

大气 CO₂ 浓度升高对绿豆叶片光合作用及叶绿素荧光参数的影响*

郝兴宇^{1,2} 韩 雪² 李 萍¹ 杨宏斌¹ 林而达^{2**}

(¹山西农业大学农学院,山西太谷 030801; ²中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所农业部农业环境与气候变化重点实验室,北京 100081)

摘要 利用 FACE 系统在大田条件下通过盆栽试验研究了大气 CO₂ 浓度升高 [CO₂ 浓度平均为 (550±60) μmol · mol⁻¹] 对绿豆叶片光合生理和叶绿素荧光参数的影响。结果表明:与对照 [CO₂ 浓度平均为 (389±40) μmol · mol⁻¹ 左右] 相比,大气 CO₂ 浓度升高使花荚期绿豆叶片净光合速率 (P_n) 和胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 分别升高 11.7% 和 9.8%,气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r) 分别下降 32.0% 和 24.6%,水分利用效率 (WUE) 提高 83.5%;在蕾期,CO₂ 浓度升高对绿豆叶片叶绿素初始荧光 (F_o)、最大荧光 (F_m)、可变荧光 (F_v)、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 没有显著影响;在鼓粒期,CO₂ 浓度升高使绿豆叶片 F_o 增加 19.1%, F_m 和 F_v 分别下降 9.0% 和 14.3%, F_v/F_o 和 F_v/F_m 分别下降 25.8% 和 6.2%。表明大气 CO₂ 浓度升高可能使绿豆生长后期光系统 II 反应中心结构受到破坏,叶片的光合能力下降。

关键词 绿豆 CO₂ 浓度升高 FACE 气候变化 光合作用 叶绿素荧光参数

文章编号 1001-9332(2011)10-2776-05 **中图分类号** Q948;S162.5 **文献标识码** A

Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on mung bean leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters. HAO Xing-yu^{1,2}, HAN Xue², LI Ping¹, YANG Hong-bin¹, LIN Er-da² (¹College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China; ²Ministry of Agriculture Key Laboratory of Agricultural Environment and Climate Change, Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2011, 22(10): 2776–2780.

Abstract: By using free air CO₂ enrichment (FACE) system, a pot experiment under field condition was conducted to study the effects of elevated CO₂ concentration (550±60 μmol · mol⁻¹) on the leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of mung bean. Comparing with the control (CO₂ concentration averagely 389±40 μmol · mol⁻¹), elevated CO₂ concentration increased the leaf intercellular CO₂ concentration (C_i) and net photosynthesis rate (P_n) at flowering and pod growth stage by 9.8% and 11.7%, decreased the stomatic conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) by 32.0% and 24.6%, respectively, and increased the water use efficiency (WUE) by 83.5%. Elevated CO₂ concentration had lesser effects on the minimal fluorescence (F_o), maximal fluorescence (F_m), variable fluorescence (F_v), ratio of variable fluorescence to minimal fluorescence (F_v/F_o), and ratio of variable fluorescence to maximal fluorescence (F_v/F_m) at bud stage, but increased the F_o at pod filling stage by 19.1% and decreased the F_m , F_v , F_v/F_o , and F_v/F_m by 9.0%, 14.3%, 25.8%, and 6.2%, respectively. These results suggested that elevated CO₂ concentration could damage the structure of leaf photosystem II and consequently decrease the leaf photosynthetic capacity in the late growth phase of mung bean.

Key words: mung bean; elevated CO₂ concentration; FACE; climate change; photosynthesis; chlorophyll fluorescence parameter.

* 国家 CDM 基金项目“不同稳定浓度情景气候变化对农业和生态系统影响”和中英合作项目(H5105001)资助。

** 通讯作者. E-mail: lined@ ami.ac.cn

2011-01-10 收稿, 2011-07-10 接受.

由于化石燃料的使用及土地利用的变化,全球CO₂浓度已从工业革命前的280 μmol · mol⁻¹上升到2005年的379 μmol · mol⁻¹。有连续直接测量记录以来,全球CO₂浓度增长率为1.4 μmol · mol⁻¹ · a⁻¹,最近10年的增长率为1.9 μmol · mol⁻¹ · a⁻¹。根据特别情景排放报告(SRES)预测,2000—2030年间全球CO₂浓度将增加40%~110%,21世纪中期全球CO₂浓度将达到约550 μmol · mol⁻¹^[1]。CO₂是光合作用的原料,也是植物气孔反应、光合作用及光合同化物分配的调节者。大气CO₂浓度升高会影响植物的光合作用,在高CO₂浓度下,短期内许多植物特别是C₃植物光合速率都呈增加趋势,增幅一般为20%~40%^[2-4]。国内外学者就CO₂浓度升高对植物叶绿素荧光参数的影响也进行了研究^[5-7],但大多是在温室或开顶式气室(open top chamber)条件下进行的,利用开放式自由大气CO₂富集系统(Free Air CO₂ Enrichment, FACE)对作物叶绿素荧光参数进行研究目前还少有报道^[8]。本研究利用北京昌平的FACE平台,探讨了CO₂浓度升高对绿豆光合作用和叶绿素荧光参数的影响,为进一步明确作物对CO₂浓度升高的响应机理提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2009年在中国农业科学院昌平试验基地进行,该基地位于北京市昌平南部(40.13°N, 116.14°E),京昌公路的西侧。土壤类型属褐潮土,土壤有机质22.8 g · kg⁻¹,全氮1.4 g · kg⁻¹,碱解氮104.8 mg · kg⁻¹,速效钾98 mg · kg⁻¹,pH值8.7。供试绿豆品种为绿宝石,由山西省太谷晋农种苗繁育场提供。该品种在华北地区春、夏播种均可,株高55 cm左右,生育期80 d左右。

1.2 试验设计

利用中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所在北京昌平的miniFACE试验系统进行,系统作物种植方式为麦-豆轮作。miniFACE试验系统构成、系统控制等见文献[9-10]。FACE圈CO₂通气时间为6月23日—10月5日,每日通气时间为6:30—18:30,夜间不通气。

试验设2个处理:对照(CK),大气CO₂浓度平均为(389±40) μmol · mol⁻¹;FACE,大气CO₂浓度平均为(550±60) μmol · mol⁻¹,采取单因素随机区组设计,3次重复。550 μmol · mol⁻¹是2050年可能

达到的大气CO₂浓度,即本研究的FACE控制目标浓度,390 μmol · mol⁻¹是目前田间自然条件下的大气CO₂浓度。采取盆栽试验(盆直径25 cm,盆深20 cm,装土6.5 kg),播前浇透水,每盆播3穴,每穴精选5粒种子播种,覆土1.5 cm左右。2009年7月1日播种,出苗后分别放入FACE圈和对照圈中,每圈4盆。幼苗第1片复叶展开后间苗,每穴留苗2株,每盆留苗6株。第2片复叶展开后每盆施入20 g磷酸二铵。播后30 d定苗,每穴留苗1株,每盆留苗3株。每日早晚观察盆内土壤水分状况,如缺水及时浇水,并及时松土防止土壤板结,注意清除杂草。日常管理FACE和对照处理均一致。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 光合作用测定 在花荚期(播后54 d)使用便携式光合气体分析系统(Li 6400, Li-Cor Inc, Lincoln NE, USA)进行气体交换测定。测定时间为9:00—11:30,每小区任意选取3株绿豆植株,每株选取倒数第1片完全展开叶片测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间CO₂浓度(C_i),并计算水分利用效率(WUE), $WUE = P_n / T_r$ 。FACE圈内设定在550 μmol · mol⁻¹,对照圈内绿豆叶片叶室CO₂浓度设定在390 μmol · mol⁻¹。测定时使用内置红蓝光源,光量子通量密度(PPFD)为1600 μmol · m⁻² · s⁻¹,叶室温度设定在25 °C。

1.3.2 叶绿素荧光的测定 在播后40 d(蕾期)和67 d(鼓粒期),每小区任意选取5株绿豆植株,每株选取倒数第1片完全展开叶片,用暗适应夹住叶片暗适应20 min后,使用连续激发式荧光仪(PEA, Hansatech,英国)测定叶绿素初始荧光(F_o)和最大荧光(F_m),测定时间为9:30—11:30。并计算 F_v ($F_v = F_m - F_o$)、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 等叶绿素荧光参数。

1.4 数据处理

采用Excel软件进行数据处理和图表绘制,采用SAS统计软件的Duncan法进行处理间的差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 CO₂浓度升高对绿豆叶片光合参数的影响

由表1可知,CO₂浓度升高后,在花荚期绿豆叶片净光合速率(P_n)和胞间CO₂浓度(C_i)分别比对照升高11.7%($P<0.01$)和9.8%($P<0.05$),气孔导度(G_s)下降32.0%($P<0.05$),叶片蒸腾速率(T_r)下降24.6%($P<0.05$),水分利用效率(WUE)增加83.5%($P<0.01$)。

表 1 CO_2 浓度升高对花荚期绿豆叶片光合参数的影响

Table 1 Effects of elevated CO_2 concentration on P_n , C_i , G_s , T_r and WUE in leaves of mung bean at flowering-poding stage (mean \pm SE)

处理 Treatment	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i
CK	11.70 \pm 0.20A	0.17 \pm 0.00A	2.30 \pm 0.05a	5.09 \pm 0.20A	251.7 \pm 1.3a
FACE	15.77 \pm 0.12B	0.12 \pm 0.01B	1.74 \pm 0.19b	9.34 \pm 1.16B	276.4 \pm 5.9b

CK:对照 Control; FACE:(550 \pm 60) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$. 同列不同小、大写字母分别表示处理间差异显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)。不同小写字母在同列中表示差异显著($P<0.05$)。下同 The same below.

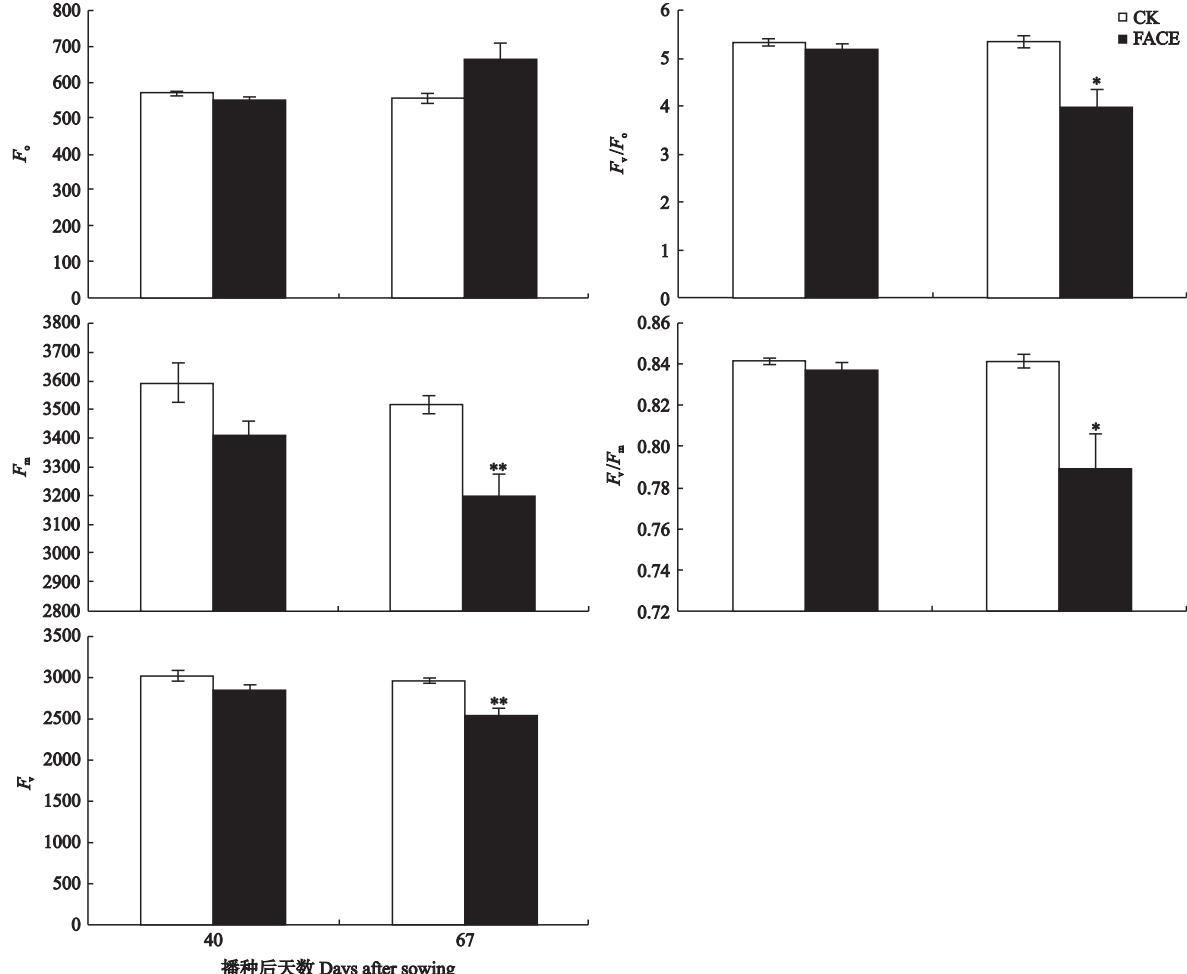
图 1 CO_2 浓度升高对绿豆叶片初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 的影响

Fig. 1 Effect s of elevated CO_2 concentration on F_0 , F_m , F_v , F_v/F_0 and F_v/F_m of mung bean leaves.

CK:对照 Control; FACE:(550 \pm 60) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$. * $P<0.05$; ** $P<0.01$.

2.2 CO_2 浓度升高对绿豆叶片叶绿素荧光参数的影响

如图 1 所示, 蕊期(播后 40 d), CO_2 浓度升高对绿豆叶片叶绿素初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、 F_v/F_m 和 F_v/F_0 没有显著影响;而在鼓粒期(播后 67 d), CO_2 浓度升高使绿豆叶片 F_0 增加 19.1% ($P>0.05$), F_m 下降 9.0% ($P<0.01$), F_v 下降 14.3% ($P<0.01$), F_v/F_0 下降 25.8% ($P<0.05$), F_v/F_m 下降 6.2% ($P<0.05$).

F_m 下降 6.2% ($P<0.05$).

3 讨 论

CO_2 是植物进行光合作用的原料。在目前的大气 CO_2 浓度下, 核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)没有被 CO_2 饱和, 高 CO_2 浓度可以抑制植物光呼吸, 在短期内高 CO_2 浓度可以使 C_3 植物光合速率提高^[11-12]。大气 CO_2 浓度升高能够促进植物叶

面积生长,提高单位叶面积的净光合速率,显著增加干物质积累量^[12-13].本研究发现,CO₂浓度升高后,花荚期绿豆叶片胞间CO₂浓度(C_i)升高9.8%.表明当大气CO₂浓度升高后,植物细胞内CO₂浓度也会相应升高,不但可以抑制植物光呼吸,而且使绿豆叶片净光合速率(P_n)提高了11.7%.

大气CO₂浓度还会影响植物气孔运动.低浓度CO₂促进气孔张开,高浓度CO₂能使气孔迅速关闭(无论光下或暗中都是如此).在高浓度CO₂下,气孔关闭的可能原因是:一方面,高浓度CO₂使质膜透性增加,导致K⁺泄漏,消除质膜内外的溶质势梯度;另一方面,CO₂使细胞内溶质酸化,影响跨膜质子浓度差的建立.气孔关闭减少植物与大气之间的气体交换,使气孔导度下降,大气CO₂浓度升高后植物叶片气孔导度平均下降22%^[14].气孔关闭后植物蒸腾作用将减少,一般减小20%~27%^[15-16].由于蒸腾下降和净光合速率增加,植物水分利用率(WUE)也将升高^[17-18].本研究发现,大气CO₂浓度升高后,绿豆叶片气孔导度下降了32.0%($P<0.05$),由于气孔导度(G_s)下降,叶片蒸腾速率(T_r)下降了24.6%($P<0.05$),水分利用效率(WUE)增加了83.5%($P<0.01$).气孔导度下降,植物蒸腾作用减弱,叶片温度将升高,叶温适当提高对作物生长有促进作用.未来气候变化后,大气温度会提高1℃以上,蒸腾作用减弱可能会导致植物叶温过高,使作物发生热害的可能性增加.

初始荧光 F_o 是光系统Ⅱ(PSⅡ)反应中心处于完全开放时的荧光产量,它与叶片叶绿素浓度有关;最大荧光产量 F_m 是PSⅡ反应中心处于完全关闭时的荧光产量,可反映通过PSⅡ的电子传递情况,通常叶片经暗适应20 min后测得;可变荧光 F_v 反映了原初电子受体(QA)的还原情况. F_v/F_o 和 F_v/F_m 分别代表PSⅡ的潜在活性和暗适应下PSⅡ的最大光化学效率(原初光能转换效率).非胁迫条件下该参数的变化极小,不受物种和生长条件的影响,而胁迫条件下明显下降. F_v/F_m 正比于光化学反应的产量,并且与净光合作用的产量密切相关,因此, F_v/F_m 能反映植物对光能的利用效率,是反映在各种胁迫下植物光合作用受抑制程度的理想指标^[19].短期CO₂浓度升高可使植物光合作用增强,但长期高CO₂浓度将使植物产生光适应现象,即高浓度CO₂对植物光合速率的促进作用随时间的延长而逐渐消失^[20].本研究发现,在蕾期(播后40 d),CO₂浓度升高对绿豆叶片叶绿素初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、可变

荧光(F_v)、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 的影响不显著;在鼓粒期(播后67 d),CO₂浓度升高使绿豆叶片叶绿素初始荧光(F_o)增加19.1%($P>0.05$),最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 分别下降9.0%、14.3%、6.2%和25.8%,差异显著.许大全等^[21]认为, F_o 增加说明PSⅡ反应中心发生了不易逆转的破坏.可见大气CO₂浓度升高后绿豆在发育后期(鼓粒期)PSⅡ反应中心结构可能受到破坏.鼓粒期绿豆叶片 F_m 、 F_v 、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 的下降也表明:大气CO₂浓度升高后,通过光系统Ⅱ(PSⅡ)的电子传递能力、原初电子受体(QA)的还原能力、光系统Ⅱ最大光能转换效率均有所下降.这些都说明大气CO₂浓度升高使鼓粒期绿豆光合作用受到抑制.这可能是由于长期高CO₂浓度破坏了叶绿素光系统Ⅱ的结构,导致植物叶片光合能力下降,出现光适应^[18,20,22].研究表明,CO₂浓度倍增后大豆叶片 F_v/F_o 和 F_v/F_m 升高^[6];CO₂浓度升高(700 μmol·mol⁻¹)条件下松树叶片 F_v/F_m 没有明显的下调^[7];Hamerlynck等^[8]对*Larrea tridentata*(一种常绿灌木)的研究发现,CO₂浓度升高对 F_v/F_m 没有明显影响.可见,植物叶片叶绿素荧光参数对高CO₂浓度的反应因不同的植物种类而异.

参考文献

- [1] Prentice IC, Farquhar GD, Fasham MR, et al. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide// Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, eds. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 183-237
- [2] Herrick JD, Thomas RB. No photosynthetic down regulation in sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua* L.) after three years of CO₂ enrichment at the Duke Forest FACE experiment. *Plant, Cell and Environment*, 2001, **24**: 53-64
- [3] Ziska LH, Hogan KP, Smith AP. Growth and photosynthetic responses of nine tropical species with long term exposure to elevated carbon dioxide. *Oecologia*, 1991, **86**: 383-389
- [4] Schimel DS. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 1995, **1**: 77-91
- [5] Zhang Q-D (张其德), Lu C-M (卢从明), Liu L-N (刘丽娜), et al. Effects of doubled CO₂ on contents of photosynthetic and on kinetic parameters of fluorescence induction in different genotypes of soybean. *Acta Botani-*

- ca Sinica* (植物学报), 1997, **39**(10): 946–950 (in Chinese)
- [6] Zhang Q-D (张其德), Lu C-M (卢从明), Liu L-N (刘丽娜), et al. The effect of elevated CO₂ on the functions of PS II in soybean leaves. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1996, **20**(6): 517–523 (in Chinese)
- [7] Wang KY, Kellomaki S. Effects of elevated CO₂ and soil-nitrogen supply on chlorophyll fluorescence and gas exchange in Scots pine, based on a branch-in-bag experiment. *New Phytologist*, 1997, **136**: 277–286
- [8] Hamerlynck EP, Huxman TE, Nowak RS, et al. Photosynthetic responses of *Larrea tridentata* to a step-increase in atmospheric CO₂ at the Nevada desert FACE facility. *Journal of Arid Environments*, 2000, **44**: 425–436
- [9] Hao X-Y (郝兴宇), Lin E-D (林而达), Yang J-Z (杨锦忠), et al. Effects of free air CO₂ enrichment (FACE) on growth and yield of summer soybean. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(9): 4595–4603 (in Chinese)
- [10] Hao X-Y (郝兴宇), Li P (李萍), Lin E-D (林而达), et al. Effects of air CO₂ enrichment on growth and photosynthetic physiology of millet. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences* (核农学报), 2010, **24**(3): 589–593 (in Chinese)
- [11] Lin W-H (林伟宏). Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO₂. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1998, **18**(5): 121–128 (in Chinese)
- [12] Drake BG, González-Meler MA, Long SP. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, **48**: 609–639
- [13] Curtis PS, Wang XZ. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, 1998, **113**: 299–313
- [14] Ainsworth EA, Rogers A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, 2007, **30**: 258–270
- [15] Kimball BA, LaMorte RL, Seay RS, et al. Effects of free-air CO₂ enrichment on energy balance and evapotranspiration of cotton. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, **70**: 259–278
- [16] Kang S-Z (康绍忠), Zhang F-C (张富仓), Liang Y-L (梁银丽), et al. Effects of soil water and the atmospheric CO₂ concentration increase on evapotranspiration, photosynthesis, growth of wheat, maize and cotton. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1999, **25**(1): 55–63 (in Chinese)
- [17] Polley HW, Johnson HB, Derner JD. Soil- and plant-water dynamics in a C₃/C₄ grassland exposed to a sub-ambient to superambient CO₂ gradient. *Global Change Biology*, 2002, **8**: 1118–1129
- [18] Liao Y (廖轶), Chen G-Y (陈根云), Zhang H-B (张海波), et al. Response and acclimation of photosynthesis in rice leaves to free-air CO₂ enrichment (FACE). *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13**(10): 1205–1209 (in Chinese)
- [19] Zhang S-R (张守仁). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1999, **16**(4): 444–448 (in Chinese)
- [20] Ainsworth EA, Long SP. What we have learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, 2005, **165**: 351–372
- [21] Xu D-Q (许大全), Zhang Y-Z (张玉忠), Zhang R-X (张荣铣). Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1992, **28**(4): 237–243 (in Chinese)
- [22] Liao Y (廖轶), Chen G-Y (陈根云), Cai S-Q (蔡时青), et al. Leaf photosynthetic acclimation of *Echinochloa crusgalli* grown in rice field to free air CO₂ enrichment (FACE). *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13**(10): 1201–1204 (in Chinese)

作者简介 郝兴宇,男,1976年生,博士,副教授。主要从事农业气象研究,发表论文10余篇。E-mail: haoxingyu1976@126.com

责任编辑 张凤丽