

CO₂ 浓度升高对宁夏枸杞苗木光合特性 及生物量分配影响

郭芳芸, 哈 蓉, 马亚平, 曹 兵*

(宁夏大学 农学院 银川 750021)

摘 要:为明确大气 CO₂ 浓度升高对宁夏枸杞光合特性及生物量分配的影响,以宁夏枸杞苗木为试材,采用开顶气室(OTC)模拟自然环境大气 CO₂ 浓度变化,设置 3 个 CO₂ 浓度水平[CK(380±20 μmol/mol)、TR1(570±20 μmol/mol)、TR2(760±20 μmol/mol)],分别于不同 CO₂ 浓度处理 90 d、120 d 后,测定其净光合速率(P_n)、光响应曲线、CO₂ 响应曲线等相关指标及植株不同器官生物量。结果表明:(1)TR1 及 TR2 下 P_n 于第一年处理至 90 d 时均较 CK 显著升高($P<0.05$),且 TR1 处理在 120 d 时较 CK 显著降低;第二年处理 90 d 时,TR1 处理较 CK 下降了 4.77%,处理 120 d 时 TR1、TR2 均高于 CK,但差异不显著。(2)随着 CO₂ 浓度升高,两年中 TR1、TR2 处理的胞间 CO₂ 浓度(C_i)较 CK 均显著升高,处理后 120 d 时,气孔导度(G_s)较 CK 均显著下降;水分利用率(WUE)在第一年处理中均无显著变化,但在第二年处理 120 d 时,TR1、TR2 均较 CK 显著上升。(3)处理至 90 d 和 120 d 时,TR1、TR2 组的宁夏枸杞苗木光饱和点、CO₂ 饱和点均高于 CK,但 TR2 组初始羧化效率低于 CK。(4)随着 CO₂ 浓度升高,宁夏枸杞苗木地上部分生物量分配显著增加,地下部分生物量分配显著降低。研究发现,一定时间内适宜 CO₂ 浓度升高可促进宁夏枸杞苗木光合作用,使得其地上部分生物量分配显著提高,地下部分生物量分配显著降低;但随着处理浓度升高及处理时间延长,其光合作用有下调趋势,表现为净光合速率、气孔导度、初始羧化效率等下降。

关键词:CO₂ 浓度升高;宁夏枸杞;光合特性;生物量分配

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Effects of Elevated CO₂ Concentration on Photosynthesis Characteristics and Biomass Allocation of *Lycium barbarum* Seedlings

GUO Fangyun, HA Rong, MA Yaping, CAO Bing*

(School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: To explore the effects of elevated CO₂ on photosynthesis characteristics and biomass allocation in *Lycium barbarum*. With *L. barbarum* seedlings as research materials, we applied open top chamber (OTC), a facility to control changed CO₂ concentration to simulate natural environment in experiment. We conducted three gradients of CO₂ concentration, the control group is (380±20) μmol/mol (CK), which is ambient CO₂, and elevated was (570±20) μmol/mol (TR1), (760±20) μmol/mol (TR2). The effects of elevated CO₂ on photosynthesis and biomass allocation of *L. barbarum* seedlings were assessed by net photosynthetic rate (P_n), light response curves, CO₂ response curves and dry weight during seedlings exposed to

收稿日期: 2018-04-04; 修改稿收到日期: 2019-02-19

基金项目: 国家自然科学基金(31660199)

作者简介: 郭芳芸(1993—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事果树生理生态与高效栽培。E-mail: 17395095874@163.com

* 通信作者: 曹 兵, 教授, 硕士生导师, 主要从事旱区森林培育及经济林栽培生理方面的教学与研究。E-mail: bingcao2006@126.com

all three treatments (CK, TR1, TR2) after 90 and 120 days in 2017 and 2018. Results showed: (1) when treated for 90 days in 2017, the TR1 and TR2 in P_n of *L. barbarum* seedlings were increased significantly than that of control ($P<0.05$). After 120 days, the P_n of TR1 was decreased significantly compared with CK ($P<0.05$). While P_n of TR1 was 4.77% lower than CK when we repeated the test after 90 days in 2018 ($P>0.05$). The treatment of TR1 and TR2 was higher in P_n than CK after 120 days, but the difference between them was not significant ($P>0.05$). (2) With the rising of CO₂ concentration, it is similar that the intercellular CO₂ concentrations (C_i) of TR1 and TR2 treatment were soared respectively than ambient CO₂ in 2017 and 2018 ($P<0.05$). With the time prolonging until 120 days, the stomatal conductance (G_s) of TR1 and TR2 dropped conspicuously than that of CK ($P<0.05$). No difference in water use efficiency (WUE) in 2017, but it raised obviously than control after 120 days in 2018. (3) At 90 days, the light saturation point and CO₂ saturation point of treatment TR1 and TR2 were all rising than control, which was maintained in 120 days, but the CO₂ assimilation rate of TR2 was declined. (4) The biomass allocation of *L. barbarum* seedlings increased signally in its aboveground with CO₂ rising, thus less allocated in underground organs ($P<0.05$). We concluded that slightly elevated CO₂ could promote the photosynthesis of *L. barbarum* seedlings, as a result of photosynthesis, the biomass accumulation in *L. barbarum* seedlings was tend to its aboveground organs, while underground was reduced remarkably. With the concentration and incubation time extending, the photosynthesis in *L. barbarum* seedlings showed a down-regulation trend, which revealed by its P_n , G_s and photosynthetic CO₂ assimilation rate decreased.

Key words: elevated CO₂ concentration; *Lycium barbarum*; photosynthesis characteristics; biomass allocation

由于煤炭、天然气等化石燃料的大规模使用,以及人类对植被生态系统的不合理利用,使得全球范围内碳循环产出与利用比例失衡,致使大气环境 CO₂ 浓度显著升高。政府间气候变化专门委员会(IPCC)在第五次评估报告中指出,预计 21 世纪末大气 CO₂ 浓度将达到 720~760 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ^[1-2],作为植物光合作用的原料,其浓度升高必然对植物光合作用产生影响^[3-5]。

相关研究表明,适宜 CO₂ 浓度升高可促进小麦光合作用,提高小麦经济产量^[6];CO₂ 浓度增加明显促进大豆净光合速率,使得其生物量、籽粒产量提高^[7];高浓度 CO₂ 可促进辣椒光合作用,增加其碳水化合物积累,有利于辣椒生物量提高^[8];但也有研究表明长期高浓度 CO₂ 可降低番茄光合作用效率,使淀粉合成受阻^[9]。关于 CO₂ 浓度升高对植物的光合特性及生物量分配影响可能因植物种类、生长发育阶段等不同,需进一步研究探讨。且目前有关此领域的研究虽取得了一定成果^[10-12],但研究对象多以体型较小的草本植物和农作物为主,对于木本植物的研究鲜见报道。

宁夏枸杞(*Lycium barbarum* L.)是茄科枸杞属灌木类植物,其果实富含枸杞多糖,具有抗衰老、抗肿瘤、降血脂等功能。其生态适应性强、经济价值高、社会效益显著,是宁夏特色经济林植物资源^[13-14]。枸杞产业是宁夏传统农业优势产业之一,提高宁夏枸杞生产效率,有利于宁夏枸杞产业的可

持续发展,而枸杞的光合特性及生物量分配则直接影响了其果实经济产量。本研究以宁夏枸杞苗木为试材,采用开顶气室(OTC)和 CO₂ 浓度自动控制系统,模拟大气 CO₂ 浓度升高,测定其光合相关生理指标及植株生物量,旨在明确 CO₂ 浓度升高对宁夏枸杞苗木光合特性及生物量分配影响,为进一步探讨气候变化对宁夏枸杞光合产物积累与代谢的影响机制提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

本试验在宁夏永宁县宁夏大学教学实验农场(N 38°13′50.34″,E 106°14′22.19″,海拔 1 116.86 m)进行,农场位于宁夏平原引黄灌溉中部区,属中温带干旱气候区,年均降水量为 201.4 mm,年均温为 8.7 °C,无霜期平均 167 d,引黄自流灌溉。

1.2 试验材料与设计

供试材料第一年(2017 年)为‘宁杞 1 号’1 年生扦插苗,第二年(2018 年)为‘宁杞 7 号’1 年生扦插苗;采用开顶气室模拟控制 3 个 CO₂ 浓度水平:自然环境大气 CO₂ 浓度(380±20 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, CK)、0.5 倍增 CO₂ 浓度(570±20 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, TR1)、1 倍增 CO₂ 浓度(760±20 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, TR2),每个浓度水平设 3 个重复,共 9 个气室。每个气室均匀种植 9 株生长一致的 1 年生宁夏枸杞扦插苗,采用与自然环境中生长的宁夏枸杞苗木相同的施肥灌水方

式。每天 12 h(8:00~20:00)向升高浓度的 6 个气室通入 CO₂ 气体,使其浓度保持在试验设计范围内。

开顶式气室(OTC)由塑钢框架、无色透明玻璃(厚 0.38 cm)制成,气室底部为边长 1.10 m、内径 3 m 的正八边形,侧面设通风窗户,顶部 0.5 m 向内倾斜呈 45°,上部开口直径 2 m,气室总高 2.5 m;通过 CO₂ 浓度自动控制系统,以气源(钢瓶)、传感器、控制器、PC 机的协调作用,实现浓度控制。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 光合指标 分别于 2017 年和 2018 年处理至 90 d、120 d 时,采用 Li-6400 光合仪测定宁夏枸杞叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)等相关指标,计算水分利用率($WUE = P_n / T_r$);测定于早晨 9:00~11:00 进行,使用内置红蓝光源,光量子通量密度(PPFD)为 2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,叶室温度(T_L) 25 $^{\circ}\text{C}$,每个处理测定 6~8 片功能叶。

光响应曲线测定时,设置光强梯度为 2 000、1 500、1 000、500、200、100、50、20、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,最小等待时间为 120 s,待数据平稳显示后保存,每个处理重复测 3 次;CO₂ 响应曲线测定时,设置大气 CO₂ 浓度梯度为 1 000、800、600、400、300、200、100、50 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,最小等待时间为 60 s,每个处理重复测 3 次。本实验采用 2018 年测定数据拟合光响应曲线、大气 CO₂ 响应曲线,拟合模型分别是叶子飘提出的新模型^[15]和直角双曲线修正模型^[16],表达式分别为:

$$P_n = \alpha(1 - \beta \times I) \times (I - I_c) / (1 + \gamma \times I) \quad (1)$$

$$P_n = \alpha(1 - \beta \times C_a) \times C_a / (1 + \gamma \times C_a) - R_{ap} \quad (2)$$

(1)式中, P_n 为净光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), α 、 β 、 γ 为 3 个系数, I_c 是植物的光补偿点($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), I 是光辐射强度($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);(2)式中, P_n 为净光合速率, α 为初始羧化效率, β 、 γ 为 2 个系数, C_a 是大气 CO₂ 浓度($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), R_{ap} 为光呼吸速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.3.2 生物量指标 待所有实验测定结束后,植株停止生长时(处理 175 d,10 月初),分别从每个 OTC 气室土壤中随机掘取 2 株完整植株(每处理 6 株),冲洗根系,将植株根、茎、叶器官分开,于 100 $^{\circ}\text{C}$ 杀青 30 min,之后在 75 $^{\circ}\text{C}$ 下烘至恒重,测定干重。

1.4 数据分析

用 Excel 2010 软件整理数据和统计分析、软件 Origin8.1 作图,用 SPSS19.0 软件进行方差分析及多重比较(Duncan 法, $\alpha=0.05$)、光响应曲线及 CO₂

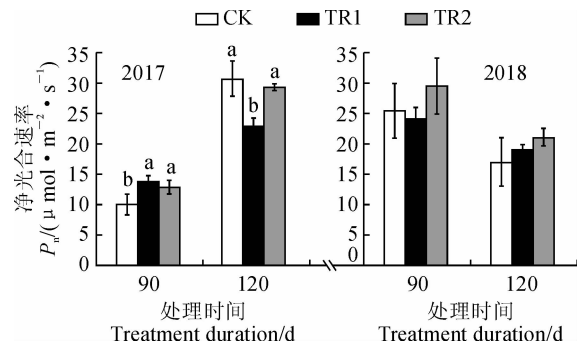
响应曲线拟合。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 浓度升高对宁夏枸杞苗木光合特性影响

2.1.1 净光合速率 图 1 显示,在 2017 年,TR1 和 TR2 处理组宁夏枸杞苗木叶片 P_n 在处理至 90 d 时分别显著高于 CK 组 38.33%和 28.49%($P<0.05$),但在处理至 120 d 时却较 CK 组分别下降 25.25%($P<0.05$)和 4.63%;在同一 CO₂ 浓度水平下,宁夏枸杞苗木 P_n 随着处理时间延长均呈增长趋势,其中 CK、TR1、TR2 组 P_n 在处理 120 d 时分别比处理 90 d 时增长 2.05 倍、0.65 倍和 1.26 倍。在 2018 年,CK、TR1、TR2 组间 P_n 在处理 90 d 及 120 d 时均无显著差异($P>0.05$),且各组 P_n 在同一 CO₂ 浓度处理 120 d 时分别比 90 d 时降低 32.99%、21.40%和 28.32%。

2.1.2 胞间 CO₂ 浓度及水分利用率 如图 2 所示,在 2017 年,TR1、TR2 处理组 C_i 在处理 90 d 时与 CK 无显著差异,在处理至 120 d 时分别较 CK 组显著升高 3.39 和 2.69 倍($P<0.05$);在同一 CO₂ 浓度水平下,随着处理时间延长,CK 组 C_i 下降 54.19%,而 TR1、TR2 处理组则分别升高 90.02%和 85.16%。在 2018 年,TR1、TR2 处理组 C_i 在处理 90 d 时分别比 CK 显著提高 68.02%和 64.10%,在处理 120 d 时反而与 CK 差异不显著。TR1、TR2



CK. 自然环境大气 CO₂ 浓度(380±20 $\mu\text{mol}/\text{mol}$);

TR1. 0.5 倍增 CO₂ 浓度(570±20 $\mu\text{mol}/\text{mol}$);

TR2. 1 倍增 CO₂ 浓度(760±20 $\mu\text{mol}/\text{mol}$);

同期不同字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

图 1 CO₂ 浓度升高条件下宁夏枸杞苗木叶片净光合速率(P_n)的变化

CK. Atmospheric CO₂ concentration; TR1. 0.5 times CO₂ concentration; TR2. 1 times CO₂ concentration; The different normal letters within same stage indicate significant difference at 0.05 level; The same as below

Fig. 1 The net photosynthetic rate in *L. barbarum* seedling under elevated CO₂ concentration condition

处理组水分利用率(WUE)在 2017 年整个处理期和 2018 年处理 90 d 时均与相应 CK 无显著变化($P>0.05$),而它们在 2018 年处理至 120 d 时分别显著高于 CK 组 138.09%和 123.32%;在相同 CO₂ 浓度下,两年分各组 WUE 均表现为 120 d 不同程度地高于 90 d,且 2017 年这种趋势更明显。

2.1.3 气孔导度及蒸腾速率 气孔作为植物体吸收 CO₂ 的必经通道^[17],通过调节气孔密度及孔径大小控制 CO₂ 吸收和日常水分散失,故气孔导度(G_s)与 P_n 、 T_r 有密切关系^[18]。如图 3 所示,在 2017 年,TR1 和 TR2 处理组宁夏枸杞苗木 G_s 于处理 90 d 时分别较 CK 组显著升高 131.42%和 100.07%($P<0.05$),至 120 d 时却分别较 CK 显著降低 69.12%、56.36%;在同一 CO₂ 浓度下,随着处理时间延长,宁夏枸杞苗木叶片 G_s 在 CK 组大幅上升 3.87 倍,在 TR1 处理组却下降 56%,在 TR2 处理组却变化不大。在 2018 年,TR1、TR2 组叶片 G_s 在处理 90 和 120 d 时均比 CK 不同程度降低,但仅 120 d 时 TR2 组降幅达到显著水平($P<0.05$)。叶片蒸腾速率(T_r)的变化趋势与 G_s 相似。其中,TR1 与 TR2 组 T_r 在 2017 年处理至 90 d 时分别较 CK 组显著升高 2.126、1.787 倍,而它们在 2018 年处理至 90 d 和 120 d 时均显著低于相应 CK。

可见,宁夏枸杞苗木表现为 2017 年处理至 120

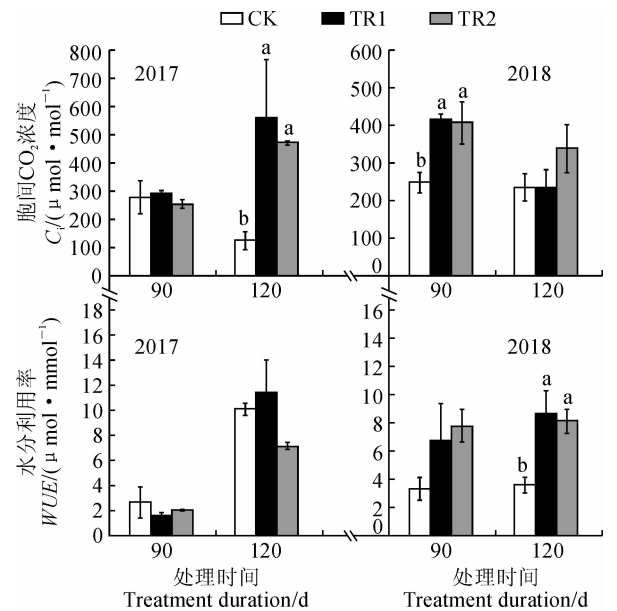


图2 CO₂ 浓度升高条件下宁夏枸杞苗木胞间 CO₂ 浓度(C_i)及水分利用率(WUE)的变化

Fig. 2 The intercellular CO₂ concentration and water use efficiency in *L. barbarum* seedling under elevated CO₂ concentration condition

d 和 2018 年处理至 90 d 时,TR1、TR2 处理叶片 C_i 较 CK 显著升高,两年分处理至 120 d 时, G_s 显著下降,此时, WUE 明显上升, T_r 明显下降; P_n 2017 年处理至 90 d 时,TR1、TR2 处理较 CK 显著上升,至 120 d,TR1 处理较 CK 显著降低。2018 年 P_n 在整个处理中无显著变化。试验中,两年分 P_n 变化的差异可能是由于两实验材料对 CO₂ 浓度升高处理的耐受性不同所致。

2.2 CO₂ 浓度升高对宁夏枸杞苗木光饱和点及光补偿点影响

在 CO₂ 浓度升高条件下,不同处理宁夏枸杞苗木叶片光响应曲线如图 4 所示。其中,各处理组宁夏枸杞苗木叶片光响应曲线随光照强度的变化趋势相似;在处理 90 d 时,TR1 处理组最大净光合速率(P_{nmax})大于 CK、TR2 处理,而后两者相近;在处理 120 d 时,光饱和点表现为 TR1 处理大于 CK 和 TR2 处理, P_{nmax} 则以 TR1 组最大,TR2 处理次之,CK 最低,但处理间差异不显著($P>0.05$)。同时,在处理 90 d 和 120 d 时,各处理组宁夏枸杞苗木光响应曲线的拟合方程决定系数分别在 0.950 1~0.977 8和 0.957 0~0.968 6 之间,拟合度均很好,据此方程计算得到光合作用特征参数列入表 1。表 1 结果表明,在处理至 90 d 时,TR1、TR2 处理组宁夏枸杞苗木的光饱和点、光补偿点、最大净光合速率

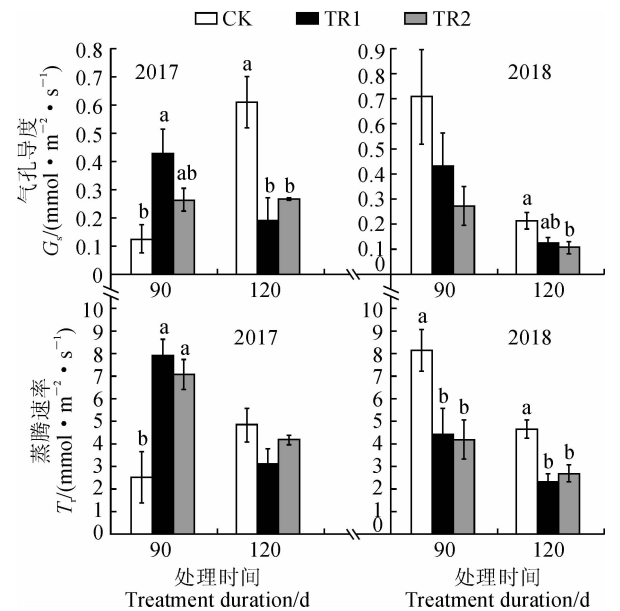


图3 CO₂ 浓度升高条件下宁夏枸杞苗木气孔导度(G_s)及蒸腾速率(T_r)变化

Fig. 3 The stomatal conductance and transpiration rate in *L. barbarum* seedling under elevated CO₂ concentration condition

均大于 CK,其暗呼吸速率则均小于 CK;当处理至 120 d 时,TR1、TR2 处理组的光饱和点均大于 CK,而光补偿点表现为 TR1 处理高于 CK,TR2 处理低于 CK,且不同处理间差异显著($P<0.05$)。以上结果说明 TR1、TR2 处理苗木光饱和点、光补偿点在处理至 90 d 时明显比 CK 上升,而处理至 120 d,TR2 处理的光合强度略有下降趋势。

2.3 CO₂ 浓度升高对宁夏枸杞苗木 CO₂ 饱和点及 CO₂ 补偿点影响

不同 CO₂ 浓度处理下宁夏枸杞苗木 CO₂ 响应曲线(图 5)及其拟合方程特征参数(表 2)显示,于处理 90 d 时,宁夏枸杞苗木叶片的 CO₂ 饱和点(C_{SP})、CO₂ 补偿点(C_{CP})在 TR1、TR2 处理下均大于 CK,而其初始羧化效率、最大净光合速率(P_{nmax})在 TR1 处理下均大于 CK,在 TR2 处理下小于 CK,光呼吸速率则表现为 TR2>TR1>CK。在处理至 120 d 时,枸杞叶片 CO₂ 饱和点、CO₂ 补偿点在 TR1、TR2 处理下仍大于 CK;但其 P_{nmax} 在 TR2 处理下小于

CK,而在 TR1 处理下大于 CK;光呼吸速率表现为 TR2>TR1>CK,且不同处理间差异显著($P<0.05$);初始羧化效率在 TR2 处理下显著低于 CK($P<0.05$)。可见,随着大气 CO₂ 浓度升高,宁夏枸杞苗木叶片 CO₂ 饱和点、CO₂ 补偿点明显上升,但其光合同化效率有下降趋势。

2.4 CO₂ 浓度升高对宁夏枸杞苗木生物量分配的影响

图 6 显示,宁夏枸杞苗木地上部分生物量分配比例随着处理 CO₂ 浓度升高呈增加趋势,其中 TR1、TR2 处理较 CK 分别增加 1.84% 和 4.45%,且 TR2 处理的影响达到显著水平($P<0.05$);但植株地下部分生物量分配比例随着处理 CO₂ 浓度的升高却呈下降趋势,TR1 和 TR2 处理分别较 CK 显著下降 9.74% 和 23.31% ($P<0.05$);另外,虽然宁夏枸杞植株叶和茎的生物量分配比例在 TR1、TR2 处理组较 CK 也有不同程度上升,但变化均未达到显著水平($P>0.05$)。可见,CO₂ 浓度升高可明显促

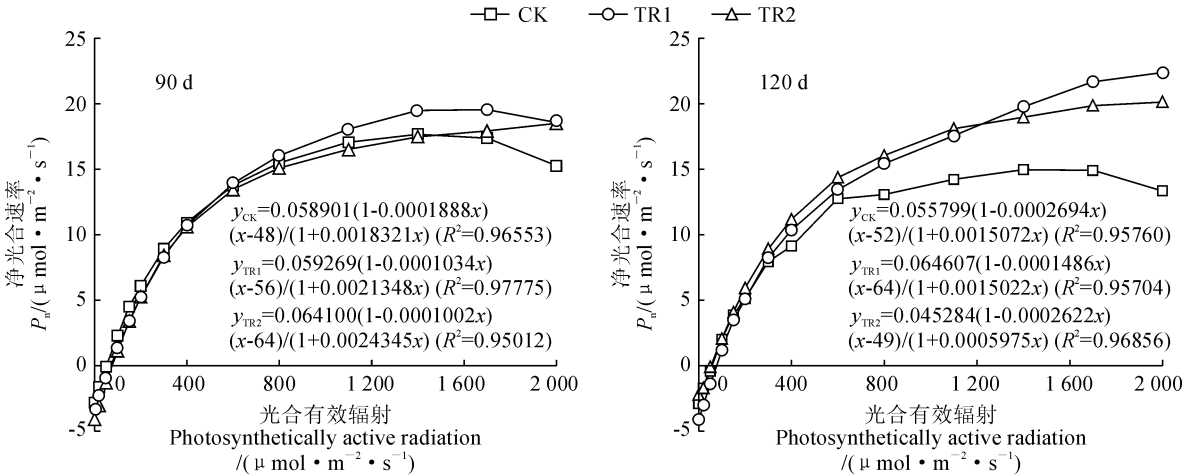


图 4 CO₂ 浓度升高条件下宁夏枸杞苗木光响应曲线的变化

Fig. 4 The light response curves of *L. barbarum* seedling under elevated CO₂ concentration treatment

表 1 CO₂ 浓度升高条件下宁夏枸杞苗木光饱和点及光补偿点的变化

Table 1 The light saturation point (L_{SP}) and light compensation point (L_{CP}) of *L. barbarum* seedling under elevated CO₂ concentration condition

处理时间 Treatment time/d	处理 Treatment	光饱和点 L_{SP} /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 L_{CP} /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 P_{nmax} /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
90	CK	1 316.801 1	48	16.455 3	-2.827 25
	TR1	1 837.541 2	56	17.373 9	-3.319 06
	TR2	1 810.309 5	64	16.946 6	-4.102 43
120	CK	1 105.852 5	52	15.481 5	-2.901 55
	TR1	1 657.277 7	64	22.233 9	-4.134 85
	TR2	1 400.937 4	49	21.084 2	-2.218 92

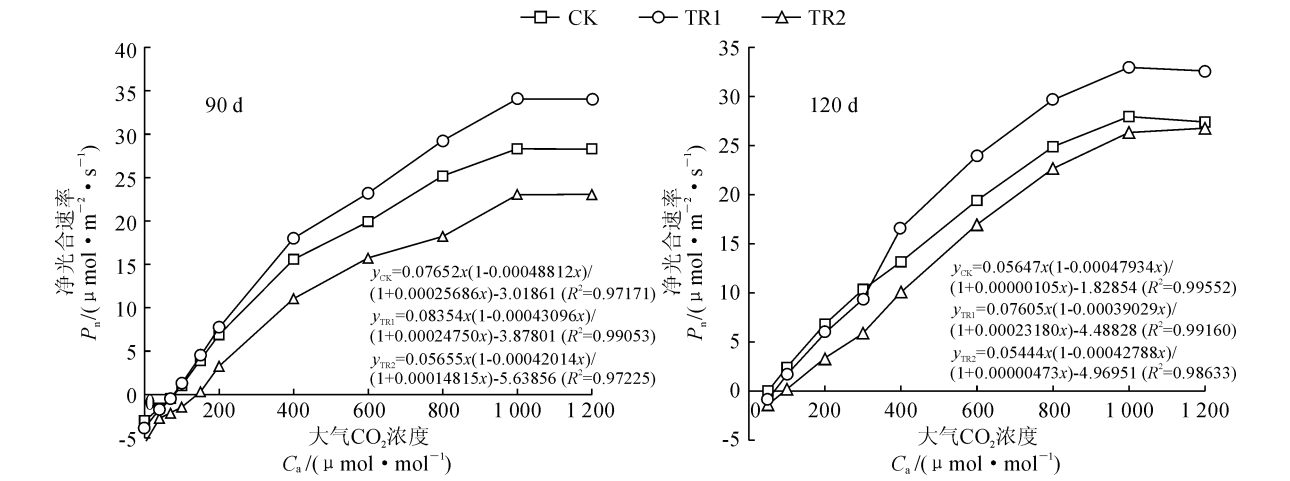
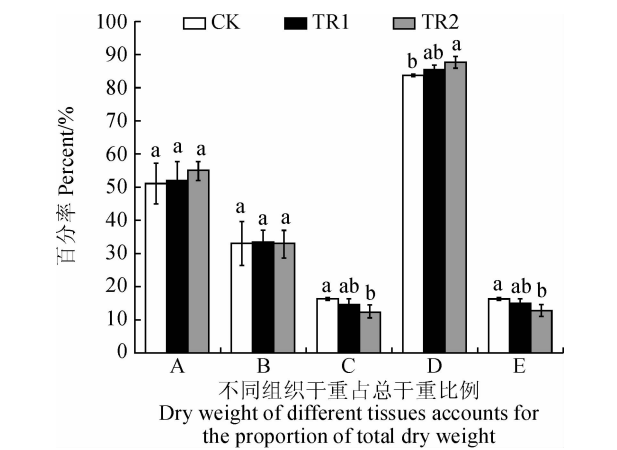


图 5 CO₂ 浓度升高条件下宁夏枸杞苗木 CO₂ 响应曲线的变化
Fig. 5 The CO₂ response curves of *L. barbarum* seedling under elevated CO₂ concentration treatment

表 2 CO₂ 浓度升高条件下宁夏枸杞苗木 CO₂ 饱和点及 CO₂ 补偿点的变化
Table 2 The CO₂ saturation point (C_{SP}) and CO₂ compensation point (C_{CP}) of *L. barbarum* seedling under elevated CO₂ concentration condition

处理时间 Treatment time/d	处理 Treatment	初始羧化效率 Initial carboxylase efficiency	CO ₂ 饱和点 C_{SP} / $(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	CO ₂ 补偿点 C_{CP} / $(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	最大净光合速率 P_{max} / $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光呼吸速率 R_{sp} / $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
90	CK	0.0765	916.468 1	40.669 8	28.353 0	3.018 61
	TR1	0.083 5	1 029.134 6	47.960 8	34.252 8	3.878 01
	TR2	0.056 6	1 100.385 9	106.005 3	23.129 9	5.638 56
120	CK	0.056 5	1 042.530 3	32.900 3	27.591 2	1.828 54
	TR1	0.076 1	1 132.460 7	61.323 1	33.577 3	4.488 28
	TR2	0.054 4	1 165.340 2	95.209 9	26.663 9	4.969 51



A. 叶干重/总干重; B. 茎干重/总干重; C. 根干重/总干重;
D. 地上部分/总干重; E. 地下部分/总干重
图 6 CO₂ 浓度升高条件下枸杞苗木生物量分配变化
A. Leaf dry weight/total dry weight; B. Stem dry weight/total dry weight; C. Dry weight of root/total dry weight;
D. Aboveground/total dry weight; E. Underground/total dry weight
Fig. 6 The biomass distribution in *L. barbarum* seedling under elevated CO₂ concentration condition

进宁夏枸杞苗木的地上部分生物量分配比例,而地下部分生物量分配比例显著下降。

3 讨论

前人研究表明,植物光合特性对 CO₂ 浓度升高的响应程度与应答过程受温度、水分、氮肥施用量、土壤环境及植物生育期等因素影响,如高浓度 CO₂ 可增强冬小麦光合能力,高氮可减缓高浓度 CO₂ 对其生育期促进作用^[19];适宜高温或低温条件下,CO₂ 浓度升高可促进山药块茎、叶等干物质积累,使其光合作用增强^[20];倍增 CO₂ 浓度与局部根系干旱互作可使美洲葡萄净光合速率上调,水分利用率显著提高^[21]。本试验中,随着 CO₂ 浓度升高,宁夏枸杞苗木叶片 L_{SP} 、 C_{SP} 均比对照明显上升,这与候晶东等^[22] 研究结果一致,可能是由于初期 CO₂ 浓度升高,增加了光合作用底物浓度,使得光合作用增强,具体表现为 P_n 、 G_s 等指标上升;第一年实验结果显示,处理至 120 d 时,枸杞苗木叶片 P_n 、 G_s 显著下

降,但 C_i 显著上升,这说明宁夏枸杞苗木光合速率下降主要由非气孔限制因素引起^[23],可能是由于短期叶片部位光合产物积累过多,由此伴随叶片激素及水分含量等的改变,使得植株光合作用受阻,也可能是由于土壤氮、磷养分不足,使得 Rubisco 酶合成速率降低^[24],间接导致其光合受抑制;然而,第二年实验结果显示,枸杞叶片 P_n 变化与第一年完全相反,这充分说明宁夏枸杞苗木的光合特性并非只与大气 CO_2 浓度有关,可能是诸多环境因素协同调控的结果,也可能是试验材料品种不同所致,这种不一致性还需后续研究解释。

本研究两年试验发现,随着 CO_2 浓度升高,TR1、TR2 处理胞间 CO_2 浓度(C_i)均显著升高,而同期相应的净光合速率(P_n)却呈下降趋势,且在处理至 120 d 时,其 G_s 均显著降低,这可能是由于随着处理时间延长,较多 CO_2 进入枸杞叶片叶肉细胞,使得 C_i 显著升高,同时由于胞间 CO_2 分压迅速上升,使得胞内与外界大气环境中的分压差降低,叶片通过保卫细胞降低气孔开闭程度以调节进入胞内的 CO_2 浓度,防止高浓度 CO_2 使胞内酸化、影响质子动力势的形成,确保同化物进一步运输与分配,以此减少局部累积同化物对光合速率的反馈抑制作用。与此同时,由气孔因素导致的蒸腾速率降低,水分利用率上升^[18]。此外,TR2 处理的最大净光合速率、初始羧化效率有下降趋势,光呼吸速率在 TR1、TR2 处理下却显著上升,这说明此时宁夏枸杞苗木对胞内积累的 CO_2 同化速率降低,并以能量消耗来

减少叶片光合作用中产生的蔗糖类物质,即光合作用有下降趋势,这可能与土壤环境及矿质元素有关^[25],是植物响应外界 CO_2 浓度升高的适应性生理表现。

目前,多数学者认为 CO_2 浓度升高会促进植物光合产物可溶性碳水化合物的形成,尤以 C_3 植物大豆、小麦最为明显,表现在总生物量显著增加方面^[26-28];同时,植物对碳的吸收会降低各器官的氮含量^[29],使得更多生物量分配于根部,以维持植物对土壤养分的吸收。CaO 等^[30]研究表明 CO_2 浓度倍增可使白桦苗木根直径、生物量均增加;曹宏杰等^[29]研究也表明大气 CO_2 浓度升高可促使光合产物向根系分配,地上/地下生物量降低。本试验中,随着 CO_2 浓度升高,宁夏枸杞苗木地上部分生物量分配显著提高,地下部分生物量显著降低,即 CO_2 浓度升高能促使更多的光合产物分配于地上部分,这可能与植物种类、生育期或温度、水分等因素有关,使得植株的生物量分配发生变化,作为“源”器官的叶光合产物未向“库”器官根部运输所致,具体原因还需从光合以后的同化物代谢途径进一步研究探讨。

综上所述,本试验结果表明,一定时间内适宜 CO_2 浓度升高可促进宁夏枸杞苗木光合速率,增强其光合作用效率,但随着处理浓度的持续升高与处理时间延长,其净光合速率、光饱和点、初始羧化效率均降低,表现为光合效率下调趋势;同时, CO_2 浓度升高也能促使更多生物量分配于植株地上部分,即茎和叶,而地下部分生物量分配比例显著降低。

参考文献:

[1] IPCC. Climate change 2013: The physical science basis[M]. Cambridge: Cambridge University Press,2013.

[2] IPCC. Climate Change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press,2013.

[3] 种培芳,姬江丽,李 毅,等.红砂(*Reaumuria soongorica*)对大气 CO_2 浓度升高及降水变化的光合生理响应[J]. 中国沙漠, 2017,**37**(4): 714-723.
ZHONG P F,JI J L,LI Y,*et al.* Photosynthetic physiology responses to elevated CO_2 concentration and changing precipitation in desert plant *Reaumuria soongorica* [J]. *Journal of Desert Research*, 2017,**37**(4): 714-723.

[4] 徐明怡,倪红伟. CO_2 浓度升高对植物光合作用的影响[J]. 国土与自然资源研究,2016,(2): 83-86.
XU M Y,NI H W. Effects of elevated CO_2 concentration on plant photosynthesis [J]. *Territory & Natural Resources Study*,2016,(2): 83-86.

[5] JIANG Y L,XU Z Z,ZHOU G S. Elevated CO_2 can modify the response to a water status gradient in a steppe grass: from cell organelles to photosynthetic capacity to plant growth[J]. *BMC Plant Biology*,2016,16: 157.

[6] WANG L,FENG Z Z,*et al.* Effects of elevated atmospheric CO_2 on physiology and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.): A meta-analytic test of current hypotheses[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 2013,178: 57-63.

[7] 高 霁,郝兴宇,居 焯,等.自由大气 CO_2 浓度升高对夏大豆光合色素含量和光合作用的影响[J]. 中国农学通报,2012,**28**(6): 47-52.
GAO J,HAO X Y,JU H,*et al.* Effect of elevated [CO_2] on photosynthetic pigment contents and photosynthesis of Summer Soybean[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*,2012,**28**(6): 47-52.

[8] 袁 蕊,聂磊云,等.大气 CO_2 浓度升高对辣椒光合作用及相关生理特性的影响[J]. 生态学杂志,2017,**36**(12): 3 510-3 516.

- YUAN R, NIE L Y, *et al.* Effect of elevated [CO₂] on photosynthesis and physiological characteristics of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(12): 3 510-3 516.
- [9] YELLE S, BEESON J R C, TRUDEL M J. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO₂ [J]. *Plant Physiology*, 1989, **90**(4): 1 473-1 477.
- [10] 刘晓萌, 于凌飞, 黄 耀, 等. CO₂ 浓度升高下梗稻叶片光合作用对光强变化的响应[J]. *生态学杂志*, 2018, **37**(4): 1 051-1 057.
LIU X M, YU L F, HUANG Y, *et al.* Response of photosynthesis in leaves of *Japonicarice* to light intensities at elevated CO₂ concentration [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, **37**(4): 1 051-1 057.
- [11] 韩燕青, 刘 鑫, 胡维平, 等. CO₂ 浓度升高对苦草 (*Vallisneria natans*) 叶绿素荧光特性的影响[J]. *植物研究*, 2017, **37**(1): 45-51.
HAN Y Q, LIU X, HU W P, *et al.* Effects of CO₂ enrichment on chlorophyll fluorescence characteristics of *Vallisneria natans* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2017, **37**(1): 45-51.
- [12] PORRAS M E, LORENZO P, MEDRANO E, *et al.* Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ concentration in a sweet pepper (*Capsicum annuum*) crop under Mediterranean greenhouse conditions: influence of the nitrogen source and salinity [J]. *Functional Plant Biology*, 2017, **44**(6): 573-586.
- [13] 汪燕平. 清以来宁夏枸杞作为地道药材的形成史[J]. *史林*, 2017, (3): 67-76+220.
WANG Y P. Formation history of *Lycium barbarum* as a genuine medicinal material since Qing dynasty [J]. *Historical Review*, 2017, (3): 67-76+220.
- [14] 吕海洋. 枸杞多酚的结构鉴定及抗氧化活性评价[D]. 北京: 中国农业科学院, 2016.
- [15] 叶子飘. 光合作用对光响应新模型及其应用[J]. *生物数学学报*, 2008, **23**(4): 710-716.
YE Z P. New model of photosynthesis response to light and its application [J]. *Journal of Biomathematics*, 2008, **23**(4): 710-716.
- [16] 叶子飘, 于 强. 光合作用对胞间和大气 CO₂ 响应曲线的比较[J]. *生态学杂志*, 2009, **28**(11): 2 233-2 238.
YE Z P, YU Q. A comparison of response curves of photosynthesis to intercellular and air CO₂ concentrations [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(11): 2 233-2 238.
- [17] 张 韞, 李 响, 张 帆, 等. CO₂ 升高对红松幼苗水分生理特征与土壤含水率变化的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2015, **37**(1): 37-41.
ZHANG W, LI X, ZHANG F, *et al.* Effects of elevated CO₂ on physiological characteristics of water in *Pinus koraiensis* seedlings and soil moisture in a controlled environment [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, **37**(1): 37-41.
- [18] XU Z Z, JIANG Y L, ZHOU G S. Elevated-CO₂ response of stomata and its dependence on environmental factors [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 657.
- [19] 居 辉, 姜 帅, 李靖涛, 等. 北方冬麦区 CO₂ 浓度增高与氮肥互作对冬小麦生理特性和产量的影响[J]. *中国农业科学*, 2015, **48**(24): 4 948-4 956.
- JU H, JIANG S, LI J T, *et al.* Interactive effects of elevated CO₂ and nitrogen on the physiology and yield of Winter Wheat in North Winter Wheat Region of China [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, **48**(24): 4 948-4 956.
- [20] NGUYEN C T, HIROYUKI S, ETSUSHI K. Effects of elevated CO₂ concentration on growth and photosynthesis of Chinese yam under different temperature regimes [J]. *Plant Production Science*, 2017, **20**: 2 227-2 236.
- [21] JEFFERSON R S, ANGELICA E P, *et al.* Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ combined with partial rootzone drying results in improved water use efficiency, drought tolerance and leaf carbon balance of grapevines (*Vitis labrusca*) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, **134**: 82-95.
- [22] 候晶东, 曹 兵, 宋丽华. CO₂ 浓度倍增对宁夏枸杞光合特性的影响[J]. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2012, **36**(5): 71-76.
HOU J D, CAO B, SONG L H. Effect of doubled CO₂ concentration on photosynthesis characteristics of *Lycium barbarum* seedling [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)* 2012, **36**(5): 71-76.
- [23] CAWAS B. E, MIMI H-S, JUNTARO N. CO₂ sensing and CO₂ regulation of stomatal conductance: advances and open questions [J]. *Trends in Plant Science*, 2016, **21**: 16-30.
- [24] RUBEN V, PILAR P, RAFAEL M-C, *et al.* Improved responses to elevated CO₂ in durum wheat at a low nitrate supply associated with the up-regulation of photosynthetic genes and the activation of nitrate assimilation [J]. *Plant Science*, 2017, **260**: 119-128.
- [25] 陆志峰. 钾素营养对冬油菜叶片光合作用的影响机制研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [26] ZHU X C, SONG F B, LIU S Q, *et al.* Arbuscular mycorrhiza improve growth, nitrogen uptake, and nitrogen use efficiency in wheat grown under elevated CO₂ [J]. *Mycorrhiza*, 2016, **26**(2): 133-140.
- [27] LI D X, LIU H L, QIAO Y Z, *et al.* Effects of elevated CO₂ on the growth, seed yield, and water use efficiency of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under drought stress [J]. *Agricultural Water Management*, 2013, **129**: 105-112.
- [28] MICHAEL T, DANANJALI G, NAOKI H, *et al.* Effects of elevated carbon dioxide on photosynthesis and carbon partitioning: a perspective on root sugar sensing and hormonal crosstalk [J]. *Plant Physiology*, 2017, **8**: 578.
- [29] 曹宏杰, 倪红伟. 大气 CO₂ 升高对土壤碳循环影响的研究进展[J]. *生态环境学报*, 2013, **22**(11): 1 846-1 852.
CAO H J, NI H W. Research progress on the effects of elevated CO₂ concentration on carbon cycling [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2013, **22**(11): 1 846-1 852.
- [30] CAO B, DANG Q L, YU X G, *et al.* Effects of CO₂ and nitrogen on morphological and biomass traits of white birch (*Betula papyrifera*) seedlings [J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, **254**: 217-224.