

## 植物对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的光合适应机理研究进展

谢辉<sup>1</sup>, 范桂枝<sup>2</sup>, 荆彦辉<sup>1</sup>, 东丽<sup>1</sup>, 邓华凤<sup>1</sup>

(1. 天津市水稻技术工程中心, 天津 300457; 2. 东北林业大学生命科学院, 哈尔滨 150040)

**摘要:**近年来围绕大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高下植物光合适应现象的研究不断深入, 植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高适应的可能原因主要表现在以下几个方面: CO<sub>2</sub> 浓度升高下所增强的光合作用导致碳水化合物的过量积累以及光合电子传递链中质体醌与过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)的氧化还原信号对光合作用发生反馈抑制; 核酮糖 1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)的含量及其活性的下降; 气孔状态的变化。此外, 植物体内 C/N 平衡、生长调节物质和己糖激酶对光合基因表达水平的调控等多个方面也会对光合适应产生影响。

**关键词:**大气 CO<sub>2</sub> 浓度; 光合适应; 反馈抑制; 核酮糖 1,5-二磷酸羧化/加氧酶; 气孔

**中图分类号:** Q945.1      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1008-0864(2006)03-0029-06

## Progress of Research on Photosynthetic Acclimation of Plant to Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub>

XIE Hui<sup>1</sup>, FAN Gui-zhi<sup>2</sup>, JING Yan-hui<sup>1</sup>, DONG Li<sup>1</sup>, DENG Hua-feng<sup>1</sup>

(1. Tianjin Rice Research Center, Tianjin 300457, China; 2. College of Life Sciences, Northeast Forest University, Haerbin, 150040, China)

**Abstract:** With the rapid increasing in atmospheric CO<sub>2</sub> concentration, people have a deep study in photosynthetic response to high CO<sub>2</sub> concentrations, the reasons in photosynthetic acclimation to high CO<sub>2</sub> concentrations might include that: the feedback restrain to photosynthesis caused by deposit of carbohydrate and redox signals arising from the plastoquinone pool and from the accumulation of hydrogen peroxide; decrease of rubisco content and activity was induced by levels of rubisco subunit mRNA; changes in stomata states. In addition, the levels of photosynthesis gene expression induced by C/N balance, plant growth regulators and hexoses might also result in photosynthetic acclimation.

**Key words:** atmospheric CO<sub>2</sub>; photosynthetic acclimation; feedback restrain; rubisco; stomata

据报道, 20 世纪末大气中 CO<sub>2</sub> 浓度已从工业革命前(1800 年)的 280 μmol/mol 上升到 370 μmol/mol 左右, 如果不采取 CO<sub>2</sub> 排放的限制和措施, 预计到 21 世纪中、后期将增加到 550 μmol/mol 左右, 约为工业革命前的 2 倍<sup>[1]</sup>。

CO<sub>2</sub> 是绿色植物光合作用的重要原料, 其浓度的改变必将对植物光合效率产生影响。从理论上讲, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度的升高会增进光合过程中 CO<sub>2</sub> 的固定、运转以及碳水化合物的合成, 同时会减弱氧

气与光合关键酶结合的竞争力, 从而抑制光呼吸。CO<sub>2</sub> 浓度的升高对光合产物的合成、代谢乃至植物体的生长发育都将产生一定的促进作用。大量研究表明, 经受短时间(数分钟至数小时)高浓度 CO<sub>2</sub> 刺激的植物(主要为 C<sub>3</sub> 植物), 其叶绿体内的 CO<sub>2</sub> 分压增加, CO<sub>2</sub> 与 Rubisco 酶结合位点的竞争力提高, 进而使 Rubisco 的羧化速率得到提高。再者, 高浓度 CO<sub>2</sub> 可以通过抑制光呼吸而提高净光合速率, 光合能力的提高将导致与它相关的一系列代

收稿日期: 2006-02-21; 修回日期: 2006-04-24。

作者简介: 谢辉(1980—), 男, 硕士; 研究方向: 主要从事植物生理遗传与水稻新品种选育等方面的工作。

E-mail: xiehui\_2005@126.com

通讯作者: 邓华凤, 男, 研究员, 主任; 研究方向: 主要从事水稻新品种选育研究工作。E-mail: denghuafeng@sohu.com

基金项目: 国家自然科学基金项目(30270800 和 40230113)资助。

谢活动随之增强<sup>[2]</sup>。Cure 和 Acock<sup>[3]</sup>曾对小麦、大豆和玉米等作物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度的响应研究报道做过汇总分析,发现短时间 CO<sub>2</sub> 浓度增加可使作物的光合速率平均提高 52% 左右。然而经受长时间(数天至数周或数月)高浓度 CO<sub>2</sub> 处理的植物则表现出较大的变异性。通常,在长期高浓度 CO<sub>2</sub> 下,多种植物在原先短时间高浓度 CO<sub>2</sub> 下初始出现的光合速率增强会逐渐减弱或渐渐消失,有的甚至出现光合作用下调(即光合速率受抑制)现象。这些实验包括对水稻、小麦、棉花及多年生黑麦草等的研究<sup>[4-6]</sup>。这些长期生长在高浓度 CO<sub>2</sub> 下的植物,其生化、生理或形态上发生了变化,从而抵消了高浓度 CO<sub>2</sub> 对光合的最初促进作用。许大全<sup>[7]</sup>将这种长期生长在高浓度 CO<sub>2</sub> 下出现的光合能力下降现象称为对 CO<sub>2</sub> 的光合适应(photosynthesis acclimation)。光合适应现象对植物有着重要的影响,尤其对农作物的产量影响很大,本文追踪前人研究报道,结合最新中国水稻、小麦 FACE (free air carbon dioxide enrichment) 研究中的部分结果,系统地探讨植物对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的光合适应机理。

## 1 反馈抑制

包括国内外众多学者都已报道过大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高使得植物体内碳水化合物含量增加,且叶部含量明显高于植物其他器官<sup>[8-9]</sup>; Delucia 等<sup>[10]</sup>提出,高浓度 CO<sub>2</sub> 下植物体内碳水化合物的大量积累会构成对光合作用的反馈抑制,使光合速率降低。有一些事实支持这一结论,例如,高浓度 CO<sub>2</sub> 下生长的棉花被转回普通空气下 4~5 d 后,净光合速率从光合适应发生后的较低速率恢复到普通空气中生长的对照的水平<sup>[11]</sup>。高 CO<sub>2</sub> 下生长的菜豆净光合速率明显地低于普通空气下生长的对照,但在弱光(约 100 μmol photons/m<sup>2</sup>·s)下放置 6 d 后光合速率便恢复到对照水平<sup>[12]</sup>。Rogers 等(2004)<sup>[13]</sup>在 FACE 下对毒麦草和大豆等的研究均得到了相似的结果,即植物叶片内的碳水化合物含量提高了而光合速率却降低了。

碳水化合物的积累是如何抑制光合作用的?许大全<sup>[7]</sup>、Paul 和 Foyer<sup>[14]</sup>在检测光合作用的库活性时提出,高浓度 CO<sub>2</sub> 下,植物叶片内的可溶性糖含量增加,导致细胞质中蔗糖的积累,进而使其

代谢密切相关的蔗糖合酶和蔗糖磷酸合成酶的活性由最初的升高转为下降趋势,但仍比对照条件下的高。在这种情况下,磷酸蔗糖将积累在细胞质中,并伴随有细胞质中无机磷(Pi)浓度的降低和磷酸丙糖(TP)浓度的提高。细胞质中高浓度的 TP 将抑制其从叶绿体的输出,由于 Pi 和 TP 是严格按照 1:1 的比例通过磷酸转运器作反向运输的,叶绿体外部低浓度的 Pi 会抑制 TP 的外运,而 TP 是光合作用的最初产物,它从叶绿体的外运被抑制,一方面会造成光合作用的减弱,另一方面会引起叶绿体内 PGA/Pi 的比率提高,从而有利于淀粉的合成。而过多淀粉的积累将通过类囊体膜的变形、阻碍光通过和 CO<sub>2</sub> 扩散直接影响 CO<sub>2</sub> 的同化速率。

Paul 和 Foyer<sup>[14]</sup>提出,无机磷浓度的降低和淀粉的过多积累构成对光合作用的反馈抑制,与此同时,氧化还原信号也会构成反馈抑制,表现在光合链中为电子传递体质体醌的氧化还原信号和过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)积累产生的氧化还原信号对光合反应过程中一系列基因表达的抑制。具体讲,当质体醌处于氧化态时光系统 II(PSII)中调控反应中心蛋白的基因转录水平提高而光系统 I(PSI)中调控反应中心蛋白的基因转录水平降低;当质体醌处于还原态时双光系统中调控反应中心蛋白的基因转录水平正好相反,这样质体醌通过其氧化或还原状态调控了叶绿体基因的转录水平。另外一个氧化还原信号 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,已被大量研究证明是调控基因转录水平的一个氧化还原信号,而关于 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>是否作为一种氧化还原信号来调控光合作用,目前尚未见到直接报道,从彭长连等<sup>[15]</sup>对高浓度 CO<sub>2</sub> 下水稻和菠菜中超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶等抗氧化保护酶活性的变化的分析报道,可以推测 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物体内 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 产生了影响,但是 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 是否作为一种信号分子来调控高浓度 CO<sub>2</sub> 下光合下调还有待进一步的研究。

## 2 Rubisco 损失

Rubisco 是植物叶片内含量最多的蛋白质,大量的氮素被它固定,约为绿叶总可溶性蛋白的 50%。Rubisco 作为光合碳同化的关键酶,其活性高低直接影响光合速率,因此 Rubisco 活性降低常作为引起光合下降的非气孔因素之一<sup>[16]</sup>。翁小燕

等(2001)<sup>[17]</sup>指出,光合速率明显受胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和气孔导度的影响。Rubisco 活化酶通过 Rubisco 初始活力对光合速率进行调节,随着胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的提高,光合速率随 Rubisco 活化酶活力提高而上升的幅度也增大,因此只有同时具备高胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和高 Rubisco 活化酶活力才能达到很高的光合速率。现有的大气 CO<sub>2</sub> 浓度不能使 Rubisco 的羧化活性得到充分发挥,而短时间的 CO<sub>2</sub> 浓度加倍则可使胞间 CO<sub>2</sub> 浓度增加<sup>[5]</sup>,使其羧化活性提高 30% 左右<sup>[18]</sup>。但长期处于高 CO<sub>2</sub> 浓度下,大部分高等植物的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度差异不明显<sup>[5]</sup>, Rubisco 含量和总活性会比 CO<sub>2</sub> 浓度初始增加时降低<sup>[15]</sup>。

从营养角度分析,这是因为高浓度 CO<sub>2</sub> 下,植物体内碳素积累,氮素会被优先分配到光合代谢的其他中间产物中去,例如被优先分配到与电子传递有关的细胞色素类物质,或与淀粉和蔗糖代谢相关的酶中,而同时 N 也相对较少的分配到 Rubisco 中,进而影响了 Rubisco 的合成,使 Rubisco 酶蛋白的含量下降,影响了光合作用。Nakano 等<sup>[19]</sup>对水稻的研究发现,在相同氮素处理下,高浓度 CO<sub>2</sub> 使 Rubisco 的含量无论相对于细胞色素 *f* (Cyt *f*) 的含量还是相对于蔗糖磷酸合成酶的活性都较低,并且他们认为这不是 CO<sub>2</sub> 浓度处理的直接结果,而是高浓度 CO<sub>2</sub> 使叶片内含氮量降低的结果。

另外, Bowes<sup>[20]</sup>提出,光合适应是 Rubisco 酶蛋白含量、活化水平和比活性降低的结果,关于在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,对于 Rubisco 的蛋白表达研究存在 2 种截然不同的观点。Webber 等<sup>[21]</sup>指出,在高 CO<sub>2</sub> 浓度下烟草叶片内的 Rubisco 蛋白表达是受 Rubisco 的大小亚基基因(分别为 *rbcL* 和 *rbcS*) 共同调控的;然而 Cheng 等<sup>[22]</sup>的研究表明, Rubisco 蛋白表达与其大小亚基基因之间没有关联。学者们的研究出现截然不同的观点,可能与其研究对象的发育阶段和生长环境有关。Moore 等<sup>[23]</sup>发现长期生长在高浓度 CO<sub>2</sub> (1 000 μmol/mol) 下的不同种类植物的 Rubisco 蛋白含量变化和 mRNA 水平存在差异,他对 16 种植物的详细研究支持 Webber 等<sup>[21]</sup>的观点,即在高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下 Rubisco 蛋白含量的降低可能取决于小亚基蛋白水平的调控。而 Cheng 等<sup>[22]</sup>的研究结果并未在相同条件下、多种植物中得到验证。

植物体内 Rubisco 只有经过活化后才具有催

化能力,这一活化过程是 Rubisco 的氨甲酰化,即 Rubisco 活性区的 Lys 残基与二价金属离子键结合,这过程受很多因子调节,如 RuBP、CA1P 和某些 RuBP 羧化反应的副产物,但是这种调节作用机制还不清楚<sup>[24]</sup>。在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,光合适应是 Rubisco 酶蛋白含量、活化水平和比活性降低的结果,还是 Rubisco 催化过程中其他调节因子的作用,还需要进一步验证。而 Rubisco 的蛋白表达调控也涉及到包括转录、转录后、翻译和翻译后等在内的许多过程。所以高浓度 CO<sub>2</sub> 是如何影响 Rubisco 活化机制、蛋白表达、大小亚基组装、活化酶相互作用,随植物种类的不同有何变化,这些问题都将等待着蛋白质组学和基因组学的深入研究共同解决,将对我们探讨高浓度 CO<sub>2</sub> 下植物的光合适应问题具有重要作用。

### 3 气孔响应

由于气孔是 CO<sub>2</sub> 进入植物体的主要通道,其数量和功能等对大气 CO<sub>2</sub> 浓度变化非常敏感。大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高,导致细胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 (*C<sub>i</sub>*) 增加,为保持胞间 CO<sub>2</sub> 分压始终低于大气 CO<sub>2</sub> 分压(约 20% ~ 30% 左右),植物通常通过调节气孔开闭程度或减少气孔数量来降低 *C<sub>i</sub>*<sup>[25]</sup>。Kimball 等<sup>[9]</sup>对 FACE 下 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物的研究进行总结得出,CO<sub>2</sub> 浓度升高使 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物的气孔导度下降了 20% ~ 30.4%。Ainsworth 等<sup>[6]</sup>报道持续 10 年生长在 FACE 条件下的毒麦草的气孔导度平均下降了 30%。同样,FACE 下大豆的气孔导度也下降了 21.9%。气孔导度的降低与光合适应是否相关?为了考察气孔导度降低是否为光合下调的原因之一,研究者们一般采用 *C<sub>i</sub>*/*C<sub>a</sub>* 来进行比较。Gesch 等<sup>[26]</sup>对水稻的研究得出,在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,即使水稻叶片的气孔导度降低了 35% ~ 40%,但高 CO<sub>2</sub> 浓度下的 *C<sub>i</sub>*/*C<sub>a</sub>* 的比值与正常大气下的比值几乎相同;同样将培养在高 CO<sub>2</sub> 浓度下的水稻苗转置于正常大气条件下,其 *C<sub>i</sub>*/*C<sub>a</sub>* 的比值也表现出几乎相同的结果(仅差 1%)。Drake 等<sup>[27]</sup>对 28 种植物的 41 次试验结果分析以及 Kimball 等<sup>[9]</sup>对众多文献的综合分析研究也得出同样的结果,即在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,20 多种植物都表现为气孔导度的降低,而其 *C<sub>i</sub>*/*C<sub>a</sub>* 比值基本上没有变化。同样,国内学者许大全<sup>[7]</sup>对大豆的研究和廖轶等<sup>[4-5]</sup>在 FACE 对水稻

和小麦的研究都得出相似的结果,并推论在高 CO<sub>2</sub> 浓度下出现的光合适应现象并非由气孔导度的降低引起。但是这个结论并不意味着气孔对高 CO<sub>2</sub> 浓度的适应与光合适应无关。Woodward<sup>[28]</sup> 在 1987 年首次证实了植物的气孔密度与大气 CO<sub>2</sub> 浓度的负相关关系,气孔密度的下降限制了 CO<sub>2</sub> 进入,从而利于光合作用对高 CO<sub>2</sub> 浓度的适应,同时气孔密度的下降减少了水分的蒸腾损失,提高了水分利用率,增强了植物的抗干旱能力。另外, Gunderson 等<sup>[29]</sup> 在 FACE 下 3 年对胶皮糖香树 (*Liquidambar styraciflua* L.) 的研究认为植物的光合适应可能与气孔开度在 CO<sub>2</sub> 浓度升高下降有关;而 Talbott 等<sup>[30]</sup> 对蚕豆的研究认为植物的光合适应可能与气孔周边空气的相对湿度有关。陈德新<sup>[31]</sup> 指出,环境中 CO<sub>2</sub> 含量升高使胞间 CO<sub>2</sub> 含量增大,而气孔对胞间 CO<sub>2</sub> 浓度变化非常敏感,为保持胞间 CO<sub>2</sub> 分压始终高于大气 CO<sub>2</sub> 分压,植物通过增大气孔阻力来调节。气孔阻力增大的原因可能是:胞间 CO<sub>2</sub> 浓度增大,光合作用增强,合成的碳水化合物增多,碳水化合物在液泡中的浓度增加,细胞渗透势增大,保卫细胞吸水,导致部分气孔关闭。

上述研究从不同的角度分析了高 CO<sub>2</sub> 浓度下气孔与光合适应的关系,但各个研究都较集中于某个单一方面,而对气孔的密度、大小、开度以及气孔导度等全面地研究气孔状态与光合适应的关系尚未见报道。

## 4 光合基因的调控

### 4.1 C/N

Paul 和 Foyer<sup>[14]</sup> 提出用碳氮比理论解释植物在高 CO<sub>2</sub> 浓度下表现出的光合适应。在生长库中蔗糖的利用依赖于氨基酸的提供,而氨基酸合成所需的 ATP、还原力和碳骨架是由光合作用、糖酵解和呼吸作用提供的。它们之间的相互协调可以防止氮同化、碳水化合物的生成以及 CO<sub>2</sub> 同化过程中为竞争能量和碳骨架的浪费。C/N 比的改变可能使调控 Rubisco 和光合基因表达的  $\alpha$ -酮戊二酸、乙酰辅酶 A 或 AMP:ATP 的比值发生改变<sup>[32]</sup>。Ferrario 和 Susuki<sup>[33]</sup> 提出,在植物中谷氨酰胺和  $\alpha$ -酮戊二酸是调控 C/N 平衡的关键代谢信号。

### 4.2 生长调节物质

Sweet 和 Wareing<sup>[34]</sup> 的实验证实,植物生长调

节物质尤其是细胞分裂素涉及光合速率和源库平衡的调控。细胞分裂素从根到茎的运输动力刺激了光合基因包括 Rubisco、碳酸酐酶、叶绿体 a/b 结合蛋白的表达。Li 等<sup>[35]</sup> 对高 CO<sub>2</sub> 浓度对兰花的研究表明,在高 CO<sub>2</sub> 浓度下兰花的生长素、赤霉素和玉米素均出现不同程度的提高,而 Rubisco 酶的活性却呈现出下调现象。这个试验进一步验证了 Sweet 和 Wareing<sup>[34]</sup> 的观点。关于高 CO<sub>2</sub> 浓度下植物内含激素的变化情况报道很少,我们都知道脱落酸可以明显的诱导气孔关闭,而气孔导度的下降势必会影响植物的光合作用,植物脱落酸含量在高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下如何变化,与光合适应现象存在哪些关系,都有待我们深入探讨。

### 4.3 糖信号

大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高这一环境变化打破了植物自身固有的代谢平衡,造成了植物对高 CO<sub>2</sub> 浓度的光合适应,而对糖信号的研究为解释这一现象提供了理论依据<sup>[36]</sup>。Jang 和 Sheen<sup>[37]</sup> 提出,碳水化合物抑制了包括 rbcS 在内的许多光合基因的表达,并且涉及到通过己糖激酶的己糖代谢。该抑制反应对己糖激酶的抑制剂甘露庚酮糖非常敏感。另外,拟南芥中己糖激酶的过量与低量表达会严重地改变幼苗对糖的敏感性和 rbcS mRNA 的表达水平。短期生长在高浓度 CO<sub>2</sub> 下的拟南芥和长期生长在高浓度 CO<sub>2</sub> 下的西红柿都表现出与叶片内糖含量增加有关的某些光合基因 mRNA 水平的降低。从这些结果推论,在高浓度 CO<sub>2</sub> 下,由糖信号转导的某些基因表达水平的改变可能是由己糖激酶传感系统 (hexokinase sensory system) 引起的<sup>[38]</sup>。在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,植物适应机制表现之一是己糖激酶传感系统影响了光合基因的转录,而叶片内的己糖可能是作为蔗糖循环信号和淀粉水解信号的潜在信号源。Sharkey 等<sup>[39]</sup> 的研究也支持这个观点,在高浓度 CO<sub>2</sub> 下,蔗糖循环频率的增加被认为是由叶酸转移酶而引起的;而对于库限制型的植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的适应则被认为是由于叶片内蔗糖外运速度的降低和随后细胞内蔗糖水平和蔗糖循环的提高所引起。

## 5 结束语

综上所述,植物对高 CO<sub>2</sub> 浓度的光合适应机理比较复杂,由于植物生长发育是由众多过程和因子

交织在一起共同调控的,仅从某一方面来解释植物在高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下的光合适应机制都比较片面。对长期生长在高 CO<sub>2</sub> 浓度下的植物而言,极易发生光合适应现象。在光合作用过程中,Rubisco 酶活性的提高为光合速率的提高提供了保障,但长期处于高 CO<sub>2</sub> 下,植物自身为了调节各个代谢间的平衡而使 Rubisco 酶活性下调;糖信号转导与 C/N 平衡以及植物生长调节物质在植株整体水平上通过调控光合基因的表达来适应高 CO<sub>2</sub> 浓度;在生化水平上也可能存在调节,如碳水化合物积累可能影响了光合基因的表达。所以今后在利用 FACE 平台、继续深入研究大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物的可能影响应侧重的方面有:①高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下植物体内的碳氮代谢及两者之间的相互关系;②光合关键酶 Rubisco 的功能基因组学及其调节物质的探讨;③糖作为一种信号分子如何调控光合基因表达的;④激素对光合作用以及植株整个生育进程的调控;⑤应对 CO<sub>2</sub> 浓度升高下出现光合适应现象、挖掘增产潜力的可能措施,从而为未来 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下提高作物产量提供理论和实践依据。

### 参 考 文 献

- [1] Kobayashi K. The Experimental Study of FACE[J]. *Japanese Journal Crop Science*, 2001, 70(1): 1 ~ 16
- [2] 林伟宏, 1998. 植物光合作用对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应[J]. *生态学报*, 18(5): 530 ~ 535
- [3] Cure J D, Acock B. Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey[J]. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1986, 38: 127 ~ 145
- [4] 廖轶, 陈根云, 张道允, 等. 冬小麦光合作用对开放式空气 CO<sub>2</sub> 浓度增高(FACE)的非气孔适应[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2003, 29(6): 494 ~ 500
- [5] 廖轶, 陈根云, 张海波, 等. 水稻叶片光合作用对开放式空气 CO<sub>2</sub> 浓度[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1205 ~ 1209
- [6] Ainsworth E A, Davey P A, Hymus G J, Osborne C P, Rogers A, Blum H, Nosberger J, Long S P, 2003. Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Loium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE)[J]. *Plant Cell Environ*, 26: 705 ~ 714
- [7] 许大全. 光合作用及有关过程对长期高 CO<sub>2</sub> 浓度的响应[J]. *植物生理学通讯*, 1994, 30(2): 81 ~ 87
- [8] 郑风英, 彭少麟. 植物生理生态指标对大气 CO<sub>2</sub> 浓度倍增响应的整合分析[J]. *植物学报*, 2001, 43(11): 1101 ~ 1109.
- [9] Kimball B A, Kobayashi K, Bindi M. Responses of agricultural crops to free-air CO<sub>2</sub> enrichment[J]. *Advance in Agronomy*, 2002a, 77: 293 ~ 368
- [10] Delucia E, Sasek T W, Strain B R. Photosynthetic inhibition after long term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide[J]. *Photosynth Res*, 1985, 7: 175 ~ 184
- [11] Sasek T W, Dejuca EH, Strain BR, Reversibility of photosynthetic inhibition in cotton after long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentrations[J]. *Plant Physiol*, 1985, 78: 619
- [12] Ehret DL, Jolliffe PA. Photosynthetic carbon dioxide exchange of bean plants grown at elevated carbon dioxide concentrations[J]. *Can J Bol*, 1985, 63: 2026
- [13] Rogers A, Allen D J, Davey P A, Morgan P B, Ainsworth E A, Bernacchi C J, Cornic G, Dermody O, Dohleman F G, Heaton E A, Mahoney J, Zhu X G, Delucia E H, Ort D R, Long S P. Leaf photosynthesis and carbohydrate dynamics of soybeans grown throughout their life-cycle under free-air carbon dioxide enrichment[J]. *Plant cell Environ*, 2004, 27: 449 ~ 458
- [14] Paul M J, Foyer C H, 2001. Sink regulation of photosynthesis[J]. *J Exp Bot*, 52(360): 1383 ~ 1400
- [15] 彭长连, 林植芳, 林桂珠. 加富 CO<sub>2</sub> 条件下水稻叶片抗氧化能力的变化[J]. *作物学报*, 1999, 25(1): 39 ~ 43
- [16] 薛蕊, 汪沛洪. 水分胁迫对冬小麦 CO<sub>2</sub> 同化作用的影响[J]. *植物生理学报*, 1992, 18(1): 1 ~ 7
- [17] 翁小燕, 陆庆, 蒋德安. 水稻 Rubisco 活化酶在调节 Rubisco 活性和光合日变化中德作用[J]. *中国水稻科学*, 2001, 15(1): 35 ~ 40
- [18] Koch K E, Jones P H. Growth, dry matter partitioning and diurnal activity of RUBP carboxylase in citrus seedlings maintained at two levels of CO<sub>2</sub>[J]. *Plant Physiol*, 1986, 67: 477
- [19] Nakano H, Makino A, Mae T. The effect of elevated partial pressure of CO<sub>2</sub> on the relation between photosynthesis capacity and N content in rice leaves[J]. *Plant Physiol*, 1997, 115: 191 ~ 198
- [20] Bowes G. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO<sub>2</sub>[J]. *Ann Rev of Plant Physiol and Plant Mol Biol*, 1993, 44: 309 ~ 332
- [21] Webber A N, Nie G Y, Long S P. Effects of rising CO<sub>2</sub> concentration on expression of photosynthetic protein[J]. *Photosynth Res*, 1994, 39: 413 ~ 425
- [22] Cheng S H, Moore B, Seemann J R. Effects of short- and long-term elevated CO<sub>2</sub> on the expression of ribulos-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase genes and carbohydrate accumulation in leaves of *Arabidopsis thaliana* (L) Heynh[J]. *Plant Physiol*, 1998, 116: 715 ~ 723
- [23] Moore B D, Cheng S H, Rice J, Seemann J R. Sucrose cycling, rubisco expression, and prediction of photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>[J]. *Plant Cell and Environ*, 1998, 21: 905 ~ 915
- [24] 陈为钧, 赵贵文. RubisCO 的研究进展[J]. *生物化学与生物物理进展*, 1999, 26(5): 433 ~ 436
- [25] 左闻韵, 贺金生, 韩梅等. 植物气孔对大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高的反应[J]. *生态学报*, 2005, 25(3): 565 ~ 574
- [26] Gesch R W, Kang I H, Gallo-Meagher M, Vu J C V, Boote K J, Allen L H, Bowes G. Rubisco expression in rice leaves is related to genotypic variation of photosynthesis under elevated growth CO<sub>2</sub> and temperature[J]. *Plant cell Environ*, 2003, 26: 1941 ~ 1950

- [27] Drake B G, Gonzalez-Meler M A, Long S P. More efficient plant: A consequence of rising atmospheric CO<sub>2</sub>[J]? *Ann Rev of Plant Physiol*, 1997, 48: 609~639
- [28] Woodward F I. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial levels. *Nature*, 1987, 327: 617~618
- [29] Gunderson C A, Wullschlegler C A. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO<sub>2</sub>[J]. *Photosynth Res*, 1994, 39: 369~388
- [30] Talbott L D, Rahveh E, Zeiger E. Relative humidity is a key factor in the acclimation to the stomatal response to CO<sub>2</sub>[J]. *J Exp Bot*, 2003, 54 (390): 2141~2147
- [31] 陈德欣. 高浓度 CO<sub>2</sub> 影响下植物的生理响应[J]. 福建农业科技, 2005, 2: 58~59
- [32] Martin T, Oswald O, Graham I A. Arabidopsis seeding growth, storage lipid mobilization, and photosynthetic gene expression are regulated by carbon: nitrogen availability[J]. *Plant Physiol*, 2002, 128 (2): 472
- [33] Ferrario M S, Susuki A, Kunz G, Valadier M H, Roux Y, Hirel B, Foyer G H. Modulation of amino acid metabolism in transformed tobacco plants deficient in Fd-GOGAT[J]. *Plant and Soil*, 2000, 221: 67~79
- [34] Sweet G B, Wareing P F. Role of plant growth in regulating photosynthesis[J]. *Nature*, 1996, 210: 77~79
- [35] Li C R, Gan L J, Xia K, Zhou X, Hew C S. Responses of carboxylating enzymes, sucrose metabolizing enzymes and plant hormones in a tropic epical CAM orchid to CO<sub>2</sub> enrichment [J]. *Plant Cell and Environ*, 2002, 25: 369~377
- [36] Rolland F, Moore B, Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants[J]. *Plant Cell*, 2002, 185: 14~21
- [37] Jang B J C, Sheen J. Sugar sensing in higher plants[J]. *Plant Cell*, 1994, 6: 1665~1679
- [38] Moore B D, Cheng S H, Sims D, Seemann J R. The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> [J]. *Plant Cell and Environ*, 1999, 22: 567~582
- [39] Sharkey T D, Laporte M, Lu Y, Weise S, Weber A P. Engineering Plants for Elevated CO<sub>2</sub>: A Relationship between Starch Degradation and Sugar Sensing[J]. *Plant Biol*, 2004, 6 (3): 280~288

(责任编辑 王燕华)

## 奶牛

项目承担单位:北京市奶牛中心、中国农业大学等

从奶牛热应激的遗传标记基因选择、奶牛品种调整、新型牛舍设计、防暑降温设施优化、饮料营养调控和抗热应激添加剂开发应用等方面取得较大突破,初步建立了我国南方高湿高热地区奶牛抗热应激综合技术体系,为解决困扰夏季奶牛饲养的瓶颈问题提供了技术支撑。初步建立活体采卵、利用分离的X-精子进行体外受精生产胚胎的技术方法,已生产性控胚胎239枚,移植91枚,妊娠38头,妊娠率为41.76%,母犊的正确率达100%,实现胚胎工厂化生产,降低胚胎生产成本,在奶牛胚胎产业化中全面应用。

单位地址:北京德胜门外清河南镇北京奶牛中心

邮政编码:100085

联系人:张胜利

E-mail:zhangsl1206@yahoo.com.cn

电话传真:010-62948018 62940663 13901194331

摘自《国家“十五”重大科技成就展科技成果汇编》139页