

小麦光合特性对二氧化碳浓度升高的响应

王 静^{1,3}, 冯永忠^{2,3*}, 杨改河^{2,3}, 丁瑞霞⁴

(1. 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学农学院, 陕西 杨凌 712100;

3. 陕西省循环农业工程技术研究中心, 陕西 杨凌 712100; 4. 西北农林科技大学干旱半干旱农业研究中心, 陕西 杨凌 712100)

摘 要: 通过采用美国便携式光合作用测定系统实地设置不同 CO₂ 浓度, 分析了 CO₂ 浓度升高对小麦产量贡献较强的两个时期(扬花期和灌浆期)净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度等光合特性的影响, 预测了未来高二氧化碳浓度条件下小麦水分利用率的变化趋势。结果表明: 小麦不同生育期(扬花期和灌浆期)随着 CO₂ 浓度增加, 净光合速率, 叶片胞间 CO₂ 浓度, 叶片水分利用率总体呈现逐渐上升的趋势, 叶片气孔导度和蒸腾速率都呈现先降后升再降的趋势, 气孔限制值则呈现逐渐降低的趋势; 小麦不同生育期(扬花和灌浆期)CO₂ 浓度与净光合速率, 叶片胞间 CO₂ 浓度, 叶片水分利用率均呈现极显著的正相关, 其中与叶片胞间 CO₂ 浓度的相关系数最高; 与气孔导度和蒸腾速率在扬花期阶段呈现显著正相关, 在灌浆期呈现负相关; 而与气孔限制值在两个时期均呈现极显著负相关。

关键词: CO₂ 浓度; 小麦; 光合特性; 响应曲线; 净光合速率

中图分类号: S512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2009)03-0179-05

由于人类活动的影响, 大气中 CO₂ 含量已从工业革命前的约 280 μmol/mol 升高至目前的 350 μmol/mol(植物旺盛生长季), 并继续以每年 1~2 μmol/mol 速度递增, 预计到 21 世纪末, 大气 CO₂ 浓度将增加到目前的 2 倍^[1]。CO₂ 是植物光合作用的原料之一, 目前的大气 CO₂ 浓度水平是 C₃ 植物光合作用的一个限制因子, 对植物生理生化过程有制约作用^[2]。因此, 大气中 CO₂ 浓度的不断增加, 不仅通过温室效应引起全球气候变化对植物产生间接影响, 而且直接影响植物光合作用过程和生长发育。研究 CO₂ 浓度升高对植物, 尤其是对作物的影响, 是近年来国内外农业研究的热点之一^[3~6]。长期以来, 关于 CO₂ 浓度升高对作物产量尤其是对作物形态结构及生长发育研究较多^[7~10], 一致认为大气 CO₂ 的有限增加确实对包括农作物在内的植物光合作用有一定的促进作用, 但研究结果差异较大。我国近年来也很重视 CO₂ 浓度升高对植物生长的影响研究, 并取得初步结果, 但也存在同样问题^[6,7]。本研究着眼于 CO₂ 浓度控制的基础上, 选择对小麦产量贡献较大的扬花期和灌浆期。扬花期和灌浆期是小麦较重要的两个生育期, 其光合作用的强弱直接影响小麦籽粒的建成和生物产量的提高, 从而影响整个农田生态系统固碳能力的高低。本实验研究表明: CO₂ 浓度升高对小麦旗叶不同生育期光合生理

指标产生了不同程度的影响。分析 CO₂ 浓度增加对小麦旗叶光合生理特性的影响, 讨论小麦光合速率、气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率等在不同 CO₂ 浓度水平下的变化趋势与规律, 以期在大气 CO₂ 浓度持续升高环境条件下, 为小麦充分利用光能资源和水分资源进行优质高产栽培提供基础理论和科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在陕西杨凌西北农林科技大学农作一站。该站位于秦岭北麓、渭河平原西部的头道塬上(34°21'N、108°10'E), 海拔 455 m, 年均日照时数 2 150 h, 年均气温 12°C~14°C, 极端最高气温 39°C~40°C, 极端最低气温 -15°C~-21°C, 年均降水量 622 mm, 春季降水偏少、干旱, 属暖温带半湿润气候。

1.2 试验测试方法

采用美国 Li-cor 公司生产的 Li-6400 型便携式光合作用测定系统, 开放式气路, Li-6400-01 液化 CO₂ 钢瓶不同的 CO₂ 体积分数于 2008 年 4 月 30 日(扬花期)和 5 月 13 日(灌浆期)9:30~11:00(北京当地时间)晴朗无风之日进行。测定时分别设定 CO₂ 浓度为 0、50、100、150、200、250、350、450、550、650、750、850、950、1 200 μmol/mol, 测定叶片净光合速率[P_n , μmol/(m²·s)], 蒸腾速率[Tr , mmol/(m²·

收稿日期: 2008-12-03

基金项目: 山西省气象科学基金, 西北农林科技大学专项(07ZR022)

作者简介: 王 静(1981-), 女, 新疆石河子人, 硕士, 从事生态学研究。E-mail: jing108@126.com。

* 通讯作者: 冯永忠(1972-), 男, 甘肃渭源人, 副教授, 博士生导师, 主要从事资源与环境生态方面的研究与教学工作。

s)]、气孔导度 (C_s , cm^2/s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i , $\mu\text{mol}/\text{mol}$) 等生理因子, 并计算叶片瞬时水分利用效率 ($\text{WUE} = P_n/Tr$, $\mu\text{mol}/\text{mmol}$) 及气孔限制值 ($L_s = 1 - C_i/C_a(\%)$) 的比值。测定前使用 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 冷光源诱导 10 min, 在固定光照强度 [$1599.87 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 平衡 60~200 s 后开始测定, 当测量变异率小于 0.05 时由红外气体分析仪自动记录。测定时随机选 2~3 个典型植株, 选取小麦(京冬 8 号) 叶片呈绿色伸展无病害的旗叶, 以每片叶的中部作为测试叶, 结果取平均值。

1.3 数据统计分析

应用 SAS V8.0、DPS6.55 版本处理软件对数据进行作图、相关分析及回归分析。

2 结果与分析

2.1 不同生育期小麦气体交换对 CO_2 浓度变化的响应

2.1.1 CO_2 浓度对小麦叶片净光合速率的影响

图 1 可以看出: 小麦叶片不同生育期随着 CO_2 浓度增加, 净光合速率 (P_n) 总体呈现逐渐上升的趋势, 其中扬花期的 P_n 的变化幅度较灌浆期大, 并且呈指数形式增长, 而灌浆期 P_n 在 CO_2 浓度达到 $298.69 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 前增长缓慢, 之后呈线性迅速增加, 当 CO_2 浓度增加到 $601.23 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 之后 P_n 几乎停止增加。因为开花期是小麦植株新陈代谢最旺盛的阶段, 具有充足的能量和营养物质, 此时小麦光合能力也最强, 而灌浆期的 P_n 随 CO_2 浓度增加受光照不足的影响, 并阻碍光合产物向籽粒中转移, 变化呈“S”形曲线。当 CO_2 浓度在 $52.32 \sim 197.77 \mu\text{mol}/\text{mol}$

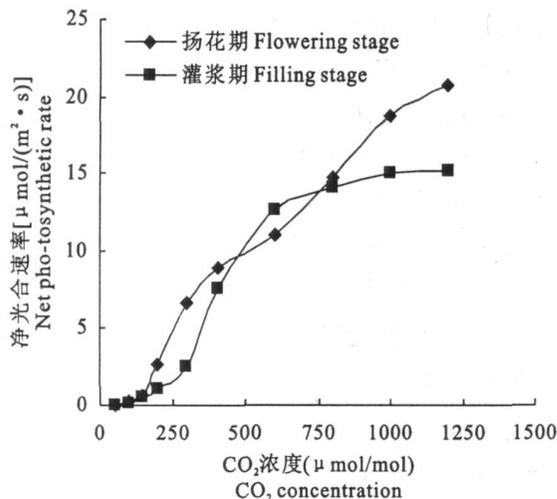


图 1 小麦叶片不同生育期 CO_2 浓度与净光合速率变化

Fig. 1 Changes of different CO_2 concentrations and the net photosynthetic rate of wheat leaves different growth stages

之间时, 两者差异很小, 当 CO_2 浓度达到 $1200.12 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时扬花期的 P_n 还未达到饱和, 而灌浆期 P_n 则已经接近饱和, 当 CO_2 浓度增加到最大 ($1200.12 \mu\text{mol}/\text{mol}$) 时, 扬花期、灌浆期的 P_n 分别为 $20.7 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $15.2 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。说明小麦扬花期的净光合速率要高于灌浆期, 此时对高浓度 CO_2 在扬花期的适应性较强, 而灌浆期较低, 这与小麦生长过程中器官的建成规律具有一致性。

2.1.2 CO_2 浓度对小麦叶片气孔导度和蒸腾速率的影响 由图 2 可知: 随着 CO_2 浓度的升高, 小麦旗叶扬花期和灌浆期气孔导度 (C_s) 和蒸腾速率 (Tr) 都呈现先降后升再降的趋势。当 CO_2 浓度从 $52.32 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 升高到 $298.69 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, C_s 和 Tr 均随 CO_2 浓度的增加而降低, 当 CO_2 浓度为 $298.69 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 两时期 C_s 和 Tr 都降低到最低点, 这可能与此时叶温升高、气孔关闭有关^[11]。而伴随着 CO_2 浓度的增加, C_s 和 Tr 又出现了缓慢的上升(扬花期较明显)。当 CO_2 浓度达到 $403.36 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 以上时, 光合速率不断增加, 灌浆期的 Tr 和 C_s 却是呈现缓慢减少的趋势, 而扬花期则呈现平稳趋势。说明细胞内外的水分主要参与了光合作用, 用于蒸腾的水分逐渐减少, 同时, 气孔的开关程度影响植物叶片水分的散失, 两者之间存在极显著的正相关关系。在 CO_2 浓度较高时, 扬花期旗叶的净光合速率随 CO_2 浓度的升高而急剧升高, 这与其气孔开度的增大有关^[8]。总体来说, 扬花期的气孔导度和蒸腾速率都高于灌浆期, 但两者基本变化趋势相似。由此说明扬花期小麦旗叶的气孔和蒸腾对 CO_2 浓度变化的适应性较强。

2.1.3 CO_2 浓度对小麦叶片胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的影响 图 3 为小麦叶片不同生育期(扬花期和灌浆期) CO_2 浓度与叶片胞间 CO_2 浓度 (C_i) 变化曲线, 可以看出 C_i 在扬花期和灌浆期都随着 CO_2 浓度的升高而升高, 变化趋势近似呈直线, 其中扬花期变化较灌浆期大。在 CO_2 浓度为 $298.69 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 以前时, C_i 均随 CO_2 浓度的增加而升高, 两者的差异很小, 随后差异逐渐增大, 扬花期 C_i 明显高于灌浆期, 这与 P_n 有相似的变化规律, 当 CO_2 浓度增加到最大 ($1200.12 \mu\text{mol}/\text{mol}$) 时, 扬花期、灌浆期的 C_i 分别增加 93.30% 和 88.92%。也就是说, 在正常情况下, 较低的 CO_2 浓度是限制光合速率的主要因素, 如果在灌浆期人为增加 CO_2 的供给, 使得 Ru-bisco (1,5-二磷酸核酮糖羧化酶) 的羧化潜力得以表达, 由此小麦的光合作用潜力也在一定程度上得以改善

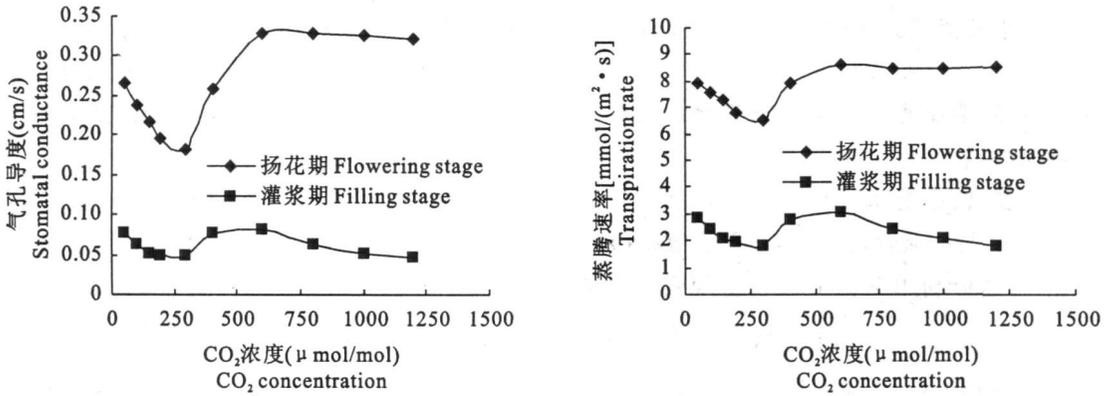


图2 小麦叶片不同生育期 CO₂ 浓度与叶片气孔导度和蒸腾速率变化

Fig.2 Changes of different CO₂ concentrations and stomatal conductance (Cs) and transpiration rate (Tr) of wheat leaves at different growth stages

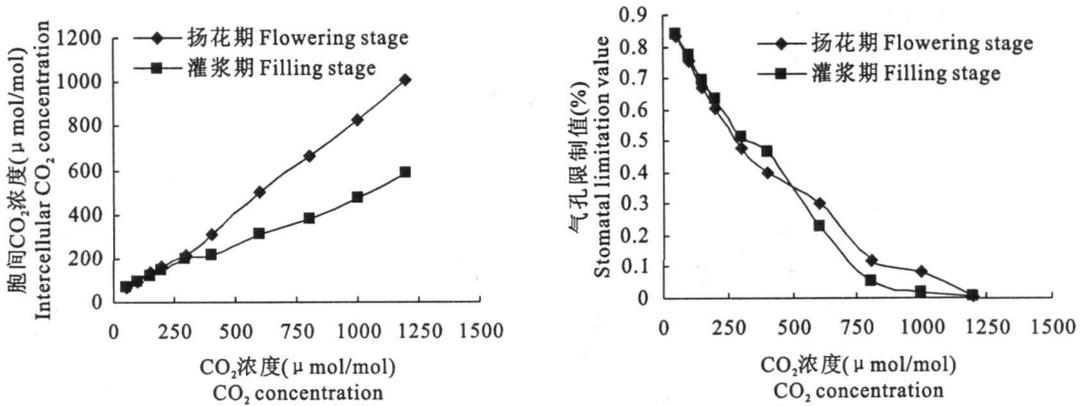


图3 小麦叶片不同生育期 CO₂ 浓度与叶片胞间 CO₂ 浓度和气孔限制值的变化

Fig.3 Changes of different CO₂ concentrations and intercellular CO₂ concentration(Ci) and stomatal limitation value(Ls) of wheat leaves at different growth stages

图3可以看出随着 CO₂ 浓度的提高,小麦扬花期和灌浆期的气孔限制值(Ls)均呈现降低的趋势,且两时期的变化曲线差异不大,灌浆期在 CO₂ 浓度为 800.38 μmol/mol 时 Ls 达到最小值,而后保持平稳,扬花期则呈直线下降。所以结合图形我们不难发现,气孔限制值(Ls)在灌浆期下降主要是由于气孔开度的降低,而在扬花期下降则是由于净光合速率的急剧升高所致。

2.1.4 CO₂ 浓度对小麦叶片水分利用率影响 图4中可以明显地看到,叶片水分利用率(WUE)在扬花期和灌浆期都随着 CO₂ 浓度的升高而升高,变化趋势分别呈直线和指数形式增长。在 CO₂ 浓度为 298.69 μmol/mol 以下时,两个时期的 WUE 基本呈现相同的变化趋势,而后伴随着 CO₂ 浓度的升高,灌浆期 WUE 明显高于扬花期(这是因为在净光合速率的变化趋于相似的情况下,而 Tr 在灌浆期明显低于扬花期),当 CO₂ 浓度增加到最大(1 200.12 μmol/mol

时),扬花期、灌浆期的 WUE 分别增加 94.45% 和 99.84%。由此说明在未来较高 CO₂ 浓度下,灌浆期

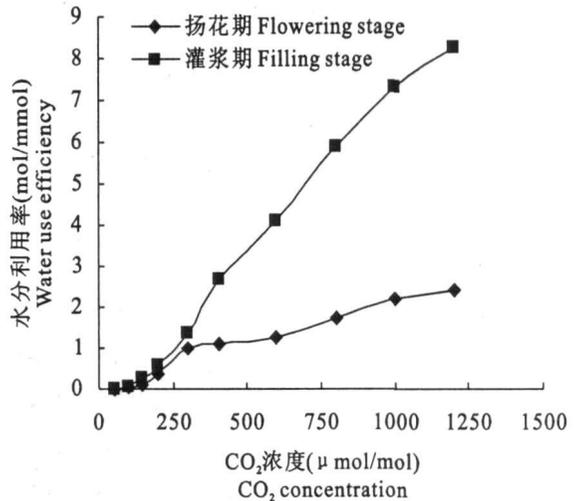


图4 小麦叶片不同生育期 CO₂ 浓度与叶片水分利用率变化

Fig.4 Changes of different CO₂ concentrations and water use efficiency of wheat leaves at different growth stages

阶段小麦的 WUE 较高,应充分利用此阶段优势,有可能保证将来小麦能在此时期利用水分方面更为经济。

2.2 不同生育时期小麦 CO_2 浓度与光合参数的相关性分析

表 1 可以看出:小麦叶片不同生育期(扬花期和灌浆期) CO_2 浓度与净光合速率(P_n),叶片胞间 CO_2 浓度(C_i),叶片水分利用率(WUE)均呈现极显著的

正相关,其中与叶片胞间 CO_2 浓度的相关系数最高,扬花期和灌浆期相关系数分别为 0.998 和 0.997;与气孔导度(C_s)和蒸腾速率(Tr)在扬花期阶段呈现显著正相关,相关系数分别为 0.835 和 0.767,在灌浆期呈现负相关,相关系数分别为 -0.118 和 -0.096;而与气孔限制值(L_s)两个时期均呈现极显著负相关,扬花期和灌浆期相关系数分别为 -0.971 和 -0.968。

表 1 不同生育时期小麦叶片 CO_2 浓度与光合参数的相关性

Table 1 Correlation of different CO_2 concentrations of wheat leaves and photosynthetic parameters at different growth stages

生育期 Growth stage	净光合速率 P_n	气孔导度 C_s	胞间 CO_2 浓度 C_i	蒸腾速率 Tr	水分利用率 WUE	气孔限制值 L_s
扬花期 Flowering	0.989**	0.835*	0.998**	0.767*	0.977**	-0.971**
灌浆期 Filling	0.952**	-0.118	0.997**	-0.096	0.997**	-0.968**

注: * 表示相关性达显著水平 $P < 0.05$, ** 表示相关性达极显著水平 $P < 0.01$ 。

Note: * and ** indicate respectively significance at $P < 0.05$ and $P < 0.01$.

3 讨论

3.1 净光合速率

CO_2 浓度增加对小麦生理代谢的直接影响引起净光合速率的提高,但随着小麦生育进程的推进,净光合速率提高幅度呈降低的趋势,扬花期、灌浆期的 P_n 最大分别为 $20.7 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $15.2 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,当 CO_2 浓度达到 $1200.12 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时灌浆期 P_n 则已经接近饱和,即出现了长期高 CO_2 环境下的光合饱和现象。其产生机制一般认为是两个方面因素造成的,其一是认为长期高 CO_2 浓度下,叶片 Rubisco 蛋白含量及活性比降低^[12]。其二认为随着 CO_2 浓度的增加,光合速率的提高使光合产物合成超过运输和利用能力时,源库关系发生变化,造成光合产物的反馈抑制^[13]。本项研究观测了小麦的扬花和灌浆期, P_n 在扬花期要大于灌浆期,说明在小麦灌浆阶段对光合产物需求增加,高 CO_2 对叶片净光合速率的提高效应加强,从而证明了源-库平衡理论的正确性。

3.2 水分利用率

试验表明,在两个时期高 CO_2 浓度条件下,小麦的水分利用率明显提高,灌浆期的需水率显著高于扬花期,即扬花期、灌浆期的 WUE 分别增加 94.45% 和 99.84%。这与 Polley 等研究认为,在过去地质年代中, CO_2 浓度由 $200 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 不断增加的过程中, C_3 植物水分利用效率已显著提高;与蒋高明在美国生物圈 2 号所做试验研究,得出 CO_2 浓度倍增时,5 种荒漠植物和 5 种热带雨林植物水分利用效率均提

高 100% 以上的结论具有一致性^[14,15]。 CO_2 浓度升高导致植物生长对水分的高效利用,在因温室效应造成气候变化,从而使水分供应问题日益突出的环境条件下,对包括小麦生产在内的农业可持续发展有积极意义。

本实验仅对小麦两个重要生育期及一个小麦品种的光合对 CO_2 浓度的关系进行了深入的研究,至于不同品种及其他生育期两者的关系是否符合本研究的结果还有待进一步研究。

4 结论

通过分析 CO_2 浓度升高对小麦较重要的两个时期(扬花和灌浆期)净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度、水分利用率等光合生理特性的影响,得到了如下结论:

1) 小麦扬花期和灌浆期随着 CO_2 浓度增加,净光合速率、叶片胞间 CO_2 浓度、叶片水分利用率总体呈现逐渐上升的趋势,其中扬花期各参数变化幅度较灌浆期大,净光合速率呈指数形式增长,叶片胞间 CO_2 浓度呈线性增长,叶片水分利用率分别呈直线和指数形式增长。

2) 小麦扬花期和灌浆期随着 CO_2 浓度增加,叶片气孔导度和蒸腾速率都呈现先降后升再降的趋势,气孔限制值则呈现逐渐降低的趋势。

3) 小麦扬花期和灌浆期 CO_2 浓度与净光合速率,叶片胞间 CO_2 浓度,叶片水分利用率均呈现极显著的正相关,其中与叶片胞间 CO_2 浓度的相关系数最高,扬花期和灌浆期相关系数分别为 0.998 和

0.997;与气孔导度和蒸腾速率在扬花期阶段呈现显著正相关,相关系数分别为0.835和0.767,在灌浆期呈现负相关,相关系数分别为-0.118和-0.096;而与气孔限制值两个时期均呈现极显著负相关,扬花期和灌浆期相关系数分别为-0.971和-0.968。

参考文献:

[1] Genthon C, Barnola J M, Raynaud D. Vostok ice core: Climatic response to CO₂ and orbital forcing changes over the last climatic cycle [J]. *Nature*, 1987, 329: 414—418.

[2] Arisi A M, Cornic G, Jouanin L, et al. Overexpression of Iron superoxide dismutase in transformed poplar modifies the regulation of photosynthesis at low CO₂ partial pressures of following exposure to the prooxidant herbicide methyl viologen [J]. *Plant Physiol*, 1998, 117: 565—574.

[3] Gunderson C A, Wullschlegel S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: a broader perspective [J]. *Photosynthesis Research*, 1994, 39: 369—388.

[4] Kimball B A. Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations [J]. *Agron Journal*, 1983, 75: 779—788.

[5] Morison J I L. Sensitivity of stomata and water use efficiency to high CO₂ [J]. *Plant Cell Environ*, 1985, 8: 467—474.

[6] 王修兰,徐师华.二氧化碳气候变化与农业[M].北京:气象出版社,1996:13—21.

[7] Norby R J, Wullschlegel C A, Gunderson D W. Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest [J]. *Plant Cell and Environment*, 1999, 22: 683.

[8] 匡延云.作物光能利用效率与调控[M].济南:山东科学技术出版社,2004:160—177.

[9] 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—535.

[10] Kimball B A,朱建国,程磊.开放系统中农作物对空气CO₂浓度增加的响应[J].应用生态学报,2002,13(10):1323—1338.

[11] 袁晓华,杨中汉.植物生理生化实验[M].北京:高等教育出版社,1983:24—31.

[12] Peet M M, Huber S C, Patterson D T. Acclimation to high CO₂ in monoecious cucumber. II Carbon exchange rates. Enzyme activities and starch and nutrient concentration [J]. *Plant Physiology*, 1986, 80: 63—67.

[13] Peet M M, Kramer P J. Effects of decreasing source/sink ratio in soybeans on photosynthesis, photorespiration, transpiration, and yield [J]. *Plant Cell Environment*, 1980, 3: 201—206.

[14] 李卫民,周凌云.水肥对小麦生理生态的影响[J].土壤通报,2004,35(2):136—141.

[15] Polley H W, Johnson H B, Marino B D. Increase in C₃ plant water use efficiency and biomass over glacial to present CO₂ concentrations [J]. *Nature*, 1993, 361: 60—64.

Responses of wheat photosynthetic characteristics to the increase of CO₂ concentration

WANG-Jing^{1,3}, FENG Yong-zhong^{2,3*}, YANG Gai-he^{2,3}, DING Rui-xia⁴

(1. College of Resources and Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. College of Agronomy, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

3. Research Center for Recycling Agricultural Engineering Technology of Shaanxi Province, Yangling, Shaanxi 712100;

4. Research Center of Agriculture in the Arid and Semiarid Areas, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Using portable photosynthesis measuring system, the influence of atmospheric CO₂ concentration increase on wheat photosynthetic characteristics including net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (C_s), transpiration rate (Tr) and intercellular CO₂ concentration (C_i) was analyzed in flowering stage and filling stage when the wheat has a comparatively strong field and the changing of water use efficiency under future conditions of high CO₂ concentration was predicted. The results indicated that in different growth stages (flowering stage and filling stage), the net photosynthetic rate (P_n), intercellular CO₂ concentration (C_i) and water use efficiency increased gradually with the increase of CO₂ concentration, which is exactly contrary to the stomatal limitation value (L_s), the stomatal conductance (C_s) and transpiration rate (Tr) decreased first and then increased and decreased again at last; CO₂ concentration had highly significant positive correlation with the net photosynthetic rate (P_n), water use efficiency and intercellular CO₂ concentration (C_i), of which the correlation coefficient with CO₂ concentration (C_i) is the highest; CO₂ concentration had significant positive correlation with stomatal conductance (C_s) and transpiration rate (Tr) at flowering stage, exactly on contrary to the filling stage, and meanwhile, the stomata limitation value (L_s) had highly significant negative correlation with CO₂ concentration at both two stages. The research can provide scientific basis for high quality and yield wheat cultivation realized by the fully utilizing light and water resources in flowering stage and filling stage under the environmental background with gradually increased atmospheric CO₂ concentration.

Keywords: CO₂ concentration; wheat; photosynthetic characteristic; response curve; net photosynthetic rate