

高 CO₂ 浓度和遮荫对小麦叶片光能利用特性及产量构成因子的影响*

于显枫¹ 张绪成^{1,2**}

(1. 甘肃省农业科学院 农业部西北作物抗旱栽培与耕作重点开放实验室 兰州 730070;

2. 中国农业大学资源与环境学院 北京 100094)

摘 要 CO₂ 和光能是植物光合作用的动力和底物, 它们的变化必然引起植物光合特性和生长的变化。研究大气 CO₂ 浓度和光强变化对植物光合生理的影响, 有利于认识作物对全球生态变化的生理响应机制。试验以高大气 CO₂ 浓度和遮荫为处理手段, 通过测定小麦(*Triticum aestivum*)旗叶的光合气体交换参数、光强-光合速率响应曲线和产量构成因子, 分析光强-光能利用效率之间的关系, 研究高大气 CO₂ 浓度(760 μmol·mol⁻¹)和遮荫对小麦叶片光合特性及产量构成因子的影响。结果表明, 高大气 CO₂ 浓度下, 小麦叶片的净光合速率(P_n)增加; 同时最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)显著升高; 遮荫处理使小麦叶片的 P_{nmax} 、 LSP 、 LCP 降低。正常光照下大气 CO₂ 浓度升高使小麦叶片呼吸速率(R_d)显著下降, 遮荫后大气 CO₂ 浓度升高对 R_d 无显著影响。大气 CO₂ 浓度升高能显著提高小麦叶片表观量子效率(AQY), 而遮荫对 AQY 的影响因大气 CO₂ 浓度而异, 高大气 CO₂ 浓度下遮荫使 AQY 显著提高, 正常大气 CO₂ 浓度下遮荫则使 AQY 明显下降。高大气 CO₂ 浓度下遮荫使小麦株高、穗长增加, 而穗粒数、单株穗粒重、千粒重减小。受光合特性的变化和光强限制, 高大气 CO₂ 浓度下遮荫使小麦叶片呼吸增强, 导致 P_n 下降, 不利于干物质积累和籽粒产量的形成。

关键词 小麦 旗叶 高 CO₂ 浓度 遮荫 光合作用 产量构成因子

中图分类号: Q945.11; S158 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2012)07-0895-06

Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration and shading on leaf light utilization and yield of wheat

YU Xian-Feng¹, ZHANG Xu-Cheng^{1,2}

(1. Key Laboratory of Northwest Crop Drought-resistant Farming, Ministry of Agriculture; Gansu Academy of Agriculture Sciences, Lanzhou 730070, China; 2. College of Resources and Environment, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract CO₂ and light energy are dynamic substrates of plant photosynthesis. Changes in CO₂ concentration and light energy intensity lead to corresponding changes in the characteristics of plant photosynthesis and growth. It was therefore critical to study the effect of atmospheric CO₂ concentration and light intensity on plant photosynthesis which could foster further understanding of the response of terrestrial ecosystem to global climate change. This study analyzed the elevated atmospheric CO₂ concentration (760 μmol·mol⁻¹) and shading effects on wheat light utilization and yield. In the study, CO₂ concentrations and light intensity were set up and measures were taken on photosynthetic gas exchange parameters, light-photosynthetic response curves and yield. The relationship between light intensity and light use efficiency was analyzed and then elevated atmospheric CO₂ concentration (760 μmol·mol⁻¹) and shading effects on wheat photosynthesis and yield determined. Result showed that compared with normal CO₂ concentration, net photosynthetic rate (P_n), maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}), light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP) of wheat leaves increased significantly under elevated atmospheric CO₂ concentration. However, under shading conditions, P_{nmax} , LSP and LCP decreased. Under normal and elevated atmospheric CO₂ concentrations, dark respiration rate

* 国家自然科学基金项目(30800668), 农业部西北作物抗旱栽培与耕作重点开放实验室、甘肃省旱作区水资源高效利用重点实验室项目(HNSJJ-201104)和甘肃省自然科学基金项目(1107RJZA208)资助

** 通讯作者: 张绪成(1973—), 男, 博士, 副研究员, 主要从事作物生理生态方面的研究。E-mail: gszhangxuch@163.com

于显枫(1981—), 女, 硕士, 研究实习员, 主要从事作物生理生态方面的工作。E-mail: jackey_xf@126.com

收稿日期: 2011-11-23 接受日期: 2012-03-07

(R_d) of wheat leaves decreased significantly. However, shading and elevated atmospheric CO_2 concentration had no significant effect on R_d . Apparent quantum yield (AQY) of wheat leaves increased significantly with increasing atmospheric CO_2 concentration. Conversely, the effect of shading on AQY changed with changes in atmospheric CO_2 concentration. While shading significantly increased AQY under elevated atmospheric CO_2 concentration, it significantly decreased AQY under normal CO_2 concentration. While plant height and spike length increased significantly under elevated atmospheric CO_2 concentration and shading, grain number, grain weight per spike and 1000-grain weight decreased significantly. Because of changes in photosynthetic characteristics and limitations in light intensity, wheat leaf respiration increased under elevated atmospheric CO_2 concentration and shading conditions. This resulted in the decline of P_n , which limited dry mass accumulation and grain yield formation.

Key words Wheat, Flag leaf, Elevated CO_2 concentration, Shading condition, Photosynthesis, Yield and its component

(Received Nov. 23, 2011; accepted Mar. 7, 2012)

CO_2 是植物光合作用的原料之一, 大气 CO_2 浓度变化必然影响到植物生长的生理过程^[1-5]。随大气 CO_2 浓度的增加, 作物叶片的氮含量下降, 光能利用效率降低, 但光合速率显著升高^[2,6]。这主要是在高大气 CO_2 浓度下, 叶片氮含量的减少使叶片 Rubisco 酶含量和活性降低, 资源实现合理性再分配所造成的; 但也有研究表明, 随着环境高 CO_2 浓度持续时间的延长, 小麦叶片产生了光合适应现象^[7], 其他作物也有相似表现, 一般认为是由于“源库”平衡关系被破坏造成的产物积累反馈抑制。

光合作用是小麦产量形成的物质基础, 而光照强度是影响作物光合作用最重要的环境因子^[2]。光照不仅为植物光合作用提供能量, 对植物的生长发育、气孔开闭、酶活性、基因表达等均有重要的调节作用^[7-9], 同时对植物叶片的气体交换能力、光饱和点和光补偿点等均具有显著影响^[10]。许多研究表明, 遮荫通常降低单叶的净光合速率^[11-13], 这与遮荫条件下使气孔导度降低有关。而王凯等^[14]通过不同光强浓度处理黄菠萝幼苗, 研究发现遮荫处理的黄菠萝幼苗光合效率高于自然光处理, 表明黄菠萝幼苗利用弱光能力较强, 有利于有机物质的积累, 适应遮荫环境。然而, 目前对 CO_2 浓度和光强变化对小麦光合特性的互作方面缺乏研究。通过分析两因素互作对小麦叶片光合特性及产量构成因子的影响, 有助于进一步认识作物对高大气 CO_2 浓度升高的生理响应机制。本研究利用开顶式气室模拟大气 CO_2 浓度升高, 测定小麦旗叶的光合气体交换参数、光强-光合速率响应曲线、光强-光能利用效率和产量构成因子, 分析不同光照强度对小麦旗叶光合生

理特性的影响, 讨论高大气 CO_2 浓度及不同光照条件对小麦光合参数、光能利用效率和产量构成因子的影响, 进一步明确高大气 CO_2 浓度下遮荫对小麦叶片光合作用的影响机制。

1 材料和方法

1.1 试验设计

于 2010 年在甘肃省农业科学院农业部西北作物抗旱栽培与耕作重点开放实验室试验场进行盆栽试验。供试土壤先过筛(30 目), 装入高 38 cm、内径为 25 cm(上)和 20 cm(下)的陶瓷盆, 每盆装 7 kg 风干土。供试土壤为黄麻土, 有机质含量为 $13.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 全氮为 $1.11 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 水解氮为 $118.43 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 田间持水量为 23.76%。试验材料为春小麦品种“宁春 4 号”, 采用双因素完全随机设计, 利用开顶式培养室模拟大气 CO_2 浓度升高, 在小麦全生育期进行大气 CO_2 浓度处理, 设置 CO_2 浓度分别为: $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (正常大气 CO_2 浓度)和 $760 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (升高大气 CO_2 浓度); 两个光照强度分别为自然光照和遮荫, 用黑色尼龙网遮荫, 使遮荫处理的光照强度为自然光照的 $60\% \pm 5\%$ 。试验处理见表 1。每处理 10 个重复, 共计 40 盆。处理氮肥施用量为 $1.4 \text{ g(N)} \cdot \text{盆}^{-1}$ 和磷肥施用量为 $0.56 \text{ g(P}_2\text{O}_5) \cdot \text{盆}^{-1}$ 。

将籽粒饱满、大小基本一致、子叶完整的小麦种子用 3% 的双氧水消毒 5 min 后, 用去离子水洗净于 4 月 1 日播种, 在小麦 4 叶期每盆定植 15 株。肥料作为底肥一次施入, 在小麦生长的全生育期进行 CO_2 浓度处理; 4 叶期开始遮荫处理, 直到收获; 水分控制在田间持水量的 85%, 每天用称重法确定水

表 1 试验处理设计表
Table 1 Design of experimental treatments

处理名称 Name of treatment	处理 Treatment
ETS	高大气 CO_2 浓度($760 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 自然光照 Elevated atmospheric CO_2 concentration ($760 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) and 100% natural sunlight
ETC	高大气 CO_2 浓度($760 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 遮荫处理 Elevated atmospheric CO_2 concentration ($760 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) and 60% natural sunlight
ATS	正常大气 CO_2 浓度($400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 自然光照 Ambient atmospheric CO_2 concentration ($400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) and 100% natural sunlight
ATC	正常大气 CO_2 浓度($400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 遮荫处理 Ambient atmospheric CO_2 concentration ($400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) and 60% natural sunlight

分补充量, 直到 7 月 1 日收获小麦。在抽穗期进行各参数的测定。

试验在大田开顶式气室内进行, 气室面积 2.8 m×3 m, 高 2.5 m。该气室利用换气扇将新鲜空气从外部吸入, 用 8 根输气管道在距地面 30 cm 处将 CO₂ 均匀地分布于整个室内, 并通过顶部开放处将 CO₂ 排出, 进行空气和 CO₂ 循环。CO₂ 浓度升高系统由一个与 CO₂ 浓度监测仪(ADC Ltd, UK)相连接的压缩 CO₂ 钢瓶(液态 CO₂, 纯度为 99.99%, 核工业 504 工厂提供)组成, 监测仪通过控制阀门 24 h 监视和调节 CO₂ 浓度变化, 并将换气扇电源与控制阀门相连, 使 CO₂ 供气与空气循环同步进行, 室内风速小于 0.5 m·s⁻¹。气室内光源为自然光, 温度通过顶部气体流通和换气扇气体交换控制在外界温度±1.5 °C 内, 对照气室内的平均温度和相对湿度分别为 28.1 °C/20.3 °C(昼/夜)和 42.4%/67.9%(昼/夜), 温度范围为 15.3~33.5 °C(昼)和 8.5~25.8 °C(夜); 处理气室内的平均温度和相对湿度分别为 28.3 °C/20.4 °C 和 42.6%/68.1%(昼/夜), 温度范围为 16.2~34.1 °C(昼)和 8.5~26.1 °C(夜), 并且遮荫处理的温度和不遮荫处理的温度相同。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 光合气体交换参数

在小麦抽穗期选择晴天, 用 Li-6400 型光合作用测定系统(Li-Cor, 美国)于早晨 8:30—11:30 进行光合参数测定, 叶室 CO₂ 浓度为 400 μmol·mol⁻¹, 每处理选择 5 盆中长势一致的 1 株进行光强-光合速率(PAR-P_n)曲线的测定。测定过程中用 Li-Cor 公司生产的 Li-6400-01 液化 CO₂ 钢瓶提供不同的 CO₂ 浓度。PAR-P_n 曲线用 Li-6400 型光合作用测定系统进行自动测量, 光响应曲线的光强(μmol·m⁻²·s⁻¹)梯度为 0、50、100、200、300、400、600、1 200、1 600、2 000, 测定的最小匹配时间为 60 s, 最大匹配时间为 120 s。叶片瞬时光能利用效率(Light use efficiency, LUE)用公

式计算, 即 $LUE = P_n / PAR^{[15-16]}$ 。

1.2.2 光合参数

采用植物光合作用对光响应的直角双曲线修正模型^[17] $P_n(I) = \alpha(1-\beta I)/(1+\gamma I)I - R_d$, 式中 α 是光响应曲线的初始量子效率, I 为光量子通量密度, β 为修正系数, γ 为初始量子效率与植物最大光合效率之比, 即 $\gamma = \alpha / P_{nmax}$ (P_{nmax} 是植物的最大净光合速率), R_d 为暗呼吸速率。根据该模拟方程, 利用统计分析软件(SPSS)进行直角双曲线回归分析, 并通过求导换算可求出如下参数: 光补偿点(LCP, μmol·m⁻²·s⁻¹)、光饱和点(LSP, μmol·m⁻²·s⁻¹)、暗呼吸速率(R_d , μmol·m⁻²·s⁻¹)、表观量子效率(AQY, μmol·mol⁻¹)等参数。

1.2.3 产量

收获时, 每处理选取 10 株完整植株对植株干重、株高、穗长、穗粒数等指标进行考种。

1.3 数据处理

采用 DPS 统计分析软件进行单因素方差分析, 并用 LSD 法对各处理间的差异显著性在 5% 水平上进行检验。

2 结果与分析

2.1 高 CO₂ 浓度和遮荫对小麦叶片光强-光合速率/光能利用效率的影响

由图 1 可知, 高大气 CO₂ 浓度处理的小麦叶片净光合速率(P_n)高于正常大气 CO₂ 浓度处理。光照强度(PAR)在 0~600 μmol·m⁻²·s⁻¹ 范围内, 高大气 CO₂ 浓度条件下, 遮荫和自然光照处理的小麦叶片 P_n 无明显差异; 而当 PAR 在 600~2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹, 自然光照处理的小麦叶片 P_n 较遮荫提高。高大气 CO₂ 浓度自然光照(ETS)、正常大气 CO₂ 浓度自然光照(ATS)、正常大气 CO₂ 浓度遮荫(ATC)处理的小麦叶片光强-光能利用效率(PAR-LUE)响应过程基本相似, 而在低光强(0~400 μmol·m⁻²·s⁻¹)条件下, 随着 PAR

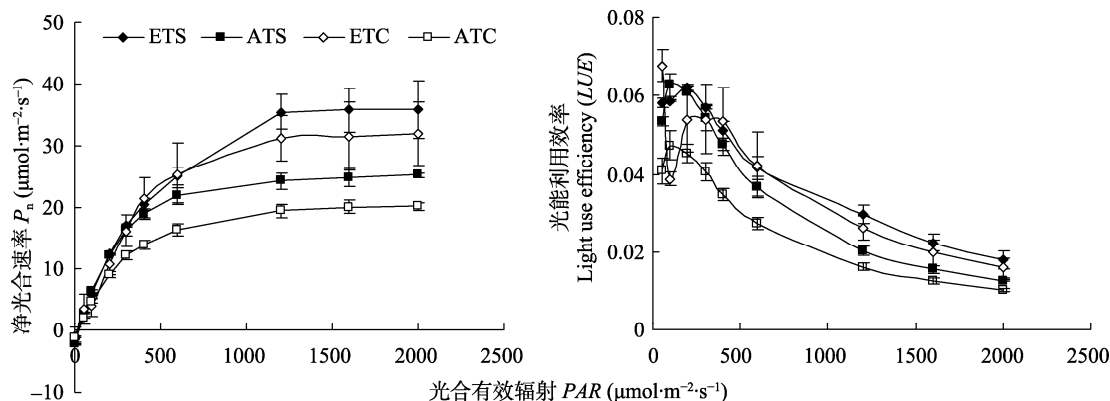


图 1 高大气 CO₂ 浓度和遮荫对小麦叶片 PAR-P_n 和 PAR-LUE 响应曲线

Fig. 1 Response curves of PAR-P_n and PAR-LUE of wheat leaves under elevated atmospheric CO₂ concentration and shading

的增高, 光能利用效率(LUE)表现为上升趋势, 在 $200\sim 400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 达到峰值。而 ETC 处理的小麦叶片 LUE 在 $200\sim 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 达到峰值, 且 ETC 处理的小麦叶片 LUE 在 $300\sim 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 高于其他处理。随着 PAR 的增加(大于 $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), LUE 表现为逐渐降低。高大气 CO_2 浓度遮荫处理大于正常大气 CO_2 浓度处理的小麦叶片 LUE 。这表明高大气 CO_2 浓度下遮荫可以提高小麦叶片的 LUE 。

2.2 高 CO_2 浓度和遮荫对小麦叶片光能利用特性的影响

表 2 结果表明, 大气 CO_2 浓度升高使小麦叶片最大净光合速率(P_{max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)升高, 而遮荫则使之降低, 达显著性差异。正常光照下, 大气 CO_2 浓度升高使小麦叶片呼吸速率(R_d)显著下降; 遮荫后, 大气 CO_2 浓度升高则使 R_d 升高, 但二者无显著差异。高大气 CO_2 浓度下遮荫使 R_d 升高, 而正常大气 CO_2 浓度下遮荫则使 R_d 下降。大气 CO_2 浓度升高能显著提高小麦叶片表观量子效率(AQY), 如 ETC 处理的 AQY 较 ATC 增加 45.90%; 遮荫对 AQY 的影响因大气 CO_2 浓度的不同而异, 高大气 CO_2 浓度下遮荫使 AQY 显著提高, 正常大气 CO_2 浓度下遮荫使 AQY 明显下降。表明植物遮荫后光补偿点和光饱和点降低, 有利于其在弱光环境下更有效地利用光能同化 CO_2 。

2.3 高 CO_2 浓度和遮荫对小麦株高、干物重及产量构成因子的影响

由表 3 可知, 遮荫后小麦株高增加, ETC 处理的小麦株高较 ETS 处理提高 15.57%, ATC 处理较 ATS 处理增加 4.07%。大气 CO_2 浓度对株高的影响因 PAR 而异, 自然光照条件下, ATS 处理的小麦株高较 ETS 提高 4.59%; 遮荫条件下, ETC 处理较 ATC 处理增加 6.17%, 但无显著差异。高大气 CO_2 浓度下, 自然光照处理的小麦干物质重大于其他处理, 分别较 ATS、ETC、ATC 增加 41.06%、75.90%和 117.91%。遮荫使小麦植株干物质重显著降低, ETS 处理的小麦干物质重较 ETC 增加 75.90%, ATS 处理较 ATC 增加 54.47%。

遮荫和大气 CO_2 浓度升高对小麦穗长无显著影响。遮荫后, ETC 处理的小麦穗长较 ATC 高 7.29%, 且 ETC 处理最高。遮荫使小麦穗粒数显著下降, 如 ETS 处理的小麦穗粒数较 ETC 增加 10.22%; 但大气 CO_2 浓度增高对穗粒数无明显影响。ETS 处理的小麦单株粒重最高, 分别较 ATS、ETC 和 ATC 增加 20%、35.44%和 54.44%, 表明大气 CO_2 浓度升高有利于籽粒干物质积累, 遮荫则使之下降。自然光照处理的小麦千粒重大于遮荫处理; 且 ETS 处理的千粒重较 ETC 增加 34.34%; 大气 CO_2 浓度升高后千粒重有微弱增加。

表 2 高大气 CO_2 浓度和遮荫对小麦叶片最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率及表观量子效率的影响
Table 2 Effects of elevated atmospheric CO_2 concentration and shading on P_{max} , LSP , LCP , R_d , AQY of wheat leaves

处理 Treatment	最大净光合速率 P_{max} [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$]	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$]	表观量子效率 AQY ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)
ETS	37.04±0.969a	2 028±157.513a	28.07±1.076a	1.49±0.215b	0.074±0.003b
ATS	25.49±0.960c	1 327±48.912c	23.06±0.626b	2.29±0.036a	0.071±0.002b
ETC	31.48±1.046b	1 524±8.591b	20.44±1.536c	1.82±0.0019ab	0.089±0.003a
ATC	19.19±0.356d	965±20.154d	14.10±2.015d	1.26±0.0454ab	0.061±0.002c

不同字母表示不同处理测定结果在 5%水平上差异显著, 下同。Data with different letters are significantly different at 0.05 level according to Anova results tested by LSD.

表 3 高大气 CO_2 浓度和遮荫对小麦株高、干物重、产量构成的影响

Table 3 Effects of elevated atmospheric CO_2 concentration and shading on plant dry mass, plant height and yield component of wheat

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	干物重 Dry weight (g plant ⁻¹)	穗长 Spike length (cm)	穗粒数 Grain number per ear	粒重 Grain weight (g plant ⁻¹)	千粒重 1000-grain weight (g)
ETS	61.0±0.739b	2.92±0.161a	9.6±0.198a	30.2±2.588a	1.2±0.151a	41.164±0.963a
ATS	63.8±1.769b	2.07±0.132b	9.7±0.399a	29.6±1.602a	1.0±0.058b	39.384±0.981a
ETC	70.5±2.919a	1.66±0.035c	10.3±0.536a	27.4±3.204b	0.9±1.288c	30.997±0.614b
ATC	66.4±1.963a	1.34±0.057d	9.6±0.232a	25.2±2.338b	0.8±0.124c	28.483±0.757b

3 讨论

光合作用是植物生长发育的原动力^[18-19], 光照是植物进行光合作用的能量来源^[20], 不同光照强度

将导致叶绿素、可溶性蛋白含量和光合酶活性的变化, 其直接表现形式是植物光合气体交换能力受到影响^[21-22]。90%的植物干物质来自光合作用, 光能利用效率的大小是决定植物生产力高低的重要因

素。本研究表明, 高大气CO₂浓度下遮荫处理小麦叶片的 P_n 和 LUE 均高于正常大气CO₂浓度下自然光照处理。说明高大气CO₂浓度下遮荫处理小麦叶片的 P_n 高于自然光处理, 表明在弱光条件下, 小麦叶片利用弱光能力较强, 有利于有机物质积累; 同时小麦叶片单位叶面积的叶绿体数目减少, 但叶绿体变大, 叶绿素含量增加。光合作用的 LCP 、 LSP 、 P_{nmax} 和 AQY 是反映光能利用能力和效率的重要指标^[23]。艾希珍等^[24]研究发现黄瓜光合作用的 LCP 、 LSP 均随遮荫程度增大而降低。王凯等^[14]研究表明遮荫处理的黄菠萝幼苗 LCP 、 LSP 低于自然光照处理。本研究表明, 遮荫处理小麦叶片的 P_{nmax} 、 LCP 、 LSP 均低于自然光照处理, 小麦叶片的光补偿点降低, 意味着小麦叶片在较低光强下就开始了有机物质正向增长; 光饱和点的降低表明光合作用速率随着光量子密度增大而迅速增加, 且很快达到最大效率。因而, 较低的光补偿点和光饱和点使植物在弱光条件下以最大能力利用光量子密度, 进行最大可能的光合作用, 从而提高有机物质积累, 满足其生存生长的能量需要。表观量子效率(AQY)是光合作用中光能转化最大效率的一种度量, 可正确反映对弱光的利用程度, 曲线斜率越大表明植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体利用弱光的能力越强^[25]。本研究表明, 高大气CO₂浓度下遮荫处理的小麦叶片 AQY 均显著高于自然光照处理, 表明高大气CO₂浓度下小麦对弱光环境具有一定的适应和利用能力, 可通过提高光量子效率来适应外界光强的降低, 从而提高光合速率。另外, 高大气CO₂浓度条件下, 遮荫处理的小麦叶片暗呼吸速率(R_d)显著低于正常光照处理, 表明遮光处理能够减弱高大气CO₂浓度条件下小麦叶片的呼吸消耗, 利于减少因呼吸而消耗的有机物, 以保证在较低 P_n 下进行有机物积累, 从而在弱光环境下保持一定的生物量和竞争能力。

国内外学者已经对大气 CO₂ 浓度升高对作物的生长发育、产量、生理生化等方面做了大量研究, 认为大气 CO₂ 浓度升高能促进作物生长发育, 显著提高作物产量^[4,26-27]。Kobayashi^[28]研究表明, 大气 CO₂ 浓度增加会增加水稻植株的总生物量和根、茎、叶、穗的生物量。黄建晔等^[29]研究表明高大气 CO₂ 浓度能缩短水稻的生育期, 显著增加分蘖数, 极显著增加穗数, 提高结实率。Christy 等^[30]研究表明, 遮光降低叶片光合速率, 导致作物产量降低; 李霞等^[31]认为产量的下降与千粒重和结实率的下降有关。本研究表明高大气 CO₂ 浓度条件下遮荫与正常大气 CO₂ 浓度条件下遮荫相比小麦的生物量和产量有所增加, 同时小麦叶片的 P_n 和 LUE 也增加, 高大气

CO₂ 浓度促进小麦前期营养生长, 光合作用能力提高, 使潜在碳库(如籽粒)得到了充实。籽粒数增多和空瘪颗粒减少说明有新的碳库产生, 贮存多余的碳水化合物, 以调节“库-源”平衡, 利于小麦正常生长, 提高产量。大气 CO₂ 浓度增加对小麦生理代谢的直接影响是引起 P_n 提高, 随着小麦生育期进程的推进, P_n 提高幅度呈上升趋势, 其可能机制一般认为是 3 个方面因素造成的^[5], 其一是长期高大气 CO₂ 浓度下, 叶片 Rubisco 蛋白含量及活性降低; 其二是随着大气 CO₂ 浓度增加, P_n 的提高使光合产物合成超过运输和利用能力时, “库-源”关系发生变化, 造成光合产物的反馈抑制; 其三, 高大气 CO₂ 浓度下, 遮荫可以提高小麦叶片的光能利用效率, 从而提高了小麦叶片 P_n , 小麦产量提高。在许大全^[25]的研究中也证实了这一点, 光合速率是与产量呈正相关的。可见小麦在高大气 CO₂ 浓度条件下光合能力的提高是动态过程, 对小麦产量的综合影响, 还需做进一步深入研究。

参考文献

- [1] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO₂ 浓度升高的反应[J]. 生态学报, 1998, 18(5): 529-537
- [2] 杨连新, 李世峰, 王余龙, 等. 开放式空气二氧化碳浓度增高对小麦产量形成的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(1): 75-80
- [3] 李伏生, 康绍忠, 张富仓. 大气 CO₂ 浓度和温度升高对作物生理生态的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 13(9): 1169-1173
- [4] Kruse J, Hetzger I, Mai C, et al. Elevated pCO₂ affects N-metabolism of young poplar plants (*Populus tremula* × *P. alba*) differently at deficient and sufficient N-supply[J]. New Phytologist, 2003, 157(1): 65-81
- [5] Hui J A, Ye Q S. Effects of elevated CO₂ concentration on photosynthesis, growth and development of the bromeliad guzmania[J]. Journal of Plant Ecology, 2008, 32(2): 424-430
- [6] 张绪成, 张福锁, 于显枫, 等. 氮素对高大气 CO₂ 浓度下小麦叶片光合功能的影响[J]. 作物学报, 2010, 36(8): 1362-1370
- [7] 牟会荣, 姜东, 戴延波, 等. 遮荫对小麦旗叶光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2008, 41(2): 599-606
- [8] Guan Y X, Lin B, Ling B Y. The interactive effects of growth light condition and nitrogen supply on maize (*Zea mays* L.) seedling photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen[J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26(6): 806-812
- [9] 刘贤赵, 康绍忠, 周吉福. 遮荫对作物生长影响的研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 2001, 19(4): 65-73
- [10] He M R, Wang Z L, Gao S P. Analysis on adaptability of wheat cultivars to low light intensity during grain filling[J].

- Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(5): 640–644
- [11] 关义新, 林葆, 凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 806–812
- [12] Ma B L, Morrison M J, Dwyer L M. Canopy light reflectance and field greenness to assess nitrogen fertilization and yield of maize[J]. Agronomy Journal, 1996, 88(6): 915–920
- [13] 杨兴洪, 邹琦, 赵世杰. 遮荫和全光下生长的棉花光合作和叶绿素荧光特征[J]. 植物生态学报, 2005, 29(1): 8–15
- [14] 王凯, 朱教君, 于立忠, 等. 遮荫对黄波罗幼苗的光合特性及光能利用效率的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33(5): 1003–1012
- [15] 夏江宝, 张光灿, 刘京涛, 等. 美国凌霄光合生理参数对水分与光照的响应[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(5): 13–18
- [16] Long S P, Baker N R, Raines C A. Analysing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration[J]. Plant Ecology, 1993, 104/105(1): 33–45
- [17] 叶子飘, 王建林. 植物光合-光响应模型的比较分析[J]. 井冈山学院学报: 自然科学版, 2009, 30(2): 9–13
- [18] Chaturvedi G S, Ingram K T. Growth and yield of lowland rice in response to shade and drainage[J]. Philipp J Crop Sci, 1989, 14(2): 61–67
- [19] Demotes-Mainard S, Jeuffroy M H. Effects of nitrogen and radiation on dry matter and nitrogen accumulation in the spike of winter wheat[J]. Field Crops Research, 2004, 87(2/3): 221–233
- [20] Sharkey T D, Badger M R, von Caemmerer S, et al. Increased heat sensitivity of photosynthesis in tobacco plants with reduced rubisco activase[J]. Photosynthesis Research, 2001, 67(1/2): 147–156
- [21] Thangaraj M, Sivasubram A V. Effects of low light intensity on growth and productivity of irrigated rice[J]. Madras Agricultural Journal, 1990, 77: 220–224
- [22] 李利, 张希明. 光照对胡杨幼苗定居初期生长状况和生物量分配的影响[J]. 干旱区研究, 2002, 19(2): 31–34
- [23] 李西文, 陈士林. 遮荫下高原濒危药用植物川贝母 (*Fritillaria cirrhosa*) 光合作用和叶绿素荧光特征[J]. 生态学报, 2008, 28(7): 3438–3446
- [24] 艾希珍, 郭延奎, 马兴庄, 等. 弱光条件下日光温室黄瓜需光特性及叶绿体超微结构[J]. 中国农业科学, 2004, 37(2): 268–273
- [25] 许大全. 光合速率、光合效率与作物产量[J]. 生物学通讯, 1999, 34(8): 8–10
- [26] Wang J L, Yu G R, Wang B L, et al. Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice to light intensity and CO₂ concentration in northern China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2005, 29(1): 16–25
- [27] 刘贤赵, 康绍忠. 番茄不同生育阶段遮荫对光合作用与产量的影响[J]. 园艺学报, 2002, 29(5): 427–432
- [28] Kobayashi K. The experimental study of FACE[J]. Japanese Journal Crop Science, 2001, 70(1): 1–16
- [29] 黄建晔, 杨洪建, 董桂春, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻产量形成的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 13(10): 1210–1214
- [30] Christy A L, Porter C A. Canopy photosynthesis and yield in soybean[M]//Govindjee A, ed. Photosynthesis: Development, Carbon Metabolism and Plant Productivity. Vol II. New York: Academic Press, 1982: 499–511
- [31] 李霞, 严建民, 季本华, 等. 光氧化和遮荫条件下水稻的光合生理特性的品种差异[J]. 作物学报, 1999, 25(3): 301–308