

## 高溫下不同 CO<sub>2</sub> 濃度對於小白菜及莧菜的 生長性狀及葉片生理之影響

林 秀 容<sup>1)</sup> 黃 三 光<sup>2)</sup>

關鍵字：C3及C4代謝、二氧化碳、高溫

**摘要：**隨著氣候暖化全球溫度升高，且大氣中 CO<sub>2</sub> 濃度亦逐年增加，將對未來作物生長產生衝擊。本研究主要針對 C3 小白菜 (*Brassica chinensis* L. cv. Quanzhou) 及 C4 莧菜 (*Amaranthus tricolor* L. cv. White leaf) 在高溫 (日夜溫 35/30°C)，CO<sub>2</sub> 濃度 500 及 1000 ppm 環境下觀測其根部、地上部生長及葉片生理反應。結果顯示小白菜在 1000 ppm 二氧化碳濃度下，相對於 500 ppm 明顯有較大的根長、地上部之鮮乾重、莖徑、株高、葉片數及葉面積，但葉片中磷、鈣、鐵含量則較低。而莧菜在不同 CO<sub>2</sub> 濃度下其植株根部及地上部性狀則無明顯差異，但在高二氧化碳下之葉片中磷、鎂、鐵則會顯著降低，小白菜在 1000 ppm CO<sub>2</sub> 下，除硝酸鹽含量顯著降低且硝酸還原酶活性顯著上升外，光合作用速率亦顯著增加，而莧菜則無顯著變化。綜合上述，未來高溫環境下，大氣 CO<sub>2</sub> 濃度的增加可能對 C3 植物比 C4 植物更為有利。

### 前 言

C3 型植物小白菜 (*Brassica chinensis* L.) 及 C4 型植物莧菜 (*Amaranthus tricolor* L.) 為台灣常見之葉菜類，兩者之光合作用機制及生理特性不同 (邵等，2008；陳等，2008)。自工業化時代以來，由於人類大量砍伐森林，使用化石燃料、含氯或氟的碳化物，造成二氧化碳、甲烷、氟氯碳化物等溫室氣體 (greenhouse gas；GHG) 大幅產生，導致地球暖化，此作用即為溫室效應。過往又以二氧化碳的排放量增加最為明顯，根據歷年資料顯示環境中的二氧化碳濃度逐年增加，現今全球大氣二氧化碳濃度已經達到約 406 ppm，此與人

---

1) 國立中興大學園藝系碩士班研究生。

2) 國立中興大學園藝系副教授，通訊作者。

類持續利用化石燃料及土地不當使用等因素有關，二氧化碳對地球暖化影響程度極大，地球表面平均溫度逐年上升，而極端天氣發生頻率及嚴重程度也隨著近幾十年氣候變暖而增加，勢必對未來作物生長產生不良之影響 (Vargas and Barba, 2019; Wang *et al.*, 2017)。

二氧化碳將大氣與生物圈聯繫起來，也是光合作用的重要基質，CO<sub>2</sub>的增加可促進光合作用，使碳(C)吸收和同化作用增加，從而增加植物生長。然而，由於光合作用過程中CO<sub>2</sub>使用的差異，行使C3光合途徑的植物相對於行使C4途徑的植物在高CO<sub>2</sub>環境下通常表現出更大的生長反應。根據目前研究顯示在高二氧化碳環境下，C3型植物葉片較C4型植物葉片的反應更顯著，例如C3型植物葉片有變厚的現象而C4型植物則無明顯改變，這可能與C4植物具有CO<sub>2</sub>濃縮機制有關，因此對高CO<sub>2</sub>環境反應較小 (Prior *et al.*, 2010)。為因應未來環境變化之趨勢，本研究針對C3小白菜及C4莧菜在高溫(日夜溫35/30°C)條件下，CO<sub>2</sub>濃度分別為500及1000 ppm之環境下觀察其根部、地上部之生長及葉片生理反應，探討C3、C4型植物在高溫且不同CO<sub>2</sub>濃度下生長之差異性。

## 材 料 與 方 法

### 一、試驗材料

(一)供試驗品種：小白菜採用'泉州'小白菜 (*Brassica chinensis* L. cv. Quanzhou)，購自第一種苗股份有限公司；莧菜則採用'白葉'莧菜 (*Amaranthus tricolor* L. cv. White leaf)，為來自於雲林縣西螺鎮農民常用之夏季栽培品種。

(二)栽培地點：中興大學之溫室。

(三)栽培日期：於2018年8月上旬至9月中旬。

### 二、栽培管理及處理

(一)播種、施肥管理：將小白菜、莧菜種子播於3吋塑膠盆(8.8 × 7 cm)中，內含混合介質 potgrond H (Klasmann-Deilmann GmbH, Germany)，分別放入日夜溫(35/30°C)，CO<sub>2</sub>濃度為1000 ppm及500 ppm之溫室中進行栽培，小白菜每盆種植三粒種子，萌芽後選留一株；莧菜每盆種植兩穴，萌芽後每穴選留一株，待本葉生長後每3天以稀釋1000倍之花寶2號進行澆灌施肥。小白菜及莧菜栽培期皆為30天，栽培30天後進行分析調查，每種蔬菜每處理三重複，每重複取6株。

(二)灌溉管理：每天於早上10:00至溫室澆灌，每盆以量杯裝取30 ml自來水進行澆水。

### 三、調查項目

#### (一)植株生理性狀調查

1. 株高：測量莖基部至最長之葉尖長度，單位為公分 (cm)。
2. 莖徑：以游標尺量取苗株基部至子葉間之莖寬，單位為公厘 (mm)。
3. 葉長、葉身長及葉寬：選取最大片葉量取包含葉柄之葉長、不含葉柄之葉身長及最大

之葉寬。

4. 葉面積：以 LI-COR3100A (LI-COR, Lincoln Neb) 葉面積儀量測所有展開的本葉之葉面積，單位為平方公分 (cm<sup>2</sup>)。

5. 比葉重(葉片厚度)：葉片乾重除以葉面積之值，單位 (mg·cm<sup>-2</sup>)。

6. 地上/下部鮮重：取苗株之地上/下部秤重，單位為公克 (g)。

7. 地上/下部乾重：取苗株之地上/下部，置於紙袋中，於 70°C 烘箱中 5 天後秤重，單位為公克 (g)。

8. 葉片水分含量：秤取每株本葉部分之鮮重，而後放置烘箱 5 天烘乾，量秤乾重；葉片水分含量 = (葉鮮重-葉乾重)/葉鮮重\*100%。

(二)葉綠素螢光：以葉綠素螢光分析儀 (Portable Chlorophyll Fluorometer) (MINI-PAM, Heinz Walz, Germany) 連接葉片夾，夾取苗株完全展開葉片，調查時間於上午 10-12 時，在光適應下儀器 F 值顯示穩定 (F 值：介於 250~350 之間) 後，測量其光系統 II 之葉綠素螢光參數。調查時使用植株第三片完全展開葉，葉片測量前先以黑布遮蓋進行黑暗馴化 30 min，每葉量測三點計算平均值。每處理 3 重覆，每重覆 6 株。

(三)葉綠素測計測量：本試驗利用葉綠素測計 (SPAD-502, Minolta Crop., USA) 量測莧菜及小白菜植株葉片讀值，每處理 3 重複，每重複 6 株。每株取最上位葉片中段部位，先測中肋右半邊上表皮讀值，再測左半邊下表皮讀值，取平均值。

(四)總酚類化合物含量：依據 Keith 等人 (1958) 測法，取葉片鮮重 1 g，以塑膠盆裝取碎冰，研鉢中加入 5 ml 之 0.1 M 之磷酸緩衝溶液 (pH7.0) 置於冰浴下進行研磨，研磨完全後置入離心管中，以 20000 rpm、4°C 離心 20 分鐘，以 microcloth 過濾取其上清液備用。取上清液 0.5 ml 稀釋至 1 ml，加入 0.1 ml 之 Folin-Ciocalteu's phenol reagent (Merck) 及 0.2 ml 之 20% Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 及 8.7 ml 去離子水混合均勻後，以 100°C 沸水煮 3 分鐘，取出並放置於預先準備之冰水中迅速冷卻，再以分光光度計測定波長 660 nm 下之吸光值。標準曲線以 100 ppm caffeic acid 配製。單位以 μg·gFW<sup>-1</sup> 表示。

(五)植體營養元素分析方法：植體採收後以自來水洗去表面髒污，將 10 ml HCl (聯工) 以去離子水稀釋至 1000 ml 配置成 1% HCl 快速清洗植株表面，接著準備三盆去離子水進行 3 次沖洗以去除殘留之 1% HCl，以乾淨的抹布擦乾植體後裝入預先做好記號之紙袋中，放入烘箱先以 100°C 烘 1 小時殺菁以停止生化作用，再將溫度調降至 70°C 烘 3 天。待植體完全乾燥後以磨粉機將樣品磨成粉末，裝入硫酸紙袋中保存，即為乾燥樣品，若潮解可再放置烘箱烘乾後繼續保存使用。灰化液製作過程為將欲分析的乾燥樣品置於 70°C 烘箱中 12 小時以上，秤取 0.5 g 乾燥粉末置於坩鍋，放入灰化爐內 (muffle furnace)，先以 200°C 加熱兩小時，再持續以 400°C 加熱 1 小時，最後再以 550°C 加熱 2 小時後使樣品完全灰化，有機物會被燃盡，剩餘物質大部分為無機物質。待樣品冷卻後由灰化爐內取出，加入 5 ml 2 N HCl (Merck) 使樣品完全溶解後，放置隔夜再以 Whatman NO.42 濾紙進行過濾，過濾時以去離子水將坩鍋中殘留之灰分洗下，濾液以 25 ml 定量瓶定量至 25 ml 混合均勻後，

裝入 50 ml PE 塑膠瓶中保存，即為樣品灰化液。

1. 微量元素之測定：灰化液直接以原子吸收儀 (atomic absorption spectrophotometer, Hitachi Z-2300)測定鐵、錳、鋅及銅等元素之濃度。

2. 鉀、鎂、鈣之測定：鉀測量方式為吸取灰化液 0.1 ml 並加入 3.9 ml 去離子水稀釋成 400 倍，震盪均勻後進行測定；鎂測定方式如同鉀，先稀釋 400 倍後再進行測定；而鈣之測定則取 0.1 ml 濾液加入 3.9 ml 去離子水及 1 ml (w/v)5% 氧化鑷 (Lanthanum oxide)稀釋 50 倍，振盪均勻後，以原子吸收儀 (atomic absorption spectrophotometer, Hitachi Z-2300)測定。

3. 磷之測定：採用鉬黃法 (Vanadate-molybdate yellow method)，取 1 ml 灰化液加入 3 ml 去離子水及 1 ml 鉬黃試劑混合均勻後靜置 10 分，以分光光度計 (Spectrophotometer, Hitachi U-2000)測定波長 470 nm 之吸光度。

4. 氮之測定：採用凱氏氮測量法 (Micro-Kjeldahl)，將乾燥並磨製完成之小白菜及莧菜粉末精秤 0.2 g，剪取 1/4 面積之 Whatman NO.1 濾紙包裹樣品粉末，丟置分解管中避免粉末沾黏管壁而分解不完全。每分解管中加入 1 g 凱氏氮催化劑 (Merck)及 4.5 ml 濃硫酸 (聯工)，放置於 410°C 分解爐中進行分解，分解時間為 2.5-3 小時，每半小時去查看並轉動分解管使樣品均勻分解，待分解管中液體呈現透明淡綠色即可取出並在抽風櫃中冷卻至室溫後加入 15 ml 純水，然後再將樣品倒入裝有 20 ml 12 N NaOH 之 Micro-Kjeldahl 裝置的燒瓶當中使其均勻混合，以 20 ml 2% pH 5.0 硼酸指示劑 (含 19  $\mu$ M bromocresol green 與 25  $\mu$ M methyl red)之塑膠燒杯接取蒸餾出來的氨水至液體體積為 50 ml 後取出，最後以 1/14 N H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 進行滴定以計算樣品含氮百分比。

5. 硝酸鹽濃度：取 1 g 小白菜及莧菜之新鮮成熟葉片，加去離子水定量至 20 ml，以研鉢研磨均勻後，以硝酸態氮測定試紙 (Reflectoquant nitrate test strips, Merck)沾取樣本稀釋液，經 60 秒反應時間，以小型光譜儀 RQflex10(Merck)讀取硝酸態氮濃度，單位為  $\mu$ g·gFW<sup>-1</sup>。

6. 硝酸還原酶活性分析：採取剛展開之成熟葉片，避開主脈以直徑 1 cm 打孔器取 0.2 g 之圓片放置於試管中，加入 5 ml 萃取液並以鋁箔紙包裹試管於黑暗中以 150 rpm 震盪 30 分鐘後，添加 1 ml 之 1% 對氨基苯磺酸 (sulfamic acid)中止反應，再添加 1 ml 的 0.02% N-(1-naphthyl ethylene) diamide HCl 呈色劑，振盪後靜置 30 分鐘使其均勻呈色。以分光光度計測量 540 nm 波長下之吸光值，並以 KNO<sub>2</sub> 配置標準液，單位為  $\mu$ molNO<sub>3</sub><sup>-</sup>·hr<sup>-1</sup>·gFW<sup>-1</sup>。

7. 光合作用速率、蒸散速率及氣孔導度之測定：上午十點至下午一點為調查時間，以 Lci Portable Photosynthesis System (ACD BioScientific Ltd.)光合作用儀夾取成熟展開葉，每個樣品均夾取兩分鐘，紀錄此時間之光合作用速率 (A,  $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)、蒸散速率 (E, mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)及氣孔導度 (Gs, mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)，測量時輔以附加裝置之人工光源 PAR 1270  $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> (PAR, 400-700 nm)，以穩定光源，使測量時不會因外在光源而影響測量結果，每重複 6 株，每株取一點檢測。

(六) 統計分析：試驗數據以 SAS 統計軟體 (Version 9.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, U.S.A.) 進行 t-test 分析。

## 結 果

### 一、高溫下不同二氧化碳濃度對小白菜及莧菜地上部及地下部性狀之影響

小白菜在日夜溫 35/30°C，1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境下，其莖徑、株高、葉長、葉身長及葉寬皆顯著高於 500 ppm CO<sub>2</sub> 環境下培育之植株，而莧菜則於不同 CO<sub>2</sub> 濃度下地上部性狀均無顯著差異。比葉重可代表葉片厚度，小白菜於 500 ppm CO<sub>2</sub> 濃度下比葉重為 1.69 顯著高於 1000 ppm 二氧化碳環境下之比葉重，顯示其葉片厚度於高濃度 CO<sub>2</sub> 環境中會變薄 (表 1)。小白菜之葉片數、葉面積、地上部鮮重及地上部乾重在 1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境下相較於 500 ppm 均有顯著提高的現象，而莧菜此四個性狀則均無顯著性差異 (表 2)。觀察小白菜及莧菜在日夜溫 35/30°C，500 及 1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境中其根部性狀，結果顯示小白菜於 1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境中除了根長顯著較長以外，其根鮮重及根乾重則無顯著差異，而莧菜於 500 及 1000 ppm CO<sub>2</sub> 濃度栽培下，其根部性狀皆無顯著之差異 (表 3)。

表 1. 高溫下不同 CO<sub>2</sub> 濃度對小白菜及莧菜地上部性狀之影響。

Table 1. Effects of different CO<sub>2</sub> concentrations on above-ground phenotype of pak choi and edible amaranth under high temperature conditions.

種類	CO <sub>2</sub> 濃度	莖徑	株高	葉長	葉身長	葉寬	比葉重
Cultivar	CO <sub>2</sub> concentration	Stem diameter	Plant height	Blade length	Leaf length	Leaf width	Specific leaf weight
	(ppm)	(mm)	(cm)	(cm)	(cm)	(cm)	(mg·cm <sup>-2</sup> )
小白菜	500	1.31	17.1	11.2	8.1	4.94	1.69
Pak choi	1000	2.13	21.4	15.6	12.3	8.22	1.47
<i>t</i> -test		0.0005 ***2	0.0495 *	0.0153 *	0.0085 **	0.0119 *	0.01 *
莧菜	500	4.58	26.73	12	8.66	6.06	1.69
Edible amaranth	1000	4.23	26	11.2	8.11	6.13	1.47
<i>t</i> -test		0.283 ns	0.6282 ns	0.068 ns	0.1329 ns	0.825 ns	0.1817 ns

<sup>1</sup> ns, \*, \*\*, \*\*\* representing non-significant or significant difference at  $P < 0.05$ , 0.01 and 0.001, respectively.

表 2. 高溫下不同 CO<sub>2</sub> 濃度對小白菜及莧菜葉片數、葉面積、地上部鮮重及乾重之影響  
 Table 2. Effects of different CO<sub>2</sub> concentrations on leaf number, leaf area, above-ground fresh and dry weight of pak choi and edible amaranth under high temperature conditions.

種類 Cultivar	二氧化碳濃度 CO <sub>2</sub> concentration (ppm)	葉片數 Leaf number	葉面積 Leaf area (cm <sup>2</sup> )	地上部鮮重 Above-ground fresh weight (g)	地上部乾重 Above-ground dry weight (g)
小白菜 Pak choi	500	6.12	83.9	2.94	0.17
	1000	8.17	271.2	10.03	0.59
<i>t</i> -test		0.0235 * <sup>1</sup>	0.0035 **	0.0035 **	0.0024 **
莧菜 Edible amaranth	500	11.6	192.8	6.76	0.48
	1000	11.8	184.8	6.18	0.52
<i>t</i> -test		0.5614 ns	0.7107 ns	0.5615 ns	0.6787 ns

<sup>1</sup> ns, \*, \*\* representing non-significant or significant difference at  $P < 0.05$  and  $0.01$ , respectively.

表 3. 高溫下不同 CO<sub>2</sub> 濃度對小白菜及莧菜根部性狀之影響  
 Table 3. Effects of different CO<sub>2</sub> concentrations on root phenotype of pak choi and edible amaranth under high temperature conditions.

種類 Cultivar	CO <sub>2</sub> 濃度 CO <sub>2</sub> concentration (ppm)	根長 Root length (cm)	根鮮重 Root fresh weight (g)	根乾重 Root dry weight (g)
小白菜 Pak choi	500	15.72	0.53	0.058
	1000	20.68	0.6	0.059
<i>t</i> -test		0.0209 * <sup>1</sup>	0.1326 ns	0.7803 ns
莧菜 Edible amaranth	500	14.67	0.64	0.052
	1000	16.83	0.61	0.049
<i>t</i> -test		0.0877 ns	0.8171 ns	0.7704 ns

<sup>1</sup> ns and \* representing non-significant or significant difference at  $P < 0.05$ .

## 二、高溫下不同二氧化碳濃度對小白菜及莧菜葉片水分含量、硝酸鹽濃度、硝酸還原酶活性、葉綠素螢光、SPAD 及總酚類化合物之影響

小白菜及莧菜在日夜溫 35/30°C 條件下以 500 及 1000 ppm 不同 CO<sub>2</sub> 濃度栽培之葉片含水量、葉綠素螢光 (Fv/Fm)、SPAD 及總酚類化合物 (TPC) 皆無顯著差異。在正常狀態下，硝酸鹽濃度一般與硝酸還原酶活性呈現負相關，小白菜在 1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境下栽培其硝酸鹽濃度顯著降低，而硝酸還原酶活性在 1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境下則顯著上升，反觀莧菜在不同 CO<sub>2</sub> 環境下栽培其硝酸鹽含量及硝酸還原酶活性皆無顯著變化 (表 4)。

## 三、高溫下不同二氧化碳濃度對小白菜及莧菜葉片大量元素及微量元素濃度之影響

針對高溫下以不同二氧化碳濃度環境栽培小白菜及莧菜，調查其葉片營養元素濃度果顯示大量元素方面，相較 500 ppm CO<sub>2</sub> 而言，小白菜以 1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境栽培之磷及鈣元素濃度顯著較低，而氮、鉀、鎂則無顯著之變化。

莧菜方面則觀察到磷及鎂元素濃度在 1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境下有顯著降低之趨勢，而氮、鉀、鈣則無顯著之變化 (表 5)。微量元素方面，小白菜及莧菜於 1000 ppm CO<sub>2</sub> 栽培環境下栽培之鐵元素濃度均顯著較低，錳、鋅及銅元素濃度相較於 500 ppm CO<sub>2</sub> 環境下培育者則無顯著之差異 (表 6)。

表 4. 高溫下不同 CO<sub>2</sub> 濃度對小白菜及莧菜葉片水分含量、硝酸鹽濃度、硝酸還原酶活性、葉綠素螢光、SPAD 及總酚類化合物之影響

Table 4. Effects of different CO<sub>2</sub> concentrations on leaf water content, nitrate concentration, nitrate reductase activity (NRA), chlorophyll fluorescence (Fv/Fm), SPAD and total phenolic compound (TPC) of pak choi and edible amaranth under high temperature conditions.

Cultivar	CO <sub>2</sub> concentration (ppm)	Leaf water content (%)	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (μg·gFW <sup>-1</sup> )	NRA (μmol·hr <sup>-1</sup> ·gFW <sup>-1</sup> )	Fv/Fm	SPAD	TPC (μg·gFW <sup>-1</sup> )
小白菜	500	0.94	3603.3	0.085	0.665	14.2	9.75
Pak choi	1000	0.94	2263.3	0.16	0.627	14.4	9.83
<i>t</i> -test		0.2552 ns <sup>1</sup>	0.0034 **	0.0047 **	0.056 ns	0.88 ns	0.6169 ns
莧菜	500	0.92	2045	0.075	0.642	15.5	9.65
Edible amaranth	1000	0.9	2072.8	0.073	0.665	16	9.8
<i>t</i> -test		0.0806 ns	0.0506 ns	0.0509 ns	0.247 ns	0.583 ns	0.3859 ns

<sup>1</sup> ns, \*\* representing non-significant or significant difference at  $P < 0.01$ , respectively.

表 5. 高溫下不同 CO<sub>2</sub> 濃度對小白菜及莧菜葉片葉片大量營養元素濃度之影響Table 5. Effect of different CO<sub>2</sub> concentrations on leaf macronutrient concentrations of pak choi and edible amaranth under high temperature conditions.

Cultivar	CO <sub>2</sub> concentration (ppm)	N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)
小白菜	500	5.37	0.69	5.05	1.36	0.68
Pak choi	1000	5.56	0.58	3.95	1.04	0.63
<i>t</i> -test		0.4669 ns <sup>1</sup>	0.0248 *	0.2327 ns	0.001 ***	0.5038 ns
莧菜	500	5.37	0.68	6.51	1.03	1.17
Edible amaranth	1000	5.33	0.51	4.02	0.68	0.84
<i>t</i> -test		0.8436 ns	0.0453 *	0.064 ns	0.066 ns	0.0391 *

<sup>1</sup> ns,\*, \*\*\* representing non-significant or significant difference at  $P < 0.05$  and  $0.001$ , respectively.

表 6. 高溫下不同 CO<sub>2</sub> 濃度對小白菜及莧菜葉片微量營養元素濃度之影響Table 6. Effect of different CO<sub>2</sub> concentrations on leaf micronutrient concentrations of pak choi and edible amaranth under high temperature conditions.

Cultivar	CO <sub>2</sub> concentration (ppm)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	Zn (ppm)	Cu (ppm)
小白菜	500	89.2	132.2	77	4.5
Pak choi	1000	59.2	60.8	74.2	3.8
<i>t</i> -test		0.0042 * <sup>1</sup>	0.0067 ns	0.8568 ns	0.2746 ns
莧菜	500	133	85.8	49	4.5
Edible amaranth	1000	59.7	90.2	48.5	5
<i>t</i> -test		0.0071 **	0.8798 ns	0.9339 ns	0.6433 ns

<sup>1</sup> ns,\*,\*\* representing non-significant or significant difference at  $P < 0.05$  and  $0.01$ , respectively.



#### 四、高溫下不同二氧化碳濃度對小白菜及莧菜光合作用、氣孔導度及蒸散率之影響

C3 型植物與 C4 型植物之光合作用模式不同，在不同環境栽培下可能表現出不同之效率，可藉由光合作用測定儀進行檢測，由此來了解小白菜及莧菜於高溫下不同二氧化碳濃度環境中生長光合效率之變化。試驗結果顯示 C3 型植物小白菜於 1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境下栽培之光合作用速率及細胞間隙 CO<sub>2</sub> 濃度會顯著增加，而氣孔導度及蒸散率則顯著降低。而 C4 型植物莧菜在 1000 ppm CO<sub>2</sub> 環境下栽培之光合作用速率、氣孔導度、細胞間隙 CO<sub>2</sub> 濃度及蒸散率均無顯著之變化 (表 7)。

表 7. 高溫下不同 CO<sub>2</sub> 濃度對小白菜及莧菜光合作用、氣孔導度及蒸散率之影響

Table 7. Effects of different CO<sub>2</sub> concentrations on photosynthesis, stomatal conductance and transpiration rate of pak choi and edible amaranth under high temperature conditions.

Cultivar	CO <sub>2</sub> concentration (ppm)	A (μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )	G <sub>s</sub> (mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )	C <sub>i</sub> (μmol·mol air <sup>-1</sup> )	E (mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )	PAR (nm)
小白菜	500	10.54	0.2668	893.5	8.78	423.6
Pak choi	1000	13.47	0.1948	1038.3	6.91	464.8
<i>t</i> -test		0.0008 *** <sup>1</sup>	0.0044 **	0.0002 ***	0.0475 *	0.075 ns
莧菜	500	6.42	0.0573	747.4	2.5	415.3
Edible amaranth	1000	6.36	0.0533	786.5	2.32	459.2
<i>t</i> -test		0.5809 ns	0.0545 ns	0.0543 ns	0.3567 ns	0.08 ns

<sup>1</sup> ns, \*, \*\*, \*\*\* representing non-significant or significant difference at  $P < 0.05$ , 0.01 and 0.001, respectively.

## 討 論

高CO<sub>2</sub>環境可對作物產生直接或間接之影響，因不同植物的二氧化碳補償點不同，一般又以C3型植物受CO<sub>2</sub>影響較為明顯，C4型植物則較不受影響，植物在不同CO<sub>2</sub>濃度下，會調節其生理作用來因應，進而產生外觀性狀之變化 (Kazan, 2018)。大氣CO<sub>2</sub>濃度提高引起的全球暖化，可能使不耐高溫植物物種的碳同化作用受到抑制且會有較高的光呼吸作用，進而使產量下降及品質惡化。CO<sub>2</sub>濃度升高亦可以促使葉面積增加，油菜 (*Brassica napus* L.) 在營養生長階段受到高CO<sub>2</sub>濃度影響，可顯著增加其葉面積，但會加速葉片老化而脫落，顯示有些植物在高CO<sub>2</sub>環境中可增加其生長量，亦有人稱之為二氧化碳施肥效應(CO<sub>2</sub> fertilisation effect)，Kimball等人 (2002)以C3型植物小麥、棉花及C4型植物高粱等進行實驗，發現C3型作物於高CO<sub>2</sub>環境中可提高其光合作用，使產量大增，而C4型植物生物量則無顯著變化，可知未來大氣CO<sub>2</sub>濃度增加，對部分物種生長有益，但伴隨而來的暖化效應，則可能提高或降低作物產量，CO<sub>2</sub>升高通常透過提高光合作用及降低氣孔導度使葉片水分利用效率提高，進而抵銷高溫對植物帶來的逆境而增加其產量 (Lobell and Field, 2007)。本實驗發現，小白菜於高溫35/30°C下，1000 ppm CO<sub>2</sub>濃度相較500 ppm CO<sub>2</sub>濃度可顯著提高其葉面積、地上部鮮重及乾重且莖徑變粗，而莧菜在500及1000 ppm CO<sub>2</sub>濃度下之地上部皆無顯著差異 (表1及表2)，此實驗結果與前人提及高CO<sub>2</sub>環境對C3型植物生長有益，而C4型植物則較不受CO<sub>2</sub>濃度升高之影響相符。

小白菜經過四週栽培後調查其根部性狀，結果顯示小白菜根長在1000 ppm CO<sub>2</sub>濃度顯著較長，而根鮮重及乾重則無顯著變化，莧菜在1000 ppm CO<sub>2</sub>環境下栽培四週後其根部性狀則無顯著改變 (表3)。大多數C3型植物於高CO<sub>2</sub>濃度下可顯著提高其光合作用並增加其生長，但隨著物種逐漸適應高CO<sub>2</sub>之環境，可能產生馴化作用導致光合作用下調，此時C3型植物可能會減緩其生長速率，這或許是導致小白菜根鮮重及根乾重在栽培四週後無顯著差異之原因。Li等人 (2019)將小麥於800  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  CO<sub>2</sub>環境下經多代且長期栽培後發現，雖然產量有增加之趨勢，但會使穀粒中N、K、Ca及蛋白質濃度減少顯著影響其品質，亦代表小麥長期於高CO<sub>2</sub>濃度栽培可能影響其品質甚至是產量。

莧菜及小白菜於高溫下不同CO<sub>2</sub>濃度之葉片水分含量變化如表6所示，結果顯示葉片水分含量在兩種不同CO<sub>2</sub>濃度下並無顯著差異。氮是植物生長中不可或缺的重要元素，植物可從土壤中吸收，可促進植體根系發展及葉面積擴張，也是生成乾物質及葉片生長之要素，尤其對葉菜類蔬菜，更是不可或缺的基本營養元素。植物從土壤中獲得的氮源主要有無機態氮形式的銨 (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>)、硝酸鹽(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)及有機態氮形式的尿素，NO<sub>3</sub><sup>-</sup>一旦進入植體中會被運輸至地上部利用或儲存，因為硝酸鹽同化 (assimilation)所需能量必須由光合作用提供，因此大多在地上部進行同化作用。NO<sub>3</sub><sup>-</sup>若在黑暗環境下，主要儲存於莖部及葉肉細胞液泡中，一旦陽光出現，光照可刺激硝酸還原酶活化，使NO<sub>3</sub><sup>-</sup>從液泡移出而被代謝。另有研究發現在高CO<sub>2</sub>濃度環境下，植物生長和氮代謝會受氮源的影響 (許和蔡, 2014; Cohen *et al.*,

2018)。

在高溫且1000 ppm CO<sub>2</sub>濃度下，小白菜因光合作用速率提高，促使Rubisco消耗，而Rubisco組成分主要為蛋白質，其一旦開始則消耗植物對氮的需求會增加，進而使NO<sub>3</sub><sup>-</sup>透過硝酸還原酶還原成胺基酸，再合成蛋白質、核酸、核苷酸等有機氮物質，以利植物吸收利用，維持光合作用速率。因此可以推測小白菜在高CO<sub>2</sub>濃度下可能會增加其硝酸還原酶活性(NRA)以利還原NO<sub>3</sub><sup>-</sup>提供植物所需之氮源(表4)，而莧菜在不同CO<sub>2</sub>濃度間因光合作用無顯著變化因此在NO<sub>3</sub><sup>-</sup>含量及NRA無顯著變化。但目前關於CO<sub>2</sub>濃度對葉片NRA之影響仍舊說法不一，Bloom等人(2012)研究發現CO<sub>2</sub>濃度提高可抑制多種C3型植物的硝酸鹽同化作用，油菜則在高CO<sub>2</sub>環境下於抽薹期NRA降低，但在盛花期時NRA上升，表示NRA對CO<sub>2</sub>濃度之反應可能會因植株狀態或實驗條件不同而有所不同(張等，2012)。

葉綠素螢光可作為描述光合作用胞器生理狀態之參數，當逆境發生時會影響其測值使數值降低，一般栽培環境下Fv/Fm比值若低於0.832，代表植物處於逆境狀態。本研究之結果顯示高溫下小白菜及莧菜在不同CO<sub>2</sub>濃度下之Fv/Fm比值介於0.627-0.665(表4)，顯示兩種作物正處於逆境狀態，這可能是因高溫逆境導致光合作用系統受損所引起，而在不同CO<sub>2</sub>濃度中，兩種作物之葉綠素螢光皆無顯著差異，顯示高溫逆境為導致光合作用系統受損的主要原因。

由於氣候變化或農業操作導致大氣的CO<sub>2</sub>濃度持續增加，可能會使植物生長及代謝發生變化，不僅植物生長和營養分配會改變，植物組織化學成分也會產生變化。針對化學成分的變化，過去大多以碳營養平衡假說(Carbon/Nutrient Balance Hypothesis; CNBH)及生長/分化平衡假說(Growth/Differentiation Balance Hypothesis, GDBH)來解釋，其假說預測在高CO<sub>2</sub>濃度下，植體可能因光合作用增加或土壤氮源減少而導致含碳的次級代謝產物(carbon-based secondary metabolites; CBSM)增加，相反地，如果土壤氮源增加則會造成含氮的次級代謝物(nitrogen-based secondary metabolites)增加。CO<sub>2</sub>濃度上升後，可以提供植物更多碳源，促進光合作用及生長並使CBSM含量增加，例如酚類化合物(phenolics)、萜類化合物(terpenoids)等(Peñuelas and Estiarte, 1998)。本實驗發現小白菜及莧菜的TPC含量在不同CO<sub>2</sub>濃度栽培下雖無顯著差異，但仍以1000 ppm CO<sub>2</sub>濃度下TPC含量較高(表4)，此結果與過去研究中發現在高CO<sub>2</sub>濃度下，馬來西亞藥用植物(*Labisia pumila* Blume)、草莓(*Fragaria × ananassa* Duch.)之酚類化合物含量會顯著上升(Wang *et al.*, 2003; Ibrahim *et al.*, 2011)相似。

雖然高CO<sub>2</sub>濃度對作物生長及產量之影響在過去已有許多相關之研究，但鮮少人對植體營養品質進行分析，因此本研究乃針對高溫下大量及微量元素濃度在高CO<sub>2</sub>濃度下之變化進行相關調查。氮(N)是蛋白質、核酸、荷爾蒙與葉綠素組成的重要成分，能促進蛋白質和葉綠素形成，使葉色深綠，葉面積增大，促進碳同化，有利於產量增加。根部對氮攝取及植物氮同化的效率對植物生產力具重要影響，由於植物中約有25-40%的N用於合成光合作用所需之酵素RuBisco，因此高CO<sub>2</sub>濃度對植物生物量累積的刺激會受

N 限制，而高 CO<sub>2</sub> 濃度提高光合作用能力會加速 RuBisco 之利用，使植體對 N 的需求量增加，可能導致植體 N 元素含量降低 (Cohen *et al.*, 2018)。過去的研究顯示小麥在高 CO<sub>2</sub> 濃度下短期栽培，其穀粒中之 Zn 和 Fe 元素濃度會降低，而大豆、高粱及馬鈴薯等在高 CO<sub>2</sub> 濃度下，N、Ca、Zn 等濃度顯著較低，但目前 CO<sub>2</sub> 濃度高低對營養元素吸收之影響仍不清楚 (Myers *et al.*, 2014；Dietterich *et al.*, 2015)。小白菜在 1000 ppm CO<sub>2</sub> 濃度下之 P、Ca 及 Fe 濃度會顯著降低，而莧菜則是 P、Mg、Fe 等濃度會顯著降低 (表 5 及表 6)，顯示高溫高 CO<sub>2</sub> 濃度栽培下可能導致小白菜及莧菜部分營養元素濃度下降。雖然目前 CO<sub>2</sub> 濃度對營養元素吸收之影響仍不明確，但碳水化合物稀釋效應 (carbohydrate dilution effect) 可能是造成其變化的原因之一 (Gifford *et al.*, 2000)，高 CO<sub>2</sub> 環境刺激作物產量增加的同時，植體營養元素之吸收並無同比例上升而導致濃度測值降低，但稀釋效應並無法通用於解釋為何元素濃度會下降，由表 2 可知小白菜地上部乾重在高 CO<sub>2</sub> 濃度下會顯著增加，但莧菜之地上部乾重卻無顯著變化，故無法以碳水化合物稀釋效應來通盤解釋。過去的研究顯示作物種類不同，甚至同種間不同基因型、施肥方式改變等都可能使作物在高 CO<sub>2</sub> 環境產生不同生理變化包括蒸散作用及光合作用之改變，導致作物吸取養分之效率產生變化 (Jin *et al.*, 2019)。作物在高 CO<sub>2</sub> 環境長期栽培下，由於生長加速促使根部必須從土壤中吸收更多養分，長久下來導致土壤養分缺乏而降低作物養分含量 (Tausz *et al.*, 2017)，以上皆為高 CO<sub>2</sub> 環境下植體營養元素濃度下降之可能因素。

過去有許多研究顯示當其他環境條件 (例如光、水及營養) 不受限制時，C3 型植物而非 C4 型植物在高 CO<sub>2</sub> 環境中可顯著提高其光合作用，這是因為 C3 及 C4 型植物二氧化碳補償點不同所導致，目前大氣 CO<sub>2</sub> 濃度為 C3 型植物光合作用限制因素，因此當未來大氣 CO<sub>2</sub> 濃度提高時，可刺激 C3 型植物光合作用增強進而提高其產量及生長，相反地，C4 型植物對 CO<sub>2</sub> 濃度提高之反應相較 C3 型植物較不明顯，其光合作用較無顯著變化，這也顯示未來 C3 型植物會比 C4 型植物具有競爭優勢 (Lee, 2011)。表 7 顯示小白菜於高溫及 1000 ppm CO<sub>2</sub> 濃度條件下，其光合作用速率較高，莧菜則是在不同 CO<sub>2</sub> 濃度下其光合作用速率並無顯著差異，此結果符合 C3 型植物於高 CO<sub>2</sub> 濃度中可減緩光呼吸發生而使光合作用增強。氣孔為 CO<sub>2</sub> 進入植體的主要通道，對 CO<sub>2</sub> 濃度變化非常敏感，通常 CO<sub>2</sub> 濃度升高時，會使胞間 CO<sub>2</sub> 濃度 (C<sub>i</sub>) 上升，而為了保持胞間 CO<sub>2</sub> 濃度低於大氣 CO<sub>2</sub> 濃度，植物藉由調節使其氣孔關閉或減少氣孔數量來降低 C<sub>i</sub>，因而導致氣孔導度降低，限制水分流失，從而提高水的利用效率。而本實驗中小白菜在 1000 ppm CO<sub>2</sub> 濃度中其 C<sub>i</sub> 顯著增加，而氣孔可根據 C<sub>i</sub> 之改變來調整開合度，由於溫室空氣中之高 CO<sub>2</sub> 濃度，C<sub>i</sub> 也相對增加因而使氣孔導度會跟著降低，此與陳等人 (1993) 說法相符，而莧菜氣孔導度則在 1000 ppm CO<sub>2</sub> 濃度下無顯著變化 (表 7)。高溫高 CO<sub>2</sub> 環境可使 C3 型植物小白菜光合作用速率提高，促進植體生長，而對 C4 型植物莧菜之光合作用速率則無顯著之影響，雖然小白菜及莧菜於高溫及高 CO<sub>2</sub> 濃度下其部分營養元素濃度會降低，但總體而言，未來高溫環境下，大氣 CO<sub>2</sub> 濃度的增加可能使 C3 植物比 C4 植物受益更多。

## 參考文獻

- 邵玲、李芸瑛、吴晓莉、彭长连。2008。高溫脅迫下紅色與綠色莧菜葉抗氧化能力的比較。植物生理學訊。44(5): 923-926。
- 陳宗禮、李成章、宋濟民。1993。高二氧化碳對穀粒充實期水稻葉片光合特性的影響。農林學報。42: 65-81。
- 陳亮懌、蔡秀隆、鄭延景。2008。不同溫度下淹水對小白菜產量與品質的影響。台灣農學會報。9(5): 446-459。
- 許博凱、蔡宜芳。2014。如何為植物調配五星級的營養特餐：談植物對於硝酸鹽(nitrate)的吸收。中央研究院週報。<<https://newsletter.sinica.edu.tw/reviews/file/file/11/1146.pdf>>。
- 張簡秀容。2012。小白菜(*Brassica chinensis* L. var. *chinensis*)種原園藝特性遺傳歧異研究。桃園區農業改良場研究彙報。71: 35-46。
- Bloom, A. J., J. S. R. Asensio, L. Randall, S. Rachmilevitch, A. B. Cousins, and E. A. Carlisle. 2012. CO<sub>2</sub> enrichment inhibits shoot nitrate assimilation in C3 but not C4 plants and slows growth under nitrate in C3 plants. *Ecol.* 93: 355-367.
- Cohen, I., T. Rapaport, R. T. Berger, and S. Rachmilevitch. 2018. The effects of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen nutrition on root dynamics. *Plant Sci.* 272: 294-300.
- Dietterich, L. H., A. Zanobetti, I. Kloog, P. Huybers, A. D. B. Leakey, A. J. Bloom, E. Carlisle, N. Fernando, G. Fitzgerald, T. Hasegawa, N. M. Holbrook, R. L. Nelson, R. Norton, M. J. Ottman, V. Raboy, H. Sakai, K. A. Sartor, J. Schwartz, S. Seneweera, Y. Usui, S. Yoshinaga, and S. S. Myers. 2015. Impacts of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on nutrient content of important food crops. *Sci. Data.* 2: 150036.
- Gifford, R. M., D. J. Barrett, and J. L. Lutze. 2000. The effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on the C:N and C:P mass ratios of plant tissues. *Plant Soil.* 224: 1-14.
- Ibrahim, M. H. and H. Z. E. Jaafar. 2011. Enhancement of leaf gas exchange and primary metabolites under carbon dioxide enrichment up-regulates the production of secondary metabolites in *labisia pumila* seedlings. *Mol.* 16: 3761-3777.
- Jin, J., R. Armstrong, and C. Tang. 2019. Impact of elevated CO<sub>2</sub> on grain nutrient concentration varies with crops and soils - A long-term FACE study. *Sci. Total Environ.* 651: 2641-2647.
- Kazan, K. 2018. Plant-biotic interactions under elevated CO<sub>2</sub>: A molecular perspective. *Environ. Exp. Bot.* 153: 249-261.
- Keith, R. W., D. L. Tourneau, and D. Mahlum. 1958. Quantitative paper-chromatographic determination of phenols. *J. Chromatogr.* 1: 534-536.
- Kimball, B. A., K. Kobayashi, and M. Bindi. 2002. Responses of agricultural crops to free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Adv. Agron.* 77: 293-368.

- Kimball, B. A. 2016. Crop responses to elevated CO<sub>2</sub> and interactions with H<sub>2</sub>O, N, and temperature. *Plant Biol.* 31: 36-43.
- Lee, J. S. 2011. Combined effect of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on the growth and phenology of two annual C3 and C4 weedy species. *Agric. Ecosyst. Environ.* 140: 484-491.
- Li, X., A. Ulfat, Z. Lv, L. Fang, D. Jiang, and F. Liu. 2019. Effect of multigenerational exposure to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on grain quality in wheat. *Environ. Exp. Bot.* 157: 310-319.
- Lobell, D. B. and C. B. Field. 2007. Global scale climate–crop yield relationships and the impacts of recent warming. *Environ. Res. Lett.* 2: 1-7.
- Myers, S. S., A. Zanobetti, I. Kloog, P. Huybers, A. D. B. Leakey, A. Bloom, E. Carlisle, L. H. Dietterich, G. Fitzgerald, T. Hasegawa, N. M. Holbrook, R. L. Nelson, M. J. Ottman, V. Raboy, H. Sakai, K. A. Sartor, J. Schwartz, S. Seneweera, M. Tausz, and Y. Usui. 2014. Increasing CO<sub>2</sub> threatens human nutrition. *Nature.* 510: 139-142.
- Peñuelas, J. and M. Estiarte. 1998. Can elevated CO<sub>2</sub> affect secondary metabolism and ecosystem function? *Trends Ecol. Evol.* 13: 20-24.
- Prior, S. A., G. B. Runion, S. C. Marble, H. H. Rogers, C. H. Gilliam, and H. A. Torbert. 2010. A review of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> effects on plant growth and water relations: implications for horticulture. *HortScience.* 46: 158-162.
- Tausz, M., S. Bilela, H. Bahrami, R. Armstrong, G. Fitzgerald, G. O’Leary, J. Simon, S. Tausz-Posch, and H. Rennenberg. 2017. Nitrogen nutrition and aspects of root growth and function of two wheat cultivars under elevated [CO<sub>2</sub>]. *Environ. Exp. Bot.* 140: 1-7.
- Vargas, R. and J. Barba. 2019. Greenhouse gas fluxes from tree stems. *Trends Plant Sci.* 24: 296-299.
- Wang, S. Y., J. A. Bunce, and J. L. Mass. 2003. Elevated carbon dioxide increases contents of antioxidant compounds in field-grown strawberries. *J. Agric. Food Chem.* 51: 4315-4320.
- Wang, X., D. Jiang, and X. Lang. 2017. Future extreme climate changes linked to global warming intensity. *Sci. Bull.* 62: 1673-1680.

## Effects of Different CO<sub>2</sub> Concentrations on Growth Phenotype and Leaf Physiology in Pak Choi and Edible Amaranth under High Temperature Conditions

Xiu-Rong Lin <sup>1)</sup> San-Gwang Hwang <sup>2)</sup>

Key word: C3-C4 metabolism, CO<sub>2</sub>, High temperature

### Summary

Temperature increase due to global warming together with annual increment of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration may have impacts on future crop growth. In this study, root growth, above-ground phenotype and leaf physiological responses in greenhouse-grown pak choi and edible amaranth were monitored at 500 ppm and 1000 ppm CO<sub>2</sub> concentrations under high temperature (35/30°C, day/night) conditions. Results from this study indicated that pak choi shows higher root length, shoot fresh and dry weight, stem diameter, plant height, total number of leaves and leaf area but lower P, Ca and Fe concentrations in leaves at 1000 ppm CO<sub>2</sub> concentration compared to those at 500 ppm. In contrast, edible amaranth displayed no significant difference in its root and above-ground phenotype when cultivated at different CO<sub>2</sub> concentrations, however, significantly less P, Mg and Fe concentrations in leaves were observed at high CO<sub>2</sub> concentration. At 1000 ppm CO<sub>2</sub> concentration, nitrate content of pak choi significantly decreased, nitrate reductase activity significantly increased, and photosynthetic rate also significantly increased, while the amaranth did not show any significant change. Taken together, under high temperature conditions, C3 plants may benefit more from increased atmospheric CO<sub>2</sub> concentration than C4 plants.

---

1) Graduate student, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.

2) Associate Professor, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.

Corresponding author.

