

云雾山草地优势植物的光合生理特性 对 CO₂ 浓度的响应

胡相明¹, 王希英², 程积民³, 万惠娥³, 赵艳云¹

(1. 滨州学院 城市与环境系 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 山东 滨州 256603;

2. 滨州市人民医院, 山东 滨州 256600; 3. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘 要: 对云雾山自然保护区主要优势种的光合生理特性随 CO₂ 浓度升高的变化进行了研究。研究结果表明, 随 CO₂ 浓度的升高, 4 种植物的胞间 CO₂ 浓度升高, 气孔导度下降, 蒸腾速率减少, 水分利用效率提高, 光合速率增加。然而不同生长期、不同植物之间光合特性存在明显差异。7 月份 4 种植物的光合速率皆最大, 8—9 月份较小; 不同植物之间光合速率和蒸腾速率顺序为大针茅 > 铁杆蒿 > 本氏针茅 > 厚穗冰草; 水分利用效率的顺序为本氏针茅 > 铁杆蒿 > 大针茅 > 厚穗冰草。同时随 CO₂ 浓度的升高, 光系统的开放比例、实际光能捕获效率、电子传递速率、实际光化学效率和 PhiCO₂ 值均呈直线增加, 而热耗散呈下降趋势。

关键词: 云雾山草地; 光合特性; 光强; CO₂ 浓度

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2008)03-0023-05

中图分类号: Q948

Response of Photosynthesis Physiological Characteristics of Predominant Species to CO₂ on Grassland of Yunwu Mountain

HU Xiang-ming¹, WANG Xi-ying², CHENG Ji-min³, WAN Hui-e³, ZHAO Yan-yun¹

(1. Department of Urban and Environment, and Key Laboratory for Ecocenvironment Sciences of the Yellow River Delta of Shandong Province, Binzhou University, Binzhou, Shandong 256603, China;

2. General Hospital of Binzhou City, Binzhou, Shandong 256600, China; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Response of eco-physiological characteristics to CO₂ in *Stipa bungeana*, *Artemisia sacrorum*, *Stipa grandis*, and *Aneurolepidium dasystachys* leaves was studied. Results showed that with CO₂ concentration increasing, photosynthesis rate (P_n), intercellular CO₂ concentration, and water use efficiency (WUE) of the four species were increased and stomatal conductance and transpiration rate (T_r) were decreased. Photosynthesis characteristics of the four species varied with season. The order of the species, in terms of P_n and T_r , was: *Stipa grandis* > *Artemisia sacrorum* > *Stipa bungeana* > *Aneurolepidium dasystachys*; and the order of the species, in terms of WUE, was: *Stipa bungeana* > *Artemisia sacrorum* > *Stipa grandis* > *Aneurolepidium dasystachys*. Meanwhile, PS open proportion, conversion efficiency of primary light energy under light of PS, actual PS efficiency, and PhiCO₂ were linearly increased with CO₂ concentration. However, the non-photochemical quenching coefficient presented a decline trend.

Key words: Yunwu Mountain; eco-physiological characteristic; radiation intensity; CO₂ concentration

近年来,随着全球 CO₂ 浓度的升高,温室效应对农作物的影响已受到人们的普遍关注,其中关于植物光合生理特性对 CO₂ 浓度增加的响应已有了大量报道^[1-2],这些研究主要集中在植物气体交换参数等方

面,对叶绿素荧光参数的变化研究较少。叶绿素荧光参数和植物气体交换相结合可以较完善地阐述植物的光合特性对环境条件变化的响应^[3-4]。大量的研究表明,不同植物对 CO₂ 的响应存在明显差异^[1-2]。

收稿日期:2007-10-29

修回日期:2007-12-19

资助项目:国家重点基础研究发展计划 973 项目(2007CB106803); 国家科技支撑课题(2006BAD09B08); 国家自然科学基金重点项目(30230290); 国家林业局荒漠化检测专项; 滨州学院青年人才创新工程

作者简介:胡相明(1981—),男(汉族),山东省泰安市人,硕士,助教,主要从事植物修复和草地生态学研究。E-mail:xiangming0727@163.com。

这种差异在一定程度上反映植物生存和竞争策略^[5-6],显著影响着植物对资源的获取、利用和分配,进而影响植被的组成和演替^[7-8]。因此,比较不同植物之间气体交换和叶绿素荧光参数的差异,对于阐述不同植物的生存和竞争策略,以及预测植被的演替规律具有重要的意义。

宁夏云雾山自然保护区是黄土高原惟一的草地类自然保护区,经过 20 a 多的自然封育,已形成了以本氏针茅为建群种,以铁杆蒿、厚穗冰草和大针茅为优势种的稳定性植被类型,该类型被认为是亚顶级群落类型。

因此,深入的研究本氏针茅群落 4 种优势植物的光合特性随短期 CO₂ 浓度变化的响应,对于揭示本氏针茅群落的生产力、群落结构和植被演替对全球变化的响应机理具有重要的意义,进而为该地区的植被恢复、水土保持和环境整治以及草地畜牧业生产提供科学的依据和模式。

1 研究地点与方法

1.1 研究区概况

试验地设于宁夏云雾山自然保护区,该区位于宁夏固原市东北部,东经 106°24'—106°28',北纬 36°13'—36°19',海拔高度 1 800~2 100 m,坡度 15°~40°。南北长 11 km,东西长 4.5 km,总面积 6 000 hm²。为黄土高原的中间地带,山体浑圆,山坡平缓,黄土层深厚,土壤类型为山地灰褐土和黑垆土。保护区属于中温带半干旱气候区,年平均气温 5℃,最热月 7 月,气温在 22℃~25℃之间,最冷月 1 月,平均最低气温 -14℃,0℃积温 2 370℃~2 882℃,年日照时数为 2 500 h,年平均无霜期 137 d,年平均降雨量 411.5 mm,降雨季节分配不均,60%的降雨集中于 7—9 月。

该区自 1982 年开始封山禁牧,主要草本植物有本氏针茅(*Stipa bungeana*)、厚穗冰草(*Aneurolepidium dasystachys*)、百里香(*Thymus mongolicus*)、铁杆蒿(*Ajania sacrorum*)、星毛萎陵菜(*Potentilla acaulis*)、大针茅(*Stipa grandis*)、直茎点地梅(*Androsace erecta*)等。

1.2 优势种光合生理特性的测定

分别在 7 月 15—20 日、8 月 21—26 日、9 月 23—28 日,用 LI-6400 型光合仪测定云雾山天然草地优势种的气体交换和叶绿素荧光参数随 CO₂ 浓度升高的响应。进行光合测定的时间为上午 8:00—12:30,且均为晴朗的天气。

将待测叶片暗适应 0.5 h 后,测量 F_0 , F_m 和 F_v/F_m 。然后将其在自然光下活化 40 min,进行荧光光曲线的测定。温度控制为(25±1)℃,湿度为(52±2)% ,每次采集数据间隔 3 min。饱和光强设为 1 200 μmol/(m²·s),CO₂ 梯度设为 50,100,200,380,500,600,800 和 1 000 μl/L。气体交换参数和叶绿素荧光参数由仪器同时给出。选取健康的本氏针茅、大针茅、铁杆蒿和厚穗冰草 3 株,每株选取 1 片成熟叶片进行测定。用刻度尺测定叶宽,计算叶面积。

2 结果与分析

2.1 胞间 CO₂ 浓度、气孔导度和饱和蒸汽压亏缺对 CO₂ 浓度升高的响应

图 1 显示,4 种植物的气孔导度(G_s)随 CO₂ 浓度的增加而下降。这是由于随着外界 CO₂ 浓度的升高,胞间 CO₂ 的浓度(C_i)越积越多,为保持胞间 CO₂ 分压低于大气 CO₂ 分压,植物通过调节气孔关闭程度来降低 C_i ^[19-20]。作为植物气体交换的通道,气孔对 C_i 非常的敏感,高的 C_i 浓度常常导致气孔导度的降低。不同植物之间气孔导度的顺序为铁杆蒿>本氏针茅>大针茅>厚穗冰草。

胞间 CO₂ 浓度随 CO₂ 浓度升高呈直线增加的趋势(图 1),这是由于环境 CO₂ 浓度的升高导致了外界 CO₂ 向细胞内的扩散。就不同植物的 C_i 来说,厚穗冰草>本氏针茅>铁杆蒿>大针茅。有研究表明,不同植物 C_i 的差异与其初始羧化酶固定 CO₂ 的能力有关,大针茅和铁杆蒿的胞间 CO₂ 浓度较低可能是由于该时期固碳能力较强。

2.2 净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率随 CO₂ 浓度升高的变化

随着 CO₂ 浓度的增加,4 种植物的净光合速率的变化趋势相同,都呈逐渐增加的趋势,蒸腾速率(T_r)随 CO₂ 浓度的升高呈直线下降(图 1),即 CO₂ 浓度的升高对植物的蒸腾速率有极显著的降低作用。大量的研究表明,植物的气孔导度直接影响着植物叶片水分散失的多少,两者存在极显著的正相关^[11-12]。CO₂ 浓度的升高, G_s 增大,气孔逐渐闭合,导致叶片 G_s 下降,植物叶片蒸腾减少,蒸腾速率降低。水分利用效率(WUE)随 CO₂ 浓度的升高呈直线增加(图 1)。WUE 是由净光合速率和蒸腾速率综合作用的结果,随着 CO₂ 浓度的增加,气孔导度减少,蒸腾速率下降,光合作用增加,即消耗单位重量的水所固定的 CO₂ 数量增加,所以在 CO₂ 浓度升高条件下 WUE 增加。

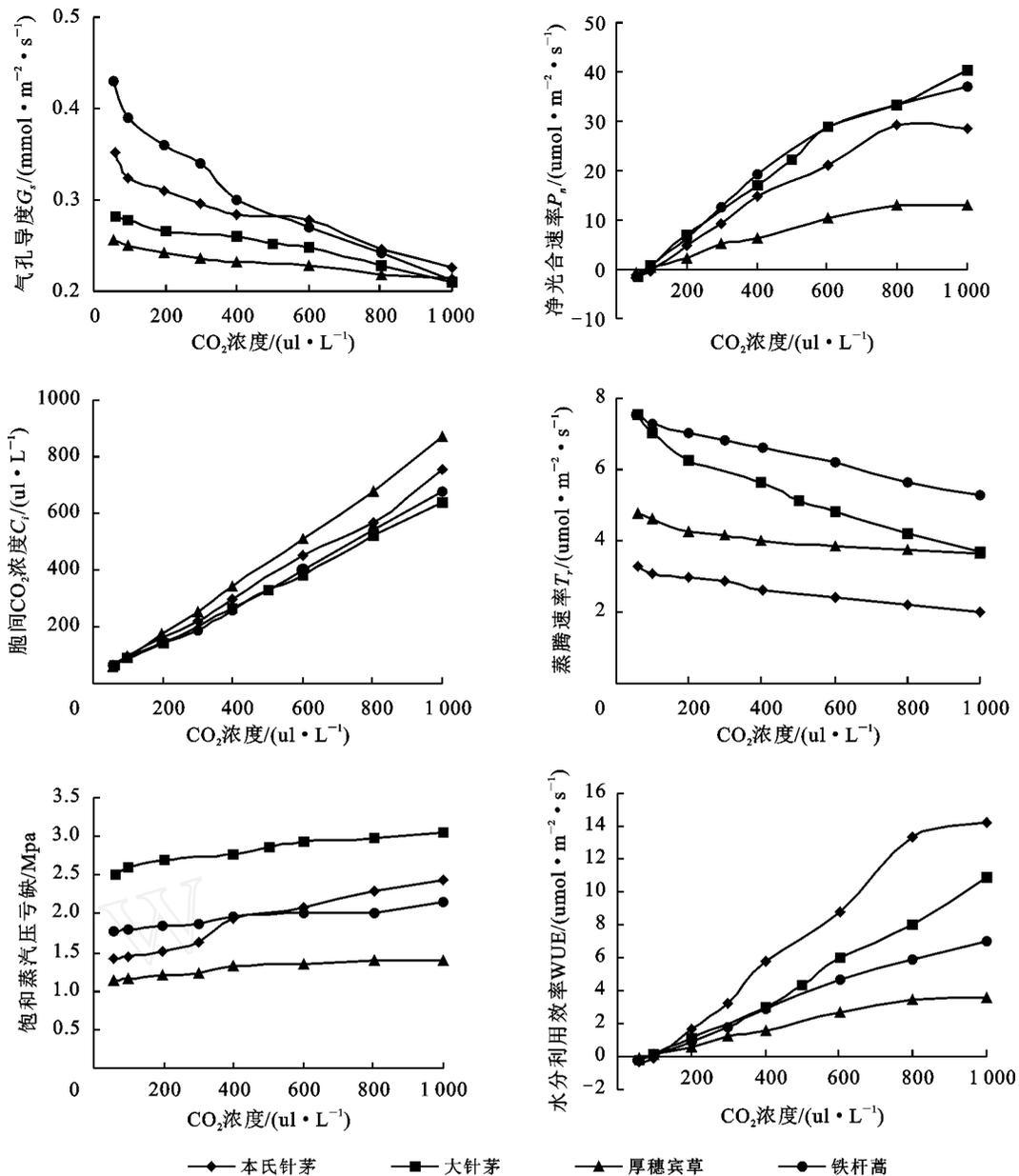


图 1 本氏针茅、大针茅、厚穗冰草和铁杆蒿 4 种植物气体交换参数随 CO₂ 浓度升高的变化

2.3 在 CO₂ 升高过程中 4 种植物光合特性的比较

不同生长季,不同植物之间光合特性存在明显的差异。表 1 列出了随 CO₂ 升高的过程中 4 种植物光合特性极值的季节性变化。7 月份是植物的生长旺季, Rubisco 羧化酶活性较高, 4 种植物的最大光合速率较高。在 9 月份植物的光合器官开始老化, Rubisco 羧化酶活性降低, 最大光合速率值下降。此外, 不同植物间光合特性存在明显的差异, 光合速率和蒸腾速率的大小顺序为大针茅 > 铁杆蒿 > 本氏针茅 > 厚穗冰草, 这说明大针茅和铁杆蒿对 CO₂ 比较敏感, 碳同化能力较强; 水分利用效率的顺序为本氏针茅 > 铁杆蒿 > 大针茅 > 厚穗冰草。

2.4 叶绿素荧光参数对 CO₂ 浓度升高的响应

光化学淬灭 (q_p) 反应了光系统 开放的比

例; F_v / F_m 指在光照条件下 PS 反应中心的实际能量捕获效率; 实际光化学效率 (Φ_{PS}) 是指 PS 所吸收的光量子中用于光化学反应的比例; Φ_{CO_2} 是指通过 CO₂ 同化作用计算的量子产量; ETR 表示光系统 电子传递速率; NPQ 为非化学淬灭, 与植物的热耗散呈线性相关。由图 2 知, 4 种植物叶片的 q_p , F_v / F_m , ETR, Φ_{PS} 和 Φ_{CO_2} 均随 CO₂ 浓度的增加而增大; 而 NPQ 呈下降趋势。这是由于在低 CO₂ 浓度条件下, 植物叶片进行光化学反应所需的能量较少, 光系统 开放程度较小, 吸收的光能用于光化学反应的比例较小, PS 的量子产量 Φ_{PS} 较低, 随着 CO₂ 浓度的升高, 胞间 CO₂ 浓度逐渐增大, 植物进行光化学反应需要的能量增加, 光系统 的开放比例逐渐增加, 实际光能捕获效率 (F_v / F_m) 提高, 从而引

起电子传递速率(ETR)、实际光化学效率(PhiPS_{II})和 PhiCO₂ 的提高,用于热耗散 NPQ 的比例减少。不同植物之间,叶绿素荧光参数也存在明显的差异,

其中铁杆蒿的 $q_p, F_v / F_m, ETR, PhiPS_{II}$ 和 $PhiCO_2$ 值最大,大针茅次之,厚穗冰草和本氏针茅最小。这和净光合速率的变化趋势相同。

表 1 CO₂ 浓度升高过程中,4 种植物主要光合生理参数比较

生理指标	物种	7月	8月	9月	平均
最大光合速率	本氏针茅	33.90	29.30	20.20	27.80
	大针茅	37.20	40.30	—	38.75
	厚穗冰草	36.70	13.10	13.50	21.10
	铁杆蒿	42.30	37.10	25.90	35.10
最大蒸腾速率	本氏针茅	4.40	3.27	2.50	3.39
	大针茅	8.16	7.52	—	7.84
	厚穗冰草	3.78	4.76	2.25	3.60
	铁杆蒿	3.65	7.52	2.38	4.05
最大水分利用效率	本氏针茅	8.35	14.23	12.95	11.84
	大针茅	4.62	10.89	—	7.76
	厚穗冰草	10.14	3.58	8.33	7.35
	铁杆蒿	11.60	7.01	10.88	9.82

注:由于9月份进行光合测定时大针茅已经枯萎,故该植物没有测定。

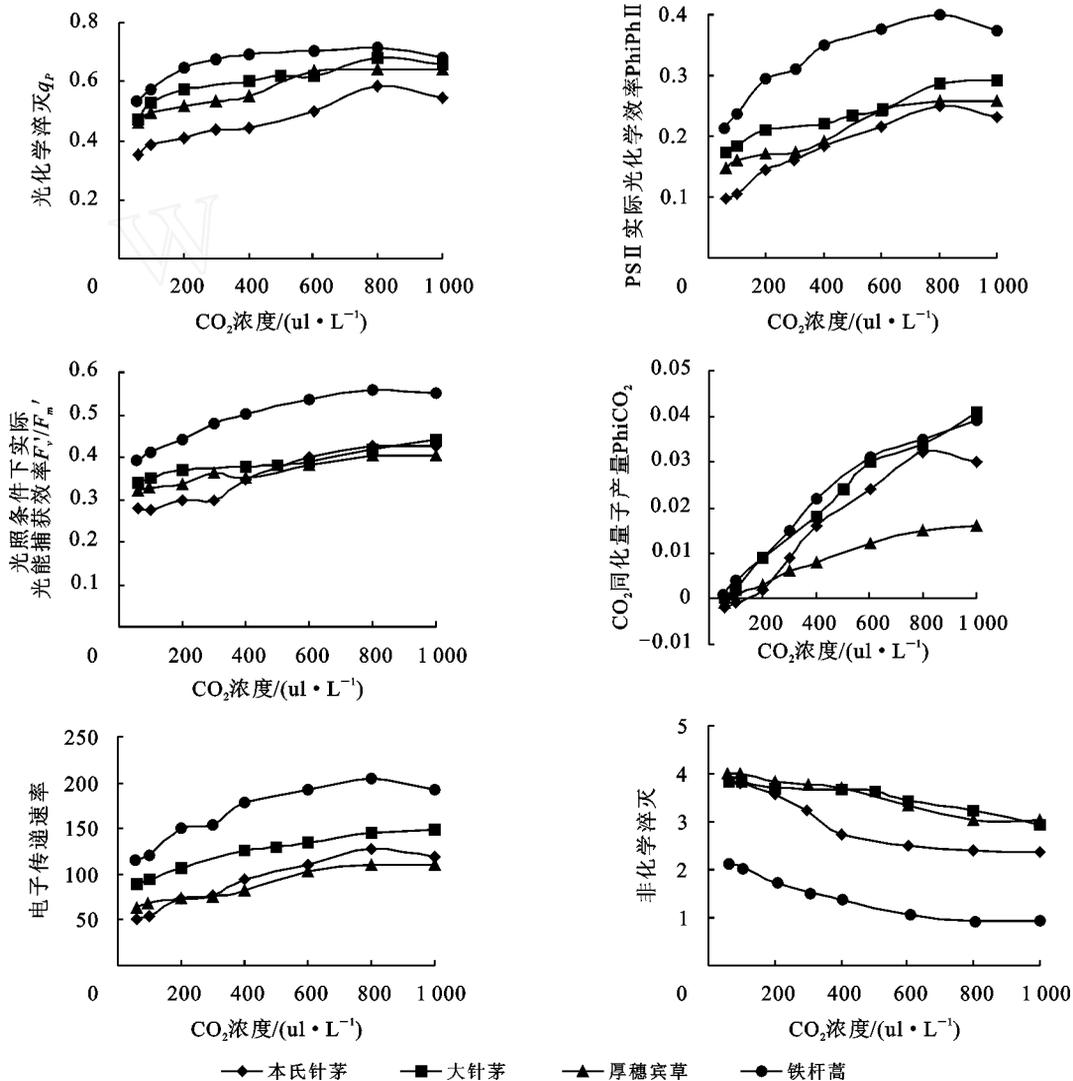


图 2 本氏针茅、大针茅、厚穗冰草和铁杆蒿 4 种植物叶绿素荧光参数随 CO₂ 升高的变化

3 讨论

CO₂ 是植物进行光合作用的重要原料,同时又是呼吸作用的产物,CO₂ 浓度变化必然影响到有关植物生长的生理过程。4 种草本植物的光合速率和水分利用效率与 CO₂ 浓度的增加呈直线增加的趋势,蒸腾速率与其呈直线下降趋势。气孔导度作为一个重要的生理指标,对环境条件比较敏感,当 CO₂ 浓度升高时,胞间 CO₂ 浓度升高,气孔导度降低,控制了水分的散失,使植物的水分利用效率提高。但是也有人认为,虽然 CO₂ 浓度的增加能够提高单位叶片的水分利用效率,但是由于叶面积指数的增大而增加了水分消耗。不同生长季、不同植物之间光合特性存在明显的差异。7 月份是植物的生长旺季,4 种植物的最大光合速率皆较高。不同植物间光合蒸腾特性也存在明显的差异,其中光合速率和蒸腾速率的顺序为:大针茅 > 铁杆蒿 > 本氏针茅 > 厚穗冰草;水分利用效率的顺序为:本氏针茅 > 铁杆蒿 > 大针茅 > 厚穗冰草。

大量的研究表明,CO₂ 浓度升高对光合作用具有促进作用,一方面是由于大气 CO₂ 浓度增加,直接增加了光合作用底物,并使叶绿体内 CO₂ 分压增加,提高了 CO₂ 对 Rubisco 酶的竞争力,影响到 Rubisco 酶的活性和方向,使 Rubisco 酶的羧化效率提高,氧化效率降低,导致净光合速率升高^[13-14]。另一方面则是由于 CO₂ 浓度增加,改变了植物光合系统结构,提高光系统的活性,有利于捕获的光能较充分地转化为生物化学能,为碳同化提供更充足的能量,从而促进了光合速率的提高^[15]。本文的结果表明,随着 CO₂ 浓度的升高,光系统的开放比例 (q_p)、实际光能捕获效率 (F_v / F_m)、电子传递速率 (ETR)、实际光化学效率 (Φ_{PS}) 和 Φ_{CO_2} 值均呈直线增加的趋势,热耗散 NPQ 呈下降趋势。这与以前的研究结果相吻合,说明 CO₂ 浓度的升高提高了光系统的活性,进而提高了光合作用。

[参 考 文 献]

[1] 孙伟,王德利,王利,等. 狗尾草蒸腾速率与水分利用效

率对模拟光辐射增强和 CO₂ 浓度升高的响应[J]. 植物生态学报,2003,27(4):448-453.

- [2] Epstein H E, Lauenroth W K, Burke I, et al. Productivity patterns of C₃ and C₄ functional types in the U. S. great plains[J]. Ecology, 1997,83:589-612.
- [3] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报,1999,16(4):444-448.
- [4] Genty B, Briantais J M, Baker N R, Biochim. Biophys [J]. Acta. 1989,900:87-92.
- [5] Turner C L, Knapp A K. Responses of a C₄ grass and three C₃ forbs to variation in nitrogen and light in tall-grass prairie[J]. Ecology, 1996,77:1738-1749.
- [6] Coleman, J S, Bazzaz F A. Effects of CO₂ and temperature on growth and resource use of co-occurring C₃ and C₄ annuals[J]. Ecology, 1992,73:1224-1259.
- [7] 孙谷畴,曾小平,赵平,等. 不同氮源下生长的桉树叶片光合参数对高浓度 CO₂ 驯化作用的比较[J]. 生态学报,2003,23(1):14-21.
- [8] 刘淑明,郭军战. 大气中 CO₂ 浓度增加对油松分布及生长的可能影响[J]. 西北林学院学报,1998,13(4):58-62.
- [9] Morse S R, Bazzaz F A. Elevated CO₂ and temperature alter recruitment and size hierarchies in C₃ and C₄ annuals[J]. Ecology, 1994,75:966-975.
- [10] 于强,王天择. 光合作用—蒸腾速率—气孔导度的耦合模型及 C₃ 植物叶片对环境因子的生理响应[J]. 植物学报,1998,40(8):740-754.
- [11] Knapp A K. Gas exchange dynamics in C₃ and C₄ grasses consequences of differences in stomatal conductance[J]. Ecology, 1993,74:113-123.
- [12] 祖元刚,阎秀峰,张文辉,等. 青藏高原东部不同海拔高度裂叶沙参气体交换与水分利用效率[J]. 植物学报,1998,40(10):947-954.
- [13] 周玉梅,韩士杰,张军辉,等. CO₂ 含量升高对水曲柳幼苗净光合与水分利用的影响[J]. 东北林业大学学报,2001,29(6):29-31.
- [14] 朱世东,徐文娟. 大棚瓠瓜 CO₂ 加富的生理生态效应[J]. 应用生态学报,2002,13(4):429-432.
- [15] 张其德,卢从明,刘丽娜. CO₂ 倍增对不同基因型大豆光合色素含量和荧光诱导动力学参数的影响[J]. 植物学报,1997,39(10):946-950.