

28 种园林植物对大气 CO₂ 浓度增加的生理生态反应

蒋跃林¹, 张庆国¹, 杨书运¹, 张仕定², 吴健¹

(1. 安徽农业大学资源与环境学院, 安徽 合肥 230036; 2. 中国科技大学理化实验中心, 安徽 合肥 230026)

摘要:通过对 28 种园林植物在不同 CO₂ 浓度水平下的气体交换参数的观测, 分析了净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率等生理生态指标的变化趋势与规律。结果表明, 所测植物净光合速率和水分利用效率随 CO₂ 浓度升高而线性增加, 但不同植物种类对高 CO₂ 浓度的反应存在较大差异。气孔导度和蒸腾速率与 CO₂ 浓度呈线性负相关关系。当 CO₂ 浓度倍增(350 ~ 700 μmol · mol⁻¹) 时, 28 种园林植物净光合速率平均提高 31.2%, 气孔导度降低 16.5%, 蒸腾速率下降 11.7%, 而水分利用效率则提高了 49.2%。不同光合途径的植物净光合速率和水分利用效率受 CO₂ 浓度增加的影响程度为: C₃ 植物较大, C₄ 植物较小, CAM 植物介于两者之间。对不同生活型植物而言, 影响程度则为草本 C₃ 植物较大, 乔木 C₃ 植物较小, 灌木 C₃ 植物居于两者之间。

关键词: 园林植物; CO₂ 增加; 光合作用; 气孔反应; 水分利用效率

中图分类号: Q948.116 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2006)02-0001-06

Ecophysiological responses of 28 species of garden plants to atmospheric CO₂ enrichment JIANG Yue-lin¹, ZHANG Qing-guo¹, YANG Shu-yun¹, ZHANG Shi-ding², WU Jian¹ (1. College of Resources and Environmental Science, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 2. Center for Physics and Chemistry Science, University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2006, 15(2): 1-6

Abstract: Based on analysis of net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), transpiration rate (Tr) and water use efficiency (WUE), ecophysiological responses of 28 species of garden plants to CO₂ enrichment were compared. The results showed that Pn and WUE were positive and Gs, Tr negative linearly correlated with a series of CO₂ concentrations over 350 μmol · mol⁻¹. The average Pn and WUE increased by 31.2% and 49.2%, the average Gs and Tr decreased by 16.5% and 11.7% at doubled CO₂ level from 350 to 700 μmol · mol⁻¹. The order of Pn and WUE from high to low was C₃ plant, CAM plant, C₄ plant with CO₂ concentration increasing.

Key words: garden plant; CO₂ enrichment; photosynthesis; stomatal response; water use efficiency

大气中 CO₂ 浓度的升高及其影响是当前全球关注的焦点问题。大气中 CO₂ 浓度已从工业革命前(大约 1750 年)的 280 ± 10 μmol · mol⁻¹ 增长到目前的约 350 μmol · mol⁻¹ (植物旺盛生长季), 并以每年 1 ~ 2 μmol · mol⁻¹ 的速度递增, 预计到 21 世纪末, 大气 CO₂ 浓度将达到目前的 2 倍^[1]。大气 CO₂ 浓度升高除了通过温室效应导致全球气候变化对植物的间接影响外, 还直接影响植物的光合作用过程和生长发育。在全球气候变化的植物生态学研究, 光合作用、气孔导度、蒸腾作用及水分利用效率等植物气体交换参数指标对 CO₂ 浓度升高的响应是植物生理生态学研究的重要内容, 对于探讨植物光

合生理和水分生理对 CO₂ 浓度升高的反应有重要意义。在此方面, 国外学者做了大量研究^[2-6], 国内在农作物^[7-9]、少数草本和木本植物^[10-12] 的光合生理和产量品质方面也开展了一些工作, 但园林植物对 CO₂ 浓度升高响应的系统研究则未见报道。

植物光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率对 CO₂ 浓度升高的反应因不同光合碳同化途径 (C₃、C₄ 和 CAM 途径) 的植物而异, 不同生活型植物

收稿日期: 2005-09-05

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(70271062)

作者简介: 蒋跃林(1962-), 男, 安徽明光人, 硕士, 副教授, 主要从事植物环境生理生态研究。

的响应也有差异^[13~15]。为此,作者以28种园林植物为研究对象,测定了CO₂浓度增加条件下不同植物气体交换参数的反应,分析在不同CO₂水平下植物光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率的变化趋势与规律,以期在大气CO₂浓度升高环境背景下,为城市园林植物的栽培和多样性保护、城市绿化事业的可持续发展提供科学管理对策和依据。

1 材料和方法

1.1 材料

实验于2005年6月在合肥植物苗圃地进行,实验地位于31°51'N、117°17'E,海拔38 m,属江淮分水岭岗地,气候为典型的北亚热带湿润季风气候,土壤为粘性黄棕壤,地带性植被为北亚热带常绿落叶混交林。

供试植物种类为:夹竹桃(*Nerium indicum* Mill.)、红花檵木[*Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv.]、女贞(*Ligustrum lucidum* Ait.)、南天竹(*Nandina domestica* Thunb.)、合欢(*Albizia julibrissin* Durazz.)、山茶花(*Camellia japonica* L.)、樱花(*Prunus serrulata* Lindl.)、金丝桃(*Hypericum chinense* L.)、垂丝海棠(*Malus halliana* Koehne)、石榴(*Punica granatum* L.)、杜鹃(*Rhododendron simsii* Planch.)、黄杨[*Buxus sinica* (Rehd. et Wils.) Cheng]、红花酢浆草(*Oxalis corymbosa* DC.)、含笑(*Michelia maudiae* Dunn)、十大功劳[*Mahonia fortunei* (Lindl.) Fedde]、蚊母树(*Distylium racemosum* Sieb. et Zucc.)、紫荆(*Cercis chinensis* Bge.)、栀子花(*Gardenia jasminoides* Ellis)、木槿(*Hibiscus syriacus* L.)、乌桕[*Sapium sebiferum* (L.) Roxb.]、红叶李(*Prunus cerasifera* Ehrh. f. *atropurpurea* Jacq.)、绣线菊(*Spiraea salicifolia* L.)、香椿[*Toona sinensis* (A. Juss.) Roem.]、杜仲(*Eucommia ulmoides* Oliv.)、高羊茅(*Festuca elata* Keng)、鸭茅(*Dactylis glomerata* L.)、芦荟[*Aloe vera* L. var. *chinensis* (Haw.) Berg.]、狗牙根[*Cynodon dactylon* (L.) Pers.]。其中,芦荟为CAM植物,狗牙根为C₄植物,其他26种植物为C₃植物。上述供试植物均为2~4年生。

1.2 研究方法

用美国拉哥公司(LI-COR)生产的LI-6400

型便携式光合作用测定系统测定供试植物的气体交换参数,其中,叶片净光合速率Pn($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度Gs($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、蒸腾速率Tr($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)以及光合有效辐射、气温、叶温等环境参数均由仪器直接记录,叶片水分利用效率WUE($\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)由公式($WUE = Pn/Tr$)计算得出。观测时间为2005年6月10日至14日(植物旺盛生长期),为典型晴天,气候条件稳定,每天于09:00至10:00测定。设置CO₂浓度为350、400、500、600、700、800和900 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (每次测定完成后CO₂浓度变化小于5 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)。每个CO₂浓度处理组每种植物2株,选取完全展开功能叶10片,于叶片中间部位测定,每次测定重复3次。测定时的其他主要环境参数为:光合有效辐射 $750 \pm 45 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,气温(27 ± 1.5)°C,空气相对湿度(66 ± 5)%。

1.3 数据计算和处理

测定的气体交换参数及环境参数的统计计算和回归分析应用SPSS软件进行,获得植物气体交换参数(Pn、Gs、Tr、WUE)对CO₂浓度的响应规律。并根据公式 $\Delta Y_i = [(Y_i - Y_0)/Y_0] \times 100\%$ 计算出 ΔPn 、 ΔGs 、 ΔTr 、 ΔWUE 变化的相对百分率。式中Y_i和Y₀分别表示CO₂浓度为350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时第i种植物的Pn、Gs、Tr和WUE值。

2 结果和分析

2.1 植物净光合速率对CO₂浓度升高的响应模式

空气中CO₂浓度增加提高了28种园林植物叶片净光合速率。统计分析表明,28种园林植物净光合速率对CO₂浓度的响应呈线性关系(见表1),回归方程为 $Y_1 = kX_1 + b$ 。

由表1可见,28种园林植物中,香椿、夹竹桃、石榴和C₄植物狗牙根的净光合速率和CO₂浓度之间显著相关($P < 0.05$),而其他24种植物均达极显著相关($P < 0.01$)。在回归方程中回归系数k代表植物净光合速率随CO₂浓度升高的变化速率,k值越大,说明净光合速率对CO₂浓度变化的反应越敏感,增加大气中CO₂的“施肥效应”更显著。

在CO₂浓度达700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 水平(即CO₂浓度倍增)下28种园林植物气体交换参数与空气CO₂背景浓度为350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时相比的相对差异见

表1 28 种园林植物净光合速率和气孔导度对 CO₂ 浓度升高的响应方程¹⁾Table 1 Simulated equations of net photosynthetic rate and stomatal conductance of 28 species of garden plants to atmospheric CO₂ concentration enrichment¹⁾

种类 Species	净光合速率 Net photosynthetic rate		气孔导度 Stomatal conductance	
	相关方程 Related equation	相关系数 Related coefficient	相关方程 Related equation	相关系数 Related coefficient
高羊茅 <i>Festuca elata</i>	$Y_1 = 0.018 2X_1 + 10.22$	0.894 3 * *	$Y_2 = -0.105 8X_2 + 192.33$	-0.782 4 * *
南天竹 <i>Nandina domestica</i>	$Y_1 = 0.014 5X_1 + 7.93$	0.955 8 * *	$Y_2 = -0.094 3X_2 + 137.53$	-0.926 1 * *
垂丝海棠 <i>Malus halliana</i>	$Y_1 = 0.013 1X_1 + 6.95$	0.827 4 * *	$Y_2 = -0.025 7X_2 + 94.11$	-0.819 7 * *
鸭茅 <i>Dactylis glomerata</i>	$Y_1 = 0.012 9X_1 + 7.64$	0.912 2 * *	$Y_2 = -0.062 8X_2 + 147.28$	-0.880 3 * *
木槿 <i>Hibiscus syriacus</i>	$Y_1 = 0.012 3X_1 + 9.28$	0.862 9 * *	$Y_2 = -0.067 0X_2 + 205.47$	-0.854 7 * *
红花酢浆草 <i>Oxalis corymbosa</i>	$Y_1 = 0.0118X_1 + 7.47$	0.803 6 * *	$Y_2 = -0.068 6X_2 + 163.79$	-0.825 0 * *
紫荆 <i>Cercis chinensis</i>	$Y_1 = 0.011 7X_1 + 11.72$	0.714 2 * *	$Y_2 = -0.054 0X_2 + 130.66$	-0.632 9 * *
合欢 <i>Albizia julibrissin</i>	$Y_1 = 0.011 3X_1 + 10.03$	0.663 9 * *	$Y_2 = -0.082 7X_2 + 170.67$	-0.680 2 * *
十大功劳 <i>Mahonia fortunei</i>	$Y_1 = 0.013 0X_1 + 8.53$	0.937 0 * *	$Y_2 = -0.045 7X_2 + 91.75$	-0.918 7 * *
乌柏 <i>Sapium sebiferum</i>	$Y_1 = 0.010 7X_1 + 14.87$	0.826 1 * *	$Y_2 = -0.052 1X_2 + 136.24$	-0.762 6 * *
樱花 <i>Prunus serrulata</i>	$Y_1 = 0.010 5X_1 + 12.88$	0.784 5 * *	$Y_2 = -0.049 1X_2 + 142.90$	-0.521 5 *
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	$Y_1 = 0.009 6X_1 + 7.59$	0.960 4 * *	$Y_2 = -0.070 8X_2 + 153.82$	-0.830 6 * *
绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	$Y_1 = 0.008 9X_1 + 8.82$	0.685 2 * *	$Y_2 = -0.078 4X_2 + 172.84$	-0.772 1 * *
蚊母树 <i>Distylium racemosum</i>	$Y_1 = 0.008 8X_1 + 7.90$	0.897 0 * *	$Y_2 = -0.073 4X_2 + 156.42$	-0.829 4 * *
栀子花 <i>Gardenia jasminoides</i>	$Y_1 = 0.008 2X_1 + 7.45$	0.846 6 * *	$Y_2 = -0.086 1X_2 + 122.81$	-0.716 6 * *
含笑 <i>Michelia maudiae</i>	$Y_1 = 0.007 8X_1 + 2.55$	0.902 9 * *	$Y_2 = -0.043 1X_2 + 66.09$	-0.823 0 * *
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	$Y_1 = 0.007 4X_1 + 22.92$	0.526 0 *	$Y_2 = -0.051 8X_2 + 238.22$	-0.614 2 * *
金丝桃 <i>Hypericum chinense</i>	$Y_1 = 0.007 2X_1 + 6.77$	0.675 0 * *	$Y_2 = -0.038 3X_2 + 104.56$	-0.543 6 *
香樟 <i>Toona sinensis</i>	$Y_1 = 0.006 7X_1 + 6.37$	0.531 7 *	$Y_2 = -0.034 3X_2 + 111.03$	-0.450 1 *
杜仲 <i>Eucommia ulmoides</i>	$Y_1 = 0.006 5X_1 + 4.74$	0.848 3 * *	$Y_2 = -0.025 7X_2 + 82.35$	-0.679 0 * *
红叶李 <i>Prunus cerasifera f. atropurpurea</i>	$Y_1 = 0.005 3X_1 + 7.04$	0.692 1 * *	$Y_2 = -0.037 1X_2 + 96.90$	-0.481 5 *
山茶花 <i>Camellia japonica</i>	$Y_1 = 0.005 3X_1 + 6.03$	0.870 9 * *	$Y_2 = -0.025 7X_2 + 73.83$	-0.561 9 * *
夹竹桃 <i>Nerium indicum</i>	$Y_1 = 0.005 1X_1 + 14.25$	0.472 8 *	$Y_2 = -0.031 4X_2 + 131.06$	-0.643 7 * *
芦荟 <i>Aloe vera var. chinensis</i>	$Y_1 = 0.004 5X_1 + 6.33$	0.584 0 * *	$Y_2 = -0.022 9X_2 + 83.26$	-0.518 0 *
红花檵木 <i>Loropetalum chinense</i>	$Y_1 = 0.004 5X_1 + 5.46$	0.873 6 * *	$Y_2 = -0.034 3X_2 + 97.07$	-0.720 9 * *
石榴 <i>Punica granatum</i>	$Y_1 = 0.004 3X_1 + 3.28$	0.497 2 *	$Y_2 = -0.021 8X_2 + 85.37$	-0.573 4 * *
女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	$Y_1 = 0.003 8X_1 + 5.19$	0.690 5 * *	$Y_2 = -0.022 6X_2 + 69.65$	-0.528 9 *
黄杨 <i>Buxus sinica</i>	$Y_1 = 0.003 2X_1 + 5.29$	0.738 2 * *	$Y_2 = -0.018 6X_2 + 52.41$	-0.6025 * *

¹⁾ Y_1 和 Y_2 分别为净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和气孔导度 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), X_1 和 X_2 为 CO₂ 浓度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) Y_1 和 Y_2 represent net photosynthetic rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and stomatal conductance ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), X_1 and X_2 represent different concentrations of CO₂ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$). * *: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$.

表2。在 CO₂ 浓度倍增条件下, 28 种植物净光合速率平均增加 31.2%, 其中含笑、鸭茅、南天竹、高羊茅、红花酢浆草和垂丝海棠 6 种植物净光合速率的提高最为明显, 提高幅度达 40.4% ~ 58.5%; 而狗牙根、夹竹桃、黄杨和芦荟净光合速率增加较少, 均在 20% 以下 (12.1% ~ 19.6%); 其余 18 种植物的净光合速率提高了 23.0% ~ 36.1%。

2.2 植物气孔导度变化与 CO₂ 浓度增加的关系

随 CO₂ 浓度增加, 28 种园林植物叶片气孔导度同步下降, 两者呈线性关系, 达显著相关或极显著相关 (表1)。此结论与相关研究结果是一致的^[16]。

由于大气 CO₂ 浓度的升高导致细胞间 CO₂ 浓度的增加, 为保持胞间 CO₂ 分压始终低于大气 CO₂ 分压 (约低 20% ~ 30%), 植物通过气孔开闭调节胞间 CO₂ 浓度, 胞间 CO₂ 浓度的增加常伴随着气孔的关闭和气孔导度下降^[17]。因而, 与背景 CO₂ 浓度 (350 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 相比, 在空气 CO₂ 浓度倍增时 28 种植物气孔导度平均降低 16.5% (表2)。其中降幅较大的种类有南天竹、栀子花、高羊茅和十大功劳, 均下降 20% 以上; 而狗牙根和夹竹桃下降幅度较小, 在 10% 以下; 其余植物降幅在 10% ~ 20% 之间。

表2 CO₂浓度倍增条件下28种园林植物气体交换参数的相对差异
Table 2 The relative differences of gas exchange parameters of 28 species of garden plants under doubled CO₂ condition

种类 Species	百分率/% Percentage				种类 Species	百分率/% Percentage			
	ΔP_n	ΔC_s	ΔTr	ΔWUE		ΔP_n	ΔC_s	ΔTr	ΔWUE
含笑 <i>Michelia maudiae</i>	58.5	-19.6	-15.6	87.3	蚊母树 <i>Distylium racemosum</i>	31.8	-19.2	-11.5	53.8
鸭茅 <i>Dactylis glomerata</i>	45.8	-17.6	-15.2	69.0	紫荆 <i>Cercis chinensis</i>	29.7	-17.3	-16.8	55.6
南天竹 <i>Nandina domestica</i>	44.6	-31.4	-16.7	73.7	绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	29.2	-18.2	-15.6	53.1
高羊茅 <i>Festuca clata</i>	42.6	-24.2	-12.9	62.8	香椿 <i>Toona sinensis</i>	26.7	-16.8	-14.3	48.0
红花酢浆草 <i>Oxalis corymbosa</i>	40.5	-17.1	-13.6	62.5	樱花 <i>Prunus serrulata</i>	26.1	-15.2	-9.4	39.0
垂丝海棠 <i>Malus halliana</i>	40.4	-10.6	-6.0	50.3	红花檵木 <i>Loropetalum chinense</i>	25.7	-14.1	-7.4	35.9
十大功劳 <i>Mahonia fortunei</i>	36.1	-21.1	-13.6	57.6	山茶花 <i>Camellia japonica</i>	25.4	-13.1	-7.7	35.4
木槿 <i>Hibiscus syriacus</i>	36.0	-12.8	-10.1	50.9	红叶李 <i>Prunus cerasifera</i> f. <i>atropurpurea</i>	23.6	-15.3	-8.1	34.2
杜仲 <i>Eucommia ulmoides</i>	35.7	-12.5	-12.2	54.8	女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	23.1	-12.9	-10.5	37.4
石榴 <i>Punica granatum</i>	35.4	-10.1	-9.6	50.2	乌桕 <i>Sapium sebiferum</i>	23.0	-15.3	-6.9	32.1
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	34.5	-19.2	-14.9	57.8	芦荟 <i>Aloe vera</i> var. <i>chinensis</i>	19.6	-10.7	-8.7	34.2
金丝桃 <i>Hypericum chinense</i>	32.9	-15.0	-10.5	48.8	黄杨 <i>Buxus sinica</i>	18.5	-15.2	-11.8	34.3
合欢 <i>Albizia julibrissin</i>	32.1	-19.6	-14.3	54.3	夹竹桃 <i>Nerium indicum</i>	12.5	-9.2	-7.1	21.2
栀子花 <i>Gardenia jasminoides</i>	32.0	-30.2	-20.7	66.5	狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	12.1	-8.3	-4.8	17.6
					平均 Average	31.2	-16.5	-11.7	49.2

2.3 CO₂浓度升高对蒸腾速率和水分利用效率的影响

水从植物叶片向外扩散主要依靠气孔,气孔阻力是水汽向外扩散的主要限制因素,空气CO₂浓度上升,使气孔导度下降,水分由叶片向外排放的阻力加大,导致蒸腾速率降低,但气孔导度降低会使叶面温度有所提高,对叶片蒸腾起加强作用^[12]。因此,CO₂浓度升高对蒸腾速率的影响是气孔导度降低和叶面温度升高共同作用的结果。研究表明,28种园林植物蒸腾速率随着CO₂浓度升高而表现出线性递减的变化趋势(表3),其中夹竹桃和狗牙根未达显著相关水平,其他26种植物的叶片蒸腾速率与CO₂浓度间均呈显著或极显著的相关性。CO₂浓度倍增时,28种植物蒸腾速率平均降低11.7%,栀子花、紫荆和南天竹降幅较大,达16.7%~20.7%;而狗牙根、乌桕和垂丝海棠降幅在7%以下,降幅相对较小(表2)。

植物水分利用效率是指蒸腾消耗单位质量的水分所同化的CO₂的量,它不仅反映植物生长过程中能量转化效率,也是评价植物生长适应性的重要指标。在高CO₂浓度水平下,植物净光合速率的提高和由气孔导度下降而引起的蒸腾速率的降低共同促进水分利用效率提高。统计分析表明,CO₂浓度和28种园林植物水分利用效率均呈极显著相关关系

(表3)。CO₂浓度倍增状态下,以含笑、南天竹、鸭茅、栀子花、高羊茅和红花酢浆草的水分利用效率增幅最为显著(表2),达62.5%~87.3%;狗牙根和夹竹桃相对增幅较小,分别增加17.6%和21.2%;其他20种植物增幅为32.1%~57.8%,28种园林植物水分利用效率平均增幅达49.2%。

3 讨论和结论

从植物生理生态学的角度分析,光合作用与蒸腾作用分别是CO₂和H₂O分子通过叶片的内外交换过程,其主要通道是气孔,气孔运动控制着CO₂等气体交换参数的变化。实验结果证明,空气CO₂浓度倍增导致28种植物叶片气孔导度降低8.3%~31.4%。Curtis等^[18]通过木本植物观测数据进行分析,也得出CO₂倍增使气孔导度平均减小值达11%的结果;而Wand等^[19]对野生C₃和C₄植物的观测结果表明,在CO₂浓度增加值为190 μmol·mol⁻¹时,C₃和C₄植物气孔导度分别减少21.3%和16.0%。尽管气孔导度下降是限制光合作用的重要因素之一,但是由于气孔导度与光合作用对CO₂响应存在相互协调关系,使空气CO₂浓度与细胞间CO₂浓度的比值基本保持恒定^[20],所以空气CO₂浓度升高,细胞间CO₂浓度随之成比例升高,细胞间与叶绿体之间

表3 28种园林植物蒸腾速率和水分利用效率对CO₂浓度升高的响应方程¹⁾Table 3 Simulated equations of transpiration rate and water use efficiency of 28 species of garden plants to atmospheric CO₂ concentration enrichment¹⁾

种类 Species	蒸腾速率 Transpiration rate		水分利用效率 Water use efficiency	
	相关方程 Related equation	相关系数 Related coefficient	相关方程 Related equation	相关系数 Related coefficient
高羊茅 <i>Festuca elata</i>	$Y_3 = -0.001 8X_3 + 5.83$	-0.813 3 * *	$Y_4 = 0.005 6X_4 + 1.35$	0.962 6 * *
南天竹 <i>Nandina domestica</i>	$Y_3 = -0.001 7X_3 + 4.17$	-0.872 6 * *	$Y_4 = 0.007 6X_4 + 0.96$	0.973 1 * *
垂丝海棠 <i>Malus halliana</i>	$Y_3 = -0.000 4X_3 + 2.75$	-0.803 5 * *	$Y_4 = 0.006 6X_4 + 2.20$	0.931 5 * *
鸭茅 <i>Dactylis glomerata</i>	$Y_3 = -0.002 2X_3 + 5.36$	-0.749 0 * *	$Y_4 = 0.005 1X_4 + 0.81$	0.984 9 * *
木槿 <i>Hibiscus syriacus</i>	$Y_3 = -0.001 0X_3 + 3.82$	-0.814 7 * *	$Y_4 = 0.005 6X_4 + 1.90$	0.919 2 * *
红花酢浆草 <i>Oxalis corymbosa</i>	$Y_3 = -0.001 6X_3 + 4.92$	-0.770 6 * *	$Y_4 = 0.004 8X_4 + 0.95$	0.894 6 * *
紫荆 <i>Cercis chinensis</i>	$Y_3 = -0.001 3X_3 + 3.45$	-0.530 8 * *	$Y_4 = 0.008 4X_4 + 2.39$	0.870 5 * *
合欢 <i>Albizia julibrissin</i>	$Y_3 = -0.001 5X_3 + 3.96$	-0.591 1 * *	$Y_4 = 0.006 2X_4 + 1.75$	0.861 8 * *
十大功劳 <i>Mahonia fortunei</i>	$Y_3 = -0.000 9X_3 + 2.50$	-0.728 9 * *	$Y_4 = 0.009 3X_4 + 2.47$	0.986 3 * *
乌桕 <i>Sapium sebiferum</i>	$Y_3 = -0.000 5X_3 + 2.80$	-0.690 3 * *	$Y_4 = 0.006 5X_4 + 4.87$	0.889 0 * *
樱花 <i>Prunus serrulata</i>	$Y_3 = -0.000 7X_3 + 3.41$	-0.473 4 *	$Y_4 = 0.005 7X_4 + 3.18$	0.872 5 * *
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	$Y_3 = -0.001 2X_3 + 3.32$	-0.726 1 * *	$Y_4 = 0.006 2X_4 + 1.62$	0.994 7 * *
绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	$Y_3 = -0.001 3X_3 + 3.61$	-0.704 5 * *	$Y_4 = 0.005 8X_4 + 1.67$	0.893 2 * *
蚊母树 <i>Distylium racemosum</i>	$Y_3 = -0.000 6X_3 + 2.51$	-0.591 3 * *	$Y_4 = 0.006 2X_4 + 1.82$	0.906 5 * *
栀子花 <i>Gardenia jasminoides</i>	$Y_3 = -0.001 7X_3 + 3.46$	-0.762 8 * *	$Y_4 = 0.006 7X_4 + 1.22$	0.959 0 * *
含笑 <i>Michelia maudiae</i>	$Y_3 = -0.001 4X_3 + 3.62$	-0.683 0 * *	$Y_4 = 0.004 2X_4 + 0.18$	0.914 2 * *
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	$Y_3 = -0.000 7X_3 + 6.59$	-0.410 7	$Y_4 = 0.002 1X_4 + 3.23$	0.972 8 * *
金丝桃 <i>Hypericum chinense</i>	$Y_3 = -0.000 8X_3 + 2.70$	-0.445 1 *	$Y_4 = 0.005 2X_4 + 1.86$	0.817 6 * *
香椿 <i>Toona sinensis</i>	$Y_3 = -0.001 1X_3 + 3.17$	-0.518 2 *	$Y_4 = 0.004 4X_4 + 1.70$	0.849 3 * *
杜仲 <i>Eucommia ulmoides</i>	$Y_3 = -0.000 8X_3 + 2.65$	-0.583 9 * *	$Y_4 = 0.004 6X_4 + 1.33$	0.823 7 * *
红叶李 <i>Prunus cerasifera f. atropurpurea</i>	$Y_3 = -0.000 6X_3 + 2.30$	-0.453 2 *	$Y_4 = 0.004 1X_4 + 2.85$	0.930 6 * *
山茶花 <i>Camellia japonica</i>	$Y_3 = -0.000 5X_3 + 2.78$	-0.6107 * *	$Y_4 = 0.003 1X_4 + 1.96$	0.9435 * *
夹竹桃 <i>Nerium indicum</i>	$Y_3 = -0.000 5X_3 + 2.91$	-0.3960	$Y_4 = 0.003 4X_4 + 4.51$	0.7824 * *
芦荟 <i>Aloe vera var. chinensis</i>	$Y_3 = -0.000 6X_3 + 2.48$	-0.4833 *	$Y_4 = 0.003 4X_4 + 2.29$	0.8536 * *
红花檵木 <i>Loropetalum chinense</i>	$Y_3 = -0.000 6X_3 + 2.93$	-0.6197 * *	$Y_4 = 0.002 7X_4 + 1.63$	0.9607 * *
石榴 <i>Punica granatum</i>	$Y_3 = -0.000 5X_3 + 1.96$	-0.5524 * *	$Y_4 = 0.003 8X_4 + 1.32$	0.8236 * *
女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	$Y_3 = -0.000 6X_3 + 2.14$	-0.4936 *	$Y_4 = 0.003 7X_4 + 2.10$	0.8761 * *
黄杨 <i>Buxus sinica</i>	$Y_3 = -0.000 6X_3 + 1.90$	-0.5780 * *	$Y_4 = 0.003 6X_4 + 2.56$	0.8943 * *

¹⁾ Y_3 和 Y_4 分别为蒸腾速率 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和水分利用效率 ($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$), X_3 和 X_4 为 CO₂ 浓度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。 Y_3 和 Y_4 represent transpiration rate ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and water use efficiency ($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$), X_3 and X_4 represent different concentrations of CO₂ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$). * *: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$.

的 CO₂ 浓度梯度增大,有利于叶绿体获得光合作用所需的 CO₂。可见,空气 CO₂ 浓度上升引起气孔导度下降并不一定影响叶肉细胞的光合作用。

供试的 28 种园林植物按光合碳同化途径分为 C₃、C₄ 和 CAM 植物。空气 CO₂ 浓度增加对不同植物光合速率的提高幅度差异较大。对高光呼吸速率的 26 种 C₃ 植物,在 CO₂ 倍增条件下,净光合速率平均提高 32.3%,其生理机制是高 CO₂ 浓度增加了 CO₂ 对 Rubisco 酶结合位点的竞争从而提高羧化效率,并通过抑制光呼吸提高净光合效率;高 CO₂ 浓度下,C₄ 植物狗牙根净光合速率的提高幅度仅为 12.1%,由于 C₄ 植物具有特殊的光合机制,C₄ 循环途径起着

CO₂ 泵的作用^[21],在正常 CO₂ 浓度下,其光合作用接近饱和状态,对 CO₂ 浓度响应的敏感性相对低于 C₃ 植物;CAM 植物芦荟在 CO₂ 倍增时净光合速率的提高幅度为 19.6%。可见,不同光合途径的植物净光合速率受 CO₂ 增加的影响程度为:C₃ 植物较大,C₄ 植物较小,CAM 植物介于两者之间。

按照植物生活型可将供试植物分为 C₃ 乔木(乌桕、香椿等 11 种)、C₃ 灌木(含笑、十大功劳等 12 种)、C₃ 草本(红花酢浆草、高羊茅和鸭茅)、C₄ 草本(狗牙根)和 CAM 草本(芦荟)等植物类型。在 CO₂ 浓度倍增条件下,植物净光合速率平均提高幅度为:C₃ 乔木 28.6%、C₃ 灌木 29.6%、C₃ 草本 43.0%;水分

利用效率平均增加幅度为: C₃乔木 44.6%、C₃灌木 53.5%、C₃草本 64.8%、C₄草本狗牙根 17.6%、CAM草本芦荟 34.2%。因而,高 CO₂浓度对植物净光合速率和水分利用效率的影响程度则为 C₃草本植物较大, C₃乔木植物较小, C₃灌木植物居两者之间。

植物叶片光合速率在高 CO₂浓度环境下明显提高,但随着高 CO₂浓度持续时间的延长,这种提高效应有减弱趋势^[21]。笔者对茶树做了不同时间的高 CO₂浓度处理实验,发现茶树叶片净光合速率的提高程度随高浓度 CO₂持续时间的推延而递减,即茶树对较长时间高 CO₂浓度产生了光合适应现象^[12]。在 CO₂浓度持续升高条件下,不同种类园林植物的光合作用将产生何种动态变化,有待长期深入研究。

实验结果表明,CO₂浓度升高可以大幅度提高园林植物的水分利用效率,这种高 CO₂浓度水平下植物生长对水分的高效利用,在未来大气 CO₂浓度上升导致温室效应加剧、造成气候变化、引起水分供应问题日益突出的环境背景下,对园林植物栽培管理和城市绿化的可持续发展有特殊的积极意义。

参考文献:

- [1] Keeling C D, Whorf T P, Wahlen M, *et al.* Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980 [J]. *Nature*, 1995, 375: 660-670.
- [2] Leady P W, Drake B G. Open top chambers for exposing plant canopies to elevated CO₂ concentration and for measuring net gas exchange [J]. *Vegetatio*, 1993, 104/105: 3-15.
- [3] Murray D R. Plant responses to carbon dioxide [J]. *Amer J Bot*, 1995, 82: 690-697.
- [4] Ghannoum O, Caemmerer S, Barlow E W R. The effects of CO₂ enrichment and irradiance on the growth, morphology and gas exchange of a C₃ and a C₄ grass [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1997, 24: 227-237.
- [5] Hamerlynck E P, Huxman T E, Loik M E, *et al.* Effects of extreme high temperature, drought and elevated CO₂ on photosynthesis of the Mojave Desert evergreen shrub, *Larrea tridentata* [J]. *Plant Ecology*, 2000, 148: 183-193.
- [6] Leverenz J W, Bruhn D, Saxe H. Responses of two provenances of *Fagus sylvatica* seedlings to a combination of four temperature and two CO₂ treatments during their first growing season: gas exchange of leaves and roots [J]. *New phytologist*, 1999, 144: 437-454.
- [7] 陶宗娅, 邹琦. 强光和短期高 CO₂对玉米和大豆光能转化效率的影响 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25(2): 244-249.
- [8] 陈雄, 吴冬秀, 王根轩, 等. CO₂浓度升高对干旱胁迫下小麦光合作用和抗氧化酶活性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2002, 11(6): 881-884.
- [9] 蒋跃林, 张庆国, 张仕定, 等. 大气 CO₂含量增加对小麦籽粒品质的影响 [J]. *中国农业大学学报*, 2005, 10(1): 21-25.
- [10] 苏培玺, 杜明武, 张立新, 等. 日光温室草莓光合特性及对 CO₂浓度升高的响应 [J]. *园艺学报*, 2002, 29(5): 423-426.
- [11] 张放, 陈丹, 张士良, 等. 高浓度 CO₂对不同水分条件下枇杷生理的影响 [J]. *园艺学报*, 2003, 30(6): 647-652.
- [12] 蒋跃林, 张仕定, 张庆国. 大气 CO₂浓度升高对茶树光合生理特性的影响 [J]. *茶叶科学*, 2005, 25(1): 43-48.
- [13] Bowes G. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂ [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1993, 44: 309-332.
- [14] Cui M, Nobel P S. Gas exchange and growth responses to elevated CO₂ and light levels in the CAM species *Opuntia ficus-indica* [J]. *Plant Cell Environ*, 1994, 17(8): 935-944.
- [15] Grodzinski B, Jiao J, Leonardos E D. Estimating photosynthesis and concurrent export rates in C₃ and C₄ species at ambient and elevated CO₂ [J]. *Plant Physiol*, 1998, 117(1): 207-215.
- [16] 蒋高明, 林光辉, Bruno D M. 美国生物圈二号内生生长在高 CO₂浓度下的 10 种植物气孔导度、蒸腾速率及水分利用效率的变化 [J]. *植物学报*, 1997, 39(6): 546-553.
- [17] 蒋高明, 韩兴国. 大气 CO₂浓度升高对植物的直接影响 [J]. *植物生态学报*, 1997, 21(6): 489-502.
- [18] Curtis P S, Wang X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology [J]. *Oecologia*, 1998, 113: 299-313.
- [19] Wand S J E, Midgley G F, Jones M H, *et al.* Responses of wild C₄ and C₄ grasses (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions [J]. *Global Change Biol*, 1999, 5: 723-741.
- [20] 张其德. 大气二氧化碳浓度升高对光合作用的影响 [J]. *植物杂志*, 1999(5): 32-37.
- [21] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO₂浓度升高的反应 [J]. *生态学报*, 1998, 18(5): 529-535.