中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

(Shengtai Xuebao)

第 31 卷 第 4 期
Vol.31 No.4
2011

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心 主办
科学出版社 出版

中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第31卷 第4期 2011年2月 (半月刊)

目 次

短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响 …………… 李 娜,王根绪,杨 燕,等 (895)
三峡库区9种植物种子萌发特性及其在植被恢复中的意义…………………… 陶 敏,鲍大川,江明喜 (906)
白蜡虫及其3种优势寄生蜂的时空生态位 ……………………………… 王自力,陈 勇,陈晓鸣,等 (914)
宁夏盐池荒漠草原步甲物种多样性……………………………………………… 贺 奇,王新谱,杨贵军 (923)
脂肪酸对中华哲水蚤摄食两种海洋微藻的指示作用………………………… 刘梦坛,李超伦,孙 松 (933)
安徽菜子湖大型底栖动物的群落结构特征 ……………………………… 徐小雨,周立志, 朱文中,等 (943)
乐清湾潮间带大型底栖动物群落分布格局及其对人类活动的响应 ……… 彭 欣,谢起浪,陈少波,等 (954)
海蜇养殖对池塘底泥营养盐和大型底栖动物群落结构的影响 …………… 冯建祥,董双林,高勤峰,等 (964)
竹巴笼矮岩羊(*Pseudois schaeferi*)昼间行为节律和时间分配 ……………… 刘国库,周材权,杨志松,等 (972)
干热河谷植物叶片,树高和种子功能性状比较…………………………… 郑志兴,孙振华,张志明,等 (982)
石羊河中游沙漠化逆转过程土壤种子库的动态变化 ……………………… 马全林,张德魁,刘有军,等 (989)
基于TM影像、森林资源清查数据和人工神经网络的森林碳空间分布模拟 ……………………………………
…………………………………………………………………………… 汪少华,张茂震,赵平安,等 (998)
山地视觉景观的GIS评价——以广东南昆山国家森林公园为例 …………… 裘亦书,高 峻,詹起林 (1009)
基于功能分类的城市湿地公园景观格局——以西溪湿地公园为例……… 李玉凤,刘红玉,郑 囡,等 (1021)
水分胁迫下丛枝菌根AM真菌对民勤绢蒿生长与抗旱性的影响 ………… 贺学礼,高 露,赵丽莉 (1029)
农田灌溉对印度区域气候的影响模拟………………………………… 毛慧琴,延晓冬,熊 喆,等 (1038)
高大气CO_2浓度下小麦旗叶光合能量利用对氮素和光强的响应………… 张绪成,于显枫,马一凡,等 (1046)
豌豆过氧化氢酶在烟草叶绿体中的过量表达提高了植物的抗逆性……… 王凤德,衣艳君,王海庆,等 (1058)
不同小麦品种对低温胁迫的反应及抗冻性评价………………………… 王树刚,王振林,王 平,等 (1064)
基于遥感与模型耦合的冬小麦生长预测………………………………… 黄 彦,朱 艳,王 航,等 (1073)
喷施ABA对两个穗型不同小麦穗颈节伤流、穗部性状及产量的影响…… 崔志青,尹燕枰,田奇卓,等 (1085)
“稻鸭共生”生态系统稻季N、P循环 ………………………………… 张 帆,隋 鹏,陈源泉,等 (1093)
红壤丘陵区粮食生产的生态成本………………………………………… 李 晓,谢永生,张应龙,等 (1101)
甘南牧区草畜平衡优化方案与管理决策………………………………… 梁天刚,冯琦胜,夏文韬,等 (1111)
黄龙钙化滩流地物种-面积关系 ……………………………………… 黄宝强,罗毅波,安德军,等 (1124)
杉木人工林细根寿命的影响因素………………………………………… 凌 华,袁一丁,杨智杰,等 (1130)
长白落叶松林龄序列上的生物量及碳储量分配规律 ………………………… 巨文珍,王新杰,孙玉军 (1139)
生物肥与甲壳素和恶霉灵配施对香蕉枯萎病的防治效果……………… 张志红,彭桂香,李华兴,等 (1149)
北京城区不同水质水体可培养细菌数量的季节动态变化……………… 高 程,黄满荣,陶 爽,等 (1157)

专论与综述

整树水力导度协同冠层气孔导度调节森林蒸腾 ……………………………………………… 赵 平 (1164)
植物寄生对生态系统结构和功能的影响………………………………………………… 李钧敏,董 鸣 (1174)
加拿大一枝黄花的入侵机理研究进展………………………………… 杨如意,昝树婷,唐建军,等 (1185)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 300 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 32 * 2011-02

生 态 学 报 2011,31(4):1046—1057
Acta Ecologica Sinica

高大气 CO_2 浓度下小麦旗叶光合能量利用对氮素和光强的响应

张绪成[1,2,3],于显枫[1], 马一凡[1],上官周平[2]

(1. 甘肃省农业科学院 农业部西北作物抗旱栽培与耕作重点开放实验室,兰州 730070;
2. 中国科学院水土保持研究所,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,杨陵 712100;
3. 中国农业大学资源环境学院,北京 100094)

摘要:采用开顶式气室盆栽培养小麦,设计2个大气 CO_2浓度、2个光照强度和2个氮水平的组合处理,通过测定小麦叶片光合速率-胞间 CO_2浓度响应曲线和叶绿素荧光参数,来测算小麦叶片光化学速率、光合电子传递速率以及叶绿体磷酸丙糖利用效率(*TPU*)等参数,研究施氮量和光强对高大气 CO_2浓度下小麦旗叶光合能量传递与分配的影响,以阐明全球气候变化下植物光合能量分配对光合作用适应性下调的作用机制及其氮素调控。结果表明,大气 CO_2浓度升高后小麦叶片的光呼吸电子传递速率(J_0)和 Rubisco 氧化速率(V_0)显著下降;光合电子流的光化学传递速率(J_C)、Rubisco 羧化速率(V_C)和 *TPU* 则明显升高,而且施氮后变化幅度加大;小麦叶片 J_C/J_F(PSⅡ反应中心总电子流速率)和 TPU/V_C显著增加,经过 PSⅡ反应中心的电子流更多地进入碳同化过程,表现较高的光合速率(P_n)。遮荫提高了叶片光化学速率和 PSⅡ反应中心总电子流速率(J_F),这一作用在低氮叶片尤为突出,但使得 J_0和 V_0明显升高,并显著降低 J_C/J_F,所以 P_n明显下降。正常光照条件下,增施氮素可提高小麦叶片的 J_F、J_C、V_C和 *TPU*,并使高大气 CO_2浓度下 J_0和 V_0较正常大气 CO_2浓度处理显著降低,有效地提高了植物叶片对光能的利用效率;遮荫后高大气 CO_2浓度下小麦叶片 J_C、V_C、*TPU*、J_C/J_F和 TPU/V_C显著高于正常大气 CO_2浓度处理,而且这一变化不受氮素水平的显著调节。因此,氮素在高大气 CO_2浓度下对小麦叶片光合能量利用的调节因光强而异,正常光照下可显著改善小麦叶片对光合能量的利用状况,而遮荫后这一作用减弱。

关键词:大气 CO_2浓度;氮素;光强;电子传递速率;光能分配;小麦

The responses of photosynthetic energy use in wheat flag leaves to nitrogen application rates and light density under elevated atmospheric CO_2 concentration

ZHANG Xucheng[1,2,3], YU Xianfeng[1], MA Yifan[1], SHANGGUAN Zhouping[2]

1 *Key Laboratory of Northwest Crop Drought-resistant Farming, Ministry of Agriculture, Gansu Academy of Agriculture Sciences, Lanzhou* 730070, *China*

2 *State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling, Shaanxi* 712100, *China*

3 *College of Resources and Environment, China Agricultural University, Beijing* 100094, *China*

Abstract: Nitrogen application rate is a critical factor led to photosynthesis acclimation of C_3 plant under elevated atmospheric CO_2 concentration. However, current knowledge is inadequate for the responses of photosynthetic electron transport and energy distribution of photosynthesis acclimation to nitrogen application rate in C_3 plant under different light density. In this potted experiment, the Top Open Chambers was used to simulate the elevated atmospheric CO_2 concentration, where wheat (*Triticum aestivum* L.) was grown with two N application rates (0g N/kg soil versus 2g N/kg soil), two atmospheric CO_2 concentrations (400μmol/mol versus 760μmol/mol) and two light flux density levels (natural light density versus 60% natural light density shadowed). The photochemical rate of antenna excitation energy, photosynthetic electron transport rate and the triose phosphate utilization (*TPU*) estimated by fitting the biochemical model

基金项目:国家自然科学基金(30800668)

收稿日期:2010-01-08; **修订日期**:2010-08-25

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

to A-C_i response curve and chlorophyll fluorescence parameters of wheat leaves at the heading stage. The electronic transport rate of photorespiration (J_0) and Rubisco oxygenase rate (V_0) decreased, the electronic transport rate of photochemistry (J_C), Rubisco carboxylase rate (V_C) and *TPU* increased significantly by nitrogen nutrition supply, the J_C/J_F (total electronic transport rate of PS Ⅱ reaction center) and TPU/V_C increased significantly of wheat leaves under elevated atmospheric CO_2 concentration, the more photosynthetic electron flux of PS Ⅱ reaction center distributed into photochemical process, then net photosynthesis rate (P_n) increased. The photochemical rate and the total electronic transport rate of PS Ⅱ reaction center (J_F) increased, especially in wheat leaves with low-nitrogen concentration, However, the J_0 and V_0 increased, and J_C/J_F decreased under lower light flux density conditions, it indicated that the photorespiration function enhanced, though photochemical rate increased, but the more photosynthetic energy distributed into photorespiration, so the P_n decreased under lower light flux density condition. There were significant interactive effects of atmospheric CO_2 concentration and nitrogen application rate on photochemical rate, J_F, J_C, J_0, V_C, V_0 and *TPU* under shadow-free conditions, e. g. , the positive effects of high nitrogen application rate on J_F, J_C, V_C and *TPU* were significantly greater in elevated atmospheric CO_2 concentration than in ambient atmospheric CO_2 concentration, negative effects of high nitrogen application rate on J_0, V_0 and J_0/J_C were significantly lower in elevated atmospheric CO_2 concentration than in ambient atmospheric CO_2 concentration. In contrast, there were not significant interactive effect of atmospheric CO_2 concentration and nitrogen application rate on photochemical rate, J_F and V_C/J_C under shadowed conditions. As a result, the J_F, J_C, V_C and *TPU* increased when nitrogen nutrition sufficiently applied under shadow-free condition, J_0 and V_0 decreased under elevated atmospheric CO_2 conditions, and the light use efficiency increased significantly. The J_F, J_C, V_C and *TPU* increased where nitrogen nutrition applied under shadow-free conditions, J_0 and V_0 decreased under elevated atmospheric CO_2 conditions, the light use efficiency increased significantly. The J_C, V_C, *TPU*, J_C/J_F and TPU/V_C increased, and did not vary with nitrogen application rates under shadow and elevated atmospheric CO_2 concentration condition. It indicated the effects of nitrogen on the photosynthetic energy use differed with different light density under elevated atmospheric CO_2 concentration condition, the photosynthetic energy use would be ameliorated by nitrogen application under shadow-free condition, but the ameliorative effects would be decreased under shadow condition.

Key Words: atmospheric CO_2 concentration; nitrogen; light density; photosynthetic electronic transport rate; light energy allocation; wheat

大气 CO_2浓度升高是引起全球气候变化的主要因素,并对植物生长与发育过程产生明显的影响。大气 CO_2浓度升高后,加速植物叶绿体中淀粉的合成,使淀粉粒在叶绿体内累积[1],导致叶绿体结构的破坏和改变,使光合电子的激发、转换和传递速率下降[2];另外,高大气 CO_2浓度下 Rubisco 活性下降、无机磷不足、PCR 循环酶活力降低以及氧化还原信号的反馈抑制[3-7]等均对光合电子的传递和分配产生不利影响。然而,高大气 CO_2浓度抑制了 C_3植物的光呼吸和Rubisco 加氧反应[8-9],促进更多的光合能量进入光化学过程,进而提高光合速率。因此,大气 CO_2浓度升高对植物吸收光能的分配去向和传递速率具有明显的分异效应。

氮素对植物光合器官的合成和活性具有十分重要的调节作用[10],影响光合能量的分配和利用效率[11-12]。在高大气 CO_2浓度下,增施氮素的小麦、豆类等 C_3植物的光合速率显著提高[13],这一方面与增施氮素调节了植物体内 C/N 关系[14-15]、“源”“库”关系[15-16]和降低同化产物积累有关[4,17],另一方面也与施氮提高了叶片叶绿素含量,增强叶绿体尤其是 Rubisco 等光合酶类的含量和活性、RUBP 再生能力以及最大电子流速率相关联[10-12]。所以,在高大气 CO_2下增施氮素可能提高了光合电子的传递速率和调节其分配方向,但目前对高大气 CO_2浓度下植物叶片光合电子传递分配的氮素响应机理无深入研究。

光强的变化对植物的光合能量传递与分配具有显著影响[18-19],提高光强可显著增加通过光反应中心Ⅱ的总电子流速率,降低了光能向碳同化方向的分配比率[20]。但是,在高大气 CO_2浓度下,植物叶片叶绿素含

量、Rubisco 含量和活性下降,其光能利用效率下降,光强的变化将对植物光能利用和传递产生重要影响,但目前缺乏相关研究探索。针对上述问题,本试验在开顶式气室内以不同大气 CO_2浓度、光强和氮素水平处理试验材料,以盆栽春小麦为研究对象,测算光合电子传递速率及其分配比例,以探讨施氮和光强对长期高大气 CO_2浓度下小麦旗叶光合能量分配的调节机理,这一工作对阐明全球变化下植物光合能量分配对光合作用下调的影响及其氮素调控机制具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验于 2009 年在甘肃省农科院农业部西北作物抗旱栽培与耕作重点开放实验室试验场(甘肃,兰州)进行,盆栽培养试验材料。供试土壤为黄麻 土,全氮含量为 0.11% ,水解氮为 118.43 mg/kg,有机质为 1.32% ,土壤田间持水量为 23.76% 。试验以春小麦(*Triticum aestivum* L.)为试材,采用 3 因素完全随机设计法,利用开顶式培养室模拟大气 CO_2浓度,空气 CO_2浓度分别为:400μmol/mol 和 760μmol/mol;土壤供氮水平为:纯 N 0g、0.2g/kg (土),磷素施肥量为 P_2O_5 0.08g/kg (土);光强处理分别为约为 40% 的自然光(遮荫处理)和 100% 自然光(正常光强)。每处理重复 10 盆,共计 80 盆。

试验以宁春 4 号为指示品种,将经过精选的小麦种子用 3% 的双氧水消毒 5 min 后,用去离子水冲洗净播种,每盆定植 15 株,盆口直径 25cm。肥料作为底肥一次施入,在小麦生长的全生育期(3 月 28 日播种,7 月 1 日收获)进行空气 CO_2浓度和光强处理,土壤水分控制在田间持水量的 80%—85% ,隔天用称重法确定每天的水分补充量。在小麦抽穗期进行各参数的测定。

1.2 试验条件控制

试验在大田开顶式气室内进行,气室面积 2.8 m×3 m,高 2.5 m。该气室利用换气扇将新鲜空气从外部吸入,用 8 根输气管道在距地面 30 cm 处将 CO_2均匀地分布于整个室内,并通过顶部开放处将 CO_2排出,进行空气和 CO_2循环。CO_2浓度增高系统由一个与 CO_2浓度监测仪(ADC Ltd,UK) 相连接的压缩 CO_2钢瓶(液态 CO_2,纯度为 99.99% ,核工业 504 工厂供给) 组成,监测仪通过控制阀门 24 h 监视和调节 CO_2浓度变化,并将换气扇电源与控制阀门相连,使 CO_2供气与空气循环同步进行,室内风速小于 0.5 m/s。气室内光源为自然光,温度通过顶部气体流通和换气扇气体交换控制在外界温度 +1.5℃内,对照气室内的平均温度和相对湿度为 28.1℃/20.3℃和 42.4%/67.9%(白天/夜间),温度范围为 15.3—33.5℃(白天) 和 8.5—25.8℃(夜间);处理气室内的平均温度和相对湿度为 28.3℃/20.4℃和 42.6%/68.1%(白天/夜间),温度范围为 16.2—34.1℃(白天) 和 8.5—26.1℃(夜间)。遮荫处理在开顶式气室顶部用遮阳网遮盖,晴天 8:00 遮荫处理的光强为自然光强的 36% ,13:00 为 45% ,18:00 为 33% ,平均为 38.00% 。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 叶片光合速率测定

在小麦抽穗期选择晴天,用 6400 型光合作用测定系统(Li-cor, USA)于 8:30—11:30 进行光合速率(P_n)的测定。选择红蓝光源叶室,光强控制为 1000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,在高大气 CO_2浓度开顶式气室控制叶室 CO_2为 760 μmol/mol、在正常大气 CO_2浓度开顶式气室将叶室 CO_2控制为 400 μmol/mol 进行测定;测定气体流速 500ml/min,叶室温度(25 ±0.5)℃,样品室湿度(75 ±7)%,每处理选择 5 盆中长势均一的 1 株进行测定。

1.3.2 叶片光合速率-C_i响应曲线测定

在小麦抽穗期选择晴天,用 6400 型光合作用测定系统(Li-cor, USA)于 8:30—11:30 采用自动的方法测定,选择红蓝光源叶室,3 次重复,每次测定连续 3d,为消除误差,各处理的测定时间在 3d 内进行交叉。测定气体流速 500 ml/min,叶室温度(25 ±0.5)℃,样品室湿度(75 ±7)%;曲线测定的 CO_2浓度分别为 0、50、100、150、200、250、300、400、600、800、1000μmol/mol;测定时最大测定时间 180 s,最大匹配时间 120 s,最小匹配时间 60 s;每处理选择 3 盆长势均一的 1 株小麦的旗叶进行测定。

1.3.3 叶绿素荧光参数测定

在测定光呼吸的同时,选择相近的叶片用 FMS-2.02 型便携式荧光仪(Hansatech,UK), 测定功能叶初始

荧光(F_o),最大荧光(F_m),PSⅡ光化学效率 F_v/F_m 及 PSⅡ光合电子传递量子效率 ΦPSⅡ等荧光动力学参数。测定前叶片暗适应 30 min,先照射检测光(< 0.05 μmol·m^{-2}·s^{-1}),再照射饱和脉冲光 (6000 μmol·m^{-2}·s^{-1}),测定 F_v/F_m 后,叶片在正常光照下适应 30min,然后打开内源光化光(Actinic light, 1000 μmol·m^{-2}·s^{-1}) 3 min 后测 Φ_{PSII},每处理选择 5 盆中长势均一的 1 株进行测定。

1.3.4　相关计算公式

参照 Haake 等方法[9],叶片光化学速率 = $\Phi_{PSII} \times a \times I$;热耗散速率 = $(1 - F_v'/F_m') \times a \times I$。式中 Φ_{PSII} 是 PSⅡ非环式电子传递效率,为实际测定值,I 是入射于叶面的光强(PAR = 1000 μmol·m^{-2}·s^{-1});a 是叶片吸光占入射光强的比例,通常为 80%。

通过 PSⅡ的叶片非环式总电子传递速率 J_F 参照 Krall 和 Edward[21] 的公式:$J_F = \Phi_{PSII} \cdot I \cdot a \cdot f$, f 是光能在 PSⅡ的分配比例,对 C3 植物而言,一般为 50%。

参与光呼吸的非环式光合电子流 J_0 和碳还原的非环式电子流 J_C 按 Epron 等[22] 的公式计算:$J_0 = 2/3[J_F - 4(P_n + R_d)]$,$J_C = 1/3[J_F + 8(P_n + R_d)]$,式中 P_n 为净光合速率,R_d 为光呼吸速率,R_d 根据 $P_n - C_i$ 曲线的初始数据的线性回归方程的截距表示[23-24],为光下 C_i 为零时的 P_n 的绝对值(μmolCO_2·m^{-2}·s^{-1})。

Rubisco 的氧化速率(V_O)、羧化速率(V_C)按 Di[24-25] 的方法计算,即:$J_F = 4V_C + 6V_O$,$V_C = P_n + R_d + 0.5V_O$。

磷酸丙糖利用速率(TPU, triose phosphate utilization)的计算采用[24] 的方法,即 $TPU = (P_n + R_d)/3$。

1.4　数据分析

采用 SPSS 12.0 统计分析软件对数据进行二因素方差分析,并用 LSD 法进行多重比较。

2　结果与分析

2.1　施氮和光强对高大气 CO_2 浓度下小麦叶片 PSII 光合电子传递速率的影响

正常光强下,施氮提高了小麦叶片光化学速率($P < 0.05$),高大气 CO_2 浓度下的增加幅度较大,为 40.18% (图 1A);遮荫后小麦叶片光化学速率在不同氮素水平之间无显著差异。大气 CO_2 浓度升高对小麦高氮叶片光化学速率无显著影响,但正常光强下低氮叶片光化学速率显著降低($P < 0.05$)。不同光强处理间高氮叶片光化学速率无明显变化,但低氮叶片光化学速率在正常光强下降低($P < 0.05$)。在正常光强下,氮素水平和大气 CO_2 浓度对小麦叶片光化学速率存在显著的互作效应,但遮荫后互作效应不明显。施氮能够提高正常光强下通过 PSII 反应中心的总电子流速率 J_F($P < 0.01$);遮荫条件下,高大气 CO_2 浓度的高氮叶片 J_F 较低氮叶片增加 10.87% ($P < 0.05$),但在正常大气 CO_2 浓度下高低氮叶片间无显著差异(图 1B)。大气 CO_2 浓度升高后低氮叶片 J_F 在两种光强处理下均下降($P < 0.05$),但高氮叶片无显著变化。遮荫处理的小麦叶片 J_F 较正常光强处理显著升高,而且高大气 CO_2 浓度处理的低氮叶片增加幅度最大。在正常光强下,大气 CO_2 浓度和氮素水平对小麦叶片有明显的交互作用($P < 0.05$),而遮荫后这一作用不明显。

正常光强下,施氮后小麦叶片参与光化学反应的非环式电子流速率 J_C 显著增加($P < 0.01$),高大气 CO_2 浓度处理增加幅度最高,为 34.22% (图 1C);遮荫条件下,高大气 CO_2 浓度的高氮叶片 J_C 较低氮叶片增加 9.33% ($P < 0.05$),但在正常大气 CO_2 浓度下高低氮叶片间无显著差异。与正常大气 CO_2 浓度处理相比,高大气 CO_2 浓度处理的高氮叶片 J_C 在两种光强处理下均升高($P < 0.01$),遮荫处理的低氮叶片 J_C 显著增加($P < 0.05$),但正常光强下的低氮叶片无显著变化。遮荫处理的小麦高氮叶片 J_C 较正常光强处理下降,并在高大气 CO_2 处理达到显著差异($P < 0.05$),而低氮叶片则表现升高。大气 CO_2 浓度和氮素水平对小麦叶片 J_C 有明显的交互作用,并在正常光强下达到极显著差异($P < 0.01$)。

施氮后参与光呼吸的非环式电子流传递速率(J_0)在高大气 CO_2 浓度下升高($P < 0.05$),但在正常大气 CO_2 浓度下无显著差异(图 1D)。大气 CO_2 浓度升高后小麦叶片 J_0 下降($P < 0.01$),高氮叶片降低 28.35% (正常光强)、51.74% (遮荫处理),低氮叶片降低 88.40% (正常光强)、66.78% (遮荫处理)。遮荫处理的小麦叶片 J_0 较正常光强处理升高($P < 0.01$),弱光条件下小麦叶片光呼吸耗能增强。两种光强下,大气 CO_2 浓度和氮素水平对小麦叶片有明显的交互作用($P < 0.05$),正常大气 CO_2 浓度处理的高氮叶片 J_0 较高大气 CO_2

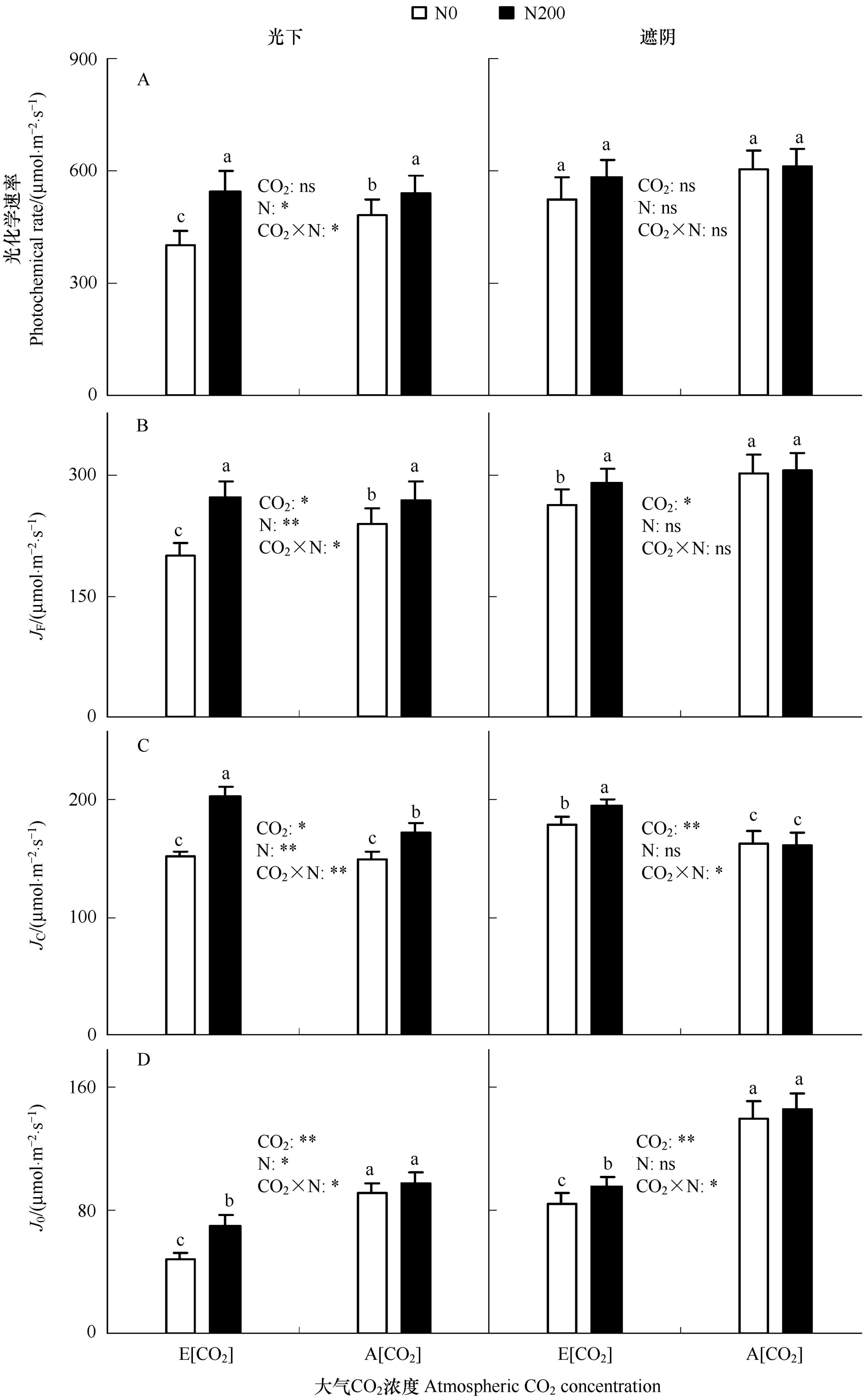

图 1 施氮和光量子通量对高大气 CO_2 浓度下小麦叶片 PSⅡ电子传递速率的影响

Fig. 1 The effects of nitrogen application and light flux density on electron transport rate in PSⅡ reaction center of wheat leaves which exposure of elevated atmospheric CO_2 conditions

图中 E[CO_2]指高大气 CO_2 浓度(760μmol/mol),A[CO_2]指正常大气 CO_2 浓度(400μmol/mol);差异显著性符号 * = $P<0.05$,** = $P<0.01$,ns = $P>0.05$; A 为光化学速率,B 为通过 PSⅡ的叶片非环式总电子传递速率(J_F),C 为参与碳还原的非环式电子流(J_C),D 为参与光呼吸的非环式光合电子流(J_0)

浓度处理的低氮叶片增加 102.13%(正常光强)、73.22%(遮荫处理)。

2.2　施氮和光强对高大气 CO_2浓度下小麦叶片 Rubisco 光合能量同化速率的影响

正常光照下,施氮提高了小麦叶片 Rubisco 羧化速率(V_C)(图 1A),并在高大气 CO_2浓度处理达到极显著差异($P<0.01$);遮荫后高大气 CO_2浓度下小麦高氮叶片 V_C较低氮叶片增加($P<0.05$),但在正常大气 CO_2浓度下无显著差异。大气 CO_2浓度升高后小麦高氮叶片 V_C升高($P<0.05$),遮荫处理的低氮叶片 V_C同样因大气 CO_2浓度升高而增加,但正常光强的低氮叶片 V_C不随大气 CO_2浓度而变化。高氮叶片 V_C随光强的降低而下降,但高大气 CO_2浓度处理的低氮叶片 V_C在遮荫后升高,而正常大气 CO_2浓度下则无明显变化。氮素水平和大气 CO_2浓度对小麦叶片 V_C有明显的互作效应,高大气 CO_2浓度处理的高氮叶片 V_C较正常大气 CO_2浓度处理的低氮叶片增加 43.64%(正常光强)、25.99%(遮荫处理)。

高大气 CO_2浓度下施氮能够显著降低小麦叶片 Rubisco 氧化速率(V_0)($P<0.05$),但正常大气 CO_2浓度下则无显著变化(图 2B)。大气 CO_2浓度升高后小麦叶片 V_0下降($P<0.01$),低氮叶片下降幅度较大。遮荫后小麦叶片 V_0较正常光强处理显著升高,小麦叶片 Rubisco 加氧反应被促进。氮素水平和大气 CO_2浓度对小麦叶片 V_0有明显的互作效应,正常大气 CO_2浓度处理的高氮叶片 V_0较高大气 CO_2浓度处理的低氮叶片增加 93.92%(正常光强)、73.17%(遮荫处理)。

正常光强下施氮能够显著提高小麦叶片(P_n)($P<0.01$);遮荫后高大气 CO_2浓度的高氮叶片 P_n较低氮叶片增加 11.13%($P<0.05$),但在正常大气 CO_2浓度下高低氮叶片的 P_n无显著差异(图 2C)。小麦叶片 P_n随大气 CO_2浓度升高而增加($P<0.01$),遮荫处理的高氮叶片增加幅度最大。除高大气 CO_2浓度处理的低氮叶片 P_n遮荫后升高外,其它处理的小麦叶片 P_n在遮荫后下降。氮素水平和大气 CO_2浓度对小麦叶片 P_n有明显的互作效应,两种光强处理下,高大气 CO_2浓度处理的高氮叶片 P_n最高。

正常光强下施氮能够显著降低小麦叶片 R_d($P<0.05$),高大气 CO_2浓度处理高氮叶片 R_d较低氮叶片降低 21.19%,正常大气 CO_2浓度下降低了 23.74%;遮荫后小麦叶片 R_d不因氮素水平的变化而发生显著变化(图 2D)。正常光强下,小麦叶片 R_d随大气 CO_2浓度升高而降低($P<0.01$),遮荫后则不随大气 CO_2浓度的升高而变化。氮素水平和大气 CO_2浓度对小麦叶片 R_d有明显的互作效应,两种光强处理下,正常大气 CO_2浓度处理的低氮叶片 R_d最高。

正常光强下施氮能够显著提高小麦叶片 *TPU*($P<0.01$),而遮荫下施氮则对 *TPU* 无显著影响(图 2E)。大气 CO_2浓度升高后小麦叶片 *TPU* 增加($P<0.01$),磷酸丙糖对光合作用的限制作用显著降低。除高大气 CO_2浓度处理的低氮叶片 *TPU* 在遮荫后升高外,其它处理的小麦叶片 *TPU* 遮荫后下降。氮素水平和大气 CO_2浓度对小麦叶片 *TPU* 有明显的互作效应,两种光强处理下,高大气 CO_2浓度处理的高氮叶片 *TPU* 最高。

2.3　施氮和光强对高大气 CO_2浓度下小麦叶片光合能量分配比率的影响

节下 J_C/J_F反映了光合作用的电能向活跃化学能方向的能量转换效率(化学能转换效率)(图 3A)。小麦叶片化学能转换效率在不同氮素水平间无显著差异,而随大气 CO_2浓度升高而增加($P<0.01$),遮荫后则明显下降。氮素水平和大气 CO_2浓度对小麦叶片化学能转换效率有明显的互作效应($P<0.05$),高大气 CO_2浓度处理的高氮叶片化学能转化效率最高。

J_0/J_C反映了光合电子在光化学和光呼吸方向的分配比例(图 3B)。小麦叶片 J_0/J_C不因氮素水平的变化而发生显著改变,但因大气 CO_2浓度升高而显著下降($P<0.01$);遮荫后小麦叶片 J_0/J_C明显升高,高大气 CO_2浓度处理增加 47.62%(低氮叶片)和 43.84%(高氮叶片);正常大气 CO_2浓度处理增加 40.82%(低氮叶片)和 58.92%(高氮叶片)。氮素水平和大气 CO_2浓度对小麦叶片 J_0/J_C有明显的互作效应($P<0.05$),高大气 CO_2浓度处理低氮叶片的 J_0/J_C最低。

V_C/J_C反映活跃化学能被固定为稳定化学能的效率(化学能固定效率)。光照强度、氮素水平和大气 CO_2浓度的变化均对小麦叶片化学能固定效率无显著影响(图 3C)。表明环境因子的变化可引起光合电子向碳同化的传递速率和 Rubisco 的羧化速率,但对参与光化学的非环式电子流向羧化方向的分配比例无明显作用。

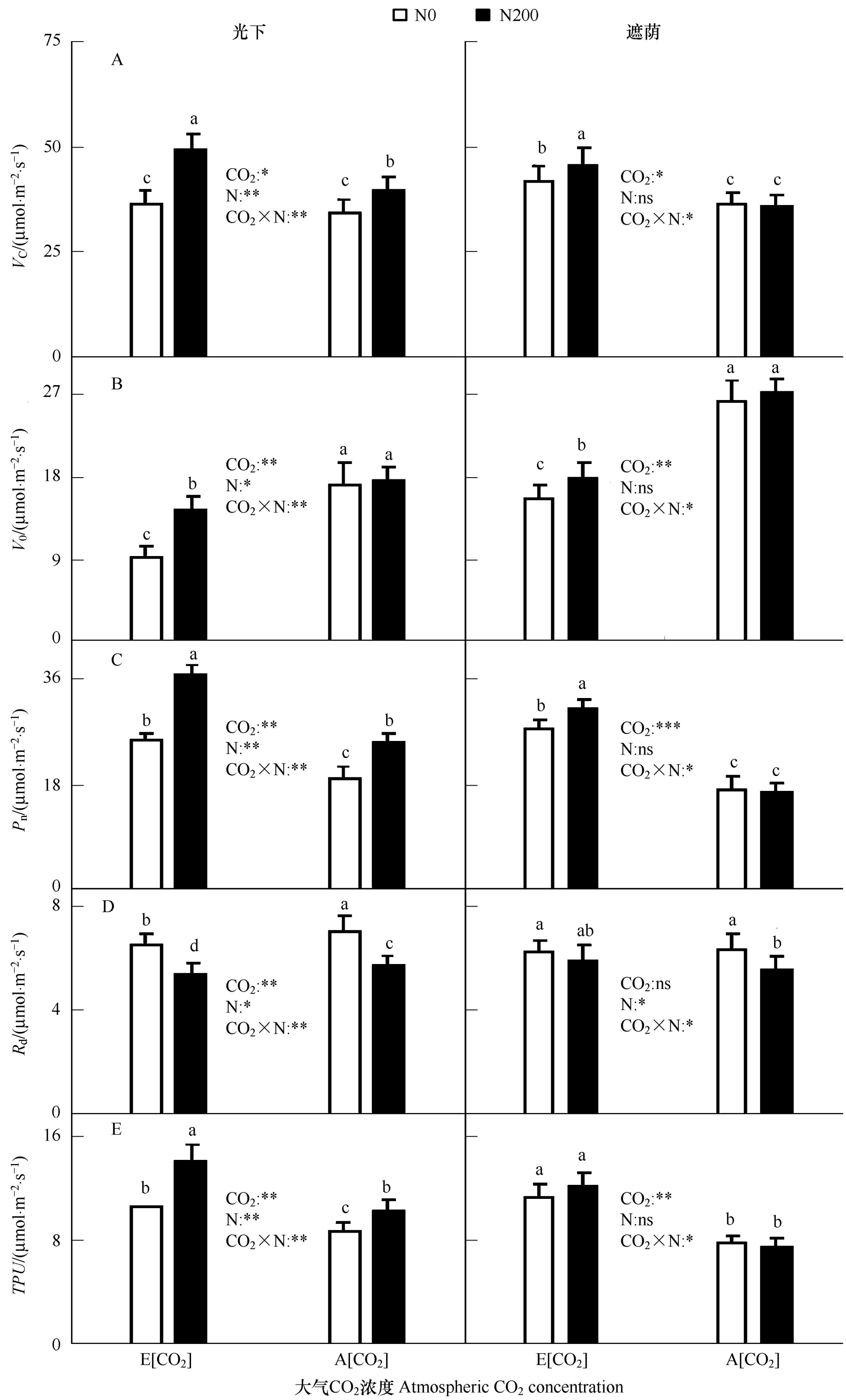

图 2 施氮和光量子通量对高大气 CO_2 浓度下小麦叶片暗反应光合能量利用的影响

Fig. 2 The effects of nitrogen application and light flux density on the photosynthetic energy use in dark-reaction process of wheat leaves which exposure of elevated atmospheric CO_2 conditions

图中 A 为 Rubisco 羧化速率(V_C),B 为 Rubisco 加氧速率(V_O),C 光合速率(P_n),D 为光呼吸速率(R_d),E 磷酸丙糖利用效率(TPU)

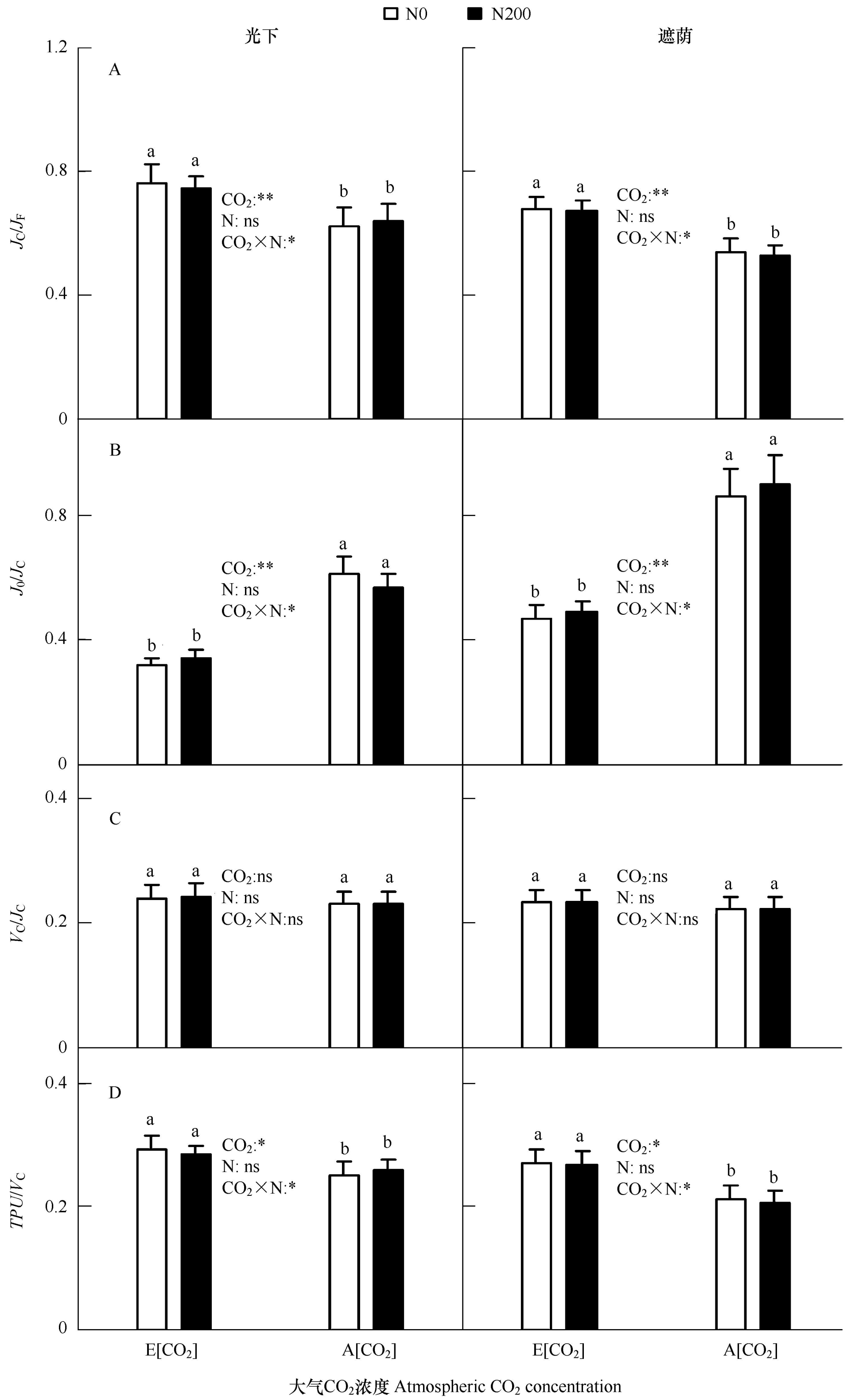

图 3 施氮和光量子通量对高大气 CO_2 浓度下小麦叶片光合能量分配比率的影响

Fig. 3 The effects of nitrogen application and light flux density on the ratio of photosynthetic energy allocation of wheat leaves which exposure of elevated atmospheric CO_2 conditions

图中 A 为 J_C/J_F,B 为 J_0/ J_C,C 为 V_C/ J_C,D 为 TPU/V_C; A is J_C/J_F, B is J_0/ J_C, C is V_C/ J_C, D is TPU/V_C

TPU/V_C反映暗反应中光合能量利用的 TPU 限制作用(图 3D)。小麦叶片 TPU/V_C在不同氮素水平间无显著差异,大气 CO_2浓度升高可显著提高小麦叶片 TPU/V_C($P<0.05$),遮荫后小麦叶片 TPU/V_C明显下降。氮素水平和大气 CO_2浓度对小麦叶片化学能转换效率有明显的互作效应($P<0.05$),高大气 CO_2浓度处理的低氮叶片化学能转化效率最高。即在高大气 CO_2浓度和正常光照下,TPU 对暗反应过程中光合能量转换为稳定化学能的限制作用显著降低,但氮素水平对 TPU 对光合能量利用的限制作用无明显影响。

3 讨论

氮素对高大气 CO_2浓度下植物光合电子传递速率有显著的调节作用。在光反应阶段,正常光强下施氮能显著提高小麦叶片光化学速率,并在高大气 CO_2浓度下增幅最高;而在遮荫条件下,施氮对光化学速率无明显影响(图 1A)。这主要是由于在强光下缺氮叶片叶绿素降解代谢加快[26-27],并且高大气 CO_2浓度下加剧了叶绿素降解[5],光下叶绿素含量和 PSII 反应中心开放比例下降、天线色素捕捉光能的能力和色素间电子转化效率降低所致[11-13];而遮荫后各处理的叶绿素含量无明显变化,所以光化学速率并无显著差异。

大气 CO_2浓度升高后 C_3植物缺氮叶片 PSⅡ反应中心最大电子传递速率(J_{max})显著下降[3-4]。正常光强下,小麦低氮叶片 J_F在高大气 CO_2浓度下较正常大气 CO_2浓度处理下降 20.00%,达到显著差异水平,而高氮叶片 J_F在两个大气 CO_2浓度处理间则无明显变化(图 1B);但大气 CO_2浓度升高对植物叶片 PSⅡ反应中心最大电子传递速率的影响具有明显的物种特异性,杨树在叶氮含量和叶绿素含量不变的条件下,高大气 CO_2浓度下 J_{max}增加 15%[26]。正常光强下,两种大气 CO_2浓度下小麦叶片 J_F均因施氮量增加而提高,这与 Zhou 等在水稻上的研究结果相同[27]。遮荫后植物叶绿素含量和电子传递体活性维持在较高水平,叶片 J_F较高[28-29],低氮小麦叶片 J_F在遮荫后显著增加,且高大气 CO_2浓度处理增加了 31.20%。因此,由于正常光强和高大气 CO_2浓度均促进小麦叶氮含量下降和叶绿素降解,导致光合机构活性下降[5,26-27,29],所以低氮叶片 J_F在正常光强和高大气 CO_2浓度下显著下降,而遮荫后明显升高;高氮叶片的叶氮含量在正常光强和高大气 CO_2浓度下维持在较高水平,叶片 J_F无明显变化。

高大气 CO_2浓度下, J_C提高而 J_0降低[3,30],更多的光合电能转化为活跃化学能(图 1D),施氮能够提高植物叶片 J_C和 J_0[30],但遮荫后这一作用减弱;正常大气 CO_2浓度下,除正常光强处理的 J_C因氮素水平提高而增加外,其余处理的 J_C和 J_0在不同氮素水平之间无显著差异(图 1C)。遮荫后小麦叶片光呼吸耗能显著提高,但使低氮叶片的 J_C增加。高大气 CO_2浓度下,小麦叶片光合电能向化学能的转化速率增加,而且增施氮素后这一作用更为明显;遮荫后小麦叶片光呼吸增强,可能是由于在弱光条件下较多的光合电子分配至分子氧,通过水-水循环以热能的形式耗散[32]。由于小麦低氮叶片在正常光强和高大气 CO_2浓度下 Rubisco 含量和活性降低[31],使其光合电能的化学固定速率下降,而遮荫后减弱了叶绿素降解和叶氮含量的下降[26-27],并使 Rubisco 含量和活性维持在较高水平,所以 J_C较正常光照下增加。

正常光强下施氮能提高植物叶片的羧化速率[30,33];遮荫后,高大气 CO_2浓度处理的高氮叶片羧化速率显著高于低氮叶片,而正常大气 CO_2浓度下两个氮素水平间无显著差异。除正常光强下低氮叶片羧化速率在不同大气 CO_2处理之间无显著差异外,其余处理的大气 CO_2浓度升高均能显著提高小麦叶片羧化速率[3]。遮荫降低了高大气 CO_2浓度下小麦高氮叶片羧化速率,但使低氮叶片羧化速率增加(图 2A)。这可能与叶片 Rubisco 含量和活性密切相关,施氮后小麦叶片 Rubisco 含量和活性提高,促进羧化反应[3,10],高大气 CO_2浓度下 Rubisco 羧化反应被促进,表现较高的羧化速率[4],遮荫后由于低氮叶片的叶绿素[27]和 Rubisco 含量较高,使羧化速率维持在较高水平。

Rubisco 加氧反应主要取决于叶肉细胞的 CO_2分压,CO_2分压增加则加氧反应被抑制[34],本试验结果显示,大气 CO_2浓度升高能显著降低 Rubisco 加氧速率,与 Zhou 等在水稻和 Zhang 等在桦树上的研究结果相似[28,31]。高大气 CO_2浓度下施氮提高 Rubisco 加氧速率,并在正常光强条件下增加幅度加大(图 2B),这是由于在高大气 CO_2浓度下,植物为维持一定的 C/N 比而加速氮的代谢,促进光呼吸耗能[33],从而使 Rubisco 加

氧速率有一定的增加。遮荫后 Rubisco 加氧速率明显提高,叶片同化力显著下降[27,29],而且在正常大气 CO_2浓度下 Rubisco 加氧速率增加幅度加大,这可能是小麦叶片对弱光环境的一个适应机制。

正常光强下,施氮增加小麦叶片 *TPU*,磷酸丙糖对光合作用的限制降低[31];而在遮光条件下,施氮对小麦叶片 *TPU* 无显著影响。大气 CO_2浓度升高则使小麦叶片 *TPU* 显著增加,磷酸丙糖对光合作用的限制明显降低[24,31];遮荫条件下,高大气 CO_2浓度处理的低氮叶片 *TPU* 升高而高氮叶片下降,磷酸丙糖利用效率对高氮叶片光合作用的限制较强。因此,大气 CO_2浓度升高后,一方面使小麦叶片叶肉细胞 CO_2分压增加,促进了光合碳同化过程[35];另外,在光合能量传递过程中,高大气 CO_2浓度下施氮显著提高正常光强下小麦叶片光化学效率、J_F、J_C、V_C和 *TPU*,使高大气 CO_2浓度下小麦高氮叶片 P_n显著升高而光呼吸速率降低;与正常大气 CO_2处理相比,虽然高大气 CO_2浓度下小麦低氮叶片 J_F降低,但 J_0和 V_0同样显著降低,所以 J_C、V_C并无明显变化,而且 *TPU* 增加了 36.34%,所以 P_n升高[34]。遮荫后虽然光化学速率和 J_F明显升高,但 J_0和 V_0也显著增加,所以 P_n较低;因为在弱光条件下较多的光合电子分配至分子氧,通过水－水循环以热能的形式耗散[32],所以光呼吸速率并无显著变化。

氮素水平对小麦 J_C/J_F和 J_0/J_C无明显影响,但因大气 CO_2浓度的升高 J_C/J_F增加而 J_0/J_C降低;遮荫后 J_C/J_F下降而 J_0/J_C升高(图 3B)。大气 CO_2浓度升高后小麦叶片 Rubisco 含量下降[18],但使光合电子在光合碳同化方向的分配比例显著增加。虽然施氮后小麦叶片 Rubisco 含量维持在较高水平[36-37],但不能提高光合电子向碳同化方向的分配比例,这是由于遮荫后 RUBP 再生对光合碳同化的限制作用加强,导致 J_C/J_F下降而 J_0/J_C升高;大气 CO_2浓度升高后 RUBP 再生对光合碳同化的限制作用减弱,J_C/J_F升高而 J_0/J_C下降。所以高大气 CO_2浓度下植物叶片 Rubisco 含量和活性的下降不是导致 P_n降低根本原因[37],而 RUBP 再生限制可能是造成 P_n降低的重要原因。

在小麦光合能量转换的暗反应过程中,大气 CO_2浓度的变化、施氮量的增加和光强的降低均对小麦叶片 V_C/J_C无显著作用(图 3C),即大气 CO_2浓度升高后虽然改变了 Rubisco 含量和活性,但对加氧/羧化比无显著影响,且 Rubisco 加氧/羧化比不受氮素水平和光强的调控。所以,Rubisco 加氧/羧化比可能取决于 RUBP 再生限制的影响,并对光强[38]、大气 CO_2浓度以及氮素水平的变化不敏感。遮荫后 *TPU* 对光合能量利用的限制作用加强,而大气 CO_2浓度升高则使之减弱[31],暗示遮荫后促进小麦叶片的水-水循环,更多光合能量以热的形式耗散,而大气 CO_2浓度升高则减弱了小麦叶片的热耗散耗能,较多的光合能量被化学固定。

综上所述,在高大气 CO_2浓度下,增施氮素能够提高小麦叶片 J_F、J_C、J_0、V_C、V_0以及正常光照条件下的 *TPU*,但对光合电子在光化学方向、羧化反应以及磷酸丙糖的光合能量利用的分配比例无显著影响。证明高大气 CO_2浓度下增施氮素提高小麦叶片 P_n主要原因是其提高了叶片电子传递速率以及光合电能向化学能的转化速率,而与光合能量的分配方向和比例无明显关系。光照强度降低后,高大气 CO_2浓度处理的小麦叶片的光化学速率和 J_F增加,但光呼吸耗能速率、Rubisco 羧化速率和磷酸丙糖利用效率下降,并且光合能量在光化学方向、羧化反应以及磷酸丙糖的光合能量利用的分配比例降低。所以遮荫后虽然提高了小麦叶片天线色素对光能的转换能力及其色素间的传递效率,但由于其热耗散在光反应和暗反应过程中均有加强,对光合能量的总体利用效率下降,P_n明显降低。

致谢:中国农业大学李隆教授对写作给予帮助,特此致谢。

References:

[1] Stitt M. Metabolic regulation of photosynthesis//Baker N R, ed. Advances in Photosynthesis. Vo1. 5. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996, 151-190.

[2] Zhang D Y, Xu D Q. The mechanisms of plant photosynthetic acclimation to elevated CO_2 concentration. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33(6): 463-470.

[3] Drake B G, Azcón-Bieto J, Berry J A, Bunce J, Dijkstra P, Farrar J, Gifford R M, Gonzalez-meler M A, Koch G, Lambers H, Siedow J, Wullschleger S. Does elevated CO_2 inhibit plant mitochondrial respiration in green plants?. Plant Cell and Environment, 1999, 22: 649-657.

[4] Chen G Y, Yong Z H, Liao Y, Zhang D Y, Chen Y, Zhang H B, Chen J, Zhu J G, Xu D Q. Photosynthetic acclimation in rice leaves to free air CO_2 enrichment related to both ribulose-l, 5-bisphosphate carboxylation limitation and ribulose-l, 5-bisphosphate regeneration limitation. Plant Cell Physiology, 2005, 46: 1036-1045.

[5] Haake V, Geiger M, Walch-Liu P, Engels C, Zrenner R, Stitt M. Changes in aldolase activity in wild-type potato plants are important for acclimation to growth h-radiance and carbon dioxide concentration, because plastid aldolase exerts control over the am bient rate of photosynthesis acro ss a range of growth conditions. Plant Journal, 1999, 17: 479-489.

[6] Paul M J, Pellny T K. Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development. Journal of Experimental Botany, 2003, 54: 539-547.

[7] Karpinski S, Reynolds H, Kapinska B, Wingsle G, Creissen G, Mullineaux P. Systemic signaling and acclimation in response to excess exciation energy in Arabdopsis. Science, 1999, 284: 654-657.

[8] Ainsworth E A, Long S P. What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO_2. New Phytologist, 2005, 165: 351-372.

[9] Teng N J, Wang J, Chen T, Wang Y, Lin J. Elevated CO_2 induces physiological, biochemical and structural changes in leaves of Arabidopsis thaliana. New Phytologist, 2006, 172 (1): 92-103.

[10] Maroco J P, Breia E, Faria T, Pereira J S, Chaves M M. Effects of long-term exposure to elevated CO_2 and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. Plant Cell and Environment, 2002, 25 (1), 105-113.

[11] Evans J R, Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. Plant Cell and Environment, 2001, 24: 755-767.

[12] Zhang X C, Shangguan Z P. The responses of photosynthetic electron transport and partition in the winter wheat leaves of different drought resistances to nitrogen levels. Plant Physiology Communications, 2009, 45(1): 13-18.

[13] Daepp M, Nsberger J, Locher A. Nitrogen fertilization and developmental stage alter the response of *Lolium perenne* to elevated CO_2. New Phytologist, 2001, 150: 347-358.

[14] Bloom A J, Smart D R, Nguyen D T, Peter S S. Nitrogen assimilation and growth of wheat under elevated carbon dioxide. Proceeding of National Academy Sciences, 2002, 99: 1730-1735.

[15] Kruse J, Hetzger I, Mai C, Polle A, Rennenberg H. Elevated CO_2 affects N-metabolism of young poplar plants (*Populus tremula* × *P. alba*) differently at deficient and sufficient N-supply. New Phytologist, 2003, 157 (1), 65-81.

[16] Reich P B, Hobbie SE, Lee T, David S E, Jason BW, David T, Johannes M H K, Shahid N, Jared T. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO_2. Nature, 2006, 440: 708-922.

[17] Sawada S, Kuninaka M, Watanabe K. The mechanism to suppress photosynthesis through end product inhibition in single rooted soybean leaves during acclimation to CO_2 enrichment. Plant Cell and Environment, 2001, 42: 1093-1102.

[18] Winston R D la T, Kent O B. Acclimation of barley to changes in light intensity: photosynthetic electron transport activity and components. Photosynthesis Research, 1990, 24: 127-136.

[19] Demming-Adams B, Adams Ⅲ WW. Photoprotection and other respones of plants to high light stress. Annual Review of Plant Phsiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43:599-626.

[20] Lin Z F, Peng C L, Sun Z J, Lin G Z. The effects of light intensity on the photorespiratory allocation of photosynthetic electron transports of four subtroical forest plant. Science in China (Series C), 2000, 30(1): 72-77.

[21] Krall J P, Edward G E. Relationship between photosystem Ⅱ activity and CO_2 fixation in leaves. Plant Physiology, 1992, 86: 180-187.

[22] Epron D, Godard D, Cornic G, Genty B. Limitation of net CO_2 assimilation rate by internal resistance to CO_2 transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvation* L. and *Castanea sativa* Mill). Plant Cell and Environment, 1995, 18: 43-51.

[23] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis?. Procedures and sources of error. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(392): 2393-2401.

[24] Sharkey T D, Bernacchi C J, Farguhar G D. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. Plant, Cell and Environment, 2007, 30, 1035-1040.

[25] Di M, Iannell M A, loreto F. Relationship between photosynthetic and photorespiration in field-grown wheat leaves. Photosynthetica, 1994, 30 (1):45-51.

[26] Liberloo M, Tulva I, Raïm O, Kull O, Ceulemans R. Photosynthetic stimulation under long-term CO_2 enrichment and fertilization is sustained across a closed Populus canopy profile (EUROFACE). New Phytologist, 2007, 173: 537-549.

[27] Zhou Y H, Lam H M, Zhang J H. Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice. Journal of Experimental Botany, 2007, 58: 1207-1217.

[28] Guo F, Qu Y Y, Xin C P, Liang Y, Lliang X, Tian J C, Meng Q W, Zhao S J. Response of photosynthetic apparatus to different irradiances in flag leaves of high-yielding winter wheat PH01-35 grown under low light conditions. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(1): 179-184.

[29] Kasetsart J. Response of Spirulina platensis C1 to high temperature and high light intensity. 2007, National Science, 41: 123-129.

[30] Graham J H, Neil R, Stephen P L. Growth in elevated CO_2 can both increase and decrease photochemistry and photoinhibition of photosynthesis in a predictable manner. *dactylis glomerata* grown in two levels of nitrogen nutrition. Plant Physiology, 2001, 127: 1204-1211.

[31] Zhang S R, Dang Q L. Effects of carbon dioxide concentration and nutrition on photosynthetic functions of white birch seedlings. Tree Physiology, 2006, 26: 1457-1467.

[32] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 601-639.

[33] Li H D, Gao H Y. Effects of different nitrogen application rate on allocation of photosynthetic electron flux in Rumex K-1 leaves. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33(5): 417-424.

[34] Hiromi N, Amane M, Tadahiko M. The effect of elevated partia1 pressures of CO_2 on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. Plant Physiology, 1997, 115: 191-198.

[35] Garcia R L, Long S P, Wall G W, Osborne C P, Kimball, B A. Nie G Y, Pinter P J, Lamorte R L, Wechsung F. Photosynthesis and conductance of spring-wheat leaves: field response to continuous free-air atmospheric CO_2 enrichment. Plant, Cell and Environment, 1998, 21(7): 659-669.

[36] Hiromi N, Amane M, Tadahiko M. The effect of elevated partia1 pressures of CO_2 on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. Plant Physiology, 1997, 115: 191-198.

[37] Long S P, Ainsworth E A, Rogers A, Ort D R. Rising atmospheric carbon dioxide: Plants FACE the future. Annual Review of Plant Biology. 2004, 55: 591-628.

[38] Yu S W, Tang Z C. plant physiology and Molecular Biology,2nd, Beijing: Science and Technology Press, 1998: 224.

参考文献:

[2] 张道允,许大全. 植物光合作用对 CO_2 浓度增高的适应机制. 植物生理与分子生物学学报,2007,33(6):463-470.

[12] 张绪成,上官周平. 抗旱性不同品种的小麦叶片中光合电子传递和分配对氮素水平的响应. 植物生理学通讯,2009,45(1):13-18.

[20] 林植芳,彭长连,孙梓健,林桂珠. 光强对4 种亚热带森林植物光合电子传递向光呼吸分配的影响. 中国科学(C 辑),2000,30(1):72-77.

[27] 郭峰,曲妍妍,信长朋,梁燕,梁雪,田纪春,孟庆伟,赵世杰. 弱光下生长的高产小麦品系 PH01-35 旗叶光合机构对不同光强的响应. 作物学报,2009, 35(1): 179-184.

[33] 李海东,高辉远. 不同施氮量对杂交酸模叶片光合电子流分配的影响. 植物生理与分子生物学学报,2007,33(5):417-424.

[38] 余叔文,汤章城. 植物生理学与分子生物学,2nd. 北京:科技出版社,1998: 224.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 4 February, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Short-term effects of temperature enhancement on community structure and biomass of alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau …………… LI Na, WANG Genxu, YANG Yan, et al (895)
Effects of submergence on seed germination of nine annual plant species in the Three Gorges Reservoir region and their implication to vegetation restoration …………… TAO Min, BAO Dachuan, JIANG Mingxi (906)
Temporal-spatial niches of Chinese White Wax Scale insect (*Ericerus pela*) and its three dominant parasitoid wasps …………… WANG Zili, CHEN Yong, CHEN Xiaoming, et al (914)
Species diversity of carabid beetles in desert-steppe in Yanchi of Ningxia, China …… HE Qi, WANG Xinpu, YANG Guijun (923)
Identification of trophic relationships between marine algae and the copepod *Calanus sinicus* in a fatty acid approach …………… LIU Mengtan, LI Chaolun, SUN Song (933)
Community structure of macrozoobenthos in Caizi Lake, China …………… XU Xiaoyu, ZHOU Lizhi, ZHU Wenzhong, et al (943)
The community distribution pattern of intertidal macrozoobenthos and the responses to human activities in Yueqing Bay …………… PENG Xin, XIE Qilang, CHEN Shaobo, et al (954)
The effects of jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) farming on the sediment nutrients and macrobenthic community …………… FENG Jianxiang, DONG Shuanglin, GAO Qinfeng, et al (964)
Diurnal activity rhythm and time budgets of the Dwarf Blue Sheep (*Pseudois schaeferi*) in Zhubalong Nature Reserve …………… LIU Guoku, ZHOU Caiquan, YANG Zhisong, et al (972)
Comparison of leaf, height and seed functional traits of species in dry-hot valleys …………… ZHENG Zhixing, SUN Zhenhua, ZHANG Zhiming, et al (982)
Dynamics of soil seed banks in the reversion process of desertification in the middle reaches of the Shiyang River …………… MA Quanlin, ZHANG Dekui, LIU Youjun, et al (989)
Modelling the spatial distribution of forest carbon stocks with artificial neural network based on TM images and forest inventory data …………… WANG Shaohua, ZHANG Maozhen, ZHAO Pingan, et al (998)
The GIS-based visual landscape evaluation in mountain area: a case study of Mount Nan-kun National Forest Park, Guangdong Province …………… QIU Yishu, GAO Jun, ZHAN Qilin (1009)
A functional classification method for examining landscape pattern of urban wetland park: a case study on Xixi Wetland Park, China …………… LI Yufeng, LIU Hongyu, ZHENG Nan, et al (1021)
Effects of AM fungi on the growth and drought resistance of *Seriphidium minchünense* under water stress …………… HE Xueli, GAO Lu, ZHAO Lili (1029)
Modeled impact of irrigation on regional climate in India …………… MAO Huiqin, YAN Xiaodong, XIONG Zhe, et al (1038)
The responses of photosynthetic energy use in wheat flag leaves to nitrogen application rates and light density under elevated atmospheric CO_2 concentration …………… ZHANG Xucheng, YU Xianfeng, MA Yifan, et al (1046)
Enhanced drought and photooxidation tolerance of transgenic tobacco plants overexpressing pea catalase in chloroplasts …………… WANG Fengde, YI Yanjun, WANG Haiqing, et al (1058)
Evaluation of wheat freezing resistance based on the responses of the physiological indices to low temperature stress …………… WANG Shugang, WANG Zhenlin, WANG Ping, et al (1064)
Predicting winter wheat growth based on integrating remote sensing and crop growth modeling techniques …………… HUANG Yan, ZHU Yan, WANG Hang, et al (1073)
Effects of spraying ABA on bleeding intensity in neck-panicle node, spike traits and grain yields of two different panicle-type winter wheat …………… CUI Zhiqing, YIN Yanping, TIAN Qizhuo, et al (1085)
Nitrogen and phosphorus cycling from rice-duck mutual ecosystem during late rice growth season …………… ZHANG Fan, SUI Peng, CHEN Yuanquan, et al (1093)
Initial exploration of the ecological costs of food production in the hilly red soil region of Southern China …………… LI Xiao, XIE Yongsheng, ZHANG Yinglong, et al (1101)
Optimization strategy and management decision-making in balancing forage and livestock in Gannan pastoral area …………… LIANG Tiangang, FENG Qisheng, XIA Wentao, et al (1111)
Species-area relationship in travertine area in Huanglong valley, Sichuan … HUANG Baoqiang, LUO Yibo, AN Dejun, et al (1124)
Influencing factors of fine root lifespans in two Chinese fir plantations in subtropical China …………… LING Hua, YUAN Yiding, YANG Zhijie, et al (1130)
Age structure effects on stand biomass and carbon storage distribution of *Larix olgensis* plantation …………… JU Wenzhen, WANG Xinjie, WANG Xinjie (1139)
Effects on controlling banana Fusarium wilt by bio-fertilizer, chitosan, hymexazol and their combinations …………… ZHANG Zhihong, PENG Guixiang, LI Huaxing, et al (1149)
Seasonal dynamics of culturable bacterium numbers in freshwater bodies of different water quality in Beijing …………… GAO Cheng, HUANG Manrong, TAO Shuang, et al (1157)

Review and Monograph

On the coordinated regulation of forest transpiration by hydraulic conductance and canopy stomatal conductance …………… ZHAO Ping (1164)
Impacts of plant parasitism on structure and function of ecosystems …………… LI Junmin, DONG Ming (1174)
Invasion mechanisms of *Solidago canadensis* L.: a review …………… YANG Ruyi, ZAN Shuting, TANG Jianjun, et al (1185)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

（源于 2010 年版 CSTPCD 数据库）

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	**生态学报**	**11764**	1	**生态学报**	**1.812**
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次，**全国排名第 1**；影响因子 1.812，**全国排名第 14**；第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊；中国精品科技期刊

编辑部主任：孔红梅　　　　**执行编辑**：刘天星　段　靖

生　态　学　报
（SHENGTAI　XUEBAO）
（半月刊　1981 年 3 月创刊）
第 31 卷　第 4 期　（2011 年 2 月）

ACTA ECOLOGICA SINICA
（Semimonthly，Started in 1981）
Vol. 31　No. 4　2011

编　辑　《生态学报》编辑部
地址：北京海淀区双清路 18 号
邮政编码：100085
电话：（010）62941099
www. ecologica. cn
shengtaixuebao@ rcees. ac. cn
主　编　冯宗炜
主　管　中国科学技术协会
主　办　中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
地址：北京海淀区双清路 18 号
邮政编码：100085
出　版　科　学　出　版　社
地址：北京东黄城根北街 16 号
邮政编码：100717
印　刷　北京北林印刷厂
发　行　科　学　出　版　社
地址：东黄城根北街 16 号
邮政编码：100717
电话：（010）64034563
E-mail：journal@ cspg. net
订　购　全国各地邮局
国外发行　中国国际图书贸易总公司
地址：北京 399 信箱
邮政编码：100044
广告经营许可证　京海工商广字第 8013 号

Edited by Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA
Add：18，Shuangqing Street，Haidian，Beijing 100085，China
Tel：（010）62941099
www. ecologica. cn
Shengtaixuebao@ rcees. ac. cn
Editor-in-chief FENG Zong-Wei
Supervised by China Association for Science and Technology
Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences，CAS
Add：18，Shuangqing Street，Haidian，Beijing 100085，China
Published by Science Press
Add：16 Donghuangchenggen North Street，Beijing　100717，China
Printed by Beijing Bei Lin Printing House，Beijing 100083，China
Distributed by Science Press
Add：16 Donghuangchenggen North Street，Beijing 100717，China
Tel：（010）64034563
E-mail：journal@ cspg. net
Domestic All Local Post Offices in China
Foreign China International Book Trading Corporation
Add：P. O. Box 399 Beijing 100044，China

ISSN 1000-0933

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q　　**国内外公开发行**　　**国内邮发代号** 82-7　　**国外发行代号** M670　　**定价** 70.00 元