

陆生生态系统中碳吸收的生理和生态学控制

R. 博伊德

摘要

生态系统中的碳循环过程，一般被认为理解得较为透彻了：碳、氢、氧和其它基本元素，在化学上由无机物转变为有机物最初是在光合作用过程中进行的；次级代谢在有机体内和各有机体间进行碳循环，且最终通过呼吸过程作为 CO_2 被释放回到环境中去。但是我们对这一循环的理解是在这样一个假设下所确定的，即碳的最初无机形式（在大气中的 CO_2 ）是相对恒定的。由于大气碳浓度不断增长，所以我们现在不得不重新估价对碳循环的理解。植物、动物和分解者对碳供应水平加倍后其反应会如何？生物生产力将加速吗？植物生产力的增加是否会以可预测百分速率来积累，而使当地作物增加呢？或者说，当 CO_2 可利用性加倍后，是否可能在所有营养水平上的代谢活性均增加，而导致生态系统立地产物无止尽增加呢？这篇论文的目的就是对植物因二氧化碳增加后，生理和生长反应的证据给予回顾和评论。可以肯定：倘若在生理学和生态学各种机制上尚未作进一步理解和研究之前，要对未来生态系统因大气 CO_2 浓度增加后的反应，作出精确的预测是不可能的。

引言 碳以下图所描述的方式在生态系统中流动。生态系统的非生物部分，碳在沉积物中主要以 CaCO_3 的无机形式出现，在淡水和海水中以 HCO_3^- 出现，在大气中以 CO_2 出现。化石化的有机物以煤和石油的形式长久地被划在生物圈之外，但是现在由于人类的能量的消耗，它们又重新进入生物圈。

这篇评论的目的就是对生态系统的各组分，参与碳流入大气及由大气流入系统的生物控制作以解释。并就大气 CO_2 增加对这些控制过程的影响进行讨论。当大气 CO_2 浓度发生变化时，确定生态系统对这些变化的生理和生态

学反应则尤为重要。

生态系统对大气 CO_2 增加的初始反应，主要是由于植物直接的生理反应。这些原初反映导致次生生理变化，并且最终由整个植物生长反应所证明的第三级影响。

各个种之间植物生长的变化有质和量的区别。植物这些不同的反应，接着又影响所有有机体之间的相互作用。其中包括直接有机体相互作用的初级反应，种群次级调节和对进化及生态系统结构的长期的三级影响。

1、对碳吸收的生理控制

A. 原初生理反应 大气 CO_2 的增加对生

海面温度和冰盖规模。近地层气温敏感度的计算结果见表2。

表2 近地层气温的敏感性

模式参数的变化	近地层气温的变化 $^{\circ}\text{C}$
全球海洋表面温度平均升高 0.5°C	0.252
地表反射率增加0.03	-0.131
CO_2 浓度增加1倍	0.126
太阳常量增加2%	0.090
平流层氮含量增加1倍	-0.067

比 CO_2 浓度增加1倍的效应要高出1倍多

在作结论时，我们要重点强调，今后还需要进行长时期而又紧张的研究工作，才能十分准确地了解当代气候变化的原因。当然，其中认识上存在着差别是不足为怪的，这只能促进研究的发展。至于想通过诱导来达到“一致”和企图把援引臆想的一致当作科学的论证，很明显是经不起批判的。很遗憾，美国的不少专家被S. 艾德索列入“异端”，而他们论述 CO_2 与气候的文章提供了很多有益的东西，苏联学者已经指出这一点。苏联科学发展经验令人信服地证明了争论的必要性，它是促进科学进步的重要因素。

戴国良译自 BBIO 1987, vol 119, pp. 2 黄锡畴校

从表2可以看出，海面温度升高 0.5°C 的作用，

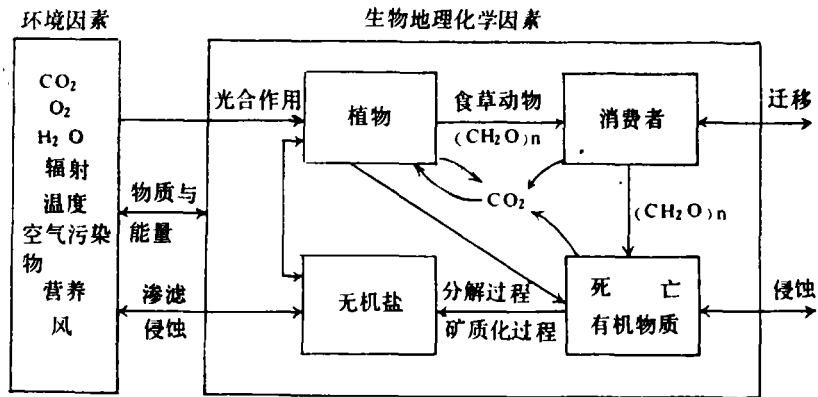


图 在生态系统中的碳循环 (改自 Strain, 1982)

态系统的直接影响主要是迫使CO₂扩散进入植物叶并影响它的碳同化。如果大气碳源(C_a)到叶内空间CO₂浓度(C_i)之扩散梯度的程度为已知,且知道CO₂沿浓度梯度扩散时所有阻抗之总和(Σ_r),那么净光合作用速率可以计算得到。这一关系是由Gaastra (1959)定义的,其表达如下:

$$\text{净光合作用} = \frac{C_a - C_i}{\Sigma_r}$$

在这一关系式中所考虑的阻抗包括空气界面层的空气动力性质(r_a),由气孔的孔口面积引起的可变阻抗(r_s),以及在叶内气、液相和酶阻抗的总和(r_i):

$$\Sigma_r = r_a + r_s + r_i$$

这样,据推测在大气CO₂连续不断的增加情况下,基本上所有绿色植物应该增加净光合作用。然而,也有这样的报道,即CO₂的增加将直接增加r_s,而且蒸腾将相应地减少。由于增加CO₂的扩散梯度,光合作用将保持恒定或增加,但蒸腾将减少。因此净效应就是水分利用系数增加。这一效应已被反复证实。最近,有关脱叶、照光、水分胁迫和CO₂增加之间相互作用的研究,清楚地表明这一问题的复杂性。

除了CO₂对光合作用和气孔口生理上的直接影响以外,叶内高CO₂浓度对光呼吸的氧利用有一个重要的阻抑作用。这就减少了在光呼吸过程中的碳损失,进而增加净光合作用。CO₂

的增加对景天酸代谢植物(CAM植物)的CO₂暗固定和异养营养组织,或许也有直接的影响。

B. 自养生物的原初生理反应之后便是许多次级生理反应。可溶性糖和淀粉浓度随CO₂的增加而增加。光合产物的积累可以增加渗透浓度,从而反馈减低光合作用速率。淀粉积累已显示引起叶绿体的伤害。

当CO₂增高引起光合速率增加时,除了糖和淀粉外,光合产物组成显示也有变化。最近,Tolbert和Zelitch (1983)评论了与大气CO₂浓度的增加有关的碳代谢。他们推测,糖产生的速率增加,可能引起乙酸、脂肪酸、脂和异戊二烯多聚物产生所需要的能量也增加。

光合作用速率和产物转移之间的关系并不是一个简单的问题。碳水化合物的转移被认为是一种扩散现象,因此叶内可溶性糖浓度的提高将增加转移速率。另一方面,通过控制叶/果实之比来运作的源/库之比将影响大豆的光合速率。Potvin, Goeschl和Strain (1981)证实,低温和CO₂浓度交互作用地影响不同C₄植物生态型(来自温暖和寒冷生境)的产物转移。在低温条件下,来自温暖生境的生态型其产物转移急剧下降,但高CO₂浓度则趋于缓解这一下降。

植物水分状况受到CO₂增加的影响。正如上面已描述的那样,气孔的关闭减少水分损失速率,从而使渗透浓度增加足以维持膨压高于

萎蔫点以上。Sionit 等证实,在高CO₂水平下,由于增加了膨压从而使叶扩展更大,植物生长加快。

由于增加CO₂使气孔关闭,所以蒸腾量将下降。同时蒸发减少又引起叶温增高。叶温增高将改变光合作用速率,从而使叶蒸汽压进一步影响气孔口。在目前,似乎很难或不可能预测这些复杂的相互作用的最终结果。

许多气态空气污染物(如臭氧O₃,二氧化硫SO₂和氧化氮NO)通过开启的气孔扩散进入叶内,从而损害性地影响植物。当气孔因大气CO₂浓度的增加而渐渐关闭时,其对臭氧的忍耐性也增加。Carlson 和 Bazzaz (1982)明确地证实对SO₂的反应,并显示不同代谢途径的植物其反应不一致。

C. 第三级整株植物的反应 以上描述的次生反应应将导致植物生长和发育的变化。各种变化将表现在植物的生长速率上,其中包括再生植株的形成和有性繁殖。

1. 生长速率。对高CO₂的反应的最早记录就是植物重量,高度和叶面积的增加。自从早期的研究以来,几乎所有的结果均显示,当大气CO₂增加时生长反应加速。Sionit和他的同事在其大量的同时期研究中证实这些生长反应,加速生长速率典型地加快了棉花叶,大豆叶,花生叶,豌豆叶和蚕豆叶,以及所有chaparral一年生植物叶的衰老。然而,Hardy和Havelka (1977)也报导过在某些情况下,生理活性增强和衰老延迟现象。

2. 生长形态。CO₂增加后,所涉及的重要问题之一来自于有关植物生长形态变化的大量研究。在高CO₂下生长一年的Pinus taeda和Liquidambar styraciflua幼苗较高,具有更多的分枝,叶数增多,较大的叶面积,茎粗和比叶重均增加。这样,在高CO₂下的一年生幼苗要比低CO₂浓度下生长的对照植物更繁茂。

研究显示叶绿体在高CO₂下积累淀粉粒,直到基粒和内囊体膜变得扭曲和压缩。在高CO₂条件下生长的玉米、大豆、枫香树和火炬松等植物叶,在解剖学上受到影响。在细胞结构上,叶发育更多的海绵结构。

3. 繁殖 在高CO₂生长的植物,开花提

前,花正常地增大和增多,并且由于加速发育而正常地导致座果和产子提前。例如,以单株子实量计,大豆产量大为增加。这一结果与小麦仔实生产一致。高CO₂改变黄瓜的性比例,单株具有更多的雌性花。有几项研究显示,增加CO₂浓度诱发豆科种子萌发。

一般说来,高CO₂对植物繁殖的净影响是加速这一过程的所有阶段,从花期直到种子成熟期。种子的休眠期减低以及萌发率可能加速这些事件假如在生态系统中出现则有重要的生态作用。

Ⅱ、对碳吸收的生态学控制

A. 初级有机体相互作用

1. 植物—植物 植物与植物间的相互作用有三种基本类型:互扰、竞争和共生。一种植物可能通过向环境释放某些异株相克化学物来干扰其它植物。因异株相克化合物常常是些酚类、萜类或其它次生物,因此这些物质的产生因光合作用的增加而有可能提高。不同的种在这方面的反应将可能改变干扰的潜力,或许引起生态变化。

植物间的竞争已可肯定由于有机物个体对CO₂浓度提高的反应而受到影响。以上略述植物形态上的变化可以引起生态学变化。关于CO₂提高对个体植物的影响,存在于植物群落和种群中种的或亚种之间的差异已有大量证据。

植物高度、分枝和叶面积的变化将改变冠层结构和对光的竞争。在这些方面作出强烈反应的种和生态型将超过其竞争对手而占优势。Lambert-Beer消光定律的变形形式将证实这一规律是对碳吸收进行生态控制的机制之一:

$$I = I_0 \cdot e^{-K \cdot LAI}$$

叶面积指数(LAI)的变化将影响入射光辐射(I₀)的分布,以及改变光穿透冠层(I)的垂直分布。因为CO₂影响控制LAI的所有过程,因此植物与植物间的相互作用将可能变化。

维管植物间的共生关系对两者均受益(互惠共生);对一个种受益但对另一个种呈中性(共栖现象);或有益于一个种而对另一个种有伤害(寄生)。所有这些关系均受到在生理控

制那一节中所阐述的个体间不同反应之影响。在植物种群中,不同的生长形态或物候变化将肯定改变这些相互关系的格局。在维管植物中共生关系的 CO_2 调节变化尚无专门研究。

2. 植物—动物。动物为寻觅食物和生境而依赖于植物。同时植物在传粉和繁殖体传播方向上也依赖于动物。 CO_2 增加对这些相互作用的影响几乎完全不清楚。有关食草动物对生长在不同 CO_2 水平下植物组织的反应之研究仅有一例。我们发现当 CO_2 增加时,幼虫啃食更多的组织,但昆虫的生长率并未增加。植物组织的C/N比随 CO_2 的增加而提高,幼虫的饲喂效率则下降。当前的研究尚未确定氨基酸或蛋白含量的下降是否与C/N比的变化有关。

如果象第1节中阐述的那样植物繁殖反应,那么传粉将受影响。随着碳水化合物供应的增加,花数增加,花产生加快,以及花密容量有可能增大均应该对授粉者的活性有影响。它们与 CO_2 增加的相互作用,据知尚无专门研究。

倘若象上面预言的那样,植物产生较多的组织和植物形态上的变化,那么当动物寻找隐蔽和栖息地时,可能将受到影响。如果植物竞争导致生态系统中植被数量的变化,那么已共同适应(co-adapted)的动物将受影响。同样,这方面可能的反应之研究尚未完成。

3. 植物—微生物。植物—微生物在大气 CO_2 提高后的相互作用,最近有人作了评论。病理真菌对植物因 CO_2 增高而引起的变化的可能反应尚属推测。如果组织质量发生变化,致病有机物可能受到影响。然而,微生物的适应能力很强,以致在过去数十年中大气 CO_2 增加后,植物和动物的反应逐渐变化,仅可能引起可见性毒性的很少差异。真菌种对大气 CO_2 浓度变化具有不同的耐性。岂今尚无专门研究去考察 CO_2 的提高对病菌的相互影响。

分解作用将几乎肯定受到引起土壤和生态系统变化的 CO_2 的影响。因为目前土壤大气 CO_2 正常情况远高于空气中的 CO_2 浓度。所以,在下个世纪期间所预计的大气 CO_2 的增加,分解者对其直接反应关系不大。然而,土壤有机物导致分解的增加,这样会显著地减少湿地土

壤中的含氧量,那么微生物的反应可想而知了。

如果象第1节中预计的那样,土壤有机物的化学组成有变化(如,氮、酚、木素或蒽类物质浓度),那么微生物分解者将几乎肯定受到影响。如果N浓度减少,或次生化合物增加,结果腐烂的速率就变慢。

当植物生长在高 CO_2 浓度下,固氮能力显示不断增加。碳水化合物变得更可利用时,共生和非共生固氮能力均提高。所有根际微生物的活性,将因植物在高 CO_2 下具有更大的光合作用活动而提高,因其通过它们的根际而释放更多的微生物基质。

因碳水化合物增加后进入植物根而预计菌根可能会增加活性和生长。菌根促进植物营养和水分关系,因此,植物和微生物在 CO_2 增高时,菌根共生能力应该增加。正如其它有机物相互作用关系那样,有关 CO_2 增加后的反应的专门研究,即使有人曾做过的话也很少。

B. 次级有机体的相互作用 不同种对环境变化的反应导致群落中基因频率的变化。Sharma和其合作者(1979)筛选了在低 CO_2 水平下生长和存活的*Arabidopsis thaliana*种中的33个宗(race)。他们发现这些宗中,在不同的低 CO_2 浓度下存活的时间有差异。存活时间相反的两个宗被用来杂交,然后将 F_2 世代与亲本的存活时间相比较。他们报道有大量的反常分异,其存活时间超过亲本, F_2 种群中具有相当大的异质性(不均匀性)可作为对低 CO_2 浓度下遗传分化的证据。岂今尚不曾完成 CO_2 增高后遗传分化的比较研究。Manabe和Wetherald(1980)预言的气候的巨大变化将肯定影响种群,并且改变种的分布和群落组成。

Bazzaz和合作者从他们用增加 CO_2 进行的研究中作出下列结论:

- 1) 整个群落生产力随 CO_2 的增加而增加。
- 2) 生物量的结构发生变化和种的优势度移主。
- 3) 对于所测定的几个种,平均种子生物量增加。

C. 第三级生态系统的反应 个体有机体对 CO_2 浓度的直接反应或接着 CO_2 对有机体非直接影响的直接反应而产生变化。如果这种变

土壤水的储存

F. 菲希廷尔, H. 施莱弗尔

与地表水的蓄水相反, 水文研究过程中对降水在土壤中暂时蓄水量和蓄水时间考虑得很少。这是因为获得数据比较困难之故。现在, 应用奥地利耕水试验设施进行的一系列观测, 都为求某些土壤水的蓄水系数提供了可能。

土壤中水的蓄存及消耗与地表水域的情况相似。当然, 土壤的水力过程不易观察到。此外, 可利用的蓄水空间也有本质差别: 地下水位上升时, 土壤不象湖海那样整个空间都可用来蓄水, 而只能用土壤中一小部分空间即“自由”空隙蓄水。“自由”空隙只存在于地下水位以上并且对水的蓄存起着决定性的作用。

由于土壤水量的变化过程很难掌握以及缺乏精确的测量, 因而对土壤水储存水的利用价值存在着完全不同的判断。例如很难判断土壤中哪些水先是暂时滞流而后缓慢流失; 哪些水是有用的剩余水; 哪些水是被植物可以利用的“毛管水”的土壤湿度和哪些水是凝结的和不能被植物利用的薄膜水。为了弄清这种凝结水的数量, 首先需要搞清区域总水量内土壤储存水的含义, 举例说, 如果土壤空隙空间占体积50%, 并且这种空隙空间是由三分之一凝结薄膜水、三分之一可供植物利用的土壤水和三分之一自由空隙空间构成的话, 那么, 一公顷0.2米厚可耕表土层的空隙空间就能达到1000立方米。其中, 凝结薄膜水约占330立方米, 植物可利用的土壤水约占330立方米, 可利用的蓄水空间大约占330立方米。

储存系数 土壤中可供蓄水的空间部分即单位体积内的自由空隙可用储存系数来表达。该系数是由当时土壤层的结构决定的。此外, 在土壤部分自由空隙中, 地下水位的埋深也对土壤的自

化随时间而持续, 基因频率可以预计产生变化, 那么种在生态系统中的重要性随之改变。在CO₂ 导致植物水分利用系数变化的直接反应方面, 有人曾用计算机模拟预测植被界面层产生移动。某些种可能变得更占优势, 其它种则较少如此, 或许某些种完全被压抑。有一项研究在阿拉斯加而另一项工作在西德进行, 以便考察这些生态系统的反应。这些研究指出可能导致生态系统产生变化的不同种的反应。然而, 需要CO₂ 连续数年的增加和观察, 才能检验所包括的各种假设。

在美国 Duke 大学人工气候室内, 用取自阿拉斯加水冻层和泰加地区的冻核进行的微天候 (microcosm) 研究。结果表明, 温度、大气CO₂ 浓度、土壤N和水分将相互作用地影响生态系统基本的碳循环。永冻冻原可能在未来吸收较少的碳, 而且, 由于在较暖的气候而增加分解的情况下, 甚至可能变成一个主要碳源。

结论 CO₂ 对包括生物量生产在内的生态系统参数有着初始影响。接着的生态系统反应大部分属于推测。生态系统的净生产力是绿色植物的原初生产力 (PP_g) 减去在系统内所有植物 (PP_r), 动物 (SP_r) 和微生物 (D_r) 的呼吸损失, 再减去由于火烧 (F) 的损失, 以及从生态系统中移出的或收获的任何材料 (H)。净反应可以被表达为:

$$EP_n = PP_g - PP_r - SP_r - D_r - F - H$$

因为仅当EP_n 逐年增加, 碳吸收的增加才会增加, 所以显然我们必须理解CO₂ 水平的提高对以上问题中每个部分的分部影响。因为当今关于SP_r 或P_r 受到CO₂ 增加的影响, 几乎没有什么研究, 目前也就不可能预测生态系统的碳流。其中不确定性就是人类对F和H的影响。显然, 对于全球作为一个整体, F和H继续增加将导致EP_n 渐渐变负。

罗耀华译自《Biogeochemistry》, 1985, No. 1.