

供氮和增温对倍增二氧化碳浓度下荫香叶片光合作用的影响^{*}

孙谷畴 赵 平^{**} 饶兴权 蔡锡安 曾小平
(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

【摘要】 供给 0 ~ 0.6 mg N 的盆栽荫香 (*Cinnamomum burmannii*) 幼树分别生长在倍增 CO₂ (+ CO₂, 731 μmol · mol⁻¹) 和正常空气 CO₂ 浓度 (CO₂, 365 μmol · mol⁻¹) 的生长箱内, 昼夜温度分别为 25/23 和 32/25, 自然光照下生长 30 d. 以生长在 CO₂ 和 25/23 下的植株为对照研究增温和氮对 + CO₂ 叶片光合作用的影响. 结果表明, 在 + CO₂ 和 25/23 下无氮和氮处理植株的平均光合速率 (Pnsat) 较 + CO₂ 和 32/25 下的叶片高 5.1 %, 温度增高降低叶片 Pnsat; 而 Pnsat 随供氮而增高. 在 + CO₂ 条件下, 生长在 32/25 下的叶片 Rubisco 最大羧化速率 (V_{cmax}) 和最大电子传递速率 (J_{max}) 较 25/23 下的低 (P < 0.05), 温度增高降低 + CO₂ 下叶片的 V_{cmax} 和 J_{max}. 在 + CO₂ 下叶片光合呼吸速率 (R_p) 较低, 生长温度增高提升 R_p. 在 CO₂ 下生长温度从 25/23 增至 32/25, 叶片的 Rubisco 含量 (N_R) 和 Rubisco 活化中心浓度 (M) 降低, 而供氮能增高 N_R 和 M. 供氮能减缓温度增高对倍增 CO₂ 下荫香叶片光合作用的限制.

关键词 荫香 光合作用的限制 温度增高 CO₂ 浓度增高
文章编号 1001-9332(2005)08-1399-06 **中图分类号** Q945.11 **文献标识码** A

Effects of nitrate application on alleviating photosynthesis restriction of *Cinnamomum burmannii* leaves under elevated CO₂ concentration and enhanced temperature. SUN Guchou, ZHAO Ping, RAO Xingquan, CAI Xi'an, ZENG Xiaoping (South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2005, 16(8): 1399 ~ 1404.

In this study, potted *C. burmannii* saplings were cultured in a top-closed chamber with elevated CO₂ (+ CO₂, 731 μmol · mol⁻¹) and ambient CO₂ (CO₂, 365 μmol · mol⁻¹), and at diurnal temperature (day/night) 25/23 and 32/25, respectively. The gas exchange, calculated photosynthesis parameter, Rubisco content, and activated state of Rubisco were examined. The results showed that under + CO₂ and at 25/23, the mean photosynthetic rate (Pnsat) of sapling leaves was 5.1 % higher than that under + CO₂ and at 32/25. Temperature enhancement declined Pnsat, while nitrate addition increased it. Under + CO₂, saplings had lower V_{cmax} and J_{max} at 32/25 than at 25/23. Temperature enhancement under + CO₂ also declined V_{cmax} and J_{max}. Under + CO₂, lower photorespiration rate (R_p) occurred in leaves, but temperature enhancement could increase R_p. Under + CO₂, Rubisco content (N_R) and its active site per unit leaf area (M) decreased as diurnal temperature changed from 25/23 to 32/25. Meanwhile, nitrate addition could increase N_R and M. It may be suggested that nitrate addition could alleviate the restriction of photosynthesis under elevated CO₂ concentration and enhanced temperature.

Key words *Cinnamomum burmannii*, Restriction of photosynthesis, Elevated temperature, Elevated CO₂ concentration.

1 引言

大气 CO₂ 浓度和平均气温的增高是影响植物生长和生态系统碳平衡的两个主要因素. 大气 CO₂ 浓度从工业革命前的 280 μmol · mol⁻¹ 增至目前的约 370 μmol · mol⁻¹, 年增长速率为 1.5 μmol · mol⁻¹. 预计本世纪末, 大气 CO₂ 浓度将达到 700 μmol · mol⁻¹ [15], 并将与其它温室气体共同导致地球表面平均气温持续增高 [14]. 在过去 30 年地球表面温度增高约 0.6 [28], 至本世纪末可能增高 1.4 ~ 5.8 [16]. 近年来, 我国平均气温持续上升, 预计

2020 ~ 2030 年, 我国平均气温将上升 1.7, 至 2050 年平均气温将上升 2.2 [25], 气温升高对我国森林植物生长的影响已经引起人们的广泛关注.

从长期来看, 大气 CO₂ 浓度和气温增高, 直接或间接影响植物的碳代谢. 早期工作证明, 这种气候变化已经对植物光合作用、生态环境和农林业生产

^{*} 国家杰出青年科学基金项目 (30428022)、国家自然科学基金项目 (30270239)、广东省自然科学基金项目 (031265)、中国科学院知识创新工程重大项目 (KSCXZ-SW-133, KZCX-SW-01-01B-05) 和中国科学院华南植物研究所知识创新工程基金资助项目 (2002-2110).

^{**} 通讯联系人. E-mail: zhaoping@scbg.ac.cn
2004-09-14 收稿, 2005-01-04 接受.

产生影响^[3,4,17,33,34]. 植物早期暴露在高 CO₂ 浓度下,叶片光饱和光合速率增高,随着暴露时间延长,光合速率出现回落^[29,32],但不同植物种类的响应不同. Medlyn 等^[21]利用整合分析法,证明生长在增高 CO₂ 浓度下 15 种欧洲森林树种的光合速率较正常空气下低 10%~12%,叶片光合速率的降低可能与叶氮浓度、羧化能力和电子传递潜力的降低有关. 在正常大气 CO₂ 浓度下, C₃ 植物在接近日间生长温度时叶片光合速率最大. 光合作用的最适温度随环境 CO₂ 增高而改变,温度增高明显影响光合作用对增高 CO₂ 的响应^[19]. Long^[20]也指出当前空气 CO₂ 浓度下光呼吸达到光合碳同化量的 30%;而饱和 CO₂ 下植物叶片很少或没有光呼吸^[27],增高大气 CO₂ 浓度是否能降低光呼吸速率,特别是在气温增高条件下,光呼吸速率降低是否意味着植物能保持较高的光合碳积累以及增高氮供应是否能增高在较高气温和倍增 CO₂ 下叶片的光合速率等问题尚不清楚^[24]. Farquhar 等^[9]和 Paul 等^[24]证明,在增高 CO₂ 浓度下植物对 CO₂ 驯化并需要相对较高的氮量,且光合作用与叶氮关系密切. 研究供氮及高温对植物光合速率、光呼吸和 Rubisco 羧化能力的影响,将有助于进一步阐明全球变化对植物生产力的影响.

荫香 (*Cinnamomum burmannii*) 是亚热带常绿阔叶林第 2 或第 3 层乔木植物种类,分布广泛,对不同环境胁迫有较强适应能力,在华南地区退化生态系统植被恢复中具有重要意义^[31]. 研究供氮及高温对倍增 CO₂ 条件下荫香光合作用的影响可为预测热带亚热带植物对全球气候变化的响应提供实验依据.

2 材料与方法

2.1 试验方法

将高约 20~25 cm 荫香幼树盆栽于盛有当地红壤土(含氮量 0.07%)塑料盆中,每盆 1 株,每天浇水至田间持水量,每周浇灌含 0.1、0.2、0.4 和 0.6 mg N 及 0.1 mmol L⁻¹ KH₂SO₄、1 mmol L⁻¹ CaCl₂、1 mmol L⁻¹ K₂SO₄、0.5 mmol L⁻¹ MgSO₄、50 mmol L⁻¹ KCl 和微量元素的 NH₄NO₃ 营养液 400 ml,溶液 pH 值 5.5. 植株分为 3 组,每组 4~5 株,包括 4 种不同供氮处理,3 次重复. 分别置于昼夜温度 32/25 通入 731 μmol mol⁻¹ CO₂ 和昼夜温度 25/23 通入 731 μmol mol⁻¹ CO₂ 及昼夜温度 25/23 和 360 ± 6 μmol mol⁻¹ CO₂ (对照) 的生长箱,平均光强 800 μmol m⁻² s⁻¹.

2.2 叶片光合速率的测定

植株处理 30 d 后移至正常空气浓度和气温 27 下 30

min,利用 LF-COR6200 光合测定系统分别在光强 (PPFD) 1 000 μmol m⁻² s⁻¹ 和 150 μmol m⁻² s⁻¹、空气 CO₂ 浓度 365 μmol mol⁻¹ 下测定植株顶部完全伸展和成熟叶片的净光合速率 (P_n),每次测定 3~4 片叶,计算较低细胞间 CO₂ 浓度下 ($C_i < 180 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) P_n - C_i 关系曲线的直线部分和光线粒体呼吸速率 (R_d) 及不包括光呼吸的 CO₂ 补偿点 (Γ^*)^[2]. 同时测定在高光强 (1 100 μmol m⁻² s⁻¹) 下的 P_n -PPFD 关系曲线和较高 CO₂ 浓度 (560 μmol mol⁻¹) 下的 P_n -PPFD 关系曲线并计算表观羧化速率 (V_{cmax}).

2.3 叶绿素含量测定

丙酮提取,分光光度计测定叶绿素 663 和 645 nm 的光吸收,计算叶绿素含量.

2.4 有关参数计算公式

光饱和光合速率^[21] (P_{nsat})

$$P_{nsat} = \frac{C_i \cdot J_{max}}{C_i + J_{max}} - R_L \quad (1)$$

式中, R_L 为细胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 为 0 时的光呼吸和光下线粒体呼吸总速率^[6], Γ^* 为表观羧化效率.

光合速率 (μmol m⁻² s⁻¹)^[2]

$$P_n = \min\{P_{nc}, P_{nj}\} - R_d \quad (2)$$

$$P_{nc} = V_{cmax} \cdot \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c \cdot (1 + \frac{O}{K_o})} \quad (3)$$

式中, P_{nc} 为最大光合速率, P_{nj} 为光合电子传递速率限制下的最大光合速率, V_{cmax} 为 Rubisco 的最大羧化速率, K_c 和 K_o 分别为 CO₂ 羧化反应和 O₂ 氧化反应的米氏常数, O 为叶绿体基质的 O₂ 浓度, C_i 为细胞间 CO₂ 浓度.

光呼吸速率 (R_p)^[9]

$$R_p = P_{nc} - R_d - A \quad (4)$$

或者

$$R_p = \left[V_{cmax} \cdot \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c + \frac{O}{K_o}} \right] - R_d - A \quad (5)$$

式中, A 为当时测定的光合速率 (μmol m⁻² s⁻¹).

最大光合速率 (P_{nj})

$$P_{nj} = \frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i + 2\Gamma^*)} - R_d \quad (6)$$

且

$$Q \cdot J^2 - (PPFD_a + J_{max}) \cdot J + PPFD_a \cdot J_{max} = 0 \quad (7)$$

$$PPFD_a = \frac{PPFD(1-f)}{2} \quad (8)$$

式中, J 为所测定 PPFD 下的光合电子传递速率 (μmol m⁻² s⁻¹), J_{max} 为最大电子传递速率, Q 为 J 对 PPFD 响应曲线的曲率,其值为 0.7^[5], $PPFD_a$ 为光系统 II 的有效光吸收, f 为光谱校正因子,其值为 0.15^[2],测定时叶温出现变化则需要校正^[1].

类囊体膜氮 N_T ^[7] (mmol N m⁻²) :

$$N_T = aJ_{max} + bx \quad (9)$$

式中, a 和 b 的近似值分别为 0.079 和 0.0331^[7], x 为叶绿体

含量.

Rubisco 的含量 $N_R^{[8]}(g \cdot m^{-2})$:

$$N_R = 0.012 \cdot J_{max} \tag{10}$$

单位叶面积 Rubisco 活化中心的浓度 $(M, \mu mol \cdot m^{-2})$

$$V_{cmax} = M \cdot K_c^c \tag{11}$$

式中, K_c^c 为每个 Rubisco 活化中心的最大羧化速率. C_3 植物 Rubisco 平均活化中心最大羧化速率为 2.5 s^{-1} [36].

Rubisco 比活因子 $S_{C/O}^{[36]}$:

$$S_{C/O} = 0.5 \cdot O \tag{12}$$

3 结果与分析

3.1 不同温度及倍增 CO₂ 下荫香叶片光合速率

从图 1 可见,在倍增 CO₂ 下,无论日间生长温度 25 或 32 ,供给 0.6 mg N 植物叶片净光合速率均较低氮的高. 随氮供给增高,叶片净饱和光合速率增高. 在倍增 CO₂ 下生长于日间温度 25 的无氮和 3 种不同供氮处理植株叶片平均净光合速率较生长在 32 下相应植株高 5.1 % ($P < 0.05$),表明倍增 CO₂ 下温度升高降低了倍增 CO₂ 下的叶片饱和光合速率(表 3). 在生长温度 25 下,植株生长在倍增 CO₂ 下无氮和 3 种不同氮处理植株的叶片平均净光合速率较正常空气 CO₂ 浓度的高 10.2 % ($P < 0.05$),前者供给 0.6 mg N 植株较后者相应植株高 24.6 %,说明倍增 CO₂ 浓度能增高叶片光饱和和光合速率,较高供给氮量能减缓倍增 CO₂ 下由于日间生长温度增高对光合作用的限制(图 1).

3.2 温度增高对倍增 CO₂ 下不同供氮量荫香叶片最大羧化速率的影响

从表 1 可见,在倍增 CO₂ 下生长于日间温度 32 的不同氮处理植株,其叶片 Γ^* 和 R_d 较在日间生长温度 25 下的略低,但未达显著水平 ($P > 0.05$). 同样,25 下生长于倍增 CO₂ 和正常空气 CO₂ 浓度下植株的 Γ^* 和 R_d 也无显著差异,表明在倍增 CO₂ 下日间温度增高并不明显改变 Γ^* 和 R_d . 在倍增 CO₂ 下生长于日间温度 32 的不同氮处理植株叶片光呼吸速率 (R_p) 较生长于 25 下的高,显示在倍增 CO₂ 下日间温度增高提升叶片光呼吸速率;而在生长温度 25 下,倍增 CO₂ 则降低光呼吸速率. 即倍增 CO₂ 能部分地抑制叶片光呼吸 ($P < 0.05$).

在倍增 CO₂ 下生长在日间温度 32 的无氮和 3 种不同氮处理植株叶片的 V_{cmax} 较生长在 25 的相应植株分别低 5.4 %、22.1 %、20.0 % 和 15.2 %. 倍增 CO₂ 下生长温度增高引起 V_{cmax} 降低. 但 V_{cmax}

随着供氮量增加而增高. 除无氮或低氮处理外,25 生长于倍增 CO₂ 下的植株叶片 V_{cmax} 较生长于空气 CO₂ 浓度下的高 ($P < 0.05$),表明适宜氮供给及增高空气 CO₂ 浓度能增高叶片 V_{cmax} .

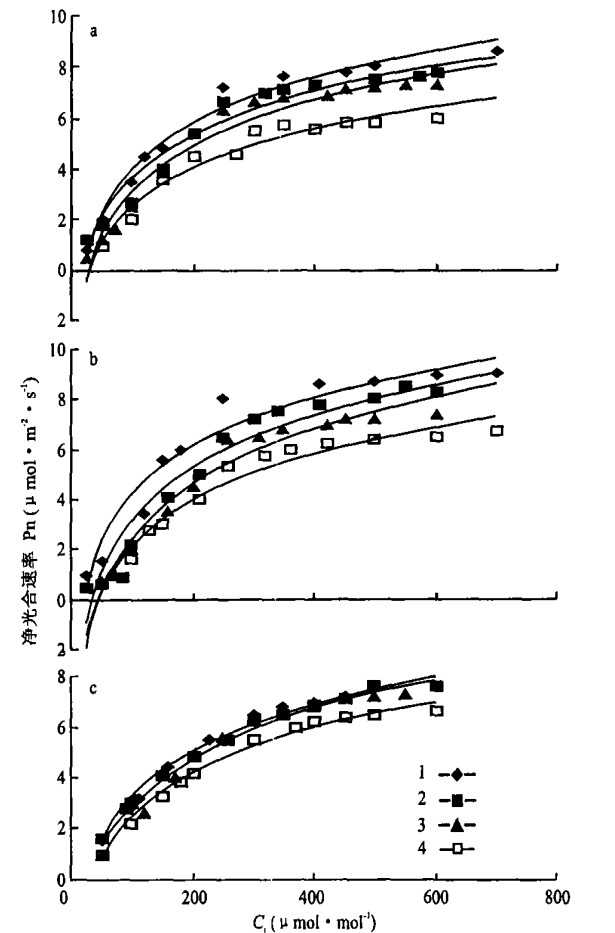


图 1 不同氮量荫香叶片光合速率对 CO₂ 的响应
Fig. 1 Response of photosynthetic rate to CO₂ concentration in leaves of *C. burmannii* grown at different nitrate supply .
a) 倍增 CO₂ 和 32/25 Double CO₂ concentration and growth temperature 32/25 ; b) 倍增 CO₂ 和 25/23 Double CO₂ concentration and growth temperature 25/23 ; c) 环境 CO₂ 浓度 365 μmol · mol⁻¹ 和 25/23 Ambient CO₂ concentration 365 μmol · mol⁻¹ and growth temperature 25/23 . 1, 2, 3, 4 分别为供应氮量 0, 0.1, 0.4 和 0.6 mg N 1, 2, 3, 4 represented supplied nitrogen contents of 0, 0.1, 0.4 and 0.6 mg N respectively.

3.3 增温对倍增 CO₂ 下不同供氮量荫香叶片最大电子速率和其它参数的影响

从表 2 可见,在倍增 CO₂ 下无论生长温度是 25 或 32 ,供给较高氮量(0.4 或 0.6 mg N)的植株叶片 J_{max} 较低氮的高 ($P < 0.05$),表明增高氮供给能增高倍增 CO₂ 下叶片的 J_{max} . 但倍增 CO₂ 下生长在日间温度 32 的无氮和 3 种不同供氮植株平均 J_{max} 较生长在 25 下的低 ($P < 0.01$),表明倍增 CO₂ 下温度增高部分抑制 J_{max} . 倍增 CO₂ 下生长在 32 的植株较生长在 25 下的有较低的叶绿体类

囊体膜氮 (N_T) ($P < 0.01$). 前者的无氮和 3 种不同供氮处理植株的平均 N_T 较后者低 10 %. 增高氮供给也使 Rubisco 含量增高. 倍增 CO_2 下生长温度增

高引起 Rubisco 含量降低 ($P < 0.01$). 即倍增 CO_2 下温度增高降低叶绿体类囊体膜氮量和 Rubisco 数量, 但供给氮能增加两者的数量.

表 1 生长温度增高和倍增 CO_2 下生长于不同氮供给下荫香叶片最大羧化速率的变化
Table 1 Changes of maximum carboxylation rate (V_{cmax}) in leaves of *C. burmannii* grown in different nitrogen supply under elevated growth temperature and elevated CO_2 concentration

处理 Treatment	氮供给 N supply (mg)	R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R_p ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	V_{cmax} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	
+ CO ₂ , 32/ 25	0.6	31.9 ±3.6 ^a	- 0.50 ±0.15 ^a	1.91 ±0.32 ^a	23.89 ±7.09 ^a
	0.4	29.4 ±2.5 ^b	- 0.45 ±0.09 ^a	1.82 ±0.72 ^a	20.14 ±2.48 ^b
	0.1	32.5 ±2.0 ^c	- 0.42 ±0.13 ^a	1.41 ±1.10 ^b	17.89 ±3.48 ^c
	0.0	27.4 ±3.1 ^d	- 0.48 ±0.04 ^a	0.78 ±0.26 ^c	16.23 ±0.38 ^d
	平均 Average	30.3 ±2.3	- 0.46 ±0.04	1.48 ±0.51	19.53 ±3.30
氮效应 N effect		*	ns	*	
+ CO ₂ , 25/ 23	0.6	34.8 ±1.9 ^a	- 0.51 ±0.05 ^a	1.57 ±0.35 ^a	28.15 ±3.02 ^a
	0.4	32.8 ±2.8 ^b	- 0.49 ±0.16 ^a	1.06 ±0.11 ^b	25.18 ±1.76 ^b
	0.1	28.2 ±5.8 ^c	- 0.45 ±0.25 ^a	1.23 ±0.07 ^c	22.97 ±3.81 ^c
	0.0	28.6 ±4.4 ^{cd}	- 0.43 ±0.12 ^a	0.70 ±0.23 ^d	17.16 ±2.42 ^d
	平均 Average	31.1 ±3.2	- 0.47 ±0.04	1.14 ±0.36	23.36 ±4.61
氮效应 N effect		*	ns	*	
正常 CO ₂ 25/ 23	0.6	29.8 ±3.5 ^a	- 0.52 ±0.10 ^a	1.71 ±0.46 ^a	23.61 ±3.62 ^a
	0.4	34.1 ±1.4 ^b	- 0.40 ±0.22 ^b	1.85 ±0.55 ^b	23.04 ±5.21 ^a
	0.1	32.5 ±2.6 ^{bc}	- 0.48 ±0.06 ^{ac}	1.59 ±0.32 ^c	23.00 ±3.76 ^a
	0.0	26.3 ±4.7 ^d	- 0.50 ±0.04 ^{ad}	0.73 ±0.13 ^d	19.71 ±2.87 ^b
	平均 Average	30.6 ±3.4	- 0.47 ±0.05	1.47 ±0.50	22.36 ±1.78
氮效应 N effect		*	ns	*	

*: 不包括光呼吸的 CO_2 补偿点 CO_2 compensation point with the absence of R_d ; R_d : 光下线粒体呼吸速率 Mitochondrial respiration rate in light; R_p : 光呼吸速率 Rate of photorespiration; V_{cmax} : 最大羧化速率 Maximum rate of carboxylation. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; ns: 不显著 No significant. 同列不同字母表示显著差异 ($P < 0.05$) Different letters in the same column indicated significantly different ($P < 0.05$). 下同 The same below.

表 2 生长温度增高和倍增 CO_2 下不同氮供给荫香叶片最大电子传递速率和其它光合参数的变化
Table 2 Changes of maximum electron transport and other photosynthetic parameters in leaves of *C. burmannii* grown in different nitrogen supplies under elevated growth temperature and double CO_2 concentration

处理 Treatments	氮供给 N supply (mg)	J_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	N_T ($\text{mmol N} \cdot \text{m}^{-2}$)	N_R ($\text{g Rubisco} \cdot \text{m}^{-2}$)
+ CO_2 , 32/25	0.6	27.27 \pm 3.25 ^a	2.65 \pm 0.47 ^a	0.30 \pm 0.09 ^a
	0.4	23.36 \pm 2.78 ^b	1.95 \pm 0.16 ^b	0.26 \pm 0.11 ^b
	0.1	19.91 \pm 2.38 ^c	1.60 \pm 0.25 ^c	0.23 \pm 0.12 ^c
	0.0	17.30 \pm 3.32 ^d	1.41 \pm 0.38 ^d	0.19 \pm 0.17 ^d
	平均 Average	21.96 \pm 0.32	1.90 \pm 0.54	0.24 \pm 0.46
氮效应 N effect		***	*	**
+ CO_2 , 25/23	0.6	30.89 \pm 4.64 ^a	2.54 \pm 0.21 ^a	0.34 \pm 0.19 ^a
	0.4	28.86 \pm 7.21 ^b	2.37 \pm 0.13 ^a	0.32 \pm 0.16 ^a
	0.1	25.79 \pm 5.15 ^c	2.13 \pm 0.27 ^b	0.28 \pm 0.09 ^b
	0.0	17.30 \pm 3.84 ^d	2.13 \pm 0.27 ^b	0.25 \pm 0.13 ^c
	平均 Average	25.71 \pm 5.23	2.11 \pm 0.48	0.29 \pm 0.41
氮效应 N effect		***	***	**
Ambient CO_2 25/23	0.6	25.65 \pm 3.86 ^a	2.12 \pm 0.11 ^a	0.28 \pm 0.12 ^a
	0.4	24.20 \pm 6.31 ^b	2.11 \pm 0.42 ^a	0.27 \pm 0.21 ^a
	0.1	24.05 \pm 5.28 ^b	1.97 \pm 0.35 ^b	0.26 \pm 0.14 ^a
	0.0	21.30 \pm 5.03 ^b	1.73 \pm 0.51 ^b	0.23 \pm 0.26 ^b
	平均 Average	23.77 \pm 1.78 ^b	1.98 \pm 0.18	0.26 \pm 0.02
氮效应 N effect		*	**	**

J_{max} : 最大电子传递速率 Maximum rate of electron transport; N_T : 类囊体膜氮含量 Thylakoid nitrogen content; N_R : Rubisco 含量 Rubisco content.

3.4 生长温度增高和倍增 CO_2 浓度及不同供氮量下的荫香叶片特性

从表 3 可见, 倍增 CO_2 下在 32 ℃ 下生长的较

高供氮植株 (0.4 或 0.6 mg N) 的叶片叶绿素含量较低氮植株高 ($P < 0.01$). 说明倍增 CO_2 下增加氮供给使叶绿素含量增高. 倍增 CO_2 下生长在 32 ℃ 的无氮和 3 种不同氮供给植株的平均叶绿素含量较生长在 25 ℃ 的低 ($P < 0.05$), 说明温度增高引起了叶绿素含量降低. 无论在倍增或正常 CO_2 浓度下, 供给较高氮的植株叶片 Rubisco 活化中心浓度 (M) 较低氮的高, 增高氮供给使叶片 M 增高. 倍增 CO_2 下在 32 ℃ 下生长的植株, 无氮和 3 种不同氮处理植株叶片的平均 M 较生长在 25 ℃ 下的低, 说明生长温度增高降低了 M. 25 ℃ 下生长在倍增 CO_2 下的植株较正常 CO_2 浓度的有较高的 M, 表明倍增 CO_2 有利于增高叶片 Rubisco 活化中心浓度. 倍增 CO_2 下增高生长温度并不改变 Rubisco 比活因子 (S_{CO}).

4 讨 论

4.1 生长温度的影响

Gesch 等^[12]证明, 正常环境 CO_2 浓度下温度升高很少影响水稻叶片光合速率, 但增高 CO_2 下温度升高则明显降低水稻叶片光合速率. 我们的工作也表明, 倍增 CO_2 下日间生长温度增高至 32 ℃, 其叶片净光合速率较 25 ℃ 下低 ($P < 0.05$). 同时, 倍增

表 3 生长温度增高和倍增 CO₂ 下不同氮供给荫香叶片的特性
Table 3 Leaf characteristics of *C. burmannii* grown in different nitrogen supply under elevated growth temperature and double CO₂ concentration

处理 Treatments	氮供给 N supply (mg)	P _{nsat} (μmol · m ⁻² · s ⁻¹)	X (μmol chl · m ⁻²)	M (μmol · m ⁻²)	S _{CO}
+ CO ₂ , 32/ 25	0. 6	7. 28 ^a	3. 45 ±0. 28 ^a	9. 55 ±1. 42 ^a	3. 32 ^a
	0. 4	6. 98 ^b	3. 04 ±0. 19 ^b	8. 05 ±1. 03 ^b	3. 60 ^b
	0. 1	6. 59 ^b	2. 12 ±0. 16 ^c	7. 16 ±0. 89 ^b	3. 02 ^c
	0. 0	5. 43 ^c	1. 22 ±0. 34 ^d	6. 49 ±0. 67 ^c	3. 86 ^d
	平均 Average	6. 57 ±0. 81	2. 46 ±0. 99	7. 81 ±1. 32	3. 45 ±0. 36
	氮效应 N effect	***	***	***	***
+ CO ₂ , 25/ 23	0. 6	8. 20 ^a	3. 16 ±0. 42 ^a	11. 26 ±0. 54 ^a	3. 04 ^a
	0. 4	7. 15 ^b	2. 93 ±0. 17 ^b	10. 07 ±0. 38 ^b	3. 22 ^b
	0. 1	6. 60 ^c	2. 72 ±0. 29 ^c	9. 18 ±0. 45 ^c	3. 75 ^c
	0. 0	5. 65 ^d	1. 96 ±0. 36 ^d	6. 86 ±0. 85 ^d	3. 71 ^c
	平均 Average	6. 90 ±1. 06	2. 69 ±0. 52	9. 34 ±1. 86	3. 45 ±0. 35
	氮效应 N effect	***	***	***	***
Ambient CO ₂ 25/ 23	0. 6	6. 58 ^a	2. 52 ±0. 42 ^a	9. 44 ±0. 17 ^a	3. 55 ^a
	0. 4	6. 58 ^a	2. 69 ±0. 51 ^b	9. 21 ±0. 23 ^b	3. 11 ^b
	0. 1	6. 43 ^a	2. 16 ±0. 31 ^c	9. 23 ±0. 12 ^b	3. 26 ^c
	0. 0	5. 47 ^b	1. 47 ±0. 21 ^d	7. 88 ±0. 08 ^c	4. 03 ^d
	平均 Average	6. 26 ±0. 53	2. 21 ±0. 56	8. 94 ±0. 71	3. 48 ±0. 35
	氮效应 N effect	**	***	***	***

P_{nsat} : 光饱和净光合速率 Light-saturated net photosynthetic rate ; X : 叶绿素含量 Chlorophyll content ; M : 单位叶面积 Rubisco 活性中心的浓度 The concentration of Rubisco active sites on a leaf area basis. S_{CO} : 单位叶面积 Rubisco 比活因子 Rubisco specificity factor.

CO₂ 下生长温度增高,荫香叶片叶绿体类囊体膜氮和 Rubisco 含量降低,单位叶面积 Rubisco 活化中心浓度降低. Gesch 等^[11] 也报道在水稻高温驯化过程中出现 Rubisco 总量和活性降低,主要表现为在较高生长温度下 Rubisco 活化酶活性降低,使 Rubisco 活化速率与失活速率失去平衡,在较高温度下表现为加速 Rubisco 失活或活性降低. 倍增 CO₂ 下温度增高抑制棉花 (*Gossypium hirsutum*) 和烟草 (*Nicotiane rustieum*) Rubisco 活化酶活性,导致 Rubisco 活性降低^[13]. 但长期来看,植物光合作用的最适温度易于转移并具有驯化现象^[31]. 植物对温度的驯化伴随着光合作用反应过程一些组分的变化. 除叶绿体膜脂外,还有 Rubisco 含量和活化中心浓度的变化. 生长温度增高引起生长在倍增 CO₂ 下叶片光合速率的降低和相应的光合参数下调, Hikosaka 等^[14] 在常绿树 *Quercus myrsinaefolia* 上得到同样结果.

4.2 氮素的影响

在环境 CO₂ 或倍增 CO₂ 下,无论日间温度 25 或 32 ,无氮供给植株叶片光饱和和光合速率均无显著变化(表 3). 在环境 CO₂ 和 25 下供给 0. 1 ~ 0. 6 mg N 的植株叶片光合速率亦无明显增高;而倍增 CO₂ 下,无论日间温度 25 或 32 ,叶片的光合速率均随供氮量增高而增高. 供给氮可能有利于植物的生长,包括根的生长,从而改变源/ 汇平衡,当更多光合产物流向汇时,有利于提高叶片光合速率,高氮供给能改善植物对较高温度下对高 CO₂ 的驯化. 增高氮供给表现为 Rubisco 含量和活性中心浓度增高,从而可能减缓生长温度对光合作用的限制.

4.3 CO₂ 浓度的影响

Rowland 等^[26] 证明水稻叶片在倍增 CO₂ 下光合作用驯化引起 Rubisco 下调. Rubisco 的分子调控具有复杂性,许多因素都能影响 Rubisco 的合成调控和蛋白量. 在高 CO₂ 下不同植物有不同表现^[12]. 孙谷畴等^[30] 也证明柚树 (*Citrus grandis*) 在倍增 CO₂ 下的叶片具有较高的单位叶面积干重,导致以单位叶面积为基准的酶蛋白量较空气下叶片高. 光合最大羧化速率与叶片的 Rubisco 含量和活性成正比^[10]. 在倍增 CO₂ 和生长温度增高下荫香叶片的 V_{cmax} 较正常 CO₂ 浓度和温度下低,表现为日间生长温度增高抑制倍增 CO₂ 下叶片的 V_{cmax}. 在正常光照条件下 Rubisco 活性与最大光合电子传导速率 (J_{max}) 之间存在平衡关系^[22]. 倍增 CO₂ 下生长温度增高使 J_{max} 降低. Medlyn 等^[21] 指出, J_{max} 对温度的响应具有明显的种间差异. 一些作物如水稻和烟草在较高温度下 (30) 其叶片 J_{max} 与生长在较低温度 (26) 下无显著差异. 本文的荫香叶片在倍增 CO₂ 下 V_{cmax} 和 J_{max} 对生长温度升高响应敏感,但 J_{max} : V_{cmax} 相对稳定,可能由于体内 J_{max} : V_{cmax} 相对保守,即倍增 CO₂ 下日间生长温度增高对 J_{max} 和 V_{cmax} 有同样影响.

4.4 CO₂、氮素和温度的协同影响

判断倍增 CO₂ 对植物代谢和碳收支的影响需要了解光合与呼吸的关系. 在倍增 CO₂ 和温度增高下荫香叶片的净光合速率降低,光呼吸速率增高. Long^[20] 认为,在正常空气 CO₂ 浓度下光呼吸达到光合碳同化 30 % ,可能由于温度增高过多消耗光合产物,降低净光合速率和碳积累. Law 等^[18] 指出,温

度增高下叶片光呼吸速率增高和光合作用受限制主要是由于 Rubisco 活性状态的降低。增高氮供给能增高 Rubisco 活化中心浓度,有利于减缓生长温度增高对光合作用的限制。但生长温度增高也可能改变细胞内 CO_2 和 O_2 的溶解度,目前仍缺少有关报道,有待更多工作来阐明其过程。随着全球地面温度和空气 CO_2 浓度增高,植物羧化作用对增高 CO_2 和温度的响应成为人们关注的问题,植物对空气 CO_2 浓度和生长温度增高驯化过程中 Rubisco 活性调节的种间差异仍不清楚,其它热带亚热带植物叶片羧化作用对倍增 CO_2 和生长温度增高的响应是否有相同的模式仍有待进一步证明。

参考文献

- Bernacchi CJ, Singsaas EL, Pimentel C, et al. 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environ*, **24**:253 ~ 259
- Brooks SA, Farquhar GD. 1985. Effect of temperature on the CO_2/O_2 specificity of ribulose-1,5 biphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in light. *Planta*, **165**:397 ~ 406
- Chen X(陈雄), Wu D-X(吴冬秀), Wang G-X(王根轩), et al. 2000. Effect of elevated CO_2 concentration on photosynthesis and antioxidative enzyme activities of wheat plant grown under drought condition. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **11**(6):881 ~ 884(in Chinese)
- Deng H-P(邓慧平), Wu Z-F(吴正方), Zhou D-W(周道玮). 2000. Response of broad leaved *Pinus koraiensis* forest in Xiaoxinganling Mt. to global climate change—A dynamic modeling. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **11**(1):43 ~ 46(in Chinese)
- De purry DGG, Farquhar GD. 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies with the error of big-leaf models. *Plant Cell Environ*, **20**:532 ~ 557
- Escalona JM, Flexas J, Medrano H. 1999. Stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Austr J Plant Physiol*, **26**:421 ~ 433
- Evans JR. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationship in leaves of C_3 plant. *Oecologia*, **78**:9 ~ 19
- Evans JR, Poorter H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ*, **24**:755 ~ 769
- Farquhar GD, van Caemmerer S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, **149**:78 ~ 90
- Farquhar GD, von Caemmerer S. 1982. Modeling of photosynthetic response to environmental condition. In: Lange OL, eds. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 12B. Hedelberg: Springer-Verlag. 549 ~ 587
- Gesch RW, Boote KJ, Vu JCV, et al. 1998. Changes in grown CO_2 result in rapid adjustments of ribulose-1,5 biphosphate carboxylase/oxygenase small subunit gene expression in expanding and mature leaves of rice. *Plant Physiol*, **118**:521 ~ 529
- Gesch RW, Kang L-H, Gallo-Meagher M, et al. 2003. Rubisco expression in rice leaves in related to genotypic variation of photosynthesis under elevated grown CO_2 and temperature. *Plant Cell Environ*, **26**:194 ~ 195
- Grafts-Brandner SJ, Salvucci ME. 2000. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaf at high temperature and CO_2 . *PNAS*, **97**:13430 ~ 13435
- Hikosaka K, Murakami A, Hirose T. 1999. Balancing carboxylation and regeneration of ribulose-biphosphate in leaf photosynthesis: Temperature acclimation of an evergreen tree *Quercus myrsinaefolia*. *Plant Cell Environ*, **22**:173 ~ 181
- Houghton JT, Meira Filho ZG, Callander BA, et al. 1996. *Climate Change 1996*. IPCC/ Cambridge University, U.K.
- Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, eds. 2001. *Climate Change 2001*. IPCC/ Cambridge University, U.K.
- Kimball BA. 1983. Carbon and agriculture yield: An assemblage and analysis of 330-prior observation. *Agron J*, **75**:774 ~ 788
- Law RD, Grafts-Brandner SJ. 1999. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress in closely correlated with activation of Rubulose-1,5 biphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiol*, **120**:173 ~ 181
- Long SP. 1991. Modification of the response of photosynthetic productivity of rising temperature by atmospheric CO_2 concentration has it importance been under estimated? *Plant Cell Environ*, **14**:729 ~ 739
- Long SP. 1998. Rubisco, the key to improved crop production for world population of more than eight billion people? In: Waterlow JC, eds. *Feeding the World Population—Rank Prize Symposium*. Oxford:Oxford University Press.
- Medlyn BE, Badeck FW, De Purry DGG. 1999. Effects of elevated $[\text{CO}_2]$ on photosynthesis in European forest species: A meta-analysis of model parameter. *Plant Cell Environ*, **22**:1475 ~ 1495
- Ogren E. 1993. Convexity of the photosynthetic light-response curves in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiol*, **101**:1013 ~ 1019
- Olsson T, Leverenz JW. 1994. Non-uniform stomatal closure and the apparent convexity of the photosynthetic photon flux density response curve. *Plant Cell Environ*, **17**:701 ~ 710
- Paul MJ, Driscoll P. 1997. Sugar repression of photosynthesis: The role of carbohydrates in signaling nitrogen deficiency through sources: Sink imbalance. *Plant Cell Environ*, **20**:110 ~ 116
- Qin D-H(秦大河). 2003. Facts, impact, adaptation and mitigation strategy of climate change. *Bull Nation Nat Sci Found Chin(中国自然科学基金)*, **17**:1 ~ 3(in Chinese)
- Rowland-Bamford AJ, Bakes JT, Allenh Jr, et al. 1991. Acclimation of rice to changing atmospheric carbon dioxide concentration. *Plant Cell Environ*, **14**:577 ~ 583
- Spreitzer RJ. 1999. Questions about the complexity of chlorophyll ribulose-1,5 biphosphate carboxylase/oxygenase. *Photosyn Res*, **60**:29 ~ 42
- Stott PA, Tett SFB, Jones GS, et al. 2000. External control of 20th century temperature by natural and anthropogenic forcing. *Science*, **290**:2133 ~ 2137
- Sun G-C(孙谷畴), Zhao P(赵平), Zeng X-P(曾小平), et al. 2001. Influence of elevated atmospheric CO_2 concentration on photosynthetic carbon cycles in *Musa paradisicaea*. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **12**(3):429 ~ 434(in Chinese)
- Sun G-C(孙谷畴), Zhao P(赵平), Zeng X-P(曾小平), et al. 2004. Variation of photosynthetic parameters in CO_2 acclimation of *Citrus grandis* leaves. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **15**(1):9 ~ 14
- Teskey RO, Will RE. 1999. Acclimation of loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings to high temperature. *Tree Physiol*, **19**:519 ~ 525
- Thomas RB, Lewis JD, Strain BR. 1994. Effects of leaf nutrient status on photosynthetic capacity in loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings grown in elevated atmospheric CO_2 . *Tree Physiol*, **14**:547 ~ 562
- Wang M(王淼), Dai L-M(代力民), Han S-J(韩士杰), et al. 2000. Effect of elevated CO_2 concentration on growth of dominant tree species in pine broad leaf forest of Changbai mountain. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **11**(5):675 ~ 679(in Chinese)
- Xu Y(徐仰仓), Wang J(王静), Lin J-S(林久生), et al. 2000. Effect of osmotic stress on wheat membrane injury under different CO_2 concentration. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **11**(6):878 ~ 880(in Chinese)
- Yu Z-Y(余作岳), Peng S-L(彭少麟). 1996. *Ecological Studies on Vegetation Rehabilitation of Tropical and Subtropical Degraded Ecosystems*. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press. 159(in Chinese)
- Zhu X-G, Portis AR, Long SP. 2004. Would transformation of C_3 crop plants with foreign Rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy photosynthesis. *Plant Cell Environ*, **27**:151 ~ 165

作者简介 孙谷畴,男,1940年生,研究员。主要从事植物生态学研究。