

DOI: 10.5846/stxb201810302343

李娜, 张峰举, 许兴, 肖国举. 增温对宁夏北部春小麦叶片光合作用的影响. 生态学报, 2019, 39(24): 9101-9110.

Li N, Zhang F J, Xu X, Xiao G J. Effects of elevated temperature on photosynthesis of spring wheat in northern Ningxia. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24): 9101-9110.

增温对宁夏北部春小麦叶片光合作用的影响

李 娜¹, 张峰举^{2,*}, 许 兴¹, 肖国举²

¹ 宁夏大学农学院, 银川 750021

² 宁夏大学环境工程研究院, 银川 750021

摘要:为探索宁夏北部春小麦叶片光合作用应对未来气候变化的响应机制,进一步阐明气候变暖对于旱半干旱区春小麦生长的影响。采用自动控制红外线辐射器野外增温模拟气候变化的方法,以不做增温处理的春小麦冠层温度为基础温度,设置不同增温梯度(CK: 0℃、T1: 0.5℃、T2: 1℃、T3: 1.5℃、T4: 2.0℃),开展气温升高对宁夏北部春小麦全生育期叶片叶面积、光合色素含量、光合特性、叶绿素荧光参数、干物重、产量等指标的影响试验。结果表明:春小麦苗期—拔节期,温度增加 0.5℃时叶片叶面积、叶绿素含量、 P_n (净光合速率)、WUE(叶片水分利用效率)呈上升的趋势。温度增加 1.0—2.0℃时以上指标呈下降趋势,同时 L_s (气孔限制值)呈上升趋势, C_i (胞间 CO_2 浓度)呈下降的趋势,说明此时叶片 P_n 的下降主要是叶绿素含量的下降和气孔限制导致的。春小麦拔节期之后,叶片叶面积、叶绿素含量、 P_n 、WUE、 L_s 随温度的增加呈下降的趋势,而 C_i 随温度的增加呈上升的趋势,说明此时叶片 P_n 的下降则主要是叶绿素含量的下降和非气孔因素导致。叶绿素荧光参数表明在苗期—拔节期,春小麦对温度升高具有一定的抗逆性,能应对增温胁迫以热耗散的形式做出自我保护。拔节期以后,春小麦叶片光系统 II 反应中心受温度胁迫可逆性失活,光合机构受到破坏。另外,春小麦干物重的变化趋势与叶面积等指标的变化趋势基本一致,产量及产量构成因素小穗数、穗粒数、千粒重随温度的增加显著降低,说明春小麦拔节期之前增温 0.5℃有利于提高叶片光系统 II 的潜在活性,增加叶片抗逆性,促进光合作用的进行,最终使光合产物累积量增多。增温梯度过大或增温时间过长则会使春小麦受高温胁迫,导致叶片光系统 II 原初光能捕获、电子传递等效率降低,光合机构受到破坏,致使叶片 P_n 、WUE 等数值下降,光合产物累积量减少,产量减少。

关键词:增温;叶面积;光合色素含量;光合特性;叶绿素荧光参数;干物质

Effects of elevated temperature on photosynthesis of spring wheat in northern Ningxia

LI Na¹, ZHANG Fengju^{2,*}, XU Xing¹, XIAO Guojun²

¹ School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

² Institute of Environmental Engineering, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract: In order to explore the response mechanism of photosynthesis of spring wheat leaves to climate change in northern Ningxia, the effects of warming on the growth of spring wheat in arid and semi-arid regions were further clarified. The effects of elevated temperature on leaf area, photosynthetic pigment content, photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence parameters, and dry weight of spring wheat during the growth period in northern Ningxia were tested using automatic control infrared radiator for simulating climate change in the field. The method was based on the temperature of the spring wheat canopy temperature without treatment, and different temperature gradients were set (CK: 0℃, T1: 0.5℃, T2: 1℃, T3: 1.5℃, T4: 2.0℃). The results showed that during the seedling and jointing stages, with an increase of 0.5℃, leaf area, chlorophyll content, P_n (net photosynthetic rate), WUE (leaf water use efficiency) increased. With an increase of 1.0–2.0℃, the above indicators decreased, and L_s (stomatal limitation value) increased, indicating that the decrease of P_n at this time was mainly due to the decrease of chlorophyll content and stomatal limitation. After the jointing stage, leaf area, chlorophyll content, P_n , WUE, L_s decreased with increasing temperature, while C_i increased with increasing temperature, indicating that the decrease of P_n at this time was mainly due to the decrease of chlorophyll content and non-stomatal factors. Chlorophyll fluorescence parameters showed that during the seedling and jointing stages, spring wheat had a certain resistance to temperature increase, and could respond to temperature stress by dissipating heat. After the jointing stage, the reaction center of photosystem II of spring wheat was reversibly inactivated, and the photosynthetic apparatus was damaged. In addition, the change trend of dry weight of spring wheat was basically consistent with the change trend of leaf area and other indicators. The number of spikelets, grain number, and 1000-grain weight decreased significantly with increasing temperature, indicating that warming 0.5℃ before the jointing stage was beneficial to improve the potential activity of photosystem II, increase leaf resistance, promote the progress of photosynthesis, and finally increase the accumulation of photosynthetic products. Excessive warming gradient or too long warming time would make spring wheat suffer from high temperature stress, leading to a decrease in the efficiency of primary light energy capture and electron transport, damage to the photosynthetic apparatus, and a decrease in P_n , WUE and other values, resulting in a decrease in the accumulation of photosynthetic products and yield.

基金项目:宁夏高等学校科学技术研究资助项目(NGY2015055);宁夏自然科学基金资助项目(NZ16007);国家自然科学基金项目(31660377)

收稿日期:2018-03-02; **网络出版日期:**2019-09-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhang_fj@nxu.edu.cn

T2: 1℃, T3: 1.5℃, and T4: 2.0℃). The results showed that leaf area, chlorophyll content, P_n (net photosynthetic rate), and WUE (leaf water use efficiency) of spring wheat had an upward trend when the temperature increased by 0.5℃ during seedling-jointing stage. The above indices indicated a downward trend when the temperature increased by 1.0—2.0℃, while L_s (stomatal limitation value) showed an upward trend and C_i (intercellular CO₂ concentration) showed a downward trend, indicating that the decrease of P_n in leaves was mainly caused by the decrease of chlorophyll content and stomatal limitation. However, after the jointing stage, the leaf area, chlorophyll content, P_n , WUE, and L_s were decreased when increasing temperature, while C_i increased, which indicating that the decrease of leaf P_n was mainly caused by a decrease in chlorophyll and non-stomatal limitation. Chlorophyll fluorescence parameters showed that spring wheat was resistant to temperature rise before jointing stage, and could cope with the warming stress to protect itself in the form of heat dissipation. After the jointing stage, the photosystem II reaction center of spring wheat leaves was reversibly inactivated by temperature stress, and the photosynthetic apparatus was destroyed. In addition, the change trend of dry weight of spring wheat was basically consistent with that of leaf area and other indicators. The yield and yield components, spikelet number, grains number per spike, and 1000-grain weight decreased significantly with rising temperature. When 0.5℃ rising before jointing stage, it was beneficial to increase the potential activity of leaf photosystem II, increase leaf resistance, promote photosynthesis, and eventually increase photosynthetic product. If the temperature gradient is too large or the heating time is too long, spring wheat will be subjected to high temperature stress, which leads to the reduction of the original light energy capture and electron transfer efficiency of the leaf photosystem II, and the photosynthetic mechanism is damaged. Finally, the values of P_n and WUE in the leaves of spring wheat decreased, the accumulation of photosynthetic products and the yield decreased.

Key Words: rising temperature; leaf area; photosynthetic pigment contents; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence; dry weight

近年来,由于全球气候变暖带来的问题日渐增多,影响着人类的生存与发展。IPCC(2013)第五次评估报告指出 1983—2012 年三十年间全球几乎所有地区都经历了升温过程,综合多模式多排放情景模型预测 21 世纪全球平均气温增幅可能超过 1.5℃—2℃(相比于 1850—1900 年),并且升温过程不会在本世纪终止^[1]。中国近 50 年以来,年平均地表气温升高了 1.1℃,预测未来的 30—50 年年平均气温将持续上升 1.7—2.2℃,半干旱地区的升温幅度更大,为 1.9—2.3℃^[2-3]。宁夏自 20 世纪 60 年代以来,各地气温平均升高 0.9℃。升温最明显的地区为引黄灌区,温度平均升高 1.1℃左右^[4-5]。有研究利用气候模型和中国区域模型预测,2080 年宁夏北部和南部部分地区气温上升幅度将达到 3.7—3.9℃^[6-7]。

气温是影响作物生长的几个主要因素之一,气温升高必然会影响作物的生长,最终表现在产量的变化上。基于温度升高对小麦生长的影响,国内外学者已经做了大量的研究:樊永惠等^[8]通过研究冬季夜间增温和灌浆期增温对小麦生长的影响,发现灌浆期增温降低了小麦的穗粒数和千粒重,最终降低产量,但若经过冬季夜间增温就可适当的缓解这种情况;肖国举等^[9-10]采用红外线辐射器大田增温模拟实验,发现增温导致春小麦在三叶期和孕穗期的光合速率下降,生育期缩短,千粒重下降,最终减产;王鹤龄等^[11]采用开放式红外增温模拟系统模拟气候变化对春小麦生长发育及其产量构成因素的影响,发现温度升高会使小麦减产,籽粒淀粉含量会随之下降,籽粒蛋白质含量会随之上升,病虫害的发病率也会随之上升;张凯等^[12]用开放式增温系统对春小麦进行增温,发现相比于对照,增温使春小麦株高降低、叶面积指数下降、叶绿素含量降低、对穗的分配系数表现为负效应,导致春小麦减产。国内外关于温度升高对小麦生长的影响的研究大多是在对小麦形态指标和产量性状上^[8-12,13-18],在对春小麦光合作用响应机制这方面的研究却鲜见报导。本试验在前人研究的基础上,针对春小麦叶片光合作用如何响应气候变化这一关键科学问题,采用红外线辐射器野外增温模拟气候变化的方法,开展气温升高对春小麦全生育期叶片叶面积、光合色素含量、光合特性、叶绿素荧光参数、干物

重、产量等指标的影响研究。探讨气候变暖对宁夏引黄灌区春小麦光合作用的影响机制,为进一步阐明气候变暖对干旱半干旱区春小麦生长的影响提供一定科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验地状况

试验设在宁夏银北引黄灌区西大滩试验站,该试验站位于东经 $106^{\circ}13'$ — $106^{\circ}26'$,北纬 $38^{\circ}45'$ — $38^{\circ}55'$,平均海拔 1100m,地形相对高差为 3—4m^[9]。该地区处于中温带干旱区,属于大陆性气候。气候特征为冬冷夏热,日照时间长,蒸发强烈,干旱少雨,春东风沙大。年平均气温为 9.1°C ,年平均降雨量为 185mm,且主要集中在每年的 7—9 月,年平均蒸发量为 1825mm^[19]。土壤有机质、全氮、全磷、碱解氮、速效磷、速效钾含量见表 1。

表 1 试验地土壤养分含量
Table 1 Soil nutrient content in experimental plots

深度 Depth/cm	有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)	碱解氮 Alkali hydrolysable nitrogen/ (mg/kg)	速效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)	速效钾 Available potassium/ (mg/kg)
0—20	12.88	0.58	0.61	44.70	15.36	265.06
20—40	6.82	0.41	0.50	30.53	7.12	219.13
40—60	2.68	0.25	0.41	17.72	2.43	156.61

1.2 实验设计

本试验采用以温度为主的单因素完全随机设计,依据联合国气候变化大会确定将本世纪末全球升温幅度控制在 2.0°C 以内的目标^[20],以不增温春小麦冠层温度为基准温度,将增温梯度设定为增加 0.0°C 、 0.5°C 、 1°C 、 1.5°C 、 2.0°C ,分别用 CK、T1、T2、T3、T4 表示。增温方法为自动控制红外线辐射器田间增温,在每个小区内分别设置一组红外灯管作为增温装置,一套自动控温电子设备与一组可移动温度传感器作为控温装置,增温装置直接连接控温装置以使增温幅度达到预设水平。红外灯管用铁制支架悬挂于小麦上方,并与小麦播种方向垂直,增温时间为昼夜不间断增温。控温装置的一组可移动传感器分别置于大田与小区内的春小麦冠层,自动控温电子设备则固定于铁制支架上。每个小区内装有温度自动监测装置同步记录实际增温幅度。小区面积为 $4\text{m}\times 5\text{m}$ (宽 $\times$ 长),3 个重复,每小区边缘铺设厚质薄膜以防止水肥运动。试验地四周设有围栏,防止小动物进入。试验选用春小麦品种为当地农户广泛种植品种“宁春 50 号”,于 2018 年 3 月 8 日播种,条播,播量 $405\text{kg}/\text{hm}^2$,行距 10cm。小麦生育期内灌水四次,灌水时期为分蘖、拔节、抽穗、灌浆期,灌水量依次为 $1500\text{m}^3/\text{hm}^2$ 、 $1200\text{m}^3/\text{hm}^2$ 、 $900\text{m}^3/\text{hm}^2$ 、 $900\text{m}^3/\text{hm}^2$ 。小麦苗期结束之前施入尿素,人工撒施,施量为 $240\text{kg}/\text{hm}^2$,定期去除杂草。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 试验测定项目

准确记录各处理春小麦进入每个生育期的时间,并于苗期、拔节、抽穗、灌浆、灌浆+10(灌浆后 10 天)这 5 个时期进行各个指标的测量。春小麦进入生育期后,每小区选取的 9 株植株进行标记,在晴天的 9:00—11:30 测量小麦叶片光合特性和叶绿素荧光特性(抽穗后测定叶片为小麦旗叶)。后取 10 株植株带回实验室,分别用于测定叶片叶面积、光合色素含量和干物重等光合相关指标的测量。在春小麦蜡熟末期收获,带回实验室测产。

1.3.2 试验测定方法

植株叶片叶面积、光合色素含量、干物重、产量的测量参照《植物生理学实验指导》^[21]方法进行测定;使用便携式光合仪 LI-6400XT 测量叶片光合特性参数: P_n (净光合速率)、 G_s (气孔导度)、 C_i (胞间 CO_2 浓度)、 T_r

(蒸腾速率)。每个处理叶片选取 9 株生长相近且受光照方向一致的叶片,测量后取平均;叶绿素荧光用 FMS-2 便携式脉冲调制式荧光仪测定光适应下的荧光参数: F_s (叶片实际生长光强下的荧光值)、 F_m' (光下最大荧光)、 F_o' (最低荧光)、 $\Phi PS II$ (实际光合能力)、 F_m (暗适应最大荧光)、 F_o (初始荧光)、 F_v/F_m (PS II 最大光化学量子产量)。每个处理叶片选取 5 株生长相近且受光照方向一致的叶片,测量后取平均。

光合特性与叶绿素荧光其他参数的计算:

WUE(叶片水分利用效率):

$$WUE = P_n / T_r$$

L_s (气孔限制值):

$$L_s = 1 - C_i / C_a$$

F_v'/F_m' (PS II 有效光化学量子产量):

$$F_v'/F_m' = (F_m' - F_o') / F_m'$$

qP (光化学荧光猝灭系数):

$$qP = 1 - (F_s - F_o') / (F_m' - F_o')$$

NPQ(非光化学荧光猝灭):

$$NPQ = (F_m' - F_s) / F_m'$$

F_v/F_o (PS II 潜在活性):

$$F_v/F_o = (F_m - F_o) / F_o$$

1.4 数据处理与分析

用 Excel 2013 对试验数据分析处理,用 SAS 8.1 进行单因素方差分析,处理间多重比较采用 Duncan's 新复极差法。

2 结果与分析

2.1 增温对春小麦不同生育期叶面积的影响

从增温对春小麦不同生育期的叶面积的影响来看(图 1),春小麦苗期—拔节期增温 0.5℃ 有利于春小麦叶面积的生长,增温幅度过大或增温时间过长时,则不利于春小麦叶面积的生长。T1 处理在苗期和拔节期叶面积分别为 13.13cm²和 53.83cm²,较对照提高 4.46%和 5.84%,差异显著。各生育期内 T4 处理春小麦叶面积最小,苗期—灌浆+10 分别较对照显著下降 22.75%、24.18%、29.26%、27.34%、27.75%。对比各处理在各生育期内叶面积受增温影响的程度发现:春小麦拔节期处理 T1—T3 受温度影响最小,其中 T1 较对照上升 5.84%,T2—T3 分别较对照降低 1.67%、13.96%;T4 处理在苗期受温度影响最小,较对照降低 22.75%;抽穗期叶面积受温度影响最大,T1—T4 处理分别较对照降低 18.92%、22.74%、26.22%、29.26%,并与对照差异显著。

2.2 增温对春小麦不同生育期叶片光合色素含量的影响

从表 2 可以看出,温度升高 0.5℃ 时,小麦苗期和拔节期叶绿素含量较对照有所上升,且叶绿素 b 的上升幅度大于叶绿素 a。除此之外,随着温度的上升,春小麦叶绿素含量都有不同程度的降低。叶绿素 a 在春小麦苗期受增温的影响最大,较对照降低最大幅度为 35.71%,且差异显著。在拔节期受增温影响最小,较对照降低最大幅度为 12.05%,与对照差异不显著。叶绿素 b 受增温影响最大的生育期为灌浆期,该时期 T4 处理叶绿素 b 含量最低,较对照降低 49.62%,与对照差异显著。拔节期叶绿素 b 受增温影响最小,且除处理 T1 外均与对照差异不显著。类胡萝卜素受增温影响小于叶绿素,拔节期类胡萝卜素受增温影响最小,各处理与对照均无显著性差异,灌浆期受增温影响最大,各处理均与对照差异显著。总叶绿素含量随温度的增加呈下降趋势,各处理在拔节期受增温影响最小,苗期影响最大。对比同一处理在各个时期叶绿素 a/b 的值较对照增大的幅度,各处理在灌浆期增的最快,分别较对照增加 18.92%、26.58%、33.33%、58.11%。说明适当的增温有

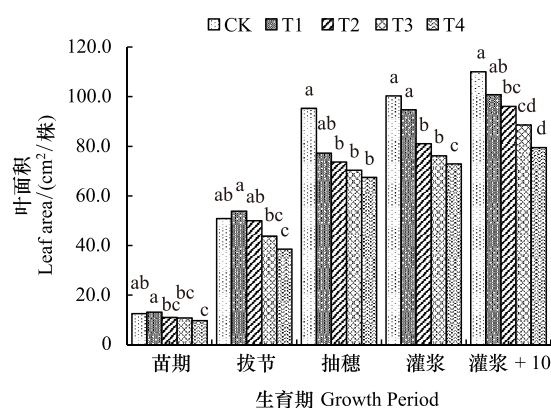


图 1 增温对春小麦不同生育期叶面积的影响

Fig.1 Effect of warming on leaf area of spring wheat at different growth stages

利于叶片叶绿素含量的增加,但增温时间过长或增温幅度过大都会导致叶片叶绿素的降低,并且叶绿素 b 的下降幅度大于叶绿素 a 的下降幅度。

表 2 增温对春小麦不同生育期叶片光合色素含量的影响($\bar{x} \pm S$)

Table 2 Effects of warming on photosynthetic pigment contents in leaves of spring wheat at different growth stages ($\bar{x} \pm S$)

指标 Index	生育期 Growth period	CK	T1	T2	T3	T4
叶绿素 a	苗期	1.68±0.04a	1.71±0.02a	1.25±0.01b	1.28±0.03b	1.08±0.07c
Chlorophyll a/(mg/g)	拔节	1.66±0.12b	1.95±0.03a	1.48±0.20b	1.50±0.20b	1.46±0.03b
	抽穗	2.61±0.07a	2.41±0.03b	2.21±0.06cd	2.24±0.03c	2.14±0.04d
	灌浆	2.95±0.06a	2.80±0.07b	2.80±0.13b	2.60±0.00c	2.35±0.02d
	灌浆+10	2.24±0.06a	2.10±0.11b	2.05±0.02bc	1.95±0.04cd	1.88±0.11d
叶绿素 b	苗期	0.44±0.02a	0.45±0.01a	0.34±0.03b	0.30±0.00c	0.24±0.02d
Chlorophyll b/(mg/g)	拔节	0.43±0.05b	0.51±0.03a	0.41±0.06b	0.38±0.05b	0.36±0.00b
	抽穗	0.95±0.07a	0.80±0.01b	0.69±0.03c	0.66±0.01c	0.69±0.03c
	灌浆	1.33±0.07a	1.06±0.06b	1.01±0.14b	0.88±0.01c	0.67±0.01d
	灌浆+10	0.79±0.03a	0.73±0.04b	0.73±0.01b	0.62±0.02c	0.56±0.06c
类胡萝卜素	苗期	0.37±0.01a	0.38±0.01a	0.30±0.05bc	0.34±0.01ab	0.28±0.02c
Carotenoid/(mg/g)	拔节	0.40±0.03a	0.38±0.13a	0.31±0.04a	0.34±0.05a	0.32±0.00a
	抽穗	0.49±0.02a	0.44±0.01b	0.41±0.02c	0.43±0.01bc	0.42±0.01c
	灌浆	0.71±0.01a	0.66±0.05ab	0.62±0.09b	0.52±0.01c	0.43±0.01d
	灌浆+10	0.41±0.01a	0.31±0.03c	0.38±0.01b	0.42±0.01a	0.38±0.02b
总叶绿素含量	苗期	2.12±0.06a	2.15±0.01a	1.58±0.02b	1.58±0.03b	1.32±0.08c
Chlorophyll/(mg/g)	拔节	2.08±0.17b	2.46±0.06a	1.90±0.26b	1.88±0.24b	1.82±0.03b
	抽穗	3.57±0.13a	3.21±0.02b	2.90±0.08c	2.89±0.03c	2.84±0.02c
	灌浆	4.29±0.02a	3.86±0.12b	3.82±0.26b	3.48±0.01c	3.02±0.02d
	灌浆+10	3.04±0.09a	2.83±0.15b	2.78±0.02b	2.56±0.06c	2.45±0.16c

同行不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)

2.3 增温对春小麦不同生育期叶片光合参数的影响

从表 3 可以看出温度升高对春小麦光合特性参数产生影响。春小麦生长前期,叶片 Pn 随温度的升高呈先升高后急剧降低的趋势。到春小麦生长后期,叶片 Pn 随温度的升高呈整体降低的趋势。不同增温梯度对春小麦 Pn 影响最大的生育期不同,但从整体来看,春小麦 Pn 受温度影响最大的生育期为抽穗期,较对照降低最大幅度为 38.54%。春小麦同一生育期内,温度越高,叶片 G_s 越低。全生育期内,抽穗期叶片 G_s 受温度影响最大,分别较对照降低 14.55%、32.73%、52.73%、61.82%。春小麦叶片 C_i 随温度的升高呈先下降后上升的趋势,且生育期越往后,叶片 C_i 出现上升趋势所需要的温度梯度越小。春小麦叶片 Tr 随着温度的升高也呈上升趋势,处理 T1 和 T2 在春小麦灌浆期对叶片 Tr 影响最大,分别较对照提高 25.18%、30.54%,处理 T3 和 T4 在拔节期对春小麦叶片 Tr 的影响最大,较对照提高 63.72%、65.84%。春小麦叶片 WUE 随温度的变化趋势与叶片 Pn 变化趋势基本一致,生育前期温度升高 0.5℃有利于叶片 WUE 的提高,继续增温则不利于春小麦叶片 WUE 的提高。生育后期增温使春小麦叶片 WUE 参数呈下降的趋势,增温越大,下降幅度越大。叶片 L_s 随温度升高的变化趋势与叶片 C_i 相反,其变化趋势为先上升后下降,且生育期越往后,其出现下降趋势所需要的增温梯度越小。

2.4 增温对春小麦不同生育期叶片叶绿素荧光参数的影响

增温对春小麦叶绿素荧光参数的影响如表 4 所示,随着增温幅度的加大,春小麦各生育期叶片 $\Phi PS II$ 、 Fv'/Fm' 、 Fv/Fm 、 Fv/Fo 均呈下降的趋势(参数个别值虽有上升,但与对照差异不显著),最大下降幅度分别为 34.69%、22.50%、14.61%、60.87%; qP 、 NPQ 在拔节期呈显著上升趋势,拔节期以后呈下降趋势,最大下降幅度

分别为 43.33% 与 54.17%; F_o 则呈整体上升的趋势。对比同一处理在不同生育期内较对照升高或降低的比值, 叶片 $\Phi PS II$ 、 F_v'/F_m' 、 qP 、 NPQ 、 F_o 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 在春小麦拔节期受增温影响最低。随着春小麦生长天数的增加, 增温对春小麦叶绿素荧光特性参数的影响较拔节期升高。叶片 qP 、 NPQ 、 F_v/F_o 在抽穗期受增温影响最大, 而 $\Phi PS II$ 、 F_v'/F_m' 、 F_v/F_m 则在灌浆+10 这一时期受增温影响最大。

表 3 增温对春小麦不同生育期叶片光合参数的影响 ($\bar{x} \pm S$)

Table 3 Effects of warming on Photosynthetic characteristics in leaves of spring wheat at different growth stages

指标 Index	生育期 Growth period	CK	T1	T2	T3	T4
$Pn / (\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	苗期	20.29±1.36ab	20.80±1.70a	19.02±1.91bc	18.10±0.87c	14.51±1.40d
	拔节	23.70±0.64b	27.67±1.33a	23.34±1.07b	16.27±1.21d	18.30±0.27c
	抽穗	30.07±1.22b	31.50±2.11a	23.68±0.58c	21.18±0.73d	18.48±0.71e
	灌浆	33.98±1.00a	30.54±0.57b	27.20±1.62c	24.31±0.77d	21.31±1.33e
	灌浆+10	27.15±0.61a	22.19±0.04b	21.80±1.82b	19.84±2.08b	16.73±0.76c
$G_s / (\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	苗期	0.50±0.08a	0.44±0.03bc	0.44±0.04b	0.35±0.03d	0.39±0.04cd
	拔节	0.60±0.08a	0.51±0.06ab	0.43±0.02bc	0.35±0.03cd	0.31±0.05d
	抽穗	0.55±0.03a	0.47±0.06b	0.37±0.00c	0.26±0.04d	0.21±0.01e
	灌浆	0.67±0.08a	0.70±0.02a	0.45±0.06b	0.37±0.03b	0.40±0.06b
	灌浆+10	0.45±0.03a	0.42±0.00a	0.33±0.01b	0.25±0.04c	0.23±0.01c
$C_i / (\mu\text{mol CO}_2/\text{mol})$	苗期	337.78±8.72a	342.57±31.56a	292.86±23.99b	244.20±35.95c	284.08±30.56b
	拔节	318.45±12.87a	283.27±7.27bc	269.78±8.72cd	254.74±8.35d	289.84±3.17b
	抽穗	329.66±24.01a	289.02±1.57b	261.57±12.32c	273.34±13.10c	288.20±6.72b
	灌浆	274.15±1.00b	258.34±10.44b	272.91±0.79b	340.19±19.35a	338.59±20.34a
	灌浆+10	270.47±1.37b	271.29±15.19b	290.76±3.73a	287.96±9.93a	296.73±3.85a
$Tr / (\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	苗期	6.18±0.43cd	5.72±0.72d	7.01±0.72ab	7.39±0.67a	6.46±0.67bc
	拔节	8.02±0.84c	8.82±0.45bc	9.60±0.91b	13.13±0.78a	13.30±0.52a
	抽穗	12.10±0.86c	12.47±1.50c	15.32±1.09ab	14.68±0.58b	15.88±0.94a
	灌浆	13.98±0.64c	17.50±1.01b	18.25±0.37ab	17.53±0.94b	18.98±0.64a
	灌浆+10	13.66±0.72b	13.75±0.70b	14.67±1.10b	17.08±1.25a	17.08±0.73a
WUE/ (mmol/mol)	苗期	3.29±0.28b	3.70±0.64a	2.74±0.41c	2.47±0.25cd	2.27±0.35d
	拔节	2.97±0.28a	3.15±0.29a	2.44±0.15b	1.24±0.06c	1.38±0.07c
	抽穗	2.50±0.22a	2.56±0.39a	1.55±0.12b	1.44±0.52b	1.17±0.04c
	灌浆	2.43±0.11a	1.75±0.11b	1.49±0.06c	1.39±0.11c	1.12±0.06d
	灌浆+10	1.99±0.13a	1.62±0.09b	1.49±0.02b	1.16±0.06c	0.98±0.05d
L_s	苗期	0.19±0.02c	0.18±0.07c	0.30±0.06b	0.42±0.08a	0.32±0.07b
	拔节	0.24±0.03d	0.32±0.02bc	0.36±0.02b	0.40±0.02a	0.31±0.01c
	抽穗	0.22±0.06c	0.31±0.00b	0.38±0.03a	0.35±0.03a	0.31±0.02b
	灌浆	0.35±0.01a	0.39±0.03a	0.35±0.00a	0.19±0.04b	0.19±0.04b
	灌浆+10	0.35±0.01a	0.35±0.04a	0.31±0.01b	0.31±0.03ab	0.29±0.01b

P_n , 叶片净光合速率 Photosynthesis rate; G_s , 气孔导度 Stomatal Conductance; C_i , 胞间 CO_2 浓度 Interacellular CO_2 concentration; Tr , 蒸腾速率 Transpiration rate; WUE, 叶片水分利用效率 Water use efficiency in leaf; L_s , 气孔限制值 Stomatal limitation value

表 4 增温对春小麦不同生育期叶片叶绿素荧光参数的影响 ($\bar{x} \pm S$)

Table 4 Effects of warming on chlorophyll fluorescence in leaves of spring wheat at different growth stages ($\bar{x} \pm S$)

指标 Index	生育期 Growth period	CK	T1	T2	T3	T4
$\Phi PS II$	拔节	0.39±0.01a	0.40±0.01a	0.40±0.00a	0.38±0.01b	0.37±0.01b
	抽穗	0.51±0.00a	0.49±0.01b	0.45±0.01c	0.42±0.01d	0.39±0.01e
	灌浆	0.56±0.01a	0.56±0.01a	0.53±0.01b	0.48±0.02c	0.41±0.01d

续表

指标 Index	生育期 Growth period	CK	T1	T2	T3	T4
Fv'/Fm'	灌浆+10	0.49±0.01a	0.48±0.00b	0.43±0.01c	0.37±0.01d	0.32±0.01e
	拔节	0.73±0.02a	0.74±0.01a	0.73±0.01a	0.72±0.01ab	0.71±0.02b
	抽穗	0.80±0.01a	0.77±0.00b	0.72±0.01c	0.67±0.01d	0.62±0.02e
	灌浆	0.83±0.01a	0.79±0.01b	0.74±0.01c	0.70±0.01d	0.65±0.01e
qP	灌浆+10	0.81±0.01a	0.77±0.01b	0.72±0.01c	0.67±0.01d	0.64±0.01e
	拔节	0.35±0.01c	0.38±0.01ab	0.36±0.02bc	0.39±0.02a	0.37±0.02abc
	抽穗	0.30±0.02a	0.21±0.03b	0.19±0.03bc	0.17±0.02c	0.19±0.03bc
	灌浆	0.30±0.01a	0.31±0.01a	0.24±0.01b	0.26±0.02b	0.25±0.03b
NPQ	灌浆+10	0.28±0.00a	0.25±0.02ab	0.25±0.01b	0.24±0.03bc	0.22±0.01c
	拔节	0.25±0.01b	0.28±0.01a	0.26±0.02ab	0.28±0.01a	0.26±0.01b
	抽穗	0.24±0.02a	0.16±0.02b	0.14±0.02c	0.11±0.01d	0.12±0.02cd
	灌浆	0.25±0.01a	0.25±0.01a	0.18±0.01bc	0.19±0.01b	0.16±0.02c
Fm	灌浆+10	0.23±0.01a	0.19±0.02b	0.18±0.01bc	0.16±0.02cd	0.14±0.01d
	拔节	706.80±66.24b	766.40±15.08a	547.00±19.56c	484.40±5.50d	413.80±16.41e
	抽穗	720.40±16.32a	699.20±7.92b	641.20±14.25c	566.60±14.66d	508.80±7.85e
	灌浆	767.80±12.42a	728.40±9.76b	658.00±13.56c	629.60±7.16d	549.60±10.26e
Fo	灌浆+10	686.80±8.93a	661.20±9.04b	636.00±6.04c	546.40±9.81d	459.60±20.67e
	拔节	129.00±10.68ab	135.00±5.39a	112.00±4.69c	107.40±2.79c	121.00±3.87b
	抽穗	80.20±7.76d	84.00±4.53d	96.80±9.86c	108.80±4.32b	122.80±7.69a
	灌浆	92.00±4.30d	107.60±3.85c	118.80±4.38b	124.40±3.58a	127.80±4.92a
Fv/Fm	灌浆+10	114.20±6.18c	126.80±4.44b	129.60±5.03ab	134.80±4.44a	134.60±3.51a
	拔节	0.82±0.00a	0.82±0.01a	0.79±0.01b	0.78±0.01c	0.71±0.01d
	抽穗	0.89±0.01a	0.88±0.01a	0.85±0.01b	0.80±0.01c	0.76±0.02d
	灌浆	0.88±0.01a	0.85±0.01b	0.82±0.00c	0.80±0.01d	0.77±0.01e
Fv/Fo	灌浆+10	0.83±0.01a	0.81±0.01b	0.80±0.01b	0.75±0.01c	0.71±0.01d
	拔节	4.48±0.10a	4.68±0.27a	3.89±0.29b	3.51±0.13c	2.42±0.11d
	抽穗	8.05±0.86a	7.34±0.44a	5.67±0.60b	4.12±0.28c	3.15±0.27d
	灌浆	7.36±0.46a	5.78±0.33b	4.54±0.15c	4.07±0.19d	3.30±0.11e
	灌浆+10	5.03±0.39a	4.22±0.17b	3.91±0.16c	3.06±0.09d	2.41±0.12e

ΦPS II, 实际光合能力 Actual photosynthetic capacity; Fv'/Fm' , PS II 有效光化学量子产量 Photochemical efficiency of PS II in the light; qP , 光化学荧光猝灭系数 Photochemical quenching; NPQ, 非光化学荧光猝灭 Non-photochemical quenching; Fm , 暗适应最大荧光 Maximal fluorescence in the dark; Fo , 初始荧光 Initial fluorescence; Fv/Fm , PS II 最大光化学量子产量 Primary light energy conversion; Fv/Fo , PS II 潜在活性 PS II potential activity

2.5 增温对春小麦产量的影响

从图 2 可以出,春小麦苗期—抽穗期温度升高 0.5℃,有利于植株单株干物质的积累。生育后期继续增温干物重虽有降低趋势,但与对照差异不显著。温度增加 1.0—2.0℃,不论是生育前期还是生育后期都不利于春小麦单株干物质的积累,且与对照差异显著。对比增温对春小麦整个生育期单株干物质的影响,各处理在春小麦苗期对干物重的影响最小,灌浆期影响最大,分别较对照降低 3.91%、31.30%、18.26%、48.26%。以上结果说明适当的增温有利于春小麦干物质的积累,但增温梯度过大或增温时间过长就会对春小麦干物质的积累产生负作用。

从增温对春小麦产量及其构成因素的影响(图 3)可以看出,增温梯度越大,春小麦小穗数、穗粒数、千粒重、产量下降越明显。温度升高 0.5—2.0℃,春小麦减产 161.60—1511.46kg/hm²,较对照降低 2.32%—21.71%,除处理 T1 与对照差异不显著外均显著低于对照;千粒重下降 1.24—6.46g,较对照降低 2.56%—13.36%,差异显著;穗粒数减少 2—6 粒,较对照降低 5.33%—24.09%,差异显著;小穗数减少 3—8 个,较对照

降低 17.12%—53.69%, 差异显著。

3 讨论

小麦属喜凉作物, 对高温胁迫的响应比较敏感^[22]。植物叶片是植物进行光合、呼吸、养分转化以及蒸腾作用的主要场所, 对植株生物量与产量有重要的作用^[23]。植物体内的光合色素具有吸收光能并将其用于光合作用的功能, 其含量的变化直接关系到光合作用的光能转换^[24,25]。春小麦生育后期受高温胁迫后, 会导致春小麦叶片叶面积、总叶绿素显著下降^[12]。这与本研究结果一致, 苗期和拔节期增温 0.5℃ 有利于春小麦叶面积与叶绿素含量的增加, 但随着增温时间的延长与增温强度的加大, 春小麦叶面积与叶绿素含量呈下降的

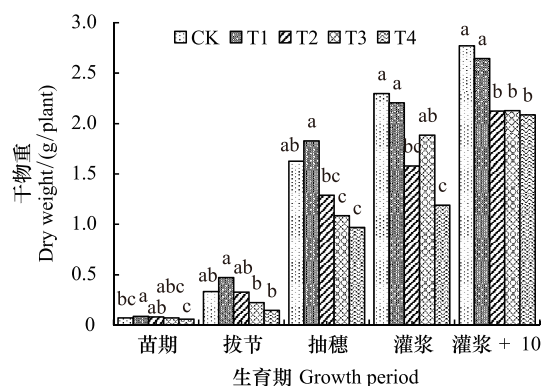


图2 增温对春小麦不同生育期植株干物重的影响

Fig.2 Effects of warming on dry matter weight of spring wheat at different growth stages

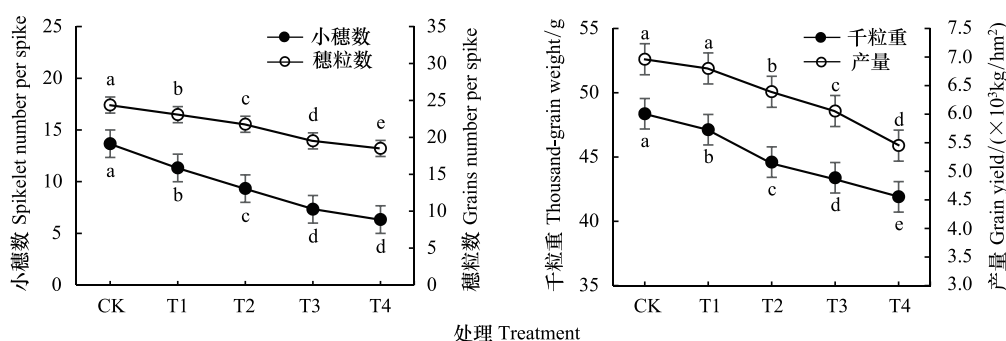


图3 增温对春小麦产量及产量构成因素的影响

Fig.3 Impact of rising temperature on the yields of spring wheat and yield compositions

趋势, 并与对照差异显著。增温对叶绿素的影响主要是对捕光色素叶绿素 b 的影响, 叶绿素 a 和类胡萝卜素的下降幅度小于叶绿素 b。且从结果中可以看出, 随着温度的升高, 春小麦各生育期叶片叶绿素含量的下降趋势与叶片 P_n 的下降趋势基本一致, 说明温度升高使叶片叶绿素含量下降是导致叶片光合作用下降的原因之一, 且主要是叶绿素 b 的下降。除光合色素的原因外, 气孔限制和非气孔限制也是导致光合作用下降的因子^[24], 该因子的评判指标为叶片 C_i 和 L_s , 其中叶片 C_i 降低且伴随着 L_s 升高为气孔限制, 叶片 C_i 升高且伴随着 L_s 降低则为非气孔限制^[26]。本研究中, 春小麦抽穗期前, 随着温度的升高叶片 C_i 呈降低趋势且伴随着 L_s 的升高, 表明此时叶片光合作用下降的原因主要是气孔限制。抽穗期开始, 叶片 C_i 的值逐渐开始呈上升且伴随着 L_s 下降的趋势, 表明随着增温时间的延长, 叶片光合作用的下降已经不是气孔限制导致, 而是叶片光合作用机制受到损害, 且增温梯度越高抑制程度就越大, 这一点也可从增温对叶片叶绿素荧光参数的影响上得到验证。

植物叶片的叶绿素荧光参数能直接或间接反应光合作用的原初反应、电子传递以及 CO_2 同化过程。研究显示, 当植物处于逆境时, 叶片叶绿素荧光参数 F_o 会呈上升趋势, 参数 $\Phi PS II$ 、 F_v'/F_m' 、 qP 、 NPQ 、 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 等则呈下降趋势, 说明此时 PS II 反应中心可逆性失活^[24]。在本研究中, 叶片 qP 、 NPQ 在苗期及拔节期呈上升趋势, 拔节期以后呈下降趋势。说明春小麦在苗期和拔节期对温度升高具有一定的抗逆性, 能应对增温胁迫以热耗散的形式做出自我保护, 防止增温对光合机构造成破坏。但随着增温时间的延长, 拔节期以后各处理春小麦叶片荧光参数除 F_o 呈上升趋势外, 其余参数均呈下降趋势。说明拔节期以后, 光系统 II 反应中心实际光量子产量、原初光能捕获效率、电子传递速率、用于热耗散的光淬灭、完全关闭时的荧光产量都

较对照降低,进一步说明生育后期春小麦叶片光系统Ⅱ反应中心受温度胁迫可逆性失活,光合机构受到破坏。

植物的光合作用是植物本身最基本的能量代谢与物质代谢,是产量的重要决定因素。温度升高幅度过大会显著降低小麦关键生长时期的 P_n 、 G_s 、WUE 等参数,增大 Tr 、 C_i 参数,使光合同化物含量下降,最终影响产量^[9,27-33],温度升高幅度较低的时候,则与对照差异不显著^[27]。本研究中,增温梯度为 0.5℃时,春小麦单株干物质积累在抽穗期以前高于对照,在抽穗期以后虽有降低,但与对照差异不显著。增温梯度 1.0—2.0℃时,春小麦单株干物质积累显著低于对照。且除温度升高 0.5℃时产量与对照差异不显著外,春小麦产量、千粒重、小穗数、穗粒数均随着增温梯度的增大显著低于对照。说明适当的增温对春小麦干物质的积累有利,但增温梯度过大或增温时间过长则不利于春小麦干物质的积累,使成熟期春小麦小穗数、穗粒数、千粒重下降,导致减产,该结果与前人研究结果一致。

4 结论

试验基于温度增加的大田模拟试验,研究了气候变暖对宁夏引黄灌区春小麦光合作用的影响机制。主要的结论有:1)春小麦苗期和拔节期增温 0.5℃有利于叶面积和叶绿素含量的增加,随着增温时间的延长和增温梯度的加大,春小麦叶面积和叶绿素含量呈下降趋势,且叶绿素 b 的下降幅度大于叶绿素 a;2)苗期和拔节期增温 0.5℃有利于叶片进行光合作用,温度过高会由于叶片气孔限制导致 P_n 和 WUE 下降,增温时间过长会使叶片光合机制受到损害;3)春小麦生育前期,增温 0.5℃有利于提高光系统Ⅱ的潜在活性,增加春小麦的抗逆性,随着增温时间的延长,春小麦叶片光系统Ⅱ反应中心可逆性失活,光合机构受到破坏;4)温度较对照升高 0.5℃有利于春小麦单株干物质的积累,温度较对照升高 1.0—2.0℃则会显著降低春小麦干物质的积累量,增温幅度越大,降的越多;5)增温 0.5—2.0℃,春小麦小穗数、穗粒数、千粒重均显著低于对照,增温梯度越大,下降幅度越多,减产越明显。总之,春小麦苗期—拔节期增温 0.5℃有利于提高叶片光系统Ⅱ的潜在活性,增加叶片抗逆性,促进光合作用的进行,使光合产物累积量增多。增温梯度过大或增温时间过长则会使春小麦受高温胁迫,导致叶片光系统Ⅱ原初光能捕获、电子传递等效率降低,光合机构受到破坏,致使 P_n 、WUE 等数值下降,光合产物累积量减少,最终使春小麦减产。

参考文献 (References):

- [1] 秦大河, Stocker T, 259 名作者和 TSU(驻伯尔尼和北京). IPCC 第五次评估报告第一工作组报告的亮点结论. 气候变化研究进展, 2014, 10(1): 1-6.
- [2] 任国玉, 初子莹, 周雅清, 徐铭志, 王颖, 唐国利, 翟盘茂, 邵雪梅, 张爱英, 陈正洪, 郭军, 刘洪滨, 周江兴, 赵宗慈, 张莉, 白虎志, 刘学峰, 唐红玉. 中国气温变化研究最新进展. 气候与环境研究, 2005, 10(4): 701-716.
- [3] 秦大河, 丁一汇, 王绍武, 王苏民, 董光荣, 林而达, 刘春蓁, 余之祥, 孙惠南, 王守荣, 伍光和. 中国西部生态环境变化与对策建议. 地球科学进展, 2002, 17(3): 314-319.
- [4] 郑广芬, 陈晓光, 孙银川, 张智, 纳丽. 宁夏气温、降水、蒸发的变化及其对气候变暖的响应. 气象科学, 2006, 26(4): 412-421.
- [5] 陈豫英, 陈楠, 郑广芬, 穆建华, 马筛艳, 纳丽, 邵建. 近 45a 宁夏气温、降水及植被指数的变化分析. 自然资源学报, 2008, 23(4): 626-634.
- [6] 陈楠, 许吟隆, 陈晓光, 杨侃, 张勇. PRECIS 模式对宁夏气候变化情景的模拟分析. 第四纪研究, 2007, 27(3): 332-338.
- [7] 徐宾, 许吟隆. PRECIS 水平分辨率对宁夏气候模拟影响的试验. 高原气象, 2009, 28(2): 440-445.
- [8] 樊永惠. 冬春季夜间增温对小麦产量形成的影响及生理机理[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [9] 肖国举, 张强, 张峰举, 罗成科, 王润元. 增温对宁夏引黄灌区春小麦生产的影响. 生态学报, 2011, 31(21): 6588-6593.
- [10] Xiao G J, Zhang Q, Zhang F J, Ma F, Wang J, Huang J Y, Luo C K, He X P, Qiu Z J. Warming influences the yield and water use efficiency of winter wheat in the semiarid regions of Northwest China. Field Crops Research, 2016, 199: 129-135.
- [11] 王鹤龄, 张强, 王润元, 甘延泰, 牛俊义, 张凯, 赵福年, 赵鸿. 增温和降水变化对西北半干旱区春小麦产量和品质的影响. 应用生态学报, 2015, 26(1): 67-75.
- [12] 张凯, 王润元, 王鹤龄, 赵鸿, 赵福年, 阳伏林, 陈斐, 齐月, 雷俊. 温度升高和降水减少对半干旱区春小麦生长发育及产量的协同影响. 中国生态农业学报, 2019, 27(3): 413-421.

- [13] Fan Y H, Tian M Y, Jing Q, Tian Z W, Han H M, Jiang D, Cao W X, Dai T B. Winter night warming improves pre-anthesis crop growth and post-anthesis photosynthesis involved in grain yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 2015, 178: 100-108.
- [14] Bergkamp B, Impa S M, Asebedo A R, Fritz A K, Jagadish S V K. Prominent winter wheat varieties response to post-flowering heat stress under controlled chambers and field based heat tents. *Field Crops Research*, 2018, 222: 143-152.
- [15] Fang S B, Cammarano D, Zhou G S, Tan K Y, Ren S X. Effects of increased day and night temperature with supplemental infrared heating on winter wheat growth in North China. *European Journal of Agronomy*, 2015, 64: 67-77.
- [16] Tao Z Q, Chang X H, Wang D M, Wang Y J, Ma S K, Yang Y S, Zhao G C. Effects of sulfur fertilization and short-term high temperature on wheat grain production and wheat flour proteins. *The Crop Journal*, 2018, 6(4): 413-425.
- [17] 戴廷波, 赵辉, 荆奇, 姜东, 曹卫星. 灌浆期高温和水分逆境对冬小麦籽粒蛋白质和淀粉含量的影响. *生态学报*, 2006, 26(11): 3670-3676.
- [18] 闫素辉, 尹燕桦, 李文阳, 李勇, 梁太波, 邬云海, 耿庆辉, 王振林. 花后高温对不同耐热性小麦品种籽粒淀粉形成的影响. *生态学报*, 2008, 28(12): 6138-6147.
- [19] 张源沛, 胡克林, 李保国, 周丽娜, 罗昀, 朱建宁. 银川平原土壤盐分及盐渍土的空间分布格局. *农业工程学报*, 2009, 25(7): 19-24.
- [20] 郑国光. 对哥本哈根气候变化大会之后我国应对气候变化新形势和新任务的思考. *气候变化研究进展*, 2010, 6(2): 79-82.
- [21] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006: 71-89.
- [22] 任鹏, 肖华, 者红霞, 沙彦丽, 康建宏, 吴宏亮. 花后高温对春小麦旗叶光合特性的影响. *农业科学研究*, 2010, 31(4): 66-69.
- [23] 张凯, 王润元, 王鹤龄, 赵鸿, 赵福年, 阳伏林, 雷俊. 田间增温对半干旱区春小麦生长发育和产量的影响. *应用生态学报*, 2015, 26(9): 2681-2688.
- [24] 王正贵, 周立云, 郭文善, 朱新开, 李春燕, 彭永欣, 封超年. 除草剂对小麦光合特性及叶绿素荧光参数的影响. *农业环境科学学报*, 2011, 30(6): 1037-1043.
- [25] 张吉旺, 董树亭, 王空军, 刘鹏, 胡昌浩. 大田增温对夏玉米光合特性的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 81-86.
- [26] 朱艳, 田永超, 马吉锋, 姚霞, 刘小军, 曹卫星. 小麦叶片叶绿素荧光参数与反射光谱特征的关系. *作物学报*, 2007, 33(8): 1286-1292.
- [27] 苏玮, 孙立影, 康建宏, 吴宏亮, 李昱. 高温干旱对春小麦光合特性及产量的影响. *农业科学研究*, 2015, 36(1): 49-53, 64-64.
- [28] 李昱, 吴宏亮, 康建宏, 姚珊. 花后高温胁迫对春小麦光合指标的影响. *农业科学研究*, 2013, 34(4): 13-17.
- [29] 谭凯炎, 杨晓光, 任三学, 房世波. 高温胁迫对华北地区冬小麦灌浆及产量的影响. *生态学报*, 2015, 35(19): 6355-6361.
- [30] 郑静静, 赵会杰, 胡巍巍, 赵雪娟, 赵一丹. 高温强光对小麦叶绿体 Deg1 蛋白酶和 D1 蛋白的影响及水杨酸的调节作用. *生态学报*, 2013, 33(9): 2930-2935.
- [31] Haque M S, Kjaer K H, Rosenqvist E, Sharma D K, Ottosen C O. Heat stress and recovery of photosystem II efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars acclimated to different growth temperatures. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 99(1): 1-8.
- [32] Zhou H R, Xu M, Hou R X, Zheng Y P, Chi Y G, Ouyang Z. Thermal acclimation of photosynthesis to experimental warming is season-dependent for winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 150: 249-259.
- [33] Mathur S, Agrawal D, Jajoo A. Photosynthesis: response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2014, 137: 116-126.