

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201509009

李筱姣, 王一峰, 曹家豪, 等. CO₂浓度和温度对甘肃风毛菊生理特性的协同影响[J]. 广西植物, 2016, 36(4):435-442

LI XJ, WANG YF, CAO JH, et al. Interactive effects of CO₂ concentration and temperature on physiological parameters of *Saussurea kansuensis* [J]. Guihaia, 2016, 36(4):435-442

CO₂浓度和温度对甘肃风毛菊生理特性的协同影响

李筱姣, 王一峰*, 曹家豪, 靳洁, 王文越

(西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070)

摘要: 该研究以分布在青藏高原东缘的特有种菊科风毛菊属植物甘肃风毛菊为材料, 利用 CO₂人工气候箱模拟 CO₂浓度升高和温度变化, 分析其对甘肃风毛菊各项生理指标的影响。结果表明: CO₂浓度和温度升高对甘肃风毛菊的生理指标影响显著, 存在显著的交互作用。在 CO₂浓度为 550 μmol · mol⁻¹时, 甘肃风毛菊叶片叶绿素总量、可溶性糖和可溶性蛋白含量达到最大值, 而丙二醛(MDA)和超氧阴离子自由基含量均为最小值; 在较高温度下, 甘肃风毛菊叶片叶绿素总量、可溶性糖和可溶性蛋白含量均增加; 丙二醛(MDA)和超氧阴离子自由基含量均降低。当 CO₂浓度为 550 μmol · mol⁻¹时, 升高温度能显著提高甘肃风毛菊叶片的叶绿素总量、可溶性糖和可溶性蛋白含量, 并且显著减少丙二醛(MDA)和超氧阴离子自由基含量。该研究表明 CO₂浓度和温度的升高对甘肃风毛菊的生长具有一定的促进作用。

关键词: 甘肃风毛菊, CO₂浓度, 温度, 生理指标, 协同作用

中图分类号: Q945, G633.91 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2016)04-0435-08

Interactive effects of CO₂ concentration and temperature on physiological parameters of *Saussurea kansuensis*

LI Xiao-Jiao, WANG Yi-Feng*, CAO Jia-Hao, JIN Jie, WANG Wen-Yue

(College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: *Saussurea kansuensis*, as a kind of the genus *Saussurea* of Asteraceae, is an endemic species in the eastern of Qinghai-Tibet Plateau. Our objective was to study the effects of elevated CO₂ concentration and increasing temperature on physiological parameters of *S. kansuensis* by using CO₂ artificial climate box (PRX-250C-CO₂, Shang Hai). The results showed that elevated CO₂ concentration and increasing temperature had significant interactive effects on physiological parameters of *S. kansuensis*. The chlorophyll, soluble sugar and soluble protein contents of *S. kansuensis* reached the maximum, while the minimum content of MDA and superoxide anion was observed when the CO₂ concentration was 550 μmol · mol⁻¹. The chlorophyll, soluble sugar and soluble protein contents increased under higher temperature, while the contents MDA and superoxide anion decreased. At CO₂ concentration of 550 μmol · mol⁻¹, elevated temperature could significantly enhance the amount of chlorophyll, soluble sugar and soluble protein, and reduce MDA and superoxide anion free radical contents. The results indicated that the increasing CO₂ concentration and tem-

收稿日期: 2015-09-16 修回日期: 2015-12-07

基金项目: 国家自然科学基金(31460105); 国家中医药管理局项目(201207002); 甘肃省自然科学基金(1208RJZA126); 兰州市科技局项目(2013-4-89); 甘肃省生态学、生物学重点学科项目[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31460105); State Administration of Traditional Chinese Medicine of People's Republic of China (201207002); the Natural Science Foundation of Gansu Province, China (1208RJZA126); Project of Lanzhou Science and Technology Bureau (2013-4-89); Key Disciplines for Ecology and Biology of Gansu Province, China].

作者简介: 李筱姣(1989-), 女, 四川南充市人, 硕士研究生, 研究方向为植物资源的开发与利用, (E-mail) 774052191@qq.com。

*通讯作者: 王一峰, 博士, 教授, 主要从事植物学和植物生态学研究, (E-mail) wangyifeng6481@aliyun.com。

perature could promote the growth of *S. kansuensis* to a certain degree.

Key words: *Saussurea kansuensis*, CO₂ concentration, temperature, physiological parameter, synergism

全球气候变暖的主要特征是以温室气体(二氧化碳,甲烷,氧化亚氮等)浓度持续上升为主要标志。从工业革命到现在,人类燃烧大量矿物燃料以及对森林资源不合理的开发与利用,导致大气 CO₂ 浓度增加及温度升高。联合国 IPCC 的第五次评估报告(AR5)指出 CO₂ 浓度由工业革命以前的 278 μmol · mol⁻¹ 上升到现在的 390.5 μmol · mol⁻¹, 全球平均气温大约上升了 0.85 °C (IPCC, 2013)。按目前的增长速度,到 21 世纪末,CO₂ 含量将增加到 700 μmol · mol⁻¹ (Ainsworth, 2005; IPCC, 2007), 全球地面的平均气温可能上升 1.1~6.4 °C (Bernstein, 2007), 而且在高海拔地区的气温增高将会更加明显 (Danhong, 2014), 根据全球大气环流模型 (general circulation model, GCM) 的预测,青藏高原上的温度可能增加 2.0~3.6 °C (Johns et al, 1997; 沈永平等, 2002)。因此,研究 CO₂ 浓度和温度升高协同作用对青藏高原东缘植被生长、发育和生存具有重要意义。

大气 CO₂ 浓度升高能促进植物的光合作用(吴坤君, 1993), 总体上增加了根质量分数和干物质含量(高凯敏等, 2015), 并且能提高植物的生产力。研究表明,升高 CO₂ 浓度能促进植物的枝、茎和节间的生长,增加生物量和产量(李伏生等, 2002), 具有“施肥效应”(Gielen et al, 2002)。叶绿素是植物进行光合作用的基础,在高浓度 CO₂ 下,水稻叶绿素含量呈先升高后降低趋势,叶绿素 a/b 值表现为初期下降后期升高(彭博等, 2014)。庄明浩等(2013)认为,CO₂ 浓度升高能促进地被类观赏竹叶片可溶性糖的积累,减轻膜质过氧化程度,保持相对较高的抗氧化酶活性和细胞结构的稳定性及膜透性,这有利于竹子的生长发育。研究表明,增温促进早稻的快速生长(万运帆等, 2014), 适当的升高温度可以促进植物总生物量的积累(马立祥等, 2010)。CO₂ 浓度升高和温度增加使华北落叶松幼苗抗氧化酶活性增强并使丙二醛(MDA)含量下降,有效地提高华北落叶松幼苗对高温胁迫的防御能力,保证植株的正常代谢活动(梁建萍等, 2007)。CO₂ 浓度升高和温度增加等将加强高原植被的光合作用和呼吸作用,有利于植被生长(范广洲等, 2002)。Clifford et al(2000)认为 CO₂ 浓度增加和温度升高对花生叶片

的光合作用具有协同促进作用,且对群体光合的促进作用小于单叶光合。

风毛菊属(*Saussurea* DC.)植物分布于亚洲与欧洲,为一年生、两年生或多年生草本,少数种为半灌木。甘肃风毛菊(*S. kansuensis*),隶属于菊科风毛菊属植物,多年生无茎莲座状草本,分布于甘肃西固、岷山 3 600~3 900 m 间,为甘肃特有种,是极有前途的药用植物(王俊龙等, 2009)。对于风毛菊属植物的研究,在繁殖分配(索南措, 2013)、重金属抗性(岳永成, 2014)、光化学效率和光合色素(师生波, 2012)等方面有人做过一定的研究,但对于 CO₂ 浓度和温度对甘肃风毛菊属植物协同作用影响目前还未见有相关的研究。本研究以青藏高原东缘的高寒草甸植被甘肃风毛菊为研究对象,利用 CO₂ 人工气候箱(PRX-250C-CO₂, 上海)模拟 CO₂ 浓度增加和温度升高来研究其对甘肃风毛菊各项生理指标的影响,有助于人们了解高寒草甸植被的生理特征,为科学应对未来气候变化对高寒草甸生态系统和当地草原畜牧业的持续发展提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 实验材料与设 计

本实验于 2014 年 6 月在西北师范大学生命科学学院逆境植物资源与生态实验室进行。甘肃风毛菊(*Saussurea Kansuensis* Hand.-Mazz.)种子于实验前一年采自青藏高原东缘甘肃省甘南州玛曲县阿万仓(33°51' N, 101°53' E; 海拔 3 628~3 800 m)。种子萌发实验参照岳永成等(2014)的种子萌发方法,待种子萌发后,将幼苗移栽到甘南土(土壤采自玛曲草原,为典型的高山草甸壤)的花盆中,每盆种 5 株。随后,放入 11 °C 每天光照 12 h 的光照培养箱(GZX-250E, 天津)中培养。实验花盆为聚乙烯塑料盆,上口直径为 11.5 cm,下口直径为 7.2 cm,高度为 9.7 cm。

设置 4 个 CO₂ 浓度梯度,分别为 CK(环境 CO₂ 浓度)、450 μmol · mol⁻¹、550 μmol · mol⁻¹、650 μmol · mol⁻¹。在此 CO₂ 浓度梯度下根据甘肃风毛菊采集地生长季每月的平均气温设置 2 个温度梯度,分别为环境温度(T₀~11 °C)(崔现亮等, 2014),实验

增加 2 °C ± 0.48 °C (T_{+2°C}), 每个梯度设置 6 盆, 共 12 盆。实验共 8 个处理, 分别记为 C_{ck}T₀ (CK, 环境温度)、C_{ck}T_{+2°C} (CK, +2 °C ± 0.48 °C)、C₄₅₀T₀ (450 μmol · mol⁻¹, 环境温度)、C₄₅₀T_{+2°C} (450 μmol · mol⁻¹, +2 °C ± 0.48 °C)、C₅₅₀T₀ (550 μmol · mol⁻¹, 环境温度)、C₅₅₀T_{+2°C} (550 μmol · mol⁻¹, +2 °C ± 0.48 °C)、C₆₅₀T₀ (650 μmol · mol⁻¹, 环境温度)、C₆₅₀T_{+2°C} (650 μmol · mol⁻¹, +2 °C ± 0.48 °C)。其中, C_{ck}T₀ 为对照组。每个处理 12 盆, 共计 96 盆。待植物长出 2~3 片叶子时, 每盆选出较好且长势基本一致的幼苗 5 株。于 2014 年 6 月 28 日将 96 盆材料随机放入 CO₂ 人工气候箱 (PRX-250C-CO₂, 上海), 每个箱内 12 盆, 并开始控制实验, 进行 CO₂ 浓度和温度处理。

1.2 测定项目和方法

8 月末 9 月初, 开始测定甘肃风毛菊各项生理指标。采用丙酮浸提法测定叶片叶绿体色素含量 (路文静, 2012); 用 Raeri (1993) 的方法测定丙二醛 (MDA) 含量; 用蒽酮比色法测可溶性糖含量 (陈建勋, 2006); 用考马斯亮蓝 G-250 法 (Bradford 法) 测可溶性蛋白含量; 利用羟胺氧化方法检测生物系统中超氧阴离子 (O₂⁻) 含量 (路文静, 2012)。每次处理测定 3 次重复。

1.3 数据处理

数据统计分析采用 SAS9.2 统计分析软件进行双因子方差分析 (two-way ANOVA), 用 Duncan 分析方法进行多重比较, 采用 Origin 8.0 绘图。

2 结果与分析

2.1 CO₂浓度和温度对甘肃风毛菊叶片叶绿素含量的协同影响

在同一温度条件下, 甘肃风毛菊叶绿素含量随着 CO₂ 浓度升高呈先升高后下降趋势, 且各 CO₂ 浓度处理与对照比较均达到显著性差异 ($P < 0.05$, 图 1)。在环境温度条件下, CO₂ 浓度变化 (依次为 450、550、650 μmol · mol⁻¹) 对甘肃风毛菊叶片叶绿素含量的影响分别为 +59.3%、+66.8%、+55.4%; 在升高温度条件下, CO₂ 浓度变化 (依次为 450、550 和 650 μmol · mol⁻¹) 对叶绿素含量的影响分别为 +63.1%、+69.6% 和 +56.6%; 由此可知, 在温度升高条件下, 叶绿素含量在 CO₂ 浓度为 550 μmol · mol⁻¹ 时达到最大值, 影响极为显著 ($P < 0.01$)。在同一 CO₂ 浓度水

平下, 与环境温度组相比升高温度可使甘肃风毛菊叶绿素含量显著增加 ($P < 0.05$), 各 CO₂ 浓度处理组 (CK、450 μmol · mol⁻¹、550 μmol · mol⁻¹、650 μmol · mol⁻¹) 下的增加幅度分别为 32.8%、38.7%、40.7%、42.3%。说明 CO₂ 浓度和温度协同作用对甘肃风毛菊叶片叶绿素含量具有极显著的交互作用 ($P < 0.01$, 表 1)。

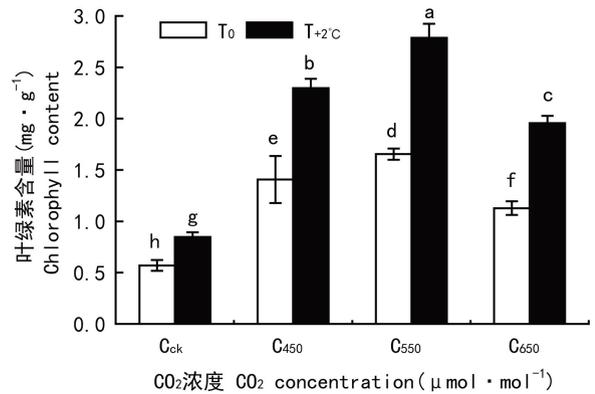


图 1 CO₂浓度和温度交互作用对甘肃风毛菊叶片叶绿素含量的影响 数值 = 平均值 ± 标准误差, $n = 3$ 。不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$); T₀. 环境温度 (约 11 °C); T_{+2°C}. 实验增加 2 °C ± 0.48 °C。下同。

Fig. 1 Changes of chlorophyll content in leaves of *S. kansuensis* under interaction of atmospheric CO₂ concentration and temperature Value = mean ± SE, $n = 3$ Different lowercases mean significant differences ($P < 0.05$); T₀. Environmental temperature (about 11 °C); T_{+2°C}. Test increasing 2 °C ± 0.48 °C. The same below.

2.2 CO₂浓度和温度对甘肃风毛菊叶片丙二醛 (MDA) 含量的协同影响

随着 CO₂ 浓度的增大, 甘肃风毛菊叶片中的 MDA 含量呈先下降后升高的趋势。在 CO₂ 浓度达到 550 μmol · mol⁻¹ 时, 环境温度与升高温度条件下叶片 MDA 含量都达到最小值, 升高温度条件下叶片 MDA 含量与环境温度相比减小了 54.3% ($P < 0.05$)。在不同 CO₂ 浓度条件下, 升高温度时甘肃风毛菊叶片 MDA 含量显著低于环境温度组 (图 2)。在 CO₂ 浓度为 CK、450 μmol · mol⁻¹、650 μmol · mol⁻¹ 时, 升高温度组的 MDA 比环境温度组分别下降了 38.1% ($P < 0.05$)、44.4% ($P < 0.05$)、39.8% ($P < 0.05$)。由此可见, 升高温度能显著降低不同 CO₂ 浓度下甘肃风毛菊叶片中 MDA 的含量, 并且在 CO₂ 浓度为 550 μmol · mol⁻¹ 时下降效果最为显著。因此, CO₂ 浓度和温度协同作用对甘肃风毛菊叶片丙二醛 (MDA) 含量的交互作用具有显著性 ($P < 0.05$, 表 1)。

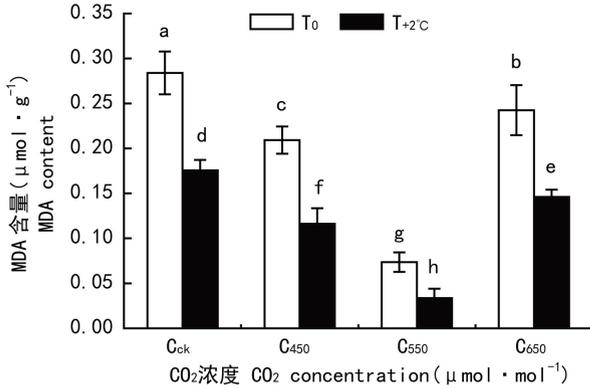


图2 CO₂浓度和温度交互作用对甘肃风毛菊叶片丙二醛(MDA)含量的影响

Fig. 2 Changes of MDA in leaves of *S. kansuensis* under interaction of atmospheric CO₂ concentration and temperature

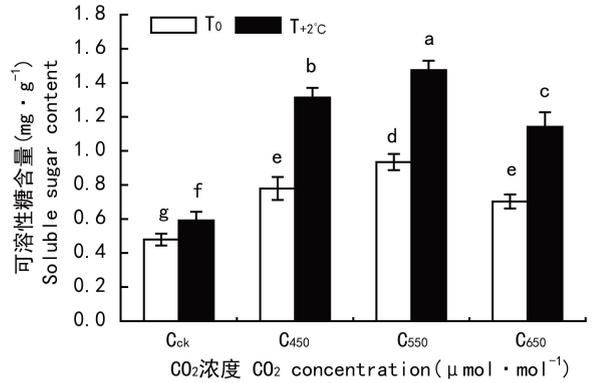


图3 CO₂浓度和温度交互作用对甘肃风毛菊叶片可溶性糖含量的影响

Fig. 3 Changes of soluble sugar in leaves of *S. kansuensis* under interaction of atmospheric CO₂ concentration and temperature

2.3 CO₂浓度和温度对甘肃风毛菊叶片可溶性糖含量的协同影响

在CO₂浓度从CK(环境CO₂浓度)到650 μmol·mol⁻¹的变化范围里,可溶性糖的含量均呈现先升高后降低趋势。在同一温度条件下,甘肃风毛菊叶片中可溶性糖的含量随着CO₂浓度升高而增加,并且在增温与CO₂浓度达到550 μmol·mol⁻¹时,可溶性糖含量达到最大值(图3)。在CK、450 μmol·mol⁻¹、550 μmol·mol⁻¹和650 μmol·mol⁻¹4个CO₂浓度作用下,升高温度较环境温度可溶性糖含量分别升高了19.0%($P < 0.05$)、40.5%($P < 0.01$)、36.6%($P < 0.01$)、38.4%($P < 0.01$)。可见,不同CO₂浓度作用下,升高温度促使甘肃风毛菊叶片中可溶性糖含量显著增加,在450、550和650 μmol·mol⁻¹3个CO₂浓度水平下,升高温度对可溶性糖含量的促进作用最为明显,具有极显著性水平($P < 0.01$)。

2.4 CO₂浓度和温度对甘肃风毛菊叶片可溶性蛋白含量的协同影响

图4显示,各CO₂浓度条件下(CK、450 μmol·mol⁻¹、550 μmol·mol⁻¹、650 μmol·mol⁻¹),温度升高可以显著增加甘肃风毛菊叶片可溶性蛋白含量($P < 0.05$),增加比例分别为23.8%、31.6%、48.1%、34.0%。可见,在CO₂浓度为550 μmol·mol⁻¹时,甘肃风毛菊叶片可溶性蛋白含量增幅最明显。在相同温度条件下,叶片可溶性蛋白含量随CO₂浓度升高而增加,并且在CO₂浓度为550 μmol·mol⁻¹时达到最大。环境温度时,不同CO₂浓度条件(依次为450、550、650 μmol·mol⁻¹)下叶片可溶性蛋白含量

与对照组相比增量分别是48.3%、55.5%、38.6%,均具有显著性差异($P < 0.05$);升高温度时,不同CO₂浓度条件(依次为450、550、650 μmol·mol⁻¹)下叶片可溶性蛋白含量与对照组相比分别增加53.6%、69.7%、46.9%,差异显著($P < 0.05$)。由此可见,升高温度对甘肃风毛菊可溶性蛋白含量的促进作用大于环境温度。

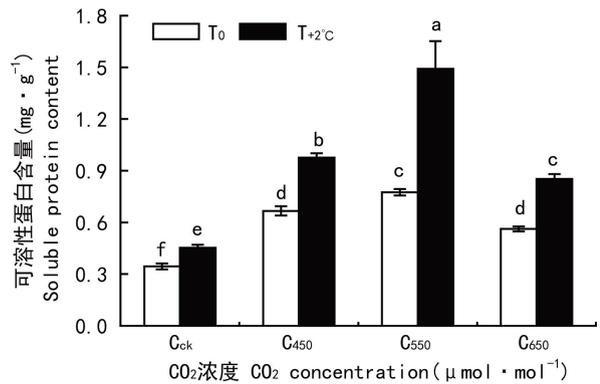


图4 CO₂浓度和温度交互作用对甘肃风毛菊叶片可溶性蛋白含量的影响

Fig. 4 Changes of soluble protein in leaves of *S. kansuensis* under interaction of atmospheric CO₂ concentration and temperature

2.5 CO₂浓度和温度对甘肃风毛菊叶片超氧阴离子含量的协同影响

在同一温度条件下,甘肃风毛菊叶片中超氧阴离子含量随着CO₂浓度升高呈先下降后升高的趋势,在CO₂浓度为550 μmol·mol⁻¹时,环境温度组和升高温度组下的叶片超氧阴离子含量最低。环境温度条件下,不同CO₂浓度条件(依次为450、550、650

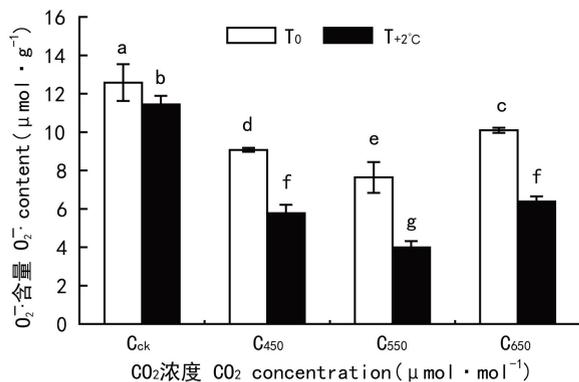


图5 CO₂浓度和温度交互作用对甘肃风毛菊叶片超氧阴离子自由基含量的影响

Fig. 5 Changes of superoxide anion in leaves of *S. kansuensis* under interaction of atmospheric CO₂ concentration and temperature

μmol · mol⁻¹)使超氧阴离子含量分别减少 27.9%、39.3%、19.8%;升高温度条件下,不同 CO₂浓度条件(依次为 450、550、650 μmol · mol⁻¹)对超氧阴离子含量的影响分别为-49.6%、-65.1%、-47.2%。由以上结果可见,当 CO₂浓度增加和温度升高时,甘肃风毛菊叶片超氧阴离子含量下降,并且在 CO₂浓度升高到 550 μmol · mol⁻¹时达到最低值,这一现象在较高温度作用下更为明显。在同一 CO₂浓度下,升高温度使甘肃风毛菊超氧阴离子含量显著降低($P < 0.05$,图 5)。与环境温度相比较,升高温度条件下 CO₂浓度变化(CK、450 μmol · mol⁻¹、550 μmol · mol⁻¹、650 μmol · mol⁻¹)对甘肃风毛菊叶片超氧阴离子含量的影响分别为-9.0%、-36.4%、-47.7%、-36.7%,在 CO₂浓度为 550 μmol · mol⁻¹的作用下表现极为显著($P < 0.01$)。

3 讨论

叶绿素是植物进行光合作用的基础,叶绿素含量的变化可以体现出环境条件对光合速率的影响(彭博等,2014)。已有研究表明 CO₂浓度升高使得叶绿素含量显著增加(刘露等,2013;赵天宏等,2003)。任飞等(2013)研究表明适当增温促进植物叶绿素含量的增加。本研究中,CO₂浓度和温度对甘肃风毛菊叶片叶绿素含量均具有显著影响,两者具有交互作用。在不同 CO₂浓度下,增温均有利于甘肃风毛菊叶片中叶绿素含量的积累,且在 CO₂浓度为 550 μmol · mol⁻¹时叶绿素积累量最大。这与

万运帆等(2014)研究在增温基础上再增加 CO₂浓度能显著提高叶片的叶绿素含量,CO₂浓度的增加是促进植物叶片叶绿素含量升高的主要因素一致。

MDA 含量是衡量膜脂过氧化的重要指标,MDA 含量越高,膜脂过氧化程度越大(梁建萍等,2007)。卢涛等(2009)研究表明 CO₂浓度升高减轻了植物膜脂过氧化产物丙二醛的含量,减轻了氧化伤害。本研究表明,CO₂浓度与温度均显著影响甘肃风毛菊叶片 MDA 的含量,两者之间具有交互作用。随着 CO₂浓度的升高,甘肃风毛菊叶片 MDA 含量逐渐降低。与环境温度组相比,升高温度组叶片中 MDA 含量减小比率大。究其原因,可能是增温使植物组织中的活性氧产生加快,组织启动了保护系统,进行活性氧的清除,使 MDA 含量降低(杨东等,2007)。本研究中,CO₂浓度和温度同时升高能够减少叶片中 MDA 的积累,进而在一定程度上有利于甘肃风毛菊的生长。梁建萍等(2007)认为其原因是在升高 CO₂浓度和增温同时作用下降低了膜脂过氧化水平,减轻了细胞膜的损伤,从而保证植株的正常代谢活动。

糖是植物体内重要的有机物,包括可溶性糖和不可溶性糖(王嘉佳等,2014)。可溶性糖作为一种重要的渗透调节物质,其含量的变化可以从一定程度上反映植物所受逆境胁迫的程度(吉增宝等,2009)。有研究表明,CO₂浓度升高对植物叶片的可溶性糖含量会产生一定程度的影响(庄明浩等,2013)。CO₂浓度和温度升高协同作用使植物叶片可溶性糖含量显著增多(夏永恒等,2013)。本研究表明,在不同 CO₂浓度下,不同温度对甘肃风毛菊叶片中可溶性糖含量的影响不同。环境温度和升高温度条件下,可溶性糖含量均随着 CO₂浓度的升高而增加,相同 CO₂浓度条件下,升高温度促进可溶性糖含量的增加。当 CO₂浓度达到 550 μmol · mol⁻¹时,升高温度条件下可溶性糖含量达到最大值。其原因可能是植株为了适应环境,主动积累可溶性糖,降低冰点与渗透势,来适应外界环境的变化(王代军和温洋,1998)。

蛋白质是生命的物质基础和最重要的功能大分子(陈明涛等,2010)。可溶性蛋白质是植物重要的渗透调节物质和营养物质,对细胞的生命物质及生物膜起到保护作用,在干旱、高温、寒冷等对植物的胁迫时,都以可溶性蛋白的含量高低为测定指标(徐燕,2007)。本研究表明,CO₂浓度和温度均对甘

表1 CO₂浓度和温度对甘肃风毛菊生理特性的协同影响Table 1 Interactive effects of CO₂ concentration and temperature on physiological characteristics of *S. kansuensis*

参数 Parameter	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration			温度 Temperature			交互作用 Interaction		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
叶绿素 Chlorophyll	3	603.85	0.000	1	890.32	0.000	3	47.45	0.000 * *
丙二醛 MDA	3	121.27	0.000	1	149.24	0.000	3	4.82	0.0141 *
可溶性糖 Soluble sugar	3	272.26	0.000	1	551.61	0.000	3	33.88	0.000 * *
可溶性蛋白 Soluble protein	3	151.45	0.000	1	207.94	0.000	3	27.27	0.000 * *
超氧阴离子 O ₂ ⁻	3	141.02	0.000	1	185.44	0.000	3	8.37	0.001 * *

*. $P < 0.05$; ** . $P < 0.01$.

肃风毛菊叶片可溶性蛋白的积累量有显著影响。随着 CO₂ 浓度的增加,甘肃风毛菊叶片中可溶性蛋白含量先升高后降低。升高温度时,甘肃风毛菊叶片中可溶性蛋白含量增加程度高于环境温度组。当 CO₂ 浓度与温度协同作用时,甘肃风毛菊叶片中可溶性蛋白含量先升高后降低,且在 CO₂ 浓度为 550 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 和较高温度时达到最大值。说明适当地升高 CO₂ 浓度和温度有利于甘肃风毛菊可溶性蛋白含量积累,当升高 CO₂ 浓度幅度超过其最适 CO₂ 浓度临界阈值时,增温、高 CO₂ 浓度的环境则不利于可溶性蛋白含量的积累。

超氧阴离子是一种有毒的自由基,植物体内超氧阴离子产生过多,则损伤植物组织,不利于植物的生长(李国婧,2012)。CO₂ 浓度增加在一定程度上减少了植物叶片活性氧的产生,降低了膜脂过氧化程度,对植物的氧化损伤起到了保护效应(庄明浩等,2013)。本研究表明,CO₂ 浓度和温度升高均能使甘肃风毛菊叶片中超氧阴离子含量降低,并且,两者的交互作用具有极显著性($P < 0.01$,表1)。随着 CO₂ 浓度升高,甘肃风毛菊叶片超氧阴离子积累量先下降后升高,在 CO₂ 浓度为 550 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时达到最小值。当温度升高时,叶片超氧阴离子含量减少。其原因可能是升高 CO₂ 浓度与温度增加在一定程度上减少了活性氧自由基的产生,降低了膜脂过氧化程度,解除了活性氧对植物体的伤害(庄明浩等,2012;任飞等,2013)。

总之,与对照组相比,CO₂ 浓度和温度升高协同作用能够明显提高甘肃风毛菊叶片叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白含量,并且降低 MDA 与超氧阴离子自由基的含量。当 CO₂ 浓度升高到 550 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,升高温度对植物生理指标影响最大,在一定程度上有利于甘肃风毛菊生长。其原因可能是增温和供给高浓度 CO₂ 能促进植物的光合作用(王静,2005;

余峥,2006),使得植物叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白含量的积累增多。本实验只做了室内实验,还需要做相关的野外实验来进一步研究 CO₂ 浓度和温度协同作用对高原植被的影响。因此,在此研究基础上,今后可以考虑进行与此相似的长期大型的环境控制实验,以期为研究未来气候变化对青藏高原东缘植被的影响提供依据,并且探讨高寒植被对气候变化的适应机制。

参考文献:

- AINSWORTH EA, LONG SP, 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂ [J]. *New Phytol*, 165: 351-372.
- BERNSTEIN L, BOSCH P, CANZIANI O, et al, 2007. Climate change 2007: synthesis report. Summary for policymakers [M]. IPCC
- CHEN JX, WANG XF, 2006. Experiment instruction of plant physiology [M]. Guangzhou: South China University of Technology Press. [陈建勋, 王晓峰, 2006. 植物生理实验指导 [M]. 广州: 华南理工大学出版社.]
- CHEN MT, ZHAO Z, 2010. Variation of soluble protein components and contents in seedling root tips of four trees under drought stress [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 30(6): 157-165. [陈明涛, 赵忠, 2010. 干旱对 4 种苗木根尖可溶性蛋白组分和含量的影响 [J]. *西北植物学报*, 30(6): 157-165.]
- CLIFFORD SC, STRONACH IM, BLACK CR, et al, 2000. Effects of elevated CO₂, drought and temperature on the water relations and gas exchange of groundnut (*Arachis hypogaea*) stands grown in controlled environment glasshouses [J]. *Physiol Plant*, 110(1): 78-88.
- CUI XL, LUO YT, BI TJ, et al, 2014. Effect of storage and temperature on seed germination of 12 shrub species from the eastern Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Chin J Ecol*, 33(1): 23-32. [崔现亮, 罗娅婷, 毕婷菊, 等, 2014. 储藏和萌发温度对青藏高原东缘 12 种灌木种子萌发的影响 [J]. *生态学杂志*, 33(1): 23-32.]
- DANHONG DONG, GANG HUANG, XIA QU, et al, 2014. Temperature trend-altitude relationship in China during 1963-2012 [J]. *Theoret Appl Climatol*, 122(1): 285-294.
- FAN GZ, CHEN GD, 2002. Interactions between physiological process of the Tibetan Plateau vegetation and CO₂ concentration and climate change [J]. *Chin J Atmosph Sci*, 26(4): 509-

518. [范广洲,程国栋,2002. 影响青藏高原植被生理过程与大气 CO₂浓度及气候变化的相互作用 [J]. 大气科学,26(4): 509-518.]
- GAO KM, LIU YC, LIANG QH, et al, 2013. Growth responses to the interaction of elevated CO₂ and drought stress in six annual species [J]. Acta Ecol Sin, 35(18): 1-13. [高凯敏,刘锦春,梁千惠,等,2013. 6种草本植物对干旱胁迫和 CO₂浓度升高交互作用的生长响应 [J]. 生态学报,35(18): 1-13.]
- GIELEN B, CALFAPIETRA C, CLAUS A, 2002. Crown architecture of *Populus* spp. was differentially modified by free-air CO₂ enrichment (POPFACE) [J]. New Phytol, 153(1): 91-99.
- IPCC, 2013. Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- IPPC, 2007. Summary for policymakers [M]//SOLOMON S, QIN D, MANNING M, et al. 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.
- JI ZB, WANG JX, LI JW, et al, 2009. Dynamic changes of soluble sugar in the seedlings of *Robinia pseudoacacia* under drought stress and rewatering in different seasons [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 29(7): 1 358-1 363. [吉增宝,王进鑫,李继文,等,2009. 不同季节干旱及复水对刺槐幼苗可溶性糖含量的影响 [J]. 西北植物学报,29(7): 1 358-1 363.]
- JOHNS TC, CARNELL RE, CROSSLEY JF, et al, 1997. The second Hadley Centre coupled ocean-atmosphere GCM: model description, spinup and validation [J]. Clim Dynam, 13: 103-134.
- LI FS, KANG SZ, ZHANG FC, 2002. Effect of atmospheric CO₂ and temperature increment on crop physiology and ecology [J]. Chin J Appl Ecol, 13(9): 1 169-1 173. [李伏生,康绍忠,张富仓,2002. 大气 CO₂浓度和温度升高对作物生理生态的影响 [J]. 应用生态学报,13(9): 1 169-1 173.]
- LI GJ, 2012. The study of ultra oxygen anion generation and its role in plant body [J]. Biotechnol World, 53(4): 24-25. [李国婧,2012. 超氧阴离子的产生及其在植物体内作用的研究 [J]. 生物技术世界,53(4): 24-25.]
- LIANG JP, LIU YM, NIU Y, et al, 2007. Effects of high temperature and doubled CO₂ on antioxidant enzymes and lipid peroxidation in *Larix principis-rupprechtii* Mayr seedlings [J]. Chin J Eco-Agric, 15(3): 100-103. [梁建萍,刘咏梅,牛远,等,2007. 高温和 CO₂浓度倍增对华北落叶松幼苗抗氧化酶及脂质过氧化的影响 [J]. 中国生态农业学报,15(3): 100-103.]
- LIU L, DING LL, CHEN WI, et al, 2013. The combined effects of increasing CO₂ concentrations and different temperatures on the growth and chlorophyll fluorescence in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) [J]. Acta Ecol Sin, 33(13): 3 916-3 924. [刘露,丁柳丽,陈伟洲,等,2013. 不同温度下 CO₂浓度增高对坛紫菜生长和叶绿素荧光特性的影响 [J]. 生态学报,33(13): 3 916-3 924.]
- LU T, HE XY, CHEN W, 2009. Effects of elevated O₃ and CO₂ on *Pinus tabulaeformis* antioxidant system [J]. Chin J Ecol, 28(7): 1 316-1 323. [卢涛,何兴元,陈玮,2009. O₃和 CO₂浓度升高对油松针叶抗氧化系统的影响 [J]. 生态学杂志,28(7): 1 316-1 323.]
- LU WJ, LI YS, 2012. Plant physiology experiment tutorial [M]. Beijing: China Forestry Publishing House. [路文静,李奕松,2012. 植物生理学实验教程 [M]. 北京:中国林业出版社.]
- MA LX, ZHAO M, MAO ZJ, et al, 2010. Effects of elevated temperature and [CO₂] under different nitrogen regimes on biomass and its allocation in *Quercus mongolica* seedlings [J]. Chin J Plant Ecol, 34(3): 279-288. [马立祥,赵薏,毛子军,等,2010. 不同氮素水平下增温及 [CO₂]升高综合作用对蒙古栎幼苗生物量及其分配的影响 [J]. 植物生态学报,34(3): 279-288.]
- MENDELSON R, ROSENBERG NJ, 1994. Framework for integrated assessments of global warming impacts [M]. Climatic Change, 28: 15-44.
- PENG B, WANG WJ, ZHOU KX, et al, 2014. Effect of elevated CO₂ on physiological indexes of transgenic Bt rice [J]. Chin J Ecol, 33(12): 3 254-3 261. [彭博,王文晶,周可新,等,2014. CO₂浓度升高对转 Bt 水稻生理指标的影响 [J]. 生态学杂志,33(12): 3 254-3 261.]
- RANIERI GLUTATHIONE, 1993. Ascorbic acid cycle in pimpkin plants grown under polluted air in open-top chambers [J]. J Plant Physiol, 142(3): 286-290.
- REN F, YANG XX, ZHOU HK, et al, 2013. Physiological-biochemical responses of three plant species to experimental warming using OTC in alpine meadow on Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 33(11): 2 257-2 264. [任飞,杨晓霞,周华坤,等,2013. 青藏高原高寒草甸3种植物对模拟增温的生理生化响应 [J]. 西北植物学报,33(11): 2 257-2 264.]
- SHENG YP, WANG GX, WU QB, et al, 2002. The impact of future climate change on ecology and environments in the Changjiang-Yellow Rivers Source Region [J]. J Glaciol Geocryol, 24(3): 308-314. [沈永平,王根绪,吴青柏,等,2002. 长江黄河源区未来气候情景下的生态环境变化 [J]. 冰川冻土,24(3): 308-314.]
- SHI SB, SHANG YX, SHI R, et al, 2012. Responses of PSII photochemistry efficiency and photosynthetic pigments of *Saussurea superba* to short-term UV-B-supplementation [J]. Chin J Plant Ecol, 36(5): 420-430. [师生波,尚艳霞,师瑞,等,2012. 高山植物美丽风毛菊 PSII 光化学效率和光合色素对短期增补 UV-B 辐射的响应 [J]. 植物生态学报,36(5): 420-430.]
- SUO NC, WANG YF, LI M, et al, 2013. Reproductive allocation of *Saussurea hieracioides* (Asteraceae), a common species in eastern margin of Qinghai-Tibet Plateau [J]. Chin J Ecol, 32(6): 1 433-1 438. [索南措,王一峰,李梅,等,2013. 青藏高原东缘常见种长毛风毛菊 (*Saussurea hieracioides*) 的繁殖分配 [J]. 生态学杂志,32(6): 1 433-1 438.]
- WAN YF, YOU SC, WANG B, et al, 2014. Influence of elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature on growth and yield of early rice [J]. J Agro-environ Sci, 33(9): 1 693-1 698. [万运帆,游松财,王斌,等,2014. CO₂浓度和温度升高对早稻生长及产量的影响 [J]. 农业环境科学学报,33(9): 1 693-1 698.]
- WANG DJ, WEN Y, 1998. The research of several type of cold season lawn grass resistant mechanism under temperature stress [J]. Acta Pratac Sin, 7(1): 75-80. [王代军,温洋,1998. 温度胁迫下几种冷季型草坪草抗性机制的研究 [J]. 草业学报,7(1): 75-80.]
- WANG J, FANG F, WEI YM, 2005. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on plants [J]. Argric Res Arid Areas, 23(4): 229-233. [王静,方峰,魏元明,2005. 大气 CO₂浓度的增加对植物生长的影响 [J]. 干旱地区农业研究,23(4): 229-233.]

- WANG JJ, TANG ZH, 2014. The regulation of soluble sugars in the growth and development of plants [J]. Bot Res, 3: 71-76. [王嘉佳, 唐中华, 2014. 可溶性糖对植物生长发育调控作用的研究进展 [J]. 植物学研究, 3: 71-76.]
- WANG JL, WANG YF, WU YQ, et al, 2009. Floristic study on the genus *Saussureain* Gansu and floristic relations with its adjacent regions [J]. Guihaia, 29(1): 103-110. [王俊龙, 王一峰, 吴依茜, 等, 2009. 甘肃风毛菊属植物区系地理研究及与邻近地区区系的关系 [J]. 广西植物, 29(1): 103-110.]
- WU KJ, 1993. Effect of elevated levels of atmospheric CO₂ on plant-insect interaction [J]. Chin J Appl Ecol, 4(2): 198-202. [吴坤君, 1993. 大气中 CO₂ 含量增加对植物-昆虫关系的影响 [J]. 应用生态学报, 4(2): 198-202.]
- XIA YH, CUI SM, LI JC, et al, 2013. The effects of elevated CO₂ on the content of carbohydrate and starch to high temperature in cucumber [J]. J Inn Mong Agric Univ: Nat Sci Ed, 34(4): 16-20. [夏永恒, 崔世茂, 刘杰才, 等, 2013. CO₂ 加富条件下高温对温室黄瓜可溶性糖和淀粉含量的影响 [J]. 内蒙古农业大学学报·自然科学版, 34(4): 16-20.]
- XU Y, 2007. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature on soluble protein content and allocation of *Betula Albo-sinensis* seedlings [D]. Chin J Appl Environ Biol: 1-52. [徐燕, 2007. 浓度和温度升高对红桦幼苗可溶性蛋白含量和分配的影响 [D]. 应用与环境生物学报: 1-52.]
- YANG D, ZHANG H, CHEN LP, et al, 2007. Effect of temperature stress on propanedial and soluble sugar contents in ten compositae weeds [J]. J Sichuan Norm Univ: Nat Sci Ed, 30(3): 391-394. [杨东, 张红, 陈丽萍, 等, 2007. 温度胁迫对 10 种菊科杂草丙二醛和可溶性糖的影响 [J]. 四川师范大学学报·自然科学版, 30(3): 391-394.]
- YUE YC, WANG YF, 2014. Physiological response of *Saussurea ussuriensis* to Pb stress in Pb polluted and non-polluted areas [J]. Chin J Ecol, 33(9): 2 388-2 394. [岳永成, 王一峰, 2014. 重金属污染区与非污染区乌苏里风毛菊对铅胁迫的生理抗性 [J]. 生态学杂志, 33(9): 2 388-2 394.]
- YU Z, HU TX, WANG KY, et al, 2006. Responses and acclimatization mechanism of plant photosynthesis to elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature [J]. J Sichuan For Sci Technol, 27(2): 30-35. [余峥, 胡庭兴, 王开运, 等, 2006. 植物光合作用对大气 [CO₂] 和温度升高的响应及其适应机制的研究进展 [J]. 四川林业科技, 27(2): 30-35.]
- ZHAO TH, SHI Y, WANG C, et al, 2003. Effect of doubled CO₂, and O₃ on chlorophyll content of soybean [J]. Chin J Ecol, 22(6): 117-120. [赵天宏, 史奕, 王春, 等, 2003. CO₂ 和 O₃ 浓度倍增及其复合作用对大豆叶绿素含量的影响 [J]. 生态学杂志, 22(6): 117-120.]
- ZUANG MH, CHEN SL, LI YC, et al, 2012. Physiological responses of *Pleioblastus kongosanensis* to the elevated atmospheric ozone and CO₂ alone and in combination [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 32(10): 2 061-2 067. [庄明浩, 陈双林, 李迎春, 等, 2012. 黄条金刚竹对高浓度 CO₂ 和 O₃ 及其复合作用的生理响应 [J]. 西北植物学报, 32(10): 2 061-2 067.]
- ZUANG MH, CHEN SL, LI YC, et al, 2013. Effects of elevated CO₂ concentration on physiological characters of three dwarf ornamental bamboo species [J]. Chin J Appl Ecol, 24(9): 2 408-2 414. [庄明浩, 陈双林, 李迎春, 等, 2013. CO₂ 浓度升高对三种地被类观赏竹生理特性的影响 [J]. 应用生态学报, 24(9): 2 408-2 414.]
-
- (上接第 434 页 Continue from page 434)
- comparison on myxospermy of 120 species occurring on the Junggar Desert [J]. J Desert Res, 29(6): 1 134-1 140. [宋明方, 刘会良, 张道远, 等, 2009. 准噶尔荒漠 120 种植物粘液繁殖体的甄别与比较 [J]. 中国沙漠, 29(6): 1 134-1 140.]
- SUN Q, LIANG ZS, LI SJ, et al, 2003. Study on configuration fabric and germinative conditions of *Salvia miltiorrhiza* seeds [J]. Chin J Chin Mat Med, 29(10): 934-938. [孙群, 梁宗锁, 李绍军, 等, 2003. 丹参种子形态结构与吸水萌发特性 [J]. 中国中药杂志, 29(10): 934-938.]
- SUN Q, LIU WT, LIANG ZS, et al, 2003. Study on the character of absorbing water and the germinative condition of *Salvia miltiorrhiza* Bunge seeds [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 23(9): 1 518-1 521. [孙群, 刘文婷, 梁宗锁, 等, 2003. 丹参种子的吸水特性及发芽条件研究 [J]. 西北植物学报, 23(9): 1 518-1 521.]
- VANESA YI, SUSANA MN, MABEL CT, 2008. Physical properties of chia (*Salvia hispanica* L.) seeds [J]. Ind Crop Prod, 28(3): 286-293.
- WALKER JB, SYTSMA KJ, TREUTLEIN J, et al, 2004. *Salvia* (Lamiaceae) is not monophletic: implications for the systematics, radiation, and ecological specializations of *Salvia* and tribe Mentheae [J]. Am J Bot, 91(7): 1 115-1 125.
- WU CX, SUN Y, FENG G, 2009. Water absorbance features of mucilage on the seeds of a desert ephemeral plant, *Plantago minuta* Pall., and its role in germination of the seeds under drought stress [J]. Acta Ecol Sin, 29: 1 849-1 858. [伍晨曦, 孙羽, 冯固, 2009. 小车前种子表面粘液物质的吸水特性及其对种子在干旱环境中萌发的影响 [J]. 生态学报, 29: 1 849-1 858.]
- YUAN JW, LAN HY, 2011. Genes involved in biosynthesis, secretion and release of seed coat mucilage of myxospermy [J]. Chin J Biochem Mol Biol, 27(2): 116-124. [袁军文, 兰海燕, 2011. 粘液繁殖体种子的粘液质形成、分泌及释放相关基因 [J]. 生物化学与分子生物学报, 27(2): 116-124.]