

DOI: 10.5846/stxb201306041336

孟凡超, 张佳华, 郝翠, 周正明, 李辉, 刘丹, 王凯, 张华. CO<sub>2</sub> 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. 生态学报, 2015, 35(7): 2126-2135.

Meng F C, Zhang J H, Hao C, Zhou Z M, Li H, Liu D, Wang K, Zhang H. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and different irrigation on photosynthetic parameters and yield of maize in Northeast China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(7): 2126-2135.

## CO<sub>2</sub> 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

孟凡超<sup>1,2</sup>, 张佳华<sup>1,\*</sup>, 郝翠<sup>1</sup>, 周正明<sup>1</sup>, 李辉<sup>3</sup>, 刘丹<sup>1</sup>, 王凯<sup>4</sup>, 张华<sup>4</sup>

1 中国气象科学研究院生态环境与农业气象研究所, 北京 100081

2 南京信息工程大学大气科学学院, 南京 210044

3 中国科学院大学地球科学学院, 北京 100049

4 长江大学, 武汉 434023

**摘要:** CO<sub>2</sub> 和水分是植物光合作用的重要底物, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高或水分变化影响植物光合作用。玉米是重要的 C<sub>4</sub> 植物, 目前已成为我国第一大作物。我国东北地区的玉米产量占全国玉米产量的 1/3 左右, 对确保国家的粮食安全具有重要作用。但是, 关于 CO<sub>2</sub> 浓度升高或水分变化共同作用对东北玉米的光合速率、水分利用效率和产量影响的研究甚少。基于开顶式生长箱 (OTCs), 模拟研究了 CO<sub>2</sub> 浓度变化 (390、450、550 μmol/mol) 和降水变化 (0、+15% (以试验地锦州 1981—2010 年 6、7、8 月月平均降水量 88.7、153.9 mm 和 139.8 mm 为基准)) 共同作用对玉米光合特性及产量的影响。以玉米品种丹玉 39 为材料, 利用直角双曲线修正模型对 6 个处理 (C<sub>550</sub>W<sub>+15%</sub>、C<sub>550</sub>W<sub>0</sub>、C<sub>450</sub>W<sub>+15%</sub>、C<sub>450</sub>W<sub>0</sub>、C<sub>390</sub>W<sub>+15%</sub> 和 C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>) 的光响应曲线进行了拟合。结果表明: 在 CO<sub>2</sub> 浓度升高和灌溉的共同作用下, 玉米叶片净光合速率 (P<sub>n</sub>) 升高, 且灌溉作用大于高 CO<sub>2</sub> 浓度作用; 而蒸腾速率 (T<sub>r</sub>) 则下降, 使水分利用效率 (WUE) 升高。CO<sub>2</sub> 浓度升高使气孔导度 (G<sub>s</sub>) 降低, 灌溉则使之升高, 但灌溉的作用小于高 CO<sub>2</sub> 浓度作用; 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 (C<sub>i</sub>) 随 CO<sub>2</sub> 浓度增加而升高, 灌溉对其影响不明显。高 CO<sub>2</sub> 浓度和灌溉共同作用下光响应参数差异明显。CO<sub>2</sub> 浓度升高增加了最大净光合速率 (P<sub>max</sub>) 和光饱和点 (LSP), 灌溉亦然; CO<sub>2</sub> 浓度升高使得光补偿点 (LCP)、光补偿点量子效率 (φ<sub>c</sub>) 和暗呼吸速率 (R<sub>d</sub>) 的灌溉处理和自然降水处理的差距变小。390、450、550 μmol/mol CO<sub>2</sub> 浓度下的灌溉处理与自然降水处理相比, 叶面积分别增加了 11.56%、3.31% 和 0.45%, 干物质积累量分别增加了 14.69%、8.09% 和 1.01%, 最终使产量分别增加了 10.47%、12.07% 和 8.96%。可见, 在高 CO<sub>2</sub> 浓度下, 适量的灌溉对玉米的整个光合作用过程起到了促进作用, 最终表现为籽粒产量的增加。为研究者评估气候变化对中国东北地区作物光合能力和产量的影响及决策者调整适应气候变化措施方面提供依据。

**关键词:** CO<sub>2</sub> 浓度升高; 灌溉; 直角双曲线修正模型; 光合参数; 产量; 玉米

## Effects of elevated CO<sub>2</sub> and different irrigation on photosynthetic parameters and yield of maize in Northeast China

MENG Fanchao<sup>1,2</sup>, ZHANG Jiahua<sup>1,\*</sup>, HAO Cui<sup>1</sup>, ZHOU Zhengming<sup>1</sup>, LI Hui<sup>3</sup>, LIU Dan<sup>1</sup>, WANG Kai<sup>4</sup>, ZHANG Hua<sup>4</sup>

1 Institute of Eco-environment and Agro-meteorology, Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

2 College of Atmospheric Science, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

3 College of Earth Science, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目课题 (2010CB951302)

收稿日期: 2013-06-04; 网络出版日期: 2014-05-08

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jhzhang@ceode.ac.cn

4 Yangtze University, Wuhan 434023, China

**Abstract:** CO<sub>2</sub> and water are important substrates for plant photosynthesis. Changes in CO<sub>2</sub> concentration or soil water will lead to corresponding changes in the photosynthetic characteristics of plant. Maize (*Zea mays* L.) is an important C<sub>4</sub>-plant and has become the first cultivated crop of China. Maize yield in Northeast China is accounting for about 1/3 of the national total maize yield, and having a central role in ensuring the food security of county. However, the combined effects of CO<sub>2</sub> concentration and water status on photosynthesis efficiency, water use efficiency and yield of maize in Northeast China are not well understood. Maize variety Danyu39 was grown in the open top chambers(OTCs) to study the effects of contrasting CO<sub>2</sub> concentrations(390, 450 μmol/mol and 550 μmol/mol) and increasing precipitation(0 and +15%, which based on the 6、7、8 month average monthly precipitation, i.e. 88.7, 153.9 mm and 139.8 mm during 1981—2010 in Jinzhou) on photosynthetic characteristics and crop yield. By using LI-6400 portable photosynthesis system, the photosynthetic parameters data were measured and the modified rectangular hyperbolic model was used to fit the light response curves of 6 treatments(C<sub>550</sub>W<sub>+15%</sub>, C<sub>550</sub>W<sub>0</sub>, C<sub>450</sub>W<sub>+15%</sub>, C<sub>450</sub>W<sub>0</sub>, C<sub>390</sub>W<sub>+15%</sub> and C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>). The results showed that maize leaf net photosynthetic rate ( $P_n$ ) increased under the conditions of increasing CO<sub>2</sub> concentration and irrigation, respectively. Moreover, the irrigation effect was greater than elevated CO<sub>2</sub> concentration. With transpiration rate( $T_r$ ) decreasing, water use efficiency (WUE) increased greatly. Stomatal conductance ( $G_s$ ) showed decreased trend with the increase of CO<sub>2</sub> concentration, but  $G_s$  increased with irrigation, and the effect of irrigation was less than elevated CO<sub>2</sub>. Although the intercellular CO<sub>2</sub> concentration( $C_i$ ) increased significantly by the influence of elevated CO<sub>2</sub> concentration, but there were no significant effects by irrigation. Light response parameters were obviously different under the combined impact of increased CO<sub>2</sub> and irrigation. As the increase of CO<sub>2</sub> concentration, the maximum net photosynthetic rate( $P_{nmax}$ ) and light saturation points(LSP) increased gradually, and human irrigation was superior to the natural precipitation treatments. With the increase of CO<sub>2</sub>, the difference of the light compensation points(LCP), the quantum efficiency of the light compensation points( $\varphi_c$ ) and dark respiration rate( $R_d$ ) became smaller between the irrigation and natural precipitation treatments. The leaf area increased by 11.56%, 3.31% and 0.45% for irrigation treatments compared with natural precipitation treatments under 390, 450 μmol/mol and 550 μmol/mol CO<sub>2</sub> concentrations, respectively, and dry matter accumulation increased by 14.69%, 8.09% and 1.01% respectively, eventually the yield increased by 10.47%, 12.07% and 8.96% respectively. So the increase of photosynthetic capacity resulting in the increase of maize grain yield under elevated CO<sub>2</sub> concentration and adequate irrigation. The results from this study can be of great help in evaluating the possible consequences of climate change on crop photosynthetic capacity and yield in Northeast China, and are crucial to help decision-makers to adjust measures for adaption to climate change.

**Key Words:** elevated CO<sub>2</sub> concentration; irrigation; modified rectangular hyperbolic model; photosynthetic parameter; yield; maize

大气 CO<sub>2</sub>浓度升高已是不争的事实。目前全球大气中 CO<sub>2</sub>浓度平均值已达到 390 μmol/mol, 估计到 2050 年将达到 550 μmol/mol<sup>[1]</sup>。由于 CO<sub>2</sub>等温室气体浓度的增加,引起气候变化,从而导致降水格局发生变化,使不同地区的水资源增加或减少<sup>[2]</sup>。自 20 世纪以来,全球的年均降水量增加了 2%<sup>[3-4]</sup>, 30°—85°N 的地区降水增加尤为显著,增加了 7%—12%<sup>[5]</sup>。吴金栋等认为,未来中国东北地区降水量将有不同程度的增加<sup>[6]</sup>。Wigley 等也得出,从 1990 年到 2100 年,我国的松嫩平原降水将增加 10%左右<sup>[7]</sup>。近几年我国北方的降水明显增加,长江中下游地区降水减少,未来雨带很可能北移,这将严重影响东北地区的粮食生产。综上所述,未来东北地区局部或大部将很可能受到 CO<sub>2</sub>浓度升高和降水增加的共同影响。东北地区是全国的粮食主产区之一,其粮食产量关系着国家的粮食安全,而玉米是东北地区重要的粮饲兼用作物,因此,CO<sub>2</sub>浓度升高和降水增加对玉米生理生态影响的研究是目前迫切需要研究的问题。

目前对于大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和降水变化对植物光合和生长影响的研究有了一定的进展,例如王慧等认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高和降水增加的协同作用可以显著影响牧草短花针茅的光合特性<sup>[8]</sup>;高素华等人研究认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高可缓解土壤水分亏缺对大豆和小麦的伤害<sup>[9]</sup>;李小涵等用 CERES-Wheat 模型对冬小麦在 CO<sub>2</sub> 浓度升高和水分充足与水分亏缺(雨养条件)2 种情境下的影响研究发现 CO<sub>2</sub> 浓度升高对叶面积指数增长有促进作用<sup>[10]</sup>。但是,关于 CO<sub>2</sub> 浓度升高和灌溉增加二因子共同作用对于东北地区玉米的光合作用速率、水分利用效率及产量影响的报道较少。所以,本研究以东北地区玉米为研究对象,利用开顶式生长箱模拟 CO<sub>2</sub> 浓度升高和降水增加环境,研究玉米光合特性指标及产量相关指标的变化,进一步明确作物光合作用、蒸腾作用和水分利用效率等对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和降水增加的响应,为研究未来降水变化和大气 CO<sub>2</sub> 浓度对东北玉米的影响提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料和设计

本试验于 2012 年 5 月至 9 月在锦州生态与农业气象中心试验田(41°09'N, 121°10'E, 海拔 27.4 m) 进行。供试玉米品种为丹玉 39。所用试验容器为聚乙烯塑料盆,上口直径为 50.5 cm,下口直径为 27.5 cm,高度为 32.5 cm。利用开顶式生长箱模拟大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高,设置 3 个 CO<sub>2</sub> 浓度水平:390 μmol/mol(大气 CO<sub>2</sub> 本底浓度)、450 μmol/mol 和 550 μmol/mol,每个浓度设置 2 个 OTC,共 6 个 OTC;每个 OTC 内设置两个降水梯度:自然降水(+0%)和降水增加 15%(+15%),每个梯度设置 7 盆,共 14 盆。试验共设 6 个处理,每处理 14 盆,共计 84 盆,试验处理见表 1。

OTC 采用正八边形结构,八边形边长为 1.6 m,直径为 3.9 m,气室高度为 3.5 m。该气室利用换气扇将新鲜空气从外部吸入,用 10 根带孔输气管组成的八边形圆圈输气管将 CO<sub>2</sub> 均匀地分布于整个室内,并通过顶部开放处将 CO<sub>2</sub> 排出,进行空气和 CO<sub>2</sub> 循环。以液体钢瓶 CO<sub>2</sub> 为气源(液态 CO<sub>2</sub>,纯度为 99.99%,鞍锦气体公司提供),每天 24 h 通 CO<sub>2</sub>。实时监测 CO<sub>2</sub> 浓度变化。在每个 CO<sub>2</sub> 浓度水平下根据当地玉米生长季每月平均降水量(以 1981—2010 年月降水平均值为基准)设置降水增加 15%,换算为各处理每月的总灌水量,再平均分成每日灌水量,每日分早晚 2 次施入。

2012 年 5 月 8 日播种,四叶期一次性定苗,9 月 22 日收获。6 月 2 日将 84 盆实验材料随机转入 OTC 气室,每个气室 14 盆。6 月 6 日开始控制实验,进行 CO<sub>2</sub> 浓度和灌水处理,直到收获。

表 1 试验处理设计

Table 1 Design of experimental treatments

处理名称 Name of treatments	处理 Treatments	处理名称 Name of treatments	处理 Treatments
C <sub>550</sub> W <sub>+15%</sub>	CO <sub>2</sub> 浓度为 550 μmol/mol,降水增加 15%	C <sub>450</sub> W <sub>0</sub> (CK)	CO <sub>2</sub> 浓度为 450 μmol/mol,自然降水
C <sub>550</sub> W <sub>0</sub> (CK)	CO <sub>2</sub> 浓度为 550 μmol/mol,自然降水	C <sub>390</sub> W <sub>+15%</sub>	CO <sub>2</sub> 浓度为 390 μmol/mol,降水增加 15%
C <sub>450</sub> W <sub>+15%</sub>	CO <sub>2</sub> 浓度为 450 μmol/mol,降水增加 15%	C <sub>390</sub> W <sub>0</sub> (CK)	CO <sub>2</sub> 浓度为 390 μmol/mol,自然降水

### 1.2 测定项目与方法

玉米光响应曲线于 2012 年 7 月 7 日—8 日(大喇叭口期)8:30—11:30 测定。利用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合系统分析仪,测定叶片的净光合速率( $P_n$ , μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>),气孔导度( $G_s$ , μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ , μmol/mol) 和蒸腾速率( $T_r$ , μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) 等指标。采用光合仪内置光源模拟光照强度, PAR 设定为 2000、1600、1200、1000、800、600、400、200、150、100、80、50、20、0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 等 14 个水平,每个处理选取 3 株具有代表性的植株,选择其倒三叶的中部测量,取其平均值。同时进行叶面积和干物质积累量等指标的测定,收获期测产。

### 1.3 统计分析

叶片净光合速率( $P_n$ )与光合有效辐射(PAR)之间的关系(净光合速率的光响应)用修正的直角双曲线模型进行拟合。修正的直角双曲线模型是Ye和Yu提出的<sup>[11-12]</sup>,其表达式为:

$$P_n(\text{PAR}) = \alpha \frac{1 - \beta \text{PAR}}{1 + \gamma \text{PAR}} \text{PAR} - R_d \quad (1)$$

式中, $\alpha$ 是光响应曲线的初始斜率, $\beta$ 为修正系数, $\gamma$ 为一个与PAR无关的系数, $R_d$ 为暗呼吸速率( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。如果 $\beta=0$ ,且 $\gamma = \alpha / P_{n\text{max}}$ , (1)式可表示为直角双曲线(2)式<sup>[13]</sup>。因此,被称为直角双曲线修正模型。由直角双曲线修正模型可以确定最大净光合速率( $P_{n\text{max}}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、光补偿点量子效率( $\varphi_c$ , mol/mol)、光补偿点(LCP,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )和光饱和点(LSP,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )等光响应参数<sup>[14]</sup>。

$$P_n = \frac{\alpha \text{PAR} P_{n\text{max}}}{\alpha \text{PAR} + P_{n\text{max}}} - R_d \quad (2)$$

$$P_{n\text{max}} = \alpha \left( \frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \quad (3)$$

$$\varphi_c = \alpha \frac{1 - 2\beta \text{LCP} - \beta \gamma \text{LCP}^2}{(1 + \gamma \text{LCP})^2} \quad (4)$$

$$\text{LCP} = \frac{\alpha - \gamma R_d - \sqrt{(\gamma R_d - \alpha)^2 - 4\alpha\beta R_d}}{2\alpha\beta} \quad (5)$$

$$\text{LSP} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma) / \beta} - 1}{\gamma} \quad (6)$$

水分利用效率利用公式  $\text{WUE} = P_n / T_r$  计算。采用SPSS软件进行模型分析,用DPS数据分析程序进行方差分析,用Microsoft Excel完成试验数据的处理和绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 CO<sub>2</sub>浓度升高与不同灌溉量对玉米叶片光合速率的影响

前人研究表明,光合速率-光强的关系可用直角双曲线修正方程模型<sup>[11]</sup>描述。本文利用该模型拟合出光响应曲线(图1)并计算出其特征参数(表2),光响应曲线的 $R^2$ 均达到0.99以上,拟合效果良好。由图1可知,CO<sub>2</sub>浓度升高与灌溉的共同作用下,6个处理的玉米叶片 $P_n$ 光响应曲线发生了较为明显的改变。当光照强度在0—200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 范围时,各处理光合速率随光强增大而增大,差异不明显;当光强在200—1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 范围时,C<sub>550</sub>W<sub>+15%</sub>、C<sub>450</sub>W<sub>+15%</sub>和C<sub>390</sub>W<sub>+15%</sub>的 $P_n$ 分别较C<sub>550</sub>W<sub>0</sub>、C<sub>450</sub>W<sub>0</sub>和C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>有较大幅度的升高,说明灌溉对净光合速率有明显的促进作用。当光强超过1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以后,各处理 $P_n$ 的增大趋势逐渐减缓,趋于饱和状态,此时各CO<sub>2</sub>浓度下灌溉处理仍高于自然降水处理。各处理 $P_n$ 大小排序为C<sub>550</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>450</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>390</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>550</sub>W<sub>0</sub> > C<sub>450</sub>W<sub>0</sub> > C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>,即灌溉处理的 $P_n$ 均大于自然降水处理,可见增加一定程度的土壤水分对净光合速率的提高具有明显的正效应。

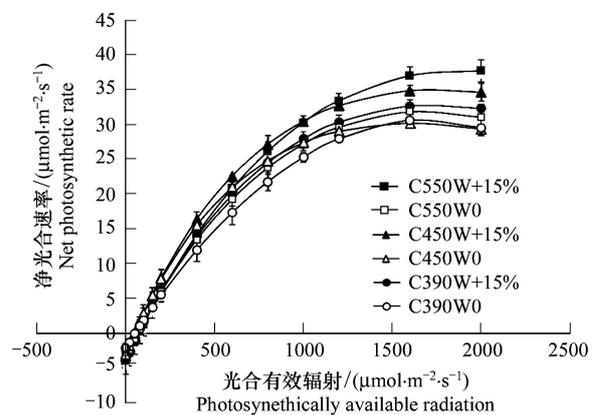


图1 CO<sub>2</sub>浓度升高与不同灌溉量下净光合速率的光响应  
Fig.1 Responses of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) to light for effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and different irrigation

表2给出了CO<sub>2</sub>浓度升高与不同灌溉量下叶片的光响应参数。 $P_{n\text{max}}$ 随CO<sub>2</sub>浓度升高而升高,随灌溉量增

加而升高,排序为: $C_{550}W_{+15\%} > C_{450}W_{+15\%} > C_{390}W_{+15\%} > C_{550}W_0 > C_{450}W_0 > C_{390}W_0$ ,与  $P_n$  排序一致。其中,390、450  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  和 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  浓度下灌溉处理较自然降水处理的  $P_{n\text{max}}$  分别高 9.67%、16.24% 和 16.51%。 $P_{n\text{max}}$  的升高反映了光合电子传递速率和光合磷酸化活性的提高,说明高  $\text{CO}_2$  浓度与灌溉增加增强了玉米的光合能力。LSP 在 3 个  $\text{CO}_2$  浓度下也表现为灌溉处理高于自然降水处理, $\text{CO}_2$  浓度从低到高分别升高 5.03%、13.24% 和 10.40%,说明高  $\text{CO}_2$  浓度下增加一定量的灌溉有利于 LSP 的提高。LSP 的出现实质是强光下暗反应跟不上光反应从而限制了光合速率随着光强的增加而提高,高  $\text{CO}_2$  浓度与灌溉对这种限制起到了缓解作用,进而提高了玉米在高光强下的光能利用率。LCP 在 390  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  和 450  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  浓度下灌溉处理分别较自然降水处理高 18.99% 和 11.64%,而 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  浓度则低 4.73%。植株在 LCP 时处于一种光合作用很弱的状态下, $\text{CO}_2$  相对充足,即此时  $\text{CO}_2$  浓度不是限制光合作用的因素。 $\varphi_c$  趋势与 LCP 一致,表现为  $C_{390}W_{+15\%}$  较  $C_{390}W_0$  高 28.61%, $C_{450}W_{+15\%}$  较  $C_{450}W_0$  高 7.30%, $C_{550}W_{+15\%}$  较  $C_{550}W_0$  低 1.13%,即随  $\text{CO}_2$  浓度升高,LCP 和  $\varphi_c$  的灌溉处理和自然降水处理的差距变小。另外,450  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  浓度条件下玉米的 LCP 较其它处理更低, $\varphi_c$  更高,即对光的吸收和转换利用效率更高,从而使净光合速率增加,这可能是  $C_{450}W_{+15\%}$  处理光响应曲线前期较高的原因之一。 $R_d$  在自然降水的 3 个处理中差异较大, $C_{550}W_0$  分别较  $C_{450}W_0$  和  $C_{390}W_0$  高 22.84% 和 67.53%,而在 3 个灌溉处理  $C_{390}W_{+15\%}$ 、 $C_{450}W_{+15\%}$  和  $C_{550}W_{+15\%}$  中差异较小。

表 2  $\text{CO}_2$  浓度升高与不同灌溉量下叶片的光响应参数

Table 2 Parameters of light response curves of leaves for effects of elevated  $\text{CO}_2$  concentration and different irrigation

处理 Treatments	最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	光饱和点 Light saturation Points/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	光补偿点 Light compensation Points/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	光补偿点量子效率 quantum efficiency of the LCP/ (mol/mol)	暗呼吸速率 Dark respiration rate/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	决定系数 Determination coefficient
$C_{550}W_{+15\%}$	38.2248	1925.8330	65.1518	0.0524	3.4572	0.997
$C_{550}W_0$ (CK)	32.8095	1744.4250	68.3850	0.0530	3.5922	0.998
$C_{450}W_{+15\%}$	36.7471	1824.3464	54.9027	0.0648	3.4318	0.995
$C_{450}W_0$ (CK)	31.6126	1611.0143	49.1769	0.0604	2.9244	0.998
$C_{390}W_{+15\%}$	34.2788	1741.6949	62.4603	0.0526	3.4667	0.993
$C_{390}W_0$ (CK)	31.2551	1658.2140	52.4902	0.0409	2.1442	0.997

2.2  $\text{CO}_2$  浓度升高与不同灌溉量对玉米叶片蒸腾速率的影响

植物的光合过程伴随着叶片的蒸腾耗水过程,蒸腾作用的强弱是表明植物水分代谢的一个重要的生理指标,对于作物产量形成有重要意义。由图 2 可知,当  $\text{PAR} \leq 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  时,各处理差异不明显,随 PAR 升高, $C_{390}W_{+15\%}$ 、 $C_{390}W_0$  和  $C_{450}W_0$  3 个处理  $T_r$  曲线上升幅度较高,而  $C_{450}W_{+15\%}$ 、 $C_{550}W_0$  和  $C_{550}W_{+15\%}$  的  $T_r$  曲线上上升幅度较低。其中  $C_{550}W_0$  处理在 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  之后显示下降趋势,可能因为  $\text{CO}_2$  浓度较高,水分不足,随 PAR 上升,气孔出现闭合现象,使  $T_r$  降低。当 PAR 为 1600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  时,自然降水条件下, $C_{550}W_0$  和  $C_{450}W_0$  处理较  $C_{390}W_0$  分别降低 56.04% 和 12.72%;灌溉条件下, $C_{550}W_{+15\%}$  和  $C_{450}W_{+15\%}$  较  $C_{390}W_{+15\%}$  的  $T_r$  分别降低 62.37% 和 43.13%,反映出:自然降水条件下随  $\text{CO}_2$  浓度升高玉米的蒸腾作用降低,灌溉条件下高  $\text{CO}_2$  浓度可使  $T_r$  值降低幅度更大。

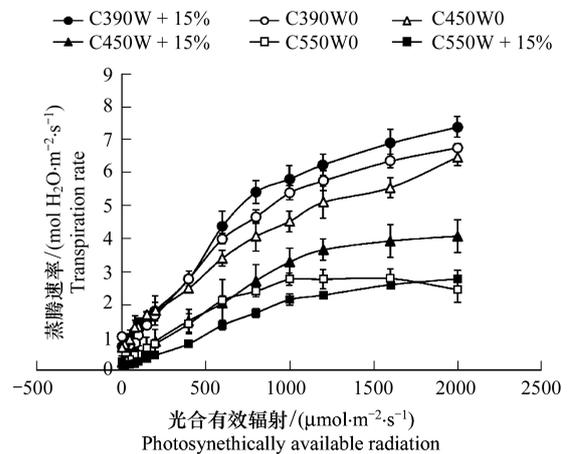


图 2  $\text{CO}_2$  浓度升高与不同灌溉量下蒸腾速率的光响应  
Fig.2 Responses of transpiration rate ( $T_r$ ) to light for effects of elevated  $\text{CO}_2$  concentration and different irrigation

### 2.3 CO<sub>2</sub>浓度升高与不同灌溉量对玉米叶片水分利用效率的影响

水分利用效率常用净光合速率与蒸腾速率的比值表示。由图 3 可知,550 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度两个处理的 WUE 表现最高,且灌溉处理较自然降水处理高。450 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度下两个处理差异较大,其灌溉处理表现较高,在 PAR ≤ 900 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>之前甚至超过 C<sub>550</sub>W<sub>0</sub>处理,而自然降水处理仅较 390 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度两个处理略高,且差异不明显。相对而言,390 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度两个处理 WUE 均较低,两者曲线基本重合,没有明显差异。

### 2.4 CO<sub>2</sub>浓度升高与不同灌溉量对玉米叶片气孔导度的影响

气孔是植物叶片水汽和 CO<sub>2</sub>进出的门户,植物的光合作用和蒸腾作用都是由气孔的气体交换完成的,它控制了植株体内水分的消耗。由图 4 可知,各处理 G<sub>s</sub>随 PAR 变化大体趋势是 550 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度两个处理 < 450 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度两个处理 < 390 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度两个处理,即随 CO<sub>2</sub>浓度升高,G<sub>s</sub>呈降低趋势。550 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度两处理 PAR 在 1000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>之前为 C<sub>550</sub>W<sub>0</sub> > C<sub>550</sub>W<sub>+15%</sub>,之后是 C<sub>550</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>550</sub>W<sub>0</sub>; 450 μmol/mol 表现为 C<sub>450</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>450</sub>W<sub>0</sub>,这和 P<sub>n</sub>变化一致;390 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度的 C<sub>390</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>,在 PAR 在 1700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>后,C<sub>390</sub>W<sub>+15%</sub>趋于下降,而 C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>略有上升。综合上述分析可得:PAR 在 1000—1700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>时,各处理的 G<sub>s</sub>均表现为:灌溉处理 > 自然降水处理。

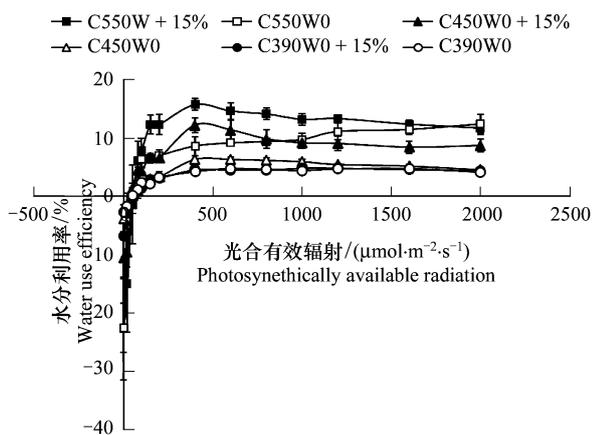


图 3 CO<sub>2</sub>浓度升高与不同灌溉量下水分利用效率的光响应

Fig.3 Responses of leaf water use efficiency (WUE) rate to light for effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and different irrigation

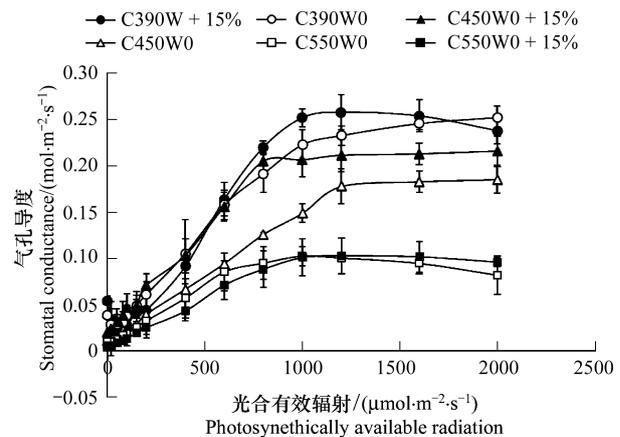


图 4 CO<sub>2</sub>浓度升高与不同灌溉量下气孔导度的光响应

Fig.4 Responses of leaf stomatal conductance (G<sub>s</sub>) to light for effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and different irrigation

### 2.5 CO<sub>2</sub>浓度升高与不同灌溉量对玉米叶片胞间 CO<sub>2</sub>浓度的影响

细胞间隙 CO<sub>2</sub>浓度的变化反映了叶肉细胞光合作用能力的大小,可以用来确定影响光合速率变化主要原因的判断依据。有研究认为,由于外界 CO<sub>2</sub>浓度升高,高 CO<sub>2</sub>浓度处理下小麦叶片的 C<sub>i</sub>高于对照<sup>[15]</sup>。由图 5 可知,各处理的 C<sub>i</sub>在 PAR 为 100 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>时左右几乎相同,为 250 μmol/mol 左右;在 PAR 为 100—1400 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>时,各处理 C<sub>i</sub>大体趋势为:C<sub>550</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>550</sub>W<sub>0</sub> > C<sub>450</sub>W<sub>0</sub> > C<sub>450</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>390</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>;在 1400 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>之后,C<sub>450</sub>W<sub>+15%</sub> > C<sub>450</sub>W<sub>0</sub>。表明随 CO<sub>2</sub>浓度升高,C<sub>i</sub>也有小幅度升高。在 PAR 为 1600 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>时,C<sub>550</sub>W<sub>+15%</sub>较 C<sub>550</sub>W<sub>0</sub>高 18.79%、C<sub>450</sub>W<sub>+15%</sub>较 C<sub>450</sub>W<sub>0</sub>高 8.38%、C<sub>390</sub>W<sub>+15%</sub>较 C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>高 13.20%。随着 PAR 变化,虽有时有自然降水的 C<sub>i</sub>高于灌溉处理的情况,但整体来看 C<sub>i</sub>变化趋势为:灌溉处理 > 自然降水处理。

### 2.6 CO<sub>2</sub>浓度升高与不同灌溉量对玉米产量的影响

光合作用为作物产量的形成提供了主要的物质基础。由表 3 可知,在 CO<sub>2</sub>浓度升高和灌溉的共同作用下,6 个处理的单株籽粒产量差异明显。自然降水条件下,C<sub>550</sub>W<sub>0</sub>和 C<sub>450</sub>W<sub>0</sub>分别较 C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>高 28.69%和 24.15%,说明随着 CO<sub>2</sub>浓度升高,玉米籽粒产量有不同幅度的升高。在灌溉条件下,C<sub>390</sub>W<sub>+15%</sub>较 C<sub>390</sub>W<sub>0</sub>增产 10.47%,C<sub>450</sub>W<sub>+15%</sub>较 C<sub>450</sub>W<sub>0</sub>增产 12.07%,C<sub>550</sub>W<sub>+15%</sub>较 C<sub>550</sub>W<sub>0</sub>增产 8.96%,即灌溉处理产量均大于自然降水处

理。各处理平均单株籽粒产量的排序为： $C_{550} W_{+15\%} > C_{450} W_{+15\%} > C_{550} W_0 > C_{450} W_0 > C_{390} W_{+15\%} > C_{390} W_0$ ，除  $C_{390} W_{+15\%}$  外，其它处理排序与净光合速率一致，反映出：随  $CO_2$  浓度升高，光合作用积累干物质质量升高，进而使玉米产量升高，而灌溉的增产作用也较明显。而  $C_{390} W_{+15\%}$  虽然  $P_n$  较高，但是  $T_r$  更高，即呼吸消耗更高，使干物质积累量减小，影响了产量。

随  $CO_2$  浓度升高，叶面积有较大幅度升高，各处理的差异相比达到了显著水平。灌溉处理和自然降水处理相比表现为： $C_{390} W_{+15\%}$  较  $C_{390} W_0$  高 11.56%、 $C_{450} W_{+15\%}$  较  $C_{450} W_0$  高 3.31%、 $C_{550} W_{+15\%}$  较  $C_{550} W_0$  高 0.45%，说明灌溉有利于叶面积的增大，而且在较低浓度  $CO_2$  下表现更明显。

干物质积累量随  $CO_2$  浓度升高而有较大幅度升高，趋势与叶面积一致，而且各  $CO_2$  浓度处理间的差异均达到了显著水平。随  $CO_2$  浓度升高，灌溉处理分别较自然降水处理高 14.69%、8.09% 和 1.01%。表明： $CO_2$  的“气肥”作用使玉米叶片的叶面积增大，干物质积累量升高，而灌溉使土壤水分增加，促进了  $CO_2$  作用的发挥，为产量的提高打下了较好的基础。

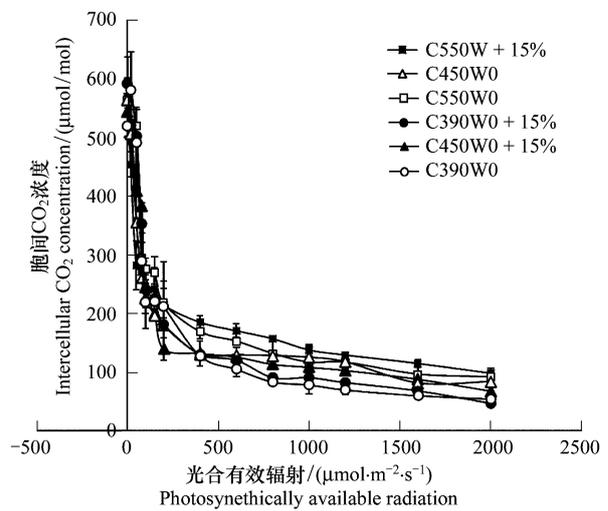


图 5  $CO_2$  浓度升高与不同灌溉量下胞间  $CO_2$  浓度的光响应  
Fig.5 Responses of intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) to light for effects of elevated  $CO_2$  concentration and different irrigation

表 3  $CO_2$  浓度升高与不同灌溉量下玉米产量及生长发育指标的多重比较

Table 3 Multiple comparison of maize yield and growth indicators for effects of elevated  $CO_2$  concentration and different irrigation

处理 Treatments	平均单株籽粒产量 Seed yield per plant/ (g/株)	较对照增产/% Increase compare with CK	叶面积 Leaf area/ ( $cm^2$ /株)	较对照增加/% Increase compare with CK	干物质积累量 Dry weight accumulation/ (g/株)	较对照增加/% Increase compare with CK
$C_{550} W_{+15\%}$	344.00 a A		9440.35 a A		196.90 a A	
$C_{550} W_0$ (CK)	315.70 ab A	8.96	9397.90 a A	0.45	194.93 a A	1.01
$C_{450} W_{+15\%}$	331.85 ab A		8388.96 ab A		172.87 b B	
$C_{450} W_0$ (CK)	296.12 ab A	12.07	8120.28 ab A	3.31	159.93 c BC	8.09
$C_{390} W_{+15\%}$	295.29 ab A		8063.47 ab A		153.53 c C	
$C_{390} W_0$ (CK)	267.30 b A	10.47	7227.66 b A	11.56	133.87 d D	14.69

不同大小写字母分别表示差异极显著 ( $P < 0.01$ ) 或显著 ( $P < 0.05$ )

### 3 讨论

$CO_2$  浓度升高对植物的影响并非独立的，温度、水分、养分等环境因子都对植物产生重要影响<sup>[16]</sup>。其中， $CO_2$  浓度升高及水分的共同作用对植物光合作用的影响已经引起广泛关注，孙谷畴等在高  $CO_2$  浓度和水分胁迫的研究中发现阳生树种如开阔林地的桃金娘和林密度中等林地的荷木能保持较大的光合潜力<sup>[17]</sup>；王慧等研究认为高浓度  $CO_2$  和降水增加 15% 的协同作用可以显著提高短花针茅的  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$ <sup>[8]</sup>。对于  $C_4$  植物的研究指出， $CO_2$  浓度增加主要是通过改变其水分状况而增加其光合性能和产量，所以，在干旱条件下的施肥效应明显<sup>[18]</sup>。本研究发现玉米叶片  $P_n$  随  $CO_2$  浓度升高和灌溉的增加而升高，且所有灌溉处理均高于自然降水处理，说明灌溉和  $CO_2$  浓度升高均起正作用，且灌溉的作用大于  $CO_2$  浓度升高的作用，这可能是玉米在水分不充足条件下，相比  $CO_2$  浓度增加的影响，水分亏缺起主导作用的结果。 $T_r$  随  $CO_2$  浓度升高而降低，而灌溉在自然  $CO_2$  浓度下使  $T_r$  有小幅升高，在高  $CO_2$  浓度下使  $T_r$  有所降低。原因可能是：自然  $CO_2$  浓度下灌溉增加使玉米叶片气孔开放导致  $G_s$  升高，从而使  $T_r$  升高，而在高  $CO_2$  浓度下， $G_s$  下降，灌溉对其正作用较高  $CO_2$  浓度作用相

比变弱。徐玲等研究认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高使叶片  $G_s$  下降,引起水分由叶片向外排放的阻力增大,导致  $T_r$  降低<sup>[19]</sup>。Ainsworth 和 Murray 等认为 CO<sub>2</sub> 浓度增加引起气孔导度降低和气孔的部分关闭<sup>[20-21]</sup>,Curtis 等通过试验研究,也得出 CO<sub>2</sub> 倍增使气孔导度平均减小值达 11% 的结果<sup>[22]</sup>,本研究中随 CO<sub>2</sub> 浓度升高  $G_s$  下降这一结果与上述观点相统一,且灌溉处理的  $G_s$  略高于自然降水处理, $T_r$  与  $G_s$  变化不相对应。有研究表明对于密集种植的作物如棉花、玉米等的蒸腾并非简单对应于气孔导度,大气与作物冠层的界面阻力也起到了很大的作用<sup>[15]</sup>,本文  $T_r$  与  $G_s$  变化不相对应可能与此有关。另外,对小麦光合的研究指出小麦的  $G_s$  呈现明显的降低趋势与  $C_i$  的升高有关,由于大气浓度的升高导致  $C_i$  的明显增加,为保持胞间 CO<sub>2</sub> 分压始终低于大气 CO<sub>2</sub> 分压,植物通过调节气孔开闭程度来降低  $C_i$ <sup>[23]</sup>。本研究  $C_i$  趋势表现为 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度 > 450  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度 > 390  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度,即随 CO<sub>2</sub> 浓度升高  $C_i$  也升高,与已有结果相似,但灌溉对其影响不明显。王建林等研究结果表明 CO<sub>2</sub> 浓度倍增可以提高 WUE<sup>[24]</sup>,本研究结果表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高和灌溉的共同作用使 WUE 升高,且 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度两个处理的 WUE 最高,450  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度灌溉处理 WUE 也较高,表明 CO<sub>2</sub> 浓度升高和灌溉都可以提高 WUE。

光合参数是反映光能利用能力和效率的重要指标<sup>[25]</sup>,一般由光合作用—光响应拟合的模型而得到。目前,对植物光合作用—光响应进行拟合的模型较多<sup>[26-27]</sup>,Ye<sup>[11]</sup>通过对多个模型进行比较分析,认为直角双曲线修正模型拟合结果最接近实测值,且无需任何假定就可以直接给出植物的主要光合参数。本研究采用该模型拟合的光响应曲线得出各处理光响应参数差异明显。其中, $P_{\text{max}}$  和 LSP 随 CO<sub>2</sub> 浓度升高而升高,且随灌溉增加而升高。390、450  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  和 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度下灌溉处理的  $P_{\text{max}}$  较自然降水处理分别高 9.67%、16.24% 和 16.51%,LSP 分别高 5.03%、13.24% 和 10.40%。 $\varphi_c$  表示植物对光能的利用率,Ye<sup>[11]</sup> 研究认为  $\varphi_c$  比  $\alpha$  更能反映植物利用光能的效率。本研究显示,CO<sub>2</sub> 浓度升高和灌溉增加条件下  $\varphi_c$  呈升高趋势,说明叶片的光利用能力增强。LCP 在 390  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  和 450  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度下表现为灌溉处理分别较自然降水处理高 18.99% 和 11.64%,而 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度则低 4.73%,说明  $C_{550}W_{+15\%}$  处理在较低光强下就开始了有机物质正向增长。此外,无论是灌溉还是自然降水条件下 450  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度两个处理的  $\varphi_c$  最高,LCP 最低,即在较低的光强下对光的吸收和转换利用效率更高,从而使  $P_n$  更高,这可能是  $C_{450}W_{+15\%}$  处理前期的  $P_n$  较  $C_{550}W_{+15\%}$  处理高的原因之一。一般认为,CO<sub>2</sub> 浓度增加,气温升高,会使作物呼吸加快,消耗增加<sup>[20]</sup>。本研究中,在自然降水条件下, $R_d$  随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高而升高,与其观点一致,而在灌溉条件下  $R_d$  有升高趋势。随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高灌溉和自然降水的 LCP、 $\varphi_c$ 、 $R_d$  的差距变小,可能是因为 CO<sub>2</sub> 的补偿作用,仍需进一步研究。550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度下 LCP、 $\varphi_c$  和  $R_d$  灌溉小于自然降水,即光捕获能力提高,暗呼吸消耗减小,利于光合产物的积累。

光合作用提供了作物产量形成的物质基础,有研究证实植物干重的 90—95% 来自光合产物<sup>[28]</sup>。本研究中各处理净光合速率排序与产量排序基本一致,说明光合能力的高低和产量的大小密切相关,而  $C_{390}W_{+15\%}$  例外的原因可能与高  $T_r$  有关。在水分亏缺条件下,高 CO<sub>2</sub> 浓度对玉米增产具有促进作用<sup>[29]</sup>;而在湿润条件下,高浓度 CO<sub>2</sub> 对产量的影响报道分为三类:包括显著增加<sup>[30-31]</sup>、没有变化<sup>[32-33]</sup>,甚至下降<sup>[34]</sup>,本研究得出结论为显著增加,即在自然降水条件下,玉米产量随 CO<sub>2</sub> 浓度升高而升高,升高范围为 24.15%—28.69%;在灌溉条件下,390、450  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  和 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度下较自然降水相比产量增幅分别为 10.47%、12.07% 和 8.96%。石耀辉等研究认为,CO<sub>2</sub> 浓度升高和降水量增加到 15% 之前,短花针茅植株的叶面积增大,干物质积累增加<sup>[35]</sup>。本研究结果表明 390、450 和 550  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  CO<sub>2</sub> 浓度下灌溉处理的叶面积较自然降水相比分别高 11.56%、3.31% 和 0.45%;干物质积累量分别较自然降水处理高 14.69%、8.09% 和 1.01%,与其结论一致。表明灌溉在不同 CO<sub>2</sub> 浓度条件下使叶面积增加,使光合作用增大,从而制造更多的干物质,促进了玉米产量的提高。

#### 4 结论

(1) 在 CO<sub>2</sub> 浓度升高和灌溉的共同作用下,玉米叶片  $P_n$  升高,而  $T_r$  有不同程度的下降,从而使 WUE 升高。

CO<sub>2</sub>浓度升高使  $G_s$  降低,而灌溉则使  $G_s$  升高,但作用小于高 CO<sub>2</sub>浓度作用。 $C_i$ 随 CO<sub>2</sub>浓度升高而升高,灌溉对其影响不明显。

(2)光响应参数  $P_{nmax}$  和 LSP 在不同 CO<sub>2</sub>浓度条件下,灌溉优于自然降水处理。550  $\mu\text{mol/mol}$  CO<sub>2</sub>浓度下 LCP、 $\varphi_c$  和  $R_d$ 灌溉小于自然降水,即光捕获能力提高,暗呼吸消耗减小,利于光合产物的积累。

(3)CO<sub>2</sub>浓度升高使叶面积增大,干物质积累增加,灌溉加强了这种作用。390、450  $\mu\text{mol/mol}$  和 550  $\mu\text{mol/mol}$  CO<sub>2</sub>浓度下灌溉分别增产 10.47%、12.07%和 8.96%。

综上所述,CO<sub>2</sub>浓度升高和灌溉的共同作用使玉米光合能力上升,水分利用效率提高,从而积累了更多的干物质,促进了产量的提高。但是二因素在光合作用和产量增长过程中分别所起的作用及贡献率还有待于今后进一步研究。

**致谢:**中国科学院许振柱研究员、中国气象科学研究院白月明副研究员对写作给予帮助,锦州生态与农业气象试验中心全体人员试验给予帮助,特此致谢。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Intergovernmental Panel on Climate Change. The physical science basis // Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. New York: Cambridge University Press, 2007.
- [ 2 ] Wallace J S. Increasing agricultural water use efficiency to meet future food production. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2000, 82(1/3): 105-119.
- [ 3 ] Jones P D, Hulme M. Calculating regional climatic time series for temperature and precipitation: methods and illustrations. *International Journal of Climatology*, 1996, 16(4): 361-377.
- [ 4 ] Hulme M, Osborn T J, Johns T C. Precipitation sensitivity to global warming: comparison of observations with HadCM2 simulations. *Geophysical Research Letters*, 1998, 25(17): 3379-3382.
- [ 5 ] Houghton R A. Counting terrestrial sources and sinks of carbon. *Climatic Change*, 2001, 48(4): 525-534.
- [ 6 ] 吴金栋, 王石立, 张建敏. 未来气候变化对中国东北地区水热条件影响的数值模拟研究. *资源科学*, 2000, 22(6): 36-42.
- [ 7 ] Wigley T M L, Raper S C B. Interpretation of high projections for global-mean warming. *Science*, 2001, 293(5529): 451-454.
- [ 8 ] 王慧, 周广胜, 蒋延玲, 石耀辉, 许振柱. 降水与 CO<sub>2</sub>浓度协同作用对短花针茅光合特性的影响. *植物生态学报*, 2012, 36(7): 597-606.
- [ 9 ] 高素华, 郭建平. 高 CO<sub>2</sub>浓度条件下小麦、大豆对土壤水分胁迫的响应. *环境科学学报*, 2000, 20(5): 648-650.
- [ 10 ] 李小涵, 武建军, 吕爱锋, 刘明. 不同 CO<sub>2</sub>浓度变化下干旱对冬小麦叶面积指数的影响差异. *生态学报*, 2013, 33(9): 2936-2943.
- [ 11 ] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 637-640.
- [ 12 ] Ye Z P, Yu Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat. *Photosynthetica*, 2008, 46(4): 637-640.
- [ 13 ] Kyei-Boahen S, Lada R, Astatkie T, Gordon R, Caldwell C. Photosynthetic response of carrots to varying irradiances. *Photosynthetica*, 2003, 41(2): 301-305.
- [ 14 ] 韩瑞锋, 李建明, 胡晓辉, 达会广, 白润峰. 甜瓜幼苗叶片光合变化特性. *生态学报*, 2012, 32(5): 1471-1480.
- [ 15 ] 张建华, 贾文锁, 康绍忠. 根系分区灌溉和水分利用效率. *西北植物学报*, 2001, 21(2): 191-197.
- [ 16 ] Lee J S. Combined effect of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on the growth and phenology of two annual C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> weedy species. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2011, 140(3/4): 484-491.
- [ 17 ] 孙谷畴, 赵平, 彭少麟, 曾小平. 在高 CO<sub>2</sub>浓度下四种亚热带幼树光合作用对水分胁迫的响应. *生态学报*, 2001, 21(5): 738-746.
- [ 18 ] Leakey A D B, Uribealarea M, Ainsworth E A, Naidu S L, Rogers A, Ort D R, Long S P. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO<sub>2</sub> concentration in the absence of drought. *Plant Physiology*, 2006, 140(2): 779-790.
- [ 19 ] 徐玲, 赵天宏, 胡莹莹, 曹莹, 史奕. CO<sub>2</sub>浓度升高对春小麦光合作用和籽粒产量的影响. *麦类作物学报*, 2008, 28(5): 867-872.
- [ 20 ] Ainsworth E A, Rogers A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(3): 258-270.
- [ 21 ] Murray D R. Plant responses to carbon dioxide. *American Journal of Botany*, 1995, 82(5): 690-697.
- [ 22 ] Curtis P S, Wang X Z. A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, 1998, 113(3): 299-313.
- [ 23 ] 王润佳, 张绪成, 高世铭, 于显枫, 马一凡. 大气 CO<sub>2</sub>浓度增高和施氮量对抽穗期春小麦光合参数及水分利用效率的影响. *干旱地区农业研究*, 2010, 28(5): 32-37.

- [24] 王建林, 温学发, 赵风华, 房全孝, 杨新民. CO<sub>2</sub>浓度倍增对 8 种作物叶片光合作用、蒸腾作用和水分利用效率的影响. 植物生态学报, 2012, 36(5): 438-446.
- [25] 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. 生态学报, 2008, 28(7): 3438-3446.
- [26] 段爱国, 张建国. 光合作用光响应曲线模型选择及低光强属性界定. 林业科学研究, 2009, 22(6): 765-771.
- [27] Farquhar G D, Von Caemmerer S, Berry J A. Models of photosynthesis. *Plant physiology*, 2001, 125(1): 42-45.
- [28] Zelitch I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. *BioScience*, 1982, 32: 796-802.
- [29] Idso K E, Idso S B. Plant responses to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment in the face of environmental constraints; a review of the past 10 years' research. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 69(3/4): 153-203.
- [30] Amthor J S, Mitchell R J, Runion G B, Rogers H H, Prior S A, Wood C W. Energy content, construction cost and phytomass accumulation of *Glycine max* (L.) Merr. and *Sorghum bicolor* (L.) Moench grown in elevated CO<sub>2</sub> in the field. *New Phytologist*, 1994, 128(3): 443-450.
- [31] Reeves D W, Rogers H H, Prior S A, Wood C W, Runion G B. Elevated atmospheric carbon dioxide effects on sorghum and soybean nutrient status. *Journal of Plant Nutrition*, 1994, 17(11): 1939-1954.
- [32] Marc J, Gifford R M. Floral initiation in wheat, sunflower, and sorghum under carbon dioxide enrichment. *Canadian Journal of Botany*, 1984, 62(1): 9-14.
- [33] Mauney J R, Fry K E, Guinn G. Relationship of photosynthetic rate to growth and fruiting of cotton, soybean, sorghum, and sunflower. *Crop Science*, 1978, 18(2): 259-263.
- [34] Ellis R H, Craufurd P Q, Summerfield R J, Roberts E H. Linear relations between carbon dioxide concentration and rate of development towards flowering in sorghum, cowpea and soyabean. *Annals of Botany*, 1995, 75(2): 193-198.
- [35] 石耀辉, 周广胜, 蒋延玲, 王慧, 许振柱. CO<sub>2</sub>浓度和降水协同作用对短花针茅生长的影响. 生态学报, 2013, 33(14): 4478-4485.