

DOI: 10.5846/stxb201807101503

康红梅, 李花花, 徐当会, 秦鹏, 刘美玲. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度及温度升高对高山灌木鬼箭锦鸡儿 (*Caragana jubata*) 生长及抗氧化系统的影响. 生态学报, 2020, 40(1): 367-376.

Kang H M, Li H H, Xu D H, Qin P, Liu M L. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on *Caragana jubata* (Alpine shrub) growth and antioxidant systems. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(1): 367-376.

# 大气 CO<sub>2</sub> 浓度及温度升高对高山灌木鬼箭锦鸡儿 (*Caragana jubata*) 生长及抗氧化系统的影响

康红梅<sup>1</sup>, 李花花<sup>1</sup>, 徐当会<sup>2</sup>, 秦 鹏<sup>1</sup>, 刘美玲<sup>3,\*</sup>

1 甘肃省科学院生物研究所, 兰州 730000

2 兰州大学生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

3 中国科学院西北生态环境资源研究院, 沙坡头沙漠研究试验站, 兰州 730000

**摘要:**以 CO<sub>2</sub> 浓度及温度升高为主要标志的全球气候变化将对我国西北地区脆弱的生态系统产生重要影响。利用环境控制实验研究 CO<sub>2</sub> 浓度倍增 (eCO<sub>2</sub>, C<sub>1</sub>: 400 μmol/mol 和 C<sub>2</sub>: 800 μmol/mol) 和温度升高 (eT, T<sub>1</sub>: 20°C/10°C 和 T<sub>2</sub>: 23°C/13°C) 对高山灌木鬼箭锦鸡儿 (*Caragana jubata*) 生长及抗氧化系统的影响。结果表明: eCO<sub>2</sub> 和 eT 表现出相反的生长和生理效应, eT 对幼苗生长的影响要大于 eCO<sub>2</sub> 对其的影响。eT 使幼苗的总生物量、净光合速率 (NAR) 和相对生长速率 (RGR) 降低; 但可促进地上部分生长, 叶生物量比及叶面积比增加。eCO<sub>2</sub> 可减缓或补偿由 eT 引起的总生物量、NAR 和 RGR 的降低, 并促进地下部分生长。对抗氧化系统来说, eT 使得超氧化歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 及抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性降低, 还原型谷胱甘肽 (GSH) 和抗坏血酸 (ASA) 含量降低; eCO<sub>2</sub> 只增加常温下 SOD 酶活性, 并使 GSH、ASA 整体水平提高。结论: 温度升高和 CO<sub>2</sub> 浓度倍增没有协同促进鬼箭锦鸡儿幼苗的生长和光合能力。温度升高将对幼苗生长和抗氧化系统产生不利影响, eCO<sub>2</sub> 可促进生长并可能通过抗氧化剂含量增加来缓解氧化胁迫。因此, 未来气候变化, 尤其是温度升高将会对高寒区植物产生较大影响, CO<sub>2</sub> 浓度增加可缓解增温的不利影响。

**关键词:** 鬼箭锦鸡儿; CO<sub>2</sub> 浓度倍增; 温度升高; 生长; 抗氧化系统

## Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on *Caragana jubata* (Alpine shrub) growth and antioxidant systems

KANG Hongmei<sup>1</sup>, LI Huahua<sup>1</sup>, XU Danghui<sup>2</sup>, QIN Peng<sup>1</sup>, LIU Meiling<sup>3,\*</sup>

1 Institute of Biology, Gansu Academy of Science, Lanzhou 730000, China

2 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, School of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

3 Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

**Abstract:** Global climate changes characterized by the elevation of CO<sub>2</sub> concentration and temperature will have significant impacts on ecosystems in Northwest China. Warming and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration effects have been extensively studied separately; however, their combined impact on plants is not well understood. In this study, we conduct experiments to understand the response of *Caragana jubata* (Alpine shrub) to the elevated CO<sub>2</sub> (eCO<sub>2</sub>) and temperature (eT) using the controlled environmental test. Two different CO<sub>2</sub> concentrations (C<sub>1</sub>: 400 μmol/mol, C<sub>2</sub>: 800 μmol/mol) were imposed at two different temperature regimes of 20°C/10°C and 23°C/13°C (day/night). The results showed that the

**基金项目:**中国科学院 2013 年“西部之光”人才培养项目; 甘肃省科技计划项目 (1508RJZA056); 甘肃省科学院应用研究与开发计划项目 (2017JK-07)

收稿日期: 2018-07-10; 网络出版日期: 2019-10-25

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: woshiliu1988@126.com

effects of eT on the seedling were greater than that of eCO<sub>2</sub>. They showed the opposite effects. The total biomass of *C. jubata* was reduced by eT, and its net assimilation rate (NAR) with relative growth rate (RGR) were decreased too. The eT obviously promoted the above-ground growth, leaf mass ratio, and leaf area ratio. On the contrary, eCO<sub>2</sub> slowed or compensated for the reduction in total biomass, NAR, and RGR. It promoted the growth of under-ground parts of seedling. The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and ascorbate peroxidase (APX) were decreased by eT. The antioxidant contents of GSH and ASA were decreased too. eCO<sub>2</sub> increased the SOD activities grown under ambient temperature. It also promoted the overall levels of GSH and ASA. The adverse effects of eT on the antioxidant system of plants were partially mitigated due to eCO<sub>2</sub>. In general, the increased temperature and CO<sub>2</sub> did not synergistically promote the growth and photosynthetic capacity of *C. jubata* seedling. The increase of temperature will greatly affect the growth and antioxidant system of *C. jubata*. The elevated CO<sub>2</sub> can only partially alleviate these adverse effects by increasing antioxidant levels. Therefore, future climate change, especially the increase in temperature, will have a greater impact on alpine shrub. The elevated CO<sub>2</sub> will alleviate the adverse effects of warming.

**Key Words:** *Caragana jubata*; elevated CO<sub>2</sub>; climate warming; growth; antioxidant system

由于化石燃料的大量应用和森林面积的不断减少,大气中作为温室气体之一的 CO<sub>2</sub>逐年增加,已从工业革命前的 280 μmol/mol 上升到现在的大约 365 μmol/mol,预计到 2100 年将达到 700 μmol/mol,由此导致的全球平均气温将升高 2.0—4.5℃,极端气候的频率将增加<sup>[1]</sup>。CO<sub>2</sub>浓度和温度是影响植物生长和发育的两个重要生态因子,两者在全球变化中的相互作用对木本植物生长和发育具有显著影响<sup>[2]</sup>。

CO<sub>2</sub>浓度升高可提高植物的光合作用,增大气孔阻力,减少蒸腾作用,抑制植物的呼吸作用,从而促进植物的生长。但 CO<sub>2</sub>浓度增加对植物的影响是复杂的,许多机制尚未了解<sup>[3]</sup>。对于多数陆生植物来说,CO<sub>2</sub>浓度增加可以促进光合作用<sup>[4]</sup>,但在干旱条件下 CO<sub>2</sub>浓度倍增不能增加植物的生长<sup>[5-8]</sup>。植物生长还取决于植物的种类、年龄、观察的时期、生长的条件<sup>[9]</sup>以及土壤的营养状况<sup>[8]</sup>等条件。不断增加的大气 CO<sub>2</sub>浓度促进根的生物量增加要大于对地上部分生物量的影响<sup>[10]</sup>。

环境温度升高与 CO<sub>2</sub>浓度富集相似,可以提高植物光合速率和生产力<sup>[11-12]</sup>,尤其在寒冷的季节和水分充足条件下<sup>[13]</sup>。未来气候变化(尤其是温度升高),从短期看主要是影响光合作用,但这些影响又因物种不同而不同<sup>[14-16]</sup>。植物的光合作用和生长量在不同降水量和温度条件下对 CO<sub>2</sub>浓度倍增的响应是不同的,陆地生态系统对环境变化的响应必须考虑物种差异和多重因素<sup>[17]</sup>。阐明 CO<sub>2</sub>浓度和温度升高的相互影响对于预测生态系统功能和结构对环境变化的响应有重要意义<sup>[3]</sup>。

全球气候变化对植物的抗氧化系统也会产生影响<sup>[18]</sup>。CO<sub>2</sub>具有保护作用,可以减轻活性氧(ROS)的产生并增加其抗氧化的能力,但 CO<sub>2</sub>对抗氧化系统影响的分子机制还远未了解<sup>[19]</sup>。植物在无胁迫的情况下 CO<sub>2</sub>浓度升高,植物的抗氧化的水平发生变化,暗示着未来气候变化会影响细胞的氧化还原状况<sup>[20-21]</sup>。抗氧化酶和抗氧化物不仅能够控制植株的氧化伤害,还可作为氧化还原信号,是研究全球环境变化下胁迫对植株产生影响的首选对象<sup>[14]</sup>。

鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)是西北高山区典型灌木,主要分布在青藏高原和喜马拉雅地区的高山、中亚天山及西伯利亚山地的高山草甸草原<sup>[22]</sup>。在甘肃祁连山、马衔山和甘南的玛曲、卓尼也有分布,是高山草甸带的重要组成物种。研究环境条件变化对鬼箭锦鸡儿生长和抗氧化系统的影响,对于预测大气环境变化对高寒区植物的影响是极其重要和必要的。本研究以鬼箭锦鸡儿为实验对象,探讨环境变化对其生长和抗氧化系统的影响,验证以下假设:

- (1) CO<sub>2</sub>浓度升高和温度升高有利于鬼箭锦鸡儿幼苗的生长。
- (2) 环境条件变化将影响植物的抗氧化系统,CO<sub>2</sub>浓度升高对其具有保护作用。

## 1 材料与方 法

试验采用日本 NK 培养箱(NC-241/411HC, Nippon Medical & Chemical Instruments CO., LTD)控制温度、湿度及 CO<sub>2</sub>浓度。鬼箭锦鸡儿种子采自甘肃马衔山。温室进行发芽及培养(20—22℃),出苗后选取长势一致的幼苗移栽于育种钵(d=9.5 cm),基质为混合土(营养土:珍珠岩:蛭石=3:1:1),培养 1 个月后进行分组实验。

培养条件:光照 600 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>(12 h/d),相对湿度 50%/70%(day/night)。两种 CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>1</sub>: 400 μmol/mol, C<sub>2</sub>: 800 μmol/mol),两种环境温度(T<sub>1</sub>: 20℃/10℃, T<sub>2</sub>: 23℃/13℃ day/night)。每 4 天浇一次水,每钵 70—80 mL。共 4 个处理(C<sub>1</sub>T<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>T<sub>1</sub>, C<sub>1</sub>T<sub>2</sub>, C<sub>2</sub>T<sub>2</sub>),每个处理分为 2 组,每组 8—10 株,培养 7 周后,1 组收获,另 1 组进行水分胁迫实验。在收获前的 2 天,用保鲜膜将育种钵包裹完全后称重,24 h 后再次称重,以计算蒸腾速率(E)。对培养前和培养后的幼苗根、茎、叶分别烘干后称重,烘干前采用扫描法测量叶面积(ImageJ 软件)。通过停止浇水来进行水分胁迫,分别在 1 d、8 d、15 d 和 20 d 采集叶片液氮保存用于抗氧化酶及抗氧化剂含量测定。

参数计算及统计方法:净光合速率(NAR, Net assimilation rate)及相对生长速率(RGR, Relative growth rate)根据以下公式计算:

$$\text{NAR} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{s} \frac{dW}{dt} dt = \frac{(w_2 - w_1)(\ln s_2 - \ln s_1)}{(s_2 - s_1)(t_2 - t_1)} \quad (1)$$

$$\text{RGR} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{w_1}^{w_2} d(\ln w) = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t_2 - t_1} \quad (2)$$

式中,  $w_1$  和  $s_1$  是实验开始时( $t_1$ )植株的干物质质量和总叶面积,  $w_2$  和  $s_2$  是实验结束时( $t_2$ )收获的总干物质质量和总叶面积<sup>[23-24]</sup>。

从原始数据可以计算出其他参数:叶生物量比(LMR, Leaf mass ratio; 叶生物量/总生物量)、叶面积比(LAR, Leaf area ratio; 叶面积/总生物量)、比叶面积(SLA, Specific leaf area; 叶面积/叶生物量)、地下与地上生物量比(BAMR, Below ground to above ground biomass ratio; 地下生物量/地上生物量)、根生物量比(RMR, Root mass ratio; 根生物量/总生物量)、根茎比(RSR, Root to stem ratio; 根生物量/茎生物量)、水分利用效率(WUE, Water use efficiency; 生物量的增加/蒸腾量)。

粗酶提取及抗氧化酶活性和抗氧化剂含量测定:粗酶提取采用预冷的磷酸缓冲液<sup>[25]</sup>, 4℃保存,用于酶活性测试。采用分光光度法测定过氧化物酶(POD, Peroxidase)<sup>[26]</sup>、过氧化氢酶(CAT, Catalase)<sup>[27]</sup>、抗坏血酸过氧化物酶(APX, Ascorbate peroxidase)<sup>[28]</sup>、超氧化歧化酶(SOD, Superoxide dismutase)<sup>[29]</sup>、谷胱甘肽还原酶(GR, Reduced glutathione)<sup>[25]</sup>、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR, Monodehydroascorbate reductase)<sup>[30]</sup>活性。可溶性蛋白含量测定采用 G-250 染色法。

丙二醛(MDA, Malondialdehyde)、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>及抗氧化剂的测定。取 0.3 g 冷冻的样品,加 5 mL 5% 三氯乙酸冰浴研磨,高速冷冻离心后取上清液备用。采用分光光度法测定 MDA, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 还原型谷胱甘肽(GSH, Reduced glutathione), 和抗坏血酸(ASA, Ascorbic acid)的含量<sup>[31]</sup>。

采用 SPSS 15.0 进行数据分析,用双因素方差分析(two-way ANOVA)法,分析 CO<sub>2</sub>浓度(C)和环境温度(T)及其交互作用对鬼箭锦鸡儿生长的影响。用 Origin 6.1 软件做图。

## 2 结果与分析

### 2.1 CO<sub>2</sub>浓度增加(eCO<sub>2</sub>)和温度增加(eT)对鬼箭锦鸡儿幼苗生长的影响

CO<sub>2</sub>浓度和温度增加对鬼箭锦鸡儿幼苗生长有显著影响,但对株高和 E 影响不显著(表 1)。CO<sub>2</sub>浓度对 SLA 和 WUE 的影响要高于温度对其的影响,而 LMR, LAR, BAMR, RMR, RSR 对温度更加敏感。CO<sub>2</sub>浓度和

温度对总生物量、根长和 LAR 有交互影响。温度对植株生长的影响要大于 CO<sub>2</sub> 浓度对其的影响。

表 1 鬼箭锦鸡儿幼苗对不同 CO<sub>2</sub> 浓度和温度响应的双因素方差分析结果 (*F*)

Table 1 Results of Two-way ANOVA of *C. jubata* for the effects of CO<sub>2</sub> and temperature (*F*)

生长参数 Growth parameters	CO <sub>2</sub> 浓度 (C) Concentration	温度 (T) Temperature	C×T
生物量 Biomass	15.196***	16.839***	6.205*
株高 Seedling height	2.167ns	2.340ns	0.907ns
根长 Root length	0.234ns	4.635*	9.459**
LMR	27.421***	122.076***	3.453ns
LAR	32.852***	89.539***	6.008*
SLA	23.730***	18.568***	1.657ns
BAMR	23.050***	133.821***	2.963ns
RMR	22.490***	150.750***	0.040ns
RSR	6.754*	56.417***	1.654ns
WUE	19.924***	16.180***	2.846ns
E	1.485ns	1.767ns	0.771ns
dF	1	1	1

显著水平:\*\*\*,  $P < 0.001$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*,  $P < 0.05$ ; ns 代表差异不显著, dF 是自由度; LMR: 叶生物量比 Leaf mass ratio; LAR: 叶面积 Leaf area ratio; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; BAMR: 地下与地上生物量比 Below ground to above ground biomass ratio; RMR: 根生物量比 Root mass ratio; WUE: 水分利用效率 Water use efficiency; E: 蒸腾速率 Evaporation

CO<sub>2</sub> 浓度及温度增加对植株幼苗生长的影响如图 1 所示。温度增加对正常 CO<sub>2</sub> 浓度下植株总生物量和根长有抑制作用, eCO<sub>2</sub> 可以促进生长, 减轻抑制。eT 使幼苗总生物量下降了 53.1% (C<sub>1</sub>), 根系长度降低 30.1% (C<sub>1</sub>); eCO<sub>2</sub> 对总生物量和根长有促进作用, C<sub>2</sub>T<sub>2</sub> 条件下总生物量和根长与 C<sub>1</sub>T<sub>1</sub> 相同。eCO<sub>2</sub> 对常温下株高有促进作用。

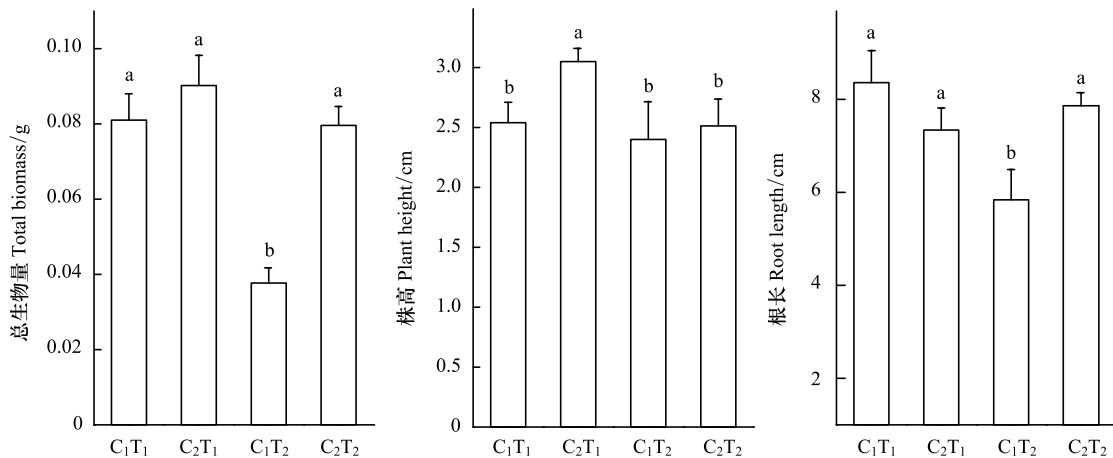


图 1 鬼箭锦鸡儿幼苗在不同 CO<sub>2</sub> 浓度 (C) 和温度 (T) 下生长 49d 后的总生物量、株高及根长

Fig.1 Biomass, seeding height and root length of *C. jubata* seedlings under CO<sub>2</sub> concentration and alternating temperatures in growth chamber

数值为平均值±标准误; C<sub>1</sub>: 400 μmol/mol, C<sub>2</sub>: 800 μmol/mol; T<sub>1</sub>: 20°C/10°C, T<sub>2</sub>: 23°C/13°C

环境条件变化对幼苗 NAR 和 RGR 的影响如图 2 所示。eT 使得幼苗的 NAR 下降了 41.8% (C<sub>2</sub>)—66.9% (C<sub>1</sub>), RGR 降低了 32.5% (C<sub>2</sub>) 和 59.7% (C<sub>1</sub>); eCO<sub>2</sub> 使得幼苗的 NAR 增加了 29.5% (T<sub>1</sub>)—134.8% (T<sub>2</sub>)。C<sub>2</sub>T<sub>2</sub> 比 C<sub>1</sub>T<sub>1</sub> 仍然低 16.9% (NAR) 和 27.7% (RGR), 说明 eCO<sub>2</sub> 可部分缓解 eT 对 NAR 和 RGR 的抑制。

环境条件变化对植株幼苗生长参数的影响如图 3 所示。eCO<sub>2</sub> 和 eT 表现出相反的效应。eCO<sub>2</sub> 不同程度

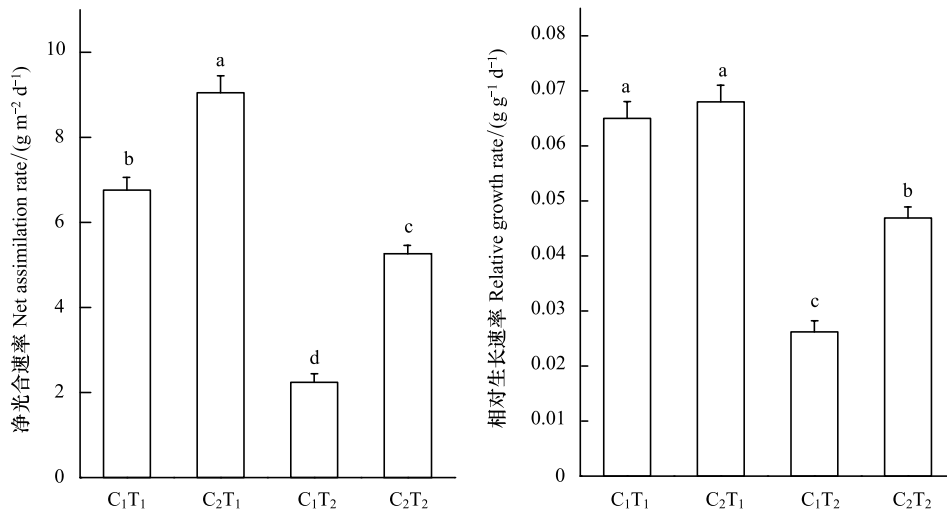


图2 鬼箭锦鸡儿幼苗在不同 CO<sub>2</sub>浓度(C)和温度(T)下生长 49 d 的净光合速率和相对生长速率

Fig.2 Net assimilation rate and Relative growth rate of *C. jubata* under CO<sub>2</sub> concentration and alternating temperatures in growth chamber

的降低了 LMR 和 LAR,但 BAMR、RMR 和 RSR 有不同程度增加。LMR 降低了 26.6%(T<sub>2</sub>),LAR 降低了 33.0%(T<sub>1</sub>)和 37.8%(T<sub>2</sub>);BAMR 增加 28.8%(T<sub>1</sub>)和 34.0%(T<sub>2</sub>),RMR 增加了 14.3%(T<sub>1</sub>);RSR 增加了 21.0%(T<sub>1</sub>)。相反,eT 不同程度的增加了 LMR 和 LAR,但降低了 BAMR、RMR 和 RSR。LMR 增加 89.8%(C<sub>2</sub>)和 94.0%(C<sub>1</sub>);LAR 增加 108.1%(C<sub>2</sub>)和 123.8%(C<sub>1</sub>);BAMR 降低了 59.8%(C<sub>2</sub>)和 62.8%(C<sub>1</sub>);RMR 降低了 39.0%(C<sub>2</sub>)和 47.4%(C<sub>1</sub>);RSR 降低了 46.3%(C<sub>1</sub>)和 50.1%(C<sub>2</sub>)。所以,温度增加有利于叶的生长,而 CO<sub>2</sub>浓度倍增促进根的发育。

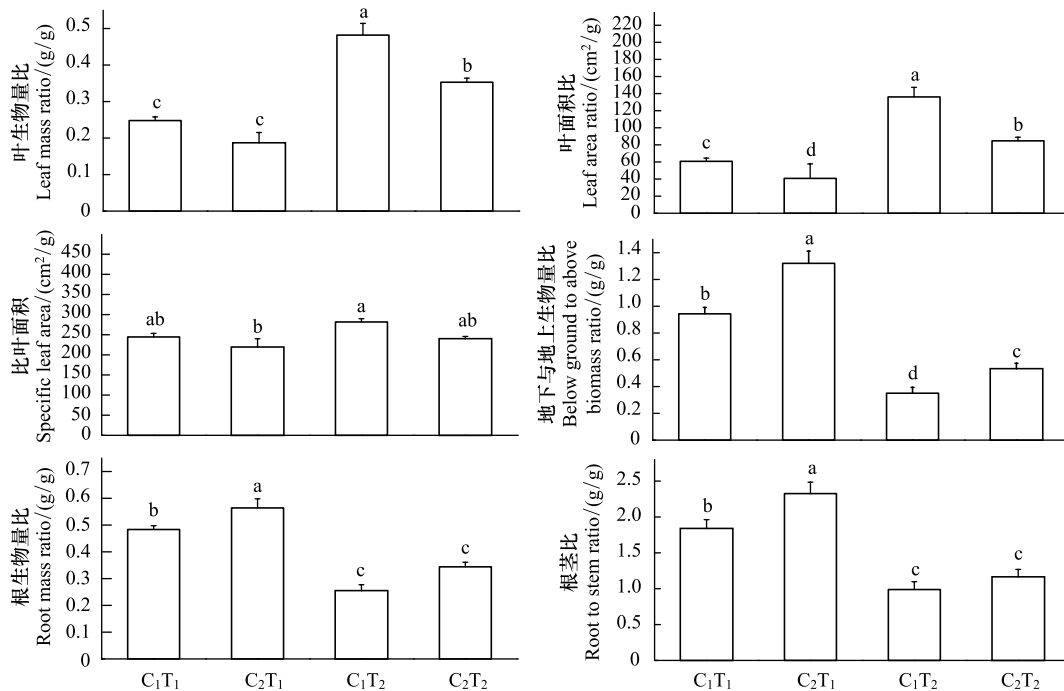


图3 鬼箭锦鸡儿幼苗在不同 CO<sub>2</sub>浓度(C)和温度(T)条件下生长 49 d 后的生长参数

Fig.3 Parameters of *C. jubata* seedlings under CO<sub>2</sub> concentration and alternating temperatures in growth chamber



eCO<sub>2</sub>和eT对*C. jubata*幼苗E和WUE的影响如图4所示。CO<sub>2</sub>浓度增加可以降低常温下的蒸腾,增加水分利用效率。eCO<sub>2</sub>使得E降低了51.6%(T<sub>1</sub>),WUE增加了87.9%(T<sub>2</sub>)和178.8%(T<sub>1</sub>)。eT使得E降低33.9%(C<sub>1</sub>)或增加27.5%(C<sub>2</sub>),WUE降低了41.3%(C<sub>1</sub>)和60.2%(C<sub>2</sub>)。

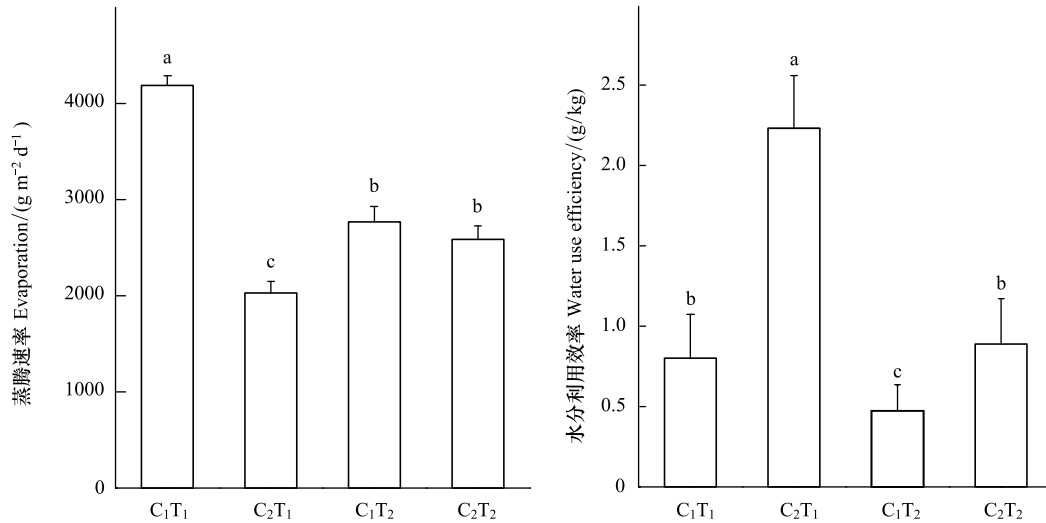


图4 鬼箭锦鸡儿幼苗在不同CO<sub>2</sub>浓度(C)和温度(T)条件下的蒸腾速率和水分利用效率

Fig.4 Evaporation and Water use efficiency of *C. jubata* under CO<sub>2</sub> concentration and alternating temperatures in growth chamber

## 2.2 eCO<sub>2</sub>和eT对鬼箭锦鸡儿抗氧化系统的影响

停止浇水后,土壤含水量(SWC, Soil water content)、叶片MDA及H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的变化如图5所示。SWC下降了62.5%—78.0%,达到极度干旱程度。MDA在4种处理中均有不同程度的升高。T<sub>2</sub>条件下MDA升高了109.1%(C<sub>1</sub>)和129.5%(C<sub>2</sub>);而T<sub>1</sub>条件下只升高了17.7%(C<sub>1</sub>)和42.0%(C<sub>2</sub>)。同样,T<sub>2</sub>条件下H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>增加了82.6%(C<sub>1</sub>)和186.7%(C<sub>2</sub>);而T<sub>1</sub>条件下只升高了39.6%(C<sub>1</sub>)和16.9%(C<sub>2</sub>)。eT加剧了MDA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的增加,eCO<sub>2</sub>只减缓了T<sub>1</sub>条件下H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的增加。

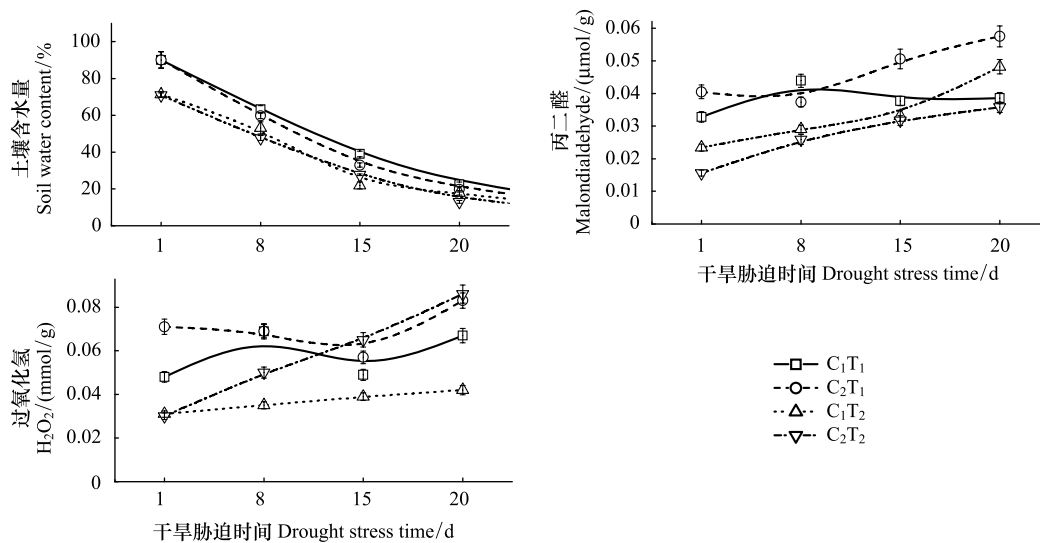


图5 停止浇水后不同CO<sub>2</sub>浓度(C)和温度(T)条件下土壤含水量、叶片丙二醛和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的变化

Fig.5 Changes of soil water content, malondialdehyde and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> contents in leaves of *C. jubata* seedlings grown under CO<sub>2</sub> concentration and alternating temperatures subjected to drought stress

停止浇水后,各种抗氧化酶活性的变化情况如图 6 所示。随着土壤水分含量的降低,SOD 酶表现出活性下降的趋势,C<sub>1</sub>T<sub>1</sub>条件下 SOD 酶活性下降最多,达 40.5%(20 d)。在控水期间,C<sub>2</sub>T<sub>1</sub>的 SOD 酶活性水平保持最高,C<sub>2</sub>T<sub>2</sub>的 SOD 水平持续最低。eCO<sub>2</sub>对常温下的 SOD 酶活性有一定的促进作用。随干旱程度的增加,CAT 酶在 eT 和 eCO<sub>2</sub>条件下活性下降了 36.9%(C<sub>1</sub>T<sub>2</sub>)—71.7%(C<sub>2</sub>T<sub>2</sub>),但在 C<sub>1</sub>T<sub>1</sub>条件下升高。温度增加 3℃,POD 酶及 APX 酶整体活性均明显降低。GR 酶在不同温度下表现出不同的变化趋势,T<sub>1</sub>条件下 GR 升高了 57.2%(C<sub>2</sub>)—160.1%(C<sub>1</sub>);T<sub>2</sub>条件下为先升再降,15 d 时 GR 升高了 24.6%(C<sub>2</sub>)—86.0%(C<sub>1</sub>),随后下降,eT 表现出对 GR 的抑制作用。eCO<sub>2</sub>使得 MDHAR 活性表现出不同的变化趋势,C<sub>1</sub>条件下升高了 44.5%(T<sub>1</sub>)和 53.9%(T<sub>2</sub>)而 C<sub>2</sub>条件下先升再降。因此,温度升高对幼苗叶片抗氧化酶活性产生抑制作用,但 eCO<sub>2</sub>未表现出明显的保护作用。

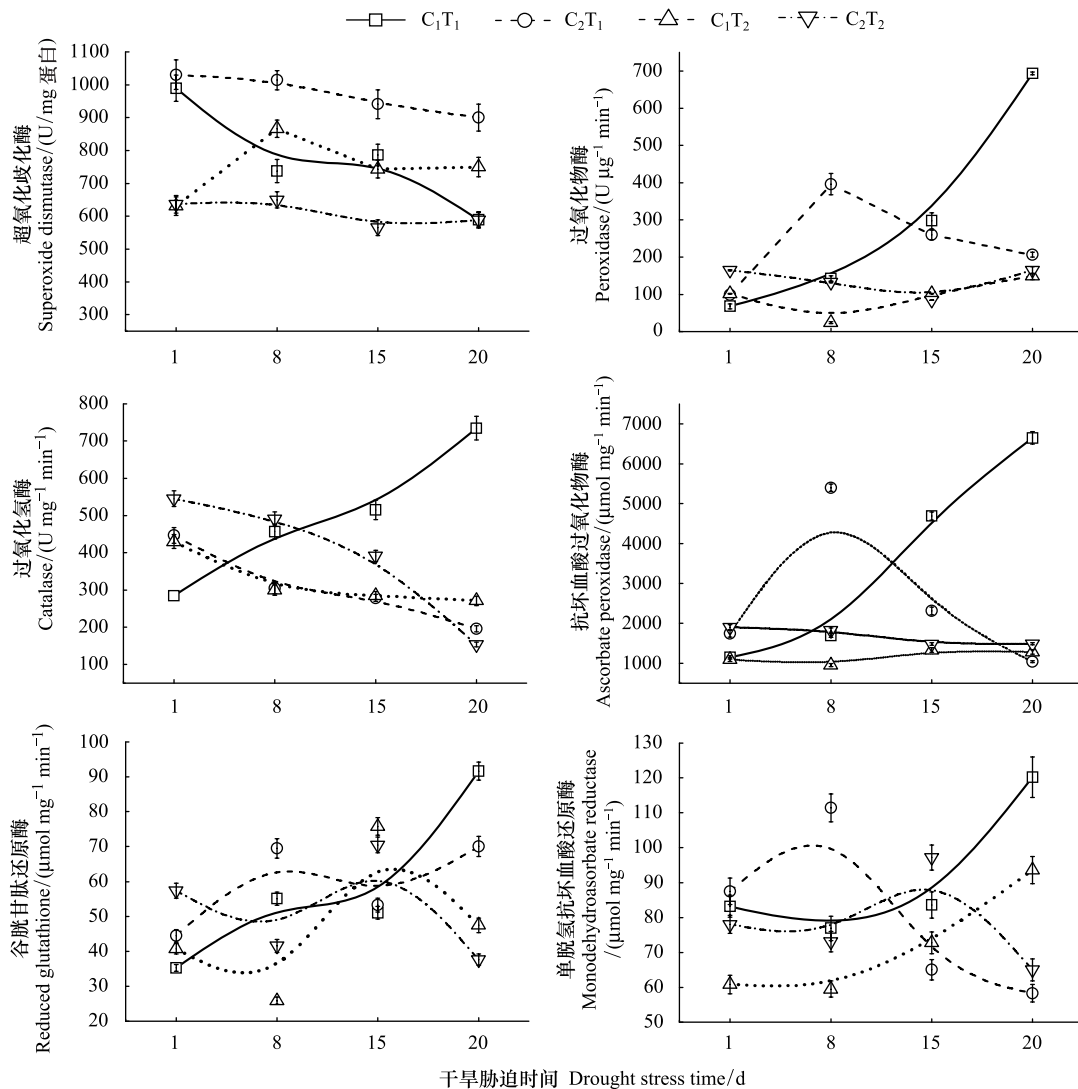


图 6 停止浇水后不同 CO<sub>2</sub>浓度(C)和温度(T)条件下鬼箭锦鸡儿叶片抗氧化酶活性的变化

Fig. 6 Changes of antioxidant enzymes' activities in leaves of *C. jubata* grown under CO<sub>2</sub> concentration and alternating temperatures subjected to drought stress

控水条件下,抗氧化剂含量的变化如图 7 所示。GSH 在控水 15d 后增加了 17.6%(C<sub>1</sub>T<sub>1</sub>)—151.2%(C<sub>1</sub>T<sub>2</sub>),但随后下降。AsA 含量在 C<sub>2</sub>T<sub>1</sub>条件下下降了 41.0%(15d),在其他 3 种情况下升高了 73.6%(C<sub>1</sub>T<sub>1</sub>)—227.8%(C<sub>1</sub>T<sub>2</sub>)。环境温度增加 3℃,叶片抗氧化剂 GSH 平均水平下降 15.4%(C<sub>1</sub>)—31.1%(C<sub>2</sub>),ASA 平均水

平下降了 27.2% ( $C_2$ )—47.5% ( $C_1$ )。CO<sub>2</sub> 浓度倍增使两种温度条件下的 ASA 水平增加, 但只对常温条件下 GSH 水平有促进作用。因此, 温度增加对抗氧化剂有抑制作用, eCO<sub>2</sub> 有一定的保护作用。

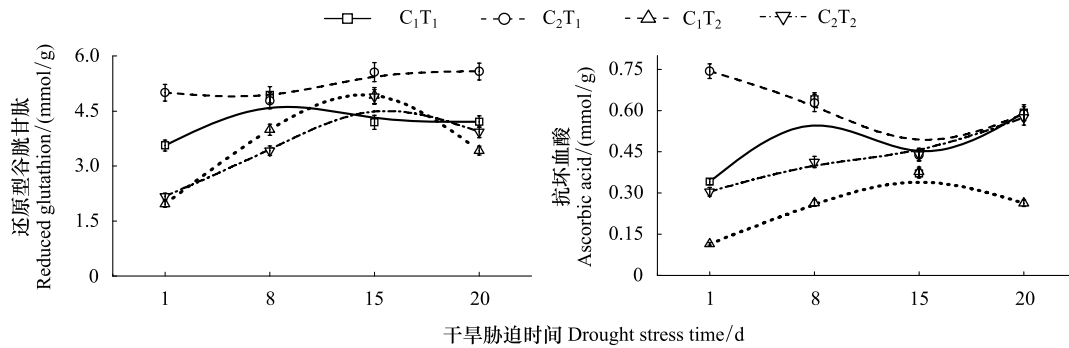


图7 停止浇水后不同 CO<sub>2</sub> 浓度 (C) 和温度 (T) 条件下鬼箭锦鸡儿叶片抗氧化剂含量的变化

Fig.7 Changes of antioxidant content in leaves of *C. jubata* grown under CO<sub>2</sub> concentration and alternating temperatures subjected to drought stress

### 3 讨论

环境温度和 CO<sub>2</sub> 浓度升高将对植物生长产生较大影响。温度升高和 CO<sub>2</sub> 浓度升高可协同促进植物生长和光合能力<sup>[32]</sup>, 高水平 CO<sub>2</sub> 对高温下的光合器官有保护作用<sup>[33]</sup>。温度增加促进正常水分条件下小叶锦鸡儿 (*C. microphylla*) 生长<sup>[17]</sup>, 增加中间锦鸡儿 (*C. intermedia*) 及蒙古岩黄耆 (*Hedysarum mongolicum*) 幼苗生物量和根茎比<sup>[34]</sup>, 但 CO<sub>2</sub> 浓度倍增没有增加紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 的生物量, 也并未对黑麦草 (*Lolium perenne* L.) 表现出保护作用<sup>[19]</sup>。Way 和 Oren<sup>[12]</sup> 从 63 个研究中得出结论, 生长在高海拔或高纬度的树种可能是受温度限制的, 所以环境温度升高将对其生物量、株高等产生有益的影响, 至少在最初对温度升高应表现出正响应。因此我们预测温度升高和 CO<sub>2</sub> 浓度倍增有利于高寒区灌木的生长。然而, 我们的实验结果显示, 温度升高 3℃ 显著降低了幼苗的总生物量、净光合速率和相对生长速率, 虽然 eCO<sub>2</sub> 有一定的促进生长作用, 但 eT 对幼苗生长的影响要更大些 (表 1)。温度升高和 CO<sub>2</sub> 浓度倍增并没有协同促进幼苗的生长和光合能力, 可能因为幼苗的生长并非温度限制, 也可能是由于物种的特性。预示着温度增加将对高寒区灌木幼苗生长产生不利影响, eCO<sub>2</sub> 可缓解增温的影响, 两者无协同促进作用。

温度和 CO<sub>2</sub> 浓度升高可能对植物的生长和生理过程有对抗性的作用<sup>[35]</sup>。空气中 CO<sub>2</sub> 浓度增加一般会促进树木地上植株的生长和发育<sup>[36]</sup>, 增加植物的根系面积, 促进根系分泌物的释放, 改变根际微生物的多样性, 也可能会增加植物的呼吸作用和光合速率<sup>[37]</sup>。过高的温度将会抑制植物的生长、光合和水分利用效率。我们的实验结果显示, 温度升高和 CO<sub>2</sub> 富集对幼苗生长有对抗性作用, 两者无交互作用 (表 1)。温度增加使得 LMR、LAR 增加, BAMR、RMR、RSR 下降, 说明温度增加有利于叶生物量及叶面积增加, 叶片变薄; 相反 CO<sub>2</sub> 浓度增加使 LMR、LAR 下降, BAMR、RMR、RSR 升高, 说明 CO<sub>2</sub> 浓度倍增促进根系的生长, 增加叶片厚度。因此, CO<sub>2</sub> 浓度升高可以促进幼苗根系发育, 进而增加对土壤养分和水分的利用; 相反, 温度增加促进更多碳同化物分配至地上部分。

SOD、POD、“抗坏血酸-谷胱甘肽循环” (ASA-GSH cycle) 是旱生锦鸡儿属植物抵御干旱, 保护细胞正常的生理活动, 适应干旱环境的物质基础。CAT 在抵御干旱, 保护细胞正常生理活动中作用有限<sup>[38]</sup>。高的 CO<sub>2</sub> 浓度可以减轻由于干旱和高温对植株细胞膜产生的氧化伤害<sup>[17]</sup>。植物也可以通过吸收更多的碳来应对未来升温的影响<sup>[39]</sup>。鬼箭锦鸡儿长期生活在高寒地区, 其抗氧化系统对干旱胁迫表现出不同的响应。SOD 酶活性随 SWC 的下降而表现出下降的趋势, CO<sub>2</sub> 增施可以使 SOD 酶活性增加 (T<sub>1</sub>); 但温度增加后, CO<sub>2</sub> 增施不能提高 SOD 活性。说明升温条件下, eCO<sub>2</sub> 不能增强其抗性, 推测可能是高寒植物的 SOD 酶对温度敏感。同样, 环



境温度增加使得 POD、APX、GR 酶活性降低,ASA 和 GSH 含量降低,也说明温度增加对抗氧化系统的影响较大。虽然 eCO<sub>2</sub>可以增加抗氧化剂含量,但 eCO<sub>2</sub>只减缓了 T<sub>1</sub>条件下 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的增加,说明温度增加加剧了干旱胁迫对植株的伤害,eCO<sub>2</sub>只能部分的缓解这种不利影响。已有研究表明高浓度 CO<sub>2</sub>可促进 ASA 合成或降低消耗<sup>[40]</sup>,我们的研究中也发现 CO<sub>2</sub>浓度倍增使 GSH 和 ASA 整体水平提高,暗示着环境变化对抗氧化剂水平的影响。研究推测高寒区灌木抗氧化系统对温度敏感,eCO<sub>2</sub>可能会促进抗氧化剂生成以减弱 ROS 对细胞膜的损害。

研究预测,未来气候变化将会对高寒区灌木生长及生理产生重大影响。温度增加可抑制植物的生长和光合能力,抑制抗氧化酶活性和抗氧化剂含量。CO<sub>2</sub>浓度增加可缓解增温的影响,促进根的发育。增温对高寒区植物的影响要大于 CO<sub>2</sub>浓度增加对植物的影响。

结论:(1)温度升高和 CO<sub>2</sub>浓度升高没有协同促进鬼箭锦鸡儿幼苗的生长和光合能力。温度升高将会对鬼箭锦鸡儿幼苗生长产生不利影响,CO<sub>2</sub>浓度升高促进地下部分的生长。(2)高寒植物的抗氧化系统对温度敏感,CO<sub>2</sub>浓度升高可能通过抗氧化剂的增加来部分缓解不利影响(3)CO<sub>2</sub>浓度升高可缓解增温对幼苗生长和抗氧化系统的影响。

致谢:种子采集得到甘肃省科学院生物研究所麻和平、张文奇老师的帮助,试验过程得到兰州大学张仁懿老师的帮助,特此致谢。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [ 2 ] 杨金艳, 杨万勤, 王开运, 孙建平. 木本植物对 CO<sub>2</sub>浓度和温度升高的相互作用的响应. 植物生态学报, 2003, 27(3): 304-310.
- [ 3 ] Xu Z Z, Shimizu H, Yagasaki Y, Ito S, Zheng Y R, Zhou G S. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub>, drought, and warming on plants. Journal of Plant Growth Regulation, 2013, 32(4): 692-707.
- [ 4 ] Geissler N, Hussler S, Koyro H W. Interactive effects of NaCl salinity and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on growth, photosynthesis, water relations and chemical composition of the potential cash crop halophyte *Aster tripolium* L. Environmental and Experimental Botany, 2009, 65(2/3): 220-231.
- [ 5 ] Ward J K, Tissue D T, Thomas R B, Strain B R. Comparative responses of model C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants to drought in low and elevated CO<sub>2</sub>. Global Change Biology, 1999, 5(8): 857-867.
- [ 6 ] Derner J D, Johnson H B, Kimball B A. Above- and below-ground responses of C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> species mixtures to elevated CO<sub>2</sub> and soil water availability. Global Change Biology, 2003, 9(3): 452-460.
- [ 7 ] Inauen N, Körner C, Hiltbrunner E. No growth stimulation by CO<sub>2</sub> enrichment in alpine glacier forefield plants. Global Change Biology, 2012, 18(3): 985-999.
- [ 8 ] Sigurdsson B D, Medhurst J L, Wallin G, Eggertsson O, Linder S. Growth of mature boreal Norway spruce was not affected by elevated [CO<sub>2</sub>] and/or air temperature unless nutrient availability was improved. Tree Physiology, 2013, 33(11): 1192-1205.
- [ 9 ] Beismann H, Schweingruber F, Speck T, Körner C. Mechanical properties of spruce and beech wood grown in elevated CO<sub>2</sub>. Trees, 2002, 16(8): 511-518.
- [ 10 ] Bernacchi C J, Coleman J S, Bazzaz F A, McConnaughay K D M. Biomass allocation in old-field annual species grown in elevated CO<sub>2</sub> environments: no evidence for optimal partitioning. Global Change Biology, 2000, 6(7): 855-863.
- [ 11 ] Hall M, Medlyn B E, Abramowitz G, Franklin O, Rantfors M, Linder S, Wallin G. Which are the most important parameters for modelling carbon assimilation in boreal Norway spruce under elevated [CO<sub>2</sub>] and temperature conditions? Tree Physiology, 2013, 33(11): 1156-1176.
- [ 12 ] Way D A, Oren R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. Tree Physiology, 2010, 30(6): 669-688.
- [ 13 ] Prieto P, Peñuelas J, Llusà J, Asensio D, Estiarte M. Effects of long-term experimental night-time warming and drought on photosynthesis, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> and stomatal conductance in the dominant species of a Mediterranean shrubland. Acta Physiologiae Plant, 2009, 31(4): 729-739.
- [ 14 ] Ainsworth E A, Rogers A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions.

- Plant, Cell & Environment, 2007, 30(3): 258-270.
- [15] Gutiérrez D, Gutiérrez E, Pérez P, Morcuende R, Verdejo A, Martínez-Carrasco R. Acclimation to future atmospheric CO<sub>2</sub> levels increases photochemical efficiency and mitigates photochemistry inhibition by warm temperatures in wheat under field chambers. *Physiologia Plantarum*, 2009, 137(1): 86-100.
- [16] Barton C V M, Duursma R A, Medlyn B E, Ellsworth D S, Eamus D, Tissue D T, Adams M A, Conroy J, Crous K Y, Liberloo M, Löw M, Linder S, McMurtrie R E. Effects of elevated atmospheric [CO<sub>2</sub>] on instantaneous transpiration efficiency at leaf and canopy scales in *Eucalyptus saligna*. *Global Change Biology*, 2012, 18(2): 585-595.
- [17] Xu Z Z, Shimizu H, Ito S, Yagasaki Y, Zou C J, Zhou G S, Zhang Y R. Effects of elevated CO<sub>2</sub>, warming and precipitation change on plant growth, photosynthesis and peroxidation in dominant species from North China grassland. *Planta*, 2014, 239(2): 421-435.
- [18] Salazar-Parra C, Aguirreolea J, Sánchez-Díaz M, Irigoyen J J, Morales F. Climate change (elevated CO<sub>2</sub>, elevated temperature and moderate drought) triggers the antioxidant enzymes' response of grapevine cv. Tempranillo, avoiding oxidative damage. *Physiologia Plantarum*, 2012, 144(2): 99-110.
- [19] Farfan-Vignolo E R, Asard H. Effect of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on the oxidative stress response to drought in *Lolium perenne* L. and *Medicago sativa* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 59: 55-62.
- [20] Qiu Q S, Huber J L, Booker F L, Jain V, Leakey A D B, Fiscus E L, Yau P M, Ort D R, Huber S C. Increased protein carbonylation in leaves of *Arabidopsis* and soybean in response to elevated [CO<sub>2</sub>]. *Photosynthesis Research*, 2008, 97(2): 155-166.
- [21] Vurro E, Bruni R, Bianchi A, Di Toppi L S. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> decreases oxidative stress and increases essential oil yield in leaves of *Thymus vulgaris* grown in a mini-FACE system. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(1): 99-106.
- [22] 张明理. 青藏高原和喜马拉雅地区锦鸡儿属植物的地理分布. *植物分类学报*, 1997, 35(2): 136-147.
- [23] Hunt R. *Basic Growth Analysis: Plant Growth Analysis for Beginners*. Dordrecht: Springer, 1990.
- [24] Xiong F S, Mueller E C, Day T A. Photosynthetic and respiratory acclimation and growth response of Antarctic vascular plants to contrasting temperature regimes. *American Journal of Botany*, 2000, 87(5): 700-710.
- [25] Grace S C, Logan B A. Acclimation of foliar antioxidant systems to growth irradiance in three broad-leaved evergreen species. *Plant Physiology*, 1996, 112(4): 1631-1640.
- [26] Chance B, Maehly A C. Assay of catalases and peroxidases. *Methods in Enzymology*, 1955, 2: 764-775.
- [27] Aebi H E. Catalase//Bergmeyer H U, ed. *Methods of Enzymatic Analysis*. Weinheim: Verlag Chemie, 1983: 273-286.
- [28] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 1981, 22(5): 867-880.
- [29] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 1977, 59(2): 309-314.
- [30] Miyake C, Asada K. Thylakoid-bound ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts and photoreduction of its primary oxidation product monodehydroascorbate radicals in thylakoids. *Plant and Cell Physiology*, 1992, 33(5): 541-553.
- [31] 陈建勋, 王晓峰. *植物生理学实验指导(第二版)*. 广州: 华南理工大学出版社, 2006: 75-77.
- [32] Albert K R, Ro-Poulsen H, Mikkelsen T N, Michelsen A, Van Der Linden L, Beier C. Effects of elevated CO<sub>2</sub>, warming and drought episodes on plant carbon uptake in a temperate heath ecosystem are controlled by soil water status. *Plant, Cell & Environment*, 2011, 34(7): 1207-1222.
- [33] De Oliveira E D, Bramley H, Siddique K H M, Henty S, Berger J, Palta J A. Can elevated CO<sub>2</sub> combined with high temperature ameliorate the effect of terminal drought in wheat? *Functional Plant Biology*, 2013, 40(2): 160-171.
- [34] Xiao C W, Zhou G S, Ceulemans R. Effects of elevated temperature on growth and gas exchange in dominant plant species from Maowusu sandland, China. *Photosynthetica*, 2003, 41(4): 565-569.
- [35] Prasad V P V, Boote K J, Allen L H Jr. Adverse high temperature effects on pollen viability, seed-set, seed yield and harvest index of grain-sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] are more severe at elevated carbon dioxide due to higher tissue temperatures. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 139(3/4): 237-251.
- [36] 徐胜, 陈玮, 何兴元, 黄彦青, 高江艳, 赵诣, 李波. 高浓度 CO<sub>2</sub> 对树木生理生态的影响研究进展. *生态学报*, 2015, 35(8): 2452-2460.
- [37] 路娜, 胡维平, 邓建才, 陈效民. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物影响的研究进展. *土壤通报*, 2011, 42(2): 477-482.
- [38] Kang H M, Chen K, Bai J, Wang G. Antioxidative system's responses in the leaves of six *Caragana* species during drought stress and recovery. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(6): 2145-2154.
- [39] Milcu A, Lukac M, Subke J A, Manning P, Heinemeyer A, Wildman D, Anderson R, Ineson P. Biotic carbon feedbacks in a materially closed soil-vegetation-atmosphere system. *Nature Climate Change*, 2012, 2(4): 281-284.
- [40] 卢涛, 何兴元, 陈玮. O<sub>3</sub> 和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对油松针叶抗氧化系统的影响. *生态学杂志*, 2009, 28(7): 1316-1323.