

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2017.01.010

## 6 种草本植物对“过去—现在—未来” CO<sub>2</sub> 浓度的生长响应<sup>①</sup>

梁千慧<sup>1</sup>, 刘锦春<sup>1</sup>, 高凯敏<sup>1</sup>, Johannes H. C. Cornelissen<sup>2</sup>

1. 三峡库区生态环境教育部重点实验室/重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室/西南大学 生命科学学院, 重庆 400715;
2. Department of Systems Ecology, Institute of Ecological Science, VU University Amsterdam, De Boelelaan 1085, 1081 HV Amsterdam, the Netherlands

**摘要:** 以 6 种草本植物泥胡菜 *Hemistepta lyrata*, 网果酸模 *Rumex chalepensis*, 野豌豆 *Vicia Sepium*, 藜 *Chenopodium album*, 风轮菜 *Clinopodium chinense* 和玉米石 *Sedum album* 为研究对象, 利用步入式 CO<sub>2</sub> 浓度控制生长室模拟研究了“过去(150 μmol/mol)—现在(400 μmol/mol)—将来(700 μmol/mol)”CO<sub>2</sub> 浓度对植物生长特性的影响。结果表明: CO<sub>2</sub> 浓度升高刺激了 6 种植物的总生物量和相对生长速率, 但 CO<sub>2</sub> 浓度从过去的低浓度升高到目前浓度水平时, 其升高幅度大于 CO<sub>2</sub> 浓度从目前浓度升高到将来浓度水平。在过去水平下 CO<sub>2</sub> 浓度升高刺激了 6 种植物的根质量分数, 但将来水平下 CO<sub>2</sub> 浓度升高对 6 种植物的根质量分数没有产生显著性影响。研究结果表明植物对过去 CO<sub>2</sub> 浓度的适应性响应会抑制植物对将来 CO<sub>2</sub> 浓度的生长响应, 但不同物种之间存在差异。该研究结果有助于理解草本植物在未来气候变化下的响应, 为评估和预测全球气候变化对植物的生理生态影响提供理论依据。

**关键词:** CO<sub>2</sub> 浓度; 生物量; 相对生长速率; 进化; 全球气候变化

**中图分类号:** Q945

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1673-9868(2017)01-0061-08

陆生植物进化时期, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度发生了剧烈变化。在上新世晚期(the Late Pliocene), 大气中的 CO<sub>2</sub> 浓度为 150 μmol/mol, 是有记载以来的最低浓度, 在 18 000~20 000 年前的末次冰河时期(LGM), 大气中 CO<sub>2</sub> 的浓度保持在 180~190 μmol/mol 之间; 到工业革命前, CO<sub>2</sub> 浓度升高到了 270 μmol/mol<sup>[1]</sup>。随着工业活动的增加、化石燃料的燃烧和森林的大量砍伐, 最近 200 年 CO<sub>2</sub> 浓度急剧上升, 目前大约为 400 μmol/mol, 并预计还将继续上升, 在 2 100 年可能达到 700 μmol/mol<sup>[2-4]</sup>。

由于大气 CO<sub>2</sub> 浓度是植物光合作用底物, CO<sub>2</sub> 浓度的急剧变化必然对植物的生长、发育和繁殖产生重大影响, 从而影响植物生产力, 决定群落结构和陆地生态系统功能<sup>[2,5]</sup>。由于近年来 CO<sub>2</sub> 浓度急剧升高, 大量的研究关注了大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高是否或者如何影响了植物、群落及生态系统生产力<sup>[6-13]</sup>。地质历史时期的低 CO<sub>2</sub> 浓度, 对植物进化产生重要影响, 其中 LGM 时期被认为是限制植物生长和生理功能的一个重要时期<sup>[14-16]</sup>。Cunniff 等<sup>[17]</sup>研究表明, LGM 时期谷物进化受到了低 CO<sub>2</sub> 浓度的极大限制。现代 C<sub>3</sub> 植物在模拟 LGM 时期的低 CO<sub>2</sub> 浓度下生长, 光合和生物量生产下降 40%~70%<sup>[2,18]</sup>, 存活率下降 20%~30%<sup>[19]</sup>, 甚至导致不能繁殖<sup>[15]</sup>。基于树木年轮, 通过碳同位素技术比较研究美国加州南部拉布雷亚沥青坑(La Brea tar pits)冰期子遗和现代刺柏 *Juniperus* 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>i</sub>)及胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和大气 CO<sub>2</sub> 浓度比例(C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>)得出直接证据: 冰河时期植物生理特征受到低 CO<sub>2</sub> 浓度的限制显著<sup>[20]</sup>。

① 收稿日期: 2015-11-28

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31500399); 教育部第 49 批留学回国人员科研启动基金资助项目。

作者简介: 梁千慧(1988-), 女, 内蒙古赤峰人, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态学研究。

通信作者: 刘锦春, 副教授, 硕士研究生导师。

尽管地质史上低 CO<sub>2</sub> 浓度对植物个体<sup>[15,18-19,21]</sup>、群落种类组成<sup>[21-23]</sup>、植被分布<sup>[24]</sup>及生态系统功能<sup>[25-28]</sup>等也产生了重要影响,甚至影响了早期人类文明和农业的起源<sup>[29]</sup>,但目前对低 CO<sub>2</sub> 浓度的影响研究还比较少. Ward 等<sup>[3]</sup>研究了在末次冰河时期低 CO<sub>2</sub> 浓度对 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物生理和生长的影响; Gergart 等<sup>[1]</sup>对末次冰河时期低 CO<sub>2</sub> 浓度对植物的影响进行了全面综述,包括研究方法,低浓度对植物个体生物量产生、分配、生殖和生存的影响等. Sage 等<sup>[2]</sup>研究了植物对过去 CO<sub>2</sub> 浓度的响应,并指出低 CO<sub>2</sub> 浓度可能是植物进化的“过滤器”(filter). 有极少研究关注了植物对冰河时期、前工业革命时期、当前和将来整个 CO<sub>2</sub> 浓度连续变化的响应,发现当 CO<sub>2</sub> 浓度从冰河时期升高到目前浓度时,其生长的增加幅度远远大于从目前浓度升高到本世纪末可预测的浓度<sup>[30-31]</sup>. 研究者通过 meta 分析,也发现高 CO<sub>2</sub> 浓度 (>500 μmol/mol)确实增加了植物的光合作用和生物量. 然而,增加幅度仅为 10%~20%,远远低于预测的 50%左右<sup>[32-34]</sup>. 因此,冰河时期 CO<sub>2</sub> 浓度的微小改变可能会对植物的生物量产生很大影响<sup>[1]</sup>,而在“未来”时间尺度上高 CO<sub>2</sub> 浓度的改变对植物的影响可能会下降.

本研究提出以下假设:现代植物在过去低 CO<sub>2</sub> 浓度下,其生长将受到极大限制,这种限制却为适应将来高 CO<sub>2</sub> 浓度提供可能,也即植物对过去低 CO<sub>2</sub> 浓度的极度适应将限制其对将来高 CO<sub>2</sub> 浓度的响应. 由于一年生草本植物生长速率较快,对 CO<sub>2</sub> 浓度等环境因子变化十分敏感,能够快速而客观地表达植物与外部环境的相互关系<sup>[35]</sup>,本研究选择 6 种常见草本植物,通过模拟“过去、现在和未来”CO<sub>2</sub> 浓度,探讨其生物量积累和分配对不同 CO<sub>2</sub> 浓度的响应,研究植物对过去 CO<sub>2</sub> 浓度的响应和对将来 CO<sub>2</sub> 浓度的响应之间的关系.

## 1 材料与方 法

实验在荷兰乌特勒支大学特制的步入式 CO<sub>2</sub> 浓度控制生长室内完成. 以 6 种常见的一年生草本植物泥胡菜 *Hemistepta lyrata*、网果酸模 *Rumex chalepensis*、野豌豆 *Vicia Sepium*、藜 *Chenopodium album*、风轮菜 *Clinopodium chinense* 和玉米石 *Sedum album* 为研究材料. 所有种子收集于 2011 年中国重庆地区. 2012 年 3 月 15 日在当前 CO<sub>2</sub> 浓度(400 μmol/mol)生长室下进行发芽,出苗后每个物种选取长势基本一致的 32 株幼苗分成 3 组移栽于 0.4 L 内盛等量沙子的花盆中,置于 3 个不同的 CO<sub>2</sub> 生长室(Reftech, Sassenheim, The Netherlands; 见 <http://www.reftech.nl/>): 3 个 CO<sub>2</sub> 生长室内 CO<sub>2</sub> 浓度分别设定为 150 μmol/mol(代表过去冰河时期的低 CO<sub>2</sub> 浓度,实测浓度在 150~180 μmol/mol 间波动)、400 μmol/mol(代表当前 CO<sub>2</sub> 浓度,实测浓度在 400~420 μmol/mol 间波动)和 700 μmol/mol(代表可预测的将来高 CO<sub>2</sub> 浓度,实测浓度在 700~750 μmol/mol 间波动). CO<sub>2</sub> 浓度由红外气体分析仪连续跟踪测定. 低 CO<sub>2</sub> 浓度生长室内的低 CO<sub>2</sub> 浓度由分子筛滤技术控制,筛滤器由 CMC Instruments GmbH 制造(type PG 1500 L, Eschborn, Germany). 高 CO<sub>2</sub> 浓度由气罐往生长室内添加控制. 为了不影响生长室内的 CO<sub>2</sub> 浓度水平,进入生长室内的研究人员必须佩戴自制的 CO<sub>2</sub> 收集器. 每个生长室设置光照条件为 450 μmol/(m<sup>2</sup>·s),光期为 10 h,温度为 25 °C/18 °C,相对湿度为 70%. 温度、相对湿度和光照强度等环境因子均采用电子自动监控,以保证所有生长室内的植物除了 CO<sub>2</sub> 浓度外其他环境因子均保持一致. 每个物种 6 个处理,每个处理 8 个重复. 每 2 d 对幼苗补充一次稀释 2 倍的 Hoagland 营养液,待幼苗第一片真叶完全展开后,对每个物种中的 8 盆进行初始收获. 初始收获后其他的幼苗仍然保持水肥充足.

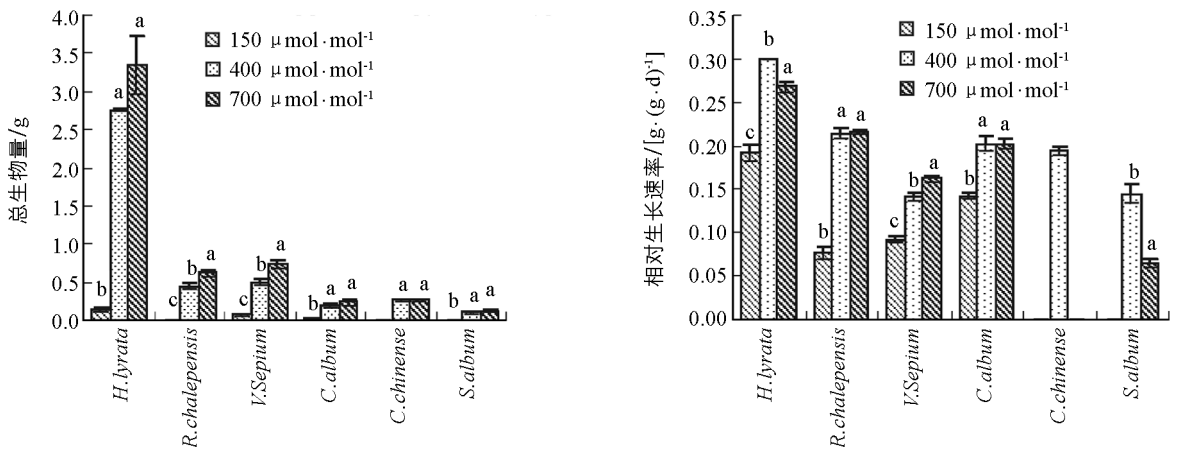
实验处理时间为 3 周. 3 周后分成地上部分和地下部分进行收获,分别称量鲜质量后装入牛皮纸袋,置入烘箱中 105 °C 杀青 15 min,然后在 80 °C 下烘干至恒质量,再称量各部分干质量,进一步计算总生物量(total biomass),根质量分数(Root mass fraction, RMF)=根生物量/总生物量;干物质质量分数(Dry matter content, DMC)=总干质量/总鲜质量;叶干物质质量分数(Leaf dry matter content, LDMC)=总叶干质量/总鲜质量;相对生长速率(Relative growth rate, RGR)=(lnW<sub>2</sub>-lnW<sub>1</sub>)/(T<sub>2</sub>-T<sub>1</sub>)(W<sub>1</sub> 为第一次取样时(T<sub>1</sub>)的植物干质量;W<sub>2</sub> 为第二次取样时(T<sub>2</sub>)的植物干质量).

由于实验结束时,在低 CO<sub>2</sub> 浓度生长室内的 8 株风轮菜全部死亡,玉米石死亡 5 株,存活的 3 株植物也极小,因而这 2 个物种在低 CO<sub>2</sub> 浓度下的数据无法进行数据统计分析. 本研究只针对其他 4 个物种,利用 SPSS20.0 进行不同 CO<sub>2</sub> 浓度和不同物种间双因素显著性分析,同时将所有参数对不同 CO<sub>2</sub> 浓度升高阶段的响应幅度进行独立样本 *t* 检验.

## 2 结果分析

### 2.1 生物量

6 种草本植物的生物量均随 CO<sub>2</sub> 浓度升高呈现出增加的趋势(图 1). 网果酸模和野豌豆随 CO<sub>2</sub> 浓度升高, 生物量显著性增加; 泥湖菜和藜和玉米石在 CO<sub>2</sub> 浓度升高过程中, 其生物量都有所增加, 但其生物量在 CO<sub>2</sub> 浓度从当前 400 μmol/mol 升高到未来 700 μmol/mol 的过程中未达到显著水平. 当 CO<sub>2</sub> 浓度从过去 150 μmol/mol 升高到当前 400 μmol/mol 时, 泥胡菜、网果酸模、野豌豆和藜的增加幅度分别为 94.9%, 97.7%, 86.3% 和 90.1%; 但当 CO<sub>2</sub> 浓度从当前 400 μmol/mol 升高到将来可预测的 700 μmol/mol 时, 其增加幅度降低为 17.6%, 27.9%, 33.0% 和 21.6%, 且 2 组响应幅度之间差异具有统计学意义(表 1). 可见, CO<sub>2</sub> 浓度从过去低 CO<sub>2</sub> 浓度升高到目前 CO<sub>2</sub> 浓度时的刺激作用远大于从目前到将来 CO<sub>2</sub> 浓度. 双因素方差表明, 生物量在物种和 CO<sub>2</sub> 浓度处理间存在显著的交互作用(表 2).



*H. lyrata*: 泥湖菜; *R. chalepensis*: 网果酸模; *V. Sepium*: 野豌豆; *C. album*: 藜; *C. chinense*: 风轮菜; *S. album*: 玉米石.

柱上小写字母表示不同 CO<sub>2</sub> 浓度处理下差异具有统计学意义(p<0.05).

图 1 不同 CO<sub>2</sub> 浓度对 6 种草本植物生物量和相对生长速率的影响(平均值±标准误)

表 1 6 种草本植物在不同 CO<sub>2</sub> 浓度升高阶段的响应幅度

%

指标	响应阶段/ (μmol·mol <sup>-1</sup> )	物 种					
		<i>H. lyrata</i>	<i>R. chalepensis</i>	<i>V. Sepium</i>	<i>C. album</i>	<i>C. chinense</i>	<i>S. album</i>
生物量	150~400	94.9	97.7	86.3	90.1	—	97.2
	400~700	17.6	27.9	33.0	21.6	0.3	14.9
相对生长速率	150~400	36.0	63.7	35.2	29.7	—	—
	400~700	-11.5	0.9	13.1	-0.1	—	-122.6
叶干物质质量分数	150~400	17.4	4.5	13.3	21.7	—	31.6
	400~700	26.7	10.9	8.9	14.2	3.9	-7.5
总干物质质量分数	150~400	-42.7	8.0	2.3	20.4	—	32.7
	400~700	-15.1	9.8	1.2	30.4	-1.3	-8.4
根质量分数	150~400	71.9	62.7	-3.2	17.5	—	53.6
	400~700	34.6	1.4	9.7	10	-0.2	3.0

表 2 4 个草本植物对不同 CO<sub>2</sub> 浓度响应的双因素方差分析

%

方差来源	自由度	F 值				
		生物量	相对生长速率	叶干物质质量分数	干物质质量分数	根质量分数
物种	3	106.613**	227.520**	54.582**	4 562.816**	62.837**
CO <sub>2</sub>	2	66.725**	281.457**	26.296**	83.333**	14.259**
物种×CO <sub>2</sub>	6	23.810**	15.801**	1.972**	179.016**	6.147**

注: \*\* 表示差异极具有统计学意义(p<0.01).

## 2.2 相对生长速率

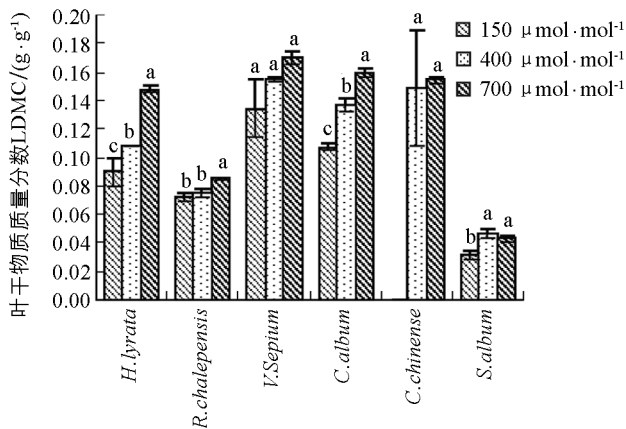
野豌豆的相对生长速率随 CO<sub>2</sub> 浓度升高呈显著增加的趋势,网果酸模的相对生长速率随 CO<sub>2</sub> 浓度从过去 150 μmol/mol 升高到当前 400 μmol/mol 阶段呈显著性增加趋势,且 2 物种 CO<sub>2</sub> 浓度从过去 150 μmol/mol 升高到当前 400 μmol/mol 时增加幅度显著大于 CO<sub>2</sub> 浓度从现在 400 μmol/mol 升高到将来 700 μmol/mol; 泥胡菜和藜的相对生长速率在 CO<sub>2</sub> 浓度从过去 150 μmol/mol 升高到当前 400 μmol/mol 时显著增加,但当 CO<sub>2</sub> 浓度从现在 400 μmol/mol 升高到将来 700 μmol/mol 时,出现了下降趋势;玉米石的相对生长速率在 CO<sub>2</sub> 浓度从现在 400 μmol/mol 升高到将来 700 μmol/mol 时也显著下降(图 1, 表 1)。方差分析表明,相对生长速率在不同物种间差异具有统计学意义,且在不同物种和 CO<sub>2</sub> 浓度处理间存在显著的交互作用(表 2)。

## 2.3 根质量分数

6 种草本植物的根质量分数均随 CO<sub>2</sub> 浓度升高呈现出增加的趋势(图 2)。除了野豌豆,泥胡菜、网果酸模、藜和玉米石这 4 种植物对过去 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应幅度显著大于对将来 CO<sub>2</sub> 浓度的升高响应幅度(图 2, 表 1)。野豌豆在 CO<sub>2</sub> 浓度从 150 μmol/mol 升高到 700 μmol/mol 时,其根质量分数仍然出现了升高的趋势(图 2, 表 1)。同样,根质量分数在不同物种间差异具有统计学意义,且在不同物种和 CO<sub>2</sub> 浓度处理间存在显著的交互作用(表 2)。

## 2.4 叶干物质质量分数和总干物质质量分数

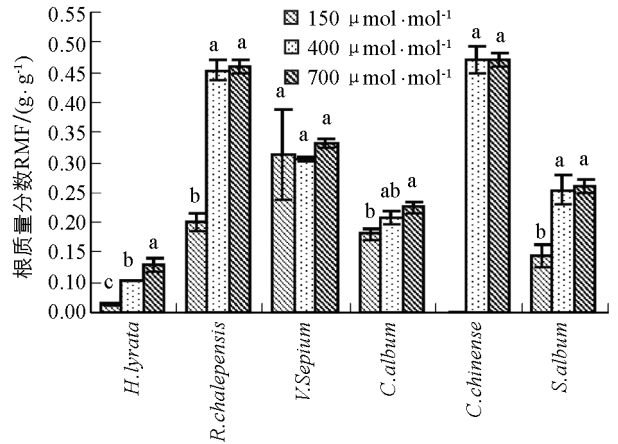
除了玉米石,CO<sub>2</sub> 浓度升高总体上促进了其他 5 种植物叶干物质质量分数的增加,但不同物种对不同 CO<sub>2</sub> 浓度升高幅度的响应并不一致(图 3, 表 1)。对于泥胡菜和网果酸模,叶干物质质量分数对 CO<sub>2</sub> 浓度从过去 150 μmol/mol 升高到当前 400 μmol/mol 时的响应幅度显著小于从当前 400 μmol/mol 升高到未来的 700 μmol/mol,而野豌豆和藜出现了相反的趋势,但野豌豆的叶干物质质量分数随 CO<sub>2</sub> 浓度升高的差异不具有统计学意义;在玉米石中,叶干物质质量分数对将来 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应出现负效应(图 3, 表 1)。



柱上小写字母表示不同 CO<sub>2</sub> 浓度处理下差异具有统计学意义 ( $p < 0.05$ )。

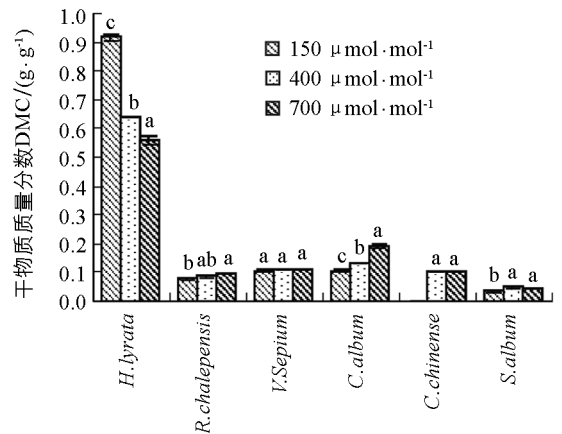
图 3 不同 CO<sub>2</sub> 浓度对 6 种草本植物的叶干物质质量分数和总干物质质量分数的影响(平均值±标准误)

CO<sub>2</sub> 浓度升高促进了网果酸模、野豌豆和藜总干物质质量分数增加,但在网果酸模和藜这 2 个物种中,总干物质质量分数对过去 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应幅度显著小于对将来 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应,而野豌豆对不同 CO<sub>2</sub> 浓度升高阶段的响应并没有显著差异;泥胡菜的总干物质质量分数随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高出现了降低的趋势,玉米石总干物质质量分数在过去 CO<sub>2</sub> 浓度升高阶段出现了增加趋势,而在将来 CO<sub>2</sub> 浓度升



柱上小写字母表示不同 CO<sub>2</sub> 浓度处理下差异具有统计学意义 ( $p < 0.05$ )。

图 2 不同 CO<sub>2</sub> 浓度对 6 种草本植物根质量分数的影响(平均值±标准误)



柱上小写字母表示不同 CO<sub>2</sub> 浓度处理下差异具有统计学意义 ( $p < 0.05$ )。

图 3 不同 CO<sub>2</sub> 浓度对 6 种草本植物的叶干物质质量分数和总干物质质量分数的影响(平均值±标准误)



高阶阶段出现了降低趋势(图 3, 表 1). 方差分析表明, 叶干物质质量分数和总干物质质量分数在不同物种间存在差异具有统计学意义, 且在不同物种和 CO<sub>2</sub> 浓度处理间存在着显著的交互作用(表 2).

### 3 讨论与结论

植被生物量是植物碳蓄积的重要组成部分, 反映植被生长状况及当地自然环境的变化情况. CO<sub>2</sub> 浓度升高会增加植物的生物量, 具有重要的“施肥效应”<sup>[36-37]</sup>. 如 CO<sub>2</sub> 浓度升高使山羊草和大麦的生物量平均提高 40%<sup>[2]</sup>; 使大豆的生物量增加 40%, 种子产量提高 30%<sup>[38]</sup>. 植物在低 CO<sub>2</sub> 浓度下具有较低的生物量积累. 在低 CO<sub>2</sub> 浓度下, 有限的 C 资源必然会限制光合作用的羧化反应、增加光呼吸、限制植物的生长, 从而降低生物量生产<sup>[18, 38]</sup>. 已有研究表明, 当 CO<sub>2</sub> 浓度从目前的 350~380 μmol/mol 降低到 180~220 μmol/mol 时(其他条件均适宜), 现代 C<sub>3</sub> 植物的生物量降低幅度为 40%~70%, 平均生物量降低 50%. 如果 CO<sub>2</sub> 浓度继续下降至 150 μmol/mol, 一年生 C<sub>3</sub> 植物苘麻 *Abutilon theophrasti* 的生物量甚至降低 92%<sup>[15]</sup>. 在本研究中, CO<sub>2</sub> 浓度升高增加了 6 种草本植物的生物量, 说明 CO<sub>2</sub> 浓度升高确实具有显著的肥效作用. 然而, 当 CO<sub>2</sub> 浓度从过去 150 μmol/mol 升高到当前 400 μmol/mol 时, 其生物量的增加远远超过从当前 400 μmol/mol 升高到将来的 700 μmol/mol, 且这 2 个阶段的升高幅度呈相反趋势, 即在过去低 CO<sub>2</sub> 浓度下受抑制越严重的物种在将来 CO<sub>2</sub> 浓度升高时受到的刺激作用越大. Ward 等<sup>[39]</sup> 的研究也发现拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 对低 CO<sub>2</sub> 浓度的响应大于对高 CO<sub>2</sub> 浓度的响应, 可能是植物对光合作用的负反馈限制了碳的获取. Sage 等<sup>[2]</sup> 也指出, 植物对低 CO<sub>2</sub> 浓度响应时碳受到的限制可能会改变植物对外界环境的忍受限度, 从而影响植物对未来 CO<sub>2</sub> 浓度的响应. 这个结果一定程度上证实了我们的假设, 即植物对过去低 CO<sub>2</sub> 浓度的极度适应将限制其对将来高 CO<sub>2</sub> 浓度的响应.

相对生长速率(RGR)是指单位时间内植物干质量的增加量占原有数量的比值, 可作为植株生长能力的指标. 高 CO<sub>2</sub> 浓度通常会促进植物生长, 植物具有较高的相对生长速率; 在低 CO<sub>2</sub> 浓度下植物的净同化速率(NAR: 即每单位时间每单位叶面积的生物量变化)降低, 叶面积比(LAR: 总叶面积与总生物量的比)增加, 因此具有较低的相对生长速率. 在本研究中, 网果酸模和野豌豆的相对生长速率均随 CO<sub>2</sub> 浓度升高一直呈增加的趋势, 这与 Dippery 等<sup>[15]</sup> 对苘麻短时间的研究结果相似, 主要由 NAR 的变化所致<sup>[15]</sup>. 泥湖菜和藜的相对生长速率在 CO<sub>2</sub> 浓度从过去 150 μmol/mol 升高到当前 400 μmol/mol 时显著增加, 但当 CO<sub>2</sub> 浓度从现在 400 μmol/mol 升高到将来 700 μmol/mol 时, 出现了下降趋势, 玉米石也同样出现了下降趋势. Celia 等<sup>[40]</sup> 在不同 CO<sub>2</sub> 浓度下对野胡萝卜相对生长速率进行研究时也得出了相似的结果, 当 CO<sub>2</sub> 浓度升高到 600 μmol/mol 时, 野胡萝卜相对生长速率比 CO<sub>2</sub> 浓度为 200 μmol/mol 和 330 μmol/mol 时更低. 这一结果也出现在其他物种中<sup>[15, 40]</sup>. 这可能是这几种植物对碳、氮的摄取比例不一致, 植物体内资源分布不平衡所致<sup>[40]</sup>. 但是这 3 种植物的生物量并没有明显地降低, 这与其初始取样时植株较大有关.

根质量分数(RMF)反映的是植物对根系资源分配的比例, 是植物适应不同环境条件的重要途径. 在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的条件下, 根质量分数通常增加. 根质量分数的增加可通过两方面实现: 一方面通过减少地上部生长以减少对所需养分和水分的需求; 另一方面通过增加根系生长以便吸收更多的养分和水分满足地上部适应不同环境的需求. 在本实验中, 当 CO<sub>2</sub> 浓度从 150 μmol/mol 升高到 400 μmol/mol 时, 所有物种的根质量分数总体上均随 CO<sub>2</sub> 浓度升高而增加, 说明随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高, 植物光合底物 C 源变得充足, 因此植物将更多的营养物质分配给地下部分, 从而有利于土壤中水分和养分的吸收, 以满足植物对水分和养分的需求<sup>[15]</sup>. 然而, 当 CO<sub>2</sub> 浓度从 400 μmol/mol 升高到 700 μmol/mol 时, 除了泥湖菜, 其他植物的根质量分数却并没有显著增加. 可能原因是这些植物在水分较好和 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下, 地上部分由于 C 充足生长速度过快, 超过了地下根系的生长, 尽管水肥的需求增加, 但仍然导致根质量分数的降低.

干物质质量分数(DMC)是反映植物获取资源能力的指标, 表示为植物干质量和植物鲜质量的比值, 可反映植物生态行为的差异<sup>[41]</sup>. 高浓度 CO<sub>2</sub> 会影响植物体内碳水化合物的平衡, 当碳水化合物的“汇”规模较

小或碳水化合物传输受到限制,则可能会因为过多碳水化合物在叶片中积累,可溶性糖质量分数增多,使叶片干物质质量分数增加;而在低 CO<sub>2</sub> 浓度下,植物受 C 源限制,光合作用减弱,干物质积累减小.在本研究结果中,除泥胡菜以外,其他植物的叶片和总干物质质量分数总体上均随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而增加,说明 CO<sub>2</sub> 浓度升高刺激了植物光合物质的积累,也有利于叶片中淀粉的积累<sup>[42]</sup>.但就泥胡菜而言,其叶干物质质量分数随 CO<sub>2</sub> 浓度升高逐渐增加,但总干物质质量分数与此相反,随 CO<sub>2</sub> 浓度升高反而出现了下降的趋势,说明植物的根系干物质随 CO<sub>2</sub> 浓度升高有很大程度的降低.

CO<sub>2</sub> 浓度升高刺激了 6 种草本植物的生物量积累,即 CO<sub>2</sub> 浓度升高具有一般的“肥效”作用.但是这 6 种草本植物对代表不同地质历史时期内的 CO<sub>2</sub> 浓度升高具有不同的响应幅度:生物量和相对生长速率在过去时间内随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高而升高的幅度远远大于将来时间内的升高幅度,根系生物量的分配在过去时期内随着 CO<sub>2</sub> 浓度升高会显著升高,但在将来时间内并没有随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而显著升高.叶干物质质量分数和总干物质质量分数也出现了不一致的响应.研究结果一定程度证实植物对过去低 CO<sub>2</sub> 浓度的极度适应将限制其对将来高 CO<sub>2</sub> 浓度的响应.

### 参考文献:

- [1] GERHART L M, WARD J K. Plant Responses to Low CO<sub>2</sub> of the Past [J]. *New Phytologist*, 2010, 188(3): 674—695.
- [2] SAGE R F, COLEMAN J R. Effects of Low Atmospheric CO<sub>2</sub> on Plants: More Than a Thing of the Past, *TRENDS in Plant* [J]. *Science*, 2001, 6(1): 18—24.
- [3] WARD J K, MYERS D A, THOMAS R B. Physiological and Growth Responses of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plants to Reduced Temperature When Grown at Low CO<sub>2</sub> of the Last Ice Age [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(11): 1388—1395.
- [4] 蒋高明. 全球大气二氧化碳浓度升高对植物的影响 [J]. *植物学通报*, 1995, 12(4): 1—7.
- [5] TISSUE D T, LEWIS J D. Learning from the Past: How Low [CO<sub>2</sub>] Studies Inform Plant and Ecosystem Response to Future Climate Change [J]. *New Phytologist*, 2012, 194(1): 4—6.
- [6] 林伟宏. 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*, 1998, 18(5): 529—538.
- [7] 王建林, 温学发, 赵风华, 等. CO<sub>2</sub> 浓度倍增对 8 种作物叶片光合作用、蒸腾作用和水分利用效率的影响 [J]. *植物生态学报*, 2012, 36(5): 438—446.
- [8] 杜启燃, 雷静品, 刘建锋, 等. CO<sub>2</sub> 浓度增加和施氮对栓皮栎幼苗生理生态特征的影响 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(1): 24—30.
- [9] CORNELLISSSEN J H C, CARNELLI A L, CALLAGHAN T V. Generalities in the Growth, Allocation and Leaf Quality Responses to Elevated CO<sub>2</sub> in Eight Woody Species [J]. *New Phytologist*, 1999, 141(3): 401—409.
- [10] CROUS K Y, ZARAGZA-CASTELLS J, ELLSWORTH D S, et al. Light Inhibition of Leaf Respiration in Field-Grown *Eucalyptus Saligna* in Whole-Tree Chambers Under Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub> and Summer Drought [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35(5): 966—981.
- [11] HAWORTH M, ELLIOTT-KINGSTON C, MCELWAIN J C. Co-Ordination of Physiological and Morphological Responses of Stomata to Elevated [CO<sub>2</sub>] in Vascular Plants [J]. *Oecologia*, 2013, 171(1): 71—82.
- [12] NEWINGHAM B A, VANIER C H, KELLY L J, et al. Does a Decade of Elevated [CO<sub>2</sub>] Affect a Desert Perennial Plant Community? [J]. *New Phytologist*, 2014, 201(2): 498—504.
- [13] GRANDA E, ROSSATTO D R, CAMARERO J J, et al. Growth and Carbon Isotopes of Mediterranean Trees Reveal Contrasting Responses to Increased Carbon Dioxide and Drought [J]. *Oecologia*, 2014, 174(1): 307—317.
- [14] POLLEY H W, JOHNSON H B, MAYEUX H S. Nitrogen and Water Requirements of C<sub>3</sub> Plants Grown at Glacial to Present Carbon Dioxide Concentrations [J]. *Functional Ecology*, 1995, 9(1): 86—96.
- [15] DIPPERY J K, TISSUE D T, THOMAS R B, et al. Effects of Low and Elevated CO<sub>2</sub> on C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Annuals I. Growth and Biomass Allocation [J]. *Oecologia*, 1995, 101(1): 13—20.
- [16] LEWIS J D, WARD J K, TISSUE D T. Phosphorus Supply Drives Nonlinear Responses of Cottonwood (*Populus deltoides*) to Increases in CO<sub>2</sub> Concentration from Glacial to Future Concentrations [J]. *New Phytologist*, 2010, 187(2):

438—448.

- [17] CUNNIFF J, CHARLES M, JONES G, et al. Was Low Atmospheric CO<sub>2</sub> a Limiting Factor in the Origin of Agriculture? [J]. *Environmental Archaeology*, 2010, 15(2): 113—123.
- [18] POLLEY W H, JOHNSON H B, MARINO B D, et al. Increase in C<sub>3</sub> Plant Water-Use Efficiency and Biomass Over Glacial to Present CO<sub>2</sub> Concentrations [J]. *Nature*, 1993, 361(6407): 61—64.
- [19] WARD J K, KELLY J K. Scaling up Evolutionary Responses to Elevated CO<sub>2</sub>: Lessons from *Arabidopsis* [J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(5): 427—440.
- [20] GERHART L M, HARRIS J M, NIPPERT J B, et al. Glacial Trees from the La Brea Tar Pits Show Physiological Constraints of low CO<sub>2</sub> [J]. *New Phytologist*, 2012, 194(1): 63—69.
- [21] COWLING S A, SAGE R F. Interactive Effects of Low Atmospheric CO<sub>2</sub> and Elevated Temperature on Growth, Photosynthesis and Respiration in *Phaseolus vulgaris* [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21(4): 427—435.
- [22] LEVIS S, FOLEY J A, POLLARD D. CO<sub>2</sub>, Climate, and Vegetation Feedbacks at the Last Glacial Maximum [J]. *Journal of Geophysical Research*, 1999, 104(D24): 31191—31198.
- [23] FLORES O, GRITTI E S, JOLLY D. Climate and CO<sub>2</sub> Modulate the C<sub>3</sub>—C<sub>4</sub> Balance and δ<sup>13</sup>C Signal in Simulated Vegetation [J]. *Climate of the Past Discussions*, 2009, 5(3): 1187—1213.
- [24] JOLLY D, HAXELTINE A. Effect of Low Glacial Atmospheric CO<sub>2</sub> on Tropical African Montane Vegetation [J]. *Science*, 1997, 276(5313): 786—788.
- [25] BIRD M I, LLOYD J, FARQUHAR G D. Terrestrial Carbon Storage at the LGM [J]. *Nature*, 1994, 371(6498): 566.
- [26] FRANCOIS L M, DELIRE C, WARNANT P, et al. Modelling the Glacial-Interglacial Changes in the Continental Biosphere [J]. *Global and Planetary Change*, 1998(17): 37—52.
- [27] TURCQ B, CORDEIRO R C, SIFEDDINE A, et al. Carbon Storage in Amazonia During the Last Glacial Maximum: Secondary Data and Uncertainties [J]. *Chemosphere*, 2002, 49(8): 821—835.
- [28] CRUCIFIX M, BETTS R A, HEWITT C D. Pre-Industrial-Potential and Last Glacial Maximum Global Vegetation Simulated with a Coupled Climate Biosphere Model: Diagnosis of Bioclimatic Relationships [J]. *Global and Planetary Change*, 2004, 45(4): 295—312.
- [29] SAGE R F. Was Low Atmospheric CO<sub>2</sub> During the Pleistocene a Limiting Factor for the Origin of Agriculture? [J]. *Global Change Biology*, 1995, 1(2): 93—106.
- [30] TISSUE D T, GRIFFIN K L, THOMAS R B, et al. Effects of Low and Elevated CO<sub>2</sub> on C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Annuals II. Photosynthesis and Leaf Biochemistry [J]. *Oecologia*, 1995, 101(1): 21—28.
- [31] WARD J K, MYERS D A, THOMAS R B. Physiological and Growth Responses of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plants to Reduced Temperature When Grown at Low CO<sub>2</sub> of the Last Ice Age [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(11): 1388—1395.
- [32] POORTER H. Interspecific Variation in the Growth Response of Plants to an Elevated Ambient CO<sub>2</sub> Concentration [J]. *Vegetatio*, 1993(104): 77—97.
- [33] CURTIS P S, WANG X Z. A Meta-Analysis of Elevated CO<sub>2</sub> Effects on Woody Plant Mass, form, and Physiology [J]. *Oecologia*, 1998, 113(3): 299—313.
- [34] POORTER H, NAVAS M L. Plant Growth and Competition at Elevated CO<sub>2</sub>: on Winners, Losers and functional Groups [J]. *New Phytologist*, 2003, 157(2): 175—198.
- [35] SMITH S D, CHARLET T N, ZITZER S F, et al. Long-Term Response of a Mojave Desert Winter Annual Plant Community to a Whole-Ecosystem Atmospheric CO<sub>2</sub> Manipulation (FACE) [J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(3): 879—892.
- [36] 柴伟玲, 类延宝, 李扬苹, 等. 外来入侵植物飞机草和本地植物异叶泽兰对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应 [J]. *生态学报*, 2014, 30(13): 3744—3751.
- [37] THOMAS R B, STRAIN B R. Root Restriction as a Factor in Photosynthetic Acclimation of Cotton Seedlings Grown in Elevated Carbon Dioxide [J]. *Plant Physiol*, 1991, 96(2): 627—634.

- [38] ALLEN L H J, BISBAL E C, BOOTE K J, et al. Soybean Dry Matter Allocation Under Subambient and Superambient Levels of Carbon Dioxide [J]. *Agron J*, 1991, 83(5): 875–883.
- [39] WARD J K, STRAIN B R. Effects of Low and Elevated CO<sub>2</sub> Partial Pressure on Growth and Reproduction of *Arabidopsis thaliana* from Different Elevations [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20(2): 254–260.
- [40] CELIA C C, JAMES S C, HAROLD A M. Controls of Biomass Partitioning Between Roots and Shoots: Atmospheric CO<sub>2</sub> Enrichment and the Acquisition and Allocation of Carbon and Nitrogen in Wild Radish [J]. *Oecologia*, 1992, 89(4): 580–587.
- [41] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较 [J]. *生态学报*, 2005, 25(2): 304–311.
- [42] IDSO S B, KIMBALL B A, MAUNEY J R. Atmospheric CO<sub>2</sub> Enrichment and Plant Dry Matter Content [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, 43(2): 171–181.

## The Growth Responses of Six Herbs on the “Past-Present-Future” CO<sub>2</sub> Concentration

LIANG Qian-hui<sup>1</sup>, LIU Jin-chun<sup>1</sup>,  
GAO Kai-min<sup>1</sup>, Johannes H. C. Cornelissen<sup>2</sup>

1. Key Laboratory of Eco-Environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education)/Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region/School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China;
2. Department of Systems Ecology, Institute of Ecological Science, VU University Amsterdam, De Boelelaan 1085, 1081 HV Amsterdam, the Netherlands

**Abstract:** *Hemistepta lyrata*, *Rumex chalepensis*, *Vicia Sepium*, *Chenopodium album*, *Clinopodium chinense* and *Sedum album* were used to study the effects of “past (150 μmol/mol)-present (400 μmol/mol)-future (700 μmol/mol)” CO<sub>2</sub> concentrations on plants growth in walk-in CO<sub>2</sub> concentration chambers. Results showed that CO<sub>2</sub> concentration enrichment stimulated the total biomass and relative growth rate in all 6 species, but the increasement from the past low to the present CO<sub>2</sub> concentration was greater than that from the current to the future CO<sub>2</sub> concentration. The root mass fractions were all stimulated by increased CO<sub>2</sub> concentration under present level, but not affected by increased CO<sub>2</sub> concentration above present level. These results indicate that plant adaptations to past low [CO<sub>2</sub>] might still constrain the growth response to future high [CO<sub>2</sub>]. These results were contribute to understand the herb responses to climate change in the future, and provide theoretical bases for assessing and predict the physiological and ecological impacts of global climate change on plants.

**Key words:** CO<sub>2</sub> concentration; biomass; relative growth rate; evolution; global climate change



