

# 短期 CO<sub>2</sub> 浓度升高对雨林树种盘壳栎光合特性的影响

陈德祥,李意德\*,骆土寿,陈步峰,林明猷

(中国林业科学研究院热带林业研究所,广东 广州 510520)

**摘要:**比较研究了海南岛尖峰岭热带山地雨林上层乔木盘壳栎(*Castanopsis patelliformis*(Chun)Chun)叶片光合作用对高 CO<sub>2</sub> 浓度的短期响应。用 Li-6400(Li-cor, Inc., USA)便携式光合作用测定系统外置 CO<sub>2</sub> 气源,程序控制 CO<sub>2</sub> 处理浓度为 350μmol/mol 及其加倍浓度,测定叶片光合速率的日变化进程,并通过光合作用相关响应曲线计算主要光合参数。结果表明,CO<sub>2</sub> 浓度倍增可使盘壳栎植株阳性叶净光合速率平均提高 75%,光饱和光合速率提高 65%,气孔导度降低 28%~73%,水分利用效率提高 43%~70%,光补偿点升高近 7μmol/(m<sup>2</sup>·s),饱和点提高 100μmol/(m<sup>2</sup>·s),表观量子产量提高 61%,反映出 CO<sub>2</sub> 浓度升高可提高植物的光合生产力。叶片光合作用日变化趋势在高 CO<sub>2</sub> 浓度的短期作用下并未发生明显改变。

**关键词:**CO<sub>2</sub> 浓度倍增;光合特性;盘壳栎;热带山地雨林;海南岛

## Short-term responses of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> in leaves of canopy species *Castanopsis patelliformis* in tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island

CHEN De-Xiang, LI Yi-De\*, LUO Tu-Shou, CHEN Bu-Feng, LIN Ming-Xian (Research Institute of Tropical Forestry, CAF, Guangzhou 510520, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(8): 1622~1628.

**Abstract:** The responses of tropical plants to CO<sub>2</sub> enrichment are interest in view of the global increase in CO<sub>2</sub> levels. In this research we measure and analyze the short-term responses of photosynthesis diurnal courses and photosynthetic light response in sun leaves of the canopy species *Castanopsis patelliformis*.

The measurements were made with Li-6400 (Li-cor, Inc., USA) portable photosynthesis system, where CO<sub>2</sub> was controlled at ambient (350μmol/mol) and elevated (700μmol/mol) concentrations respectively, during a continuous 3-day period in April, 2000. This is the dry season in the tropical mountain rain forest of Jianfengling, Hainan Island.

An empirical model of photosynthetic light response was then constructed to predict the daytime carbon gain by fitting measured data into a non-rectangular hyperbola nonlinear model with the following parameters: the light-saturated photosynthetic rate (Asat), the light-saturated constant (K, equal to the PPFD, which is required to produce one-half of the light-saturated photosynthetic rate), apparent quantum yield (φ, the initial slope of the curve) and dark respiration rate (Rd).

The results suggest that plants photosynthetic ability can be enhanced as the short-term responses to CO<sub>2</sub> enrichment, with elevated CO<sub>2</sub> stimulating an apparent quantum yield increase of 61% in our analysis. Elevated CO<sub>2</sub> also increased the light-saturated photosynthetic rate by 65% and the daily average net photosynthetic rate by 75%. Under elevated CO<sub>2</sub>, the light saturation point increased by 100μmol/(m<sup>2</sup>·s) and the light compensation point reduced by 10~20μmol/(m<sup>2</sup>·s). Water use per unit carbon fixation was decreased by 42%~69%, while stomatal conductance was reduced by 28%~73%.

A complete understanding of the effects of increases in atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on forest ecosystems in real

基金项目:国家自然科学基金重大资助项目(39899370)、科技部和国家林业局全国重点野外科学观测试验站资助项目(2001-08)。

收稿日期:2003-04-10;修订日期:2004-03-09

作者简介:陈德祥(1975~),男,江西安远人,硕士,主要从事热带林生理生态学研究。

\* 通讯作者 Author for correspondence

**Foundation item:** National Natural Science Foundation of China (No. 39899370) and National Key Field Observation Station of the Ministry of Science and Technology and State Forestry Administration (No. 2001-08)

**Received date:** 2003-04-10; **Accepted date:** 2004-03-09

**Biography:** CHEN De-Xiang, Master, mainly engaged in physioecology of tropical forest. E-mail: jlrscf@pub. guangzhou. gd. cn

environments is dependent on the comprehension of the complex canopy light environment, as well as the interactions of light with CO<sub>2</sub>.

**Key words:** elevated CO<sub>2</sub>; light response of photosynthesis; *Castanopsis patelliformis*; tropical mountain rain forest; Hainan island; Jianfengling

文章编号:1000-0933(2004)08-1622-07 中图分类号:Q945.11,Q948.11 文献标识码:A

自 19 世纪 70 年代工业革命以来,由于化石燃料的燃烧和森林的破坏,大气 CO<sub>2</sub> 浓度正逐步升高,已由 100 多年前的不到 280μmol/mol 升高到 350μmol/mol,并每年仍以 1~2μmol/mol 的速度继续增加<sup>[1]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度的升高不但会引起全球变暖和气候变化,而且对植物特别是森林有着直接的影响,其中之一便是影响树种的光合作用。因此,植物在高 CO<sub>2</sub> 浓度下的光合响应特性研究便成了当前国际上一个较为重要和热点的研究课题。FACE(free-air CO<sub>2</sub> enrichment)实验的开展无疑为目前研究在自然条件下植物群落对高 CO<sub>2</sub> 浓度响应提供了较为理想的研究手段,并取得了一些较好的实验结果<sup>[2,3]</sup>。目前,国内也开始采用此方法在农业上对稻麦轮作的水稻田建立 FACE 系统进行此类研究<sup>[4,5]</sup>,此外,OTC(Open Top Chamber)也是研究植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的光合响应的理想方法<sup>[6]</sup>。目前的研究表明,与自然生长条件下的大气 CO<sub>2</sub> 浓度相比,CO<sub>2</sub> 浓度的升高,将促进植物光合作用的进行和生物量的提高<sup>[7~12]</sup>,植物叶片光合速率在高 CO<sub>2</sub> 浓度下可以提高 40%甚至 61%<sup>[13]</sup>。但是国内已有的研究大多是对生长在控制环境中的小苗和幼树进行,野外条件下自然生长大树的研究较少<sup>[14,15]</sup>,对热带雨林树种在高 CO<sub>2</sub> 浓度下光合响应特性的研究更缺乏。热带雨林作为森林生态系统的一个重要主体,对于全球碳平衡起着重要的调节作用。我国的热带雨林主要局限在海南、云南等少数地区,海南的热带雨林在我国的雨林植被中又是比较典型的,因此,本研究通过野外自然生长条件下,对海南岛尖峰岭热带山地雨林上层乔木主要种盘壳栎(*Castanopsis patelliformis*(Chun)Chun)个体叶片光合作用在高 CO<sub>2</sub> 浓度下的短期响应特性研究,其结果不仅能够有助于揭示 CO<sub>2</sub> 浓度的改变对我国热带雨林植物的影响机理,为研究温室效应对热带森林的影响提供参考数据,同时也可以为我国热带森林产量生态学提供研究点上的基础资料。

## 1 材料与方法

**1.1 研究地概况** 研究地设在海南岛尖峰岭热带山地雨林中原始林内(18°23′~18°52′N, 108°46′~109°02′E),气候条件优越,年平均温度约 20℃,极端高温 32.5℃,极端低温 4.2℃,年平均降水量 2651mm。由于受热带季风气候的影响,全年 80%~90% 的雨量集中在 5~10 月,全年空气湿度大,平均相对湿度为 88%,属极湿类型<sup>[16]</sup>。

热带山地雨林为尖峰岭地区发育最为完善、结构最为复杂的植被类型<sup>[17~19]</sup>。胸径>10cm 乔木 154 种/hm<sup>2</sup>,以大叶白颜(*Gironniera subaequalis* Planch.)、中华厚壳桂(*Cryptocarya chinensis* Hemsl.)、谷姑茶(*Mallotus hookerianus* Muell. Arg.)、盘壳栎等 20 多个种为优势,平均胸径 24.1cm,上层乔木高平均达 28m,林分郁闭度 0.96。林内树冠重叠,自下而上有明显的 4 个冠层,层高分别在 6~11.5m、10.5~19m、18~22m、22~28m<sup>[20]</sup>。本实验选择固定样地内综合观测塔旁的上层乔木盘壳栎作为研究对象。

## 1.2 观测研究方法

**1.2.1 光合作用日进程测定** 在盘壳栎冠层的上、中、下部选择样叶各 12 片进行预测定,根据叶龄、生长状况及光合速率值筛选出具代表性的 6 片作为测定叶。用 LI-6400 便携式光合作用测定仪(Li-cor, Inc. USA),于 2000 年旱季(4 月份)在野外 24h 连续对净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $E$ )、光合有效辐射( $PAR$ )、气孔导度( $g_s$ )等进行 3d 重复观测。每片样叶测定数据采集时间 2 min。

**1.2.2 光合光响应测定** 光合光响应分别在当前自然条件下的 CO<sub>2</sub> 浓度(约 350μmol/mol,简称生长浓度)和将此浓度加倍后(简称倍增浓度)进行测定。叶室 CO<sub>2</sub> 浓度通过 LI-6400 外带 CO<sub>2</sub> 气源(液化 CO<sub>2</sub> 小钢瓶)、由系统内的自动程序控制 CO<sub>2</sub> 吸收器(Scrubber)来完成,叶面温度由 LI-6400 温度控制器控制在 26℃±0.5℃,光强由 LI-6400 红蓝 LED 光源进行自动控制,自饱和光强(1800μmol/(m<sup>2</sup>·s))开始测定之后逐渐降低至补偿点(15~25μmol/(m<sup>2</sup>·s))以下,光强由高到低设置有助于减少气孔开放和光合诱导所需的平衡时间。为了尽量减少外界光照波动所造成的影响,光合光响应曲线的测定选择在完全晴朗天气下的 10:00~15:00 时的阳性叶进行。测定持续 3d,样叶 6 片,每个不同的光强值设定数据采集时间 4 min。

**1.2.3 数据分析** 野外测定的不同样叶间的数据先进行方差分析,判断有无显著差异,然后再作进一步的统计分析。数据分析与绘图采用 SPSS 和 SigmaPlot、Excel 等软件完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 CO<sub>2</sub> 浓度倍增对光合光响应的影响

经测定发现,盘壳栎叶片其光合速率并无明显的差异( $p=0.9596$ ),图 1 为 CO<sub>2</sub> 生长浓度和倍增浓度下盘壳栎叶片的光合光响应曲线。在温度、湿度及光照相同的条件下,CO<sub>2</sub> 浓度的升高可使盘壳栎阳性叶的净光合速率( $P_n$ )明显提高( $p=0.0607$ ),

光饱和和光合速率( $A_{sat}$ )由自然状态下的  $9.7\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  提高到倍增浓度下的  $15.99\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ , 提高了 65%。高  $\text{CO}_2$  浓度下  $P_n$  的增加可能是由于当  $\text{CO}_2$  浓度升高时, 能使植物体内的 RuBP 羧化酶的羧化活性增强, 导致光合作用增强, 这与张小全等<sup>[15]</sup>对杉木针叶的研究结果相吻合。

很多研究以光饱和和光合速率( $A_{sat}$ )、米氏常数( $K$ ,  $P_n$  等于一半  $A_{sat}$  时的光强值)、暗呼吸速率( $R_d$ )等为参数的经验模型来对不同  $\text{CO}_2$  浓度( $350\mu\text{mol}/\text{mol}$ ,  $700\mu\text{mol}/\text{mol}$ )下的  $P_n$  与光强( $PFD$ )即光合光响应曲线进行拟合<sup>[13, 21~23]</sup>。但这些模型并没有考虑高  $\text{CO}_2$  浓度下, 光合量子产量和羧化效率的改变对  $P_n$  产生的影响。笔者在经过多重测定的基础上, 对不同的经验模型进行对比分析, 选择如下模型来对光合光响应曲线进行修正<sup>[13]</sup>, 并在模型中增加光合量子产量这一参数:

$$P_n + R_d = \{I\phi + A_{sat} - [(I\phi + A_{sat})^2 - 4\phi A_{sat} C]^{0.5}\} / 2C \quad (1)$$

式中,  $P_n$  为净光合速率、 $A_{sat}$  为光饱和和光合速率、 $I$  为光强(即  $PFD$ )、 $\phi$  为量子产量(即光合光响应曲线初始段的斜率)、 $R_d$  为暗呼吸速率(其值由野外实测值估计)、 $C$  为描述曲线弯曲度的系数。

此模型在  $P_n$  与  $PFD$  间拟合效果极佳(图 1, 图 3), 经检验极其适应( $P < 0.0001$ )。

$\text{CO}_2$  浓度倍增不仅提高了  $P_n$ , 而且还使光饱和点( $LSP$ )、光补偿点( $LCP$ )及光合量子产量( $\phi$ )发生改变(图 2)。生长浓度下, 盘壳栎叶片的  $LSP$  为  $1700\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ , 而倍增  $\text{CO}_2$  浓度后  $LSP$  却达到  $1800\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ;  $LCP$  也由生长浓度下的  $30.5\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  升高到倍增浓度下的不到  $36.8\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。量子产量(为光合光响应曲线上光强低于  $100\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  时部分的斜率)也从生长浓度下的  $0.048\text{ mol/mol}$  升高到  $0.062\text{ mol/mol}$ 。这些结果表明,  $\text{CO}_2$  浓度增加将提高植物的光合能力, 从而使其日碳同化量得到增加。

## 2.2 日净光合作用节律

通过连续 3d 的观测, 在  $\text{CO}_2$  生长浓度下, 天气晴朗时盘壳栎叶片光合作用日进程基本呈双峰状态, 11:00 左右达到一天的最高峰, 16:00 又出现另一高峰, 并且, 上午峰要大于下午峰值(图 3)。光合作用的这种变化趋势可以认为主要是由热带山地雨林特殊的辐射状况决定的。尖峰岭地区临近海边, 受云团的影响明显, 特别是在下午, 频繁出现的云团使得有效辐射( $PAR$ )明显要低于上午<sup>[24]</sup>, 并且下午相对湿度( $RH$ )及温度( $T$ )等环境因子都较为有利, 并未出现高温或水分胁迫(图 4), 因此,  $PAR$  的降低可能是造成光合作用上午要明显强于下午的主要原因。 $\text{CO}_2$  浓度的升高能够使日光合作用明显提高( $p = 0.072$ )。 $P_n$  平均提高 75%(图 3)。

## 2.3 $\text{CO}_2$ 浓度倍增对气孔导度、气孔限制值和水分利用效率的影响

气孔是植物进行  $\text{CO}_2$  和水汽交换的重要通道, 而气孔导度则是反映这种交换能力的一个极其重要的参数<sup>[15]</sup>。图 5 可见, 倍增生长浓度下, 气孔导度( $g_s$ )都出现不同程度的降低, 气孔限制作用加强, 气孔限制值( $L_s$ ,  $L_s = 1 - C_i/C_a$ ,  $C_i$  和  $C_a$  分别为胞间  $\text{CO}_2$  浓度和叶外  $\text{CO}_2$  浓度)加大。但是水分利用效率( $WUE$ , 定义为净光合速率与蒸腾速率的比值)在  $\text{CO}_2$  倍增浓度下却有所增加, 因为水汽向外扩散主要依赖于气孔, 气孔阻力是水汽向外扩散的主要限制因素, 气孔部分关闭必然引起蒸腾作用下降, 而  $\text{CO}_2$  扩散则除了受气孔阻力外还受到叶肉阻力的限制, 并且叶肉阻力可以认为是  $\text{CO}_2$  供应的主要限制因素<sup>[26]</sup>。因此, 高  $\text{CO}_2$  浓度下气孔导度降低、气孔阻力增加对水汽扩散的影响显然要强于对光合碳同化的影响, 这样,  $\text{CO}_2$  浓度增加时,  $WUE$  值呈上升趋势, 表现为水分利用效率提高。但是, 光强不同, 高  $\text{CO}_2$  浓度对气孔导度、气孔限制值和水分利用效率的改变量又不一致。随着  $\text{CO}_2$  浓度升高,  $L_s$  值增幅为 7%~74%,  $g_s$  降幅为 28%~73%; 而  $WUE$  则可提高 43%~70%。

## 3 讨论 万方数据

3.1 在盘壳栎的野外光合光响应实验中, 可以基于光饱和和光合速率( $A_{sat}$ )、量子产量( $\phi$ )和暗呼吸速率( $R_d$ )为主要参数构建不

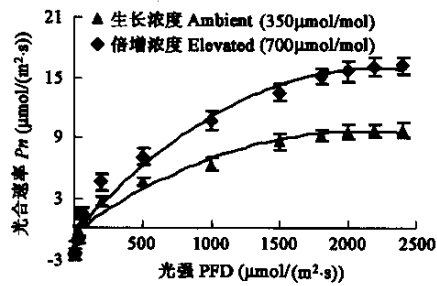


图1 盘壳栎叶片在  $\text{CO}_2$  生长浓度和倍增浓度下的光合光响应曲线

Fig. 1 Net photosynthetic rate versus incident photosynthetic photon flux density in leaves of *Castanopsis patelliformis* at the ambient  $\text{CO}_2$  and the elevated  $\text{CO}_2$  concentration

数据点代表平均值  $\pm$  标准差 ( $n=6$ ) Error bars are indicted by mean  $\pm 1\text{ SE}(n=6)$ ; 下同 The same below

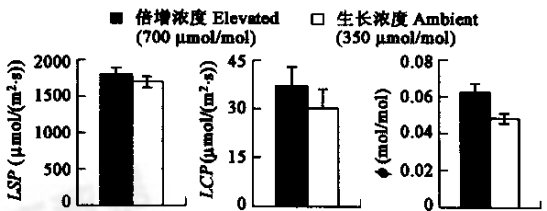


图2  $\text{CO}_2$  生长浓度和倍增浓度下盘壳栎叶的量子产量( $\phi$ )、光饱和点( $LSP$ )、光补偿点( $LCP$ )变化

Fig. 2 Light saturation point ( $LSP$ ), light compensation point ( $LCP$ ) and apparent quantum yield ( $\phi$ ), in leaves of *Castanopsis patelliformis* at the ambient  $\text{CO}_2$  and the elevated  $\text{CO}_2$  concentration

同CO<sub>2</sub>浓度下P<sub>n</sub>随PFD改变的光合响应经验模型,并验证模型极其适应。但是,为了尽量减少外界环境条件(特别是光照)的波动及选样个体自身差异所造成的影响,本实验只选择了冠层的阳性叶作为研究对象,由于CO<sub>2</sub>浓度升高将提高净光合速率,促进植物生长,因此,植物的叶面积生长也就有可能增加<sup>[25]</sup>,这样就必然导致形成更浓密的树冠,阴性叶的比例也将增加<sup>[13]</sup>,因此,高CO<sub>2</sub>浓度下阴性叶的光合响应特性研究便成了预测植物在CO<sub>2</sub>升高时碳同化量改变的一个不可忽略的因素。并且,该模型是以假设g<sub>s</sub>没有明显改变为前提,实际上当CO<sub>2</sub>浓度升高时,由于气孔关闭,g<sub>s</sub>都会出现不同程度的下降,因此应用该经验模型预测净光合速率,产生预测误差也就不可避免。如何在模型中引入CO<sub>2</sub>升高时植物光合响应主要的生理生态因子以及对模型的进一步验证,并对研究进行由叶片水平到整株植物甚至整个林冠的尺度转换都将是未来研究的一个重要课题。

3.2 野外实验测定表明,CO<sub>2</sub>浓度倍增可促进盘壳栎叶片光合作用:A<sub>sat</sub>提高65%、日净光合速率平均提高75%、光补偿点降低10~20μmol/(m<sup>2</sup>·s),饱和点提高100μmol/(m<sup>2</sup>·s),量子产量提高61%。在其它一些植物对CO<sub>2</sub>浓度升高的响应实验中,也发现高CO<sub>2</sub>浓度能促进植物的光合作用<sup>[2,6,11,13~15]</sup>。高CO<sub>2</sub>浓度对植物光合作用的影响随树种不同(尤其是不同光合途径)和处理时间而异。对C<sub>4</sub>植物而言,其光合作用在高CO<sub>2</sub>浓度作用下仅提高不到10%,甚至不增加,而C<sub>3</sub>植物在CO<sub>2</sub>浓度加倍时,其光合作用则可提高10%~50%<sup>[26]</sup>。即使同一树种,实验条件不同、树龄不同CO<sub>2</sub>浓度升高的影响也不一致。Bounce的研究结果表明英国栎(*Quercus robur* L)对高CO<sub>2</sub>浓度存在明显的光合驯化过程<sup>[27]</sup>,而Gorge的研究中却未发现存在驯化过程<sup>[28]</sup>。此外,年龄也是影响植物对高CO<sub>2</sub>浓度光合响应的另一重要因素,老龄树由于叶绿素和蛋白质的合成减弱,光合磷酸化速率和RUBP羧化酶活性降低,当CO<sub>2</sub>浓度升高时,其光合作用的促进作用也较壮龄树有所减弱。与其它栎属植物相比,本实验中CO<sub>2</sub>浓度增高对盘壳栎光合作用的促进作用减弱,A<sub>sat</sub>只提高了65%,可能与样树树龄较老、叶片光合作用本身较低有关。CO<sub>2</sub>浓度升高,使植物体内的RuBP羧化酶的羧化活性增强<sup>[29]</sup>,导致光合作用增加,是引起P<sub>n</sub>增加的主要原因。但CO<sub>2</sub>浓度增长对P<sub>n</sub>的影响却与高CO<sub>2</sub>浓度的作用时间紧密相关。植物长期在高CO<sub>2</sub>浓度下,会产生光合驯化过程,甚至会出现光合能力的下降<sup>[30]</sup>。其原因可用下降调节(Downward regulation)原理库端限制进行解释,CO<sub>2</sub>浓度升高时,植物的光合作用能够得到显著加强,当光合作用超过光合产物的需求时,糖分的积累会触发光合蛋白编码的反馈抑制,从而又会限制光合作用的进行,使光合作用恢复到原来水平甚至下降,形成对光合作用的反馈调节。当浅根植物香蕉在高CO<sub>2</sub>分压下的时间达到40d时,叶片光合速率回落,甚至要低于大气CO<sub>2</sub>分压<sup>[31,32]</sup>。CO<sub>2</sub>浓度加倍使净光合速率提高10%~50%是正常的,提高50%~100%则认为是短期响应行为<sup>[14]</sup>,因此,本实验数据取值范围也可反映出CO<sub>2</sub>浓度加倍对光合作用的影响是短期行为的结果。由于植物这种对CO<sub>2</sub>浓度变化的适应性,使植物对CO<sub>2</sub>增长的反应变得复杂得多<sup>[33]</sup>,但本实验测定仅限于盘壳栎叶片对CO<sub>2</sub>增长的瞬时或短期反应,限于实验条件,并未就盘壳栎光合作用对高CO<sub>2</sub>浓度的长期响应进行研究。在当前植物对CO<sub>2</sub>浓度升高的长期响应研究中,FACE和OTC实验都提供了较为理想的研究手段,但由于热带林结构异常复杂,树种甚多,并且优势种不明显。在尖峰岭热带山地雨林1hm<sup>2</sup>的固定样地上D(胸径)≥5cm的乔木和木质藤本植物有19种,胸径<5cm的有154种<sup>[34]</sup>,而D≥10cm的乔木在加纳为86~92种,毛里求斯为52种,巴西亚马孙地区为60~87种<sup>[35,36]</sup>。这些实验引入到我国热带林中仍具一定难度,但植物对高CO<sub>2</sub>浓度的长期响应研究应是未来这一领域研究的重点,

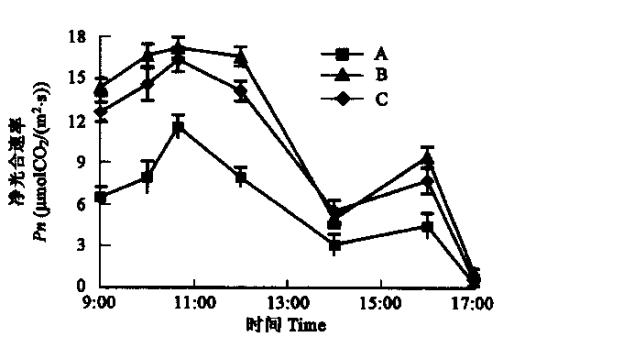


图3 CO<sub>2</sub>生长浓度及由生长浓度预测出的倍增浓度下盘壳栎叶片光合及辐射日进程  
误差线代表平均值±标准差,n=18;A为CO<sub>2</sub>生长浓度下P<sub>n</sub>实测值,B为高CO<sub>2</sub>浓度下P<sub>n</sub>预测值,C代表高CO<sub>2</sub>浓度下P<sub>n</sub>实测值

Fig. 3 Diurnal courses of irradiance and photosynthesis in leaves of *Castanopsis patelliformis* at the ambient CO<sub>2</sub> and the elevated CO<sub>2</sub> concentration, where A is the P<sub>n</sub> measured in ambient CO<sub>2</sub> concentration, B is the P<sub>n</sub> predicted in elevated CO<sub>2</sub> concentration and C is the P<sub>n</sub> measured in elevated CO<sub>2</sub> concentration  
Error bars are indicted by mean±1 SE(n=18)

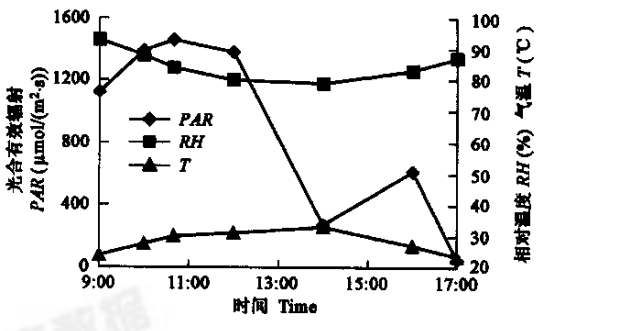


图4 光合有效辐射(PAR)、相对湿度(RH)及气温(T)日变化  
Fig. 4 Diurnal courses of photosynthetic active radiation (PAR), relative humidity (RH) and atmospheric temperature (T) in leaves of *Castanopsis patelliformis*



有待于进一步的深入研究。

3.3 CO<sub>2</sub> 浓度倍增可使盘壳栎叶片气孔导度、气孔限制值和水  
分利用效率都发生不同程度的改变。CO<sub>2</sub> 浓度升高时,气孔导度  
下降,其原因可能是气孔密度减少所致<sup>[37]</sup>,而有人则认为主要是  
由于胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>i</sub>)增加引起的气孔部分关闭<sup>[38]</sup>。由于本实  
验为短期响应实验,气孔密度在短时期内发生改变是不可能的,  
因此,本实验中气孔部分关闭是 CO<sub>2</sub> 浓度升高导致 g<sub>s</sub> 下降的主  
要原因。尽管一般研究都表明,随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高,g<sub>s</sub> 降低<sup>[39]</sup>,  
不少研究也表明 g<sub>s</sub> 可保持不变甚至升高<sup>[40]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度升高对 g<sub>s</sub>  
的影响受其它环境因子如温度、水分状况和光照条件的共同影  
响<sup>[41]</sup>。本实验中,不同的 PFD 条件下 g<sub>s</sub> 的降低幅度就不一致,  
在 28%~73%幅度内变化。植物 WUE 的提高与 CO<sub>2</sub> 浓度升高  
导致 P<sub>n</sub> 的增加和蒸腾速率的降低有关。由于水汽交换与 CO<sub>2</sub> 扩  
散途径中,所受的阻力的差异,即气孔阻力是水汽扩散的唯一重  
要限制因素,气孔的部分关闭会引起蒸腾的下降<sup>[42]</sup>。而 CO<sub>2</sub> 扩  
散除受到气孔阻力外,还受叶肉阻力的限制,并且这种叶肉阻力  
的限制常大于气孔阻力<sup>[43]</sup>,因此,大气 CO<sub>2</sub> 浓度的升高引起的  
胞间 CO<sub>2</sub> 的增多可以更多的补偿气孔导度降低所导致的 CO<sub>2</sub> 减  
少,使得 CO<sub>2</sub> 浓度升高时气孔导度的下降对蒸腾速率的影响明  
显要强于光合碳同化的影响,因此,本实验中 CO<sub>2</sub> 浓度升高,  
WUE 呈增加趋势,但光照条件不同,增幅并不一致。

#### 4 结论

在海南岛尖峰岭热带山地雨林中,对冠层树种盘壳栎叶片  
光合作用对高 CO<sub>2</sub> 浓度的短期响应研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度倍增可  
促进盘壳栎光合作用,主要表现在光饱和点提高,光补偿点降  
低,表观量子产量增加,日平均净光合速率提高和水分利用效率  
增加等,同时 CO<sub>2</sub> 浓度升高将导致气孔导度降低,气孔阻力增加。本实验结果与其它热带植物对高 CO<sub>2</sub> 浓度响应的野外研究  
结果一致,即 CO<sub>2</sub> 浓度升高将使植物的光合作用得到加强,但其光合参数影响程度并不一致,以光饱和光合速率(A<sub>sat</sub>)、量子产  
量(φ)和暗呼吸速率(R<sub>d</sub>)为主要参数,拟合 P<sub>n</sub> 随 PFD 变化的经验模型,效果极佳。下降调节(Downward regulation)机制对于  
光合作用行为中保持源库端平衡具有重要的作用,既可促进源端资源利用的最大化,同时库端光合产物的过度积累时的反馈调  
节又将限制光合作用的进行。由于植物这种对 CO<sub>2</sub> 浓度变化的适应性,使得植物对 CO<sub>2</sub> 浓度增长的反应变得复杂的多,限于实  
验条件,本文测定仅限于盘壳栎叶片对 CO<sub>2</sub> 浓度增长的瞬时或短期响应,未能对 CO<sub>2</sub> 浓度长期倍增条件下盘壳栎叶片的反应  
进行研究。因此,CO<sub>2</sub> 浓度倍增对盘壳栎光合生理生态特性的长期影响有待于进一步的深入研究,其光合作用行为对长期高  
CO<sub>2</sub> 浓度作用的响应机制也有待进一步的揭示。

#### References:

[1] Genthon C, Barnola J M, Raynaud D, *et al.* Vostok ice core: climatic response to CO<sub>2</sub> and forcing changes over the last climatic cycle. *Nature*, 1987, **329**: 414~418.

[2] Jeffrey D H, Richard B T. Leaf senescence and late-season net photosynthesis of sun and shade leaves of overstory sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) grown in elevated and ambient carbon dioxide concentrations. *Tree Physiology*, 2003, **23**:109~118.

[3] Gielen B, Calfapietra C, Sabatti M, *et al.* Leaf area dynamics in a closed poplar plantation under free-air carbon dioxide enrichment. *Tree Physiology*, 2001, **21**:1245~1255.

[4] Liu G, Han Y, Zhu J G, *et al.* Rice-wheat rotational FACE platform I. System structure and control. *Chinese J. Applied Ecology*, 2002, **13** (10):1253~1258.

[5] Han Y, Zhu J G, *et al.* Rice-wheat rotational FACE platform II. Data processing software package. *Chinese J. Applied Ecology*, 2002, **13** (10):1259~1263.

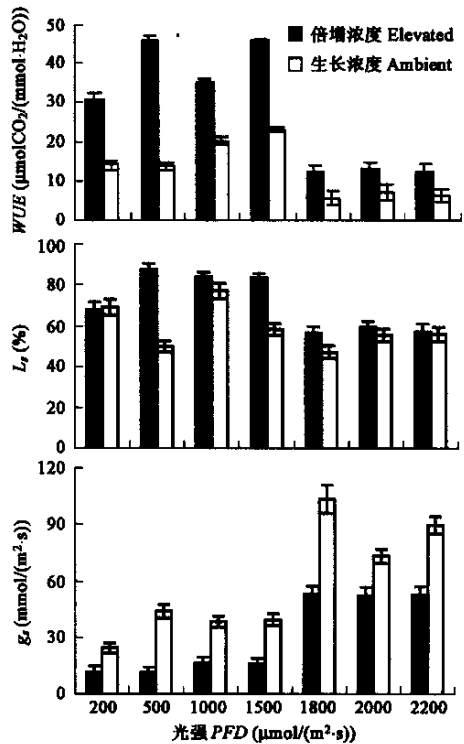


图5 CO<sub>2</sub> 生长浓度和倍增浓度下气孔导度(g<sub>s</sub>)、气孔限制值(L<sub>s</sub>)及水分利用效率(WUE)的变化

Fig. 5 g<sub>s</sub>, L<sub>s</sub> and WUE of *Castanopsis patelli formis* leaves at the ambient CO<sub>2</sub> and the elevated CO<sub>2</sub> concentration. Error bars are indicted by mean ± 1 SE (n=9)

- [6] Wang C R, Huang G H, Zhou Y M, *et al.* Effect of *Pinus sylvestris* seedlings density on net photosynthetic rate under elevated CO<sub>2</sub>. *Chinese J. Applied Ecology*, 2002, **13** (9):1195~1197.
- [7] Cure J D and Acock B. Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey. *Agric. For. Meteorol.*, 1986, **38**: 127~145.
- [8] Eamus D and Jarvis P G. The direct effects of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Adv. Ecol. Res.*, 1989, **19**: 1~55.
- [9] Pooter H. Intraspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO<sub>2</sub> concentration. *Vegetatio*, 1993, **104/105**: 77~97.
- [10] Ceulemans R and Mousseau M. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plants. *New Phytol.*, 1994, **127**: 425~446.
- [11] Gunderson C A and Wullschlegel S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO<sub>2</sub>: A broader perspective. *Photosyn. Res.*, 1994, **39**: 369~388.
- [12] Curtis P S. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant Cell Environ.*, 1996, **19**: 127~137.
- [13] Herrick J D and Thomas R B. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 779~786.
- [14] Jiang G M, Qu C M. Photosynthetic response of six woody species to elevated CO<sub>2</sub> in *Quercus liaotungensis* in the Beijing mountains areas. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(2):204~208.
- [15] Zhang X Q, Xu D Y, Zhao M S, *et al.* The responses of 17-years-old Chinese fir shoots to elevated CO<sub>2</sub>. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(3):390~396.
- [16] Li Y D, Wu Z M, Zeng Q B, *et al.* Estimation of community productivity and net CO<sub>2</sub> accumulation of a tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, **22**(2): 127~134.
- [17] Li Y D. Community characteristics of tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *J. of Tropical and Subtropical Botany*, 1997, **5**(1):18~26.
- [18] Jiang Y X, Lu J P. *Research on tropical forest ecosystem in Jianfengling, Hainan Island*. Beijing: Science Press, 1991. 18~29.
- [19] Huang Q, Li Y D, Zheng D Z, *et al.* Study on ecological series of tropical vegetation in Jianfengling, Hainan Island. *Acta Phytocologica Sinica*, 1986, **10**(2):90~105.
- [20] Chen B F, Li Y D, Lin M X, *et al.* Space-time character of CO<sub>2</sub> content in tropical mountain rain forest of Jianfengling, Hainan. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(12): 2089~2095.
- [21] Leverenz J W. Shade shoot structure of conifers and the photosynthetic response to light at two CO<sub>2</sub> partial pressures. *Funct. Ecol.*, 1995, **9**: 413~421.
- [22] Givnish T J. Adaptation to sun and shade: A whole plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1988, **15**: 63~92.
- [23] Lewis J D, Olszyk D and Dingey D T. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 243~252.
- [24] Luo T S, Li Y D, Chen D X, *et al.* The response of leaf gas exchange to environmental factors of a dominant tree species, *Endospermum chinense* in tropical regeneration forest. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(9):1765~1772.
- [25] Tolley L C and Strain B R. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and water stress on growth of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings. *Can. J. Bot.*, 1984, **62**: 2135~2139.
- [26] Cure J D and Acock B. Crop response to carbon dioxide doubling: a literature survey. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1996, **38**: 127~145.
- [27] Bunce J A. Stomatal conductance, photosynthesis and respiration of temperate deciduous tree seedlings grown outdoors at an elevated concentration of carbon dioxide. *Plant Cell Environ.*, 1992, **15**: 541~549.
- [28] Gorge V, Gerrant D and Dizengremel P. Photosynthesis, Rubisco activity and mitochondrial malate oxidation in pendunculate oak (*Quercus rober* L.) seedlings grown under present and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Ann. Sci. For.*, 1996, **53**:467~474.
- [29] Shen Y G, Shi J N and Xu D Q. *Dynamic photosynthesis*. Beijing: Science Press, 1998. 139~152.
- [30] Rey A, Jarvis P G. Long-term photosynthetic acclimation to increased atmospheric CO<sub>2</sub> concentration in young birch trees. *Tree Physiol.*, 1998, **18**:441~450.
- [31] Sun G C, Zhao P, Zeng X P, *et al.* Influence of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis and leaf nitrogen in process of photosynthetic carbon cycle in *Musa paradisica*. *Chinese J. Applied Ecology*, 2001, **12**: 429~434.
- [32] Sun G C, Zhao P, *et al.* Comparison of photosynthetic parameters in leaves of *Citrus grandis* grown under different forms of nitrogen source during photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub>. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(2): 251~258.

[33] Xu D Y. Advances in the research on the impacts of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment and climate change on forests. *World Forestry Research*, 1994, (2):26~32.

[34] Zeng Q B, Li Y D, Chen B F, *et al.* *The management and research on tropical forest ecosystem*. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997. 22~26.

[35] Cain S A. *Manual of vegetation analysis*. New York: Harper and Brothers, 1959. 1~50.

[36] Swaine M D, *et al.* The dynamics of tree populations in tropical forest: A review. *Journal of Tropical Ecology*, 1987, **3**: 359~366.

[37] Rey A and Jarvis P G. Growth response of young birch trees (*Betula pendula* Roth.) after four and a half years of CO<sub>2</sub> exposure. *Ann. Bot.*, 1997,**80**:809~816.

[38] Mott K A. Sensing of atmospheric CO<sub>2</sub> by plants. *Plant, Cell and Environment*, 1990, **13**: 731~737.

[39] Curtis P S. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees under elevated carbon dioxide. *Plant Cell Environ*, 1996, **19**:127~137.

[40] Ellsworth D S, Oren R, Huang C, *et al.* Leaf and canopy responses to elevated CO<sub>2</sub> in a pine forest under free air CO<sub>2</sub> enrichment. *Oecologia*, 1995, **104**:1~8.

[41] Eamus D and Jarvis P G. The direct effects of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial temperate forest. *Adv. Ecol. Res.*, 1989, **19**:1~55.

[42] Zhang X Q and Xu D Y. *Ecophysiological modeling on forest*. Beijing: China Science & Technology Press, 2002. 121~126.

[43] Teskely R O. Stomatal and nonstomatal limitation to net photosynthesis in *Pinus taeda* L. under different environment conditions. *Tree physiology*, 1986, **2**:131~142.

参考文献:

[ 4 ] 刘钢, 韩勇, 朱建国, 等. 稻麦轮作 FACE 系统平台 I. 系统结构与控制. 应用生态学报, 2002, **13** (10):1253~1258.

[ 5 ] 韩勇, 刘钢, 朱建国, 等. 稻麦轮作 FACE 系统平台 II. 系统控制和数据分析软件. 应用生态学报, 2002, **13** (10):1259~1263.

[ 6 ] 王琛瑞, 黄国宏, 周玉梅, 等. CO<sub>2</sub>浓度升高条件下长白赤松幼苗种植密度对净光合速率的影响. 应用生态学报, 2002, **13** (9):1195~1197.

[14] 蒋高明, 渠春梅. 北京山区辽东栎林中几种木本植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应. 植物生态学报, 2000, **24**(2): 204~208.

[15] 张小全, 徐德应, 赵茂盛, 等. CO<sub>2</sub> 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响. 生态学报, 2000, **20**(3): 390~396.

[16] 李意德, 吴仲民, 曾庆波, 等. 尖峰岭热带山地雨林群落生产和二氧化碳同化净增量德初步研究. 植物生态学报, 1998, **22**(2):127~134.

[17] 李意德. 海南岛尖峰岭热带山地雨林的群落结构特征. 热带亚热带植物学报, 1997, **5**(1):18~26.

[18] 蒋有绪, 卢俊培主编. 海南岛尖峰岭热带林生态系统研究. 北京: 科学出版社, 1991. 18~29.

[19] 黄全, 李意德, 郑德璋, 等. 海南岛尖峰岭地区热带植被生态系列研究. 植物生态学与地植物学报, 1986, **10**(2):90~105.

[20] 陈步峰, 李意德, 林明献, 等. 热带山地雨林 CO<sub>2</sub> 浓度环境的时空梯度特征. 生态学报, 2001, (12):2089~2095.

[24] 骆士寿, 李意德, 陈德祥, 等. 热带雨林恢复演替中优势树种黄桐气体交换对环境的响应. 生态学报, 2003, **23**(9):1765~1772.

[29] 沈允钢, 施教耐, 许大全. 动态光合作用. 北京: 科学出版社, 1998. 139~152.

[31] 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对香蕉光合作用及光合碳循环过程中叶片氮分配的影响. 应用生态学报, 2001,**12**: 429~434.

[32] 孙谷畴, 曾小平, 赵平, 等. 不同氮源下生长的桉树叶片光合参数对高浓度 CO<sub>2</sub> 驯化作用的比较. 生态学报, 2003, **23**(2): 251~258.

[33] 徐德应. 大气 CO<sub>2</sub> 增长和气候变化对森林的影响研究进展. 世界林业研究, 1994, (2): 26~32.

[34] 曾庆波, 李意德, 陈步峰, 等. 热带森林生态系统研究与管理. 北京: 中国林业出版社, 1997. 22~26.

[42] 张小全, 徐德应. 森林生长和产量生理生态模型. 北京: 中国科学技术出版社, 2002. 121~126.