

大气 CO₂ 浓度增加对作物光合性能及叶片水分利用效率的影响

郑云普, 李 菲, 侯毅凯, 郭丽丽, 张茜茜, 马 超, 曹 旭, 郝立华^{*}

(河北工程大学水利水电学院, 邯郸 056038)

摘 要: 利用可精准控制 CO₂ 浓度的大型气候箱设置 2 个 CO₂ 浓度 400 和 800 $\mu\text{mol/mol}$, 研究 CO₂ 浓度升高对大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)、冬小麦(*Triticum aestivum* L.)、草地早熟禾(*Poa pratensis* L.)、黑麦草(*Lolium perenne* L.)和高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.) 生理特性及叶片水分利用效率的影响。结果表明, 大气 CO₂ 浓度升高对大豆、冬小麦、草地早熟禾和高羊茅叶片的净光合速率没有产生显著影响, 但却使黑麦草叶片的净光合速率显著增加 43% ($P < 0.05$)。升高 CO₂ 浓度增加冬小麦、黑麦草和高羊茅的最大羧化速率, 而对大豆和草地早熟禾的最大羧化速率和最大电子传递速率没有产生显著的影响。另外, 提高大气 CO₂ 浓度导致黑麦草蒸腾速率的降低; 同时, 草地早熟禾、黑麦草和高羊茅的水分利用效率分别提高 161%、175%和 74%。不同作物水分利用效率对升高 CO₂ 浓度的响应存在明显差异, 3 种草坪草的适应能力均高于大豆和冬小麦 2 种作物。研究结果有助于深入理解 CO₂ 浓度倍增下不同农作物发生光合下调现象的潜在机理, 为未来大气 CO₂ 浓度升高情形下生态系统适应性管理提供理论支持。

关键词: 作物; 光合; 蒸腾; 倍增 CO₂ 浓度; 气体交换参数; 水分利用效率

doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2019.10.012

中图分类号: S162.5

文献标志码: A

文章编号: 1002-6819(2019)-10-0091-08

郑云普, 李 菲, 侯毅凯, 郭丽丽, 张茜茜, 马 超, 曹 旭, 郝立华. 大气 CO₂ 浓度增加对作物光合性能及叶片水分利用效率的影响[J]. 农业工程学报, 2019, 35(10): 91-98. doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2019.10.012

<http://www.tcsae.org>

Zheng Yunpu, Li Fei, Hou Yikai, Guo Lili, Zhang Xixi, Ma Chao, Cao Xu, Hao Lihua. Effect of increasing CO₂ concentration on photosynthesis and leaf water use efficiency of crops[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE), 2019, 35(10): 91-98. (in Chinese with English abstract) doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2019.10.012

<http://www.tcsae.org>

0 引 言

依据最新的 IPCC 第五次评估报告, 当前的大气 CO₂ 浓度 ([CO₂]) 已经从 1960 年西方工业革命开始时的 310 $\mu\text{mol/mol}$ 升高至 400 $\mu\text{mol/mol}$ ^[1], 且将以每年约 2 $\mu\text{mol/mol}$ 的增速于 21 世纪末达到 800 $\mu\text{mol/mol}$ ^[2]。这种全球范围内的[CO₂]升高通过 CO₂ 气体的温室效应引起气候变暖, 导致全球水分分布不均匀, 从而改变部分区域的季节性降水格局^[1-2]。因此, 在有限的水资源条件下如何提高农田水分利用率成为制约人类社会可持续发展的重大科学问题之一^[3]。同时, 由于植被的水分利用效率 (water use efficiency, WUE) 紧密联系陆地碳水循环关键过程, 大气[CO₂]升高对植被 WUE 的影响直接决定着陆地生态系统的初级生产力 (net primary production, NPP)^[3]。鉴于此, 全球[CO₂]升高背景下探讨影响植物生理过程和水分利用率变化的驱动因素, 对于深入理解陆地植被生态过程对全球变化的反馈机理具有重要的理论意义。

光合作用是陆地生态系统生产力形成与演化的基

础, 对气候变化的响应和适应能力在一定程度上决定着全球的碳、水循环过程^[3]。理论上而言, 大气[CO₂]升高能够使植物净光合速率 (A_n) 提高 35%~60%^[4], 且 C₃ 植物的 A_n 对[CO₂]升高的响应尤为明显。以往多数研究结果表明, 短期提高大气[CO₂]导致 A_n 的增加, 而长期[CO₂]升高条件下 A_n 却呈现出下降的趋势, 即 A_n 对高[CO₂]产生适应现象^[4-6]。目前, 对于大气[CO₂]升高条件下植物光合作用适应性机理解释存在众多观点或假说^[7-9]。例如, 许多研究发现适应下调的可能原因是高[CO₂]下光合速率增加, 导致光合产物在叶内累积导致植物出现光合产物的反馈调节^[6,8]。然而, 另有研究表明, 植物单位叶面积上的 Rubisco 蛋白含量或活性、叶片 N 浓度降低等是导致光合作用适应现象的主要因素^[10-12]。另外, 最大羧化速率 (V_{cmax}) 的大小主要受到 Rubisco 蛋白酶的活性、数量的影响, 长期处于高[CO₂]下, Rubisco 含量和活性相比[CO₂]起初增加时降低。例如, 王建林等^[13]将 8 种作物在大气[CO₂]倍增处理 60 d 后发现, 8 种植物的光合过程最大羧化速率 V_{cmax} 均降低。孙谷畴等^[14]发现, 生长在高大气[CO₂]的荔枝幼树, 不但 V_{cmax} 降低, 最大电子传递速率 (J_{max}) 也有所降低。然而, 有些树种在高[CO₂]环境下的 A_n 并未随大气[CO₂]升高处理时间的延长而下降。例如, Darbah 等^[15]的研究结果表明, 山杨树暴露在高浓度 CO₂ 环境中 11 a, 其净光合速率、最大电子传递速率、最大羧化速率均有显著的提高, 且没有发生光合作用适应

收稿日期: 2018-11-06 修订日期: 2019-03-10

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2017YFD0300905)

作者简介: 郑云普, 副教授, 博士, 主要从事农业水土工程及全球变化生态学相关研究。Email: zhengyunpu_000@sina.com

*通信作者: 郝立华, 讲师, 博士, 主要从事作物生理生态学相关研究。

Email: haolihua_000@sina.com

现象。因此,目前关于长期高[CO₂]环境影响植物叶片光合速率的机理并不清楚,植物是否会发生光合下调现象也尚无定论。

大气[CO₂]升高不仅对植物叶片光合作用过程产生显著影响,还伴随着气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)的降低^[4]。然而, G_s 对[CO₂]的响应通常随物种的不同而发生变化。例如,近期的相关研究发现大气[CO₂]倍增导致植物 G_s 降低10%~40%,其中树木和灌木的 G_s 比草本作物降低更为明显^[16]。另外,[CO₂]的升高导致叶片水平WUE的提高是 A_n 提高和 T_r 降低的共同作用结果^[16-18]。然而,俞满源等^[19]认为[CO₂]升高引起 G_s 的降低是由于部分气孔关闭,从而提高植物叶片尺度的WUE。此外,另有研究发现[CO₂]升高时 A_n 并未增加,WUE的提高仅是由于 T_r 降低而造成的^[7,16],但Kimball等^[20]却在研究中得到相反的结果,即[CO₂]增加引起的WUE的提高是由于 A_n 增大所致,而 T_r 的降低并不明显。总而言之,目前关于高[CO₂]下WUE提高是由于 A_n 的增加还是 T_r 的降低亦或共同作用尚无定论。本研究探讨了大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)、冬小麦(*Triticum aestivum* L.)、草地早熟禾(*Poa pratensis* L.)、黑麦草(*Lolium perenne* L.)和高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.)关键生理参数对[CO₂]倍增的响应,通过比较不同作物WUE的变化,深入理解大气[CO₂]倍增提高作物WUE的内在机理,为气候变化背景下农田生态系统管理和适应性对策制定提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

利用8个可以准确控制CO₂浓度的大型人工气候箱(高1830 cm × 宽1798 cm × 深675 cm)于2017年10月7日种植盆栽(桶底直径10 cm,桶高30 cm)大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)、冬小麦(*Triticum aestivum* L.)、草地早熟禾(*Poa pratensis* L.)、黑麦草(*Lolium perenne* L.)、高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.),待大豆出苗后每盆定苗3株,冬小麦三叶一心阶段定苗至每盆24株(参照冬小麦大田种植密度450万株/hm²)^[20]。采用0~20 cm耕层的黄壤土混合营养土(配比2:1,体积比),详细的土壤理化参数请参见文献[10]。人工气候箱的温度25℃(昼)、16℃(夜)、冠层光照强度1000 μmol/(m²·s)、光照周期为08:00—20:00(昼)、20:00—08:00(夜)、相对湿度60%~70%。随机将8个人工气候箱设置为2个不同CO₂浓度处理,其中4个人工气候箱内为自然的大气CO₂浓度,约400 μmol/mol;另4个人工气候箱内的CO₂浓度设置为800 μmol/mol,即每个CO₂浓度处理均以人工气候箱作为4个重复样本($n=4$)。试验期间每7 d为5种作物浇水(每盆500 mL)和Hoagland营养液(每盆30 mL)各1次。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶片 A_n/C_i 曲线的测定

利用Li-6400便携式光合测定系统(LI-COR Inc. Lincoln, Nebraska, USA)测定作物叶片的净光合速率与细胞间CO₂浓度的比值(A_n/C_i)曲线。选择天气晴朗的上午(09:00—11:00)进行 A_n/C_i 曲线的测定,大豆和冬小麦植株顶端往下选取第3个完全展开的成熟叶片,3种草

则选择最上部充分展开的叶片测量 A_n/C_i 曲线。测定前先使叶片处于饱和的光合光量子通量密度1500 μmol/(m²·s),设定叶室温度为25℃^[10]。根据每条 A_n/C_i 曲线计算出最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递速率(J_{max}),并同时获得 A_n 、 T_r 和 G_s 参数。利用公式 $WUE = A_n/T_r$ 计算叶片尺度的水分利用效率。

$$\Delta WUE = \frac{(WUE_{800} - WUE_{400})}{WUE_{400}} \times 100\% \quad (1)$$

贡献来源为

$$PFA = \frac{\frac{A_{800} - A_{400}}{A_{800}}}{\frac{A_{800} - A_{400}}{A_{400}} + \frac{T_{r400} - T_{r800}}{T_{r800}}} \times 100\% \quad (2)$$

$$PFT = 100 - PFA \quad (3)$$

式中 ΔWUE 为WUE的增幅,%; WUE_{800} 和 WUE_{400} 分别为CO₂浓度倍增和自然CO₂浓度下的WUE, A_{800} 和 A_{400} 分别为CO₂倍增和自然CO₂浓度下的净光合速率,(μmol/(m²·s)); T_{r400} 和 T_{r800} 分别为当前大气CO₂浓度和CO₂倍增下的蒸腾速率(mmole/(m²·s)); PFA为净光合速率升高对叶片水平WUE变化的贡献率,%; PFT为蒸腾作用降低对叶片水平WUE变化的贡献率^[13], %。

1.2.2 生长参数的测定

大豆和冬小麦从三叶期开始,使用标准直尺每7 d测量1次株高,以从土壤表面到大豆植株的顶端作为大豆株高,冬小麦则以基部至顶端叶尖的长度作为株高,每盆测量3株,每株连续测量3次,取平均值;将3种草在CO₂浓度处理后14、28、42和56 d,修剪至2 cm高度,相对生长速率则以生长量与天数的比值计算。另外,将5种作物在85℃下烘干测定作物地上和地下生物量,利用两者比值计算根冠比。

1.2.3 叶片碳氮元素的测定

针对每种作物,各处理均随机选择最上部充分展开的3个叶片,置于烘箱105℃杀青0.5 h后,85℃烘烤48 h至恒质量。利用元素分析仪(VarioMax CN; Elementar Corp., Germany)测定作物的组织总碳、总氮含量并计算其碳氮比率。

1.3 数据统计与分析

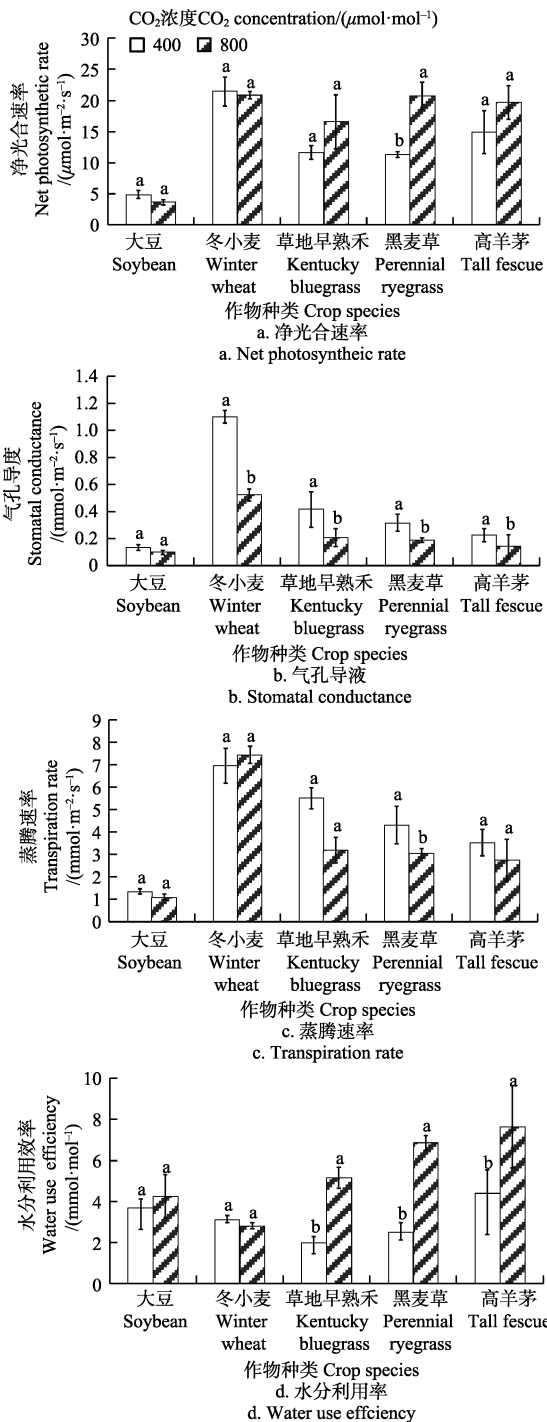
利用多因素方差分析方法分析CO₂浓度倍增对不同作物叶片生理和生长参数的影响,再利用Duncan's Multiple Range Test比较处理间的显著性差异。所有的统计分析均利用SPSS 13.0 (Chicago, IL)统计软件完成,所有作图利用Microsoft Excel 2010来实现。

2 结果与分析

2.1 [CO₂]倍增对不同作物叶片气体交换参数的影响

多因素方差分析的结果显示,作物种类和[CO₂]对 A_n ($P<0.001$)、 T_r ($P=0.012$)、 G_s ($P=0.009$)产生显著交互作用(表1)。叶片的气体交换参数净光合速率(A_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)对提高[CO₂]的响应在5种作物间存在明显差异(图1)。 $[CO_2]$ 升高对大豆 A_n 、 G_s 、 T_r 和WUE没有产生明显影响。尽管提高[CO₂]显著降低冬小麦的 G_s ,却并没有对 A_n 、 T_r 和WUE产生

显著影响 (图 1)。大气 [CO₂] 升高显著提高黑麦草叶片 A_n, 提高约 43% (图 1a), 但却使黑麦草的 T_r 降低 30%, 从而显著提高 WUE 约 175% (图 1)。尽管 [CO₂] 倍增降低草地早熟禾和高羊茅的 G_s, 但却提高叶片水平的 WUE。



注: 不同字母表示同一作物不同 CO₂ 浓度间差异显著 (P < 0.05), 下同。
Note: Different letter means significant differences of each crop among CO₂ concentration treatments (P < 0.05). Same as below.

图 1 [CO₂] 倍增对 5 种净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率的影响

Fig.1 Effects of doubling CO₂ concentration on net photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate and water use efficiency of 5 crops

2.2 [CO₂] 倍增对不同作物叶片 WUE 的影响

由图 1 可知, [CO₂] 升高对大豆和冬小麦的 WUE 无显著差异, 故仅分析大气 [CO₂] 倍增下 3 种草坪叶片

WUE 的增幅, 结果如表 2 所示, 大气 [CO₂] 升高对 3 种草坪均有不同幅度的提高, 黑麦草、草地早熟禾和高羊茅的 WUE 分别提高 175%、161% 和 74%, 表明草坪草的 WUE 对 [CO₂] 升高的响应比大豆和冬小麦更为敏感。进一步分析 WUE 的变异来源发现, 尽管 A_n 的提高和 T_r 的降低对提高叶片 WUE 均有贡献, 但不同的作物间存在较大差异。叶片 A_n 提高对黑麦草 WUE 增幅贡献 67%, 而高羊茅的 A_n 却仅贡献 37%。上述研究结果表明, 不同作物之间对提高大气 [CO₂] 响应的敏感程度存在明显差异; 作物种类 × [CO₂] 对作物 WUE 产生显著的交互作用 (P < 0.001; 表 1)。

表 1 [CO₂] 和物种对作物生理和生长参数的影响

Table 1 Effects of CO₂ concentration and species on physiological traits and growth parameters

参数 Parameters	P 值 P value		
	作物种类 Crop species	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration	作物种类 × CO ₂ 浓度 Species × CO ₂ concentration
净光合速率 Net photosynthetic rate	<0.001	<0.001	<0.001
蒸腾速率 Transpiration rate	<0.001	<0.001	0.012
气孔导度 Stomatal conductance	<0.001	<0.001	0.009
水分利用效率 Water use efficiency	<0.001	<0.001	<0.001
相对生长速率 Relative growth rate	<0.001	0.845	0.932
根冠比 Ratio of root to shoot	<0.001	0.794	0.007
总生物量 Total biomass	<0.001	0.002	0.016

注 (Note): α=0.05。

表 2 [CO₂] 倍增下光合和蒸腾速率变化对 3 种草水分利用效率变化的贡献率

Table 2 Contribution of changes in photosynthesis and transpiration to change in water use efficiency of 3 grass species under doubling CO₂ concentration conditions

种类 Species	WUE 增幅 WUE increase/%	A _n 贡献率 Contribution from A _n /%	T _r 贡献率 Contribution from T _r /%
草地早熟禾 Kentucky bluegrass	161.33	46.39	53.62
黑麦草 Perennial ryegrass	174.55	66.94	33.06
高羊茅 Tall fescue	73.74	36.94	63.06

2.3 [CO₂] 倍增对作物最大羧化速率和最大电子传递速率的影响

在高 [CO₂] 条件下冬小麦、黑麦草和高羊茅的 V_{cmax} 分别提高 26%、58% 和 55% (图 2); 高羊茅的 J_{max} 由 97 μmol/(m²·s) 增加至 165 μmol/(m²·s), 显著提高约 70%, 然而, 大气 [CO₂] 倍增对大豆、冬小麦、草地早熟禾和黑麦草的 J_{max} 影响并不显著 (图 2)。

2.4 [CO₂] 倍增对作物生长参数的影响

本研究的结果显示, 提高大气 [CO₂] 对大豆的相对生长速率、根冠比和总生物量均没有产生显著影响, 但却显著提高冬小麦的根冠比和总生物量 (P < 0.001; 表 3)。[CO₂] 升高对 3 种草坪草的生长速率和根冠比几乎没有产生影响, 但是却显著增加高羊茅的总生物量, 表明不同作物在对 [CO₂] 升高响应的敏感性上存在差异, 甚至 3 种草坪草之间也存在较大差异 (表 3)。

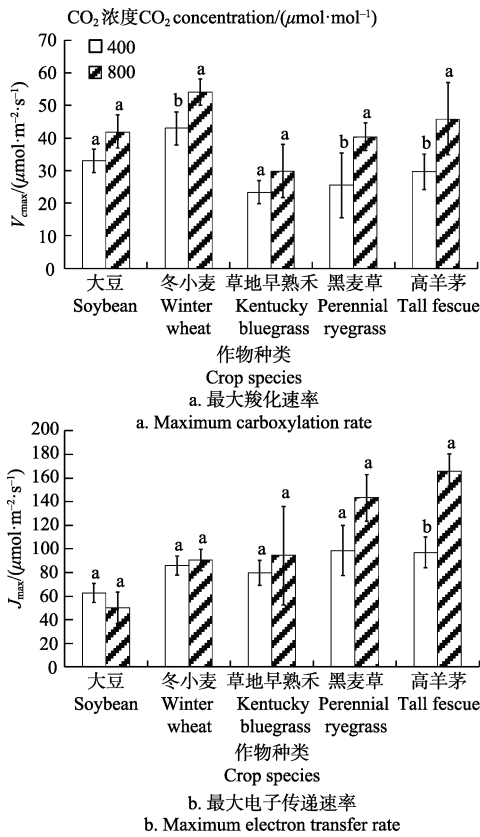


图2 [CO₂]倍增对作物最大羧化速率 (V_{cmax}) 和最大电子传递速率 (J_{max}) 的影响

Fig.2 Effects of doubling CO₂ concentration on maximum carboxylation rate (V_{cmax}) and maximum electron transfer rate (J_{max})

2.5 [CO₂]倍增对不同作物 C、N 含量的影响

提高大气[CO₂]导致大豆叶和根的 C 含量降低, 但却

增加叶和根的 N 含量, 从而导致 C/N 的下降 ($P < 0.001$) (表 4)。尽管提高[CO₂]对冬小麦叶片碳氮含量几乎没有产生影响。[CO₂]升高显著降低草地早熟禾的叶片 N 含量, 从而增加叶片的碳氮比 (C/N); 同时, 提高[CO₂]显著提高黑麦草叶片和根的 C 含量。另外, 高羊茅的叶片和根的 C 含量分别增加 2.5%和 10.2%, 从而导致叶片和根的 C/N 增加 56%和 20%, 但是高羊茅叶片 N 含量却显著降低 ($P < 0.001$)。此外, 种类 × [CO₂]对叶片 N 含量 ($P < 0.001$) 和 C/N ($P < 0.01$) 存在显著的交互作用; 同时, 种类 × [CO₂]对根的 C 含量 ($P < 0.01$) 和 N 含量 ($P < 0.001$) 均存在显著的交互作用。

表 3 [CO₂]倍增对作物生长参数的影响
Table 3 Effects of doubling CO₂ concentration on growth parameters of crops

作物 Crop	各[CO ₂]下生长速率 Relative growth rates at each [CO ₂]/(mm·d ⁻¹)		各[CO ₂]下根冠比 Root/Shoot at each [CO ₂]		各[CO ₂]下总生物量 Total biomass at each [CO ₂]/(g·pot ⁻¹)	
	400	800	400	800	400	800
	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹
大豆 Soybean	1.4±0.3a	2.0±0.5a	0.08±0.01a	0.09±0.01a	0.38±0.05a	0.29±0.04a
冬小麦 Winter wheat	4.6±1.1a	4.0±0.7a	0.27±0.05b	0.43±0.12a	1.16±0.13b	1.72±0.24a
草地早熟禾 Kentucky bluegrass	9.9±2.2a	10.2±2.0a	0.67±0.20a	0.40±0.15a	12.27±1.59a	13.43±2.04a
黑麦草 Perennial ryegrass	5.9±0.6a	5.8±0.5a	0.52±0.18a	0.47±0.13a	16.51±3.27a	18.80±2.72a
高羊茅 Tall fescue	5.3±0.9a	5.6±0.4a	0.72±0.83a	0.83±0.08a	14.69±1.22b	20.61±1.53a

表 4 CO₂ 浓度倍增对不同作物 C 和 N 含量的影响

Table 4 Effects of doubling CO₂ concentration on C and N contents of different crops

作物 Crops	各[CO ₂]下叶 C Leaf C at each [CO ₂] /(mg·g ⁻¹)		各[CO ₂]下叶 N Leaf N at each [CO ₂] /(mg·g ⁻¹)		各[CO ₂]下叶 C/N Leaf C/N at each [CO ₂]		各[CO ₂]下根 C Root C at each [CO ₂] /(mg·g ⁻¹)		各[CO ₂]下根 N Root N at each [CO ₂] /(mg·g ⁻¹)		各[CO ₂]下根 C/N Root C/N at each [CO ₂]	
	400	800	400	800	400	800	400	800	400	800	400	800
	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹	μmol·mol ⁻¹
大豆 Soybean	403.6±0.3a	390.5±0.2b	32.0±0.1b	33.6±0.2a	12.6±0.1a	11.6±0.1b	352.4±1.3a	350.7±1.8b	26.1±0.3b	38.4±0.1a	13.5±0.2a	9.13±0.2b
冬小麦 Winter wheat	377.7±10.3a	368.8±22.1a	23.7±3.1a	27.9±2.6a	16.1±0.5a	13.2±0.5a	376.1±7.1b	405.6±4.1a	15.9±0.1a	16.3±0.1a	23.7±1.0a	25.0±1.3a
草地早熟禾 Kentucky bluegrass	421.1±5.1a	429.1±3.8a	26.5±1.5a	18.8±1.4b	15.9±0.8b	22.9±1.4a	406.6±11.1a	408.1±4.4a	10.6±0.2a	9.5±0.2a	39.6±9.3a	43.5±7.7a
黑麦草 Perennial ryegrass	414.8±0.9b	421.1±0.3a	24.7±0.4a	22.1±0.2a	16.8±0.3a	19.2±1.6a	390.7±2.0b	410.4±4.4a	9.7±0.2a	9.4±0.1a	41.0±6.8a	44.1±6.3a
高羊茅 Tall fescue	398.8±4.8b	408.9±2.2a	34.6±3.0a	22.7±2.3b	11.6±0.9b	18.1±1.8a	381.0±5.5b	419.8±7.4a	10.5±0.1a	9.5±0.03a	36.7±4.1b	44.2±1.0a
P value of two-way ANOVA												
CR	0.88		<0.001		<0.001		<0.001		<0.001		<0.001	
[CO ₂]	<0.001		<0.001		<0.001		<0.001		<0.001		<0.001	0.23
CR×[CO ₂]	0.34		<0.001		0.01		0.01		<0.001		<0.001	0.37

2.6 不同作物叶片蒸腾速率与 N 含量的关系

5 种作物叶片蒸腾速率与叶片 N 含量的关系如图 3 所示, 除了大豆叶片 T_r 与 N 含量的相关性不显著 ($R^2=0.26$) 外, 其他 4 种作物的 T_r 与 N 含量均呈现出较高的相关性 ($R^2 \geq 0.70$)。

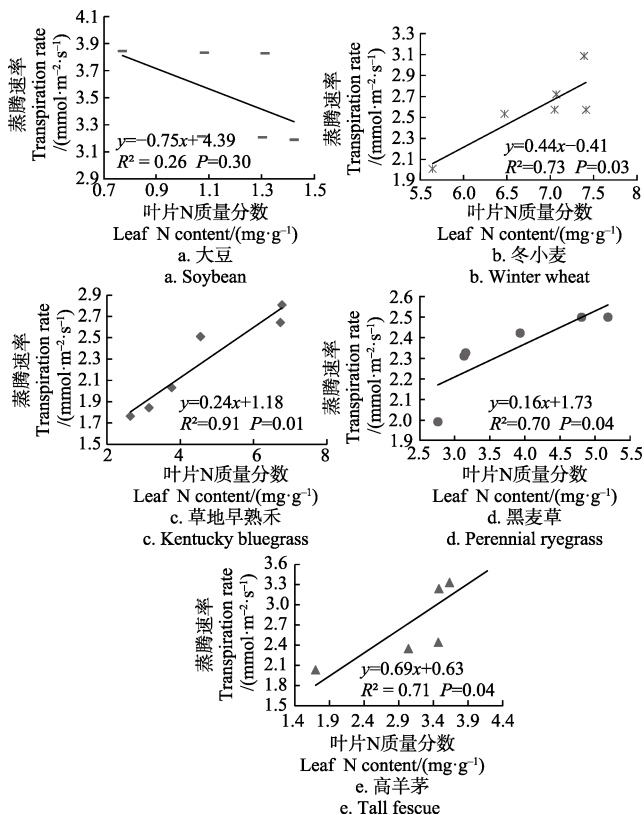


图 3 作物蒸腾速率与叶片 N 含量的关系

Fig.3 Relationship between transpiration rate and leaf N content

3 讨论

大气 [CO₂] 升高对陆地生态系统产生最为直接和重要的影响是对植被光合作用的改变, 同时陆地植被光合过程的变化也会对大气 [CO₂] 升高产生反馈或者适应^[10,19]。以往大多数关于植物光合过程对提高 [CO₂] 响应的相关研究表明, 短期提高 [CO₂] 有利于 Rubisco 的羧化反应, 同时降低光呼吸^[12], 从而提高植物的净光合反应速率 35%~60%^[3,5,11]。然而, 尽管大多数植物在高 [CO₂] 下的光合能力有所提高, 但增加的程度却随物种的不同而发生变化, 甚至相同物种的不同品种间也存在显著差异。例如, Huang 等^[21]发现大气 [CO₂] 倍增提高匍匐翦股颖 (*Agrostis stolonifera*) 的净光合反应速率约 21%, 而柴伟玲等^[22]的研究却发现 [CO₂] 倍增导致飞机草 (*Chlorophytum comosum*) 和异叶泽兰 (*Eupatorium heterophyllum*) 的净光合反应速率分别增加 29% 和 74%。本研究也发现, 3 个草坪草物种对升高 [CO₂] 的响应程度也并不相同, 即提高 [CO₂] 导致黑麦草的光合反应速率 (A_n) 显著增加 43%, 但高羊茅和草地早熟禾的 A_n 却没有发生变化。

尽管多数研究发现大气 [CO₂] 升高明显增加植物的净光合反应速率, 但另有研究却报道提高大气 [CO₂] 几乎对

A_n 不产生正效应, 甚至还可能导致净光合反应速率的降低, 即“光合下调”现象 (down-regulation)。以往的相关研究表明, 植物净光合反应速率的下调不仅同提高大气 [CO₂] 条件下较低的 Rubisco 浓度及含量紧密相关, 而且还受叶片中大量糖类物质累积的影响, 因为叶片中碳水化合物的增加可能导致源-汇关系不平衡^[12,23-25]。另外, 一些研究发现高 [CO₂] 环境下叶片 N 含量的降低也可能导致植物净光合反应速率的下调^[5,18]。Ksiksi 等^[26]发现叶片光合作用能力和 N 含量存在显著的正相关关系, 大部分 N 被用于光合作用器官部分的合成, 且叶片中 N 的供应受到蒸腾速率的影响。本研究中 3 种草和冬小麦叶片 N 含量与叶片蒸腾速率均呈现良好的线性关系, 可能是由于植物从土壤中吸收养分和矿物质到叶片的过程中依赖于蒸腾作用下的水分的移动, 蒸腾作用是矿物质远距离运输的必要条件^[18]。

大量的对照试验结果已经证实, 较高 [CO₂] 将会导致植物叶片 G_s 的下降 10%~70%^[16-17], 但 Gunderson 等^[27]的研究却发现大气 [CO₂] 升高并未对北美鹅掌楸 (*Liriodendron tulipifera*) 和叶栎 (*Quercus spathulata*) 的 G_s 产生明显作用。在长期大气 [CO₂] 倍增条件下, G_s 的响应不仅随作物种类以及试验条件等变化而发生变化, 而且还受其他环境因素 (温度、水汽差、光密度和水分状况) 的影响^[16,23]。本研究发现, 冬小麦、草地早熟禾、黑麦草和高羊茅的叶片 G_s 在提高 [CO₂] 环境下分别降低约 53%、50%、41% 和 36%。以往研究表明, 叶片 G_s 降低可能是导致作物光合适应现象的主要原因, 然而有研究却发现 20 多种植物在高 [CO₂] 条件下均表现为 G_s 的降低, 但细胞间 [CO₂] 与大气环境 [CO₂] 的比值基本不变^[28], 由此推断光合适应现象并非是由气孔导度的降低引起的。本研究结果显示, 尽管提高大气 [CO₂] 环境下大豆叶片 G_s 变化不显著, 但却发生光合适应现象, 表明光合下调是非气孔因素造成的, 即高 [CO₂] 条件下光合作用的高低可能是由 RuBP 再生能力决定的。

以往许多研究发现, 提高 [CO₂] 可能通过调整植物蒸腾速率^[23-24], 进而影响叶片水平的 WUE^[16]。例如, Kimball 等^[20]的研究发现大气 [CO₂] 升高导致的 WUE 的升高是由于净光合反应速率的增加引起的, 而 T_r 降低并不明显。然而也有研究发现, [CO₂] 增大时, A_n 并未增加, WUE 的提高仅是由于 T_r 降低引起的^[13]。本研究的结果表明, 不同作物的水分利用效率对提高大气 [CO₂] 响应的敏感性存在较大差异, 而提高 [CO₂] 增加叶片 WUE 的机理也因物种的不同而异。以往研究表明, 作物的水分利用效率是一个可遗传性状, 同一作物的不同品种在需水、耗水及产量形成等方面存在较大差异^[13], 作物水分利用效率的变异高达 30%~100%^[12,22]。另外, CO₂ 浓度、温度、水分条件等环境因子具有一定的协同效应, 往往同时发生变化, 进而对作物水分利用效率产生综合影响^[29-30]。此外, 大气 [CO₂] 升高导致的气候变暖, 还引起全球降水格局的时空变化, 造成区域降水分布不均匀, 致使农作物生长及粮食产量将面临高温、干旱等多种环境变化因素的严重威胁^[1]。因此, 本研究结果将为探讨

CO₂ 浓度升高影响大豆和冬小麦以及草坪草水分利用效率的机理提供数据支撑, 对气候变化背景下农田生态系统管理具有重要的指导意义和应用价值。

4 结 论

利用可精准控制 CO₂ 浓度的大型气候箱设置 CO₂ 浓度倍增处理 (从 400 增加到 800 μmol/mol), 探讨大豆、冬小麦、黑麦草、草地早熟禾和高羊茅生理特性及水分利用效率对 CO₂ 浓度变化的响应机理, 比较 5 种作物对升高 [CO₂] 的适应能力, 得到如下结论: 大气 [CO₂] 升高显著提高黑麦草净光合速率 (A_n) 43%, 但对高羊茅、草地早熟禾、大豆以及冬小麦的 A_n 并没有产生显著影响; 大气 [CO₂] 升高导致黑麦草和高羊茅的最大羧化速率 (V_{cmax}) 分别提高 58% 和 55%, 但却降低高羊茅最大电子传递速率 (J_{max}), 而对大豆和草地早熟禾的 V_{cmax} 和 J_{max} 没有产生显著影响; 蒸腾速率与氮素吸收呈现正相关关系; 提高大气 [CO₂] 增加了各个作物的水分利用效率 (water use efficiency, WUE), A_n 对黑麦草叶片 WUE 的贡献更大, 但高羊茅和草地早熟禾的 WUE 却主要由蒸腾速率 (T_r) 决定。3 种草坪草的适应能力均高于大豆和冬小麦 2 种作物。因此, 本研究结果表明不同物种对 CO₂ 浓度升高的响应存在较大差异。

[参 考 文 献]

- [1] IPCC. Intergovernmental panel on climate change (2013) summary for policymakers. Climate Change 2013: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]//Stocker T F, Qin D, Plattner G K, et al. Cambridge: Cambridge University Press: 225—248.
- [2] Yasuor H, Tamir G, Stein A, et al. Does water salinity affect pepper plant response to nitrogen fertigation? [J]. Agricultural Water Management, 2017, 191: 57—66.
- [3] 吴方涛, 曹生奎, 曹广超, 等. 高寒湿地生态系统水分利用效率研究[J]. 干旱区研究, 2018, 35(2): 306—314.
Wu Fangtao, Cao Shengkui, Cao Guangchao, et al. Water use efficiency of alpine wetland ecosystem[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(2): 306—314. (in Chinese with English abstract)
- [4] 叶子飘, 段世华, 康华靖. 不同 CO₂ 浓度下大豆叶片的水分利用效率比较[J]. 核农学报, 2019, 33(5): 1006—1015.
Ye Zipiao, Duan Shihua, Kang Huajing. Comparison of water use efficiency for *Glycine max* leaves under different CO₂ concentration[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2019, 33(5): 1006—1015. (in Chinese with English abstract)
- [5] Zheng Y P, Li F, Hao L H, et al. The optimal CO₂ concentrations for the growth of three perennial grass species[J]. BMC Plant Biology, 2018, 18: 27.
- [6] 王秋兰, 靳鲲鹏, 曹晋军. 大气 CO₂ 浓度升高对玉米叶片光合生理指标及其产量的影响[J]. 山西农业科学, 2018, 46(12): 2051—2061.
Wang Qiulan, Jin Kunpeng, Cao Jinjun. Effects of atmospheric CO₂ concentration enhancement on photosynthetic physiological indexes and yield of maize leaves[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2018, 46(12): 2051—2061. (in Chinese with English abstract)
- [7] Zheng Y P, Li R Q, Hao L H, et al. Growth, physiological, and biochemical responses of three grass species to elevated carbon dioxide concentrations[J]. Pakistan Journal of Botany, 2017, 49(6): 2169—2180.
- [8] Aljazairi S, Nogues S. The effects of depleted, current and elevated growth CO₂ in wheat are modulated by water availability[J]. Environmental and Experimental Botany, 2015, 112(4): 55—66.
- [9] Wang S G, Jia S S, Sun D Z, et al. Mapping QTLs for stomatal density and size under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2016, 15: 1955—1967.
- [10] 李菲, 刘亮, 张浩, 等. CO₂ 浓度对大豆叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J]. 作物学报, 2018, 44(8): 1212—1220.
Li Fei, Liu Liang, Zhang Hao, et al. Effects of CO₂ concentrations on stomatal traits and gas exchange in leaves of soybean[J]. Cata Agronomica Sinica, 2018, 44(8): 1212—1220. (in Chinese with English abstract)
- [11] 张绪成, 马一凡, 于显枫, 等. 西北半干旱区深旋松耕作对马铃薯水分利用和产量的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(10): 3293—3301.
Zhang Xucheng, Ma Yifan, Yu Xianfeng, et al. Effects of arid area vertically rotary sub-soiling tillage on water utilization and yield of potato in northwest China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(10): 3293—3301. (in Chinese with English abstract)
- [12] 朱玉, 黄磊, 党承华, 等. 高温对蓝莓叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J]. 农业工程学报, 2016, 32(1): 218—225.
Zhu Yu, Huang Lei, Dang Chenghua, et al. Effects of high temperature on leaf stomatal traits and gas exchange parameters of blueberry[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE), 2016, 32(1): 218—225. (in Chinese with English abstract)
- [13] 王建林, 温学发, 赵风华, 等. CO₂ 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.
Wang Jianlin, Wen Xuefa, Zhao Fenghua, et al. Effects of doubled CO₂ concentration on leaf photosynthesis, transpiration and water use efficiency of eight crop species[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(5): 438—446. (in Chinese with English abstract)

- [14] 孙谷畴, 赵平, 饶兴权, 等. 供氮和增温对倍增二氧化碳浓度下荫香叶片光合作用的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16(8): 1399—1404.
Sun Guchou, Zhao Ping, Rao Xingquan, et al. Effects of nitrate application on alleviating photosynthesis restriction of *Cinnamomum burmannii* leaves under elevated CO₂ concentration and enhanced temperature[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(8): 1399—1404. (in Chinese with English abstract)
- [15] Darbah J N, Kubiske M E, Nelson N, et al. Impacts of elevated atmospheric CO₂ and O₃ on paper birch (*Betula papyrifera*): Reproductive fitness[J]. The Scientific World Journal, 2007, 7(1): 240—246.
- [16] 杜乐山, 刘海燕, 翟晓朦, 等. CO₂ 浓度升高对不同秋眠型苜蓿叶片解剖结构的影响[J]. 草业科学, 2018, 35(7): 1704—1712.
Du Leshan, Liu Haiyan, Zhai Xiaomeng, et al. Effect of elevated CO₂ level on the anatomical structure of *Medicago sativa*, under different fall dormancy types[J]. Pratacultural Science, 2018, 35(7): 1704—1712. (in Chinese with English abstract)
- [17] Li Yunping, Li Hongbing, Li Yuanyuan. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat[J]. The Crop Journal, 2017, 5: 231—239.
- [18] Wang H, Zhou G S, Jiang Y L, et al. Photosynthetic acclimation and leaf traits of *stipa bungeana* in response to elevated CO₂ under five different watering conditions[J]. Phoyosynthetic, 2017, 55(1): 164—175.
- [19] 俞满源, 黄占斌, 山仑. 不同水分条件下 CO₂ 浓度升高对植物生长及水分利用效率的影响[J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(3): 110—112.
Yu Manyuan, Huang Zhanbin, Shan Lun. Response of plant growth and water use efficiency to different water contents under environmental CO₂ concentration raising[J]. Chinese Journal Eco-agriculture, 2003, 11(3): 110—112. (in Chinese with English abstract)
- [20] Kimball B A, 朱建国, 程磊, 等. 开放系统中农作物对空气 CO₂ 浓度增加的响应[J]. 应用生态学报, 2002, 13(10) : 1323—1338.
Kimball B A, Zhu Jianguo, Cheng Lei, et al. Responses of agricultural crops to free air CO₂ enrichment[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(10): 1323—1338. (in Chinese with English abstract)
- [21] Huang Bingru, Jerry W J, Scott Nesmith, et al. Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply[J]. Journal of Experimental Botany, 1994, 45(2): 193—202.
- [22] 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 CO₂ 浓度升高的响应[J]. 生态学报, 2014, 34(13): 3744—3751.
Chai Weiling, Lie Yanbao, Li Yangping, et al. Responses of invasive *Chromolaena odorata* and native *Eupatorium heterophyllum* to atmospheric CO₂ enrichment[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(13): 3744—3751. (in Chinese with English abstract)
- [23] 于显枫, 张绪成, 方彦杰, 等. 高大气 CO₂ 浓度下遮阴对小麦叶片气孔特性及光合特性的影响[J]. 甘肃农业科技, 2017(6): 31—36.
Yu Xianfeng, Zhang Xucheng, Fang Yanjie, et al. Effects of shading on stomatal and photosynthetic characteristics of spring wheat under elevated atmospheric CO₂ concentration[J]. Gansu Agricultural Science and Technology, 2017(6): 31—36. (in Chinese with English abstract)
- [24] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species[J]. Planta, 1979, 149(1): 78—90.
- [25] 唐星林, 曹永慧, 顾连宏, 等. 基于 FvCB 模型的叶片光合生理对环境因子的响应研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(19): 6633—6645.
Tang Xinglin, Cao Yonghui, Gu Lianhong, et al. Advances in photophysiological responses of leaves to environmental factors based on the FvCB model[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(19): 6633—6645. (in Chinese with English abstract)
- [26] Ksiksi T S, Ppoyil S B T, Palakkott A R. CO₂ enrichment affects eco-physiological growth of maize and alfalfa under different water stress regimes in the UAE[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2018, 24(2): 251—259.
- [27] Gunderson C A, Wullschlegel S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: A broader perspectives[J]. Photosynthesis Research, 1994, 3: 369—388.
- [28] Xu M. The optimal atmospheric CO₂ concentration for the growth of winter wheat[J]. Journal of Plant Physiology, 2015, 184: 89—97.
- [29] Zhang X Y, Qin W L, Chen S Y, et al. Responses of yield and WUE of winter wheat to water stress during the past three decades: A case study in the North China Plain[J]. Agricultural Water Management, 2017, 179: 47—54.
- [30] 厉书豪, 李曼, 张文东, 等. CO₂ 加富对盐胁迫下黄瓜幼苗叶片光合特性及活性氧代谢的影响[J]. 生态学报, 2019, 39(6): 9—16.
Li Shuhao, Li Man, Zhang Wendong, et al. Effects of CO₂ enrichment on photosynthetic characteristics and reactive oxygen species metabolism and leaves of cucumber seedlings under salt stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(6): 9—16. (in Chinese with English abstract)

Effect of increasing CO₂ concentration on photosynthesis and leaf water use efficiency of crops

Zheng Yunpu, Li Fei, Hou Yikai, Guo Lili, Zhang Xixi, Ma Chao, Cao Xu, Hao Lihua*

(School of Water Conservancy and Hydropower, Hebei University of Engineering, Handan 056038, China)

Abstract: Global atmospheric CO₂ concentration has been increased from 280 μmol/mol to over 400 μmol/mol following the 19th century industrial revolution, and may even be over 800 μmol/mol at the end of this century, which may lead to drastic impacts on the structure and function of natural and managed ecosystems. We studied the effects of doubling CO₂ concentration on physiological traits and water use efficiency of 5 crop species soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), winter wheat (*Triticum aestivum* L.), kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.), perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), and tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) using 8 environmental growth chambers that could accurately control the CO₂ concentration at 400 μmol/mol or 800 μmol/mol. Leaf gas exchange measurement was performed with a portable photosynthesis system (Li-6400XT). Photosynthesis vs intercellular CO₂ curves were obtained to fit the maximum carboxylation rate of Rubisco, and the maximum electron transfer rate mediated ribulose biphosphate regeneration. Meanwhile, we also obtained the stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration, transpiration rate, and leaf water use efficiency of crops. Results showed that doubling CO₂ concentration significantly increased the net photosynthetic rate of perennial ryegrass ($P < 0.05$), but barely affected that of the other 4 crops (all $P > 0.05$). Our results from two-way ANOVA showed that crop species and CO₂ concentration has significantly interactive effects on net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate of the 5 crops. Meanwhile, elevating CO₂ concentration decreased the stomatal conductance and transpiration rate of crops except for soybean and winter wheat. As a result, elevating CO₂ concentration increased the water use efficiency of perennial ryegrass, kentucky bluegrass, and tall fescue by 175%, 161%, and 74%, suggesting that grass species may be more sensitive to elevated CO₂ concentration than soybean and winter wheat. Both the increased net photosynthetic rates and the decreased transpiration rate may contribute to the enhanced water use efficiency, whereas the contributions from the net photosynthetic rate and the transpiration rate depend on crop species. The increased leaf photosynthesis contributed the enhancement of water use efficiency for perennial ryegrass and tall fescue by 67% and 37%, respectively. Moreover, elevated CO₂ concentration barely affected the relative growth rate, root/shoot ratio, and total biomass of soybean plants, but dramatically increased the root/shoot ratio, and total biomass of winter wheat. Meanwhile, we also found that elevated CO₂ concentration had little effect on the relative growth rate, root/shoot ratio of the 3 grass species, while significantly enhanced the total biomass of tall fescue. These results suggested that crops in response to elevated CO₂ concentration was obviously species dependent. Additionally, our results also showed positively linear relationships between leaf nitrogen content and transpiration rate of crops except for soybean. Overall, our results suggest that the responses of physiological traits and water use efficiency to doubling CO₂ concentration depend on crop species under future climate change.

Keywords: crops; photosynthesis; transpiration; doubling CO₂ concentration; leaf gas exchange; water use efficiency