

CO₂ 浓度和温度升高对 11 种植物 叶片解剖特征的影响

韩 梅, 吉成均*, 左闻韵, 贺金生

(北京大学环境学院生态学系, 北京大学地表分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

摘要:以生长在严格控制的温度梯度, 以及温度和 CO₂ 浓度梯度 2 个温室里的 8 种美国中西部弃耕地常见草本植物和 3 种美国东部落叶阔叶林优势木本植物为材料, 通过比较叶片栅栏组织厚度、海绵组织厚度、和叶片总厚度的变化, 探讨 CO₂ 浓度和温度升高对不同功能型植物叶解剖特征的影响。结果表明: 当温度升高时, C₄ 植物的叶片厚度增加, 而 C₃ 植物叶片厚度的变化无明显规律; 当 CO₂ 浓度升高时, 9 种 C₃ 植物中有 7 种植物的叶片总厚度增加, 而 C₄ 植物叶片厚度减少。植物叶片解剖特征沿 CO₂ 浓度和温度梯度呈现线性和曲线变化趋势; 不同物种的同一组织厚度和同一物种的不同组织厚度, 对温度和 CO₂ 都升高或仅仅温度升高的反应都存在很大的差异。在未来全球变化情况下, 植物叶片对 CO₂ 和温度升高的反应存在明显的种类差异。由于植物的结构和功能是相关联的, 这种解剖结构的改变将可能引起植物功能上对 CO₂ 和温度升高反应的差异。

关键词: CO₂ 浓度梯度; 温度梯度; 叶解剖特征; C₄ 植物; C₃ 植物

文章编号: 1000-0933(2006)02-0326-08 **中图分类号:** Q944, Q948 **文献标识码:** A

Interactive effects of elevated CO₂ and temperature on the leaf anatomical characteristics of eleven species

HAN Mei, JI Cheng-Jun*, ZUO Wen-Yun, HE Jin-Sheng (Department of Ecology, College of Environmental Sciences and Key Laboratory for Earth Surface, Process of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871 China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 326 ~ 333.

Abstract: The leaf anatomical features of 11 species grown in two greenhouses with strictly controlled temperature gradients and temperature + CO₂ gradients was studied. The palisade parenchyma thickness, the spongy parenchyma thickness and the total leaf thickness were studied and analyzed with the purpose of demonstrating the effect of elevated CO₂ and temperature on the leaf anatomical characteristics. The results show that with the increase of temperature, the leaf thickness of C₄ species increases while the leaf thickness of C₃ species shows no constant changes; with the increase of CO₂, seven out of nine C₃ species increase their total leaf thickness, while the C₄ species decrease their leaf thickness. As for the change-trend on the multi-grades, plants exhibit linear or curve change. With the increase of temperature or both temperature and CO₂, on the 11 chosen species, different plants, even different branches in one plant, the leaf thickness varies greatly. These facts illustrate that the effect of increasing CO₂ and temperature on plants is species-specific. Since plant structures are correlated with their functions, the changes in anatomical leaf characteristics due to the elevated temperature and CO₂ may lead to functional differences.

Key words: CO₂ concentration gradient; Temperature gradient; leaf anatomical characteristics; C₃ species; C₄ species

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目(2002CB412502); 国家自然科学基金资助项目(90211016)

收稿日期: 2004-12-17; **修订日期:** 2005-04-29

作者简介: 韩 梅(1981~)女, 陕西省咸阳市人, 硕士生, 主要从事生理生态解剖研究. E-mail: cathyhan@pku.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jiej@pku.edu.cn

Foundation item: The project was supported by State Key Basic Research and Development Plant of China(No.2002CB412502), and the National Natural Science Foundation of China(No.91211016)

Received date: 2004-12-17; **Accepted date:** 2005-04-29

Biography: HAN Mei, Master candidate, mainly engaged in ecoanatomy. E-mail: cathyhan@pku.edu.cn

自 18 世纪工业革命以来,伐木毁林的加剧以及化工石油燃料消耗的不断增加,大气层中 CO₂ 浓度日趋增高,已由工业革命前的 280μmol/mol 增加到如今的 370μmol/mol,并以每年 1.8μmol/mol 的速度迅速增加^[1]。预计到本世纪末,大气中的 CO₂ 浓度将增至 700μmol/mol^[2]。伴随着 CO₂ 浓度的升高,CO₂ 的温室效应,以及大气气溶胶等因素,全球气温也显著上升,最近的 IPCC 报告显示,20 世纪全球平均温度升高了约 0.6℃,到 2100 年,全球平均温度将升高 1.4~4.9℃^[3]。因此,研究 CO₂ 和温度的升高对植物的影响是非常必要的。

叶片作为植物暴露在环境中的器官,最易受到并体现环境因子变化所带来的影响,因而关于 CO₂ 浓度和温度变化对叶形态结构影响的研究越来越引起重视^[4],在叶表面特征,特别是气孔器方面已有大量报道^[5~9]。但有关植物叶解剖特征与 CO₂ 浓度和温度升高的关系的报道相对较少,并且多集中于叶片总厚度或叶肉组织厚度的变化^[10~12],多功能型物种叶解剖特征的综合对比研究,还未见报道。

以往研究叶解剖特征和 CO₂ 浓度之间的关系,多是基于两个浓度水平(现今 CO₂ 浓度水平和浓度加倍时的水平)^[13]。这种研究虽能大体反映叶解剖特征的变化趋势,但很难推测出两个浓度之间的变化情况。由于自然状态下 CO₂ 浓度的增加是渐进式的,为了更有效的反映植物对未来 CO₂ 浓度这种渐进变化的响应情况,本文利用多个 CO₂ 浓度梯度和温度梯度,以不同功能型植物(C₃ 植物、C₄ 植物和豆科植物)的叶片为研究对象,通过对比叶片各组织厚度的变化,探讨不同功能型植物对温度升高及温度和 CO₂ 浓度共同升高的响应。

1 材料和方法

1.1 实验材料

本实验的材料包括两大类,一类是 1 年生草本植物,包括 3 个功能型组,即非豆科 C₃ 植物、豆科 C₃ 植物和 C₄ 植物共 8 个物种,均是美国中部地区弃耕地的常见种类;另一类是落叶乔木树种,包括 3 种美国东部地区落叶阔叶林中的优势树种(表 1)。

表 1 实验所用的植物种类及其功能型和生长习性

Table 1 The species in the research and their functional group and growth habit

物种 Species	功能型Functional group	生长习性 Growth habit
苘麻 <i>Abutilon theophrasti</i>	C ₃	非禾本草本植物 Forb
美洲豚草 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	C ₃	非禾本草本植物 Forb
宾州蓼 <i>Polygonum pensylvanicum</i>	C ₃	非禾本草本植物 Forb
美丽鹌鹑豆 <i>Chamaecrista fasciculata</i>	C ₃ , Legume 豆科	非禾本草本植物 Forb
天蓝苜蓿 <i>Medicago lupulina</i>	C ₃ , Legume 豆科	非禾本草本植物 Forb
红三叶 <i>Trifolium pretense</i>	C ₃ , Legume 豆科	非禾本草本植物 Forb
狐尾草 <i>Setaria faberii</i>	C ₄	禾本科植物 Grass
粟 <i>Setaria italica</i>	C ₄	禾本科植物 Grass
红栎 <i>Quercus rubra</i>	C ₃ , Tree 木本	落叶乔木 Deciduous
北美红枫 <i>Acer rubrum</i>	C ₃ , Tree 木本	落叶乔木 Deciduous
灰桦 <i>Betula papyrifera</i>	C ₃ , Tree 木本	落叶乔木 Deciduous

1.2 研究方法

实验材料在美国哈佛大学校园内两个自行设计的温度梯度“隧道(Temperature Gradient Tunnel, TGT)”和 CO₂ 与温度梯度“隧道([CO₂] + Temperature Gradient Tunnel, CTGT)”进行种植培养,TGT 与 CTGT 中分别设置了 7 个浓度梯度。有关 TGT 和 CTGT 的详细构造及示意图参见左闻韵等的文章^[14]。因为在 CTGT 和 TGT 的同一区中,除 CO₂ 浓度差异外,其它环境条件完全一样,因此可以认为两个“隧道”同一区中植物叶片的差异应该主要是由于[CO₂]引起的。通过对比植物叶片各指标在 TGT 和 CTGT 中的变化,可以确定 CO₂ 浓度对植

物叶片各指标的影响。

草本植物在花期、木本植物在生长旺盛的 7 月份,选取成熟健康的叶片进行取样。木本植物的叶片均取自移栽后新长出的叶片。两个温室的每个区均选取 5 株植物,每株植物选取相同部位的 1 片叶子,FAA 固定液固定。实验材料在北京大学生态学系进行处理和分析。

每片叶子在距叶尖 1/3 叶长处切取 3 个 $0.5 \times 0.5 \text{ cm}^2$ 的方形样品。系列酒精脱水,常规石蜡包埋。LEICA 切片机切片,切片厚度 $5 \sim 8 \mu\text{m}$,番红-固绿双重染色,加拿大树胶封固。光学显微镜下测量叶片栅栏组织厚度、海绵组织厚度和叶片总厚度 3 项指标,对无栅栏组织和海绵组织分化的植物,测量叶片总厚度。每个样品测量 5 组数据,相关分析研究不同植物的栅栏、海绵组织厚度及总厚度对于温度及 CO_2 浓度升高的线性变化趋势。

2 观察结果

2.1 C_3 植物对温度和 CO_2 的反应

本研究的 C_3 植物包括非豆科 C_3 植物、豆科 C_3 植物和多年生木本植物共 9 种植物,其叶子均为异面叶,栅栏组织和海绵组织分化明显。栅栏组织细胞排列整齐,含叶绿体较多,其中苘麻具有 2 层或 3 层以上栅栏组织;海绵组织细胞形状不规则,细胞间隙发达,细胞内含有叶绿体较少。不同种类植物的叶片厚度差异较大,其中美洲豚草的叶片最厚,北美红枫的叶片最薄。

3 种木本植物(红栎、北美红枫、灰桦)随着温度的升高,叶片总厚度均增加,其中红栎叶片总厚度增加明显,其它两种植物增加不明显。在叶片各组织中,除北美红枫的栅栏组织厚度基本无大的变化外,灰桦和红栎的栅栏组织厚度随着温度的升高呈显著的线性正相关(图 1a, b);红栎的海绵组织厚度略有减少,但灰桦和北美红枫显著增加。随温度和 CO_2 浓度的共同升高,3 种植物叶片总厚度均增加,且增加幅度比温度升高时显著,其中灰桦的叶片总厚度与温度 + CO_2 升高显著线性正相关(图 2c)。叶片各组织中,3 种植物叶片的海绵组织和栅栏组织都呈现增加趋势,且增加幅度比温度单因子显著,灰桦的栅栏组织和海绵组织厚度与温度和 CO_2 的升高显著线性正相关(图 2a, b)。

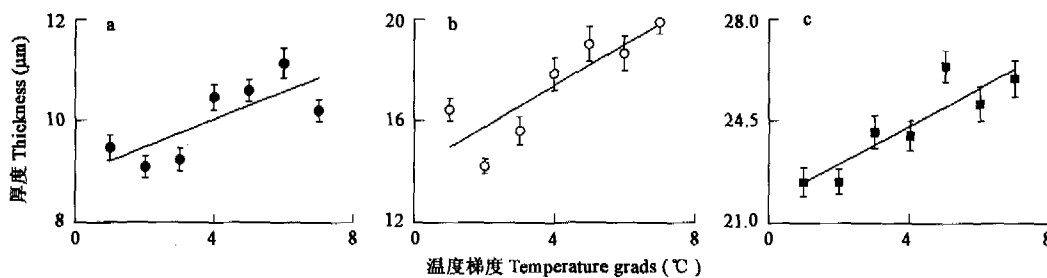


图 1 叶片各部分厚度与温度升高显著线性相关趋势图

Fig. 1 The trend of different leaf parts' thickness with the increase of temperature

a. 灰桦栅栏组织厚度 Palisade parenchyma thickness of *Betula papyrifera* ($R = 0.76$, $p = 0.046$); b. 红栎栅栏组织厚度 Palisade parenchyma thickness of *Quercus rubra* ($R = 0.86$, $p = 0.013$); c. 粟叶片总厚度 Total leaf thickness of *Setaria italica* ($R = 0.89$, $p = 0.007$)

3 种豆科植物(美丽鹌鹑豆、天蓝苜蓿、红三叶)对于温度升高的响应有较大的差异:当温度升高时,美丽鹌鹑豆的栅栏组织、海绵组织均呈非线性的增加趋势(先增加再减小)(图 3a);美丽鹌鹑豆和红三叶叶片总厚度随温度升高呈非线性的增加趋势(先增加再减小)(图 3b, c);但天蓝苜蓿的叶片厚度随温度升高呈现出减小的趋势,但不显著相关。当温度和 CO_2 浓度共同升高时,美丽鹌鹑豆的叶片各组织厚度和叶片总厚度均呈显著增加,且增加幅度比温度单因子显著;红三叶的叶片总厚度随着温度的升高呈现出非线性的变化趋势(先增加再减小)(图 3d),但 1 区和 7 区的厚度基本相等;天蓝苜蓿的变化规律与温度升高时的变化相同,也是随温度升高而减小,和温度单因子的作用相比,其减小幅度较小,而且显著线性负相关(图 2d),这说明, CO_2 的作

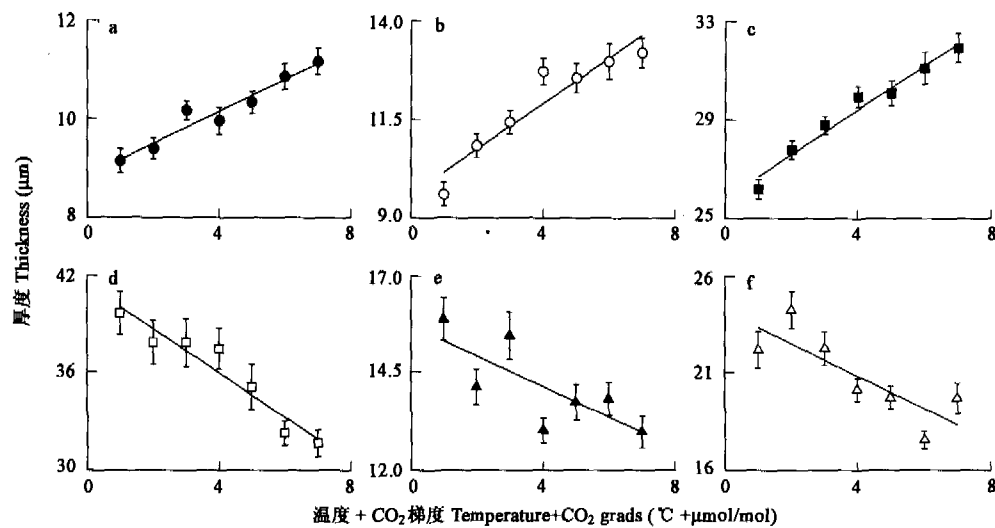


图 2 叶片各部分厚度与温度 + CO₂ 同时升高显著线性相关趋势图

Fig.2 The change trend of different leaf parts' thickness with the increase of temperature + CO₂

a. 灰桦栅栏组织厚度 Palisade parenchyma thickness of *Betula papyrifera* ($R = 0.97$, $p = 0.00$); b. 灰桦海绵组织厚度 Spongy parenchyma thickness of *Betula papyrifera* ($R = 0.94$, $p = 0.002$); c. 灰桦叶片总厚度 Total leaf thickness of *Betula papyrifera* ($R = 0.98$, $p = 0.00$); d. 天蓝苜蓿叶片总厚度 Total leaf thickness of *Medicago lupulina* ($R = -0.96$, $p = 0.001$); e. 苘麻海绵组织厚度 Spongy parenchyma thickness of *Abutilon theophrasti* ($R = -0.75$, $p = 0.05$); f. 狐尾草叶片总厚度 Total leaf thickness of *Setaria faberii* ($R = -0.82$, $p = 0.025$)

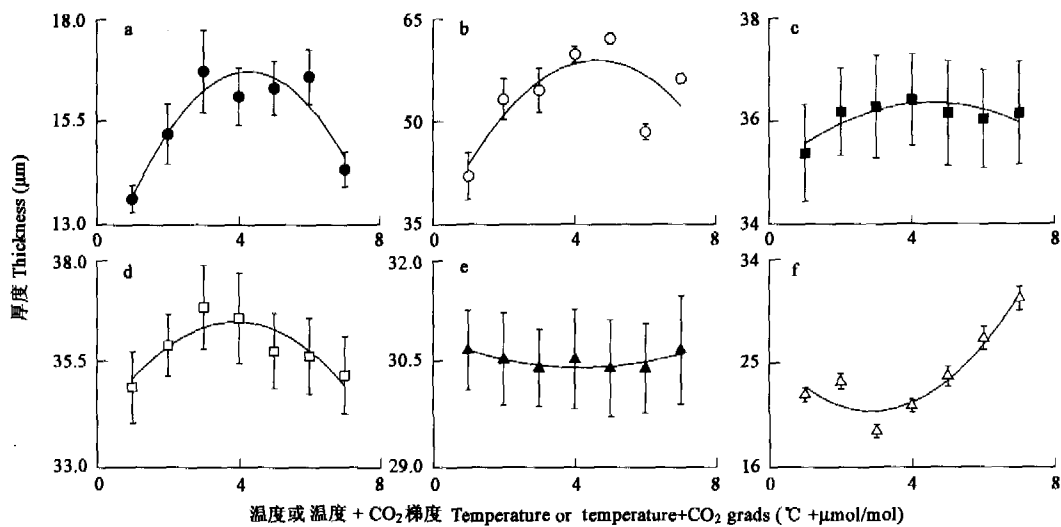


图 3 南、北温室中叶片各部分厚度与温度及温度 + CO₂ 升高曲线变化趋势图

Fig.3 The change trend of different leaf parts' thickness with the increase of temperature and temperature + CO₂ in the North and South tunnel

a. 温度升高时美丽鹌鹑豆海绵组织厚度 ($R = 0.93$, $p = 0.019$) Spongy parenchyma thickness of *Chamaecrista fasciculata* with the increase of temperature; b. 温度升高时美丽鹌鹑豆叶片总厚度 Total leaf thickness of *Chamaecrista fasciculata* with the increase of temperature ($R = 0.84$, $p = 0.083$); c. 温度升高时红三叶叶片厚度 Total leaf thickness of *Trifolium pretense* with the increase of temperature ($R = 0.83$, $p = 0.092$); d. 温度 + CO₂ 升高时红三叶叶片厚度 Total leaf thickness of *Trifolium pretense* with the increase of temperature + CO₂ ($R = 0.88$, $p = 0.049$); e. 温度升高时宾州蓼叶片总厚度 Total leaf thickness of *Polygonum pensylvanicum* ($R = 0.81$, $p = 0.118$); f. 温度升高时狐尾草叶片厚度 Total leaf thickness of *Setaria faberii* with the increase of temperature ($R = 0.95$, $p = 0.002$); 1~7 为温度的 7 个水平, 依次升高 1~7 is the seven level of the temperature, increase gradually

用使其叶片厚度增加。

3 种非豆科 C_3 植物(美洲豚草、宾州蓼、苘麻)的响应也存在较大的差异。当温度升高时:美洲豚草的叶片总厚度明显变薄,宾州蓼和苘麻的叶片总厚度基本不变,叶片各组织的变化多为非线性变化,如宾州蓼的叶片总厚度(图 3e),不同种类植物间差异较大,无共同趋势,其中海绵组织的变化幅度最大。当温度和 CO_2 浓度共同升高时,宾州蓼的叶片总厚度明显增加,而美洲豚草和苘麻的叶片总厚度明显减少。叶片各组织的变化,3 种植物也存在一定的差异:美洲豚草的栅栏组织、海绵组织厚度均呈下降趋势;苘麻的栅栏组织、海绵组织厚度均呈增加趋势,其中海绵组织厚度呈显著线性负相关(图 2e)。

2.2 C_4 植物对温度和 CO_2 的反应

两种 C_4 植物狐尾草和粟的叶片均为等面叶,细胞间隙比较小。在维管束与上、下表皮之间有发达的厚壁组织,维管束外围的维管束鞘细胞体积较大,排列紧密。

当仅仅是温度升高时,狐尾草叶片的总厚度呈现增加趋势(先减小再增大,从第 4 个区开始呈现上升趋势)(图 3f);而粟的叶片厚度则随温度的升高呈显著的线性正相关趋势(图 1c)。当温度和 CO_2 浓度都升高时,狐尾草叶片的总厚度呈现出显著的线性负相关趋势(图 2f);而粟的叶片厚度呈减少趋势,但不显著相关。这说明, CO_2 浓度对两种 C_4 植物的作用都是使其叶片厚度减小。

综合 C_3 、 C_4 植物的不同反应,不同功能型的植物对温度升高及温度和 CO_2 浓度共同升高时的响应是不同的。本研究发现,相同环境下同种植物的不同个体间,叶片各解剖特征存在较大的差异,如美丽鹌鹑豆的不同植株,在相同的温度条件下,其栅栏组织的厚度差异很大,可从最薄的 $25.64\mu m$,到最厚的 $64.1\mu m$;其海绵组织厚度可从最薄的 $12.82\mu m$ 到最厚的 $64.1\mu m$;其叶片总厚度的变化也非常显著,可从 $64.1\mu m$ 到 $115.38\mu m$ 。

3 讨论

3.1 CO_2 浓度和温度升高对植物叶解剖特征的影响

已有的研究表明: CO_2 浓度升高时,多数植物的叶片总厚度增加。如 Pritchard 对 16 种植物叶厚度与 CO_2 浓度关系的研究表明:81% 的种类增加,19% 无变化^[15];Roger 和 Gaudillère 的研究表明 CO_2 浓度升高使大豆(*Glycine max*)和欧洲栗(*Castanea sativa*)的栅栏组织层数增加^[16, 17]。在本研究的 11 种植物中,7 种 C_3 植物(3 种木本 C_3 植物、3 种豆科 C_3 植物及非豆科 C_3 植物中的宾州蓼)在 CO_2 浓度升高时,叶片总厚度及各组织厚度表现出上升趋势,两种 C_4 植物和两种非豆科 C_3 植物(美洲豚草和苘麻)表现出下降趋势。这表明当 CO_2 浓度升高时,多数 C_3 植物的叶片总厚度增加,而 C_4 植物叶片总厚度减小。因为前人的工作多集中于 C_3 植物,因而本文结果和前人的结论是一致的。

本研究发现不同功能型植物对 CO_2 浓度升高的响应存在较大的差异。当 CO_2 浓度升高时, C_4 植物叶厚度表现出下降趋势;木本 C_3 植物叶片总厚度及各组织厚度增加较为显著;豆科 C_3 植物虽然也呈增加趋势,但相对不明显;而非豆科 C_3 植物多呈下降趋势。 CO_2 对 C_3 植物和 C_4 植物的不同影响是和其各自的生理特性与机制联系在一起的。由于 C_3 植物将 C 固定在栅栏组织和海绵组织中,叶肉组织中的 CO_2 浓度大约是大气中 CO_2 浓度的 70%,当大气 CO_2 浓度波动时,组织中的 CO_2 浓度也会随之改变以保持这个 0.7 的比例; C_4 植物将 C 固定在其维管束鞘中,内皮层将维管束鞘包围,使 CO_2 很难与外界交换,和大气 CO_2 浓度值之间也没有固定比例^[21-24]。因而, C_3 植物对于大气 CO_2 浓度水平的变化是相当敏感的,而大气 CO_2 浓度的改变对 C_4 植物的影响并不是很大。

C_4 植物具有较高的光合作用效率、生长速率及光合产量,因此有着更广阔的利用潜力。近年来关于 C_4 植物叶片结构和 CO_2 浓度之间关系的研究越来越引起重视^[18, 19],对夹竹桃(*Nerium*)等植物的研究表明,在 CO_2 浓度升高时,相对于 C_3 植物的叶片厚度增加, C_4 植物的叶片厚度则没有显著的变化^[11, 20]。在本研究中,两种 C_4 植物的叶片总厚度随 CO_2 浓度升高而降低。这表明 C_4 植物的响应情况可能比想象中的复杂,由于本

实验所取的 C₄ 植物只有两种,还不具备足够的代表性,C₄ 植物的具体变化情况尚需以后进一步的工作。

至于不同功能型 C₃ 植物间的差异,这可能与其发育阶段以及细胞对 CO₂ 的传递阻力有关。Ferris 对 *Lolium perenne* 的研究发现:不同发育阶段的植物,对 CO₂ 浓度升高的响应不同,在生长旺盛季节,叶肉细胞的生长与 CO₂ 浓度升高呈正相关;而在生长缓慢季节,叶肉细胞呈负相关^[13]。由于本研究所选取的本本植物均为幼年植株,其细胞生长旺盛,因而在 CO₂ 浓度升高时,叶片总厚度及各组织厚度增加显著。关于豆科 C₃ 植物和非豆科 C₃ 植物的响应差异,可能与植物组织对 CO₂ 的传递阻力差异有关。叶肉组织可通过细胞对 CO₂ 的传递阻力来影响叶片的光合作用^[17],豆科植物由于具有固 N 作用,其细胞对 CO₂ 的传递阻力可能与非豆科 C₃ 植物不同,由此导致对 CO₂ 浓度升高的不同响应。由于同类研究较少,关于其变化规律和机理尚不清楚,值得进一步研究。

多数学者认为在温度升高时,不同植物叶解剖特征的变化是不同的^[25]。本研究发现不同功能型植物对温度升高的响应也是不同的。两种 C₄ 植物的叶片总厚度随温度升高而增厚,狐尾草的叶厚度呈先减小后增加的变化趋势,而粟的叶片厚度则为显著的线性正相关。狐尾草的这种变化,这有可能是狐尾草对温度升高产生存在适应,当温度增至一定程度时,其结构上就会发生和以前不同的响应和变化,由总厚度减小变为增加。而 C₃ 植物的叶片总厚度及栅栏组织、海绵组织厚度对于温度的响应则没有规律性。

Huang 等人指出:C₄ 植物的扩展获益于全球气温增高的程度要远远高于获益于大气 CO₂ 浓度的增加^[26]。本研究显示,两种 C₄ 植物在温度升高时叶片厚度增加,而 CO₂ 浓度的增加时厚度减小,这与 Huang 的观点一致。

3.2 其它因素对植物叶解剖特征的影响

11 种植物的叶解剖特征对 CO₂ 浓度和温度升高的响应情况变化较大,这除了与植物的功能型、生长状态和种类有关外,可能还与植株间和植株内的一些差异有关。同种植物的不同个体、不同发育期、叶片不同部位的叶解剖特征均存在一定的差异^[27~29]。在取材时虽然也选取相同发育期、相同部位叶片、叶片相同位置进行比较,但除了乔木基本上采自同一植株上的种子播种外,其余植物的种子,往往不是来自同一个植株,这种因素的影响在一定程度上可能掩盖了叶片解剖特征对 CO₂ 及温度的响应。如在本试验中,美丽鹌鹑豆栅栏组织、海绵组织和总厚度的变化程度较大,而美丽鹌鹑豆的这 3 个指标在温度升高时却没有表现出显著的响应,极有可能就是同一温度下不同植株间这种极其显著的差异影响了叶片对温度梯度的响应。

3.3 植物对 CO₂ 浓度和温度连续变化的响应

有些植物的叶解剖特征与温度梯度、CO₂ 浓度梯度和温度梯度呈非线性相关(如狐尾草的叶片总厚度对温度升高的响应,红三叶叶片总厚度对 CO₂ 浓度升高的响应等)(图 3),这可能与植物在不同梯度范围内响应趋势的不同有关,植物长时间暴露在高浓度 CO₂ 和升高的温度中,其叶解剖特征可能会产生适应性的调整,因而响应的趋势就会在某个温度和 CO₂ 处发生改变。另外,还有一些植物的叶片解剖特征随温度和 CO₂ 浓度升高虽然呈现出增加或者减少的趋势,不过并非显著线性相关(表 2),这说明,植物叶片在面对未来 CO₂ 浓度逐渐升高时,其反应并不是简单的以增加厚度或减少厚度来响应,植物自身在大的趋势下还会做出各种适应性的调整。

植物叶解剖特征对 CO₂ 浓度升高的响应,以前多数都是基于两个 CO₂ 浓度水平(现今 CO₂ 浓度水平和浓度加倍时的水平)^[13]。事实上,自然状态下,大气 CO₂ 浓度的增加是逐渐的,当生态系统长时间的暴露于渐变的 CO₂ 浓度梯度时,植物的响应有可能是非线性的^[30]。植物对 CO₂ 浓度梯度的响应有显著线性相关、有增加或减小趋势但不显著线性相关和曲线变化等不同情况。对于后两种情况来说,仅仅测量两个 CO₂ 浓度水平所得到的结果则会损失实际情况的很多信息,甚至得出错误的结论。因此研究叶解剖特征和 CO₂ 浓度梯度及温度梯度的关系,设置多个梯度是必要的。

表 2 各物种叶片各个指标厚度随温度和温度 + CO₂ 升高一元线性回归方程中斜率(*a* 值),截距(*b* 值)及相关系数(*R* 值)

Table 2 Slope, intercept and R value in unitary linear regression equation of different leaf part's thickness with the increase of temperature and temperature + CO₂ of each species

物种 Species	温度 Temperature			温度 + CO ₂ Temperature + CO ₂		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i>
北美红枫 <i>Acer rubrum</i>	PPT	- 0.03	12.11	- 0.11	0.18	11.88
	SPT	0.08	8.68	0.33	0.16	9.71
	TLT	0.20	24.23	0.61	0.29	25.66
灰桦 <i>Betula papyrifera</i>	PPT	0.27	8.93	0.76*	0.33	8.85
	SPT	0.24	10.49	0.56	0.58	9.58
	TLT	0.40	27.26	0.55	0.90	25.82
红栎 <i>Quercus rubra</i>	PPT	0.81	14.15	0.86*	0.51	15.98
	SPT	0.01	13.93	0.01	0.55	12.89
	TLT	0.85	34.04	0.73†	1.33	33.87
美丽鹌鹑豆 <i>Chamaecrista fasciculata</i>	PPT	—	—	1.29	24.72	0.72†
	SPT	—	—	0.45	13.69	0.68†
	TLT	—	—	1.86	52.13	0.65
天蓝苜蓿 <i>Medicago lupulina</i>	TLT	- 1.16	38.64	- 0.74†	- 1.34	41.34
	PPT	0.17	36.42	0.20	- 0.57	41.77
	SPT	- 0.23	29.99	- 0.12	- 0.59	31.65
美洲豚草 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	TLT	- 0.60	91.95	- 0.17	- 1.51	100.74
	PPT	—	—	- 0.48	23.19	- 0.86*
	SPT	—	—	- 0.38	15.65	- 0.75*
苘麻 <i>Abutilon theophrasti</i>	TLT	—	—	- 0.89	54.89	- 0.62
	TLT	—	—	0.15	29.36	0.77*
宾州蓼 <i>Polygonum pensylvanicum</i>	TLT	—	—	- 0.83	24.12	- 0.82*
狐尾草 <i>Setaria faberii</i>	TLT	—	—	- 0.39	26.11	- 0.66
粟 <i>Setaria italica</i>	TLT	0.65	21.73	0.89**	- 0.39	26.11

†*p* < 0.1, * *p* < 0.05, ** *p* < 0.01, *** *p* < 0.001; PPT: 栅栏组织厚度 Palisade parenchyma thickness, SPT: 海绵组织厚度 Spongy parenchyma thickness, TLT: 叶片总厚度 Total leaf thickness, —: 叶片指标厚度呈曲线型变化, 无一元线性回归各指数 Represent that leaf part's thickness exhibit curve change, so don't have each value of unitary linear regression

表 3 不同温度和 CO₂ 浓度下 11 种植物叶解剖特征

Table 3 Leaf anatomical characteristics of 11 species under different temperature and CO₂

	北 North								南 South					
	原始温度 CO ₂ 浓度	27.37 370	27.78 370	28.19 370	28.24 370	28.29 370	28.72 370	29.14 370	27.41 370	28.01 440	28.60 510	28.76 580	28.92 650	29.32 720
RM	PPT	11.74	12.28	12.18	11.54	12.5	12.64	11.14	12.12	11.32	14.13	11.65	12.01	14.71
	SPT	8.89	8.42	9.33	9.29	8.22	9.53	9.24	9.71	9.49	11.67	9.96	9.26	12.27
	TLT	24.47	24.29	25.12	24.62	25.73	26.28	24.84	25.86	24.01	29.54	25.47	25.15	30.98
GB	PPT	9.47	9.09	9.24	10.46	10.61	11.14	10.21	9.15	9.40	10.17	9.96	10.34	10.87
	SPT	11.79	9.68	10.75	12.12	11.58	12.13	12.14	9.60	10.83	11.42	12.72	12.55	12.98
	TLT	29.06	26.39	27.08	30.28	29.47	30.58	29.23	26.20	27.80	28.81	29.96	30.12	31.14
RO	PPT	16.43	14.23	15.63	17.86	19.05	18.68	19.91	18.10	14.78	16.72	20.16	19.15	16.2
	SPT	14.61	13.95	12.29	14.74	14.25	13.53	14.29	11.66	14.55	14.09	18.00	16.77	14.8
	TLT	36.97	34.16	34.04	38.53	39.76	38.38	40.19	34.94	34.52	36.61	45.52	41.93	36.65
Cham	PPT	25.94	28.94	28.67	28.05	30.19	29.47	26.59	29.09	24.2	26.31	29.73	33.00	35.64
	SPT	13.64	15.21	16.73	16.12	16.33	16.61	14.35	15.50	13.69	13.73	15.24	16.43	17.56
	TLT	42.09	53.21	54.53	59.80	62.12	48.52	56.19	60.53	53.53	56.06	61.20	65.45	69.87
Trif	TLT	35.38	36.18	36.28	36.41	36.15	36.04	36.15	34.90	35.90	36.79	36.54	35.75	35.64
Med	TLT	41.41	34.47	32.31	32.69	32.56	33.08	31.41	39.61	37.82	37.82	37.43	35.13	32.31
	PPT	41.37	32.14	35.81	35.99	38.97	36.15	39.19	41.79	40.13	39.66	41.02	37.36	37.43
Ambr	SPT	33.59	25.55	28.63	27.61	30.77	28.67	28.66	32.39	28.71	30.60	29.23	28.57	26.27
	TLT	100.7	83.33	90.42	77.43	95.72	91.14	88.12	101.8	95.59	96.41	96.49	88.97	89.35
	PPT	21.72	18.89	20.88	19.73	19.59	21.59	22.27	22.8	21.17	23.05	20.39	21.84	20.63
Abut	SPT	14.64	12.31	14.54	13.44	13.10	13.88	16.51	15.81	14.10	15.39	13.01	13.73	13.81
	TLT	54.04	46.80	50.69	39.25	47.96	47.72	47.61	55.12	51.96	54.48	46.55	51.88	51.00
Poly	TLT	30.64	30.51	30.38	30.51	30.38	30.38	30.64	29.36	29.49	29.87	30.13	30.51	30.26
S.fab	TLT	22.21	23.35	19.09	21.22	23.81	27.11	30.51	22.15	24.19	22.25	20.12	19.72	17.57
	TLT	22.40	22.42	24.13	24.00	26.40	25.11	25.96	25.98	25.85	24.94	22.59	24.43	24.86

原始温度 Original temperature(℃); CO₂ 浓度 CO₂ concentration unit(μmol/mol); RM: 美洲红枫 *Acer rubrum*, GB: 灰桦 *Betula papyrifera*, RO: 红栎 *Quercus rubra*, Cham: 美丽鹌鹑豆 *Chamaecrista fasciculata*, Trif: 红三叶 *Trifolium pretense*, Med: 天蓝苜蓿 *Medicago lupulina*, Ambr: 美洲豚草 *Ambrosia artemisiifolia*, Abut: 苘麻 *Abutilon theophrasti*, Poly: 宾州蓼 *Polygonum pensylvanicum*, S.fab: 狐尾草 *Setaria faberii*, Si: 粟 *Setaria italica*; PPT: 栅栏组织厚度 Palisade parenchyma thickness, SPT: 海绵组织厚度 Spongy parenchyma thickness, TLT: 叶片总厚度 Total leaf thickness; 表中数据均为样品平均值 All data in table are average of samples

References:

- [1] Mendelsohn R, Rosenberg N J. Framework for integrated assessments of global warming impacts. *Climatic Change*, 1994, 28: 15 ~ 44.
- [2] Amther J S. Respiration in a future, higher CO₂ world. *Plant, cell & Environment*, 1991, 14: 13 ~ 20.
- [3] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, *et al.*, eds. *Climate change 2001: The scientific basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 892.
- [4] Woodward F I. Potential impacts of global elevated CO₂ concentration on plants. *Plant Biology*, 2002, 5: 207 ~ 211.
- [5] Chen L Q, Li C S, William G C, *et al.* Assessing the potential for the stomatal characters of extant and fossil Ginkgo leaves to signal atmospheric CO₂ change. *American Journal of Botany*, 2001, 88: 1309 ~ 1315.
- [6] Royer D L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2001, 114: 1 ~ 28.
- [7] Poole I, Lawson T, Wevers J D B, *et al.* Effect of elevated CO₂ on the stomatal distribution and leaf physiology of *Alnus glutinosa*. *New Phytologist*, 2000, 145: 511 ~ 521.
- [8] Beerling D J, William G C H. The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: observations from *Quercus robur* lammas leaves. *Annals of Botany*, 1993, 71: 231 ~ 235.
- [9] Beerling D J, McElwain J C, Osborne C P. Stomatal responses of the 'living fossil' Ginkgo biloba L. to changes in atmospheric CO₂ concentrations. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 1603 ~ 1607.
- [10] Wilson D, Cooper J P. Effect of temperature during growth on leaf anatomy and subsequent light-saturated photosynthesis among contrasting lolium genotypes. *New Phytologist*, 1969, 68: 1115 ~ 1123.
- [11] Thomas J F, Harvey C N. Leaf anatomy of four species grown under continuous CO₂ enrichment. *Botanical Gazette*, 1983, 144: 303 ~ 309.
- [12] Tepping C, David R M. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on leaf anatomy and morphology in Panicum species representing different photosynthetic modes. *International Journal of Plant Sciences*, 1999, 160: 1063 ~ 1073.
- [13] Farris R, Niju I, Behaeghe T, *et al.* Elevated CO₂ and temperature have different effects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer. *Annals of Botany*, 1996, 78: 489 ~ 497.
- [14] Zuo W Y, He J S, Han M, *et al.* Responses of plant stomata to elevated CO₂ and temperature: observations from 10 plant species grown in temperature and CO₂ gradients. *Acta ecologica sinica*, 2005, 25: 565 ~ 574.
- [15] Pritchard S T, Rogers H H, Prior S A, *et al.* Elevated CO₂ and plant structure: a review. *Global Change Biology*, 1999, 5: 807 ~ 837.
- [16] Rogers H H, Thomas J F, Bingham G E. Response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide. *Science*, 1983, 220: 428 ~ 429.
- [17] Gaudillière J P, Mousseau M. Short term effect of CO₂ enrichment on leaf development and gas exchange of young poplars (*Populus euramericana* cv I, 214). *Acta Oecologia/Oecologia Plantarum*, 1989, 10: 95 ~ 105.
- [18] Yang S T, Li Y F, Hu Y X, *et al.* Effect of CO₂ concentration doubling on the leaf morphology and structure of 10 species in gramineae. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39: 859 ~ 866.
- [19] Furbank R T, Foyer C H. C₄ Plant as valuable model experimental systems for the study of photosynthesis. *New Phytologist*, 1988, 109: 265 ~ 277.
- [20] Downton W J S, Bjorkman O, Pike C S. Consequences of increased atmospheric concentrations of carbon dioxide for growth and photosynthesis of higher plants. In: Pearman G L ed. *Carbon Dioxide and Climate*. Canberra: Australian Academy of Science, 1980 143 ~ 151.
- [21] Beerling D J, Woodward F I. Palaeo-ecophysiological perspectives on plant responses to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 1996, 11: 20 ~ 23.
- [22] Bettarini I, Miglietta F, Raschi A. Studying morphophysiological responses of Scirpus lacustris from naturally CO₂-enriched environments. In: Raschi, A., Miglietta, F., Tognetti, R., van Gardingen, P. R. Eds., *Plant Responses to Elevated CO₂* Cambridge University Press, Cambridge, 1997. 134 ~ 147.
- [23] Ehleringer J R, Cerling T E. Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Plant Physiology*, 1995, 15: 105 ~ 111.
- [24] Polley H W, Johnson H B, Marino B D, *et al.* Increase in C₃ plant water-use efficiency and biomass over Glacial to present CO₂ concentrations. *Nature*, 1993, 361: 61 ~ 64.
- [25] Bazzaz F A. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ level. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, 21: 167 ~ 196.
- [26] Huang Y, Street-Perrott F A, Metcalfe S E and Freeman K H. Climate Change as the Dominant Control on Glacial-Interglacial Variations in C₃ and C₄ Plant Abundance. *Science*, 2001, 293: 1647 ~ 1651.
- [27] Bruschi P, Grossoni P, Bussotti F. Within-and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees*, 2003, 17: 164 ~ 172.
- [28] Ashton P M S, Olander L P, Berlyn G P, *et al.* Change in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76: 1180 ~ 1187.
- [29] Blue M P, Jensen R J. Positional and seasonal variation in oak (*Quercus*: Fagaceae) leaf morphology. *American Journal of Botany*, 1988, 75: 939 ~ 947.
- [30] Bazzaz F A, Garbutt K. The response of annuals in competitive neighborhoods: effects of elevated CO₂. *Ecology*, 1988, 69: 937 ~ 946.

参考文献:

- [14] 左闻韵, 贺金生, 韩梅, 等. 植物气孔对升高的反应——基于在 CO₂ 浓度和温度梯度中生长的 10 种植物的观测. *生态学报*, 2005, 25: 565 ~ 574.
- [18] 杨松涛, 李彦舫, 胡玉熹, 等. CO₂ 浓度倍增对 10 种禾本科植物叶片形态结构的影响. *植物学报*, 1997, 39: 859 ~ 866.