

# 森林植物对大气二氧化碳浓度增高的生理生态响应(综述)

赵平

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

## RECENT STUDIES ON PHYSIO-ECOLOGICAL RESPONSE OF FOREST TREES TO ELEVATED ATMOSPHERIC CARBON DIOXIDE

Zhao Ping

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

### 1 问题的产生

大气变化是目前生态领域中的热门话题,而21世纪中期大气中CO<sub>2</sub>浓度的升高及由此引发的温室效应对人类及生物赖以生存的环境和生态系统的影响已引起各国政府、科技界及公众的强烈关注。如何保护全球生态平衡使人类既满足经济发展的需要,又能促进环境、经济与社会的协同发展,已成为现代生态学研究的中心内容。尽管目前还存在一种意见,认为目前的大气变暖并非近世纪以来不断加剧的人类活动所导致的结果,而是大气气候历史变迁的必然规律,人类不必因此而忧心忡忡,但自工业化以来,大气二氧化碳浓度的迅速增加和因此造成的大气变化,经长期研究结果表明已是不可争辩的事实。

据报道,1979年大气的总含碳量估计是 $710 \times 10^9$  t,若以CO<sub>2</sub>在大气中的体积浓度来表示,则是 $335 \mu\text{L}^{-1}$ 。Stuiver<sup>[1]</sup>利用<sup>13</sup>C和<sup>14</sup>C同位素技术,从年轮观测数据中估算1850年(即工业化以前)大气二氧化碳浓度为 $268 \mu\text{L}^{-1}$ 。真正准确地对大气二氧化碳浓度进行长期监测的是在夏威夷的Mauna Loa和南极地球物理观测站所进行的工作,记录显示地球大气CO<sub>2</sub>浓度由1958年的 $314 \mu\text{L}^{-1}$ 上升到1979年的 $335 \mu\text{L}^{-1}$ ,上升了6%。以1850年的地球大气CO<sub>2</sub>浓度 $268 \mu\text{L}^{-1}$ 为基数,1979年比工业化前上升了25%。据Keeling<sup>[2]</sup>的近期研究报道,1988年全球大气的CO<sub>2</sub>平均浓度已达 $349 \mu\text{L}^{-1}$ 。因此,CO<sub>2</sub>是目前大气温室气体浓度最高,增温作用最大的气体<sup>[3]</sup>。

目前还很难估算将来由于人类活动而导致CO<sub>2</sub>向大气释放的速率,若按现时的释放速率推算,从现在起直至化石燃料的耗尽,大约只需200年左右的时间,大气的二氧化碳浓度将是工业化前的12倍<sup>[4]</sup>。不过,由于人们对CO<sub>2</sub>的源与库机理的理解还很不全面,对CO<sub>2</sub>的流向的认识还很肤浅,这种推算或许不够精确。同时,将来人类可能找到新的、能代替目前的化石燃料形式的能源,并开发出更多的生态产品(少污染,少二氧化碳释放)。而且,人们也相信燃料的利用最终不会被耗尽,上述的结局可能不会发生。但如果森林继续被砍伐,土壤层继续被干扰以及经济发展所需的大量建筑材料—水泥(生产水泥的基本化学反应过程是: $\text{CaCO}_3 + \text{O}_2 \rightarrow \text{CaO} + \text{CO}_2$ )迅

中国科学院留学经费择优支持回国工作基金项目。本文曾得到彭少麟研究员审阅,谨此致谢!

1996-01-22 收稿; 1996-09-03 修回

速增加,将会出现高的 $\text{CO}_2$ 释放速率。有学者认为,到下世纪中叶,大气二氧化碳的浓度将是工业化前的2倍<sup>[4]</sup>。

大气二氧化碳浓度的变化自然使人们想起森林生态系统的作用,森林通过植物叶片的光合作用固定大气中的二氧化碳合成有机质,成为大气 $\text{CO}_2$ 的库;同时植物呼吸、森林内枯枝落叶凋落后归还土壤,经土壤动物和微生物的分解,森林土壤里的植物根系所分泌的有机酸使土壤的碳酸盐分解,森林采伐后被人类利用的木材和林产品最终分解等都向大气释放 $\text{CO}_2$ ,形成 $\text{CO}_2$ 的源。正是森林植物在全球碳平衡及潜在的碳储存所扮演的非常重要的角色而成为与全球气候变化密切相关的重要有机体<sup>[5]</sup>。对以上过程的认识是理解整个森林生态系统功能的关键,并可利用其基本生理过程的信息进行模拟和预测。在科学界,当人们确信大气 $\text{CO}_2$ 浓度上升的时候,就已迅速开展有关研究,试图探究大气二氧化碳的倍增对植物生理生态方面所产生的影响。首先是农作物,然后是盆栽树苗作为研究对象,大批的研究成果相继问世。但在众多的有关文献资料里,对森林乔木研究的比例显然较少,尤其是考虑到森林乔木占有巨大的生物量,森林植被占全球陆地生态系统生产力的90%以上<sup>[6]</sup>,因而这种研究工作更显得明显不足。虽然不少学者由于技术上的限制而趋向采用乔木幼苗作为研究对象,但植物的幼苗与成熟树的生物学行为明显不同。如,幼苗与成熟树的生理生态特性的区别表现在叶片气孔导度、光合作用的速率和水分利用效率等<sup>[7]</sup>,把对幼苗的研究结果扩展到成熟树对大气变化的响应必然产生很多问题。正是乔木的形状较大,次生组织的产生较多,分枝多,寿命长而在研究上产生诸多限制,但研究成年树对大气变化的响应更具有意义和收益。因此,有关大气 $\text{CO}_2$ 浓度的倍增对森林乔木的生理生态的影响将成为今后研究的难点和热点。

## 2 研究方法与技术

迄今,已有的研究方法和技术的发展趋向是从人为或非自然的、封闭或半封闭系统逐渐向全自然的、开放的系统过渡,研究对象也是从单株水平、整株大树、到一个群落的水平逐渐升级地发展。以下几种方法是目前较为通用的:

**生长室** 自 $\text{CO}_2$ 研究工作开始,二氧化碳的倍增实验首先是利用温室培养的技术,以乔木幼苗进行试验。随着人工气候生长室的不断改进,整棵成年乔木可以直接栽培于温室内,通过人为控制 $\text{CO}_2$ 浓度及其它环境因素实现其实验目的。该技术发展迅速并被广泛利用,使研究者能设计较大范围的环境条件,亦可平行地利用数个生长室,模拟不同环境因子的结合,每个室的 $\text{CO}_2$ 浓度控制在一定水平。以上技术有一明显的缺陷就是光照强度不足<sup>[9]</sup>。为完善实验手段,有些研究者将生长室建于野外,模拟跟踪周围的环境条件,并设置不同的 $\text{CO}_2$ 浓度水平(与周围相同或者是倍增浓度)<sup>[8]</sup>。然而生长室这种封闭的技术只能用于短期测试,与森林乔木多年生的生物学特性仍有明显的差别。

**开顶式气候生长室技术** 开顶式气候生长室是目前应用最广泛、适于长期 $\text{CO}_2$ 倍增实验的研究技术,其设想源于空气污染对植物影响的研究。它既可适用于植物冠层、盆栽幼苗,也可适用于硕大的乔木。现时还出现侧面开窗的改进型气候生长室。这种技术进一步推广应用到自然条件下,包围部分纯林进行实验。室内的光照条件与周围的自然光条件相似,不出现减弱的现象,

该技术还具有能包括完整的根系的优点。尽管开放式的气候室内的环境因素与周围的差异轻微,但影响最大的是风速,由此不可避免引起的温度和相对湿度的细微差异;另一个难以克服的缺点是CO<sub>2</sub>消耗较大,要满足实验需要,费用会很大。因此,在遥远的实验地推广利用往往受到限制。

**枝条袋技术** 这种技术只考虑部分枝条,因而不受树种的大小和年龄的限制。Barton<sup>[9]</sup>等人直接应用该项技术来研究CO<sub>2</sub>倍增浓度对高大乔木的树冠枝条的影响,获得一些成果。但不少学者对此持有异议,因为以部分枝条的研究结果来代表树冠、整株乔木乃至一个林段缺乏完善的理论基础。操作上,枝条袋是一个开放式的系统,连续不断地供应较高浓度的二氧化碳气体;但在定时测定时自动关闭而形成封闭系统<sup>[10]</sup>,因此在自动控制技术方面要求较高。

**自由空气CO<sub>2</sub>浓度增加系统** 该项技术的出现与发展是与这一领域的研究从个体到群体,从非自然到自然生态系统的发展过程相适应的。这项技术源于对农作物的研究,目前已有不少学者将其扩展到自然林。在一个农作物群落或森林群落里,于垂直和水平空间均匀地设置多点CO<sub>2</sub>供应源或供应系统,通过人工控制CO<sub>2</sub>输出浓度来调节并控制整个生态系统CO<sub>2</sub>达到倍增浓度,进行长期观测研究。尽管由此所得到的研究结果最能反映长期的气候变化对一个完整的森林生态系统的实际影响,但其费用和维修极其昂贵。该系统最大的缺点是易受风的影响,由于是处于自然状况下,风的出现必然耗费大量的CO<sub>2</sub>,并使被控制的CO<sub>2</sub>浓度变得不稳定,因此,林段地理位置的选择十分重要。目前,国际上一些权威研究机构提出设想,拟组织各国的科学家,集中人力和财力,在全球范围内选择有代表性的森林植被,建立数个这种观测系统,进行监测和比较研究<sup>[5]</sup>。

**CO<sub>2</sub>自然源技术** 在地球表面,某些地区由于特殊原因致使该区域的大气二氧化碳浓度比全球大气平均二氧化碳的浓度高,如活火山、热温泉和工业区附近,邻近的森林乔木在此地经历较长时间的高二氧化碳浓度的影响,为研究提供了较理想的自然实验地。将生长于该生境的树种与其它大气条件正常地区的树种进行比较研究,是研究大气变化与植物长期效应的合适途径<sup>[11]</sup>。与第四种研究方法相比较,此方法要求的技术条件低,费用少。考虑到我国的具体国情,在研究经费不充裕的情况下,可考虑采用此方法来开展研究工作。同样地,该技术存在环境CO<sub>2</sub>浓度可控性差的缺点,工业区附近则兼有其他污染气体的干扰。

**年轮学方法** 由于乔木的次生生长形成了不同年份的年轮,可反映历史上大气CO<sub>2</sub>浓度增加的变化过程,并因此产生了一门独特的测定技术。乔木的树干木质部主要是由木纤维组成,木纤维则由多碳高分子链所组成,大气的二氧化碳的变化通过影响植物的生长并在木质部形成时体现出来,通过测定年轮剖面的早材和晚材的密度及整个年轮的宽度,或应用碳同位素技术,建立年代表,估测以往相应的大气二氧化碳的浓度。由于大气CO<sub>2</sub>平均浓度是逐渐和缓慢地升高。年轮特征上的差异要在较长的时间尺度上才能反映出来。该技术只能用来对大气CO<sub>2</sub>的变化作间接的解释,加上年轮上的差异不但是大气CO<sub>2</sub>浓度变化的结果,同时也是光照、温度、水条件等因素的综合反映,该方法的应用会产生一些源于非相关因子作用的结果。

### 3 研究近况

#### 3.1 光合作用

大多数学者认为二氧化碳是自然森林生态系统的植物生长和生产力的限制因子<sup>[4]</sup>。大气CO<sub>2</sub>

浓度的上升对森林乔木最直接最迅速的影响是植物的光合作用。理论上,正常的大气二氧化碳浓度对植物光合作用而言还是处于一种未饱和状态,CO<sub>2</sub>浓度的倍增自然会刺激植物增加光合速率,提高光合产量。这已被许多短期的实验所证实<sup>[12]</sup>。至于长期的CO<sub>2</sub>浓度倍增的影响,有关的研究不多,所以我们的了解并不很完整<sup>[5]</sup>。对此,有些学者提出将光合作用与源-库理论相联系<sup>[13]</sup>。目前较为流行的一种看法是:环境CO<sub>2</sub>浓度上升引起光合作用的正效应,促使植物增加碳水化合物,植物对此的反应不尽相同,完全取决于植物的储存能力,一些植物种类由于它们固有的遗传特性,对CO<sub>2</sub>的浓度倍增的响应是增加储存器官的数目与大小<sup>[8]</sup>,如增加叶量,根系的伸长,提高细根的周转率。尤其是后一种现象,可以通过盆栽实验得以证明。若盆的体积小,根系生长空间有限,植物光合作用对CO<sub>2</sub>倍增浓度的正反应不显示出来<sup>[14]</sup>。而另一些植物也是遗传上所决定的固有生长模式,对大气CO<sub>2</sub>浓度倍增采取逐渐适应的驯化策略<sup>[15]</sup>,其光合生产力并不明显提高。

植物光合作用的驯化是一些学者根据植物在长期高二氧化碳的影响下,植物叶片的光合速率低于普通空气下的叶片的现象提出的论点。典型的例子是通过研究A-Ci(A:光合速率,Ci:叶肉细胞胞间二氧化碳浓度)响应曲线而得出的结果,刚刚处于高二氧化碳浓度的植物或植物在生长的早期,植物的光合速率或许随周围的二氧化碳浓度升高而有所提升,但处于长期的高二氧化碳浓度下,植物的光合强度并不增强,而且还会出现下调的现象,也就是说A-Ci曲线的斜率下降。A-Ci响应曲线的原初斜率与RuBP羧化-氧化酶的活动有关,斜率变小显示该酶的含量减少或活性下降。还有一些学者对植物光合作用的驯化现象作进一步的研究,认为是叶片内过多的碳水化合物的积累和与无机磷调节机制相关联的反馈抑制的结果,因为磷是光合链的许多能量载体、酶及还原剂的组成成分,磷的缺乏无助于植物光合作用的增加。有些学者的研究结果则得出相反的结论,如韦彩妙、林植芳等研究分别在CO<sub>2</sub>浓度为700 μL<sup>-1</sup>和350 μL<sup>-1</sup>条件下两种亚热带树苗的光合作用,70多天以后,高二氧化碳浓度下的树苗的叶片光合速率提高79-95%,没有出现光合速率下调的现象,并认为光合速率的提高是非气孔因子导致的结果,因为在高二氧化碳下两种树苗叶气孔导度下降13-20%<sup>[16]</sup>。对植物的光合的驯化现象,我国学者许大全曾作过较为详尽的论述,他从反馈抑制、RubisCO活性、气孔导度和暗呼吸速率等多种角度进行探讨<sup>[17]</sup>。总而言之,由于研究得还不够,尤其是森林植物有关这方面的研究报道非常少,我们对乔木叶片光合作用的驯化过程的了解还很有限<sup>[5,18,19]</sup>。

### 3.2 呼吸作用

大气CO<sub>2</sub>浓度倍增的条件下乔木的呼吸变化是影响整个植株碳平衡的一个很重要的因子。有关的最新研究结果指出,通过光合作用被固定的碳有一半被呼吸所消耗掉<sup>[20]</sup>。经典的植物生理学理论认为,CO<sub>2</sub>浓度的增加,会对呼吸产生抑制作用,尤其是对维持呼吸的抑制更明显。我们讨论的大气CO<sub>2</sub>倍增浓度,是否已对植物的呼吸产生抑制,其规律性如何,仍不够清楚。最新的零星研究结果显示,在很多情况下,大气CO<sub>2</sub>倍增浓度使乔木的呼吸下降<sup>[21]</sup>,原因是CO<sub>2</sub>浓度的上升促进光合作用而增加碳水化合物,消耗所储存的N元素,从而引起维持呼吸的下降。这种观点有待进一步验证。

### 3.3 土壤营养成分的限制作用

大气  $\text{CO}_2$  浓度的上升对植物的生长与土壤营养资源的关系一直是这个领域争论的焦点。现在大多数学者接受这样一种观点,即生长于  $\text{CO}_2$  倍增浓度下的植物,它们的叶片及其它器官的含 N 量比在正常大气  $\text{CO}_2$  浓度条件下生长的植物要低,而且,这种反应与土壤氮的有效性关系不大。这种看法验证了 Field 和 Moorney<sup>[22]</sup> 早些时候提出的假设:植物通过分配 N 元素维系光合作用与非光合作用之间的平衡而达到充分利用资源的目的。如果土壤 N 源和其它营养成分不亏缺,比如盆栽实验中增加营养肥料的施用,植物对  $\text{CO}_2$  的倍增浓度往往是正反应,在这种情况下植物对资源不产生竞争或竞争不激烈;反之,当森林群落的土壤营养状况比较贫瘠,群落内个体之间的竞争则异常激烈, $\text{CO}_2$  倍增对森林群落生长与发育或许不显示明显的正效应。许多研究结果发现, $\text{CO}_2$  浓度的升高促使森林植物偏向于诱发根系的储存而不是枝条储存<sup>[23,24]</sup>。这样,额外的光合产物被输向根系,使之生长和扩展,以获得更多的矿物营养,这是森林植物在二氧化碳倍增和土壤营养不足的条件下的主动适应。

$\text{CO}_2$  倍增对植物的另一种影响是促使植物的根瘤菌增加固氮量,许多研究结果指出在  $1000 \mu\text{l L}^{-1}$  左右的二氧化碳条件下,氮素还原明显提高<sup>[45]</sup>。人们普遍认为,根瘤固氮量的增加得益于光合作用增强,较多可利用的碳水化合物促进根瘤和根瘤菌的生长。反过来,根瘤为寄主供应所需的氮素营养,有利于植物的枝条和根系生长。这方面的研究为我们提供非常有现实意义的理论根据,华南丘陵地区存在大面积的退化生态系统(亚热带草坡),有关科研机构在该地区已开展大规模的植被恢复工作,在生态条件较恶劣的草坡重建森林生态系统,并选择豆科固氮速生乔木作为先锋树种<sup>[25]</sup>。该地区是我国目前经济发展最快的地区,区域大气二氧化碳浓度增加不可避免,选择固氮种类作为群落的先锋树种,利于促进植物生长,增加群落生物量和加快先锋群落成熟的速度。

### 3.4 植物的水分关系

$\text{CO}_2$  浓度的倍增会引起植物叶片气孔导度下降,有人发现  $\text{CO}_2$  上升导致叶面气孔密度下降<sup>[26]</sup>;另一些学者则认为叶片气孔导度的下降并非是气孔密度下降所致,而是气孔本身开度变小。无论是哪种意见, $\text{CO}_2$  倍增的长期影响,必然引起植物在形态结构上的相应调整,如果气孔导度不发生变化,由于  $\text{CO}_2$  的升高是有利于提高光合速率的,以瞬时光合速率和蒸腾速率的比值来表示的植物水分利用率就会上升;若气孔导度下降,蒸腾速率受到抑制,蒸腾失水减少,而二氧化碳浓度的升高所引起的气孔导度的下降并未导致叶片细胞胞间的  $\text{CO}_2$  浓度减少,对光合速率影响不大,所以植物的水分利用率依然上升。从众多的研究结果中似乎可以看出:生长于高浓度  $\text{CO}_2$  条件下的植物可以在一定程度上补偿水分逆境。如果这一结论得到证实并适合于群体水平,那么一些缺水地区,如我国的西北和华北,大气  $\text{CO}_2$  倍增可能会减缓干旱对植物产生的胁迫。然而,由于在高二氧化碳下植物生长加速和叶面积增加,可能使单株和群体的总耗水量不变,甚至增多,对此仍有待进一步研究。

### 3.5 生理生态模型的研究

直接测定植物在大气  $\text{CO}_2$  倍增的条件下的光合作用、呼吸作用和水分利用率等生理生态指标固然重要,更为重要的是建立这些反应的生理生态分析模型,以便对影响这些受光强度、温度、

CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub> 浓度及水和 N 的有效性控制的生理过程的大量因素进行预测, 并期望能预测未来气候条件下植物的响应。目前已有大量文献涉及植物叶片能量交换、光合和呼吸作用的模型<sup>[4]</sup>。我国学者利用这些模型, 进行改进并做了大量的前期研究工作。如项斌<sup>[27]</sup>等采用国际上广泛使用的 Farquhar & Caemmerer 光合作用分析模型, 结合气孔导度的经验公式和蒸腾方程, 经修改简化后建立紫花苜蓿的叶片生理生态模型。模拟结果发现 CO<sub>2</sub> 倍增条件下, 最大光能转化效率和光饱和时的电子传递效率提高, 说明叶同化组织内部的光能转换、电子传递、酶促反应等一系列微观过程加快。这个简单模型可预测 CO<sub>2</sub> 倍增和一组环境变量下, 紫花苜蓿光合作用、气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率的变化, 并能结合气象数据和相关个体或群体参数使该模型升级。但目前仍缺少模拟一个林段对大气二氧化碳倍增的生态模型的有关研究。

#### 4 小结

纵观 CO<sub>2</sub> 倍增对森林植物生理生态影响的研究近况, 不难发现, 个体水平的研究较为深入, 在理论上已解决某些机理性的问题, 探索出一些可行的研究方法, 并提出将来面临的一些难题。就森林生态系统而言, 研究工作虽然有开展, 但受技术上及研究对象复杂性的制约, 许多研究只是初步的, 得出的结论也只能对个别现象作间接的解释。笔者认为, 要真正了解大气二氧化碳的倍增对森林植物产生的影响, 以及了解森林植物对缓冲大气 CO<sub>2</sub> 上升的作用, 有必要进行大面积、长期的连续观测研究, 因为多年生的森林乔木的生长往往经历大气缓慢变化的整个过程, 而阶段性的研究结果局限性很大。另外, 有必要在一个完整的森林生态系统中检测碳的流通量, 因为很多实验结果出现群落的净碳吸收与现存的生物量的差异, 所以要通过研究剩余碳的流向最终才能了解系统的碳分配特点, 建立碳积累的分配模型。

正如上面所指出的, 从已有的、有限的短期研究结果很难推断出森林生态系统对大气 CO<sub>2</sub> 倍增浓度的实际响应。因此, 将来的研究应着重于: 以选择小规模成熟林段为主要研究对象; 方法上宜尽量采用二氧化碳自然源技术; 研究森林内二氧化碳动态, 系统内碳的流向, 建立流向模型; 研究森林内碳流动与其它营养成分循环的关系; 研究森林的种类组成及树种的多样性在森林对二氧化碳倍增的响应中所起的作用。

#### 参考文献

- 1 Stuiver M. Atmospheric carbon dioxide in the 19th century. *Science*, 1978, 202:1109
- 2 Keeling C D et al. Three-dimensional model of atmospheric CO<sub>2</sub> transport based on observed winds: Analysis of observational data. *Geophysical Monographs of the American Geophysical Union*. 1989, 55:165-236
- 3 叶笃正. 中国的全球变化预研究. 北京: 气象出版社, 1992, 1-22
- 4 Gates D M et al. Ecophysiological effects of changing atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series, Vol. 12D, 1982, 504-506
- 5 Ceulemans R et al. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plants. *Tansley Review*, No. 71, *New Phytol*, 1994, 127:425-446
- 6 Medina E et al. Productivity of tropical forests and tropical woodlands. *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series, Vol. 12D, 1982, 281-304

- 7 Donovan L A et al. Ecophysiological differences among juvenile and reproductive plants of several woody species. *Oecologia*, 1991, 86:594-597
- 8 Overdieck D. Erhoehte CO<sub>2</sub>-konzentration und Wachstum junger Buchen. *Verhandlungen der Gesellschaft Fuer Oekologie*, 1993b, 22:432-438
- 9 Barton C V M et al. A branch bag and CO<sub>2</sub> control system for long-term CO<sub>2</sub> enrichment of mature Sitka spruce. *Plant Cell Environ*, 1993, 16:1139-1148
- 10 Dufrene E et al. A branch bag technique for simultaneous CO<sub>2</sub> enrichment and assimilation measurements on beech. *Plant Cell Environ*, 1993, 16:1131-1138
- 11 Miglietta F et al. Natural CO<sub>2</sub> springs in Italy: a resource for examining long-term response of vegetation to rising atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Plant Cell Environ*, 1993, 16:873-878
- 12 Farquhar G D et al. A biochemical model of CO<sub>2</sub> photosynthetic assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 1980, 149:78-80
- 13 Stitt M. Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant Cell Environ*, 1991, 14:741-762
- 14 Thomas R B et al. Root restriction as a factor in photosynthetic acclimation of cotton seedlings grown in elevated carbon dioxide. *Oecologia*, 1991, 88:415-421
- 15 Mousseau M et al. Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in sweet chestnut seedlings. *Plant Cell Environ*, 1989, 12:927-934
- 16 韦彩妙等. 提高 CO<sub>2</sub> 浓度对两种亚热带树苗光合作用的影响. *植物学报*, 1996, 38(2):123-130
- 17 许大全. 光合作用及有关过程对长期 CO<sub>2</sub> 浓度的响应. *植物生理学通讯*, 1994, 30(2):81-87
- 18 Long S P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations: has its importance been underestimated? *Plant Cell Environ*, 1991, 14:729-739
- 19 Yalle S et al. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol*, 1989, 90:1473-1477
- 20 Amthor J S. Respiration in future higher-CO<sub>2</sub> world. *Plant Cell Environment*, 1991, 14:13-20
- 21 Ziska L H et al. Inhibition of whole plant respiration by elevated CO<sub>2</sub> as modified by growth temperature. *Physiol Plant*, 1993, 87:459-466
- 22 Feild C et al. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, 23:433-446
- 23 Rogers H H et al. Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Cell Environ*, 1992, 15: 749-752
- 24 刘世荣. 云杉(*Picea sitchensis*)幼苗对大气 CO<sub>2</sub> 浓度增加和氮素供应的长期反应—生长、生物量分配和生理生态. 走向 21 世纪的中国生态学. 中国生态学会第 5 届全国代表大会暨学术讨论会论文集, 1995, 221-222
- 25 余作岳. 广东南亚热带丘陵草坡退化生态系统的植被恢复及优化模式探讨. 热带亚热带森林生态系统研究, 第 7 集, 1990, 1-11
- 26 Woodward F L et al. The responses of stomatal density to CO<sub>2</sub> partial pressure. *J Exp Bot*, 1988, 39:1771-1781
- 27 项斌等. CO<sub>2</sub> 倍增下植物生态生理模型的研究. 走向 21 世纪的中国生态学. 中国生态学会第 5 届全国代表大会暨学术讨论会论文集, 1995, 218-219