

大气 CO₂ 升高对大豆生理指标及产量影响的研究进展

杨淞超^{1,2}, 李彦生¹, 刘晓冰¹, 王光华¹, 殷奎德², 金 剑¹

(1. 中国科学院 东北地理与农业生态研究所/中科院黑土区农业生态重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150081; 2. 黑龙江八一农垦大学 生命科学技术学院, 黑龙江 大庆 163319)

摘要:在全球气候变化过程中,大气 CO₂浓度不断升高,已从工业革命前的 270 μmol·L⁻¹升高到 2013 年的 390 μmol·L⁻¹, 预计到本世纪末将达到 700 μmol·L⁻¹, CO₂浓度的快速升高将对大豆生产产生重要影响。本文从光合速率、叶面积、叶绿素含量、共生固氮、内源激素、以及干物质积累和大豆产量等方面综述了大气 CO₂浓度升高产生的影响。大多数研究发现,随着大气 CO₂浓度升高,大豆光合速率随之升高,但少数研究发现,随大气 CO₂浓度升高,光合速率反而降低,这可能与植物对 CO₂浓度升高的光合适应反应有关;叶绿素含量随 CO₂浓度升高呈现增加趋势,但对一些夏大豆研究发现,叶绿素含量无明显变化;叶面积、共生固氮、干物质积累和产量也都对 CO₂升高产生不同程度的响应,但响应程度因 CO₂升高幅度、大豆品种、生育时期和其他试验条件而有所差异;有关于 CO₂升高对内源激素影响的研究报导较少。针对未来所需要开展的研究,我们提出与光合作用相关酶学生理、内源激素以及碳氮代谢角度对 CO₂影响大豆产量机制进行深入解析,而且在不同品种之间对 CO₂浓度升高的响应进行分析,明确品种之间是否存在差异。这将对未来大豆高产育种,提高大豆生长的环境适应性有重要的理论价值;并提出了今后的研究方向。

关键词:CO₂升高;大豆产量;光合速率;生物固氮;根系

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

DOI:10.11861/j.issn.1000-9841.2015.06.1075

Research Advances on Physiological Parameters and Yield of Soybean in Response to Elevated CO₂

YANG Song-chao^{1,2}, LI Yan-sheng¹, LIU Xiao-bing¹, WANG Guang-hua¹, YIN Kui-de², JIN Jian¹

(1. Key Laboratory of Mollisols Agroecology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Harbin 150081, China; 2. College of Life and Sci-technology, Heilongjiang BaYi Agricultural University, Daqing 163319, China)

Abstract: During global climate change, the concentration of CO₂ in the atmosphere has increased from 270 μmol·L⁻¹ prior to the Industrial Revolution to 390 μmol·L⁻¹ in 2013. It is expected that CO₂ will increase to 700 μmol·L⁻¹ by the end of the century. The increase of atmospheric CO₂ concentration is likely to affect soybean production. The impacts of elevated CO₂ on photosynthetic rate, leaf area, chlorophyll content, phytohormones, nitrogen fixation, biomass accumulation and yield are reviewed. Many studies stated that photosynthetic rate of soybean had positive response to elevated CO₂, while a decrease trend was observed in other studies. This is likely due to photosynthetic acclimation in response to elevated CO₂. Elevated CO₂ generally facilitates the accumulation of the chlorophyll content, but there was no response in some summer-sowing cultivars of soybean. The magnitude of leaf area, nitrogen fixation, biomass and yield in response to elevated CO₂ varied depending on the extent of CO₂ rise, cultivars, growth stages and other experimental conditions. The information on the effect of elevated CO₂ on phytohormones is very rare to our knowledge. It is worth further investigating on the mechanisms of yield in response to elevated CO₂, including enzyme activities in relevant photosynthetic physiology, and metabolisms of carbon and nitrogen etc. Such work is fundamental to the high-yield breeding and the improvement of environmental adaptability in soybean in the future.

Keywords: Elevated CO₂; Soybean yield; Photosynthetic rate; Symbiotic nitrogen fixation; Root

随着现代工农业的快速发展与人类活动的影响,加剧了温室气体的排放,尤其是 CO₂ 的排放,其浓度已从工业革命前的 270 μmol·L⁻¹升高到 2013 年的 390 μmol·L⁻¹,上升幅度达 45%^[1]。目前大气 CO₂浓度是过去 2 000 万年间的最高值^[2-5]。以现在浓度上升模式估计,到 21 世纪中叶,大气 CO₂浓度会达到 550 μmol·L⁻¹,21 世纪末将达到 700 μmol·L⁻¹^[6]。政府间气候变化专门委员会 (IPPC) 第四次评估报

告 (AR4) 指出,大气 CO₂浓度实际的增长速度甚至高于预期^[7-9]。

大豆在我国已有约 5 000 年栽培历史,其种子含有丰富的蛋白质,是当今世界最重要的经济作物^[10]。近 20 年来,其播种面积仅次于水稻、小麦和玉米,位居第四;东北春播大豆区和黄淮海夏播大豆区是我国大豆种植面积及产量较高的 2 个地区^[11]。随着气候变化,尤其是大气 CO₂浓度升高,

收稿日期:2015-06-15

基金项目:国家自然科学基金(41271261);黑龙江省杰出青年基金(JC201413);国家“十二五”科技支撑(2014BAD11B01-A01)。

第一作者简介:杨淞超(1989-),男,硕士,主要从事作物生理研究。E-mail: yangsongchao_1989@126.com。

通讯作者:金剑(1974-),男,博士,研究员,主要从事作物生理生态研究。E-mail: jinjian@iga.ac.cn。

大豆光合特征可能发生显著变化,进而影响其生长和产量形成^[12-14]。探索未来气候条件下的大豆产量相关的生理响应已成为当前农业研究的重要任务之一。近年来,国内学者已广泛开展了农作物对CO₂升高响应方面的研究,主要包括玉米^[15]、冬小麦^[16]和水稻^[17]等主要粮食作物及棉花^[18]等经济作物,研究内容侧重于大气CO₂浓度升高对产量、生育期、需水量及种植模式的影响。在大豆方面,研究者也在全球各地开展了CO₂升高对其生长和产量影响的研究工作,此综述系统评述大气CO₂升高对大豆光合生理、干物质积累、氮素积累以及产量形成的影响,这将为未来大气CO₂升高条件下提高我国大豆的生态适应性提供重要理论参考。

1 大气CO₂浓度升高对大豆生理指标的影响

1.1 大气CO₂浓度升高与光合速率之间的关系

由于CO₂是植物光合作用的原料,因此大气CO₂浓度升高可能影响到植物的光合作用过程,进而影响植物的光合速率。光合速率是大豆育种重要的选择指标,冠层光合速率与籽粒产量呈正相关。很多研究发现,大豆光合速率随着CO₂浓度升高而升高^[19-21]。张彤等^[22]在河南地区对大豆品种豫豆23进行研究,结果发现随着CO₂浓度升高,大豆光合速率呈线性升高的趋势。高霁等^[23]利用FACE(550 ± 60 μmol·L⁻¹左右)系统测定夏大豆品种中黄35和中黄13在花荚期和鼓粒期大豆光合速率的变化。结果表明,当CO₂浓度升高时,中黄35和中黄13光合速率分别增加40.8%和52.3%。

不同时期大豆光合速率对CO₂浓度升高响应存在差异。岳伟在安徽研究大豆品种皖豆13对不同CO₂浓度处理下各生育阶段光合速率的变化,结果发现,CO₂浓度为450 μmol·L⁻¹,分枝期、开花期、结荚期和鼓粒期的光合速率分别增加8.0%、6.3%、3.3%、2.1%;当CO₂浓度为550 μmol·L⁻¹时,光合速率分别增加16.5%、13.1%、9.2%、8.4%;CO₂浓度升高至650 μmol·L⁻¹时,光合速率分别增加19.5%、17.6%、13.5%、11.3%;CO₂浓度为750 μmol·L⁻¹,光合速率分别增加22.2%、21.6%、18.6%、16.2%^[24]。由此可见,高CO₂浓度对大豆光合速率的影响幅度随生育期呈现下降的趋势,但随着CO₂浓度升高,大豆生育后期的光合速率上升幅度较大。研究表明,CO₂浓度可能通过影响与光合有关的酶从而影响大豆光合速率^[25-26]。Ainsworth等^[27]发现,Rubisco酶能够与CO₂结合参

与卡尔文循环,升高CO₂浓度可以加快羧化反应速度,从而增加光合速率。然而还有研究者发现,升高CO₂浓度能够促进光合作用,反而降低Rubisco酶活性^[28]。

一些研究者发现,长期升高CO₂浓度将会降低植物光合速率幅度被称为光合适应(Photosynthetic acclimation)。这种光适应能力可能影响大豆品种对高CO₂的响应程度。Hao等^[29]在高CO₂条件下,比较中黄35和中黄13两种大豆品种的光合速率,结果发现,在R1期,升高CO₂浓度下,两种品种的光合速率均比正常CO₂浓度低。然而,在R5期,中黄13的光合速率仍较低,而中黄35的光合速率增加。在产量表现上,CO₂升高显著增加中黄35的产量,却降低中黄13的产量。这种产量差异可能与中黄13在R1和R5期发生了光合适应,而中黄35仅在R1期发生有关。因此,光合适应现象的发生能够影响大豆产量。出现这种现象是由于在光合作用下植物叶绿体能够产生淀粉,光合速率越快淀粉产生越多,过多的淀粉积累将抑制光合作用。总之,为增强大豆对高CO₂的适应性,提高产量,可以通过选育适应高CO₂浓度的大豆品种来避免光合适应的发生。

1.2 大气CO₂浓度升高对大豆叶面积的影响

叶面积是作物生长状况的一个重要表征参数,也是研究陆地生态系统的一个重要的参数^[29]。有关于CO₂浓度升高对大豆叶面积影响的研究越来越多。大多数研究表明,大气CO₂浓度升高促进大豆叶面积增加^[30-31]。叶面积指数是决定光合产物的多少、衡量群体结构的重要指标,叶面积指数过大、过小都很难高产。Oikawa等^[32]在日本地区利用Gradiotron系统对结瘤品种大豆(Enrei)和非结瘤近等基因系品种大豆(En1282)进行研究,当CO₂浓度从385升高到598 μmol·L⁻¹时,结瘤品种大豆叶面积指数和非结瘤近等基因系品种大豆叶面积指数都增加,但结瘤品种大豆叶面积指数比非结瘤近等基因系品种大豆叶面积指数高,可见结瘤品种大豆叶面积指数对高CO₂响应更敏感。

蒋跃林等^[33]利用大豆品种皖豆13为材料,控制大气CO₂浓度分别为350,550和750 μmol·L⁻¹,CO₂浓度在350 μmol·L⁻¹时,叶面积分别为778,835和888 cm²。可见,CO₂浓度与大豆叶面积成正相关关系,但影响叶面积的临界CO₂浓度仍需深入解析。

1.3 大气CO₂浓度升高对大豆叶绿素含量的影响

CO₂作为绿色植物光合作用的反应底物,其浓度变化直接影响植物光合生理生化过程。光合色

素是反映植物利用光合有效辐射能力的重要指标,常用以判断植物光合生理能力和反映环境胁迫状况。大气 CO₂浓度升高利于叶绿素含量的增加。蒋跃林等^[33]对高 CO₂条件下叶绿素含量进行研究,结果表明,大气 CO₂浓度从 350 升高到 750 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, 豌豆 13 在结荚期叶片叶绿素 a 叶绿素 b 和类胡萝卜素增加幅度分别为 62%、37% 和 72%。然而,部分研究者发现,大气 CO₂浓度升高对大豆叶绿素含量无影响。高霁等^[23]在 FACE(550 \pm 60 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 左右)系统下测定夏大豆叶绿素含量,结果发现 CO₂浓度升高,叶片中叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总量以及类胡萝卜素均无显著影响。

研究者进一步研究与光合作用有关的叶绿素在不同生育期对升高 CO₂浓度的响应。在 FACE 条件下,中黄 13 和中黄 35 在初花期,初荚期和盛荚期的叶绿素 a 含量,叶绿素 b 含量,类胡萝卜素含量及叶绿素总量均对 CO₂浓度升高无显著响应^[20,23]。

针对上述研究结果,还需要进一步研究全生育时期和不同品种大豆叶片叶绿素含量对 CO₂浓度升高的差异响应,而且进一步揭示高 CO₂条件下大豆光合速率与叶绿素组分的内在关系。

1.4 大气 CO₂浓度升高对共生固氮的影响

在自然生态系统中,氮素一般较为缺乏,高 CO₂浓度下植物生长加速,对氮的需求增大,因此氮成为生态系统生产力能否持续提高的主要限制因子^[34]。升高 CO₂浓度可能促进大豆根瘤固氮能力,植株可获得较多氮素,为体内碳氮平衡提供条件,对缓解自然生态系统氮缺乏,提高大豆产量有特殊的积极意义^[35-37]。蒋跃林等^[38]对不同梯度 CO₂水平下的根瘤固氮活性分析发现,无论在初花期还是鼓粒期,根瘤比固氮活性随 CO₂浓度上升而表现增强的趋势,4 种高 CO₂浓度(450, 550, 650 和 750 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)下与正常 CO₂浓度(350 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)相比,从单株大豆根瘤固氮活性来看,在初花期的提高幅度为 10.6% ~ 55.7%,鼓粒期则达到 20.0% ~ 73.9%。大气 CO₂浓度升高使大豆根瘤固氮能力增强,促进农田生态系统中氮的循环,将使大豆比非共生固氮植物更具增产潜力。Lam 等^[39]利用 FACE 系统对中黄 13 和中黄 35 的固氮能力进行研究,结果发现,当 CO₂从 415 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 升高到 550 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,中黄 13 的固氮能力比中黄 35 高 42%,而且中黄 13 的产量也要比中黄 35 高。因此,升高 CO₂浓度能够增加两个大豆品种的地上生物量,同时也能够增加其固氮能力。在高 CO₂浓度条件下影响固氮能力的因素,如根瘤发育,根系分泌物,固氮酶活性以及相关基因的表达,还需要进行进一步解析,以探讨其

作用机制的变化。

1.5 大气 CO₂浓度升高对大豆内源激素的影响

植物内源激素是植物体内代谢产生的有机化合物,其通过调节基因表达影响植物代谢,最终影响植物生长发育。董志新等^[40]指出植物激素是调控光合同化产物运转与分配的基本要素。生长素(IAA)是促进植物生根的主要内源激素,并具有促进光合能力的作用。一定浓度的 IAA 和高浓度的 ABA 影响灌浆期子叶细胞分裂、细胞数和细胞体^[41-42]。大豆是重要的经济作物,其花芽分化形成直接与大豆产量有关。而有些内源激素可以影响大豆花芽发育。如细胞分裂素(CTK)。总之,激素可能直接影响同化产物的供应、也可能影响着干物质的合成及转运和大豆生理变化,进而影响大豆产量。

在 CO₂升高和豆科植物内源关系方面研究报道较少。Jin 等^[43]对豆科模式植物苜蓿的研究发现,大气 CO₂浓度从 370 升高到 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,植物生长素的长距转运能力发生显著变化,这可能与侧根生长和根瘤形成有密切关系。然而,在高 CO₂条件下,大豆内源激素变化如何调控植株体内各种与产量相关的生理代谢过程未见报道。

2 大气 CO₂浓度升高对大豆生物量和产量的影响

2.1 大气 CO₂浓度升高对大豆地上部和根系干物质积累的影响

大气 CO₂能够提高作物光合能力,促进了根、茎、叶生长,大豆分枝数增加,从而提高干物质积累。王修兰等^[44]对大豆品种烟黄 3 号进行研究,升高 CO₂浓度至 500 和 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,结果发现,三叶期干物重分别增长 2% 和 5%;五叶期分别增加 14% 和 23%;开花期分别增加 26% 和 35%;结荚期分别增加 30% 和 39%。郭建平^[45]对河北省大豆品种京豆 1 号的研究也获得相似的结果,在大豆结荚前,不同 CO₂浓度处理的总生物量差异较小,在结荚后,生物量的差异逐渐变大。通过上述结果分析,CO₂浓度升高能够提高不同时期干物质积累,然而目前相关研究的大豆品种较少,不能够证明高 CO₂条件下,大豆干物质积累和产量增加的普遍规律,需要对更多的大豆品种进行研究。

很多研究者也对大豆地下部分干物质积累进行研究。张庆国等^[46]在安徽对大豆品种豌豆 13 进行测定,结果发现,不同 CO₂浓度条件下大豆根系干重随 CO₂浓度升高而有显著提高的趋势。在苗期,CO₂浓度从 350 升高到 750 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 大豆根干重的

增幅为 10.6% ~ 31.9% ; 开花期, 根干重提高 12.7% ~ 38.8% ; 在鼓粒期, 根干重提高幅度达 17.3% ~ 56.8% ; 高 CO₂ 浓度下大豆生长后期根系生物量的增加比前期更为显著。而大豆 3 个发育期在高 CO₂ 水平下的地上部分生物量的增幅为 5.2% ~ 12.7%、6.1% ~ 17.5% 和 5.6% ~ 28.3%。可见, 高 CO₂ 浓度对根系生长的促进作用大于地上部分, 根冠比较高。因此, 大气 CO₂ 浓度升高增加光合产物积累, 显著促进大豆根系的生长, 较大幅度地提高了根系生物量, 可能为大豆养分吸收和产量的提高奠定基础, 所以根系形态变化和吸收养分功能的变化可能成为未来的研究重点。

2.2 大气 CO₂ 浓度升高对大豆产量的影响

许多研究通过控制 CO₂ 浓度, 解析其对大豆产量的影响。大部分研究者发现, 随着大气 CO₂ 浓度不断升高, 大豆产量也随之增加^[47-49]。郭建平等^[45] 在中国河北地区使用 OTC 系统对京豆 1 号进行研究, 共设 2 个处理, 分别为正常 CO₂ 浓度处理 (380 μmol·L⁻¹) 和 CO₂ 浓度倍增处理 (700 μmol·L⁻¹)。结果表明, 当 CO₂ 浓度为 350 μmol·L⁻¹ 时, 大豆籽粒产量为 102.9 g, 当 CO₂ 浓度为 700 μmol·L⁻¹ 时, 大豆籽粒产量为 134.9 g。

大气 CO₂ 浓度升高幅度的不同, 大豆产量增幅也存在差异。岳伟等^[22] 在中国安徽地区利用开顶式植物生长室 (Open Top Chamber, OTC 系统) 升高 CO₂ 浓度至 450, 550, 650 和 750 μmol·L⁻¹, 对皖豆 13 进行研究, 结果发现, 与正常 CO₂ 浓度 (350 μmol·L⁻¹) 相比, 大豆单株产量分别提高 8.8%、18.5%、28.8% 和 39.8%。Morgan 等^[50] 研究发现, 大气 CO₂ 浓度从 380 升高到 550 μmol·L⁻¹ 时, 大豆产量增加 37% ; 但是, 升高 CO₂ 浓度达到 700 μmol·L⁻¹ 时, 与 CO₂ 为 550 μmol·L⁻¹ 时大豆产量相比却只增幅 24%。可见, 随着大气 CO₂ 浓度的不断升高, 大豆产量总体有增加的趋势, 但增加幅度呈现下降趋势。因此, 大豆最佳增产效应的 CO₂ 浓度需进一步探讨。

大豆种植区域的不同, 大豆产量对 CO₂ 浓度升高的响应也存在差异。Southworth 等^[51] 在美国利用 SOYGRO 模型对早、中、晚熟大豆品种在不同地域种植进行研究, 结果发现 CO₂ 浓度达到 550 μmol·L⁻¹, 中部和北部地区的大豆产量增加 120% ; 而在南部地区, 产量增加幅度较小, 为 0.1% ~ 20%, 甚至个别地区下降 -0.1% ~ -25%。出现这种差异的原因可能是由于在南部地区极端的气候 (高温) 抑制了大豆产量对 CO₂ 浓度升高的响应。在中部和北部地区增加产量的原因可能与品种成熟期及播期较早有关。通过以上研究结果可见, 随着 CO₂ 浓度升高, 由于种植区域的不同, 大豆产量响应也有明显的差

异。但是, 国内对于这方面研究尚未见报道。

不同大豆基因型对 CO₂ 浓度升高的响应不同。Morgan 等^[50] 在美国伊利诺斯州利用 FACE 系统对 Pana 和 Pioneer 93B15 两个大豆品种研究发现, CO₂ 浓度从 380 升高到 550 μmol·L⁻¹, Pana 产量增加 15%, 而 Pioneer 93B15 产量增加 37%。郝兴宇在中国北京地区利用 FACE 系统对夏大豆进行研究, 发现当 CO₂ 浓度升高到 550 μmol·L⁻¹ 时, 中黄 35 和中黄 13 分别增产 20.4% 和 51.4%^[52]。Ziska 等^[53] 在美国贝尔茨维尔地区利用温室对 9 种大豆进行研究, 结果发现, 随着 CO₂ 浓度从 400 μmol·L⁻¹ 升高到 710 μmol·L⁻¹, 大豆产量增加 21% ~ 52%。也有少部分研究者发现, 随着大气 CO₂ 浓度不断升高, 大豆产量无变化。Lee 等^[54] 发现高浓度 CO₂ 增加了叶面积指数和大豆的叶干物质量, 但对大豆株高, 总生物量和产量没有影响。可见, 大豆品种对 CO₂ 浓度的敏感性不同。这可能与大豆光合能力、养分吸收特性对 CO₂ 升高响应的程度不同有关, 但这一假设还需要研究进一步证实。

3 展望

综上所述, 在未来大气 CO₂ 浓度升高条件下, 针对我国大豆主产区, 如南方夏大豆区和东北春大豆区, 在田间条件下, 开展大气 CO₂ 升高对大豆产量及产量组成影响的研究, 解析 CO₂ 升高效应的地域性差异; 针对不同大豆基因型, 如不同结荚习性、不同生育期和不同推广年份的大豆品种, 探讨其对 CO₂ 升高的敏感程度差异; 在响应机制上, 重点解析高 CO₂ 条件下的光合相关的酶学生理、碳同化转运与固氮功能, 以及根系形态和功能等。另外, 激素信号与光合和产量形成密切相关^[55], CO₂ 升高如何调节激素信号, 进而影响产量形成还未见报道。开展上述几方面的研究将对未来全球气候变化条件下的高产品种选育和高产策略制定提供有价值的理论参考。

参考文献

- [1] Stocker T F, Qin D, Plattner G K, et al. The Physical Science Basis Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [R]. IPCC: Climate Change, 2013.
- [2] Wieser G, Gruber A, Bahn M, et al. Respiratory fluxes in a Canary Islands pine forest [J]. *Tree Physiology*, 2009, 29(3): 457-466.
- [3] Leakey A D, Ainsworth E A, Bernacchi C J, et al. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(10): 2859-2876.
- [4] Pagani M, Freeman K H, Arthur M A. Late Miocene atmospheric

- CO₂ concentrations and the expansion of C4 grasses [J]. United States Science, 1999, 285(5429): 876-879.
- [5] Pearson P N, Palmer M R. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years [J]. Nature, 2000, 406(6797): 695-699.
- [6] Prentice I C, Farquhar G D, Fasham M J R, et al. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide[M]//Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, et al. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Cambridge: Cambridge University Press, 2001:183-237.
- [7] Dyson T. On development, demography and climate change: The end of the world as we know it [J]. Population and Environment, 2005, 27(2): 117-149.
- [8] Canadell J G, Quere C L, Raupach M R, et al. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(47): 18866-18870.
- [9] Hansen J, Sato M, Kharecha P, et al. Target atmospheric CO₂: Where should humanity aim? [J]. The Open Atmospheric Science Journal, 2008, 2: 217-231.
- [10] Ainsworth E A, Yendrek C R, Skoneczka J A, et al. Accelerating yield potential in soybean: potential targets for biotechnological improvement [J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(1): 38-52.
- [11] 中华人民共和国国家统计局. 中国统计年鉴 [M]. 北京: 中国统计出版社, 2011: 473-476. (National Bureau of Statistics of the People's Republic of China. China Statistical Yearbook [M]. Beijing: China Statistics Press, 2011: 473-476.)
- [12] McGrath J M, Lobell D B. An independent method of deriving the carbon dioxide fertilization effect in dry conditions using historical yield data from wet and dry years [J]. Global Change Biology, 2011, 17(8): 2689-2696.
- [13] Heinemann A B, Dourado-Neto D, Ingram K T, et al. Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) growth and development response to CO₂ enrichment under different temperature regimes [J]. European Journal of Agronomy, 2006, 24(1): 52-61.
- [14] Kumagai E, Tacarindua C P, Homma K, et al. Effects of elevated CO₂ concentration and temperature on seed production and nitrogen concentration in soybean [J]. Journal of Agricultural Meteorology, 2012, 68(1): 1-13.
- [15] 张建平, 赵艳霞, 王春乙, 等. 气候变化情景下东北地区玉米产量变化模拟[J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(6): 1448-1452. (Zhang J P, Zhao Y X, Wang C J, et al. Simulation of maize production under climate change scenario in Northeast China [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2008, 16(6): 1448-1452.)
- [16] 张建平, 李永华, 高阳华, 等. 未来气候变化对重庆地区冬小麦产量的影响[J]. 中国农业气象, 2007, 28(3): 268-270. (Zhang J P, Li Y H, Gao Y H, et al. Impacts of future climate change on yields of winter wheat in Chongqing [J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2007, 28(3): 268-270.)
- [17] 吴杏春, 林文雄, 郭玉春, 等. 未来气候变化对福建省水稻生产的影响及其对策 [J]. 福建农业大学学报, 2001, 30(2): 148-152. (Wu X C, Lin W X, Guo Y C, et al. Effect of the coming climatic change on the growth of rice in Fujian and its counter measures [J]. Journal of Fujian Agricultural University, 2001, 30(2): 148-152.)
- [18] 陈超, 潘学标, 张立祯, 等. 气候变化对石羊河流域棉花生产和耗水的影响 [J]. 农业工程学报, 2011, 27(1): 57-65. (Chen C, Pan X B, Zhang L Z, et al. Impact of climate change on cotton production and water consumption in Shiyang River Basin [J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2011, 27(1): 57-65.)
- [19] Ainsworth E A, Long S P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂ [J]. New Phytologist, 2005, 165(2): 351-372.
- [20] Hao X Y, Han X, Lam S K, et al. Effects of fully open-air [CO₂] elevation on leaf ultrastructure, photosynthesis, and yield of two soybean cultivars [J]. Photosynthetica, 2012, 50(3): 362-370.
- [21] Ruiz-Vera U M, Siebers M, Gray S, et al. Global warming can negate the expected CO₂ stimulation in photosynthesis and productivity for soybean grown in the Midwestern United States [J]. Plant Physiology, 2013, 162(1): 410-423.
- [22] 张彤, 胡楠, 王磊. CO₂浓度增高对大豆光合生理的影响[J]. 河南大学学报(自然科学版), 2006, 36(2): 68-70. (Zhang T, Hu N, Wang L. Effects of CO₂ enrichment on photosynthetic physiology of soybean [J]. Journal of Henan University (Natural Science), 2006, 36(2): 68-70.)
- [23] 高霁, 郝兴宇, 居辉, 等. 自由大气 CO₂浓度升高对夏大豆光合色素含量和光合作用的影响 [J]. 中国农学通报, 2012, 28(6): 47-52. (Gao J, Hao X Y, Ju H, et al. Effect of elevated [CO₂] on photosynthetic pigment contents and photosynthesis of summer soybean [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(6): 47-52.)
- [24] 岳伟. 大气 CO₂浓度升高对大豆生育生理及产量品质影响的研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2007. (Yue W. Study on the effect of growth, physiology, yield and quality of soybean to increasing CO₂ concentration [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2007.)
- [25] Rosenthal D M, Ruiz-Vera U M, Siebers M H, et al. Biochemical acclimation, stomatal limitation and precipitation patterns underlie decreases in photosynthetic stimulation of soybean (*Glycine max*) at elevated [CO₂] and temperatures under fully open air field conditions [J]. Plant Science, 2014, 226: 136-146.
- [26] Gesch R W, Pennanen A H, Hartwell L A, et al. Soybean photosynthesis, Rubisco, and carbohydrate enzymes function at supraoptimal temperatures in elevated CO₂ [J]. Plant Physiology, 2001, 158(3): 295-307.
- [27] Ainsworth E A, Rogers A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: Mechanisms and environmental interactions [J]. Plant, Cell and Environment, 2007, 30(3): 258-270.
- [28] Bernacchi C J, Morgan P B, Ort D R, et al. The growth of soybean under free air [CO₂] enrichment (FACE) stimulates photosynthesis while decreasing in vivo Rubisco capacity [J]. Planta, 2005, 220(3): 434-446.
- [29] 李小涵, 武建军, 吕爱锋, 等. 不同 CO₂浓度变化下干旱对冬小麦叶面积指数的影响差异 [J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2936-2943. (Li X H, Wu J J, Lyu A F, et al. The difference of

- drought impacts on winter wheat leaf area index under different CO₂ concentration [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(9): 2936-2943.)
- [30] Dermody O, Long S P, Mcconnaugay K, et al. How do elevated CO₂ and O₃ affect the interception and utilization of radiation by soybean canopy? [J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(3): 556-564.
- [31] Twine T E, Bryant J J, Richter K T, et al. Impacts of elevated CO₂ concentration on the productivity and surface energy budget of the soybean and maize agroecosystem in the Midwest USA [J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(9): 2838-2852.
- [32] Oikawa S, Okada M, Hikosaka K. Effects of elevated CO₂ on leaf area dynamics in nodulating and non-nodulating soybean stands [J]. *Plant and Soil*, 2013, 373(1-2): 627-639.
- [33] 蒋跃林, 张庆国, 张仕定, 等. 大豆根系生理特性对大气二氧化碳浓度升高的反应 [J]. *作物杂志*, 2006(2): 40-43. (Jiang Y L, Zhang Q G, Zhang S D, et al. The physiological characteristics of soybean root response to elevated atmospheric CO₂ concentration [J]. *Crops*, 2006(2): 40-43.)
- [34] 杨江龙. 大气 CO₂ 与植物氮素营养的关系 [J]. *土壤与环境*, 2002, 11(2): 163-166. (Yang J L. The relationship between atmospheric CO₂ and plant nitrogen nutrition [J]. *Soil and Environmental Sciences*, 2002, 11(2): 163-166.)
- [35] Salvagiotti F, Cassman K G, Specht J E, et al. Nitrogen uptake, fixation and response to fertilizer N in soybeans: A review [J]. *Field Crops Research*, 2008, 108(1): 1-13.
- [36] Miyagi K M, Kinugasa T, Hirose T, et al. Elevated CO₂ concentration, nitrogen use, and seed production in annual plants [J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(10): 2161-2170.
- [37] Hikosaka K, Kinugasa T, Oikawa S, et al. Effects of elevated CO₂ concentration on seed production in C₃ annual plants [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(4): 1523-1530.
- [38] 蒋跃林, 张庆国, 张仕定, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对大豆根瘤量及其固氮活性的影响 [J]. *大豆科学*, 2006, 25(1): 53-57. (Jiang Y L, Zhang Q G, Zhang S D, et al. Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration on root nodules and nitrogenase activity soybean [J]. *Soybean Science*, 2006, 25(1): 53-57.)
- [39] Lam S K, Hao X Y, Lin E, et al. Effect of elevated carbon dioxide on growth and nitrogen fixation of two soybean cultivars in northern China [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2012, 48(5): 603-606.
- [40] 董志新, 莫庸, 陈新红. 多效唑对大豆化学调控诱导效应研究 [J]. *石河子农学院学报*, 1996, 14(2): 7-12. (Dong Z X, Mo Y, Chen X H. Study pacolobutrazol chemical regulating effect on soybean [J]. *Shihezi Agricultural University*, 1996, 14(2): 7-12.)
- [41] Liu B, Liu X B, Wang C, et al. Endogenous hormones in seed, leaf, and pod wall and their relationship to seed filling in soybeans [J]. *Crop and Pasture Science*, 2010, 61(2): 103-110.
- [42] Young T E, Gallie D R. Regulation of programmed cell death in maize endosperm by abscisic acid [J]. *Plant Molecular Biology*, 2000, 42(2): 397-414.
- [43] Jin J, Watt M, Mathesius U. The autoregulation gene SUNN mediates changes in root organ formation in response to nitrogen through alteration of shoot-to-root auxin transport [J]. *Plant Physiology*, 2012, 159(1): 489-500.
- [44] 王修兰, 徐师华. CO₂ 浓度倍增对大豆各生育期阶段的光合作用及干物质积累的影响 [J]. *作物学报*, 1994, 20(5): 520-527. (Wang X L, Xue S H. Effect of CO₂ concentration doubling on photosynthesis and dry matter production in different growth stages of soybean plant [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, 20(5): 520-527.)
- [45] 郭建平, 王春乙, 白月明, 等. CO₂ 和 O₃ 浓度倍增对作物影响的研究进展 [J]. *气象学报*, 2004, 62(5): 875-881. (Guo J P, Wang C Y, Bai Y M, et al. An experiment study of the impacts of CO₂ concentration doubling on soybean growth [J]. *Acta Meteorologica Sinica*, 2004, 62(5): 875-881.)
- [46] 张庆国, 岳伟, 陈庭甫, 等. 大气二氧化碳浓度升高条件下大豆光合色素含量的变化 [J]. *作物研究*, 2006(2): 144-146. (Zhang Q G, Yue W, Chen T P, et al. Changes of photosynthetic pigment contents in soybean under elevated atmospheric CO₂ concentrations [J]. *Crop Research*, 2006(2): 144-146.)
- [47] Kimball B A. Cost comparisons among free-air CO₂ environment, open-top chamber, and sunlit controlled-environment chamber methods of CO₂ exposure [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1992, 11: 265-270.
- [48] Bishop K A, Betzelberger A M, Long S P, et al. Is there potential to adapt soybean (*Glycine max* Merr.) to future [CO₂]? An analysis of the yield response of 18 genotypes in free air CO₂ enrichment [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014.
- [49] Sakurai G, Iizumi T, Nishimori M, et al. How much has the increase in atmospheric CO₂ directly affected past soybean production? [J]. *Scientific Reports*, 2014, 4: 4978.
- [50] Morgan P, Bollero G A, Nelson R L, et al. Smaller than predicted increase in aboveground net primary production and yield of field-grown soybean under fully open-air [CO₂] elevation [J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(10): 1856-1865.
- [51] Southworth J, Pfeifer R A, Habeck M, et al. Changes in soybean yields in the Midwestern United States as a result of future changes in climate, climate variability, and CO₂ fertilization [J]. *Climatic Change*, 2002, 53(4): 447-475.
- [52] 郝兴宇, 林而达, 杨锦忠, 等. 自由大气 CO₂ 浓度升高对夏大豆生长与产量的影响 [J]. *生态学报*, 2009, 29(9): 4595-4603. (Hao X Y, Lin E D, Yang J Z, et al. Effects of free air CO₂ enrichment on growth and yield of summer soybean [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(9): 4595-4603.)
- [53] Ziska L H, Bunce J A, Caulfield F A. Rising atmospheric carbon dioxide and seed yield of soybean genotypes [J]. *Crop Science*, 2001, 41: 385-391.
- [54] Lee E H, Pausch R C, Rowland R A, et al. Responses of field-grown soybean to elevated SO₂ under two atmospheric CO₂ concentrations [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1997, 37: 85-93.
- [55] 刘丹. 外源激素对油菜光合特性及产量构成因素的影响 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2008. (Liu D. Effects of exogenous hormones on photosynthesis characteristics and yield components in rapeseed [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2008.)