

大气 CO₂ 浓度和温度升高对紫花苜蓿生物量及其分配的影响

袁 晖¹ 何显平² 兰立达¹ 李德文^{1*}

(1. 四川省林业调查规划院, 四川 成都 610081;

2. 广元市规划和住房局风景名胜管理处, 四川 广元 628000)

摘 要: 本文利用封闭式生长室系统, 研究了环境 CO₂ 浓度和温度(对照处理, CON)、CO₂ 浓度升高(环境 CO₂ 浓度加倍, EC)、温度升高(环境温度 + 2.2℃, ET) 以及二者同时升高(ECT) 对紫花苜蓿生物量积累及其分配的影响。结果表明, CO₂ 浓度升高增加了紫花苜蓿根、茎、叶和总生物量的累积。温度升高仅增加了叶、茎和总生物量, 对根生物量的累积无显著影响。在温度升高条件下, CO₂ 浓度升高对紫花苜蓿的根、茎、叶和总生物量的累积效应更多。单独 CO₂ 浓度、温度升高以及二者交互作用显著降低了根冠比与地下生物量, 显著提高了源汇比和利用率。

关键词: 气候变化; 紫花苜蓿; 生物量; 分配; 根冠比

中图分类号: S712 文献标识码: A 文章编号: 1003-5508(2013)01-0048-04

Effects of Elevated CO₂ Concentration and Temperature on the Biomass and its Allocation of *Medicago sativa*

YUAN Hui¹ HE Xian-ping² LAN Li-da¹ LI De-wen^{1*}

(1. Sichuan Forest Inventory and Plan Institute, Chengdu 610081, China;

2. Bureau of Guangyuan City Planning, Construction and Housing, Guangyuan 628000, China)

Abstract: In this paper, with enclosed chamber system, *Medicago sativa* seedlings were exposed to two CO₂ concentrations levels (ambient and double ambient CO₂ concentration), two temperature levels (ambient and +2.2 °C) and their combination for one growth season in order to research on its biomass accumulation and biomass allocation. The results showed that elevated CO₂ significantly increased the accumulation of root, stem and leaf biomasses and total biomass. And elevated temperature increased the leaf and stem biomasses and total biomass, but had no obvious effect on the root-biomass. Elevated temperature had positive effect on the accumulation of root, stem, leaf and total biomass under elevated CO₂. The combination of elevated CO₂ and temperature increased W_{source}/W_{sink} and available biomass, but decreased R/S and root biomass.

Key words: Climate change, *Medicago sativa*, Biomass, Allocation, R/S

气候变化是当今人类所面临的最重大挑战之一。自工业化时代以来, 人类活动所排放的温室气体持续增加, 全球地表温度逐步增加, 导致了全球气候变化。随之而来的是积雪消融、海平面上升、环境污染、生物多样性丧失和沙漠化加剧。CO₂ 是主要的温室气体之一, 其浓度已由工业化前时代的约 280 μmol · mol⁻¹ 增加到 2005 年的 379 μmol ·

mol⁻¹。根据 IPCC 第四次评估报告(2007) 预测, 随着世界人口和经济发达程度的增加, 预计本世纪中后期的大气 CO₂ 浓度将达到 560 μmol · mol⁻¹ ~ 700 μmol · mol⁻¹; 到 2100 年全球表面大气平均温度将增加 1℃ ~ 4.5℃^[1]。

温度是控制生物生化反应的关键环境要素, 尤其在生物酶活性方面。尽管光合作用合成的碳水

收稿日期: 2012-09-17

作者简介: 袁 晖(1968-) 男, 硕士, 高级工程师, 从事林业规划设计、生态技术服务工作。

* 通讯作者: 李德文(465413017@qq.com)

化合物要转移到植物的根、茎、叶等器官储存还要经历许多的生理过程,但是从众多的已有试验中均证实: CO₂ 浓度的升高导致光合作用的增强,对农作物生物量的增加有促进作用^[2]。当 CO₂ 浓度升高是,水稻和小麦的产量升高约 40%、玉米升高 15%^[3]。但也有学者认为温度升高将对作物产量起到负效应^[4]。在不考虑 CO₂ 作用的前提下,温度升高超过 2.5℃,稻谷、小麦、玉米的产量持续下降^[5]。到目前为止,关于 CO₂ 和温度升高交互作用对农作物产量影响方面的研究还不多^[2]。已有的研究发现,高温、高 CO₂ 条件下水稻总生物量提高 23% ~ 37%^[6]。但是,Prasad 等(2007)发现温度升高将会减弱 CO₂ 升高对作物增产的效果^[7]。

紫花苜蓿(*Medicago sativa*) 是重要的豆科牧草植物,具有营养价值高、适口性好、适应性强等特点,在全世界范围内分布广泛。在我国,紫花苜蓿也是许多农牧区的首选草种。有研究表明,CO₂ 倍增促进紫花苜蓿对光能的吸收,提高光合作用^[8,9]。但迄今为止,关于 CO₂ 倍增和温度升高交互作用条件下紫花苜蓿生物量及分配的研究鲜有报道。因此,研究 CO₂ 浓度和温度升高对紫花苜蓿的生物量积累及其分配的影响,将有助于深入全面了解全球气候变化对牧草产量及其可食性生物量比例的影响,为农作物对气候的响应提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 植物-气候模拟生长室系统

植物-气候模拟生长室系统建立在中国科学院成都生物研究所茂县山地生态研究站(31°41'07"N, 103°53'58"E,海拔1 820 m)。该站地处青藏高原东缘横断山系北段高山峡谷地带的岷江上游中部,年均气温 8.6℃,年均相对湿度 82%,年均降水量 919.5 mm,年均蒸发量 795.8 mm,年均日照时数 1 139.8 h,年无霜期 200 d 左右。

独立、自控和封顶的生长室由下部近似圆柱体和上部近似球缺两部分构成,其主体骨架为不锈钢矩管和圆管。下部圆柱体由 11 个面构成(宽 1.0 m,高 2.0 m),用 8 mm 的浮法玻璃(透光率约 85%)密封。生长室上部球缺高 1.5 m,用 10 mm 的双层中空 PC 板(透光率约 80%)密封。生长室底面面积约 9.4 m²,内部总体积约 24.5 m³。生长室内光合有效辐射相当于生长室外的 57%。通过上位

计算机、下位控制模块和相关的软硬件控制,使生长室内 CO₂ 浓度、温度达到试验设计要求,其详细的环境要素信息见文献^[10]。

1.2 试验材料

2010 年 3 月,将紫花苜蓿种子播种于装满当地耕地土壤的塑料花盆内(容积为 10 L),置于自然环境状态下萌发。2010 年 5 月中旬,将花盆内多余的紫花苜蓿幼苗去除,保证每盆内的健壮幼苗数为 1 株(大小相对均匀),然后把花盆移入植物-气候模拟生长室系统的生长室内进行 CO₂ 浓度和温度升高处理。整个实验处理期间,保证土壤水分对紫花苜蓿生长不形成胁迫,也不向土壤施加肥料。

1.3 实验处理

本实验采用 2 因素完全随机设计,即两种 CO₂ 浓度(环境 CO₂ 浓度,约 350 ± 40 μmol · mol⁻¹;环境 CO₂ 浓度加倍处理,约 700 ± 20 μmol · mol⁻¹) × 两种温度(环境温度、环境温度 + 2.2℃)。本实验共计 4 个处理:对照(CON)、CO₂ 浓度升高(EC)、温度升高(ET)以及二者同时升高(ECT)。连续处理时间为 2010 年 5 月中旬至 9 月中旬,共计 4 个月。

1.4 测定指标与方法

实验处理结束后,采用全收获法分别测定每株的根、茎、叶生物量。各组分生物量在 70℃ 下烘干至恒重后再称量。文中所有生物量均以干重表示。

根冠比(root to shoot ratio, R/S) = 单株根生物量/单株地上生物量(g · g⁻¹)。

源汇重比(leaf weight to non-leaf weight ratio, W_{source}/W_{sink}) = 单株叶生物量/单株非叶生物量(g · g⁻¹)。

利用率(Use ratio) = 单株茎、叶根生物量/单株总生物量(g · g⁻¹)。

1.5 数据处理

所有数据的统计分析与制图采用 SPSS 和 Sigmaplot 软件完成。

2 结果与分析

2.1 生物量积累

大气 CO₂ 浓度升高对紫花苜蓿根、茎、叶及其总生物量的累积有极显著促进作用(P < 0.001)。其中,根、茎、叶及其总生物量分别比对照增加了 92.3%、512.0%、405.1% 和 277.9%(表 1 和表 2)。

温度升高也能显著促进紫花苜蓿茎、叶和总生物量的累积 ($P < 0.001$)。其中,茎、叶及其总生物量分别比对照增加了 122.0%、121.4% 和 58.4%。但是,对根的生物量积累有一定的负效应,比对照的根生物量降低了 1.9% (表 1 和表 2)。

CO₂ 浓度和温度同时升高对紫花苜蓿的茎、叶、根及其总生物量的累积有显著的促进作用 ($P < 0.05$)。其中,茎、叶、根及其总生物量分别比对照增加了 848.3%、710.0%、59.9% 和 419.6% (表 1 和表 2)。

表 1 4 种实验处理下的紫花苜蓿生物量积累
Table 1 Biomass of *M. sativa* under elevated CO₂ and temperature treatments

处理	叶		茎		根		合计	
	重量(g)	变化(%)	重量(g)	变化(%)	重量(g)	变化(%)	重量(g)	变化(%)
CON	4.2 ± 0.2	—	7.4 ± 0.9	—	12.2 ± 0.9	—	23.7 ± 1.5	—
EC	21.2 ± 2.6	+405.1	45.0 ± 10.2	+512.1	23.4 ± 1.6	+92.3	89.6 ± 12.7	+277.9
ET	9.3 ± 1.1	+121.4	16.3 ± 3.7	+122.0	11.9 ± 1.7	-1.9	37.6 ± 5.7	+58.4
ECT	34.0 ± 3.0	+710.0	69.8 ± 10.0	+848.3	19.4 ± 4.7	+59.9	123.2 ± 12.9	+419.6

表 2 4 种处理对紫花苜蓿根、茎、叶、总生物量、根冠比、源汇比和可食用比影响的统计显著性
Table 2 Statistical significance of single and interactive effects of elevated CO₂, elevated temperature on root, stem, leaf, total biomass, R/S, W_{source}/W_{sink} and Use ratio based on two-way ANOVA

	根	茎	叶	总生物量	根冠比	源汇比	可食用比
F _{CO₂}	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***
F _T	0.069 ns	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***
F _{CO₂×T}	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***	0.000 ***

F_{CO₂} CO₂ 影响; F_T 温度影响; F_{CO₂×T} CO₂ × 温度交互影响。同列中不同字母表示不同处理间同一性状在 $P < 0.05$ (Duncan's multiple range test 邓肯式新复极差法) 水平上的显著差异。
F_{CO₂} elevated CO₂ effect; F_T elevated temperature effect; F_{CO₂×T} CO₂ × temperature effect. Values followed by the same letter in the same column are not significantly different at the $P < 0.05$ level according to Duncan's multiple range test. ns, no significant; * $0.01 < P \leq 0.05$; ** $0.001 < P \leq 0.01$; *** $P \leq 0.001$.

2.2 生物量分配

CO₂ 浓度升高条件下,紫花苜蓿的 R/S 显著降低了 65.7%,但 W_{source}/W_{sink} 和 Use ratio 分别提高了 45.7% 和 51.2% ($P < 0.05$) (图 1 和表 2)。

与对照相比,温度升高使 R/S 显著降低了

55.2%,而 W_{source}/W_{sink} 和 Use ratio 分别提高了 57.3% 和 39.3% ($P < 0.05$) (图 1 和表 2)。

CO₂ 浓度和温度升高的交互作用下,R/S 显著降低了 82.3%,而 W_{source}/W_{sink} 和 Use ratio 增加了 77.7% 和 72.4% ($P < 0.05$) (图 1 和表 2)。

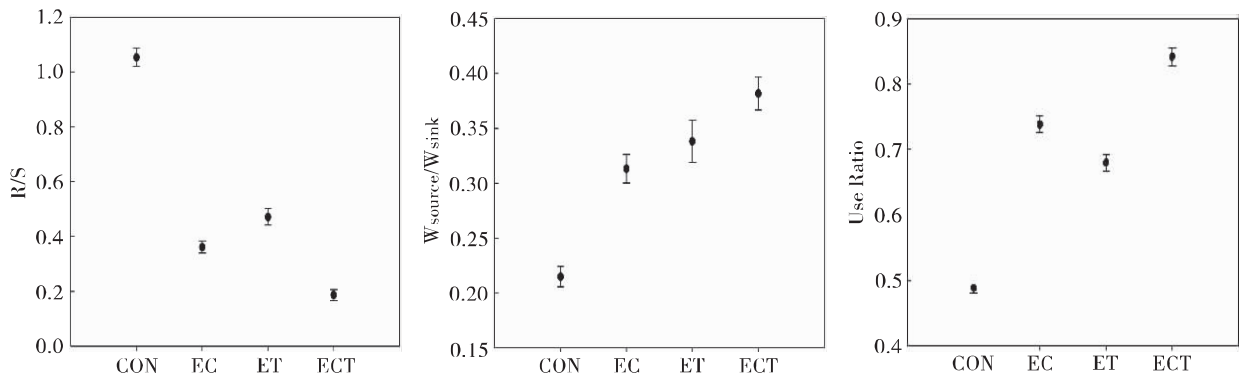


图 1 CO₂ 浓度升高和温度升高条件下的紫花苜蓿根冠比、源汇比及可食用比

Fig. 1 The R/S, W_{source}/W_{sink} and Use ratio of *M. sativa* under elevated CO₂ and temperature

R/S 根冠比; W_{source}/W_{sink} 源汇比; Use ratio 可食用比

3 结论与讨论

Körner(2006) 报道,CO₂ 浓度加倍处理的植物

生物量增加率在 50% 以下,即使是生长条件相当好的农作物,一个生长季节的生物量增加率大约也只有 30%^[11]。本研究的结果与上述研究结果一致。CO₂ 浓度对生物量的增加效应也受其他因子的影

响。如 Kimball 等(2002)的整合分析显示,在正常 N 供应条件下 C₃ 植物的生物量增加幅度为 17%;高 N 供应条件下生物量的平均增加幅度为 19%^[3]。而在 N 供应不足的情况下,植物生物量的平均增加幅度仅为 3%。紫花苜蓿是豆科植物,具有菌根,有较好的固氮能力,因此,CO₂ 浓度升高带来的施肥效应并不受氮的限制。对红豆草的研究发现高 CO₂ 浓度下生物量的增加与固氮量的增加有关^[12]。

有研究认为温度升高将对作物产量起到负效应^[4]。Wada 等人利用 OTC 模拟增温对高山植物生长和生物量的影响,结果发现芽的生长和生物量对模拟增温的响应在不同物种间存在明显的差异^[13]。紫花苜蓿在温度升高的条件下,叶和总生物量增加。温度升高将会减弱 CO₂ 浓度升高对作物的增产效果^[7],但是高温、高 CO₂ 浓度条件下水稻总生物量提高 23%~37%^[6]。在高 CO₂ 浓度条件下,温度升高 2℃对紫花苜蓿的生物量累积有促进作用。这样的差异主要由于温度敏感性和植物生长发育的最佳温度存在着种间差别^[14]。在一些草原植物 C₃ 种类的研究中,Lilley 等(2001)报道在温度和 CO₂ 浓度升高的共同作用下,植物体的营养需求增加导致根系生长的加强^[15]。在 CO₂ 浓度升高和温度升高交互作用条件下,紫花苜蓿的 R/S 减少比例远高于 CO₂ 浓度升高和温度升高单独作用的情况。同时,交互作用下,紫花苜蓿的可使用比增加最高。

总之,大气 CO₂ 浓度升高和温度升高单独作用将显著提高紫花苜蓿生物量累积;在交互作用下更有利于生物量积累,也更有利提高可食用比(地上部分)。本研究是在实验室控制条件下进行的盆栽试验,主要集中于一个生长季的生长情况。由于盆栽条件和试验时间短,本研究结果用于判断气候变化对较长时间、较大空间尺度的影响是困难的。所以需要进一步进行野外试验是非常必要的,尤其是多因子共同作用的研究。

参考文献:

[1] IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change. The physical science basis. // Solomon S ,Qin D ,Manning M ,Chen Z ,Marquis

M ,Averyt KB ,Tignor M ,Miller HL (eds) Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press 2007.

- [2] 房世波,沈斌,谭凯炎,等. 大气 [CO₂] 和温度升高对农作物生理及生产的影响[J]. 中国生态农业学报 2010, 18(5): 1116 ~ 1124.
- [3] Kimball B A ,Kobayashi K ,Bindi M. Responses of agricultural crop to free air CO₂ enrichment. *Advances in Agronomy* 2002, 77: 293 ~ 368.
- [4] Michael H. 2007. Climate takes aim. *Nature* 446: 706 ~ 707.
- [5] Polley H W. Implications of atmospheric and climate change for crop yield and water use efficiency. *Crop Science* 2002, 42: 131 ~ 140.
- [6] De Costa W A J M ,Weerakoon W M W ,Herath H M L K. Physiology of yield determination of rice under elevated carbon dioxide at high temperatures in a subhumid tropical climate. *Field Crops Research* 2006, 98(1): 336 ~ 347.
- [7] Prasad P V ,Boote K J ,Allen L H. Species ,ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Research* 2006, 95: 398 ~ 411.
- [8] 张其德,卢从明,冯丽洁,等. CO₂ 加富对紫花苜蓿光合作用原初光能转换的影响[J]. 植物学报 1996, 38(1): 77 ~ 82.
- [9] 董志新,韩清芳,贾志宽,等. 不同苜蓿(*Medicago sativa*) 品种光合速率对光和 CO₂ 浓度的响应特征[J]. 生态学报 2007, 27(6): 2272 ~ 2278.
- [10] 张远彬,王开运,乔云周. 研究高寒区植物生长过程对气候变化响应的封顶式生长室系统[J]. 应用与环境生物学报, 2007, 13(5): 601 ~ 608.
- [11] Körner C. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* 2003, 91: 4 ~ 17.
- [12] 周正朝,上官周平. 红豆草与土壤氮含量对大气二氧化碳浓度升高的响应[J]. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2175 ~ 2178.
- [13] Wada N ,Shimono M ,Miyamoto M. Warming effects on shoot developmental growth and biomass production in sympatric evergreen alpine dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens*. *Ecological Research* 2002, 17(1): 125 ~ 132.
- [14] Coleman J S ,Bazzaz F A. Effects of CO₂ and temperature on growth and resource use of co-occurring C₃ and C₄ annuals. *Ecology* 1992, 73: 1244 ~ 1259.
- [15] Lilley J M ,Bolger T P ,Peoples M B ,Gifford R M. Nutritive value and the nitrogen dynamics of *Trifolium subterraneum* and *Phalaris aquatica* under warmer ,high CO₂ conditions. *New Phytologist* , 2001, 150: 385 ~ 395.