

文章编号:1000-8551(2019)04-0772-09

杂交水稻光合和荧光特性对高 CO₂ 浓度的动态响应

周宁^{1,2} 景立权¹ 朱建国⁴ 王云霞³ 王余龙^{1,*} 杨连新^{1,*}¹扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室/粮食作物现代产业技术协同创新中心,江苏扬州 225009;²江苏食品药品职业技术学院,江苏淮安 223003;³扬州大学环境科学与工程学院,江苏扬州 225009;⁴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,江苏南京 210008)

摘要:为探究大气二氧化碳(CO₂)浓度增高对杂交水稻光合和荧光特性的动态影响,利用开放式空气中CO₂浓度增高(FACE)系统,研究高CO₂浓度对大田水稻不同生育期叶片光合和荧光参数的动态影响及其种间差异。以高产杂交组合甬优2640和Y两优2号为试验材料,设置环境CO₂和高CO₂浓度2个水平,测定2个品种气体交换和荧光参数。结果表明,大气CO₂浓度升高使2个品种平均叶片净光合速率(Pn)在移栽后30、59、76、91和108 d分别增加25%、16%、25%、18%和8%,除移栽后108 d外,均达极显著水平(P<0.01);甬优2640移栽后76和91 d叶片Pn对CO₂的响应明显大于Y两优2号。除灌浆末期外,CO₂浓度升高使2个品种叶片气孔导度(Gs)和蒸腾速率(Tr)均呈下降趋势,且Y两优2号的降幅多大于甬优2640。CO₂熏蒸下叶片气孔部分关闭,但叶片胞间与周围空气中CO₂浓度之比无显著变化,甚至明显增加。大气CO₂浓度升高使2个品种灌浆末期PSII最大光化学量子产量均下降4%,但对其他各期均无显著影响;除灌浆末期外,CO₂浓度升高使PSII实际光量子产量和光化学猝灭均显著增加。两杂交组合叶片光合参数对高CO₂浓度的动态响应多存在种间差异,但荧光参数的响应品种间差异较小。本研究结果为增强气候假定情景下水稻响应的预测能力并制订应对策略提供了依据。

关键词:FACE; 光合作用; 荧光参数

DOI:10.11869/j.issn.100-8551.2019.04.0772

自工业革命以来,大气二氧化碳(CO₂)浓度由最初的280 μmol·mol⁻¹不断上升,截至目前,其浓度已经突破400 μmol·mol⁻¹,且增长速度不断加快^[1],预计本世纪末将达到790~1 020 μmol·mol⁻¹^[2]。CO₂作为光合作用的底物,其浓度的升高必然对作物光合作用和最终生产力产生影响。研究发现大气CO₂浓度升高在短期内可以提高植物光合速率和光合产量^[3-4],而长期生长在高CO₂浓度下的植物则会出现光合适应或下调现象^[5-7],但亦有报道称并未观测到植物光合适应的现象^[8]。关于CO₂浓度升高对植物叶片叶绿素荧光参数的影响,部分学者认为CO₂升高使光系统II原初光能转化率和潜在活性提高,对叶绿体所捕获光能的速度及其转化为化学能效率均有促进作用,从而增强光合能

力^[9-10],但也有学者认为CO₂浓度升高对荧光参数并无显著影响^[11]。郝兴宇等^[12]研究表明,CO₂浓度升高对花蕾期和鼓粒期绿豆叶片荧光参数的影响存在差异。目前,关于大气CO₂浓度升高对植物光合和荧光特性动态影响的研究较少,且观点不尽一致。

水稻(*Oryza sativa*)是世界上主要的粮食作物之一,亚洲水稻产量占世界水稻总产量的88%^[13]。我国是世界上水稻种植面积最大的国家,全国60%以上的人口以稻米为主食。研究发现杂交水稻产量潜力大、抗逆性强^[14]。迄今为止,中华人民共和国农业农村部已认定125个超级稻品种,累计推广面积达7 000万hm²^[15]。与常规水稻相比,关于杂交水稻特别是最新培育的超高产杂交组合对CO₂响应的研究尚鲜见报

收稿日期:2018-01-16 接受日期:2018-06-03

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31571597、31371563、31671618、31171460),国家自然科学基金重大国际合作项目(31261140364),江苏省“333工程”项目[苏人才办(2018)6号],淮安市精准农业技术实验室(HAP201703)

作者简介:周宁,女,副教授,主要从事农产品安全与环境研究。E-mail:66826531@qq.com

* **通讯作者:**王余龙,男,教授,主要从事作物栽培、生理、生态研究。E-mail:ylwang@yzu.edu.cn;

杨连新,男,教授,主要从事作物栽培、生理、生态研究。E-mail:lx yang@yzu.edu.cn。同为通讯作者。

道^[5,16]。此外,超高产杂交组合生长后期是否也存在光合适应现象,叶片荧光参数的响应动态有何特点,以及不同杂交组合是否存在差异等问题尚未明确。因此,本研究利用稻田开放式空气中二氧化碳增高(free air CO₂ enrichment, FACE)系统平台^[17],以杂交新组合甬优 2640 和 Y 两优 2 号(YLY2)为试验材料,模拟本世纪中叶大气 CO₂ 浓度,研究高 CO₂ 浓度对高产杂交组合叶片光合作用和荧光参数等的影响,以期高 CO₂ 浓度环境下提高杂交稻生产力提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

中国 FACE 系统研究平台位于江苏省扬州市江都区小纪镇良种场试验田内(119°42'0"E, 32°35'5"N)。试验区包括 3 个对照圈(正常大气 CO₂ 浓度)和 3 个 FACE 试验圈(较正常大气 CO₂ 浓度高 200 μmol·mol⁻¹)。平台运行时通过 FACE 圈周围的管道向中心喷射纯 CO₂ 气体,使圈内 CO₂ 浓度对照圈高 200 μmol·mol⁻¹。对照田块未安装 FACE 管道,其环境条件与自然状态一致^[17]。

1.2 试验设计和材料培育

本研究共设 2 个 CO₂ 处理条件:环境 CO₂ 浓度(即正常大气 CO₂ 浓度,约 395 μmol·mol⁻¹,记作 AC)和高 CO₂ 浓度(约 595 μmol·mol⁻¹,记作 EC)。平台熏气时期为 2014 年 6 月 28 日-10 月 25 日。

供试材料:甬优 2640(籼粳杂交稻)和 Y 两优 2 号(粳型杂交稻),其成熟收获期分别为 10 月 18 日和 10 月 24 日。大田育秧,5 月 20 日播种,6 月 21 日人工移栽,单本栽插(每穴 1 株),24 穴·m²。总施氮量为 22.5 g·m⁻²,采用复合肥(有效成为 N:P₂O₅:K₂O = 15%:15%:15%)和尿素配合施用,其中基肥占 40%(6 月 20 日),分蘖肥(6 月 28 日)和穗肥(7 月 25 日)各占 30%,磷钾总施用量均为 9.0 g·m⁻²,作基肥施用。田间管理同大田一致^[18]。

1.3 测定内容与方法

1.3.1 气体交换参数 选择晴朗天气,采用便携式光合气体分析系统(美国 LI-COR 公司)测定气体交换参数,包括叶片净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)、气孔导度(stomatal conductance, Gs)、蒸腾速率(transpiration rate, Tr)、胞间 CO₂ 浓度(intercellular CO₂ concentration, Ci)与周围空气 CO₂ 浓度(ambient air CO₂ concentration, Ca)之比(Ci/Ca),按照公式计算水分利用效率(water use efficiency, WUE):

$$WUE = Pn/Tr \quad (1)$$

分别于 7 月 21 日(移栽后 30 d,拔节期),8 月 19 日(移栽后 59 d,孕穗期),9 月 5 日(移栽后 76 d,灌浆前期),9 月 20 日(移栽后 91 d,灌浆中期),10 月 7 日(移栽后 108 d,灌浆后期),每处理各选取具有代表性的 3 片(第 1 片完全展开)叶片进行测定。

1.3.2 叶绿素荧光诱导动力学曲线的测定 分别于 7 月 21 日(移栽后 30 d),8 月 19 日(移栽后 59 d),9 月 5 日(移栽后 76 d),9 月 19 日(移栽后 90 d),10 月 7 日(移栽后 108 d),采用 Mini-PAM 便携式调制叶绿素荧光仪(Walz 公司,德国)测定叶绿素荧光诱导动力学曲线。测量前暗适应 20 min,于 0.1 μmol·m⁻²·s⁻¹ 测量光下测定初始荧光(original fluorescence, F₀),而后在照射强度为 8 000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 的饱和脉冲光下,测得最大荧光(maximal fluorescence, F_m),脉冲时间为 0.8 s,脉冲结束后打开测量光和光化光(强度为 800 μmol·m⁻²·s⁻¹),每隔 20 s 自动照射 1 次饱和脉冲光测定光适应下的 F_m,并计算出 PS II 最大量子产量(maximum photochemical, F_v/F_m)、PS II 实际量子产量(actual photochemical efficiency, ΦPS II)、光化学淬灭系数(photochemical quenching, qP)和非光化学淬灭系数(non-photochemical quenching, NPQ)等叶绿素荧光参数。

1.4 数据处理

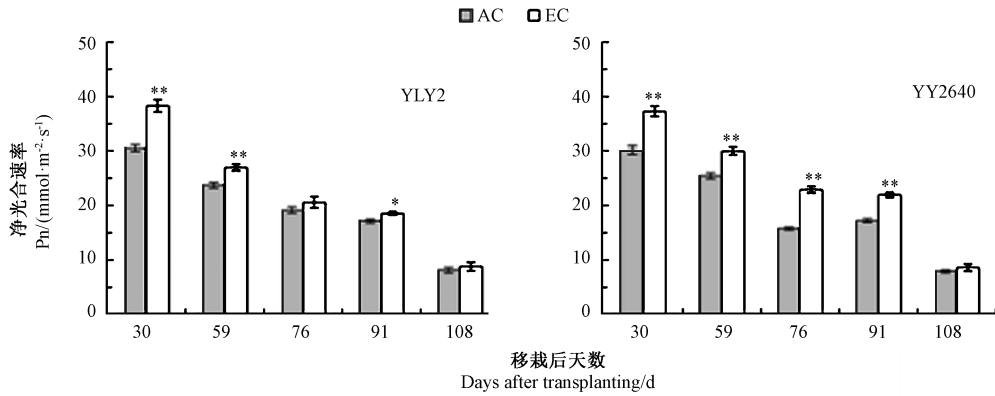
利用 Microsoft Excel 2013 进行数据分析和作图,采用最小显著差法(LSD)进行处理间的差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 高 CO₂ 浓度对杂交稻不同生育期叶片光合参数的影响

由图 1、表 1 可知,移栽后 59 和 91 d 的甬优 2640 叶片 Pn 均明显高于 Y 两优 2 号,但二者在其他测定时期均无明显差异。高 CO₂ 浓度下,2 个品种移栽后 30、59、76、91 和 108 d 叶片的平均 Pn 分别较 AC 条件下增加 25%、16%、25%、18% 和 8%。对不同品种而言,CO₂ 浓度升高使 Y 两优 2 号移栽后 30、59、76、91 和 108 d 叶片 Pn 分别较 AC 条件下增加 26%、14%、7%、8% 和 8%,甬优 2640 分别增加 24%、18%、45%、27% 和 9%。

由表 1 可知,方差分析表明,CO₂ 浓度与品种互作对移栽后 76 和 91 d 叶片 Pn 均有极显著影响。



注:AC:环境 CO₂ 浓度;EC:高 CO₂ 浓度。

+、*、** 分别表示在 0.1、0.05 和 0.01 水平上显著。下同。

Note:AC: Ambient CO₂ concentration. EC:Elevated CO₂ concentration.

+, *, ** indicate significant at 0.1, 0.05 and 0.01 level, respectively. The same as following.

图 1 杂交稻不同生育期顶部完全展开叶 Pn 对高 CO₂ 浓度的响应

Fig.1 Response of elevated CO₂ concentration on Pn of the fully expanded leaves from the top at different growth stages of hybrids

表 1 高 CO₂ 浓度对杂交稻不同生育期顶部完全展开叶光合参数的差异显著性检验 (*P* 值)

Table 1 Significance test for the photosynthetic parameters of the fully expanded leaves from the top at different growth stages of hybrids in response to elevated CO₂ concentration (*P* value)

光合参数 Photosynthetic parameters	项目 Item	移栽后天数 Days after transplanting/d				
		30	59	76	91	108
净光合速率 Pn	CO ₂ 浓度	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.263
	品种	0.911	0.001**	0.430	0.000**	0.703
	CO ₂ 浓度×品种	0.673	0.295	0.000**	0.000**	0.972
气孔导度 Gs	高 CO ₂ 浓度	0.000**	0.002**	0.092 ⁺	0.344	0.391
	品种	0.007**	0.450	0.205	0.003**	0.544
	CO ₂ 浓度×品种	0.003**	0.211	0.076 ⁺	0.025*	0.239
蒸腾速率 Tr	CO ₂ 浓度	0.000**	0.001**	0.074 ⁺	0.369	0.744
	品种	0.634	0.099 ⁺	0.166	0.011*	0.444
	CO ₂ 浓度×品种	0.003**	0.088 ⁺	0.071 ⁺	0.014*	0.717
水分利用效率 WUE	CO ₂ 浓度	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.547
	品种	0.432	0.002**	0.023*	0.311	0.511
	CO ₂ 浓度×品种	0.005**	0.023*	0.705	0.063 ⁺	0.799
胞间 CO ₂ 浓度/周围空气 CO ₂ 浓度 Ci/Ca	CO ₂ 浓度	0.190	0.378	0.356	0.004**	0.000**
	品种	0.006**	0.015*	0.068 ⁺	0.072 ⁺	0.769
	CO ₂ 浓度×品种	0.002**	0.103	0.457	0.024*	0.225

注: +、*、** 分别表示在 0.1、0.05 和 0.01 水平上达到显著。下同。

Note: +, *, ** significant at the 0.1, 0.05 and 0.01 levels respectively. The same as following.

由图 2、表 1 可知, 甬优 2640 叶片 Gs 在移栽后 30 和 91 d 均明显大于 Y 两优 2 号, 但其他测定时期 2 个品种均无显著差异。大气 CO₂ 浓度升高 (EC 条件) 使

移栽后 30、59 和 76 d 2 个品种的叶片 Gs 平均分别降低 19%、28% 和 19%, 但对移栽后 91 和 108 d 的 Gs 均无显著影响。对不同品种而言, EC 条件下 Y 两优 2

号移栽后 30、59、76、91 和 108 d 叶片 G_s 较 AC 条件下分别降低 34%、18%、38%、29% 和 3%，甬优 2640 移栽后 30 和 59 d 叶片 G_s 分别降低 4% 和 38%，其他测定

时期呈增加趋势。方差分析表明，高 CO₂ 浓度与品种互作对移栽后 30、76 和 91 d 的叶片 G_s 影响显著。

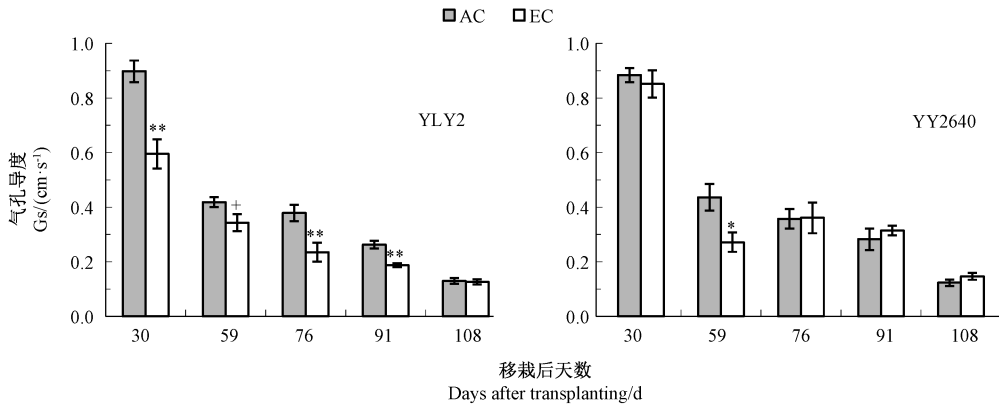


图 2 杂交稻不同生育期顶部完全展开叶 G_s 对高 CO₂ 浓度的响应

Fig.2 Response of elevated CO₂ concentration on G_s of the fully expanded leaves from the top at different growth stages of hybrids

由图 3、表 1 可知，甬优 2640 叶片 Tr 只在移栽后 91 d 明显大于 Y 两优 2 号。大气 CO₂ 浓度升高使移栽后 30、59 和 76 叶片 Tr 平均分别降低 15%、17% 和 11%，但对移栽后 91 和 108 d 均无显著影响。从不同品种看，CO₂ 浓度升高使 Y 两优 2 号移栽后 30、59、

76、91 和 108 d 叶片 Tr 分别降低 22%、9%、21%、18% 和 0.2%；甬优 2640 叶片 Tr 移栽后 30 和 59 d 分别降低 7% 和 26%，而移栽后 76、91 和 108 d 略有增加，但未达显著水平。除移栽后 108 d 外，CO₂ 与品种间的互作均达到显著水平。

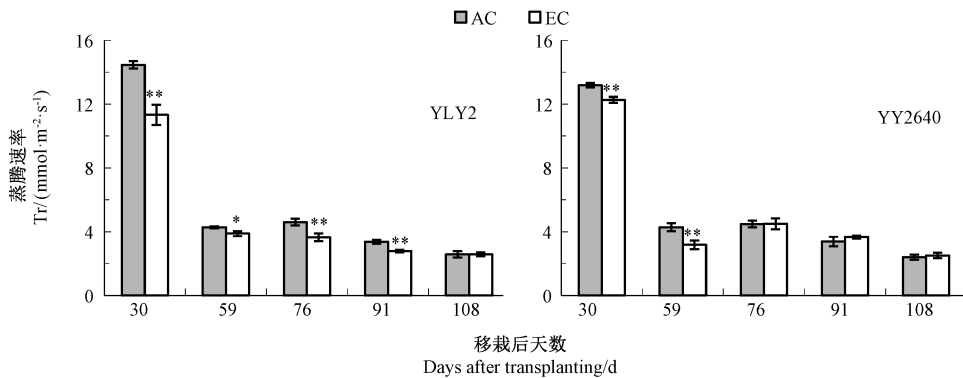


图 3 杂交稻不同生育期顶部完全展开叶 Tr 对高 CO₂ 浓度的响应

Fig.3 Response of elevated CO₂ concentration on Tr of the fully expanded leaves from the top at different growth stages of hybrids

由图 4、表 1 可知，移栽后 59、76 d 2 个品种叶片 WUE 存在显著差异，但其他测定时期均无显著差异。大气 CO₂ 浓度升高使移栽后 30、59、76、91 和 108 d 2 个品种叶片 WUE 平均分别增加 46%、48%、41%、21% 和 5%。从不同品种看，CO₂ 浓度升高使 Y 两优 2 号移栽后 30、59、76、91 和 108 d 的叶片 WUE 分别增加 59%、27%、36%、31% 和 7%，甬优 2640 分别增加 33%、

67%、48%、12% 和 3%。CO₂ 与品种互作对移栽后 30、59 和 91 d 叶片 WUE 的影响均达到显著水平。

由图 5、表 1 可知，供试品种不同时期叶片 Ci/Ca 的差异较小。EC 条件下，除移栽后 59 d 外，甬优 2640 不同生育期叶片 Ci/Ca 均大于 Y 两优 2 号。EC 条件下，大气 CO₂ 浓度升高对水稻移栽后 30、59 和 76 d 叶片 Ci/Ca 均无显著影响，但使 2 品种移栽后 91 和 108

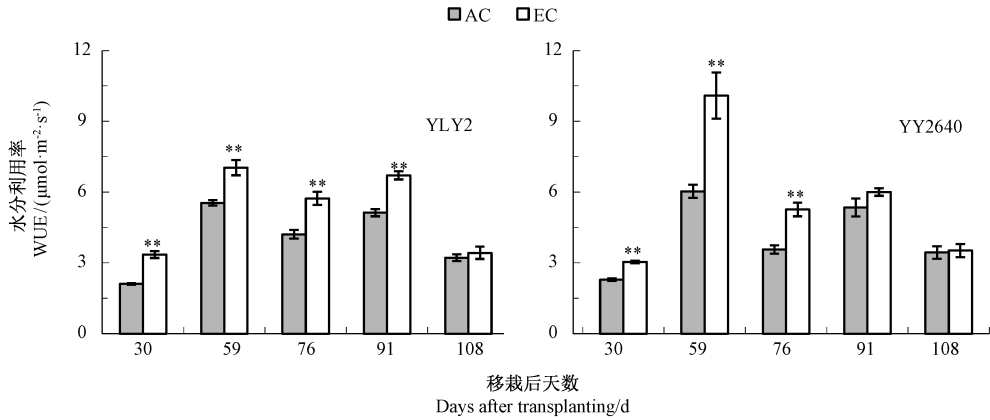


图4 杂交稻不同生育期顶部完全展开叶 WUE 对高 CO₂ 浓度的响应

Fig.4 Response of elevated CO₂ concentration on WUE of the fully expanded leaves from the top at different growth stages of hybrids

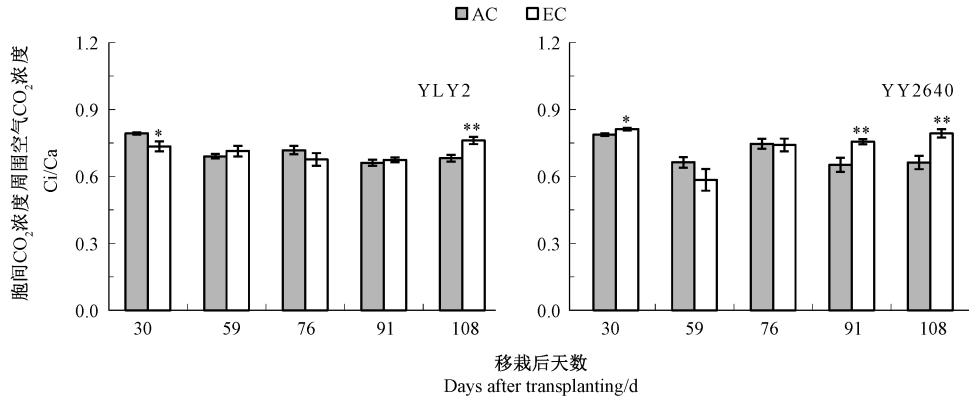


图5 杂交稻不同生育期顶部完全展开叶 Ci/Ca 对高 CO₂ 浓度的响应

Fig.5 Response of elevated CO₂ concentration on Ci/Ca of the fully expanded leaves from the top at different growth stages of hybrids

叶片 Ci/Ca 平均分别增加 9% 和 16%，其中 Y 两优 2 号分别增加 2% 和 12%，甬优 2640 分别增加 16% 和 20%。CO₂ 浓度与品种互作对移栽后 30 和 91 d 叶片 Ci/Ca 的影响均达到显著水平。

2.2 不同 CO₂ 浓度环境下杂交稻顶部完全展开叶光合特征参数的相关性

由表 2 可知,CO₂ 浓度与杂交稻叶片光合特征参数的相关性存在差异。CO₂ 浓度与叶片 P_n、WUE 均呈极显著正相关,与 G_s 和 T_r 呈极显著负相关,与 Ci/Ca 呈正相关,但不显著。杂交稻不同光合参数之间的相关性亦存在明显差异。其中,P_n 与 WUE 呈极显著正相关,而与 T_r 呈显著负相关,与 G_s、Ci/Ca 均无显著相关性;G_s 与 T_r 和 Ci/Ca 均呈极显著正相关,但与 WUE 呈极显著负相关;T_r 与 Ci/Ca 呈显著正相关,与 WUE 呈极显著负相关。

2.3 高 CO₂ 浓度对杂交稻叶片荧光参数的影响

由表 3、表 4 可知,与环境 CO₂ 条件下相比,大气 CO₂ 浓度升高使 2 个品种在移栽后 108 d 的叶片 F_v/F_m 均下降约 4%,但对移栽后 30、59、90 d 的 2 个品种叶片 F_v/F_m 均无显著影响。大气 CO₂ 浓度升高对移栽后 108 d 叶 Φ PSII 无显著影响,但使移栽后 30、59、76 和 90 d 分别增加 7%、35%、14%、14%。与 Φ PSII 相似,大气 CO₂ 浓度升高对移栽后 108 d qP 无显著影响,但使移栽后 30、59、76 和 90 d 分别增加 6%、35%、12%、14%,且 2 个品种表现基本一致。大气 CO₂ 浓度升高使 2 个品种移栽后 30 d 叶片 NPQ 均有所下降,而移栽后 90 d YLY2 叶片 NPQ 有所增加。

此外,不同移栽后天数 2 个品种叶片 F_v/F_m 存在明显差异,其中 CO₂ 浓度与品种的互作对移栽后 59、76 d 的 F_v/F_m 影响显著;2 个品种对 CO₂ 的响应趋势

基本一致,表现 CO₂ 浓度与品种间互作对不同移栽后时期叶片 ΦPS II 均无显著影响;除移栽后 108 d 外,不同时期叶片 qP 存在明显的品种差异,但 CO₂ 浓度与

品种间均无显著互作效应;品种对移栽后 30、76 和 90 d 叶片 NPQ 的影响均达到极显著水平,CO₂ 浓度与品种间互作仅在移栽后 90 d 达到极显著水平。

表 2 不同 CO₂ 浓度环境条件下杂交稻叶片光合特征参数的相关关系

Table 2 Relationships of photosynthesis characteristic parameters between hybrids to ambient and elevated CO₂ concentration

指标 Index	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration	净光合速率 Pn	气孔导度 Gs	蒸腾速率 Tr	水分利用率 WUE	胞间 CO ₂ 浓度/ 周围空气 CO ₂ 浓度 Ci/Ca
CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration	1					
净光合速率 Pn	0.860 **	1				
气孔导度 Gs	-0.512 **	-0.214	1			
蒸腾速率 Tr	-0.660 **	-0.418 *	0.870 **	1		
水分利用率 WUE	0.794 **	0.811 **	-0.635 **	-0.773 **	1	
胞间 CO ₂ 浓度/周围 空气 CO ₂ 浓度 Ci/Ca	0.235	0.235	0.565 **	0.412 *	-0.299	1

注: * 表示在 0.05 水平相关性显著, ** 表示在 0.01 水平相关性极显著。n=36。

Note: *, ** indicates significant correlation at 0.05 and 0.01 level, respectively. n=36.

表 3 高 CO₂ 浓度对杂交稻不同生育期顶部完全展开叶荧光参数的影响

Table 3 Effect on chlorophyll fluorescence parameters of the fully expanded leaves from the top at different growth stages of hybrids of elevated CO₂ concentration

荧光参数 Fluorescence parameters	品种 Cultivar	处理 Treatment	移栽后天数 Days after transplanting/d				
			30	59	76	90	108
PS II 最大量子产量 F_v/F_m	Y 两优 2 号	AC	0.813	0.842	0.829	0.832	0.814
		EC	0.803	0.831	0.849	0.837	0.782
	甬优 2640	AC	0.836	0.843	0.842	0.826	0.791
		EC	0.831	0.846	0.839	0.829	0.759
PS II 实际量子产量 ΦPS II	Y 两优 2 号	AC	0.281	0.132	0.162	0.148	0.084
		EC	0.311	0.190	0.178	0.187	0.073
	甬优 2640	AC	0.300	0.168	0.183	0.181	0.075
		EC	0.312	0.216	0.217	0.188	0.092
光化学淬灭系数 qP	Y 两优 2 号	AC	0.450	0.219	0.280	0.244	0.146
		EC	0.500	0.325	0.293	0.316	0.138
	甬优 2640	AC	0.498	0.288	0.320	0.331	0.139
		EC	0.505	0.360	0.378	0.339	0.194
非光化学淬灭系数 NPQ	Y 两优 2 号	AC	1.606	2.571	2.503	2.242	2.110
		EC	1.471	2.546	2.656	2.564	2.088
	甬优 2640	AC	2.361	2.797	2.974	2.904	2.187
		EC	2.067	2.643	2.852	2.885	2.171

表 4 高 CO₂ 浓度对杂交稻不同生育期顶部完全展开叶荧光参数的差异显著性检验 (*P* 值)Table 4 Significance test for chlorophyll fluorescence parameters of the fully expanded leaves from the top at different growth stages of hybrids in response to elevated CO₂ concentration (*P* value)

荧光参数 Fluorescence parameters	指标 Index	移栽后天数 Days after transplanting/d				
		30	59	76	90	108
PS II 最大量子产量 F_v/F_m	CO ₂ 浓度	0.104	0.324	0.026*	0.286	0.000**
	品种	0.000**	0.041*	0.688	0.057 ⁺	0.000**
	CO ₂ 浓度×品种	0.559	0.091 ⁺	0.005**	0.829	1.000
PS II 实际量子产量 ΦPS II	CO ₂ 浓度	0.022*	0.000**	0.028*	0.048*	0.840
	品种	0.273	0.006**	0.009**	0.122	0.750
	CO ₂ 浓度×品种	0.281	0.629	0.389	0.155	0.355
光化学淬灭系数 qP	CO ₂ 浓度	0.034*	0.000**	0.060 ⁺	0.055 ⁺	0.501
	品种	0.047*	0.003**	0.002**	0.011*	0.489
	CO ₂ 浓度×品种	0.109	0.289	0.218	0.121	0.364
非光化学淬灭系数 NPQ	CO ₂ 浓度	0.003**	0.491	0.842	0.007**	0.944
	品种	0.000**	0.220	0.000**	0.000**	0.769
	CO ₂ 浓度×品种	0.220	0.620	0.081 ⁺	0.003**	0.993

3 讨论

研究表明,当前大气 CO₂ 浓度下,核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)没有被 CO₂ 饱和,在短期内高 CO₂ 浓度可以提高植物光合速率,但长期生长在高 CO₂ 浓度环境中的植株会出现光合适应现象^[5-7]。前期 FACE 研究亦发现无论在高温还是常温生长环境下,常规粳稻武运粳 23 均表现出明显的光合适应现象^[19]。本研究中,CO₂ 浓度升高到 200 μmol·mol⁻¹ 使 Y 两优 2 号移栽后 30、59、76、91 和 108 d 叶片 Pn 分别增加 26%、14%、7%、8%和 8%,甬优 2640 分别增加 24%、18%、45%、27%和 9%。2 个品种比较表明,尽管抽穗前 2 个品种响应差异较小,但灌浆前、中期(即移栽后 76 和 91 d)表现出明显的品种差异:甬优 2640 叶片 Pn 对 CO₂ 的响应是 Y 两优 2 号的 3~5 倍。方差分析结果亦证明了这种差异。说明水稻发生光合适应的时间和程度在不同杂交组合之间可能存在明显差异。

作物的叶片通常能主动降低气孔导度以适应 CO₂ 浓度升高的生长环境,因此水分利用效率能随之增加^[20-21]。本研究中,高 CO₂ 浓度环境下水稻叶片的 Gs 和 Tr 均呈下降趋势,但降幅以 Y 两优 2 号更为明显,高 CO₂ 浓度使 Y 两优 2 号叶片 Gs、Tr 平均分别下降 29%、17%,且均达到极显著水平,但甬优 2640 的 Gs 和 Tr 的降幅均小于 7%,未达到显著水平。方差分

析亦表明,除移栽后 108 d 外,CO₂ 浓度与品种对其他测定期叶片 Gs 和 Tr 均有不同程度的互作效应。水分利用效率是 Pn 和 Tr 的函数。本研究发现,高 CO₂ 浓度导致不同时期叶片水分利用效率增加,但生长后期的增幅小于生长前期。说明,大气 CO₂ 浓度升高亦有利于增强杂交稻抵御干旱胁迫的能力^[5,18]。

高 CO₂ 浓度环境下水稻光合作用下调是否与气孔导度部分关闭有关,目前存在不同的观点^[22-24]。本研究发现尽管大气 CO₂ 浓度升高使两杂交组合叶片 Gs 均呈下降趋势,但移栽后 30、59 和 76 d 两杂交组合的叶片 Ci/Ca 均无显著变化,而移栽后 91 和 108 d 则有所增加。高 CO₂ 浓度环境下稻叶的光合下调可归因于气孔限制和非气孔限制。本试验结果表明,气孔限制可能不是供试杂交组合叶片光合下调的决定因素。

叶绿素荧光参数可以反映叶片光系统的内在性特点,被称作测定叶片光合功能快速、无损伤的探针^[25]。PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)是反映植物光合作用在各种胁迫下受抑制程度的理想指标。本试验表明,CO₂ 浓度升高使两杂交组合在移栽后 108 d 的测定 F_v/F_m 均极显著下降,但对其他期则无显著影响。实际光量子产量(ΦPS II)可以反映被用于光化学途径激发能占进入 PS II 总激发能的比例^[26],而化学猝灭系数(qP)反映的是 PS II 原初电子受体 QA 的氧化还原状态中反应中心开放的程度^[27]。本研究中,除灌浆末期外,CO₂ 浓度升高使各期 ΦPS II 和 qP 显著增

加。说明 2 个品种生长前、中期原初转化的光能更多地用于光合作用,而灌浆末期光合作用受到了抑制,这与郝兴宇等^[12]对绿豆的研究结果基本一致。原因可能是长期高 CO₂ 浓度的生长环境破坏了植物叶绿素光系统 II 的结构,使叶片光合能力下降,表现出光合适应^[28],这也与本试验观察到的现象相吻合。非化学猝灭系数 NPQ 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热量的形式耗散出去的光能部分^[29]。本研究表明,大气 CO₂ 浓度升高对 NPQ 无显著影响,这与 Leakey 等^[11]和王晨光等^[26]的研究结果一致。

4 结论

本研究利用稻田开放式实验平台,以甬优 2640 和 Y 两优 2 号为供试材料,首次对杂交组合叶片光合和荧光的动态响应及其种间差异进行了系统观察。结果表明,尽管两杂交稻荧光参数对高 CO₂ 浓度的响应差异较小,但光合参数的动态响应多存在明显的品种差异;与甬优 2640 不同,Y 两优 2 号结实期表现出更为显著的光合下调趋势。下一步大田 FACE 研究应在扩大供试杂交组合的基础上,对上述参数作同步动态的观察和分析。

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

参考文献:

- [1] NOAA. Trends in atmospheric carbon dioxide [DB/OL]. (2014-12-30) [2015-12-05]. <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html>
- [2] IPCC 2013. Climate Change (2013). The Scientific Basis, Contribution of Working Group-I to the Fifth Assessment Report of Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2013
- [3] And B G D, Gonzàlezmeier M A, Long S P. More Efficient Plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? [J]. Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology, 1997, 48(4): 609
- [4] 王为民,王晨,李春俭,林伟宏. 大气二氧化碳浓度升高对植物生长的影响[J]. 西北植物学报, 2000, 20(4): 676-683
- [5] 景立权,赖上坤,王云霞,杨连新,王余龙. 大气 CO₂ 浓度和温度互作对水稻生长发育影响的研究进展[J]. 生态学报, 2016, 36(14): 4254-4265
- [6] 谢立勇,姜乐,冯永祥,赵洪亮,王惠贞,林而达. FACE 条件下 CO₂ 浓度和温度增高对北方水稻光合作用与产量的影响研究[J]. 中国农业大学学报, 2014, 19(3): 101-107
- [7] 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]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65: 6049-6056
- [8] Hatfield J L, Boote K J, Kimball B A, Ziska L H, Lzaaralde R C. Climate impacts on agriculture: implications for crop production [J]. Agronomy Journal, 2011, 103: 351-370
- [9] 陈丹,张放. 水分胁迫条件下 CO₂ 富集对枇杷叶绿素荧光及抗氧化酶的影响[J]. 浙江农业学报, 2004, 16(2): 13-17
- [10] 石元豹,曹兵. CO₂ 浓度倍增对宁夏枸杞叶绿素荧光参数的影响[J]. 经济林研究, 2015, 33(3): 108-111
- [11] Leakey A D, Uribealra M, Ainsworth E A, Naidu S L, Rogers A, Ort D R, Long S P. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought [J]. Plant Physiology, 2006, 140(2): 779-790
- [12] 郝兴宇,韩雪,李萍,杨宏斌,林而达. 大气 CO₂ 浓度升高对绿豆叶片光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(10): 2776-2780
- [13] 程式华. 2016 年中国水稻产业发展报告 [M]. 北京:中国农业出版社, 2016
- [14] 景立权,赵新勇,周宁,钱晓晴,王云霞,朱建国,王余龙,杨连新. 高 CO₂ 浓度对杂交水稻光合作用日变化的影响—FACE 研究[J]. 生态学报, 2017, 37(6): 2033-2044
- [15] 吴俊,邓启云,袁定阳,齐绍武. 超级杂交稻研究进展[J]. 科学通报, 2016, 61(35): 3787-3796
- [16] 杨连新,王云霞,朱建国, Toshihiro H, 王余龙. 开放式空气中 CO₂ 浓度增高 (FACE) 对水稻生长和发育的影响 [J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1573-1585
- [17] 刘钢,韩勇,朱建国,冈田益己,中村浩史,基本真由美. 稻麦轮作 FACE 系统平台系统结构与控制 [J]. 应用生态学报, 2002, 13(10): 1253-1258
- [18] 赖上坤,庄时腾,吴艳珍,王云霞,朱建国,杨连新,王余龙. 大气 CO₂ 浓度和温度升高对超级稻生长发育的影响 [J]. 生态学杂志, 2015, 34(5): 1253-1262
- [19] 周宁,沈士博,景立权,王云霞,朱建国,杨连新,王余龙. 自由空气中 CO₂ 浓度和温度增高对梗稻叶片光合作用日变化的影响 [J]. 生态学杂志, 2016, 35(9): 2404-2416
- [20] Kimball B A, Kobayashi K, Bindi M. Responses of agricultural crops to free air CO₂ enrichment [J]. Advances in Agronomy, 2002, 77: 293-368
- [21] 邵在胜,赵轶鹏,宋琪玲,贾一磊,王云霞,杨连新,王余龙. 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对水稻 '汕优 63' 叶片光合作用的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(4): 422-429
- [22] 毛健民. 大气 CO₂ 浓度升高对植物光合作用的影响 [J]. 农业与技术, 1998, 18(2): 7-8
- [23] Micallef B J, Sharkey T D. Altered photosynthesis, flowering, and fruiting in transgenic tomato plants that have an increased capacity for sucrose synthesis [J]. Planta, 1995, 196(2): 327-334
- [24] Lin W H, Bai K Z, Kuang T Y. Effects of elevated CO₂ and high temperature on single leaf and canopy photosynthesis of rice [J]. Acta Botanica Sinica, 1999, 41(6): 624-628
- [25] Hamerlynck E P, Huxman T E, Smith S D, Nowak R S, Redar S, Loik M E, Jordan D N, Zitzer S R, Coleman J S, Seemann J R. Photosynthetic responses of contrasting Mojave Desert shrub species

- to elevated CO₂ concentration at the Nevada desert FACE facility [J]. *Journal of Arid Environments*, 2000, 44: 425-436
- [26] 王晨光,郝兴宇,李红英,韩渊怀,韩雪,宗毓铮,李萍. CO₂浓度升高对大豆光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. *核农学报*, 2015, 29(8): 1583-1588
- [27] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basis [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 313-349
- [28] 周宁,景立权,王云霞,朱建国,杨连新,王余龙. 开放式空气中CO₂浓度和温度增高对水稻叶片叶绿素含量和SPAD值的动态影响[J]. *中国水稻科学*, 2017, 31(5): 524-532
- [29] 胡晓雪,杜维俊,杨珍平,孙敏,宗毓铮,郝兴宇,李萍,王敏,岳爱琴. 大气CO₂浓度和气温升高对野生大豆光合作用的影响[J]. *山西农业科学*, 2005, 43(7): 798-801, 853

Dynamic Responses of Leaf Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence to Elevated Atmospheric CO₂ Concentration for Two Hybrid Rice Cultivars

ZHOU Ning^{1,2} JING Liqun¹ ZHU Jianguo⁴ WANG Yunxia³ WANG Yulong^{1,*} YANG Lianxin^{1,*}

(¹Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, Yangzhou, Jiangsu 225009; ²Jiangsu Food and Pharmaceutical Science College, Huai'an, Jiangsu 223003; ³College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009; ⁴State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing, Jiangsu 210008)

Abstract: In order to explore the dynamic effects of elevated atmospheric carbon dioxide (CO₂) concentration on photosynthesis and fluorescence characteristics of hybrid rice, the dynamics of high CO₂ concentration on leaf photosynthetic and fluorescence parameters and its interspecies differences of rice in different growth stages of rice was studied by using Free Air CO₂ Enrichment (FACE) technology. The high-yield hybrid rice variety Yongyou2640 and Yliangyou No.2 were grown in the environmental CO₂ and the elevated CO₂ concentration from plant transplanting to grain maturity. Elevated CO₂ concentration increased the averaged net photosynthesis rates by 25%, 16%, 25%, 18% and 8% at 30, 59, 76, 91 and 108 d after transplanting, respectively. Except for 108 d, the CO₂ effects on the other measuring dates all reached significant level of P<0.01. Compared within two varieties, the responses of Yongyou2640 to elevated atmospheric CO₂ on net photosynthetic rates were greater than that of Yliangyou No.2 on 76 d and 91d. A consistent downtrend was detected on stomatal conductance and transpiration rate at different growth stages, and the decrease of Yliangyou No.2 was more than Yongyou2640 in most cases. Though stomata closed partially upon CO₂ elevation, there were no significant effect on the ratio of intercellular to air CO₂ concentration (Ci/Ca) during the first three growth stages, and Ci/Ca even increased significantly during the last two stages. In the later grain-filling stage, F_v/F_m of both rice varieties decreased by 4.0%, but there was no significant effect on the other periods. The increase of CO₂ concentration made the actual photon yield and photochemical quenching of PS II increase significantly. The above results suggested there were many differences in the dynamic response of the photosynthesis parameters of the two hybrids to high CO₂ concentration, but the differences in response parameters of the fluorescence parameters were little. The results could provide a basis for enhancing the predictive ability of rice response and formulating coping strategies under climate scenarios.

Keywords: FACE, photosynthesis, fluorescence parameter