

# 高浓度 CO<sub>2</sub> 对红松 (*Pinus koraiensis*) 针叶光合生理参数的影响

周玉梅, 韩士杰\*, 胡艳玲, 张海森, 郑俊强

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

**摘要:**以开顶箱内经过 6 个生长季高浓度 CO<sub>2</sub> 处理的原位土壤种植的红松幼树为实验对象, 研究了 500 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 对针叶光合作用及相应光合参数的影响。实地条件下测定了净光合速率 ( $P_N$ ) 对光合有效辐射 ( $PAR$ ) 及胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ ) 的响应曲线, 根据光合作用的生化模型, 推算出了 Rubisco 活性或数量限制的最大羧化速率 ( $V_{C_{max}}$ ) 和光饱和条件下由 RuBP 再生能力限制的最大电子传递速率 ( $J_{max}$ ), 以及表观量子产量 ( $AQY$ ) 和最大净光合速率 ( $P_{max}$ ) 等。500 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 使红松针叶的  $V_{C_{max}}$  降低了 4%,  $J_{max}$  和  $J_{max}/V_{C_{max}}$  比分别增加了 27% 和 18%, 均与对照差异不显著, 所以红松针叶经过 6 个生长季高浓度 CO<sub>2</sub> 处理仍未发生光合驯化。在各自生长条件下测定的  $P_N$ - $PAR$  响应曲线表明, 500 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 使  $P_{max}$  增加了 94%,  $AQY$  增加了 21%,  $P_{max}$  增长高于  $AQY$  和  $J_{max}$  的增加比例, 说明 500 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 使红松针叶对光的利用效率增强。500 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 下的最大气孔导度 ( $g_{s_{max}}$ ) 和最大蒸腾速率 ( $E_{max}$ ) 与对照比增加了一倍, 与  $P_{max}$  增加的幅度接近。500 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 下和对照条件下的  $C_i/C_a$  比均随环境 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_a$ ) 增加呈非线性下降趋势, 在较低  $C_a$  处 ( $C_a \leq 200 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), 500 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 使  $C_i/C_a$  比下降了 1% ~ 7%, 较高  $C_a$  处 ( $C_a \geq 300 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), 500 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 使  $C_i/C_a$  比增加了 5% ~ 20%。CO<sub>2</sub> 浓度变化会改变  $C_i/C_a$  比, 由于气孔的调节作用,  $C_i/C_a$  比最终还是要维持在一恒定范围, 且气孔对较低的 CO<sub>2</sub> 浓度更敏感。

**关键词:** 高浓度 CO<sub>2</sub>; 光合作用; 光合参数; 长期

文章编号: 1000-0933(2008)01-0423-07 中图分类号: Q142, Q945, Q948 文献标识码: A

## Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on photosynthetic parameters of *Pinus koraiensis* needles

ZHOU Yu-Mei, HAN Shi-Jie\*, HU Yan-Ling, ZHANG Hai-Sen, ZHENG Jun-Qiang

Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0423 ~ 0429.

**Abstract:** Photosynthesis and photosynthetic parameters of *Pinus koraiensis* saplings were determined after these saplings have been exposed to 500 mol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> for six growing seasons. The response curves of net photosynthetic rate ( $P_N$ ) versus photosynthetically active radiation ( $PAR$ ) and intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) were measured in situ. These response curves were then analysed using a biochemical model which described the limitations imposed by the amount and activity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase ( $V_{C_{max}}$ ) and by the rate of ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP)

**基金项目:** 国家自然科学基金项目资助 (30400051); 国家重点基础研究发展规划项目资助 (2002CB412502); 国家自然科学基金重点项目资助 (90411020)

**收稿日期:** 2006-04-14; **修订日期:** 2007-11-14

**作者简介:** 周玉梅 (1973 ~), 女, 吉林通榆人, 博士, 主要从事全球变化及植物生理生态学研究. E-mail: zhouyumei73@126.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hansj@iae.ac.cn

**Foundation item:** The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30400051), National Basic Research Program of China (No. 2002CB412502) and Project of Key program of the National Natural Science Foundation of China (No. 90411020)

**Received date:** 2006-04-14; **Accepted date:** 2007-11-14

**Biography:** ZHOU Yu-Mei, Ph. D., mainly engaged in global change and plant eco-physiology. E-mail: zhouyumei73@126.com

regeneration mediated by electron transport ( $J_{\max}$ ). In addition, apparent quantum yield ( $AQY$ ) and light-saturated photosynthetic rate ( $P_{\max}$ ) were calculated.  $V_{C_{\max}}$  of needles under  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  decreased by 4% compared with that in the control chamber.  $J_{\max}$  and  $J_{\max}/V_{C_{\max}}$  ratio of plants grown at the elevated  $\text{CO}_2$  concentration were 27% and 18% greater than those in the control chamber, respectively, but the differences in  $J_{\max}$  and  $J_{\max}/V_{C_{\max}}$  between the two treatments were not significant. There was no evidence of photosynthetic acclimation for needles of *Pinus koraiensis* after six growing seasons' exposure to  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$ .  $P_{\max}$  and  $AQY$  increased by 94% and 21% for plants grown at  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  according to  $P_N$ - $PAR$  response curves, respectively, compared with the plants in the control chamber. The proportionately greater increase in  $P_{\max}$  than  $AQY$  or  $J_{\max}$  indicates that saplings of *Pinus koraiensis* grown under  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  make more efficient use of light. Light-saturated stomatal conductance ( $g_{s_{\max}}$ ) and transpiration rate ( $E_{\max}$ ) doubled for plants grown and measured at elevated  $\text{CO}_2$  concentration. The magnitudes of increase in  $g_{s_{\max}}$  and  $E_{\max}$  were close to that in  $P_{\max}$ .  $C_i/C_a$  ratio declined non-linearly with increased  $\text{CO}_2$  concentration for plants grown at  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  and in the control chamber.  $C_i/C_a$  ratio decreased by 1% to 7% at low  $C_a$  ( $C_a \leq 200\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), but increased by 5% to 20% at high  $C_a$  ( $C_a \geq 300\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) for plants at elevated  $\text{CO}_2$ .  $\text{CO}_2$  concentration could change  $C_i/C_a$  ratio, but  $C_i/C_a$  ratio ultimately remained at a constant range as a result of stomatal adjustment. The response of  $C_i/C_a$  ratio to  $C_a$  suggested that stomatal sensitivity to  $\text{CO}_2$  was greater at low  $\text{CO}_2$  concentration than at high  $\text{CO}_2$  concentration.

**Key Words:** elevated  $\text{CO}_2$  concentration; photosynthesis; photosynthetic parameters; long-term

全球平均大气  $\text{CO}_2$  浓度已由工业革命前的  $280\mu\text{mol mol}^{-1}$  上升至  $370\mu\text{mol mol}^{-1}$ , 在长时间尺度上, 大气  $\text{CO}_2$  浓度即使发生较小变化, 也会对植物的碳代谢和生长发育产生影响<sup>[1]</sup>。光合作用是直接受  $\text{CO}_2$  浓度升高影响的关键生理过程<sup>[2]</sup>, 短期增加  $\text{CO}_2$  浓度会促进叶片的光合速率及 Rubisco (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase) 的羧化能力<sup>[3]</sup>, 但经过长期高浓度  $\text{CO}_2$  处理的植物体, 是否继续维持增加的光合能力还很难确定。一般来说, 早期盆栽条件下以树木幼苗为对象的实验, 由于存在养分、水分及根系系统限制, 常出现光合下调 (down-regulation) 或光合驯化 (photosynthetic acclimation), 后来在野外条件下以开顶箱 (OTCs) 或 FACE (Free-air carbon dioxide enrichment) 为操作平台的实验系统, 避免了早期实验条件的缺陷, 所得出的结论主要为未发生光合下调<sup>[3,4~6]</sup> 和发生光合下调<sup>[2,7,8]</sup>, 也有少数实验得出光合上调<sup>[9]</sup>。

最大羧化速率 ( $V_{C_{\max}}$ ) 和最大电子传递速率 ( $J_{\max}$ ) 是用来评价经过长期高浓度  $\text{CO}_2$  处理的植株光合驯化是否发生在生化水平的两个主要参数。Farquhar<sup>[10]</sup> 等 1980 年建立的 FvCB 模型是基于  $C_3$  植物光合作用的生化模型, 广泛应用于生理学和生态学研究领域, 包括  $\text{CO}_2$  浓度升高对植物影响的研究。根据此生化模型不仅可以推算出  $V_{C_{\max}}$  和  $J_{\max}$ , 还可说明是否发生光合驯化及发生驯化的程度<sup>[4]</sup>。所谓驯化 (allimation) 是指植物体生长在高浓度  $\text{CO}_2$  下所发生的一系列生理变化<sup>[11]</sup>, 光合驯化通常指光合下调 (down-regulation) 或光合能力丢失 (loss of photosynthetic capacity), 所以也有人称为负驯化 (negative allimation)<sup>[12]</sup>。

生长在高浓度  $\text{CO}_2$  下的 *Liquidambar styraciflua*,  $V_{C_{\max}}$  和  $J_{\max}$  与生长在大气条件下的对照植株比没有明显改变, 但最大净光合速率 ( $P_{\max}$ ) 明显增加<sup>[3]</sup>。在高于大气  $\text{CO}_2$   $200\mu\text{mol mol}^{-1}$  下生长的四种阔叶树 (*Acer rubrum*, *Carya glabra*, *Cercis canadensis*, *Liquidambar styraciflua*),  $V_{C_{\max}}$  没有明显变化,  $P_{\max}$  呈明显增加趋势<sup>[3,4]</sup>。也有一些不同的研究结果, Medlyn 等<sup>[2]</sup> 对 15 种欧洲森林树种进行整合分析表明,  $V_{C_{\max}}$  和  $J_{\max}$  大约降低了 10%, 二者降低的比例基本相等,  $V_{C_{\max}}$  与  $J_{\max}$  之比没有改变, 同时净光合速率下降 10% ~ 20%。经过 10a 高浓度  $\text{CO}_2$  处理的 *Lolium perenne*, 光合能力下调<sup>[8]</sup>, 发生光合下调的植物基本都伴随  $V_{C_{\max}}$  和  $J_{\max}$  降低<sup>[6]</sup>。

经过长期高浓度  $\text{CO}_2$  处理的植株, 在生理生化功能及形态结构上都会一定发生改变, 因此, 对光的捕获和利用能力也会随之发生变化。Leakey 等<sup>[13]</sup> 发现生长在高浓度  $\text{CO}_2$  下的 *Shorea leprosula*, 表观量子产量 (APQ) 和  $P_{\max}$  都明显高于大气条件下的值, 而且在所有光强下的光合速率都要比大气条件下的植株高。

为了评价长期高浓度 CO<sub>2</sub>处理对红松针叶光合能力的影响,测定了净光合速率对光强及胞间 CO<sub>2</sub>浓度的响应曲线。根据响应曲线和光合作用的生化模型,计算出在高浓度 CO<sub>2</sub>下潜在限制光合作用的相应参数——Rubisco 活性或数量限制的最大羧化速率  $V_{cmax}$ 和光饱和条件下由 RuBP 再生能力限制的最大电子传递速率  $J_{max}$ ,以及表观量子产量和最大净光合速率等。

## 1 材料与方 法

### 1.1 实验地及实验材料

实验在中国科学院长白山开放站内(E128°28'、N42°24'、海拔 736m)建立的开顶箱系统内进行,六角形开顶箱高 4.0m,对边长 4.2m,周围罩以 7mm 厚玻璃,箱顶端开放。自 1999 年起,对刚萌发的红松新生苗即开始昼夜进行 500  $\mu\text{molmol}^{-1}$  高浓度 CO<sub>2</sub>处理,至 2004 年,随植株的生长,已连续熏蒸 6 个生长季(5~9 月份),箱内 6 年生红松幼树,株距和行距均为 40cm,平均株高和根径分别为 34cm 和 0.907cm。实验地内有两个施放 500  $\mu\text{molmol}^{-1}$  CO<sub>2</sub>的开顶箱,两个接受大气 CO<sub>2</sub>的对照开顶箱,箱内 CO<sub>2</sub>浓度由 CO<sub>2</sub>分析仪定期监测调控。

### 1.2 实验方法

2004 年 8 月中旬,测定了生长在 500  $\mu\text{molmol}^{-1}$  CO<sub>2</sub>下及对照开顶箱内红松净光合速率对光强和胞间 CO<sub>2</sub>浓度的响应曲线,测定时,随机选取施放高浓度 CO<sub>2</sub>开顶箱及对照开顶箱内边缘及中间位置植株各 3 棵,测定部位为植株上部完全照光针叶,测定时间为 8:00~11:00。净光合速率( $P_N$ )、气孔导度( $g_s$ )、蒸腾速率( $E$ )、光合有效辐射( $PAR$ )、环境 CO<sub>2</sub>浓度( $C_a$ )、胞间 CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )等指标均由美国 LiCor 公司生产的 Li6400 便携式光合作用分析仪同步给出。

测定净光合速率对光合有效辐射的响应曲线( $P_N$ - $PAR$ )时,在各自生长 CO<sub>2</sub>浓度下采用从低到高光强顺序。测定净光合速率对 CO<sub>2</sub>浓度的响应曲线( $P_N$ - $C_i$ )时,饱和光强稳定在 1200  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,CO<sub>2</sub>浓度的控制顺序为 400、300、200、100、50、400、400、600、700、800  $\mu\text{molmol}^{-1}$ 。在每个光强或 CO<sub>2</sub>浓度下,针叶平衡大约 2~3min,待数值稳定后开始记录,启动仪器自动控温系统,保证测定过程中叶室温度及叶温在 25℃,饱和水汽压亏缺在 0.56~0.63kPa 范围内变化。

### 1.3 光合参数计算方法

#### 1.3.1 最大净光合速率及表观量子产量

光合速率与光合有效辐射的关系可表达成非直角双曲线:

$$\theta P^2 - P(\alpha \cdot PAR + P_{max}) + \alpha \cdot PAR \cdot P_{max} = 0$$

式中, $\theta$ 为曲面的凸率, $\alpha$ 为表观量子产量, $P_{max}$ 为最大净光合速率, $P$ 为总光合速率,由以上方程得出的合理解为方程(1), $P_N$ 为不包括光下呼吸速率( $R_d$ )的净光合速率,根据方程(1)可求出最大净光合速率和表观量子产量。

$$P_N = \frac{(\alpha \cdot PAR + P_{max}) - \sqrt{(\alpha \cdot PAR + P_{max})^2 - 4\theta \cdot \alpha \cdot PAR \cdot P_{max}}}{2\theta} - R_d \quad (1)$$

#### 1.3.2 最大羧化速率

根据 Farquhar 等<sup>[10]</sup>,在  $P_N$ - $C_i$ 响应曲线的较低胞间 CO<sub>2</sub>浓度下( $C_i < 200 \mu\text{molmol}^{-1}$ ),净光合速率主要受 Rubisco 活性和数量限制,在羧化速率限制条件下针叶的光合速率  $P_N$ 为

$$P_N = V_{cmax} \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c [1 + (O_i/K_o)]} - R_d \quad (2)$$

式中, $V_{cmax}$ 为最大羧化速率, $C_i$ 为胞间 CO<sub>2</sub>浓度, $\Gamma^*$ 为 CO<sub>2</sub>补偿点, $R_d$ 为光下呼吸速率,在温度为 25℃时,Rubisco 羧化和氧化反应的米氏常数  $K_c$ 和  $K_o$ 分别为 460  $\mu\text{bar}$ 和 330mbar,叶绿体羧化部位的氧分压  $O_i$ 为 210mbar<sup>[10]</sup>。

#### 1.3.3 最大电子传递速率

光合速率与胞间 CO<sub>2</sub>浓度的关系可表达成非直角双曲线

$$\theta P^2 - P(V_c \cdot C_i + J_{\max}) + V_c \cdot C_i \cdot J_{\max} = 0$$

式中,  $\theta$  为曲面的凸率,  $V_c$  为羧化速率,  $C_i$  为胞间  $\text{CO}_2$  浓度,  $J_{\max}$  为最大电子传递速率,  $P$  为总光合速率, 由以上方程得出的合理解为方程 (3),  $P_N$  为不包括光下呼吸 ( $R_d$ ) 的净光合速率。根据 Farquhar 和 von Caemmerer<sup>[14]</sup>, 在较高胞间  $\text{CO}_2$  浓度下 ( $C_i > 200$ ), RuBP 再生将受到限制, RuBP 再生又要取决于电子传递速率, 因此由 RuBP 再生限制下所达到的光合速率  $P_N$  为:

$$P_N = \frac{V_c C_i + J_{\max} - \sqrt{(V_c C_i + J_{\max})^2 - 4\theta \cdot V_c \cdot C_i \cdot J_{\max}}}{2\theta} - R_d \quad (3)$$

### 1.3.4 Rubisco 含量

根据 Hymus 等<sup>[15]</sup>, Rubisco ( $\text{mol m}^{-2}$ ) 含量可用公式 (4) 估算

$$\text{Rubisco}(\text{mol m}^{-2}) = (V_{c\max}/1000000)/(8 \times K_{\text{cat}}) \quad (4)$$

式中, 8 为 Rubisco 活化位点数量<sup>[16]</sup>,  $K_{\text{cat}}$  是每个活化位点的羧化能力, 取值  $3.3$ <sup>[17]</sup>。

## 2 实验结果

### 2.1 针叶净光合速率对光合有效辐射的响应

在各自生长  $\text{CO}_2$  浓度下测定的  $P_N$ -PAR 响应曲线表明, 当光强超过  $250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$  下的  $P_N$  增长较快, 光强达到  $700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 高浓度  $\text{CO}_2$  下及对照条件下的  $P_N$  增长缓慢, 渐近饱和 (图 1)。与对照相比,  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$  下的  $P_{\max}$  明显高于对照, 增加 94%, AQY 增加 21%, 差异不显著 ( $P > 0.05$ ),  $R_d$  增加了 7% (表 1)。由于  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$  下的 AQY 和  $P_{\max}$  均高于对照植株, 所以在任一光强下,  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$  下的  $P_N$  明显高于对照植株的  $P_N$ 。

### 2.2 针叶气孔导度和蒸腾速率对光合有效辐射的响应

$500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  下与对照条件下植株的  $g_s$  和  $E$  均随光强增加而缓慢增加, 二者的变化趋势基本保持一致, 高浓度  $\text{CO}_2$  明显增加了  $g_s$  和  $E$ , 在光强超过  $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  后, 对照条件下  $g_s$  和  $E$  的增长幅度均小于  $500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  下的  $g_s$  和  $E$ 。(图 2)。在近饱和和光强下 ( $\text{PAR}$  为  $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  下的  $g_{s\max}$  和  $E_{\max}$  与对照相比增加一倍 (表 1)。

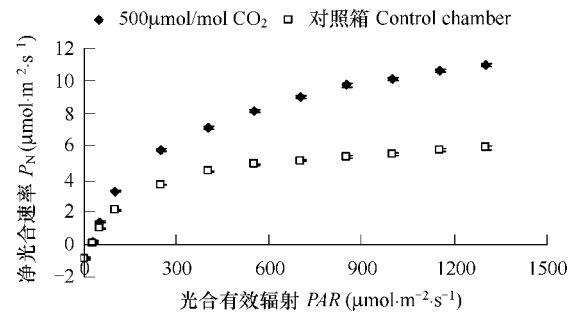


图 1  $500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  下和对照条件下针叶净光合速率 ( $P_N$ ) 对光合有效辐射 (PAR) 的响应曲线

Fig. 1 The response of net photosynthetic rate ( $P_N$ ) to photosynthetically active radiation (PAR) for *Pinus koraiensis* growing at  $500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  and in the control chamber

表 1 根据光响应曲线推算出的光合参数 (平均值  $\pm$  SE)

Table 1 Gas exchange parameters calculated from the response of photosynthetic rate to photosynthetically active radiation (means  $\pm$  SE)

项目 Item	$500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$	对照箱 (CK)
表观量子产量 AQY ( $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{ photon flux density}$ )	$0.040 \pm 0.002\text{a}$	$0.033 \pm 0.010\text{a}$
最大净光合速率 $P_{\max}$ ( $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$12.43 \pm 0.49\text{a}$	$6.40 \pm 0.42\text{b}$
暗呼吸速率 $R_d$ ( $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$0.91 \pm 0.03\text{a}$	$0.85 \pm 0.11\text{b}$
饱和光强下的气孔导度 $g_{s\max}$ ( $\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$0.185 \pm 0.004\text{a}$	$0.087 \pm 0.004\text{b}$
饱和光强下的蒸腾速率 $E_{\max}$ ( $\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$1.08 \pm 0.02\text{a}$	$0.51 \pm 0.02\text{b}$

同行中不同字母表示差异显著 ( $P < 0.5$ ) Different letters indicated significant difference at the same row ( $P < 0.5$ )

### 2.3 针叶净光合速率对 $\text{CO}_2$ 浓度的响应

$P_N$ - $C_i$  响应曲线在环境  $\text{CO}_2$  浓度为  $50 \sim 800 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  范围内测定完成,  $500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  下及对照下的  $P_N$  均随  $C_i$  的增加而增加, 任何  $C_i$  下,  $500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  下的  $P_N$  均高于对照 (图 3)。与对照相比,  $500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  使  $V_{c\max}$  降低了 4%,  $J_{\max}$  增加了 27% (表 2),  $J_{\max}$  增加和  $V_{c\max}$  下降导致  $500 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$  下

的  $J_{\max}/V_{C_{\max}}$  比增加了 18%, Rubisco 含量与  $V_{C_{\max}}$  成正相关, 所以  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下的 Rubisco 含量也下降了 4%。尽管生长在  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下的植株, 在任何胞间 CO<sub>2</sub> 浓度下的  $P_N$  值均明显高于对照植株, 但  $V_{C_{\max}}/J_{\max}$ 、 $J_{\max}/V_{C_{\max}}$  比及 Rubisco 含量与对照相比没有明显差异 ( $P > 0.05$ )。

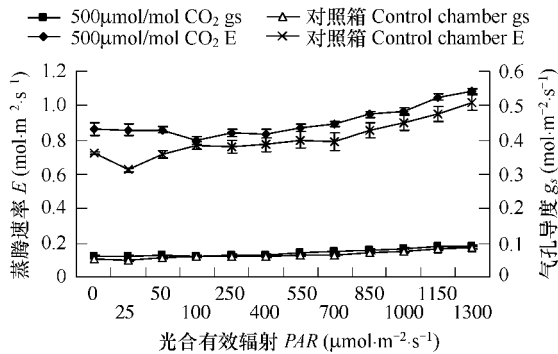


图2  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下与对照条件下针叶气孔导度( $g_s$ )和蒸腾速率( $E$ )对光合有效辐射( $PAR$ )的响应曲线

Fig. 2 The response of stomatal conductance ( $g_s$ ) and transpiration rate ( $E$ ) to photosynthetically active radiation ( $PAR$ ) for *Pinus koraiensis* growing at  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  and in the control chamber

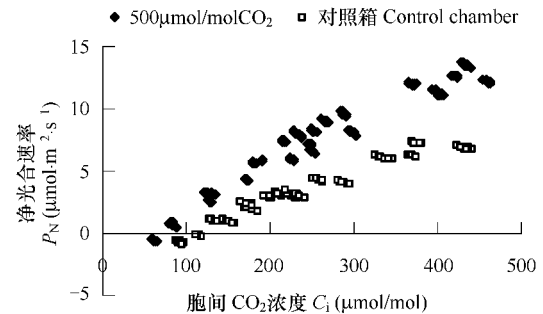


图3  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下和对照条件下针叶净光合速率( $P_N$ )对胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )的响应曲线

Fig. 3 The response curves of net photosynthetic rate ( $P_N$ ) to intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) were determined for *Pinus koraiensis* growing at  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  and in the control chamber

#### 2.4 针叶 $C_i/C_a$ 比和气孔导度随 CO<sub>2</sub> 浓度的变化

$500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下和对照条件下植株的  $C_i/C_a$  比随  $C_a$  增加呈非线性下降趋势, 在低  $C_a$  处 ( $C_a \leq 200\mu\text{mol mol}^{-1}$ ),  $C_i/C_a$  比随  $C_a$  增加迅速下降, 当  $C_a$  浓度大于  $300\mu\text{mol mol}^{-1}$  时,  $C_i/C_a$  比变化幅度较小, 波动范围在 0.5 ~ 0.6 之间(图 4)。  $C_a \leq 200\mu\text{mol mol}^{-1}$  时,  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下的  $C_i/C_a$  比降低了 1% ~ 7%,  $C_a \geq 300\mu\text{mol mol}^{-1}$  时,  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下的  $C_i/C_a$  比明显增加 ( $P < 0.5$ ), 较大的增长发生在  $C_a$  超过  $700\mu\text{mol mol}^{-1}$  时, 增加范围为 5% ~ 20%。在相同 CO<sub>2</sub> 浓度下,  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下  $g_s$  的均高于对照  $g_s$ ,  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下的  $g_s$  随  $C_a$  增加略呈降低趋势, 降低幅度不大, 对照条件下的  $g_s$  随  $C_a$  增加略增加, 彼此差异不显著。

#### 3 讨论

由于所研究的物种、物种年龄、实验条件及处理时间不同等原因, 光合作用对高浓度 CO<sub>2</sub> 的响应方式及响应程度有很大变化。  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  明显增加了红松幼树的最大净光合速率, 许多研究也都证实了高浓度 CO<sub>2</sub> 使光合速率增加, 本研究中红松最大净光合速率增长了 94%, 与 DeLucia 和 Thomas<sup>[4]</sup> 对 *Cercis canadensis* 的研究结果接近, 高于 Gunderson 和 Wullschlegel<sup>[18]</sup> 对 39 种树木的统计结果(生长并在高浓度 CO<sub>2</sub> 下测定的光合速率平均增加 44%)。  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  下光合速率明显增加主要与测定时较高的环境 CO<sub>2</sub> 浓度引起的光合底物浓度增加有关, 最大净光合速率增加会使植物固定更多的碳, 但暗呼吸速率增加无疑导致植物消耗的碳量增加, 正常情况下, 植物叶片并非一直处于光饱和条件下, 所以  $500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$  是否会增加红松的净碳含量还很难确定, 从以上结果我们可以判定净碳增加要小于最大净光合速率的增长比例。红松 A<sub>QY</sub> 和  $P_{\max}$  的变化趋势与 *Shorea leprosula* Miq. 对高浓度 CO<sub>2</sub> 的响应是一致的<sup>[13]</sup>,  $P_{\max}$  比 A<sub>QY</sub> 增加的比例大, 可能与高光强下 CO<sub>2</sub> 浓度是光合作用的主要限制因子有关<sup>[4]</sup>。

表 2 根据 CO<sub>2</sub> 响应曲线模拟的光合参数(平均值 ± SE)

Table 2 Modeled biochemical parameters based on analysis of photosynthetic rate to intercellular CO<sub>2</sub> concentration (means ± SE)

项目 Item	$500\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$	对照箱 CK
$V_{C_{\max}}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$20.33 \pm 0.99$	$21.11 \pm 2.08$
$J_{\max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$22.07 \pm 1.38$	$17.43 \pm 0.79$
$J_{\max}/V_{C_{\max}}$	$1.13 \pm 0.15$	$0.96 \pm 0.06$
Rubisco 含量 ( $10^{-6}\text{mol m}^{-2}$ )	$0.77 \pm 0.04$	$0.80 \pm 0.79$

气孔是  $\text{CO}_2$  和水汽进出叶片的通道,气孔行为直接调节外界  $\text{CO}_2$  进入胞间  $\text{CO}_2$  的量,在净光合速率增加的前提下,气孔导度、气孔频度和开度可能存在下降或升高等不同状态,因此,气孔对高浓度  $\text{CO}_2$  的响应更为复杂。森林树木气孔导度对高浓度  $\text{CO}_2$  的响应一般要比草本植物弱<sup>[19]</sup>,对 48 种树木的整合分析显示气孔导度平均降低了 11%,但差异并不显著<sup>[20]</sup>。500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$   $\text{CO}_2$  使红松  $g_{\text{max}}$  增加,与  $P_{\text{max}}$  增加比例接近。气孔导度降低会引起蒸腾速率的降低<sup>[21]</sup>,500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$   $\text{CO}_2$  下较高的气孔导度维持了相对较高的蒸腾速率,高浓度  $\text{CO}_2$  下与对照条件下蒸腾速率的变化与气孔导度的变化趋势基本一致。

$V_{\text{C}_{\text{max}}}$  降低是发生光合驯化的标志<sup>[8,13]</sup>,高浓度  $\text{CO}_2$  下红松的  $V_{\text{C}_{\text{max}}}$  虽然低于对照,但差异不显著,所以仍认为未发生光合驯化<sup>[22]</sup>。红松对高浓度  $\text{CO}_2$  的响应与 DeLucia 和 Thomas<sup>[4]</sup> 对 4 种树木 (*Acer rubrum*, *Carya glabra*, *Cercis canadensis*, *Liquidambar styraciflua*) 的研究结果相似,在高浓度  $\text{CO}_2$  条件下,这四种树木的  $P_{\text{max}}$  增加,增加的比例高于 AQY,且高浓度  $\text{CO}_2$  没有影响  $V_{\text{C}_{\text{max}}}$ ,  $J_{\text{max}}$  增加了 10%,低于红松 27% 的增加幅度。 $P_{\text{max}}$  比 AQY 和  $J_{\text{max}}$  增加的比例大说明高浓度  $\text{CO}_2$  使植物体更加有效地利用光<sup>[4]</sup>。 $\text{CO}_2$  浓度升高条件下,  $J_{\text{max}}$  和  $V_{\text{C}_{\text{max}}}$  的变化暗示着光合组织中的生化成分向着有利于光合作用方向重新分配资源<sup>[23]</sup>,  $V_{\text{C}_{\text{max}}}/J_{\text{max}}$  比降低表示在 Rubisco 上的资源分配下降<sup>[8]</sup>。*Quercus suber* 经过 4a 高浓度  $\text{CO}_2$  处理后, Rubisco 活性下降了 20%,与对照比差异不显著<sup>[24]</sup>,高于本研究中红松的下降比例 4%。*Liquidambar styraciflua* L. 经过 3a + 200  $\mu\text{mol mol}^{-1}$   $\text{CO}_2$  处理后,  $V_{\text{C}_{\text{max}}}$  和  $J_{\text{max}}$  没有明显改变,而且二者的比也没有受高浓度  $\text{CO}_2$  影响,保持相对恒定<sup>[3]</sup>,维持了 RuBP 再生与 Rubisco 羧化速率之间的平衡。从  $J_{\text{max}}$  和  $V_{\text{C}_{\text{max}}}$  的变化可以看出,红松并未发生光合驯化现象,但在生长条件下测得的  $P_{\text{max}}$  仍明显高于对照,这一结果与对 *Pinus taeda*、*Liquidambar styraciflua* L.、*Populus x euramericana* 的研究是一致的<sup>[3,6,25]</sup>。

无论是对高浓度  $\text{CO}_2$  下还是对照条件下的红松,当  $C_a$  超过 300  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  时,  $C_i/C_a$  比基本维持在一个恒定范围, Sage<sup>[23]</sup> 和 Drake 等<sup>[11]</sup> 认为在  $\text{CO}_2$  浓度升高条件下,即使有较高的  $C_a$ ,  $C_i/C_a$  比也不会有太大波动,与大气条件下的  $C_i/C_a$  比没有明显差异。本研究并不完全支持此结论,  $C_i/C_a$  比虽然在 0.5 ~ 0.6 之间波动,但 500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$   $\text{CO}_2$  使  $C_i/C_a$  比明显增加。红松  $C_i/C_a$  比随  $C_a$  的变化趋势及变化幅度与 *Betula alleghaniensis*、*Quercus rubra* 和 *Acer rubrum* 变化基本一致<sup>[26]</sup>,  $C_i/C_a$  比从 1.2 陡降至 0.6 左右,说明  $C_i/C_a$  比最终还是要维持在一恒定值,而气孔只对较低的  $\text{CO}_2$  浓度敏感<sup>[27]</sup>。500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$   $\text{CO}_2$  下的  $g_s$  随  $C_a$  增加略有下降,说明存在一定的气孔关闭或气孔限制现象,500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$   $\text{CO}_2$  下的  $C_i/C_a$  比在低  $C_a$  条件下低于对照,与  $V_{\text{C}_{\text{max}}}$  降低一致。在较高  $C_a$  下,高浓度  $\text{CO}_2$  使  $C_i/C_a$  比增加,与 *Picea abies* (L.) Karst.、*Pinus sylvestris* L.、*Fagus sylvatica* L. 和 *Populus trichocarpa* Torr. & Gray 的响应类似<sup>[5]</sup>。

红松幼树经过连续 6 个生长季高浓度  $\text{CO}_2$  处理后,光合能力未发生明显下调,且最大净光合速率仍高于对照植株,在未来大气  $\text{CO}_2$  浓度升高条件下,这对植株的生长及平衡大气  $\text{CO}_2$  浓度是有益的。高浓度  $\text{CO}_2$  虽然使红松针叶的气孔导度增加,但从气孔导度对  $\text{CO}_2$  浓度的响应及最后近似恒定的  $C_i/C_a$  比可以看出,在高浓度  $\text{CO}_2$  下仍存在一定的限制,通过气孔的生理调节作用来维持碳代谢的平衡。

## References:

- [1] Luomala E M, Laitinen K, Kellomäki S, et al. Variable photosynthetic acclimation in consecutive cohorts of Scots pine needles during 3 years of

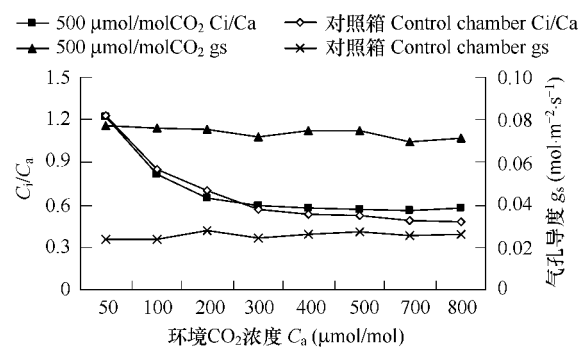


图 4 500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$   $\text{CO}_2$  下和对照条件下针叶  $C_i/C_a$  比和气孔导度 ( $g_s$ ) 随  $\text{CO}_2$  浓度的变化

Fig. 4 Change in the  $C_i/C_a$  ratio and stomatal conductance ( $g_s$ ) with increasing external  $\text{CO}_2$  concentration for *Pinus koraiensis* growing at 500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$   $\text{CO}_2$  and in the control chamber

- growth at elevated CO<sub>2</sub> and elevated temperature. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 645—660.
- [ 2 ] Medlyn B E, Badeck F W, de Pury D G G, *et al.* Effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters. *Plant, Cell & Environment*, 1999, 22: 1475—1495.
- [ 3 ] Sholtis J D, Gunderson C A, Norby R J, *et al.* Persistent stimulation of photosynthesis by elevated CO<sub>2</sub> in a sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) forest stand. *New Phytologist*, 2004, 162: 343—354.
- [ 4 ] DeLucia E H, Thomas R B. Photosynthetic responses to CO<sub>2</sub> enrichment of four hardwood species in a forest understory. *Oecologia*, 2000, 122: 11—19.
- [ 5 ] Sigurdsson B D, Roberntz P, Freeman M, *et al.* Impact studies on Nordic forests: effects of elevated CO<sub>2</sub> and fertilization on gas exchange. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32: 779—788.
- [ 6 ] Calfapietra C, Tulva I, Eensalu E, *et al.* Canopy profiles of photosynthetic parameters under elevated CO<sub>2</sub> and N fertilization in a poplar plantation. *Environmental Pollution*, 137: 525—535.
- [ 7 ] Lee T D, Tjoelker M G, Ellsworth D S, *et al.* Leaf gas exchange responses of 13 prairie grassland species to elevated CO<sub>2</sub> and increased nitrogen supply. *New Phytologist*, 2001, 150: 405—418.
- [ 8 ] Ainsworth E A, Davey P A, Hymus G J, *et al.* Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Lolium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE). *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 705—714.
- [ 9 ] Habash D Z, Paul M J, Parry M A J, *et al.* Increased capacity for photosynthesis in wheat grown at elevated CO<sub>2</sub>: the relationship between electron transport and carbon metabolism. *Planta*, 1995, 197: 482—489.
- [ 10 ] Farquhar C 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.
- [ 11 ] Drake B G, González-Meler M A, Long S P. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO<sub>2</sub>? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, 48: 609—639.
- [ 12 ] Arp W J. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO<sub>2</sub>. *Plant, Cell and Environment*, 1991, 14: 869—875.
- [ 13 ] Leakey A D B, Press M C, Scholes J D, *et al.* Relative enhancement of photosynthesis and growth at elevated CO<sub>2</sub> is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 1701—1714.
- [ 14 ] Farquhar G D and von Caemmerer S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O. *et al.* ed. *Encyclopaedia of Plant Physiology*. Vol. 12B. *Physiological Plant Ecology II: Water Relations and Carbon Assimilation*. Berlin: Springer Verlag, 1982. 549—587.
- [ 15 ] Hymus G J, Snead T G, Johnson D P, *et al.* Acclimation of photosynthesis and respiration to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> in two Scrub Oaks. *Global Change Biology*, 2002, 8: 317—328.
- [ 16 ] Raines C A, Lloyd J C, Dyer T A. Molecular biology of the C<sub>3</sub> photosynthetic carbon reduction cycle. *Photosynthesis Research*, 1991, 27: 1—14.
- [ 17 ] Woodrow I E, Berry J A. Enzymatic regulation of photosynthesis CO<sub>2</sub> fixation in C<sub>3</sub> plants. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1988, 39: 533—594.
- [ 18 ] Gunderson C A, Wullschlegel S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO<sub>2</sub>: a broader perspective. *Photosynthesis Research*, 1994, 39: 369—388.
- [ 19 ] Saxe H, Ellsworth D S, Heath J. Tree and forest functioning in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere. *New Phytologist*, 1998, 139: 395—432.
- [ 20 ] Curtis P S, Wang X. 1998. A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form and physiology. *Oecologia*, 2005, 113: 299—313.
- [ 21 ] Jarvis A J, Mansfield T A, Davies W J. Stomatal behaviour, photosynthesis and transpiration under rising CO<sub>2</sub>. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 639—648.
- [ 22 ] Garcia R L, Long S P, Wall G W, *et al.* Photosynthesis and conductance of spring-wheat leaves: field response to continuous free-air atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21: 659—669.
- [ 23 ] Sage R F. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO<sub>2</sub>: the gas exchange perspective. *Photosynthesis Research*, 1994, 39: 351—368.
- [ 24 ] Maroco J P, Breia E, Faria T, *et al.* Effects of long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 105—113.
- [ 25 ] Herrick J D, Thomas R. B. No photosynthetic down-regulation in sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua* L.) after three years of CO<sub>2</sub> enrichment at the Duke Forest FACE experiment. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24: 53—64.
- [ 26 ] Bauer G A, Berntson G M, Bazzaz F A. Regenerating temperate forests under elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition: comparing biochemical and stomatal limitation of photosynthesis. *New Phytologist*, 2001, 152: 249—266.
- [ 27 ] Maheral H, Reid C D, Polley H W, *et al.* Stomatal acclimation over a subambient to elevated CO<sub>2</sub> gradient in a C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> grassland. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 557—566.