

大气CO₂

浓度升高对我国 主要作物影响的研究

郝兴宇·著



气象出版社
China Meteorological Press

大气 CO₂ 浓度升高对我国 主要作物影响的研究

郝兴宇 著

 气象出版社
China Meteorological Press

内 容 简 介

工业革命以来,全球大气 CO_2 浓度持续升高。 CO_2 是植物光合作用的原料,大气 CO_2 浓度升高会直接影响植物的光合作用,进而影响植物的生长发育、产量及品质。目前国内外已经针对大气 CO_2 浓度升高对作物影响开展了广泛的研究,研究方法和手段不断更新。开放式大气 CO_2 富集系统(FACE)试验研究,由于和外界环境条件一致而更具有代表性,更能反映实际的 CO_2 肥效。本书主要介绍了我国北方唯一的 FACE 平台近年的相关研究成果。分别对我国主要作物小麦、水稻、大豆、绿豆、谷子等对未来大气 CO_2 浓度升高的响应进行了阐述,并分析了目前研究所存在的问题,对未来的研究提出了展望。以期在未来气候变化条件下,为农业适应气候变化提供依据,为我国制定相关政策提供参考,促进我国农业的可持续发展。

图书在版编目(CIP)数据

大气 CO_2 浓度升高对我国主要作物影响的研究/郝兴宇著.
北京:气象出版社,2014.10
ISBN 978-7-5029-6028-5

I. ①大… II. ①郝… III. ①二氧化碳-影响-作物-
研究-中国 IV. ①S31

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2014)第 236589 号

出版发行:气象出版社

地 址:北京市海淀区中关村南大街 46 号

总 编 室:010-68407112

网 址:<http://www.cmp.cma.gov.cn>

责任编辑:王元庆

封面设计:博雅思企划

责任校对:三思

印 刷:北京京华虎彩印刷有限公司

开 本:889mm×1194mm 1/32

字 数:151 千字

版 次:2014 年 10 月第 1 版

印 次:2014 年 10 月第 1 次印刷

定 价:36.00 元

邮政编码:100081

发 行 部:010-68409198

E-mail: qxcbs@cma.gov.cn

终 审:汪勤模

责任技编:吴庭芳

印 张:4.625

本书如存在文字不清、漏印以及缺页、倒页、脱页等,请与本社发行部联系调换

前 言

工业革命以来,全球大气 CO_2 浓度持续升高。作为大气主要温室气体,大气 CO_2 浓度升高会引起全球气温升高,造成全球气候变化,对人类生产和生活产生巨大的影响,气候变化问题已经成为当今国际社会普遍关注的全球性问题。

CO_2 不仅是温室气体,也是植物光合作用的原料,大气 CO_2 浓度升高会直接影响植物的光合作用,进而影响植物的生长发育、产量及品质。目前国内外已经针对大气 CO_2 浓度升高对作物影响开展了广泛的研究,研究方法和手段不断更新。开放式大气 CO_2 富集系统(FACE)试验研究,由于和外界环境条件一致而更具有代表性,更能反映实际的 CO_2 肥效。目前国内已经建成 3 个 FACE 平台,对我国主要粮食作物开展了相关研究,取得了不错的成绩,为我国农业生产应对未来气候变化提供了依据,为保证未来的粮食安全提供了保障。

本书是作者及作者所在的中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所气候变化适应研究团队近年来在我国北方唯一的 FACE 平台开展的相关研究总结而成。旨在为提高我国农业适应气候变化提供参考,为地方农业可持续发展提供技术支持。本书共分 5 章,分别对我国主要作物小麦、水稻、大豆、绿豆、谷子等对未来大气 CO_2 浓度升高的响应进行了阐述,并分析了目前研究所存在的问题,对未来的研究提出了展望。我们目前还未对水稻开展相关研究,其中第 3 章水稻部分主要参考了我国江苏无锡 FACE 系统的部分试验结果。我们将在以后的研究中逐步开展关于北方水稻对大气 CO_2 浓度升高响应的研究,完善我国 FACE 试验数据,为我国北方水稻生

产可持续发展提供保障。

本书的成果研究和出版得到了国家科技支撑计划项目“农业生态系统固碳减排技术研发集成与示范”(2013BAD11B00),国家重点基础研究发展计划项目(“973”计划)“华北农业和社会经济对气候灾害的适应能力研究”(2012CB955904),中澳政府气候变化合作项目“FACE 条件下气候变化对小麦大豆影响的研究”(00xx-0506-Norton),中国农业科学院修缮购置项目,山西省自然科学基金“大豆响应大气 CO₂ 浓度升高的生理机制”(2013011039-3),中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金的资助。多年的研究中,得到了中国农业科学院、山西农业大学等单位的支持。在编著过程中得到了中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所林而达研究员、居辉研究员、郭李萍研究员、仝乘风老师、魏强老师、巫国栋老师、李迎春副研究员、韩雪博士、姜帅等老师和同学的支持和帮助,在此表示感谢!

气候变化对作物的影响是一个复杂的过程,本书仅是基于目前的研究,对大气 CO₂ 浓度升高对作物的影响进行了初步的探讨。由于我们水平有限,书中疏漏和错误之处有所难免,恳请读者批评指正。

郝兴宇

2014 年 6 月于山西农业大学

中国农科院 FACE 研究团队简介

2007 年,在中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所林而达研究员与澳大利亚墨尔本大学的 Robert Norton 教授联合主持的中澳合作项目的资助下,中国北方 miniFACE 系统在中国农业科学院昌平试验基地建成,开展冬小麦和夏大豆等作物对 CO_2 浓度升高的响应试验至今。在多年的研究过程中,逐渐形成了以林而达和居辉研究员领衔,郝兴宇博士、韩雪博士、李迎春博士为骨干的研究梯队,开展了自由大气 CO_2 浓度升高条件下作物生理、营养代谢、产量品质、农田温室气体排放等方面的研究。仝乘风老师、魏强老师、巫国栋老师负责试验设备的研发与维护。先后有墨尔本大学的林树基博士、沈阳农业大学的谢立勇老师、中国科学院大学的程淑兰老师、黑龙江八一农垦大学的冯永祥老师在本 FACE 平台开展相关研究。马占云博士、王贺然博士、高霁博士、黄树青博士、邸少华、姜帅、王晨光、林阅兵、李锦涛、李豫婷、董小钢、杨宗鹏、焉海颖、汪莹、崔旭、王爱等同学也先后参与了本 FACE 试验的研究工作。以 FACE 平台为支撑,承担国家面上自然基金 2 项,青年自然基金 1 项,山西省自然科学基金 1 项,中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金 3 项。截至 2014 年,发表学术论文 30 余篇,其中 SCI 收录 10 余篇。培养博士研究生 7 人,硕士研究生 5 人,本科生 19 人。

目 录

前 言

中国农科院 FACE 研究团队简介

第 1 章 大气 CO_2 浓度升高对作物影响的研究进展 (1)1.1 CO_2 浓度增加对作物的影响 (2)1.2 CO_2 浓度升高、温度升高及干旱交互作用对作物的
影响 (11)1.3 CO_2 浓度升高对植物影响研究方法介绍 (14)第 2 章 大气 CO_2 浓度升高对小麦的影响 (19)2.1 大气 CO_2 浓度升高对冬小麦叶片光合生理的影响 ... (20)

2.2 FACE 条件下对冬小麦生长特征及产量构成的影响 ... (23)

2.3 CO_2 浓度升高对冬小麦旗叶和穗部 N 吸收的影响 ... (29)2.4 CO_2 浓度升高与水分互作对冬小麦生长发育的影响
..... (37)第 3 章 大气 CO_2 浓度升高对水稻的影响 (46)3.1 大气 CO_2 浓度升高对水稻光合生理的影响 (46)3.2 大气 CO_2 浓度升高对水稻生长发育的影响 (47)3.3 大气 CO_2 浓度升高对水稻产量及产量构成的影响 ... (50)3.4 大气 CO_2 浓度升高对水稻元素吸收和分配的影响 ... (51)3.5 大气 CO_2 浓度升高对水稻籽粒品质的影响 (52)第 4 章 大气 CO_2 浓度升高对大豆的影响 (54)4.1 大气 CO_2 浓度升高对夏大豆可溶性糖含量及光合
色素含量的影响 (55)4.2 CO_2 浓度升高对大豆光合生理日变化的影响 (59)

4.3	大气 CO ₂ 浓度升高对大豆光合能力及产量的影响 ...	(62)
4.4	大气 CO ₂ 浓度升高对大豆品质的影响	(68)
4.5	大气 CO ₂ 浓度升高对大豆生长及 N 固定的影响	(75)
第 5 章 大气 CO₂ 浓度升高对其他作物的影响		
	(绿豆、谷子、板蓝根)	(81)
5.1	大气 CO ₂ 浓度升高对绿豆叶片光合作用及叶绿素 荧光的影响	(81)
5.2	大气 CO ₂ 浓度升高对绿豆生长及 C、N 吸收的影响 ...	(87)
5.3	大气 CO ₂ 浓度升高对绿豆生长发育与产量的影响 ...	(92)
5.4	大气 CO ₂ 浓度升高对谷子生长发育与光合生理的 影响	(98)
5.5	大气 CO ₂ 浓度升高对板蓝根叶片光合生理及超微 结构的影响	(105)
参考文献		(116)
后 记		(136)

第1章 大气 CO₂ 浓度升高对作物影响的研究进展

自 1750 年以来,人类活动导致全球大气中 CO₂、CH₄ 及氮氧化物浓度显著增加,目前已经远超过了工业革命之前的量值。CO₂ 是最重要的温室气体,由于化石燃料的使用及土地利用的变化,全球 CO₂ 浓度已从工业革命前的 280 $\mu\text{mol/mol}$ 上升到 2005 年的 379 $\mu\text{mol/mol}$ 。有连续直接测量记录以来,全球 CO₂ 浓度增长率为 1.4 $\mu\text{mol}/(\text{mol} \cdot \text{a})$,最近 10 年的增长率为 1.9 $\mu\text{mol}/(\text{mol} \cdot \text{a})$ 。根据特别情景排放报告(SRES)预测,2000—2030 年间全球 CO₂ 浓度将增加 40%~110%,21 世纪中期全球 CO₂ 浓度将约达到 550 $\mu\text{mol/mol}$ (Prentice *et al.*, 2001)。

CO₂ 浓度的增加会引起全球气温升高(Houghton *et al.*, 2001),进而引起降水量的变化。20 世纪全球陆地上的降水增加了 2%左右(Hulme *et al.*, 1998),但各地区的实际变化并不一致(Karl *et al.*, 1998; Doherty *et al.*, 1999)。近 47 年来,我国平均降水量小幅增加,但东北、华北中南部的黄淮海平原和胶东半岛、四川盆地及青藏高原部分地区出现了不同程度的下降趋势,以胶东半岛的负趋势最显著(任国玉 等, 2005)。未来气候变化情景下,到 21 世纪中期高纬度地区和部分潮湿的热带地区以及人口密集的东亚和东南亚地区地面径流将增加 10%~40%。由于降水的减少和蒸发量的增加,部分干旱的高纬度地区和热带地区的地面径流将减少 10%~30%。在我国中纬度地区,气温升高 1℃,灌溉需水量将增加 5%~6%。未来 10~50 年,气候变化将使我国西北地区天然来水量增加,但气候变暖

将增加生态需水量及农业灌溉需水量(秦大河,2002)。

CO₂ 是光合作用的底物,也是初级代谢过程(气孔反应和光合作用)、光合同化物分配和生长的调节者。温度条件几乎影响植物所有的生物学过程。水分条件是植物能够正常生长发育的基本条件。因此,大气 CO₂ 和温度升高以及水分变化对植物的生理过程、生物量、产量、品质均具有极其重要的影响(杨金艳等,2002)。

CO₂ 浓度的升高会对作物产生影响,了解未来气候变化下作物生产状况,将为提前制定相关政策以保证我国粮食安全提供依据。

1.1 CO₂ 浓度增加对作物的影响

1.1.1 对作物生理指标的影响

CO₂ 是植物光合作用的底物。在目前的大气 CO₂ 浓度条件下,核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)没有被 CO₂ 饱和,而高浓度 CO₂ 可以抑制植物光呼吸,所以短期的高 CO₂ 浓度可使 C₃ 植物光合速率平均提高约 52%(林伟宏,1998;Drake *et al*,1997)。与 C₃ 植物光合作用机理不同,C₄ 植物在高 CO₂ 浓度下的光合速率仅提高 4%(Kimball *et al*,1997)。Rubisco 动力学研究表明:在 25℃ 条件下,CO₂ 浓度为 550 μmol/mol 时植物光饱和叶片的光合速率可增加 38%,CO₂ 浓度为 700 μmol/mol 时可增加 64%(Long,1991)。Ainsworth *et al*(2005)分析了 12 个开放式空气 CO₂ 浓度增高(free air CO₂ enrichment,FACE)条件下 40 种植物光合资料发现,植物光饱和叶片的光合速率平均增加 31%。

短期 CO₂ 浓度升高使植物光合作用增强,但长期高浓度 CO₂ 将使植物对 CO₂ 浓度产生光适应现象,即高浓度 CO₂ 对植物光合速率的促进随时间的延长而逐渐消失(Ainsworth *et al*,2005)。发生光合适应的植物通常 CO₂ 羧化能力下降,叶片碳水化合物含量增加而 Rubisco 含量下降(Drake *et al*,1997)。这是由于高 CO₂ 浓度使植

物光合作用增强,增加了碳积累,改变了植物体内可溶性碳水化合物的供需平衡。碳水化合物的积累抑制植物细胞质内无机磷酸盐含量,从而使光合作用短期下降,碳水化合物中的己糖浓度增加可以抑制某些光合特异基因的表达(如 RbcS),从而使光合作用长期下降(Pego *et al*, 2000)。光合适应可能是由于植物基因或环境因素所致,特别是氮供应不足时表现明显(Stitt *et al*, 1999; Rogers *et al*, 1998; Hymus *et al*, 2001)。

Ainsworth *et al* (2002) 分析发现:在 CO₂ 浓度倍增([CO₂] = 689 μmol/mol)下,光饱和叶片的光合速率平均增加 39%,这仅是理论预期值的 60%;当大豆生长于较大容器(>9 L)时,光饱和叶片的光合速率可增加 58%,非常接近理论值,而当生长于小容器(2.5~9 L)时仅增加 24%。植物叶片光合速率低于理论预期值的原因通常是由于不能利用多余光合产物、根容量(盆栽试验)、氮供应以及遗传因素的限制(Stitt *et al*, 1999; Rogers *et al*, 1998; Hymus *et al*, 2001)。大豆的根瘤不但可以增加碳汇和利用多余的光合产物,还能固定氮元素供大豆生长需要,而且大豆的无限开花习性也可以增加碳汇和利用多余的碳水化合物(Rogers *et al*, 2004)。FACE 试验可以避免根容量的限制,Rogers *et al* (2004) 进行大豆 FACE 研究的结果表明:高 CO₂ 浓度下,叶面日净光合速率增加 24.6%,仅为 Rubisco 动力学理论值的 44.5%,通过叶绿素荧光测出的日光合电子传递率也没有明显的增加。可见叶面日净光合速率在高 CO₂ 浓度下受核酮糖-1-5 二磷酸(Rubp)限制,而不受 Rubisco 限制。Bernacchi *et al* (2005) 的研究也得出相似结论,在高 CO₂ 浓度(550 μmol/mol)下光饱和叶片光合速率增加 16%~20%。日净光合速率在鼓粒期之前出现短暂下降,但鼓粒后期达到最大,表明 CO₂ 对大豆光合作用的促进作用没有在生长末期下降(Rogers *et al*, 2004)。FACE 条件下大豆的最大光合速率有所下降,可能是由于光合适应的结果(Bernacchi *et al*, 2005; Johannessen *et al*, 2002)。国内的相关研究主要通过开顶式气室进行,研究结果与国外的研究基本一致(张彤

等,2006;蒋跃林 等,2005a;2005b)。

蒋跃林等(2006b)利用开顶气室研究认为,大气 CO₂ 浓度增高使大豆叶片叶绿素总量和叶绿素 b/a 值增加,CO₂ 浓度增高更有利于叶绿素 b 的形成,叶绿素 b 是捕光色素蛋白复合体的重要组成部分,其含量增加可加强叶绿素对光的吸收。郝兴宇(2009)利用 FACE 系统对夏大豆的研究与之不同,认为叶绿素 a、b 及类胡萝卜素含量总体下降,且低 N 处理品种的下降更明显,其原因可能是由于 N 素供应不足所致。赵天宏等(2003)研究发现,CO₂ 浓度倍增促进了大豆叶绿体的发育,使大豆叶片内淀粉粒积累明显增多、体积增大、光合效率增强、光合产物增多。

CO₂ 对气孔运动影响很大。低浓度 CO₂ 促进气孔张开,高浓度 CO₂ 使气孔迅速关闭(无论光下或暗中均如此)。高浓度 CO₂ 下,气孔关闭的可能原因是:高浓度 CO₂ 使质膜透性增加,导致 K⁺ 泄漏,消除了质膜内外的溶质势梯度;CO₂ 使细胞内酸化,影响跨膜质子浓度差的建立。气孔关闭减少植物与大气之间的气体交换,使气孔导度下降,FACE 条件下植物叶片气孔导度平均下降 22% (Ainsworth *et al*, 2007a; 2007b)。气孔关闭后植物蒸腾作用也将减少,一般减小 20%~27%。由于蒸腾下降和净光合速率增加,植物水分利用率(WUE)也将升高(Polley *et al*, 2002)。高浓度 CO₂ 条件下,大豆气孔导度下降,蒸腾作用减弱,水分利用率提高(白月明 等, 2005; 黄辉 等, 2004; 张彤 等, 2005)。气孔导度下降后,植物蒸腾作用减弱,叶片温度会升高,叶温适当提高对作物生长会有促进作用,但叶温过高将使作物发生热害的可能性增加。

高 CO₂ 浓度下植物生长量加速、生物量增加,植物体内的 N 浓度会降低,但 N 素利用效率会提高。N 素的供应会影响光适应对 CO₂ 浓度的反应, N 素缺乏则光适应明显, N 素升高则光适应不显著(Isopp *et al*, 2000)。N 素供应不足限制了植物体内新“汇”发展,因此 CO₂ 浓度的升高加剧了植物内部“源-汇”不平衡(Hymus *et al*, 2001),FACE 试验结果也支持这一假设。在低 N 条件下,最大表观

羧化速率($V_{c,max}$)降低 22%,而在高 N 条件下, $V_{c,max}$ 仅降低 12% (Ainsworth *et al*, 2005)。当接种有效的共生固氮菌时,高 N 和低 N 处理时豆类植物氮素利用效率均增加 30%;当接种无效固氮菌时,高 N 处理在高 CO₂ 浓度下, N 素利用效率增加 6%,低 N 处理则减少 27% (Luscher *et al*, 2000)。说明豆类植物的固氮作用可提高作物对高 CO₂ 浓度的适应性。Ainsworth *et al* (2007a, 2007b) 在 FACE 条件下对大豆叶内碳、氮平衡的研究表明,高 CO₂ 浓度下老叶碳水化合物增加,幼叶碳水化合物减少,老叶、新叶的酰胺(酰胺是根瘤菌固氮的产物)和氨基酸含量均增加,可见高 CO₂ 浓度改变了大豆的碳氮平衡,进而会影响大豆的生长和产量。蒋跃林等(2006a)研究表明,高 CO₂ 浓度有利于大豆根系的生长及根瘤菌的个数、干质量、固氮活性等的提高。高 CO₂ 浓度可增加大豆氮固定总量,促进生物量和 N 浓度的增加(Bloem *et al*, 2005)。

1.1.2 对作物生长与产量的影响

大气 CO₂ 浓度升高促进了植物光合作用,提高了植物水分利用率,有利于植物的生长及产量的提高。CO₂ 浓度倍增(700 $\mu\text{mol/mol}$)将导致作物生育期缩短,如冬小麦抽穗、开花及乳熟期约提早 2~4 d,水稻生育进程加快且全生育期缩短 6~9 d,大豆各生育期比对照平均提前 2~3 d(杨连新 等, 2006;王春乙 等, 1997)。

高浓度 CO₂ 下,植物生物量积累量(包括叶片数目、大小、厚度、比叶重、植株的干质量和鲜质量、分蘖、茎数、茎长等)增加(Kimball *et al*, 1986; Gillis *et al*, 1993)。Jablonski *et al* (2002)通过分析 79 种作物和野生植物在高浓度 CO₂ 下繁殖能力的变化认为,高浓度 CO₂ 使植物种子产量增加。Kimball(1986)发现,在熏气试验条件下植物生物量约增加 21%,而 FACE 试验下生物量平均增加 17%左右。Kimball *et al* (1997)研究表明,FACE 条件下作物茎秆生物量平均增加 35%,而开顶式气室(OTC)平均增加约 39%。

综合封闭、开顶式和 FACE 条件下对小麦的研究结果,CO₂ 浓

度升高使小麦产量增加 11%~31%。FACE 条件下,CO₂ 浓度升高使小麦地上部生物量增加 14%~48%。但是这种 CO₂ 肥效作用因试验环境、品种因素的变异很大。

目前,对 CO₂ 浓度和施氮量的报道较多。这是因为农田生态系统中多使用氮肥,世界范围内的谷物的氮肥利用效率是 33%,美国和印度的氮肥利用率分别为 17%和 33%。中国氮肥过量的问题多有报道,过量施氮使氮肥的利用率降低。开顶式(OTC)试验中,CO₂ 浓度升高使小麦产量增加 34%,在低施氮肥水平(LN)和高施氮肥水平(HN)条件下分别增加 23%和 47%。美国 Maricopa FACE 试验结果表明,氮素和水分充足的条件下,CO₂ 浓度升高使小麦增产 13%,氮素不足时,增幅降低至 8%。中国江苏稻麦轮作 FACE 定位试验站对两个小麦品种开展研究,结果表明,高 CO₂ 浓度(570 $\mu\text{mol/mol}$)使弱筋冬小麦“宁麦 9”号产量增加 24.6%,低氮、中氮和高氮水平下,产量分别增加 15.2%、21.4%和 35.4%(杨连新等,2007a;2007b);使中筋小麦“扬麦 14”产量增加 17.9%,低氮和高氮下,产量分别增加 14.9%、20.1%。在高 CO₂ 条件下,增加施氮量,进一步增加产量,这需要与土壤中无机氮的可获得量相结合。CO₂ 浓度升高使小麦蛋白浓度降低,LN 下的降幅高于常规施氮肥(NN)下的增幅(Taub *et al*,2008a;2008b)。

CO₂ 浓度与温度和水。FACE 试验中,CO₂ 浓度从 475 $\mu\text{mol/mol}$ 升高到 600 $\mu\text{mol/mol}$,气孔导度降低 22%(Ainsworth *et al*,2007b)。气孔是植物叶片与外界进行气体和水分交换的窗口。气孔导度降低,有可能减少水分蒸腾,提高植物水分利用率。通过对小麦、水稻、白杨、大豆和马铃薯等进行研究,FACE 试验使植物蒸散量降低 5%~20%(Leaky *et al*,2009)。尽管有研究表明,CO₂ 浓度升高缓解了小麦的水分胁迫(Wall *et al*,2006)。美国 Maricopa FACE 结果也表明,CO₂ 浓度对地上物生物量的促进作用,水分充足下的增幅低于缺水下的增幅。澳大利亚小麦 FACE(AGFACE)中也有相似报道,CO₂ 浓度升高对雨养小麦的生物量的增幅高于灌溉小麦

(Lam *et al*, 2012)。但是,温度升高会降低甚至抵消 CO₂ 浓度增加对小麦生物量的正效应。也有不同的结果,Rawson(1995)认为水分充足条件下,温度上升 5℃,CO₂ 浓度升高依然能够促进小麦产量增加,但是因品种而异。

CO₂ 浓度和 O₃ 浓度。工业革命以前,大气中的 O₃ 浓度仅为 10ppb*,目前北半球的 O₃ 浓度已经上升到 40~60ppb,预计到 2050 年增高 20%~80%(IPCC,2007)。O₃ 浓度升高对植物叶片产生伤害,从而降低光合速率和抑制植物生长。综述表明,O₃ 浓度升高至 (43ppb)使小麦产量降低 18%。O₃ 浓度升高至 57ppb 使四个小麦品种产量降低 20%(Zhu *et al*, 2011)。小麦品种对 O₃ 的敏感程度不同。过去 60 年中广泛种植的 20 个冬小麦品种的综合分析表明,现代小麦品种对 O₃ 浓度增加更为敏感。这是因为现代品种多为高光合性能品种,气孔导度大,吸收 CO₂ 的同时,也吸收 O₃,从而对 O₃ 浓度升高更为敏感。那么,降低气孔导度,从而降低 O₃ 对叶片的伤害。在开顶式(OTC)下 CO₂ 和 O₃ 均升高的试验表明,在高 CO₂ 浓度条件下,1.5 倍的大气 O₃ 浓度对春小麦无显著影响。综合所有物种的数据,当前 CO₂ 浓度升高的正面效应远远高于 O₃ 的负面效应(Poorter *et al*, 2003)。

高浓度 CO₂ 下,豆类产量可增加 28%~46%。Ainsworth *et al* (2002)分析表明,高浓度 CO₂ 可使大豆叶面积增加 18%,总干质量增加 37%以上,种子产量增加 24%以上。Miglietta *et al* (1993)和 Morgan *et al* (2005)研究发现,FACE 条件下大豆产量分别增产 35%(CO₂ 浓度为 652 μmol/mol)和 15%(CO₂ 浓度为 550 μmol/mol)。国内学者利用开顶式气室进行的相关研究结果表明:CO₂ 浓度升高对大豆的叶长、叶宽、叶面积、株高、叶柄长、茎粗、叶比重都有不同程度的增加,其中叶面积、株高和茎粗的增幅较明显,CO₂ 浓度 700 μmol/mol 比 350 μmol/mol 叶面积、株高和茎粗分别增加

* 每 1ppb 在这里表示大气中 O₃ 浓度为 1/10⁹,后同。

19.61%、16.42%和 14.28%,CO₂ 浓度 500 $\mu\text{mol/mol}$ 比 350 $\mu\text{mol/mol}$ 叶面积、株高和茎粗分别增加 14.76%、9.75%和 7.35%。

1.1.3 对作物品质的影响

作物化学品质受品种遗传特性和环境条件的综合影响。由于 CO₂ 浓度的增高,作物光合作用增强,根系会吸收更多的矿物元素,有利于农产品品质的提高,如水果中的糖、柠檬酸、比黏度等会有所提高。但由于 CO₂ 浓度升高后植株中含碳量增加、含氮量相对降低,粮食作物籽粒中蛋白质含量也会降低,使粮食品质有可能下降。对于 CO₂ 浓度升高对大豆品质的影响不同的试验研究结果有差异,Heagle *et al* (1998) 研究发现,CO₂ 浓度升高对大豆蛋白质含量没有影响,却可使油酸含量增加。高素华等(1994)也得出类似结论。蒋跃林等(2005b)研究表明,大气 CO₂ 浓度的增加提高了大豆籽粒中钙、锌、硒等元素的含量,而钾、铁等元素含量有下降趋势;大豆籽粒脂肪含量和油酸相对含量显著增加,脂肪增加 8.5%,亚油酸相对含量无明显变化,亚麻酸、棕榈酸、硬脂酸相对含量有所减少;大豆蛋白质和氨基酸总量有降低趋势,但蛋氨酸、苏氨酸、胱氨酸含量明显增加,大豆蛋白质和脂肪总量略有上升。脂肪含量增加有利于提高大豆出油率,油酸含量增加有利于提高大豆油的品质,亚麻酸含量减少有利于提高油质,对将来的大豆油料品质提高具有促进作用。以上结果都是温室或开顶式气室的研究结果。

1.1.4 CO₂ 浓度升高对作物碳氮代谢的影响

1.1.4.1 光合碳代谢和氮代谢

植物生长过程中吸收的氮素主要来自两种矿质氮源,即 NH_4^+ 和 NO_3^- 。植物可以直接利用从土壤中吸收的 NH_4^+ 合成无机氮化物,而从土壤中吸收的 NO_3^- 必须经过代谢还原才能利用,先还原为 NO_2^- ,再还原成 NH_4^+ ,然后才合成无机氮化物。叶绿体内的 NO_3^-

还原需要光合碳代谢提供能量和还原力,与 CO₂ 同化竞争光电子;而细胞质中的 NO₃⁻ 还原所需的能量是通过跨叶绿体膜的苹果酸-草酰乙酸(OAA-MAL)穿梭完成的,同样依赖光合代谢产物提供还原剂(宋建民等,1998)。植物吸收 NH₄⁺ 合成氨基酸过程中由谷氨酰胺合成酶(GS)催化。这种酶主要存于细胞质和叶绿体中。叶绿体中的 GS 催化反应需要光反应提供还原力(ATP)(Flores *et al*, 1983; Lea *et al*, 1990; Vezina *et al*, 1987)和碳架(α -KG)。

由此可见,无论是 NO₃⁻ 同化,还是 NH₄⁺ 同化,都与光合碳代谢关系非常密切。光合作用产生的能量及其中间产物大部分用于碳、氮代谢,在某些组织中氮代谢甚至可消耗掉光合作用能量的 55%。因此,协调光合碳代谢和氮代谢,以最大限度地满足碳、氮代谢的同时需求,达到优质高产,是十分重要的。在碳、氮代谢方向的调节中,3种酶的作用至关重要,即硝酸还原酶(NADH/NR, EC1. 6. 6. 1),磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPCase, EC4. 1. 1. 31)和蔗糖磷酸合成酶(SPS, EC2. 14. 1. 4),它们分别是调节 NO₃⁻ 同化、碳架供应和蔗糖合成的关键酶(Champigny, 1995)。

CO₂ 浓度升高,对硝酸还原酶的影响不尽相同。开顶式试验的研究表明,高浓度 CO₂ (600 μ mol/mol)导致小麦叶片硝酸还原酶活性下降(Pal *et al*, 2005),但是没有研究叶片含氮量的变化;Hocking *et al* (1991)在气室条件下研究表明,CO₂ 浓度升高到 1500 μ L/L 降低了小麦硝酸还原酶的活性(处理 8 周)。国内水稻 FACE 的研究结果与气室条件下的结果不同,高浓度 CO₂ (570 μ mol/mol)使水稻叶片硝酸还原酶活性升高(胡建等,2006)。

CO₂ 浓度升高明显提高了源端同化物质的供应水平,但没有促进淀粉在发育籽粒中的积累及粒重的增加。在高浓度 CO₂ 下同化物质供应充足时,库强成为影响粒重的重要因素。Nakamura *et al* (1989)的结果也支持这一理论,作物高产不仅要求功能叶有较强的碳氮代谢能力,而且还要求叶片的光合产物向库端有效地运输和分配。植物的光合产物大部分以蔗糖的形式供应和运输,其中蔗糖磷