木本植物对 CO₂ 浓度和温度升高的相互作用的响应

杨金艳 杨万勤 王开运 孙建平

(中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要 CO₂ 浓度和温度是影响木本植物生长和发育的两个关键因子, 二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的影响。大多数研究表明, CO₂ 浓度增加和温度升高的相互作用可能影响木本植物的生长发育, 促进光合作用, 呼吸作用对 CO₂ 浓度增加和温度升高的相互作用存在长期和短期响应差异; 二者的相互作用促进生物量增加和生产力的增长。木本植物对 CO₂ 浓度和温度升高的相互作用的响应程度因植物种类而异。

关键词 CO₂ 浓度增加 温度升高 相互作用 生长 生产力

WOODY PLANTS RESPOND TO INTERACTIONS BETWEEN ELEVATED CO₂ AND INCREASED TEMPERATURE

YANG Jin-Yan YANG Wan-Qin WANG Kai-Yun and SUN Jian-Ping

(Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract In the process of changing global climate, the increased carbon dioxide concentration and stimulated temperature are main focus. Carbon dioxide concentration and temperature are two key factors which can affect the growth and development of woody plants. At present, a lot of research has been carried out on the specific responses of woody plants to increased carbon dioxide concentration or stimulated temperature. At the same time, reviews of this research were publicized widely. However, reviews on the responses of woody plants to the interaction between carbon dioxide concentration and temperature were limited. In order to give some advice of use to the forestry industry, this paper reviewed how different woody plants responded to the interactions between carbon dioxide concentration and temperature.

Increasing carbon dioxide concentration and temperature significantly affected photosynthesis, respiration, growth and development, biomass, and productivity. Moreover, the interactions between carbon dioxide concentration and temperature have significant effects on woody plants growth and development. In the process of photosynthesis, the main substrate was Rubp and Rubisco catalyze carboxylation and oxidation. Oxidation produces respiration consumption and carboxylation develops carbon fixation. Different plants responded to the interactions differently and individuals of the same species with different provenance did not have the same responses. At the same time, because of differences in photosynthesis of C₄ and C₃ plants, the exploration of the effects of interactions on C₄ plants has a special significance.

Most studies showed that the interactions did stimulate photosynthesis; however, the effects on C₄ plants were less than those on C₃ plants. The ambiguous conclusions depend on the uncertainty in response mechanisms and different materials and treatments. Another interesting aspect was that under temperature and nutrient extremity, the physiological and chemical processes were influenced and the woody plants' responses changed a little.

Under high temperature, the decrease in percent carbohydrates thus limited respiration and growth. More photosynthetic products with increased carbon dioxide concentration stimulated respiration responses to increased temperature. However, a difference does exist between long-term and short-term respiration.

Individual plant development and phenology can describe plant structural and functional changes in growth, maturity and senescence processes. The unequivocal results resulted from the limited methods and lack of sophisticated analysis. Further work is needed to be done.

Increased carbon dioxide concentration can promote carboxylation and thus increase carbon fixation, biomass and productivity. Increasing temperature can have similar effects. The interactions between carbon dioxide concentration and temperature can promote the biomass increases and productivity. At the same time,

the responses were specific.

Therefore, we suggest for future research and study: 1) strengthen the responses of photosynthesis to the interactions, including mechanisms and responses; 2) strengthen the study on the responses of woody plants to extreme temperature; 3) strengthen the individual development and phenology responses to the interactions and 4) pay more attention to woody plant responses to interactions at the ecosystem level.

Key words Elevated CO₂, Temperature increases, Interactions, Growth, Productivity

大气 CO₂ 浓度增加和温度升高是全球气候变化过程中的两个焦点问题。在过去一个世纪中, CO₂ 浓度从 280 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 增加到 360 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 到 20 世纪末会达到更高的浓度(Schimel & Ives, 1996)。CO₂ 和其它温室气体浓度升高可以导致大气温度升高。据最新模型预测,到 2100 年,全球表面温度可能会增加 1.0 ~ 4.5 °C(Katterberg & Giorgi, 1996)。CO₂ 不仅是 Rubisco 的主要底物,而且也是初级代谢过程中不可缺少的物质,如气孔响应、光合作用、光合同化物分配和生长的调节剂。温度几乎影响植物所有的生物学过程,如生化反应的酶作用(特别是光合作用和呼吸作用酶)和 CO₂ 和 O₂ 在细胞中的溶解度等。可见,CO₂ 和温度是影响植物生长和发育的两个重要生态因子。

目前,有关 CO₂ 浓度和温度升高对植物的生长发育、生物量和生产力的研究较多(Bowes, 1996; Kellomäki & Wang, 1997; Ghannoum *et al.*, 1997; Tjoelker *et al.*, 1999; Usami *et al.*, 2001; Stirling *et al.*, 1998),有关 CO₂ 浓度和温度增加的相互作用对植物生长影响的研究也有不少报道(Gifford, 1992; Allen *et al.*, 1995; Bunce, 1998)。Long(1991)和 Gifford(1992)对光合作用的模型预测认为,在高温时, C₃ 植物单位面积净 CO₂ 同化率对 CO₂ 浓度升高的反应最大,在低温时最小。光合作用和生产力对 CO₂ 浓度和温度增加的长期和短期响应有所不同(Drake *et al.*, 1997)。这表明 CO₂ 浓度升高和温度升高对植物的生长(尤其是光合作用)和生产力产生深刻的影响,而且二者的相互作用对植物生长和生产力的影响更为复杂。

近年来,国内有关 CO₂ 浓度和温度升高对植物的生长发育、生物量和生产力的研究和综述较多(蒋高明等, 1997; 林伟宏, 1998; 刘世荣等, 1997; 王为民等, 2000),尤以草本植物为甚(林伟宏等, 1999; 郑志明等, 1998),而木本植物的研究相对较少。因此,本文就国内外近 10 年来木本植物对 CO₂ 浓度和温度增加相互作用响应方面的研究作一简要的分析和评述,以期对国内有关植物对 CO₂ 浓度和温度增加相互作用的响应的研究有所裨益。

1 光合作用对 CO₂ 浓度和温度升高的相互作用的响应

1.1 光合作用对 CO₂ 浓度和温度增加的相互作用的响应机制

在卡尔文循环中, 40% ~ 50% 的植物干物质通过光合作用固定在碳水化合物中(Kozłowski *et al.*, 1991)。这一过程的主要底物是 RuBP, 而 Rubisco 催化 RuBP 羧化和氧化作用。氧化作用产生的 CO₂ 经光呼吸消耗, 经羧化作用形成碳固定。CO₂ 浓度增加, 增加了 CO₂ 对 Rubisco 酶结合位点的竞争从而提高羧化速度, 同时通过抑制光呼吸提高净光合效率。但随着温度升高, CO₂ 可溶性降低, Rubisco 特异性减小, 光呼吸消耗增大。这表明, CO₂ 浓度和温度升高的相互作用对光合作用有重要影响(Lawlor & Keys, 1993)。Tissue 等(1997)发现, 火炬松(*Pinus taeda*)的光合作用与温度增长存在正相关关系。在开顶式温室内, Kellomäki 和 Wang(1997)对欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的研究发现, 温度升高和 CO₂ 浓度升高存在相互作用, 并且指出温度升高和 CO₂ 浓度增加对木本植物光合作用的影响相互抵消。Idso 和 Idso(1994)研究表明, 夏季 CO₂ 浓度升高对酸桔光合作用的促进作用比冬季高, 而且温度升高可以使得这种促进作用进一步增大。Idso(1995)进一步研究发现, 大气温度高于最适叶温度(31 ~ 48 °C)时, 光合作用下降。同时, CO₂ 升高会缓和温度升高引起的光合作用下降趋势。在正常 CO₂ 浓度下, 温度 47 °C 时, 光合作用为零; 当 CO₂ 浓度升高时, 温度为 54 °C 时光合作用为零。温度为 31 °C 时, CO₂ 浓度升高对光合作用的促进作用为 75%、35 °C 时为 100%、42 °C 时为 200%。这种对温度的缓解作用主要是 CO₂ 升高降低光呼吸强度造成的(Long, 1991)。

Lewis 等(1999)对花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)幼苗光反应的研究表明, 在 5 个测定阶段中的两个时段内, CO₂ 浓度升高增大表观量子产量, 但并没有显著影响光饱和净光合速率、光补偿点或呼吸速率。而升高温度则增大表观量子产量、光饱和净光合速率、光补偿点和呼吸速率。但是 CO₂ 浓度和温度间

没有显著的相互作用。Lewis 等(2001)对花旗松幼苗的光合作用季节变化的研究表明,在温度处理中, CO_2 浓度升高 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 使得净光合速率平均增大 21%。在 CO_2 处理中,平均年温度增大 4°C 可使净光合速率增大 33%,但是 CO_2 升高对净光合速率的促进作用与温度升高无关。因而,光合作用对 CO_2 浓度和温度升高的相互作用的响应机制存在一定程度的不确定性,这可能是由于实验手段、材料以及处理方法等影响了我们对响应机制的理解。

1.2 木本植物光合作用对 CO_2 浓度和温度升高的相互作用的响应

不同植物的光合作用对 CO_2 浓度和温度升高的相互作用的响应可能有所不同,而且同一物种不同种源的响应方式也不同。Hamerlynck 等(2000)发现沙漠多年生灌木 *Larrea tridentata* 在 9 d 高温处理中,用 $700 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 进行熏蒸,可增大光合速率。但 Teskey(1997)对火炬松的研究却表明, CO_2 浓度升高与温度增大之间没有相互作用。Wang 等(1995)对 20~25 年生欧洲赤松的研究发现, CO_2 浓度或温度的单独处理,对最大光合速率、光有效利用率、暗呼吸速率、光补偿点和光饱和点都有影响,但温度升高与 CO_2 浓度升高对光合作用的影响相互抵消。Leverenz 等(1999)在 2 个 CO_2 浓度和 4 个温度处理中,对两个种源的欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)幼苗进行研究,结果表明:对于本地 Danish 种源, CO_2 浓度升高可增大光饱和净光合速率、瞬时水分利用效率或者蒸腾效率,且这些值增大与温度处理显著相关。Romanian 种源的光饱和净光合速率的绝对值小于 Danish 种源。除最低温度处理中模型过高估计 CO_2 浓度升高的作用外,不同温度下光饱和净光合速率对 CO_2 浓度的响应模型估算基本接近试验测定结果。这种物种及其种源的响应差异可能与物种本身有关,也可能是由于不同试验条件(处理时期、实验材料大小以及栽培方式等)等原因造成的。

由于 C_4 和 C_3 植物的光合途径的差异,探讨 CO_2 浓度和温度增加的相互作用对于 C_4 植物光合作用的影响是非常有意义的。大多数有关 C_4 植物的研究显示,大气 CO_2 浓度升高对 C_4 植物的光合作用及生长没有很大的促进作用。在正常 CO_2 浓度下,其光合作用接近饱和状态,这使得 C_4 植物的光合作用对 CO_2 浓度的响应相对低于 C_3 植物(Ghannoum *et al.*, 1997)。因而许多学者认为,由于 C_4 植物的 CO_2 浓度机制,温度不会影响 CO_2 浓度升高对光合作用的促进作用(Gifford, 1992; Bowes, 1996)。Ghannoum

等(2000)认为, C_4 植物对 CO_2 浓度升高的响应的途径主要有两种:一种是通过增大胞间 CO_2 浓度,增大叶 CO_2 同化率。另一种是减小气孔传导从而降低叶蒸腾速率。降低蒸腾速率能够增大叶 CO_2 同化和生长速率。并且指出 C_4 植物幼苗叶片对高 CO_2 的响应不可能用 C_3 植物的光合响应机制解释 C_4 植物。由于对 C_4 植物的研究相对较少,因而, CO_2 浓度升高与温度升高的相互作用对 C_4 植物光合作用的影响仍是研究的关键领域。

1.3 极端温度条件下,木本植物光合作用对 CO_2 浓度和温度升高的相互作用的响应

极端温度条件可能影响植物生理生化过程,植物对 CO_2 浓度和温度增加的相互作用的响应会有所改变。有学者提出,光合作用是对高温破坏最敏感的生理过程,而且在胁迫环境中,大气 CO_2 浓度升高可促进温度增加。 CO_2 引发的植物高温耐受性(Temperature tolerance)增加对植物种的生产力和物种分配具有极为重要的影响。这主要是因为最大 PS II 光化学效率的重要指标即通过 PS II 的电子传递,是整个光合过程中对温度最敏感的部分。减少通过与类囊体膜相连的蛋白质的电子传递,无疑会导致光合碳吸收减小和生长势减小(Taub *et al.*, 2000)。其它研究也表明:由于光合作用增大, CO_2 浓度升高可以减轻高温胁迫(Long, 1991),尤其当植物受同化物供应限制时(Allen *et al.*, 1995; Ahmed *et al.*, 1993; Rawson, 1992; Baker & Allen, 1993; Rowland-Bamford & Baker, 1996),大气 CO_2 浓度升高,可能增加所有植物对高温胁迫的忍耐性,从而拥有更高的光合速率,促进植物生长。

生长在低温($0 \sim 10^\circ\text{C}$)下的木本植物的光合作用对 CO_2 浓度和温度升高的反应因种而异(尤其对一年生草本和多年生常绿树木)(Falk *et al.*, 1996)。Long(1991)的 C_3 光合作用模型表明:低温($< 15^\circ\text{C}$)时, CO_2 浓度升高,光合作用减弱。Kirschbaum(1994)利用 C_3 植物光合作用模型,指出在低温和高 CO_2 浓度情况下,光合作用 CO_2 敏感性最低,并强调生态系统光合反应的时间和生物地理差异。这两个模型都假定 Ci/Ca 稳定。对长期适应某种环境的植被,如果气孔调节与叶肉光合能力平行,上述假定是合理的(Amthor, 1995; Ehleringer & Cerling, 1995)。Drake 等(1997)对生长范围广阔(寒带到暖温带)的 26 个种的研究证明了这一假设。但就短期响应而言,气孔和光合作用对温度的响应不同,尤其在低温时。因此,Loloyd 和 Farquhar(1996)认为, Ci/Ca 可能

改变,如果 C_i/C_a 低,那么光合作用对 CO₂ 浓度的敏感性就会增大。气孔响应是否与光合作用响应一致,至今仍不清楚(Sage, 1994; Morison, 1998)。另有研究指出,在低温时 CO₂ 浓度升高的促进作用更强(Greer *et al.*, 1995; Bowler & Press, 1996; Teskey, 1997)。这是由 Rubisco 表观特异活力(Rubisco apparent specific activity)随生长温度变化而造成的(Bunce, 1998)。这种变化会导致不同温度下 CO₂ 浓度的光合敏感性不同。但是,没有实验证明 Rubisco 特异性因子(Rubisco specificity factor)随环境条件变化,那么 CO_2 与 O_2 差异以及其调节过程更可能是变化的原因。由于缺乏温度与 CO₂ 相互作用下 Rubisco 可能调节机制的实验验证,因而,光合调节机制对 CO₂ 浓度和温度相互作用的响应变得极为复杂,而且是否在低温下会降低响应仍需进一步研究。

2 呼吸作用对 CO₂ 浓度和温度升高的相互作用的响应

Loloyd 和 Farquhar(1996)指出:光合作用对温度和 CO₂ 浓度的响应不能代表整株植物生长的响应。因为植物生长对 CO₂ 浓度和温度增加的响应不仅包括叶光合响应,也包括整株植物呼吸作用(Gifford, 1992)。生长对 CO₂ 浓度的响应取决于单位干物质呼吸速率。理论上认为,具有高维持呼吸/单位光合作用的植物对 CO₂ 浓度的相对敏感性更大(Loloyd & Farquhar, 1996)。由于呼吸速率随温度升高而增大,在高温下,其对 CO₂ 浓度更敏感。

高温下,植物碳水化合物含量下降,呼吸作用和生长会受到限制(Rowland-Bamford & Baker, 1996)。CO₂ 浓度升高产生的多余光合产物使得温度升高对呼吸作用响应更大。但短期(几小时)温度增加使呼吸作用增大的响应明显不同于长期在不同温度下生长的植物的响应(Gifford(1994; 1995)。在不同 CO₂ 浓度下生长的植物,呼吸作用对 CO₂ 浓度增加的短期(直接)和长期(间接)响应有很大程度的差异(Amthor, 1995; Drake *et al.*, 1997)。Drake 等(1997)对 23 个物种进行比较分析,发现呼吸作用对 CO₂ 浓度增加的短期响应为比呼吸速率(Specific respiration rate)平均下降 20%。Baker 等(1992a; 1992b)和 Gifford(1995)对 17 个种的长期试验结果发现,长期响应不太明显,仅有 5% 下降,这与 CO₂ 浓度升高,组织氮含量减少和可溶碳水化合物增多紧密相关。同时,呼吸作用的表示方式不同也会产生差异。Poorter 和 Gifford(1992)指出,CO₂ 浓度升高,用叶面

积表示的呼吸作用增大 16%,用单位干物质表示时下降 14%。然而,Joelker 等(1999)对生长在 CO₂ 浓度(370 or 580 mmol·mol⁻¹)和温度处理(18/12 °C, 24/18 °C, 或 30/24 °C)相结合的处理中的美洲山杨(*Populus tremuloides*),黄桦(*Betula papyrifera*),美洲落叶松(*Larix laricina*),北美短叶松(*Pinus banksiana*), and 黑云杉(*Picea mariana*)的研究表明,温度和 CO₂ 浓度对呼吸作用的影响在很大程度上是独立的。短期 CO₂ 浓度增大不会抑制呼吸作用,呼吸速率是叶氮和碳水化合物浓度的函数($R^2 = 0.71$, $p < 0.0001$)。叶暗呼吸对温度和 CO₂ 浓度的长期适应很大程度上取决于氮和碳水化合物浓度变化。

但是,较低温度(10 ~ 20 °C)条件下却有不同的反应。Leverenz 等(1999)研究指出,欧洲山毛榉幼苗的根和土壤呼吸作用增大(最低温度除外),平均根和土壤呼吸作用与光饱和净光合速率显著相关(最低温度处理除外)。因为 CO₂ 浓度与低温结合,低温限制根利用光合产物的能力,形成光饱和净光合速率抑制反馈。以上实验结果为理解呼吸作用对 CO₂ 浓度和温度增加的响应提供了有利的参考,但迄今为止,仍没有详细的呼吸作用模型。

3 植物个体发育对 CO₂ 浓度和温度升高的相互作用的响应

植物个体发育可以描述植物及其各部分在个体和世代演替中的发生、生长、成熟和衰老过程中植物结构和功能的变化。植物个体发育和形态发生是温度的函数,利用热量时间常数 θ 可以得出其关系(Ritchie & Nesmith, 1991)。对于一年生物种(包括大部分粮食作物),提高温度会增大个体发育速率,导致生长周期显著缩短,使得在种子产生前,碳固定和生物量积累时间减小(Rawson, 1992; Morison, 1996; Bowes, 1996)。对于 CO₂ 浓度和温度升高相互作用的研究较少(Murray & Smith, 1994)。Murray 和 Smith(1994)在 3 因子(CO₂ 升高 × 无性系 × 植物养分)实验研究中发现,CO₂ 浓度升高能延迟北美云杉(*Picea stichensis*)春季芽发育,提前秋季定芽。CO₂ 浓度升高延迟发芽,而提高温度则加速发芽,CO₂ 浓度和温度升高的组合处理会加快发芽,但比气候变暖的作用程度要小。开顶式叶室对芽萌发的热需求大于 CO₂ 浓度升高的作用,这取决于无性系和养分状态。在进一步研究(ECOCRAFT)中发现,CO₂ 浓度升高会延迟发芽而提前定芽,而温度升高的结果则相反。由于研究植物个体发育的方法和试验手段的

限制,目前对于植物个体发育的研究主要停留在观察阶段,对 CO_2 浓度和温度对植物个体发育的研究定量的精密分析很少,很难理解这种相互作用,因而需要更深入的研究。

4 生物量和生产力对 CO_2 浓度和温度升高相互作用的响应

生物量和生产力是生态系统重要的特征,也是评价生态系统的重要指标。大气中 CO_2 浓度升高促进羧化作用,使得碳固定增大从而增加生物量和生产力。而在一定范围内升高温度可促进植物细胞分裂和生长,从而可以增加生物量。最新试验表明 CO_2 浓度增高可以增大光合作用和生物量,不会被温度升高抵消(Xiong *et al.*, 2000)。Usami 等(2001)对 2 年生细叶青冈栎(*Quercus myrsinaefolia*)幼苗进行研究发现,全年温度升高 3 °C 和 5 °C,相对生长速率增大,年生物量生产分别增大 53% 和 47%。温度和 CO_2 浓度升高结合处理,年生物量生产增大 2 倍。随 CO_2 浓度持续增加,大多数植物的光合速率和生物量增加(包括各种生态系统内的生产力增加),这可能减小特定地区裸地面积,从而增大生物碳沉降。

利用地中海灌丛植被生理模型,Osborne 等(2000)指出,升高温度同时减少降水会减小净初级生产,但是,当同一模型在 CO_2 浓度倍增情况下运行时,虽然也增温和减小雨量,但是植被生产力却增大 25%。Kellomäki 等(1997)也指出,在芬兰模拟森林生产力时, CO_2 浓度升高森林生产力增加 25% ~ 40%、温度升高增加 15% ~ 50%,二者组合则增大 45% ~ 90%,而且在芬兰北部增长最大。但是,有人认为全球变暖会抵消这些 CO_2 浓度升高的促进作用。控制环境生长室的研究结果表明,在未来气候条件下,包括大气 CO_2 浓度和温度增加,可能不会增大美国西部黄松(*Pinus ponderosa*)的生长和生产力。因为光合作用的增长被 LAR (叶面积比率)降低抵消,更多的生物量分配到远离光合作用的组织(DeLucia *et al.*, 1994; Callaway *et al.*, 1994)。此外,养分值和氮浓度的变化以及物种竞争有可能改变试验结论。同时,由于对生化生理过程和植物个体研究结果的不确定性, CO_2 浓度和温度升高的相互作用对生物量和生产力影响的研究需要进一步展开,并且需要野外试验数据支持。

5 展望和建议

对于 CO_2 浓度和温度升高的相互作用对植物生

长的影响的研究有助于我们了解全球变化对植物乃至生态系统的影响,对生产实践具有重要的指导意义。在未来的研究工作中,建议加强以下几方面的研究:

1) 加强 CO_2 浓度和温度升高相互作用对光合反应的作用机制的研究

不同的植物种类对温度与 CO_2 相互作用的反应方式不一致,这主要是由于生长阶段、气候及土壤条件、温度和同化物供应的相互作用不同而造成的。由于这种不同物种或种源、组织和器官的发育速率的种间响应差异以及同化物分配方式差异,温度和 CO_2 升高对光合反应的作用机制不是很清楚。虽然光合作用机理模型已经基本形成,但仍然缺乏对某些重要生理指标(如 Rubisco 酶)的进一步了解。 CO_2 浓度增加和温度升高相互作用对光合反应的作用机制的研究将有助于提高关于植物生长对 CO_2 浓度和温度升高相互作用的响应的理解。

2) 加强极端温度下木本植物对 CO_2 浓度和温度升高及其相互作用的响应研究

极端温度(高温和低温)对木本植物的危害很大,这也是在实际生产中存在的一个问题。迄今为止,有关极端温度条件下木本植物生长发育对 CO_2 浓度和温度升高及其相互作用的响应研究主要集中在光合和呼吸作用方面,但缺乏木本植物其它方面的响应机制研究,且尚未形成定论。加强该研究有助于深入了解极端条件下木本植物对 CO_2 浓度和温度升高及其相互作用的响应机理。

3) 加强对木本植物个体发育对 CO_2 浓度和温度升高及其相互作用的响应研究

由于实验手段和方法的限制,对于植物个体发育的研究还停留在观察水平上,而且实验结果的多样性影响我们对植物个体发育响应的理解。实验结果的量化也存在一定困难,影响进一步分析,所以应当注意实验数据的标准化。此外,由于其它因子也会影响木本植物的个体发育如养分、PPFD 等,在研究中应该予以考虑。

4) 加强对不同生态系统木本植物对 CO_2 浓度和温度升高及其相互作用的响应研究

CO_2 浓度和温度增加对不同生态系统的生物量和生产力影响较大,但目前对于 CO_2 浓度和温度增加的相互作用的研究工作主要集中在温带植物上,而对于其它气候带的植物的研究相对较少。因此,有必要加强不同气候带的植物对 CO_2 浓度和温度增加的响应机理的基础研究和应用研究。

参 考 文 献

- Ahmed, F.E., A. E. Hall & M. A. Madore. 1993. Interactive effects of high temperature and elevated carbon dioxide concentration on cowpea. *Plant, Cell and Environment*, **16**: 835 ~ 842.
- Allen, L. H. Jr., J. T. Baker & S. L. Albrecht. 1995. Carbon dioxide and temperature effects on rice. In: Peng, S., K. T. Ingram, H. U. Neue & L. H. Ziska eds. *Climate change and rice*. Berlin: Springer. 258 ~ 277.
- Amthor, J. S. 1995. Terrestrial higher-plant response to increasing atmospheric [CO₂] in relation to the global carbon cycle. *Global Change Biology*, **1**: 243 ~ 274.
- Baker, J. T. & L. H. Jr. Allen. 1993. Contrasting crop species responses to CO₂ and temperature: rice, soybean and citrus. *Vegetatio*, **104/105**: 239 ~ 260.
- Baker, J. T., F. Laugel & K. J. Boote. 1992a. Effects of daytime carbon dioxide concentration on dark respiration in rice. *Plant, Cell and Environment*, **15**: 231 ~ 239.
- Baker, J. T., L. H. Jr. Allen & K. J. Boote. 1992b. Response of rice to carbon dioxide and temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, **60**: 153 ~ 166.
- Bowes, G. 1996. Photosynthesis responses to changing atmospheric carbon dioxide concentration. In: Baker, N. R. ed. *Photosynthesis and the environment*. Dordrecht: Kluwer. 387 ~ 407.
- Bowler, J. M. & M. C. Press. 1996. Effects of elevated, nitrogen form and concentration on growth and photosynthesis of a fast and slow-growing grass. *New Phytologist*, **132**: 391 ~ 401.
- Bunce, J. A. 1998. The temperature dependence of the stimulation of photosynthesis by elevated carbon dioxide in wheat and barley. *Journal of Experimental Botany*, **49**: 1555 ~ 1561.
- Callaway, R. M., E. H. DeLucia & E. M. Thoas. 1994. Compensatory responses of CO₂ exchange and biomass allocation and their effects on the relative growth rate of ponderosa pine in different CO₂ and temperature regimes. *Oecologia*, **98**: 159 ~ 166.
- DeLucia, E. H., R. M. Callaway & W. H. Schlesinger. 1994. Offsetting changes in biomass allocation and photosynthesis in ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) in response to climate change. *Tree Physiology*, **14**: 669 ~ 677.
- Drake, B. G., M. A. Gonzalez-Meler & S. P. Long. 1997. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual Reviews of Plant Physiology and Molecular Biology*, **48**: 609 ~ 639.
- Ehleringer, J. R. & T. E. Cerling. 1995. Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree Physiology*, **15**: 105 ~ 111.
- Falk, S., D. P. Maxwell & D. E. Laudenbach. 1996. Photosynthetic adjustment to temperature. In: Baker, N. R. ed. *Photosynthesis and the environment*. Dordrecht: Kluwer. 367 ~ 385.
- Ghannoum, O., S. von Caemmerer & E. W. R. Barlow. 1997. The effects of CO₂ enrichment and irradiance on the growth, morphology and gas exchange of a C₃ and a C₄ grass. *Australian Journal of Plant Physiology*, **24**: 227 ~ 237.
- Ghannoum, O., S. von Caemmerer, L. H. Ziska & J. P. Conroy. 2000. The growth response of C₄ plants to rising atmospheric CO₂ partial pressure: a reassessment. *Plant, Cell and Environment*, **23**: 931 ~ 942.
- Gifford, R. M. 1992. Interaction of carbon dioxide with growth-limiting environmental factors in vegetation productivity: implications for the global carbon cycle. *Advances in Bioclimatology*, **1**: 24 ~ 58.
- Gifford, R. M. 1994. The global carbon cycle: a viewpoint on the missing sink. *Australian Journal of Plant Physiology*, **21**: 1 ~ 15.
- Gifford, R. M. 1995. Plant respiration and photosynthesis of wheat under increased CO₂ concentration and temperature: long-term vs. short-term distinctions for modelling. *Global Change Biology*, **1**: 385 ~ 396.
- Greer, D. H., W. A. Laing & B. D. Campbell. 1995. Photosynthetic responses of thirteen pasture species to elevated CO₂ and temperature. *Australian Journal of Plant Physiology*, **22**: 713 ~ 722.
- Hamerlynck, E. P., T. E. Huxman, M. E. Loik & S. D. Smith. 2000. Effects of extreme high temperature, drought and elevated CO₂ on photosynthesis of the Mojave Desert evergreen shrub, *Larrea tridentata*. *Plant Ecology*, **148**: 183 ~ 193.
- Idso, K. E. & S. B. Idso. 1994. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment in the face of environmental constraints: a review of the past 10 years' research. *Agricultural and Forest Meteorology*, **69**: 153 ~ 203.
- Idso, S. B. 1995. Effects of atmospheric CO₂ enrichment and foliar methanol application on net photosynthesis of sour orange tree leaves. *Journal of Experimental Botany*, **45**: 1669 ~ 1672.
- Jiang, G. M. (蒋高明), X. G. Han (韩兴国) & G. H. Lin (林光辉). 1997. Response of plant growth to elevated [CO₂]: a review on the chief methods basic conclusions based on experiments in the external countries in past decade. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **21**: 489 ~ 502. (in Chinese with English abstract)
- Katterberg, A. & F. Giorgi. 1996. Climate-models-projections of future climate. In: Houghton, J. T., A. Kattenberg & K. Maskell eds. *Climate change*. Cambridge: Cambridge University Press. 285 ~ 347.
- Kellomäki, S. & K. Y. Wang. 1997. Effects of long-term CO₂ and temperature elevation on crown nitrogen distribution and daily photosynthetic performance of Scots pine. *Forest Ecology and Management*, **99**: 309 ~ 326.
- Kirschbaum, M. U. F. 1994. The sensitivity of C₃ photosynthesis to increasing CO₂ concentration: a theoretical analysis of its dependence on temperature and background CO₂ concentration. *Plant, Cell and Environment*, **17**: 747 ~ 754.
- Kozłowski, T. T., P. J. Kramer & S. G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. New York: Academic Press. 45 ~ 78.
- Lawlor, D. W. & A. J. Keys. 1993. Understanding photosynthetic adaptation to changing climate. In: Favden, L., T. A. Mansfield & J. Stoddart eds. *Plant adaption to environmental stress*. London: Chapman & Hall. 415 ~ 429.
- Leverenz, J. W., D. Bruhn & H. Saxe. 1999. Responses of two provenances of *Fagus sylvatica* seedlings to a combination of four temperature and two CO₂ treatments during their first growing season: gas exchange of leaves and roots. *New Phytologist*, **144**: 437 ~ 454.
- Lewis, J. D., D. Olszyk & D. T. Tingey. 1999. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO₂ and temperature. *Tree Physiology*, **19**: 243 ~ 252.

- Lewis, J.D., M. Lucash, D. Olszyk & D.T. Tingey. 2001. Seasonal patterns of photosynthesis in Douglas fir seedlings during the third and fourth year of exposure to elevated CO₂ and temperature. *Plant, Cell and Environment*, **24**: 539 ~ 548.
- Lin, W. H. (林伟宏), K. Z. Bai (白克智) & T. Y. Kuang (匡廷云). 1999. Effects of elevated CO₂ and high temperature on single leaf and canopy photosynthesis of rice. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, **41**: 624 ~ 628. (in Chinese with English abstract)
- Lin, W.H. (林伟宏). 1998. Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO₂. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **18**: 529 ~ 538. (in Chinese with English abstract)
- Liu, S.R. (刘世荣), Y.X. Jiang (蒋有绪) & Q.S. Guo (郭泉水). 1997. The likely impact of rising atmospheric CO₂ concentration on tree growth and physiology. *Journal of Northeast Forestry University (东北林业大学学报)*, **25** (3): 30 ~ 37. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd, J. & G.D. Farquhar. 1996. The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated CO₂: concentrations and their interactions with soil nutrient status. I. General principles and forest ecosystem. *Functional Ecology*, **10**: 4 ~ 32.
- Long, S.P. 1991. Modifications of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentration: has its importance been understood? *Plant, Cell and Environment*, **14**: 729 ~ 739.
- Morison, J.I.L. & D.W. Lawlor. 1999. Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell and Environment*, **22**: 659 ~ 682.
- Morison, J.I.L. 1998. Stomatal responses to increased atmospheric CO₂. *Journal of Experimental Botany*, **49**: 443 ~ 452.
- Morison, J. I. L. 1996. Global environmental change impacts on crop growth and production in Europe. Implications of global environmental change for crops in Europe. *Aspects of Applied Biology*, **45**: 62 ~ 74.
- Murray, M.B. & R.I. Smith. 1994. Effects of elevated CO₂, nutrition and climatic warming on bud phenology in *Sitka spruce* and their impact on the risk of frost damage. *Tree Physiology*, **14**: 691 ~ 706.
- Osborne, C.P., P.L. Mitchell, J.E. Sheehy & F.I. Woodward. 2000. Modeling the recent historical impacts of atmospheric CO₂ and climate change on Mediterranean vegetation. *Global Change Biology*, **6**: 445 ~ 458.
- Poorter, H. & R.M. Gifford. 1992. A quantitative analysis of dark respiration and carbon content as factors in the growth responses of plants to elevated CO₂. *Australian Journal of Botany*, **40**: 501 ~ 513.
- Rawson, H.M. 1992. Plant responses to temperature under conditions to elevated CO₂. *Australian Journal of Botany*, **40**: 473 ~ 490.
- Ritchie, J.T. & D.S. NeSmith. 1991. Temperature and crop development. In: Hanks, R. J. & J. T. Ritchie eds. *Modeling plant and soil systems*. Madison, WI: American Society of Agronomy. 5 ~ 29.
- Rowland-Bamford, A.J. & S.J. Baker. 1996. Interactions of CO₂ enrichment and temperature on carbohydrate accumulation and partitioning in rice. *Environmental and Experimental Botany*, **36**: 111 ~ 124.
- Sage, R.F. 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: the gas exchange perspective. *Photosynthesis Research*, **39**: 351 ~ 168.
- Schimel, D. & D. Ives. 1996. CO₂ and carbon cycle. In: Houghton, J. T., A. Kattenberg & K. Maskell eds. *Climate change*. Cambridge: Cambridge University Press. 65 ~ 131.
- Stirling, C.M., M.Heddell-Cowie, M.L. Jones, T.W. Ashenden & T.H. Sparks. 1998. Effects of elevated CO₂ and temperature on growth and allometry of five native fast-growing annual species. *New Phytologist*, **140**: 343 ~ 354.
- Taub, D. R., J. R. Seeman & J. S. Coleman. 2000. Growth in elevated CO₂ protects photosynthesis against high-temperature damage. *Plant, Cell and Environment*, **23**: 649 ~ 656.
- Teskey, R.O. 1997. A field-study of the effects of elevated CO₂ on carbon assimilation, stomatal conductance and leaf and branch growth of *Pinus taeda* trees. *Plant, Cell and Environment*, **18**: 565 ~ 573.
- Tissue, D.T., R.B. Thomas & B.R. Strain. 1997. Atmospheric CO₂ enrichment increases growth and photosynthesis of *Pinus taeda*: a four-year experiment in the field. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 1123 ~ 1134.
- Tjoelker, M.G., P.B. Reich & J. Oleksyn. 1999. Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species. *Plant, Cell and Environment*, **22**: 767 ~ 778.
- Usami, T., J. Lee & T. Oikawa. 2001. Interactive effects of increased temperature and CO₂ on the growth of *Quercus myrsinaefolia* saplings. *Plant, Cell and Environment*, **24**: 1007 ~ 1019.
- Wang, K., S. Kellomäki & M. Laitinen. 1995. Effects of needle age, long-term temperature and CO₂ treatment on the photosynthesis of Scots pine. *Tree Physiology*, **15**: 211 ~ 218.
- Wang, W.M. (王为民), C. Wang (王晨), C.J. Li (李春俭) & W.H. Lin (林伟宏). 2000. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on growth of plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica (西北植物学报)*, **20**: 676 ~ 683. (in Chinese with English abstract)
- Xiong, F.S., E. C. Meuller & T. A. Day. 2000. Photosynthetic and respiratory acclimation and growth response of *Antarctic vascular* plants to contrasting temperature regimes. *American Journal of Botany*, **87**: 700 ~ 710.
- Zheng, Z.M. (郑志明), L. J. Yan (严力蛟), J. H. Chen (陈进红), Z.B. Yang (杨治斌) & X.S. Zhou (周祥胜). 1998. CO₂ concentrations and relevant temperature increases and rice yield—a case modeling study in Zhejiang province. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **9**: 79 ~ 83. (in Chinese with English abstract)