

玉米和花生间作体系光合碳同化酶活性对 CO₂ 浓度升高的响应特征

李 雪¹, 刘 娟², 薛华龙¹, 孙增光¹, 王 飞¹, 尹 飞¹, 刘 领¹, 焦念元^{1*}

(1 河南科技大学 农学院/河南省旱地农业工程技术研究中心, 河南洛阳 471023; 2 河南省农业科学院经济作物研究所, 郑州 450002)

摘 要: 该试验以玉米、花生 2 : 4 间作模式为对象, 采用开顶式气室法控制环境 CO₂ 浓度, 于 2018—2019 年设环境 CO₂ 浓度 (Ca, 390 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 和升高 CO₂ 浓度 (Ce, 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 以及不施磷 (P₀) 和施磷 (180 kg P₂O₅ · hm⁻², P₁₈₀) 处理下, 分析 CO₂ 浓度升高对间作玉米和间作花生功能叶光合碳同化关键酶活性、净光合速率以及籽粒产量的影响, 以明确 CO₂ 浓度升高影响玉米、花生间作体系光合作用的机理, 为将来 CO₂ 浓度升高环境下间作高产高效提供理论基础。结果表明: (1) Ce 处理提高了间作玉米功能叶的 PEPC、PPDK、NADP-MDH、Rubisco、GAPDH 和 Ru5PK 等光合碳同化酶活性, 其中 PEPC 和 NADP-MDH 在苗后 43 d 以及 PPDK、Rubisco、GAPDH 和 Ru5PK 在苗后 59 d 增幅均达到显著水平, 此时施磷对其有正向调控作用。(2) Ce 处理增强了间作花生功能叶的 Rubisco、GAPDH、Ru5PK 和 FBPase 等光合碳同化酶活性, 在苗后 43 d 和 59 d 增幅均达到显著水平, 此时施磷进一步显著提高了 Rubisco 与 FBPase 活性。(3) Ce 处理下间作玉米、间作花生的净光合速率显著提高, 间作玉米、间作花生和间作体系的籽粒产量分别显著提高了 4.4%~52.0%、10.3%~24.0% 和 5.7%~47.0%; CO₂ 浓度升高和施磷对间作玉米、花生功能叶的净光合速率和间作体系产量具有正协同效应。研究表明, CO₂ 浓度升高可以通过提高间作玉米功能叶片的 PEPC、PPDK、Rubisco、GAPDH 和 Ru5PK 及间作花生功能叶片的 Rubisco、GAPDH、Ru5PK 和 FBPase 等光合碳同化酶活性, 增强其对 CO₂ 羧化固定能力, 提高间作玉米、间作花生的光合速率, 最终显著增加玉米、花生及间作体系的产量, 并且增施磷肥对其具有正调控效应。

关键词: CO₂ 浓度升高; 玉米花生间作; 光合碳同化酶; 净光合速率; 产量

中图分类号: Q945.79; S344.2 **文献标志码:** A

Response Characteristics of Photosynthetic Carbon Assimilase Activity to Elevated CO₂ Concentration in System of Maize Intercropping Peanut

LI Xue¹, LIU Juan², XUE Hualong¹, SUN Zengguang¹, WANG Fei¹,
YIN Fei¹, LIU Ling¹, JIAO Nianyuan^{1*}

(1 College of Agriculture, Henan University of Science and Technology/Henan Dryland Agricultural Engineering Technology Research Center, Luoyang, Henan 471023, China; 2 Industrial Crops Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: In this study, we used an open-top chamber method to control the environmental CO₂ concentration. Environmental CO₂ concentration (Ca, 390 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) and elevated CO₂ concentration (Ce, 700

收稿日期: 2021-01-07; 修改稿收到日期: 2021-06-11

基金项目: 河南省自然科学基金 (182300410014 和 212300410342); 河南省科技攻关项目 (182102110180 和 212102110282)

作者简介: 李 雪 (1996—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事作物高产栽培方面研究。E-mail: 290696325@qq.com

* 通信作者: 焦念元, 教授, 博士研究生导师, 主要从事高产高效复合群体间营养效应及生理生态研究。E-mail: jiaonyl@163.com

$\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) were set from 2018 to 2019. The effects of CO₂ concentration increase on the activities of key enzymes of photosynthetic carbon assimilation, net photosynthetic rate and grain yield of functional leaves of maize and peanut were investigated, and the mechanism of the effects of CO₂ concentration increase on the photosynthesis of maize and peanut intercropping system was clarified. It provides a theoretical basis for high yield and high efficiency of maize and peanut intercropping in the future CO₂ concentration increasing environment. The results indicate that: (1) compared with Ca, the activities of PEPC, PPDK, NADP-MDH, Rubisco, GAPDH and Ru5PK in functional leaves of intercropping maize under the condition of Ce were increased. In particular, PEPC, NADP-MDH, and PPDK at 43 days after seedling, Rubisco, GAPDH and Ru5PK 59 days after seedling reached a significant level of difference. Under the condition of Ce, phosphorus application has a positive regulatory effect on it. (2) The activities of Rubisco, GAPDH, Ru5PK and FBPase in functional leaves of intercropping peanuts increased by Ce. At 43 days after seedling and 59 days after seedling, the difference reached a significant level. Phosphorus application significantly improved the activities of Rubisco and FBPase of intercropping peanut under the condition of Ce. (3) The net photosynthetic rate of intercropping maize and intercropping peanut increased significantly under the treatment of Ce. The yield of intercropping maize, intercropping peanut and intercropping system increased by 4.4%—52.0%, 10.3%—24.0%, and 5.7%—47.0%, respectively, all reached significant different level. It indicted that Ce could enhance the grain yield of maize and peanut, the key lies in the improvement of enzyme activities of PEPC, PPDK, Rubisco, GAPDH, Ru5PK and Ru5PK of intercropping maize, as well as the Rubisco, GAPDH, Ru5PK and FBPase of intercropping peanut, to strengthen the carboxylation of CO₂ fixation ability, thus improve the photosynthetic rate of intercropping maize and intercropping peanut. Phosphorus application has a positive regulatory effect on them.

Key words: elevated CO₂ concentration; maize intercropping peanut; photosynthetic carbon assimilase; net photosynthetic rate; yield

联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)第五次评估报告指出,如不加以控制则 21 世纪末全球大气 CO₂ 浓度将超过 $700 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ [1]。CO₂ 是作物生长最重要的影响因子之一,其浓度升高可提前作物生育期、改善根冠比、增加生物量及产量 [2], 并且作为光合碳同化底物可直接影响作物气孔导度、蒸腾速率以及碳同化进程,进而影响光合作用 [3]。目前全球正面临 CO₂ 浓度升高所带来的农业生产挑战,研究作物光合碳同化酶活性对 CO₂ 浓度升高的响应特点,对应对全球气候变化,确保粮食安全至关重要。

已有研究表明,短时间的供应 CO₂ 可以促进单作 C₄ 作物丙酮酸磷酸双激酶(PPDK)基因的表达及活性 [4], 增加其光合速率; C₃ 植物叶片气孔导度会随着 CO₂ 浓度升高而下降,对 CO₂ 响应的敏感度随着温度增高而增加,在高 CO₂ 浓度下, Rubisco 酶活性得到促进,光合最适温度提高,进而提高叶片光合速率 [5]。还有研究表明 CO₂ 浓度升高能提高单作黄瓜叶片抗氧化酶活性以及叶绿素含量,增加“午休”时段的光合速率,显著缓解高温对光合作用的胁迫伤害 [6]。在干旱条件下,高 CO₂ 浓度还可以改善由干旱胁迫引起的氧化损伤,提高植物的抗逆

能力 [7]。高 CO₂ 浓度环境使单作水稻和玉米的叶绿素含量提高,净光合速率增加,但气孔导度及蒸腾速率下降 [8]。叶子飘等认为大豆叶片的净光合速率以及电子利用效率随着 CO₂ 浓度增高而增大,但不同浓度下羧化效率差异并不显著 [9-10]。而惠俊爱等认为 CO₂ 浓度增高促进了玉米淀粉积累,但 Rubisco 酶活性变化不显著,且叶片中叶绿素含量下降 [11]。但也有研究表明,当长时间给单作作物供应 CO₂ 时会导致光适应现象,即由 CO₂ 带来的促进效用消失 [12], 这可能与 CO₂ 浓度升高导致作物碳的源库失衡有关 [13]。而在玉米、花生间作复合体系中, CO₂ 浓度升高能改善复合群体冠层结构,提高玉米对强光、花生对弱光的利用,实现光能的分层立体利用 [14], 进一步改善间作玉米、花生的光合生理特性 [15-16]。那么,升高 CO₂ 浓度对间作玉米、花生的光合碳同化酶活性产生了哪些影响?

磷素作为光合磷酸化底物,产生光合碳同化所需要的能量 ATP [17], 施用磷肥能促进作物光合磷酸化生产 ATP [18], 提高单作玉米净光合速率、叶绿素含量 [19]、蒸腾速率和气孔导度 [20]。同时,施磷还能在一定程度上缓解由干旱造成的气孔导度降低,提高单作玉米水分利用效率 [21]。缺磷使作物叶片

光合性能减弱,导致减产^[21],而 CO₂ 浓度升高能够有效弥补缺磷带来的减产效应^[22]。在间作体系中,于 CO₂ 浓度升高条件下,磷肥对间作玉米和间作大豆的生长优势有显著促进作用^[23],改善间作玉米的光合特性^[15]。施磷能显著提高间作玉米和花生的叶绿素含量,增强其功能叶对光的捕获及转化能力^[24-25]。那么,CO₂ 浓度升高条件下,磷肥对间作玉米、花生的光合碳同化酶活性及净光合速率有哪些调控效应?为了探究以上问题,在升高 CO₂ 浓度条件下,本研究考察了间作玉米、花生功能叶的净光合速率和 Rubisco、Ru5PK 等光合碳同化关键酶活性的变化特点,从酶水平揭示间作玉米、花生功能叶光合碳同化特点对 CO₂ 浓度升高的响应机理,为将来 CO₂ 浓度升高环境下间作玉米、花生绿色高产高效栽培提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验于 2018—2019 年在河南科技大学试验农场(33°35'N,111°8'E)进行。试验点地处温带,属于半湿润、半干旱大陆性季风气候,年平均气温 12.1~14.6℃,年平均降雨量约 610 mm,年平均蒸发量约 2 116 mm,年日照时 2 300~2 600 h,无霜期 216~223 d,年平均辐射量约 492 kJ·cm⁻²。试验地土壤为黄潮土,质地为中壤;0~20 cm 土层土壤理化性质分别为:土壤容重 1.35 g·cm⁻³、碱解氮 33.96 mg·kg⁻¹、速效磷 6.84 mg·kg⁻¹、有机质 10.74 g·kg⁻¹ 和 pH 7.65。

1.2 试验设计

供试材料为玉米杂交种‘豫单 9953’,花生品种‘花育 16’,以玉米、花生间作 2:4 模式为研究对象。设置 CO₂ 浓度和施磷量双因素完全随机区组试验,CO₂ 浓度设环境 CO₂ 浓度(390±50 μmol·mol⁻¹,Ca)和升高 CO₂ 浓度(700±50 μmol·mol⁻¹,Ce)2 个水平,施磷量设不施磷(P₀)和施磷(P₁₈₀,180 kg P₂O₅·hm⁻²)2 个水平,共组成 4 个处理组合 CaP₀、CeP₀、CaP₁₈₀ 和 CeP₁₈₀,均在开顶式气室(open-top-chamber,OTC)内进行。玉米、花生间作采用 2:4 (2 行玉米间作 4 行花生)模式,玉米宽窄行种植,宽行行距 160 cm,窄行行距 40 cm,株距 20 cm,花生播种于宽行之中,行距 30 cm,株距 20 cm,玉米花生之间行距 35 cm,间作带宽 2 m。南北向种植,每个小区宽 6 m,长 8 m,包含 3 个带宽,每个处理重复 3 次。每个小区均基施 90 kg N·

hm⁻²(肥源为尿素),再于玉米大喇叭口期追施 90 kg N·hm⁻²;施磷处理每个小区均基施 180 kg P₂O₅·hm⁻²(肥源为磷酸二氢铵),其他管理同大田生产。各处理在 2018 年于 6 月 4 日播种、9 月 16~22 日收获,在 2019 年于 6 月 18 日播种、9 月 28 日~10 月 9 日收获。

CO₂ 浓度升高采用开顶式气室(open-top-chamber,OTC),以罐装液态 CO₂ 为 CO₂ 气源。试验期间,采用德国 LOE 公司生产的减压阀控制 CO₂ 气室内 CO₂ 浓度在(700±50) μmol·mol⁻¹。OTC 为长方体钢架结构,宽 6 m,长 8 m,高 2.5 m,面积 48 m²,在玉米苗期开始供 CO₂,为减少内部气体外溢,上部框架边缘增加 0.5 m 宽 45 度收缩口,安装电风扇确保气室内空气流动、CO₂ 浓度均匀。室壁采用阳光板,透光率达 90%以上。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 功能叶净光合速率 2018 年苗后 62 d 和 2019 年苗后 37、58、68 和 95 d 使用 LI-6400XT 型光合仪(LI-COR,美国),选择晴天在 9:30~12:00 自然光强下测量功能叶净光合速率。测量时均测定方向相同的玉米穗位叶以及花生主茎倒三叶,每个小区重复 3 次。

1.3.2 功能叶中光合碳同化酶活性 2018 年玉米、花生苗后 43、59 和 72 d 时取玉米穗位叶、花生主茎倒三叶,置于液氮中暂时保存,后转移至-80℃冰箱保存。在低温环境下取玉米、花生功能叶样 0.25 g,重复 3 次,用植物组织破碎仪将其打碎,加入 1.5 mL 经过预冷处理的 Tris-HCl 提取缓冲液(用 50 mL 的 0.1 mol·L⁻¹ Tris 和 21.9 mL 的 0.1 mmol·L⁻¹ HCl,配置成 pH 8.2 提取缓冲液),震荡均匀后将其放入冷冻离心机中在 4℃、15 000 r/min 离心 20 min,上清液即为待测的酶提取液,用于 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)、磷酸丙酮酸双激酶(PPDK)、3-磷酸甘油醛脱氢酶(GAPDH)、NADP-苹果酸脱氢酶(NADP-MDH)、5-磷酸核酮糖激酶(Ru5PK)、果糖-1,6-二磷酸酯酶(FBPase)活性的测定。酶活性测定采用酶联免疫法(ELISA),按酶联免疫试剂盒(上海酶联生物科技有限公司)说明进行反应,用酶标仪(Thermo Multiskan GO,美国)在 450 nm 波长下测定吸光度值计算酶活性(U·g⁻¹)。

1.3.3 籽粒产量 在收获期,于各小区选取代表性 2 m 双行的玉米果穗、花生植株,风干后称取玉米籽

粒、花生荚果质量,并计算其产量(kg·hm⁻²)。

1.4 数据处理与分析

采用 Excel 2016 和 SPSS 22.0 软件对数据进行整理、统计分析与作图,采用 Duncan 法进行显著性检验及方差分析。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 浓度升高和施磷对间作体系中玉米功能叶光合碳同化酶活性的影响

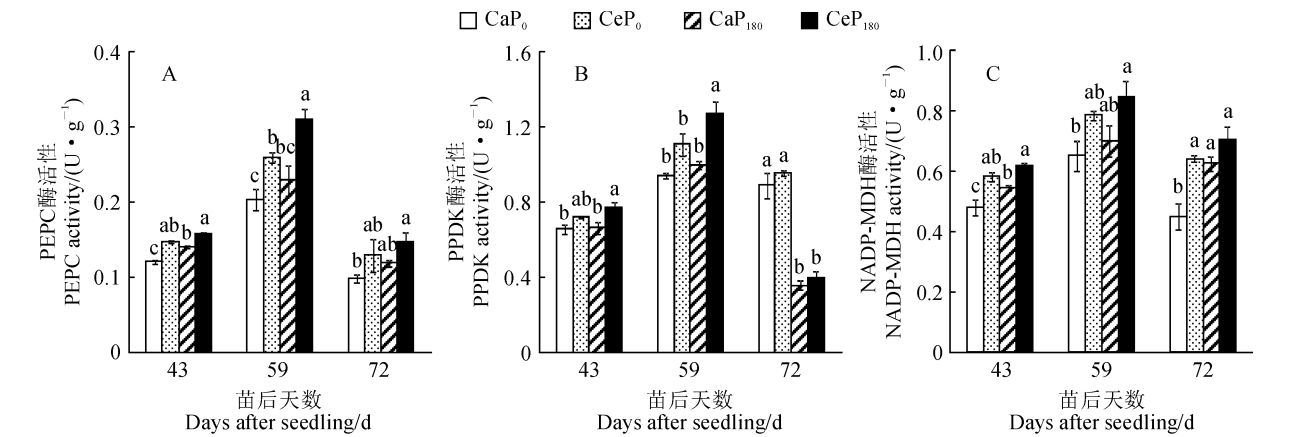
2.1.1 叶肉细胞内光合碳同化酶活性 叶肉细胞内的光合碳同化酶主要包括磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)、磷酸丙酮酸双激酶(PPDK)和 NADP-苹果酸脱氢酶(NADP-MDH),在 C₄ 作物光合碳同化过程中起到 CO₂ 初次羧化固定的作用。图 1 显示,间作体系中玉米功能叶叶肉细胞内光合碳同化酶 PEPC、PPDK 和 NADP-MDH 活性在各处理下的变化趋势相似。随着出苗后天数的增加,各处理组合各酶活性均先升后降,并均在苗后 59 d 时最高;在同一时期,各酶活性在同一施磷水平下均表现为 CO₂ 浓度升高处理(Ce)不同程度高于环境 CO₂ 浓度处理(Ca),在同一 CO₂ 浓度水平下大多表现为施磷处理(P₁₈₀)不同程度高于不施磷处理(P₀)。

其中,Ce 玉米功能叶 PEPC 活性在 P₁₈₀ 水平下

比同期 Ca 提高了 14.3%~34.8%,在 P₀ 水平下比同期 Ca 提高了 25.0%~30.0%,且均在苗后 43 d 和 59 d 时增幅达到显著水平($P < 0.05$),均在 72 d 时增幅不显著($P > 0.05$);P₁₈₀ 处理玉米功能叶 PEPC 活性在 Ca、Ce 水平下分别比 P₀ 处理提高了 15.0%~20.0%和 6.7%~19.2%,但增幅仅分别在苗后 43 d 和 59 d 时达到显著水平(图 1,A)。

同时,Ce 玉米功能叶的 PPDK 活性在 P₁₈₀ 水平下比 Ca 提高了 11.1%~27.0%,并在苗后 43 和 59 d 达到显著水平,在 P₀ 水平下比 Ca 提高了 7.9%~18.1%,但均未达到显著水平。在苗后 43 和 59 d,P₁₈₀ 处理玉米功能叶 PPDK 活性在 Ca 和 Ce 水平下分别比 P₀ 处理提高了 1.5%~6.4% 和 6.9%~14.4%,而仅在苗后 59 d 的 Ce 水平下达到显著水平。但在苗后 72 d,玉米功能叶 PPDK 活性施磷处理反而呈显著下降趋势(图 1,B)。说明在间作玉米生育前期 CO₂ 浓度升高以及施磷对 PPDK 活性都具有正调控效应,而随着生育进程施磷带来的正调控效应逐渐削弱至消失。

另外,Ce 处理间作玉米功能叶 NADP-MDH 活性在 P₁₈₀ 水平下比 Ca 处理提高了 12.7%~21.4%,但仅在苗后 43 d 达到显著水平,在 P₀ 水平下比 Ca 处理提高了 20.8%~42.2%,在苗后 43 和



P₀. 0 kg P₂O₅ · hm⁻²; P₁₈₀. 180 kg P₂O₅ · hm⁻²; Ca. 环境 CO₂ 浓度(390±50 μmol · mol⁻¹); Ce. 增加 CO₂ 浓度(700±50 μmol · mol⁻¹); PEPC. 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶; PPDK. 磷酸丙酮酸双激酶; NADP-MDH. NADP-苹果酸脱氢酶; 不同小写字母表示同一时期处理间在 0.05 水平差异显著;下同

图 1 CO₂ 浓度升高和施磷对间作玉米功能叶 PEPC、PPDK 和 NADP-MDH 活性的影响

P₀. 0 kg P₂O₅ · hm⁻²; P₁₈₀. 180 kg P₂O₅ · hm⁻²; Ca. Ambient CO₂ concentration(390±50 μmol · mol⁻¹); Ce. Elevated CO₂ concentration (700±50 μmol · mol⁻¹). PEPC. Phosphoenolpyruvate carboxylase; PPDK. Phosphopyruvate dikinase; NADP-MDH. NADP-malate dehydrogenase; Different lowercase letters mean significant difference among treatments during the same stage at 0.05 level. The same as below

Fig. 1 Effects of elevated CO₂ concentration and phosphorus application on activities of PEPC, PPDK, and NADP-MDH in functional leaves of intercropping maize

72 d 均达到显著水平;在同一 CO₂ 浓度下,玉米功能叶 NADP-MDH 活性均表现为 P₁₈₀ 显著大于 P₀ ($P < 0.05$),在 Ca 和 Ce 水平下分别提高了 7.7%~40%和 6.9%~10.9%,但仅在苗后 43 和 72 d 的 Ca 水平下达到显著水平(图 1,C)。这表明 CO₂ 浓度升高可增加间作玉米功能叶叶肉细胞内碳同化酶活性,促进对 CO₂ 的初次羧化,施磷在生育前中期对此有正调控作用。

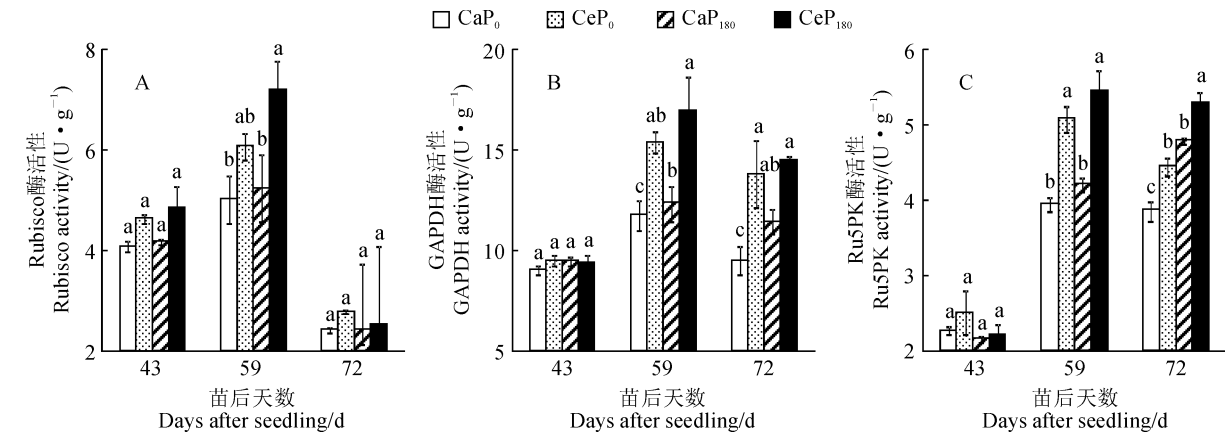
2.1.2 维管束鞘细胞内光合碳同化酶活性 维管束鞘细胞内的光合碳同化酶主要包括 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)、3-磷酸甘油醛脱氢酶(GAPDH)和 5-磷酸核酮糖激酶(Ru5PK),其功能是对 CO₂ 进行二次羧化固定,进行卡尔文循环,完成后续碳同化过程。间作玉米功能叶维管束鞘细胞内光合碳同化酶 Rubisco、GAPDH 和 Ru5PK 活性随生育时期和处理的变化趋势与其叶肉细胞内光合碳同化酶相似,即均在苗后 59 d 时达到最大值,Ce 处理均大体高于 Ca 处理,P₁₈₀ 处理不同程度高于 P₀ 处理(图 2)。

其中,玉米功能叶 Rubisco 活性于苗后 43 和 72 d 时在各处理组合间无显著差异;在苗后 59 d 时,Ce 处理玉米功能叶 Rubisco 活性在 P₀ 和 P₁₈₀ 水平下分别比 Ca 提高了 21.1%和 37.1%,但仅后者达到差异显著水平($P < 0.05$),此时 P₁₈₀ 处理玉米功能叶 Rubisco 活性在 Ca 和 Ce 水平下分别比 P₀ 处理增加 18.2%和 4.4%,但均未达到显著水平(图 2,A)。同时,间作玉米功能叶的 GAPDH 活性于苗

后 43 d 时在各处理间差异不显著;在苗后 59 和 72 d 时,Ce 处理 GAPDH 活性在 P₀ 和 P₁₈₀ 水平下分别比 Ca 显著提高 30.6%~45.0%和 26.5%~37.2%,P₁₈₀ 处理 GAPDH 活性在 Ce 和 Ca 水平下分别比 P₀ 处理提高了 4.9%~9.7%和 4.9%~20.3%,但仅后者达到显著水平(图 2,B)。另外,间作玉米功能叶 Ru5PK 活性于苗后 43 d 时在各处理间差异也不显著,但表现为 Ce> Ca;在苗后 59 和 72 d 时,Ce 处理 Ru5PK 活性在 P₀ 和 P₁₈₀ 水平下分别比 Ca 显著提高 10.6%~29.7%和 15.3%~28.6%,P₁₈₀ 处理 Ru5PK 活性在 Ce 和 Ca 水平下分别比 P₀ 处理增加 6.6%~24.4%和 7.5%~19.3%(图 2,C)。以上结果表明 CO₂ 浓度增高能促进间作玉米功能叶维管束鞘细胞对 CO₂ 的二次羧化固定,施磷对其具有正调控作用。

2.2 CO₂ 浓度升高和施磷对间作体系中花生功能叶光合碳同化关键酶活性的影响

表 1 显示,间作体系中花生功能叶的 Rubisco、GAPDH、Ru5PK、果糖-1, 6-二磷酸酯酶(FBPase)活性在各处理下的变化趋势相似。即随着苗后天数的增加,各处理组合功能叶各酶活性均先升后降,并均在苗后 59 d 时最高,Ce 处理均大体高于 Ca 处理,P₁₈₀ 处理不同程度高于 P₀ 处理。其中,花生功能叶 Rubisco 活性于苗后 72 d 时在各处理组合间差异不显著;在苗后 43 和 59 d 时,Ce 处理 Rubisco 活性在 P₀ 和 P₁₈₀ 水平下分别比 Ca 显著提高 13.9%~39.4%和 13.4%~40.9%,P₁₈₀ 处理



Rubisco. 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶;GAPDH. 3-磷酸甘油醛脱氢酶;Ru5PK. 5-磷酸核酮糖激酶。下同
图 2 CO₂ 浓度升高和施磷对间作玉米功能叶维管束鞘细胞内光合碳同化酶活性的影响

Rubisco. 1, 5-ribulose biphosphate carboxylase; GAPDH. 3-glyceraldehyde phosphate dehydrogenase; Ru5PK. Ribulokinase 5-phosphate. The same as below

Fig. 2 Effects of elevated CO₂ concentration and phosphorus application on photosynthetic carbon assimilase activity in the tube bundle sheath cells of intercropped maize functional leaves

表1 CO₂浓度升高对间作花生功能叶光合碳同化酶活性的影响

Table 1 Effects of elevated CO₂ concentration on the photosynthetic carbon assimilase activity of intercropped peanut functional leaves

苗后天数 Days after seedling/d	P水平 P level	CO ₂ 水平 CO ₂ level	Rubisco (U·g ⁻¹)	GAPDH (U·g ⁻¹)	Ru5PK (U·g ⁻¹)	FBPase (U·g ⁻¹)
43	P ₀	Ca	2.23±0.14c	7.43±0.57c	2.53±0.23c	1.75±0.06c
		Ce	3.11±0.10b	9.40±0.20ab	3.84±0.24ab	2.51±0.14ab
	P ₁₈₀	Ca	2.54±0.07c	8.48±0.10b	3.64±0.07b	2.29±0.18b
		Ce	3.58±0.14a	9.98±0.07a	4.39±0.26a	2.90±0.14a
59	P ₀	Ca	5.38±0.29c	9.17±0.98c	4.11±0.23b	1.78±0.17c
		Ce	6.13±0.04b	14.33±0.47ab	4.84±0.14ab	2.34±0.18b
	P ₁₈₀	Ca	6.05±0.21b	12.28±0.94b	4.61±0.05b	2.29±0.03b
		Ce	6.86±0.14a	15.08±0.46a	5.51±0.33a	2.80±0.06a
72	P ₀	Ca	2.83±0.01b	6.87±0.34b	2.23±0.25b	0.78±0.15b
		Ce	3.60±0.37b	9.55±0.21a	3.00±0.51ab	1.04±0.10b
	P ₁₈₀	Ca	3.17±0.08b	6.89±0.37b	2.41±0.50b	0.97±0.19b
		Ce	4.68±0.65a	10.46±0.25a	3.89±0.12a	1.69±0.16a

注:FBPase.果糖-1,6-二磷酸酯酶

Note: FBPase. Fructose-1,6-diphosphatase

Rubisco 活性在 Ce 和 Ca 水平下分别比 P₀ 处理提高了 11.9%~30%和 12%~13.9%,但仅后者达到显著水平。同时,间作花生功能叶的 GAPDH 活性各处理间均存在显著差异;Ce 处理 GAPDH 活性在 P₀ 和 P₁₈₀ 水平下分别比 Ca 显著提高 26.5%~56.3%和 17.7%~51.8%,P₁₈₀ 处理 GAPDH 活性在 Ce 和 Ca 水平下分别比 P₀ 处理提高 5.2%~9.5%和 0.3%~33.9%。另外,间作花生功能叶的 Ru5PK 活性各处理间也存在显著差异。Ce 处理 Ru5PK 活性在 P₀ 和 P₁₈₀ 水平下分别比 Ca 显著提高 17.8%~51.8%和 19.5%~61.4%,P₁₈₀ 处理 Ru5PK 活性在 Ce 和 Ca 水平下分别比 P₀ 处理提高 13.8%~29.7%和 8.1%~43.9%,但仅后者达到显著水平。此外,间作花生功能叶的 FBPase 活性在各处理间叶存在显著差异,并表现为 Ce>Ca、P₁₈₀>P₀;Ce 处理 FBPase 活性在 P₀ 和 P₁₈₀ 水平下分别比 Ca 显著提高 31.5%~43.4%和 22.0%~74.2%,P₁₈₀ 处理 FBPase 活性在 Ce 和 Ca 水平下分别比 P₀ 处理提高 15.5%~62.5%和 24.4%~30.9%。以上结果表明 CO₂ 浓度增高能促进花生功能叶暗反应中对 CO₂ 羧化固定,施磷对其有着正调控作用。

2.3 CO₂浓度升高和施磷对间作体系中玉米和花生功能叶净光合速率的影响

图 3 显示,间作体系中玉米和花生功能叶净光

合速率在各处理下的变化趋势相似,仍表现为 Ce 处理均大体高于 Ca 处理,施磷处理(P₁₈₀)不同程度高于不施磷处理(P₀)。

首先,在 2018 年,与 Ca 相比,二氧化碳浓度升高(Ce)和施磷(P₁₈₀)均显著提高了间作玉米苗后 62 d 的穗位叶净光合速率($P < 0.05$),并表现为 CeP₁₈₀>CaP₁₈₀>CeP₀>CaP₀(图 3,A)。在 2019 年,同一磷水平下,Ce 处理间作玉米穗位叶净光合速率在苗后 37、58 和 68 d 均显著高于 Ca,增幅分别为 14.8%~18.8%(P₀)和 18.1%~18.4%(P₁₈₀),在苗后 95 d 时则比 Ca 降低了 6.4%~8.0%,但仅在 P₁₈₀ 处理下达到显著水平;在同一 CO₂ 浓度下,P₁₈₀ 处理间作玉米功能叶净光合速率均高于 P₀ 处理,增幅在 Ca 和 Ce 处理下分别达到 8.8%~28.2%和 8.5%~26.1%。

其次,2018 年苗后 50 d 和 70 d 时,二氧化碳浓度升高(Ce)和施磷(P₁₈₀)均显著提高了花生功能叶净光合速率(图 3,B)。在 2019 年,同一磷水平下,花生功能叶净光合速率在苗后 30 d、50 d 和 70 d 均表现为 Ce 显著高于 Ca,增幅分别为 24.2%~32.3%(P₀)和 8.1%~14.4%(P₁₈₀);在苗后 95 d 时则表现为 Ce 低于 Ca,降幅为 5.8%~15.3%;在同一 CO₂ 浓度下,间作花生功能叶净光合速率各时期均表现为 P₁₈₀ 高于 P₀,Ca 和 Ce 的增幅分别为 15.0%~21.7%和 11.6%~22.4%,且大多达到显

著水平。可见,CO₂ 浓度升高对间作花生功能叶净光合速率有显著的促进作用,施磷对其有正向调控作用。

2.4 CO₂ 浓度升高和施磷对间作体系中玉米和花生籽粒产量的影响

Ce 处理都不同程度提高了间作玉米、间作花生和间作体系的籽粒产量,且双因素方差分析结果显示,施磷和升高 CO₂ 浓度对间作玉米、间作花生和间作体系产量有显著影响,磷水平与 CO₂ 浓度对间作玉米和间作体系产量具有显著的正向交互作用(表 2)。其中,Ce 处理下间作玉米产量在 P₀ 和 P₁₈₀ 水平下分别比 Ca 显著提高 4.4%和 52.0%,施磷处

理间作玉米产量在 Ce 和 Ca 水平下分别比不施磷处理提高 24.2%和 67.2%。同时,Ce 处理间作花生生产量在 P₀ 和 P₁₈₀ 水平下比 Ca 处理分别提高了 10.3%和 24.0%,施磷处理下间作花生产量比不施磷处理提高了 17.1%~19.3%。此外,Ce 处理间作体系产量相比 Ca 提高了 5.7%~47.0%,施磷处理下间作体系的产量与不施磷相比分别提高了 23.3%~58.4%,且均达到显著差异($P < 0.05$)。这说明 CO₂ 浓度升高以及施磷均能促进间作玉米、间作花生和间作体系产量。另外,相关分析结果显示,玉米、花生间作体系籽粒产量与 Rubisco 等碳同化关键酶活性和净光合速率均呈显著性正相关(表 3,

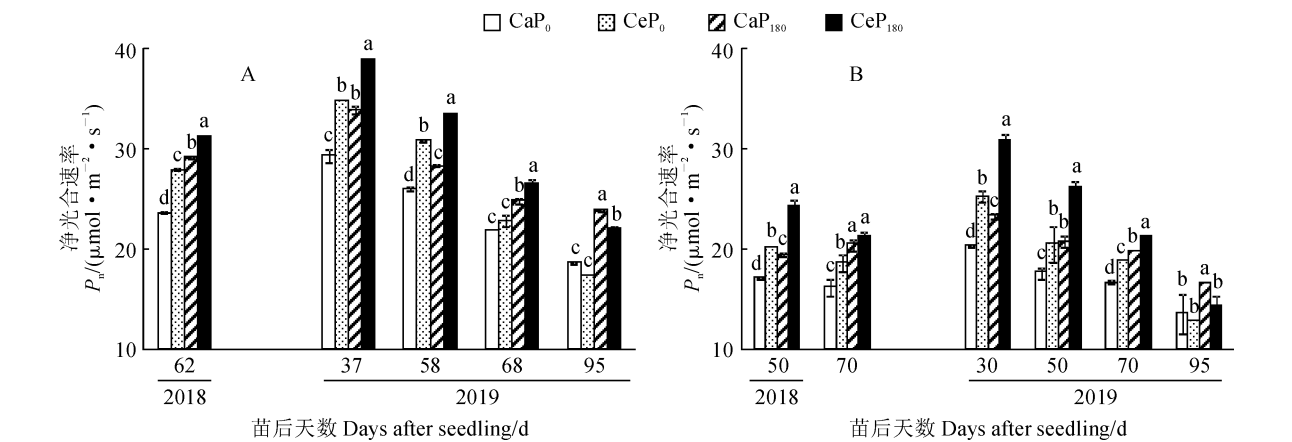


图 3 CO₂ 浓度升高对间作玉米(A)和间作花生(B)功能叶净光合速率的影响
Fig. 3 Effects of elevated CO₂ concentration on net photosynthetic rate in functional leaves of intercropped maize (A) and intercropped peanut (B)

表 2 CO ₂ 浓度升高对玉米、花生间作体系籽粒产量的影响					
Table 2 Effect of elevated CO ₂ concentration on yield of the system of maize intercropping peanut					
年份 Year	P 水平 P level	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration	间作玉米 Intercropping maize /(kg·hm ⁻²)	间作花生 Intercropping peanut /(kg·hm ⁻²)	间作体系 Intercropping system /(kg·hm ⁻²)
2018	P ₀	Ca	4 725±43.30c	950 ±28.87c	5 675±72.17d
		Ce	4 933±136.42c	1 067±44.09b	6 000±115.47c
	P ₁₈₀	Ca	5 867±36.32b	1 133±33.33b	7 000±66.14b
		Ce	6 292±22.04a	1 250±28.87a	7 542±30.05a
2019	P ₀	Ca	3 910±58.95d	856 ±14.90d	4 766±45.05d
		Ce	5 943±201.69c	1 062±59.54b	7 006±230.81c
	P ₁₈₀	Ca	6 539±186.83b	1 011±20.70bc	7 550±193.92b
		Ce	8 203±53.75a	1 244±66.52a	9 447±70.74a
CO ₂ 浓度升高 Elevated CO ₂ concentration			44.0 **	33.2 **	52.3 **
磷水平 P level			15.1 **	30.3 **	20.0 **
CO ₂ 浓度升高×磷水平 Elevated CO ₂ concentration×P level			56.3 **	0.775ns	47.6 **

注: * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, ns 表示无显著性差异。下同
Note: * indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$, ns indicates that the difference is not significant. The same as below

表 3 间作玉米的产量、净光合速率和光合碳同化酶活性间相关性分析

Table 3 The correlation analysis of yield, net photosynthetic rate and photosynthetic carbon assimilase activity of intercropped maize

项目 Item	产量 Yield	<i>P_n</i>	PEPC	PPDK	NADP-MDH	Rubisco	GAPDH	Ru5PK
产量 Yield	1							
<i>P_n</i>	0.914 **	1						
PEPC	0.607 *	0.615 *	1					
PPDK	0.772 **	0.599 *	0.551	1				
NADP-MDH	0.852 **	0.721 **	0.502	0.585 *	1			
Rubisco	0.646 *	0.533	0.564	0.638 *	0.627 *	1		
GAPDH	0.693 *	0.498	0.551	0.815 **	0.712 **	0.680 *	1	
Ru5PK	0.945 **	0.923 **	0.661 *	0.638 *	0.823 **	0.556	0.582 *	1

表 4 间作花生产量、净光合速率和光合碳同化酶活性间相关性分析

Table 4 The correlation analysis of yield, net photosynthetic rate and photosynthetic carbon assimilase activity of intercropped peanut

项目 Item	产量 Yield	<i>P_n</i>	Rubisco	GAPDH	Ru5PK	FBPase
产量 Yield	1					
<i>P_n</i>	0.905 **	1				
Rubisco	0.577 *	0.682 *	1			
GAPDH	0.614 *	0.647 *	0.668 *	1		
Ru5PK	0.469ns	0.619 *	0.769 *	0.760 **	1	
FBPase	0.793 *	0.727 *	0.587 *	0.774 **	0.638 *	1

表 4),即 CO₂ 浓度升高能显著提高碳同化关键酶活性,促进间作玉米、间作花生的净光合速率,显著提高了其玉米、花生间作体系的产量。

3 讨 论

3.1 CO₂ 浓度升高能提高间作体系中玉米和花生的光合碳同化酶活性

光合碳同化过程中,CO₂ 作为底物,其浓度对作物光合有一定的影响。CO₂ 浓度升高能使水稻和玉米的叶绿素值增高,净光合速率增加^[8],玉米叶面积指数增大^[26]。有研究表明 Rubisco, PPDK, FBPase 等均为光敏感酶^[17, 27],受光调节,而王飞等认为 CO₂ 浓度升高能进一步提高间作玉米对强光、间作花生对弱光的利用^[16]。本研究结果表明 CO₂ 浓度升高能增加间作玉米功能叶 PEPC、PPDK 和 NADP-MDH 酶活性,这说明 CO₂ 浓度升高能提高间作玉米叶肉细胞内对光合底物的初步羧化固定能力;而在 CO₂ 浓度升高条件下,Rubisco、GAPDH 和 Ru5PK 等 3 个酶活性显著增加,说明 CO₂ 浓度升高促进了间作玉米维管束鞘细胞中对 CO₂ 的二次羧化固定。通过对间作玉米净光合速率与光合碳

同化关键酶活性的相关性分析可知,净光合速率与 PEPC、PPDK、NADP-MDH 和 Ru5PK 等酶活性呈显著正相关。CO₂ 浓度升高能进一步增强间作玉米对强光的利用,提高净光合速率,是由于其 PEPC、NADP-MDH、PPDK、Rubisco、GAPDH 和 Ru5PK 等光合碳同化关键酶活性的增加。叶子飘等认为大豆叶片的净光合速率以及电子利用效率随着 CO₂ 浓度增高而增大,但不同浓度下羧化效率差异并不显著^[9]。周宁等认为高 CO₂ 浓度条件能提高水稻的净光合速率和实际光量子产量^[28]。周晓旭研究表明冬小麦的光能转换率随 CO₂ 浓度升高而增加^[29]。本研究表明 CO₂ 浓度升高能提高间作花生的 Rubisco、GAPDH、FBPase 和 Ru5PK 酶活性,这说明 CO₂ 浓度升高能促进间作花生功能叶 Rubisco 对 CO₂ 的羧化,1,3-PGA 向 3-磷酸甘油醛的转化,果糖-6-磷酸(F-6-P)的生成,及 Ru5PK 催化 RUBP 的再生,加速碳同化。通过相关性分析可知间作花生净光合速率与 Rubisco、GAPDH、FBPase 和 Ru5PK 等碳同化关键酶活性显著相关,所以 CO₂ 浓度升高能进一步提高间作花生对弱光的利用,提高净光合速率,关键在于间作花生功能叶的

Rubisco、GAPDH、FBPase 和 Ru5PK 等碳同化关键酶活性的提高。

3.2 CO₂ 浓度升高条件下,施磷对间作玉米和花生光合碳同化酶活性具有明显正调控效应

磷素是植物生长发育所必需的元素之一,在光合磷酸化过程中起着至关重要的作用,碳同化反应过程依赖于光合磷酸化产生的能量而进行^[30-31],磷肥的施用可促进植株的光合磷酸化反应^[18, 32-33],进而促进碳同化过程。徐明睿等认为施磷可提高玉米叶面积指数以及 SPAD 值,改善叶片的光合性能^[34]。本研究结果表明,CO₂ 浓度升高后,增施磷肥比不施磷能提高间作玉米功能叶的 PEPC、PP-DK、NADP-MDH、Rubisco、GAPDH 和 Ru5PK 和间作花生 Rubisco、GAPDH、FBPase 和 Ru5PK 等光合碳同化关键酶活性,这可能是因为施磷能促进光合磷酸化产生更多 ATP,为光合碳同化提供更多的同化力,进而激发光合碳同化关键酶活性,增强玉米、花生间作功能叶对 CO₂ 的羧化固定。因此,在 CO₂ 浓度升高条件下,施磷可显著提高玉米、花生间作功能叶的净光合速率,从而促进光合作用。

3.3 CO₂ 浓度升高和施磷可以提高间作玉米和花生的籽粒产量

CO₂ 浓度升高对单作玉米的干物质积累及产量有促进作用^[35]。同时有研究认为在高 CO₂ 浓度

环境下小麦、玉米产量显著提高,与氮肥具有显著的互作效应^[36, 37]。通过相关分析结果显示产量与 Rubisco 等碳同化关键酶活性和净光合速率均呈显著性正相关,即 CO₂ 浓度升高能显著提高碳同化关键酶活性,促进间作玉米、间作花生的净光合速率,显著提高了其玉米、花生间作的产量,这可能与 CO₂ 浓度升缩短间作玉米营养生长期,延长籽粒灌浆期,增加穗粒数和粒重有密切关系^[16]。有研究认为施磷可以显著提高玉米净光合速率、促进作物光合磷酸化生产 ATP^[18],本研究结果表明,增施磷肥可促进玉米花生间作体系的光合作用,促进其生长发育,进而提高产量。施磷提高单作施磷双因素结果表明 CO₂ 浓度升高与磷肥有明显的正互作效应,这说明 CO₂ 浓度升高和施磷对玉米、花生间作产量具有正向协调作用。

4 结 论

CO₂ 浓度升高通过提高间作玉米功能叶的 PEPC、PPDK、NADP-MDH、Rubisco、GAPDH 和 Ru5PK 和间作花生 Rubisco、GAPDH、FBPase 和 Ru5PK 等光合碳同化关键酶活性,促进光合碳同化,提高净光合速率,增加间作体系的产量;在 CO₂ 浓度升高条件下,施磷对玉米、花生间作光合碳同化关键酶活性、净光合速率及产量均具有正调控作用。

参考文献:

- [1] IPCC: Summary for policy makers [R]//EDENHOFER O, PICHES M R, SOKONA Y. Climate Change 2014. Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press. 2014: 25, 77-78.
- [2] 房世波, 沈 斌, 谭凯炎, 等. 大气 CO₂ 浓度和温度升高对农作物生理及生产的影响[J]. 中国生态农业学报, 2010, 18(5): 1 116-1 124.
FANG S B, SHEN B, TAN K Y, *et al.* Effect of elevated CO₂ concentration and increased temperature on physiology and production of crops[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(5): 1 116-1 124.
- [3] 王建林, 于贵瑞, 王伯伦, 等. 北方梗稻光合速率、气孔导度对光强和 CO₂ 浓度的响应[J]. 植物生态学报, 2005, 29(1): 16-25.
WANG J L, YU G R, WANG B L, *et al.* Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice to light intensity and CO₂ concentration in Northern China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1): 16-25.
- [4] REDDY A R, RASINENI G K, RAGHAVENDRA A S. The impact of global elevated CO₂ concentration on photosynthesis and plant productivity[J]. *Current ence*, 2010, 99(1): 46-57.
- [5] 张其德, 卢从明, 匡廷云. 大气 CO₂ 浓度升高对光合作用的影响[J]. 植物学通报, 1992, 9(4): 18-23.
ZHANG Q D, LU C M, KUANG T Y. Effects of the rising CO₂ levels on photosynthesis[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1992, 9(4): 18-23.
- [6] 潘 璐. 高温、CO₂ 耦合条件下温室黄瓜光合作用调节机制及蛋白质组学研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018.
- [7] 任红旭, 陈 雄, 吴冬秀. CO₂ 浓度升高对于旱胁迫下蚕豆光合作用和抗氧化能力的影响[J]. 作物学报, 2001, 27(6): 729-736.
REN H X, CHEN X, WU D X. Effects of elevated CO₂ on photosynthesis and antioxidative ability of broad bean plants grown under drought condition[J]. *Acta Agronomica Sini-*

- ca, 2001, **27**(6): 729-736.
- [8] 谢晓金, 李仁英, 张耀鸿, 等. CO₂ 浓度升高对水稻和玉米叶片光合生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, **44**(10): 120-123.
- XIE X J, LI R Y, ZHANG Y H, *et al.* Effects of increased CO₂ concentration on photosynthetic physiological characteristics of rice and maize leaves[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2016, **44**(10): 120-123.
- [9] 叶子飘, 康华靖, 段世华, 等. 不同 CO₂ 浓度下大豆叶片的光合生理生态特性[J]. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 583-591.
- YE Z P, KANG H J, DUAN S H, *et al.* Photosynthetic physio-ecological characteristics in soybean leaves at different CO₂ concentrations[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 583-591.
- [10] 张仟雨, 宗毓铮, 董 琦, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对大豆光合生理的影响[J]. 山西农业科学, 2016, **44**(11): 1 675-1 679.
- ZHANG Q Y, ZONG Y Z, DONG Q, *et al.* Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on soybean photosynthesis[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2016, **44**(11): 1 675-1 679.
- [11] 惠俊爱, 叶庆生. 长期 CO₂ 加富对玉米(粤甜 1 号)光合生理与生长发育的研究[J]. 吉林农业科学, 2013, **38**(6): 11-13.
- HUI J A, YE Q S. Studies on effect of long-time CO₂ enrichment on photosynthesis, growth and development of *Zea mays* L. var. 'Yuetian 1'[J]. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2013, **38**(6): 11-13.
- [12] AINSWORTH E A, ROGERS A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising CO₂ concentration: Mechanisms and environmental interactions[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2007, **30**(3): 258-270.
- [13] LEAKEY A D B, AINSWORTH E A, BERNACCHI C J, *et al.* Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: Six important lessons from FACE[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, **60**(10): 2 859-2 876.
- [14] 焦念元, 宁堂原, 李增嘉, 等. 玉米花生间作复合体系光合特性的研究[C]//中国作物学会 2005 年学术年会论文集. 北京: 中国作物学会, 2005: 223-232.
- [15] 王 飞, 孙增光, 尹 飞, 等. 增温增 CO₂ 对间作玉米光合特性的影响[J]. 中国农业科学, 2021, **54**(1): 58-70.
- WANG F, SUN Z G, YIN F, *et al.* Effects of elevated temperature and CO₂ on the photosynthetic characteristics of intercropping maize[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, **54**(1): 58-70.
- [16] 王 飞. CO₂ 浓度和温度升高对玉米、花生间作生长发育及光合生理特性的影响[D]. 河南洛阳: 河南科技大学, 2020.
- [17] 许大全. 光合作用学[M]. 北京: 科学出版社, 2013.
- [18] 俞永明, 陈 芳. 茶树磷肥吸收运转规律研究初报[J]. 茶叶科学, 1964, (1): 28-32.
- YU Y M, CHEN F. The study on the operation law of phosphorus fertilizer absorption in tea tree was first reported[J]. *Journal of Tea Science*, 1964, (1): 28-32.
- [19] 王 帅, 杨劲峰, 韩晓日, 等. 不同施肥处理对旱作春玉米光合特性的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2008, (6): 23-27.
- WANG S, YANG J F, HAN X R, *et al.* Effect of fertilizer application on photosynthetic traits of spring maize[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2008, (6): 23-27.
- [20] 侯奕瑾, 刘翠花, 郭其强, 等. 高原气候区玉米施用氮磷钾肥苗期的光合特性[J]. 贵州农业科学, 2014, **42**(4): 47-50.
- HOU Y J, LIU C H, GUO Q Q, *et al.* Photosynthetic characteristics of corn applied with NPK fertilizers in seedling stage in plateau climate zone[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2014, **42**(4): 47-50.
- [21] 张岁岐, 山 仑, 赵丽英. 土壤干旱下氮磷营养对玉米气体交换的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2002, **8**(3): 271-275.
- ZHANG S Q, SHAN L, ZHAO L Y. Effect of nitrogen and phosphorus nutrition on gas exchange of maize under drought conditions[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2002, **8**(3): 271-275.
- [22] 王 月, 章永松, 方 萍, 等. 不同供磷状况下 CO₂ 浓度升高对番茄根系生长及养分吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2007, **13**(5): 871-876.
- WANG Y, ZHANG Y S, FANG P, *et al.* Effects of elevated CO₂ on the root growth and nutrient uptake in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants under different P application status[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2007, **13**(5): 871-876.
- [23] 张瑾涛, 沈玉芳, 李世清. CO₂ 浓度和磷对不同种植方式玉米大豆生长效应研究[J]. 西北植物学报, 2013, **33**(3): 577-584.
- ZHANG J T, SHEN Y F, LI S Q. Growth effects of CO₂ concentration and phosphorus on maize and soybean under different cropping patterns[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2013, **33**(3): 577-584.
- [24] 焦念元, 宁堂原, 赵 春, 等. 玉米花生间作复合体系光合特性的研究[J]. 作物学报, 2006, **32**(6): 917-923.
- JIAO N Y, NING T Y, ZHAO C, *et al.* Studies on characters of photosynthesis in intercropping system of maize and peanut [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, **32**(6): 917-923.
- [25] 焦念元, 宁堂原, 杨萌珂, 等. 玉米花生间作对玉米光合特性及产量形成的影响[J]. 生态学报, 2013, **33**(14): 4 324-4 330.
- JIAO N Y, NING T Y, YANG M K, *et al.* Effects of maize || peanut intercropping on photosynthetic characters and yield forming of intercropped maize[J]. *Acta Ecologica Sinica*,

2013, **33**(14): 4 324-4 330.

[26] 王秋兰, 靳鲲鹏, 曹晋军. 大气 CO₂ 浓度升高对玉米叶片光合生理指标及其产量的影响[J]. 山西农业科学, 2018, **46**(12): 2 051-2 053, 2 061.

WANG Q L, JIN K P, CAO J J. Effects of atmospheric CO₂ concentration enhancement on photosynthetic physiological indexes and yield of maize leaves[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2018, **46**(12): 2 051-2 053, 2 061.

[27] 王真梅, 李海霞, 何 莹, 等. 植物丙酮酸磷酸双激酶(PP-DK)研究进展[J]. 植物生理学报, 2012, **48**(10): 949-957.

WANG Z M, LI H X, HE Y, *et al.* Advances in plant pyruvate, orthophosphate dikinase[J]. *Plant Physiology Journal*, 2012, **48**(10): 949-957.

[28] 周 宁, 景立权, 朱建国, 等. 杂交水稻光合和荧光特性对高 CO₂ 浓度的动态响应[J]. 核农学报, 2019, **33**(4): 772-780.

ZHOU N, JING L Q, ZHU J G, *et al.* Dynamic responses of leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence to elevated atmospheric CO₂ concentration for two hybrid rice cultivars[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2019, **33**(4): 772-780.

[29] 周晓旭, 张玉翠, 吴 林, 等. 冬小麦光合特性对 CO₂ 浓度与土壤含水量的响应机制[J]. 中国生态农业学报, 2017, **25**(7): 1 034-1 041.

ZHOU X X, ZHANG Y C, WU L, *et al.* Response mechanism of photosynthetic characteristics of winter wheat to CO₂ concentration and soil water content[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2017, **25**(7): 1 034-1 041.

[30] MIGINIAC-MASLOW M, CHAMPIGNY M L. Relation between photosynthetic assimilation of CO₂ and phosphorylation of isolated chloroplasts. II. Utilization of ATP in photosynthetic assimilation of CO₂[J]. *Biochimica Et Biophysica Acta*, 1971, **234**(3): 339-344.

[31] SCHÜRMAN P, BUCHANAN B B, ARNON D I. Role of cyclic photophosphorylation in photosynthetic carbon dioxide assimilation by isolated chloroplasts[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1972, **267**(1): 111-124.

[32] 王维军. 大豆的磷素营养与施肥[J]. 中国农业科学, 1963, **4**(11): 41-44.

WANG W J. Phosphorus nutrition and fertilization of soybean[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1963, **4**(11): 41-44.

[33] 杨 晴, 韩金玲, 李雁鸣, 等. 不同施磷量对小麦旗叶光合性能和产量性状的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2006, **12**(6): 816-821.

YANG Q, HAN J L, LI Y M, *et al.* Effects of phosphorus fertilization on flag leaves photosynthesis and yield components in wheat[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2006, **12**(6): 816-821.

[34] 许明睿, 刘 凯, 张吉旺, 等. 磷素水平对夏玉米生长发育和产量的影响[J]. 山东农业科学, 2018, **50**(1): 86-90.

XU M R, LIU K, ZHANG J W, *et al.* Effects of phosphorus levels on growth and yield of summer maize[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2018, **50**(1): 86-90.

[35] 孟凡超, 张佳华, 郝 翠, 等. CO₂ 浓度升高和不同灌溉量对东北玉米光合特性及产量的影响[J]. 生态学报, 2015, **35**(7): 2 126-2 135.

MENG F C, ZHANG J H, HAO C, *et al.* Effects of elevated CO₂ and different irrigation on photosynthetic parameters and yield of maize in Northeast China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(7): 2 126-2 135.

[36] 黄建晔, 杨洪建, 杨连新, 等. 开放式空气 CO₂ 浓度增加(FACE)对水稻产量形成的影响及其与氮的互作效应[J]. 中国农业科学, 2004, **37**(12): 1 824-1 830.

HUANG J Y, YANG H J, YANG L X, *et al.* Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on yield formation of rice (*Oryza sativa* L.) and its interaction with nitrogen[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, **37**(12): 1 824-1 830.

[37] 牛晓光, 杨荣全, 李 明, 等. 大气 CO₂ 浓度升高与氮肥互作对玉米光合特性及产量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2020, **28**(2): 255-264.

NIU X G, YANG R Q, LI M, *et al.* Effects of interaction between elevated atmospheric CO₂ concentration and nitrogen fertilizer on photosynthetic characteristic and yield of maize[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2020, **28**(2): 255-264.

(编辑:裴阿卫)