

大气中 CO₂浓度升高对植物的影响

林金星 胡玉熹 白克智

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

摘要 大气中 CO₂浓度升高以及由此所引起的温室效应已成为人们普遍关注的议题。在未来的世界里, CO₂浓度将持续上升。预计到21世纪中叶, CO₂浓度可能达到700 ppm。一些试验结果表明: CO₂浓度升高对多数植物的个体生长发育有促进作用, 其中包括种子的发芽率提高, 幼苗生长加快, 叶面积增大, 根系数量增多, 气孔数量减少, 茎干生长轮加宽, 开花期提早, 种子产量提高等。但是, CO₂浓度升高对植物也有不利影响。在高 CO₂浓度环境中, 由于过量产生的碳水化合物在叶片中的积累和矿物质的不平衡, 许多植物在生长后期生长缓慢或出现负增长; 个体生长发育规律的变化将导致一些增长种群逐渐向衰退种群过渡; C₃类杂草的加速生长将引起农业欠收; 群落结构与组成的变化将促使一些植物走向绝灭; 植物残渣中碳氮比的改变将引起生态系统生产力的下降等。因此, 对于今后大气中 CO₂浓度升高的影响还要做大量的研究。

关键词 CO₂浓度; 植物

The effects of elevated concentration of carbon dioxide on plants Lin Jin-Xing, Hu Yu-Xi and Bai Ke-Zhi (Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100044), *J. Plant Resour. & Environ.* 1993, 2(2): 55~61

Changes in the atmospheric concentration of CO₂ has brought about great concern. It was noticed that the global concentration of CO₂ would steadily increase and it was further predicted that the concentration might reach 700 ppm by the middle of next century. Some initial studies indicated that an elevation of this gas would seriously enhance plant growth. For most species in a high-CO₂ environment, seeds germination percentage higher, seedlings grew faster, leaf area became larger, number of roots increased, stomatal number reduced, growth rings of stems became wider, flowering turned earlier and seed yield increased comparing with the condition in ambient air. Nevertheless, elevated CO₂ will not necessarily benefit plants. The excess accumulation of starch in the chloroplasts and unequilibrium of mineral recycling resulting from a CO₂-rich world will slow down plants' growth rate or turn it negative over time. In addition, dramatic changes in the growing rhythm of individual plant will lead some increasing populations to decreasing populations. The outgrowth of C₃ grasses will disproportionately cause agricultural crops less productive; Continuing changes in the structure and composition of communities will alter the existence of some species, rendering them vulnerable to extinction. Increasing C/N ratio of plant residue will also lessen ecosystem productivity. Therefore, it is essential to further studies for assessing the effects of elevated CO₂ on plants.

Key words CO₂ concentration; plants

人类正面临着全球环境恶化的挑战。随着现代工业的发展,毁林的加剧以及化石燃料消耗的增加,全球环境恶化已经严重威胁着人类的生存和发展。在诸多环境问题中,CO₂浓度升高已引起人们的普遍关注。据报道,自人类进入工业化时代以来,大气中CO₂浓度已由ppm增加到现在的350 ppm。而从1957年到现在的30多年间,大气中CO₂浓度就增加了20%。预计到21世纪下半叶,CO₂浓度还将增加1倍^[15]。由于CO₂是植物光合作用的重要原料且具吸收红外线的功能,它的增加将导致全球普遍升温,从而直接影响植物的生长和发育,并引起生物圈及整个生态系统的变化。

关于大气中CO₂浓度对植物生长发育的影响,国外已有不少报道。在19世纪初,Saussure等^[8]进行了不同CO₂浓度下豆子生长状况的比较研究。近十几年来,这方面的研究趋向增多;然而,对其产生后果的估计却众说纷纭。一种观点认为:在未来世界里,由于CO₂浓度的升高以及由此引起的气候变暖,植物生产力将大幅度提高,并通过生长量的提高使环境的恶化有所缓冲,很可能是另一个高温适宜期的到来;另一种观点则认为:CO₂浓度的升高对整个生态系统的物质循环不利,它将改变原有的碳氮比例,并导致全球环境的恶化、生态系统的退化和生产力的下降,进而影响人类社会乃至整个生物圈的生存和发展。对于这个问题的科学预见和答复,必将成为许多学科未来的研究热点。本文将根据近年来国际上这方面的研究的新动态,力图通过正反两方面的论述,以期对大气中CO₂浓度升高对植物的影响做一较为客观的评价。

一、“CO₂施肥效应”

CO₂是植物光合作用的重要原料,植物通过光能的吸收、转换所形成的化学能将CO₂同化为碳水化合物。从理论上讲,不论光合同化是以何种形式进行,CO₂浓度的提高都能使植物光合过程中固定、运转CO₂以及合成碳水化合物处于有利地位。与此同时,光呼吸却在一定程度上受到抑制。因此可以说,大气中CO₂浓度的提高对于单位面积光合速率和干物质的积累都有一定的促进作用^[11,18,25]。

CO₂浓度的提高对于植物个体的生长发育也有明显的作用^[1]。随着CO₂浓度的提高,一种子的发芽时间缩短,发芽率提高,从子叶展开到第一片真叶出现的时间缩短^[20]。种子萌发后,随着叶片的出现和变绿,大多数植物迅速生长。与正常条件相比,植物的冠幅和株高大,节间数和叶片数量增多^[21,26],叶片厚度尤其是栅栏组织厚度增加,单位面积内表皮细胞和气孔数量减少^[4,32,38,39];根系数量增多,根幅面积扩大^[21,22];茎干中次生木质部的生长轮宽,材积增大^[6,8,9,27,37]。由于营养生长的加速进行,多数植物提前进入花期和盛花期^[84];雌蕊增多,种子增大,种子产量提高;整个植物体的衰老速度加快,生活周期缩短^[7,13,28,30]。Kimball^[24]根据70多篇研究报告中提供的37种植物430个观察结果的统计分析表明,当大气中的CO₂浓度由现在的350 ppm增加到700 ppm时,全球农作物的产量和生物量可望增加24~43%。于是,有些学者就将CO₂浓度升高可能促进植物生长的作用,称做“CO₂施肥效应”。

二、CO₂浓度提高的负作用

1. 对植物个体生长的影响

需要说明的是,在以往大部分的研究中,所得出的结论几乎都是建立在人工控制条件下的单因子短期试验,选用的试验材料也多局限于一年生的农作物或杂草。另外,同一植物的各个生长时期对 CO₂浓度的反应也有差异,关于“CO₂施肥效应”的上述结论能否代表多数植物中长期的适应结果仍有较大的疑问。针对这些问题, Garbutt 等设计了一些包括木本的和草本的 C₃和 C₄等植物在内的不同类型的连续试验。通过这些观察结果的分析,他们注意到:在高 CO₂浓度下,许多植物的生长曲线并不是以直线的形式上升,而是在一段加速生长之后就出现缓慢生长或停止生长;其相对生长速率也并不是始终比低浓度的高,而是在一段加速生长之后,便出现下降的趋势,而且下降的幅度比低浓度的大,有时还会出现负增长(图1)。尽管对于植物生长后期出现缓慢生长的机理尚未完全清楚,不过,现已初步了解到:单独增加 CO₂浓度可能引起叶绿体中出现过量的淀粉积累,从而影响叶绿体的正常工作效率。另一方面,过量的碳水化合物也可能引起库-源之间的转运过程,由于磷或磷再同化的不协调进行,从而出现合成代谢的不平衡。上述的变化又反馈回来阻碍了植物的生长,使得在高 CO₂浓度下生长的植物,到了后期反而不如在低浓度下生长的正常^(2,14)。

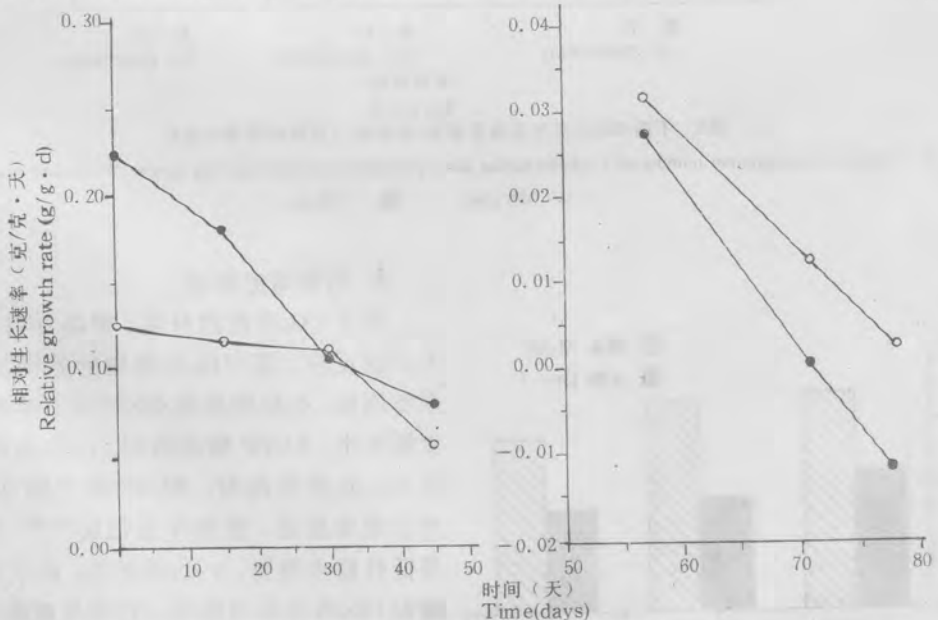


图1 不同时间及不同 CO₂浓度下苘麻相对生长速率的变化

Fig 1 Change of relative growth rate of *Abutilon theophrasti* at different CO₂ levels and times (Garbutt et al. 1990)

—○— 350 ppm —●— 700 ppm

2. 对种群的影响

大气中 CO₂浓度变化对种群的影响,主要表现在种群中不同个体的适应性以及由此引起的种群消长变化。一些模拟试验显示,多数植物在短期内能从高 CO₂浓度中受益。因此,种群

中个体的繁殖率也明显加快, 个体的数量也呈上升趋势^[19,42]。但在高 CO₂浓度的长期作用下, 由于许多植物的营养生长受阻, 加上生活周期、盛花期、雌雄花比例、座果率、种子产量的变化, 使得一些植物的正常生长发育规律遭到破坏, 经过几代之后, 种群中个体的受精机会减少, 繁殖率下降, 个体的数量和占有的空间反而减少(图2)。从而导致一些增长种群逐渐转变成衰退种群, 甚至整个种群可能走向绝灭^[5,16]。

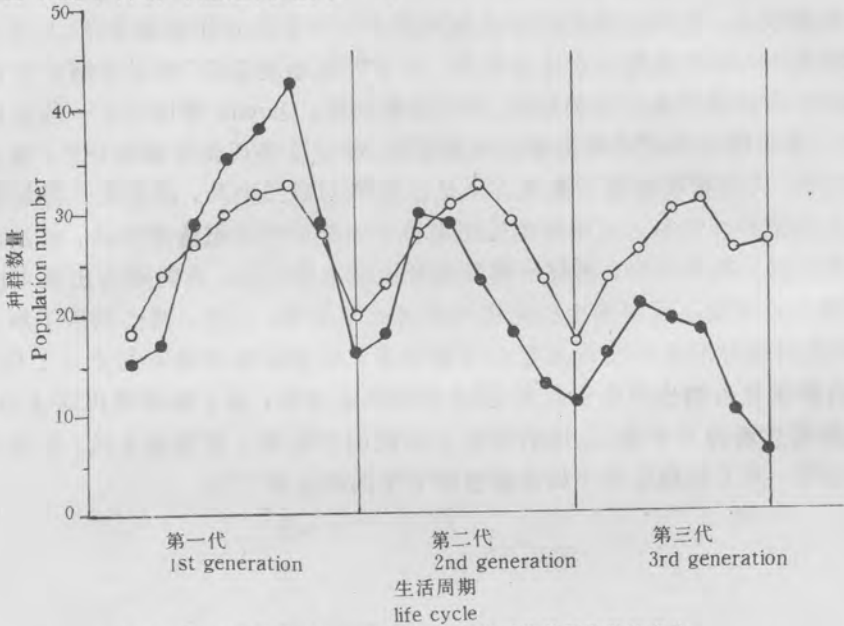


图2 不同 CO₂浓度下美洲苋菜等7种植物三代种群数量的变化

Fig 2 Variation in population number of 7 species during three generations at different CO₂ levels (Woodward *et al.* 1991)

—○— 350 ppm —●— 700 ppm

3. 对群落的影响

对于 CO₂浓度的升高, 群落中各类植物有不同的反应, 其中以 C₃植物的差别最为明显。众所周知, C₃植物是高 CO₂补偿点植物。在卡尔文循环中, RUBP 羧化酶对 CO₂的亲合力较低。当 CO₂浓度升高时, RUBP 羧化酶活性增强, 光合效率提高, 植物生长加快^[24,25]。而 C₄植物是低补偿点植物。在 C₄循环中, 由于 PEP 羧化酶对 CO₂的亲合力较高, 它本身就能利用低浓度的 CO₂。所以, CO₂浓度的升高对 C₄植物的生长促进作用较小, 有时在高浓度下还会出现负增长(图3)。因此, 我们不难推测: 随着全球 CO₂浓度的升高, 许多 C₃类的杂草就可能超过某些 C₄类农作物如甘蔗、玉米和高粱等的生

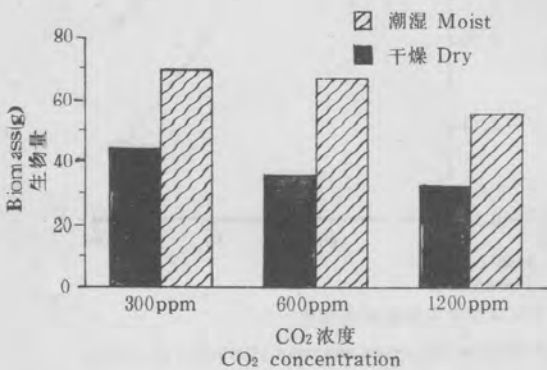


图3 不同 CO₂浓度和水分条件下 C₄植物生物量的变化

Fig 3 Change in biomass of C₄ species at different levels of CO₂ and moisture content (Bazzaz *et al.* 1992)

长, 其结果将是许多农业地区农作物的大幅度减收。

在同一群落中, 除 C₃ 和 C₄ 植物有显著差别外, 不同类群的植物对 CO₂ 浓度也有不同的反应。当把三折草 (*Trichospermum*)、番泻树 (*Senna*)、胡椒 (*Piper*)、秃盖草 (*Myriocarpa*) 和罗佩草 (*Cecropia*) 5 种植物的幼苗一起置于 350 ppm 和 700 ppm CO₂ 浓度下, 120 天后它们的生长速度和组成比例就发生了明显的变化。在低浓度下, 番泻树的组成比例最高, 也是群落的顶冠层; 在高浓度下, 尽管番泻树仍占有较高的组成比例, 但群落的顶冠层已由罗佩草所取代 (图 4)。同样的, 在较为稳定的群落中, 一些优势种可能由于对 CO₂ 浓度反应较差而逐渐成为伴生种, 而一些伴生种则可能由于对 CO₂ 浓度反应较好而逐渐成为优势种。经过一段时间后, 群落的组成比例甚至群落的组成成分都将改变。更为严重的是, 上述的变化将影响到一些植物的分布和生存。例如, 当全球 CO₂ 浓度升高时, 尽管有些植物可能受益了, 但也可能造成某些植物, 尤其是在高浓度下处于不利的 C₄ 植物的逐渐消失和绝种^[33, 35]。

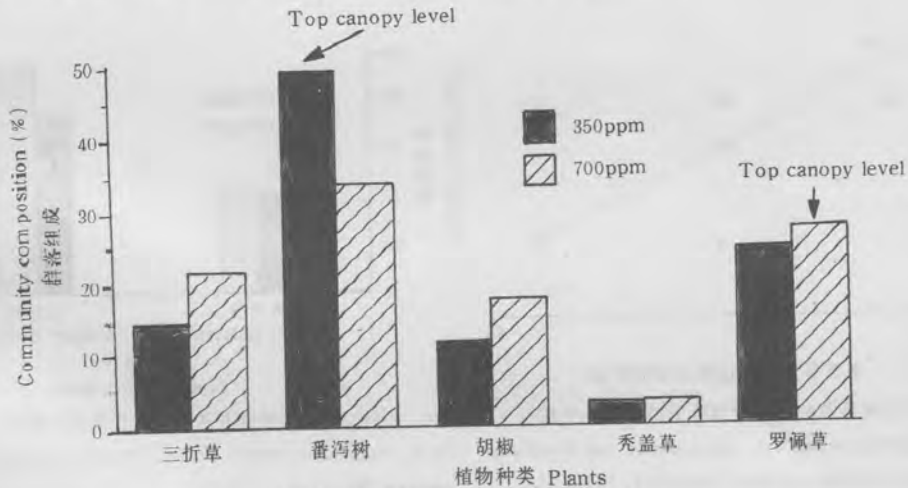


图 4 不同 CO₂ 浓度下群落组成的变化

Fig 4 Change in community composition at different CO₂ levels (Bazzaz et al. 1992)

4. 对生态系统的影响

随着大气中 CO₂ 浓度的增加, 即使植物的绝种速率不会明显改变, 植物群落特征的变化也将影响生态系统中物质的循环。假定 CO₂ 浓度增加 1 倍, 植物枯枝落叶的碳氮比将增加 20~40%^[41]。碳氮比的增加还意味着植物残渣中含氮量的急剧减少; 其结果将直接影响到土壤微生物的繁殖, 使土壤分解过程受到限制, 从而导致营养物质循环的减缓和土壤肥力的衰退。由于植物体中含氮的高低决定了食草动物消耗植物体的数量, 植物体中含氮量的减少还可能影响生物链中不同环节的食草动物的发育与繁殖。从图 5 可以清楚地看到, CO₂ 浓度、植物的含氮量和食草动物的消耗量三者之间存在着一定的相关关系, 即随着 CO₂ 浓度的增加, 植物含氮量的减少, 动物消耗量显著增加^[30, 31]。由于植物体中氮以及蛋白质含量的不足, 食草动物不得不消耗更多的植物体以维持体内能量的平衡。例如, 仅蝗虫每年就要增加几百万吨的消耗量, 很可能超过 CO₂ 浓度升高给人类带来的“好处”^[2]。再者, 由于植物体中营养成分的下降, 不少食草动物生长缓慢或发育不良。北美蝴蝶就是一个明显的例子, 它们在食用高 CO₂ 浓度下生长的芭蕉后, 形体明显减小, 并伴有大量死亡, 只有一部分幼虫能顺利发育到成熟

期^[3]。食草动物的变化反过来又影响了虫媒花植物的传粉和生殖,进而影响了整个生态系统的变化。

“CO₂的施肥效应”还取决于生态系统中营养条件的可供性。假定水分、养分和光照条件跟不上,即使CO₂浓度不断升高,植物的生长量也不会表现出显著的变化^[10]。例如,在6种一年生植物的模拟系统中,当营养不足时,单独增加CO₂浓度对6种植物的植株总重量并没有起很大的促进作用;只有当水、肥、光照等基本条件具备的情况下,它们的植株总重量才随CO₂浓度的提高有明显的增加(图6)。因此,在CO₂浓度大幅度提高的未来世界里,若要保证农作物的增产,人们将不得不大量地施用肥料和灌溉水分。显然,为克服大气中CO₂浓度升高及其所带来的环境恶化,人类将必须付出很高的代价。

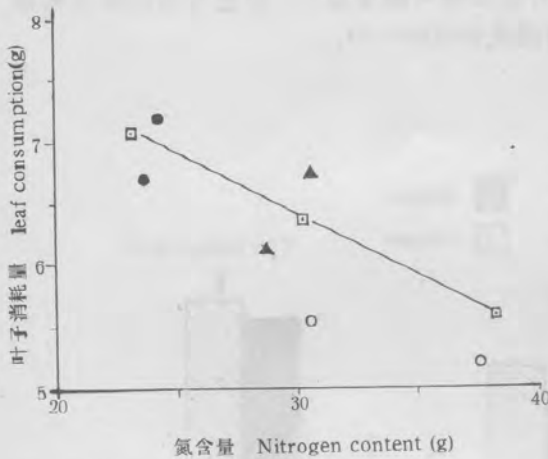


图5 CO₂浓度与曼莎草的氮含量和叶子消耗量的关系

Fig 5 Relationship among CO₂ concentration and N content, leaf consumption of *Mentha piperita* (Woodward, 1991)

—●— 650 ppm —▲— 500 ppm —○— 350 ppm

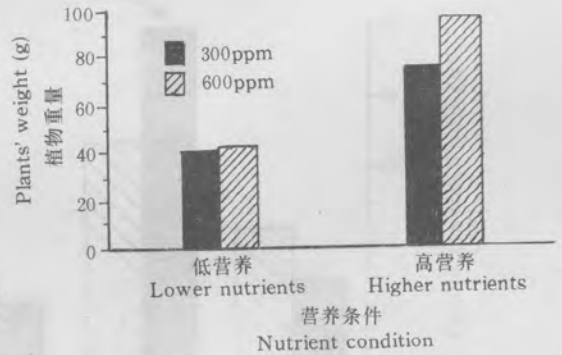


图6 不同CO₂浓度和营养条件下植物重量的变化

Fig 6 Variation in plant's weight at different levels of CO₂ and nutrients (Bazzaz et al. 1992)

结 束 语

从以上的论述可以比较清楚地看到:CO₂浓度升高能促进植物生长发育只是事情的一个方面,而且以往的研究大多建立在人工控制条件下单因子的短期试验,不少结论显然仍有一定的局限性。可以说,在过去较长的一段时间里,人们将“CO₂施肥效应”的作用可能过分夸大了,而将CO₂浓度增高对植物生长的负作用或多或少地忽视了。事实上,即使不考虑全球变暖,仅CO₂浓度升高这单一因子也将极大地影响生态系统的结构与功能。因此,对于未来大气中CO₂浓度升高的后果还需要做多方面的探讨和研究。

参 考 文 献

- 1 林金星,胡玉薰,1993:植物学集刊(印刷中).
- 2 Bazzaz F A. 1990: *Ann. Rev. Eco. Syst.* 21: 167~196.

- 3 Bazzaz F A, E C Fajer. 1992; *Scientific American (Jan.)*; 68~74.
- 4 Bristow J M, A S Loot. 1968; *Amer. J. Bot.* **55**: 884~889.
- 5 Carter D R, K M Peterson. 1983; *Oecologia* **54**: 50~54.
- 6 Cooper C F. 1986; *Science* **231**: 859~860.
- 7 Cure J D, B Acock. 1986; *Agri. For. Meteorol.* **38**: 127~145.
- 8 De Sature T. 1804; cited by D G Dalrymple, 1973; A global review of greenhouse food production, USDA Economic Res, Scr., P. 44.
- 9 Donaldson L A et al. 1987; *IAWA Bull. n. s.* **8**: 285~289.
- 10 Drake B G et al. 1985; *Fun. Ecology* **3**: 363~371.
- 11 Enoch H Z et al. 1976; *Sci. Hortic.* **5**: 33~41.
- 12 Funsch R W et al. 1970; *Forest Sci.* **16**: 459~460.
- 13 Garbutt K, F A Bazzaz. 1984; *New Phytol.* **98**: 433~446.
- 14 Garbutt K et al. 1990; *Ecology* **71**: 1185~1194.
- 15 Gates D M. 1983; In: CO₂ and Plants. (ed. E R Lemon); 7~20. West View Press, Boulder, Colorado.
- 16 Gifford R M. 1977; *Aust. J. Plant Physiol.* **4**: 99~110.
- 17 Hardman L L, Q A Brun. 1971; *Crop Sci.* **11**: 886~888.
- 18 Harley P C et al. 1992; *Cell and Envir.* **15**: 271~282.
- 19 Harper J L. 1977; Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- 20 Heichel G H, R A Jaynes. 1974; *HortScience* **9**: 60~62.
- 21 Idso A B, B A Kimball. 1991; *Agri. For. Meteorol.* **55**: 345~349.
- 22 Idso A B, B A Kimball. 1992; *Plant, Cell and Envir.* **15**: 337~341.
- 23 Kimball B A, S T Mitchell. 1977; *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* **104**: 515~520.
- 24 Kimball B A. 1989; *Agron. J.* **75**: 779~788.
- 25 Kramer P J. 1981; *Bioscience* **31**: 29~33.
- 26 Krizek D T et al. 1971; *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* **96**: 285~288.
- 27 LaMarche V C et al. 1984; *Science* **225**: 1019~1021.
- 28 Lemon E R. 1983; CO₂ and Plants. West View Press. Boulder, Colorado.
- 29 Libik A, T Wojtaszek. 1977; *Acta Hortic.* **58**: 111~116.
- 30 Lincoln D E, N Sionit. 1986; *Oecologia* **69**: 556~560.
- 31 Lincoln D E, D Coubet. 1989; *Oecologia* **78**: 112.
- 32 Madsen E. 1974; *Acta Agric. Scand.* **24**: 242~246.
- 33 Mauney J R et al. 1978; *Crop Sci.* **18**: 259~263.
- 34 Omer L S, S M Horvath. 1983; *Ecology* **64**: 1311~1314.
- 35 Patterson D T, E P Flint. 1980; *Weed Sci.* **28**: 71~75.
- 36 Phillips D A et al. 1976; *Amer. J. Bot.* **63**: 356~362.
- 37 Rogers H H et al. 1983; *J. Envir. Quality* **12**: 569~574.
- 38 Ryle G J A, J Stanley. 1991; *Ann. Bot.* **69**: 563~565.
- 39 Thomas J F, C N Harvey. 1983; *Bot. Gaz.* **144**: 303~309.
- 40 Tinus R W. 1982; *Tree Planters Notes* **17**: 12~15.
- 41 Woodward F I et al. 1991; *Ann. Bot.* **67** (Supplement 1): 23~28.
- 42 Wong S C. 1979; *Oecologia* **44**: 68~74.