

不同 CO₂ 浓度升高水平对粳稻叶片 荧光特性的影响

范佩佩¹ 冯 芳¹ 刘 超¹ 孙文娟² 于凌飞² 柯浩楠¹ 陈书涛¹ 胡正华^{1*}

(¹南京信息工程大学气象灾害预报预警与评估协同创新中心/应用气象学院, 南京 210044; ²中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

摘 要 为研究不同 CO₂ 浓度升高水平对水稻叶片荧光特性的影响, 利用开顶式气室组成 CO₂ 浓度自动调控平台开展田间试验, 使用便携式植物效率分析仪测定剑叶快速叶绿素荧光诱导动力学曲线, 分析不同 CO₂ 浓度 (CK: 背景大气 CO₂ 浓度; T₁: 比 CK 的 CO₂ 浓度高 80 μmol · mol⁻¹; T₂: 比 CK 的 CO₂ 浓度高 200 μmol · mol⁻¹) 下水稻主要生育期剑叶快速叶绿素荧光诱导动力学参数的变化特征。结果表明: CO₂ 浓度升高 80 μmol · mol⁻¹, 用于电子传递的量子产额 (φ_{Eo})、最大光化学效率 (F_v/F_m)、性能指数 (PI_{ABS}) 在扬花期、乳熟期、蜡熟期和完熟期均显著升高, 用于热耗散的量子比率 (φ_{Do}) 显著降低, 其中 φ_{Eo} 显著升高了 7.3%~23.3%, F_v/F_m 极显著升高了 3.1%~7.1%, PI_{ABS} 极显著升高了 46.2%~93.0%, φ_{Do} 则显著降低了 10.3%~20.5%。CO₂ 浓度升高 200 μmol · mol⁻¹, 在拔节期, φ_{Eo}、F_v/F_m、PI_{ABS} 分别极显著降低了 68.7%、41.4%和 93.4%, φ_{Do} 则极显著升高了 78.4%; 在扬花期、乳熟期、蜡熟期, T₂ 使 φ_{Eo} 显著升高了 11.6%~19.8%, F_v/F_m 显著升高了 4.8%~6.8%, PI_{ABS} 显著升高了 53.0%~72.6%, φ_{Do} 则显著降低了 7.7%~19.4%。表明 CO₂ 浓度升高 (80、200 μmol · mol⁻¹) 对水稻剑叶光系统 II 的光合电子传递具有促进作用。

关键词 CO₂ 浓度; 叶绿素荧光; 光系统 II; 粳稻

Effect of different levels of elevated CO₂ concentration on leaf chlorophyll fluorescence characteristics of *Japonica* rice. FAN Pei-pei¹, FENG Fang¹, LIU Chao¹, SUN Wen-juan², YU Ling-fei², KE Hao-nan¹, CHEN Shu-tao¹, HU Zheng-hua^{1*} (¹*Collaborative Innovation Center on Forecast and Evaluation of Meteorological Disasters, School of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China*; ²*State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*).

Abstract: To examine the effects of elevated CO₂ concentrations on chlorophyll fluorescence of rice leaf, a field experiment was conducted with automatic control system of CO₂ concentration in open top-chambers (OTCs). There were three treatments, including atmospheric CO₂ concentration (CK), CK+80 μmol · mol⁻¹ CO₂ (T₁), and CK+200 μmol · mol⁻¹ CO₂ (T₂). The fast chlorophyll fluorescence induction dynamic curves of flag leaves were measured using the plant efficiency analyzer at the main growth stages of rice. The results showed that T₁ treatment significantly increased quantum yield for electron transfer (φ_{Eo}), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), and performance index (PI_{ABS}), but decreased quantum yield for energy dissipation (φ_{Do}) at the flowering, milk grain, ripening, and full ripeness stages. The values of φ_{Eo}, F_v/F_m, and PI_{ABS} were increased by 7.3%–23.3%, 3.1%–7.1%, and 46.2%–93.0%, respectively. The φ_{Do} values were decreased by 10.3%–20.5%. T₂ treatment significantly decreased φ_{Eo}, F_v/F_m, PI_{ABS} by 68.7%,

本文由国家自然科学基金项目(41530533, 41775152)和江苏省大学生实践创新计划项目(201810300070Y)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41530533, 41775152) and the Jiangsu Province University Student Practice Innovation Project (201810300070Y).

2018-11-12 Received, 2019-10-08 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhhu@nuist.edu.cn

41.4%, and 93.4%, respectively, but increased φ_{D_0} by 78.4% at the jointing stage. T_2 treatment significantly increased φ_{E_0} , F_v/F_m , PI_{ABS} by 11.6%–19.8%, 4.8%–6.8%, and 53.0%–72.6%, respectively, and decreased φ_{D_0} by 7.7%–19.4% at the flowering, milk grain, and ripening stages. Our results suggested that elevated CO_2 concentration (80, 200 $\mu mol \cdot mol^{-1}$) would promote photosynthetic electron transport of PS II in flag leaves of rice.

Key words: CO_2 concentration; chlorophyll fluorescence; PS II; *Japonica* rice.

IPCC 第 5 次评估报告指出人类活动“极有可能”是 20 世纪中期以来全球气候变化的主要原因,其可能性达到了 95% 以上^[1].人为活动如煤炭、石油等化石燃料的燃烧以及大规模砍伐森林导致大气中主要温室气体,如 CO_2 、 CH_4 、 N_2O 浓度的显著上升,其浓度分别由西方工业革命前的 280 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ 、0.7 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ 和 285 $nmol \cdot mol^{-1}$ 上升到 2017 年的 406 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ 、1.86 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ 和 330 $nmol \cdot mol^{-1}$ ^[2],对气候变暖的贡献分别为 60%、20% 和 6%^[3]. CO_2 作为最重要的温室气体,对气候变暖的贡献最大,预计到 21 世纪末,大气 CO_2 浓度可能增加到约 700 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ ^[1].

1931 年,Kautsky 等^[4]首先发现光合原初反应和叶绿素荧光之间存在着密切联系,将绿色植物进行一定时间的暗适应后,突然暴露在可见光下会观察到一种强度随时间发生变化的暗红色荧光,这种荧光随时间变化的曲线被称为叶绿素荧光诱导动力学曲线.此后,学者们发现叶绿素荧光诱导动力学曲线中包含着大量关于光合原初反应的信息.1995 年,Strasser 等^[5]建立了针对该曲线的一种数据处理分析方法——JIP-测定(JIP-test),在很大程度上方便了人们深入研究光合作用原初反应.通过对荧光参数的分析可以得到不同环境条件下植物叶片光合机构的变化^[6],并且叶绿素荧光测定技术不伤害植物体,因此叶绿素荧光作为光合作用研究的探针,被广泛应用于研究植物体光合器官的运转状况^[7–9].

CO_2 是植物进行光合作用的反应底物,其浓度变化会影响植物的光合过程^[10].研究表明, CO_2 浓度升高对植物光合作用的影响因植物种类而异. CO_2 浓度升高,枸杞(*Lycium barbarum*)叶片光反应启动加快,光能利用率提高^[11];而绿豆(*Vigna radiata*)在生长后期 PS II 反应中心结构受到破坏,光合能力下降^[12];苦草(*Vallisneria natans*)光合功能也因叶绿素含量降低而下调^[13];大豆(*Glycine max*)则因其可以固定大气中的氮素保持植物体内的 C/N 的特性而保持光合作用不受影响^[14].水稻(*Oryza sativa*)是我国第一大粮食作物,研究不同 CO_2 浓度升高水平

下水稻的光合特征具有重要意义.

目前,关于 CO_2 浓度升高对水稻荧光特性影响的详细研究较少,而且国内外相关研究大多是将植物体置于 CO_2 浓度倍增或者高 CO_2 浓度(如增加 200 $\mu mol \cdot mol^{-1}$)环境中,而大气 CO_2 浓度的增加是一个渐变的过程,并且植物的光合作用对高和低 CO_2 浓度环境的响应可能不同.本研究运用 CO_2 浓度自动调控平台开展田间试验,设置不同的 CO_2 浓度升高水平,研究不同 CO_2 浓度升高水平对水稻荧光特性的影响,以期对未来不同 CO_2 浓度升高背景下明确水稻的生理生态响应机制提供理论依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验开始于 2017 年,试验地点为位于南京市浦口区盘城镇落桥村的南京信息工程大学农业气象与生态试验站(32.16° N,118.86° E).该试验站四季分明,年均降水量 1100 mm,降水多集中在夏季,平均日照时数超过 1900 h,多年平均气温 15.6 °C,为典型的亚热带湿润气候区.供试土壤为潴育型水稻土,耕层为壤质黏土,其黏粒含量为 26.1%,土壤有机碳和全氮含量分别为 11.95 和 1.19 $g \cdot kg^{-1}$,土壤容重 1.57 $g \cdot cm^{-3}$,土壤 pH(H_2O)值为 6.3.

1.2 供试材料

供试水稻品种为常规粳稻‘南粳 9108’,全生育期 149~153 d,其主要生育期见表 1.整个生育期内,氮肥用量为 17.6 $g N \cdot m^{-2}$,氮肥组成包括复合肥(N:P₂O₅:K₂O=15%:15%:15%)和尿素(有效成分占 46.7%),其中基肥占 40%,分蘖肥(7 月 5 日)

表 1 水稻主要生育期
Table 1 Main growth stages of rice

日期 Date	生育期 Growth stage	日期 Date	生育期 Growth stage
2017-05-26	播种 Sowing	2017-09-14	灌浆 Filling
2017-06-20	移栽 Transplanting	2017-09-24	乳熟 Milk grain
2017-08-02	拔节 Jointing	2017-10-06	蜡熟 Ripening
2017-08-23	抽穗 Heading	2017-10-17	完熟 Full ripeness
2017-09-07	扬花 Flowering	2017-10-29	收获 Harvest

和穗肥(8月8日)各占30%.水分及其他田间管理措施统一采用当地常规栽培模式.

1.3 试验设计

CO₂ 浓度设置3个水平:以背景大气 CO₂ 浓度为对照(CK)、CO₂ 浓度在 CK 基础上升高 80 μmol · mol⁻¹ (T₁) 和 200 μmol · mol⁻¹ (T₂). 每种处理均设4个重复.

不同 CO₂ 浓度升高处理由开顶式气室(OTC)、CO₂ 传感器、自动控制系统和通气装置等组成的 CO₂ 浓度自动调控平台控制实现. OTC 为正八边形棱柱体,高3 m,对边直径3.75 m,底面积10 m²,铝合金框架,周围安装高透光性的普通透明玻璃,顶部开口向内倾斜45°. 每个 OTC 内配置 CO₂ 传感器(GMM222,量程0~2000 μmol · mol⁻¹, Vaisala Inc., Helsinki, Finland)和温湿度自动记录仪. 自动控制系统由 CO₂ 感应模块、阀控制模块、流量控制模块、加压模块、数据采集、主控板等部分组成,OTC 内 CO₂ 浓度自动监测与调节则通过计算机程序实现(北京天航华创科技股份有限公司提供技术支持). 气源为钢瓶 CO₂(高压液态 CO₂,纯度为99%),从水稻移栽期至成熟期全天供气(当风速>7 m · s⁻¹时停止供气),自动控制系统通过 CO₂ 传感器监测 OTC 内的 CO₂ 浓度,当监测值低于预设的目标浓度时,自动控制系统将会打开电磁阀,经由通气管路及时向 OTC 补充 CO₂. 反之,自动控制系统会关闭电磁阀,停止 CO₂ 气体供应. OTC 内安装有风扇,以促进 CO₂ 分布均匀. CO₂ 浓度自动控制系统使 OTC 的 CO₂ 浓度维持在相对稳定的范围(目标浓度).

1.4 测定项目与方法

1.4.1 叶绿素含量的测定 所用仪器为手持式叶绿素仪(SPAD502, Konica Minolta Inc., Japan). 在每个 OTC 中心区域随机选取5片长势相近的剑叶进行测定. 测定时选择剑叶的中部,并避开主叶脉. 于8月10日(拔节期)、9月12日(扬花期)、9月19日(灌浆期)、9月26日(乳熟期)、10月8日(蜡熟期)和10月19日(完熟期)测定,测定时间为9:00—11:00.

1.4.2 快速叶绿素荧光诱导动力学参数的测定 剑叶快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)测定所用仪器为植物效率分析仪(Handy PEA, Hansatech, UK),测定日期及所测叶片与叶绿素含量测定一致. 将暗适应叶夹夹于叶片中部暗适应20 min 后进行测定,为了防止环境中的光进入测定窗口,叶夹与植物效率分析仪的测定窗口要稳固结合. 共有30个叶

表2 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)分析中使用的参数
Table 2 Formulae and terms used in the analysis of the OJIP fluorescence induction dynamic curve

参数 Formulae and terms	说明 Illustration
F_v/F_m	最大光化学效率 Maximum photochemical efficiency
$V_J = (F_J - F_o)/(F_m - F_o)$	J 相对可变荧光 Relative variable fluorescence for J step
$\psi_0 = ET_0/TR_0 = 1 - V_J$	反应中心捕获的激子中用来推动电子传递到电子传递链中超过 Q _A 的其他电子受体的激子占用来推动 Q _A 还原激子的比率 Efficiency that a trapped exciton could move an electron into the electron transport chain beyond Q _A ⁻ (at t=0)
$\varphi_{E_0} = ET_0/ABS = [1 - (F_o/F_m)] \cdot \psi_0$	吸收的能量用于电子传递的量子产额 Probability that an absorbed photon would move an electron into the electron transport chain beyond Q _A ⁻ (at t=0)
$\varphi_{D_0} = 1 - \varphi_{P_0} = F_o/F_m$	用于热耗散的量子比率 The quantum yield for energy dissipation
$ABS/RC = M_0 \cdot (1/V_J) \cdot (1/\varphi_{P_0})$	单位反应中心吸收的光能 Absorption flux per RC (at t=0)
$TR_0/RC = M_0 \cdot (1/V_J)$	单位反应中心捕获的用于还原 Q _A 的能量 Trapped energy flux per RC (at t=0)
$ET_0/RC = M_0 \cdot (1/V_J) \cdot \psi_0$	单位反应中心捕获的用于电子传递的能量 Electron transport flux per RC (at t=0)
$DI_0/RC = (ABS/RC) - (TR_0/RC)$	单位反应中心耗散掉的能量 Dissipated energy flux per RC (at t=0)
$PI_{ABS} = (RC/ABS) \cdot [\varphi_{P_0}/(1 - \varphi_{P_0})] \cdot [\psi_0/(1 - \psi_0)]$	以吸收光能为基础的性能指数 Performance index on absorption basis

夹,可同时对30张叶片进行暗适应.

参照 Strasser 等^[15]的方法将获得的 OJIP 曲线进行 JIP-test 分析得到荧光参数,这些荧光参数及其所代表的含义见表2.

1.5 数据处理

利用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 19.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA)对数据进行统计分析. 采用单因素(one-way ANOVA)和最小显著差数法(LSD)进行方差分析和多重比较(α=0.05),用 Pearson 法对水稻荧光参数进行相关分析. 利用 OriginPro 2016 (OriginLab Corp., Wellesley Hills, USA)绘图. 图表中数据为平均值±标准误.

2 结果与分析

2.1 不同 CO₂ 浓度对水稻剑叶快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

OJIP 曲线能够提供大量关于光合原初光化学反应的信息,可以准确反映 PS II 供体侧、受体侧及反应中心电子的氧化还原状态^[15]. 根据公式 $(F_t - F_o)/(F_m - F_o)$ 将不同时间的荧光强度(F_t)标准化,标准化后的荧光信号用 V_t 表示,图1为用 V_t 绘制的不同 CO₂ 浓度升高条件下水稻不同生育期的剑叶

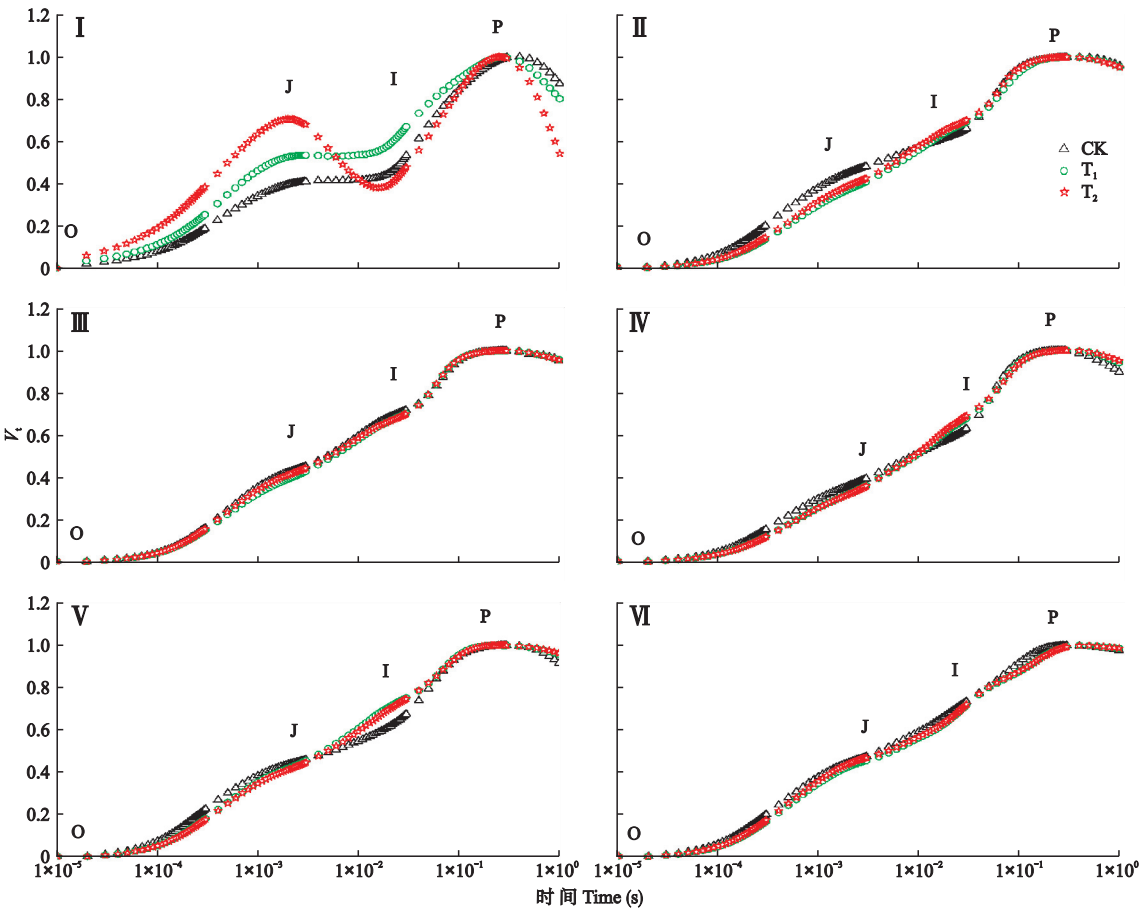


图 1 CO_2 浓度升高对水稻剑叶快速荧光诱导动力学曲线的影响
Fig.1 Effects of elevated CO_2 concentration on the fast induction dynamic curves of chlorophyll fluorescence (OJIP) of flag leaf in rice.

I: 拔节期 Jointing stage; II: 扬花期 Flowering stage; III: 灌浆期 Filling stage; IV: 乳熟期 Milk grain stage; V: 蜡熟期 Ripening stage; VI: 完熟期 Full ripeness stage. CK: 背景大气 CO_2 浓度 Atmospheric CO_2 concentration; T_1 : $\text{CK} + 80 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$; T_2 : $\text{CK} + 200 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$. 下同 The same below.

OJIP 曲线.不同 CO_2 浓度升高处理下水稻剑叶 OJIP 曲线形状相似,均为典型的 OJIP 曲线,具有 O、J、I、P 等相点.不同处理的 OJIP 曲线在 O 点差异不大,并且到达 P 相点的时间均保持一致.在 J 点处 (2 ms),拔节期荧光值大小为 $T_2 > T_1 > \text{CK}$;扬花期 T_1 、 T_2 处理的荧光值小于 CK;在灌浆期、乳熟期、蜡熟期和完熟期,J 相的荧光值差异较小.在 I 点处 (30 ms),拔节期荧光值 T_1 处理大于 CK, T_2 处理与 CK 差异不大;其他生育期在 I 相的荧光值几乎没有差异.在最大荧光 P 点处,各生育期的荧光值没有发生变化.

2.2 不同 CO_2 浓度对水稻剑叶 PS II 反应中心活性参数的影响

由图 2 可知,与 CK 相比,在扬花期、乳熟期、蜡熟期和完熟期, T_1 和 T_2 处理下 ABS/RC 、 TR_0/RC 和 DI_0/RC 显著降低. T_1 处理下, ABS/RC 、 TR_0/RC 和

DI_0/RC 的降幅分别为 15.4% ~ 25.8%、14.4% ~ 19.8%和 23.8% ~ 45.4%,差异均达极显著水平. T_2 处理下, ABS/RC 和 TR_0/RC 的降幅分别为 13.9% ~ 25.1%和 11.9% ~ 19.2%,差异极显著. DI_0/RC 的降幅为 20.5% ~ 41.7%,差异显著.与 CK 相比, T_1 和 T_2 处理下蜡熟期和完熟期的 ET_0/RC 显著降低, T_1 处理降幅分别为 19.0%和 8.7%, T_2 处理降幅分别为 16.8%和 10.3%. T_1 和 T_2 处理之间活性参数没有显著差异.

CK 的 ABS/RC 在蜡熟期最大,在灌浆期最小,蜡熟期和灌浆期的 ABS/RC 与其他生育期相比存在显著差异. T_1 处理下,蜡熟期的 ABS/RC 与其他生育期存在显著差异, ABS/RC 在蜡熟期最大. T_2 处理下, ABS/RC 在拔节期最大,其次是蜡熟期.

CK 的 TR_0/RC 在拔节期和蜡熟期高于其他生育期; T_1 和 T_2 处理的 TR_0/RC 最大值在拔节期,显

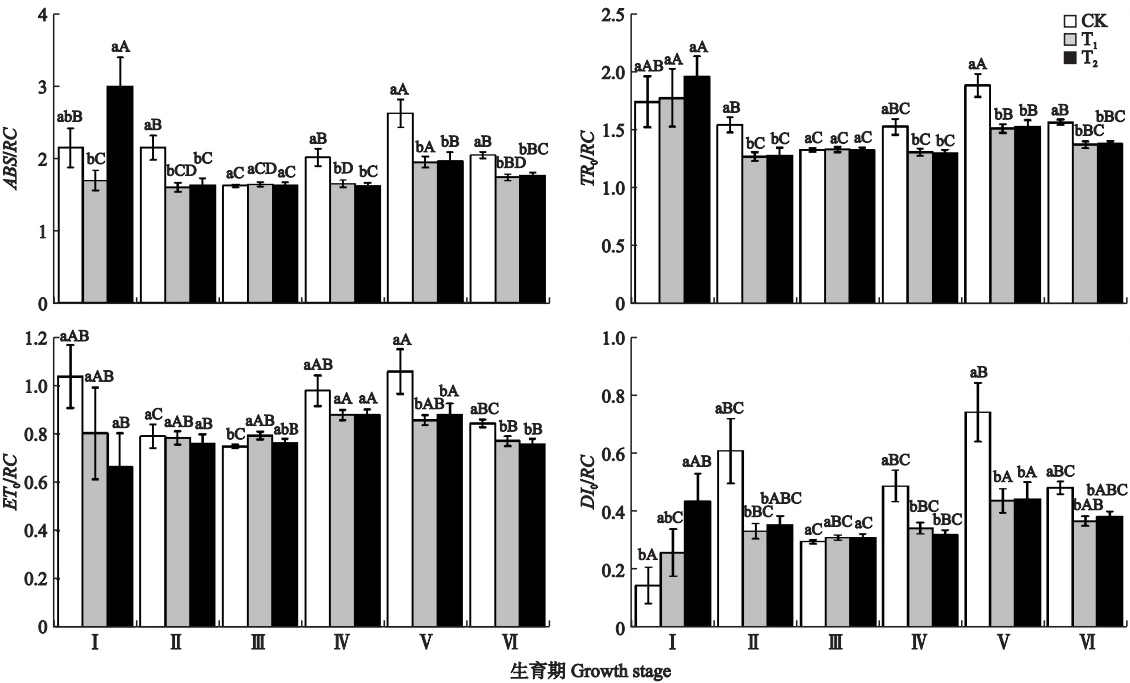


图2 CO₂ 浓度升高对水稻剑叶荧光参数 ABS/RC 、 TR_0/RC 、 ET_0/RC 、 DI_0/RC 的影响

Fig.2 Effects of elevated CO₂ concentration on fluorescence parameter ABS/RC , TR_0/RC , ET_0/RC , and DI_0/RC of flag leaf in rice. 不同小写字母表示同一生育期不同处理间差异显著, 不同大写字母表示同一处理不同生育期差异显著 ($P<0.05$) Different small letters indicated significant difference among different treatments in the same growth stage, and different capital letters indicated significant difference among different growth stages under the same treatment at 0.05 level. 下同 The same below.

著大于其他生育期。

CK 处理下, 蜡熟期的 ET_0/RC 显著高于扬花期、灌浆期和完熟期, 而与拔节期和乳熟期无显著差异。T₁ 处理下, ET_0/RC 在乳熟期最大, 完熟期最小。T₂ 处理下, 乳熟期和蜡熟期的 ET_0/RC 显著高于其他生育期。

CK 和 T₁ 处理下, 拔节期的 DI_0/RC 显著低于其他生育期; T₂ 处理下, DI_0/RC 先降低后升高, 在灌浆期取得最小值。

对全生育期 PS II 反应中心活性参数的显著性检验结果表明 (表 3), CO₂ 浓度升高对水稻剑叶 ABS/RC 、 TR_0/RC 、 ET_0/RC 、 DI_0/RC 的影响达显著或极显著水平。不同生育期之间的 ABS/RC 、 TR_0/RC 、 ET_0/RC 、 DI_0/RC 有显著差异。

表3 水稻剑叶荧光参数 ABS/RC 、 TR_0/RC 、 ET_0/RC 、 DI_0/RC 的差异显著性检验

Table 3 Analysis of variance for fluorescence parameter ABS/RC , TR_0/RC , ET_0/RC , DI_0/RC of flag leaf in rice

	ABS/RC	TR_0/RC	ET_0/RC	DI_0/RC
CO ₂ 浓度	0.04 *	0.00 **	0.00 **	0.00 **
CO ₂ concentration				
生育期	0.00 **	0.00 **	0.00 **	0.00 **
Growth stage				

* $P<0.05$; ** $P<0.01$. 下同 The same below.

2.3 不同 CO₂ 浓度对水稻剑叶 V_j 和量子产额的影响

2.3.1 J 相相对可变荧光 (V_j) 由表 4 可知, 3 种处理下, V_j 的最小值均在乳熟期, T₁ 和 T₂ 的最小值显著低于 CK。与 CK 相比, T₁ 和 T₂ 处理下的 V_j 在扬花期和乳熟期出现不同程度的下降, 而在拔节期则分别显著升高。T₁ 和 T₂ 两种处理之间则没有显著差异。

2.3.2 能量分配比率 由表 4 可知, 在整个生育期内, ψ_0 和 φ_{E_0} 呈现先升高后降低的趋势, 在乳熟期达最大值。与 CK 相比, T₁ 和 T₂ 处理下 ψ_0 和 φ_{E_0} 升高, φ_{D_0} 降低, T₁ 和 T₂ 两处理之间没有显著差异。

T₁ 处理下, ψ_0 在扬花期和乳熟期分别升高 17.8% 和 5.9%, 在拔节期降低 25.0%; φ_{E_0} 在扬花期、乳熟期、蜡熟期和完熟期升高 7.3% ~ 23.3%, 在拔节期降低了 34.8%; φ_{D_0} 在扬花期、乳熟期、蜡熟期和完熟期降低 10.3% ~ 20.5%。

T₂ 处理下, ψ_0 在扬花期和乳熟期分别升高 14.4% 和 6.3%, 在拔节期降低 45.9%; φ_{E_0} 在扬花期、乳熟期和蜡熟期升幅为 11.9% ~ 19.8%, 在拔节期降低 68.7%; φ_{D_0} 在扬花期、乳熟期、蜡熟期和完熟期降低了 7.7% ~ 19.4%, 而在拔节期和灌浆期升高了 78.4% 和 3.9%。

对全生育期 V_j 和量子产额的显著性检验结果表明 (表 5), CO₂ 浓度升高对 V_j 、 ψ_0 、 φ_{E_0} 、 φ_{D_0} 的影响

表 4 CO₂ 浓度升高对水稻剑叶荧光参数 V_J 、 ψ_0 、 φ_{E_0} 、 φ_{D_0} 的影响
Table 4 Effects of elevated CO₂ concentration on fluorescence parameter V_J , ψ_0 , φ_{E_0} , φ_{D_0} of flag leaf in rice

荧光参数 Fluorescence parameter	处理 Treatment	生育期 Growth stage					
		拔节期 Jointing stage	扬花期 Flowering stage	灌浆期 Filling stage	乳熟期 Milk grain stage	蜡熟期 Ripening stage	完熟期 Full ripeness stage
V_J	CK	0.40±0.03bBC	0.47±0.03aAB	0.43±0.01aA	0.36±0.02aC	0.45±0.01aAB	0.46±0.01aAB
	T ₁	0.54±0.07aA	0.38±0.01bC	0.40±0.02aBC	0.33±0.01bD	0.43±0.01aB	0.44±0.01bB
	T ₂	0.67±0.04aA	0.40±0.02bC	0.42±0.01aBC	0.32±0.01bD	0.42±0.01aBC	0.45±0.01bB
ψ_0	CK	0.60±0.03aAB	0.53±0.03bC	0.57±0.01aBC	0.64±0.02bA	0.55±0.02aBC	0.54±0.01aBC
	T ₁	0.45±0.07bD	0.62±0.01aB	0.60±0.02aBC	0.67±0.01aA	0.57±0.01aC	0.56±0.01aC
	T ₂	0.33±0.04bD	0.60±0.02aB	0.58±0.01aBC	0.68±0.01aA	0.58±0.02aBC	0.55±0.01aC
φ_{E_0}	CK	0.40±0.04aC	0.40±0.03bC	0.46±0.01aAB	0.49±0.01bA	0.40±0.02bC	0.42±0.01bBC
	T ₁	0.26±0.06bD	0.50±0.01aAB	0.49±0.01aBC	0.54±0.01aA	0.45±0.01aC	0.45±0.01aC
	T ₂	0.13±0.02cD	0.48±0.03aB	0.47±0.01aB	0.54±0.01aA	0.45±0.01aBC	0.43±0.01abC
φ_{D_0}	CK	0.35±0.05bA	0.26±0.02aB	0.18±0.00bC	0.23±0.01aB	0.27±0.01aB	0.23±0.01aB
	T ₁	0.47±0.07abA	0.20±0.01bB	0.19±0.00abB	0.20±0.01bB	0.22±0.01bB	0.21±0.00bB
	T ₂	0.62±0.05aA	0.21±0.02bB	0.19±0.00aB	0.20±0.00bB	0.22±0.01bB	0.22±0.00bB

CK: 背景大气 CO₂ 浓度 Atmospheric CO₂ concentration; T₁: CK+80 μmol · mol⁻¹ CO₂; T₂: CK+200 μmol · mol⁻¹ CO₂. 同列不同小写字母表示不同处理之间差异显著,同行不同大写字母表示不同生育期之间差异显著 ($P<0.05$) Different small letters in the same column indicated significant difference among different treatments, and different capital letters in the same row indicated significant difference among different growth stages at 0.05 level.

达显著或极显著水平.不同生育期之间的 V_J 、 ψ_0 、 φ_{E_0} 、 φ_{D_0} 有显著差异.

2.4 不同 CO₂ 浓度对水稻剑叶 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 的影响

2.4.1 F_v/F_m 由图 3 可知,3 种 CO₂ 浓度水平下剑叶 F_v/F_m 的变化趋势一致,表现为随着植株生长, F_v/F_m 先升高后降低,在拔节期最小,灌浆期最大. CO₂ 浓度升高使 F_v/F_m 在拔节期降低,灌浆期无显著变化,其他生育期均升高.与 CK 相比,T₁ 处理下 F_v/F_m 在扬花期、乳熟期、蜡熟期和完熟期显著升高;T₂ 处理下 F_v/F_m 在扬花期、乳熟期、蜡熟期和完熟期显著升高,在拔节期则显著降低.T₁ 和 T₂ 处理之间的 F_v/F_m 差异不显著(拔节期除外).

F_v/F_m 值的变化表明,在拔节期,CO₂ 浓度升高抑制了电子由 PS II 反应中心向 Q_A、Q_B 和 PQ 库的传递,而在其他生育期,T₁、T₂ 处理对电子传递无显著作用.

2.4.2 PI_{ABS} 由图 3 可知,不同处理的 PI_{ABS} 均表现为先升高后降低的趋势,CK 的 PI_{ABS} 在灌浆期最大, T₁ 和 T₂ 的 PI_{ABS} 在乳熟期最大.与 CK 相比,T₁、T₂ 处理使扬花期、乳熟期、蜡熟期和完熟期的 PI_{ABS} 显著升高.T₂ 处理使拔节期 PI_{ABS} 显著降低.T₁ 和 T₂ 处理之间的 PI_{ABS} 差异不显著(拔节期除外).

表 5 水稻剑叶荧光参数 V_J 、 ψ_0 、 φ_{E_0} 、 φ_{D_0} 的差异显著性检验
Table 5 Analysis of variance for fluorescence parameter V_J , ψ_0 , φ_{E_0} , φ_{D_0} of flag leaf in rice

	V_J	ψ_0	φ_{E_0}	φ_{D_0}
CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration	0.03 *	0.03 *	0.02 *	0.01 *
生育期 Growth stage	0.00 **	0.00 **	0.00 **	0.00 **

对水稻全生育期剑叶 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 的显著性检验结果表明(表 6), CO₂ 浓度升高对 F_v/F_m 和

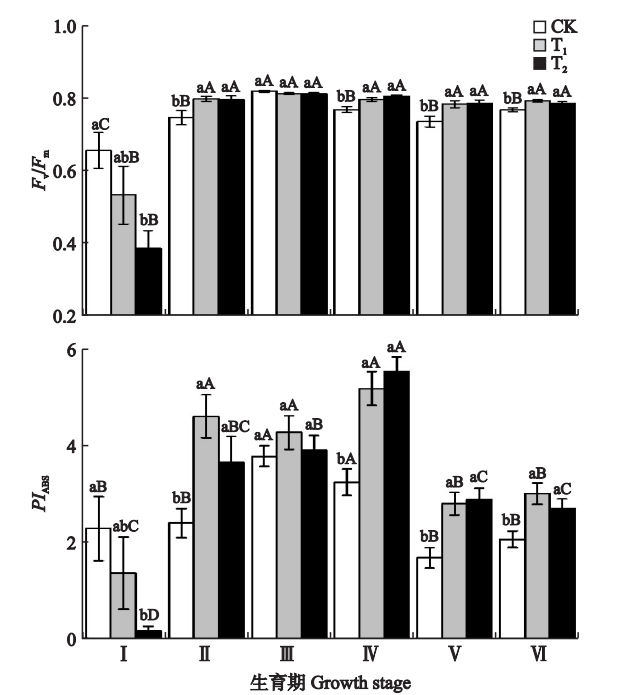


图 3 CO₂ 浓度升高对水稻剑叶荧光参数 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 的影响

Fig.3 Effects of elevated CO₂ concentration on fluorescence parameter F_v/F_m and PI_{ABS} of flag leaf in rice.

表 6 水稻剑叶荧光参数 F_v/F_m 、 PI_{ABS} 的差异显著性检验
Table 6 Analysis of variance for fluorescence parameter F_v/F_m and PI_{ABS} of flag leaf in rice

	F_v/F_m	PI_{ABS}
CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration	0.01 *	0.00 **
生育期 Growth stage	0.00 **	0.00 **

PI_{ABS} 的影响达显著或极显著水平. 不同生育期之间的 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 有显著差异.

3 讨 论

3.1 PS II 反应中心活性参数

植物快速叶绿素荧光诱导动力学曲线包含大量光合原初反应信息, 通过对 JIP-test 得到的部分荧光参数的分析, 可以得到在不同 CO₂ 浓度升高处理下水稻剑叶光合机构的变化情况^[15]. ABS/RC 、 TR_0/RC 、 ET_0/RC 、 DI_0/RC 4 个参数反映 Q_A 处在可还原态时单位 PS II 反应中心的活性, 可以确切地反映植物光合器官对光能的吸收、转化和耗散等状况^[6, 15]. 本研究发现, CO₂ 浓度升高条件下, 水稻剑叶 ABS/RC 、 TR_0/RC 、 DI_0/RC 在扬花期、乳熟期、蜡熟期和完熟期显著降低, ET_0/RC 在拔节期和灌浆期有所增加, 而在乳熟期、蜡熟期和完熟期降低. 这可能与反应中心的活性有关, CO₂ 浓度升高导致水稻叶片天线色素尺寸减小, 吸收和捕获的光能减少, 从而使水稻生育后期单位反应中心用于电子传递及传递到电子链末端的能量显著减少^[16]; 同时, 与 CK 相比, CO₂ 浓度升高处理也减少了水稻叶片热耗散的能量损失. 韩燕青等^[13] 研究则表明, CO₂ 浓度升高使苦草叶片 ABS/RC 、 TR_0/RC 和 DI_0/RC 增加, ET_0/RC 降低, 与本研究结果相反; Zong 等^[17] 的研究与本研究结果相同, 表明 CO₂ 浓度升高和水分胁迫导致玉米 (*Zea mays*) 叶片 PS II 单位反应中心吸收的能量、捕获的能量以及用于电子传递的能量增加, 这可能是因为 CO₂ 浓度升高对不同作物叶片叶绿素含量的影响不同而导致的.

正常情况 (CK) 下, ABS/RC 和 ET_0/RC 表现为先升高后降低的趋势, 最大值在蜡熟期. 前期 ABS/RC 和 ET_0/RC 升高可能是随着水稻植株生长, 光合机构逐渐形成, 剑叶叶绿素含量增加导致的. 后期 ABS/RC 和 ET_0/RC 下降则是因为水稻植株衰老、叶绿素降解和 PSII 反应中心失活共同造成的^[18]. 蜡熟期 DI_0/RC 急剧增加是光合机构的一种保护机制, 也从另一个角度说明衰老可能会导致反应中心失活.

3.2 V_j 和能量分配比率

V_j 反映了 2 ms 时 PS II 活性反应中心关闭的程度, 也表示 Q_A 被还原的程度^[15]. 在水稻生长季, V_j 呈现先下降后上升的趋势. 生育期前期 V_j 下降, 即 2 ms 时有活性的反应中心的开放程度提高, 失活的反应中心的比例下降, 表明随着水稻生育期的推进, 剑叶的光合机构逐渐形成, 光合能力逐渐建立^[19]. 而在

生育后期, V_j 又小幅上升, 表明 Q_A 还原量积累, 较多额外的光能用来还原 Q_A , 阻碍了电子的传递^[20]. 不同 CO₂ 浓度升高均使水稻剑叶 V_j 有所下降, 说明 CO₂ 浓度升高导致水稻剑叶反应中心开放程度增加, 有利于 Q_A^- 往下的电子传递, 提高了反应中心对光能的吸收.

ψ_0 、 φ_{E_0} 和 φ_{D_0} 这些荧光参数与能量分配比率有关. 本研究结果表明, CO₂ 浓度升高条件下, ψ_0 、 φ_{E_0} 升高, φ_{D_0} 下降, 这说明水稻剑叶在不同 CO₂ 浓度升高水平的影响下调整了 PS II 反应中心的能量分配比率, 即提高了用于电子传递的量子比率, 降低了用于热耗散的量子比率^[19], 对电子传递活性和光反应活性起到了促进作用. 尽管当 CO₂ 浓度升高时, ET_0/RC 显著减小, 但 φ_{E_0} 是升高的, 这可能是 CO₂ 浓度升高使水稻剑叶单位面积有活性的反应中心数目增加所导致的^[21-22]. 叶绿素荧光参数的变化可以判断水稻剑叶的衰老进程^[23-24], 在整个生育期内 φ_{E_0} 表现为先升高后降低的趋势, 最大值在乳熟期, 而 CO₂ 浓度升高显著增加了乳熟期的 φ_{E_0} , 说明在水稻衰老过程中光合机构会受到破坏, 而 CO₂ 浓度升高可能使这种破坏作用得以延迟, 从而促进了光合作用.

综上所述, CO₂ 浓度升高促进水稻叶片光合作用的可能机制是 CO₂ 浓度升高导致水稻剑叶 V_j 减小, PS II 反应中心开放程度增加, 提高了 φ_{E_0} , 促进了反应中心对光能的吸收, 使得水稻光合碳同化速率提高.

3.3 叶绿素荧光重要性能参数

F_v/F_m 是光系统 II (PS II) 光化学效率的指标, 是反映 PS II 活性中心光能转换效率的重要参数, 光化学效率的高低直接决定叶片的光合速率, 代表光合机构把吸收的光能用于化学反应的最大效率^[15]. 光合性能指数 PI_{ABS} 是以吸收光能为基础的性能指数. 这两者都可以反映植物叶片对胁迫的响应^[16, 25], 在胁迫条件下 F_v/F_m 会出现明显下降^[26]. 郝兴宇等^[12] 和韩燕青等^[13] 在对绿豆和苦草的研究中发现, CO₂ 浓度升高导致植物光合能力下降; 王佩玲等^[27] 认为, CO₂ 浓度升高使得小麦 (*Triticum aestivum*) 叶片不同生育期的 F_v/F_m 出现不同程度的下降, 即 PS II 受到的光损伤增加, 电子传递、最大光化学效率和潜在活性均受到抑制. Leakey 等^[28] 则发现, CO₂ 浓度升高对玉米 Φ_{PSII} 、NPQ 等没有显著影响. 本研究中, CO₂ 浓度升高 80 和 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 使水稻剑叶 F_v/F_m 和性能指数 PI_{ABS} 在扬花期、乳熟

期、蜡熟期和完熟期显著上升,表明 CO₂ 浓度升高没有对水稻剑叶造成不可逆转的伤害,反而增强了 PS II 的光能转换和电子传递效率,为碳同化提供更多的能量,有利于水稻剑叶光合作用的正常进行,这可能是因为叶片氮含量与光合作用呈正相关关系^[29-30],CO₂ 浓度升高使得叶片光合氮素利用效率提高^[31]所致.一些学者得出了与本研究相同的结论,如张其德等^[32]在对不同基因型大豆的研究中发现,CO₂ 浓度倍增有助于提高大豆 PS II 总的光化学量子产量,把捕获的光能用于光合作用;Ge 等^[33]对藜草 (*Phalaris arundinacea*) 的研究发现,CO₂ 浓度升高促进了光合作用.CO₂ 浓度升高对植物荧光的影响结果可能因植物种类而异.此外,PI_{ABS} 上升幅度明显高于 F_v/F_m,说明 PI_{ABS} 对 CO₂ 浓度升高更敏感,能更好地反映 CO₂ 浓度升高对水稻剑叶光合机构的影响^[34-35].

F_v/F_m 和 PI_{ABS} 在整个生育期内表现为先升高后降低的趋势,在灌浆期达最大值,与 ABS/RC、ET₀/RC 和 φ_{E0} 的生育期变化规律一致,都能反映水稻叶片的衰老进程.本研究还发现,CO₂ 浓度升高使拔节期 ψ₀、φ_{E0}、F_v/F_m 和 PI_{ABS} 显著降低,而其他生育期则显著升高,说明在不同发育阶段水稻叶片荧光参数对 CO₂ 浓度升高的响应并不一致,这可能是因为生长后期水稻籽粒发育需要更多的营养物质,从而刺激“源”强,使光合作用增强所致^[14],具体原因有待深入研究.

本研究中关于荧光参数的分析结果均表明,CO₂ 浓度升高使水稻剑叶最大光化学效率增加,有助于把捕获的光能用于光合作用,从而促进光合速率的提高^[31,36],而未出现有些学者提到的光合下调和光适应现象^[37],其原因可能与试验方法、CO₂ 浓度升高幅度和作用时间等有关,因此,有关 CO₂ 浓度渐增这一气候背景下水稻剑叶光合功能的调节机制还需进一步研究.

4 结 论

与背景大气 CO₂ 浓度相比,CO₂ 浓度升高 80 和 200 μmol · mol⁻¹使水稻扬花期、乳熟期和蜡熟期单位反应中心吸收的光能 (ABS/RC)、捕获的用于还原 Q_A 的能量 (TR₀/RC) 和用于热耗散的能量 (DI₀/RC) 显著降低.

与背景大气 CO₂ 浓度相比,CO₂ 浓度升高 80 和 200 μmol · mol⁻¹调整了水稻扬花期、乳熟期和蜡熟

期 PS II 反应中心的能量分配比率,使最大光化学效率 (F_v/F_m)、性能指数 (PI_{ABS}) 显著升高,但 CO₂ 浓度升高 80 和 200 μmol · mol⁻¹两种处理之间这些指标没有显著差异.

用于电子传递的量子产额 (φ_{E0})、最大光化学效率 (F_v/F_m)、性能指数 (PI_{ABS}) 随着水稻生育期的推进先升高后降低.不同 CO₂ 浓度处理之间的 φ_{E0}、F_v/F_m、PI_{ABS} 存在显著差异;不同生育期之间的 φ_{E0}、F_v/F_m、PI_{ABS} 也存在显著差异.

参考文献

[1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013

[2] WMO. Greenhouse Gas Bulletin: The State of Greenhouse Gases in the Atmosphere Based on Global Observation through 2017. Tokyo: The World Data Centre for Greenhouse Gases, 2018

[3] Dalal RC, Allen DE. Greenhouse gas fluxes from natural ecosystems. *Australian Journal of Botany*, 2008, **56**: 369-407

[4] Kautsky H, Hirsch A. New attempt to carbonation assimilation. *The Science of Nature*, 1931, **19**: 964

[5] Strasser RJ, Strivastava A. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochemistry and Photobiology*, 1995, **61**: 32-42

[6] Li P-M (李鹏民), Gao H-Y (高辉远), Strasser RJ. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 2005, **31**(6): 559-566 (in Chinese)

[7] An F (安 锋), Li C-Z (李昌珍), Zhang T-T (张婷婷), et al. Effects of aluminum toxicity on physiological and leaf chlorophyll fluorescent characteristics of rubber tree seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2018, **29**(12): 4191-4198 (in Chinese)

[8] Xu L (徐 澜), Gao Z-Q (高志强), An W (安伟), et al. Flag leaf photosynthetic characteristics, change in chlorophyll fluorescence parameters, and their relationships with yield of winter wheat sowed in spring. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(1): 133-142 (in Chinese)

[9] Li X-X (李旭新), Liu B-X (刘炳响), Guo Z-T (郭智涛), et al. Effects of NaCl stress on photosynthesis characteristics and fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of *Pistacia chinensis* leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(9): 2479-2484 (in Chinese)

[10] Reddy AR, Rasineni GK, Raghavendra AS. The impact of global elevated CO₂ concentration on photosynthesis and plant productivity. *Current Science*, 2010, **99**: 46-

57

- [11] Shi Y-B (石元豹), Cao B (曹 兵). Effects of doubled CO₂ concentration on chlorophyll fluorescence parameters in *Lycium barbarum* leaves. *Nonwood Forest Research* (经济林研究), 2015, **33**(3): 108–111 (in Chinese)
- [12] Hao X-Y (郝兴宇), Han X (韩 雪), Li P (李 萍), *et al.* Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on mung bean leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(10): 2776–2780 (in Chinese)
- [13] Han Y-Q (韩燕青), Liu X (刘 鑫), Hu W-P (胡维平), *et al.* Effects of CO₂ enrichment on chlorophyll fluorescence characteristics of *Vallisneria natans*. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 2017, **37**(1): 45–51 (in Chinese)
- [14] Wang C-G (王晨光), Hao X-Y (郝兴宇), Li H-Y (李红英), *et al.* Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on soybean photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences* (核农学报), 2015, **29**(8): 1583–1588 (in Chinese)
- [15] Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. *Chlorophyll a Fluorescence*, 2004, **19**: 321–362
- [16] Brestic M, Zivcak M, Kalaji HM, *et al.* Photosystem II thermostability *in situ*: Environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in *Triticum aestivum* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, **57**: 93–105
- [17] Zong YZ, Wang WF, Xue QW, *et al.* Interactive effects of elevated CO₂, and drought on photosynthetic capacity and PSII performance in maize. *Photosynthetica*, 2014, **52**: 63–70
- [18] Wu X-D (吴锡东), Dai J-M (代金明), Sun N (孙 宁), *et al.* Characteristics of PS II photochemistry and chlorophyll fluorescence transient during senescence of soybean leaves induced by ethylene. *Journal of Tianjin Normal University* (天津师范大学学报), 2006, **26**(1): 28–32 (in Chinese)
- [19] Jia H (贾 浩), Hao J-B (郝建博), Cao H-B (曹洪波), *et al.* Effects of shading on fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of ‘Baojiahong’ peach leaves. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2015, **35**(9): 1861–1867 (in Chinese)
- [20] Liu Q-Q (刘倩倩), Ma S-B (马寿宾), Feng X-H (冯希环), *et al.* Effects of grafting on the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of pepper seedlings under temperature stress. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2016, **43**(5): 885–896 (in Chinese)
- [21] Song X-L (宋旭丽), Hu C-M (胡春梅), Meng J-J (孟静静), *et al.* NaCl stress aggravates photoinhibition of photosystem II and photosystem I in *Capsicum annuum* leaves under high irradiance stress. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(6): 681–686 (in Chinese)
- [22] Huang Y (黄 园), Liu J-G (刘建国), Pang T (庞通), *et al.* The changes of primary photochemical reactions in *Kappaphycus alvarezii* exposed to low salinity. *Acta Oceanologica Sinica* (海洋学报), 2010, **32**(3): 146–152 (in Chinese)
- [23] Xu C, Song XM, Liu ZT, *et al.* Chlorophyll a fluorescence analysis in high-yield rice (*Oryza sativa* L.) LYPJ during leaf senescence. *Photosynthetica*, 2016, **54**: 422–429
- [24] Panda D, Sarkar RK. Natural leaf senescence: Probed by chlorophyll fluorescence, CO₂ photosynthetic rate and antioxidant enzyme activities during grain filling in different rice cultivars. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2013, **19**: 43–51
- [25] Heerden PDR, Strasser RJ, Krüger GHJ. Reduction of dark chilling stress in N₂-fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll a fluorescence kinetics. *Physiologia Plantarum*, 2004, **121**: 239–249
- [26] Baker NR. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**: 89–113
- [27] Wang P-L (王佩玲), Xu Y-B (许育彬), Song S-Y (宋淑英), *et al.* Effect of doubled atmospheric CO₂ and nitrogen application on photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence character of winter wheat. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2011, **31**(1): 144–151 (in Chinese)
- [28] Leakey ADB, Uribealarea M, Ainsworth EA, *et al.* Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought. *Plant Physiology*, 2006, **140**: 779–790
- [29] Liu C (刘 超), Hu Z-H (胡正华), Chen J (陈健), *et al.* Effects of elevated CO₂ concentration levels on photosynthetic characteristics of rice. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2018, **27**(2): 246–254 (in Chinese)
- [30] Yin L (尹 丽), Hu T-X (胡庭兴), Liu Y-A (刘永安), *et al.* Effect of nitrogen application rate on growth and leaf photosynthetic characteristics of *Jatropha curcas* L. seedlings. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(17): 4977–4984 (in Chinese)
- [31] Liu X-M (刘晓萌), Yu L-F (于凌飞), Huang Y (黄耀), *et al.* Responses of photosynthesis in leaves of Japonica rice to light intensity at elevated CO₂ concentration. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2018, **37**(4): 1051–1057 (in Chinese)
- [32] Zhang Q-D (张其德), Lu C-M (卢从明), Liu L-N (刘丽娜), *et al.* Effects of doubled CO₂ on contents of photosynthetic and on kinetic parameters of fluorescence induction in different genotypes of soybean. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1997, **39**(10): 946–950 (in Chinese)
- [33] Ge ZM, Zhou X, Kellomäki S, *et al.* Responses of leaf photosynthesis, pigments and chlorophyll fluorescence within canopy position in a boreal grass (*Phalaris arundinacea* L.) to elevated temperature and CO₂,

under varying water regimes. *Photosynthetica*, 2011, **49**: 172–184

[34] Heerden PDR, Tsimilli-Michael M, Krüger GHJ, *et al.* Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development; Parallel studies of CO₂ assimilation, chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P and nitrogen fixation. *Physiologia Plantarum*, 2003, **117**: 476–491

[35] Appenroth KJ, Stöckel J, Srivastava A, *et al.* Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements. *Environmental Pollution*, 2001, **115**: 49–64

[36] Feng F (冯 芳), Fan P-P (范佩佩), Liu C (刘

超), *et al.* Intergenerational response of chlorophyll fluorescence characteristics of rice to elevated CO₂ concentration. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2019, **28**(3): 463–471 (in Chinese)

[37] Lin W-H (林伟宏). Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO₂. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1998, **18**(5): 529–538 (in Chinese)

作者简介 范佩佩, 女, 1994 年生, 硕士研究生. 主要从事农业气象与生态研究. E-mail: 985845032@ qq.com

责任编辑 张凤丽
