

## 大气CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对不同施氮量粳稻叶绿素荧光特性的影响

赵婧, 曹琰梅, 柯浩楠, 何昊, 刘淼, 吴荣军, 李琪, 胡正华

引用本文:

赵婧, 曹琰梅, 柯浩楠, 等. 大气CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对不同施氮量粳稻叶绿素荧光特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2026, 415(1): 33-49.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2025-0058>

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### 不同生育期臭氧熏蒸对水稻光合作用及生长的影响差异

付娆, 尚博, 张国友, 冯兆忠

农业环境科学学报. 2021, 40(10): 2066-2075 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0139>

#### 不同遮阴处理下施肥对水稻生长及生理特性的影响

刘迎霞, 娄运生, 王坤, 邢钰媛, 刘健, 苏磊, 汤丽玲

农业环境科学学报. 2021, 40(12): 2603-2613 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0317>

#### 不同遮阴处理下施肥对稻田CH<sub>4</sub>和N<sub>2</sub>O排放的影响

王坤, 娄运生, 邢钰媛, 刘健

农业环境科学学报. 2021, 40(2): 464-472 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0953>

#### 气候变化对谷子生育期土壤碳氮磷转化相关酶活性的影响

王雪松, 郑粉莉, 王婧, 焦健宇, 赵苗苗

农业环境科学学报. 2021, 40(7): 1591-1600 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-1442>

#### 厢作免耕下生态种养对稻田CH<sub>4</sub>和N<sub>2</sub>O排放的影响

陈璐, 陈灿, 黄璜, 任勃, 王忍, 梁玉刚, 周晶

农业环境科学学报. 2021, 40(6): 1354-1365 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0015>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

赵婧, 曹琰梅, 柯浩楠, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对不同施氮量水稻叶绿素荧光特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2026, 45(1): 33-49.

ZHAO J, CAO Y M, KE H N, et al. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature on chlorophyll fluorescence characteristics of japonica rice with different nitrogen applications[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2026, 45(1): 33-49.



开放科学 OSID

# 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对不同施氮量 粳稻叶绿素荧光特性的影响

赵婧<sup>1</sup>, 曹琰梅<sup>2</sup>, 柯浩楠<sup>3</sup>, 何昊<sup>1</sup>, 刘淼<sup>1</sup>, 吴荣军<sup>1\*</sup>, 李琪<sup>1</sup>, 胡正华<sup>1\*</sup>

(1. 南京信息工程大学农业与生态气象江苏省高校重点实验室, 生态与应用气象学院, 南京 210044; 2. 长沙国家农业气象试验站, 长沙 410114; 3. 湖南省气象局技术装备中心, 长沙 410021)

**摘要:**本研究旨在探究大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对不同施氮量水稻叶绿素荧光特性的影响。利用开顶式气室(OTC)组成的 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高自动调控平台, 以粳稻南粳 9108 为试验材料, 主处理为: 背景 CO<sub>2</sub> 浓度和温度(CK)、CO<sub>2</sub> 浓度增加 200 μmol·mol<sup>-1</sup> (C<sup>+</sup>)、气温升高 2 °C(T<sup>+</sup>)、CO<sub>2</sub> 浓度升高 200 μmol·mol<sup>-1</sup> 和气温升高 2 °C(C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>)。副处理为氮肥水平: 0(N<sub>0</sub>)、150(N<sub>15</sub>)、180(N<sub>18</sub>)、210 kg·hm<sup>-2</sup>(N<sub>21</sub>)。采用连续激发式叶绿素荧光仪测定水稻叶片的叶绿素荧光参数。结果表明: 在 N<sub>0</sub> 条件下, 与 CK 相比, C<sup>+</sup> 使抽穗-灌浆期的水稻叶片的可变荧光(F<sub>v</sub>)下降 13.8%, T<sup>+</sup> 使拔节-孕穗期的 F<sub>v</sub> 下降 11.2%, C<sup>+</sup>T<sup>+</sup> 使拔节-孕穗期的 F<sub>v</sub> 和潜在活性(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) 分别下降 18.4% 和 47.5%。在 N<sub>15</sub> 条件下, T<sup>+</sup> 使抽穗-灌浆期的初始荧光(F<sub>0</sub>) 上升 25.0%; 在 N<sub>18</sub> 条件下, C<sup>+</sup> 使拔节-孕穗期的最大光化学效率(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) 上升 8.5%。在 N<sub>21</sub> 条件下, C<sup>+</sup>T<sup>+</sup> 使拔节-孕穗期水稻叶片的 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 下降 5.7%。此外, 施氮处理对水稻 SPAD 值有显著影响, 随着施氮量的增加, 水稻的 SPAD 值显著提高, 在 N<sub>21</sub> 条件下较 N<sub>0</sub> 增加了 20.5%, 表明施氮有助于提高水稻叶片的叶绿素含量, 从而增强光合作用潜力。研究表明, CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高会损伤水稻叶片的光系统 II, 抑制其电子传递和光化学效率, 而施氮可以有效缓解这种负面影响, 因此在未来气候变化背景下, 可通过优化氮肥施用, 进一步调控水稻光合效率。

**关键词:** 水稻; CO<sub>2</sub> 浓度; 温度升高; 氮肥; 叶绿素荧光

中图分类号: S511.22 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2026)01-0033-17 doi:10.11654/jaes.2025-0058

## Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature on chlorophyll fluorescence characteristics of japonica rice with different nitrogen applications

ZHAO Jing<sup>1</sup>, CAO Yanmei<sup>2</sup>, KE Haonan<sup>3</sup>, HE Hao<sup>1</sup>, LIU Miao<sup>1</sup>, WU Rongjun<sup>1\*</sup>, LI Qi<sup>1</sup>, HU Zhenghua<sup>1\*</sup>

(1. Jiangsu Provincial University Key Laboratory of Agricultural and Ecological Meteorology, School of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China; 2. Changsha Agricultural Meteorological Experiment Station, Changsha 410114, China; 3. Technical Equipment Center, Hunan Meteorological Bureau, Changsha 410021, China)

**Abstract:** This study aims to explore the effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature on the chlorophyll fluorescence characteristics of rice under varying nitrogen application levels. An automatic CO<sub>2</sub> concentration and temperature control platform composed of open-top chambers (OTC) was used, with japonica rice cultivar Nanjing 9108 as the experimental material. The main treatments included: background CO<sub>2</sub> concentration and temperature (CK), elevated CO<sub>2</sub> concentration by 200 μmol·mol<sup>-1</sup> (C<sup>+</sup>), elevated

收稿日期: 2025-01-17 录用日期: 2025-06-14

作者简介: 赵婧(2001—), 女, 江苏南京人, 硕士研究生, 研究方向为农业气象学。E-mail: 202312070014@nuist.edu.cn

\*通信作者: 吴荣军 E-mail: wurj@nuist.edu.cn; 胡正华 E-mail: zhhu@nuist.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(42375114, 42275129); 江苏省研究生科研创新计划项目(KYCX24\_1451); 江苏省大学生创新创业训练计划项目(202410300203Y)

Project supported: National Natural Science Foundation of China (42375114, 42275129); Postgraduate Research and Innovation Program of Jiangsu Province (KYCX24\_1451); Undergraduate Training Program for Innovation and Entrepreneurship of Jiangsu Province (202410300203Y)

temperature by 2 °C(T<sup>+</sup>), and both CO<sub>2</sub> concentration elevated by 200 μmol·mol<sup>-1</sup> and temperature elevated by 2 °C(C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>). Sub-treatments involved nitrogen fertilizer levels: 0 (N<sub>0</sub>), 150 (N<sub>15</sub>), 180 kg·hm<sup>-2</sup> (N<sub>18</sub>), and 210 kg·hm<sup>-2</sup> (N<sub>21</sub>). A continuous excitation chlorophyll fluorometer was used to measure the chlorophyll fluorescence parameters of rice leaves. The results showed that under N<sub>0</sub> conditions, compared to CK, C<sup>+</sup> led to a 13.8% decrease in variable fluorescence (F<sub>v</sub>) during the heading–grain filling stage, T<sup>+</sup> caused an 11.2% decrease in F<sub>v</sub> during the elongation–booting stage, and C<sup>+</sup>T<sup>+</sup> resulted in a 18.4% decrease in F<sub>v</sub> and a 47.5% decrease in potential activity (F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>) during the elongation–booting stage. Under N<sub>15</sub> conditions, T<sup>+</sup> increased F<sub>o</sub> by 25.0% during the heading–grain filling stage. Under N<sub>18</sub> conditions, C<sup>+</sup> led to an 8.5% increase in maximal photochemical efficiency (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) during the elongation–booting stage. Under N<sub>21</sub> conditions, C<sup>+</sup>T<sup>+</sup> caused a 5.7% decrease in F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> during the elongation–booting stage. Additionally, nitrogen application had a significant effect on the SPAD values of rice, with SPAD values increasing significantly as nitrogen application increased. Under N<sub>21</sub> conditions, the SPAD value increased by 20.5% compared to N<sub>0</sub>, indicating that nitrogen application helps improve chlorophyll content in rice leaves, thereby enhancing photosynthetic potential. In summary, elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature damage the rice leaves photosystem II, inhibiting electron transport and photochemical efficiency. However, nitrogen application can effectively mitigate these negative effects. Therefore, in the context of future climate change, it is essential to optimize nitrogen fertilizer use to further regulate rice photosynthetic efficiency.

**Keywords:** rice; CO<sub>2</sub> concentration; elevated temperature; nitrogen fertilizer; chlorophyll fluorescence

大气CO<sub>2</sub>浓度升高的速度不断加快,已经由工业革命前的290 μmol·mol<sup>-1</sup>上升到目前的约420 μmol·mol<sup>-1</sup>。IPCC预测表明,在未来几十年内,大气中的CO<sub>2</sub>浓度将持续上升。到本世纪中期,CO<sub>2</sub>浓度可能会增加至600 μmol·mol<sup>-1</sup>甚至更高<sup>[2]</sup>。CO<sub>2</sub>浓度的升高也伴随着温度的升高,预计21世纪末,地球表面平均温度将继续增加1.5~4.7 °C<sup>[2]</sup>。水稻是世界上主粮作物之一,约占世界粮食种植面积的1/3,全球气温变化会对水稻的生长发育产生一定的影响<sup>[3-4]</sup>。CO<sub>2</sub>是植物进行光合作用的原料之一,研究表明,CO<sub>2</sub>浓度升高可以促进水稻光合作用,提高水稻的产量<sup>[5-7]</sup>。适度的温度升高可以加快植物的生理代谢过程,促进植物生长,但过高的温度对作物生长不利,灌浆期高温胁迫会影响水稻籽粒灌浆时间和灌浆速率<sup>[8]</sup>。

叶绿素荧光动力学以光合作用理论为基础,是一种新型技术,通过利用植株体内的叶绿素,研究和探测植物光合生理状况及外界因子对其的细微影响<sup>[9]</sup>。该技术具有快速、灵敏和非破坏性测量的优点。植物光系统II作用中心的初始光反应速率及其光化学反应状态可通过叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP曲线)表现出来<sup>[10]</sup>。通过分析叶绿素荧光的强度和动态变化,可以反映光合作用的效率及其各个阶段的功能状态。尽管已有许多研究探讨了CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对作物光合作用及叶绿素荧光特性的影响,但不同研究之间的结果存在一定差异,这一领域尚有诸多问题亟待解决。冯芳等<sup>[11]</sup>和范佩佩等<sup>[12]</sup>基于OTC平台的研究表明,CO<sub>2</sub>浓度升高可使水稻的PS II最大光化学效率(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)上升,增强其光合能力;而周宁等<sup>[13]</sup>基

于FACE平台的研究则发现,CO<sub>2</sub>浓度升高会使水稻移栽后108 d的F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>显著下降。温度升高对水稻叶绿素荧光的影响会因为区域背景温度的不同和作物生长季节温度的不同而产生差异。李仁英等<sup>[14]</sup>在我国长江中下游地区开展的研究表明,增温处理显著降低了水稻的F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>,降低PS II的最大光能转化率。然而,Ma等<sup>[15]</sup>在我国东北地区开展的研究表明,增温有利于水稻大部分生育期的光合作用。CO<sub>2</sub>浓度和温度的同时升高对水稻的影响也存在一定的空间异质性,Parmar等<sup>[16]</sup>在印度地区开展的研究表明,CO<sub>2</sub>浓度和温度的同步升高会降低水稻的叶绿素总量及植株生物量。Zhang等<sup>[17]</sup>在我国东北地区开展的研究则指出,CO<sub>2</sub>浓度和温度同时升高利于水稻的生长,增强水稻的光合能力。

氮素是植物生长的必需营养元素之一,不同氮素水平影响植物叶片的光合速率,进而影响植物的生长发育<sup>[18-19]</sup>。氮素缺乏条件会导致水稻光系统II反应中心失活<sup>[20]</sup>;充足的氮肥供应有助于提高叶绿素的合成,从而增强植物的光合能力,促进光合产物的积累<sup>[18]</sup>。研究表明,增施氮肥能提高水稻叶片相对叶绿素含量和净光合速率,提高水稻的产量<sup>[21-24]</sup>。过量的氮肥施用也可能会带来一定的负面影响,如环境污染、资源浪费以及作物品质的下降;合理施氮可以在提高作物产量的同时节约化肥成本,对于生态农业的发展具有重要意义<sup>[25-27]</sup>。然而CO<sub>2</sub>浓度和温度升高条件下,氮肥施用对水稻光合作用和叶绿素荧光特性的影响可能存在复杂的交互作用。黄建晔等<sup>[28]</sup>的研究表明,CO<sub>2</sub>浓度升高与氮肥施用对水稻产量会产生一

定的互作效应。Yang等<sup>[29]</sup>的研究表明,适宜的氮肥水平能够减轻高温对水稻产量和品质的影响。如何协调CO<sub>2</sub>浓度升高、温度变化与氮肥施用的作用,最大化水稻的光合作用潜力,是未来研究中亟待解决的关键科学问题。

水稻作为重要的粮食作物,其光合作用效率直接受到CO<sub>2</sub>浓度、温度以及氮肥施用等多重因素影响。然而,现有研究大多在单一因素条件下探讨其对水稻光合作用的影响,忽视了气候变化下多个因素的交互作用。因此,本研究采用开顶式气室(OTC)平台模拟CO<sub>2</sub>浓度和温度升高条件,结合不同施氮量,探究这些因素对水稻叶绿素荧光特性的影响。并作出以下假设:在大气CO<sub>2</sub>浓度和温度升高的条件下,水稻的叶绿素荧光参数(如F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>和F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>)会降低,表明PS II光化学效率下降,进而影响光合作用性能;在大气CO<sub>2</sub>浓度和温度升高的条件下,合理施氮可改善PS II稳定性和电子传递效率,从而部分缓解负面效应,提升水稻的光合作用潜力。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地点及供试材料

本试验于2022—2023年在南京信息工程大学农业气象与生态试验站(32.16°N, 118.86°E)进行。该地区属于亚热带季风气候区,降水在全年中有显著的季节性变化,多年平均降水量约为1 102 mm,相对湿度为76%,年平均温度为15.4℃,平均日照时数大于1 900 h,无霜期为237 d。供试土壤为潴育型水稻土,为灰马肝土属,耕作层土壤质地为壤质黏土,黏粒含量为26.1%。0~20 cm土壤容重为1.57 g·cm<sup>-3</sup>,pH(H<sub>2</sub>O)值为6.3,有机碳含量为11.95 g·kg<sup>-1</sup>,全氮含量为1.19 g·kg<sup>-1</sup>,有效磷含量为6.89 mg·kg<sup>-1</sup>,速效钾含量为62.8 mg·kg<sup>-1</sup>。供试水稻品种为南粳9108,属常规粳稻,全生育期149~153 d。2022年和2023年水稻各生育期见表1,水分及其他田间管理措施与当地大田生产一致。

### 1.2 试验设计

本试验所使用的CO<sub>2</sub>浓度自动控制平台由12个OTC、CO<sub>2</sub>浓度传感器、控制系统和供气系统4个部分组成,能够对OTC内的CO<sub>2</sub>浓度进行自动和及时的调控。由于OTC装置会使气室温度比环境温度高约2℃,因此在CK和C<sup>+</sup>气室外安装了制冷机和变频轴流风机,以将冷空气输入OTC并均匀扩散。在自动控制系统的调节下,OTC的温度相较于背景大气温度保持在高出2℃的水平。试验的主处理为不同CO<sub>2</sub>浓

表1 水稻主要生育阶段的划分

Table 1 Division of main growth stages of rice

日期 Date	生育期 Growth stage	日期 Date	生育期 Growth stage
2022-07-15	分蘖	2023-07-11	分蘖
2022-08-10	拔节	2023-08-03	拔节
2022-08-16	孕穗	2023-08-09	孕穗
2022-08-19	抽穗	2023-08-15	抽穗
2022-09-05	灌浆	2023-08-25	灌浆
2022-09-14	乳熟	2023-09-07	乳熟
2022-10-16	成熟	2023-10-11	成熟

度和温度水平,田间OTC试验的CO<sub>2</sub>浓度和温度设置为:背景大气CO<sub>2</sub>浓度和气温(CK,对照)、CO<sub>2</sub>浓度升高(C<sup>+</sup>,CO<sub>2</sub>浓度升高200 μmol·mol<sup>-1</sup>,温度不变)、温度升高(T<sup>+</sup>,气温增加2℃,CO<sub>2</sub>浓度不变)、CO<sub>2</sub>浓度和温度共同升高(C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>,CO<sub>2</sub>浓度升高200 μmol·mol<sup>-1</sup>,温度增加2℃)。以上4种处理覆盖整个水稻生长季,每种处理有3个重复,共计12个OTC。CO<sub>2</sub>浓度与温度升高处理从秧苗移栽开始至成熟结束。

试验的副处理为不同氮肥水平。水稻生长季中采用盆栽试验,使用无色透明的有机玻璃箱,其长、宽、高分别为15、25 cm和30 cm,装土量为14 kg。每个玻璃箱中种植1穴水稻,每穴3株。设置了4个氮肥水平,氮肥施用量分别为:0(N<sub>0</sub>)、150(N<sub>15</sub>)、180(N<sub>18</sub>)、210 kg·hm<sup>-2</sup>(N<sub>21</sub>)。每个OTC内设置3个重复,共计12个玻璃箱。田间肥料主要施用复合肥(N、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>、K<sub>2</sub>O比例为15:15:15)和尿素(N:46.6%),氮肥施用比例为基肥(复合肥):分蘖肥(尿素):穗肥(尿素)=40%:30%:30%。采用中期烤田+灌溉复水的水分管理方法,在淹水期间将水位保持在8~10 cm。在分蘖过程中采用排水措施,防止水稻的无效分蘖,保证最佳产量。定期进行除草和防治病虫害,为水稻提供最佳生长条件。

### 1.3 测定项目及方法

#### 1.3.1 叶绿素含量的测定

使用手持式叶绿素仪(SPAD-502, Konica Minolta Inc., 日本)来测定叶绿素含量,测量所得到的SPAD是衡量叶绿素相对水平的有效指标。在每种处理下,选择生长状态相似且未受到病虫害影响的水稻,为保证测定结果的准确性和可比性,选取相同叶位(倒1叶)且已经完全展开的4片功能叶进行叶绿素含量的测定。在主叶脉两侧分别测量3次,再求其平均值,即为该处理的SPAD。在水稻关键生育阶段进行叶片

SPAD值的观测,频率约为每周1次,测定时间定在晴天早上的9:00—11:00。需要说明的是,2022年水稻生长季,在拔节-孕穗期、抽穗-灌浆期和乳熟-成熟期进行了观测,但分蘖期没有观测;2023年水稻生长季,在2022年数据的基础上,增加了分蘖期的观测,以进一步增加实验数据的全面性。

### 1.3.2 荧光参数的测定

使用连续激发式荧光仪(Handy-PEA, Hansat-tech, Instruments, 英国)来测定叶片的荧光参数,其测定的日期以及使用的叶片与叶绿素含量测定保持一致。首先,用仪器配备的暗适应夹对叶片进行充分的暗适应处理,将叶片的中部夹入暗适应夹中,关闭夹子上的金属遮光片,进行20 min的暗适应。然后,将荧光仪的探头置于暗适应夹的方形槽中,确保探头与暗适应夹紧密接触,避免光线进入。用手按紧探头和暗适应夹后,拉开暗适应夹上的金属遮光片,进行测定。测定参数包括叶片的快速叶绿素荧光诱导曲线(OJIP曲线)、初始荧光( $F_0$ )、最大荧光( $F_m$ )、可变荧光( $F_v$ )、PS II最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和潜在活性( $F_v/F_0$ )。

在OJIP曲线中,“OJIP”代表的是荧光信号随时间的4个主要阶段(对应不同的时间点):O点为起始点,即曲线的初始阶段,通常代表叶绿素a在暗适应状态下未受光照时的荧光强度。这个阶段表示PS II

中的反应中心未被激活的状态。J点表示荧光的一个过渡点,此时光合作用中PS II反应中心受到激发,光合电子传递链开始活动。I点代表当光合作用的电子传递链逐渐活跃时,荧光信号达到峰值,进入这一阶段,PS II的电子传递效率更高,表现出更强的荧光强度。P点代表荧光强度达到最大值,代表光合作用的最大状态,此时PS II的反应中心已被激发到最大程度,光合电子传递达到饱和。

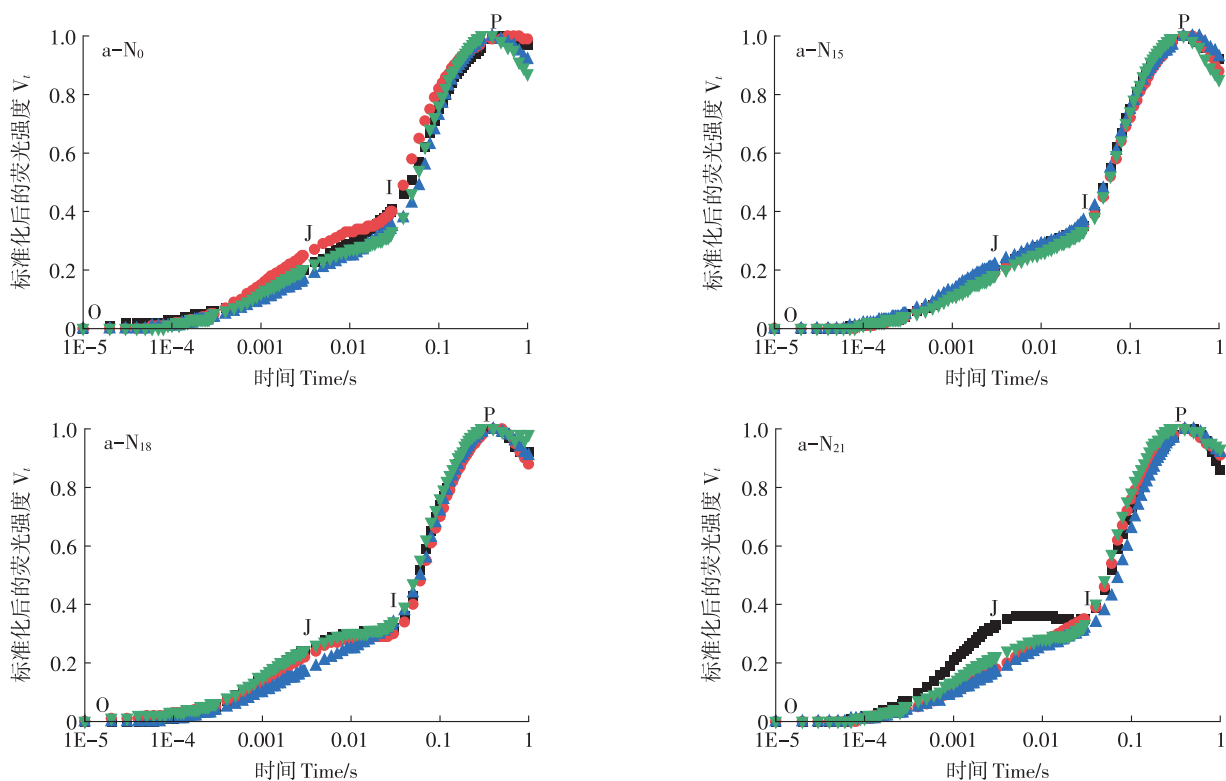
### 1.4 数据处理

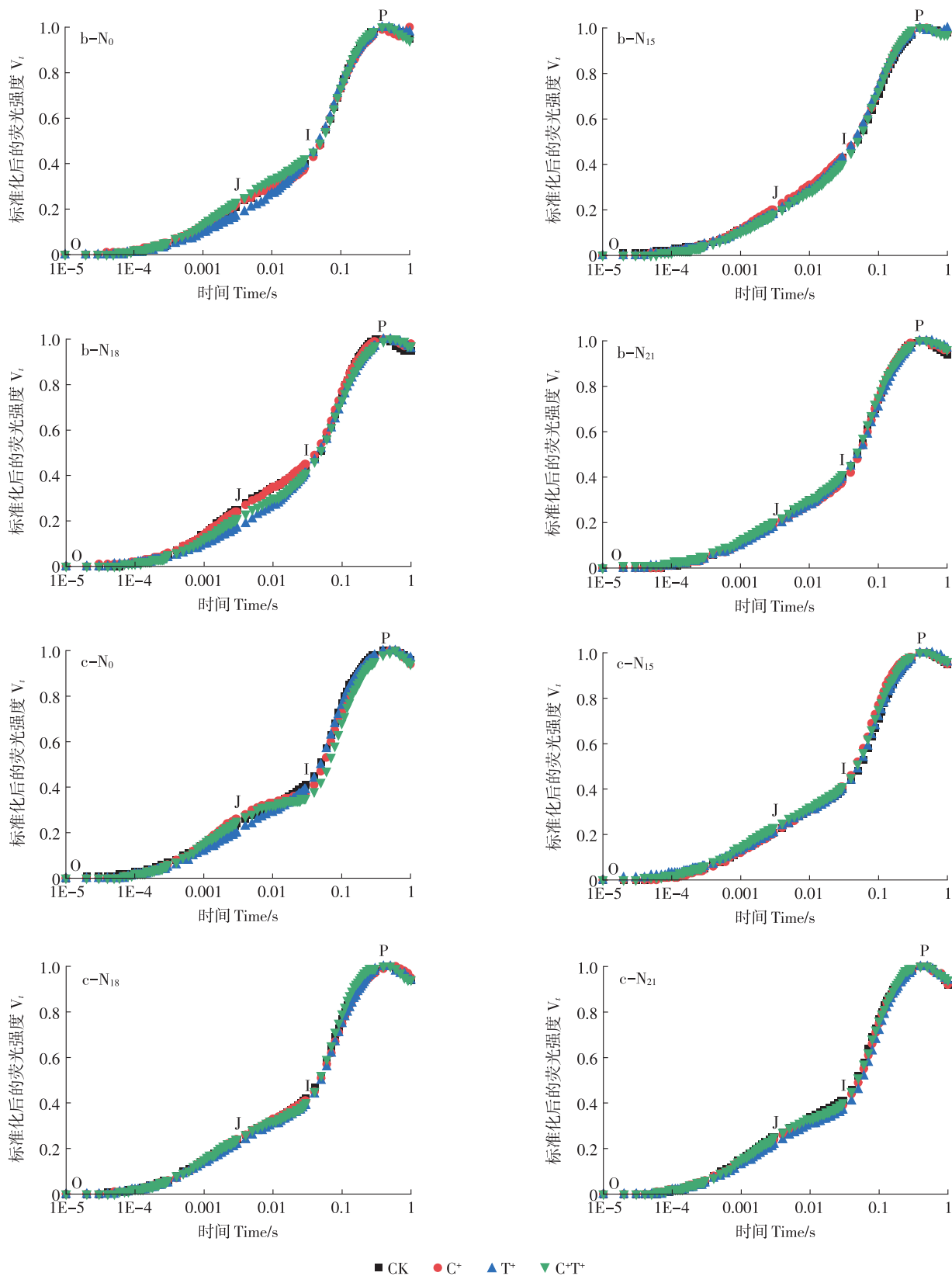
使用Excel 2016对试验所得原始数据进行预处理和表格绘制;使用SPSS 26.0对试验数据进行双因素方差分析,用LSD法对不同OTC处理(包括CO<sub>2</sub>浓度和温度处理)及施氮处理的叶绿素荧光参数进行多重比较( $P < 0.05$ );使用Origin 2021进行绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 OJIP曲线

OJIP曲线能够提供大量关于光合作用初期光化学反应的信息,通过公式 $(F_t - F_0)/(F_m - F_0)$ 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。由图1可知,2022年水稻各个生育期不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理下的水稻均表现为典型的快速叶绿素荧光动力学曲线,具有O、J、I、P 4个特征位点。除拔节-孕穗期外,其他各生育期不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处





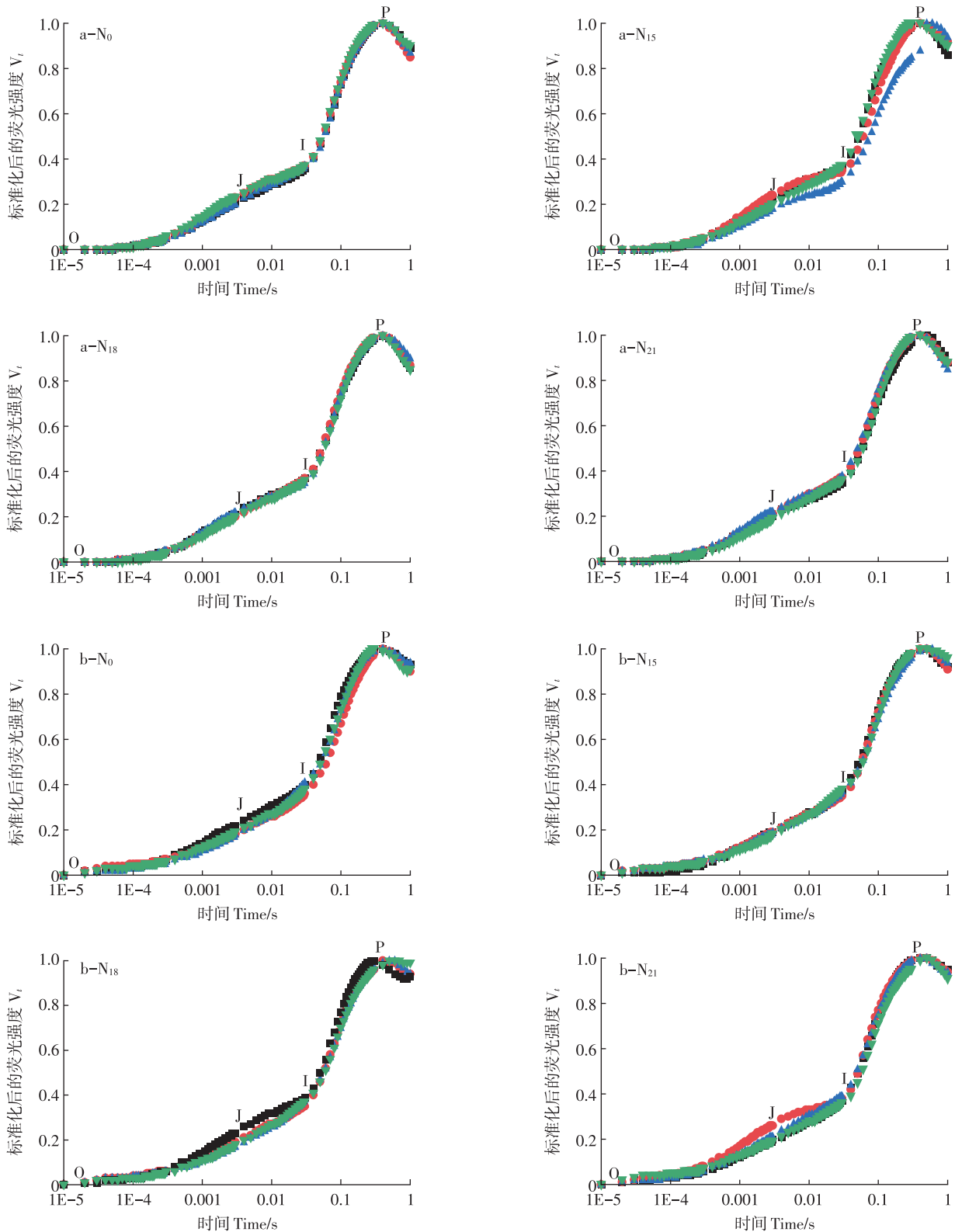
a:拔节-孕穗期;b:抽穗-灌浆期;c:乳熟-成熟期。  
a: Elongation-booting; b: Heading-grain filling; c: Milk-maturity.

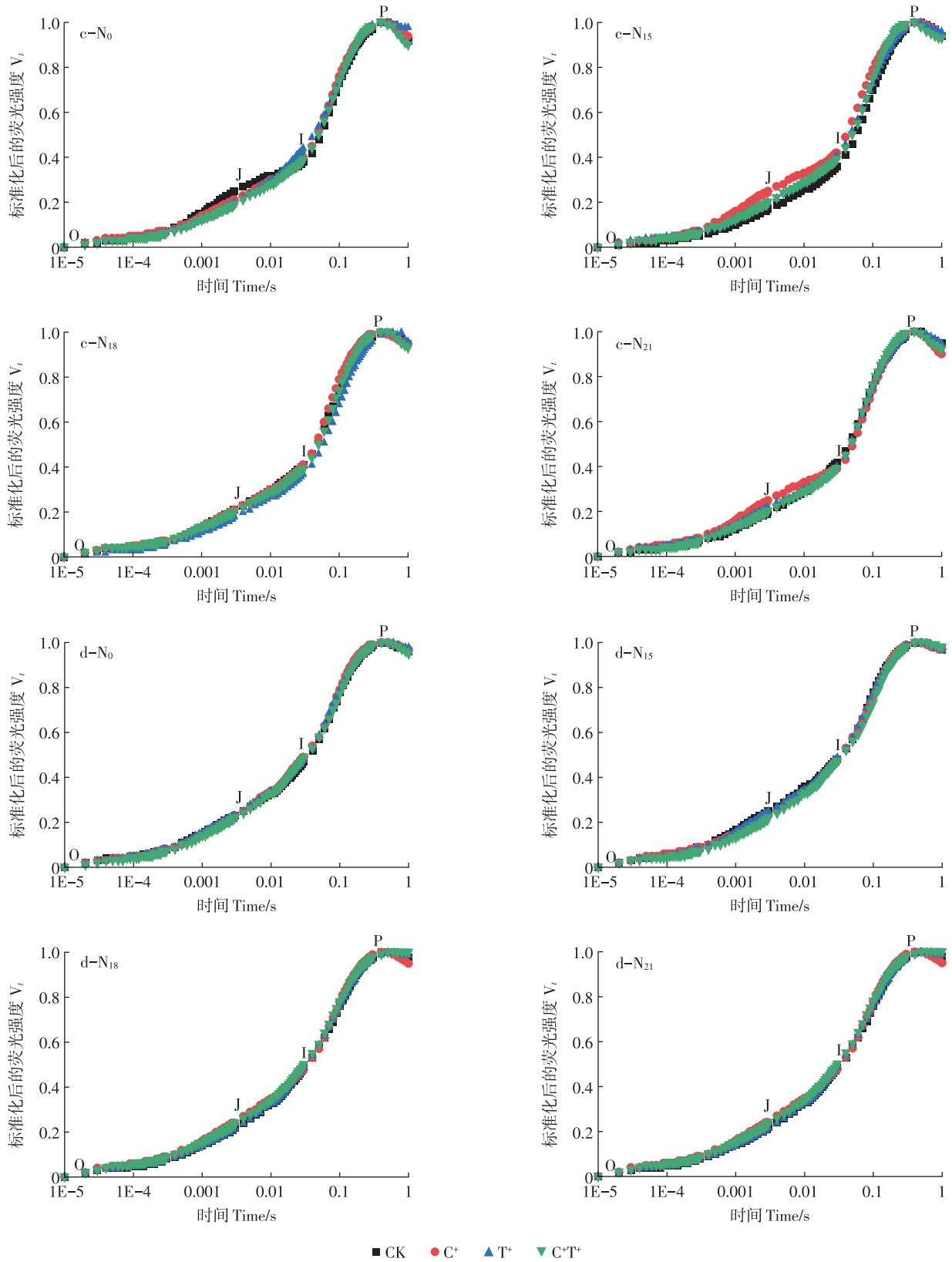
图1 2022年生长季不同处理的水稻叶片OJIP曲线

Figure 1 OJIP curves of rice leaves with different treatments during the 2022 growing season

理下的曲线形态相似,到达P相的时间差异不大。在J相点处,拔节-孕穗期的 $N_2$ 处理下,曲线表现为 $CK > C^+T^+ > T^+ > C^+$ , $T^+$ 处理与CK处理相比显著下降了21.1% ( $P < 0.05$ );而在抽穗-灌浆期的 $N_0$ 处理下, $C^+T^+ > C^+$

$CK > T^+$ , $T^+$ 处理与CK处理相比显著下降了22.2% ( $P < 0.05$ )。由图2可得,2023年水稻季各生育期内,不同 $CO_2$ 浓度和温度处理下的水稻依然表现为典型的快速叶绿素荧光动力学曲线,且达到P相的时间差异较





a:分蘖期;b:拔节-孕穗期;c:抽穗-灌浆期;d:乳熟-成熟期。  
a: Tillering; b: Elongation-booting; c: Heading-grain filling; d: Milk-maturity.

图2 2023年水稻生长季不同处理的水稻叶片OJIP曲线

Figure 2 OJIP curves of rice leaves with different treatments during the 2023 growing season

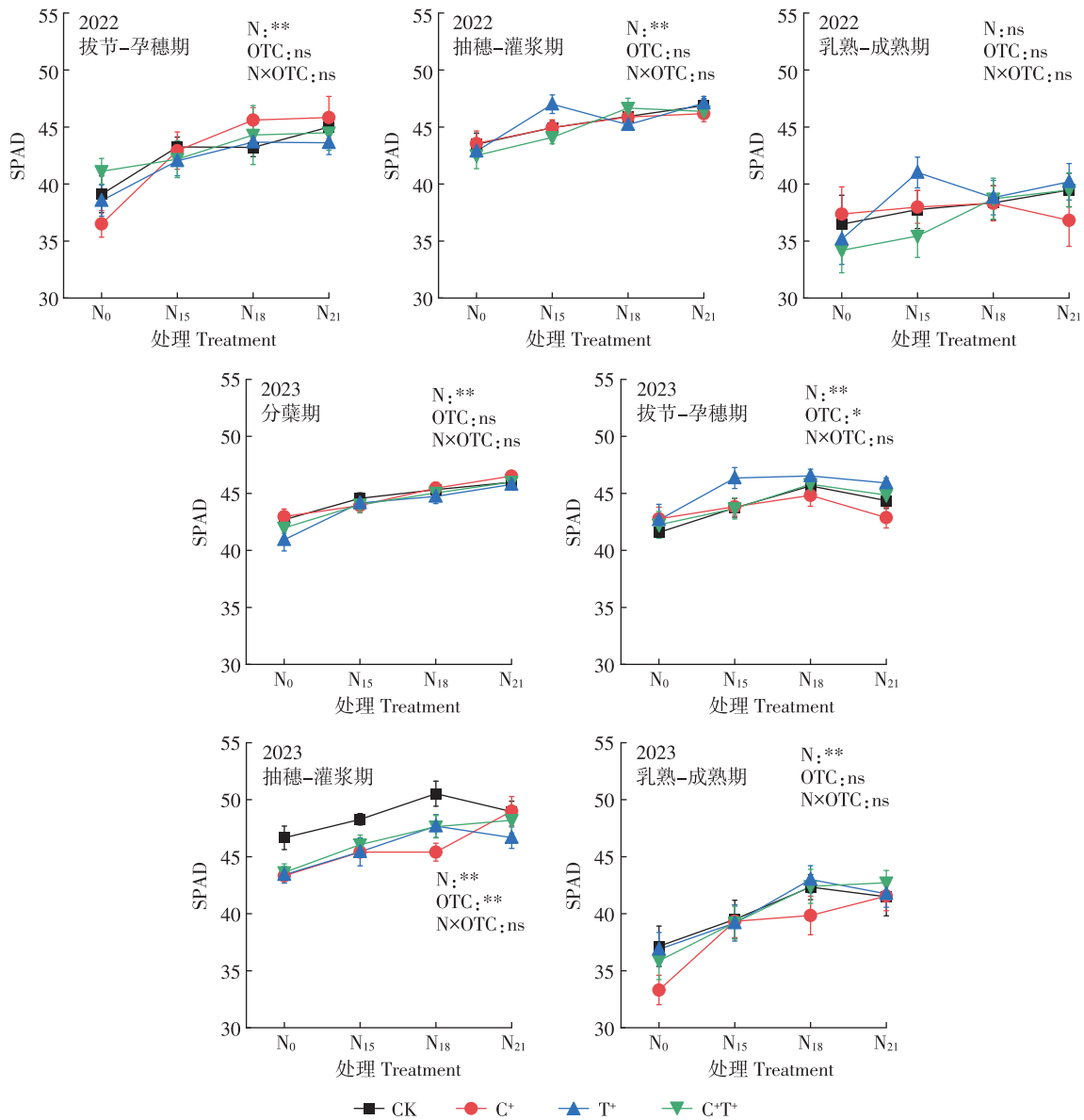
小,各处理对J相的影响不显著。

### 2.2 CO<sub>2</sub>浓度、温度和氮肥水平对水稻叶片叶绿素含量的影响

不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理下,不同施氮量对水稻叶片叶绿素含量的影响如图3所示。在2022年,水稻叶绿素含量在抽穗-灌浆期达到最大值,随后随着生育期的推进逐渐降低。在CK处理下,随着施氮量逐步增加,叶绿素含量表现为:N<sub>21</sub>>N<sub>18</sub>>N<sub>15</sub>>N<sub>0</sub>;在C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>处理下,除抽穗-灌浆期外,其余生育期叶绿素含量

为:N<sub>21</sub>>N<sub>18</sub>>N<sub>15</sub>>N<sub>0</sub>。在拔节-孕穗期和抽穗-灌浆期,施氮量对叶绿素含量的影响显著,但其与不同CO<sub>2</sub>处理和温度处理的交互作用未达显著水平。

在2023年水稻生长季中,水稻叶绿素含量同样在抽穗-灌浆期达到最大值,呈现先升高后降低的趋势。在C<sup>+</sup>和C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>处理下,随着施氮量的增加,叶绿素含量逐渐增高。施氮量对叶绿素含量的影响程度大于CO<sub>2</sub>浓度和温度升高的单独或交互作用,且不同施氮量处理在各生育期对叶绿素含量的影响均达到了



N代表施氮处理,OTC代表不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理; \*和\*\*分别表示在0.05和0.01水平下有显著性差异,ns表示不存在显著性差异。下同。N represents nitrogen treatment, and OTC represents different CO<sub>2</sub> concentration and temperature treatments; \* and \*\* indicated a significant difference at the significance level of 0.05 and 0.01, respectively, while the ns indicated no significant difference. The same below.

图3 CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对不同施氮量水稻相对SPAD的影响

Figure 3 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature on relative SPAD of rice with different nitrogen applications

极显著水平。

总体而言,施氮量的增加显著提高了水稻叶绿素含量,尤其是在C<sup>+</sup>和C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>处理下,增施氮肥有助于提升水稻的光合作用潜力。尽管CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对水稻叶绿素含量有一定影响,但施氮处理仍是提升光合效率的关键因素。

## 2.3 CO<sub>2</sub>浓度、温度和氮肥水平对水稻叶片荧光参数的影响

### 2.3.1 初始荧光

不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理下,不同施氮量对水稻叶片初始荧光(F<sub>0</sub>)的影响如图4所示。在2022年水稻生长季,CK处理下,与N<sub>0</sub>相比,N<sub>21</sub>处理使抽穗-灌浆期

的F<sub>0</sub>显著下降了20.9%( $P<0.05$ );在T<sup>+</sup>处理下,N<sub>15</sub>处理使抽穗-灌浆期的F<sub>0</sub>显著上升了25.0%( $P<0.05$ );在N<sub>15</sub>处理下,T<sup>+</sup>处理使抽穗-灌浆期的F<sub>0</sub>较CK显著上升了26.0%( $P<0.05$ )。2023年水稻生长季,随着水稻生育期的推进,叶片初始荧光F<sub>0</sub>呈现降低趋势。在C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>处理下,与N<sub>15</sub>相比,N<sub>21</sub>处理使分蘖期的F<sub>0</sub>显著下降了30.8%( $P<0.05$ )。不同施氮量与CO<sub>2</sub>浓度和温度处理及其交互作用对水稻各生育期F<sub>0</sub>的影响未达到显著水平。

### 2.3.2 最大荧光

不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理下,不同施氮量对水稻最大荧光(F<sub>m</sub>)的影响如图5所示。在2022年水稻生长季中,CK处理下,与N<sub>0</sub>相比,N<sub>18</sub>处理使乳熟-成熟

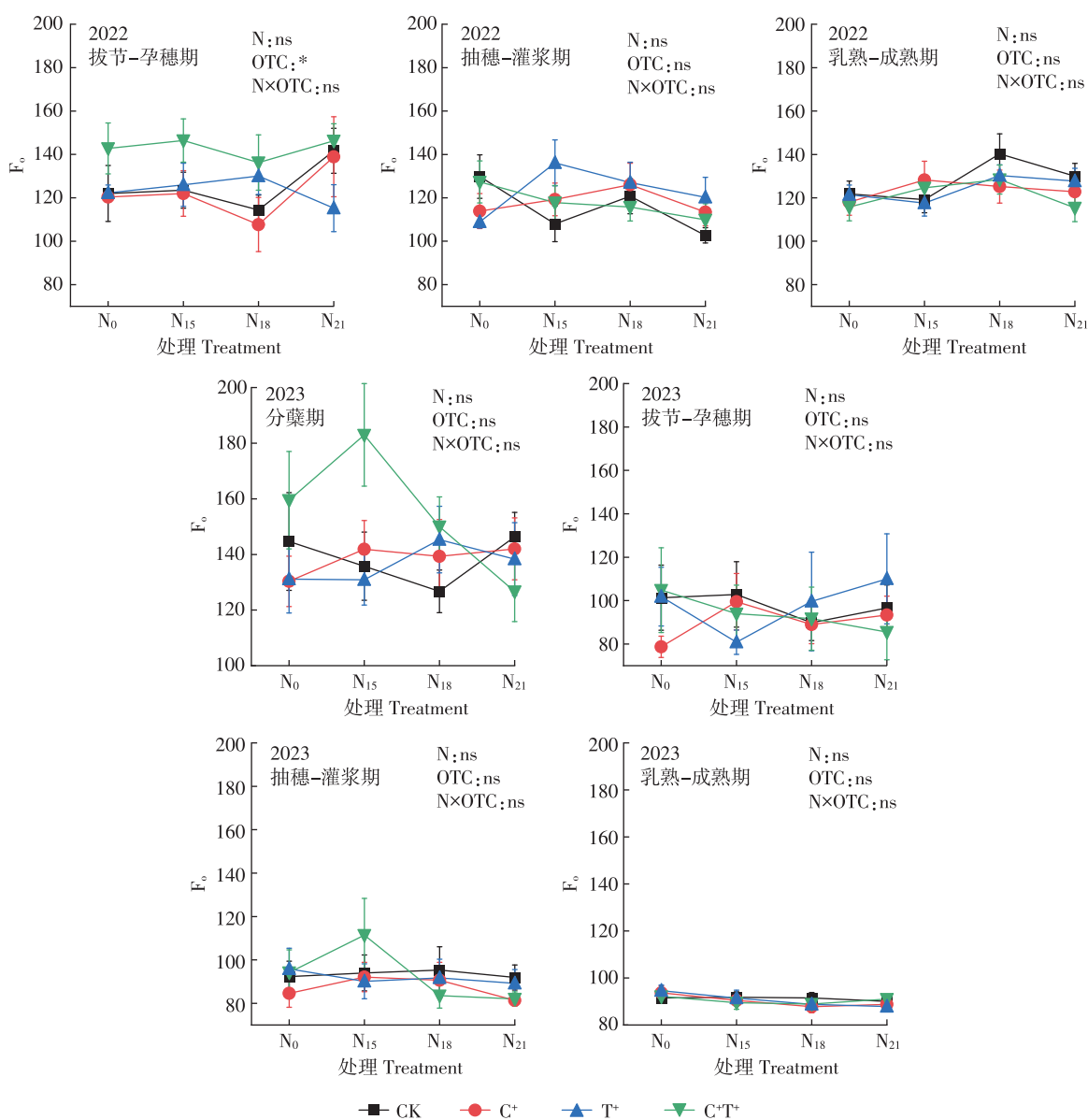


图4 CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对不同施氮量水稻初始荧光(F<sub>0</sub>)的影响

Figure 4 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature on initial fluorescence (F<sub>0</sub>) of rice with different nitrogen applications

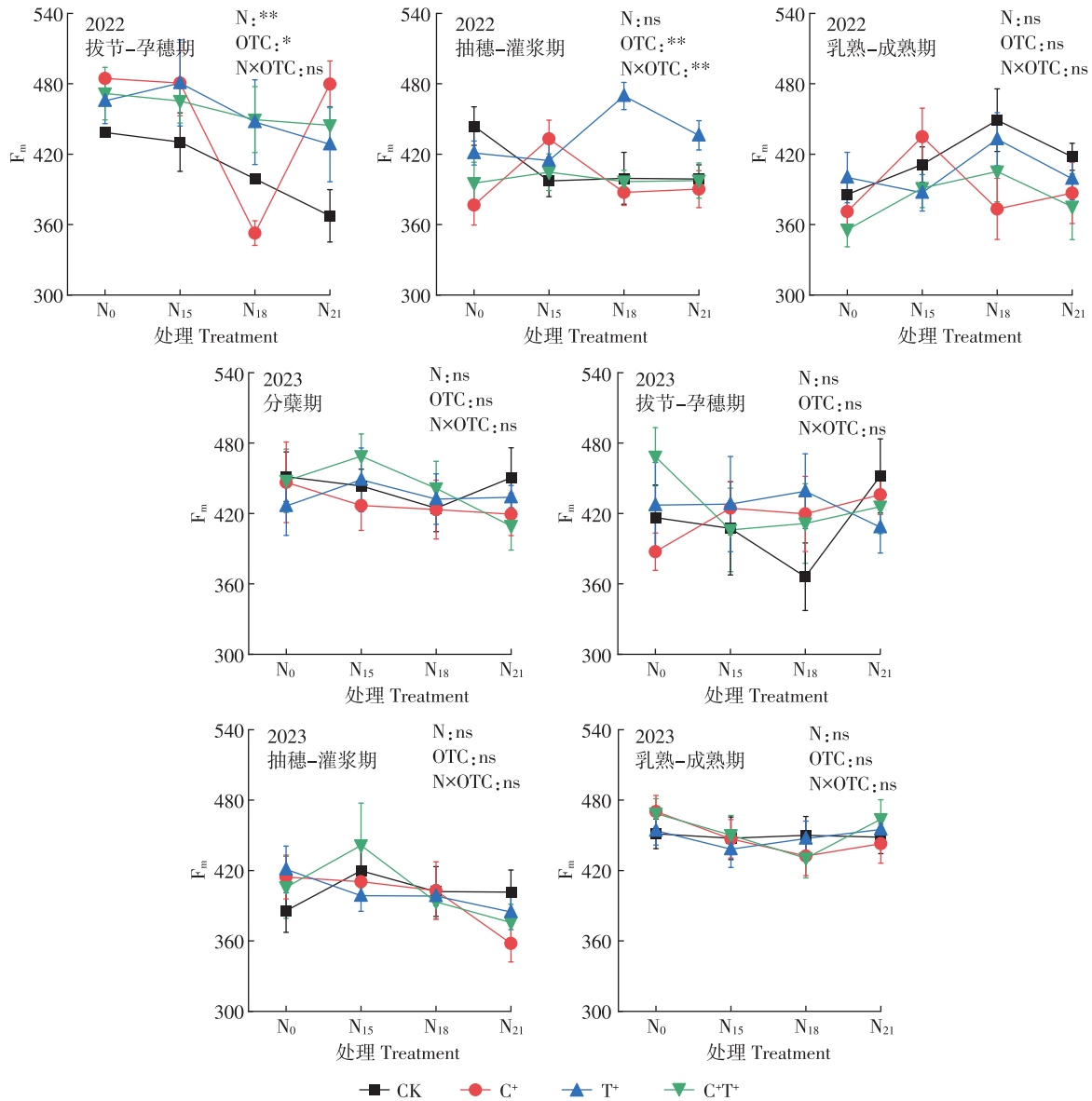


图5 CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对不同施氮量水稻最大荧光(F<sub>m</sub>)的影响

Figure 5 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature on maximum fluorescence(F<sub>m</sub>) in rice with different nitrogen applications

期的 F<sub>m</sub>显著增加了 16.4%(*P*<0.05);在 C<sup>+</sup>处理下,与 N<sub>0</sub>相比,N<sub>18</sub>处理使拔节-孕穗期的 F<sub>m</sub>下降了 27.2%,而 N<sub>15</sub>处理使抽穗-灌浆期的 F<sub>m</sub>增加了 15.0%;在 T<sup>+</sup>处理下,与 N<sub>0</sub>相比,N<sub>18</sub>处理使抽穗-灌浆期的 F<sub>m</sub>增加了 11.6%;在 N<sub>18</sub>处理下,与 CK相比,T<sup>+</sup>处理使抽穗-灌浆期的 F<sub>m</sub>显著增加了 17.6%(*P*<0.01)。不同施氮处理与 CO<sub>2</sub>浓度和温度处理的交互作用在抽穗-灌浆期对 F<sub>m</sub>的影响达到了极显著水平。

在 2023 年水稻生长季中,各生育期 F<sub>m</sub>的变化未达到显著水平。在 C<sup>+</sup>处理下,与 N<sub>0</sub>相比,N<sub>18</sub>处理使拔节-孕穗期的 F<sub>m</sub>有所增加;在 T<sup>+</sup>处理下,N<sub>15</sub>处理使分蘖期与拔节-孕穗期的 F<sub>m</sub>有所增加;而在 C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>处理下,N<sub>18</sub>

和 N<sub>21</sub>处理使各生育期的 F<sub>m</sub>呈现不同程度的下降。然而,不同施氮处理与 CO<sub>2</sub>浓度、温度处理及其交互作用在各生育期对 F<sub>m</sub>的影响均未达到显著水平。

### 2.3.3 可变荧光

不同 CO<sub>2</sub>浓度和温度处理下,不同施氮量对水稻 F<sub>v</sub>的影响如图 6 所示。2022 年水稻生长季中,CK 处理下,与 N<sub>0</sub>相比,N<sub>18</sub>处理使拔节-孕穗期的 F<sub>v</sub>显著降低了 27.5%(*P*<0.01);在 C<sup>+</sup>处理下,与 N<sub>0</sub>相比,N<sub>15</sub>处理使拔节-孕穗期的 F<sub>v</sub>显著降低了 11.2%(*P*<0.05),而在抽穗-灌浆期,N<sub>15</sub>处理使 F<sub>v</sub>显著增加了 19.4%(*P*<0.01);在 N<sub>0</sub>处理下,与 CK相比,C<sup>+</sup>使抽穗-灌浆期的 F<sub>v</sub>显著降低了 13.8%(*P*<0.01),T<sup>+</sup>使拔节-孕穗期的 F<sub>v</sub>

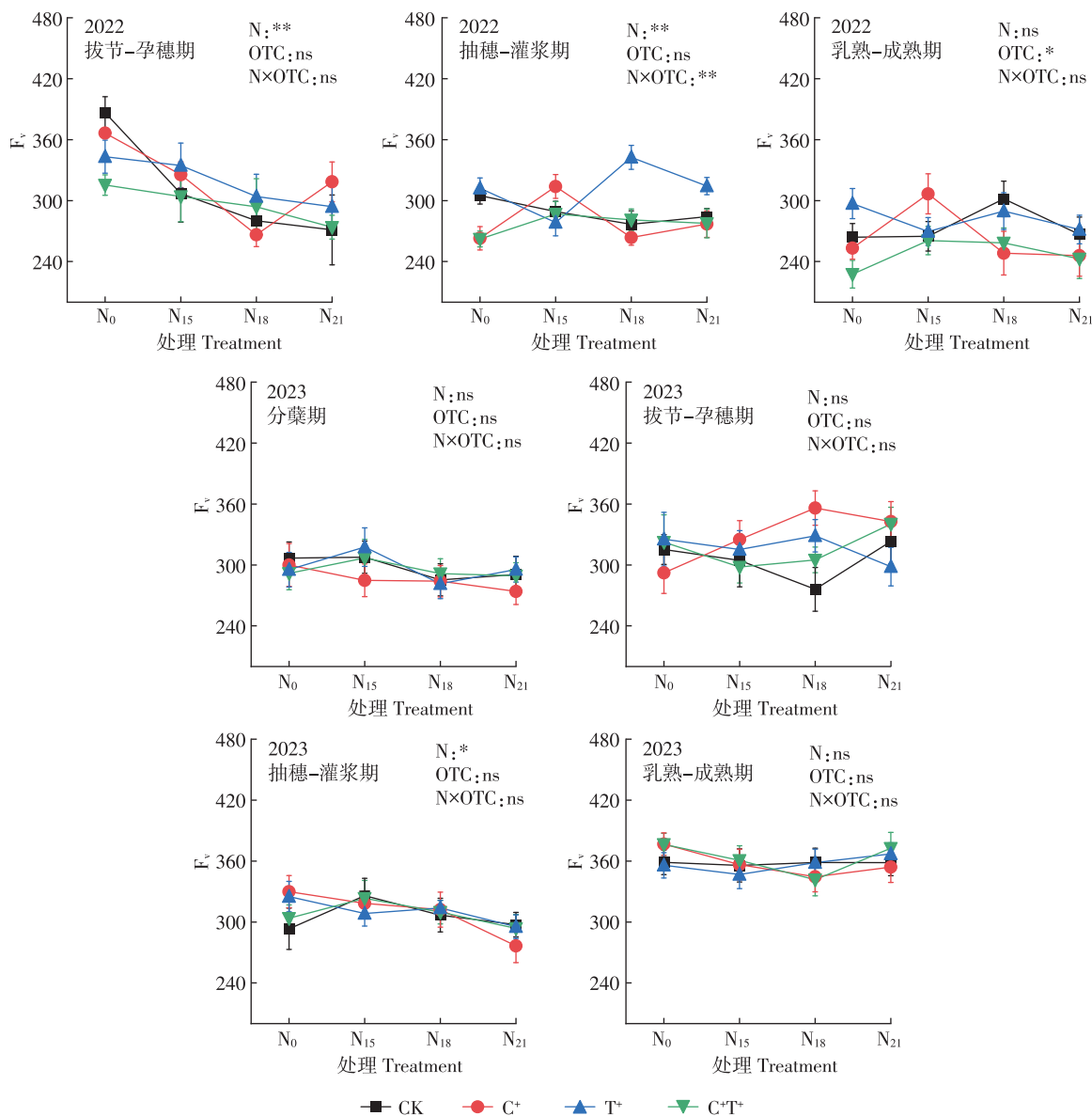
图6 CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对不同施氮量水稻可变荧光( $F_v$ )的影响

Figure 6 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature on variable fluorescence( $F_v$ ) in rice with different nitrogen applications

显著降低 11.2% ( $P < 0.05$ ),  $C^+T^+$  使拔节-孕穗期的  $F_v$  显著降低了 18.4% ( $P < 0.01$ ), 抽穗-灌浆期的  $F_v$  显著降低了 14.0% ( $P < 0.01$ )。施氮处理与不同 CO<sub>2</sub> 浓度和温度处理的交互作用对抽穗-灌浆期  $F_v$  的影响达到极显著水平。

在 2023 年水稻生长季中,  $C^+$  处理下, 与  $N_0$  相比,  $N_{18}$  处理使拔节-孕穗期的  $F_v$  显著增加了 21.9% ( $P < 0.05$ ), 而  $N_{21}$  处理使抽穗-灌浆期的  $F_v$  显著降低了 16.2% ( $P < 0.05$ );  $N_{18}$  处理下, 与 CK 相比,  $C^+$  使拔节-孕穗期的  $F_v$  显著增加了 29.0%,  $T^+$  使拔节-孕穗期的  $F_v$  显著增加了 19.1% ( $P < 0.05$ )。在同一 CO<sub>2</sub> 浓度和温度处理下, 不同施氮处理对抽穗-灌浆期  $F_v$  的影响达到显

著水平, 但不同施氮处理与不同 CO<sub>2</sub> 浓度和温度处理的交互作用在各生育期对  $F_v$  的影响未达到显著水平。

### 2.3.4 PS II 最大光化学效率

不同 CO<sub>2</sub> 浓度和温度处理下, 不同的施氮处理对水稻  $F_v/F_m$  的影响如图 7 所示。在 2022 年水稻生长季中, 在  $N_{18}$  处理下, 与 CK 相比,  $C^+$  处理使拔节-孕穗期的  $F_v/F_m$  显著增加了 8.5% ( $P < 0.05$ ); 在  $N_{21}$  处理下,  $C^+$  处理使拔节-孕穗期的  $F_v/F_m$  显著增加了 5.7% ( $P < 0.05$ ),  $C^+T^+$  处理使拔节-孕穗期的  $F_v/F_m$  显著降低 5.7%; 在  $T^+$  处理下, 与  $N_0$  相比,  $N_{15}$  处理使抽穗-灌浆期的  $F_v/F_m$  显著降低 6.8%。同一施氮处理下, 不同 CO<sub>2</sub> 浓度和温度处理对  $F_v/F_m$  的影响在拔节-孕穗期达到

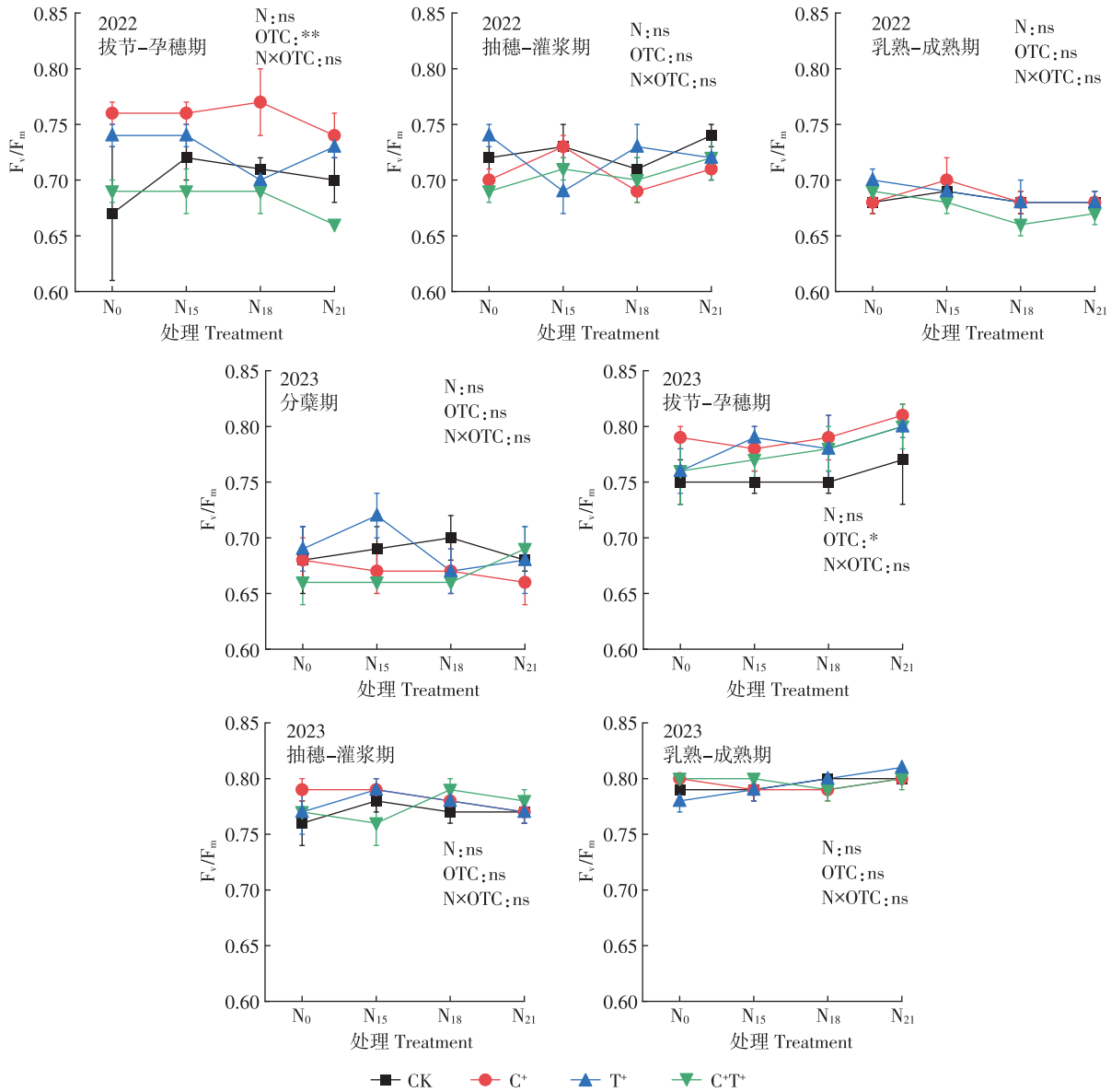


图7 CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对不同施氮量水稻PS II最大光化学效率( $F_v/F_m$ )的影响

Figure 7 Effects of increasing CO<sub>2</sub> concentration and temperature on maximum photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) of PS II in rice with different nitrogen applications

极显著水平。

在2023年水稻生长季中,在T<sup>+</sup>处理下,与N<sub>0</sub>相比,N<sub>21</sub>处理使乳熟-成熟期的 $F_v/F_m$ 显著增加了2.6% ( $P < 0.05$ )。同一施氮处理下,不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理对 $F_v/F_m$ 的影响在拔节-孕穗期达到显著水平。然而,不同施氮处理与CO<sub>2</sub>浓度、温度处理的交互作用对 $F_v/F_m$ 的影响在各生育期均未达到显著水平。

### 2.3.5 PS II潜在光化学活性

不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理下不同的施氮处理对水稻 $F_v/F_m$ 的影响如图8所示。在2022年水稻生长季,N<sub>0</sub>处理下,与CK相比,C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>处理使拔节-孕穗期的

$F_v/F_m$ 下降了47.5%;在N<sub>21</sub>处理下,与CK相比,T<sup>+</sup>处理使拔节-孕穗期的 $F_v/F_m$ 显著增加42.4% ( $P < 0.05$ );在T<sup>+</sup>处理下,与N<sub>0</sub>相比,N<sub>15</sub>处理使抽穗-灌浆期的 $F_v/F_m$ 显著下降24.8%;在C<sup>+</sup>T<sup>+</sup>处理下,与N<sub>0</sub>相比,N<sub>21</sub>处理使抽穗-灌浆期的 $F_v/F_m$ 显著增加了27.2%。在同一施氮水平下,不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理对水稻 $F_v/F_m$ 的影响在拔节-孕穗期达到显著水平。

在2023年水稻生长季中,N<sub>0</sub>处理下,不同CO<sub>2</sub>浓度和温度处理组的 $F_v/F_m$ 值均随生育进程的推进呈现逐渐增加的趋势。然而,不同施氮处理与CO<sub>2</sub>浓度、温度处理的交互作用对 $F_v/F_m$ 的影响在各生育期均未

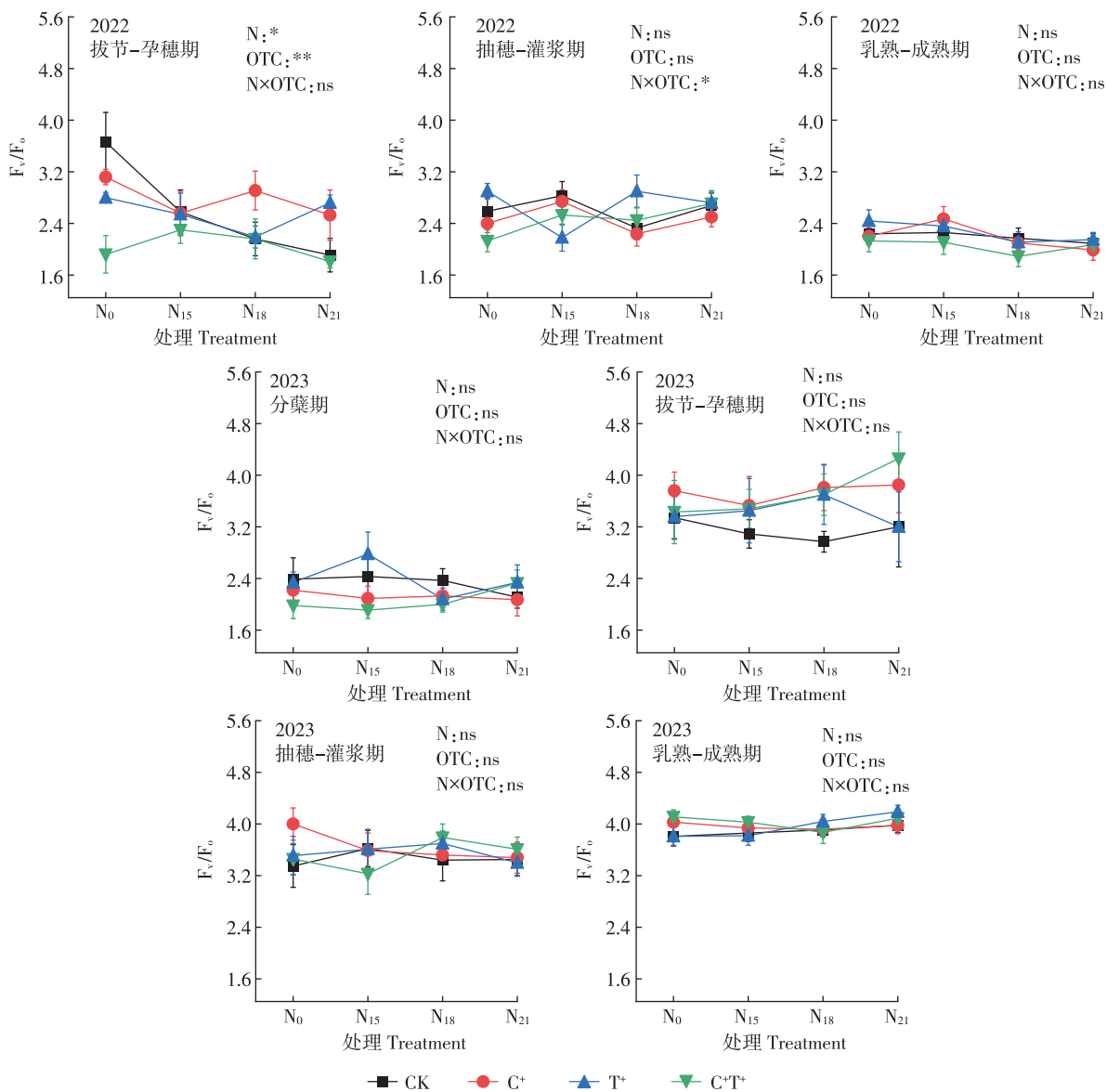


图8 CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对不同施氮量水稻PS II潜在光化学活性( $F_v/F_o$ )的影响

Figure 8 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature on potential photochemical activity ( $F_v/F_o$ ) of PS II in rice with different nitrogen applications

达到显著水平。总体而言,尽管CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对 $F_v/F_o$ 的影响在特定生育期(如拔节-孕穗期)较为显著,但施氮处理并未与CO<sub>2</sub>浓度和温度升高产生显著的协同或拮抗效应。

### 3 讨论

#### 3.1 不同CO<sub>2</sub>浓度和温度升高以及氮肥水平对水稻叶绿素含量的影响

叶绿素在作物的光合作用中起关键作用,其含量直接决定了作物捕获光能并将其转化为化学能的能力。叶片SPAD值是评估叶绿素含量的重要指标,本

研究表明,施氮量对SPAD值的提升作用显著大于CO<sub>2</sub>浓度和温度升高的单独或交互作用。在2a试验中,无论是中等(N<sub>15</sub>)还是高水平施氮(N<sub>18</sub>、N<sub>21</sub>),均显著提高了SPAD值,尤其是在CO<sub>2</sub>浓度升高(C<sup>+</sup>)和温度升高(T<sup>+</sup>)的条件下,氮肥对叶绿素合成的促进作用更为突出<sup>[30]</sup>。这与王颖姮等<sup>[31]</sup>研究中的随施氮量增加叶片SPAD值显著提升的结果一致。CO<sub>2</sub>浓度升高通过促进光合作用底物的供应,加速了叶绿素的合成和积累,而温度升高在一定范围内可增强酶活性,加快植物的代谢速率,从而间接提高叶绿素含量<sup>[32]</sup>。在温度升高条件下(T<sup>+</sup>),光合作用可能因PS II受损而受

抑制,叶绿素降解速率加快,表现为后期叶绿素含量的下降。周宁等<sup>[33]</sup>的研究也表明,CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对水稻生长中后期叶片SPAD值的影响不显著,但在生长后期可能会加速叶绿素降解。

合理增施氮肥能在一定程度上促进氮代谢的关键过程,如谷氨酸和叶绿素的合成,直接增强了叶绿素积累能力<sup>[34]</sup>。本研究中,各施氮水平均显著提高了SPAD值,表明氮肥通过增强光合作用底物的供应,有效缓解了CO<sub>2</sub>和温度升高对光系统的潜在损伤。CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对叶绿素含量的影响机制主要依赖于光合作用底物供应和代谢速率的改变,而氮肥通过调控叶绿素的合成路径,进一步增强了植物的光合潜能<sup>[35-36]</sup>。

### 3.2 不同CO<sub>2</sub>浓度和温度升高以及氮肥水平对水稻叶绿素荧光诱导动力学参数的影响

叶绿素荧光诱导动力学参数能够直接反映植物光合作用的多个方面,包括光能吸收、传递、耗散和分配等过程,对于探究环境胁迫对植物光合作用的影响具有关键作用<sup>[37]</sup>。在暗适应条件下,PS II的电子受体QA、QB及PQ等均完全失去电子而被氧化,此时测得的F<sub>0</sub>代表了PS II的初始状态<sup>[38]</sup>。F<sub>0</sub>与叶片叶绿素浓度有关,反映了不参与PS II光化学反应的光能辐射部分,PS II失活或受损的一个重要特征就是F<sub>0</sub>值的增加<sup>[39]</sup>。本研究发现,在N<sub>0</sub>处理下,CO<sub>2</sub>浓度和温度同时升高使得大部分生育期水稻F<sub>0</sub>的值升高,表明PS II作用中心遭到破坏或可逆性失活。然而,在C+T<sup>\*</sup>条件下,N<sub>18</sub>处理显著降低了F<sub>0</sub>值,尤其在抽穗-灌浆期,这表明氮肥的施用能够通过增强叶绿素合成和提高抗氧化能力,从而有效缓解高CO<sub>2</sub>浓度和高温对PS II中心的损伤<sup>[40]</sup>。此外,本研究中2 a的F<sub>0</sub>数值差异显著,即存在一定的年际效应,这可能与2022年异常高温事件有关,高温可能对水稻的光合作用、叶绿素含量以及相关的叶绿素荧光参数产生影响,进而导致F<sub>0</sub>值的变化<sup>[41]</sup>。因此在未来的研究中可开展多年试验,评估气候条件对水稻光合作用和叶绿素荧光参数的长期影响,以提高结果的可靠性和普适性。

F<sub>m</sub>反映PS II完全还原状态下的光能转化能力,是评价作物光合作用效率的重要指标。F<sub>m</sub>值的增加表明光能转化为化学能的能力增强,而其降低则表明PS II的电子传递能力受限<sup>[42]</sup>。在本研究中,CO<sub>2</sub>浓度和温度升高条件下,N<sub>0</sub>处理的水稻抽穗-灌浆期F<sub>m</sub>值显著下降,表明光系统的电子传递能力因环境胁迫而减弱,这与王佩玲等<sup>[43]</sup>对小麦的研究结果一致。然

而,在CO<sub>2</sub>浓度升高或温度升高的单独处理下,N<sub>15</sub>和N<sub>18</sub>施氮处理显著增加了抽穗-灌浆期的F<sub>m</sub>值,施氮能够通过改善电子传递效率,提高光合潜力<sup>[44]</sup>。F<sub>v</sub>反映PS II受光激发后的电子传递活性,是衡量光化学效率的重要参数。本研究中,N<sub>0</sub>处理下的F<sub>v</sub>值在CO<sub>2</sub>浓度和温度升高条件下显著下降,表明光能的利用效率受到胁迫。而在CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,N<sub>15</sub>处理显著提高了F<sub>v</sub>值;温度升高条件下,N<sub>18</sub>处理对F<sub>v</sub>值的提升效果尤为显著,氮素能够通过增强光化学反应,显著缓解CO<sub>2</sub>浓度升高和增温对光系统的负面影响。

总体来看,施氮能够通过提高PS II的电子传递效率和光化学活性(增加F<sub>m</sub>和F<sub>v</sub>值),有效减缓CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对PS II中心的破坏作用。然而,施氮的效应在不同环境条件下表现出一定差异,这也说明了CO<sub>2</sub>浓度升高、温度升高与施氮处理之间的复杂交互作用。本研究未发现这三者之间显著的统计交互效应,可能与不同氮肥水平对光合作用调节的响应机制存在品种和环境依赖性有关,未来可进一步探讨其具体机制。

### 3.3 不同CO<sub>2</sub>浓度和温度升高以及氮肥水平对水稻PS II最大光化学效率的影响

F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>是反映PS II反应中心内在光能转换效率的关键参数,被广泛用于评估植物光合作用潜能。在非胁迫条件下,F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>值通常保持稳定,但在胁迫条件下会显著下降,因此常被视为植物对环境胁迫响应的敏感指标<sup>[42]</sup>。本研究表明,不同施氮条件下,F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>值对CO<sub>2</sub>浓度升高和温度升高的响应存在一定差异,但CO<sub>2</sub>浓度和温度升高与施氮处理之间未表现出显著的交互效应。研究发现,CO<sub>2</sub>浓度和温度升高显著影响了拔节-孕穗期的F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>值,其中T<sup>\*</sup>处理显著增加了乳熟-成熟期N<sub>21</sub>施氮水平下的F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>值。在温度升高的环境中,充足的氮肥供应能够通过提高PS II的光化学效率,有效缓解胁迫条件对作物光合作用的负面影响<sup>[40]</sup>。研究表明,CO<sub>2</sub>浓度升高对分蘖期水稻F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>值产生显著抑制作用<sup>[45]</sup>,与本研究发现一致。在全球气候变化的背景下,本研究区域的环境温度在不断升高,尤其是在水稻生育期内的日最高气温将持续升高<sup>[46]</sup>,从而导致水稻在关键生育期内遭受高温胁迫。研究表明,高温胁迫1、3、5 d显著降低了水稻F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>值<sup>[47]</sup>。然而不同的水稻品种对高温的响应不同,籼粳杂交稻通常表现出较高的耐热性,其次是籼稻和粳稻品种<sup>[48]</sup>。此外,李岩宸等<sup>[49]</sup>指出,高温条件下黄瓜叶片的F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>值会显著下降,表明高温可能通过抑制PS II的活性,

降低了光合作用的效率。不同作物品种的PS II最大光化学效率对CO<sub>2</sub>浓度和温度升高的响应存在差异,其表现可能与作物的耐热性和适应性相关<sup>[50]</sup>。

PS II潜在活性(F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>)是另一个反映光系统性能的重要指标,其值较高通常表明叶绿素的光能转化效率较高,植物的光合作用能力较强;而较低的F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>值可能反映光合系统受损或受到环境压力<sup>[37]</sup>。本研究表明,在高CO<sub>2</sub>浓度和高温胁迫下,PS II的潜在活性受到严重抑制。然而,在相同条件下,N<sub>21</sub>处理显著增加了抽穗-灌浆期水稻的F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>值,说明增施氮肥在缓解胁迫影响时的重要性。施氮可能通过促进叶绿素合成和增强光合酶活性改善PS II的结构稳定性,从而提高光化学活性<sup>[51]</sup>。合理增施氮肥可以在CO<sub>2</sub>浓度升高的背景下,增加作物生物量的积累<sup>[52]</sup>;可以通过缓解叶绿素含量的下降,提高水稻光合速率,促进籽粒持续稳定灌浆,从而缓解因温度升高造成的物质积累损失<sup>[53]</sup>。

综上所述,CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对水稻F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>和F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>值均产生显著影响,而施氮处理能够有效缓解胁迫对PS II的损伤。氮素的供应不仅提高了水稻的光化学效率,还增强了PS II的稳定性和抗胁迫能力,为优化氮肥管理提供了理论依据,然而在实际生产应用中,还需要根据水稻的生长条件、气候变化和土壤肥力来进行科学的调整。同时,仍需进一步研究不同作物和品种对高CO<sub>2</sub>和高温的响应机制,以更好地理解施氮调控对气候变化条件下作物光合适应性的影响。

## 4 结论

(1)大气CO<sub>2</sub>浓度和温度升高对水稻PS II造成损伤,抑制电子传递和光化学效率,导致叶绿素含量下降,进而降低光合活性。

(2)施用氮肥能够提高水稻叶绿素含量,尤其在CO<sub>2</sub>浓度和温度升高的条件下,氮肥的施用增强了水稻的光合效率,这一作用在抽穗期和灌浆期尤为明显。

(3)大气CO<sub>2</sub>浓度和温度的升高会对水稻光合作用产生影响,而氮肥施用能够在一定程度上缓解其负面效应。因此,在未来气候变化背景下,氮素可能是调控水稻光合效率的关键因素。

### 参考文献:

- [1] NOAA. Carbon dioxide peaks near 420 parts per million at Mauna Loa observatory[EB/OL]. (2021-10-19) [2025-01-17]. <https://research.noaa.gov/article/ArtMID/587/ArticleID/2764/>.
- [2] IPCC. Climate Change 2021: The physical science basis. Contribution

- of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2021.
- [3] KAZEMI S, ESHGHIZADEH H R, ZAHEDI M. Responses of four rice varieties to elevated CO<sub>2</sub> and different salinity levels[J]. *Rice Science*, 2018, 25(3):142-151.
- [4] RADHA B, SUNITHA N C, SAH R P, et al. Physiological and molecular implications of multiple abiotic stresses on yield and quality of rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 13:996514.
- [5] TAUSZ-POSCH S, TAUSZ M, BOURGAULT M. Elevated[CO<sub>2</sub>] effects on crops: advances in understanding acclimation, nitrogen dynamics and interactions with drought and other organisms[J]. *Plant Biology*, 2020, 22(Suppl 1):38-51.
- [6] WANG J Y, WANG C, CHEN N N, et al. Response of rice production to elevated[CO<sub>2</sub>] and its interaction with rising temperature or nitrogen supply: a Meta-analysis[J]. *Climatic Change*, 2015, 130(4):529-543.
- [7] 黄建晔,董桂春,杨洪建,等. 开放式空气CO<sub>2</sub>增高对水稻物质生产与分配的影响[J]. *应用生态学报*, 2003, 14(2):253-257. HUANG J Y, DONG G C, YANG H J, et al. Effect of free-air CO<sub>2</sub> enrichment on biomass accumulation and distribution in rice[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(2):253-257.
- [8] 吴梦寅,蔡炜,钟笑涵,等. 高温胁迫对水稻籽粒灌浆与稻米品质影响及其机理研究进展[J]. *中国稻米*, 2024, 30(3):10-17. WU M Y, CAI W, ZHONG X H, et al. Research advances in high temperature stress on the grain-filling and quality of rice and its mechanism[J]. *China Rice*, 2024, 30(3):10-17.
- [9] 滕中华,智丽,宗学风,等. 高温胁迫对水稻灌浆结实期叶绿素荧光、抗活性氧活力和稻米品质的影响[J]. *作物学报*, 2008, 34(9):1662-1666. TENG Z H, ZHI L, ZONG X F, et al. Effects of high temperature on chlorophyll fluorescence, active oxygen resistance activity, and grain quality in grain-filling periods in rice plants[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(9):1662-1666.
- [10] ZUSHI K, MATSUZOE N. Using of chlorophyll a fluorescence OJIP transients for sensing salt stress in the leaves and fruits of tomato[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 219:216-221.
- [11] 冯芳,范佩佩,刘超,等. 水稻叶绿素荧光特性对CO<sub>2</sub>浓度升高的代际响应研究[J]. *生态环境学报*, 2019, 28(3):463-471. FENG F, FAN P P, LIU C, et al. Intergenerational response of chlorophyll fluorescence characteristics of rice to elevated CO<sub>2</sub> concentration[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2019, 28(3):463-471.
- [12] 范佩佩,冯芳,刘超,等. 不同CO<sub>2</sub>浓度升高水平对粳稻叶片荧光特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(11):3735-3744. FAN P P, FENG F, LIU C, et al. Effect of different levels of elevated CO<sub>2</sub> concentration on leaf chlorophyll fluorescence characteristics of Japonica rice[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(11):3735-3744.
- [13] 周宁,景立权,朱建国,等. 杂交水稻光合和荧光特性对高CO<sub>2</sub>浓度的动态响应[J]. *核农学报*, 2019, 33(4):772-780. ZHOU N, JING L Q, ZHU J G, et al. Dynamic responses of leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration for two hybrid rice cultivars[J]. *Journal of Nuclear*

- Agricultural Sciences*, 2019, 33(4):772–780.
- [14] 李仁英, 胡宗芸, 刘煜椿, 等. 外源镉和温度变化对不同品种水稻抽穗期光合特性的影响[J]. 土壤, 2024, 56(1):120–127. LI R Y, HU Z H, LIU Y C, et al. Effects of exogenous cadmium and temperature change on photosynthetic characteristics of different varieties of rice at heading stage[J]. *Soils*, 2024, 56(1):120–127.
- [15] MA K, ZHOU Y Y, ZHANG Z A, et al. Photosynthetic response and yield formation mechanisms of rice under warming at different growth stages in cool region[J]. *International Journal of Plant Production*, 2022, 16(2):223–233.
- [16] PARMAR R, KOLLAH B, DEVI M H, et al. Effect of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on chlorophyll content and growth attributes of rice-wheat cropping system in central India[J]. *International Journal of Environment and Climate Change*, 2024, 14(5):375–385.
- [17] ZHANG C Y, LI Y S, YU Z H, et al. Co-elevation of atmospheric [CO<sub>2</sub>] and temperature alters photosynthetic capacity and instantaneous water use efficiency in rice cultivars in a cold-temperate region[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:1037720.
- [18] WU Y W, LI Q, JIN R, et al. Effect of low-nitrogen stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of maize cultivars with different low-nitrogen tolerances[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18(6):1246–1256.
- [19] 裴鹏刚, 张均华, 朱练峰, 等. 秸秆还田耦合施氮水平对水稻光合特性、氮素吸收及产量形成的影响[J]. 中国水稻科学, 2015, 29(3):282–290. PEI P G, ZHANG J H, ZHU L F, et al. Effects of straw returning coupled with N application on rice photosynthetic characteristics, nitrogen uptake and grain yield formation[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2015, 29(3):282–290.
- [20] REDILLAS M C F R, JEONG J S, STRASSER R J, et al. JIP analysis on rice (*Oryza sativa* cv Nipponbare) grown under limited nitrogen conditions[J]. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 2011, 54(5):827–832.
- [21] 姜丽莉, 张忠学, 郑恩楠. 不同氮肥条件下水稻产量和叶片荧光参数差异性分析[J]. 灌溉排水学报, 2018, 37(10):75–80. JIANG L L, ZHANG Z X, ZHENG E N. Effects of different fertilizations on chlorophyll fluorescence characteristics and the yield of rice in black soils in cold region[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2018, 37(10):75–80.
- [22] ABDON N M, ABDEL-RAZEK M A, ABDEL-MAGEED S A, et al. High nitrogen fertilization modulates morpho-physiological responses, yield, and water productivity of lowland rice under deficit irrigation[J]. *Agronomy*, 2021, 11(7):1291.
- [23] PENG J F, FENG Y H, WANG X K, et al. Effects of nitrogen application rate on the photosynthetic pigment, leaf fluorescence characteristics, and yield of indica hybrid rice and their interrelations[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1):7485.
- [24] 石爱龙, 祝海竣, 唐舟, 等. 氮肥与密度对水稻光合特性和产量的影响[J]. 杂交水稻, 2022, 37(2):109–117. SHI A L, ZHU H J, TANG Z, et al. Effects of nitrogen fertilizer and density on photosynthetic characteristics and yield of rice[J]. *Hybrid Rice*, 2022, 37(2):109–117.
- [25] HU B, WANG W, CHEN J J, et al. Genetic improvement toward nitrogen-use efficiency in rice: lessons and perspectives[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(1):64–74.
- [26] REN K Y, XU M G, LI R, et al. Optimizing nitrogen fertilizer use for more grain and less pollution[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2022, 360:132180.
- [27] 张金萍, 陈照明, 王强, 等. 缓释肥占基肥比例对单季晚稻分蘖和氮素吸收利用的影响[J]. 浙江农业学报, 2022, 34(10):2259–2267. ZHANG J P, CHEN Z M, WANG Q, et al. Effect of proportion of slow-release nitrogen in base fertilizer on tillering and nitrogen uptake and utilization of single-cropping late rice[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2022, 34(10):2259–2267.
- [28] 黄建晔, 杨洪建, 杨连新, 等. 开放式空气CO<sub>2</sub>浓度增加(FACE)对水稻产量形成的影响及其与氮的互作效应[J]. 中国农业科学, 2004, 37(12):1824–1830. HUANG J Y, YANG H J, YANG L X, et al. Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on yield formation of rice (*Oryza sativa* L.) and its interaction with nitrogen[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(12):1824–1830.
- [29] YANG J, SHI W J, XIAO G, et al. Optimum total nitrogen application is required to reduce the yield loss of hybrid rice to high temperature[J]. *Field Crops Research*, 2022, 288:108696.
- [30] 赵蕊, 王秀伟, 毛子军. 不同氮素浓度下CO<sub>2</sub>浓度、温度对蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 幼苗叶绿素含量的影响[J]. 植物研究, 2006, 26(3):337–341. ZHAO M, WANG X W, MAO Z J. The effect of CO<sub>2</sub> concentration and temperature on chlorophyll content of *Quercus mongolica* Fisch. under different nitrogen levels[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2006, 26(3):337–341.
- [31] 王颖姮, 陈丽娟, 崔丽丽, 等. 施氮量对优质稻“福香占”光合特性、产量及品质的影响[J]. 中国水稻科学, 2023, 37(1):89–101. WANG Y H, CHEN L J, CUI L L, et al. Effects of nitrogen rate on photosynthesis, yield and grain quality of superior quality rice “Fuxiangzhan”[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2023, 37(1):89–101.
- [32] 杨文强, 林荣呈, 端木德强, 等. 近10年光合作用领域若干重要研究进展[J]. 植物生理学报, 2024, 60(2):211–247. YANG W Q, LIN R C, DUANMU D Q, et al. Multiple of important progress on photosynthesis in the last 10 years[J]. *Plant Physiology Journal*, 2024, 60(2):211–247.
- [33] 周宁, 景立权, 王云霞, 等. 开放式空气中CO<sub>2</sub>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. ZHOU N, JING L Q, WANG Y X, et al. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature on dynamics of leaf chlorophyll contents and SPAD value of rice in open-air field conditions[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2017, 31(5):524–532.
- [34] 马正波, 唐会会, 王庆燕, 等. 矮壮素配合氮肥基施对夏玉米氮代谢及氮素利用特征的影响[J]. 玉米科学, 2020, 28(4):130–136. MA Z B, TANG H H, WANG Q Y, et al. Effects of chlormequat chloride on summer maize nitrogen metabolism and nitrogen utilization efficiency[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2020, 28(4):130–136.
- [35] 张青青, 周再知, 王西洋, 等. 施肥对柚木光合生理和叶绿素荧光

- 特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(4):31-38. ZHANG Q Q, ZHOU Z Z, WANG X Y, et al. Effects of fertilization on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of *Tectona grandis*[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2021, 41(4):31-38.
- [36] EVANS J R, CLARKE V C. The nitrogen cost of photosynthesis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(1):7-15.
- [37] FASEELA P, SINISHA A K, BRESTIČ M, et al. Chlorophyll a fluorescence parameters as indicators of a particular abiotic stress in rice[J]. *Photosynthetica*, 2020, 58:293-300.
- [38] 李鹏民, 高辉远, STRASSER R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6):559-566. LI P M, GAO H Y, STRASSER R J. Application of the chlorophyll fluorescence induction dynamics in photosynthesis study[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2005, 31(6):559-566.
- [39] SCHNETTGER B, CRITCHLEY C, SANTORE U J, et al. Relationship between photo inhibition of photosynthesis, D1 protein turnover and chloroplast structure: effects of protein synthesis inhibitors[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1994, 17(1):55-64.
- [40] EVANS C C, QADERI M M. Supplemental nitrogen alleviates the negative effects of higher temperature on the vegetative growth of canola regardless of carbon dioxide concentration[J]. *Plant Stress*, 2024, 13:100521.
- [41] 郝立生, 马宁, 何丽焯. 2022年长江中下游夏季异常干旱高温事件之环流异常特征[J]. 干旱气象, 2022, 40(5):721-732. HAO L S, MA N, HE L Y. Circulation anomalies characteristics of the abnormal drought and high temperature event in the middle and lower reaches of the Yangtze River in summer of 2022[J]. *Journal of Arid Meteorology*, 2022, 40(5):721-732.
- [42] 张方静, 罗峰, 谭殷殷, 等. 高温胁迫对月季生理特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 河南农业科学, 2019, 48(4):108-115. ZHANG F J, LUO F, TAN Y Y, et al. Effects of high temperature stress on the physiological characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of Chinese rose[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2019, 48(4):108-115.
- [43] 王佩玲, 许育彬, 宋淑英, 等. 大气CO<sub>2</sub>浓度倍增和施氮对冬小麦光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31(1):144-151. WANG P L, XU Y B, SONG S Y, et al. Effect of doubled atmospheric CO<sub>2</sub> and nitrogen application on photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence character of winter wheat[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, 31(1):144-151.
- [44] LIN Y C, HU Y G, REN C Z, et al. Effects of nitrogen application on chlorophyll fluorescence parameters and leaf gas exchange in naked oat[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, 12(12):2164-2171.
- [45] 姜倩倩, 刘超, 胡正华, 等. 不同CO<sub>2</sub>浓度升高和氮肥水平对水稻叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(12):4953-4962. JIANG Q Q, LIU C, HU Z H, et al. Effects of different levels of elevated CO<sub>2</sub> concentration and nitrogen fertilization on chlorophyll fluorescence characteristics of rice[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(12):4953-4962.
- [46] 张卫建, 陈长青, 江瑜, 等. 气候变暖对我国水稻生产的综合影响及其应对策略[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(4):805-811. ZHANG W J, CHEN C Q, JIANG Y, et al. Comprehensive influence of climate warming on rice production and countermeasure for food security in China[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2020, 39(4):805-811.
- [47] 赵玉国, 王新忠, 吴沿友, 等. 高温胁迫及恢复对水稻叶绿素荧光动力学特性和保护酶活性的影响[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(27):16487-16488, 16625. ZHAO Y G, WANG X Z, WU Y Y, et al. Effects of high temperature stress and recovery on PS II dynamic characteristics and protective enzyme activities of rice (*O. sativa* L.) [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2011, 39(27):16487-16488.
- [48] WANG Y L, WANG L, ZHOU J X, et al. Research progress on heat stress of rice at flowering stage[J]. *Rice Science*, 2019, 26(1):1-10.
- [49] 李岩宸, 杨再强, 杨立, 等. 苗期高温高湿条件对黄瓜叶片光系统II中心叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业气象, 2022, 43(11):912-922. LI Y C, YANG Z Q, YANG L, et al. Effects of high temperature and high humidity conditions at seedling stage on the chlorophyll fluorescence characteristics in the center of photosystem II of cucumber leaves[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2022, 43(11):912-922.
- [50] 徐辉, 李磊, 李庆会, 等. 大气CO<sub>2</sub>浓度与温度升高对茶树光合系统及品质成分的影响[J]. 南京农业大学学报, 2016, 39(4):550-556. XU H, LI L, LI Q H, et al. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature on photosynthesis system and quality components in tea plant[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2016, 39(4):550-556.
- [51] GUO P, REN J Y, SHI X L, et al. Optimized nitrogen application ameliorates the photosynthetic performance and yield potential in peanuts as revealed by OJIP chlorophyll fluorescence kinetics[J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1):774.
- [52] XU C C, ZHANG K H, ZHU W Y, et al. Large losses of ammonium-nitrogen from a rice ecosystem under elevated CO<sub>2</sub>[J]. *Science Advances*, 2020, 6(42):eabb7433.
- [53] ZHAO Y F, ZHAO Y G, PENG Y X, et al. Nitrogen regulated reactive oxygen species metabolism of leaf and grain under elevated temperature during the grain-filling stage to stabilize rice substance accumulation[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2025, 229:106037.

(责任编辑:宋潇)