

豆科固氮植物对 CO₂ 加富的生理响应

牛书丽 蒋高明*

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘 要 全球 CO₂ 浓度升高对植物的影响成为近代植物生理生态研究的热点, 豆科植物因其独特的固氮能力使其研究具有重要价值。从光合生理、固氮特性及碳、氮代谢等几个方面综述了 CO₂ 浓度升高对豆科植物生理生态特性的影响, 总结出如下结论: 在高 CO₂ 浓度条件下, 豆科植物的光合速率、根瘤量和固氮能力均得到提高, 光合和固氮之间的关系更加紧密, 两者互为因果, 相互促进, 保证了高 CO₂ 浓度下植物体内碳、氮代谢的平衡、协调进行。
关键词 豆科植物 光合速率 根瘤 固氮活性 C/N 比

EFFECT OF ELEVATED CO₂ ON LEGUME PLANTS WITH NITROGEN FIXATION

NIU Shu-Li and JIANG Gao-Ming*

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract It is well known that the global atmospheric CO₂ concentration, presently about 360 ppm, is increasing and is expected to double by the end of the next century. An increase in the atmospheric CO₂ concentration should increase the plant photosynthetic rate. However, the response strength of plants to elevated CO₂ is dependent on the availability of nutrients, especially nitrogen. An increased N demand will result under elevated CO₂ in a larger N-sink of the whole grassland ecosystem. One way to maintain the balance between the carbon and nitrogen cycles in elevated CO₂ would be to increase N-import to the grassland ecosystem through symbiotic N₂ fixation. So under the elevated CO₂ conditions, legumes with N₂ fixing ability should be much more important in the ecosystem, and studies on their response to elevated CO₂ are significant.

The current atmospheric CO₂ concentration is insufficient to substrata Rubisco in C₃ plants. So, an increase in the availability of this substrate results in a rise in leaf photosynthetic rates. Compared with non-legumes, legumes will increase much more in the natural ecosystem because of its N fixing ability. The authors propose three hypotheses to explain the stronger response of legumes to elevated CO₂. First, nodules as a carbon consuming pool will stimulate the photosynthesis. Second, symbiotic N fixing increased the legumes leaf nitrogen content, which was positively correlated with photosynthetic rate. Third, lower C : N in leaves of legumes than non-legumes under elevated CO₂ promotes the decomposition rate of organic matter, which facilitates plant photosynthesis and growths.

Many studies showed that not only the number and the individual weight of nodules, but the nitrogenase activity per unit dry weight in legumes would be enhanced under elevated CO₂. In addition, this enhancement of N₂ fixation will result in a large N-input to the grassland ecosystem. However, there has been disagreement as to the real causes of this increasing N fixing. Someone believes that it is because of specific nitrogenase activity (SNA) while others think that total nitrogenase activity (TNA) works. Mr. Bai gave reasonable explanation in the text. The increased N fixing is partly due to the increased CO₂ assimilation under elevated CO₂ because up to a third of photosynthates may be used for energy, reductants and carbon skeletons for nitrogen fixation and assimilation in annual legumes. Increased photosynthates delivered to nodules meet the N₂ fixing needs. At the same time, the increased nitrogen content in legumes will also meet the increased N demand of photosynthesis and stimulated it.

In summary, it is likely that N content of CO₂ enrichment of grassland ecosystem will increase through the increased symbiotic N-fixing ability, to match the increased photosynthetic potential offered by elevated CO₂ concentration. There are facilitative interactions between carbon and nitrogen metabolism in legumes and they interact even more intimately under CO₂ enrichment. Long-term studies are still needed to understand the biochemical mechanism of this response and the research material should be extended to field species.

Key words Legume plant, Photosynthetic rates, Nodules, N-fixing activity, C/N ratio

人类活动已使大气中的 CO₂ 浓度由产业革命前的 280 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 增至目前的 350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右 (Genthon *et al.*, 1987; Carter, 1996), 且有加速增长的趋势, 引起了广泛的关注。植物体对 CO₂ 浓度升高的最直接生理反应是植物光合速率的提高, 但不同的植物对 CO₂ 浓度增加的响应程度不同 (Alberto *et al.*, 1996; Chen *et al.*, 1996), 这样就造成了植物间原有竞争关系的改变和植物群落结构的变化。豆科植物是仅次于禾本科和菊科的第三大科, 每年豆科植物的固氮量几乎与工业固氮量相等 (于振文, 1993), 其在自然界的广泛分布和其独特的自生固氮能力决定了其在生态系统中具有举足轻重的地位。研究豆科植物对 CO₂ 浓度升高的响应不仅可以预计未来全球变化条件下豆科植物的生长状况和它在植被中的地位, 而且还可以充分发挥其自生固氮特性来调节自然生态系统和大气中的氮素平衡。

1 CO₂ 浓度升高对豆科植物光合生理的影响

CO₂ 是植物光合作用的底物, 且目前大气中的 CO₂ 浓度是 C₃ 植物光合作用的限制因子, 因此, 人们对未来高 CO₂ 浓度下植物 (尤其是 C₃ 植物) 的光合作用变化进行了广泛的研究 (Sage *et al.*, 1989)。在对豆科植物的研究中大多集中于大豆 (*Glycine max*)、苜蓿 (*Medicago sativa*) 和白三叶 (*Trifolium repens*) 等几种典型植物上, 其中对大豆的研究开展的较多、较早 (Brun & Cooper, 1967; Clough *et al.*, 1981; Allen & Boote, 1987), 其结论比较一致: 随 CO₂ 浓度的升高, 叶片光合速率和水分利用效率均得以增强。William 等 (1988) 指出生长在高 CO₂ 浓度 (660 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 条件下的大豆, 其叶片水平光合速率比生长在 330 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ 条件下光合速率高 50%, 从而使豆荚产量提高了 44%。对紫花苜蓿的研究结果表明 CO₂ 倍增组的表现光合速率比对照组可提高 18.7%, 气孔导度略有下降 (12%), 蒸腾速率减少了 2.7%, 水分利用效率提高了 30.1% (项斌等, 1996)。张其德等 (1996) 更深一步的研究了 CO₂ 加富对紫花苜蓿光合作用原初光能转换的影响, 认为在 CO₂ 加富条件下生长的紫花苜蓿, 其叶绿体对光能有更强的吸收能力, 可促进紫花苜蓿叶片 PS II (光系统 II) 原初光能转换效率、PS II 潜在活性、PS II 电子传递量子产量以及 PS I 活化能力的提高, 增加荧光光化学猝灭组分, 降低非光化学猝灭组分。

叶片进行的光合作用, 是 RuBPCase (二磷酸核酮

糖羧化酶) 活动的结果, 它受到 CO₂ 浓度、温度和其它环境因子的影响。目前空气中的 CO₂ 浓度还不能使 C₃ 植物 RuBPCase 得以饱和。在高 CO₂ 浓度条件下, 因为增加了 RuBPCase 羧化方向上的底物浓度 (Webber *et al.*, 1995), 使得通常可消耗 C₃ 植物初始固定 CO₂ 的 25% 的光呼吸得到了抑制 (Ramachandra *et al.*, 1993; Drake *et al.*, 1997), 从而节约大量的同化产物。但 CO₂ 浓度增加条件下 RuBPCase 的活性并没有得到提高 (William *et al.*, 1988)。Vu 和 Allen (1997) 试验表明: 高温、高 CO₂ 浓度对大豆的 RuBPCase 蛋白含量有降低效应, 但与水稻相比, 这种降低效应要小得多。这可能因为水稻叶片上的 RuBPCase 蛋白含量比大豆更易受到高 CO₂ 浓度的负调节, 因为高的 CO₂ 浓度可以从蛋白含量和酶活力下降两个方面来对 RuBPCase 进行负调节。

光合速率的增加引起单位面积生物量和产量的增加 (Allen & Boote, 1987)。Haskett 等 (1997) 应用 GLYCIM 模型对 CO₂ 增加条件下的大豆产量进行模拟也认为大豆产量会增加。虽然人们已经广泛地认为持续增加空气中 CO₂ 量将通过提高植物的光合速率而使生物量提高, 但在植物之间存在着很大的差异。长期的 CO₂ 加富试验表明: 豆科植物和非豆科植物对 CO₂ 的反应不同, 非豆科植物仅有微弱的地上生物量的增加, 而豆科植物却反应比较强烈 (Lüscher & Hebeisen, 1996; Hebeisen, 1997)。

豆科与非豆科植物对 CO₂ 浓度升高的响应差异可以从以下几个方面来解释。首先从源-库关系上进行分析, 提高“库”的需求可以使光合速率升高 (Bagnall *et al.*, 1988), 与非豆科植物相比, 豆科植物要将其光合产物的 1/3 用作 N₂ 的固定和合成、碳骨架和还原剂 (Minchin & Summerfield, 1981)。CO₂ 浓度倍增条件下, 根瘤这个吸收碳同化产物的库容量增大, 反过来刺激豆科植物叶片进行光合作用, 从而生产更多的光合产物。对桤木 (*Alnus rubra*) 的试验结果也表明, CO₂ 浓度倍增条件下将提高同化产物, 同时也促进了这些同化物向“库” (比如根瘤) 的输出 (Arnold & Gordon, 1990)。因此, 有自生固氮能力的 C₃ 植物种比其它 C₃ 植物对 CO₂ 升高的响应更强烈, 其光合速率的增加也更显著 (Pooter, 1993)。

另外, 氮素营养影响着植物对 CO₂ 浓度升高的响应 (Pooter & Roumet, 1996)。CO₂ 浓度增加可以引起植物光合的提高, 生物量的增加, 但这些变化是在有充足氮供应的前提下才能形成的, 氮的不足将限制植物对 CO₂ 倍增的响应 (Kramer, 1981)。在自然

生态系统中, 营养元素尤其是氮素是贫乏的, 这可能引起植物之间竞争的加剧, 结果导致生态系统中植物组成的改变 (Bazzaz, 1992; Newton *et al.*, 1994)。在此竞争过程中, 豆科植物利用其自生固氮能力来满足对增强了的氮的需求, 从而显示出比非豆科植物的优越性。即使土壤中的氮素不贫乏, CO_2 的上升也会使植株个体以至于生态系统对氮的需求增强 (Ingstad, 1982), 从而造成土壤中有效氮的数量降低, 反过来又限制了植物的生长和对 CO_2 浓度升高的反应 (Hartwig & Zanetti, 1996)。在这种情况下, 豆科植物同样可以通过自身的固氮能力来满足对氮的需求。

再者, CO_2 浓度升高条件下植物体残留物的 C/N 比增大 (Owensby *et al.*, 1993), 从而造成土壤中微生物的生物量受氮限制, 分解速率降低 (Ginkel *et al.*, 1996; 林伟宏等, 1999), 影响土壤养分的有效性。但 Soussana 和 Hartwig (1996) 认为豆科植物由于根瘤菌固氮能力的增加, 使得其凋落物中 C/N 变化不大, 因此能够保持正常的分解速率, 保证了光合和生长的正常进行。

总之, 不管土壤中氮的有效性如何, 豆科植物都可以通过氮的固定来满足自身因 CO_2 倍增所引起的对增加了的氮的需求, 保持生态系统中的碳、氮平衡和元素循环的正常进行, 从这方面来讲, 豆科植物将比非豆科植物更适应生境中 CO_2 浓度的增加。

2 CO_2 浓度升高对豆科植物固氮特性的影响

2.1 对固氮量及固氮活性的影响

CO_2 浓度升高情况下, 豆科植物自生固氮能力的变化与地上生物量的增加是一致的。Stulen 和 Hertog (1993) 认为, 根瘤固氮能力升高的方式主要有以下几种: 1) 通过增加植物根瘤数量和根瘤重量; 2) 通过增加还原和同化氮所需的能量来源; 3) 通过降低矿质氮素吸收来减少植物同化氮时对碳水化合物的需要。前两种方式会导致植物产量和总固氮能力的增加, 后一种方式可能使总氮产量的共生组织增加。

升高 CO_2 浓度提高植物总固氮能力的情形比较复杂, 结论也不一致。在木本树种洋槐 (*Robinia pseudoacasia*)、桤木 (*Alnus formosana*) (Norby, 1987) 以及丁香 (*Syringa oblata*) (Thomas *et al.*, 1991) 中, 比固氮活性 (SNA) 没有增加, 但根瘤重量和 (或) 根瘤数量增加, 表现出每株植物总固氮活性 (TNA)

的增加。Arnone 和 Gordon (1990) 在桤木的研究中没有观察到根瘤重量的增加, 但 SNA (比固氮活性) 有所增加, 从而表现出 TNA (总固氮活性) 增加。David 等 (1997) 认为高 CO_2 浓度情况下, 虽然 SNA 和 TNA 得以提高, 且固定的氮量也增加, 但在收获期单株植物的总根瘤量并没有增大。O'Neil (1994) 在对根瘤的研究中发现, CO_2 浓度增加使草本或木本豆科植物的单株固氮活性增加, 根瘤重量或数量增加, 但对比固氮活性的影响较为复杂。Phillips (1976) 研究了豌豆 (*Pisum sativum*) 对瞬时 CO_2 浓度增加的反应, 发现其比固氮活性倍增, 但经一段时间后, 这种效应减弱, 长期反应的结果是单株植物总固氮活性提高。在大豆上做试验也得到类似的结果。丁莉等 (1996) 对 CO_2 浓度增加条件下苜蓿个体的固氮能力变化作了研究, 结果表明其总固氮能力明显得以提高, 但是比固氮活性与当前 CO_2 条件下的并无多大差别。对于比固氮活性在 CO_2 倍增条件下变化的复杂性, 白克智等 (1996) 给出了合理的解释: 单株固氮活性的提高或来源于根系生物量以及相应根瘤量的增大, 或来源于根瘤量增加及比固氮活性的增加, 比固氮活性反映了固氮酶催化活性的强弱, 它取决于 ATP 及 NADPH 的供应水平以及移走铵离子所需碳架的多少, 这三者都直接或间接来源于光合作用, 而三者的多寡取决于植物生长状态及环境条件。在 CO_2 浓度倍增时, 只有这三者的供应都增强了, 其比固氮活性才能提高。

2.2 对其它草类乃至整个生态系统的氮贡献

从豆科植物向邻近牧草转移氮素的潜在途径有: 从根系及根瘤中氮的分泌、根和根瘤的衰老及降解、豆科植物根系与其它牧草之间通过菌根的直接联系、豆科植物中氨态氮的挥发及被其它牧草直接吸收利用。在放牧草场, 固定的氮还可以动物粪便的形式通过地上部分传输给其它草类。在集中放牧的地方, 豆科植物所固定的氮中大部分被牲畜所消耗掉, 并且这部分氮中有 85% ~ 95% 的氮以动物粪便和尿的形式归还给生态系统。据估计在白三叶和其它牧草混播草地上, 所固定的氮量为 $269 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 其中通过地上部分向其它草进行传输的估计为 $60 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 通过地下部分传输的为 $70 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。这样其它草所需要的氮中有 50% 可以从白三叶所固定的 N_2 中得到 (Ledgard, 1991)。

豆科植物固氮量的增加不仅对自身有利, 而且还可以转移给其它不能固氮的植物和有机体。在

CO₂ 浓度增加的情况下,向其它植物转移氮的比例也增大(Hebeisen, 1997)。有研究表明,在 CO₂ 浓度倍增情况下,白三叶的生物量以及在草地中的比例均得以增加,固氮量也增加,通过地下部分向邻近植物传输的氮量也增加(Zanetti & Hartwig, 1996),与其它草类混播的白三叶在高 CO₂ 浓度环境下其氮产量要显著地高于现有 CO₂ 浓度条件下,而且发现在豆科植物根系中积累的氮并不是来自土壤中的氮而是完全由生物固定下来的(Schlesinger, 1991)。用 ¹⁵N 同位素标记作试验发现混播草地上 60% 的氮素营养来自于豆科植物所固定的氮,在 CO₂ 增高条件下,这种贡献率会更高(Pooter, 1993)。以 *Lolium perenne* 作试验发现当其单独生长在高 CO₂ 浓度下,其氮获取量下降(生长响应受氮限制),而与白三叶共建的群落其年氮获取量增加,这部分增加的氮来源于白三叶的固氮作用(Zanetti & Hartwig, 1997)。这说明自然生态系统对 CO₂ 浓度升高的响应直接决定于豆科植物的有无和占多大比例。固氮植物可以说是草原维持碳与氮平衡的关键因素,它的存在对整个生态系统的 CO₂ 正反应起着十分重要的作用(Chapin *et al.*, 1994)。另外,草地生态系统的稳定性和功能也会受 CO₂ 浓度的上升而引起的元素循环所影响。根瘤的作用是改善土壤养分及水分状况,增加对病原菌和有毒物质的抵抗力,同时也可作为光合产物的碳库,因而与根瘤菌共生的植物更有可能受到高 CO₂ 浓度的促进。这样一来,生态系统中共生及非共生植物间的关系将有可能改变。从长远来考虑,这些变化将会在草地生态系统的结构和生产力上所体现出来(Mooney & Drake, 1991)。

总结前人对 CO₂ 浓度增加条件下固氮特性的变化的研究可以得出如下结论: CO₂ 浓度升高使固氮植物的固氮量增加,对生态系统的氮素贡献也加大,但在众多研究中,由于实验条件和实验对象的差异而使结果出现不一致现象,因此有待于在此方面进行更深入、细致的研究。

3 对碳、氮代谢关系的影响

碳氮代谢是植物最基本的代谢过程,二者密不可分。豆科植物是个共生体,寄主植物通过源源不断地向根瘤输入光合产物而使其固氮功能得以实现,同时根瘤菌所固定的氮又不断地输向地上部分供光合需求,在未来全球变化条件下,两者的关系是否会发生变化?

首先看一下 CO₂ 增加条件下,碳代谢对固氮作

用的影响。在植物吸收所固定的氮之前,氮必须转化为有用的形式,这个转化是由植物的一种酶形成的,谷氨酸合成酶就是转化的初始酶,在 N₂ 合成的功能细胞内,谷氨酸合成酶得以积累,而且发现它存在于细胞的造粉体内,造粉体中谷氨酸合成酶的发现说明 N₂ 的合成与碳代谢紧密联系在一起,因为造粉体是淀粉形成的场所,这说明生物学家要想提高或改变 N₂ 的合成就必须考虑碳代谢的伴随变化(Allen *et al.*, 1988)。另外,土壤微生物对生态系统的影响也受到碳源的限制,有人曾经提出 CO₂ 浓度升高将给根际微生物带来更多的底物,从而提高土壤微生物活性及凋落物分解速率,加速养分的矿化过程,改善植物养分状况,从而使竞争有利于植物,在此过程中,固氮菌和菌根菌的作用显得尤为重要(Ginkel *et al.*, 1997)。在固氮菌进行生物固氮的过程中,寄主植物供给共生微生物碳水化合物,由于碳水化合物的供应是固氮的一个限制因子,影响寄主植物碳固定的因素也将影响固氮过程(González *et al.*, 2001)。CO₂ 浓度升高增加了植物体的光合产物,也增加了光合产物向根瘤的分配,Tissue 和 Megonigal (1997) 对一种热带豆科树种(*Gliricida sepeium*)的研究表明:在 CO₂ 浓度增加条件下,其光合产物向根瘤的运输速率加快,根瘤供碳的增加提高了比固氮酶活性及总活性,使固氮量增加,反过来又可以使寄主植物受益,两者相互促进。David 等(1997)在生长箱中用 ¹⁴CO₂ 作试验,发现在 CO₂ 浓度升高情况下,叶片中的光合产物向根部运输增多,且运输速度加快;比固氮酶活性和总固氮酶活性均提高,从而引起固氮量的增加,另外比固氮酶活性增加的 23% 与向根部供应的光合产物所增加的 23% 是对应一致的,这说明在碳的供应和固氮酶活性两者之间的确存在着直接的联系。

根瘤菌的固氮作用对寄主豆科植物光合产物的依赖程度因种类而异,对一年生豆科植物而言,大约 1/3 的光合产物被用做 N₂ 的固定和合成、碳骨架和还原剂(Minchin & Summerfield, 1981)。光合产物形成之后在不到 1 h 时间内就运输到根瘤中。然而,对于多年生豆科植物而言,贮存在根中的非结构性碳水化合物在生长期内也对根瘤有作用(Fischbeck & Philips, 1982)。Hartwig 等(1990)对光合和固氮的关系作了更深入的研究,认为刚合成的光合产物而不是贮存的光合产物对固氮重要。同时被根瘤 PEPcase(磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶)所固定的 CO₂ 也可以提供给根瘤一部分碳源,这部分碳源在苜蓿

中大约占用于固氮的总碳架的 12%。对大豆来说,根瘤中大约有一半的 CO_2 通过 PEPcase 来循环 (Warembourg & Roumet, 1989), 低的根际 CO_2 浓度导致固氮酶活性的急剧下降。

氮对碳代谢的促进作用在豆科植物上体现得更明显。氮是 RuBPcase 的主要成分, 催化 CO_2 合成碳水化合物, 在豆科植物的生长后期也就是籽粒充实期, 叶片的光合速率往往下降, 但只要保证后期根瘤菌的固氮能力就可使叶片继续维持高的光合速率 (Salon *et al.*, 2001)。另外, 光合产物的供给是根瘤菌的生命源泉, 有了它, 固氮酶才有能量进行固氮。因此, 豆科植物的固氮酶活性既可被碳所调节, 又受到氮的影响, 这些因素通常包括: 光合、氮的有效性和对氮的需求 (Hartwig & Nosberger, 1994; Hunt & Layzell, 1993)。在 CO_2 浓度升高情况下, 氮的不足会限制 CO_2 浓度升高对光合的促进, 由此可见氮对碳代谢的重要性。

CO_2 浓度升高条件下, 既然豆科植物的碳、氮代谢均受到促进, 那么其 C/N 及在器官中的分配如何呢? 对紫花苜蓿的实验结果表明, 地上器官的 C/N 增加, 而根系却与之相反 (丁莉等, 1996)。 CO_2 倍增导致地下部分 C/N 的减小, 一个可能的原因是其根系生物固氮 (或) 根系吸收氮素的能力比对照更强, 另一个可能的原因是根系固定和吸收的氮素向地上部的运输受阻使得氮素在根部滞积。在大豆上做实验也发现类似的结果 (Soussana & Hartwig, 1996; 白克智等, 1996)。根系含氮量更高也暗示在 CO_2 倍增的情况下, 豆科植物可能比非固氮植物具有更高的增产潜能, 从 Swix FACE 的试验数据上也可以清楚地看到这一点, 白三叶在 CO_2 加富环境下产量显著提高, 叶片含氮量下降不明显, 但其它非固氮植物的产量只有微弱的提高, 叶片含氮量却急剧下降 (Lüscher & Hebeisen, 1996)。在 INRA 草场实验中也发现白三叶的叶片氮含量的下降比其它多年生草少得多 (Casella *et al.*, 1996)。 CO_2 浓度升高之后并非所有形式的碳水化合物含量都得到增加, 其中可溶性糖含量就维持在原有水平 ($26 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$), 淀粉含量得以明显增加 (Finn & Brun, 1982)。所增加的碳水化合物含量也并非均匀地分配到各个器官。接种根瘤菌 (47 d) 的 *Alnus rubra* 比不接种的在 CO_2 倍增条件下, 虽然其叶面积、光合速率和固氮能力均增强, 但其同化产物更倾向于地上部分分配 (Amone & Gordon, 1990)。短期 CO_2 升高 (36 h) 所引起的非结构性碳水化合物的增加主要以淀粉的形式分配于叶

片和叶柄中, 长期加富 (16 d) 使茎、根和根瘤的干物重分别增加 109%、34% 和 56%, 总根瘤活性也得到提高。这说明 CO_2 加富之后, 地上部分的旺盛生长才引起了根和根瘤的生长加快 (Finn & Brun, 1982)。

总之, CO_2 浓度的升高直接导致叶片中光合产物向根瘤输送的增加, 增加了的碳同化物对 SNA 和 TNA 产生刺激。受到刺激 (促进) 了的 SNA 和 TNA 增加了整株植物的氮量, 因此促进了 CO_2 浓度增加条件下的植株的生长, 即使在没有外源氮的情况下也如此。

综上所述, 前人对于 CO_2 增加条件下豆科植物的光合生理、固氮特性及其之间的关系进行一定的研究, 但这些研究只是停留在表面上, 仅仅对 CO_2 浓度升高后各指标的变化作出描述性的研究, 对 CO_2 的促进效应缺乏生理生化机理方面的探索, 且这些研究只局限于少量的栽培种, 对于自然生态系统中的野生豆科植物则几乎无报道, 因此对 CO_2 增加条件下豆科植物的响应的研究还有待于向深层机理方面和更广泛的研究对象上发展。

参 考 文 献

- Alberto, A. M., L. H. Ziska, C. R. Cervancia & P. A. Mahalo. 1996. The influence of increasing carbon dioxide and temperature on competitive interactions between a C_3 crop, rice (*Oryza sativa*) and a C_4 weed (*Echinochloa glabrescens*). *Australian Journal of Plant Physiology*, **23**: 795 ~ 805.
- Allen, L. H., J. C. V. Vu, R. R. Valle, K. J. Boote & P. H. Jones. 1988. Nonstructural carbohydrates and nitrogen of soybean grown under carbon dioxide enrichment. *Crop Science*, **28**: 84 ~ 94.
- Allen, L. H. & K. J. Boote. 1987. Response of vegetation to rising carbon dioxide: photosynthesis, biomass and seed yield of soybean. *Global Biogeochemistry Cycles*, **1**: 1 ~ 14.
- Amone, J. R. & J. C. Gordon. 1990. Effect of nodulation, nitrogen fixation and CO_2 enrichment on the physiology, growth and dry mass allocation of seedlings of *Alnus rubra* Bong. *New Phytologist*, **116**: 55 ~ 66.
- Bagnall, D. J., R. W. King & G. D. Farquhar. 1988. Temperature-dependent feedback inhibition of photosynthesis in peanut. *Planta*, **175**: 348 ~ 354.
- Bai, K. Z. (白克智), Z. P. Zhong (钟泽璞), L. Ding (丁莉), C. H. Zhang (张崇浩), S. Y. Li (李世仪) & T. Y. Kuang (匡廷云). 1996. Effect of atmospheric CO_2 enrichment on some physiological traits in soybean. *Chinese Science Bulletin (科学通报)*, **41**: 164 ~ 166. (in Chinese)
- Bazzaz, F. A. 1992. Plant-plant interactions in elevated CO_2 environments. *Australian Journal of Botany*, **40**: 547 ~ 563.
- Brun, W. A. & R. L. Cooper. 1967. Effects of light intensity and carbon dioxide concentration on photosynthetic rate of soybean. *Crop Science*, **7**: 451 ~ 454.
- Carter, T. R. 1996. Developing scenarios of atmosphere, weather

- and climate for the northern regions. *Agriculture and Food Science in Finland*, **5**:235 ~ 249.
- Casella, E., J. F. Soussana & P. Loiseau 1996. Long-term effects of CO₂ enrichment and temperature increase on a temperate grass sward. I. Productivity and water use. *Plant and Soil*, **182**:83 ~ 99.
- Chapin, F. S., L. R. Walker, C. L. Fastie & L. C. Sharman. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*, **64**: 149 ~ 175.
- Chen, D. X., H. W. Hunt & J. A. Morgan. 1996. Response of a C₃ and C₄ perennial grass to CO₂ enrichment and climate change. *Ecological Modelling*, **87**:11 ~ 27.
- Clough, J. M., M. M. Peet & P. J. Kramer. 1981. Effects of high atmospheric CO₂ and sink size on rates of photosynthesis of a soybean cultivar. *Plant Physiology*, **67**:1007 ~ 1010.
- David, T. & T. J. P. Magonigal. 1997. Nitrogenase activity and N₂ fixation are stimulated by elevated CO₂ in a tropical N₂-fixing tree. *Oecologia*, **109**:28 ~ 33.
- Ding, L. (丁莉), Z. P. Zhong (钟泽璞), S. Y. Li (李世仪), C. H. Zhang (张崇浩), K. Z. Bai (白克智) & T. Y. Kuang (匡廷云). 1996. Assimilation and allocation of carbon and nitrogen in alfalfa under doubled CO₂ enrichment. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **38**:83 ~ 86. (in Chinese with English abstract)
- Drake, B. G., M. A. G. Meler & S. P. Long. 1997. More efficiency plants: a consequence of rising atmospheric CO₂. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **48**:609 ~ 639.
- Finn, G. A. & W. A. Brun. 1982. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on growth, nonstructural carbohydrate content, and root nodule activity in soybean. *Plant Physiology*, **69**:327 ~ 331.
- Fischbeck, K. A. & D. A. Phillips. 1982. Host plant and rhizobium effects on acetylene reduction in alfalfa during regrowth. *Crop Science*, **22**:251 ~ 254.
- Genthon, C., J. M. Barnola & D. Raynaud. 1987. Vostok ice core: climatic response to CO₂ and orbital forcing changes over the last climatic cycle. *Nature*, **329**:414 ~ 418.
- Ginkel, J. H. V., A. Gorissen & J. A. V. Veen. 1996. Long-term decomposition of grass roots as affected by elevated atmospheric carbon dioxide. *Journal of Environmental Quality*, **25**: 1122 ~ 1128.
- Ginkel, J. H. V., A. Gorissen & J. A. V. Veen. 1997. Carbon and nitrogen allocation in *Lolium perenne* in response to elevated atmospheric CO₂ with emphasis on soil carbon dynamics. *Plant and Soil*, **188**:299 ~ 308.
- González, E. M., L. Galez, R. Mercedes, P. M. Aparicio-Tejo & C. Arrese-legor. 2001. Insights into the regulation of nitrogen fixation in pea nodules: lessons from drought, abscisic acid and increased photoassimilate availability. *Agronomie*, **21**: 607 ~ 613.
- Hartwig, U. A. & J. Nosberger. 1994. What triggers the regulation of nitrogenase activity in forage legume nodules after defoliation? *Plant and Soil*, **161**:109 ~ 114.
- Hartwig, U. A. & S. Zanetti. 1996. Symbiotic nitrogen fixation: one key to understand the response of temperate grassland ecosystems to elevated CO₂. In: Bazzaz, F. & C. Körner eds. *Carbon dioxide, populations and communities*. San Diego: Academic Press. 253 ~ 264.
- Hartwig, U. A., B. C. Boller & J. Nosberger. 1990. The influence of carbohydrate reserves on the response of nodulated white clover to defoliation. *Annals of Botany*, **65**:97 ~ 105.
- Haskett, J. D., Y. A. Pachepsky & A. Basil. 1997. Increase of CO₂ and climate effects on Iowa soybean yield simulated using GLYCIM. *Agronomy Journal*, **89**:167 ~ 176.
- Hebeisen, T. 1997. Growth response of *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. as monocultures and bi-species mixture to free air enrichment and management. *Global Change Biology*, **3**:149 ~ 160.
- Hunt, S. & D. B. Layzell. 1993. Gas exchange of legume nodules and the regulation of nitrogenase activity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **44**:483 ~ 511.
- Ingestad, T. 1982. Relative addition rate and external concentration driving variables used in plant nutrition research. *Plant, Cell and Environment*, **5**:443 ~ 453.
- Kramer, P. J. 1981. Carbon dioxide concentration, photosynthesis and dry matter production. *BioScience*, **31**:29 ~ 33.
- Ledgard, S. F. 1991. Transfer of fixed nitrogen from white clover to associated grasses in swards grazed by dairy cows estimated using ¹⁵N methods. *Plant and Soil*, **131**:215 ~ 223.
- Lin, W. H. (林伟宏), F. S. Zhang (张福锁) & K. Z. Bai (白克智). 1999. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on rhizosphere microecosystem. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **44**:1690 ~ 1696. (in Chinese)
- Lüscher, A. & T. Hebeisen. 1996. Differences between legumes and nonlegumes of permanent grassland in their response to free-air carbon dioxide enrichment: its effect on competition in a multispecies mixture. In: Bazzaz, F. & C. Körner eds. *Carbon dioxide, populations and communities*. San Diego: Academic Press. 287 ~ 300.
- Minchin, F. R. & R. J. Summerfield. 1981. Carbon and nitrogen nutrition of nodulated roots of grain legumes. *Plant, Cell and Environment*, **4**:5 ~ 16.
- Mooney, H. A. & B. G. Drake. 1991. Predicting ecosystem responses to elevated CO₂ concentrations: what has been learned from laboratory experiments on plant physiology and field observation? *Biology Science*, **41**:96 ~ 104.
- Newton, P. C. D., H. Clark, C. I. Bell, E. M. Glasgow & B. D. Campbell. 1994. Effects of elevated CO₂ and simulated seasonal changes in temperature on the species composition and growth rates of pasture turves. *Annals of Botany*, **73**:53 ~ 59.
- Norby, R. J. 1987. Nodulation and nitrogenase activity in nitrogen-fixing woody plants stimulated by CO₂ enrichment of the atmosphere. *Physiologia Plantarum*, **71**:77 ~ 82.
- O'Neil, E. G. 1994. Response of soil biota to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil*, **165**:55 ~ 65.
- Owensby, C. E., P. I. Loyne & L. M. Auen. 1993. Nitrogen and phosphorus dynamics of a tallgrass ecosystem exposed to elevated carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment*, **16**:843 ~ 850.
- Phillips, D. A. 1976. The effect of CO₂ enrichment on root nodule development and symbiotic N₂ fixation in *Pisum sativum* L. *American Journal of Botany*, **63**:356 ~ 362.
- Pooter, H. 1993. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio*, **104**/

- 105:77 ~ 79.
- Pooter, H. & C. Roumet. 1996. Interspecific variation in the growth response of plants to elevated CO₂: a search for functional types. In: Bazzaz, F. & C. Körner eds. Carbon dioxide, populations and communities. San Diego: Academic Press. 375 ~ 412.
- Ramachandra, R.A., K. R. Reddy, J. M. McKinion & H. F. Hodges. 1993. CO₂ enrichment and temperature effects on the carbon assimilation and transpiration in cotton leaves. Plant Growth Regulation, **26**: 33 ~ 40.
- Sage, R. F., T. D. Sharkey & J. R. Seemann. 1989. Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. Plant Physiology, **89**:590 ~ 596.
- Salon, C., N. G. Munier-Jolain & D. Gerard. 2001. Grain legume seed filling in relation to nitrogen acquisition: a review and prospects with particular reference to pea. Agronomie, **21**: 539 ~ 552.
- Schlesinger, W. H. 1994. Biogeochemistry: an analysis of global change. San Diego: Academic Press.
- Servaites, J. C., R. S. Torsky & S. F. Chao. 1984. Diurnal changes in ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase activity and activation state in leaves of field grown soybean. Plant Science, **35**: 115 ~ 121.
- Soussana, J. F. & U. A. Hartwig. 1996. The effect of elevated CO₂ on symbiotic N₂ fixation: a link between the carbon and nitrogen in grassland ecosystems. Plant and Soil, **187**:321 ~ 332.
- Stulen, L. & J. D. Hertog. 1993. Root growth and functioning under atmospheric CO₂ enrichment. Vegetatio, **104/105**:99 ~ 115.
- Thomas, R. B., D. D. Richter, H. Ye, P. R. Heine & B. R. Strain. 1991. Nitrogen dynamics and growth of seedlings of an N-fixing tree (*Gliricidia sepium* (Jacq. Walp.)) exposed to elevated atmospheric carbon dioxide. Oecologia, **8**:415 ~ 421.
- Tissue, D. T. & J. P. Megonigal. 1997. Nitrogenase activity and N₂ fixation are stimulated by elevated CO₂ in a tropical N₂-fixing tree. Oecologia, **109**:28 ~ 33.
- Vu, J. C. V. & L. H. Allen. 1997. Effects of elevated CO₂ and temperature on photosynthesis and Rubisco in rice and soybean. Plant, Cell and Environment, **20**:68 ~ 76.
- Warembourg, F. R. & C. Roumet. 1989. Why and how to estimate the cost of symbiotic N₂ fixation? A progressive approach based on the use of ¹⁴C and ¹⁵N isotopes. Plant and Soil, **115**: 167 ~ 178.
- Webber, A. N., G. Y. Nie & S. P. Long. 1995. Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. Photosynthesis Research, **39**:413 ~ 426.
- William, J., L. H. Campbell, J. R. Auen & B. George. 1988. Effects of CO₂ concentration on Rubisco activity amount and photosynthesis in soybean leaves. Plant Physiology, **88**: 1310 ~ 1316.
- Xiang, B. (项斌), S. H. Lin (林舜华) & L. M. Gao (高雷明). 1996. Responses to doubled CO₂ in *Medicago sativa*: studies on ecophysiology and simulation modeling. Acta Botanica Sinica (植物学报), **38**:63 ~ 71. (in Chinese with English abstract)
- Yu, Z. W. (余振文). 1993. Crop physiology. Beijing: China Agricultural Press. 172 ~ 173.
- Zanetti, S. & U. A. Hartwig. 1997. Does nitrogen nutrition restrict the CO₂ response of fertile grassland lacking legumes. Oecologia, **112**:17 ~ 25.
- Zanetti, S. & U. A. Hartwig. 1996. Stimulation of symbiotic N₂ fixation in *Trifolium repens* L. under elevated atmospheric CO₂ in a grassland ecosystem. Plant Physiology, **112**:575 ~ 583.
- Zhang, Q. D. (张其德), C. M. Lu (卢从明), L. J. Feng (冯丽洁), S. Y. Li (李世仪), T. Y. Kuang (匡廷云) & K. Z. Bai (白克智). 1996. Effect of elevated CO₂ on the primary conversion of light energy of alfalfa photosynthesis. Acta Botanica Sinica (植物学报), **38**:77 ~ 82. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 姜联合