

植物光合作用对大气 CO₂ 浓度升高的反应*

(52)-53X

林伟宏

(中国农业大学 植物营养系 北京 100094)

P 421.2
2345.11

摘要 近年来大气中 CO₂ 浓度急剧增加使人们重新对研究 CO₂ 浓度升高对植物光合作用影响感兴趣。预计在未来的 100a 中,大气 CO₂ 浓度还将不断增长并达到当今的 2 倍。CO₂ 排放量的增加不仅加剧了地球上的温室效应,也将改变全球生态系统中碳的平衡。高浓度 CO₂ 对植物光合作用的影响表现为短期和长期效应。短时间地供给高浓度 CO₂ 促进了植物的光合作用,而长时间生长在高浓度 CO₂ 下却使某些植物光合能力下降,出现了光合适应现象。这种现象产生的机理尚无定论,光合产物反馈抑制及库源关系调节下的资源重新分配是比较盛行的两种假说。光合能力的下降多发生在养分尤其是氮素亏缺的条件下,发生光合适应的植物叶片 N 素含量降低,并有大量碳水化合物积累。高浓度 CO₂ 对光的电子传递影响较小,甚至可以改善某些品种的田间光抑制。CO₂ 浓度升高还将伴随着其他环境因子,如温度、光、土壤养分等对植物及其光合作用产生影响。温室效应带来的气温升高将通过影响某些品种库源关系降低光合能力从而使产量降低。通过一些模型推算得到的模拟产量与实验结果一致。目前大多数的研究都集中在植物个体水平,光合适应机理的分子水平调控及生态系统水平碳的循环研究亟待开展。

关键词: 光合作用, 大气 CO₂ 浓度, 升高, 适应, 温度, 模型。

RESPONSE OF PHOTOSYNTHESIS TO ELEVATED ATMOSPHERIC CO₂

Lin Weihong

(Department of Plant Nutrition, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract The substantial role of atmospheric CO₂ for photosynthesis had been admitted during the early nineteenth century. The rapid increase in atmospheric CO₂ concentration raises the interest again in photosynthetic response to CO₂ concentrations. Plant response to elevated CO₂ according to species, development stage and interaction of other factors, such as temperature, light, water and soil nutrient availability. Short-term (minutes to days) exposure to elevated CO₂ often stimulates photosynthetic rate while photosynthetic acclimation may occur under long-term (months to seasons) exposure. Mechanism of photosynthetic acclimation is not clear now. Feedback inhibition by end product and resources reallocation are proposed. The interacted effects of CO₂ elevation and other environmental factors make it more feasible. In this review, we will discuss how photosynthesis of plant

* 国家自然科学基金资助项目(39570133)。

收稿日期:1997-09-12,修改稿收到日期:1998-03-03。

response to elevated CO₂ and the interaction of other factors such as temperature with elevated CO₂ on photosynthetic acclimation.

Key words: elevated CO₂, photosynthesis, acclimation, temperature, modelling.

自19世纪70年代工业革命以来,由于人类活动的影响,大气CO₂浓度正逐步上升。目前已由100年前的260~280 μmol/mol上升到350 μmol/mol左右,并继续以每年1~2 μmol/mol的速度增加^[1]。这主要是由于煤炭、石油等化石燃料的燃烧造成的。预计到下一世纪中叶,大气CO₂浓度将达到工业革命前的2倍。在地球的历史时期中,大气CO₂浓度也曾有所增加。但这一次是地球上的植物在过去160万年中所经历的最高浓度^[2]。另据众多模式预测,随着CO₂及其它温室气体浓度升高,大气温度及降水也将发生变化。

大多数有关C₃植物的研究显示,大气CO₂浓度升高对C₃植物的光合作用及生长未有很大促进^[3~5]。由于C₃植物具有特殊的光合机制,在正常CO₂浓度下,其光合作用接近饱和状态,这使得C₃植物的光合作用对CO₂浓度的响应相对低于C₄植物^[6]。对CAM(景天酸代谢)植物的研究相对较少,其结果也不尽一致^[7~10]。对于大多数CAM植物来说,其夜间碳水化合物化合物的积累可能会增加,CO₂对其生长的影响推测是通过C₃模式^[6]。本文将着重介绍有关C₃植物的研究。

对于C₃植物来说,短时间(几分钟到几天)供给高浓度CO₂会提高其净光合速率^[6]。这是由于在现有的大气CO₂浓度下C₃植物光合作用受到限制,CO₂浓度增加会直接促进大多数C₃植物的光合作用,进而促进其营养生长。然而,长期高CO₂处理对植物光合作用最初的促进随时间的推移渐渐消失^[11,12],这种现象的机制还不十分清楚。一个最普遍的假说是由于源库平衡关系破坏造成的产物积累反馈抑制。也有人认为光合能力降低,伴随着叶片氮含量及1,5-二磷酸核酮糖羧化/加氧酶(rubisco)含量降低,体现资源的合理性再分配,能够重现源库关系平衡^[13]。近期的有关CO₂浓度对植物的影响实验多是在田间的阳光生长室(sunlit growth chamber)或者FACE(free-air-CO₂ enrichment)中进行。FACE可以在尽可能小地改变其它环境因子的条件下提供高浓度CO₂环境。与开顶式培养室(open-top chambers,OTCs)相比,FACE还允许大量的取样而不影响植物的生长。由FACE取得的实验结果与使用开顶式培养室得到的结果基本一致。FACE适用于大规模的田间实验^[14]。Mauney *et al.*发现生长在CO₂浓度升高的FACE中的棉花,其生物量和有效产量分别增长37%和43%;并且指出CO₂浓度升高对生长在OTC中的植物的影响可以扩展到大田作物^[15]。同样,Idso等的研究表明生长在FACE中的棉花受CO₂浓度升高影响,其原初光能转化效率提高28%,光饱和和光合速率增加而光补偿点降低,与OTC实验结果一致^[16]。本文数据多取自FACE与OTC实验结果。在探讨光合反应机制的同时,兼顾其它环境因子与CO₂浓度的交互作用,力求将国际上有关研究做一介绍,供同行交流及讨论。

1 短期高CO₂处理对植物光合作用的影响

大气CO₂浓度升高直接影响植物的光合作用。由于CO₂是植物光合作用的底物,CO₂浓度升高可在两方面影响C₃植物的光合作用,即增加了CO₂对Rubisco酶结合位点的竞争从而提高羧化速度;及通过抑制光呼吸提高净光合效率。Cure和Acock曾对有关作物光合作用对CO₂反应的文献报道做过总结,发现这种短期CO₂增高可使作物光合速率平均提高52%^[5]。有关大豆和棉花的详细研究工作支持了这一结论^[3,11,17~19]。根据Caemmerer和Farquhar^[20]提出并由Sharkey^[21]修改的光合作用模型,在光合作用曲线(A/C_i曲线)的低浓度CO₂部分,光合速率受Rubisco活性限制;在曲线的拐点以后,光合速率受无机磷(P_i)及1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)再生能力的限制^[22]。在短期高浓度CO₂处理下,光饱和条件下的C₃植物的光合速率受无机磷的再生能力限制。受无机磷的再生能力限制的光合作用表现为同化速率对CO₂或O₂的浓度变化不敏感。当光合速率受到P_i限制时,电子传递速度也会降低。RuBP再生对光合速率的限制包括PCR循环中与RuBP生成有关的酶的限制,电子传递速率的限制及蔗糖合成、运输和利用的限制。这些因素都会影响到与Rubisco活性位点结合的RuBP的浓度^[13]。简而言之,这些反应受RuBP的生成与消耗

及焦磷酸的产生与利用等光合作用组成过程控制。使光合作用对高浓度 CO₂ 的反应变得复杂的一个主要因素是对大多数植物来说,大气 CO₂ 浓度的些许增加也会使光合作用由受 CO₂ 浓度限制转变为更为复杂的多因素控制。有关气体交换的研究表明,在生长条件下大多数 C₃ 植物,如棉花、菜豆、小麦、豌豆、菠菜、马铃薯、白菜等,其细胞间隙 CO₂ 浓度都在其 A/C_i 曲线的拐点处。这表明限制因素可能是 Rubisco 与影响 RuBP 再生速率的因素的结合。另外还有影响 CO₂ 扩散的边界及气孔阻力^[25]。

对于作物冠层光合作用来说,CO₂ 补偿点相对高于单叶。这是由于茎秆的呼吸作用。有预测表明高浓度 CO₂ 下冠层净光合作用速率可能为现有 CO₂ 浓度下的 2 倍^[24]。

在大多数情况下,如果没有发生长期的光合作用调节,光合速率将随 CO₂ 浓度升高而升高。目前已知短期的光合作用对 CO₂ 的响应存在种类差异,同一物种间也因不同发育阶段而有所不同^[25]。

2 长期高 CO₂ 处理对植物光合作用的影响

有关长期生长在高 CO₂ 下对植物光合作用的影响的报道存在分歧。很大一部分实验显示高浓度 CO₂ 对植物光合速率的最初促进会随时间延长而渐渐消失。这些实验包括对西红柿、棉花及黄瓜的研究^[11,12,26]。这些数据表明长期生活在高浓度 CO₂ 下致使植物在生化、生理或形态上发生变化,从而抵消了对光合的最初的促进作用。对光合促进的降低或消失虽被大量报道,但也有的实验观测到明显的促进作用^[27~29]。在本文中采用 Guderson 和 Wullschlegler 的定义,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)^[30]。值得指出的是,尽管在高浓度 CO₂ 下生长的植物存在着对 Rubisco 活性及 RuBP 再生能力的调节,其生长浓度下测定的光合速率一般也将高于正常大气 CO₂ 浓度下生长的植物^[5]。

光合适应现象的确定是通过比较高浓度 CO₂ 与正常浓度 CO₂ 下生长的植物的光合速率得到的。最常用的方法是建立光合速率对 CO₂ 浓度的反应曲线(A/C_i 曲线)。对这些曲线可依据已有的模型进行分析^[31]。光合适应现象发生的表现是光合速率对 CO₂ 浓度反应曲线发生了变化。分别测定生长浓度下的光合速率然后进行比较来判断光合适应现象是不准确的,至少要将被测叶片或植物置于同一浓度 CO₂ 下。进行一系列 CO₂ 浓度下的光合速率测定是更为可靠的。最为直观的光合适应现象的证据是生长在高浓度 CO₂ 下的植物在正常 CO₂ 浓度下测定时其光合速率低于正常 CO₂ 浓度下生长的植物。

Sage 等人曾对 5 种 C₃ 植物对 CO₂ 浓度升高的反应做了比较^[22]。其中 3 种生长在高浓度 CO₂ 下植物的 A/C_i 反应曲线初始斜率减小,说明发生了由 Rubisco 限制引起的光合下调(down-regulation);另外两种的 A/C_i 反应曲线初始斜率没变,但 CO₂ 饱和光合速率增加。这是一种光合作用上调现象(upward regulation)。Tuba 等人在开顶式培养室中对冬小麦(*Triticum aestivum* L. cv. MV16)的研究发现高浓度 CO₂ 下生长的植物 A/C_i 反应曲线初始斜率减小,但 CO₂ 饱和光合速率增加^[22]。同样,在豌豆幼叶及大豆的成熟叶中也出现光合适应现象,同时发现 Rubisco 含量降低^[32]。两种长期生长在高浓度 CO₂ 下的西红柿品种光合能力下降,伴随着淀粉在叶片中的积累^[12]。Peet 等人在黄瓜中也曾发现光合速率及碳酸酐酶(CA)和 Rubisco 活性降低^[19]。另外还有棉花,长期高浓度 CO₂ 处理使其光合能力降低,非气孔内部阻力增加,淀粉积累^[11]。但当对野生的多年生 C₃ 植物 *Scirpus olneyi* 进行高浓度 CO₂ 处理时,其光合能力增加^[29]。

植物对长期高 CO₂ 的反应也存在种间及种内差异。在同一种植物中,还因发育时期而异。Ziska 和 Teramura 的研究发现,虽然高 CO₂ 对水稻品种 IR36 和 Fujiyama-5 的光合作用和生物量有同样的促进作用,但对生殖生长的影响却不相同。Fujiyama-5 分蘖数增加但每株穗数及穗重没有变化;而 IR36 的分蘖数没有变化,穗重及收获指数却增加。另外,Fujiyama-5 的根茎比受 CO₂ 促进,可能是适应养分缺乏的一种机制^[34]。另一品种 IR30 也表现出光合作用受高 CO₂ 促进,并且根茎比增加^[35]。Imai 等人在温室的实验也发现品种在高 CO₂ 下生长,分蘖数、生物量及穗重都有所增加^[36]。

对作物群体光合作用的研究相对较少。Reddy 等人在日光生长室中对棉花(*Gossypium hirsutum* L. cv. DPL50)的研究显示其群体光合随 CO₂(从 350 到 700 μmol/mol)及温度增加而增加^[37]。棉花果重由于温度的影响下降。水稻冠层光合在 500 μmol/mol CO₂ 以下随 CO₂ 升高而升高;在更高浓度下促进作用消失。当

在 CO_2 浓度为 $160\mu\text{mol}/\text{mol}$ 进行光合测定时,高 CO_2 下生长的植物光合速率较低,其叶片 Rubisco 蛋白含量及比活性降低^[35,36]。相反,大豆群体光合随 CO_2 浓度升高增加,并且光能利用效率提高^[39]。Campbell 等人也没有发现大豆光合能力和 Rubisco 降低^[40]。

3 光合适应的可能机制

与人们对植物在短期内对 CO_2 浓度升高反应的理解相比,对长期反应的机制了解很少。在植物对长期高 CO_2 处理的光合适应中,经常有 Rubisco 含量及活性状态(activation state)的变化。Sage 等人发现生长在 $950\mu\text{mol}/\text{mol}$ CO_2 下的 5 种植物叶片中 Rubisco 活性状态全部降低;Rubisco 比活性(specific activity)也在长期处理后降低^[22]。另有许多实验证实 Rubisco 整体活性及蛋白含量受 CO_2 浓度升高影响而降低^[1,24,34,41~43]。光合适应也常常伴随着光合蛋白的显著变化^[38,44,45],推测也将出现基因水平的调节。van Oosten 和 Besford 用西红柿所做的实验发现在高 CO_2 下,Rubisco 小亚基编码基因(*rbcS*)转录水平降低,而大亚基(*rbcL*)没有变化^[45]。同时,核编码的光合作用有关基因转录产物发生变化,而叶绿体编码的基因则没有变化。当库的需求降低时这种作用更加明显。供给叶片组织糖分可模拟这种作用。Rubisco 活化酶基因(*Rca*)的 mRNA 水平在高 CO_2 或高糖含量时降低。这些结果表明高浓度 CO_2 在转录及后转录水平改变了 Rubisco 编码基因的表达。其影响机制并不清楚。有关光合作用的其它酶类的研究报告很少。碳酸酐酶(carbonic anhydrase, CA)催化 CO_2 和 HCO_3^- 的相互转化,并参与 CO_2 由细胞间隙到 Rubisco 的扩散过程。Raines 等人曾对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的 CA 基因表达做过研究,发现其 mRNA 水平随 CO_2 升高而增加^[47]。这些有限的证据只能说明在 CO_2 浓度升高与叶片碳水化合物含量和光合作用有关基因表达上有某种联系。Stitt 认为高等植物光合作用对 CO_2 浓度升高的适应现象可能是一种库的需求对光合的调节机制^[23]。很多证据表明生长在高浓度 CO_2 下植物的源-库关系会有所改变。首先,当光合能力超过库对光合产物的利用能力时,碳水化合物会积累在叶片(源)中;其次,不同植物及同种植物在不同发育阶段和不同环境条件下对 CO_2 浓度升高的不同反应,可认为是不同的库强造成的;第三,在高 CO_2 下某些形态上的变化可认为是由于同化物增多而形成的新的碳库。作为证据,几乎所有的实验都发现高 CO_2 下生长的植物有大量的碳水化合物积累在叶片中,包括棉花^[17,48],小麦^[28],大豆^[17,28,49],向日葵^[17],苜蓿^[50],黄瓜^[26]和水稻^[88,51]等。长期高 CO_2 处理下光合速率降低被认为是过多的同化产物积累造成的^[52]。这个过程被称作光合作用产物反馈抑制^[3]。这种作用一直被怀疑是光合作用下调(downward regulation of photosynthesis)的起因^[53]。最早见于 Boussingault 1868 年发表的文章。他认为照光叶片中同化物的积累可能是此片叶子光合速率下降的原因^[53]。

碳水化合物如淀粉积累在叶绿体中,会影响叶绿体对光的吸收及降低光合作用的量子效率,而且淀粉粒在叶片中的积累也可能增大 CO_2 在叶片中扩散的阻力^[54]。Rackham 曾利用电镜照片上的 CO_2 扩散的几何途径计算出 CO_2 扩散的叶肉阻力。他发现 CO_2 扩散到基粒的有效路径长度受叶绿体中积累的淀粉粒的影响^[54]。实验中发现叶片光合作用受抑经常伴随着淀粉的积累^[55]。尽管相当大的淀粉粒有可能给叶绿体造成物理伤害,也有可能增加 CO_2 扩散的阻力^[11,50],但没有关于淀粉积累会直接抑制光合作用的证据。而且,在光合作用没有受到抑制时也会发生淀粉的积累^[54]。

长期高 CO_2 处理似乎可部分缓解由无机磷再生对光合的限制^[56]。Spencer 和 Bowes 也报道了这一点^[67]。但是,这是由于无机磷再生提高还是 Rubisco 或电子传递能力降低还不清楚。Sharkey 1990 年就此提出蔗糖合成降低更有可能做为光合适应的一种机制,而不是产物抑制的直接效应^[58]。

Sasek 等人 1985 年发现长期高 CO_2 对光合作用的抑制是可逆转的^[48]。当生活在 $1000\mu\text{mol}/\text{mol}$ CO_2 下的植物被转移到 $350\mu\text{mol}/\text{mol}$ CO_2 后 4~5d,光合速率恢复到对照植物的水平。这种恢复伴随着淀粉库的快速耗竭。对 swiss chard 和甜菜的研究发现光合适应与作物新建碳库的能力有关。这些新建碳库可以利用高 CO_2 带来的多余的碳。从而减轻光合能力下降^[59]。

4 CO_2 与温度交互作用对光合作用的影响

一般来讲,随 CO_2 浓度升高,植物光合作用的最适温度会增加 $5\sim 10^\circ\text{C}$ ^[2]。在目前 CO_2 浓度下, C_4 植物光合作用对温度升高的反应大于 C_3 植物。对适应于同一气候环境的植物来说, C_4 植物光合作用的最适温

度将高于 C₃ 植物,并且 C₄ 植物在最适温度下的光合速率也要高于 C₃ 植物。Reddy 等人发现在昼夜温度为 30/22℃ 以下时,棉花冠层光合作用随温度上升而增加。两种 CO₂ 处理(350 和 700 μmol/mol)结果相同^[57]。而大豆冠层光合作用在 10℃ 的温度变化范围内没有受温度影响^[60]。Ziska 和 Bunce 对多年生的苜蓿(*Medicago sativa* L. cv Arc)和鸭茅(*Dactylis glomerata* L. cv Pomomac)的研究也没有发现温度升高使 CO₂ 效应增加^[61]。相反,大气温度上升有可能使 CO₂ 对植物生长或者光合作用的促进降低。这与在水稻中发现的现象一致^[62]。高浓度 CO₂ 下生长的水稻叶片在高温(ambient + 4℃)下出现了光合适应。可能的原因是高温导致的种子结实率降低,使光合作用受到反馈抑制。Sionit 等人对大豆叶片光合的研究发现当 CO₂ 浓度为 675 μmol/mol 时,高温促进光合;当 CO₂ 为 1000 μmol/mol 时,同样的温度降低了光合速率,推测这种降低是叶片中碳水化合物过多积累造成的^[63]。Sage 和 Sharkey 指出叶面温度对植物(包括西红柿,辣椒 *Scrophularia deserorum* 和木棉)的 A/Ci 曲线初始斜率影响很小^[64]。但是,CO₂ 饱和光合速率及 CO₂ 饱和点随温度上升而增加。在高 CO₂ 浓度下,叶温升高导致光合对 CO₂ 和 O₂ 不敏感,说明在高 CO₂ 下随温度升高将发生对光合作用的反馈抑制。

5 不同氮营养水平下光合作用对 CO₂ 浓度变化的响应

在自然生态系统中,氮素(N)营养经常成为系统生产力的限制因素。N 素供应不足可以通过产物积累,降低光合作用有关酶的表达及限制蛋白质合成导致光合适应现象^[65]。CO₂ 浓度与 N 素供应水平对光合作用的影响颇受重视。Ziska 等人发现在播种后 34d(34DAS),高浓度 CO₂ 下生长的水稻叶片光合作用高于正常 CO₂ 的对照。与不同的供 N 水平无关。在 52DAS 时,低 N 水平的叶片光合降低。群体光合具有同样的趋势。这说明当 N 素供应充足,也不存在碳库的限制时,高 CO₂ 对光合及生长有促进作用^[66]。Rogers 等人发现生长在高浓度 CO₂(550 和 900 μmol/mol)下的植物叶片 N 含量(以干重为单位)低于正常 CO₂ 下生长的植物,最多可达 33%。当供 N 量增加到 133mg/kg(soil)week 时,这种现象消失^[67]。Cloeman 等人的实验结果表明,生长在高浓度 CO₂ 下植物叶片与同一时间生长在正常 CO₂ 下的植物相比,经常表现为 N 含量降低,当比较同一大小,但生长在不同 CO₂ 下的植物时,叶片含 N 量则不受 CO₂ 影响。因而他们认为叶片 N 含量降低是快速生长的结果^[68]。在他们对苘麻(*Abutilon theophrasti*)和反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)的实验中还发现 CO₂ 变化并没有改变 N 素利用率,但不同供 N 水平影响 N 素利用率。Pettersson & McDanold 指出,N 素营养对光合作用在高 CO₂ 下的适应的影响取决于 N 的供应水平,同时受植株整体水平的源库关系调节^[69]。当 N 素供应成为植物生长限制因素时,叶片 N 含量就会下降。叶片组织中 N 含量的降低必然会抑制植物生长对高 CO₂ 的反应^[66]。另外,叶片 Rubisco 蛋白含量占总可溶性蛋白的 50% 以上。当 N 成为限制因素时,Rubisco 中的 N 也可能重新分配到 PCR 循环中的其它酶类或者其它组织和器官,从而对 Rubisco 进行调节。这样就使得 N 素缺乏植物的光合作用更加受到 Rubisco 的限制。至于这种调节是否还受到叶片碳水化合物含量影响还不清楚,但 N 素限制可部分解释光合适应过程中 Rubisco 的不同调节程度^[33]。

6 不同光照条件对高 CO₂ 下光合反应的影响

Long 和 Drake 认为在高 CO₂ 下,光合作用量子产量(quantum yield, Φ)将与 RuBP 羧化作用的增加成比例增加^[69]。他们发现 *Sriripus olneyi* 地上部分在高 CO₂(680 μmol/mol)下具有相对较高的吸收光子产量(absorbed light quantum yield),同时茎的光补偿点下降。这些结果表明,即使在高光照时可能会发生光合适应现象,高 CO₂ 在低光照下会提高 *S. olneyi* 的光合效率。同样,Eamus 等人发现 *Maranthes corymbosa* 幼苗在高 CO₂ 下量子产量及光饱和同化速率分别提高 14%~42% 和 25%~33.9%^[70]。这主要是由于光呼吸的降低。但在菜豆和大豆中并没有发现 CO₂ 的量子产量有何影响^[33]。Wulff 和 Strain 研究了生长在盆栽中的 *Desmodium paniculatum* 对高 CO₂ 的反应。发现不同浓度 CO₂ 下生长的植物光补偿点相同,但高 CO₂ 下的植物光饱和点低于正常对照^[71]。

据目前所知来看,由 Rubisco 活性变化造成的光合适应不应该影响量子产量,因为同化速率对光照反应曲线的初始斜率受 RuBP 再生的限制^[31]。在高 CO₂ 下,由于 RuBP 羧化比例增加,量子产量也应该增加。

如果叶片光合色素吸收的光能超过其通过正常光化学途径及以热能和荧光的形式散失的量,就会发

生光抑制(photoinhibition)^[21]。光抑制常常表现为最大量子产量(Φ_m)降低。光抑制造成的 Φ_m 降低常常与光系统Ⅱ的最大效率($\Phi_{psII,m}$)相关。 $\Phi_{psII,m}$ 可通过叶绿素荧光测定。通过比较活体的气体交换及叶绿素荧光和吸收光谱,可以判断 CO_2 同化过程的光能利用效率及电子传递效率。张其德等在苜蓿中发现PSⅡ原初光能转化效率及电子传递的量子产量受到高 CO_2 促进^[22];而对水稻的研究则没有发现 CO_2 浓度对PSⅡ光化学效率的影响^[51,73]。这些数据显示了高浓度 CO_2 不会降低电子传递的光能利用效率,甚至可以减缓田间作物光抑制。

7 CO_2 浓度升高对作物产量影响的模型研究

由于实地测定 CO_2 浓度对大规模的生态系统的影响有很多困难,模型作为一种必不可少的手段被用来预测田间作物对全球气候变化的反应。到目前为止,有关这方面的模型已有很多。Curry等人使用SOY-GRD模型对美国东南部大豆产量的两种全球变化模式下的反应做了预测^[74]。预测包括19个地点30a的大豆产量。在GISS(goddard institute for space studies)模式下,靠降雨灌溉(rainfed)的作物产量平均增加13%;使用GFDL(geophysical fluid dynamics laboratory)模式时,产量降低50%。如果使用灌溉,则两种模式下都有大约10%的提高。如果仅考虑 CO_2 浓度加倍,这个地区靠降雨灌溉(rainfed)的作物产量会增加50%,人工灌溉(irrigated)的作物产量会增加34%。Horie使用SIMRIW模型对日本的水稻产量对 CO_2 加倍及温度升高的反应进行预测^[75]。他们也采用GISS模式。这个模型预测了北海道有22%的产量增加;在Miyazaki有24%的产量增加是由于 CO_2 浓度升高,14%是由于温度升高。但由于温度升高引起的小穗空瘪增加。模型的变异系数也增加了。Rajan等人使用COMPETITOR模型对马来西亚水稻的预测,结果显示温度升高2℃,水稻产量降低2%~10%。在高 CO_2 下也有2%的产量损失^[76]。同样,Singh等人在使用MACROS-LIQT模型进行预测时也计算出当温度升高4℃产量会降低5%~11%,小穗空瘪率增加12%。当 CO_2 浓度升高到450 $\mu\text{mol/mol}$ 时可部分减轻高温的作用^[77]。这些模型的预测结果表明,在未来全球变化下,温度升高将是亚洲水稻生产的主要问题,而 CO_2 浓度升高有可能减轻这种高温效应。

目前利用这些作物模型得到的结果还因大气环流模型提供的不同的气候变化模式(scenarios)而异。这些模式本身也存在着不确定性。因而在作物产量预测和经济、社会效应评估时应参考使用。

8 结语

植物光合作用对高浓度 CO_2 的适应因其种类、生长发育阶段而异,并受到其它环境因素影响。光合作用对高浓度 CO_2 的长期适应与短期反应有很大区别。短期反应取决于Rubisco含量与活性,RuBP和Pi再生能力,以及气孔阻力和内部扩散阻力的综合作用。现有大气 CO_2 浓度下,光合作用受到 CO_2 浓度的限制。当 CO_2 浓度升高时,则转变为多因素限制。植物的营养生长一般来说受 CO_2 浓度促进,但当 CO_2 浓度升高伴随着温度升高则光合作用提高并不必然导致产量提高。在未来高 CO_2 环境下,温度与N素营养将是提高作物产量潜力的关键。对长期生长在高 CO_2 下的植物来说,老叶较新叶更容易发生光合适应现象。在整体植株水平上源库关系的调节可能是光合适应的一种机制。在光合器官内部及光合器官与其它组织和器官之间可能存在着资源,尤其是氮的重新分配和利用。也有可能存在着生化水平的调节,如碳水化合物积累可能会影响光合蛋白基因的表达。生化与分子水平的更深一步的工作将有助于人们对光合适应机制的确切了解。另外,根据叶片及冠层得到的结论,并不能直接运用于生态系统。有关生态系统的反应将是更加复杂,也是亟待解决的。

参 考 文 献

- 1 Genthon C, Barnola J M, Raynaud D et al. Vostok ice core, climatic response to CO_2 and orbital forcing changes over the last climatic cycle. *Nature*, 1987, 329, 414~418
- 2 Allen L H Jr. Carbon dioxide increase, direct impacts on crops and indirect effects mediated through anticipated climatic changes. In: Boote K J et al. (Eds.), *Physiology and Determination of Crop Yield*. Madison, USA, 1994, 425~459
- 3 Wong S C. Elevated atmospheric partial pressure of CO_2 and plant growth. I. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C_3 and C_4 plants. *Oecologia* (Berl.), 1979, 44, 68~74

- 4 Kimball B A. Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agro. J.* 1989, **75**(Sept. ~Oct.), 779 ~ 787
- 5 Cure J D and Acock B. Crop responses to carbon dioxide doubling: A literature survey. *Agric. For. Meteorol.* 1986, **38**, 127 ~ 145
- 6 Bowes G. Facing the inevitable, plants and increasing atmospheric CO₂. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1993, **44**, 309 ~ 332
- 7 Szarek S R, Holthe P A and Ting I P. Minor physiological response to elevated CO₂ by the CAM plant *Agave vilmoriniana*. *Plant Physiol.* 1987, **83**: 938 ~ 940
- 8 Cui M and Nobel P S. Gas exchange and growth responses to elevated CO₂ and light levels in the CAM species *Opuntia ficus-indica*. *Plant Cell Environ.* 1994, **17**(8): 935 ~ 944
- 9 Nobel P S and Israel A A. Cladode development, environmental responses of CO₂ uptake, and productivity for *Opuntia ficus-indica* under elevated CO₂. *J. Exp. Bot.* 1994, **45**: 295 ~ 303
- 10 Wang N and Nobel P S. Doubling the CO₂ concentration enhanced the activity of carbohydrate-metabolism enzymes, source carbohydrate production, photoassimilate transport, and sink strength for *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiol.* 1996, **110**: 893 ~ 902
- 11 Delucia E, Sasek T W and Strain B R. Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Res.* 1985, **7**: 175 ~ 184
- 12 Yelle S, Beeson Jr. R C, Trudel M J *et al.* Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO₂. *Plant Physiol.* 1989, **90**: 1 465 ~ 1 472
- 13 Webber A N, Nie G and Long S P. Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. *Photosynthesis Res.* 1994, **39**: 413 ~ 425
- 14 Hendrey G R and Kimball B A. The FACE program. *Agric. For. Meteorol.* 1994, **69**, 1 ~ 14
- 15 Mauney J R, Kimball B A, Pinter Jr. P J *et al.* Growth and yield of cotton in response to a free-air carbon dioxide enrichment. *Agric. For. Meteorol.* 1994, **70**: 49 ~ 67
- 16 Idso K E and Idso S B. Plant response to atmospheric CO₂ enrichment in the face of environmental constraints: A review of the past 10 years research. *Agric. For. Meteorol.* 1994, **69**, 513
- 17 Mauney J R, Guinn G, Fry K E *et al.* Correlation of photosynthetic carbon dioxide uptake and carbohydrates accumulation in cotton, soybean, sunflower and sorghum. *Photosynthetica.* 1979, **13**: 260 ~ 266
- 18 Clough J M, Peet M M and Kramer P J. Effects of high atmospheric CO₂ and sink size on rates of photosynthesis of a soybean cultivar. *Plant Physiol.* 1981, **67**, 1 007 ~ 1 010
- 19 Peet M M. Acclimation to high CO₂ in monoecious cucumbers. I. Vegetative and reproductive growth. *Plant Physiol.* 1985, **80**: 59 ~ 62
- 20 Von Caemmerer S and Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta.* 1981, **153**: 376 ~ 387
- 21 Sharkey T D. Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: Physics, physiology and rate limitations. *Bot. Rev.* 1985, **51** (1), 53 ~ 105
- 22 Sage R F, Sharkey T D and Seeman J R. Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiol.* 1989, **89**: 590 ~ 596
- 23 Stitt M. Rising C levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells, commissioned review. *Plant Cell Environ.* 1991, **14**: 741 ~ 762
- 24 Drake B G and Leadley P W. Canopy photosynthesis of crops and native plant communities exposed to long-term elevated CO₂. *Plant Cell Environ.* 1991, **14**, (8), 853 ~ 860
- 25 Woodrow I E. Optimal acclimation of the C₃ photosynthetic system under enhanced CO₂. *Photosyn. Res.* 1994, **39**: 401 ~ 412
- 26 Peet M M, Huber S C I and Patterson D T. Acclimation to high CO₂ in monoecious cucumber. I Carbon exchange rates, enzyme activities and starch and nutrient concentration. *Plant Physiol.* 1986, **80**: 63 ~ 67

- 27 Idso S B and Kimball B A. Downward regulation of photosynthesis and growth at high CO₂ levels. *Plant Physiol.* 1991, **96**, 990~992
- 28 Havelka U D, Ackerson R C, Boyle M G *et al.* CO₂-enrichment effects on soybean physiology. I. effects of long-term CO₂ exposure. *Crop Sci.* 1984, **24**, 1 146~1 150
- 29 Arp W J and Drake G. Increased photosynthetic capacity of *Setipus olneyi* after 4 years of exposure to elevated CO₂. *Plant Cell & Environ.* 1991, **14**, 1 003~1 006
- 30 Gunderson C A and Wullschleger S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂, A broader perspective. *Photosynthesis Res.* 1994, **39**: 369~388
- 31 Long S P, Baker N R and Raines C A. Analysing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration. *Vegetatio* 1993, **104/105**, 33~45
- 32 Tuba Z, Szente K and Koch J. Response of photosynthesis, stomatal conductance, water use efficiency and production to long-term elevated CO₂ in winter wheat. *J. Plant Physiol.* 1994, **144**: 661~668
- 33 Xu D Q, Gifford R M and Chow W S. Photosynthetic acclimation in pea and soybean to high atmospheric CO₂ partial pressure. *Plant Physiol.* 1994, **106**: 661~671
- 34 Ziska L H and Teramura A H. Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa*) to increased CO₂-photosynthetic biomass and reproductive characteristics. *Physiol. Plant. (Copenhagen)* 1992, **84**, 269~274
- 35 Baker J T, Allen Jr L H, Boote K J *et al.* Rice photosynthesis and evapotranspiration in subambient, ambient and superambient carbon dioxide concentrations. *Agron. J.* 1990, **82**, 834~840
- 36 Imai K, Coleman D F and Yanagisawa T. Increase in atmospheric partial pressure of carbon dioxide and growth and yield of rice (*Oryza sativa* L.). *Japan Jour. Crop Sic.* 1985, **54**(4): 413~418
- 37 Reddy V R, Reddy K R and Hodges H F. Carbon dioxide enrichment and temperature effects on cotton canopy photosynthesis, transpiration, and water-use efficiency. *Field Crops Res.* 1995, **41**, 13~23
- 38 Rowland-Bamford A J, Baker J T, Allen Jr L H *et al.* Acclimation of rice to changing atmospheric carbon dioxide concentration. *Plant Cell Environ.* 1991, **14**, 577~583
- 39 Acock B, Reddy V R, Hodges H F *et al.* Photosynthetic response of soybean canopies to full-season carbon dioxide enrichment. *Agron. J.* 1985, **77**: 942~947
- 40 Campbell W J, Allen Jr L H and Bowes G. Effects of CO₂ concentration on Rubisco activity, amount, and photosynthesis in soybean leaves. *Plant Physiol.* 1988, **88**, 1 310~1 316
- 41 Nie G, Long S P, Garcia R L *et al.* Effects of free-air CO₂ enrichment on the development of the photosynthetic apparatus in wheat, as indicated by changes in leaf proteins. *Plant Cell Environ.* 1995, **18**, 855~864
- 42 Porter M A and Grodzinski B. Acclimation to high CO₂ in bean. Carbonic anhydrase and ribulose biphosphate carboxylase. *Plant Physiol.* 1984, **74**, 413~416
- 43 Vu C V, Allen Jr L H and Bowes G. Effects of light and elevated atmospheric CO₂ on the ribulose biphosphate carboxylase activity and ribulose biphosphate level of soybean leaves. *Plant physiol.* 1983, **73**: 729~734
- 44 Jacob J, Greitner C and Drake B G. Acclimation of photosynthesis in relation to Rubisco and non-structural carbohydrate contents and *in situ* carboxylase activity in *Scirpus olneyi* grown at elevated CO₂ in the field. *Plant Cell Environ.* 1995, **18**, 875~884
- 45 Nie G, Hendrix D L, Webber A N *et al.* Increased accumulation of carbohydrates and decreased photosynthetic gene transcript levels in wheat grown at an elevated CO₂ concentration in the field. *Plant Physiol.* 1995, **108**: 975~983
- 46 Van Oosten J J, Wilkins D and Besford R T. Regulation of the expression of photosynthetic nuclear genes by CO₂ is mimicked by regulation by carbohydrates, a mechanism for the acclimation of photosynthesis to high CO₂? *Plant Cell & Environ.* 1994, **17**: 913~923
- 47 Raines C A, Horsnell P R, Holder C *et al.* *Arabidopsis thaliana* carbonic anhydrase: cDNA sequence and effect of CO₂ on mRNA levels. *Plant Mol. Biol.* 1992, **20**, 1 143~1 148
- 48 Sasek T W, Delucia E H and Strain B R. Reversibility of photosynthetic inhibition in cotton after long-term exposure to elevated CO₂ concentrations. *Plant Physiol.* 1985, **78**: 619~622

- 49 Huber S C, Huber J L A and McMichael Jr R W. The regulation of sucrose synthesis in leaves. In: Davies W J Editor. *Carbon Partitioning Within and Between Organisms*. 1994. 1~27
- 50 Cave G, Tolley L C and Strain B R. Effect of carbon dioxide enrichment on chlorophyll content, starch content and starch gran structure in *Trifolium subterraneum* leaves. *Physiol. Plant.* 1981, **51**, 171~174
- 51 Lin W. Photosynthetic response of rice to elevated CO₂ and high temperature; *From Single Leaf to Whole Plant*. Doctoral dissertation. Chinese Academy of Sciences. Beijing, 1997
- 52 Peet M M and Kramer P J. Effects of decreasing source/sink ratio in soybeans on photosynthesis, photorespiration, transpiration, and yield. *Plant Cell Environ.* 1980, **3**, 201~206
- 53 Neales T F and Incoll L D. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf; a review of the hypothesis. *Bot. Rev.* 1968, **34**, (Apr~Jun, 2); 107~125
- 54 Rackham O. Radiation, transpiration, and growth in a woodland annual. In: Bainbridge R et al. Eds. *Light as an Ecological Factor*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, England. 1966, 167~185
- 55 Azcon-Bieto J. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. *Plant Physiol.* 1983, **73**, 681~686
- 56 Makino A. Biochemistry of C₃-photosynthesis in high CO₂. *J. Plant Res.* 1994, **107**, 79~84
- 57 Spencerm W and Bowes G. Photosynthesis and growth of water hyacinth under CO₂ enrichment. *Plant Physiol.* 1986, **82**, 528~533
- 58 Sharkey T D. Feedback limitation of photosynthesis and physiological role of ribulose biphosphate carboxylate carbamylation. *Bot. Mag. (Tokyo)* 1990, **2**, 87~105
- 59 Ziska L H, Sicher R C and Kremer D F. Reversibility of photosynthetic acclimation of swiss chard and sugarbeet grown at elevated concentrations of CO₂. *Physiol. Plant.* 1995, **95**, 355~364
- 60 Campbell W J, Allen Jr. L H and Bowes G. Response of soybean canopy photosynthesis to CO₂ concentration, light, and temperature. *J. Exp. Bot.* 1990, **41**(225), 427~433
- 61 Ziska L H and Bunce J A. Increasing growth temperature reduces the stimulation effect of elevated CO₂ on photosynthesis or biomass in two perennial species. *Physiol. Plant.* 1994, **91**, 183~190
- 62 Lin W, Ziska L H, Namuco O S et al. The interaction of high temperature and elevated CO₂ on photosynthetic acclimation of single leaves of rice in situ. *Physiol. Plant.* 1997, **99**, 178~184
- 63 Sionit N, Strain B R and Flint E P. Interaction of temperature and CO₂ enrichment on soybean, photosynthesis and seed yield. *Can. J. Plant. Sci.* 1987, **67**, 629~636
- 64 Sage R F and Sharkey T D. The effect of temperature on the occurrence of O₂ and CO₂ insensitive photosynthesis in field grown plants. *Plant Physiol.* 1987, **84**, 658~664
- 65 Pettersson R and McDonald A J S. Effects of nitrogen supply on the acclimation of photosynthesis to elevated CO₂. *Photosynthesis Res.* 1994, **39**, 389~400
- 66 Ziska L H, Weerakoon W, Namuco O S et al. The influence of nitrogen on the elevated CO₂ response in the field-grown rice. *Aust. J. Plant Physiol.* 1996, **23**, 45~52
- 67 Rogers G S, Milham P J, Thibaud M C et al. Interactions between rising CO₂ concentration and nitrogen supply in cotton. I. Growth and leaf nitrogen concentration. *Aust. J. Plant Physiol.* 1996, **23**, 119~125
- 68 Coleman J S, McConnaughay D D M, Bazzaz F S. Elevated CO₂ and plant nitrogen-use, is reduced tissue nitrogen concentration size-dependent? *Oecologia* 1993, **93**, 195~200
- 69 Long S P and Drake B G. Effect of the long-term elevation of CO₂ concentration in the field on the quantum yield of photosynthesis of the C₃ sedge, *Scirpus olneyi*. *Plant Physiol.* 1991, **96**, 221~226
- 70 Eamus D, Berryman C A and Duff G A. Assimilation, stomatal conductance, specific leaf area and chlorophyll responses to elevated CO₂ of *Maranthus corymbosa*, a tropical monsoon rain forest species. *Aust. J. Plant Physiol.* 1993, **20**, 741~755
- 71 Wulff R D and Strain B R. Effects of CO₂ enrichment on growth and photosynthesis in *Desmodium paniculatum*. *Can. J. Bot.* 1982, **60**, 1 084~1 091
- 72 张其德, 卢从明, 冯丽洁等. CO₂ 加富对紫花苜蓿光合作用原初光能转换的影响. *植物学报*, 1996, **38**(1): 77~82

- 73 Ziska L H and Teramura A H. CO₂ enhancement of growth and photosynthesis in rice (*Oryza sativa*). *Plant Physiol.* 1992, **99**: 473~481
- 74 Curry R B, Peart R M, Jones J W *et al.* Response of crop yield to predicted changes in climate and atmospheric CO₂ using stimulation. *Trans. ASAE.* 1990, **33**(4): 1 383~1 390
- 75 Horie T. Predicting the effects of increased temperature and elevated CO₂ on rice yields in Japan. In: Matthews R B, M J Kropff, T M Thiyagarajan *et al.* eds. *SARP Research Proceedings, The Development, Testing and Application of Crop Models Simulating the Potential Production of Rice.* Tamil Nadu, India, 1994. 67~75
- 76 Rajan A, Singh S, Ibrahim Y *et al.* Effects of elevated temperature and CO₂ on the growth and competitive ability of irrigated broadcast-seeded rice in Malaysia. In: R B Matthews *et al.* eds. *SARP Research Proceedings, The Development, Testing And Application of Crop Models Simulating The Potential Production of Rice.* Tamil Nadu, India, 1994. 76~80
- 77 Singh S, Rajan A, Harun W S W *et al.* Simulation of the effect of elevated temperature and CO₂ on growth and yield of rice in Peninsular Malaysia. In: R. B. Matthews *et al.* eds. *SARP Research Proceedings, The Development, Testing and Application of Crop Models Simulating The Potential Production of Rice.* Tamil Nadu, India, 1994. 81~85

据中国科学院文献情报中心, 中国科学引文数据库 1997 年数据统计, 被引频次最高的中国科技期刊 500 名排行榜 1998 年 7 月揭晓, 《生态学报》位居第 26 名。

被引频次最高的中国科技期刊 500 名排行榜 (据中国科学引文数据库 1997 年数据统计)

名次	期刊名称	被引频次	名次	期刊名称	被引频次
1	科学通报	1845	18	中国农业科学	453
2	植物学报	1063	19	遗传学报	452
3	中国科学·B	1044	20	金属学报	447
4	分析化学	1042	21	作物学报	438
5	高等学校化学学报	1040	22	中华肿瘤杂志	415
6	地球物理学报	932	23	中华心血管病杂志	401
7	植物生理学通讯	703	23	中华血液学杂志	401
8	物理学报	657	25	生物化学与生物物理进展	400
9	药学学报	637	26	生态学报	393
10	光学学报	615	27	中国药理学报	384
11	中华医学杂志	611	28	化学通报	378
12	中国科学·A	596	29	中国激光	367
13	化学学报	593	30	中华妇产科杂志	360
14	植物生理学报	544	31	海洋与湖沼	359
15	中华外科杂志	508	32	大气科学	355
16	中草药	500	33	物理化学学报	353
17	中华内科杂志	481	34	中华骨科杂志	351

(节选, 其余部分从略)