

摘要

自工业革命以来大气 CO₂ 浓度持续增加, 对作物产生了许多影响。小麦作为重要的粮食作物, 其产量提升和安全问题始终备受人们关注。大气 CO₂ 浓度升高如何影响小麦的生长发育? 曾经在较低大气 CO₂ 浓度下选育的一些高产品种在未来气候条件下是否仍然具有增产潜能? 对其品质的影响如何? 小麦光合作用如何响应高浓度 CO₂? 这些都是需要关注的问题。为此, 本研究以中国春 (CS)、川麦 44 和内麦 9 三个小麦品种为试验材料, 通过模拟 CO₂ 浓度升高, 揭示高浓度 CO₂ 对小麦生长发育的影响, 并运用转录组测序技术进一步挖掘高浓度 CO₂ 响应基因, 探讨小麦在 CO₂ 浓度升高情况下可能的光合响应机制, 为制定适应未来气候变化条件下小麦生产应对策略提供一定依据。

主要结果如下:

1. 高浓度 CO₂ 可以促进小麦光合作用。高浓度 CO₂ 条件下, 3 个小麦品种的净光合速率 (P_n) 均提高, 且在生育后期出现光合适应现象, 胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 和水分利用率 (WUE) 增加; 小麦气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (Tr) 下降。

2. 高浓度 CO₂ 对不同品种小麦的叶绿素含量和叶绿素荧光特性影响不同。高浓度 CO₂ 条件下, 中国春的叶绿素含量在生育期的大部分时期提高, 而川麦 44 和内麦 9 有所下降。高浓度 CO₂ 提高了小麦 F_m; 降低了 F_v/F_m, 但中国春在生育后期有所提高; 提高了小麦生育早期的 PI_{ABS} 和 Area, 降低了生育后期的 PI_{ABS} 和 Area; 降低了小麦整个时期的 S_m, 中国春和内麦 9 的叶片单位活性反应中心吸收、捕获和热耗散的能量随着生育期的进行逐渐降低, 川麦 44 在生育中期和后期又有所提高。总体上, 高浓度 CO₂ 对中国春、川麦 44 和内麦 9 生育早期 PS II 产生了影响, 对川麦 44 生育后期 PS II 也产生了一定影响。

3. 高浓度 CO₂ 对不同品种小麦产量性状和营养品质的影响不同。高浓度 CO₂ 提高了中国春株高, 降低了川麦 44 和内麦 9 的株高; 降低了川麦 44 和内麦 9 的主穗穗长, 对中国春没有影响; 3 个品种的小麦主穗小穗数和主穗可育小穗数随 CO₂ 浓度升高而降低; 籽粒长和籽粒宽随 CO₂ 浓度升高而增加。主穗穗粒数随 CO₂ 浓度升高而降低, 百粒重除中国春外都显著增加, 说明高浓度 CO₂ 对中国春的产量没有太大影响, 而一定程度上提高了川麦 44 和内麦 9 的产量。中国春的氨基酸含量随着 CO₂ 浓度的增加而升高, 川麦 44 和内麦 9 的氨基酸含量随着 CO₂ 浓度的增加而显著降低。高浓度 CO₂ 降低了中国春 Ca 和 Cu 含量, 增加了 N、K、Mg、Mn、Zn 和 Fe 含量, 川麦 44 中除了 N、Zn 和 Fe, 其余元素含量降低, 内麦 9 中除了 N 含量, 其余元素含量降低, 表明高浓度 CO₂ 并没有降低中国春的营养品质, 川麦 44 和内麦 9 的营养品质在相同条件下降低了。以上结果进一步说明同种作物

不同基因型对气候变化的响应存在一定差异，不同基因型小麦对高浓度 CO₂ 的敏感程度不同。

4. 高浓度 CO₂ 处理后，共发现 2041 个 DEGs。KEGG 主要富集到物质代谢、生物合成、光合、天线蛋白、碳固定、蔗糖和淀粉代谢、醌生物合成、MAPK 信号通路、ATP 盒结合转运蛋白等 43 条途径。进一步分析发现 47 个响应高浓度 CO₂ 并与光反应和暗反应密切相关的基因。光反应系统中色素蛋白复合物相关基因表达量上调，可能特定的叶绿体膜复合物相对浓度发生了变化。*TDF* 和 *PAA1* 表达略有下调，从而影响了高能电子传递。*NADPH* 氧化酶基因表达量上调，在 *NADPH* 向 *NADP*⁺ 转化的过程中发挥作用，进而有利于小麦光合作用的进行。*ATP* 盒结合转运蛋白基因表达量上调，在 *ATP* 合成、分解、光合物质转运以及信号转导等方面发挥积极作用。蔗糖和淀粉代谢以及碳固定相关基因表达量上调，有利于小麦固碳，从而促进了小麦光合作用。同时筛选发现 *MAPK* 激酶基因、*WRKY* 转录因子以及过氧化氢酶基因上调表达，它们在响应高浓度 CO₂ 以及在光合作用中的具体作用还需进一步研究。

关键词：高浓度 CO₂；小麦；光合生理；产量；营养品质；转录组

目 录

摘要	IV
Abstract.....	VI
第 1 章 前言	1
1.1 研究背景	1
1.2 国内外主要研究进展	1
1.2.1 高浓度 CO ₂ 对植物光合作用的影响	1
1.2.2 高浓度 CO ₂ 对植物叶绿素含量的影响	2
1.2.3 高浓度 CO ₂ 对植物叶片叶绿素荧光特性的影响	2
1.2.4 高浓度 CO ₂ 对作物产量的影响	3
1.2.5 高浓度 CO ₂ 对植物营养品质的影响	4
1.2.6 转录组测序技术在 CO ₂ 对植物影响中的应用	4
1.3 本试验研究内容及目的和意义	5
1.3.1 研究内容	5
1.3.2 研究目的与意义	6
1.4 拟解决的科学问题	6
1.5 本研究的技术路线	6
第 2 章 材料与方法	7
2.1 试验材料	7
2.2 实验设计	7
2.3 测定项目与实验方法	7
2.3.1 光合作用测定	7
2.3.2 叶绿素含量测定	8
2.3.3 叶绿素荧光特性测定	8
2.3.4 农艺性状和产量相关性状测定	9
2.3.5 营养品质测定	9
2.3.6 小麦转录组测序与分析	9

2.4 数据分析与处理	11
第 3 章 结果与分析	12
3.1 光响应曲线和光合-CO ₂ 响应曲线.....	12
3.2 高浓度 CO ₂ 对小麦光合生理特性的影响.....	12
3.2.1 净光合速率对高浓度 CO ₂ 的响应.....	12
3.2.2 气孔导度对高浓度 CO ₂ 的响应.....	13
3.2.3 蒸腾速率对高浓度 CO ₂ 的响应.....	14
3.2.4 胞间 CO ₂ 浓度对高浓度 CO ₂ 的响应	15
3.2.5 水分利用率对高浓度 CO ₂ 的响应.....	16
3.3 高浓度 CO ₂ 对小麦叶片叶绿素含量的影响.....	17
3.4 高浓度 CO ₂ 对小麦叶片叶绿素荧光参数的影响.....	18
3.4.1 高浓度 CO ₂ 对小麦叶片最大荧光 (F _m) 的影响.....	18
3.4.2 高浓度 CO ₂ 对小麦叶片最大光化学效率 (F _v /F _m) 的影响....	19
3.4.3 高浓度 CO ₂ 对小麦叶片光性能指数的影响	20
3.4.4 高浓度 CO ₂ 对小麦叶片 PS II 受体侧醌库容量的影响	21
3.4.5 高浓度 CO ₂ 对小麦叶片能量分配参数的影响.....	23
3.4.6 高浓度 CO ₂ 对小麦叶片相对可变荧光差异动力学曲线的影响	26
3.5 高浓度 CO ₂ 对小麦农艺性状和产量相关性状的影响.....	27
3.5.1 高浓度 CO ₂ 对小麦农艺性状的影响	27
3.5.2 高浓度 CO ₂ 对小麦产量相关性状的影响	28
3.6 高浓度 CO ₂ 对小麦营养品质的影响.....	30
3.6.1 小麦氨基酸含量的影响	30
3.6.2 对小麦矿质元素的影响	30
3.7 小麦响应高浓度 CO ₂ 的转录组测序与分析.....	33
3.7.1 测序数据	33
3.7.2 差异表达基因筛选	34

3.7.3 差异表达基因实时荧光定量 PCR 验证	34
3.7.4 差异表达基因分析	35
3.8 小麦光合作用对高浓度 CO ₂ 响应的分子调控机理分析	39
3.8.1 影响光反应的差异表达基因分析	39
3.8.2 影响暗反应的差异表达基因分析	40
3.8.3 其他与光合作用过程相关的差异表达基因分析	40
第 4 章 讨论	46
4.1 高浓度 CO ₂ 对小麦生理指标的影响	46
4.1.1 高浓度 CO ₂ 对小麦光合特性的影响	46
4.1.2 高浓度 CO ₂ 对小麦叶绿素含量和叶绿素荧光的影响	47
4.2 高浓度 CO ₂ 对小麦产量和营养品质的影响	47
4.3 高浓度 CO ₂ 条件下小麦的光合响应机制	49
第 5 章 结论	52
5.1 主要结论	52
5.2 本研究的创新点	53
5.3 展望	53
参考文献	54
致谢	i
关于学位论文原创性的声明	ii
关于学位论文使用授权的声明	ii
在学期间的科研情况	iii

Abstract

The continuous increase in atmospheric CO₂ concentrations since the industrial revolution has had many effects on crops. As an important food crop, wheat yield improvement and food security have always been concerned. How does the increase of atmospheric CO₂ concentration affect the growth and development of wheat? Will some of the high-yielding varieties that have been selected at lower atmospheric CO₂ concentrations still have the potential to increase yields in future climatic conditions? How does it affect wheat quality? How does wheat photosynthesis respond to high concentration of CO₂? These are all problems that need to be noticed. Therefore, in this study, using Chinese Spring, Chuanmai 44 and Neimai 9 as experimental materials, the effects of high CO₂ concentration on wheat growth and development were revealed by simulating the increase in CO₂ concentration. Transcriptome sequencing technology was further used to dig out high-concentration CO₂ response genes and explore the possible photosynthetic response mechanism of wheat under the condition of elevated CO₂ concentration. The results of this study will provide a basis for formulating strategies for wheat production under future climate change conditions.

The main results are as follows:

1. High concentration of CO₂ can promote wheat photosynthesis. Under high CO₂ concentration, the net photosynthetic rates (Pn) of the three wheat varieties were increased, and photoperiod adaptation occurred at the late growth stage. With the increase of CO₂ concentration, intercellular CO₂ concentration (C_i) and water use efficiency (WUE) increased, while stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (Tr) decreased.

2. High concentration of CO₂ had different effects on chlorophyll content and chlorophyll fluorescence characteristics of different varieties of wheat. Under high CO₂ concentration, the chlorophyll content of CS was increased during most of the growth period, while Chuanmai 44 and Neimai 9 were decreased. Wheat F_m increased and F_v/F_m decreased, but CS increased in the late growth period. The PI_{ABS} and Area at the early growth stage of wheat were increased, while those at the later growth stage were decreased. The S_m of wheat was decreased in the whole growth period. The energy absorbed, captured and heat dissipated by the unit active reaction center in leaves of CS and Neimai 9 were gradually decreased with the growth period, while those of Chuanmai 44 were increased in the middle and late growth period. On the whole, high concentration

of CO₂ had an effect on PSII at the early growth stage of CS, Chuanmai 44 and Neimai 9, and also had a certain effect on PSII at the later growth stage of Chuanmai 44.

3. High CO₂ concentration had different effects on yield traits and nutritional quality of different wheat varieties. High concentration of CO₂ increased the plant height of CS and decreased the one of Chuanmai 44 and Neimai 9. The main ear length of Chuanmai 44 and Neimai 9 was decreased, but it had no effect on CS. The spikelets per main spike and fertile spikelets per main spike of three wheat varieties decreased with the increase of CO₂ concentration. Grain length and width increased with the increase of CO₂ concentration. The grain number per panicle decreased with the increase of CO₂ concentration. The 100-grain weight was significantly increased except in CS, indicating that high CO₂ concentration had little effect on the yield of CS, but improved the yield of Chuanmai 44 and Neimai 9 to a certain extent. The amino acid content of CS increased with the increase of CO₂ concentration, while that of Chuanmai 44 and Neimai 9 decreased significantly with the increase of CO₂ concentration. High concentration of CO₂ decreased the contents of Ca and Cu in CS and increased the contents of N, K, Mg, Mn, Zn and Fe. Except N, Zn and Fe, the content of other elements in Chuanmai 44 decreased, while those except N in Neimai 9 decreased. These results indicated that high CO₂ concentration did not reduce the nutritional quality of CS, but reduced the nutritional quality of Chuanmai 44 and Neimai 9 under the same conditions. It further indicated that there existed certain variation in the response of different genotypes of the same crop to climate change, and different genotypes of wheat had different sensitivities to high CO₂ concentration.

4. After high concentration CO₂ treatment, 2041 DEGs were found. KEGG mainly concentrated in 43 pathways, including material metabolism, biosynthesis, photosynthesis, antenna protein, carbon fixation, sucrose and starch metabolism, quinone biosynthesis, MAPK signaling pathway, ATP box-binding transporter, etc. Further analysis revealed 47 genes that responded to high CO₂ concentration and were closely related to light and dark reactions. The up-regulated expression of genes related to the pigment protein complex in the light response system may indicate that the relative concentration of specific chloroplast membrane complex has changed. The expression of *TDF* and *PAA1* was slightly down-regulated, which affected the high-energy electron transport. The up-regulated expression of NADPH oxidase gene played a role in the conversion of NADPH to NADP⁺, thus facilitating the photosynthesis of wheat. ATP box-binding transporter gene expression was up-regulated, which plays an active role in ATP

synthesis, decomposition, transport of photosynthetic substances and signal transduction. The up-regulated expression of genes related to sucrose and starch metabolism and carbon fixation was beneficial to carbon sequestration in wheat, thus promoting wheat photosynthesis. In addition, it was found that MAPK kinase gene, WRKY transcription factor and catalase gene were up-regulated, and their specific roles in response to high CO₂ concentration and photosynthesis need further study.

Key words: High concentration of CO₂; Wheat; Photosynthetic physiology; Yield; Nutritional quality; Transcriptome

第1章 前言

1.1 研究背景

近年来,大气 CO₂ 浓度持续上升。自工业革命以来,大气中的 CO₂ 浓度已经从 280 ppm 上升至 410 ppm 以上,根据人类现在对 CO₂ 减排的力度,预计到本世纪末,大气中 CO₂ 浓度可能会上升至 550~1000 ppm^[1]。CO₂ 作为植物光合作用的重要原料,其浓度的升高会直接影响植物的生理生化代谢过程和生长发育^[2,3]。目前,CO₂ 浓度的升高如何影响植物的生长,以及植物如何响应高浓度的 CO₂ 已成为国内外的研究热点。研究大气中 CO₂ 浓度升高对植物生长影响的目的主要在于提高作物的产量,并且保障日益增长的世界人口粮食生产安全。如果完全发挥大气 CO₂ 浓度升高对作物尤其是对 C₃ 作物产量的增加作用,那么,在本世纪末大气 CO₂ 浓度达到 550~1000 μmol mol⁻¹ 时,作物产量可以提高 15% 以上,这对于全球不断增长的人口来说意义重大。

小麦作为重要的粮食作物,养活了近 1/3 的世界人口,小麦的产量提升和生产安全问题始终备受人们关注。大气 CO₂ 浓度升高如何影响小麦的生长发育?在较低大气 CO₂ 浓度下选育的年代久远的品种是否在未来气候条件下仍然具有增产潜能?能否在小麦中找到某些更加适应高大气 CO₂ 浓度的优势基因型?这些都是需要关注的问题。

1.2 国内外主要研究进展

1.2.1 高浓度 CO₂ 对植物光合作用的影响

大气 CO₂ 浓度的增加直接影响植物的光合作用。Zhu 等^[4]研究表明,大气 CO₂ 浓度升高直接提高植物叶片羧化速率和气孔关闭程度。Medlyn 等^[5]对欧洲森林树种的研究表明,随着 CO₂ 浓度的增加,气孔导度显著下降了 21%,并且幼树对 CO₂ 浓度的响应强于老树,落叶树强于针叶树。夏晔等^[6]研究表明,高浓度 CO₂ 显著增加了冬小麦叶片净光合速率,促进了叶片的光合作用。徐玲等^[7]在开顶式气室(OTC)中对春小麦的研究表明,随着 CO₂ 浓度的增加,小麦叶片 Pn 和 Ci 提高,Gs 和 Tr 呈下降趋势,小麦生物积累量和籽粒产量增加。Dusenge 等^[3]研究发现,CO₂ 浓度升高促进光合作用,刺激碳水化合物的产生,水分利用率也大幅增加。陈平平^[8]研究表明,CO₂ 浓度升高为光合作用提供较多的原料,降低了植物的光呼吸强度,提高了光合作用效率。武佩琪^[9]的研究表明,CO₂ 升高浓度可以促进瓜果类蔬菜的光合作用,其中不同品种的茄子对 CO₂ 的响应不同。Takatani 等^[10]对硝酸盐吸收受损的拟南芥突变体的研究发现,在持续有限的供氮条件下,CO₂ 浓度升高会导致幼苗的氮限制,但植株的叶绿素含量和根系生物量会增加,以增强光合作用和氮素吸收的活性,同时维持正常的代谢和对高 CO₂ 的反应。徐明怡^[11]的研究结果显示,

短期内小叶樟的净光合速率随着 CO₂ 浓度的升高而增大, 超过一定时间, 小叶樟的光合速率就会下降, 在 45 天左右产生了光适应现象。Drake 等^[12]研究表明, 高浓度 CO₂ 会降低气孔导度和蒸腾作用, 提高水分利用效率, 同时刺激产生更高的光合作用速率, 提高光能利用率。

总的来说, CO₂ 浓度升高会提高植物净光合速率和胞间 CO₂ 浓度, 降低气孔导度和蒸腾速率, 从而使水分利用率增加, 最终促进了植物的光合作用。

1.2.2 高浓度 CO₂ 对植物叶绿素含量的影响

叶绿素作为植物有机营养的基础, 与植物的光合同化有着直接关联。孙家伟等^[13]研究表明, 高浓度 CO₂ 条件下, 玉米叶片的叶绿素含量升高, 甚至在个别时期升高非常明显。王美玉等^[14]对油松的研究表明, CO₂ 浓度升高, 油松叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 的质量分数增加, 叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值下降, 类胡萝卜素的质量分数先降低再升高最后降低。赵天宏等^[15]利用 OTC 法对大豆的研究显示, CO₂ 浓度增加在一定程度上提高了大豆叶绿素含量, 对提高植物的光合性能有利。Bhatt 等^[16]对燕麦的研究表明, 在 600 μmol mol⁻¹ 的 CO₂ 浓度下, 燕麦 JHO-822 的叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 (a+b) 的含量增加。Bindi 等^[17]研究表明, 在高浓度 CO₂ 处理后, 土豆叶片的叶绿素含量的平均值比对照低 9.3%, 虽然在生长早期, 高浓度 CO₂ 处理后的叶片叶绿素含量有轻微上升, 但是从块茎形成开始, 叶片叶绿素含量逐渐降低。Pinter 等^[18]对棉花的研究发现, 高浓度 CO₂ 下的叶片叶绿素 a 浓度高于对照植株, 在水分充足条件下, 叶绿素 a 平均值高出 7.1%, 在水分胁迫条件下, 高出 8.2%。Ommen 等^[19]研究发现, 虽然在开花期未观察到 CO₂ 浓度升高对小麦叶片叶绿素含量的显著影响, 但 CO₂ 浓度升高导致小麦旗叶叶绿素含量下降更快。Delucia 等^[20]研究了长期处于高浓度 CO₂ 条件下对棉花生长发育的影响, 发现 CO₂ 浓度的增加导致了叶绿素浓度的降低和叶绿素 a/b 比率的变化, 同时也发现高浓度 CO₂ 下生长的植物具有更低的光合能力。Singh 等^[21]研究显示, 在氮供应充足条件下, CO₂ 浓度升高显著增加了长春花叶片的光合色素。Palit 等^[22]对鹰嘴豆的研究显示, CO₂ 浓度升高显著改变了总叶绿素含量, 鹰嘴豆的叶片叶绿素含量随着 CO₂ 浓度的增加而降低。

总体上, CO₂ 浓度升高对植物叶片叶绿素含量的影响因物种、植物品种的不同而有所差异, 同时也因植株不同的生长阶段而存在差异。

1.2.3 高浓度 CO₂ 对植物叶片叶绿素荧光特性的影响

叶绿素荧光因为对植物没有伤害常被作为探针研究光合作用, 荧光信号可以反应 PS II 的生理变化^[23], 因此叶绿素荧光技术被广泛的用来快速、灵敏分析胁迫条件对光合作用的影响^[24]。近年来, 越来越多的研究者开始广泛关注 CO₂ 浓度升高对植物的叶绿素荧光有何影响, 但研究结果并不一致。

姜倩倩等^[23]对水稻的研究结果显示, CO₂ 浓度增加使 PS II 受损, 抑制了电子传递能力、最大光化学效率和潜在活性。张绪成等^[25]研究结果表明, 高大气 CO₂ 浓度下, 小麦叶片氮浓度和叶绿素浓度降低, 通过 PS II 反应中心的电子流速率下降, 从而导致净光合速率下降。Bernacchi 等^[26]研究发现, CO₂ 浓度升高降低了欧洲黑杨的最大羧化能力 ($V_{c, \max}$) 和最大电子传递速率 (J_{\max}), 在 CO₂ 浓度上升的情况下表现出一些光合潜力的下降。在高 CO₂ 浓度环境下生长的杨树, 相对于对照, 净光合速率增加了 49%, J_{\max} 显著增加了 15%, 而 $V_{c, \max}$ 、叶片氮浓度和叶绿素浓度不受 CO₂ 浓度升高的影响^[27]。Ainsworth 等^[28]在对白车轴草的研究发现, 季节对光合作用有强烈的影响, 在春季, 高浓度的 CO₂ 对叶片的光合能力没有影响, 但是在秋季, 高浓度的 CO₂ 使 $V_{c, \max}$ 和 J_{\max} 都降低了大约 20%。Hovenden 等^[29]研究表明, 在 550 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 的 CO₂ 浓度下生长 3 年后, 杨树的最大 Rubisco 羧化速率 ($V_{c, \max}$) 没有发生变化, 无论是美洲黑杨还是欧洲黑杨都没有发生光合下调现象, 这与 Poole 等^[30]对欧洲桤木的研究一致。研究表明, 大气 CO₂ 浓度倍增损伤了小麦叶片光系统 II (PS II), 抑制其光合电子传递和潜在活性^[31]。

总体来看, 大气 CO₂ 浓度升高对植物叶片叶绿素荧光参数产生了影响, 但影响趋势也因物种不同、植物品种的不同存在较大差异。

1.2.4 高浓度 CO₂ 对作物产量的影响

物质积累与分配构成了作物的产量^[32]。Shao 等^[33]研究认为 CO₂ 浓度增加对作物的增产效果有限, 并没有预计的高。也有研究人员认为高浓度 CO₂ 并没有增加作物的产量^[34]。BAKimball 等^[35]研究指出, 空气中 CO₂ 浓度增加显著提高了 C₃ 作物的产量, 但是对 C₄ 作物的产量几乎没有影响。黄建晔等^[36]通过增加 CO₂ 浓度探讨对水稻产量的影响, 结果表明, CO₂ 浓度倍增提高了水稻分蘖数、穗数和千粒重, 因此显著提高了水稻产量, 这与 Usui 等^[37]对水稻产量响应高浓度 CO₂ 研究的结果相一致。Ben 等^[38]通过对已有文献的荟萃分析发现, CO₂ 浓度升高会刺激作物产量 (通过提高谷粒数) 和淀粉积累, Marcos-Barbero 等^[39]的研究结果中发现同样的现象。樊丽莉^[40]的研究结果显示, CO₂ 浓度增加提高了小麦净光合速率和叶绿素含量等生理指标, 小麦株高也相应增加, 这些因素最终使得小麦产量增加。谢立勇等^[41]人认为, 只要条件适宜, 大气 CO₂ 浓度增加会提高作物干物质的量, 提高作物的生产力, 产生所谓的 CO₂ 肥效作用 (CO₂ Fertilization Effect)。王修兰等^[42]研究显示, CO₂ 浓度增加促进了玉米根、茎、叶的生长以及干物质积累, 提高了经济产量和生物产量。研究表明, 短期的高浓度 CO₂ 处理使得 C₄ 作物和 C₃ 作物分别增产 10% 和 30~40%^[43-44]。Mulholland 等^[45]发现在开花期高浓度 CO₂ 水平增加了小麦茎和穗的重量, 在成熟期增加了小穗数和每穗的穗粒数, 导致小麦生物量和产量增加, Thompson 等^[46]也得到同样的实验结果。理论上, 大气 CO₂ 浓度升高对作物特

别是对 C₃ 作物产量具有促进作用。

由以上研究可以看出,在大部分植物中,高浓度 CO₂ 促进了其产量的提高,但是也有部分植物并没有出现产量提高的现象,或者提高的效果并不显著,这应该与植物具体的基因型有关。

1.2.5 高浓度 CO₂ 对植物营养品质的影响

大量的研究表明,大气 CO₂ 浓度增加可能会使作物的营养品质降低。Marcos-Barbero 等^[39]通过测定小麦营养品质相关指标发现,高浓度 CO₂ 条件下小麦籽粒总蛋白浓度和矿质元素如 Cu、Fe、Mg、Na、P 和 Zn 含量降低。Joseph 等^[47]研究发现,相比生长在 300 μL CO₂ 浓度下的大豆植株,在 800 μL CO₂ 浓度下生长的大豆的淀粉、蔗糖、还原糖和可溶性蛋白分别增加了 205%、108%、33% 和 31%。Petra 等^[48]总结大量 CO₂ 富集实验发现,CO₂ 浓度升高时小麦的产量会增加,蛋白质浓度降低,氨基酸的浓度以及大量元素的浓度降低,微量元素的浓度没有受到显著影响。Teng 等^[49]研究了生长在高 CO₂ 浓度 (700 μmol mol⁻¹) 和环境 CO₂ 浓度 (370 μmol mol⁻¹) 下拟南芥叶片的生理、生化和结构变化,发现在 CO₂ 浓度升高的情况下,除脱落酸外,碳水化合物和植物激素的浓度增加,而矿质元素浓度显著下降。Lee 等^[50]研究表明,CO₂ 浓度升高降低了马铃薯叶绿素、Mg 和 P 的浓度。短期的高浓度 CO₂ 处理,使小麦 C 含量提高,N 含量降低,小麦淀粉含量增加,籽粒蛋白质、赖氨酸和脂肪含量降低^[51],而玉米则是淀粉含量降低,蛋白质、氨基酸和脂肪含量增加^[52]。Soba 等^[53]的研究也显示,在 CO₂ 浓度升高的条件下,小麦籽粒的 N 含量,蛋白质和游离氨基酸含量下降,谷氨酰胺(谷物蛋白质中最具有代表性的氨基酸)的含量也下降。Walker 等^[54]研究显示,当在高浓度 CO₂ 条件下生长时,小麦通常表现出籽粒蛋白质浓度降低。Romina 等^[55]通过对 12 种硬粒小麦的研究发现,CO₂ 浓度升高,微量元素 Mn、Fe、Zn、Mo 和大量元素 Mg、K、Ca 的含量显著下降。

总的来说,大气 CO₂ 浓度升高会降低植物蛋白质含量和矿质元素等营养指标,最终使得植株的营养品质表现为下降。

1.2.6 转录组测序技术在 CO₂ 对植物影响中的应用

转录组研究可以从整体水平反映出细胞中基因的表达情况及其调控规律,能快速寻找样本间具有显著变化的基因。目前,通过 RNA 测序 (RNA-seq) 的转录组分析在植物分子生物学方面被广泛应用。该方法具有更高的灵敏度和更大的动态检测范围,检测未标记转录物和转录物同工型的能力,支持 RNA 分子的数字定量^[56]。

Yue-bing 等^[57]通过 RNA-Seq 方法研究了小麦 Norin 10 对高浓度 CO₂ 的响应,GO 富集分析表明,CO₂ 浓度升高时,与质体、前体代谢物、能量、类囊体和光合

作用相关的功能基因明显富集。Khalil 等^[58]研究显示, CO₂ 浓度升高条件下, 冬小麦中参与植物防御反应的基因显著下调。Bertrand 等^[59]以苜蓿为实验材料, 通过高浓度 CO₂ 处理后分析发现, 高浓度 CO₂ 显著增加了编码与甘油醛-3-磷酸脱氢酶 (GAPDH) 同源的冷调节 *COR* 基因的转录水平, 但是并没有改变许多 *COR* 基因的表达。徐明怡^[11]对小叶樟进行高浓度 CO₂ 处理后分析发现了许多响应 CO₂ 浓度升高的基因, 它们在转录水平上发生了改变。Zhang 等^[60]使用 Illumina 测序对高浓度 CO₂ 处理下的两个品种的沙棘进行了转录组分析, GO 富集结果表明, 在两个品种中主要富集到的基因是与光合作用相关的基因。许多转录组研究表明, 与光合作用相关的植物基因的表达水平对 CO₂ 浓度升高敏感, 比如麻风树的一系列光合作用调节基因明显受到 CO₂ 浓度升高的影响^[61]。Kim 等^[62]通过观察赤松转录组变化证实, 在升高的 CO₂ 浓度下, 与光合作用和抗氧化剂相关基因的表达水平增加。Niu 等^[63]研究结果显示, CO₂ 浓度升高降低了拟南芥中与细胞氧化还原稳态、镉反应和脂质定位相关的基因表达, 增强了信号转导、蛋白磷酸化和稻瘟病抗性蛋白相关基因的表达。Wu 等^[64]采用转录组测序技术分析了马尾松对高浓度 CO₂ 的胁迫响应, KEGG 结果显示, 对于能量代谢, 参与光合作用(包括光反应和卡尔文循环)的大多数基因的表达被抑制, 而与糖酵解、三羧酸(TCA)循环和磷酸戊糖 (PPP) 途径相关基因的表达被上调。Ma 等^[65]通过差异基因分析发现, 枸杞随着 CO₂ 浓度的升高, 55 个基因上调, 18 个基因下调, 通过 KEGG 分析鉴定出这些基因参与糖代谢和相关途径。Gao 等^[66]通过差异基因分析发现, 甜瓜幼苗根区遭受高 CO₂ 胁迫后, 大多数与蔗糖和淀粉水解相关的基因上调, 而与蔗糖代谢相关的基因下调。

综上所述, 大气 CO₂ 浓度升高影响了参与植物光合作用的基因的表达, 使其在转录水平上发生了变化。

1.3 本试验研究内容及目的和意义

1.3.1 研究内容

(1) 高浓度 CO₂ 对小麦光合生理指标的影响

在高浓度 CO₂ 胁迫下, 测定小麦气体交换参数: 净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO₂ 浓度, 计算水分利用率; 测定小麦叶绿素含量和叶绿素荧光参数, 分析 CO₂ 浓度升高对小麦叶片电子传递和能量转换的影响, 明确叶片光能利用对高浓度 CO₂ 的适应情况。

(2) 高浓度 CO₂ 对小麦农艺性状和产量相关性状的影响

在 CO₂ 浓度升高条件下, 测定小麦生育进程中的农艺性状, 明确 CO₂ 浓度升高对小麦生物量积累的影响, 分析小麦主穗穗长、主穗小穗数、主穗可育小穗数、主穗穗粒数以及百粒重等产量构成因素的变化, 明确 CO₂ 浓度升高对小麦籽粒产量构成的影响。

(3) 高浓度 CO₂ 对小麦营养品质的影响

在 CO₂ 浓度升高条件下，测定小麦籽粒的矿质元素含量和氨基酸含量，分析 CO₂ 浓度升高对小麦籽粒营养品质的影响。

(4) 基于转录组测序的小麦光合作用响应高浓度 CO₂ 的调控机理分析

筛选与光合作用有关的基因进行分析，初步解析小麦响应高浓度 CO₂ 的调控机理。

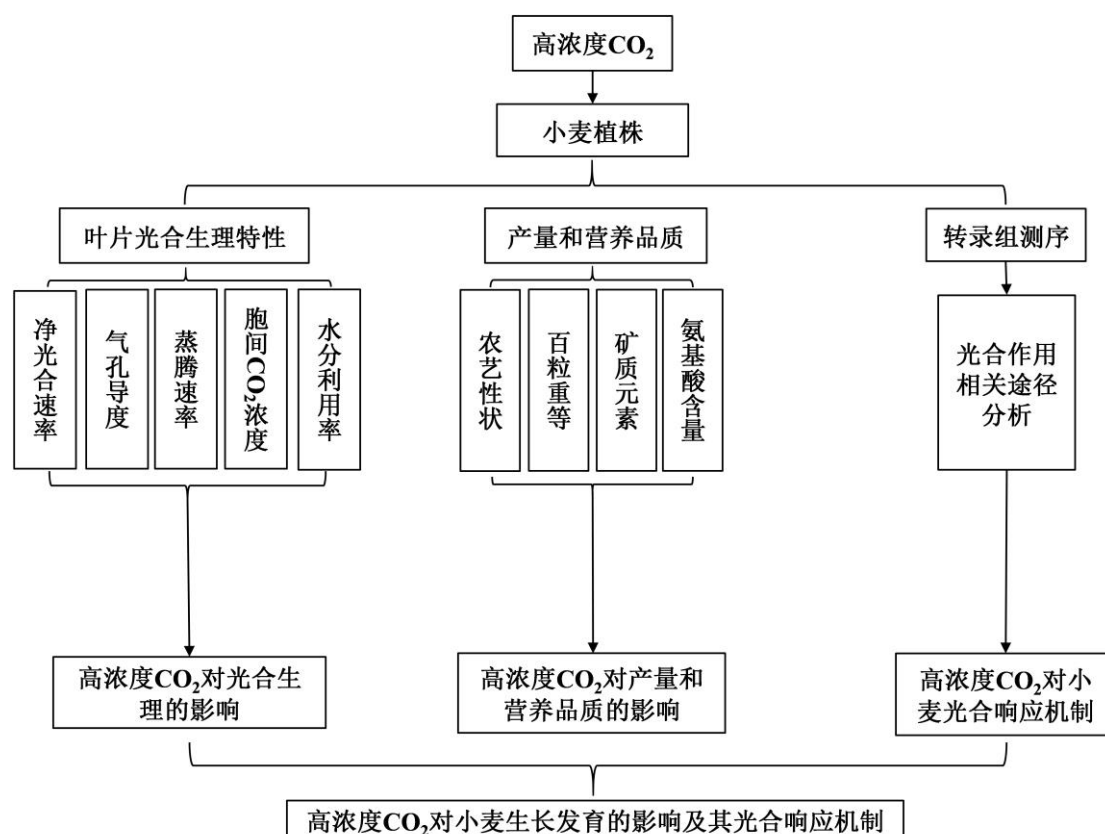
1.3.2 研究目的与意义

近些年来，随着全球变暖，大气中 CO₂ 浓度增长迅速，研究者对作物如何响应 CO₂ 浓度升高产生浓厚兴趣。本研究通过模拟 CO₂ 浓度升高，揭示高浓度 CO₂ 对小麦生长发育的影响，并运用转录组测序技术进一步挖掘高浓度 CO₂ 响应基因，探讨小麦在 CO₂ 浓度升高情况下可能的光合响应分子机制，为制定适应未来气候变化条件下小麦生产应对策略提供一定的依据。

1.4 拟解决的科学问题

近些年来大气 CO₂ 浓度持续上升，作为植物光合作用的重要原料，CO₂ 浓度的增加会影响植物的生长发育以及生理生化代谢。因此，本研究拟解决的关键问题主要是：（1）在较低大气 CO₂ 浓度下选育的小麦品种在高 CO₂ 浓度下是否仍然具有增产潜能，对其品质的影响如何？（2）小麦光合作用如何响应高浓度 CO₂？

1.5 本研究的技术路线



第2章 材料与方法

2.1 试验材料

供试小麦品种为中国春（CS）、川麦44和内麦9，均由西华师范大学生命科学学院遗传学实验室提供。

2.2 实验设计

本试验于2021年和2022年连续两年在西华师范大学生命科学学院温室内进行。选取刚收获的饱满的小麦种子各200粒，放在垫有滤纸的培养皿中，加入矿泉水稍微没过小麦种子，于4℃条件下春化48h，春化后于温室中继续培养一个星期移栽至有营养土和普通土混合的塑料盆中。每盆一株。温室温度24℃，湿度为65%，光照时间16h，暗处理时间8h。定期浇水和施加营养液。

生长室采用50 cm × 40 cm透明的亚克力盒子。每个生长室种植30株小麦，重复3次。设定2个CO₂浓度，分别为对照CK（CO₂浓度为410 ppm，环境CO₂浓度）；处理（CO₂浓度为900 ppm）。CO₂由钢瓶装液态纯CO₂提供。用软管将CO₂钢瓶与气室内的PVC管相连。使用支转子流量计进行CO₂气体的定量后，再由鼓风机送入气室。在小麦整个生长期中连续通气。使用CO₂检测仪检测气体浓度，并调整钢瓶中气体的流量以维持目标CO₂浓度。CO₂浓度的变化小于10%。CO₂处理时间为每天上午9:00至下午18:00，从分蘖期持续到灌浆前期。分别于分蘖期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期和灌浆期进行各项指标的测量和取样工作。

2.3 测定项目与实验方法

2.3.1 光合作用测定

利用LI-6400便携式光合仪（LI-COR, Lincoln, 美国）测量小麦的光合光响应曲线（Pn-light）和光合CO₂（Pn-Ci）响应曲线，测量时间段为9:00~18:00。选取10株长势相同的小麦测量其旗叶，观测指标为净光合速率（Pn）。光响应曲线：CO₂浓度控制在400 μmol mol⁻¹，环境温度控制在25℃。每次测量前，先将叶室的光合有效辐射（PAR）设置为1200 μmol m⁻² s⁻¹，对叶片预处理10 min，然后依次使用2000、1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、180、140、120、100、80、60、40、20、0 μmol m⁻² s⁻¹的PAR，每个光照强度等待3 min^[67]。光合-CO₂响应曲线：叶室的光合有效辐射（PAR）控制在1450 μmol m⁻² s⁻¹（测定的小麦光饱和点为1500~1800 μmol m⁻² s⁻¹），叶片温度设置为25℃。预先将CO₂浓度设置为100 μmol mol⁻¹，然后对叶片进行10 min的预处理。CO₂浓度梯度设置为1400、1200、1100、950、800、600、400、200、100、70、50、40、30、0 μmol mol⁻¹，每个CO₂浓度保持3 min，随后仪器自动记录相应的净光合速率^[68]。

分别在分蘖期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期和灌浆期,于上午 9:00~12:00,每个处理随机选取 10 株,选取顶端第一片完全展开叶进行测定。每个叶片重复 3 次。高浓度 CO₂ 气室内叶室 CO₂ 浓度设定为 900 ppm,对照气室内 CO₂ 浓度设定在 410 ppm。叶温设置为 25°C,用 LED 红蓝光源控制光强,光量子通量密度设置为 1450 μmol m⁻² s⁻¹。测定时使用开放式气路,空气流速为 0.5 m³ min⁻¹,每次测量稳定 2 min 后读数。测量参数包括净光合速率 (Pn)、气孔导度 (Gs)、胞间 CO₂ 浓度 (Ci)、蒸腾速率 (Tr),再计算水分利用率 (WUE)。

2.3.2 叶绿素含量测定

分别在分蘖期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期和灌浆期,使用 SPAD-502 叶绿素测定仪,每个处理随机选取 10 株,选取顶端第一片完全展开的叶进行测定,每个叶片重复 5 次取平均值。

2.3.3 叶绿素荧光特性测定

于小麦分蘖期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期和灌浆期,每个处理随机选取 10 株,选取顶端第一片完全展开的叶进行测定,每个叶片重复 3 次。叶片先暗适应 30 min,然后利用便携式植物效率分析仪 Handy PEA+ (Hansatech, 英国)测定叶片荧光参数(表 2-1)^[69]和快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)。首先对 OJIP 曲线进行标准化,再按照公式 $V_t = (F_t - F_0) / (F_m - F_0)$ 得到相对可变荧光 V_t 曲线,然后按照公式 $\Delta V_t = V_{t(\text{处理})} - V_{t(\text{对照})}$ 得到相对可变荧光差异动力学 ΔV_t 曲线^[70]。

表 2-1 荧光参数

Table 2-1 Fluorescence parameters

荧光参数缩写	中文名称
F_o	初始荧光
F_m	最大荧光
F_v/F_m	最大光化学效率
PI_{ABS}	性能指数
Area	荧光诱导曲线到 Y 轴的面积
S_m	标准化的荧光诱导动力学曲线上方围成的总面积
ABS/CS_m	$t = t_{FM}$ 时, 单位截面积吸收的光能
DI_o/CS_m	$t = t_{FM}$ 时, 单位截面积热耗散能量
TR_o/CS_m	$t = t_{FM}$ 时, 单位面积捕获的能量
ET_o/CS_m	$t = t_{FM}$ 时, 单位面积内电子传递的量子产额
RC/CS_m	$t = t_{FM}$ 时, 反应中心的密度
ABS/RC	单位反应中心吸收的光能
DI_o/RC	单位反应中心耗散的能量
TR_o/RC	单位反应中心捕获的用于还原 QA 的能量
ET_o/RC	单位反应中心捕获的用于电子传递的能量

2.3.4 农艺性状和产量相关性状测定

于小麦成熟期, 随机选取 30 株, 测定单株株高、主穗穗长、主穗小穗数、主穗可育小穗数、主穗穗粒数、籽粒长、籽粒宽、穗粒重, 然后对每个处理计算百粒重。用米尺测定株高, 用游标卡尺测定籽粒长和籽粒宽, 用万分之一天平测定穗粒重。

2.3.5 营养品质测定

小麦种子收获后烘至恒重, 将样品用球磨仪 (RETSCH MM400, Germany, 氧化锆研磨罐) 粉碎过 60 目筛。N 元素含量使用元素分析仪测定, 其余元素含量用浓硝酸-浓盐酸 (1:3) 消煮后, 使用火焰原子吸收光谱法测定。参照食品中氨基酸测定国家标准 (GB5009.124-2016), 将过筛后的样品用酸水解法处理, 然后使用德国塞卡姆 S433D 氨基酸分析仪进行测定。每个处理重复 3 次。

2.3.6 小麦转录组测序与分析

(1) 植物材料

于抽穗期分别选取对照组和处理组生长培养箱中心部位的植株, 目的是减少边缘效应。每个处理选取长势一致的 6 株小麦, 采集完全展开的第二片叶, 立即用灭菌的蒸馏水清洗, 滤纸吸干水分后, 同一处理的样品, 每个称取相同的质量混合为一个样品, 迅速置于液氮中冷冻, -80°C 冰箱保存备用。

(2) 数据材料

样品送至武汉菲沙生物科技有限公司，测序数据报告由菲沙公司提供。

(3) 转录组分析和差异表达基因 (DEGs) 鉴定

首先对测序获得的原始 reads 进行评估，接着清除低质量 reads，然后将得到的序列与小麦参考基因组序列 (ftp.ensemblgenomes.org/pub/plants/release-51/fasta/triticum_aestivum/dna/Triticum_aestivum.IWGSC.dna.toplevel.fa.gz) 进行比较。通过以下数据库进行功能注释：包括 GO; COG; Swiss-Prot; KO 和 Nr。用 TPM 表示基因表达水平，参考标准为 Fold Change (FC) ≥ 2 且 FDR < 0.05 ，通过 DESeq 确定差异表达基因 (DEGs)，然后将其映射到 GO 数据库 (<http://www.geneontology.org/>) 和 KEGG 数据库，获得每个基因的 GO 功能注释和所参与的代谢途径。

(4) 差异表达基因的 qRT-PCR 分析

Actin 和 Ubq 基因作为验证鉴定的 DEGs 的内参基因，通过分析 GO 功能，KEGG 通路和 Nr 注释选择了可能与 CO₂ 响应有关的 10 个差异表达基因，并通过荧光定量 PCR 进一步验证这些 DEG。引物序列如表 2-2 所示。PCR 扩增程序如下：首先在 94°C 下变性 5 min，然后在 95°C 变性 30 s，退火，再于 55°C 下延伸 40 个循环，最后，通过 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 计算各基因的相对表达水平。

表 2-2 qRT-PCR 的引物序列
Table 2-2 primer sequence of qRT-PCR

基因 ID	引物序列(5'-3')
TraesCS3D03G0308400	F: ACACAAGGCTACGGGTCATC R: TTTAGCGATCTGCTCGACCT
TraesCS7D03G1170100	F: TGCTGGAGGAGGACCACTAC R: AAGTCGATGGCGTTTTCTTG
TraesCS3D03G0827300	F: GTTCGTGAGCCTGAAGGAAG R: CGCAGCACGTACTIONTCTTGAC
TraesCS3D03G0827300	F: GAAGCCCTTCACACACCACT R: CTGCTTCTGCTTGTGTTTCG
TraesCS1D03G0652800	F: TTATCTATCCGGGCGTCAAC R: CTTGGCACACTTGGATAGCA
TraesCS7A03G0609400	F: TTATCTATCCGGGCGTCAAC R: CTTGGCACACTTGGATAGCA
TraesCS3A03G0606800	F: GCCAGGTGCTGAGCTAAAAC R: AAAGCCGACACCAGTTGTTC
TraesCS7D03G0473000	F: AAAGATGAGGGTGTGGTTGC R: CTCCTCCGGAAGCTATGTTG
TraesCS4A03G1223500	F: AACGGCGGTGTACTTCTACG R: GAGCACCTCATCGAGAAAG

续表 2-2

基因 ID	引物序列(5'-3')
TraesCS6D03G0121600	F: ATACTGCCCAAGGAGGAGGT R: AGAAGAAGAATGGGCTGACG
Actin	F: ACGCTTCCTCATGCTATCCTTC R: ATGTCTCTGACAATTTCCCGCT
Ubq	F: AAGGCGAAGATCCAGGACAAG R: TGGATGTTGTAGTCCGCCAAG

2.4 数据分析与处理

采用 Microsoft Excel 2016 软件对试验数据进行统计分析，使用 SPSS 25 软件进行显著性分析，显著性水平为 0.05，采用 Origin 2021 软件作图。

第3章 结果与分析

3.1 光响应曲线和光合-CO₂ 响应曲线

植物光合作用的光响应模型或光响应曲线反映的是植物净光合速率和光合有效辐射之间的关系, 对了解植物光化学过程中的光化学效率非常重要。由光响应曲线可以估算植物的饱和光强度、最大净光合速率等重要光合参数。植物的 CO₂ 响应曲线反映的是植物净光合速率与 CO₂ 之间的关系, 以此估算植物的饱和 CO₂ 浓度、光合能力等光合参数。

为此, 本研究首先测定了光响应曲线和光合-CO₂ 响应曲线。从图 3-1 可见, 小麦的光饱和点约为 1500 ~ 1800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, CO₂ 饱和点为 800 ~ 1000 ppm。

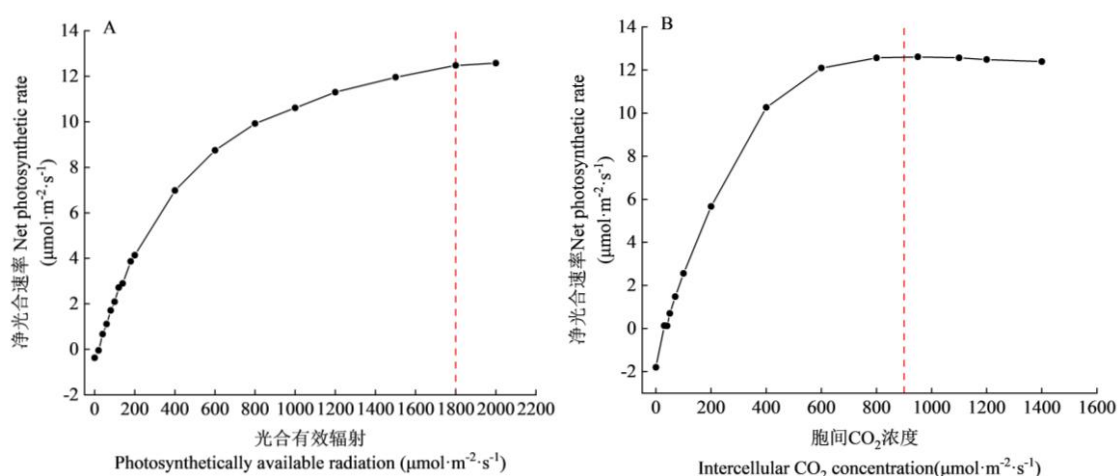


图 3-1 小麦的光响应曲线 (A) 和光合-CO₂ 响应曲线 (B)

Fig.3-1 Light response curve (A) and photosynthesis-CO₂ response curve (B) of wheat

3.2 高浓度 CO₂ 对小麦光合生理特性的影响

3.2.1 净光合速率对高浓度 CO₂ 的响应

净光合速率代表着植物的光合作用水平。从图 3-2 可知, 高浓度 CO₂ 处理条件下, 中国春、川麦 44、内麦 9 的净光合速率在整个生育期中均有不同程度的增加, 并且呈现出先降低再增加又下降的趋势。

在中国春中, 处理与对照相比, 净光合速率在抽穗期达到最大, 在开花期降到最低, 从分蘖期、孕穗期、抽穗期到灌浆期, 与对照相比, 净光合速率存在显著性差异 ($p < 0.05$), 分别高于对照 28.11%、24.44%、61.58% 和 25.96%。川麦 44 和内麦 9 在孕穗期达到最大, 而在灌浆期降到最低。在川麦 44 中, 除了开花期, 其余时期处理与对照相比, 净光合速率存在显著性差异 ($p < 0.05$), 分别高于对照 49.76%、74.74%、58.38%、35.26% 和 21.57%。在内麦 9 中, 从分蘖期、孕穗期和

灌浆期来看，处理与对照相比，净光合速率存在显著性差异 ($p < 0.05$)，分别高于对照 86.26%、62.49% 和 24.80%，而拔节期、抽穗期和开花期的净光合速率，处理与对照之间相比差异不显著 ($p > 0.05$)。

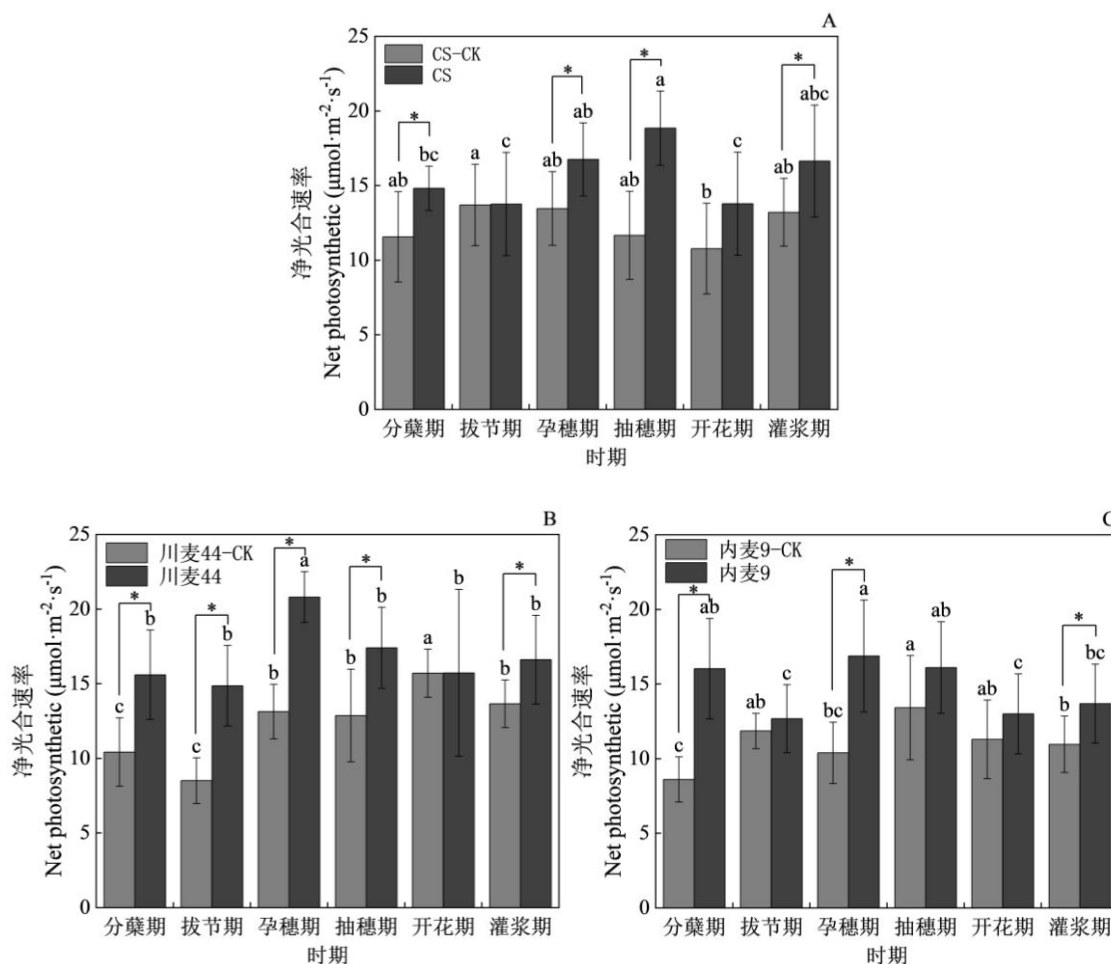


图 3-2 高浓度 CO₂ 对小麦净光合速率的影响

注：表中数据均为平均值 ± 标准差，标有不同小写字母表示同一材料同一处理不同时期的差异显著 ($p < 0.05$)，* 表示同一材料同一时期不同处理的差异显著 ($p < 0.05$)，下同。

Fig.3-2 Effect of high concentration of CO₂ on net photosynthetic rate of wheat

Note: All the data in the table are mean standard deviation, with different lowercase letters indicating that the same material has significant differences in different periods ($p < 0.05$), and * indicates that the same material has significant differences in different periods ($p < 0.05$), the same below.

3.2.2 气孔导度对高浓度 CO₂ 的响应

气孔具有大气和叶片内部之间的气体交换（水分损失、CO₂ 吸收、氧气释放或吸收）功能，其对于植物吸收 CO₂ 进行光合作用，同时通过蒸腾作用平衡水分损失至关重要。从图 3-3 可知，高浓度 CO₂ 降低了小麦的气孔导度，从拔节期到灌浆期，气孔导度表现增加-下降-上升的变化规律。

在中国春中，处理与对照相比，分蘖期、拔节期、孕穗期和灌浆期的气孔导度存在显著性差异 ($p < 0.05$)，分别低于对照 41.27%、59.26%、31.82% 和 28.99%；而在开花期，差异不显著 ($p > 0.05$)；在抽穗期，稍高于对照 ($p > 0.05$)。在川麦 44 中，处理与对照相比，抽穗期、开花期和灌浆期的气孔导度存在显著差异 ($p < 0.05$)，分别低于对照 34.25%、63.22% 和 66.09%，在分蘖期和孕穗期也低于对照，但差异不显著 ($p > 0.05$)；而在拔节期略高于对照但差异不显著 ($p > 0.05$)；。在内麦 9 中，处理与对照相比，拔节期、开花期和灌浆期的气孔导度存在显著性差异 ($p < 0.05$)，处理分别低于对照 44.32%、36.23% 和 44.74%；而在孕穗期和抽穗期高于对照但差异不显著 ($p > 0.05$)。

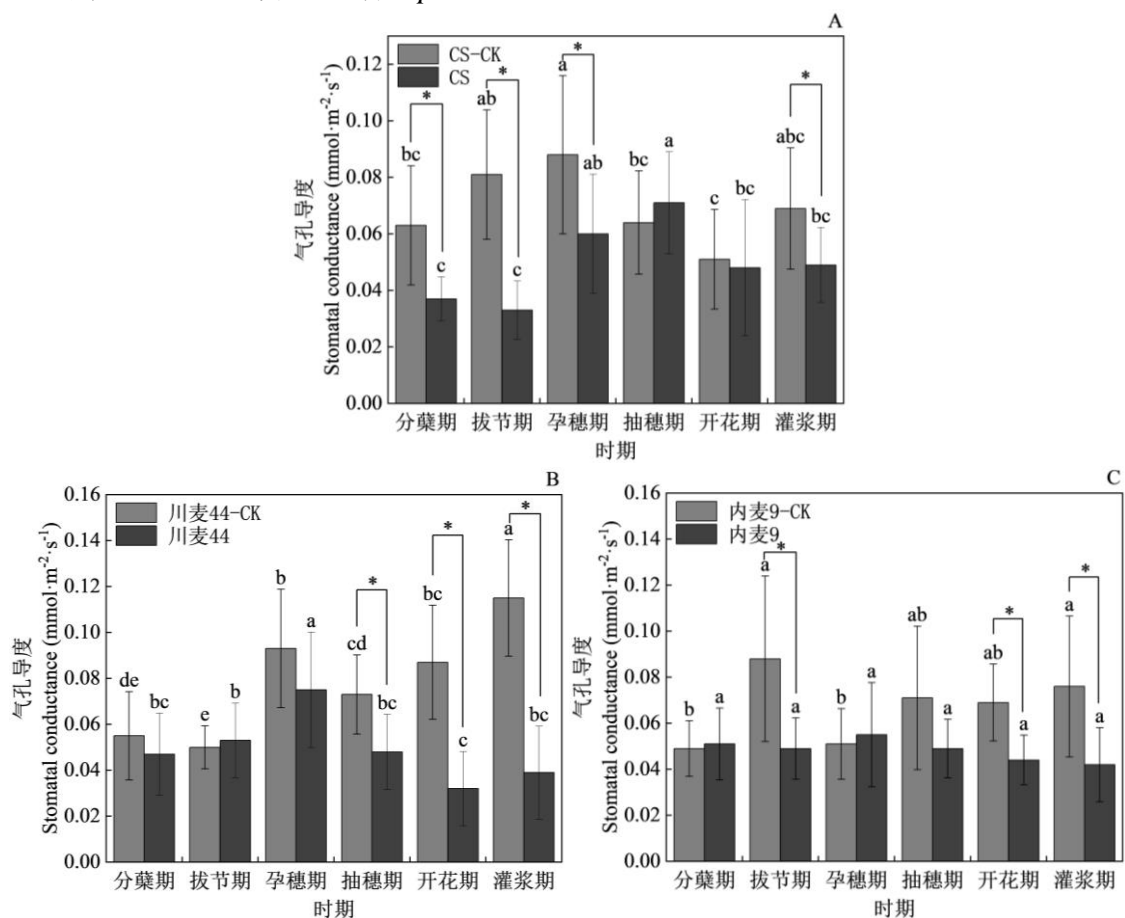


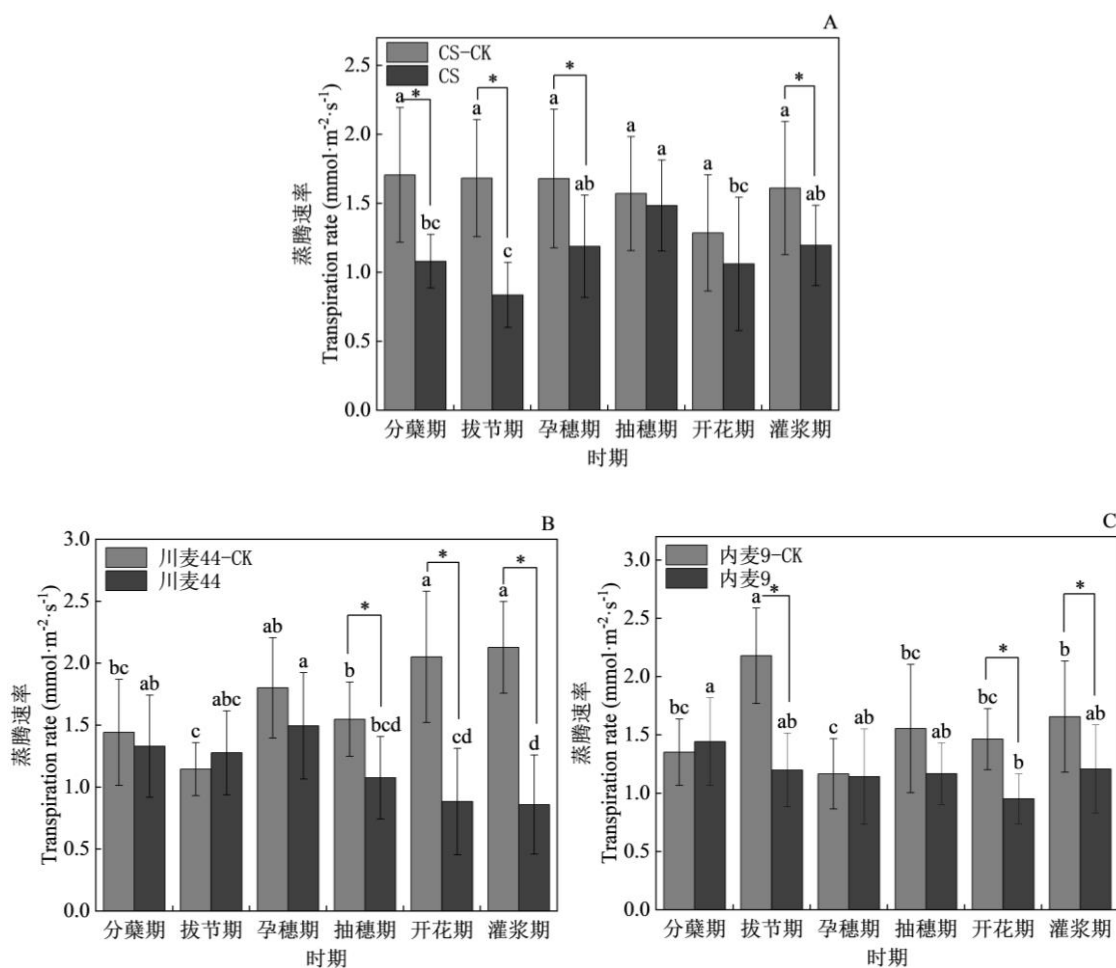
图 3-3 高浓度 CO₂ 对小麦气孔导度的影响

Fig.3-3 Effect of high concentration of CO₂ on stomatal conductance of wheat

3.2.3 蒸腾速率对高浓度 CO₂ 的响应

蒸腾速率是反映植物水分流入和流出的重要性状。从图 3-4 可知，高浓度 CO₂ 处理条件下，蒸腾速率与气孔导度的变化趋势相一致，即高浓度 CO₂ 处理降低了小麦的蒸腾速率。

在中国春中，从分蘖期、拔节期、孕穗期和灌浆期来看，处理与对照相比，蒸腾速率存在显著性差异 ($p < 0.05$)，分别低于对照 36.69%、50.33%、29.29% 和 25.82%；其余时期差异不显著 ($p > 0.05$)。在川麦 44 中，从抽穗期、开花期和灌浆期来看，处理与对照相比，蒸腾速率存在显著性差异 ($p < 0.05$)，分别低于对照 30.49%、56.90% 和 59.63%，在分蘖期和孕穗期处理低于对照，但差异不显著 ($p > 0.05$)；在拔节期，蒸腾速率高于对照但差异不显著 ($p > 0.05$)。在内麦 9 中，从拔节期、开花期和灌浆期来看，处理与对照相比，蒸腾速率存在显著性差异 ($p < 0.05$)，分别低于对照 44.97%、34.97% 和 27.10%，在孕穗期和抽穗期与对照差异不显著 ($p > 0.05$)；在分蘖期处理的蒸腾速率高于对照但差异不显著 ($p > 0.05$)。

图 3-4 高浓度 CO₂ 对小麦蒸腾速率的影响Fig.3-4 Effect of high concentration of CO₂ on transpiration rate of wheat

3.2.4 胞间 CO₂ 浓度对高浓度 CO₂ 的响应

胞间 CO₂ 浓度是反映植物净光合速率和气孔导度的一项指标。总体而言，高

浓度 CO_2 处理显著提高了小麦的胞间 CO_2 浓度。

从整个生育期来看，中国春、川麦 44 和内麦 9 的胞间 CO_2 浓度与对照相比，均存在显著性差异 ($p < 0.05$)，在中国春中，分别高于对照 119.92%、158.09%、203.82%、436.27%、276.12% 和 256.59%；在川麦 44 中，分别高于对照 766.24%、186.72%、176.60%、227.81%、215.44% 和 81.45%；在内麦 9 中，分别高于对照 179.13%、131.43%、169.76%、278.11%、272.15% 和 124.83%。（图 3-5）

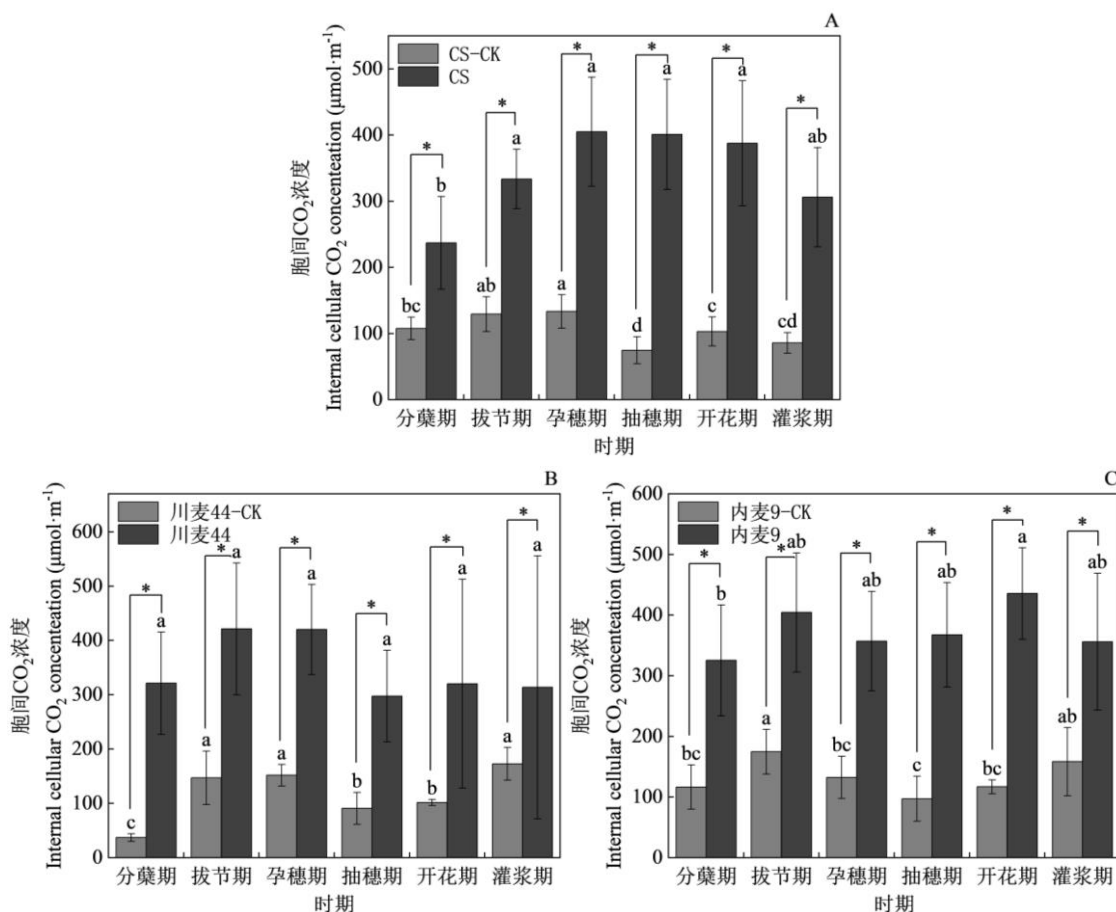


图 3-5 高浓度 CO_2 对小麦胞间 CO_2 浓度的影响

Fig 3-5 Effect of high concentration of CO_2 on intercellular concentration of wheat

3.2.5 水分利用率对高浓度 CO_2 的响应

植物的水分利用率是 CO_2 同化率与蒸腾速率或气孔导度之比，是衡量植物光合作用的指标之一。由图 3-6 可知，高浓度 CO_2 处理显著提高了小麦的水分利用率。

从整个生育期来看，处理与对照相比，中国春、川麦 44 和内麦 9 的水分利用率均存在显著性差异 ($p < 0.05$)。从分蘖期到灌浆期，在中国春中，水分利用率分别高于对照 106.73%、114.30%、77.94%、74.63%、95.69% 和 88.86%；在川麦

44 中, 分别高于对照 69.90%、83.84%、108.08%、104.05%、87.56% 和 203.25%; 在内麦 9 中, 分别高于对照 75.35%、86.47%、115.36%、88.00%、84.30% 和 86.56%。

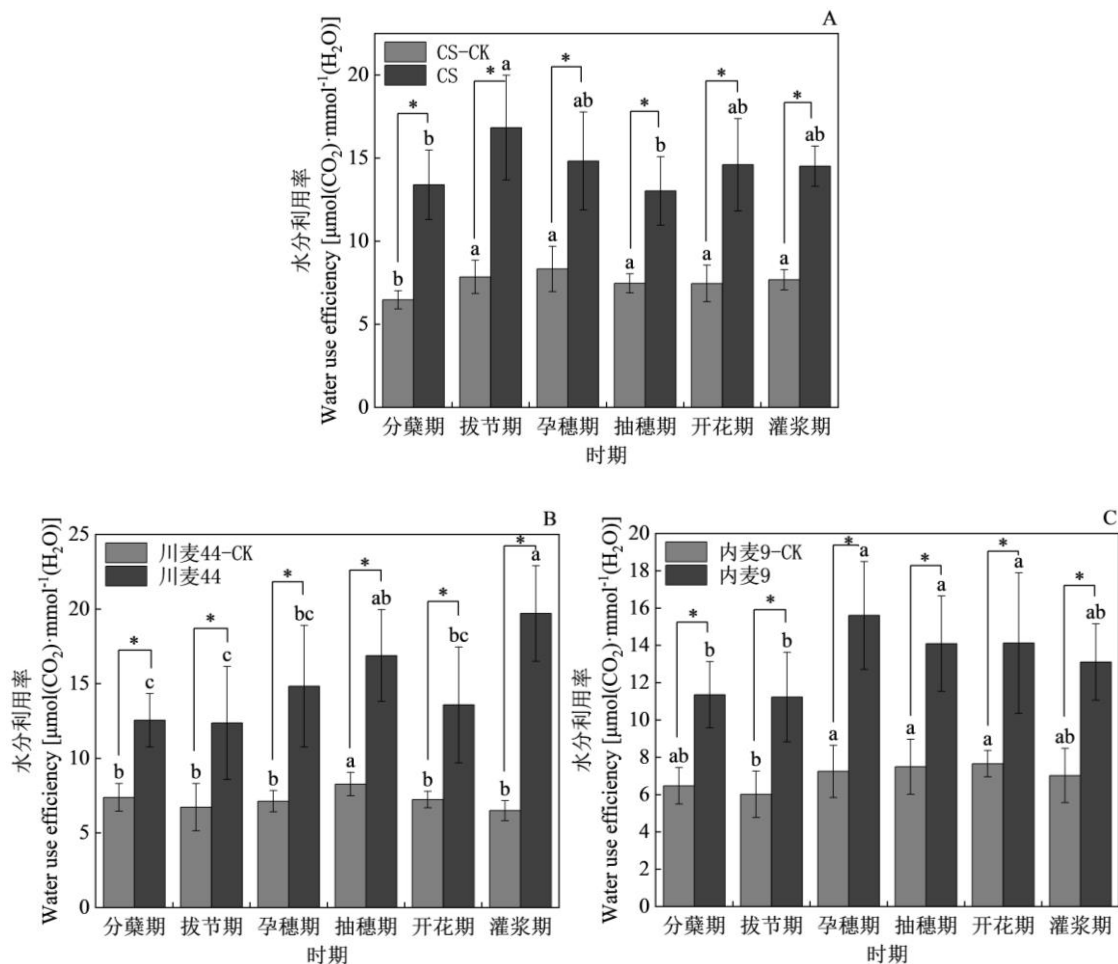


图 3-6 高浓度 CO₂ 对小麦水分利用率的影响

Fig.3-6 Effect of high concentration of CO₂ on water use efficiency of wheat

3.3 高浓度 CO₂ 对小麦叶片叶绿素含量的影响

叶绿素作为光能获取和转移中心是光合作用所必须的, 所以叶绿素含量与光合效率密切相关, 同时也与作物产量密切相关。由图 3-7 可知, 不同品种的小麦对高浓度 CO₂ 的响应程度存在一定的差异, 在整个生育期高浓度 CO₂ 处理提高了中国春叶片叶绿素含量 SPAD 值, 却降低了川麦 44 和内麦 9 叶片叶绿素含量 SPAD 值。

在中国春中, 从抽穗期、开花期和灌浆期来看, 处理与对照相比, 叶片叶绿素含量 SPAD 值存在显著性差异 ($p < 0.05$), 分别高于对照 14.99%、14.83% 和 7.84%, 对于分蘖期和孕穗期, 差异不显著 ($p > 0.05$); 在拔节期, 处理的叶片叶绿素含量 SPAD 值低于对照但差异不显著 ($p > 0.05$)。在川麦 44 中, 从抽穗期和灌浆期

来看, 处理与对照相比, 叶片叶绿素含量 SPAD 值存在显著性差异 ($p < 0.05$), 分别低于对照 7.46% 和 9.42%, 在拔节期、孕穗期和开花期, 差异不显著 ($p > 0.05$); 在分蘖期, 处理的叶片叶绿素含量 SPAD 值高于对照但差异不显著 ($p > 0.05$)。在内麦 9 中, 从开花期来看, 处理显著低于对照 5.10% ($p < 0.05$), 在拔节期、孕穗期、抽穗期和灌浆期处理与对照差异不显著 ($p > 0.05$); 在分蘖期, 处理显著高于对照 7.22% ($p < 0.05$)。

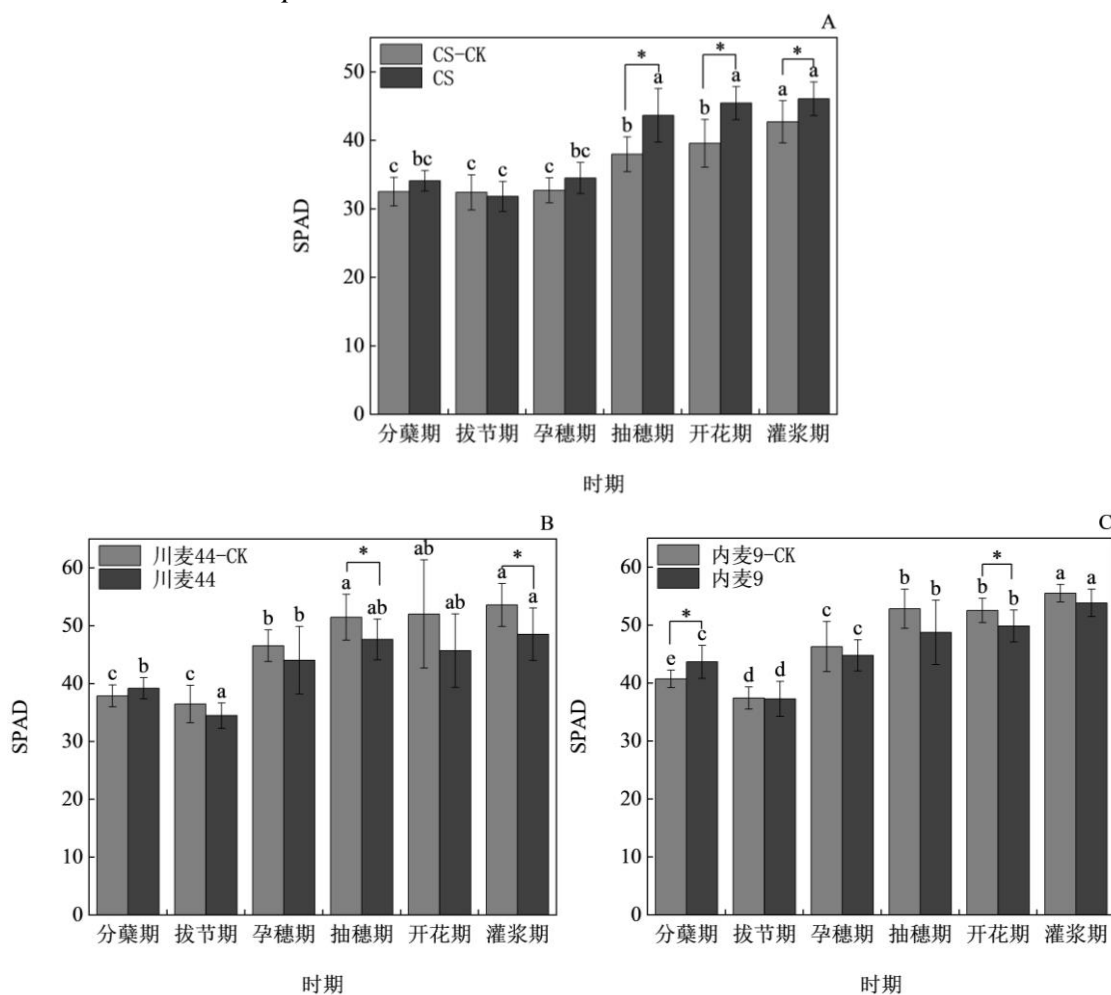


图 3-7 高浓度 CO₂ 对小麦 SPAD 值的影响

Fig.3-7 Effect of high concentration of CO₂ on SPAD of wheat

3.4 高浓度 CO₂ 对小麦叶片叶绿素荧光参数的影响

3.4.1 高浓度 CO₂ 对小麦叶片最大荧光 (F_m) 的影响

最大荧光 (F_m) 是反映植物叶片通过光系统 II 进行电子传递的重要指标。从图 3-8 可知, 高浓度 CO₂ 条件下, 在生个生育进程中, 叶片最大荧光 (F_m) 呈现出先下降后上升再下降的变化趋势。在拔节期有所下降且达到最低, 从孕穗期到开花期, 随着生育期的推进, F_m 逐渐增加, 而到了灌浆期又开始下降。

对于中国春，高浓度 CO_2 处理后的小麦叶片 F_m 在拔节期最低，开花期达到最大，但差异并不显著 ($p > 0.05$)，整个生育期与对照相比几乎没有差异。对于川麦 44，高浓度 CO_2 处理的小麦叶片 F_m 在抽穗期、开花期和灌浆期高于对照，其中开花期显著 ($p < 0.05$) 提高了 3.06%；分蘖期、拔节期和孕穗期低于对照，其中孕穗期显著 ($p < 0.05$) 降低了 1.10%。内麦 9 中，高浓度 CO_2 处理的小麦叶片 F_m 在孕穗期、抽穗期、开花期和灌浆期高于对照，但是差异不显著 ($p > 0.05$)，其余时期几乎无差异。

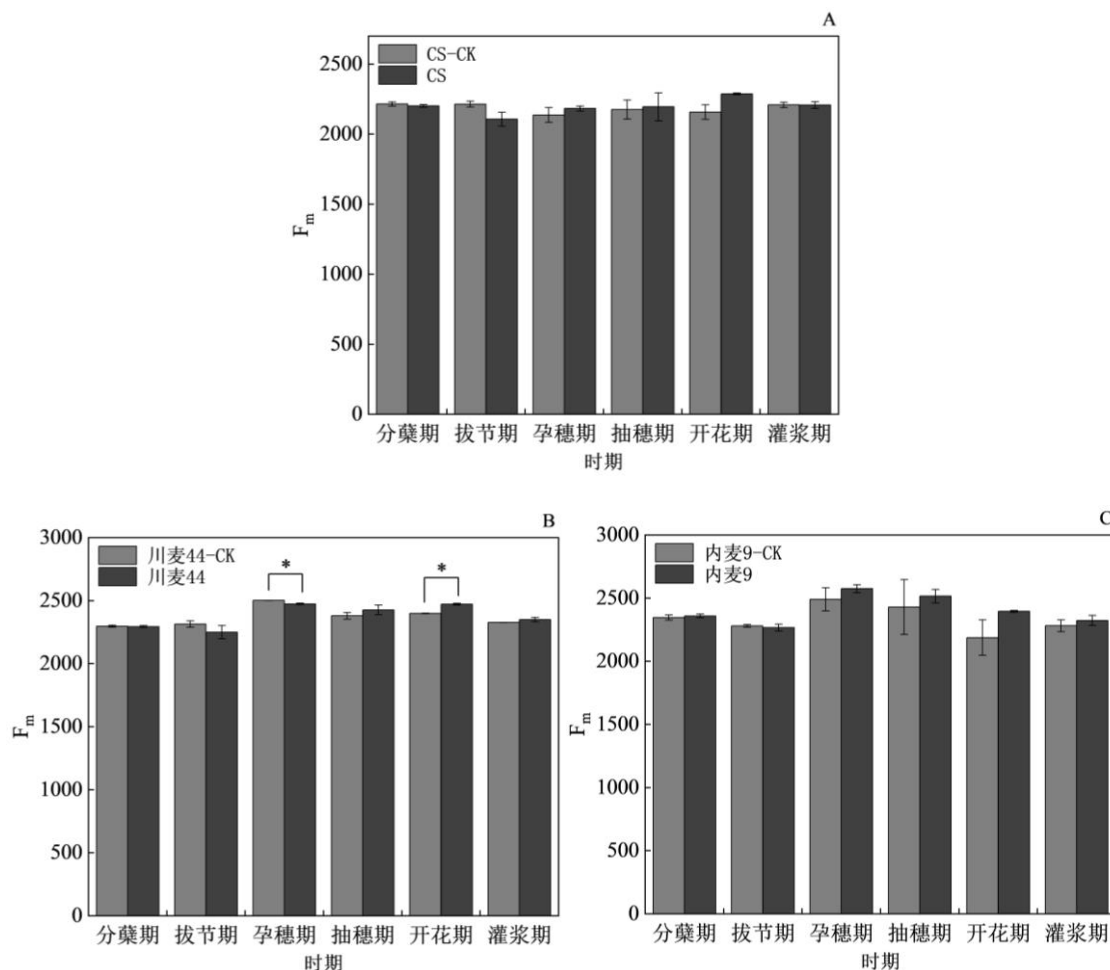


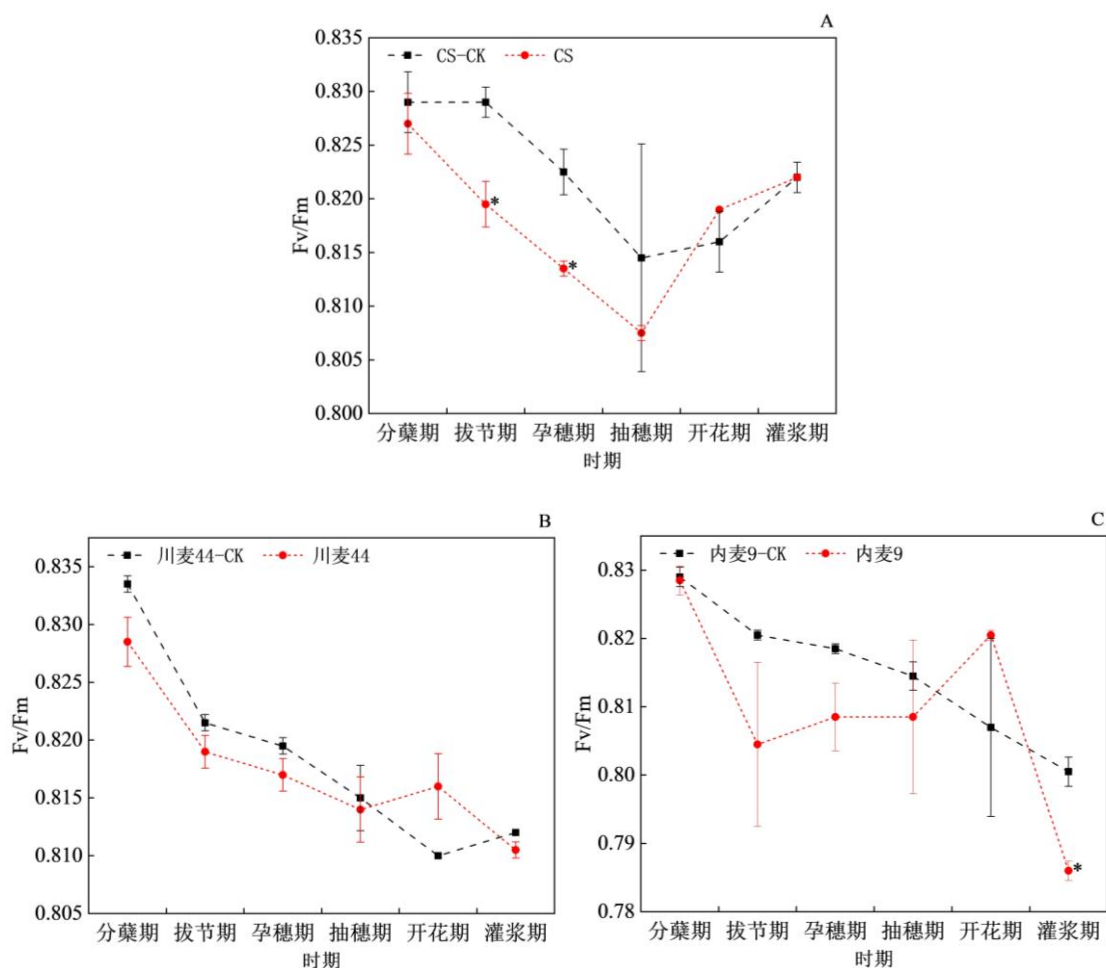
图 3-8 高浓度 CO_2 对小麦叶片 F_m 的影响

Fig.3-8 Effects of high concentration of CO_2 on F_m of wheat leaves

3.4.2 高浓度 CO_2 对小麦叶片最大光化学效率 (F_v/F_m) 的影响

光系统 II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 可以反映光抑制或环境胁迫对植物光合作用的影响。从图 3-9 可知，与对照相比，小麦的 F_v/F_m 在高浓度 CO_2 处理条件下呈现出下降-上升-下降的变化趋势。

对于中国春，高浓度 CO_2 处理的小麦叶片 F_v/F_m 在分蘖期、拔节期、孕穗期和抽穗期均低于对照，其中拔节期和孕穗期分别显著 ($p < 0.05$) 降低了 1.15% 和 1.09%；开花期高于对照，但是差异不显著 ($p > 0.05$)，灌浆期没有差异。对于川麦 44，高浓度 CO_2 处理的小麦叶片 F_v/F_m 除了在开花期高于对照，在其余时期都低于对照，但是差异不显著 ($p > 0.05$)，并且 F_v/F_m 随着生育期的推进总体呈现下降的趋势。内麦 9 中，高浓度 CO_2 处理的小麦叶片 F_v/F_m 除了在开花期高于对照，在其余时期都低于对照，其中灌浆期显著 ($p < 0.05$) 降低了 1.81%，且 F_v/F_m 同样随着生育期的推进总体呈现下降的趋势。

图 3-9 高浓度 CO_2 对小麦叶片 F_v/F_m 的影响Fig.3-9 Effects of high concentration of CO_2 on F_v/F_m of wheat leaves

3.4.3 高浓度 CO_2 对小麦叶片光性能指数的影响

光性能指数 (PI_{ABS}) 能够很好的反映胁迫对植物光合结构的影响。在高浓度 CO_2 处理后，在整个生育期，中国春叶片的光性能指数呈现先下降后上升的趋势，而川麦 44 和内麦 9 则呈现先下降后上升再下降的趋势。（图 3-10）

与对照相比，中国春高浓度 CO_2 处理的小麦叶片 PI_{ABS} 在分蘖期、拔节期、孕穗期和抽穗期低于对照，但是差异不显著 ($p > 0.05$)；开花期显著 ($p < 0.05$) 提高了 17.59%，灌浆期基本没有差异。川麦 44 高浓度 CO_2 处理的小麦叶片 PI_{ABS} 在分蘖期、抽穗期、开花期和灌浆期低于对照，其中抽穗期显著 ($p < 0.05$) 降低了 23.55%；拔节期和孕穗期高于对照，但是差异不显著 ($p > 0.05$)。内麦 9 高浓度 CO_2 处理的小麦叶片 PI_{ABS} 在分蘖期、拔节期和孕穗期高于对照，但是差异不显著 ($p > 0.05$)；在抽穗期、开花期和灌浆期低于对照，其中灌浆期显著 ($p < 0.05$) 降低了 51.00%。

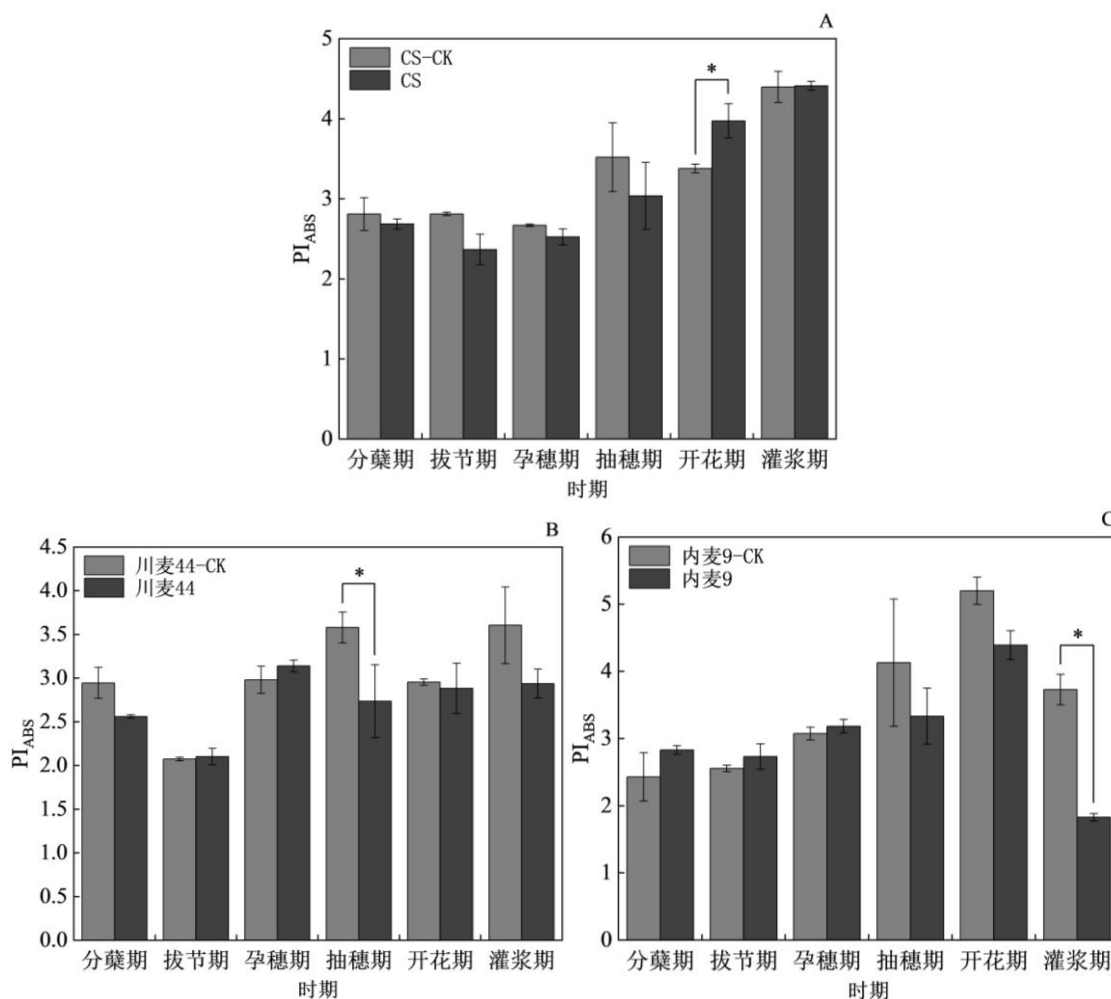


图 3-10 高浓度 CO_2 对小麦叶片 PI_{ABS} 的影响

Fig.3-10 Effects of high concentration of CO_2 on PI_{ABS} of wheat leaves

3.4.4 高浓度 CO_2 对小麦叶片 PS II 受体侧醌库容量的影响

醌库容量 (S_m) 的大小可以反映电子受体 Q_A (初级醌受体) 完全被还原成 Q_A^- 所需要能量的高低。总体来看，高浓度 CO_2 处理后，Area 和 S_m 在整个生育期均呈现先降低再升高又降低的趋势，而且品种间表现不同。(图 3-11，图 3-12)

中国春高浓度 CO₂ 处理的小麦叶片 Area 在孕穗期、抽穗期、开花期和灌浆期高于对照，其中开花期和灌浆期分别显著 ($p < 0.05$) 提高了 39.34% 和 24.65%；分蘖期和拔节期低于对照，但差异不显著 ($p > 0.05$)。川麦 44 高浓度 CO₂ 处理的小麦叶片 Area 在分蘖期、拔节期和孕穗期高于对照，其余时期低于对照，差异不显著 ($p > 0.05$)。内麦 9 高浓度 CO₂ 处理的小麦叶片 Area 也是在分蘖期、拔节期和孕穗期高于对照，其中拔节期显著 ($p < 0.05$) 高于对照 13.02%；在抽穗期、开花期和灌浆期分别显著低于对照 11.22%、16.57% 和 19.49%。

与对照相比，中国春高浓度 CO₂ 处理的小麦叶片 S_m 趋势与 Area 一致，特别在抽穗期、开花期和灌浆期分别显著提高了 25.96%、31.07% 和 24.76%。川麦 44 高浓度 CO₂ 处理的小麦叶片 S_m 在整个生育期都低于对照 CK，且不存在显著 ($p > 0.05$) 差异。内麦 9 高浓度 CO₂ 处理的小麦叶片 S_m 同样在整个生育期低于对照，其中拔节期显著低于对照 9.23%。

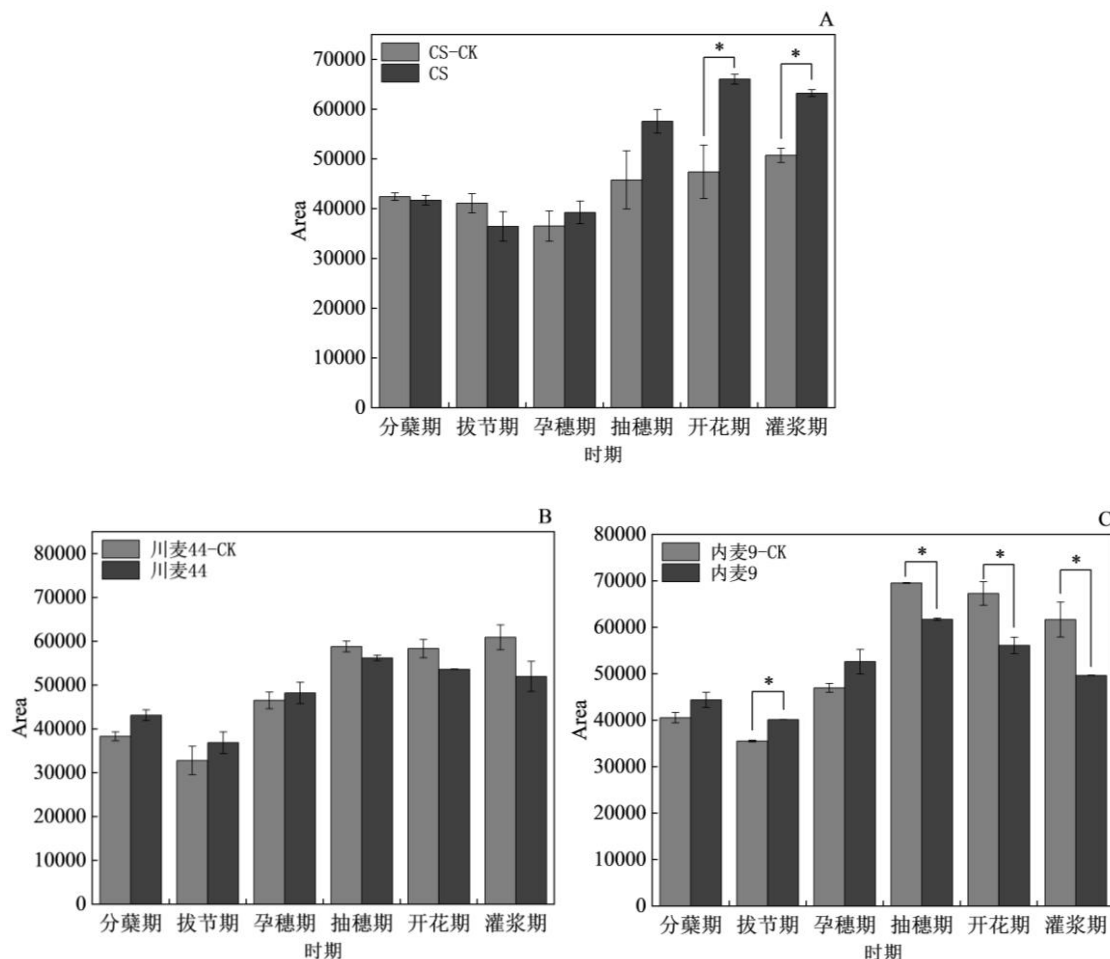
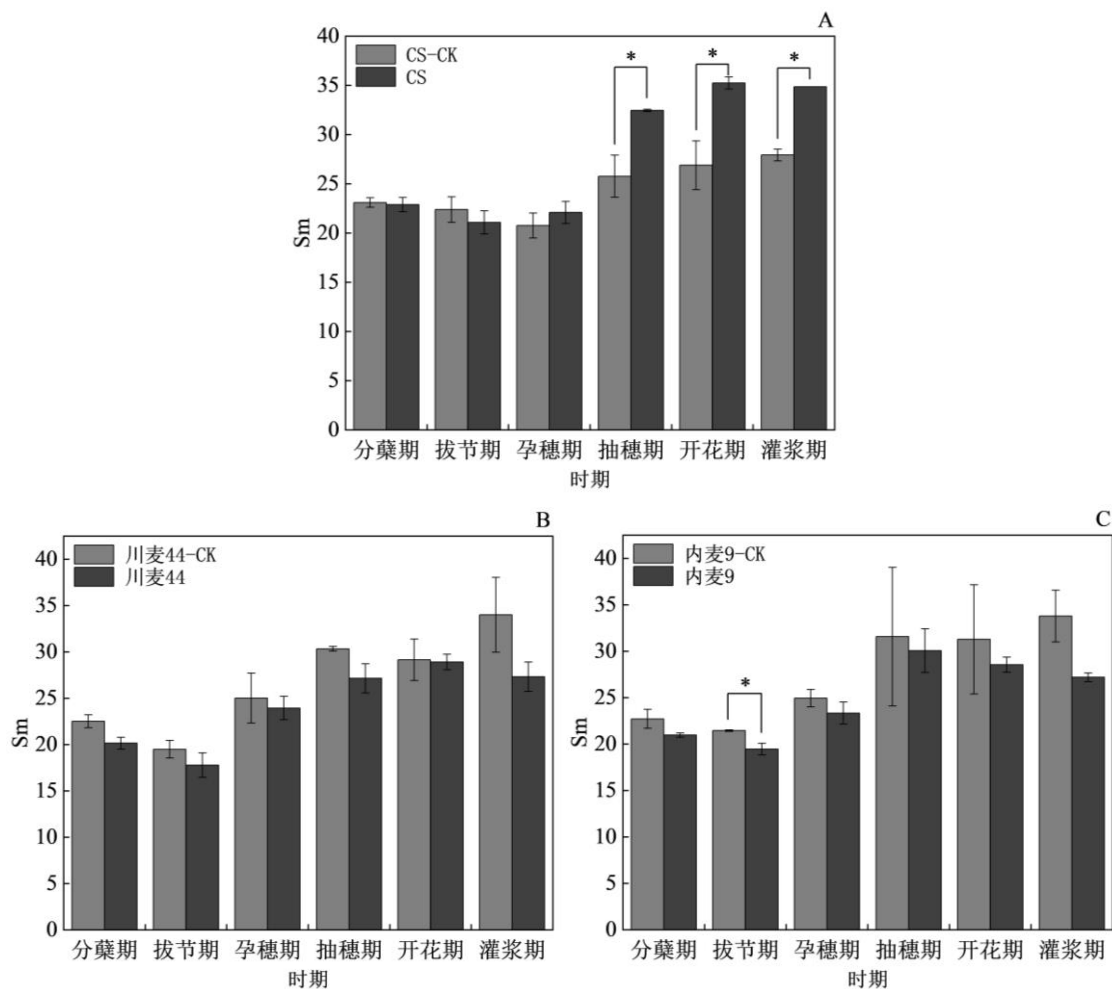


图 3-11 高浓度 CO₂ 对小麦叶片 Area 的影响

Fig.3-11 Effects of high concentration of CO₂ on Area of wheat leaves

图 3-12 高浓度 CO₂ 对小麦叶片 S_m 的影响Fig.3-12 Effects of high concentration of CO₂ on S_m of wheat leaves

3.4.5 高浓度 CO₂ 对小麦叶片能量分配参数的影响

对小麦能量分配参数进行研究可以了解植物的光合器官对光能的吸收、转化和耗散等情况。

如图 3-13 所示，对于中国春，与对照相比，高浓度 CO₂ 处理下，小麦叶片的 RC/CS_m 在分蘖期、拔节期和抽穗期低于对照，在孕穗期、开花期和灌浆期高于对照；ABS/CS_m、TR_o/CS_m 和 ET_o/CS_m 在分蘖期和拔节期低于对照，在孕穗期和开花期高于对照，在抽穗期和灌浆期几乎没有差异（除 ET_o/CS_m 在灌浆期低于对照）；DI_o/CS_m 在孕穗期、抽穗期和开花期高于对照，其余时期没有差异；ABS/RC、TR_o/RC、DI_o/RC 和 ET_o/RC 在分蘖期和拔节期高于对照，在抽穗期、开花期和灌浆期低于对照。

对于川麦 44（图 3-14），与对照相比，高浓度 CO₂ 处理条件下，小麦叶片的 RC/CS_m 在分蘖期、拔节期、抽穗期和灌浆期均低于对照，在孕穗期和开花期显著

($p < 0.05$) 高于对照; ABS/CS_m 、 TR_o/CS_m 和 ET_o/CS_m 在分蘖期、拔节期、孕穗期和灌浆期低于对照, 在抽穗期 (除 ET_o/SC_m 低于对照) 和开花期高于对照, 在抽穗期和灌浆期几乎没有差异 (除 ET_o/CS_m 在灌浆期低于对照); DI_o/CS_m 在分蘖期和抽穗期高于对照, 在拔节期、孕穗期、开花期和灌浆期低于对照; ABS/RC 、 TR_o/RC 、 DI_o/RC 和 ET_o/RC 总体趋势为在分蘖期、抽穗期和灌浆期高于对照, 在拔节期、孕穗期和开花期低于对照。

对于内麦 9 (图 3-15) 而言, 与对照相比, 高浓度 CO_2 处理下, 小麦叶片的 RC/CS_m 在拔节期、抽穗期和灌浆期低于对照, 其中拔节期和灌浆期存在显著 ($p < 0.05$) 差异, 在分蘖期、孕穗期和开花期高于对照, 其中分蘖期和开花期存在显著 ($p < 0.05$) 差异; ABS/CS_m 、 TR_o/CS_m 和 ET_o/CS_m 在拔节期和灌浆期低于对照, 在分蘖期、孕穗期、抽穗期和开花期高于对照; DI_o/CS_m 在拔节期、抽穗期、开花期和灌浆期高于对照, 分蘖期和孕穗期低于对照; ABS/RC 、 TR_o/RC 、 DI_o/RC 和 ET_o/RC 总体趋势为在拔节期、抽穗期和灌浆期高于对照, 其余时期低于对照。

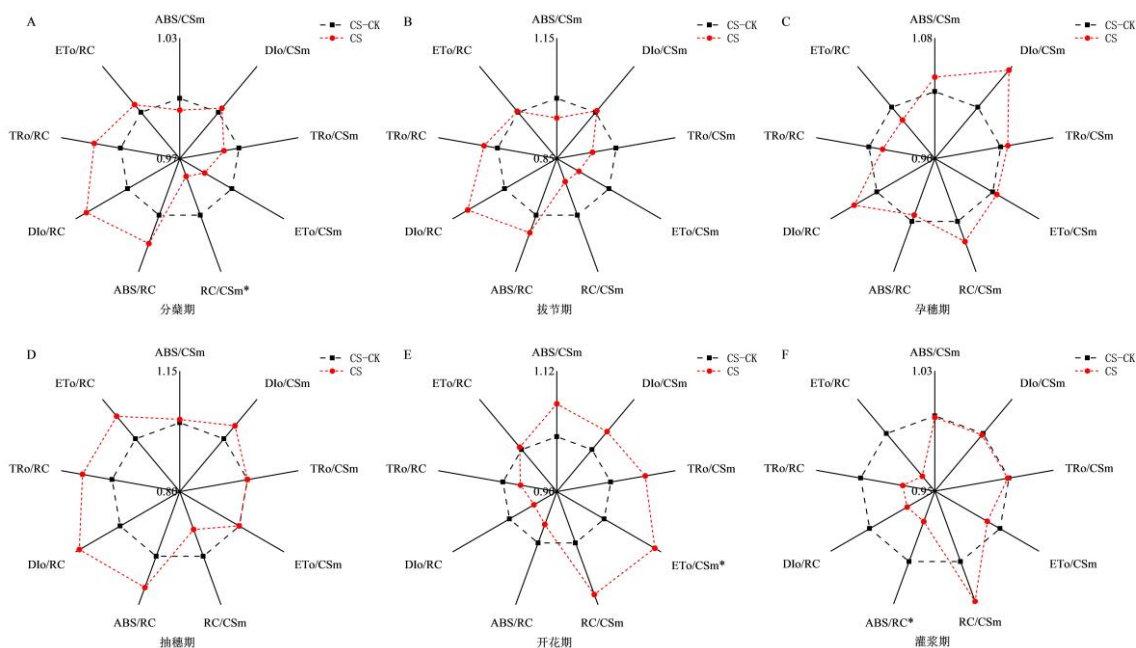


图 3-13 高浓度 CO_2 对中国春叶片能量分配参数的影响

Fig.3-13 Effects of high concentration of CO_2 on energy distribution parameters of CS leaves

第 3 章 结果与分析

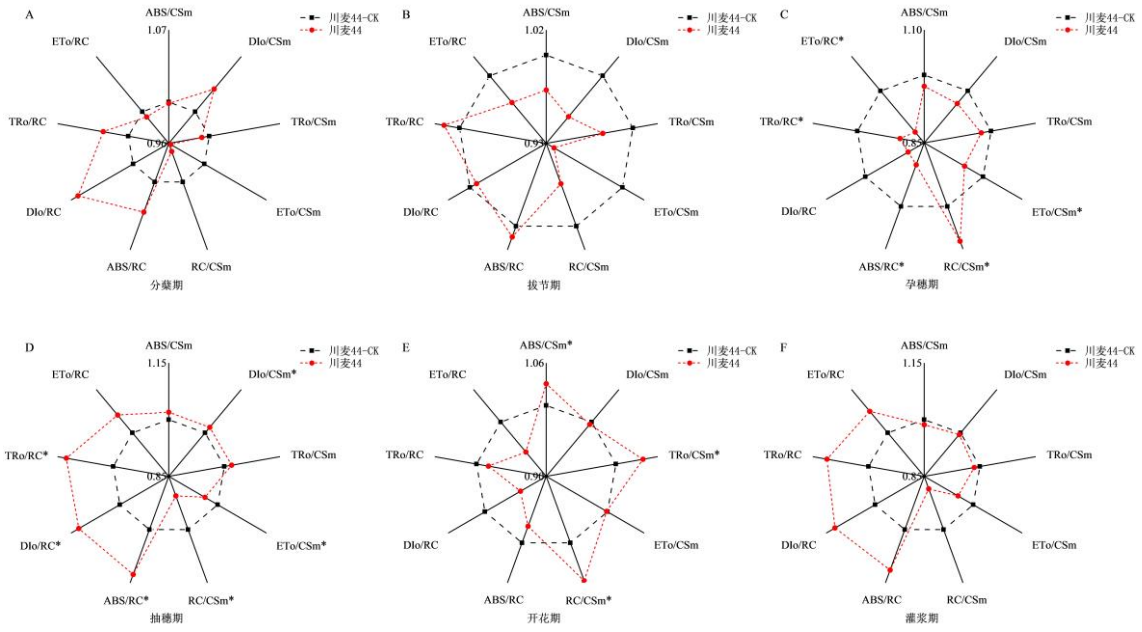


图 3-14 高浓度 CO₂ 对川麦 44 叶片能量分配参数的影响

Fig.3-14 Effects of high concentration of CO₂ on energy distribution parameters of chuanmai44 leaves

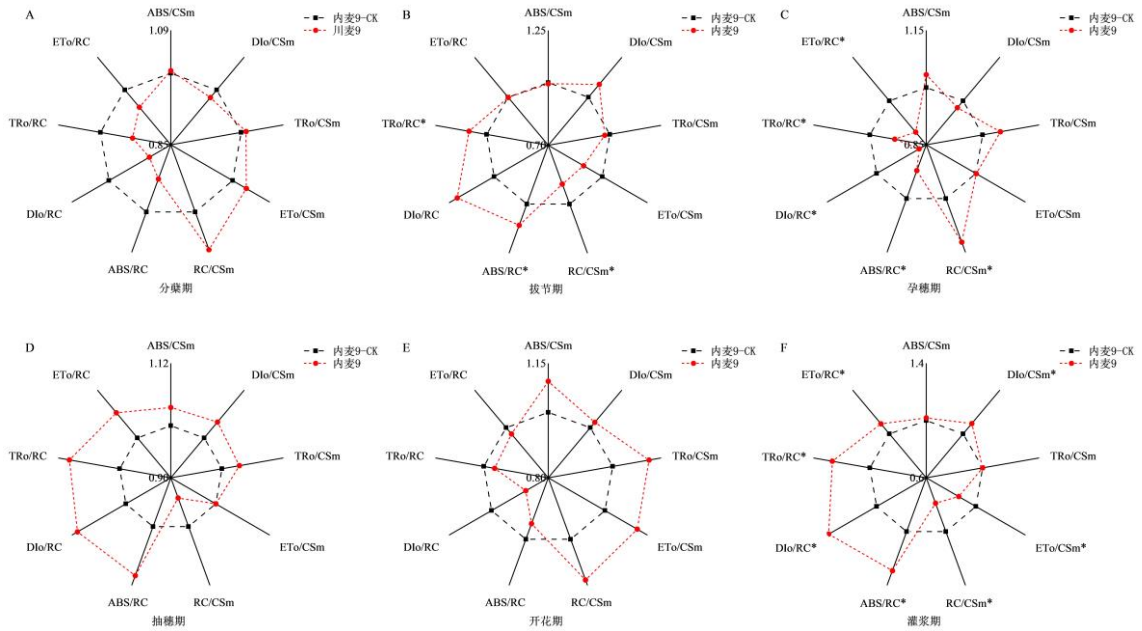


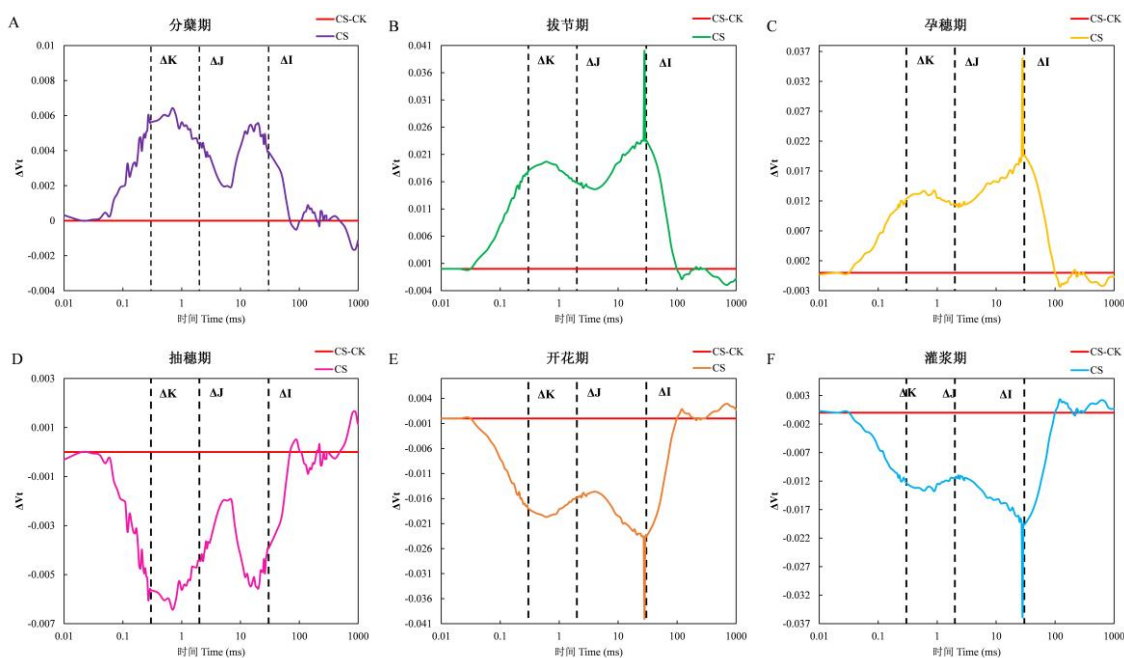
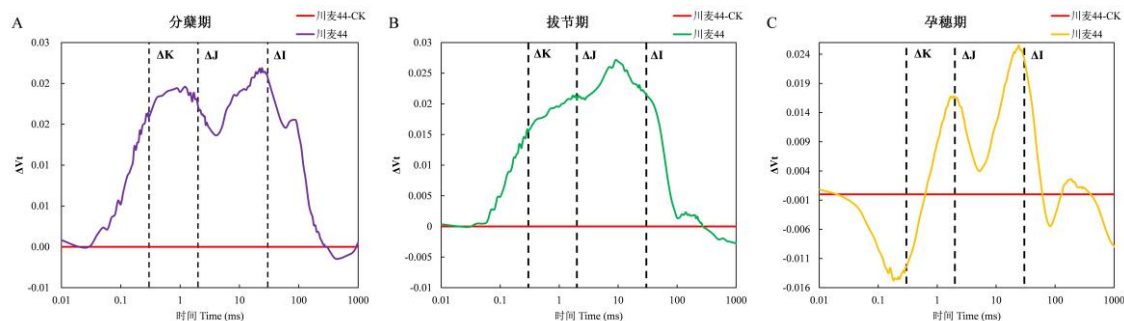
图 3-15 高浓度 CO₂ 对内麦 9 叶片能量分配参数的影响

Fig.3-15 Effects of high concentration of CO₂ on energy distribution parameters of neimai9 leaves

3.4.6 高浓度 CO₂ 对小麦叶片相对可变荧光差异动力学曲线的影响

以各品种小麦在环境 CO₂ 条件下得到的 OJIP 曲线为参照, 将高浓度 CO₂ 处理得到的 OJIP 曲线标准化后得到小麦功能叶片在不同生育期的相对可变荧光的差异动力学 ΔV_t 曲线。 $\Delta K > 0$ 或 $\Delta J > 0$, 说明放氧复合体 (OEC) 失活, 能量传递受阻, PS II 反应中心遭受胁迫伤害。

与对照相比, 高浓度 CO₂ 条件下, 中国春 (图 3-16) 在分蘖期、拔节期和孕穗期 $\Delta K > 0$, $\Delta J > 0$, 表明在发育早中期中国春叶片 PS II 反应中心受到高浓度 CO₂ 的胁迫; 川麦 44 (图 3-17) 在分蘖期、拔节期和灌浆期 $\Delta K > 0$, 在分蘖期、拔节期和孕穗期 $\Delta J > 0$, 表明川麦 44 在发育早期受到高浓度 CO₂ 胁迫, 发育中期胁迫缓解, 到发育后期又被胁迫; 内麦 9 (图 3-18) 在拔节期 $\Delta K > 0$, 在拔节期和孕穗期 $\Delta J > 0$, 表明内麦 9 在发育初期受到高浓度 CO₂ 胁迫, 但是受胁迫时间不长, 发育中后期胁迫缓解, 到发育后期存在被胁迫的趋向。

图 3-16 高浓度 CO₂ 对中国春叶片相对可变荧光差异动力学 ΔV_t 曲线的影响Fig.3-16 Effects of high concentration of CO₂ on differen kinetic curves ΔV_t of CS leaves

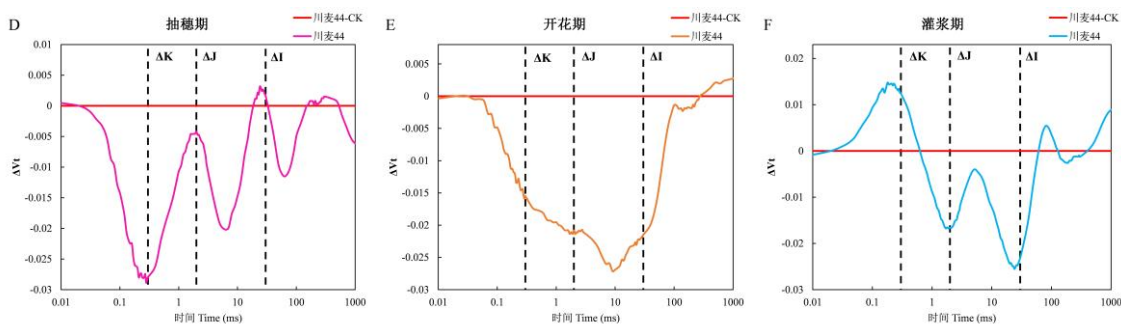


图 3-17 高浓度 CO₂ 对川麦 44 叶片相对可变荧光差异动力学 ΔV_t 曲线的影响
Fig.3-17 Effects of high concentration of CO₂ on different kinetic curves ΔV_t of chuanmai44 leaves

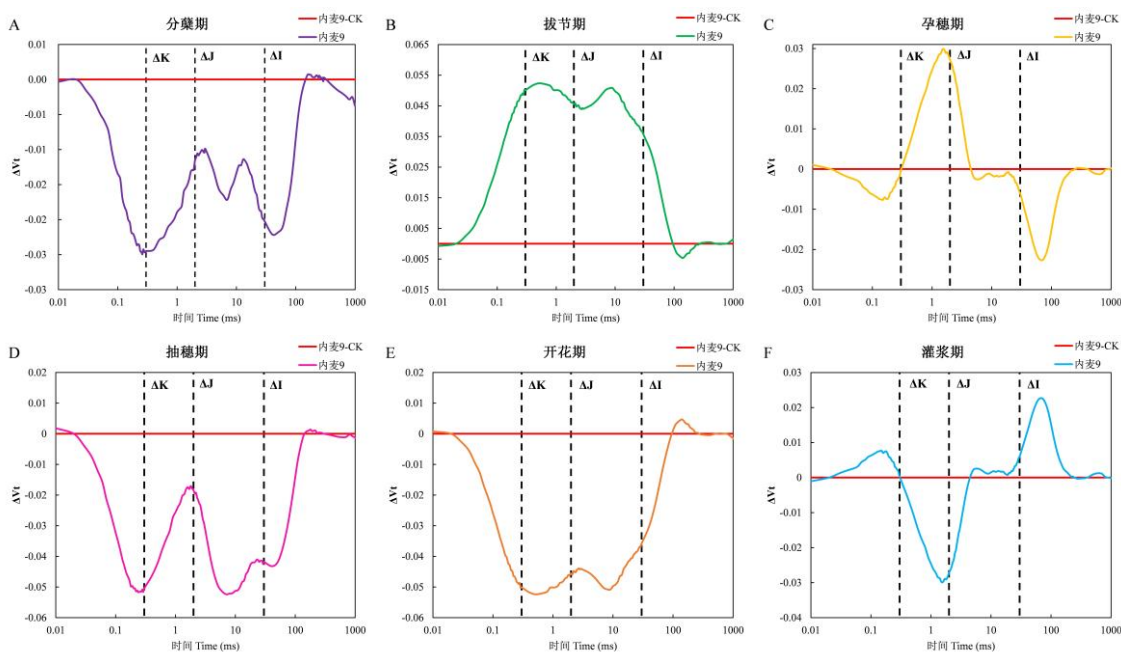


图 3-18 高浓度 CO₂ 对内麦 9 叶片相对可变荧光差异动力学 ΔV_t 曲线的影响
Fig.3-18 Effects of high concentration of CO₂ on different kinetic curves ΔV_t of neimai9 leaves

3.5 高浓度 CO₂ 对小麦农艺性状和产量相关性状的影响

3.5.1 高浓度 CO₂ 对小麦农艺性状的影响

随着生育期的推进，高浓度 CO₂ 处理条件下，同一品种小麦的不同农艺性状对高浓度 CO₂ 的反应不同，不同品种小麦对 CO₂ 的响应程度也存在一定差异。（表 3-1）

对于株高，高浓度 CO₂ 处理条件下，中国春显著 ($p < 0.05$) 高于对照，提高了 10.15%；而川麦 44 和内麦 9 的株高显著 ($p < 0.05$) 低于对照，分别降低了 15.81% 和 9.96%。

对于主穗穗长，高浓度 CO₂ 处理条件下，中国春与对照差异不显著 ($p > 0.05$)，川麦 44 和内麦 9 处理低于对照，并且川麦 44 差异显著 ($p < 0.05$)，降低了 8.25%。

以上内容仅为本文档的试下载部分，为可阅读页数的一半内容。如要下载或阅读全文，请访问：<https://d.book118.com/008043105025006045>