

稻米外观与加工品质对大气 CO₂ 浓度升高的响应

王东明^{1,2} 陶冶^{1,2} 朱建国¹ 刘钢¹ 朱春梧^{1,*}

(¹ 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; ² 中国科学院大学, 北京 100049; *通讯联系人, E-mail: cwzhu@issas.ac.cn)

Responses of Rice Appearance and Processing Quality to Elevated Atmospheric CO₂ Concentration

WANG Dongming^{1,2}, TAO Ye^{1,2}, ZHU Jianguo¹, LIU Gang¹, ZHU Chunwu^{1,*}

(¹State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture/Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; *Corresponding author, E-mail: cwzhu@issas.ac.cn)

Abstract: 【Objective】Rice appearance and processing quality will be reduced by elevated atmosphere CO₂ concentration ([CO₂]). To ascertain the mechanism behind this decline and then alleviate it, 【Method】we used a Free-air Carbon Dioxide Enrichment (FACE) facility, two kinds of cultivars and its three kinds of genetically modified materials (Zhonghua 11 and its transpiration-promoting genetic materials, ZmK2.1-15, ZmK2.1-20, OsKAT3-26, OsKAT3-30; Zhonghua 11 and its crown root-promoting genetic materials, ERF3-7 and ERF3-12; Nipponbare and its nitrate absorption-promoting genetic material, NIL) to study the responses of appearance and processing quality of different rice genetic materials to elevated [CO₂]. 【Results】The responses of rice appearance and processing quality to elevated [CO₂] varied among these genotypes. The chalky grain percentage and chalkiness degree of Zhonghua11 increased by 9.2% and 4.4% under elevated [CO₂] compared with ambient [CO₂], and head rice percentage decreased by 5.3%, while the chalky grain percentage and chalkiness degree of Nipponbare decreased by 11.1% and 7.9%, and head rice percentage increased by 9.8%. Transpiration-promoting genetic materials significantly mitigated the negative effect of elevated [CO₂] on the appearance and processing quality of Zhonghua11. As compared with ambient [CO₂], the changes in chalky grain percentages for ZmK2.1-15, ZmK2.1-20, OsKAT3-26 and OsKAT3-30 under elevated [CO₂] were -2.7%, -16.3%, -14.8%, +7.4%, and that of chalkiness degree was -8.7%, -22.3%, -15.1%, -3.0%, and that of head rice percentage was +2.1%, +6.4%, +3.6%, -7.0%. Crown root-promoting genetic materials exacerbated the negative impact of elevated [CO₂] on the appearance and processing quality of Zhonghua 11, with the chalky grain percentage increased by 17.7% and 11.5% under elevated [CO₂], and the chalkiness degree increased by 34.4% and 19.1%, head rice percentage decreased by 10.1% and 0.8%, respectively. The chalky grain percentage and chalkiness degree of nitrate absorption-promoting material (NIL) did not change significantly at elevated [CO₂], and the head rice percentage decreased by 4.2%. The appearance quality of NIL was significantly improved as compared with that of Nipponbare, with the chalky grain percentage and chalkiness degree decreased by 16.5% and 17.9% under elevated [CO₂], and 26.3% and 28.9% under ambient [CO₂]. 【Conclusion】The promotion of transpiration and nitrate absorption through genetic regulation could be one of the effective ways to improve the appearance and processing quality of rice under elevated [CO₂] in the future.

Key words: elevated CO₂ concentration; rice; appearance quality; milling quality

摘 要: 【目的】大气 CO₂ 浓度升高会降低水稻的外观与加工品质。为探明其下降机制并予以缓解, 【方法】采用开放式大气 CO₂ 浓度升高(FACE)平台、两种栽培品种及其三种不同的基因调控遗传材料(中花 11 及其蒸腾调节材料 ZmK2.1-15、ZmK2.1-20、OsKAT3-26、OsKAT3-30; 中花 11 及其促冠根生长材料 ERF3-7 和 ERF3-12; 日本晴及其促硝酸盐吸收材料 NIL), 研究稻米外观与加工品质对 CO₂ 浓度升高的响应。【结果】稻米外观品质与加工品质对 CO₂ 浓度升高的响应因品种不同而异。CO₂ 浓度升高下, 中花 11 的垩白粒率和垩白度增加 9.2% 和 4.4%, 整精米率降低 5.3%; 而日本晴的垩白粒率和垩白度降低 11.1% 和 7.9%, 整精米率提升 9.8%。蒸腾调节材料显著改善了 CO₂ 浓度升高对中花 11 外观与外观品质的负面效应, 与当前 CO₂ 浓度相比, CO₂ 浓度升高, ZmK2.1-15、

收稿日期: 2018-12-05; 修改稿收到日期: 2019-04-02。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31870423); 江苏省自然科学基金资助项目(BK2018402)。

ZmK2.1-20、OsKAT3-26、OsKAT3-30 的垩白粒率相对变化量为-2.7%、-16.3%、-14.8%，+7.4%，垩白度为-8.7%、-22.3%、-15.1%、-3.0%，整精米率为+2.1%、+6.4%、+3.6%、-7.0%。促冠根生长材料加大了 CO₂ 浓度升高对中花 11 号外观与加工品质的负面效应，ERF3-7、ERF3-12 的垩白粒率在 CO₂ 浓度升高下分别增加 17.7%和 11.5%，垩白度增加 34.4%和 19.1%，整精米率分别降低 10.1%和 0.8%。促硝酸盐吸收材料(NIL)的垩白粒率和垩白度在 CO₂ 浓度升高下无明显变化，整精米率下降 4.2%。NIL 的外观品质较日本晴明显改善，CO₂ 浓度升高下垩白粒率和垩白度分别下降 16.5%和 17.9%，当前 CO₂ 浓度条件下分别下降 26.3%和 28.9%。【结论】未来 CO₂ 浓度升高条件下，通过基因改良促进水稻蒸腾作用和硝酸盐吸收是提升稻米外观与加工品质的有效途径之一。

关键词：CO₂ 浓度升高；水稻；外观品质；加工品质

中图分类号：S181；S511.01

文献标识码：A

文章编号：1001-7216(2019)04-0338-09

自工业革命以来大气 CO₂ 浓度持续升高^[1]，目前达到约 400 μmol/mol，且继续升高趋势不可遏制^[2]。尽管对 CO₂ 浓度攀升的速度有争议，但一致认为 21 世纪末至少达到 570 μmol/mol^[3]。CO₂ 作为植物光合作用的底物，其浓度升高促进光合作用进而提高生物量^[4]。稻米是全球超过一半人口的主食，在 CO₂ 浓度升高约 200 μmol/mol 的情况下，水稻产量可提高 3.0%~36.0%^[5]。然而，CO₂ 浓度升高提高产量的同时，也会影响稻米品质(营养品质、外观品质和加工品质)^[6]。比如，CO₂ 浓度升高降低蛋白质、锌、铁等营养物质含量，引发潜在的“隐形饥饿”危机^[7-9]。此外，CO₂ 浓度升高也会影响稻米外观品质(垩白、粒型、透明度)和加工品质(糙米率、精米率、整精米率)^[10]。外观和加工品质是稻米作为商品流通的重要特性，水稻供应亦由数量化向品质化转变，因此，优质稻米生产对调整种植结构、提高农产品效益有着十分重要的现实意义。

研究表明，CO₂ 浓度升高导致稻米垩白度增高，整精米率下降^[11]，这种效应受水稻灌浆动态和环境因子调控。比如，关于蛋白质含量如何影响垩白的形成尚存争议^[10]。并且，根系活性通过影响水稻新陈代谢和生长发育对稻米外观品质起调控作用，在水稻灌浆期，根系活性增加会降低垩白度^[12]。此外，稻米外观品质对灌浆期高温敏感，高温导致稻米垩白度增大并使米质疏松易破碎^[13]。而 CO₂ 浓度升高会影响上述涉及稻米外观品质的生理性状。CO₂ 浓度升高导致稻米蛋白质含量降低^[7,8,14]；气孔导度下降，蒸腾拉力下降，从而降低养分吸收^[15]，并且，蒸腾拉力下降直接导致蒸腾散热减弱，致使 FACE 圈的冠层温度升高^[16]；CO₂ 浓度升高增加水稻抽穗期的根系生物量，而单位干质量根系活力显著下降^[17]。

基于上述高 CO₂ 浓度对涉及影响垩白形成的生理性状的影响，理论上高 CO₂ 浓度将会对水稻外观品质产生负面影响，而从水稻分子和生理机制作为出发点的研究较少。与此同时，已有的稻米垩白研究在试验材料上以主栽品种为主，较少利用遗传背

景相同的突变体或近等基因系材料，研究结果受复杂遗传背景的干扰，且无法消除因生育期不同导致的灌浆环境差异^[18]。近期一些分子生物学研究进展为解决这些问题提供了机遇，研究发现 1) *OsKAT3* 和 *ZmK2.1* 参与细胞外 K⁺ 浓度的调控，过量表达 *OsKAT3* 和 *ZmK2.1* 可显著增大水稻气孔导度^[19-20]；2) *ERF3* 参与冠根萌生、出根和伸长整个生理过程，增强水稻单茎的根系总活性^[21]；3) *NRT1.1B* 促进硝酸盐的吸收并提高水稻氮素利用效率^[22-23]。因此，本研究利用中花 11 及其蒸腾调节材料(*ZmK2.1-15*、*ZmK2.1-20*、*OsKAT3-26*、*OsKAT3-30*)和促冠根生长材料(*ERF3-7*、*ERF3-12*)、日本晴(*Nipponbare*)及其促硝酸盐吸收材料(*NIL*)，研究稻米外观与加工品质对 CO₂ 浓度升高的响应，以期对未来优良的稻米品质生产提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料培育

试验于 2015–2017 年在江苏省江都市小纪镇良种场(32°35′ N, 119°42′ E)开放式空气 CO₂ 浓度升高(FACE)系统平台进行。供试品种为中花 11 号和它的促冠根生长材料 *ERF3-7*、*ERF3-12*(2016 和 2017 年种植)和蒸腾调节材料 *ZmK2.1-15*、*ZmK2.1-20*、*OsKAT3-26*、*OsKAT3-30*(2015 年种植)，日本晴和它的促硝酸盐吸收材料 *NIL*(2016 和 2017 年种植)。

2015 年 5 月 20 日播种，6 月 20 日移栽；2016 年 5 月 20 日播种，6 月 17 日移栽；2017 年 5 月 22 日播种，6 月 20 日移栽。行距为 25.0 cm，株距为 16.7 cm，每个品种所占小区长 3.8 m，宽 1.2 m，所有品种每穴 2 苗。2015 年总施氮量(折合纯氮)为 225 kg/hm²，其中 40%作基肥施用(6 月 17 日)，30%作分蘖肥施用(7 月 1 日)，30%作穗肥施用(7 月 26 日)。磷、钾施用量均为 90 kg/hm²(以纯磷、纯钾计)，全作基肥施用。肥料为复合肥(N-P₂O₅-K₂O)和尿素。

水分管理为6月17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, 8月11日之后间隙灌溉, 抽穗扬花期保持浅水, 收获前10日断水。及时防治病虫害, 保证水稻正常生长发育。2016、2017年的肥料运筹和水分管理均与2015年一致。

1.2 试验平台

FACE 平台位于江苏省扬州市江都区小纪镇良种场试验田(32°35' N, 119°42' E)。试验田土壤类型为下位砂姜土, 年均降水量980 mm左右, 年均蒸发量大于1100 mm, 年平均温度15.1℃, 年日照时间大于2100 h, 年平均无霜期220 d, 耕作方式为水稻–冬闲单季种植。土壤理化性质如下: 有机碳18.4 g/kg, 全氮1.45 g/kg, 全磷0.63 g/kg, 全钾14.0 g/kg, 速效磷10.1 mg/kg, 速效钾70.5 mg/kg, 砂粒(0.02~12.00 mm)578.4 g/kg, 粉砂粒(0.002~0.020 mm)285.1 g/kg, 黏粒(<0.002 mm)136.5 g/kg, 容重1.16 g/cm³, pH值7.2。

该平台现建有3个CO₂浓度升高的FACE圈, 3个作为对照的控制圈。FACE圈与FACE圈, FACE圈与对照圈之间的间隔大于90 m, 以减少CO₂释放对其他圈的影响。每个FACE圈是一个直径为14 m的正八角形, 面积为138.6 m², 8根释放CO₂气体的管带, 每根长5 m, 放气管面向圈内一面有很多呈锯齿状分布的小孔, 孔径约0.5~0.9 mm, 放气管的高度在作物冠层上方50~60 cm处。根据风向、风速及昼夜交替等因素的变化, 由计算机网络系统自动调节CO₂释放方向及速度, 使FACE圈内全生育期的CO₂浓度保持在568~590 μmol/mol; 对照圈没有安装FACE管道, CO₂浓度与周边环境空气条件一致, 为376~390 μmol/mol。

1.3 测定指标及方法

成熟期采集稻谷样品, 统一用NP-4350型风选机去除空瘪粒, 于通风处晒干至含水量13.0%, 然后参照中华人民共和国国家标准《GB/T17891—1999 优质稻谷》测定糙米率、精米率、整精米率、垩白粒率、垩白度等指标。

1.3.1 加工品质

称取待测样品100 g用荃谷机(73-2型)脱壳, 抽出糙米斗检查, 颖壳完全去除后称重, 精确到0.1 g。取部分糙米继续用碾米机(VP-32型)去除糠层得到精米, 称精米重, 精确到0.1 g。整精米率利用SC-E大米外观品质检测仪进行扫描分析。

1.3.2 外观品质

应用SC-E大米外观品质检测仪扫描测定垩白

粒率和垩白度。

1.4 统计分析方法

所有数据均以Microsoft Excel 2013进行数据记录和处理, 以SPSS 22.0进行方差分析, 以Origin 8.0绘制图表。

2 结果与分析

2.1 超表达 ZmK2.1 和 OsKAT3 的蒸腾调节材料对 CO₂ 浓度升高的响应

2015–2017年间, 野生型中花11的糙米率和精米率在FACE处理下无明显变化, 而其整精米率平均下降了5.3% ($P=0.005$)。蒸腾调节材料ZmK2.1-15、ZmK2.1-20、OsKAT3-26的糙米率、精米率、整精米率都在FACE条件下提高, 其中整精米率提高幅度最大, ZmK2.1-20和OsKAT3-26的整精米率分别升高6.4% ($P=0.029$)和3.6% ($P=0.024$, 表1)。而OsKAT3-30的糙米率、精米率、整精米率在FACE条件下分别下降了0.9%、3.1%、7.0%(图1-A~C)。

中花11的垩白粒率和垩白度在FACE条件下平均上升9.2% ($P=0.027$)和4.4%, 而ZmK2.1-15、ZmK2.1-20、OsKAT3-26的垩白粒率在FACE条件下分别下降2.7%、16.3% ($P=0.006$)、14.8% ($P=0.024$), 垩白度分别下降8.7%、22.3% ($P=0.004$)、15.1% ($P=0.015$), 外观品质对CO₂浓度升高的响应较中花11得到改善。OsKAT3-30的垩白粒率在FACE条件下升高7.4%, 而其垩白度呈相反趋势, 下降了3.0%, 表明OsKAT3-30在FACE条件下垩白粒率上升, 但垩白的总面积降低(图1-D~E)。

对于中花11和蒸腾调节材料ZmK2.1-15、ZmK2.1-20、OsKAT3-26、OsKAT3-30, 加工和外观品质的CO₂效应都不显著, 而种质因素对糙米率、整精米率、垩白粒率和垩白度的影响都达到显著水平 ($P<0.05$) (表1)。

2.2 超表达 ERF3 的促冠根生长材料对 CO₂ 浓度升高的响应

2016–2017年间, 促冠根生长材料ERF3-7、ERF3-12的糙米率和精米率在FACE条件下相较于前CO₂浓度无明显变化。ERF3-12的整精米率无明显变化, 而ERF3-7下降10.1% ($P<0.001$) (图1-A~C)。

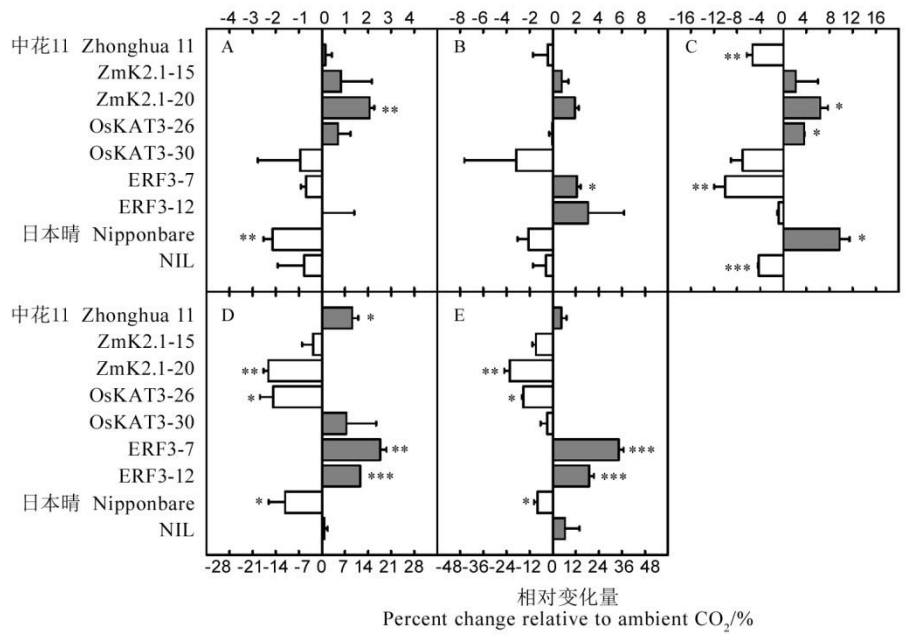
促冠根生长材料ERF3-7、ERF3-12的垩白粒率和垩白度在FACE条件下都显著提高, 垩白粒率分

表 1 2015 年中花 11 及其蒸腾调节材料 (ZmK2.1-15, ZmK2.1-15, OsKAT3-26, OsKAT3-30) 在不同 CO₂ 浓度处理下的糙米率、精米率、整精米率、垩白粒率和垩白度

Table 1. Brown rice percentage, milled rice percentage, head rice percentage, chalky grain percentage and chalkiness degree of Zhonghua 11 and its transpiration-promoting genetic materials (ZmK2.1-15, ZmK2.1-15, OsKAT3-26, OsKAT3-30) under elevated and ambient CO₂ concentration in 2015.

材料 Material	CO ₂ 处理 CO ₂ treatment	糙米率 Brown rice percentage/%	精米率 Milled rice percentage/%	整精米率 Head rice percentage/%	垩白粒率 Chalky grain percentage/%	垩白度 Chalkiness degree/%
中花 11 Zhonghua 11	FACE	82.9±0.7	72.3±1.2	68.0±1.2	13.2±0.9	5.8±0.7
	Ambient	82.6±0.7	72.5±0.4	70.2±0.5	12.1±1.7	5.6±0.7
	Change	0.4	-0.4	-3.1	8.9	4.2
ZmK2.1-15	FACE	82.5±1.2	71.9±0.4	68.0±2.6	42.5±1.5	16.3±0.3
	Ambient	81.8±0.2	71.4±0.8	66.6±3.4	43.7±4.3	17.8±2.1
	Change	0.8	0.8	2.1	-2.7	-8.7
ZmK2.1-20	FACE	83.0±0.2	72.7±0.2	68.5±0.8	39.0±0.6	15.7±0.6
	Ambient	81.3±1.2	71.3±1.7	64.4±2.0	46.6±6.9	20.2±3.5
	Change	2.1	1.9	6.4	-16.3	-22.3
OsKAT3-26	FACE	82.5±0.5	72.3±0.2	70.9±0.1	24.0±3.7	9.9±1.2
	Ambient	82.0±0.8	72.3±1.0	68.5±0.7	28.2±3.5	11.6±1.5
	Change	0.7	0.0	3.6	-14.8	-15.1
OsKAT3-30	FACE	80.1±1.5	68.3±4.5	62.1±3.2	33.9±5.5	13.7±1.2
	Ambient	80.9±0.8	70.5±1.4	66.8±2.4	31.6±4.7	14.1±1.0
	Change	-0.9	-3.1	-7.0	7.4	-3.0
方差分析 Analysis of variance						
变异来源 Source of variation						
材料 Material(M)		*	0.118	***	***	***
CO ₂ 浓度([CO ₂])		0.383	0.805	0.746	0.167	0.127
M×[CO ₂]		0.150	0.498	0.101	0.080	0.106

表中数据为平均数±标准差, 双因素方差分析计算显著性: ***, $P<0.001$; *, $P<0.05$ 。
Data in the table are mean±SD. Statistically significant effects by two-factor analysis of variance are indicated: ***, $P<0.001$; *, $P<0.05$.



A—糙米率; B—精米率; C—整精米率; D—垩白粒率; E—垩白度。误差线表示标准差, 独立样本 *t* 检验计算显著性: ***, $P<0.001$; **, $P<0.01$; *, $P<0.05$ 。
A, Brown rice percentage; B, Milled rice percentage; C, Head rice percentage D, Chalky grain percentage; E, Chalkiness degree. Bars represent standard deviation, and statistically significant effects by independent sample *t*-test are indicated: *** $P<0.001$; ** $P<0.01$; * $P<0.05$.

图 1 FACE 条件下中花 11(野生型)及其蒸腾调节材料(ZmK2.1-15, ZmK2.1-20, OsKAT3-26, OsKAT3-30)和促冠根生长材料 (ERF3-7, ERF3-12), 日本晴(野生型)及其促硝酸盐吸收材料(NIL)的糙米率、精米率、整精米率、垩白粒率和垩白度变化。

Fig. 1. Average change in milling quality and appearance quality at elevated CO₂ concentration for Zhonghua 11 (wild type) and its transpiration-promoting overexpression genetic materials (ZmK2.1-15, ZmK2.1-15, OsKAT3-26, OsKAT3-30) and crown root-promoting overexpression genetic materials (ERF3-7 and ERF3-12), Nipponbare (wild type) and its nitrate-absorption promoting overexpression genetic material(NIL).

表 2 2016 和 2017 年中花 11 及其促冠根生长材料 (ERF3-7、ERF3-12) 在不同 CO₂ 浓度处理下的糙米率、精米率、整精米率、垩白粒率和垩白度

Table 2. Brown rice percentage, milled rice percentage, head rice percentage, chalky grain percentage and chalkiness degree of Zhonghua 11 and its crown root-promoting genetic materials (ERF3-7 and ERF3-12) under elevated and ambient CO₂ concentration in 2016–2017.

年份 Year	材料 Material	CO ₂ 处理 CO ₂ treatment	糙米率 Brown rice percentage/%	精米率 Milled rice percentage/%	整精米率 Head rice percentage/%	垩白粒率 Chalky grain percentage/%	垩白度 Chalkiness degree/%
2016	中花 11 Zhonghua 11	FACE	80.8±0.6	69.2±0.4	59.5±3.4	32.6±0.8	11.7±0.9
		Ambient	80.5±0.1	68.2±0.2	65.5±0.3	29.4±0.1	9.7±0.1
		Change	0.4	1.5	−9.1	11.1	21.5
	ERF3-7	FACE	78.2±1.1	66.4±1.0	54.9±1.9	78.2±0.9	40.2±0.6
		Ambient	78.2±0.4	63.0±0.7	60.3±0.3	65.3±1.4	29.2±0.7
		Change	−0.1	5.3	−9.0	19.8	37.7
	ERF3-12	FACE	80.6±1.8	67.3±2.6	59.1±1.5	83.2±0.5	46.3±2.0
		Ambient	79.9±1.7	64.9±5.4	57.6±0.4	77.0±1.1	38.9±1.2
		Change	0.9	3.7	2.7	8.1	19.1
2017	中花 11 Zhonghua 11	FACE	80.9±0.3	69.4±2.0	60.1±0.7	10.3±0.6	2.9±0.5
		Ambient	81.2±0.6	71.0±1.2	62.4±1.4	9.9±0.8	4.3±0.8
		Change	−0.3	−2.3	−3.7	4.0	−33.2
	ERF3-7	FACE	77.1±0.3	63.8±1.0	51.3±1.2	30.3±2.6	11.1±1.3
		Ambient	78.1±1.0	64.5±1.1	57.8±1.8	26.9±1.0	9.0±0.2
		Change	−1.2	−1.1	−11.2	12.4	23.6
	ERF3-12	FACE	78.2±0.6	65.4±1.7	53.5±2.2	60.2±1.8	24.9±0.9
		Ambient	78.9±2.7	63.8±3.3	56.0±1.6	51.6±1.8	20.9±1.3
		Change	−0.9	2.4	−4.4	16.7	19.1
方差分析 Analysis of variance							
变异来源 Source of variation							
年际 Year(Y)			*	0.780	*	***	***
材料 Material(M)			*	0.062	***	***	***
CO ₂ 浓度([CO ₂])			0.505	0.353	*	*	**
Y×M			*	0.056	0.451	***	***
Y×[CO ₂]			0.204	0.101	0.641	0.128	*
M×[CO ₂]			0.688	0.078	**	**	**
Y×M×[CO ₂]			0.845	0.306	0.110	**	*

表中数据为平均数±标准差; 双因素方差分析计算显著性: ***, $P<0.001$; **, $P<0.01$; *, $P<0.05$ 。
Data in the table are mean±SD. Statistically significant effects by two-factor analysis of variance are indicated: ***, $P<0.001$; **, $P<0.01$; *, $P<0.05$.

别升高 17.7%、11.5% ($P=0.002$, $P<0.001$), 垩白度升高幅度更大, 分别为 34.4% 和 19.1% ($P<0.001$, $P<0.001$) (图 1-D~E)。

对于中花 11 和促冠根生长材料(ERF3-7、ERF3-12), CO₂ 对糙米率和精米率无明显影响, 对整精米率和外观品质的影响达到显著水平 ($P<0.05$); 种质和年际因素对加工和外观品质(精米率除外)的影响显著 ($P<0.05$) (表 2)。

2.3 超表达 NRT1.1B 的促硝酸盐吸收材料对 CO₂ 浓度升高的响应

2016–2017 年间, 日本晴和 NIL 的糙米率、精米率对 CO₂ 浓度升高的响应不敏感, 日本晴的整精米率显著提升了 9.8% ($P=0.021$), 而 NIL 下降了 4.2%

($P<0.001$) (图 1-A~C)。日本晴和 NIL 的整精米率存在显著的品种×CO₂ 浓度互作效应 ($P=0.044$, 表 3)。

日本晴在 FACE 条件下的外观品质优于对照, 其垩白粒率和垩白度比对照平均降低了 11.1% 和 7.9% ($P=0.047$, $P=0.018$) 而促硝酸盐吸收材料 NIL 的垩白粒率和垩白度在 FACE 条件下无明显变化 (图 1-D~E)。NIL 的外观品质相对于野生型日本晴显著提高, 2016–2017 年间, 无论在 CO₂ 浓度升高还是当前 CO₂ 浓度下, NIL 的垩白粒率和垩白度都低于日本晴, 在 FACE 条件下较日本晴平均下降 16.5% 和 17.9% ($P=0.137$, $P=0.120$), 在当前 CO₂ 浓度条件下平均降幅更大, 分别为 26.3% 和 28.9% ($P=0.002$, $P<0.001$)。

表 3 2016 和 2017 年日本晴及其促硝酸盐吸收材料 NIL 在不同 CO₂ 浓度处理下的糙米率、精米率、整精米率、垩白粒率和垩白度

Table 3. Brown rice percentage, milled rice percentage, head rice percentage, chalky grain percentage and chalkiness degree of Nipponbare and its nitrate-absorption promoting genetic material (NIL) under elevated and ambient CO₂ concentration in 2016–2017.

年份 Year	材料 Material	CO ₂ 处理 CO ₂ treatment	糙米率 Brown rice percentage/%	精米率 Milled rice percentage/%	整精米率 Head rice percentage/%	垩白粒率 Chalky grain percentage/%	垩白度 Chalkiness degree/%
2016	日本晴 Nipponbare	FACE	71.4±0.3	57.9±1.0	53.8±1.8	12.5±0.9	3.8±0.2
		Ambient	75.0±4.7	60.9±3.6	48.8±4.9	13.4±1.0	4.1±0.1
		Change	-4.9	-4.8	10.3	-6.9	-6.6
	NIL	FACE	78.0±1.4	63.8±0.8	56.8±2.0	8.6±0.2	2.7±0.2
		Ambient	79.5±0.4	64.7±0.3	62.1±0.6	8.1±0.3	2.2±0.2
		Change	-1.8	-1.3	-8.6	6.8	21.8
2017	日本晴 Nipponbare	FACE	81.8±0.4	68.7±0.2	67.3±0.6	24.3±1.6	8.2±0.7
		Ambient	81.5±0.3	68.5±0.3	61.6±1.0	28.0±0.3	8.9±0.2
		Change	0.4	0.3	9.3	-13.1	-8.5
	NIL	FACE	81.5±0.4	68.0±0.9	64.7±1.7	22.1±5.3	7.1±2.0
		Ambient	81.3±0.1	67.9±0.4	64.8±1.0	22.4±2.5	7.0±0.7
		Change	0.3	0.2	-0.1	-1.5	1.5
方差分析 Analysis of variance							
变异来源 Source of variation							
年际 Year(Y)			**	**	*	**	*
材料 Material(M)			0.100	0.088	**	**	*
CO ₂ 浓度([CO ₂])			0.393	0.430	0.318	0.535	0.711
Y×M			0.053	*	***	0.549	0.988
Y×[CO ₂]			0.250	0.253	0.089	0.499	0.582
M×[CO ₂]			0.392	0.460	*	0.164	0.063
Y×M×[CO ₂]			0.340	0.324	0.533	0.705	0.894

表中数据为平均数±标准差; 双因素方差分析计算显著性: ***, $P<0.001$; **, $P<0.01$; *, $P<0.05$ 。

Data in the table are mean±SD. Statistically significant effects by two-factor analysis of variance are indicated: ***, $P<0.001$; **, $P<0.01$; *, $P<0.05$.

对于日本晴和 NIL, CO₂ 处理对于加工与外观品质所有指标无明显影响, 而年际间的差异都很显著($P<0.05$), 种质因素对整精米率、垩白粒率和垩白度的影响都达到显著水平, 对糙米率和精米率的影响也较大($P=0.100$, $P=0.088$, 表 3)。

3 讨论

稻米外观品质包括垩白、粒型、透明度等指标, 其中垩白是稻米品质对环境条件响应的最直观的视觉体现^[13]。在本研究中, 2015–2017 年间中花 11 的垩白粒率和垩白度在 CO₂ 浓度升高处理下平均上升 9.2% 和 4.4%, 这与前人研究发现 CO₂ 浓度升高处理增加稻米垩白的结果一致^[6,10]。然而, 日本晴在 FACE 条件下的外观品质优于对照, 垩白粒率和垩白度比对照降低了 11.1% 和 7.9%。这表明稻米外观品质对 CO₂ 浓度的响应因品种不同而异。

CO₂ 浓度升高对中花 11 的外观品质产生不利

影响。首先, 垩白度对 CO₂ 浓度升高的响应可能与灌浆动态的变化有关。CO₂ 浓度升高会影响水稻灌浆动态和时长, CO₂ 浓度升高下水稻在灌浆早期的灌浆速率因茎中积累的干物质质量较多而显著提高, 而灌浆后期因氮素吸收、叶面积指数、净同化速率下降等生理早衰造成灌浆迟缓^[24]。过快的早期灌浆和不完全的晚期灌浆共同导致了稻米外观品质变劣。再加上 CO₂ 浓度升高导致的早衰也使水稻的灌浆期缩短, 使稻米品质降低^[25]。此外, CO₂ 浓度升高会加速水稻生育进程, 使齐穗期提前^[25], 导致 FACE 圈灌浆同期的大气温度比对照圈高, 而稻米外观品质对灌浆期温度比较敏感, 抽穗后 20 d 是稻米外观品质形成的关键时期^[13]。CO₂ 浓度升高对垩白的影响还有可能与 CO₂ 浓度升高对水稻冠层的增温效应有关, 多项研究发现水稻冠层温度影响垩白度^[26]。日本 FACE 试验表明, CO₂ 浓度升高会使水稻齐穗期的冠层温度升高 0.5~1.0℃^[16]; 中国 FACE 试验表明, CO₂ 浓度升高处理使水稻从开花到成熟

期之间白天冠层平均温度比对照高 0.43°C [27]。稻米品质对高温非常敏感,当灌浆期平均温度大于 27°C 时,垩白容易形成 [10,28]。2016 和 2017 年中花 11 的齐穗期分别为 8 月 5 日和 8 月 9 日,齐穗后 20 d 内的大气平均温度分别为 28.7°C 和 27.4°C 。高温造成水稻灌浆过程中酶活性的异常和胚乳生理状态的紊乱,使籽粒灌浆加快,淀粉体发育不良,细胞形态小且多,并且形成不规则淀粉粒,随着温度升高,淀粉粒间出现空隙,米粒散光形成垩白 [11]。然而,日本晴的外观品质对 CO_2 浓度升高的响应是积极的,可能与日本晴齐穗期较晚有关。2016 和 2017 年齐穗时间分别是 8 月 17 日和 26 日,灌浆期的大气平均温度较低,齐穗后 20 d 内的大气平均温度分别为 26.2°C 和 25.4°C ,这使日本晴在灌浆抽穗期避开自然高温,显著降低 CO_2 浓度升高下垩白的形成。

蒸腾调节材料的外观品质对 CO_2 浓度升高的响应是积极的,显著改善了 CO_2 浓度升高对中花 11 号稻米外观品质的负面效应。研究表明,大气 CO_2 浓度升高条件下植物的气孔导度降低 [16],致使蒸腾速率显著下降 [29],伴随蒸腾的养分运输必然下降,这无疑会影响水稻灌浆速率和氮素吸收,从而影响水稻外观品质。早期研究发现 *OsKAT3* 和 *ZmK2.1* 通过控制保卫细胞中的电压门控 K^+ 吸收通道,参与细胞外 K^+ 浓度的调控 [19],进而调控气孔开度。本研究促蒸腾材料的外观品质对 CO_2 浓度升高响应积极,有可能是因过表达的 *OsKAT3* 和 *ZmK2.1* 基因保持叶片气孔在 CO_2 浓度升高下高效开放,提高蒸腾拉力,促进养分输送 [20],从而利于水稻灌浆更加充分,使稻米淀粉粒之间的空隙减少。同时,中花 11 在 CO_2 浓度升高条件下剑叶光合作用关键酶 *Rubisco* 含量显著下降,而过表达材料下降不明显,蒸腾调节材料在 CO_2 浓度升高条件下叶片光合速率提升幅度更大 [30],使光合作用制造的有机物增大,源库关系发生改变,即可以输送营养物质到稻米的“源”增大。此外,FACE 研究表明,当 CO_2 浓度升高 $200\ \mu\text{mol/mol}$ 时,水稻齐穗期的气孔导度降低 30%,导致叶温升高 $1\sim 2^{\circ}\text{C}$,冠层温度升高 $0.5\sim 1.0^{\circ}\text{C}$ [16],而 *OsKAT3* 和 *ZmK2.1* 增加气孔导度,利于蒸腾散热,降低水稻叶温和冠层温度,使中花系列有效避开了齐穗期的高温。因此,未来 CO_2 浓度升高条件下,通过过表达 *OsKAT3* 和 *ZmK2.1* 基因以增大气孔导度可能是改善稻米外观品质的有效途径。气孔导度增大同时促进水稻的光合和蒸腾作用,影响水稻的养分输送,从而影响水稻灌浆速

率和稻米外观品质。

CO_2 浓度升高使促冠根生长材料 ERF3-7 和 ERF3-12 的外观品质变劣。前人研究表明 FACE 处理使不同水稻品种抽穗期的根系生物量提高,而其单位质量根系活力显著下降 [17],因 FACE 处理加速水稻生育进程,使结实期的水稻根系早衰,活力降低。根系形态和活性通过影响水稻新陈代谢和生长发育对稻米外观品质起调控作用,研究发现在水稻灌浆期,稻米垩白粒率和垩白度都与根系活力呈显著负相关 [12],并有学者提倡通过提高灌浆期根系活性来降低稻米垩白度。近期研究发现 ERF3 参与冠根萌生、出根和伸长整个生理过程,在冠根分化过程中,ERF3 通过调控细胞分裂素 A 型响应因子 RR2 的表达促进其分化 [21],并且增强水稻单茎的根系总活力,进一步提高水稻对蛋白质等养分的吸收能力。本研究中 ERF3-7 和 ERF3-12 的外观品质较野生型中花 11 变劣,同时,它们在 CO_2 浓度升高下品质较对照变劣。超表达 ERF3 的水稻在抽穗前冠根数量显著增加,根系总活力提高,从而利于灌浆前期茎鞘中氮素的累积及其向穗部的转移,增加单穗颖花数;而在灌浆后期,ERF3-7 和 ERF3-12 根系的衰老速率大于中花 11,从而使根系规模和活力下降,阻碍灌浆后期养分吸收和运输,对籽粒灌浆产生不利影响 [30]。此外,超表达 ERF3 的水稻产量在 FACE 条件下的增幅显著提高,其中单穗颖花数显著提高 [30],“库”增大,使灌浆初期光合产物的转运负担增大,使得灌浆不充分。因此,超表达 ERF3 的促冠根遗传材料未能改善 CO_2 浓度升高对中花 11 外观品质的负面效应。

日本晴的外观品质在 FACE 条件下显著提升,而携带 *NRT1.1B* 的 NIL 对 CO_2 浓度升高的响应不敏感,两材料垩白粒率和垩白度存在明显的品种 $\times \text{CO}_2$ 互作效应(表 3),这表明日本晴和 NIL 的外观品质对 CO_2 浓度的响应可能因水稻吸收氮素的能力而异。吸收氮素能力较低时, CO_2 浓度升高提升了外观品质;而氮素吸收增加、氮素利用效率提高时, CO_2 浓度升高对外观品质无明显影响。研究表明,将籼稻的硝酸盐转运基因 *NRT1.1B* 导入粳稻日本晴中,发现携带 *NRT1.1B* 的基因参与了硝酸盐的吸收和转运,并上调了硝酸盐响应基因的表达,导致超表达 *NRT1.1B* 的 NIL 产量和氮素利用效率显著提高 [22-23]。本研究结果表明,无论在 FACE 还是当前 CO_2 浓度条件下,NIL 的外观品质较野生型日本晴显著提高,表明氮素吸收和利用效率提高能够有效改善外观品质。*NRT1.1B* 过表达材料氮素

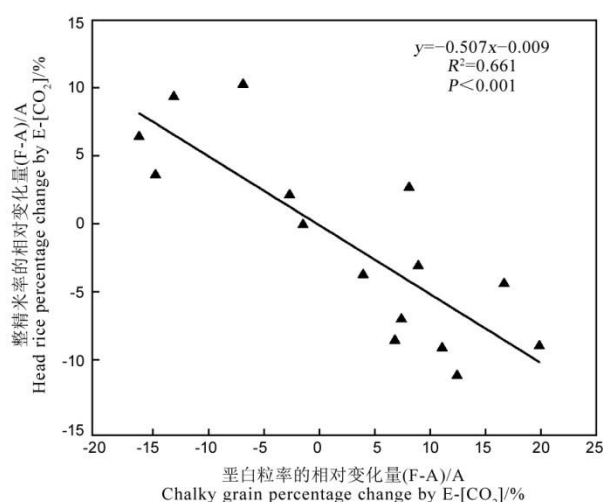


图 2 FACE 条件下所有遗传材料(中花 11, ZmK2.1-15, ZmK2.1-20, OsKAT3-26, OsKAT3-30, ERF3-7, ERF3-12, 日本晴, NIL)整精米率的变化与垩白粒率的变化之间的线性回归关系

Fig. 2. A linear regression relationship between the change of head rice percentage and chalky grain percentage at elevated [CO₂] to ambient [CO₂] for all rice varieties of contrasting genetic backgrounds (Zhonghua 11, ZmK2.1-15, ZmK2.1-20, OsKAT3-26, OsKAT3-30, ERF3-7, ERF3-12, Nipponbare, NIL).

吸收和利用效率的提高可能通过改变水稻碳、氮代谢途径对稻米品质产生影响。首先, 碳、氮代谢的终产物淀粉和蛋白质是影响稻米品质的关键因子, 稻米蛋白质含量的变化会影响垩白度^[10]; 并且, 碳代谢与氮代谢之间相互促进并制约的关系共同决定了淀粉和蛋白质在籽粒胚乳积累的数量和储藏形式; 另外, 氮素吸收和利用效率的提高可能有助于淀粉合成酶类的生成^[31]。

垩白不仅直接反映稻米的外观品质, 且影响稻米脱壳和打磨加工过程中的折损率, 降低可食用稻米的实际产量, 影响稻米的加工品质和市场价值^[32]。稻米的糙米率和精米率对 CO₂ 浓度升高的响应较小(表 1~3), 不及整精米率对 CO₂ 浓度升高响应的敏感程度。CO₂ 浓度升高下整精米率的变化对垩白粒率的变化拟合的线性回归方程为: $y = -0.507x - 0.009$ ($R^2 = 0.661$, $P < 0.001$, 图 2), 决定系数较大且二者呈极显著负相关, 垩白粒率在 CO₂ 浓度升高下的变化能够解释整精米率变化 66.1% 的变异。垩白发生变化很大程度上会引起整精米率的变化, 垩白度越高, 米质越疏松易破碎, 导致整精米率下降^[11]。

谢辞:感谢国家自然科学基金(31870423)和江苏省自然科学基金(BK2018402)的资助! 感谢徐习的帮助! 感谢为本研究提供水稻材料的单位和科研

团队。中国科学院南京土壤研究所苏彦华研究团队提供蒸腾调节材料(ZmK2.1-15, ZmK2.1-20, OsKAT3-26, OsKAT3-30), 中国科学院遗传与发育研究所储成才研究团队提供促硝酸盐吸收材料(NIL), 华中农业大学赵毓研究团队提供促冠根生长材料(ERF3-7, ERF3-12)! 在此一并表示诚挚感谢。

参考文献:

- [1] Dlugokencky D, Tans P. Globally Averaged Marine Surface Annual Mean Data. NOAA/ESRL, 2017.
- [2] International Energy Agency. Global Energy and CO₂ Status Report 2017. GECCO, 2018.
- [3] The Core Writing Team, Pachauri R K, Meyer L. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, 2014.
- [4] Lobell D B, Schlenker W, Costaroberts J. Climate trends and global crop production Since 1980. *Science*, 2011, 333(6042): 616-620.
- [5] Zhu C W, Zhu J G, Cao J, Jiang Q, Liu G, Ziska L H. Biochemical and molecular characteristics of leaf photosynthesis and relative seed yield of two contrasting rice cultivars in response to elevated [CO₂]. *J Exp Bot*, 2014, 65(20): 6049-6056.
- [6] Yang L X, Wang Y L, Dong G C, Gu H, Huang J Y, Zhu J G, Yang H J, Liu G, Han Y. The impact of free-air CO₂ enrichment (FACE) and nitrogen supply on grain quality of rice. *Field Crops Res*, 2007, 102(2): 128-140.
- [7] Myers S S, Zanobetti A, Kloog I, Huybers P J, Leakey A D B, Bloom A J, Carlisle E, Dietterich L H, Fitzgerald G J, Hasegawa T, Holbrook M, Nelson R L, Ottman M J, Raboy V, Sakai H, Sartor K, Schwartz J, Seneweera S, Tausz M, Usui Y. Rising CO₂ threatens human nutrition. *Nature*, 2014, 510(7503): 139-142.
- [8] Zhu C W, Kobayashi K, Loladze I, Zhu J G, Jiang Q, Xu X, Liu G, Seneweera S, Ebi K L, Drewnowski A, Fukagawa N K, Ziska L H. 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. *Sci Adv*, 2018, 4(5): eaaq1012.
- [9] Smith M R, Myers S S. Impact of anthropogenic CO₂ emissions on global human nutrition. *Nat Clim Chan*, 2018, 8(9): 834-839.
- [10] Usui Y, Sakai H, Tokida T, Nakamura H, Nakagawa H, Hasegawa T. Rice grain yield and quality responses to free-air CO₂ enrichment combined with soil and water warming. *Glob Chan Biol*, 2016, 22(3): 1256-1270.
- [11] 董桂春, 王余龙, 黄建晔, 杨洪建, 顾晖, 彭斌, 居静, 杨连新, 朱建国, 单玉华. 稻米品质性状对开放式空气二氧化碳浓度增高的响应. *应用生态学报*, 2004, 15(7): 1217-1222.
- [12] Dong G C, Wang Y L, Huang J Y, Yang H J, Gu H, Peng B, Ju J, Yang L X, Zhu J G, Shan Y H. Response of rice grain quality traits to free-air CO₂ enrichment. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15(7): 1217-1222. (in Chinese with English abstract)
- [12] 常二华, 张耗, 张慎凤, 王志琴, 杨建昌. 结实期氮磷

- 营养水平对水稻根系分泌物的影响及其与稻米品质的关系. 作物学报, 2007, 33(12): 1949-1959.
- Chang E H, Zhang H, Zhang S F, Wang Z Q, Yang J C. Effects of nitrogen and phosphorus on the root exudates during grain filling and their relations with grain quality of rice. *Acta Agron Sin*, 2007, 33(12): 1949-1959. (in Chinese with English abstract)
- [13] 全国明, 章家恩, 许荣宝, 谢利, 刘金苓. 环境生态因子对稻米品质的影响研究进展. 中国农学通报, 2006, 22(4): 158-162.
- Quan G M, Zhang J E, Xu R B, Xie L, Liu J L. Review on the effect of environmental factors on rice quality. *Chin Agric Sci Bull*, 2006, 22(4): 158-162. (in Chinese with English abstract)
- [14] Taub D R, Miller B, Allen H. Effects of elevated CO₂ on the protein concentration of food crops: A meta-analysis. *Glob Chan Biol*, 2008, 14(3): 565-575.
- [15] Mcgrath J M, Lobell D B. Reduction of transpiration and altered nutrient allocation contribute to nutrient decline of crops grown in elevated CO₂ concentrations. *Plant Cell & Environ*, 2013, 36(3): 697-705.
- [16] Yoshimoto M, Oue H, Takahashi N, Kobayashi K. The effects of FACE (free-air CO₂ enrichment) on temperatures and transpiration of rice panicles at flowering stage. *J Agric Meteorol*, 2005, 60(5): 597-600.
- [17] 杨洪建, 杨连新, 刘红江, 黄建晔, 董桂春, 朱建国, 王余龙. FACE对水稻根系及产量的影响. 作物学报, 2005, 31(9): 1221-1226.
- Yang H J, Yang L X, Liu H J, Huang J Y, Dong G C, Zhu J G, Wang Y L. Effects of free-air CO₂ enrichment on root system and yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin*, 2005, 31(9): 1221-1226. (in Chinese with English abstract)
- [18] 林赵淼, 郑德益, 张新城, 刘正辉, 王绍华, 丁艳锋. 稻米垩白形成的生理与分子机制研究进展. 中国稻米, 2015, 21(4): 14-19.
- Lin Z M, Zheng D Y, Zhang X C, Liu Z H, Wang S H, Ding Y F. Research advances in the physiological and molecular mechanisms of chalkiness formation in rice. *China Rice*, 2015, 21(4): 14-19. (in Chinese with English abstract)
- [19] Su Y H, North H, Grignon C, Thibaud J B, Sentenac H, Very A A. Regulation by external K⁺ in a maize inward shaker channel targets transport activity in the high concentration range. *Plant Cell*, 2005, 17(5): 1532-1548.
- [20] Wang L, Yang S Y, Guo M Y, Huang Y N, Sentenac H, Very A A, Su Y H. The S1-S2 linker determines the distinct pH sensitivity between ZmK2.1 and KAT1. *Plant J*, 2016, 85(5): 675-685.
- [21] Zhao Y, Cheng S F, Song Y L, Huang Y L, Zhou S L, Liu X Y, Zhou D X. The Interaction between rice ERF3 and WOX11 promotes crown root development by regulating gene expression involved in cytokinin signaling. *Plant Cell*, 2015, 27(9): 2469-2483.
- [22] Hu B, Wang W, Ou S J, Tang J Y, Li H, Che R H, Zhang Z H, Chai X Y, Wang H R, Wang Y Q, Liang C Z, Liu L C, Piao Z Z, Deng Q Y, Deng K, Xu C, Liang Y, Zhang L H, Li L G, Chu C C. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet*, 2015, 47(7): 834-840.
- [23] Wei W, Hu B, Yuan D, Liu Y Q, Che R H, Hu Y C, Ou S J, Liu Y X, Zhang Z H, Wang H R, Li H, Jiang Z M, Zhang Z L, Gao X K, Qiu Y H, Meng X B, Bai Y, Liang Y, Wang Y Q, Zhang L H, Li L G, Sodmergen, Jing H C, Li J Y, Chu C C. Expression of the nitrate transporter gene *OsNRT1.1A/OsNPF6.3* confers high yield and early maturation in rice. *Plant Cell*, 2018, 30(3): 638-651.
- [24] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, Dong G C, Liu H J, Liu G, Zhu J G, Wang Y L. Seasonal changes in the effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on nitrogen (N) uptake and utilization of rice at three levels of N fertilization. *Field Crops Res*, 2007, 100(2): 189-199.
- [25] 黄建晔, 杨连新, 杨洪建, 刘红江, 董桂春, 朱建国, 王余龙. 开放式空气CO₂浓度增加对水稻生育期的影响及其原因分析. 作物学报, 2005, 31(7): 882-887.
- Huang J Y, Yang L X, Yang H J, Liu H J, Dong G C, Zhu J G, Wang Y L. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on growth duration of rice (*Oryza sativa* L.) and its cause. *Acta Agron Sin*, 2005, 31(7): 882-887. (in Chinese with English abstract)
- [26] Siebert S, Ewert F, Rezaei E E, Kage H, Gras R. Impact of heat stress on crop yield: On the importance of considering canopy temperature. *Environm Res Lett*, 2014, 9(4): 044012.
- [27] 罗卫红, Yoshimoto M, 戴剑峰, 朱建国, 韩勇, 刘钢. 开放式空气CO₂浓度增高对水稻冠层微气候的影响. 应用生态学报, 2002, 13(10): 1235-1239.
- Luo W, Yoshimoto M, Dai J, Zhu J G, Han Y, Liu G. Effects of free-air CO₂ enrichment on rice canopy microclimate. *Chin J Appl Ecol*, 2002, 13(10): 1235-1239. (in Chinese with English abstract)
- [28] Kobayashi A, Bao G L, Ye S H, Tomita K. Detection of quantitative trait loci for white-back and basal-white kernels under high temperature stress in *japonica* rice varieties. *Breeding Sci*, 2007, 57: 107-116.
- [29] 庞静, 朱建国, 谢祖彬, 刘钢, 陈改萍. CO₂浓度升高条件下水稻蒸腾与N吸收的关系. 中国水稻科学, 2006, 20(2): 205-209.
- Pang J, Zhu J G, Xie Z B, Liu G, Chen G P. Relations between transpiration and N uptake of rice grown in elevated air carbon dioxide concentration. *Chin J Rice Sci*, 2006, 20(2): 205-209. (in Chinese with English abstract)
- [30] 徐习. 高浓度CO₂条件下提升水稻增产效应的初步研究. 南京: 中国科学院南京土壤研究所, 2017.
- Xu X. Preliminary study on raising rice yield response to elevated carbon dioxide. Nanjing: Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, 2017. (in Chinese with English abstract)
- [31] Lawlor D W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: Mechanisms are the key to understanding production systems. *J Exper Bot*, 2002, 53(370): 773-787.
- [32] Ambardekar A A, Siebenmorgen T J, Counce P A, Lanning S B, Mauromoustakos A. Impact of field-scale nighttime air temperatures during kernel development on rice milling quality. *Field Crops Res*, 2011, 122(3): 179-185.