

# 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

孙谷畴<sup>1</sup>, 赵平<sup>1</sup>, 彭少麟<sup>2\*</sup>, 曾小平<sup>1</sup>

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650; 2. 中国科学院广州分院, 广州 510070)

**摘要:** 在较高 CO<sub>2</sub> 浓度(700 μl/L)下, 随着光强(PAR)增高, 来自高林密度林地植物罗伞的光合速率( $P_n$ )增高, 当叶片水势( $\Psi$ )从 -0.92kPa 降低至 -2.0kPa,  $P_n/PAR$  斜率从 0.037 降至 0.017, 即表观量子产率( $\alpha_A$ )降低 54.0%; 而来自林密度中等林地的九节和荷木, 当叶片水势分别从 -0.80kPa 降至 -2.00 和 -1.20kPa,  $\alpha_A$  分别降低 22.2% 和 19.4%; 来自开阔林地的桃金娘叶片水势降低时,  $\alpha_A$  亦见明显降低。当叶片水势降低 1kPa, 罗伞叶片的光能转换效率( $\delta$ )降低 0.10 电子/量子或 39.2%, 九节和荷木, 以及桃金娘相应降低 0.033 至 0.05 电子/量子。来自高林密度林地罗伞叶片水势从 -0.92kPa 降低至 -2.00kPa, 最大羧化速率( $V_{cmax}$ )降低 24.3%, 来自林密度中等林地的九节叶片水势低 1kPa,  $V_{cmax}$  降低 7.08 μmol/m<sup>2</sup>·s, 荷木和疏林桃金娘则有明显的  $V_{cmax}$ 。叶片水势降低,  $V_{cmax}$  亦受明显抑制( $P < 0.01$ )。结果表明, 来自林密度中等林地的荷木和来自开阔林地的桃金娘有着高的 Rubisco 激活特性, 叶片水势降低明显影响 Rubisco 的激活特性。来自较稀疏林地的荷木和桃金娘有较高的电子传递速率( $J$ ), 叶片水势降低 1kPa,  $J$  分别降低 52.5 和 58.1 μmol m<sup>2</sup>/s, 而来自高林密度林地的罗伞,  $J$  降低仅为 8.9~9.0 μmol m<sup>2</sup>/s。表明阳生树种的  $J$  对水分胁迫响应敏感。研究结果表明, 阳生树种有较高的  $V_{cmax}$ ,  $J$ ,  $\delta$  和  $\Gamma^*$ 。叶片水势降低引起光合参数不同程度降低, 但阳生树种仍维持较高的光合参数值, 这有利于阳生植物生物量的积累和保持种群的优势, 从而有利于亚热带常绿阔叶林阳生植物群落向中生性和耐荫顶极植物群落的演替。

**关键词:** 亚热带林地幼树种; 光合参数; 空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高; 水分胁迫

## Response of photosynthesis to water stress in four saplings from subtropical forests under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration

SUN Gu-Chou<sup>1</sup>, ZHAO Ping<sup>1</sup>, PENG Shao-Lin<sup>2</sup>, ZENG Xiao-Ping<sup>1</sup> (1. South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650, China; 2. Guangzhou Branch, Academia Sinica, Guangzhou 510070, China)

**Abstract:** Photosynthetic rate ( $P_n$ ) in the leaf of *Ardisia quinquegona* with high density increased as enhancement of irradiation (PAR) in high CO<sub>2</sub> concentration (700 μl/L). The initial slope of  $P_n/PAR$  decreased from 0.037 to 0.017 as leaf water potential ( $\Psi$ ) decreased from -0.92kPa to -2.00kPa, or apparent quantum yield ( $\alpha_A$ ) decreased by 54.0%.  $\alpha_A$  decreased by 22.2% and 19.4% in the leaves of *Phychothria rubra* and *Schima superba* with moderate stand density, respectively when leaf water potential decreased from 0.8kPa to -2.00 and -1.20kPa.  $\alpha_A$  in the leaves of *Rhodomyrtus tementose* also decreased considerably as leaf water potential decreased. The efficiency of light energy conversion ( $\delta$ ) decreased by 0.10 electrons/quanta or 39.2% in *Ardisia* as leaf water potential fell by 1kPa. And the values of 0.033 to 0.05 electrons/quanta decreased in leaves of *Psychotria* and *Schima* from the sites with moderate density and *Rhodomyrtus* from the open sites. The maximum rate of carboxylation ( $V_{cmax}$ ) decreased by 24.3% in

基金项目: 中国科学院知识创新(KZCX2-407)、国家自然科学重大基金(39899370)、广东省自然科学重大基金(980952)、中国科学院 95 重大研究(KZ951-B1-110)资助

收稿日期: 1999-08-18; 修订日期: 2000-07-05

作者简介: 孙谷畴(1940~), 男, 广东中山人, 硕士, 研究员。主要从事生理生态学研究。

\* 通讯联系人 Corresponding author

万方数据

*Ardisia* as  $\Psi$  decreased from  $-0.92\text{kPa}$  to  $-2.00\text{kPa}$ . And  $V_{cmax}$  decreased by  $7.08\mu\text{mol/m}^2 \cdot \text{s}$  in leaf of *Psychotria* from the sites with moderate stand density. The results imply that higher kinetic properties of Rubisco was occurred in plants from the open and sparse site. And these properties have been modified as leaf water potential decreased. Higher potential electron transport rates ( $J$ ) were observed in leaves of *Schima* and *Rhodomyrtus*. And those values decreased by  $52.5$  and  $58.1\mu\text{mol/m}^2 \cdot \text{s}$  as water potential fell by  $1\text{kPa}$ , while the relative values only decreased by  $8.9$  to  $9.0\mu\text{mol/m}^2 \cdot \text{s}$  in leaves of *Ardisia* and *Psychotria*. The response of  $J$  to leaf water potential was sensitive for the saplings from the open and sparse sites, in comparison with that of saplings from the sites with higher density of forest. Higher  $V_{cmax}$ ,  $J$ ,  $\delta$  and  $\Gamma^*$  were found in leaves of sapling from the open and sparse sites. It may take advantage of maintaining the domination of species of trees as those exposed to rising air CO<sub>2</sub> concentration and decreased leaf water potential by water stress.

**Key words:** Saplings in subtropical sites; photosynthetic parameter; enhancing air CO<sub>2</sub> concentration and water stress

文章编号:1000-0933(2001)05-0738-09 中图分类号:Q945 文献标识码:A

大气 CO<sub>2</sub> 浓度正以每年 1 至  $1.5\mu\text{l/L}$  的速度递增,按目前的速率估计,至下世纪大气 CO<sub>2</sub> 浓度将增至  $340\mu\text{l/L}$  的 1 倍,大气 CO<sub>2</sub> 浓度的增高,改变了大气对太阳辐射的吸收和空气的热对流,所引起的“温室效应”使气候变暖。气温的增高,势必引起土壤水分蒸散作用和植被的蒸腾作用加剧,造成水分过度散失和引起植物水分胁迫。随着空气 CO<sub>2</sub> 浓度的持续增高,植物面临对水分胁迫和对空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高的适应。当空气 CO<sub>2</sub> 浓度和气温增高时,亚热带植物如何调节碳固定与水分丧失的平衡和相应生理过程,以适应改变着的环境条件,这对于这些树种保持种群优势具有重要意义。

空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高对植物影响的研究多以田间作物及牧草等为对象<sup>[1~3]</sup>,较少涉及木本植物<sup>[4,5]</sup>,特别对亚热带树种,其对空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高和干旱的响应的研究尚少报道。

亚热带季风常绿阔叶林是南亚热带顶极群落,植物种类繁多,总生物产量大。但长期以来,由于人类活动的干扰,亚热带季风常绿阔叶林区周边出现开阔地疏林和不同林密度的林地。开阔的林地结构简单,主要由马尾松、桃金娘和一些旱生草组成,林地太阳辐射强,高温低湿,植物易受水分干旱胁迫,特别是华南的季节性干旱时期。林密度居中(植物覆盖度约 50%~60%)的林地主要种类有荷木和九节等。而密林林地的林密度高(植物覆盖度大 90% 以上),林内光强较低,林内的环境因素相对较稳定,主要植物种类有黄果厚壳桂、厚壳桂和罗伞等。亚热带季风常绿阔叶林植物群落的演替,可能经历阳生占优势的群落到中生性和耐阴树种为主的群落演替过程<sup>[6]</sup>。由于空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高和相应“温室效应”引起气温升高和植物水分丧失,这一变化对植物群落动态的影响如何,亚热带季风阔叶林已形成开阔地和不同林密度的林地植物群落演替的趋势,都成为人们所关注的问题。研究不同水分胁迫的林地植物对空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高的响应将有助于阐明受水分胁迫下亚热带树种对空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高的响应特性及其适应性。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究材料

分别自密林、林密度中等的林地和开阔地疏林收集罗伞(*Ardisia quinquegona*)、荷木(*Schima superba*)、九节(*Psychotria rubra*)和桃金娘(*Rhodomyrtus tomentose*)幼树,并移栽温室内。植物栽培在盛有蛭石、砂和塑粒的人工混成土壤的塑盆中,每天浇水至田间持水量,每周施用一次 1/2 Hoagland 溶液,自然光照,一般田间管理。生长 2 周后移入小间室,空气 CO<sub>2</sub> 浓度维持在  $560 \pm 98\mu\text{l/L}$ ,然后干旱处理,逐渐减少供水,直至叶片出现预期水势降低,通常历时 4~8d。

### 1.2 研究方法

上午 10:00 在 PMS 压力室(PMS Instruments, Corvallis, Oregon)法测定叶片水势,同时利用红外线 CO<sub>2</sub> 分析仪(Model Mark II, Analytical Development Crop. Hoddesden, England)测定叶片光合速率。根

据 Brooks 和 Farquhar (1985)<sup>[7]</sup>, 在低光强  $150\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$  和较高光强  $700\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ , 以及高光强  $1100\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$  和较高  $\text{CO}_2$  浓度 ( $700\mu\text{l/L}$ ) 下测定叶片光合速率 ( $P_n$ )。根据在两种不同光强下  $P_n$  与细胞胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 的关系直线部分交叉点的相应纵和横坐标上的数值, 得出光呼吸速率 ( $R_d$ ) 和不包括光呼吸的  $\text{CO}_2$  补偿点 ( $\Gamma^*$ )。Farquhar, von Caemmerer 和 Berry<sup>[8]</sup>指出, 叶片光合速率分别受 Rubisco 浓度、Rubisco 活性及  $\text{CO}_2$  和  $\text{O}_2$  浓度制约, 净光合速率为:

$$\text{当 } W_c < W_j, \quad P_n = V_{c\max} \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c(1 + O/K_o)} - R_d \quad (1)$$

$$\text{当 } W_c > W_j, \quad P_n = J \frac{C_i - \Gamma^*}{4(C_i + 2\Gamma^*)} - R_d \quad (2)$$

式中  $W_c$  和  $W_j$  分别表示 Rubisco 限制速率和 Rubisco 限制速率,  $V_{c\max}$  为 Rubisco 最大羧化速率,  $J$  为电子传递速率,  $O$  为在羧化部分  $\text{O}_2$  的浓度 ( $198\mu\text{l/L}$ ),  $K_c$  和  $K_o$  分别为羧化和氧化作用的米氏常数。表观量子产率 [ $\alpha_A$ , mol( $\text{CO}_2$  固定)/mol 量子], 从叶片光合速率 ( $P_n$ ) 和光强 (PAR,  $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ ) 关系的直线部分斜率而得:

$$\alpha_A = \delta \frac{1 - \Gamma^*/C_i}{4(1 + 2\Gamma^*/C_i)} \quad (3)$$

式中  $\delta$  为光能转换效率有关参数。

## 2 研究结果

### 2.1 不同水分胁迫下来自不同林地幼树光合对光强的响应

从图 1 可见, 在较高空气  $\text{CO}_2$  浓度 ( $700\mu\text{l/L}$ ) 下, 随着光强增高, 来自高林密度林地植物罗伞的叶片光合速率增高。叶片水势为  $-0.92\text{kPa}$  的叶片光合速率较叶片水势  $-2.00\text{kPa}$  的高。叶片水势  $-0.92\text{kPa}$  的罗伞叶片, 其  $P_n$  与 PAR 关系的最初直线部分斜率为  $0.037 \pm 0.008$ , 而叶片水势  $-2.00\text{kPa}$  的相应数值为  $0.017 \pm 0.005$ , 表明当水分亏缺引起叶片水势降低时, 叶片的表观量子产率降低达 54.0%, 或相当于叶片水势每降低  $1\text{kPa}$ , 表观量子产率降低  $0.016\text{mol}(\text{CO}_2 \text{ 固定})/\text{mol}(\text{量子})$ ; 而来自林密度中等林地的九节, 水分亏缺引起叶片水势从  $-0.8\text{kPa}$  降至  $-2.00\text{kPa}$ , 表观量子产率从  $0.027\text{mol}(\text{CO}_2 \text{ 固定})/\text{mol}(\text{量子})$  降低至  $0.021\text{mol}(\text{CO}_2 \text{ 固定})/\text{mol}(\text{量子})$ , 或降低 22.2%。来自林密度中等林地的荷木, 当叶片水势从  $-0.8\text{kPa}$  降至  $-1.2\text{kPa}$  时, 表观量子产率从  $0.036\text{mol}(\text{CO}_2 \text{ 固定})/\text{mol}(\text{量子})$  降低至  $0.029\text{mol}(\text{CO}_2 \text{ 固定})/\text{mol}(\text{量子})$ , 相当于叶片水势每降低  $1\text{kPa}$  时表观量子产率降低  $0.0175\text{mol}(\text{CO}_2 \text{ 固定})/\text{mol}(\text{量子})$  ( $P < 0.01$ )。来自开阔林地的桃金娘, 水分亏缺引起叶片水势降低, 表观量子产率从叶片水势  $-1.0\text{kPa}$  的  $0.03\text{mol}(\text{CO}_2 \text{ 固定})/\text{mol}(\text{量子})$  降低至  $-1.7\text{kPa}$  时的  $0.017\text{mol}(\text{CO}_2 \text{ 固定})/\text{mol}(\text{量子})$ , 表观量子产率明显的降低 ( $P < 0.01$ )。结果表明, 水分亏缺引起叶片水势降低, 降低了叶片光能利用效率, 表现为表观量子产率明显降低。

从表 1 可见, 水分亏缺引起叶片水势降低时, 叶片的光能转换效率有关参数  $\delta$  明显降低, 罗伞的叶片水势从  $-0.92\text{kPa}$  降低至  $-2.00\text{kPa}$ , 光能转换效率降低 39.2%, 或相当于叶片水势每降低  $1\text{kPa}$ ,  $\delta$  降低 0.10 电子/量子; 而九节和荷木, 叶片水势降低  $1\text{kPa}$ , 光能转化效率降低  $0.033 \sim 0.050$  电子/量子; 来自开阔林地的桃金娘, 叶片水势从  $-1.0\text{kPa}$  降至  $-1.7\text{kPa}$  时, 光能转换效率亦降低 13.0%, 相当于每降低叶片水势  $1\text{kPa}$ , 光能转换效率降低 0.043 电子/量子。

结果表明, 水分亏缺引起叶片水势降低, 来自高林密度林地的罗伞, 其叶片光能转换效率降低最明显。来自林密度中等林地或开阔林地的荷木和桃金娘等则相对受影响较少。叶片水分亏缺时仍保持较高的光能转换效率。

### 2.2 不同水分胁迫下来自不同林地幼树光合参数对空气 $\text{CO}_2$ 浓度增高的响应

由图 2 可见, 在低光强  $150\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$  和较高光强  $700\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$  下, 从叶片光合速率与细胞胞间  $\text{CO}_2$  浓度关系的最初直线部分 ( $C_i < 180\mu\text{l/L}$ ) 的交汇点在纵坐标和横坐标的值, 得出叶片光下呼吸速率 ( $R_d$ ) 和不包括光下呼吸的  $\text{CO}_2$  补偿点 ( $\Gamma^*$ )。罗伞的叶片水势从  $-0.92\text{kPa}$  降低至  $-2.0\text{kPa}$ ,  $R_d$  增高 7.3%, 而  $\Gamma^*$  则降低 (2.3%); 桃金娘叶片水势从  $-1.0\text{kPa}$  降低至  $-1.7\text{kPa}$ ,  $R_d$  降低 11%,  $\Gamma^*$  则变化较小; 荷木叶片从  $-0.8\text{kPa}$  降低至  $-1.2\text{kPa}$ ,  $R_d$  降低较桃金娘明显 (12%), 而  $\Gamma^*$  甚少变化; 九节叶片水势

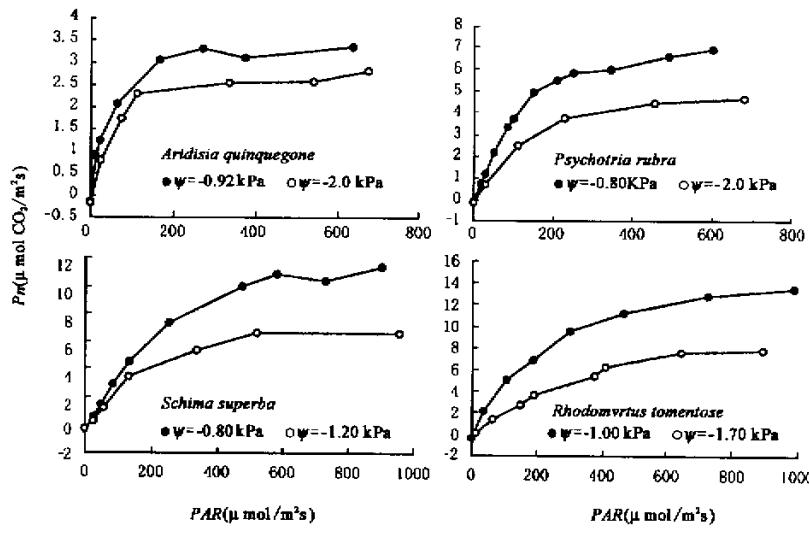


图1 不同水分胁迫下来自不同林地幼树叶片CO<sub>2</sub>同化的RuBP-再生限制速率的光反应曲线,测定时CO<sub>2</sub>浓度为700μl/L

Fig. 1 Light-response curves of RuBP-regeneration-limited rate of CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of saplings from different sites. The measurements were made under CO<sub>2</sub> concentration of 700μl/L

从-0.8kPa降低至-2.0kPa,Rd增高与罗伞相近,同时 $\Gamma^*$ 亦见降低(表1)。表明当叶片水势降低时Rd和 $\Gamma^*$ 变化与植物生长的林密度有关,可能与生长光环境关系密切。来自林密度中等林地的九节,多数生长在较遮荫的环境,但叶片水势降低时,Rd和 $\Gamma^*$ 的变化与罗伞较相近,光下呼吸速率增高;而桃金娘叶片水势降低时,光下呼吸受抑制,但并不明显引起不包括光下呼吸的CO<sub>2</sub>补偿点。从图3可见,当外界CO<sub>2</sub>增高,C<sub>i</sub>上升,叶片水势降低使羧化限制的光合速率降低。

表1 不同水分胁迫的亚热带4种幼树的光合参数

Table 1 The parameters of photosynthesis in leaves of four saplings with various leaf water potential from different forest sites

树种 Species	罗伞		九节		荷木		桃金娘	
	<i>Ardisia quinquegona</i>	<i>Psychotria rubra</i>	<i>Schima superba</i>	<i>Rhodomyrtus tomentose</i>				
$\varphi$ (kPa)	-0.92	-2.0	-0.8	-2.0	-0.8	-1.2	-1.0	-1.7
$\Gamma^*$ (μl/L)	34.0±1.1	33.2±1.8	35.2±1.0	34.0±0.8 <sup>b</sup>	33.4±1.1	32.8±1.3 <sup>b</sup>	36.0±1.2	36.3±1.7 <sup>b</sup>
$R_d$ (μmol/m <sup>2</sup> ·s)	0.41±0.07	0.44±0.05 <sup>b</sup>	0.63±0.15	0.68±0.04 <sup>b</sup>	0.56±0.03	0.50±0.07 <sup>b</sup>	0.45±0.03	0.40±0.04 <sup>b</sup>
$V_{Cmax}$ (μmol/m <sup>2</sup> ·s)	25.1±2.2	19.0±3.1 <sup>b</sup>	36.1±2.6	27.6±2.0 <sup>a</sup>	56.8±3.3	29.5±3.2 <sup>a</sup>	61.3±2.3	48.3±3.1 <sup>a</sup>
$J$ (μmol/m <sup>2</sup> ·s)	32.7±3.2	23.0±6.2 <sup>a</sup>	36.1±5.7	25.3±7.0 <sup>a</sup>	53.1±4.8	32.1±5.0 <sup>a</sup>	74.7±7.5	34.0±6.4 <sup>a</sup>
$\delta$ (electrons/quanta)	0.28±0.02	0.17±0.01 <sup>a</sup>	0.22±0.01	0.18±0.01	0.27±0.02	0.25±0.01	0.23±0.02	0.20±0.02

a 极显著水平,P<0.01,b 显著水平,P<0.05.

在强光1100μmol/m<sup>2</sup>·s下叶片光合碳同化的羧化限制速率取决于细胞胞间CO<sub>2</sub>,并假定在光合羧化部位有相同的CO<sub>2</sub>浓度。当外界CO<sub>2</sub>增高引起细胞胞间浓度增高时,则在羧化限制条件下光合速率逐渐增高。水分亏缺引起罗伞叶片水势从-0.92kPa降至-2.0kPa,最大羧化限制速率( $V_{Cmax}$ )降低24.3%。表现光合能力相应降低。当叶片水势降低1kPa,林密度中等林地九节的最大羧化速率降低7.08μmol/m<sup>2</sup>·s,

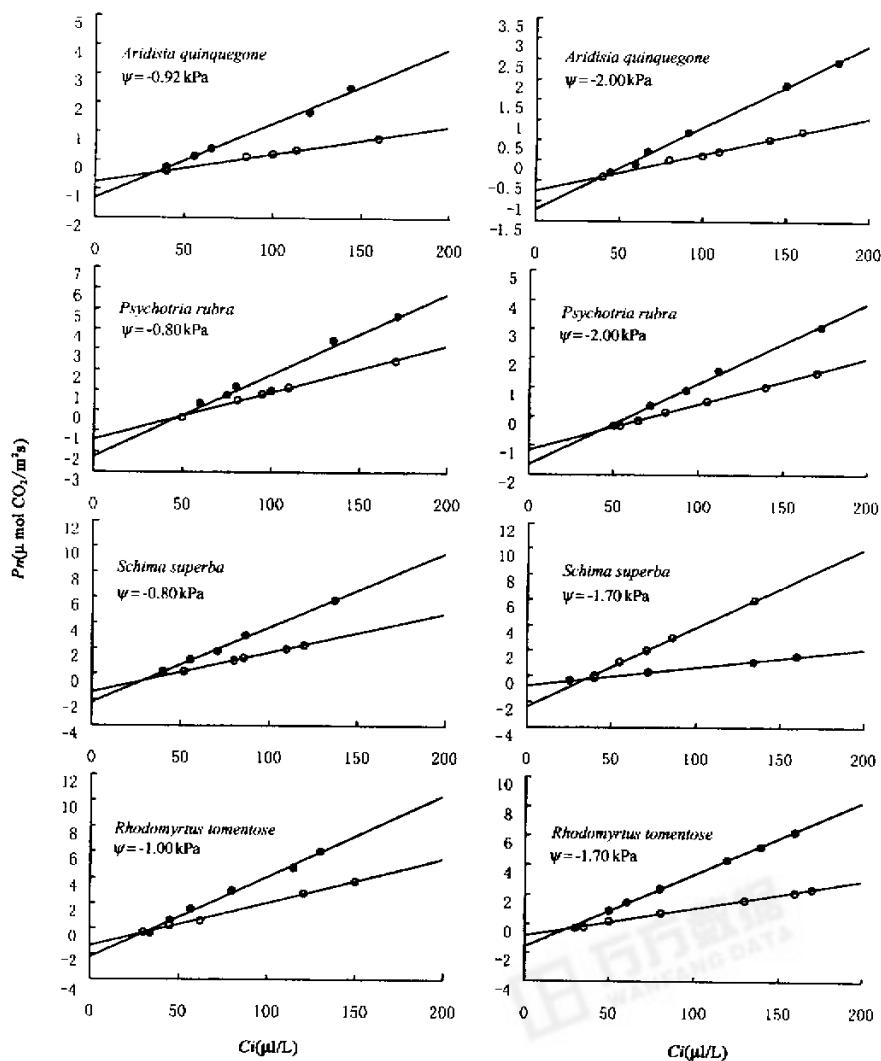


图2 两种光强、不同水分胁迫下来自不同林地幼树叶片的  $A/Ci(Ci < 200\mu\text{L}/\text{L})$  斜率，  
两直线交叉点在纵坐标和横坐标的值为  $Rd$  和  $\Gamma^*$

光强——●—— $150\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$  和——○—— $1100\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$

Fig. 2 The slopes from  $P_n$  versus  $C_i(C_i < 200\mu\text{L}/\text{L})$  in leaves of saplings with two levels of water stress at two PAR levels, —●— $150\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$  and —○— $1100\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ . The coordinates of the point of intersection of the two slopes were taken as estimates of  $R_d$  and  $\Gamma^*$

来自林密度中等林地的荷木和来自开阔林地的金桃娘有较高的  $V_{cmax}$ ，叶片水势降低则引起明显的  $V_{cmax}$  降低 ( $P < 0.05$ )，这些树种有较高的羧化作用潜力。在空气  $\text{CO}_2$  浓度较高的条件下，其有明显高的光合羧化速率，从而增加生物产量，促进植株生长，而当水分亏缺时，叶片水势下降，降低了  $V_{cmax}$ ，使其羧化作用潜力降低。

化作用受抑制(图3)。

叶片光合电子传递速率与RuBP再生有关。在较高空气CO<sub>2</sub>浓度下,荷木和桃金娘较来自高林密度林地的罗伞或来自较遮蔽的林密度中等林地的九节,有较高的电子传递速率。当水分亏缺引起前者叶片水势降低1kPa,电子传递速率分别降低52.5~58.1μmol/m<sup>2</sup>·s,而后者分别降至8.9~9.0μmol/m<sup>2</sup>·s。结果表明,在适应条件下,如空气CO<sub>2</sub>浓度增高时,来自开阔林地植物有较高的电子传递速率,植物有效利用光能,提高光合速率。当水分亏缺引起叶片水势降低,光合电子传递速率明显受到制约( $P<0.01$ ),从而抑制光合速率,来自开阔林地的植物电子传递速率对叶片水势降低的响应较来自高林密度林地的植物敏感。

### 2.3 不同水分胁迫的亚热带幼树气孔导度对空气CO<sub>2</sub>浓度增高的响应

从图4可见,来自高林密度林地的罗伞,在正常水分状况时( $\Psi=-0.92$ kPa),叶片周围空气CO<sub>2</sub>浓度( $Ca$ )降低( $Ca<100$ μL/L),气孔导度( $g_s$ )较高,气孔开启。 $Ca$ 增至200μL/L( $Ci$ 由143升至215μL/L), $g_s$ 降低49.4%。 $Ca$ 继续增高至300μL/L, $g_s$ 明显增高,可能高的 $Ca$ 引起过高 $Ci$ ,迫使气孔开放和 $g_s$ 增高。 $Ca$ 增高有利于光合速率增高,叶片水分利用效率(WUE)随 $Ci$ 增高而提高。当水分亏缺, $\Psi$ 从-0.92kPa降低至-0.2kPa, $g_s$ 较低,但 $g_s$ 随 $Ci$ 增高的变化形式与正常水分状况植株仍相近似,但 $\Psi$ 降低,叶片有明显高WUE。在 $Ca$ 为现空气CO<sub>2</sub>浓度, $\Psi$ 为-0.2kPa的罗伞,叶片WUE约较正常水分状况叶片高约1倍。来自林密度中等林地的九节,在 $Ca$ 约为200μL/L( $Ci$ 为150μL/L)时, $g_s$ 亦较低,当 $Ca$ 持续增高, $Ci$ 上升时, $g_s$ 增大,当 $\Psi$ 从-0.80kPa降低至-1.70kPa,叶片有明显低的 $g_s$ 。 $Ci$ 继续增高, $g_s$ 亦见降低。表明干旱胁迫降低气孔对CO<sub>2</sub>增高的响应。同时在低 $\Psi$ 时,叶片有较低WUE。荷木亦有近似的 $g_s$ 变化。来自开阔林地的桃金娘( $\Psi=-1.0$ kPa),当 $Ca$ 为现空气CO<sub>2</sub>浓度( $Ci=236$ μL/L)时, $g_s$ 较低。 $Ca$ 增高和 $Ci$ 升高,则见 $g_s$ 提高, $Ca$ 为600μL/L时, $g_s$ 较现空气CO<sub>2</sub>浓度时高19.4%,且叶片有较高WUE。结果表明,来自高林密度林地的罗伞,干旱胁迫降低气孔对空气CO<sub>2</sub>浓度升高的响应。而来自林密度中等或开阔林地生长的幼树,干旱胁迫更加明显抑制气孔对CO<sub>2</sub>的响应。植物水分状况明显改变气孔对CO<sub>2</sub>的敏感性,特别以开阔林地的桃金娘最为显著,荷木和九节次之。

## 3 讨论

**3.1** 现时全球空气CO<sub>2</sub>浓度的升高,预期通过气候的变化、植物光合活性的改变、气孔导度和气孔类型的变化对植物的习性产生影响<sup>[9]</sup>,植物对高CO<sub>2</sub>浓度的驯化是多样的,主要与植物种类和它们生长的环境条件有关。当植物移至倍增CO<sub>2</sub>浓度环境,植物只能维持短期的光合速率增高,随后则见回落。Leymarie等<sup>[10]</sup>证明*Arabidopsis thaliana*生长在倍增和现时空气CO<sub>2</sub>浓度下光合速率和气孔导度都没有差别。即使植物生长在高CO<sub>2</sub>浓度下10周,叶片最大光合活性也很小变化<sup>[11]</sup>。对于亚热带季风阔叶林植物,其光合作用对空气CO<sub>2</sub>浓度增高和随着水分亏缺引起的叶片水势降低的响应仍所知甚少。研究在较高CO<sub>2</sub>浓度下生长和出现水分胁迫时的光合速率及有关光合参数的变化,研究水分胁迫下植物光合、气孔导度和水分利用效率对不同CO<sub>2</sub>浓度水平的响应,有助于阐明亚热带季风常绿阔叶林植物对较高CO<sub>2</sub>浓度和水分胁迫的反应特性。

在温度和O<sub>2</sub>浓度保持较稳定时,CO<sub>2</sub>补偿点( $\Gamma^*$ )是Rubisco的CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>有关参数( $KoVc/KcVo$ )的函数<sup>[12]</sup>,因此 $\Gamma^*$ 是植物羧化作用与氧化作用比率的一项指标,反映了Rubisco的激活特性。来自开阔林地的桃金娘较来自林密度中等林地的荷木等有较高 $\Gamma^*$ ,但叶片水势降低引起来自开阔地桃金娘 $\Gamma^*$ 的变化较少,表明它们有较高的Rubisco激活特性,而长期适应于饱和光强以下光环境的九节和荷木的Rd亦较桃金娘高,当叶水势降低时 $\Gamma^*$ 见明显降低,罗伞有较低的 $\Gamma^*$ ,叶片水势降低时未见 $\Gamma^*$ 明显变化,在空气CO<sub>2</sub>浓度增高时,有利于提高来自开阔地和林密度中等的植物光合速率和生物产量积累,这对于维持树种的种群优势十分有利。Myers等<sup>[13]</sup>证明,*Pinus taeda*生长在高CO<sub>2</sub>浓度下,Rubisco活性没有明显变化。在亚热带季风阔叶林,植物叶片水势降低对 $\Gamma^*$ 有影响,降幅约为2%~4%,表明生长在高CO<sub>2</sub>浓度下植物遭受水分胁迫时,可能在有限的范围内降低Rubisco激活性和降低光合速率。

**3.2** 叶片最大羧化速率直接与Rubisco的数量和活性有关。来自开阔林地的桃金娘,其 $V_{cmax}$ 和J较林密度中等和来自高林密度林地的植物如九节、荷木和罗伞高,表明阳生性的桃金娘有较高的羧化潜力。当

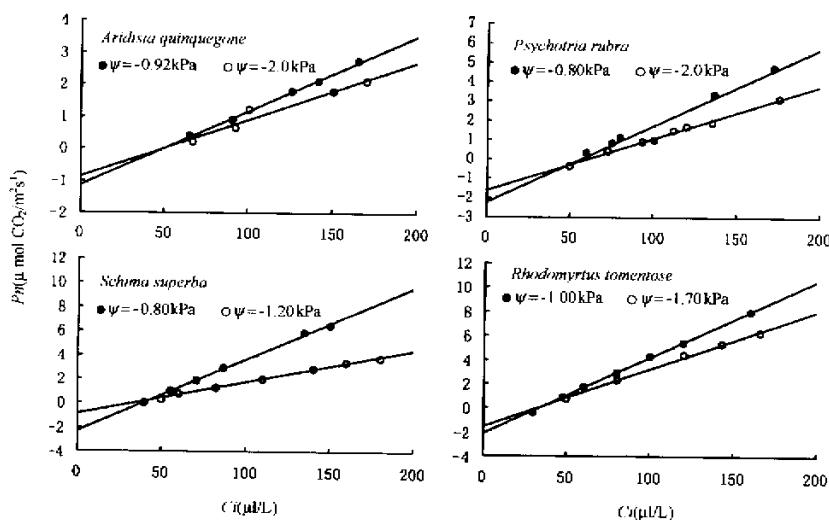


图 3 不同水分胁迫下来自不同林地幼树叶片的羧化限制速率与细胞胞间  $\text{CO}_2$  浓度关系

Fig. 3 Relationship between intercellular  $\text{CO}_2$  concentration and assimilation carboxylation limited rate in leaves of saplings from different sites with different water stress

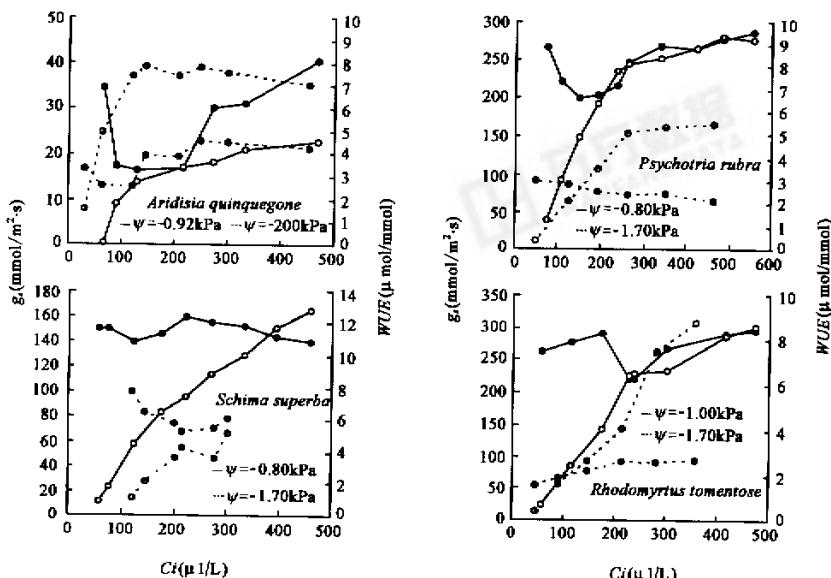


图 4 亚热带 4 种幼树气孔导度(•)和水分利用效率(○)与细胞  $\text{CO}_2$  浓度的关系

Fig. 4 The relationship between stomatal conductance (•), water use efficiency (○) and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration in leaves of saplings from different sites of subtropical forests  
万方数据

亚热带季风常绿阔叶林受人为干扰,林冠覆盖逐渐消失,而使得林地太阳辐射增强、风速加大和土壤蒸散作用加剧时,林地变得干旱,此时阳生树种仍能保持较高的Vcmax和J。由于阳生树种树冠繁茂,种群优势明显,同时生长快和根部发达,光合产物库不受限制,空气CO<sub>2</sub>浓度增高有利于提高光合速率,促进阳生植物生长和维持种群优势。

植物通过光合电子传递链传输4mol电子,则能在碳循环中产生足够再生1molRuBP的化学能,低的电子传递速率将明显限制光合磷酸化作用和NADPH<sup>+</sup>的合成,从而限制RuBP再生<sup>[14]</sup>。来自高林密度林地的植物如罗伞有较低J,RuBP再生作受到明显限制,叶片水势的降低使电子传递链的活性明显降低。生长在高CO<sub>2</sub>浓度下的植物,由于光合产物库的限制,通过光合反馈调节,使Vcmax和J降低<sup>[15]</sup>。植物生长在较高CO<sub>2</sub>浓度下经受水分胁迫,使Vcmax和J<sub>p</sub>降低更为显著。来自开阔林地的桃金娘,在高CO<sub>2</sub>浓度和水分胁迫下,仍能保持较高的Vcmax和J,无疑这将有利于开阔林地植物对环境变化的适应。

**3.3** 通常在高CO<sub>2</sub>浓度下,植物叶片气孔密度降低<sup>[16]</sup>,在已试验过的100种植物中,有74%种植物气孔密度减少<sup>[17]</sup>,高CO<sub>2</sub>浓度降低气孔孔隙度和引起气孔变小。本文研究结果表明,水分胁迫明显降低气孔对CO<sub>2</sub>的敏感性,其中以来自开阔林地的桃金娘最为明显。在水分胁迫下桃金娘叶片气孔对高CO<sub>2</sub>浓度反应变得不甚敏感。植物水分状况对气孔对高CO<sub>2</sub>浓度的敏感性甚为重要。

本文的结果表明,来自亚热带季风阔叶林不同林地植物,在高CO<sub>2</sub>浓度下,其光合作用对水分胁迫的响应不同,反映在它们有着不同的Vcmax,J,δ和Rd等光合参数和光合速率。在高CO<sub>2</sub>浓度和水分胁迫下,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,空气CO<sub>2</sub>浓度增高和由于温室效应引起气候变化和土壤水分过分蒸散所引起的植物水分胁迫下,阳生植株能旺盛生长和保持其种群优势。空气CO<sub>2</sub>浓度增高将有利于阳生植物群落的进一步发展,这将为阳生性植物群落向中生性和耐荫性树种群落演替创造有利的条件。全球性气候变化将有利于亚热带季风阔叶林的顺向演替进程。

## 参考文献

- [1] Kimball B A. Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 330 prior observation. *Agronomy Journal*, 1983, **75**: 779~788.
- [2] Liu J Y, Yi Y J, Bai K Z, et al. The physiological responses of wheat seedling to salt stress under elevated atmospheric concentration of CO<sub>2</sub>. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, **18**(4): 408~412.
- [3] Kung S Z, Cai H J, Liang Y L, et al. Experimental research of effects of the atmospheric CO<sub>2</sub> cocentration increase on the canopy temperature evapotranspiration and soil moisture distribution in root zone of spring wheat. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(4): 412~417.
- [4] Corner C, Miglietta F. Long-term effects of naturally elevated CO<sub>2</sub> on Mediterranean grassland and forest trees. *Oecologia*, 1994, **99**: 343~351.
- [5] Jurik T W, Weber J Q, Gates D M. Short-term effects of CO<sub>2</sub> on gas exchange of leaves of Bigtooth aspen (*Populus grandidentata*) in the field. *Plant Physiol.*, 1984, **75**: 1022~1026.
- [6] Peng S L, Fang W. Studies on dynamics of *Castanopsis chinesis* and *Schima superba* population in forest succession of Ding Hu Shan mountain. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1995, **19**(4): 311~318.
- [7] Brook S A, Farquhar G D. Effect of temperature on the CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose-1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in light, Estimates from gas exchange measurement on spinach. *Planta*, 1985, **165**: 397~406.
- [8] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 1980, **149**: 78~90.
- [9] Field C B, Jackson R B, Mooney H A. Stomatal response to increased CO<sub>2</sub>, implication from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment*, 1995, **18**: 1214~1225.
- [10] Leymarie F, Legeza G, Vavasseur A. Elevated CO<sub>2</sub> enhances stomatal response to osmotic stress and abscisic acid in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell and Environment*, 1999, **22**: 301~308.

- [11] Signora L, Galtier N, Skot L, et al. Over-expression of sucrose phosphate synthase in *Arabidopsis thaliana* results in increased folia sucrose/starch ratios and after prolonged growth with CO<sub>2</sub> enrichment. *J. Exp. Bot.*, 1998, **49**: 669~680.
- [12] von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 1981, **153**: 376~387.
- [13] Myers D A, Thomas R B, Delucia E H. Photosynthetic capacity of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) trees during the first year of carbon dioxide enrichment in a forest ecosystem. *Plant, Cell and Environment*, 1999, **22**: 473~481.
- [14] Harley P C, Thomas R B, Reynolds J F, et al. Modeling photosynthesis of cotton in elevated CO<sub>2</sub>. *Plant, cell and Environment*, 1992, **15**: 271~282.
- [15] Sharkey T D. Photosynthesis in intact leaves of C<sub>3</sub> Plants: Physics, physiology and rate limitation. *Botanical Review*, 1985, **51**: 53~105.
- [16] Poole I, Weyers J D S, Lawson T, et al. Variations in stomatal density and index: Implication for paleoclimatic reconstruction. *Plant, Cell and Environment*, 1996, **19**: 705~712.
- [17] Woodward E I, Kelly C K. The influence of CO<sub>2</sub> concentration on stomatal density. *New Phytologist*, 1995, **131**: 311~327.