

# 青藏高原低大气压下冬小麦表观光合量子产额 及其对温度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度变化的响应\*

石培礼\*\* 张宪洲 钟志明

(中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

**摘要** 青藏高原海拔高, 大气压低, 气温低且日较差变幅大, 植物的光合作用受到显著的影响. 单叶表观光合量子产额( $\alpha_A$ )是反映植物光能利用和光合物质生产效率的基本参数, 准确确定青藏高原的 $\alpha_A$ 在研究高原 C<sub>3</sub> 植物光合作用和全球变化建模中具有重要意义. 在海拔 3688 m, 大气压为  $654 \times 10^2$  Pa 的拉萨高原生态试验站, 利用 Li-Cor 6400 光合仪测定了冬小麦旗叶在不同温度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度下的光响应曲线. 利用  $0 \sim 150 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光量子通量密度下与净光合速率的初始斜率为 $\alpha_A$  指标, 分析了高原稀薄大气环境下 C<sub>3</sub> 作物冬小麦的 $\alpha_A$  随叶温和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的变化规律. 在 30°C 下, 青藏高原冬小麦旗叶 $\alpha_A$  为  $0.0476 \pm 0.0038$ , 与低海拔地区 C<sub>3</sub> 植物相比相差不大.  $\alpha_A$  主要受到温度和 [CO<sub>2</sub>]/[O<sub>2</sub>] 分压比的综合影响, 以往测得 $\alpha_A$  可能由于仪器和数据处理方法的系统误差而低估了青藏高原真实值.  $\alpha_A$  随温度升高呈线性降低, 温度每升高 1°C,  $\alpha_A$  降低 0.0007, 随温度降低的梯度与低海拔地区相似.  $\alpha_A$  受到 [O<sub>2</sub>] 的显著影响, 在一定 [O<sub>2</sub>] 下, 随胞间 CO<sub>2</sub> 浓度增加而升高, 呈双曲线关系. 与低海拔地区相比, 高原 $\alpha_A$  对 CO<sub>2</sub> 升高反应更敏感.

**关键词** 青藏高原 C<sub>3</sub> 植物 表观光合量子产额

光量子效率(Quantum efficiency)即植物光合作用过程中 CO<sub>2</sub> 固定时对光合有效辐射(PAR)的最大利用效率, 它反映了植物光合作用的生物化学特性<sup>[1]</sup>. 最大光量子效率( $\alpha_0$ )在一定温度和 CO<sub>2</sub> 气体分压(表示为 [CO<sub>2</sub>])下通常是比较稳定的, 在低海拔地区近 1 个大气压下, 在实验室测得的低 O<sub>2</sub> 气体分压(表示为

[O<sub>2</sub>]) (2% O<sub>2</sub>)理想条件下 C<sub>3</sub> 植物 $\alpha_0$  为 0.083~0.125, 即在理论上, C<sub>3</sub> 植物光合同化 1 分子 CO<sub>2</sub> 的最低光量子需要量为 8~12 个<sup>[1, 2]</sup>. 在 30°C 和自由大气 O<sub>2</sub> 分压下 (21% O<sub>2</sub>) 下, C<sub>3</sub> 植物的光合量子产额(Quantum yield,  $\alpha$ )为 0.0524<sup>[3]</sup>. 此  $\alpha$  值在低海拔地区 C<sub>3</sub> 植物的研究中被广泛采用, 但用于高海拔的青藏高原地区

2004-07-14 收稿, 2004-10-14 收修改稿

\* 国家重点基础研究发展规划项目(编号: 2002CB412501)、国家自然科学基金项目(批准号: 90211006, 30470280)、中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-01-01A)和中国科学院地理科学与资源研究所碳循环主干课题(编号: CX10G2E01202201)共同资助

\*\* E-mail: shipl@igsrr.ac.cn

C<sub>3</sub> 植物是否合适尚存疑问, 对此的测定和研究都很少, 目前只有对冬小麦作过测定.

迄今为止, 我们对稀薄大气条件下的青藏高原 C<sub>3</sub> 植物的  $\alpha$  仍不清楚, 对在未来气候变化情景下  $\alpha$  随 [CO<sub>2</sub>] 和温度是如何变化的更是一无所知. 植物叶片的  $\alpha$  是反映植物光能利用、CO<sub>2</sub> 吸收和光合物质生产效率的基本参数<sup>[4]</sup>, 尤其在植物光合作用模拟模型中,  $\alpha$  作为原始输入参数是不可或缺的. 因此, 在现时和未来全球变化情景下 C<sub>3</sub> 植物叶片的  $\alpha$  确定是有关青藏高原全球变化研究中最为基础的问题, 在高原植物光合效率评估和全球变化研究中具有重要意义.

事实上,  $\alpha$  与 [CO<sub>2</sub>] 和温度密切相关<sup>[3]</sup>. 研究表明, 随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高, RuBP 羧化酶与氧化酶的比例升高, 有利于 CO<sub>2</sub> 的羧化,  $\alpha$  增加; 而温度升高时, RuBP 氧化酶比例升高, 导致  $\alpha$  降低<sup>[1,3]</sup>. 在一定能量吸收下  $\alpha$  是植物长期适应的结果, 不容易发生变化, 它是对一类光合途径植物生物化学特征的反映. 但是表观光合量子产额 (Apparent quantum yield,  $\alpha_A$ ), 也即净光合 ( $P_n$ ) 与光量子通量密度 (PPFD) 的光响应曲线在弱光区 (0~150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 直线部分的初始斜率, 在很大程度上要受到诸多环境因子 (如大气压、温度、水分亏缺, 甚至植物的生境等) 的影响<sup>[5]</sup>. 在非理想条件下, 植物的  $\alpha_A$  可能比  $\alpha_0$  小很多.

青藏高原海拔高, 大气压低, 气候温凉, 大气 CO<sub>2</sub> 密度大多不及低海拔地区<sup>1)</sup> 的 2/3, 温凉的气候和低 CO<sub>2</sub> 密度是高原植物光合和生长的限制因子, 生长在高原稀薄大气下的植物的  $\alpha_A$  值应不同于低海拔地区<sup>[6]</sup>, 但有关  $\alpha_A$  的测定研究却很少<sup>[7,8]</sup>. 便携式 ADC 红外仪和 CID 光合仪曾用于测定西宁和拉萨的小麦的  $\alpha_A$ , 测定值分别为 0.023<sup>[7]</sup> 和 0.034<sup>[8]</sup>, 均低于低海拔地区的 0.054<sup>[3]</sup>. 过去一般认为: 青藏高原海拔高, 大气压低, 低 [CO<sub>2</sub>] 是  $\alpha_A$  低的主要原因<sup>[7,8]</sup>.

为此, 是否可推断: 在 [CO<sub>2</sub>] 低于低海拔地区 1/3 的青藏高原高海拔地区, 在相同温度下 C<sub>3</sub> 植物的  $\alpha_A$  要显著低于低海拔地区? 本研究的目的是: (i) 确定不同温度下高原冬小麦的  $\alpha_A$ ; (ii) 阐明高原冬小麦

$\alpha_A$  与温度、[CO<sub>2</sub>] 和 [O<sub>2</sub>] 的关系; (iii) 与低海拔地区 C<sub>3</sub> 植物比较, 分析高原冬小麦  $\alpha_A$  对高原 [O<sub>2</sub>] 和 [CO<sub>2</sub>] 增加的敏感性.

## 1 材料与方法

试验点位于西藏自治区拉萨市达孜县的中国科学院拉萨高原生态试验站 (29°40'40"N, 91°20'37"E), 海拔 3688 m. 由于海拔高, 大气压低, 空气稀薄, 密度较低. 实验站多年平均大气压  $654 \times 10^2$  Pa, 大气压只及标准大气压的 2/3 左右, [O<sub>2</sub>] 约为  $140 \times 10^2$  Pa, [CO<sub>2</sub>] 约为 24 Pa, 年均气温 7.7°C, 年降水量 425 mm, 水热同步, 降水主要分布在夏季 6~8 月<sup>[9]</sup>.

测定材料为 C<sub>3</sub> 作物冬小麦巴萨德 (*Triticum aestivum* L. var. Bussyd), 采用畦间条播, 播种量为 500  $\text{m}^{-2}$ , 行间距为 25 cm. 基肥量 N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 和 K<sub>2</sub>O 分别为 40, 18, 11  $\text{kg hm}^{-2}$ , 羊厩肥 10  $\text{t hm}^{-2}$  表面撒施, 覆浅土; 抽穗后追肥一次, 追肥量肥 N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 和 K<sub>2</sub>O 分别为 35, 6, 4  $\text{kg hm}^{-2}$ . 10 月上旬播种, 次年 9 月成熟收获, 生长期约 320 d.

在冬小麦的扬花期 (2002 年 6 月 20 日~7 月 5 日) 选择生长健壮、全展的旗叶挂牌, 利用 Li-Cor 6400 光合测定系统 (Li-Cor Inc, Lincoln, Neb., USA) 在控光和控 CO<sub>2</sub> 浓度下测定旗叶的光合速率. 于测定的前一天灌水, 保证测定点水分充足, 以防在中午强辐射下导致叶片水分亏缺, 测定时间选在地方时<sup>2)</sup> 上午 7:00~10:00 和下午 14:00~18:00 之间. 测定过程中, 叶室温度随气温变化而设置, 叶室控温时不能高于或低于气温 5°C, 以利于光合测定时能较快地达到稳态.

用 Li-Cor 6400 的 LED 光源控光测定光响应曲线, 在 15~35°C 区间, 每增加 2.5°C 设定叶温, 分别测定 PPFD 梯度为 0, 20, 40, 60, 80, 100, 120, 150  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的光响应曲线, 每个叶温下分别设置 4~5 个重复, 共获取 9 个温度梯度下 43 条光响应曲线, 用光响应曲线直线部分的初始斜率计算不同温度下叶片的  $\alpha_A$ , 分析温度对  $\alpha_A$  的影响.

在高原自由大气下, 采用定温、定 CO<sub>2</sub> 浓度测定光响应曲线以确定其  $\alpha_A$  值. 在设定叶温为 25°C 情况

1) 文中的“低海拔地区”除特别说明外, 系指大气压接近标准大气压的低海拔地区

2) 拉萨的地方时比北京时间大致晚 2 h 左右

下, 通过调节(Scrub) Li-Cor 6400 的碱石灰(Soda lime)管控制进入叶室 CO<sub>2</sub> 的浓度, 测得在不同胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>i</sub>, (80~680)×10<sup>-6</sup>)下 0~150 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 区间的光响应曲线 26 条. 利用光响应曲线直线部分的斜率, 计算出 25℃下, 不同 C<sub>i</sub> 下旗叶的 α<sub>A</sub>. 分析 α<sub>A</sub> 与 C<sub>i</sub> 的关系, 并将其与 Farquhar 等<sup>[1]</sup>的结果进行比较.

## 2 结果

### 2.1 青藏高原与低地 α<sub>A</sub> 值的对比

青藏高原冬小麦扬花期旗叶的 α<sub>A</sub> 如图 1 所示, 不同温度下 α<sub>A</sub> 有一定的差异, 根据 4~5 条光响应曲线计算出 α<sub>A</sub> 平均值、标准差及其表观量子需要量(表 1). 在叶温 30℃时, 大气压为 654×10<sup>2</sup> Pa 的青藏高原冬小麦的 α<sub>A</sub> 为 0.0476±0.0038, 与相同温度下大气压为 1000×10<sup>2</sup> Pa 的低海拔区 C<sub>3</sub> 植物的 α<sub>A</sub> 值 0.0524<sup>[3]</sup> 相差并不显著. 尽管大气压相差约 30%以上, 但 α<sub>A</sub> 却相差不到 10%. 与以往在青藏高原上西宁的测定值 (0.023)<sup>[7]</sup> 和拉萨的测定值 (0.034)<sup>[8]</sup> 都高许多. 如果换算成为同化 1 分子 CO<sub>2</sub> 的光量子需要量, 本测定(21 个光子)与 Ehleringer 等<sup>[3]</sup>测得的低海拔地区 C<sub>3</sub> 植物

的平均值仅多 2 个, 远低于以往在青藏高原西宁(43 个)<sup>[7]</sup>和拉萨(29 个)<sup>[8]</sup>的测定值.

### 2.2 青藏高原冬小麦 α<sub>A</sub> 随温度的变化规律

总的来看, 青藏高原冬小麦 α<sub>A</sub> 随叶温升高而呈线性降低趋势(r<sup>2</sup> = 0.937, p < 0.001), α<sub>A</sub> 与叶温的拟合关系表明, 叶温每升高 1℃, 冬小麦旗叶表观光合效率下降 0.0007(图 2). 但在不同温度下表观光合量子产额的变化也有差异, 由图 2 可以看出, 在叶温较低时 α<sub>A</sub> 降低较慢, 随着温度升高, α<sub>A</sub> 降低更为迅速, 尤其在叶温高于 30℃时 α<sub>A</sub> 降低更甚.

### 2.3 青藏高原冬小麦 α<sub>A</sub> 随 C<sub>i</sub> 的变化规律

青藏高原冬小麦 α<sub>A</sub> 随 C<sub>i</sub> 的变化呈双曲线关系(图 3), 与光合作用的 CO<sub>2</sub> 响应曲线相似, 冬小麦 α<sub>A</sub> 随 C<sub>i</sub> 变化在 CO<sub>2</sub> 浓度低时(< 200 μmol·mol<sup>-1</sup>)上升较快, 随着 C<sub>i</sub> 升高, α<sub>A</sub> 走势平缓, 在 0.07 左右趋于稳定.

在低海拔地区标准大气压下, [O<sub>2</sub>]为 210×10<sup>2</sup> Pa, 而海拔 3688 m 的拉萨高原生态实验站的[O<sub>2</sub>]大约为 140×10<sup>2</sup> Pa, 是低海拔地区的 2/3 左右. 因为小麦是

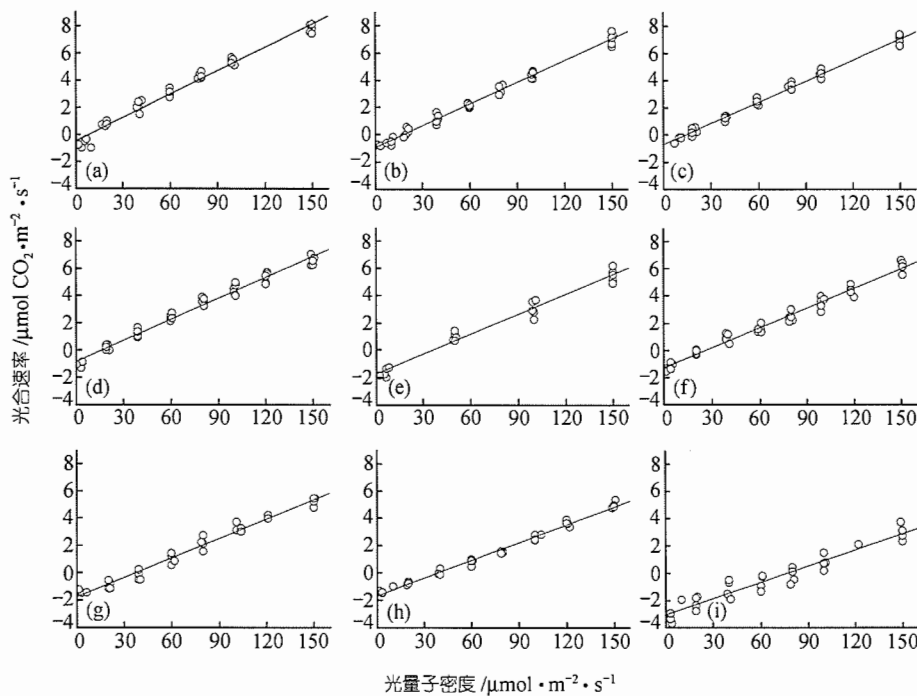


图 1 不同温度下冬小麦直线部分光响应曲线 (a)~(i)分别代表从 15~35℃每隔 2.5℃下的光响应曲线

表 1 不同温度下冬小麦的表观光合量子产额

叶温/°C	表观光合量子产额	标准偏差	表观量子需要量
15.0	0.0570	0.0022	18
17.5	0.0531	0.0024	19
20.0	0.0518	0.0026	19
22.5	0.0515	0.0023	19
25.0	0.0487	0.0025	21
27.5	0.0483	0.0060	21
30.0	0.0476	0.0032	21
32.5	0.0435	0.0038	23
35.0	0.0398	0.0033	25

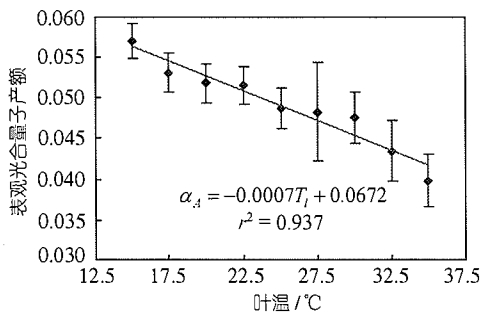
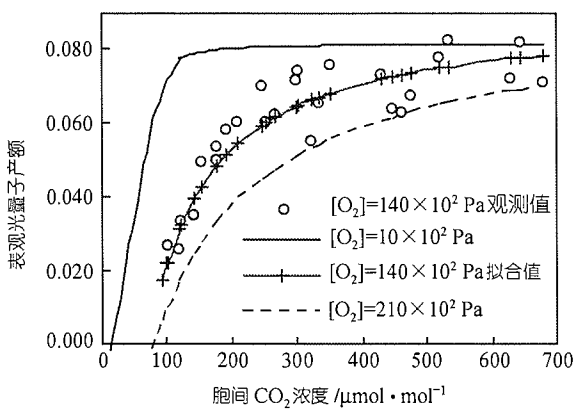


图 2 冬小麦表观光合量子产额与叶温的关系

图 3 25°C 时不同 [O<sub>2</sub>] 下表观量子产额与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的关系

[O<sub>2</sub>] = 10 和 210 × 10<sup>2</sup> Pa 的数据引自文献[1], 140 × 10<sup>2</sup> Pa 下观测值是在青藏高原的测定数据

C<sub>3</sub> 植物, 所以我们将本研究结果与 Farquhar 等<sup>[1]</sup> 所作的 C<sub>3</sub> 植物在 [O<sub>2</sub>] 为 10 × 10<sup>2</sup> Pa 和 210 × 10<sup>2</sup> Pa 下 α<sub>A</sub> 与 C<sub>i</sub> 的变化关系进行比较, 发现 [O<sub>2</sub>] 为 140 × 10<sup>2</sup> Pa 的青藏高原上 α<sub>A</sub> 响应 C<sub>i</sub> 的曲线位于 10 × 10<sup>2</sup> Pa 和 210 × 10<sup>2</sup> Pa 的 α<sub>A</sub> 响应曲线之间, 在相同 C<sub>i</sub> 下, 西藏

高原的 α<sub>A</sub> 值高于平低海拔地区, 而低于 [O<sub>2</sub>] 很低 (10 mbar) 的理想实验环境. 这说明 [O<sub>2</sub>] 是影响 α<sub>A</sub> 的重要因素, [O<sub>2</sub>] 越低, α<sub>A</sub> 对 C<sub>i</sub> 的响应越敏感.

### 3 讨论

#### 3.1 青藏高原冬小麦的 α<sub>A</sub> 值及 [O<sub>2</sub>] 的影响

本研究测得在 30°C 下, 高原冬小麦的 α<sub>A</sub> 为 0.0476 ± 0.0038, 与低海拔地区 C<sub>3</sub> 植物相比 α<sub>A</sub> 相差不多, 高原 C<sub>3</sub> 植物的 α<sub>A</sub> 并不象以往认为那样明显低于低海拔地区. 实际上, C<sub>3</sub> 植物在生长良好的环境下, 影响 α<sub>A</sub> 最主要的因素是 [CO<sub>2</sub>]/[O<sub>2</sub>] 比和叶温<sup>[5]</sup>. 研究表明, 在某一地区 [O<sub>2</sub>] 一定的情况下, CO<sub>2</sub> 浓度升高会增加 RuBP 羧化酶/氧化酶的比例, 羧化过程加速, 从而引起 α<sub>A</sub> 呈比例地增加; 当温度上升时, RuBP 氧化酶的比例增加, 呼吸增强, 从而引起 α<sub>A</sub> 降低<sup>[1,10,11]</sup>, 从 CO<sub>2</sub> 加富试验也得到证明<sup>[5]</sup>. 尽管青藏高原 [CO<sub>2</sub>] 低, 只有低海拔地区的 2/3, 但 [O<sub>2</sub>] 也同样低 2/3, 在高海拔的高原地区, [O<sub>2</sub>] 低会毫无疑问地降低 RuBP 氧化酶的作用, 减少光呼吸, 阻止 α<sub>A</sub> 随 [CO<sub>2</sub>] 呈比例的降低. 因此, [CO<sub>2</sub>]/[O<sub>2</sub>] 比是一定的, 在一定温度下, 表观初始光合量子产额不至于比低海拔地区低得太多. 因此, 以往在青藏高原测得的冬小麦的 α<sub>A</sub><sup>[7,8]</sup> 可能偏低.

过去有的研究认为青藏高原冬小麦的 α<sub>A</sub> 随高原 [CO<sub>2</sub>] 降低呈正比减少, 以为高原 [CO<sub>2</sub>] 是低海拔地区的 2/3, α<sub>A</sub> 也可能是低海拔地区的 2/3<sup>[8]</sup>. 这种解释首先忽略了高原 [O<sub>2</sub>] 也低的事实. 其次, 另外一个的原因可能是仪器误差和数据处理导致的系统误差产生的. 以往在高原测定光合作用的仪器, 包括当时使用的 CID-301 光合仪在内, 无法控光和控制叶室温度, 不能在仪器中设置弱光环境 (0 ~ 150 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>) 自动测定该区的净光合速率, 这些仪器的透明叶室在青藏高原白天测定时, 入射 PFD 都很高, 即使在早晚测定也难以保证 α<sub>A</sub> 测定所需的低光照环境. 由于测定的弱光下光合速率的数据很少, 在使用直角双曲线方程拟合时会不可避免地降低光响应曲线直线部分的斜率, 从而低估 α<sub>A</sub> 值<sup>[12]</sup>. 再者, 使用全天候的日变化观测资料用直角双曲线来拟合 α<sub>A</sub> 时, 由于无法控温, 叶室温度在整天是变化的, 模拟的 α<sub>A</sub> 值

难以确定是何种温度下的, 难以进行  $\alpha_A$  值与温度的关系分析和与国际同类研究进行比较. 直角双曲线方程是一个模拟光响应曲线的经验公式, 它假设双曲线的峭度为 1, 实际上许多光响应曲线宜采用非直角双曲线拟合, 不同环境下, 曲线的峭度是变化的. 因此, 采用直角双曲线或非直角双曲线拟合  $\alpha_A$  值难以比较, 也会带来较大的误差. 只有根据  $\alpha_A$  的定义<sup>[1]</sup>, 采用 0~150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  弱光环境下光响应曲线的直线部分初始斜率来计算  $\alpha_A$  才是更为可靠的<sup>[12]</sup>.

### 3.2 西藏高原冬小麦 $\alpha_A$ 值与温度的关系

已经有多个报道, 在 15~35℃ 之间 C<sub>3</sub> 植物  $\alpha_A$  随温度的变化几乎呈线性降低, 如 *Encelia californica* 从 0.068 降低到 0.044, 降低了 0.024<sup>[13]</sup>; 小麦从 0.061 降低到 0.048, 降低了 0.013<sup>[13]</sup>; 燕麦(*Avena sativa*)从 0.074 降低到 0.044, 降低了 0.030<sup>[14]</sup>; *Lolium perenne* 从 0.060 降低到 0.043, 降低了 0.017<sup>[15]</sup>, 欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)从 0.072 降低到 0.058, 降低了 0.014<sup>[16]</sup>. 上述植物在 15~35℃ 之间, 温度每升高 1℃,  $\alpha_A$  平均降低了 0.0009. 本研究测得在西藏高原冬小麦从 0.057 降低到 0.040, 温度每升高 1℃,  $\alpha_A$  平均降低 0.0007, 随温度降低的梯度与低海拔地区相似, 但随气温升高降低的速率比低海拔地区稍缓. 这表明, 在相同温度下与低海拔的 C<sub>3</sub> 植物相比, 西藏高原冬小麦叶片的  $\alpha_A$  要低一些, 但随温度下降要稍缓一些.

但也有报道, 大豆(*Glycine max*)直到温度上升 25℃ 也没有发现  $\alpha_A$  降低的趋势<sup>[17]</sup>, 不过在 15℃ 以下有一些不能耐寒的物种可能受到低温胁迫而导致细胞膜伤害, 从而导致  $\alpha_A$  降低<sup>[16]</sup>. 随温度升高, C<sub>3</sub> 植物  $\alpha_A$  降低的主要原因是电子传递产生的 NADPH 和 ATP 更多地用于光呼吸, 从而使  $\alpha_A$  降低更迅速<sup>[1,3]</sup>. 本研究中也发现与此相似的规律, 不过在 >30℃ 的高温区下降更为迅速.

### 3.3 西藏高原冬小麦 $\alpha_A$ 值与 $C_i$ 的关系

Peisker 等<sup>[18]</sup>曾指出, 在一定温度条件下, C<sub>3</sub> 植物的  $\alpha_A$  由最大光量子利用效率  $\alpha_0$  ( $[\text{O}_2]$  趋于 0 时)、 $[\text{CO}_2]$  和  $[\text{O}_2]$  决定. 当  $[\text{O}_2]$  一定时, 随着  $[\text{CO}_2]$  增加  $\alpha_A$  增大, 光呼吸受到抑制. Farquhar 等研究表明<sup>[1]</sup>, 在  $[\text{O}_2]$  接近  $10 \times 10^2 \text{ Pa}$  的条件下, 当  $C_i$  为  $(0 \sim 50) \times 10^{-6}$  时,  $\alpha_0$  随

CO<sub>2</sub> 浓度的升高呈直线迅速上升,  $C_i$  为 50~200 时,  $\alpha_0$  随 CO<sub>2</sub> 增加缓慢上升,  $C_i$  浓度 >30 Pa 时,  $\alpha_0$  趋于恒定值 0.077 左右. 比较 25℃ 下低海拔地区 ( $210 \times 10^2 \text{ Pa}$ )、西藏高原 ( $140 \times 10^2 \text{ Pa}$ ) 和低海拔实验室基本无 O<sub>2</sub> ( $10 \times 10^2 \text{ Pa}$ ) 等不同  $[\text{O}_2]$  条件下,  $\alpha_A$  随  $C_i$  的变化曲线(图 3)可以看出, 在一定的  $C_i$  下, 随着  $[\text{O}_2]$  的升高,  $\alpha_A$  降低. 这充分说明了  $[\text{CO}_2]/[\text{O}_2]$  比是  $\alpha_A$  的重要影响因素, 也说明了高原低  $[\text{O}_2]$  下, 西藏高原稀薄大气下冬小麦对 CO<sub>2</sub> 浓度升高要比低海拔地区 C<sub>3</sub> 植物反应更加敏感. 西藏高原 C<sub>3</sub> 植物  $\alpha_A$  比低海拔地区对 CO<sub>2</sub> 浓度增加更加敏感主要原因是高原  $[\text{O}_2]$  低, CO<sub>2</sub> 浓度增加有利于 RuBP 羧化酶的活动, 增加了 RuBP 羧化酶/氧化酶的比例, 降低了 O<sub>2</sub> 抑制, 从而提高了  $\alpha_A$  值. 另外, Cannell 和 Thornley<sup>[19]</sup>通过光合作用的生物化学模型模拟表明, 在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的情况下,  $\alpha_A$  随着温度上升而下降的比例要低缓一些. 如果真是如此, 这可能导致稀薄大气下的西藏高原地区在未来气候变化 CO<sub>2</sub> 升高和温度升高情景下可能会提高单叶水平光合效率. 但群体光合和产量形成受因素影响较多, 受影响的程度如何尚需研究.

## 4 结论

西藏高原 C<sub>3</sub> 作物冬小麦  $\alpha_A$  受到了高原低大气压的影响, 总体来说, 在相同温度下要比低海拔地区低, 在 30℃ 下  $\alpha_A$  为  $0.0476 \pm 0.0038$ , 与低海拔地区 C<sub>3</sub> 植物相差不大.  $\alpha_A$  是温度、 $[\text{CO}_2]/[\text{O}_2]$  共同影响的结果, 尽管高原  $[\text{CO}_2]$  和  $[\text{O}_2]$  都比低海拔地区低, 但它们的分压比是一定的. 因此, 在温度一定的情况下,  $\alpha_A$  不会显著低于低海拔地区. 以往测定的高原小麦  $\alpha_A$  可能由于仪器的限制和数据处理方法的差异而导致数值偏低. 西藏高原冬小麦  $\alpha_A$  随温度升高呈直线降低, 温度每升高 1℃, 量子产额降低 0.0007, 随温度降低的梯度与低海拔地区相似. 在一定  $[\text{O}_2]$  下,  $\alpha_A$  随  $C_i$  的增加而升高, 呈双曲线关系. 与低海拔地区相比, 西藏高原冬小麦  $\alpha_A$  对 CO<sub>2</sub> 升高的反应更为敏感.

## 参 考 文 献

- 1 Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 1980, 149: 78~90

- 2 许大全. 光合作用效率. 植物生理学通讯, 1988, (5): 1~7
- 3 Ehleringer J, Björkman O. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants: dependence on temperature, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentration. *Plant Physiology*, 1977, 59: 86~90
- 4 Yu Q, Liu Y, Liu J. Simulation of leaf photosynthesis of winter wheat on Tibetan Plateau and in North China Plain. *Ecological Modelling*, 2002, 155: 205~216
- 5 Wang K Y. Apparent quantum yield in Scots pine after four years of exposure to elevated temperature and CO<sub>2</sub>. *Photosynthetica*, 1996, 32(3): 339~353
- 6 张宪洲, 张谊光, 石培礼, 等. 青藏高原生态系统的研究进展与展望——纪念拉萨生态试验站建站十周年. *资源科学*, 2003, 25(5): 89~95
- 7 张树源, 陆国泉, 武海, 等. 青海高原主要 C<sub>3</sub> 植物的光合作用. *植物学报*, 1992, 34(3): 176~184
- 8 刘允芬, 张宪洲, 周允华, 等. 青藏高原田间冬小麦的表观光合量子效率. *生态学报*, 2000, 20(1): 35~38
- 9 石培礼, 张宪洲, 钟志明, 等. 拉萨河下游河谷区三叶草引种品比试验研究. *资源科学*, 2003, 25(5): 108~112
- 10 Long S P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations: has its importance been underestimated? *Plant, Cell and Environment*, 1991, 14: 729~739
- 11 Brooks A, Farquhar G D. Some relationships between biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta*, 1985, 165: 397~406
- 12 Singaas E L, Ort D R, DeLucia E H. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia*, 2001, 128: 15~23
- 13 Ku S B, Edwards G E. Oxygen inhibition of photosynthesis. *Planta*, 1978, 140: 1~6
- 14 Ehleringer J, Pearcy R W. Variation in quantum yield for CO<sub>2</sub> uptake among C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant Physiology*, 1983, 73: 555~559
- 15 Osborne B A, Garrett M K. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in some diploid and tetraploid plant species. *Plant, Cell and Environment*, 1983, 6: 135~144
- 16 Leverenz J W, Oquist G. Chlorophyll content and the light response curve of shade-adapted conifer needles. *Physiologia Plantarum*. 1987, 71: 20~29
- 17 Harley P C, Weber J A, Gates D M. Interactive effects of light, leaf temperature, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> on photosynthesis in soybean. *Planta*, 1985, 165: 249~263
- 18 Peisker M, Apel P. Influence of oxygen on photosynthesis and photorespiration in leaves of *Triticum aestivum* L. 4. Oxygen dependence of apparent quantum yield of CO<sub>2</sub> uptake. *Photosynthetica*, 1981, 15: 435~441
- 19 Cannell M G R, Thornley J H M. Temperature and CO<sub>2</sub> responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. *Annals of Botany*, 1998, 82: 883~892