

# 粳稻生育后期剑叶光合日变化和光合色素对大气CO<sub>2</sub>浓度和温度升高的响应——FACE研究

袁嫚嫚<sup>1,2,3</sup> 朱建国<sup>1\*</sup> 刘 钢<sup>1</sup> 王伟露<sup>1,3</sup>

(<sup>1</sup>土壤与农业可持续发展国家重点实验室/中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008; <sup>2</sup>安徽省养分循环与资源环境省级实验室/安徽省农业科学院土壤肥料研究所, 合肥 230031; <sup>3</sup>中国科学院大学, 北京 100049)

**摘 要** 为研究水稻叶片光合色素和光合日变化对大气CO<sub>2</sub>浓度和气温升高的响应,我们采用在开放空气中控制升高CO<sub>2</sub>浓度和温度的方法,以常规粳稻南粳9108为试验材料,设置了环境CO<sub>2</sub>和高大气CO<sub>2</sub>浓度(增加200 μmol·mol<sup>-1</sup>)、环境温度和增温(增加1~2 ℃)交互的4个处理,测定了灌浆中期和后期水稻剑叶的光合日变化特征和光合色素含量。结果表明:水稻剑叶净光合速率( $P_n$ )为双峰曲线,发生了光合“午休”现象;大气CO<sub>2</sub>浓度升高提高了剑叶 $P_n$ ,灌浆中期和后期平均分别增加了47.6%和39.1%;高温有降低 $P_n$ 的趋势,但相关性未达到显著水平。大气CO<sub>2</sub>浓度和温度升高导致水稻剑叶生育后期气孔导度( $g_s$ )平均分别降低了17.0%和11.8%。高CO<sub>2</sub>浓度水稻剑叶生育后期蒸腾速率( $T_r$ )、叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素、总叶绿素和叶绿素a/b值显著降低,平均降幅分别为5.9%、50.4%、21.3%、41.4%、39.4%和21.4%,明显增加了剑叶水分利用率(WUE),平均增幅达47.9%。与之相反,生育后期增温使水稻剑叶 $T_r$ 增加了10.2%,使WUE平均降低了20.4%。综上所述,大气CO<sub>2</sub>浓度升高对粳稻生育后期剑叶 $P_n$ 、 $g_s$ 和光合色素含量的影响明显大于增温效应。因此,应重视大气CO<sub>2</sub>浓度和温度对水稻光合作用和光合色素的综合效应,减弱增温的负效应。

**关键词** CO<sub>2</sub>; 温度; 光合日变化; 光合色素; 水稻

**Responses of diurnal variation of flag-leaf photosynthesis and photosynthetic pigment content to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature of Japonica rice during late growth stage: A FACE study.** YUAN Man-man<sup>1,2,3</sup>, ZHU Jian-guo<sup>1\*</sup>, LIU Gang<sup>1</sup>, WANG Wei-lu<sup>1,3</sup> (<sup>1</sup>State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture/Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; <sup>2</sup>Laboratory of Nutrient Cycling, Resources and Environment of Anhui/Institute of Soil and Fertilizer, Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei 230031, China; <sup>3</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

**Abstract:** A local popular Japonica rice (*Oryza sativa* L.) cultivar, Nanjing 9108, was tested with free air controlled enrichment (FACE) approach to study the responses of photosynthetic pigment content and diurnal variation of flag-leaf photosynthesis to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature. Four alternative treatments were designed with two CO<sub>2</sub> concentration levels (ambient and elevated 200 μmol·mol<sup>-1</sup>) and two air temperature regimes (ambient and elevated 1–2 ℃). Diurnal variation of flag-leaf photosynthesis was measured in the middle full stage and the late full stage, and photosynthetic pigment of the leaf was analyzed afterward. Results showed that diurnal variation of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) in each treatment followed a double-peak curve with midday depression feature during late growth stage. Compared to  $P_n$  under ambient condition,  $P_n$  under elevated CO<sub>2</sub> concentration increased by 47.6% and 39.1% on average at middle full stage

本文由国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目(31261140364)和科技部国际合作与交流项目(2010DFA22770)资助 This work was supported by the Fund for International Cooperation and Exchange of the National Natural Science Foundation of China (31261140364) and the International Cooperation and Exchange of Ministry of Science and Technology of China (2010DFA22770).

2017-01-24 Received, 2017-11-02 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jgzhu@issas.ac.cn

and late full stage, respectively. There was a negative correlation between temperature and  $P_n$  with no significance. Both elevated  $\text{CO}_2$  concentration and temperature had a significant negative effect on stomatal conductance ( $g_s$ ), decreased by 17.0% and 11.8% on average, respectively. Elevated  $\text{CO}_2$  concentration significantly reduced transpiration rate ( $T_r$ ), chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b), carotene (Car), total chlorophyll (Chl t) and chlorophyll a/b ratio (Chl a/b) during late growth stage of rice by 5.9%, 50.4%, 21.3%, 41.4%, 39.4% and 21.4% on average, respectively, whereas water use efficiency (WUE) increased by 47.9%. However, there were opposite effects on  $T_r$ , WUE and photosynthetic pigment content under elevated temperature, with  $T_r$  increased by 10.2% and WUE decreased by 20.4%. It could be concluded that elevated  $\text{CO}_2$  concentration had a greater effect on  $P_n$ ,  $g_s$  and photosynthetic pigment content of rice leaf than elevated temperature did during late growth stage. Therefore, it should be paid more attention to the colligate effects of elevated  $\text{CO}_2$  concentration and high temperature on photosynthesis and photosynthetic pigment content to reduce negative effect of high air temperature.

**Key words:**  $\text{CO}_2$ ; temperature; diurnal variation of photosynthesis; photosynthetic pigment; rice.

人类活动不断改变着人与自然的关系.近 200 年来,大气  $\text{CO}_2$  浓度和温度不断升高,大气  $\text{CO}_2$  浓度已从工业革命前的  $280 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  增加到目前的  $390 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,预计到 2050 年将增加到  $470 \sim 570 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,温度上升  $0.8 \sim 3.2 \text{ }^\circ\text{C}$  [1].

$\text{CO}_2$  是作物光合作用的底物,温度是生化反应的影响因素,大气  $\text{CO}_2$  浓度和温度升高势必影响作物光合作用过程 [2].研究认为,大气  $\text{CO}_2$  浓度升高会促进水稻光合能力提高,增加干物质合成,有利于产量提高 [3],同时促进水稻生育进程提前,加速水稻生育后期功能叶的衰老 [5-6].而水稻生育后期功能叶衰老过程伴随着叶绿素降解的发生,光合色素含量的变化既能导致叶片光合能力的变化,也能反映叶片衰老进程 [7].一般认为,大气  $\text{CO}_2$  浓度升高可以提高水稻抽穗前功能叶叶绿素含量,后期则抑制合成 [8].温度升高会因为呼吸消耗的增加而导致水稻净光合速率下降,高温胁迫会降低水稻功能叶叶绿素含量,而抽穗期、蜡熟期和完熟期等不同生育期高温胁迫的影响程度差异较大 [9-10].前人研究多将大气  $\text{CO}_2$  浓度和温度升高两个方面分割考虑,但未来大气  $\text{CO}_2$  浓度升高与温度升高密不可分,温度升高  $0.8 \sim 3.2 \text{ }^\circ\text{C}$  [1] 是否会产生上述胁迫作用亟待研究. Vu 等 [11] 采用人工气候室研究表明,大气  $\text{CO}_2$  浓度倍增下水稻净光合速率提高,并能弥补高温对水稻净光合速率的负作用,但是对于模拟未来真实大气环境有一定的局限性.为了模拟未来真实气候条件,2013 年通过技术攻关,中国江都 FACE 试验平台建立了世界首个增温-FACE (T-FACE) 平台,该平台升高了水稻冠层空气的  $\text{CO}_2$  浓度和温度 [12],周宁等 [13] 在平台上研究了武运粳 23 的光合特性,但并

未对光合作用重要基础物质光合色素进行研究.本试验以目前生产上大面积种植的高产优质粳稻“南粳 9108”为试验材料,利用 T-FACE 稻田开放系统模拟 21 世纪中叶大气环境,研究大气  $\text{CO}_2$  浓度和温度升高对水稻生育后期光合作用日变化和光合色素的影响,以期对未来稻作生产的预测模拟和制订应对策略提供依据.

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地点与平台

试验于 2015 年在中国稻田 T-FACE 研究技术平台上进行.平台位于江苏省扬州市江都区小纪镇良种场试验田 ( $32^\circ 35' 5'' \text{ N}$ ,  $119^\circ 42' 0'' \text{ E}$ ).试验田所在地年均降水量 980 mm 左右,年均蒸发量大于 1100 mm,年平均温度约  $14.9 \text{ }^\circ\text{C}$ ,年日照时间大于 2100 h,年平均无霜期 220 d,耕作方式为水稻-冬小麦轮作.试验田土壤类型为砂壤土,土壤理化性质为:有机质  $18.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,全氮  $1.45 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,全磷  $0.63 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,全钾  $14.0 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,速效磷  $10.1 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,速效钾  $70.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,容重  $1.16 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ,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  $\text{CO}_2$  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,  $\text{CO}_2$  放气管的高度距水稻冠层为 50 cm 左右,增温管道约 5 ~ 10 cm,增温管道高度距水稻冠层为 20 cm 左右.利用计算机网络对平台大气  $\text{CO}_2$  浓度和水稻冠层温度进行监测和控制,根据大气  $\text{CO}_2$  浓度、

风向、风速、作物冠层高度的大气 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的热水流速,使水稻主要生育期 FACE 圈内大气 CO<sub>2</sub> 浓度保持比大气环境高 200  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,所有圈内增温区域水稻冠层空气温度比大气环境温度高 1~2  $^{\circ}\text{C}$ 。FACE 圈之间以及 FACE 圈与对照圈之间的间隔大于 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>[12,14]</sup>。整个稻季 FACE 圈 CO<sub>2</sub> 实际检测浓度为  $(581.2 \pm 0.2) \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 。为监测增温装置为大气实际增温的情况,在 FACE 和 Ambient 圈增温与非增温区域,距水稻冠层 20 cm 处安装 SI-111 红外温度传感仪(Campbell 公司,美国)实时记录气温,每 1 min 记录 1 次。

平台 CO<sub>2</sub> 熏气时间为 6 月 25 日—10 月 19 日,增温时间为 7 月 1 日—10 月 19 日,FACE 圈每日熏气和增温处理时间为日出至日落。

## 1.2 试验材料

供试水稻品种为南粳 9108,大田旱育秧,5 月 20 日播种,6 月 17 日移栽,种植密度为 24 穴  $\cdot \text{m}^{-2}$ ,每穴 2 苗,秧苗均为 1 蘖苗。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 N 46.7%)配合施用。施 N 总量为 22.5 g  $\cdot \text{m}^{-2}$ ,其中 40%作基肥(6 月 17 日);30%作分蘖肥(7 月 1 日),30%作穗肥(7 月 26 日)。施 P、K 量均为 9 g  $\cdot \text{m}^{-2}$ ,作基肥施用。水分管理: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(自然落干后保持 3 d→灌水 1 d→干旱 4 d→灌水 1 d,如此 4 d 干旱 1 d 灌水反复),8 月 11 日至收获前 10 天间隙灌溉(3 d 保水 2 d 干旱),之后断水至 10 月 26 日收获。其他管理按照高产田标准和要求执行。

## 1.3 试验处理

本试验为裂区设计,主区为 CO<sub>2</sub> 处理,设大气背景 CO<sub>2</sub> 浓度(AC,约 390  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )和高大气 CO<sub>2</sub> 浓度(EC,约 590  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,比大气背景 CO<sub>2</sub> 浓度高 200  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )2 个水平。裂区为温度处理,设大气环境温度(AT)和高温(ET,比环境温度高 1~2  $^{\circ}\text{C}$ )2 个水平。即 4 个处理,分别为环境大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度处理(ACAT)、环境大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高处理(ACET)、大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和环境温度处理(ECAT)、大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和温度升高处理(ECET)。

## 1.4 测定方法

光合参数测定与计算:采用 Li-6400 便携式光合系统分析仪(Li-Cor, USA)测定水稻剑叶净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $g_s$ )、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ ),并计算叶片水分利用效率(WUE), $\text{WUE} = P_n / T_r$ <sup>[15]</sup>。

光合日变化测定:分别选择晴朗天气于 9 月 16 日(灌浆中期)和 10 月 3 日(灌浆后期),从 9:00—17:00 每隔 1 h 测定 1 次。测定剑叶叶片顶端 1/2~1/3 处的上表面,每个处理连续测定 3 片有代表性的剑叶,取平均值。采用 Li-Cor 注入系统控制大气 CO<sub>2</sub> 浓度,Ambient 圈和 FACE 圈大气 CO<sub>2</sub> 浓度分别设定为 390 和 590  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。选用红蓝光源,依据测定时自然光源设置光强,温度设定取决于当时的作物冠层温度。

光合色素测定:水稻剑叶测完日变化后,于田间用剪刀剪下,锡箔纸包裹暂存于液氮中,在实验室中取出置于冰上,剪去主叶脉、叶片两端后称总质量和测定叶面积,剪碎混匀称 0.2 g,用 95%酒精室温黑暗浸提 48 h,待材料完全变白后,用分光光度计分别测定其在 663、645 和 470 nm 波长下的光密度值,计算单位质量叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量,按照张志良等<sup>[16]</sup>对 Arnon 方法的修正计算 3 种光合色素含量。

## 1.5 数据处理

应用 Excel 2007 进行数据处理和图表绘制。统计分析采用一般线性模型,用 SPSS 17.0 进行方差分析,采用 Duncan 法进行多重比较,显著水平设  $\alpha = 0.05$ ,相关性分析采用 Pearson 双侧显著检验。图表中数据为平均值 $\pm$ 标准偏差。

## 2 结果与分析

### 2.1 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高下水稻生育期环境条件

由图 1 知,水稻生育后期光合有效辐射(PAR)日变化呈单峰型分布,早上和傍晚较低,13:00 达到最高峰;温度的日变化趋势比较平缓,在 13:00—16:00 达到较高值。水稻灌浆中期和后期 PAR 和温度日变化幅度接近。水稻灌浆期是水稻产量形成的重要时期,生育后期的平均温度在 20  $^{\circ}\text{C}$  以上,PAR 也处于较适宜状态,有利于水稻光合作用和灌浆过程的进行以及各处理光合日变化各项指标的测定。

从表 1 可以看出,利用红外温度传感仪测定的水稻灌浆中期和后期增温设施对水稻冠层大气增温



表 1 水稻增温效果  
Table 1 Results of elevated temperature during whole growth stage of rice ( °C, n=3)

时期 Stage	ACET-ACAT	ECET-ACAT	ECAT-ACAT	ECET-ECAT
灌浆中期 Middle full stage	1.15±0.22	1.43±0.23	0.39±0.18	1.04±0.22
灌浆后期 Late full stage	1.35±0.20	2.20±0.23	1.00±0.24	1.19±0.25
全育期 Whole growth stage	1.11±0.20	1.38±0.27	0.93±0.21	0.46±0.24

AC: 环境 CO<sub>2</sub> 浓度 Ambient CO<sub>2</sub> concentration; EC: 高大气 CO<sub>2</sub> Elevated CO<sub>2</sub> concentration; AT: 环境温度 Ambient temperature; ET: 高温 Elevated temperature. 下同 The same below.

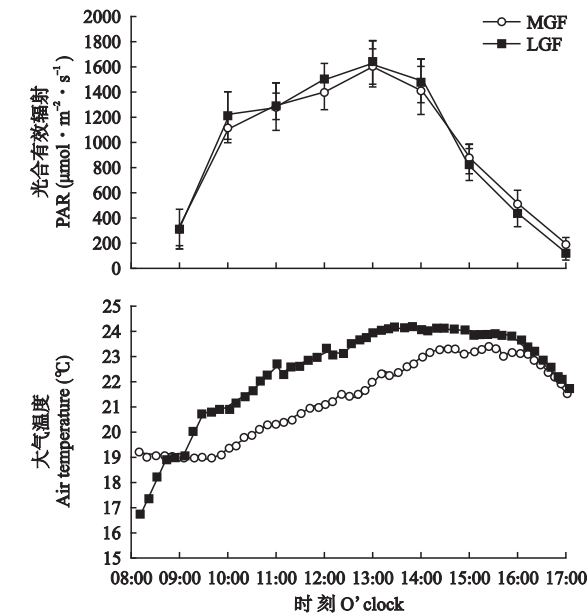


图 1 水稻生育后期环境条件日变化  
Fig.1 Diurnal variation of air temperature and photosynthetically active radiation (PAR) during late growth stage of rice.  
MGF: 灌浆中期 Middle full stage; LGF: 灌浆后期 Late full stage. 下同 The same below.

的幅度相近.环境大气 CO<sub>2</sub> 浓度的增温处理灌浆中期和后期温度分别平均升高 1.15 和 1.35 °C,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的增温处理灌浆中期和后期温度分别平均增加 1.04 和 1.19 °C.在高温条件下,水稻蒸腾作用提高,导致冠层温度下降,而大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的温室效应会加剧管道增温效果,因此,这个增温效果是 CO<sub>2</sub> 增温、管道增温、蒸腾降温的综合效应,达到了试验设计使水稻冠层气温升高 1~2 °C 的目标.

2.2 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高下水稻生育后期光合作用的日变化特征

2.2.1 净光合速率的日变化特征 从图 2 可以看出,各处理剑叶净光合速率( $P_n$ )为双峰曲线. $P_n$ 早晨和傍晚较低而 11:00—12:00 最高,在 13:00 左右出现一个低谷,随后在 14:00 左右出现第 2 个高峰,且低于第 1 个高峰.说明水稻存在明显的光合“午休”现象.大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高显著增加了水稻生育后期  $P_n$ ,而温度升高呈相反趋势,但仅在灌浆中期 12:00

和灌浆后期的 9:00、11:00、14:00 和 16:00 抑制作用达到显著水平,大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高的交互作用对水稻  $P_n$  的影响不明显.在灌浆中期和后期大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高处理 (ECAT、ECET)  $P_n$  分别比环境大气 CO<sub>2</sub> 浓度处理 (ACAT、ACET) 提高了 27.8%~97.3% 和 20.7%~65.8%,平均分别提高了 47.6% 和 39.1%,表明灌浆中期水稻  $P_n$  比灌浆后期对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应幅度大(表 2).

从表 2 可知,各处理水稻灌浆后期  $P_n$  均值比灌浆中期均显著下降.水稻灌浆后期  $P_n$  均值在大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和环境温度处理 (ECAT)、大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高处理 (ECET)、环境大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度处理 (ACAT)、环境大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高处理 (ACET) 下分别比灌浆中期减少了 42.6%、55.5%、42.5% 和 38.7%,ECET 降幅最大,表明大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度共同升高加速了  $P_n$  的下降.

2.2.2 气孔导度的日变化特征 水稻生育后期气孔导度( $g_s$ )日变化趋势与  $P_n$  相似(图 2),早晨和傍晚  $g_s$  最低,11:00—12:00 左右达到第 1 个峰值,13:00 左右下降,14:00 左右达到第 2 个峰值. $g_s$  第 1 个峰值位置以 ECAT 处理最高,与之对应的  $P_n$  最高,表明  $g_s$  升高有利于  $P_n$  的升高.除第 1 个峰值外,ACAT 处理  $g_s$  高于其他处理,表明大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度的升高均不利于水稻  $g_s$  的提高.显著性分析表明,水稻灌浆中期 10:00、12:00 和 13:00 大气 CO<sub>2</sub> 升高对  $g_s$  的抑制作用达到显著水平,灌浆后期 9:00、11:00 和 13:00—17:00 大气 CO<sub>2</sub> 升高对  $g_s$  的抑制作用达到显著水平.因此,从不同时刻看,水稻灌浆后期大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对  $g_s$  的影响大于灌浆中期,温度升高对水稻生育后期  $g_s$  的影响趋势与大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高相似.

比较不同处理平均值(表 2),大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对水稻生育后期  $g_s$  的抑制作用达到了显著水平,但二者对水稻生育后期  $g_s$  无交互作用.大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对水稻灌浆中期和后期  $g_s$  的抑制幅度不同,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高分别使水稻灌浆中期和后期  $g_s$  平均下降了 25.6% 和 8.3%,温度升高则

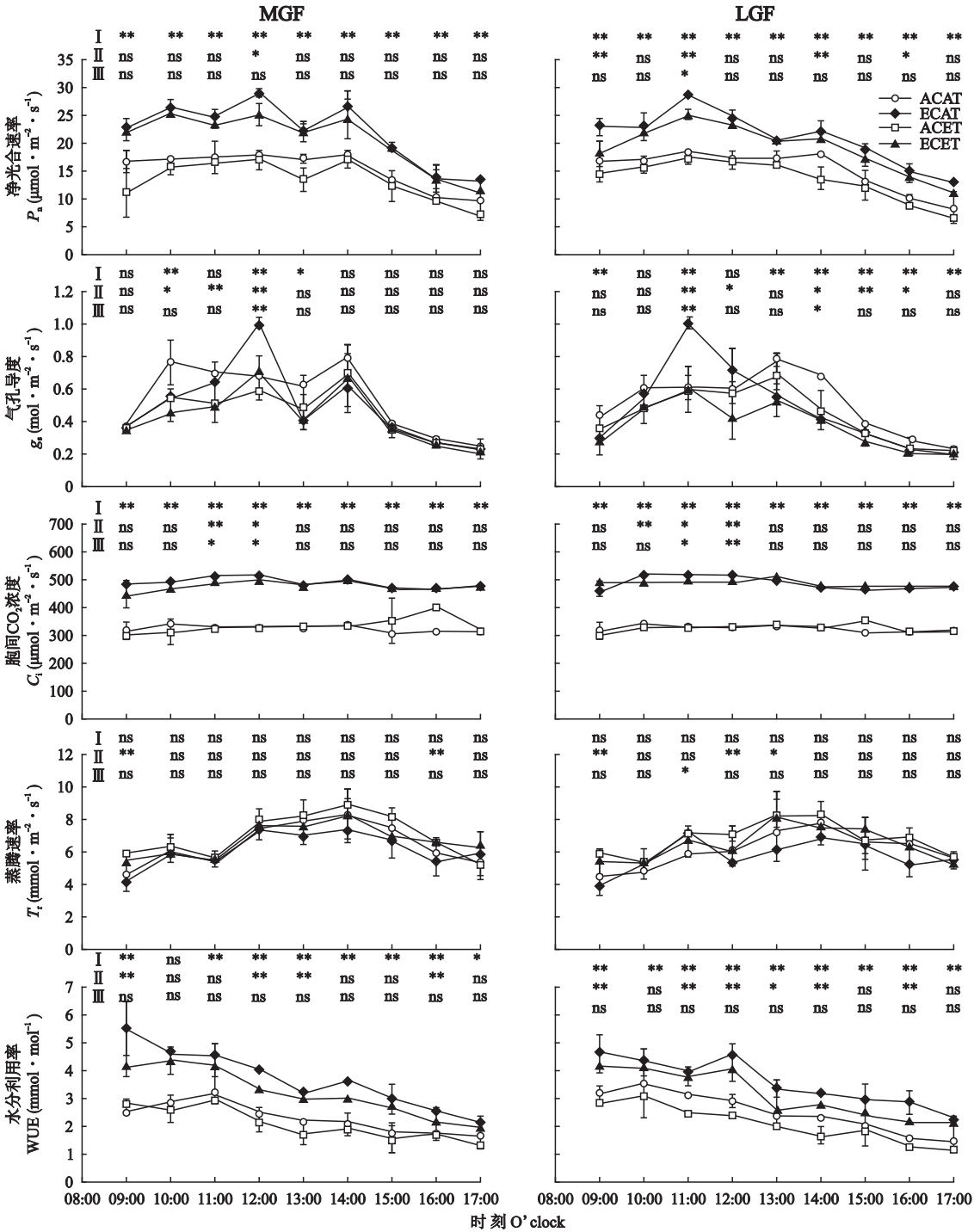


图 2 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高下水稻生育后期净光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、蒸腾速率和水分利用率的日变化  
**Fig.2** Diurnal variation of rice net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ), intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ), transpiration rate ( $T_r$ ) and water use efficiency (WUE) during late growth stage under elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature.  
I : CO<sub>2</sub>; II : T; III : CO<sub>2</sub>×T. AC: 环境 CO<sub>2</sub> 浓度 Ambient CO<sub>2</sub> concentration; EC: 高大气 CO<sub>2</sub> Elevated CO<sub>2</sub> concentration; AT: 环境温度 Ambient temperature; ET: 高温 Elevated temperature. ns:  $P>0.05$ ; \*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ .

分别使水稻灌浆中期和后期  $g_s$  平均下降了 4.8% 和 18.9%.

**2.2.3 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的日变化特征** 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高下水稻生育后期胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ ) 的日变化比较平缓, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高显著增加了

$C_i$ , 温度升高下水稻  $C_i$  呈下降趋势 (图 2). 受温度升高影响, 水稻灌浆中期和后期  $C_i$  分别在 11:00—12:00 和 10:00—12:00 下降达到显著水平. 但从水稻全天  $C_i$  日变化均值分析, 温度升高对水稻生育后期  $C_i$  的影响不显著 (表 2). 同一处理灌浆中期和后



表 4 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高下水稻生育后期剑叶光合色素含量  
Table 4 Photosynthetic pigment contents in rice flag leaves during late growth stage under elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature (*n* = 27)

时期 Stage	处理 Treatment	叶绿素 a Chlorophyll a (μg · cm <sup>-2</sup> )	叶绿素 b Chlorophyll b (μg · cm <sup>-2</sup> )	类胡萝卜素 Carotene (μg · cm <sup>-2</sup> )	总叶绿素 Total chlorophyll (μg · cm <sup>-2</sup> )	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b
灌浆中期 MGF	ACAT	28.18±3.58ab	14.58±0.47ab	4.49±0.93ab	42.75±3.90ab	1.93±0.21a
	ACET	35.97±3.75c	15.64±1.13bc	6.27±0.73c	51.61±4.86c	2.30±0.09b
	ECAT	23.51±1.21a	13.31±1.18a	3.68±0.49a	36.82±2.39a	1.77±0.07a
	ECET	32.57±3.13bc	17.19±0.85c	5.70±0.87bc	49.77±3.82bc	1.89±0.13a
灌浆后期 LGF	ACAT	27.42±4.85b	12.57±2.14a	4.26±0.88b	40.00±7.04b	2.18±0.01b
	ACET	17.37±0.23a	11.00±0.44a	3.50±0.20ab	28.37±0.21a	1.58±0.08a
	ECAT	15.16±3.44a	9.44±2.82a	2.65±0.12a	24.60±6.26a	1.63±0.13a
	ECET	16.04±0.49a	10.72±0.19a	2.82±0.10a	26.77±0.61a	1.50±0.04a
	S	* *	* *	* *	* *	* *
	CO <sub>2</sub>	* *	ns	* *	* *	* *
	T	ns	ns	* *	ns	ns
	S×CO <sub>2</sub>	ns	ns	ns	ns	ns
	S×T	* *	*	* *	* *	* *
	CO <sub>2</sub> ×T	*	*	ns	*	ns
	S×CO <sub>2</sub> ×T	ns	ns	ns	ns	* *

同列不同字母表示差异显著 (*P* < 0.05) Different letters in the same column meant significant difference at 0.05 level.

对光合参数的影响不尽相同,大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度对 *P<sub>n</sub>*、*C<sub>i</sub>*、*T<sub>r</sub>*、WUE 的作用是相反的,但对 *g<sub>s</sub>* 的协同抑制作用达到了显著水平。

光合参数中, *P<sub>n</sub>* 与 *g<sub>s</sub>*、*C<sub>i</sub>*、WUE 呈正显著相关,以 WUE 的相关性最高。*C<sub>i</sub>* 与 *g<sub>s</sub>*、*T<sub>r</sub>* 呈负相关,但未达显著性。这些相关分析结果表明,大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度通过影响水稻 *g<sub>s</sub>*、*C<sub>i</sub>*、*T<sub>r</sub>*、WUE,进而影响 *P<sub>n</sub>*。

2.4 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高下水稻生育后期剑叶光合色素含量

水稻生育后期各处理的叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量随水稻生育进程推进表现出不同程度的下降(表 4)。大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高显著降低了水稻生育后期的叶绿素 a、类胡萝卜素、总叶绿素含量,对叶绿素 a/b 值的降低亦达到了显著水平。大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高灌浆中期和灌浆后期叶绿素 a、类胡萝卜素、总叶绿素、叶绿素 a/b 值分别下降了 10.4% ~ 19.9%、10.0% ~ 22.0%、3.7% ~ 16.1%、9.0% ~ 21.7% 和 8.3% ~ 80.9%、24.1% ~ 60.8%、6.0% ~ 62.6%、5.3% ~ 33.7%,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对水稻灌浆后期影响的变幅明显大于灌浆中期。温度升高显著增加了水稻生育后期的类胡萝卜素含量,同时显著增加了灌浆中期叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量和叶绿素 a/b 值,对灌浆后期无显著影响。无论是灌浆中期还是灌浆后期温度升高对光合色素增加的影响,均未改变大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高使水稻光合色素下降的结果。

3 讨 论

水稻是 C3 作物,对其功能叶光合日变化特征和光合“午休”现象已有较多研究,对于光合“午休”现象产生的机理存在气孔限制、非气孔限制及两者共同影响等不同的解释<sup>[17-19]</sup>。本试验基于 T-FACE 平台测定水稻剑叶生育后期光合日变化呈现双峰曲线特征,表现一定程度的“午休”。周宁等<sup>[13]</sup>研究发现,水稻光合日变化为单峰曲线,可能与测定光合日变化间隔时间较长(每次 2 h)未能发现光合“午休”现象的发生有关。本试验根据光响应曲线数据得到南粳 9108 剑叶饱和 PAR 值在 1300 mol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> 左右,中午 PAR 超过了其饱和值,导致 *g<sub>s</sub>* 降低,同时发现大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度的升高均不利于水稻 *g<sub>s</sub>* 的提高,水稻光合“午休”发生时 *g<sub>s</sub>* 显著降低,相关分析表明,水稻 *P<sub>n</sub>* 与 *g<sub>s</sub>* 呈负相关,因此,本试验认为饱和光强抑制和气孔限制是光合“午休”现象产生的主要原因。

本研究表明,灌浆中期和灌浆后期大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高处理水稻 *P<sub>n</sub>* 日变化平均比环境大气 CO<sub>2</sub> 浓度处理分别增加了 47.6% 和 39.1%,这与前人的气室和 FACE 研究一致<sup>[2,4-8,13,20-21]</sup>,可能与水稻剑叶光合作用关键酶——核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)在大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高时羧化效率增强有关<sup>[3,20-21]</sup>。温度升高使水稻生育后期剑叶光合日变化有下降趋势,与前人的研究结果不尽一致。张桂莲等<sup>[9]</sup>和杜尧东等<sup>[10]</sup>研究表明,高温胁迫抑制了



水稻  $P_n$ , 谢立勇等<sup>[8]</sup> 研究认为, 适宜的增温有利于水稻  $P_n$  提高. 因此, 温度的增幅大小是影响水稻  $P_n$  的关键, 本试验大气温度增加 1.5 °C 左右, 对水稻生育后期  $P_n$  仅有抑制的趋势, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度协同升高, 水稻生育后期  $P_n$  仍然增加, 与 Vu 等<sup>[11]</sup> 的气室研究结果一致.

本试验结果表明, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高导致  $T_r$  降低, 温度升高促使  $T_r$  升高. 前者的降低原因主要是作物生长在高大气 CO<sub>2</sub> 浓度环境中会降低  $g_s$  以适应这种环境变化,  $g_s$  下降导致气孔阻力增加, 进而使单位叶面积蒸腾作用的强度降低<sup>[22]</sup>. 后者的增加可能与高温导致叶片内水气压提高有关<sup>[23]</sup>.  $T_r$  与 WUE 紧密相关, 本试验中大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高提高了 WUE, 但温度升高降低了 WUE, 但并未改变大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对 WUE 的影响趋势. 由此可以预测, 未来大气环境下水稻的抗旱能力明显增强.

叶绿素 a 有吸收和转化光能的作用, 可将光能转化为化学能, 叶绿素 b 和类胡萝卜素在光合作用时, 将所吸收的光能传递给叶绿素 a, 推动化学过程, 因此, 叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的提高都能促进光反应的进程和光合产物的生成. 叶片叶绿素含量影响  $P_n$ , 叶绿素 a/b 值减小可以促进剑叶  $P_n$  提高<sup>[7]</sup>. 在本试验中, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高使水稻生育后期剑叶叶绿素 a、类胡萝卜素和总叶绿素含量降低, 而对叶绿素 b 含量影响不大, 可能与叶片早衰加快光合色素分解速率有关<sup>[24]</sup>. 水稻生育后期剑叶叶绿素 a 含量占总叶绿素含量的 59.9%~69.7%, 因此, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高使水稻生育后期叶绿素 a 含量降低, 导致叶绿素 a/b 值下降, 进而促进了  $P_n$  的增加.

在本试验中, 温度升高 1.5 °C 左右显著增加了水稻灌浆中期剑叶光合色素的含量, 而对灌浆后期剑叶光合色素含量影响不明显. 与前人高温胁迫导致水稻功能叶片光合色素含量下降的结果不同<sup>[9-10]</sup>. 这主要与温度升高的幅度有关, 一般植物光合色素合成最适温度是 30 °C, 光合色素的生物合成需要通过一系列酶促反应, 温度大于 35 °C 会抑制酶反应, 甚至会损伤原有的光合色素<sup>[25]</sup>. 大气增温 1.5 °C, 可能使水稻剑叶光合色素的生物合成的酶活性有所增加, 提高了剑叶光合色素的含量. 但增温 1.5 °C 对水稻剑叶光合色素促进作用有限, CO<sub>2</sub> 浓度升高对剑叶光合色素的影响程度大于温度的影响.

#### 4 结 论

大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高增加了水稻生育后期的  $P_n$ ,

温度升高一定程度上抑制了大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对  $P_n$  的促进效果.

大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高导致水稻生育后期  $g_s$  下降, 与水稻光合“午休”和  $P_n$  变化有一定关系. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高导致了水稻生育后期  $T_r$ 、叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素、总叶绿素和叶绿素 a/b 值下降, 但提高了 WUE, 温度升高对这些参数的影响与大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的结果相反. 但大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对这些参数的影响仍高于增温.

#### 参考文献

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate change 2007: The physical science basis // Solomon S, Qin D, Manning M, eds. Contribution of Working Group to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007: 996
- [2] Wang JY, Wang C, Chen NN, *et al.* Response of rice production to elevated [CO<sub>2</sub>] and its interaction with rising temperature or nitrogen supply: A meta-analysis. *Climatic Change*, 2015, **130**: 529–543
- [3] Chen GY, Yong ZH, Liao Y, *et al.* 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 and Cell Physiology*, 2005, **46**: 1036–1045
- [4] Seneweera SP, Conroy JP, Ishimara K, *et al.* Changes in source-sink relations during development influence photosynthetic acclimation of rice to free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE). *Functional Plant Biology*, 2002, **29**: 945–953
- [5] Hu J (胡 健), Zhou J (周 娟), Yang L-X (杨连新), *et al.* 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. *Journal of Agro-Environment Science* (农业环境科学学报), 2007, **26**(4): 1322–1326 (in Chinese)
- [6] Xie L-Y (谢立勇), Jiang L (姜 乐), Feng Y-X (冯永祥), *et al.* Impacts of elevated CO<sub>2</sub> and increasing temperature on rice photosynthesis and yield in North China under FACE system. *Journal of China Agricultural University* (中国农业大学学报), 2014, **19**(3): 101–107 (in Chinese)
- [7] Hamid A, Khanam M, Biswas DK, *et al.* The effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration on leaf chlorophyll and nitrogen contents in rice during post-flowering phases. *Biologia Plantarum*, 2006, **50**: 69–73
- [8] Xie L-Y (谢立勇), Sun X (孙 雪), Feng Y-X (冯永祥), *et al.* Responses of flag-leaf photosynthetic pigments at late growth stage and rice yield components to elevated CO<sub>2</sub> under FACE system. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2015, **23**(4): 425–431 (in Chinese)



[9] Zhang G-L (张桂莲), Chen L-Y (陈立云), Zhang S-T (张顺堂), *et al.* Effects of high temperature on physiological and biochemical characteristics in flag leaf of rice during heading and flowering period. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2007, **40**(7): 1345–1352 (in Chinese)

[10] Du Y-D (杜尧东), Li J-L (李键陵), Wang H (王华), *et al.* Effects of high temperature stress on the flag leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of rice. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2012, **31**(10): 2541–2548 (in Chinese)

[11] Vu JCV, Allen LH, Boote KJ, *et al.* Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on photosynthesis and rubisco in rice and soybean. *Plant, Cell and Environment*, 1997, **20**: 68–76

[12] Lai S-K (赖上坤), Zhuang S-T (庄时腾), Wu Y-Z (吴艳珍), *et al.* Impact of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature on growth and development of super rice. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2015, **34**(5): 1253–1262 (in Chinese)

[13] Zhou N (周宁), Shen S-B (沈士博), Jing L-Q (景立权), *et al.* Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature on diurnal courses of photosynthesis in leaves of *Japonica* rice. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2016, **35**(9): 2404–2416 (in Chinese)

[14] Liu G (刘钢), Han Y (韩勇), Zhu J-G (朱建国), *et al.* Rice-wheat rotational FACE platform. I. System structure and control. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态报), 2002, **13**(10): 1253–1258 (in Chinese)

[15] Lawsor DW, Mitchell PAC. The effects of increasing CO<sub>2</sub> on crop photosynthesis and productivity: A review of field studies. *Plant, Cell and Environment*, 1991, **14**: 807–818

[16] Zhang Z-L (张志良), Qu W-J (瞿伟菁), Li X-F (李小方). Experiment Guide to Plant Physiology. Beijing: Higher Education Press, 2009 (in Chinese)

[17] Xu D-Q (许大全), Xu B-J (徐宝基), Shen Y-G (沈允钢). Diurnal variation of photosynthetic efficiency in C<sub>3</sub> plants. *Acta Phytophysiologica Sinica* (植物生理学报), 1990, **16**(1): 1–5 (in Chinese)

[18] Li X (李霞), Jiao D-M (焦德茂), Wang S-H (王守海), *et al.* Photosynthetic characteristics for rice hybrids with transgenic PEPC parent HPTER-01. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2001, **27**(2): 137–143 (in Chinese)

[19] Zou Q (邹琦). A study on photosynthetic midday depression of wheat and mechanism under drought and well-watered conditions. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 1997, **12**(4): 48–51 (in Chinese)

[20] Weng X-Y (翁晓燕), Lu Q (陆庆), Jiang D-A (蒋德安). Rubisco activase and its regulation on diurnal changes of photosynthetic rate and the activity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxyase/oxygenase (rubisco). *Chinese Journal of Rice Science* (中国水稻科学), 2001, **15**(1): 36–41 (in Chinese)

[21] Chen CP, Sakai H, Tokida T, *et al.* Do the rich always become Richer? Characterizing the leaf physiological response of the high-yielding rice cultivar Takanari to free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant and Cell Physiology*, 2014, **55**: 381–391

[22] Wang X-N (王小宁), Shen S-H (申双和), Wang Z-M (王志明), *et al.* Effect of day-time and night-time warming on photosynthesis of rice. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences* (江苏农业学报), 2008, **24**(3): 237–240 (in Chinese)

[23] Aoki N, Ono K, Sasaki H, *et al.* Effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration on photosynthetic carbon metabolism in flag-leaf blades of rice before and after heading. *Plant Production Science*, 2003, **6**: 52–58

[24] Figueiredo N, Carranca C, Trindade H, *et al.* Elevated carbon dioxide and temperature effects on rice yield, leaf greenness, and phenological stages duration. *Paddy Water Environment*, 2015, **13**: 313–324

[25] Wang R-P (王荣平), Zhang F-T (张帆涛), Gao J-X (高家旭), *et al.* An overview of chlorophyll biosynthesis in higher plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2009, **29**(3): 629–636 (in Chinese)

袁漫漫, 朱建国, 刘钢, 等. 粳稻生育后期剑叶光合日变化和光合色素对大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高的响应——FACE 研究. 应用生态学报, 2018, **29**(1): 167–175

Yuan M-M, Zhu J-G, Liu G, *et al.* Responses of diurnal variation of flag-leaf photosynthesis and photosynthetic pigment content to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature of *Japonica* rice during late growth stage: A FACE study. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(1): 167–175 (in Chinese)