

连续两个生长季大气 CO₂ 浓度升高对银杏希尔反应活力和叶绿体 ATP 酶活性的影响

赵天宏^{1,*}, 郭 丹¹, 王美玉², 徐 胜³, 何兴元³

(1. 沈阳农业大学农学院, 沈阳 110161; 2. 吉林省气象局科技减灾处, 吉林 130062;

3. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

摘要:近年来,随着温室气体浓度不断上升,有关 CO₂ 浓度升高对植物影响的研究已取得一定进展,但 CO₂ 浓度升高对植物光合作用的影响需要从生理生化水平上进一步深入的研究。以沈阳城市森林树种银杏(*Ginkgo biloba* L.)为研究对象,利用开顶式气室研究连续两个生长季大气 CO₂ 浓度升高对银杏光合特性的影响。结果表明,在大气 CO₂ 浓度为 700 μmol·mol⁻¹ 条件下,与对照相比,第 1 个生长季 CO₂ 处理的银杏叶片净光合速率极显著增加($P < 0.01$),希尔反应活力极显著增大($P < 0.01$)、Ca²⁺/Mg²⁺-ATP 酶活性显著($P < 0.05$)或极显著增强($P < 0.01$)、光合产物淀粉的含量极显著增多($P < 0.01$);第 2 个生长季 CO₂ 处理的银杏叶片净光合速率显著增加($P < 0.05$),希尔反应活力在通气 60d 时极显著($P < 0.01$)增大,Ca²⁺/Mg²⁺-ATP 酶活性在处理 30d 时显著降低($P < 0.05$),淀粉含量增多。与第 1 个生长季相比,第 2 个生长季 CO₂ 处理的银杏叶片净光合速率降低,希尔反应活力减小,Ca²⁺/Mg²⁺-ATP 酶活性减弱,叶绿素含量增多,淀粉含量减少。试验中出现了光合适应现象。

关键词:CO₂ 浓度升高;连续两个生长季;银杏;希尔反应活力;Ca²⁺/Mg²⁺-ATP 酶活性;光合适应现象

文章编号:1000-0933(2009)03-1391-07 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Effects of elevated atmospheric CO₂ on Hill's reaction activity and Ca²⁺/Mg²⁺-ATPase activity of *Ginkgo biloba* L. in two consecutive growth seasons

ZHAO Tian-Hong^{1,*}, GUO Dan¹, WANG Mei-Yu², XU Sheng³, HE Xing-Yuan³

1 College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China

2 Department of Scientific and Technological Development and Disaster Mitigation, Jilin Province Meteorological Administration, Changchun 130062, China

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

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1391 ~ 1397.

Abstract: As the greenhouse gas has been increasing continually in recent years, the studies on effects of elevated CO₂ concentration on plants have already obtained some results, while the effects of plant photosynthesis on physiological and biochemical level should be investigated further. The main photo-physiological characteristics of urban forest species *Ginkgo biloba* L. in Shenyang were analyzed in open-top chambers under elevated CO₂ concentration in two consecutive growth seasons. The results indicated that in the first growth season the leaf net photosynthetic rates($P < 0.01$), Hill's reaction activity($P < 0.01$), Ca²⁺/Mg²⁺-ATPase activity($P < 0.05$ or $P < 0.01$) and starch contents($P < 0.01$) all increased under elevated CO₂ concentration($(700 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) compared with the control. In the second growth season the leaf net photosynthetic rates($P < 0.05$) and starch contents($P < 0.01$) both increased compared with the control, Hill's reaction activity($P < 0.01$) increased on the 60th day of exposure, Ca²⁺/Mg²⁺-ATPase activity($P < 0.05$) decreased on 30th day of exposure. Compared with the first season, the leaf net photosynthetic rates, Hill's reaction activity, Ca²⁺/Mg²⁺-ATPase activity, starch contents all decreased under elevated CO₂ concentration, but chlorophyll contents increased. There was

基金项目:国家自然科学基金重点资助项目(90411019);国家自然科学基金资助项目(30500069);辽宁省教育厅科学技术研究资助项目(05L408)

收稿日期:2008-01-25; 修订日期:2008-07-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zth1999@163.com

photosynthetic acclimation to elevated CO₂ concentration under two consecutive growth seasons in this experimentation.

Key Words: elevated CO₂ concentration; two consecutive growth seasons; *Ginkgo biloba* L.; Hill's reaction activity; Ca²⁺/Mg²⁺-ATPase activity; photosynthetic acclimation

工业革命以来,大气中 CO₂ 浓度上升近 38%,现在已达到约 370 μmol·mol⁻¹,预计 21 世纪中叶达到 550 μmol·mol⁻¹,21 世纪末将超过 700 μmol·mol⁻¹ [1]。CO₂ 是植物进行光合作用的底物,大气 CO₂ 浓度的升高直接影响植物的光合特性及生理生态指标。蒋跃林等 [2] 对 28 种园林植物的研究表明,在高 CO₂ 浓度处理下,它们的净光合速率平均提高 31.2%,气孔导度降低 16.5%。王玉涛等 [3] 对北京地区 4 种阔叶树的光合作用研究表明,在 CO₂ 浓度加倍条件下银杏的光合速率明显增大。王美玉等 [4] 的研究表明,CO₂ 浓度升高条件下银杏和油松 (*Pinus tabulaeformis* Carr.) 的可溶性糖和淀粉及蛋白含量都有不同程度的增加。

由于不同植物对 CO₂ 浓度的敏感程度或者敏感时间不同,CO₂ 浓度对植物光合作用的影响表现在短期和长期的不同,在大多数情况下“长期”是指几个星期至几个月,短期是指瞬时至几分钟至几个小时 [5]。Sage 指出,在短期实验中(几分钟到几天),高 CO₂ 浓度明显提高植物叶片的光合速率,但是长期暴露在高 CO₂ 浓度下光合作用会下降 [6]。Gunderson 等人将这种因长期生活在高浓度 CO₂ 下导致植物光合能力下降的现象称为对 CO₂ 的光合适应现象(photosynthetic acclimation) [7]。本文以沈阳市城市森林的主要组成树种和常用绿化树种之一的银杏(*Ginkgo biloba* L.) [8] 为研究对象,通过比较分析两个生长季之间银杏希尔反应活力和叶绿体 ATP 酶活性的变化,来研究连续两个生长季 CO₂ 浓度升高对银杏树种的影响以及其对环境的反馈适应,以期对未来全球气候变化条件下沈阳市城市森林树种的选育提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验区坐落于中国科学院沈阳生态所树木园(41°46'N,123°26'E),是沈阳市人口密集的商业文化中心地带。

试验主要设备为 6 个开顶式气室(直径 4 m,高 3 m,玻璃室壁的正八边形)及与其配套的通气、通风控制设备,主要包括 CO₂ 红外传感器(森尔,瑞典)实时监控开顶箱内 CO₂ 浓度、温湿度传感器记录开顶箱内温湿度数据、以及数据分析与自动控制充气系统。

试验设两个处理:CO₂ 浓度升高((700 ± 20) μmol·mol⁻¹)和对照(OTC 中自然条件,约 370 μmol·mol⁻¹)。每个处理设 3 次重复。选取 6 年生银杏为试验对象,连续两个生长季进行熏蒸试验,于 2006 年 4 月初将其移栽至开顶箱内,常规管理。2006 年 6 月 17 日开始每日 24 h 不间断通气,9 月 30 日停止供气,分别在通气 0、20、40、60、80 d 和 100 d 取样。经冬季休眠后,第 2 年春季恢复生长,于 2007 年 6 月 20 日开始继续熏蒸试验(距 2006 年 6 月 17 日约 360 d),9 月 30 日停止通气,分别在通气 0、30、60 d 和 90 d 取样。每次取样均在 9:00 左右,选取银杏上部全展叶片,保温箱冰浴保存。当天开始试验,同步测定了各处理银杏光合作用的相关生理指标。采用 LI-6400 系列便携式光合作用测定仪测定银杏净光合速率,在取样当天 9:00 ~ 11:00,从顶叶向下数第 3 片至第 4 片完全展开叶,在 PAR = 1000 μmol·m⁻²·s⁻¹、环境 CO₂ 浓度、温度下原位测定,每次每个处理选取固定的 3 株各测定 1 片叶,每片叶读取数据 3 次,取 9 个数据进行统计分析。

1.2 测定方法

(1) 净光合速率 利用 LI-6400 系列便携式光合作用测定仪在各处理生长环境和对照环境中于 9:00 ~ 11:00 测定完成。

(2) 希尔反应活力的测定 邻菲罗啉盐酸盐比色法 [9]。

(3) Ca²⁺/Mg²⁺-ATPase 活性的测定 [10]

取 2g 叶片,加 5ml 预冷的叶绿体提取液研磨,再加 5ml 预冷的提取液后 4 层纱布过滤,滤液以 500

$r \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 1min, 将上清液再以 $3000 r \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 2min, 弃上清, 向沉淀中加入少量提取液制成叶绿体悬浮液放入冰箱备用。

Ca^{2+} -ATPase 的测定: 取已制备好的叶绿体悬浮液 0.1 ml, 加入 0.8 ml 激活液 (pH8.0 的 $0.25 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Tris-HCl 缓冲液 0.2 ml, $20 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ EDTA 0.2 ml, $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ATP 0.2 ml, $2 \text{ mg} \cdot \text{ml}^{-1}$ 的胰蛋白酶 0.2 ml), 摇匀后 64°C 水浴中保温 4min。冷却后吸取 0.5 ml, 加入 0.5 ml 反应液 ($0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Tris-HCl 缓冲液 0.1 ml, $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ATP 0.1 ml, $0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 0.1 ml, H_2O 0.2 ml), 在 37°C 水浴保温 10min 后进入终止反应阶段。

Mg^{2+} -ATPase 的测定: 取已制备好的叶绿体悬浮液 0.1 ml, 加入 0.8 ml 激活液 (pH8.0 的 $0.25 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Tris-HCl 缓冲液 0.2 ml, $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 0.2 ml, $0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MgCl_2 0.2 ml, $0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ DTT 0.2 ml)。摇匀后光照活化 5min, 再加入 0.1 ml ATP 摇匀, 于 37°C 水浴保温 5min 后进入终止反应阶段。

终止反应阶段: 加入 20% 的三氯乙酸 0.2 ml 终止反应, 然后 $3000 r \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 5min。吸取上清液 0.5 ml, 加入硫酸亚铁-钼酸铵 2 ml, 蒸馏水 2.5 ml。摇匀后放置 30min, 在 660 nm 波长下测定吸光度。

(4) 淀粉含量的测定 蒽酮法^[11]。

(5) 叶绿素含量的测定

取 0.05g 叶片, 剪碎后浸泡在 10ml 80% 丙酮溶液中 24h, 浸泡液为待测液。之后于 646nm 和 663nm 处测定待测液的光密度, 根据 Lichtenthaler HK & Wellburn AR 的修正公式 $C_a = 12.21D_{663} - 2.81D_{646}$; $C_b = 20.13D_{646} - 5.03D_{663}$ 计算叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素总量^[12]。

2 结果分析

2.1 对银杏叶片净光合速率的影响

银杏叶片净光合速率在两个生长季 CO₂ 浓度升高条件下的变化如图 1 所示, CO₂ 处理的银杏叶片净光合速率在第 2 个生长季小于第 1 个生长季。在第 1 个生长季中, 与对照相比, CO₂ 处理的银杏叶片净光合速率的增幅为 14.85% ~ 101.53%, 并且在通气 20d 时增加显著 ($P < 0.05$), 通气 40d 时增加极显著 ($P < 0.01$), 此后一直呈极显著增加。而在第 2 个生长季中, CO₂ 处理的银杏叶片净光合速率的增幅为 12.25% ~ 61.14%, 并且在通气 30d 和 90d 时增加显著 ($P < 0.05$), 而通气 60d 时增加极显著 ($P < 0.01$)。

2.2 对银杏叶片希尔反应活力的影响

如图 2 所示, 银杏叶片第 2 个生长季未通气时的希尔反应活力接近第 1 个生长季, 但当通气后, 银杏叶片希尔反应活力明显下降, 说明连续两年的通气对银杏叶片的希尔反应活力影响较大。与对照相比, 第 1 个生长季 CO₂ 处理提高了银杏叶片的希尔反应活力, 提升幅度为 10.55% ~ 46.56%, 且在通气 20d 时就达到了极显著水平 ($P < 0.01$), 此后一直呈极显著增加; 而在第 2 个生长季通气后银杏叶片的希尔反应活力增幅为 1.25% ~ 74.83%, 且通气 60d 时达到极显著 ($P < 0.01$)。

2.3 对银杏叶片 $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ ATPase 的影响

图 3 表明, 第 1 个生长季银杏叶片 Ca^{2+} -ATP 酶活性表现为先增加后减少, 而第 2 个生长季未通气时较前 1 个生长季通气结束时稍有增加, 之后则明显下降, 说明连续通气对银杏叶片 Ca^{2+} -ATP 酶活性影响较大, 第 2 个生长季通气后的 Ca^{2+} -ATP 酶活性明显低于第 1 个生长季。与对照相比, 第 1 个生长季 CO₂ 处理的银杏叶片的 Ca^{2+} -ATP 酶活性增加幅度为 11.54% ~ 39.06%, 且通气 100d 时达到显著 ($P < 0.05$), 通气 20、40、60d

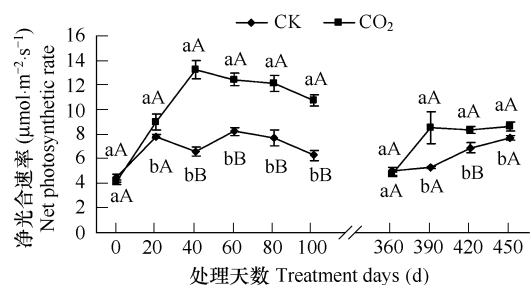


图 1 连续两个生长季 CO₂ 浓度升高银杏叶片净光合速率的变化
Fig. 1 Effects of elevated CO₂ on net photosynthetic rate of *G. biloba* leaves in two consecutive growth seasons

图中小写字母和大写字母分别表示 5% 水平和 1% 水平差异显著性, 字母不同代表差异显著; 图中 0 ~ 100d 为第 1 个生长季, 360 ~ 350d 为第 2 个长季; 下同 Litter letters and capital letters indicate significant difference at 5% and 1%, different letters indicate significant difference; The first season is form 0 to 100 days, while the second season is form 360 to 450 days in the graph, the same below

时均达到极显著 ($P < 0.01$);而在第2个生长季,除通气30d时有所减少,其余时期 CO_2 处理均使银杏叶片的 Ca^{2+} -ATP酶活性显著增强 ($P < 0.05$),增加幅度为42.83%~63.39%。

如图4所示,第1个生长季银杏叶片 Mg^{2+} -ATP酶活性表现为先增加后减少,而第2个生长季未通气时较前一个生长季通气结束时稍有增加,之后则下降明显,说明与 Ca^{2+} -ATP酶活性变化相同,连续通气对银杏叶片 Mg^{2+} -ATP酶活性影响较大。与对照相比,第1个生长季 CO_2 处理使银杏叶片的 Mg^{2+} -ATP酶活性增强,增加幅度为5.43%~23.85%,且通气20、60、100d时增加显著 ($P < 0.05$),通气40d和80d时达到极显著 ($P < 0.01$)。在第2个生长季未通气和通气90d时, CO_2 处理的银杏叶片 Mg^{2+} -ATP酶活性均增加,且增加显著 ($P < 0.05$),增幅为34.72%~43.6%;而通气30和60d时, CO_2 处理的银杏叶片 Mg^{2+} -ATP酶活性降低且显著 ($P < 0.05$),表明第2个生长季 CO_2 处理对银杏叶片的影响大于第1个生长季。

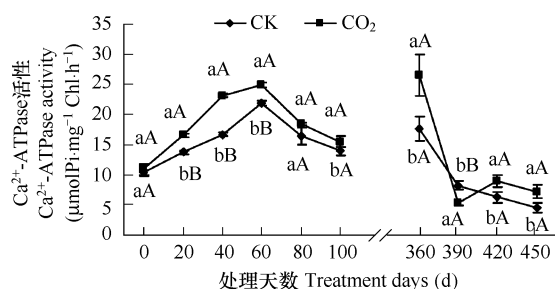


图3 连续两个生长季 CO_2 浓度升高银杏叶片 Ca^{2+} -ATPase 活性的变化

Fig.3 Effects of elevated CO_2 on Ca^{2+} -ATPase activity of *G. biloba* leaves in two consecutive growth seasons

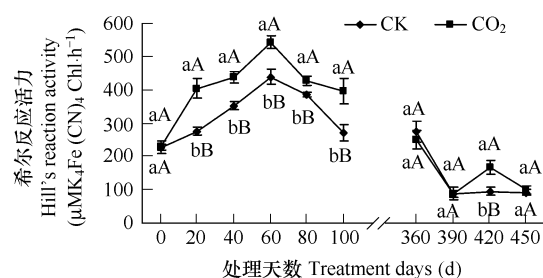


图2 连续两个生长季 CO_2 浓度升高银杏希尔反应活力的变化
Fig.2 Effects of elevated CO_2 on Hill's reaction activity of *G. biloba* leaves in two consecutive growth seasons

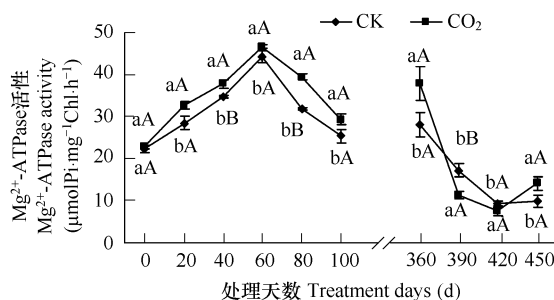


图4 连续两个生长季 CO_2 浓度升高银杏叶片 Mg^{2+} -ATPase 活性的变化

Fig.4 Effects of elevated CO_2 on Mg^{2+} -ATPase activity of *G. biloba* leaves in two consecutive growth seasons

2.4 对银杏叶片光合产物——淀粉的影响

从图5中可以看出,银杏叶片淀粉含量的变化为 CO_2 处理 > CK处理。与对照相比,在第1个生长季 CO_2 处理使银杏叶片的淀粉含量增加明显,且在通气20d时就达到了极显著水平 ($P < 0.01$),且此后一直呈极显著增加,其提升幅度为44.42%~78.25%。而在第2个生长季通气后, CO_2 处理的银杏叶片淀粉含量也大于对照,其增加幅度为17.84%~26.17%。这说明连续两个生长季的通气对银杏叶片淀粉含量的影响较大。

2.5 对银杏叶片叶绿素含量的影响

如表1所示,在第1个生长季 CO_2 处理下银杏叶片 Chla 、 Chlb 和 $\text{Chl}(a+b)$ 含量变化不大,而在第2个生长季则明显高于对照。与对照相比,叶绿素a在第1个生长季的增幅为1.14%~7.88%,且在通气20d时增加显著 ($P < 0.05$);在第2个生长季与对照相比增加明显,其增幅为8.62%~20.48%,且在通气30d达到显

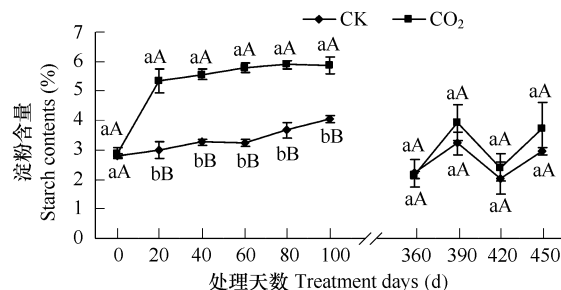


图5 连续两个生长季 CO_2 浓度升高银杏叶片淀粉含量的变化
Fig.5 Effects of elevated CO_2 on starch contents of *G. biloba* leaves in two consecutive growth seasons

著($P < 0.05$),此后一直呈显著增加。叶绿素 b 在 CO₂处理下的变化较复杂,在第 1 个生长季处理 20、40、80d 和 100d 时淀粉含量略有降低,在处理 60d 和第 2 个生长季时银杏叶片叶绿素含量均高于对照处理,增幅为 4.22% ~ 48.29%。叶绿素(a + b)的含量是由叶绿素 a 和叶绿素 b 共同决定的,与对照相比,在第 1 个生长季除处理 40d 时稍有降低,其它处理时间均高于对照,且增幅为 1.18% ~ 4.73%;而第 2 个生长季 CO₂处理明显高于对照,其增幅在 13.58% ~ 39.27%,且处理 30d 时达到显著($P < 0.05$),此后一直呈显著增加。而叶绿素 a/b 只有在 20、40、80、100d 时 CO₂处理高于对照,其它时间均小于对照。说明叶绿素 b 在第 2 个生长季的变化趋势大于叶绿素 a。

表 1 连续两个生长季 CO₂ 浓度升高银杏叶片叶绿素含量的变化
Table 1 Effects of elevated CO₂ on chlorophyll content of *G biloba* leaves in two consecutive growth seasons

处理时间 Treatment time(d)	处理 Treatment	Chla (mg·g ⁻¹ FW)	Chlb (mg·g ⁻¹ FW)	Chl(a + b) (mg·g ⁻¹ FW)	Chla/Chlb
0	CK	1.174 ± 0.009aA	0.330 ± 0.017bA	1.504 ± 0.026aA	3.559 ± 0.147aA
	CO ₂	1.177 ± 0.019aA	0.362 ± 0.008aA	1.539 ± 0.014aA	3.257 ± 0.122aA
20	CK	1.355 ± 0.032bA	0.427 ± 0.017bB	1.782 ± 0.021aA	3.174 ± 0.197bB
	CO ₂	1.498 ± 0.078aA	0.320 ± 0.023aA	1.819 ± 0.096aA	4.683 ± 0.196aA
40	CK	1.426 ± 0.021aA	0.471 ± 0.018aA	1.897 ± 0.039aA	3.027 ± 0.067bA
	CO ₂	1.442 ± 0.017aA	0.439 ± 0.019aA	1.881 ± 0.035aA	3.291 ± 0.106aA
60	CK	1.668 ± 0.013aA	0.339 ± 0.005aA	2.007 ± 0.013aA	4.919 ± 0.083aA
	CO ₂	1.718 ± 0.044aA	0.353 ± 0.018aA	2.072 ± 0.059aA	4.867 ± 0.167aA
80	CK	1.169 ± 0.079aA	0.400 ± 0.039aA	1.569 ± 0.117aA	2.928 ± 0.098bA
	CO ₂	1.263 ± 0.120aA	0.380 ± 0.016aA	1.643 ± 0.132aA	3.320 ± 0.224aA
100	CK	1.101 ± 0.074aA	0.448 ± 0.026aA	1.549 ± 0.079aA	2.462 ± 0.210aA
	CO ₂	1.150 ± 0.023aA	0.422 ± 0.021aA	1.567 ± 0.040aA	2.716 ± 0.100aA
360	CK	1.343 ± 0.190aA	0.323 ± 0.076aA	1.666 ± 0.264aA	4.215 ± 0.427aA
	CO ₂	1.518 ± 0.071aA	0.375 ± 0.047aA	1.893 ± 0.111aA	4.077 ± 0.369aA
390	CK	1.463 ± 0.086bA	0.347 ± 0.066bA	1.810 ± 0.152bA	4.278 ± 0.505aA
	CO ₂	1.889 ± 0.143aA	0.486 ± 0.042aA	2.375 ± 0.186aA	3.889 ± 0.051aA
420	CK	1.509 ± 0.205bA	0.549 ± 0.031bA	2.058 ± 0.236bA	2.739 ± 0.225aA
	CO ₂	1.919 ± 0.082aA	0.704 ± 0.050aA	2.623 ± 0.131aA	2.728 ± 0.079aA
450	CK	1.652 ± 0.194bA	0.799 ± 0.117bA	2.451 ± 0.306bA	2.075 ± 0.111aA
	CO ₂	2.229 ± 0.168aA	1.185 ± 0.116aA	3.414 ± 0.284aA	1.884 ± 0.045aA

3 结论与讨论

光合速率是植物对高 CO₂浓度响应最直接最敏感的指标之一。几乎所有的短期试验中,植物的光合能力随 CO₂浓度升高而增加,虽然由于植物品种及光合途径的不同而有所差异。但也有研究表明,长期高 CO₂浓度下生长的植物会发生光合适应现象^[13]。目前关于光合适应的原因可能主要表现在以下几个方面:碳水化合物过量积累,光合电子传递链中质体醌与过氧化氢(H₂O₂)的氧化还原信号对光合作用发生反馈抑制;核酮糖 1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)的含量及其活性下降;气孔状态发生变化等^[14]。本试验中高 CO₂浓度下各个测定时期银杏的净光合速率始终高于对照,第 1 个生长季后期虽然稍有降低但基本持平,而第 2 个生长季的净光合速率则明显低于第 1 个生长季的值,即银杏叶片在第 2 个生长季的光合作用下降,出现了一些试验中所出现的光合适应现象。这可能是由于一个生长季的试验处理时间较短,尽管高 CO₂浓度下银杏的光合产物淀粉的含量明显增加,但在夜间已被迅速利用和转移,还没有积累到对光合作用进行反馈抑制的程度。而第 2 个生长季高 CO₂浓度下银杏的淀粉含量继续积累,进而导致其净光合速率也随之下降。

随着 CO₂浓度升高,植物单位鲜重叶片的叶绿素含量增多,从而提高叶绿体对光能的吸收和激发能在 PSI 和 PSII 之间的分配调节能力。在本试验中,第 1 个生长季银杏的叶绿素含量、Chla/b 值提高,说明 CO₂浓度

升高有利于银杏 Chla 的合成,作为天线色素和反应中心色素,其含量提高意味着叶绿素吸收和传递光能的能力增强;在第 2 个生长季中银杏叶片叶绿素含量和 Chla/b 值也有提高,并且明显高于第 1 个生长季的值,而第 2 个生长季的叶片净光合速率却低于第 1 个生长季的,这说明银杏叶片的叶绿素含量是净光合速率提高的原因之一,但不是限定因子,这与 Garbutt K 等^[15]对树木的研究结果一致。

Hill 反应活力是表明叶片光合作用光反应阶段的光化学活力的一个重要指标,反映了 PS II 结构、功能完整性与电子传递效率。本试验中,第 1 个生长季 CO₂ 浓度升高显著提高了银杏叶片的 Hill 反应活力,说明高 CO₂ 浓度促进了银杏叶绿体的光化学反应,使 Hill 反应加速,也就促进了水的光解和放氧,从而使 PS II 电子传递效率增加,光合作用增强;而第 2 个生长季银杏叶片的 Hill 反应活力明显低于第 1 个生长季的值,说明长期 CO₂ 处理使银杏叶片的 Hill 反应活力降低,光合作用减弱。植物叶绿体的 ATP 酶是光合磷酸化的偶联因子,在 ATP 的合成中起关键作用,其活性大小反映了植物光合磷酸化的程度。与 Hill 反应活力变化相一致,第 1 个生长季 CO₂ 浓度升高条件下,银杏的叶绿体 Ca²⁺/Mg²⁺-ATP 酶活性增强,这意味着银杏光合磷酸化的增强,说明 CO₂ 浓度升高对银杏光合作用的促进作用与电子传递和光合磷酸化过程密切相关,从而推动 CO₂ 同化的进行;而在第 2 个生长季中银杏的叶绿体 Ca²⁺/Mg²⁺-ATP 酶活性明显低于第 1 个生长季的值,这意味着银杏叶片光合磷酸化减弱,说明连续两个生长季 CO₂ 浓度升高会使银杏光合作用减弱,即出现光合适应。

此外,气孔导度也是限制植物光合作用的指标之一^[16],本文仅从银杏的光合特性方面着手研究,关于气孔导度方面还需进一步研究。周玉梅^[17]对长白山 3 种树木幼苗的研究表明,前 2 个生长季高浓度 CO₂ 处理下红松 (*Pinus koraiensis* sieb. etzucc.)、长白赤松 (*Pinus sylvestris* var. *sylvestrifomis*)、水曲柳 (*Fraxinus mandshurica* Rupr.) 幼苗并未出现“光合适应”现象,而第 3 个生长季,只有 500 × 10⁻⁶ μmol·mol⁻¹ CO₂ 下生长的长白赤松发生“光合适应”。这也许是因为树种以及树龄的不同,所以产生光合适应的时间不同,因此在目前全球 CO₂ 浓度持续升高的背景下,对植物特别是城市森林树种,还需要更加长期的深入研究。

References:

- [1] Prentice I, Farquhar G, Fasham M, *et al.* The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, *et al.*, eds. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernment Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 2001. 183—238.
- [2] Jiang Y L, Zhang Q G, Yang S Y, *et al.* Ecophysiological responses of 28 species of garden plants to atmospheric CO₂ enrichment. Journal of Plant Resources and Environment, 2006, 15(2): 1—6.
- [3] Wang Y T, Ma Z B, Ma Q Y, *et al.* Photosynthesis response to variation of CO₂ concentration and temperature of four broad-leaved trees in Beijing region. Journal of Agricultural University of Hebei, 2006, 29(6): 39—47.
- [4] Wang M Y, Zhao T H, Zhang W W, *et al.* Effect of elevated CO₂ concentration on photosynthetic characteristics of two urban forest species in Shenyang city. Chinese Bulletin of Botany, 2007, 24(4): 470—476.
- [5] Yu Z, Hu T X, Wang K Y, *et al.* Responses and acclimatization mechanism of plant photosynthesis to elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 2006, 27(2): 30—35.
- [6] Sage R F. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric carbon dioxide. Ann Rev Plant Physiology and Plant Molecular Biol, 1994, 44: 309—332.
- [7] Gunderson C A, Wullschlegel S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: A broader perspective. Photosynthesis Res., 1994, 39: 369—388.
- [8] He X Y. Shenyang Urban Forest. Beijing: Science press, 2004. 34—35.
- [9] Tang Z C. Experimental Manual on present Plant Physiology. Beijing: Science Press, 1999. 108—109.
- [10] Huang Z H. Experimental Manual on Plant Physiology. Shanghai: Shanghai Technology Press, 1985. 111—115.
- [11] Zou Q. Experimental Manual on Plant Physiology. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2000. 110—130.
- [12] Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents. Biochem. Soc. Trans, 1983, 11(5): 591—592.
- [13] Chen G Y, Yong Z H, Liao Y, *et al.* Photosynthetic Acclimation in Rice Leaves to Free-air CO₂ Enrichment Related to Both Ribulose-1,5-bisphosphate Carboxylation Limitation and Ribulose-1,5-bisphosphate Regeneration Limitation. Plant & Cell Physiology, 2005, 46(7): 1036

— 1045.

- [14] Fan G Z, Cai Q S. Mechanism of plant photosynthetic acclimation elevated at atmospheric CO₂. Chinese Bulletin of Botany, 2005, 22(4):486—493.
- [15] Garbutt K, Williams W E, Bazzaz F A. Analysis of annuals to elevated CO₂ during growth. Ecology, 1990, 71:1185—1194.
- [16] Pantrucek J, Sage R F. Acclimation of stomatal conductance to a CO₂-enriched atmosphere and elevated temperature in *Chenopodium album*. Australian Journal of Plant Physiology, 1996, 78:619—622.
- [17] Zhou Y M, Han S J, Zhang J H, *et al.* Photosynthetic characteristics of three tree species seedlings in Changbai Mountain different CO₂ concentrations. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(1):41—44.

参考文献:

- [2] 蒋跃林,张庆国,杨书运,等. 28 种园林植物对大气 CO₂ 浓度增加的生理生态反应. 植物资源与环境学报,2006,15(2):1~6.
- [3] 王玉涛,马志波,马钦彦,等. 北京地区 4 种阔叶树光合作用对 CO₂ 浓度及温度变化的影响. 河北农业大学学报,2006,29(6):39~47.
- [4] 王美玉,赵天宏,张巍巍,等. CO₂ 浓度升高对两种沈阳城市森林树种光合特性的影响. 植物学通报,2007,24(4):470~476.
- [5] 余峥,胡庭兴,王开运,等. 植物光合作用对大气 CO₂ 和温度升高的响应及其适应机制的研究进展. 四川林业科技,2006,27(2):30~35.
- [8] 何兴元. 沈阳城市森林. 北京:科学出版社,2004. 34~35.
- [9] 汤章城. 现代植物生理学实验指南. 北京:科学出版社,1999. 108~109.
- [10] 黄卓辉. 植物生理学实验手册. 上海:上海科技出版社,1985. 111~115.
- [11] 邹琦. 植物生理学实验指导. 北京:中国农业出版社,2000. 110~130.
- [14] 范桂枝,蔡庆生. 植物对大气 CO₂ 浓度升高的光合适应机理. 植物学通报,2005,22(4):486~493.
- [17] 周玉梅,韩士杰,张军辉,等. 不同 CO₂ 浓度下长白山 3 种树木幼苗的光合特性. 应用生态学报,2002,13(1):41~44.