

提高 CO₂ 浓度对两种亚热带树苗生物量及叶片特性的影响*

韦彩妙 林植芳 孔国辉

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 广东鼎湖山季风常绿阔叶林的主要优势乔木树种荷木和薰莨幼苗生长于自然光照和人工调节 CO₂ 浓度为 $500 \pm 50 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 或空气 CO₂ ($350 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$) 的气罩中 3 个月。高 CO₂ 浓度下生长的薰莨和荷木植株总干物质量分别增加 26.6% 和 16.6%, 根部增加量最大, 地上部分所占的比例降低, 根冠比上升, 基径增大而株高降低。高 CO₂ 浓度下生长的叶片密度及比叶重增加, 叶肉细胞间隙体积减少。单位干重的薰莨叶片可溶性糖含量、全碳、磷、钾含量在高 CO₂ 浓度下稍为下降, 果糖、葡萄糖、蔗糖、全氮、镁含量及 N/C 比明显降低, 而全钙含量无明显变化。

关键词 高 CO₂ 薰莨 荷木 生物量 叶片特性

由于森林的破坏和化石燃料的大量使用, 大气中的 CO₂ 浓度以前所未有的速度增加。预计下个世纪中期, 大气中 CO₂ 浓度将增加到工业化前的 2 倍。随着 CO₂ 浓度的升高, C₃ 植物可通过提高光合速率来增加对 CO₂ 的吸收。对于一年生植物种类来说, 由于其贮存碳量极其有限, 对 CO₂ 的吸收也很有限。然而, 如果树木把增加的光合作用获得量以木质形式贮存, 则森林不但可以减弱温室气体增加的速度, 还将有利于森林的发育演替与提高木材积量。因此, 研究森林植物的生长对高 CO₂ 浓度的响应有特别重要的意义。本文以广东鼎湖山季风常绿阔叶林的两个主要优势乔木树种为研究对象。由于热带亚热带森林对地球有机碳的重要贡献, 本项研究具有代表性意义。

1 材料和方法

材料: 荷木 (*Schima superba*) 和薰莨 (*Castanopsis fissa*) 树苗约高 20cm, 移栽于直径为 26cm 的瓦盆中, 置于阴棚下成活后, 再放在自然状态下适应 3 个月, 至 6 月 14 日开始如下处理的实验: (1) 气罩中保持 CO₂ 浓度为 $500 \pm 50 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 左右 (H); (2) 气罩中充入同 (H) 流量的空气 (L)。每种处理各取同种生长一致的苗木 11~12 株。每日浇水, 定期施肥, 常规管理。高 CO₂ 处理 3 个月后, 把所有处理的苗木搬到自然条件下继续观测其后效应。

方法: 控制 CO₂ 浓度的气罩参考 Drake 等 (1991) 和 Sanders 等 (1991) 的方法, 但有较

大改动。半开顶气罩圆柱形,由透明聚酯薄膜做成,顶上加八角形的透明薄膜盖。柱体直径和高均为 1.9m。分上下两部分,上部单层罩膜,下部双层。纯 CO₂ 气体与空气按罩内浓度所需的比例经风扇搅匀后送入膜夹层,再通过下部内膜上的小孔均匀地充入罩中。风扇的流量约为 500L/s,连续通气。罩内叶面辐射量约为自然光照的 90%。用温湿度自动记录仪记录每日温湿度的变化。罩内两个处理的温湿度及叶面辐射量均无明显差异,罩内日平均气温不高于自然状态 0.5℃,罩内空气相对湿度则与自然条件稍有差别。

测定方法:

叶片密度、厚度和细胞间隙体积:用许守民等(1989)的浮力法,有较大改动。每隔两周取较为一致的 6~8 片新成熟叶片,用打孔器均匀打取小圆片,取 10 个小圆片于比重瓶中测定,重复 3 次。

生物量的测定:以相对生长量及各部分干物质量表示,分别于处理前后测量基径和株高,计算相对生长量,实验结束时采下各处理树苗的根、枝干及叶片,70℃烘干到恒重时称重。

叶片全碳、可溶性糖及几种元素的分析:每隔 2 周取样一次,70℃烘干,粉碎过筛,用蒽酮法测定可溶性总糖含量,HPLC 分析可溶性糖组分。硫酸氧化法测定有机碳,消煮法测 N、P、K,原子吸收法测 Ca、Mg,每个样品重复 3 次。表中数值均为几次取样的总平均值。

2 实验结果

2.1 提高 CO₂ 浓度对植株生长和干物质分配的影响

表 1 表明,高 CO₂ 浓度下,荷木和黧蒴总干物质量分别比其对照增加 16.6% 和 26.6%,与 Thomas 等(1991)对棉花的研究结果很相似。总干物质量的增加是根、枝干及叶片干物重均增加的结果。其中以根的增加量最大,分别为 25% 和 48%,由此导致相应的地上部分所占的比例降低,根冠比上升(黧蒴提高 25.7%,荷木提高 32.1%)。高的根冠比意味着高 CO₂ 浓度改变植株干物质分配运输特性,发达的根系有利于水分和矿质元素的吸收,以维持叶片中活跃的代谢活动,并提供高活性的“库”。

表 1 不同 CO₂ 浓度对干物质量及根冠比的影响

Table 1 Effect of CO₂ concentration on dry matter per plant (gDW/plant) and root/shoot

树种 Species	处理 Treatment	枝干重 Branch & trunk	根重 Root	叶 Leaf	总干物重 Total	地上部分 % % of above ground to total	根冠比 Root/shoot
黧蒴	H	34.00	26.90	21.50	80.80	66.70	0.485
<i>C. fissa</i>	L	26.00	18.15	19.69	71.60	71.60	0.397
	H/L	1.308	1.482	1.092	1.266		1.257
荷木	H	26.40	26.36	21.18	78.94	60.30	0.658
<i>S. superba</i>	L	23.90	21.08	18.42	63.40	66.70	0.499
	H/L	1.105	1.250	1.150	1.166		1.321

数据为 9~12 株植物的平均值 Values are means of 9~12 plants for each treatment of each species H: 高 CO₂ 浓度下生长的植株 Plants grown in chamber with high CO₂ L: 空气 CO₂ 浓度下生长的植株 Plants grown in chamber with ambient CO₂

高 CO₂ 浓度下, 鰲蒴在处理 3 个月间植株基茎增加 0.477cm, 相应地, 空气 CO₂ 浓度下基径仅增加 0.434cm, 前者比后者提高 10%。荷树在高 CO₂ 浓度及空气 CO₂ 浓度下, 基径分别增加 0.613cm 和 0.592cm。而对株高而言, 高 CO₂ 浓度下鰲蒴和荷木分别增加 46.2cm 和 41.4cm, 它们的对照则分别为 48.1cm 和 45.6cm。高 CO₂ 浓度下两种树苗株高的增加量小于其对照。由此看来, 高 CO₂ 浓度有促进树木基干增粗, 抑制株高的效应(表 2)。

表 2 不同 CO₂ 浓度对植物基径和株高的影响

Table 2 Effect of CO₂ concentration on basic diameter (D) and height(H) of trees (cm)

树种 Species	处理 Treatment	基径 Basic diameter			株高 Plant height		
		Do	D	D-Do	Ho	H	H-Ho
鰲蒴	H	0.6572	1.1344	0.4772	46.20	92.40	46.20
<i>C. fissa</i>	L	0.6503	1.0842	0.4339	44.40	92.55	48.14
	H/L			1.0998		0.9597	
荷木	H	0.8075	1.4203	0.6131	34.56	76.00	41.44
<i>S. superba</i>	L	0.7921	1.3843	0.5923	36.00	81.56	45.56
	H/L			1.0355		0.9095	

注: 同表 1 Note: see table 1

2.2 提高 CO₂ 浓度对叶片比叶重、密度、厚度和细胞间隙体积的影响

在近 3 个月的试验期间 6 次取样, 叶片密度、厚度及叶肉细胞间隙体积的平均值如表 3 所示。结果表明, 高 CO₂ 浓度增大叶片厚度及密度, 减少叶肉细胞间隙体积, 与其它植物的研究结果一致 (Ackerson *et al.*, 1984; Radoglou *et al.*, 1990; Radoglou *et al.*, 1992)。与鰲蒴相比, 荷木叶片细胞间隙体积较小, 叶片较厚。

表 3 不同 CO₂ 浓度对叶片比叶重、密度、厚度和细胞间隙体积的影响

Table 3 Effect of CO₂ concentration on leaf density, thickness and volume of intercellar spaces

树种 Species	处理 Treatment	密度	厚度	细胞间隙体积/总体积%
		Density × 10 ⁶ g · m ⁻³	Thickness (cm)	Volume of intercellar spaces to total volume
鰲蒴	H	0.849 ± 0.030 *	0.205 ± 0.017	0.250 ± 0.047
<i>C. fissa</i>	L	0.837 ± 0.051	0.187 ± 0.014	0.274 ± 0.052
	H/L	1.014	1.096	0.912
荷木	H	0.921 ± 0.036 *	0.232 ± 0.019	0.140 ± 0.056
<i>S. superba</i>	L	0.882 ± 0.039	0.218 ± 0.022	0.168 ± 0.055
	H/L	1.044	1.064	0.833

数据为 6 次取样的平均值 ± 标准差, * 表示 H 与 L 在 α=0.05 水平上的 t 检验差异显著 Values are mean ± SE for 6 times of sampling. * means difference between H and L is significant at α=0.05 level as determined by a paired t test

对处理期生长成熟的叶片作 5 次测定, 可看出高浓度 CO₂ 增大比叶重(单位叶面积

鲜重), 鰲蒴和荷木的平均比叶重分别增加 5.1% 和 8.9% (表 4)。这也与前人对其它植物的多数研究结果相似。

表 4 不同 CO₂ 浓度对比叶重的影响

Table 4 Effect of CO₂ concentration on leaf specific weight (mgFW/cm²)

树种 Species	处理 Treatment	处 理 天 数 Days after treatment					平均 Average
		24	38	52	65	96	
鰲蒴 <i>C. fissa</i>	H	15.4	15.8	19.0	18.4	18.1	17.3
	L	17.0	15.4	16.9	17.5	15.9	16.5
	H/L						1.051
荷木 <i>S. superba</i>	H	18.4	19.0	22.1	22.9	22.3	20.9
	L	18.2	17.3	19.9	20.7	19.9	19.2
	H/L						1.089

2.3 提高 CO₂ 浓度对鰲蒴叶片有机碳和可溶性糖的影响

由表 5 可见, 不同 CO₂ 处理时期, 高 CO₂ 浓度及空气 CO₂ 浓度下生长的鰲蒴, 其叶片的全碳含量差别不大, 平均为 57.02% 和 57.91%, 前者比后者略低(1.5%)。而在恢复期, 两者几无差别。

高 CO₂ 浓度和一般 CO₂ 浓度下, 叶片可溶性糖总含量分别为 6.64% 和 6.97%, 高 CO₂ 浓度仅降低了可溶性总糖含量 4.7%。计算可溶性糖占全碳的比例表明, 高 CO₂ 浓度下生长的鰲蒴此一比例也略为降低。即使植株随后在空气 CO₂ 浓度下恢复 21 天, 叶片中可溶性糖/全碳比值仍较低。然而, 如果将可溶性糖和全碳含量换算成以单位面积鲜样含量表示, 则得到不同的结果, 高 CO₂ 浓度下鰲蒴叶片全碳和可溶性糖含量分别比其对照提高 11% 和 13%。

表 5 不同 CO₂ 浓度下生长的鰲蒴叶片全碳和可溶性糖含量变化

Table 5 Changes of contents of total leaf carbon and soluble sugar in leaves of *C. fissa* grown at elevated CO₂ concentration

处理 Treatment	处理期 During treatment			恢复 21 天 Recovery for 21 days		
	全碳 % Total carbon	可溶性糖 % Soluble sugar	Sugar/TC	全碳 % Total carbon	可溶性糖 % Soluble sugar	Sugar/TC
H	57.02±1.80 *	6.64±1.07	0.115	56.56	6.25	0.110
L	57.91±1.74	6.97±0.57	0.122	56.69	7.30	0.129

数据为 9 次取样的平均值±标准差, * 表示 H 与 L 在 $\alpha=0.05$ 水平上的 t 检验差异显著 Values are mean±SE for 9 times of sampling. * means difference between H and L is significant at $\alpha=0.05$ level as determined by a paired t test

用 HPLC 进一步分析可溶性糖组分, 得 6 个组分, 其中已知的 3 种糖为果糖、葡萄糖及蔗糖。高 CO₂ 浓度下生长的叶片的这 3 种糖皆低于其对照。如表 6 所示。

表 6 藜蒿叶片 3 种可溶性糖含量的变化

Table 6 Changes of contents of three kinds of soluble sugar from leaves of *C. fissa* at CO₂ enrichment (mg/g DW)

取样时间 Sampling time	处理 Treatment	果糖 Fructose	葡萄糖 Glucose	蔗糖 Sucrose	总和 Total
9/8	H	47.9	17.6	7.9	73.4
	L	94.0	36.9	9.9	140.8
	H/L	0.51	0.48	0.79	0.52
24/8	H	71.5	30.3	10.4	112.2
	L	93.0	42.9	19.3	155.2
	H/L	0.77	0.71	0.54	0.72

2.4 提高 CO₂ 浓度对叶片全氮、磷、钾、钙、镁的影响

高 CO₂ 浓度及空气 CO₂ 浓度下生长的藜蒿叶片干样的全氮含量分别为 0.936% 和 1.08%，相应地 N/C 分别为 0.014 和 0.017。同样以单位干物质含量表示，高 CO₂ 浓度下全氮含量及 N/C 比分别比对照降低 13.3% 和 17.7%。可见高 CO₂ 浓度明显降低了植物叶片的含氮量和 N/C 比(表 7)。

表 7 不同 CO₂ 浓度下生长的藜蒿叶片全氮、磷、钾、钙、镁含量的变化Table 7 Changes of contents of leaf total N, P, K, Ca and Mg of *C. fissa* at elevated CO₂ (mg/g DW)

时间 Period	取样次数 Sample times (n)	处理 Treatment	N	P	K	Ca	Mg
处理期 Treatment	9	H	9.36±1.68*	0.90±0.06*	54.46±3.85*	22.40±3.04	9.48±1.31*
\ period	9	L	10.77±1.18	0.97±0.05	56.97±2.51	22.67±2.55	11.25±1.81
		H/L	0.869	0.928	0.956	0.988	0.843
恢复期 Recovery	5	H	7.04±1.03	0.92±0.08	60.91±6.53	15.08±3.68	11.37±2.62
period	5	L	8.04±1.10	0.93±0.11	58.94±10.5	15.00±3.35	10.68±1.90
		H/L	0.876	0.989	1.033	1.005	1.068

数据为 n 次取样的平均值±标准差，* 表示 H 与 L 在 $\alpha=0.05$ 水平上的 t 检验差异显著 Values are mean±SE for n times of sampling. * means difference between H and L is significant at $\alpha=0.05$ level as determined by a paired t test

Porter (1984) 报告大豆叶片在提高 1 倍的 CO₂ 浓度下，全磷、钾、钙、镁含量降低 25%。本文中，高 CO₂ 浓度下生长的藜蒿叶片中这 4 种元素的含量有不同的变化。不论在处理期还是恢复期，全钙含量皆与对照无明显差异。全钾、镁、磷则在处理期分别比对照降低 4.4%、14.3%、7.5%，转移到自然状态下适应一段时间后，含量有所回升。

Ehleringer 和 Lin 等(1986)曾经分析生长于鼎湖山自然保护区中不同地点的 10 种植物叶片矿质元素含量，也发现受生长点不同的光照条件的影响，N 和 Mg 含量变化较大。从这些结果看来，氮与镁是叶片中对环境因子变化的响应较为敏感的元素。

3 讨 论

综合全文所得的结果可见,在 500 μ L⁻¹的高 CO₂ 处理 3 个月中,黧蒴和荷木总干物质质量、生长量、以及叶片的一些成分和特性都发生了变化。关于提高 CO₂ 浓度对植物生长的影响,有共同的趋势,即增加干物质质量,但不同植物种类增加的幅度有很大变化(Hocking *et al.*, 1991; Norby *et al.*, 1986; Wong 1979),干物质在不同器官中分配的比例也有所差异(Conroy *et al.*, 1990)。一般认为,根的生长不受限制时,分配到根中的比例最大,根冠比提高。与前人的研究结果相似,本文中,高 CO₂ 浓度下生长的黧蒴和荷木整个植株干物质重增加 16.6%~26.6%,以根增加的比例最大(25%~48%),可能是因为所用材料为幼苗,栽用的盆较大,实验过程中根的生长不受限制。这与光合速率提高 79%~95%(另文报道)相一致。根冠比的不同说明了碳素分配形式的改变。根冠比提高为植物提供了高活性的“库”,促使叶片中的同化产物向根部运输,减少光合作用非气孔因素的限制。作为碳水化合物运输主要形式的蔗糖等在叶片中含量较低,也可能是高 CO₂ 浓度下叶片中的同化产物积极向根茎转移之故。此外,黧蒴和荷木生物量的变化有一定的差异,进一步说明了不同植物由于生理生态特性的差异,它们对提高 CO₂ 浓度的响应也存在着种间差异。

高 CO₂ 浓度下,C₃ 植物叶片碳水化合物获得量的增加,常使叶面积增大,比叶重增加。Eamus 等(1993)认为高 CO₂ 浓度下干重的增加比例比叶面积增加的比例大。很多植物比叶重的增加来源于叶片中积累的大量淀粉,即非结构性碳水化合物。本文中也观察到了一些与叶片形态结构有关特性的变化,包括叶片厚度、密度和比叶重的增加及叶肉细胞间隙体积的减少。把单位干物质的全碳含量换算成以单位叶面积含量表示,则高 CO₂ 浓度下黧蒴叶片的全碳含量比对照提高 13%,这个结果支持了比叶重量来源于叶片中积累大量碳水化合物的观点。此外,高 CO₂ 浓度下,本文两个实验树种的基径增大而株高降低,类似于 Conroy(1990)等所提到的顶端优势受到抑制现象。

可溶性糖是叶片光合作用的早期产物,以单位叶面积为基数表示的可溶性糖含量及以单株为单位的叶片可溶性糖总量(可溶性糖% \times 叶片 DW/株)在高 CO₂ 浓度下较高,与单位叶面积的高光合速率一致。据此,进一步佐证了我们得出的(韦彩妙等,1996)关于黧蒴在长期 CO₂ 浓度中未出现光合作用“下调”的结论。

参 考 文 献

- 韦彩妙、林植芳、孔国辉,1996:提高 CO₂ 对两种亚热带树苗光合作用的影响,植物学报,38(8).
- 许守民、阎秀峰、梁秀英,1989:应用浮力法测定叶片厚度、密度及内部空间体积,植物生理学通讯,(5)58~61.
- Ackerson RC., Havelka UD., Boyle BG., 1984: E-CO₂ enrichment effects on soybean physiology. 1. Effects of stage-specific CO₂ exposure. *Crop Sci.* 24:1150~1154.
- Conroy JP., Nilham PJ., Mzur M., 1990: Growth, dry weight partitioning and wood properties of *Pinus radiata* D. Don after 2 years of CO₂ enrichment. *Plant, Cell Environ.* 13:329~337.
- Drake BG., Leadley PW., 1991: Canopy photosynthesis of crops and native plant communities exposed to long-term elevated CO₂. *Plant, Cell Environ.* 14:853~860.
- Eamus D., Berryman CA., Dduff GA., 1993: Assimilation, stomatal conductance, specific leaf area and

- chlorophyll responses to elevated CO₂ of *Maranthes corymbosa*, a tropical monsoon rain forest species. *Aust. J. Plant Physiol.* **20**:741~755.
- Ehleringer FR., Field CB., Lin ZF *et al.*, 1986; Leaf carbon isotope and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline. *Oecologia*, **70**:520~526.
- Hocking PJ., Meyer CP., 1991; Effects of CO₂ enrichment and nitrogen in wheat and maize. *Aust. J. Plant Physiol.* **18**:339~356.
- Norby RJ., O'Neill EG., Lexmore RJ. 1986. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient-poor soil. *Plant physiol.* **82**:83~89.
- Porter MA., Grodzinski B., 1984; Acclimation to high CO₂ in bean carbonic anhydrase and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase. *Plant Physiol.* **74**:413~416.
- Radoglou KM., Jarvis PG., 1990; Effects of CO₂ enrichment on four Poplar clones. I. Growth and anatomy. *Annals Bot.* **65**:617~626.
- Radoglou KM., Jarvis PG., 1992; The effect of CO₂ enrichment and nutrient supply on growth, morphology and anatomy of *Paselous valgsris* seedling, *Annals Bot.* **70**:245~256.
- Thomas RB., Strain BR., 1991; Root restriction as a factor in photosynthetic acclimation of cotton seedlings grown in elevated carbon dioxide. *Plant Physiol.* **96**:627~634.

EFFECTS OF ELEVATED [CO₂] ON DRY MATTER AND LEAF CHARACTERS OF TWO SUBTROPICAL SEEDLINGS

Wei Cai-miao Lin Zhi-fang Kong Guo-hui

(*South China Institute of Botany, Guangzhou 510650*)

Abstract

The biomass and the some leaf characters in the seedlings of two dominant tree species in Dinghushan forests were studied under long-term elevated [CO₂] conditions. Potted seedlings of *Castanopsis fissa* and *Schima superba* were grown in semi-open top chambers with ambient (350 $\mu\text{l. l}^{-1}$) and superambient (500 $\mu\text{l. l}^{-1}$) [CO₂] under natural light. With increasing [CO₂], the total dry matter of whole plant increased by 16.6%~26.6%, and both the ratios of underground to total weight and the root/shoot ratio increased. Whereas, the increase in stem diameter of the basic part and the decrease of plant height were also observed under [CO₂] enrichment. In addition, the increase of leaf density, leaf thickness and specific leaf weight were associated with the decline of internal space volume. When expressed on dry weight basis, the contents of total nitrogen, Mg, fructose, glucose and sucrose as well as the N/C ratio of leaf of *C. fissa* reduced obviously by elevated [CO₂], but no obvious change in total carbon, soluble sugar, Ca, P and K was observed.

Key words Elevated [CO₂], *Castanopsis fissa*, *Schima superba*, Biomass, Leaf character