</sub>与温度处理的互作对水稻各生育期Chla/b值均无显著影响。

对全生育期所有Chla/b值数据进行综合分析, 结果表明, 不同生育期叶片Chla/b值存在极显著差异, 生育期与CO<sub>2</sub>处理之间亦存在极显著的互作效应(表4)。

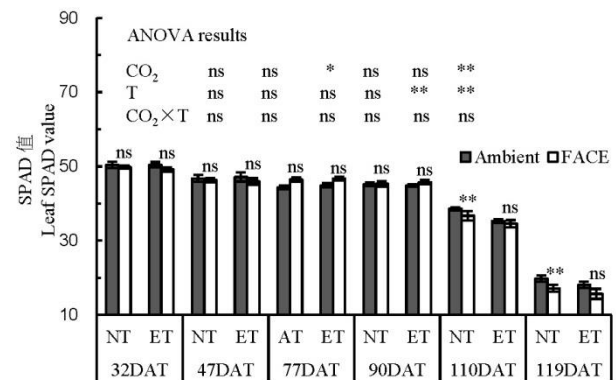


图 5 高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温对水稻不同生育期叶片 SPAD 值的影响  
Fig. 5. Effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and high temperature on SPAD values in leaves at different growth stages of rice.

## 2.5 水稻叶片 SPAD 值对高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温的动态响应

本研究还测定了倒2叶(抽穗前)或剑叶(抽穗后)叶片的SPAD值, 结果示于图5。移栽后90 d之前, 各处理叶片SPAD值均较为稳定, 但最后两期直线下降。两温度平均, 高CO<sub>2</sub>浓度下移栽后32、47、77、99 d, 叶片SPAD值略有增减, 但下移栽后110和119 d叶片SPAD值分别减少3.5%(P=0.1)和19.1%(P<0.01)。不同生长温度下水稻表现出类似的响应趋势: 高CO<sub>2</sub>浓度使常温下移栽后32、47、77和90 d

水稻叶片 SPAD 值略有增减,但移栽后 110 和 119 d 叶片 SPAD 值一致下降,其中常温条件下水稻分别降低 4.8% 和 23.6%,高温水稻分别降低 2.1% 和 13.5%,常温条件下均达极显著水平。两个 CO<sub>2</sub> 浓度平均,增温处理对生育前中期叶片 SPAD 值无显著影响,但移栽后 110 和 119 d 叶片 SPAD 值分别降低 7.1% 和 14.8%,均达极显著水平。CO<sub>2</sub> 与温度处理的互作对水稻不同生育期叶片 SPAD 值均无显著影响。

对水稻全生育期叶片的 SPAD 值进行综合分析可知,CO<sub>2</sub> 处理、温度处理以及生育期对叶片 SPAD 值的影响均达显著或极显著水平,CO<sub>2</sub> 或温度处理与生育期之间的互作均达极显著水平,但 CO<sub>2</sub> 和温度处理间没有互作效应(表 5)。

### 3 讨论

叶绿素是植物叶绿体内最重要的光合色素,其含量与植物光合作用紧密相关。Chl b 可将光合作用所吸收的光能传递给 Chl a, Chl a 再将光能转化为化学能。本研究以当前本地主栽品种武运粳 23 为供试材料进行研究,发现高 CO<sub>2</sub> 浓度使移栽后 41、77 和 94 d 叶片 Chl 总量及其组分均明显高于对照,但随生育期推移增幅有减少的趋势(图 1~3)。前期 FACE 研究表明,施氮量 35 g/m<sup>2</sup> 条件下,高 CO<sub>2</sub> 浓度使武香粳 14 生育期前期 Chl 含量均呈增加趋势,但 15 g/m<sup>2</sup> 条件下,Chl 含量均呈下降趋势。本研究施氮水平为 22.5 g/m<sup>2</sup>,可见在中、高氮水平条件下,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高可能有利于促进水稻前期叶绿素的形成,而缺氮水稻表现相反,当然这还需进一步的验证。与前 3 期测定结果相反,高 CO<sub>2</sub> 浓度使最后 2 期特别是末期 Chla、b 和 a+b 含量均极显著下降,表现在 CO<sub>2</sub> 与生育期间均存在极显著的互作效应;这一现象与高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下该品种成熟期提前约 4 d 一致。本研究生长后期这种明显的下降趋势与前人对水稻<sup>[16,24-25]</sup>和小麦<sup>[26]</sup>的报道一致,但出现的时期更为滞后。这可能与本研究供试品种结实期的保绿能力较强有关<sup>[22]</sup>。以上结果说明,高 CO<sub>2</sub> 浓度环境下生长的水稻,尽管生长前中期有利于叶绿素的形成,但生长后期可能会促进叶绿素的降解。

叶片 Chl b 含量只占 Chl a 含量的 25% 左右,所以 Chl b 含量通常不影响 Chl 总量,但可能对 Chla/b 值有显著影响<sup>[27]</sup>。本研究表明,水稻 Chl b 含量对高 CO<sub>2</sub> 浓度的响应(图 2)明显大于 Chl a(图 1)。因此,与 Chl a、Chl b 的响应方向相反,高 CO<sub>2</sub> 浓度使生

长前、中期 Chl a/b 值明显降低,而生长后期该值显著增加(图 4),这一结果与胡健等研究结果基本一致,但与谢立勇等<sup>[17]</sup>的报道不同。前人研究表明,Chla/b 值的下降的在一定程度上提高叶片光合速率<sup>[2,11,27]</sup>。本研究观察到的水稻生育后期 Chl a/b 值均显著增加,与叶片的光合速率明显下调吻合<sup>[22]</sup>。

叶片 SPAD 值一定程度上反映了植株的氮素状态。大量研究表明,叶片叶绿素含量与叶绿素仪所测定的 SPAD 值密切相关<sup>[28-29]</sup>。本研究表明,高 CO<sub>2</sub> 浓度对水稻生长前、中期叶片 SPAD 值的影响较小,但使移栽 110 和 119 d 后分别下降 4% 和 19%(图 5)。该结果进一步证明,FACE 水稻生长后期的叶片表现出明显早衰的现象。有研究表明,大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加有利于氮素从水稻叶片等源器官向根系等库器官转移<sup>[30]</sup>,这可能是 CO<sub>2</sub> 熏蒸水稻更易早衰的重要原因。值得关注的是,尽管高 CO<sub>2</sub> 浓度使常温、高温区水稻最后两期叶片 SPAD 值均呈下降趋势,但前者达极显著水平,后者未达显著水平。以上结果说明,水稻长期生长于 CO<sub>2</sub> 富集环境下其叶片会出现明显的早衰现象,但适度增温处理似乎能减轻这种趋势。

本研究表明,大田生长期增温约 1℃ 对武运粳 23 叶绿素含量及组分的影响总体上小于 CO<sub>2</sub> 处理,但亦表现出明显的趋势:增温处理使各生育期 Chl a、b 以及 a+b 含量多呈增加趋势,Chl a/b 值则相反,但多未达显著水平(图 1~4)。与 Chl 响应不尽一致,武运粳 23 生长前、中期叶片 SPAD 值对高温处理无明显响应,但移栽后 110 和 119 d 极显著下降,降幅分别为 7% 和 15%(图 5)。这一结果与叶片  $P_n$  的变化基本吻合:即增温处理使该品种生长前期叶片  $P_n$  明显增加,但这种增幅逐渐减少,至最后两个测定时期显著下降,最高降幅达 13%<sup>[22]</sup>。这一时间变化曲线表明,适度高温有利于水稻叶绿素的形成,但长期处于这种高温环境可能会加速灌浆期光合色素含量的下降,这种高温诱导的早衰在前人文献亦有较多报道<sup>[31]</sup>。尽管高温处理本身及其与生育期的互作对 Chl 含量和 SPAD 值均有一定程度的影响,但 CO<sub>2</sub> 与温度间处理没有互作效应。说明大气 CO<sub>2</sub> 浓度增高对这些参数的影响在不同生长温度下趋势基本一致。这亦与该品种最终产量的响应一致,同期研究表明,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高使该品种常温区和高温区水稻的增产 10% 左右。

综上所述,大气 CO<sub>2</sub> 浓度增高 550 μmol/mol 有利于水稻生长前、中期叶片叶绿素的形成,但生长后期 Chl 含量和 SPAD 值均明显下降同时伴随 Chl a/b

值的显著升高, 这种早衰现象在不同生长温度条件下趋势一致。周宁等<sup>[22]</sup>发现, 高 CO<sub>2</sub> 浓度使该品种生长前期叶片  $P_n$  的增幅从约 40% 直线下降至 4%, 但这种明显的光合下调现象与气孔限制没有关系。对照本研究测定参数对 CO<sub>2</sub> 的时间响应曲线, 我们推测水稻灌浆后期光合色素的损伤可能是叶片光合下调的重要原因, 因为它们之间通常呈正相关<sup>[32]</sup>。由于高 CO<sub>2</sub> 浓度环境下作物光合响应随时间减弱可能还与光合酶活性和源库平衡等因子有关<sup>[33-35]</sup>, 因此其确切的机理及其调控途径还需进一步探索。

谢辞: 感谢中国科学院南京土壤研究所刘钢、唐昊治和朱国新老师对 FACE 系统的日常维护。

#### 参考文献:

- [1] NOAA. Trends in atmospheric carbon dioxide. [2014-12-30]. <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>.
- [2] 刘贞琦. 不同株型水稻光合特性的研究. 中国农业科学, 1980, 13(3): 6-10.  
Liu Z Q. A study on the photosynthetic characters of different plant types of rice. *Sci Agric Sin*, 1980, 13(3): 6-10. (in Chinese with English abstract)
- [3] 张桂莲, 陈立云, 张顺堂, 张国华, 唐文邦, 贺治洲, 王明. 抽穗开花期高温对水稻剑叶理化特性的影响. 中国农业科学, 2007, 40(7): 1345-1352.  
Zhang G L, Chen L Y, Zhang S T, Tang W B, He Z Z, Wang M. Effects of high temperature on physiological and biochemical characteristics in flag leaf of rice during heading and flowering period. *Sci Agric Sin*, 2007, 40(7): 1345-1352. (in Chinese with English abstract)
- [4] 杨永辉, 吴普特, 武继承, 赵世伟, 黄占斌, 何方. 冬小麦光合特征及叶绿素含量对保水剂和氮肥的响应. 应用生态学报, 2011, 22(1): 79-85.  
Yang Y H, Wu P T, Wu J C, Zhao S W, Huang Z B, He F. Responses of winter wheat photosynthetic characteristics and chlorophyll content to water-retaining agent and N fertilizer. *Chin J Appl Ecol*, 2011, 22(1): 79-85. (in Chinese with English abstract)
- [5] 杨连新, 王余龙, 黄建晔, 杨洪建, 刘红江. 开放式空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高对水稻生长发育影响的研究进展. 应用生态学报, 2006, 17(7): 1331-1337.  
Yang L X, Wang Y L, Huang J Y, Yang H J, Liu H J. Responses of rice growth and development to free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE): A research review. *Chin J Appl Ecol*, 2006, 17(7): 1331-1337. (in Chinese with English abstract)
- [6] 蒋跃林, 张庆国, 岳伟, 姚玉刚, 王公明. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对大豆生长和产量的影响. 中国农学通报, 2005, 21(6): 355-357.  
Jiang Y L, Zhang Q G, Yue W, Yao Y G, Wang G M. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on growth and yield of soybean. *Chin Agric Sci Bull*, 2005, 21(6): 355-357. (in Chinese with English abstract)
- [7] 郝林, 徐昕, 曹军. 一种拟南芥突变体对高浓度 CO<sub>2</sub> 反应的研究. 应用生态学报, 2003, 14(12): 2359-2360.  
Hao L, Xu X, Cao J. Response of an Arabidopsis mutant to elevated CO<sub>2</sub> concentration. *Chin J Appl Ecol*, 2003, 14(12): 2359-2360. (in Chinese with English abstract)
- [8] Bindi M, Hacour A, Vandermeiren K, Craigon J, Ojanper & Auml K. Chlorophyll concentration of potatoes grown under elevated carbon dioxide and/or ozone concentrations. *Eur J Agron*, 2002, 17(4): 319-335.
- [9] Koti S, Reddy K R, Kakani V G, Zhao D, Gao W. Effects of carbon dioxide, temperature and ultraviolet-B radiation and their interactions on soybean (*Glycine max* L.) growth and development. *Environ Exper Bot*, 2007, 60(1): 1-10.
- [10] 余峥, 胡庭兴, 王开运, 张远彬. 植物光合作用对大气 CO<sub>2</sub> 和温度升高的响应及其适应机制的研究进展. 四川林业科技, 2006, 27(2): 30-35.  
Yu Z, Hu T X, Wang K Y, Zhang Y B. Responses and acclimatization mechanism of plant photosynthesis to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature. *J Sichuan For Sci Technol*, 2006, 27(2): 30-35. (in Chinese with English abstract)
- [11] 彭博, 王文晶, 周可新, 陈法军. CO<sub>2</sub> 浓度升高对转 Bt 水稻生理指标的影响. 生态学杂志, 2014, 33(12): 3254-3261.  
Peng B, Wang W J, Zhou K X, Chen F J. Effect of elevated CO<sub>2</sub> on physiological indexes of transgenic Bt rice. *Chin J Ecol*, 2014, 33(12): 3254-3261. (in Chinese with English abstract)
- [12] 万运帆, 游松财, 李玉娥, 王斌, 高清竹, 秦晓波, 刘硕. CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对早稻生长及产量的影响. 农业环境科学学报, 2014, 33(9): 1693-1698.  
Wan Y F, You S C, Li Y E, Wang B, Gao Q Z, Qin X B, Liu S. Influence of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature on growth and yield of early rice. *J Agro-Environ Sci*, 2014, 33(9): 1693-1698. (in Chinese with English abstract)
- [13] 蔡威威, 万运帆, 艾天成, 游松财, 李玉娥, 王斌. 空气温度和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对晚稻生长及产量的影响. 中国农业气象, 2015, 36(6): 717-723.  
Cai W W, Wan Y F, Ai T C, You S C, Li Y E, Wang B. Impacts of elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature increasing on growth and yield of late rice. *Chin J Agrometeorol*, 2015, 36(6): 717-723. (in Chinese with English abstract)
- [14] 周娟, 胡健, 杨连新, 王余龙, 朱建国. FACE 对水稻生育前期功能叶片叶绿素含量及其组成的影响. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2008, 29(4): 9-62.  
Zhou J, Hu J, Yang L X, Wang Y L, Zhu J G. Effect of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on chlorophyll content and its composition in functional leaves of japonica rice (*Oryza sativa* L.) during early growth stage. *J Yangzhou Univ: Agric Life Sci Edi*, 2008, 29(4): 9-62. (in Chinese with English abstract)
- [15] Chen G Y, Yong Z H, Liao Y, Zhang D Y, Chen Y, Zhang H B, Chen J, Zhu J G, Xu D Q. Photosynthetic acclimation in rice leaves to Free-air CO<sub>2</sub> enrichment related to both ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation limitation and ribulose-1,5-bisphosphate regeneration limitation. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(7): 1-10.
- [16] 胡健, 周娟, 杨连新, 王余龙, 朱建国. 水稻结实期剑叶叶绿素含量和组成 FACE 的动态响应. 农业环境科学学报, 2007, 26(4): 1322-1326.  
Hu J, Zhou J, Yang L X, Wang Y L, Zhu J G. Effect of free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on dynamics of chlorophyll content and composition in flag leaves of rice



- during grain filling stage. *J Agro-Environ Sci*, 2007, 26(4): 1322-1326. (in Chinese with English abstract)
- [17] 谢立勇, 孙雪, 赵洪亮, 冯永祥, 姜乐. FACE 条件下水稻生育后期剑叶光合色素含量及产量构成的响应研究. *中国生态农业学报*, 2015, 23(4): 425-431.  
Xie L Y, Sun X, Zhao H L, Feng Y X, Jiang L. Responses of flag-leaf photosynthetic pigments at late growth stage and rice yield components to elevated CO<sub>2</sub> under FACE system. *Chin J Eco-Agric*, 2015, 23(4): 425-431. (in Chinese with English abstract)
- [18] 杜尧东, 李键陵, 王华, 唐湘如, 胡飞. 高温胁迫对水稻剑叶光合和叶绿素荧光特征的影响. *生态学杂志*, 2012, 31(10): 2541-2548.  
Du Y D, Li J L, Wang H, Tang X R, Hu F. Effects of high temperature stress on the flag leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of rice. *Chin J Ecol*, 2012, 31(10): 2541-2548. (in Chinese with English abstract)
- [19] 景立权, 赖上坤, 王云霞, 杨连新, 王余龙. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度互作对水稻生长发育影响的研究进展. *生态学报*, 2016, 36(14): 4254-4265.  
Jing L Q, Lai S K, Wang Y X, Yang L X, Wang Y L. Combined effect of increasing atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature on growth and development of rice: A research review. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(14): 4254-4265. (in Chinese with English abstract)
- [20] Lobell D B, Gourdji S M. The influence of climate change on global crop productivity. *Plant Physiol*, 2012, 160: 1686-1697.
- [21] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, Nöberger J, Ort D R. Food for Thought: Lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO<sub>2</sub> concentrations. *Science*, 2006, 312(5782): 1918-1921.
- [22] 周宁, 沈士博, 景立权, 王云霞, 朱建国, 杨连新, 王余龙. 自由空气中 CO<sub>2</sub> 浓度和温度增高对粳稻叶片光合作用日变化的影响. *生态学杂志*, 2016, 35(9): 2404-2416.  
Zhou N, Shen S B, Jing L Q, Wang Y X, Zhu J G, Yang L X, Wang Y L. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature on diurnal courses of photosynthesis in leaves of Japonica rice. *Chin J Ecol*, 2016, 35(9): 2404-2416. (in Chinese with English abstract)
- [23] 赖上坤, 庄时腾, 吴艳珍, 王云霞, 朱建国, 杨连新, 王余龙. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对超级稻生长发育的影响. *生态学杂志*, 2015, 34(5): 1253-1262.  
Lai S K, Zhuang S T, Wu Y Z, Wang Y X, Zhu J G, Yang L X, Wang Y L. Impact of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature on growth and development of super rice. *Chin J Ecol*, 2015, 34(5): 1253-1262. (in Chinese with English abstract)
- [24] 彭长连, 林植芳, 孙梓健, 林桂珠, 陈贻竹. 水稻光合作用对加富 CO<sub>2</sub> 的响应. *植物生理学报*, 1998, 24(3): 272-278.  
Peng C L, Lin Z F, Sun Z J, Lin G Z, Chen Y Z. Response of rice photosynthesis to CO<sub>2</sub> enrichment. *Acta Photophysiol Sin*, 1998, 24(3): 272-278. (in Chinese with English abstract)
- [25] Haque M M, Hamid A, Khanam M, Biswas D K, Karim M A, Khaliq Q A, Hossain M A, Uprety D C. The effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration on leaf chlorophyll and nitrogen contents in rice during post-flowering phases. *Biol Plant*, 2006, 50(1): 69-73.
- [26] 廖轶, 陈根云, 张道允, 肖元珍, 朱建国, 许大全. 冬小麦光合作用对开放式空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高(FACE)的非气孔适应. *植物生理与分子生物学学报*, 2003, 29(6): 494-500.  
Liao Y, Chen G Y, Zhang D Y, Xiao Y Z, Zhu J G, Xu D Q. Non-stomatal acclimation of leaf photosynthesis to Free-Air CO<sub>2</sub> enrichment( FACE) in winter wheat. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2003, 29(6): 494-500. (in Chinese with English abstract)
- [27] 孟军, 陈温福, 徐正进, 李磊鑫, 周淑清. 水稻剑叶净光合速率与叶绿素含量的研究初报. *沈阳农业大学学报*, 2001, 32(4): 247-249.  
Meng J, Chen W F, Xu Z J, Li L X, Zhou S Q. Study on photosynthetic rate and chlorophyll content. *J Shenyang Agric Univ*, 2001, 32(4): 247-249. (in Chinese with English abstract)
- [28] 陈景蕊, 潘静. 不同品种葡萄叶片SPAD值与叶绿素含量相关性分析. *北方园艺*, 2015, (19): 42-46.  
Chen J R, Pan J. Study on the correlations of accumulation between sugar and fatty during *Cyperus esculentus* tuber development. *Nor Hortic*, 2015, (19): 42-46. (in Chinese with English abstract)
- [29] 陈小龙, 陈灿, 周莉. 水稻不同生育期叶绿素含量的测定及其相关性分析. *现代农业科技*, 2010, (17): 42-52.  
Chen X L, Chen C, Zhou L. Determination and correlativity analysis of chlorophyll content at different developmental stages in rice. *Mod Agric Sci Technol*, 2010, (17): 42-52. (in Chinese with English abstract)
- [30] Monje O, Bugbee B. Adaptation to high CO<sub>2</sub> concentration in an optimal environment: radiation capture, canopy quantum yield and carbon use efficiency. *Plant Cell Environ*, 1998, 21: 315-324.
- [31] Nagai T, Makino A. Differences between rice and wheat in temperature responses of photosynthesis and plant growth. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(4): 744-755.
- [32] 童汉华, 梅捍卫, 邢永忠, 曹一平, 余新桥, 章善庆, 罗利君. 水稻生育后期剑叶形态和生理特性的 QTL 定位. *中国水稻科学*, 2007, 21(5): 493-499.  
Tong H H, Mei H W, Xing Y Z, Cao Y P, Yu X Q, Zhang S Q, Luo L J. QTL analysis for morphological and physiological characteristics of flag leaf at the late developmental stage in rice. *Chin J Rice Sci*, 2007, 21(5): 493-499. (in Chinese with English abstract)
- [33] Moore B D, Cheng S H, Sims D, Seemann J R. The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Environ*, 2002, 22(6): 567-582.
- [34] Rogers A, Humphries S W. A mechanistic evaluation of photosynthetic acclimation at elevated CO<sub>2</sub>. *Glob Chang Biol*, 2000, 6(8): 1005-1011.
- [35] Zhu C W, Ziska L, Zhu J, Xie Z, Tang H, Hasegawa T. The temporal and species dynamics of photosynthetic acclimation in flag leaves of rice (*Oryza sativa*) and wheat (*Triticum aestivum*) under elevated carbon dioxide. *Physiol Plant*, 2012, 145(3): 395-405.