

艾伟伟, 林珊, 张月, 等. 高含量 CO<sub>2</sub> 对不同品种小麦光合性能的影响[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(2): 231-241.  
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2025.02.003

## 高含量 CO<sub>2</sub> 对不同品种小麦光合性能的影响

艾伟伟, 林珊, 张月, 吴一超, 杨在君, 魏淑红  
(西华师范大学生命科学学院, 四川 南充 637000)

**摘要:** 以内麦 9、川麦 44 和中国春为试验材料, 以高含量(约 900  $\mu\text{mol/mol}$ ) CO<sub>2</sub> 为处理, 环境含量(约 410  $\mu\text{mol/mol}$ ) CO<sub>2</sub> 为对照, 测定叶片光合参数、叶绿素相对含量(*SPAD*)、叶绿素荧光参数, 探讨不同品种小麦对 CO<sub>2</sub> 含量升高的响应。结果显示, 高含量 CO<sub>2</sub> 条件下, 3 个品种小麦的净光合速率( $P_n$ )、胞间 CO<sub>2</sub> 含量( $C_i$ ) 和水分利用率(*WUE*) 总体增加, 气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ ) 总体下降; 不同小麦品种的 *SPAD* 对高含量 CO<sub>2</sub> 响应不同, 抽穗期川麦 44、内麦 9 的 *SPAD* 低于对照, 抽穗期和灌浆期中国春的 *SPAD* 高于对照; 3 个小麦品种的最大光化学效率( $F_v/F_m$ ) 总体呈现下降趋势, 但均保持在 0.750 以上, 仍然在健康生理状态范围内; 中国春在拔节期和抽穗期出现 K-波段与 L-波段, 川麦 44 在拔节期、抽穗期、灌浆期出现 K-波段与 L-波段, 内麦 9 在拔节期、灌浆期出现 K-波段与 L-波段, 内麦 9 在抽穗期只出现 K-波段, 说明光系统 II (PS II) 供体侧受损, 中国春在灌浆期没有出现 K-波段与 L-波段, 光反应得以正常进行。中国春单位活性反应中心吸收的能量通量(*ABS/RC*) 在灌浆期显著低于对照, 川麦 44 *ABS/RC*、单位活性反应中心捕获的能量通量( $TR_o/RC$ ) 和单位活性反应中心耗散的总能量( $DI_o/RC$ ) 在抽穗期显著高于对照, 内麦 9 *ABS/RC*、 $TR_o/RC$  在拔节期与灌浆期以及单位活性反应中心传递的电子通量( $ET_o/RC$ )、 $DI_o/RC$  在灌浆期均显著高于对照。综上所述, 在 900  $\mu\text{mol/mol}$  的 CO<sub>2</sub> 含量下, 3 个小麦品种的 CO<sub>2</sub> “施肥效应” 依然显著。中国春对高含量 CO<sub>2</sub> 耐受性相对较强, 而川麦 44 和内麦 9 对高含量 CO<sub>2</sub> 较敏感。3 个小麦品种为了保护叶片免受光氧化损伤, 将吸收的多余光能转化为热, 以减少光抑制作用, 从而保证在高含量 CO<sub>2</sub> 条件下的能量供应, 并促进小麦光合作用的进行。

**关键词:** 小麦; CO<sub>2</sub>; 光合作用; 叶绿素相对含量; 叶绿素荧光

**中图分类号:** Q945.11; S512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025)02-0231-11

## Effects of high CO<sub>2</sub> concentration on photosynthetic performance of different wheat cultivars

AI Weiwei, LIN Shan, ZHANG Yue, WU Yichao, YANG Zaijun, WEI Shuhong  
(College of Life Science, China West Normal University, Nanchong 637000, China)

**Abstract:** To investigate the response of different wheat cultivars to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration, Chinese Spring, Chuanmai 44 and Neimai 9 were used as materials. The photosynthetic parameters, relative chlorophyll content (*SPAD*), chlorophyll fluorescence parameters were determined with high CO<sub>2</sub> concentration (about 900  $\mu\text{mol/mol}$ ) as

treatment and ambient CO<sub>2</sub> concentration (about 410  $\mu\text{mol/mol}$ ) as control. The results showed that net photosynthetic rate ( $P_n$ ), intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) and water utilization rate (*WUE*) of the three wheat varieties increased under high CO<sub>2</sub> concentration, while stomatal conductance ( $G_s$ ) and transpiration rate ( $T_r$ ) decreased. The *SPAD* of Chuanmai 44 and Neimai 9 at heading stage was lower than that of the control, while the

收稿日期: 2024-05-13

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(31501304); 西华师范大学  
国家级一般培育项目(19B039)

作者简介: 艾伟伟(2000-), 女, 贵州毕节人, 硕士研究生, 主要从事  
生物化学与分子生物学研究。(E-mail) 1772862698@qq.  
com

通讯作者: 魏淑红, (E-mail) weishuhong@cwnu.edu.cn

*SPAD* of Chinese Spring at heading stage and filling stage was higher than that of the control, indicating that the *SPAD* of different wheat varieties had different responses to high  $\text{CO}_2$  concentration. The maximum photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) of the three wheat varieties showed a downward trend, but all remained above 0.750, indicating that the three wheat varieties were still within the range of healthy physiological state. Chinese Spring at jointing and heading stage, Chuannmai 44 in jointing period, heading period, filling period showed K-band and L-band, Nemai 9 appeared K-band and L-band at jointing stage and filling stage, and only K-band appeared at heading stage, indicating that the photosystem II (PS II) donor side was damaged. In Chinese Spring, K-band and L-band did not appear at filling stage, and the light reaction could proceed normally. The energy flux absorbed per active reaction center ( $ABS/RC$ ) in Chinese Spring was significantly lower than that of the control at the filling stage.  $ABS/RC$ , energy flux captured per active reaction center ( $TR_o/RC$ ) and total energy dissipated per active reaction center ( $DI_o/RC$ ) of Chuannmai 44 were significantly higher than those of the control at heading stage. The  $ABS/RC$  and  $TR_o/RC$  of Nemai 9 at jointing stage and filling stage, and the electron flux transported per active reaction center ( $ET_o/RC$ ) and  $DI_o/RC$  at filling stage were significantly higher than those of the control. In summary, under the condition of  $900 \mu\text{mol/mol}$   $\text{CO}_2$  concentration, the  $\text{CO}_2$  "fertilization effect" of the three wheat varieties was still significant. Chinese Spring showed relatively strong tolerance to high  $\text{CO}_2$  concentration, while Chuannmai 44 and Nemai 9 were more sensitive to high  $\text{CO}_2$  concentration. In order to protect the leaves from photooxidation damage, the three wheat varieties converted the absorbed excess light energy into heat to reduce the photoinhibition effect, thus ensuring the energy supply under high  $\text{CO}_2$  conditions and promoting the progress of wheat photosynthesis.

**Key words:** wheat;  $\text{CO}_2$ ; photosynthesis; relative chlorophyll content (*SPAD*); chlorophyll fluorescence

根据联合国政府间气候变化专门委员会 (IPCC) 的报告,自 18 世纪以来大气  $\text{CO}_2$  含量一直在升高,预计到 21 世纪末  $\text{CO}_2$  含量将超过  $700 \mu\text{mol/mol}$ ,最坏的情况是  $\text{CO}_2$  含量可能达到  $1\ 100 \mu\text{mol/mol}$ <sup>[1]</sup>。大气  $\text{CO}_2$  含量持续增加会造成全球气温逐渐上升等环境问题,进而影响作物生长。越来越多的研究结果表明, $\text{CO}_2$  作为植物光合作用的底物,其含量的增加有助于提高作物的光合速率,并且一定程度上减轻高温等气候变化对作物产生的负面影响<sup>[2-3]</sup>。因此在当前以及未来持续升高的  $\text{CO}_2$  含量条件下,提高作物利用大气  $\text{CO}_2$  的能力,以期充分利用  $\text{CO}_2$  的“施肥效应”,对于保障全球粮食生产安全意义重大。

通常认为,增加  $\text{CO}_2$  含量有利于增强  $\text{C}_3$  作物的光合作用,最高可增加 50% 的净光合速率<sup>[4]</sup>。当  $\text{CO}_2$  含量由  $390 \mu\text{mol/mol}$  分别增加  $60 \mu\text{mol/mol}$  和  $160 \mu\text{mol/mol}$  并进行灌溉时,玉米叶片净光合速率、光饱和点随  $\text{CO}_2$  含量增加而增加<sup>[5-6]</sup>。当  $\text{CO}_2$  含量升高至  $500 \sim 600 \mu\text{mol/mol}$  时,番茄的净光合速率至少提高 1.8 倍<sup>[7]</sup>。当  $\text{CO}_2$  含量为  $600 \mu\text{mol/mol}$  时,一些木本植物的净光合速率提高 37% ~ 93%<sup>[8]</sup>。Choi 等<sup>[9]</sup> 发现增加  $\text{CO}_2$  含量对植物叶片中光系统 II (PS II) 的活性、光能捕获能力、原初光能转化效率及光合色素含量的提高均有促进作用,有助于光能

转化为生物化学能。

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 作为最重要的  $\text{C}_3$  粮食作物,已被证明对气候和环境变化高度敏感<sup>[10-11]</sup>。高含量的大气  $\text{CO}_2$  在一定程度上促进了光合作用的发生,进而有利于产量的提升<sup>[12-14]</sup>。高含量  $\text{CO}_2$  对叶绿素含量也有影响,但作用方向不确定 (为正或为负)<sup>[15-16]</sup>。 $\text{CO}_2$  含量的升高也增加了小麦叶片 PS II 光合电子传递能力,从而提高作物对逆境的响应能力<sup>[17]</sup>。也有研究结果表明增加大气  $\text{CO}_2$  含量反而降低了小麦叶片光能转换能力<sup>[18]</sup>。尽管有不少学者研究过高含量  $\text{CO}_2$  对小麦光合作用的影响,但这些研究大多集中在特定品种的小麦上,高含量  $\text{CO}_2$  对小麦 PS II 初级反应的影响机制尚不完全清楚。事实上,不同基因型的植物对  $\text{CO}_2$  含量升高的反应不尽相同。光系统的初级反应主要是将光能转化为初级形式的化学能,有效的光合作用涉及光系统对光的最佳吸收以及在随后进行的氧化还原反应中利用吸收的光量子。此外,目前的研究中采用的  $\text{CO}_2$  含量多为  $550 \sim 750 \mu\text{mol/mol}$ ,那么,在未来大气  $\text{CO}_2$  含量继续升高的情况下,更高含量的  $\text{CO}_2$  如何影响不同品种小麦的光合作用?  $\text{CO}_2$  “施肥效应”是否依然显著? 如何影响 PS II 初级反应? 搞清楚这些问题,对于最大程度利用大气  $\text{CO}_2$  含量、培育适合在高含量  $\text{CO}_2$  环境下生长的小麦品种具有重要意义。

义。

本研究拟通过模拟 CO<sub>2</sub> 含量升高,揭示高含量 CO<sub>2</sub>(约 900 μmol/mol) 对不同小麦品种光合作用、SPAD 值以及叶绿素荧光特性的影响,解析不同小麦品种对 CO<sub>2</sub> 含量升高的响应差异,为制定适应未来大气 CO<sub>2</sub> 含量升高条件下小麦生产应对策略以及耐高含量 CO<sub>2</sub> 小麦品种选育提供一定依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与试验设计

试验所用的小麦品种为内麦 9、川麦 44 和中国春。

小麦种子 4 ℃ 春化 2 d 后,在培养皿中培养 7 d,移栽到温室(温度 24 ℃,湿度 65%,光照 16 h/黑暗 8 h)里装有混合土壤(营养土+普通土)的黑色花盆(直径为 10 cm)中生长。按时浇营养液与水。设定 2 个 CO<sub>2</sub> 含量,环境含量 CO<sub>2</sub>(约 410 μmol/mol) 为对照,高含量 CO<sub>2</sub>(约 900 μmol/mol) 为处理。重复 3 次。CO<sub>2</sub> 通过钢瓶装液态纯 CO<sub>2</sub> 提供。CO<sub>2</sub> 气室为 100 cm×100 cm×65 cm 的亚克力透明箱子。装有 CO<sub>2</sub> 的钢瓶与气室内的聚氯乙烯(PVC)管通过软管相连。使用支转子流量计进行 CO<sub>2</sub> 气体的定量后,再由鼓风机送入气室。为避免长时间密闭产生较多的热量导致气室温度升高以及气室缺氧对植株生长不利,气室上方盖子开孔向内倾斜 45°,温室通风条件良好。考虑到夜间不进行光合作用,CO<sub>2</sub> 处理时间为每天 9:00–18:00,其余时间打开盖子。高含量 CO<sub>2</sub> 处理从分蘖期持续到灌浆前期。

### 1.2 测定项目与测定方法

于拔节期、抽穗期、灌浆期测定小麦顶端第 1 片完全展开叶的各项指标。每个重复选取 10 株。

使用 Li-6400 便携式光合仪(美国 LI-COR 公司产品)于上午 9:00–11:30 测定光合参数。在叶片温度 25 ℃,光量子通量密度为 1 450 μmol/(m<sup>2</sup>·s) 的条件下,测定净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 CO<sub>2</sub> 含量( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ ),计算水分利用率( $WUE$ )。

使用 SPAD-502 叶绿素含量测定仪测定叶绿素相对含量(SPAD),每个叶片重复测 5 次,取平均值。

叶绿素荧光参数的测定:叶片黑暗处理 30 min,使用 Handy PEA+植物效率分析仪(英国 Hansatech 公司产品)测定叶片叶绿素荧光参数,并绘制叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)。

### 1.3 数据处理与分析

用 Excel 2016 统计分析数据,用 SPSS 25 进行单因素方差分析(显著性水平为 0.05),用 Origin 2021 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 高含量 CO<sub>2</sub> 对小麦光合作用的影响

当 CO<sub>2</sub> 含量升高后,中国春在抽穗期、灌浆期的  $P_n$  显著高于对照 61.58%、25.96%,川麦 44 的  $P_n$  在 3 个时期显著高于对照 74.74%、35.26%、21.57%,内麦 9 的  $P_n$  在 3 个时期与对照差异均不显著。中国春、川麦 44、内麦 9 的  $P_n$  在生长期均呈现先升高后降低的趋势,在抽穗期达到最大值,分别为 18.85 μmol/(m<sup>2</sup>·s)、17.41 μmol/(m<sup>2</sup>·s)、16.12 μmol/(m<sup>2</sup>·s)(图 1A)。

高含量 CO<sub>2</sub> 处理下,中国春  $G_s$ 、 $T_r$  在拔节期、灌浆期都较对照显著降低;川麦 44 的  $G_s$ 、 $T_r$  在拔节期与对照差异不显著,在抽穗期、灌浆期显著降低;内麦 9 的  $G_s$ 、 $T_r$  在拔节期、抽穗期、灌浆期都较对照显著降低(图 1B、1C);3 个品种小麦  $C_i$  和  $WUE$  在拔节期、抽穗期、灌浆期均较对照显著增加(图 1D、1E)。

### 2.2 高含量 CO<sub>2</sub> 对小麦叶片 SPAD 的影响

从图 1F 可以看出,高含量 CO<sub>2</sub> 处理下,中国春的 SPAD 在拔节期与对照差异不显著,而在抽穗期、灌浆期显著高于对照 14.99%、7.84%;川麦 44 的 SPAD 在抽穗期和灌浆期显著低于对照 7.46% 和 9.42%,内麦 9 的 SPAD 在抽穗期显著低于对照 7.74%。

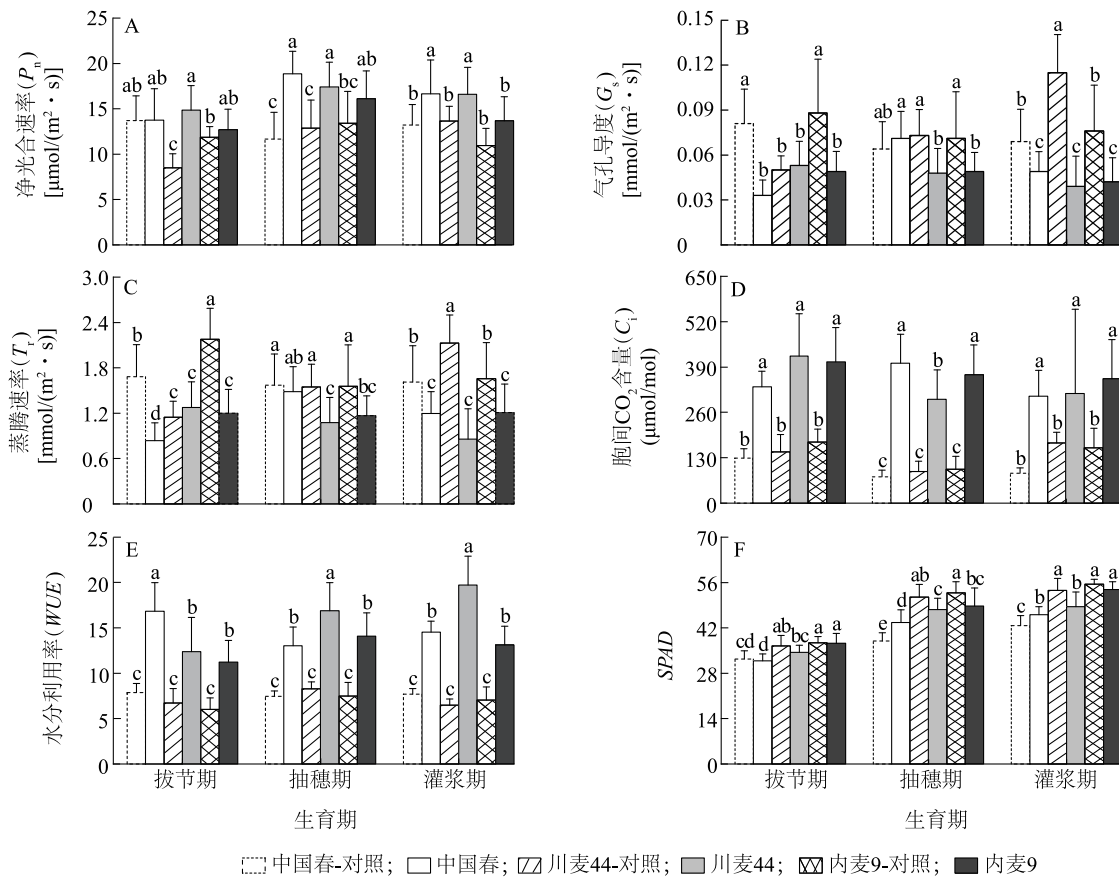
### 2.3 高含量 CO<sub>2</sub> 对小麦叶片光合性能的影响

高含量 CO<sub>2</sub> 处理下,中国春、川麦 44、内麦 9 的叶绿素 a 荧光瞬态曲线均具有典型的 OJIP 曲线特征(图 2A、3A、4A)。为了揭示 CO<sub>2</sub> 含量升高对 PS II 的详细影响,将 OJIP 曲线标准化并分析相对可变荧光动力学曲线  $W_t$  和相对可变荧光差异动力学曲线  $\Delta W_t$ 。

拔节期 3 个品种小麦的 L-波段(L-band)和 K-波段(K-band)均为正值,表示 PS II 反应中心能量连通性降低,PS II 供体侧受损,且受损程度均是内麦 9>中国春>川麦 44(图 2B、2D)。I~P 阶段 3 个品种小麦的半衰期都大于对照(图 2E),而荧光的最大振幅均降低(图 2E),表示光系统 I(PS I)受体侧末端的电子受体库还原速率降低,受体库减小,内麦 9 半衰期最大,荧光最大振幅最小(图 2E)。在 OJIP 瞬态曲线中 J 点相对可变荧光差异曲线( $\Delta J$ )

增加,说明 PS I 受体侧过度还原,抑制还原态电子受体( $QA^-$ )向 PS I 电子传递,导致激发压过高,3 个

品种小麦中内麦 9 增加最大(图 2F)。



不同小写字母表示同一生育期不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

图 1 高含量  $\text{CO}_2$  对小麦光合作用与 SPAD 的影响

Fig.1 Effects of high  $\text{CO}_2$  concentration on photosynthesis and SPAD in wheat

抽穗期中国春与川麦 44 的 L-band 为正值(图 3B),表示两者 PS II 反应中心能量连通性降低,内麦 9 的 L-band 为负值(图 3B),表示其 PS II 能量连通性好,激发能利用率高(图 3B)。3 个品种小麦的 K-band 均为正值,表明 PS II 供体侧受损,受损程度为川麦 44>中国春>内麦 9(图 3D)。中国春的半衰期减小,荧光的最大振幅增加(图 3E),表明其 PS I 受体侧末端的还原速率增大,电子受体库增加;内麦 9 与川麦 44 的半衰期增大,表明两者还原速率降低,但两者电子受体库变化不同,内麦 9 增大而川麦 44 减小(图 3E)。川麦 44 OJIP 瞬态中  $\Delta J$  略有升高,说明 PS II 反应中心捕获的电子向受体侧的传递受到一定抑制,而中国春略有降低,内麦 9 没有明显改变,说明  $QA^-$  向 PS I 电子传递过程正常(图 3F)。

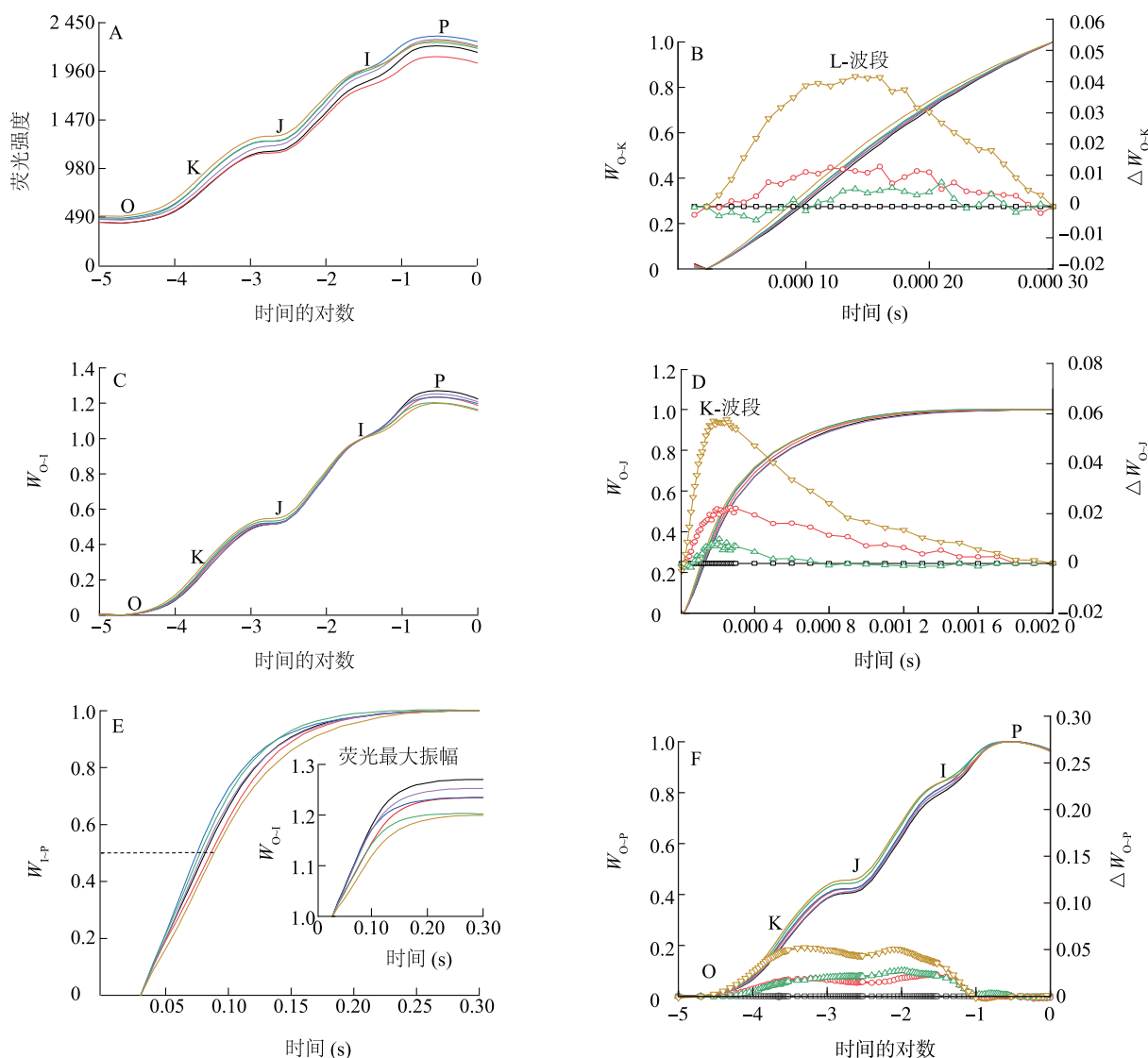
灌浆期川麦 44 和内麦 9 的 L-band 和 K-band

为正值(图 4B、图 4D),说明两者 PS II 供体侧受损,中国春 L-band 和 K-band 均为负值(图 4B、图 4D),表明其激发能利用率高,系统稳定性好。3 个品种小麦 I~P 阶段半衰期都增大(图 4E),说明 PS I 受体侧末端的还原速率降低,而荧光的最大振幅均降低(图 4E),表示 PS I 受体侧末端的电子受体库减少。内麦 9 与川麦 44 OJIP 瞬态中  $\Delta J$  升高(图 4F),说明电子传递过程受到一定抑制,而中国春没有改变,说明  $QA^-$  向 PS I 电子传递过程正常。

#### 2.4 高含量 $\text{CO}_2$ 对小麦叶片叶绿素荧光参数的影响

高含量  $\text{CO}_2$  处理下,中国春在拔节期最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 显著降低,内麦 9 在拔节期、灌浆期分别显著降低至 0.805、0.786。中国春与川麦 44 的最小荧光 ( $F_0$ ) 在 3 个时期与对照无显著差异,内麦 9 的  $F_0$  在灌浆期显著高于对照(表 1)。



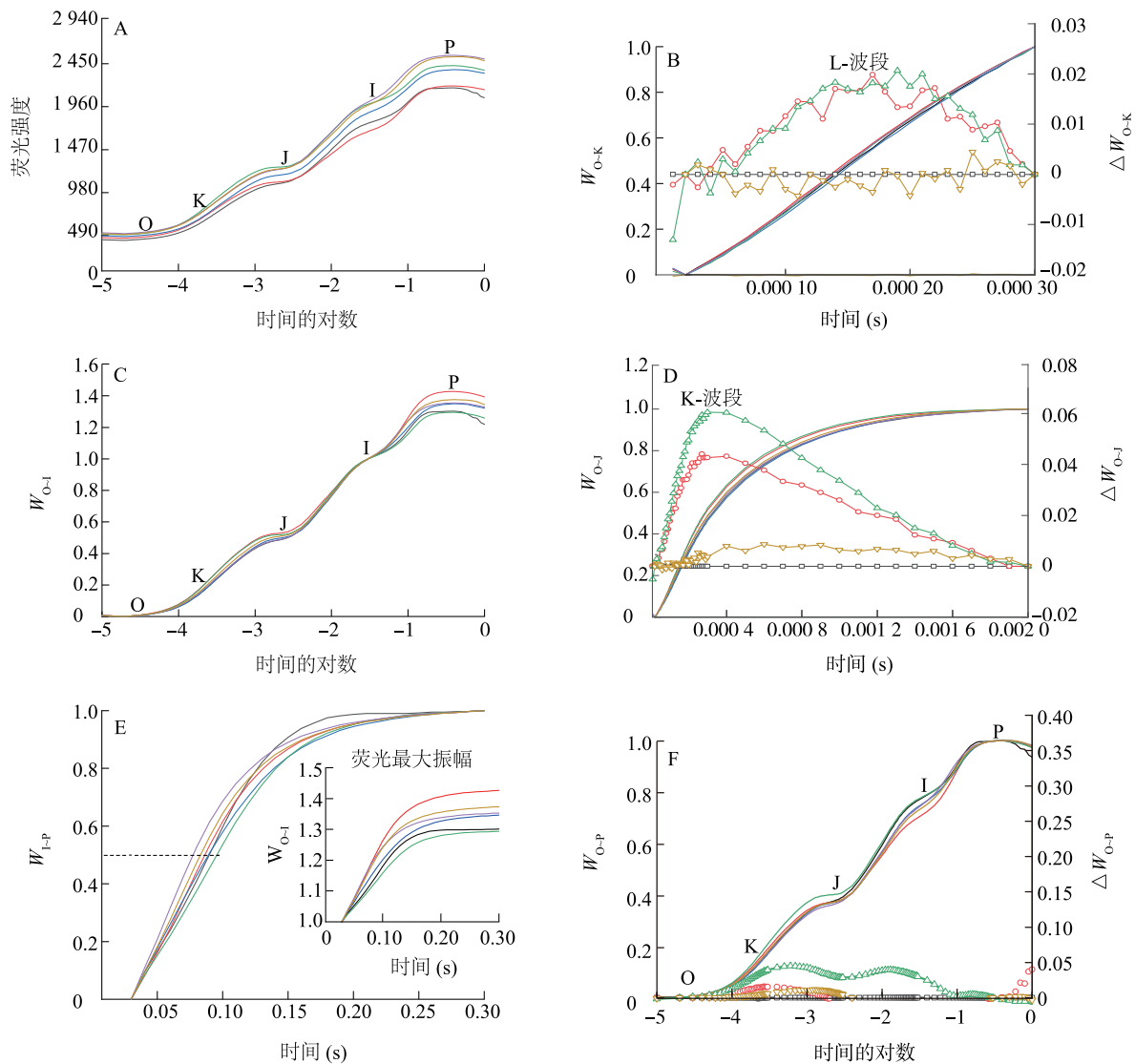


— 中国春-对照; — 中国春; — 川麦44-对照; — 川麦44; — 内麦9-对照; — 内麦9; —□— 对照; —○— 中国春; —△— 川麦44; —◇— 内麦9

A: 叶绿素 a 荧光瞬态曲线 (0.000 01~1.000 00 s); B: 荧光瞬态曲线  $W_{O-K} = (F_t - F_o) / (F_k - F_o)$  (左纵轴, 线代表  $W_{O-K}$  曲线),  $\Delta W_{O-K} = W_{O-K}(\text{处理}) - W_{O-K}(\text{对照})$  (右纵轴, 带符号的线代表  $\Delta W_{O-K}$  曲线), O (0.000 02 s) ~ K (0.000 30 s) 阶段  $\Delta W_{O-K}$  曲线出现 L-波段 (0.000 15 s) 表示 PS II 反应中心能量连通性降低; C: 荧光瞬态曲线  $W_{O-I} = (F_t - F_o) / (F_I - F_o)$ , O ~ I (0.030 00 s) 阶段表示 PS II 捕获电子到质体醌的还原过程 ( $W_{O-I}$ : 0 ~ 0.030 00 s)。D: 荧光瞬态曲线  $W_{O-J} = (F_t - F_o) / (F_J - F_o)$ ,  $\Delta W_{O-J} = W_{O-J}(\text{处理}) - W_{O-J}(\text{对照})$ , 在 O ~ J (0.002 00 s) 阶段  $\Delta W_{O-J}$  曲线出现 K-波段 (0.000 30 s), 正值表示 PS II 供体侧受损。E: 荧光瞬态曲线  $W_{I-P} = (F_t - F_I) / (F_P - F_I)$ , 在 I (0.500 00 s) ~ P (1.000 00 s) 阶段半衰期倒数表示 PS I 受体侧末端电子受体库的还原速率; 半衰期:  $W_{I-P} = 0.5$  时水平虚线与曲线相交。插入图:  $W_{O-I} > 1$  (0.030 00 ~ 0.300 00 s) 阶段表示从还原型质体醌开始, PS I 驱动电子转移到 PS I 受体侧末端电子受体库过程, 荧光上升幅度越大, 电子受体库越大。F: 荧光瞬态曲线  $W_{O-P} = (F_t - F_o) / (F_P - F_o)$ ,  $\Delta W_{O-P} = W_{O-P}(\text{处理}) - W_{O-P}(\text{对照})$ , 在 O ~ P 阶段 OJIP 标准化后的相对可变荧光动力学曲线  $W_{O-P}$  与相对可变荧光差异动力学曲线  $\Delta W_{O-P}$ 。  $F_t$  表示对应阶段每隔 0.000 01 s 的荧光数值;  $F_o$  表示初始荧光数值;  $F_k$  表示 0.000 30 s 的荧光数值;  $F_I$  表示 0.030 00 s 的荧光数值;  $F_J$  表示 0.002 00 s 的荧光数值;  $F_P$  表示 1.000 00 s 的荧光数值。

图 2 高含量 CO<sub>2</sub> 对小麦拔节期叶绿素荧光 (OJIP) 瞬态 (A) 以及在 O 到 K 阶段 (B)、O 到 I 阶段 (C)、O 到 J 阶段 (D)、I 到 P 阶段 (E)、O 到 P 阶段 (F) 阶段标准化的相对可变荧光动力学曲线 ( $W_t$ ) 和相对可变荧光差异动力学曲线 ( $\Delta W_t$ ) 的影响

Fig.2 Effects of high CO<sub>2</sub> concentration on transient (A), relative variable fluorescence kinetic curve ( $W_t$ ) and relative variable fluorescence difference kinetic curve ( $\Delta W_t$ ) normalized at O-K (B), O-I (C), O-J (D), I-P (E), O-P (F) stages of chlorophyll fluorescence (OJIP) in wheat jointing stage

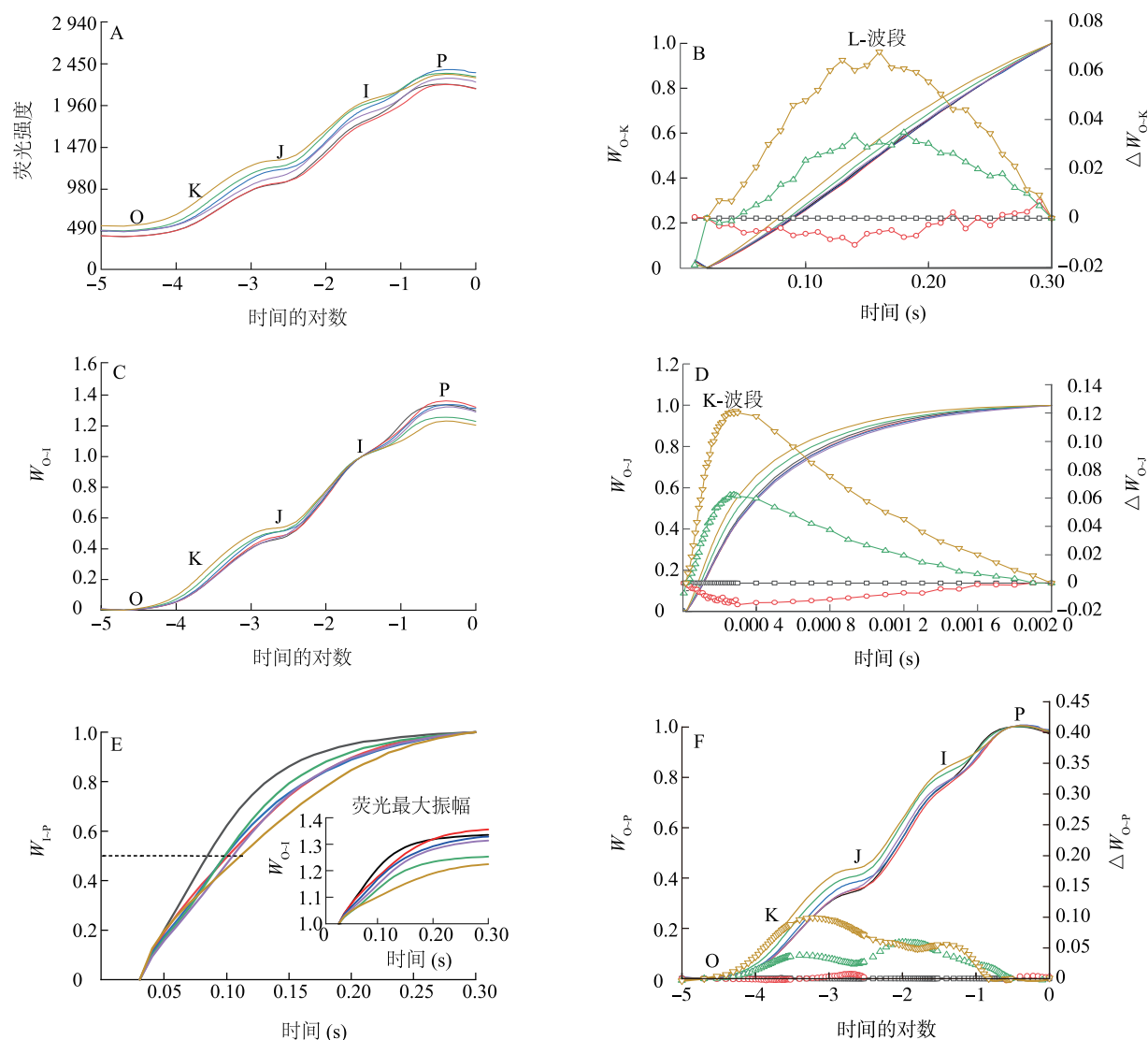


—中国春-对照; —中国春; —川麦44-对照; —川麦44; —内麦9-对照; —内麦9; —□-对照; —○-中国春; —△-川麦44; —▽-内麦9

A: 叶绿素 a 荧光瞬态曲线 (0.000 01 ~ 1.000 00 s); B: 荧光瞬态曲线  $W_{O-K} = (F_t - F_o) / (F_k - F_o)$  (左纵轴, 线代表  $W_{O-K}$  曲线),  $\Delta W_{O-K} = W_{O-K}(\text{处理}) - W_{O-K}(\text{对照})$  (右纵轴, 带符号的线代表  $\Delta W_{O-K}$  曲线), O (0.000 02 s) ~ K (0.000 30 s) 阶段  $\Delta W_{O-K}$  曲线出现 L-波段 (0.000 15 s) 表示 PS II 反应中心能量连通性降低; C: 荧光瞬态曲线  $W_{O-I} = (F_t - F_o) / (F_I - F_o)$ , O ~ I (0.030 00 s) 阶段表示 PS II 捕获电子到质体醌的还原过程 ( $W_{O-I}$ : 0 ~ 0.030 00 s)。D: 荧光瞬态曲线  $W_{O-J} = (F_t - F_o) / (F_J - F_o)$ ,  $\Delta W_{O-J} = W_{O-J}(\text{处理}) - W_{O-J}(\text{对照})$ , 在 O ~ J (0.002 00 s) 阶段  $\Delta W_{O-J}$  曲线出现 K-波段 (0.000 30 s), 正值表示 PS II 供体侧受损。E: 荧光瞬态曲线  $W_{I-P} = (F_t - F_I) / (F_P - F_I)$ , 在 I (0.500 00 s) ~ P (1.000 00 s) 阶段半衰期倒数表示 PS I 受体侧末端电子受体库的还原速率; 半衰期:  $W_{I-P} = 0.5$  时水平虚线与曲线相交。插入图:  $W_{O-I} > 1$  (0.030 00 ~ 0.300 00 s) 阶段表示从还原型质体醌开始, PS I 驱动电子转移到 PS I 受体侧末端电子受体过程, 荧光上升幅度越大, 电子受体库越大。F: 荧光瞬态曲线  $W_{O-P} = (F_t - F_o) / (F_P - F_o)$ ,  $\Delta W_{O-P} = W_{O-P}(\text{处理}) - W_{O-P}(\text{对照})$ , 在 O ~ P 阶段 OJIP 标准化后的相对可变荧光动力学曲线  $W_{O-P}$  与相对可变荧光差异动力学曲线  $\Delta W_{O-P}$ 。  $F_t$  表示对应阶段每隔 0.000 01 s 的荧光数值;  $F_o$  表示初始荧光数值;  $F_k$  表示 0.000 30 s 的荧光数值;  $F_I$  表示 0.030 00 s 的荧光数值;  $F_J$  表示 0.002 00 s 的荧光数值;  $F_P$  表示 1.000 00 s 的荧光数值。

图 3 高含量  $\text{CO}_2$  对小麦抽穗期叶绿素荧光 (OJIP) 瞬态 (A)、在 O 到 K 阶段 (B)、O 到 I 阶段 (C)、O 到 J 阶段 (D)、I 到 P 阶段 (E)、O 到 P 阶段 (F) 阶段标准化的相对可变荧光动力学曲线 ( $W_t$ ) 和相对可变荧光差异动力学曲线 ( $\Delta W_t$ ) 的影响

Fig.3 Effects of high  $\text{CO}_2$  concentration on transient (A), relative variable fluorescence kinetic curve ( $W_t$ ) and relative variable fluorescence difference kinetic curve ( $\Delta W_t$ ) normalized at O-K (B), O-I (C), O-J (D), I-P (E), O-P (F) stages of chlorophyll fluorescence (OJIP) in wheat heading stage



— 中国春-对照; — 中国春; — 川麦44-对照; — 川麦44; — 内麦9-对照; — 内麦9; —□— 对照; —○— 中国春; —△— 川麦44; —▽— 内麦9

A: 叶绿素 a 荧光瞬态曲线 (0.000 01~1.000 00 s); B: 荧光瞬态曲线  $W_{O-K} = (F_t - F_o) / (F_k - F_o)$  (左纵轴, 线代表  $W_{O-K}$  曲线),  $\Delta W_{O-K} = W_{O-K}(\text{处理}) - W_{O-K}(\text{对照})$  (右纵轴, 带符号的线代表  $\Delta W_{O-K}$  曲线), O(0.000 02 s)~K(0.000 30 s)阶段  $\Delta W_{O-K}$  曲线出现 L-波段(0.000 15 s)表示 PS II 反应中心能量连通性降低; C: 荧光瞬态曲线  $W_{O-I} = (F_t - F_o) / (F_I - F_o)$ , O~I(0.030 00 s)阶段表示 PS II 捕获电子到质体醌的还原过程 ( $W_{O-I}$ : 0~0.030 00 s)。D: 荧光瞬态曲线  $W_{O-J} = (F_t - F_o) / (F_J - F_o)$ ,  $\Delta W_{O-J} = W_{O-J}(\text{处理}) - W_{O-J}(\text{对照})$ , 在 O~J(0.002 00 s)阶段  $\Delta W_{O-J}$  曲线出现 K-波段(0.000 30 s), 正值表示 PS II 供体侧受损。E: 荧光瞬态曲线  $W_{I-P} = (F_t - F_I) / (F_P - F_I)$ , 在 I(0.500 00 s)~P(1.000 00 s)阶段半衰期倒数表示 PS I 受体侧末端电子受体库的还原速率; 半衰期:  $W_{I-P} = 0.5$  时水平虚线与曲线相交。插入图:  $W_{O-I} > 1$  (0.030 00~0.300 00 s)阶段表示从还原型质体醌开始, PS I 驱动电子转移到 PS I 受体侧末端电子受体库过程, 荧光上升幅度越大, 电子受体库越大。F: 荧光瞬态曲线  $W_{O-P} = (F_t - F_o) / (F_P - F_o)$ ,  $\Delta W_{O-P} = W_{O-P}(\text{处理}) - W_{O-P}(\text{对照})$ , 在 O~P 阶段 OJIP 标准化后的相对可变荧光动力学曲线  $W_{O-P}$  与相对可变荧光差异动力学曲线  $\Delta W_{O-P}$ 。  $F_t$  表示对应阶段每隔 0.000 01 s 的荧光数值;  $F_o$  表示初始荧光数值;  $F_k$  表示 0.000 30 s 的荧光数值;  $F_I$  表示 0.030 00 s 的荧光数值;  $F_J$  表示 0.002 00 s 的荧光数值;  $F_P$  表示 1.000 00 s 的荧光数值。

图 4 高含量 CO<sub>2</sub> 对小麦灌浆期叶绿素荧光 (OJIP) 瞬态 (A)、O 到 K 阶段 (B)、O 到 I 阶段 (C)、O 到 J 阶段 (D)、I 到 P 阶段 (E)、O 到 P 阶段 (F) 阶段标准化的相对可变荧光动力学曲线 ( $W_t$ ) 和相对可变荧光差异动力学曲线 ( $\Delta W_t$ ) 的影响

Fig.4 Effects of high CO<sub>2</sub> concentration on transient (A), relative variable fluorescence kinetic curve ( $W_t$ ) and relative variable fluorescence difference kinetic curve ( $\Delta W_t$ ) normalized at O-K (B), O-I (C), O-J (D), I-P (E), O-P (F) stages of chlorophyll fluorescence (OJIP) in wheat filling stage

在灌浆期,中国春单位活性反应中心吸收的能量通量( $ABS/RC$ )显著低于对照。在抽穗期,川麦 44 的  $ABS/RC$ 、单位活性反应中心捕获的能量通量( $TR_0/RC$ )、单位活性反应中心耗散的总能量

( $DI_0/RC$ )显著高于对照。在拔节期,内麦 9 的  $ABS/RC$ 、 $TR_0/RC$  显著高于对照,在灌浆期内麦 9 的  $ABS/RC$ 、 $TR_0/RC$ 、单位活性反应中心传递的电子通量( $ET_0/RC$ )、 $DI_0/RC$  显著高于对照(表 1)。

表 1 高含量  $CO_2$  对小麦叶绿素荧光参数的影响

Table 1 Effects of high concentration  $CO_2$  on chlorophyll fluorescence parameters of wheat

叶绿素荧光参数	时期	中国春对照	中国春	川麦 44 对照	川麦 44	内麦 9 对照	内麦 9
$F_v/F_m$	拔节期	0.829±0	0.820±0 *	0.817±0.010	0.819±0	0.821±0	0.805±0.010 *
	抽穗期	0.815±0.010	0.808±0	0.814±0	0.814±0	0.815±0	0.814±0
	灌浆期	0.822±0	0.822±0	0.812±0	0.811±0	0.800±0	0.786±0 *
$F_0$	拔节期	378.50±0.71	380.50±4.95	425.00±9.90	407.00±5.66	409.50±3.54	442.50±21.92
	抽穗期	402.50±10.60	422.50±20.51	442.50±2.12	451.00±0	450.75±51.97	468.67±5.19
	灌浆期	394.00±7.07	393.50±3.54	448.00±15.56	445.50±2.12	455.00±5.66	498.00±5.66 *
$ABS/RC$	拔节期	2.36±0.04	2.47±0.15	2.56±0	2.58±0.02	2.40±0.01	2.65±0.12 *
	抽穗期	2.03±0.14	2.23±0.03	2.01±0.01	2.26±0 *	1.96±0.28	2.15±0.07
	灌浆期	1.92±0	1.87±0.02 *	1.91±0.06	2.12±0.08	1.91±0.02	2.47±0.03 *
$TR_0/RC$	拔节期	1.96±0.04	2.03±0.12	2.09±0.02	2.11±0.05	1.97±0.01	2.14±0.02 *
	抽穗期	1.66±0.09	1.80±0.02	1.63±0	1.84±0 *	1.59±0.23	1.75±0.05
	灌浆期	1.58±0	1.53±0.01	1.55±0.05	1.72±0.06	1.53±0.02	1.94±0.02 *
$ET_0/RC$	拔节期	1.13±0.02	1.14±0.02	1.17±0.01	1.16±0	1.13±0	1.12±0.03
	抽穗期	1.02±0.06	1.11±0.02	1.01±0.03	1.08±0.02	1.02±0.10	1.08±0.03
	灌浆期	1.02±0.02	0.98±0.01	0.95±0.09	1.02±0.03	0.98±0.01	1.07±0.01 *
$DI_0/RC$	拔节期	0.40±0	0.45±0.03	0.47±0.02	0.47±0.02	0.43±0	0.52±0.03
	抽穗期	0.38±0.05	0.43±0.01	0.37±0	0.42±0.01 *	0.36±0.05	0.40±0.02
	灌浆期	0.34±0	0.33±0	0.36±0.01	0.40±0.02	0.38±0	0.53±0.01 *

$F_v/F_m$ :最大光化学效率; $F_0$ :最小荧光; $ABS/RC$ :单位活性反应中心吸收的能量通量; $TR_0/RC$ :单位活性反应中心捕获的能量通量; $ET_0/RC$ :单位活性反应中心传递的电子通量; $DI_0/RC$ :单位活性反应中心耗散的总能量;\*表示同一品种同一时期处理与对照差异显著( $P<0.05$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 高含量 $CO_2$ 对小麦光合作用的影响

光合作用作为植物生长的基础,受到唯一碳源  $CO_2$  含量影响<sup>[19]</sup>。通常认为,随着大气  $CO_2$  含量的提高, $C_3$  作物的  $CO_2$ “施肥效应”显著,光合速率提高明显。本研究中,在 900  $\mu\text{mol/mol}$  的  $CO_2$  含量下,中国春、川麦 44 和内麦 9 的  $P_n$  在生长期平均提高 29%、44% 和 17%,一方面说明高含量  $CO_2$  引起小麦光合作用的增加与品种相关,另一方面说明,在 900  $\mu\text{mol/mol}$  的  $CO_2$  含量下 3 个小麦品种尤其是中国春和川麦 44 的  $CO_2$ “施肥效应”较显著,因此这些历史悠久的品种在应对将来高含量  $CO_2$  中具有很大的增产潜能。

在  $C_3$  作物中,核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(*Rubisco*)的活性对光饱和点的最大光合速率起关键作用,然而 *Rubisco* 与  $CO_2$  分子的结合并不专一,会遭到  $O_2$  分子竞争使之发生光呼吸反应。 $C_4$  作物叶片具有“花环结构”,可以储存  $CO_2$ , $C_3$  作物叶片吸收  $CO_2$  只能依靠含量差,通过气孔扩散进入细胞内,因此  $C_3$  作物的  $C_i$  较低,一般为大气  $CO_2$  含量的 0.7 倍,*Rubisco* 并未达到饱和<sup>[20]</sup>。当光合作用的底物 1,5-二磷酸核酮糖(RuBp)含量充足而  $C_i$  较低时, $CO_2$  含量成为光合速率的主要限制因素,当  $CO_2$  含量升高时, $C_i$  增加,*Rubisco* 的羧化速率提高,抑制 RuBp 的氧化,导致光合速率增加<sup>[21-22]</sup>。如果  $C_i$  继续升高,RuBp 的再生速率则限制光合速率,并对光合作用中的碳固定能力起决定性作用。本研究



中,在 900  $\mu\text{mol/mol}$  的 CO<sub>2</sub> 含量下,虽然中国春、川麦 44、内麦 9 的  $C_i$  均显著增加,但 *Rubisco* 并未达到饱和,说明高含量的 CO<sub>2</sub> 并未被充分利用。在未来大气 CO<sub>2</sub> 含量持续增加的情况下,挖掘 *Rubisco* 活性高、RuBp 再生速率高的基因资源,培育能够最大限度利用 CO<sub>2</sub> “肥效效应”的小麦品种,将是小麦高产育种的一个重要方向。

研究结果表明,高 CO<sub>2</sub> 含量可导致  $T_r$  增大<sup>[23]</sup>、降低<sup>[24]</sup> 或不变<sup>[25]</sup>,这是特定作物、气候、环境条件下气孔开闭程度与叶片扩张逆向影响之间相互平衡与抵消的结果。当叶片  $G_s$  降低,对蒸腾耗水的抑制作用占优势时, $T_r$  下降;当叶片气孔扩张,对蒸腾耗水的促进作用占优势时, $T_r$  增大;当两者处于相对平衡状态时, $T_r$  几乎不受影响<sup>[26]</sup>。本研究中 3 个品种小麦灌浆期的  $T_r$  均降低,说明在 900  $\mu\text{mol/mol}$  的 CO<sub>2</sub> 含量条件下,由于  $G_s$  降低,部分气孔关闭,导致叶片蒸腾作用受到抑制,这也正是 *WUE* 提高的原因,这一效应有助于缓解作物的干旱胁迫<sup>[27]</sup>。高含量 CO<sub>2</sub> 显著提高了中国春、川麦 44 与内麦 9 的 *WUE*,预示在应对未来气候变化(干旱、高含量 CO<sub>2</sub>)时,3 个品种小麦的抗旱能力可能增强且在高含量 CO<sub>2</sub> 条件下川麦 44 的抗旱能力最强,中国春次之(图 1E)。

### 3.2 高含量 CO<sub>2</sub> 对小麦 SPAD 的影响

叶片 SPAD 与作物光合能力和作物产量密切相关<sup>[28]</sup>。Fathurrahman 等<sup>[29]</sup>对雨树、姜倩倩等<sup>[18]</sup>与周宁等<sup>[30]</sup>对水稻的研究结果显示,CO<sub>2</sub> 含量升高可以提高植物的 SPAD。Wu 等<sup>[31]</sup>对水稻、于佳等<sup>[32]</sup>对小麦的研究结果则相反,这表明 CO<sub>2</sub> 含量升高对植物 SPAD 的影响存在种属和基因型差异性。本研究中,3 个品种小麦在环境含量 CO<sub>2</sub> 和高含量 CO<sub>2</sub> 条件下 SPAD 随生育期推进均有不同程度的增加,但高含量 CO<sub>2</sub> 处理下中国春 SPAD 总体上高于对照,而内麦 9、川麦 44 SPAD 整体上低于对照,进一步表明不同品种小麦对 CO<sub>2</sub> 含量升高的响应差异。

本研究是在温室条件下开展的,于分蘖前期和抽穗期施加 2 次常规氮素营养液,除了 CO<sub>2</sub> 含量不同外,其他环境条件(包括温度、水分)保持一致,光照度达到饱和。相关研究发现,作物在饱和光照度下,*Rubisco* 对光合速率大小起主要作用,而对叶绿素含量没有直接影响<sup>[33]</sup>。本研究中,尽管内麦 9、川麦 44 在 CO<sub>2</sub> 含量升高后 SPAD 有所降低,但  $P_n$  并

没有下降。其原因可能是过量的光抵消了叶绿素减少对光合作用的消极作用,在高含量 CO<sub>2</sub> 条件下,单位面积内光合机构的核心组分反应中心、碳同化酶、电子传递体等数量增多。

### 3.3 高含量 CO<sub>2</sub> 对小麦叶绿素荧光的影响

叶绿素荧光技术在不损伤叶片的情况下能快速、灵敏地检测植物的 PS II 活性<sup>[34]</sup>。分析叶绿素荧光参数对了解光合机构的变化过程,理解外部环境对 PS II 的影响以及 PS II 对环境的适应机制有帮助<sup>[35]</sup>。 $F_v/F_m$  反映 PS II 反应中心的光能转换效率,直接决定叶片的光合速率<sup>[18]</sup>,在健康生理状态下,绝大多数植物的  $F_v/F_m$  为 0.75 ~ 0.85<sup>[36]</sup>,而增加 CO<sub>2</sub> 含量对植物叶绿素荧光的作用因植物种类不同而有差异。CO<sub>2</sub> 含量升高 80  $\mu\text{mol/mol}$  和 200  $\mu\text{mol/mol}$  的情况下,水稻剑叶  $F_v/F_m$  在扬花期、乳熟期、蜡熟期和黄熟期显著上升,表明 CO<sub>2</sub> 含量升高使得 PS II 的光能转化率提高<sup>[37]</sup>。王佩玲等<sup>[38]</sup>采用开顶式气室研究发现,750  $\mu\text{mol/mol}$  的 CO<sub>2</sub> 含量使得冬小麦叶片不同生育期的  $F_v/F_m$  显著下降。本研究中,CO<sub>2</sub> 含量升高使得 3 个小麦品种的  $F_v/F_m$  总体表现出不同程度的下降趋势,但只有中国春在拔节期、内麦 9 在拔节期和灌浆期的  $F_v/F_m$  与对照有显著差异,其原因可能与基因型、试验方法、栽培条件等有关。而且无论是处理还是对照,3 个品种小麦的  $F_v/F_m$  均保持在 0.750 以上,表明 900  $\mu\text{mol/mol}$  的 CO<sub>2</sub> 虽然一定程度上降低了小麦叶片 PS II 最大光化学效率,但降低幅度仍然在健康生理状态范围内。高含量 CO<sub>2</sub> 使中国春、川麦 44、内麦 9(拔节期、抽穗期)的最小荧光( $F_o$ )与对照差异不显著,表示 PS II 作用中心虽然遭受破坏或可逆失活<sup>[18]</sup>,但并不严重,从而保证 3 个品种小麦的光合作用能顺利进行。

OJIP 荧光瞬态曲线中,K-band 代表叶片电子供体与 QA<sup>-</sup> 电子接收之间相等,L-band 代表 PS II 各组分间的聚集程度,K-band 和 L-band 增大为正值意味着放氧复合体(OEC)活性受到抑制,PS II 供体侧电子传递遭到破坏<sup>[30]</sup>。本研究中,中国春在拔节期和抽穗期均出现 K-band 和 L-band,川麦 44 和内麦 9 在 3 个时期均出现 K-band 或 L-band,说明较高的 CO<sub>2</sub> 含量一定程度上伤害了其供体侧放氧复合体<sup>[33,39]</sup>,而中国春在灌浆期没有出现 K-band 与 L-band,反映出中国春对高含量 CO<sub>2</sub> 的耐受性相对较强,而川麦 44 和内麦 9 对高含量 CO<sub>2</sub> 更敏感。

$ABS/RC$ 、 $TR_0/RC$ 、 $ET_0/RC$ 、 $DI_0/RC$  4 个参数反映电子受体(QA)处在可还原态时 PS II 单位反应中心的活性,可以确切地反映光合器官对光能的吸收、转换、耗散状况<sup>[40]</sup>。本研究中,中国春  $ABS/RC$  在灌浆期高含量  $CO_2$  条件下的数值低于对照,可能与叶片衰老有关,但没有出现 K-band 与 L-band,光反应能够正常进行。川麦 44 在抽穗期和内麦 9 在灌浆期的  $ABS/RC$ 、 $TR_0/RC$ 、 $DI_0/RC$  的能量显著高于对照,这与常翠翠等<sup>[17]</sup>对冬小麦的研究结果不尽一致,可能与基因型、试验方法、栽培条件等有关。同时我们推测  $CO_2$  含量升高只是造成 PS II 反应中心部分失活或可逆失活, $ABS/RC$ 、 $TR_0/RC$ 、 $ET_0/RC$  和  $DI_0/RC$  的增加,使得剩余的有活性的反应中心吸收光能、捕获光能、传递电子及热耗散的能力增强,从而保证在高含量  $CO_2$  条件下的能量供应。也就是说,小麦为了保护叶片免受光氧化损伤,将吸收的多余光能转化为热,从而减少光抑制作用<sup>[41]</sup>。这可能是 PS II 通过非光化学猝灭过程将多余激发能以热量形式散失,从而保障光合电子传递链正常进行<sup>[42-43]</sup>。

$CO_2$  含量升高也可能通过增加对光抑制的耐受性来提高作物光合作用的最适温度<sup>[44]</sup>。本研究中,内麦 9 在灌浆期的热耗散高于对照,推测内麦 9 可能在高含量  $CO_2$  条件下对高温更具有耐受性,将来应积极探索在高含量  $CO_2$  条件下增加小麦耐热性的生理生化相关过程及其调控机制的研究,以适应未来气温升高、 $CO_2$  含量增加的气候环境变化。

## 4 结 论

在  $900 \mu\text{mol/mol}$  的  $CO_2$  含量下,3 个小麦品种的  $CO_2$ “施肥效应”依然显著。中国春对高含量  $CO_2$  的耐受性相对较强,而川麦 44 和内麦 9 对高含量  $CO_2$  更敏感。3 个小麦品种为了保护叶片免受光氧化损伤,将吸收的多余光能转化为热,以减少光抑制作用,从而保证在高含量  $CO_2$  条件下的能量供应,并促进小麦光合作用的进行。

## 参考文献:

- [1] MASSON-DELMOTTE V, ZHAI P, PIRANI A, et al. Climate change 2021: the physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [R]. Geneva, Switzerland: Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2021.
- [2] LYU C, HUANG Y, SUN W J, et al. Elevated  $CO_2$  raises the temperature optimum of photosynthesis and thus promotes net photosynthesis of winter wheat and rice [J]. *Physiologia Plantarum*, 2022, 174(4): e13757.
- [3] WANG X Z, LIU F L. Effects of elevated  $CO_2$  and heat on wheat grain quality [J]. *Plants*, 2021, 10(5): 1027.
- [4] COHEN I, RAPAPORT T, BERGER R T, et al. The effects of elevated  $CO_2$  and nitrogen nutrition on root dynamics [J]. *Plant Science*, 2018, 272: 294-300.
- [5] 陈平平. 大气二氧化碳浓度升高对植物的影响 [J]. *生物学通报*, 2002, 37(3): 20-22.
- [6] 孟凡超, 张佳华, 郝 翠, 等.  $CO_2$  浓度升高和不同灌溉量对东北玉米光合特性及产量的影响 [J]. *生态学报*, 2015, 35(7): 2126-2135.
- [7] THONGBAI P, KOZAI T, OHYAMA K.  $CO_2$  and air circulation effects on photosynthesis and transpiration of tomato seedlings [J]. *Scientia Horticulturae*, 2010, 126(3): 338-344.
- [8] 蒋高明, 渠春梅. 北京山区辽东栎林中几种木本植物光合作用对  $CO_2$  浓度升高的响应 [J]. *植物生态学报*, 2000, 24(2): 204-208.
- [9] CHOI D, WATANABE Y, GUY R D, et al. Photosynthetic characteristics and nitrogen allocation in the black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) grown in a FACE system [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2017, 39(3): 71.
- [10] PANDEY A K, GHOSH A, AGRAWAL M, et al. Effect of elevated ozone and varying levels of soil nitrogen in two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars: growth, gas-exchange, antioxidant status, grain yield and quality [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 158: 59-68.
- [11] URBAN O, HLAVÁČOVÁ M, KLEM K, et al. Combined effects of drought and high temperature on photosynthetic characteristics in four winter wheat genotypes [J]. *Field Crops Research*, 2018, 223: 137-149.
- [12] XU M. The optimal atmospheric  $CO_2$  concentration for the growth of winter wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 184: 89-97.
- [13] CHANG Z J, HAO L H, LU Y Z, et al. Effects of elevated  $CO_2$  concentration and experimental warming on morphological, physiological, and biochemical responses of winter wheat under soil water deficiency [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1227286.
- [14] KANG H X, ZHU T, ZHANG Y, et al. Elevated  $CO_2$  enhances dynamic photosynthesis in rice and wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: e727374.
- [15] DUBEY K S, TRIPATHI K S, PRANUTHI G. Effect of elevated  $CO_2$  on wheat crop: mechanism and impact [J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2015, 45(21): 2283-2304.
- [16] WANG L, FENG Z Z, SCHJOERRING J K. Effects of elevated atmospheric  $CO_2$  on physiology and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.): a meta-analytic test of current hypotheses [J]. *Agricultural*

- ture, *Ecosystems & Environment*, 2013, 178: 57-63.
- [17] 常翠翠, 张东升, 郝兴宇, 等. CO<sub>2</sub> 浓度与温度升高对冬小麦叶片光合与快速叶绿素荧光特征的影响[J]. 植物生理学报, 2021, 57(4): 919-928.
- [18] 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.
- [19] 孟凡超, 郭军, 周莉, 等. 气温、CO<sub>2</sub> 浓度和降水交互作用对作物生长和产量的影响[J]. 应用生态学报, 2017, 28(12): 4117-4126.
- [20] 洪凯, 李茂, 许珊珊, 等. CO<sub>2</sub> 浓度升高对杉木幼苗生长及其光合特性和养分含量的影响[J]. 西北植物学报, 2020, 40(6): 1011-1021.
- [21] 李彦生, 金剑, 刘晓冰. 作物对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高生理响应研究进展[J]. 作物学报, 2020, 46(12): 1819-1830.
- [22] EHLERS I, AUGUSTI A, BETSON T R, et al. Detecting long-term metabolic shifts using isotopomers: CO<sub>2</sub>-driven suppression of photorespiration in C<sub>3</sub> plants over the 20th century[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(51): 15585-15590.
- [23] 李伏生, 康绍忠, 张富仓. CO<sub>2</sub> 浓度、氮和水分对春小麦光合、蒸散及水分利用效率的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(3): 387-393.
- [24] HUNSAKER D J, KIMBALL B A, PINTER P J, et al. CO<sub>2</sub> enrichment and soil nitrogen effects on wheat evapotranspiration and water use efficiency[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 104(2): 85-105.
- [25] SHIMONO H, NAKAMURA H, HASEGAWA T, et al. Lower responsiveness of canopy evapotranspiration rate than of leaf stomatal conductance to open-air CO<sub>2</sub> elevation in rice[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(8): 2444-2453.
- [26] 范金杰, 俞杨浏, 左强, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对小麦蒸腾耗水与根系吸水的影响[J]. 农业工程学报, 2020, 36(3): 92-98.
- [27] SHANKER A K, GUNNAPANENI D, BHANU D, et al. Elevated CO<sub>2</sub> and water stress in combination in plants: brothers in arms or partners in crime? [J]. *Biology*, 2022, 11(9): 1330.
- [28] CAI Y, MIAO Y X, WU H, et al. Hyperspectral estimation models of winter wheat chlorophyll content under elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 642917.
- [29] FATHURRAHMAN F, NIZAM M S, JULIANA W, et al. Growth improvement of rain tree (*Albizia saman* Jacq. Merr) seedlings under elevated concentration of carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) [J]. *Journal of Pure and Applied Microbiology*, 2016, 10: 1911-1917.
- [30] 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.
- [31] WU J J, KRONZUCKER H J, SHI W M. Dynamic analysis of the impact of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on biomass and N uptake in two contrasting genotypes of rice[J]. *Functional Plant Biology*, 2018, 45(7): 696-704.
- [32] 于佳, 于显枫, 郭天文, 等. 施氮和大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对春小麦拔节期光合作用的影响[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(4): 651-655.
- [33] 顾骏飞, 周振翔, 李志康, 等. 水稻低叶绿素含量突变对光合作用及产量的影响[J]. 作物学报, 2016, 42(4): 551-560.
- [34] HE L Z, YU L, LI B, et al. The effect of exogenous calcium on cucumber fruit quality, photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and fast chlorophyll fluorescence during the fruiting period under hypoxic stress[J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1): 180.
- [35] 孟力力, 宋江峰, 柏宗春, 等. 远红光对生菜光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(1): 181-189.
- [36] 于明华, 马烈, 孙权, 等. 遮光下 5 个月季品种的叶片光合功能及叶绿素荧光特性[J/OL]. 分子植物育种, 2022: 1-11. [2024-04-01]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20220105.1744.008.html>.
- [37] 范佩佩, 冯芳, 刘超, 等. 不同 CO<sub>2</sub> 浓度升高水平对梗稻叶片荧光特性的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(11): 3735-3744.
- [38] 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.
- [39] GUO Y J, LU Y P, GOLTSEV V, et al. Comparative effect of ten-uazonic acid, diuron, bentazone, dibromothymoquinone and methyl viologen on the kinetics of Chl a fluorescence rise OJIP and the MR820 signal[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 156: 39-48.
- [40] 李鹏民, 高辉远, RETO J, 等. 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.
- [41] PAN C Z, AHAMMED G J, LI X, et al. Elevated CO<sub>2</sub> improves photosynthesis under high temperature by attenuating the functional limitations to energy fluxes, electron transport and redox homeostasis in tomato leaves[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1739.
- [42] CHEN X J, ZHOU Y, CONG Y D, et al. Ascorbic acid-induced photosynthetic adaptability of processing tomatoes to salt stress probed by fast OJIP fluorescence rise[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 594400.
- [43] KAN X, REN J J, CHEN T T, et al. Effects of salinity on photosynthesis in maize probed by prompt fluorescence, delayed fluorescence and P700 signals[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 140: 56-64.
- [44] CHAVAN S G, DUURSMA R A, TAUSZ M, et al. Elevated CO<sub>2</sub> alleviates the negative impact of heat stress on wheat physiology but not on grain yield[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(21): 6447-6459.

(责任编辑:陈海霞)