

大气二氧化碳浓度增高与植物水分利用效率(综述)

温达志

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

RECENT STUDIES ON PLANT WATER USE EFFICIENCY UNDER ELEVATED ATMOSPHERIC CONCENTRATIONS OF CARBON DIOXIDE

Wen Dazhi

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

自工业革命以来, 人类消费大量煤炭和石油等矿物燃料使大气层 CO₂等温室气体的浓度在不断上升, 大气层截获更多的太阳辐射, 导致地球变暖。虽然有报告指出, 将来全球气候变暖不会像预测的那么严重, 结果也不会是全世界一样, 地球变暖是人为原因还是自然现象的争议也很多, 但越来越多的研究结果证明, 人类活动导致全球变暖的现象确实存在, CO₂等温室气体的大量排放最终将造成气温和雨量的变化, 海平面上升和冰川后退, 并影响全球的作物产量和植被生产力。

大气 CO₂浓度的增高对作物和植被的影响以及绿色植物在吸收 CO₂、延缓地球变暖中所发挥的重要作用已经引起科学家们的浓厚兴趣和广泛关注。世界上很多国家相继开展研究工作, 尤其在植物光合、蒸腾、生长、产物分配、水分利用和生产力等研究领域已取得长足进展。本文重点综述 CO₂浓度的增高对植物水分利用效率的影响及相关的过程、长期效应和短期效应, 单叶、单株、冠层或群落水平上的差异, 以及在提高 CO₂浓度下植物水分利用效率与光照、温度、水分和养分状况等其它环境因子之间的相互关系。

1 植物水分利用效率的涵义

植物水分利用效率(Water use efficiency, WUE)这一术语已被广泛应用, 有以下不同涵义^[1]:

- ① 水文学家定义 WUE 为植物蒸发、蒸腾和植物本身生长所耗水分之和与土壤中可被植物利用水分的比值;
- ② 灌溉工程专家定义 WUE 为植物根层水分增量与灌溉水总量的比值;
- ③ 农学家常常以测定较长的生长期内植物收获部分或全部干物质产量与蒸腾耗水总量的比值来表示 WUE;
- ④ 植物生理学家则通过测定植物的瞬时蒸腾效率(Instantaneous transpiration efficiency, ITE)即同化速率(Assimilation, A)与蒸腾速率(Transpiration, E)的比值(A/E)来表示 WUE。然而通过 ITE 得到的 WUE 只代表某一特定时间内植物部分叶片的行为, 很难根据部分叶片上的测定结果推算整株植物的 WUE, 而且 A 与 E 可能随时间、生长季节和外界环境条件的变化而改变。因此在研究较长时间和大尺度范围内如种群或群落水平上的 WUE, 定义③较能真实地反映植物对水分的利用情况。尽管如此, 由于 A 和 E 的值容易测定, 并且能瞬时反映植物对外在环境

的变化,因此多数文献报道的 WUE 仍然是瞬时测定的 A/E 值。如未指明,本文引用的 WUE 均为 A/E 值。

2 CO₂浓度增高与植物水分利用效率

CO₂浓度的增高可通过以下三条途径来提高植物叶片的 WUE: ① 提高同化作用 A, ② 降低叶片气孔导度而减少蒸腾 E, ③ A 和 E 的综合效应。以项斌等人的实验结果为证,紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 的表观光合速率在 CO₂浓度倍增(700 μmol mol⁻¹) 时比在大气正常浓度(350 μmol mol⁻¹) 下提高 18.7%, 气孔导度下降 2%, 蒸腾速率减少 2.7%, 水分利用效率则提高了 30.1%^[2]; 500 μL L⁻¹ CO₂浓度下生长的裂壳锥 (*Castanopsis fissa*) 和荷木 (*Schima superba*) 的净光合速率比在 350 μL L⁻¹条件下分别提高了 79% 和 95%, 气孔导度分别降低了 13% 和 20%^[3]。关于 CO₂浓度影响植物同化作用的机理有大量的文献报道,这里仅作简要叙述: ① CO₂浓度增加能激活光合羧化酶 Rubisco, 使活性状态酶的数量迅速增加, ② CO₂是 Rubisco 酶的作用底物, 高 CO₂浓度能加速羧化反应, ③ CO₂浓度增加提高了 CO₂/O₂, 从而降低光呼吸消耗带来的损失。关于 CO₂浓度的增高如何降低气孔导度和减少蒸腾将在第 3 节中详细讨论。

Eamus^[1]对控制实验条件下提高 CO₂浓度对植物 WUE(A/E) 的影响状况作了总结。19 种试验植物中有 15 种在 CO₂浓度 525–700 μmol mol⁻¹, 甚至 1000 μmol mol⁻¹下的 WUE 得到提高, 包括南烛属植物 (*Lyonia mariana*)、黑麦草 (*Lolium perenne*)、杨树 (*Populus euramericana*)、胶皮枫香 (*Liquidambar styraciflua*)、短叶松 (*Pinus echinata*)、辐射松 (*Pinus radiata*) 和花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 等; 少数植物如须芒草 (*Andropogon virginicus*) 和火炬松 (*Pinus taeda*) 的 WUE 在浓度为 525–675 μmol mol⁻¹时仍然保持不变, 且不受土壤供水状况的影响; 也有一植物 (*Trichospermum mexicanum*) 的 WUE 在浓度为 525 μmol mol⁻¹时得到提高, 700 μmol mol⁻¹时反而下降。这些差异可能与植物种类本身特性的不同、植物所能承受的最适 CO₂浓度范围以及其它控制环境因子有关。同样, 整株植物的 WUE 也可能因 CO₂浓度的提高而增加或保持不变, 甚至减少。Kimball 等^[4]的实验结果发现, CO₂的加倍使蒸腾下降 34%, 植物生长量约增加 30%, 由此推测单株植物的 WUE 可能提高 70–100%。这一结果表明 CO₂浓度增加导致植物 WUE 增加并不完全因为叶片气孔导度的降低, 因为 CO₂浓度增加使 WUE 增加的部分高于植物蒸腾减少的数值, 差额部分应归于植物同化作用(A)和植物生长得到增强所致。后来 Gaudillere 等^[5,6]观察到的实验结果则与 Kimball 等人的报道相矛盾, 即 CO₂浓度的增加提高了单位叶面积上的 ITE, 整株植物的 WUE 则保持不变^[5,6]。这可能因为高 CO₂浓度下植物叶面积的提高使叶片间相互遮掩, 呼吸作用消耗同化产物的增加可能抵消或部分抵消因光合作用增强而带来的正效应, 也可能因为较长时间暴露于高 CO₂浓度下的植物对 CO₂浓度产生了适应, 高 CO₂浓度对植物生长的刺激作用开始慢慢消失。

作物冠层或群落的 WUE 通常定义为生产每克干物质所消耗的水分总量, 包括直接从土壤中蒸发部分。虽然土壤水分蒸发不受气孔的控制, 但可通过影响作物的生长发育进程如冠层叶面积指数的变化间接受 CO₂浓度的影响。土壤水分消耗主要取决于蒸发能和表层土壤水分含量, 与冠层温

度、蒸腾速率、冠层郁闭度、土温密切相关, 而且因子之间的交互作用极为复杂, 很难得到 CO₂ 浓度变化对任一单因子的影响结果, 因此作物冠层或群体 WUE 的研究比单叶和单株水平要复杂得多。较早时期的研究表明, CO₂ 浓度增加使作物冠层 WUE 提高的幅度要低于单叶和单株水平上的 WUE。在温湿度受控制的环境条件下 CO₂ 浓度的加倍使成熟小麦种群冠层 WUE 提高 33%, 而同样条件下生长的单株未成熟小麦的 WUE 则增加 80% 左右^[7]。这一结果表明 CO₂ 浓度下 WUE 受植物发育进程的影响。单株具有较大的边界, 而冠层中的个体则彼此相嵌连接, 生长早期植物冠层稀疏有利于更多的太阳辐射进入冠层内部, CO₂ 浓度增加使植物物质积累得以最大程度地增加, 而生长中后期冠层渐渐郁闭, 下部和内部叶片接收到的太阳辐射为有限, 成为以消耗为主的器官, 从而削弱 CO₂ 浓度增加带来的正效应。

有关群落和生态系统对 CO₂ 浓度增加的响应 Woodward 等^[8]也作过综合报道。一个群落至少包括 2 个或 2 个以上的种。因此, 在群落或更大尺度范围上来研究植物对 CO₂ 浓度增高的响应十分复杂, 研究资料也十分有限, 而且局限于灌木草丛。然而, 在全球陆地生态系统中森林植被拥有庞大的生物量和生产力, 在全球气候变化中森林比灌木草丛起的作用大得多, 但在野外建造几个(试验重复)大的生长箱来研究某森林代表片段对 CO₂ 浓度的响应又十分困难、昂贵。叶片的光合速率在较短时间(3-4 周)内对高浓度 CO₂ 可能产生一定的响应, 但就整个森林群落而言, 所需的时间要长得多, 几年乃至数十年, 需要测定众多功能参数, 如 C 固定、分配与消耗, C、H₂O 循环, 水分循环以及他们间的相互关系, 群落优势植物与昆虫、土壤动物、分解微生物之间的协同作用等来反映群落对高 CO₂ 浓度变化的响应。因此, 有些研究者通过卫星遥感来研究群落或生态系统与大气 CO₂ 的交换, 植物冠层光合与呼吸对 CO₂ 的吸收与释放, 所得到的结果表明, 流入生态系统的 CO₂ 确实存在季节变化, 而且这种变化与大气中 CO₂ 浓度的季节变化一致。基于此, 研究者也试图通过测定生态系统内外 CO₂ 流量的变化来预测生态系统上空 CO₂ 浓度的月(或年)变化。此外, 也有研究者借助树木年代学的手段来拟合、推测不同时期大气 CO₂ 浓度的状况。有资料证实北美洲大气 CO₂ 浓度的年变化与树木年轮年生长宽度的差异非常吻合。

有关作物冠层或群落水分利用效率的研究曾出现过很多模型。较早期的模型侧重冠层的光合作用^[9], 扩展后的模型把植被与土壤界面之间的能量平衡包括在内^[10]。Goudriaan 等运用前一模型测得 CO₂ 浓度增加 30% 的条件下, C₃、C₄ 植物的 WUE 分别提高了 23% 和 16%, 运用后一模型测得 CO₂ 浓度加倍使 C₃、C₄ 植物的 WUE 分别提高了 35% 和 72%, 遗憾的是两种模型都没有明确表达土壤水分的蒸发。Morison^[11]运用适合稀疏冠层的 Penman-Monteith 方程来研究作物冠层的 WUE, 并且把植被层面与土壤界面之间的能量分配、土壤界面与大气层间的水汽阻力等影响因素都考虑在内, 模拟结果表明植被层气孔阻力增加 60% 是由于 CO₂ 浓度的倍增对植被蒸发、土壤水分蒸发的影响所致。稍后他在总结过去工作的基础上提出在 24 h 内作物或整个植被的水分利用效率 W^D 可以表达为^[12]:

$$W^D = \frac{\int P_n - R_1 - R_d}{\int T_p + T_d + E}$$

R₁、R_d 分别为植物非光合组织的光呼吸和暗呼吸, T_d 为夜间蒸腾总量, E 为土壤或其它介质的日蒸发量, $\int P_n$ 和 $\int T_p$ 分别为白天植物叶片净光合速率和蒸腾速率的积分和, W^D 取决于这些

因子随时间的变化,直接或间接受 CO_2 浓度的影响。

3 CO_2 浓度增高与气孔响应

气孔是控制水分和气体交换的通道。多数研究资料表明, CO_2 浓度增加可降低叶片的气孔导度,使蒸腾速率下降,光合作用增强,从而改变植物 WUE。大气 CO_2 浓度与气孔导度的这一负相关关系曾经被假设为大气 CO_2 浓度对叶片内 CO_2 浓度的影响所致,即叶片内部 CO_2 浓度的增加直接引起气孔的关闭。然而,并非所有植物的气孔对 CO_2 浓度的变化皆有相似的响应。白栎 (*Quercus alba*)和北美鹅掌楸 (*Liriodendron tulipifera*)叶片的气孔导度对 CO_2 浓度增高的响应就不明显^[13], 疣皮桦 (*Betula pendula*)和西喀特云杉 (*Picea sitchensis*)叶片气孔的响应能力反而减弱^[1], 提示气孔对高浓度 CO_2 存在某种适应的可能性。

气孔对 CO_2 浓度的响应受植物本身的生物学特性和外界环境因素的影响,如光照增强可减弱或增强气孔对 CO_2 的响应能力。Morison 等观察到鸭跖草 (*Commelina communis*)叶片气孔对 CO_2 浓度的响应在低光照下最为敏感。 CO_2 浓度提高也能降低某些植物如辐射松 (*Pinus radiata*)的气孔对叶内外蒸气压差 (VPD)的响应能力,同样控制条件下的黑山毛榉 (*Nothofagus fusca*)则不受影响。此外,气孔运动还受植物激素的影响。脱落酸能降低气孔导度,增强气孔对叶内 CO_2 浓度的响应能力。高 CO_2 浓度下吲哚乙酸能抑制气孔关闭,从而增加叶内 CO_2 浓度。

关于 CO_2 浓度对气孔运动的作用机理尚不完全清楚。较早期的研究认为,叶内要有浓度足够高的 CO_2 用于生产足够数量的苹果酸来维持气孔的开张,低于这一浓度气孔的开张程度就达不到最大。后来有人提出, CO_2 可以通过调节光合磷酸化和氧化磷酸化过程来影响 ATP 的水平,从而作用于保卫细胞来控制气孔的启闭,或 CO_2 直接作用于保卫细胞原生质体中的 H^+ 泵。也有研究者认为,叶细胞间隙 CO_2 浓度变化引起 pH 值发生相应的变化从而控制保卫细胞内不溶性化合物(淀粉)和可溶性化合物(糖或糖磷酸脂)在酶作用下相互转化来调节气孔的启闭。

高 CO_2 浓度下植物同化作用的增强和蒸腾失水的减少不一定完全归结于气孔导度的下降,也可能由气孔密度的变化引起。Woodward^[14]提出气孔密度随 CO_2 浓度增加而减少的假设,并得到证实。在他研究的几种温带硬叶树标本时发现欧亚槭 (*Acer pseudoplatanus*)和欧洲小青冈 (*Fagus sylvatica*)叶片的气孔密度在过去 200 年间平均减少了 40%,从而断定这 2 个现存种比工业化前的相应种具有更高的 WUE。他还认为,气孔密度的减少与气孔指数(气孔与表皮细胞的比例)的下降有关,因而推测 CO_2 浓度最初影响气孔的形成,而不是单一地影响叶片的扩展。这一推断得到 Paoletti 等人的支持^[15]。基于叶片气孔密度与大气 CO_2 浓度之间的这种特定关系,有些研究者试图通过它来了解远古时期植物叶片气孔密度的状况^[16],或通过分析叶片气孔密度的变化来了解过去 CO_2 浓度的变化^[17]。

4 其它环境因子

4.1 水分状况

干旱是最常研究的环境胁迫因子之一。 CO_2 浓度增加,植物蒸腾失水减少,植物保水能力增

强, 在干旱环境中表现更为显著。Idso^[18]观察到在干旱胁迫中高浓度 CO₂(640 μmol mol⁻¹) 条件下生长的某些 C₃、C₄和 CAM 植物比正常浓度下生长的能维持更长时期的生理功能。Conroy 等^[19]把高 CO₂浓度下向日葵叶片的这种抗旱能力归于原生质的渗透调节和气孔的关闭, Nijs 等^[20]认为 CO₂浓度增高使叶片气孔导度下降, 从而减少蒸腾失水。然而 Beadle 等人^[21]观察到相反的结果, 发现在水分状况良好、正常大气 CO₂浓度下生长的西喀特云杉(*Picea sitchensis*) 针叶的气孔导度与 CO₂浓度呈轻微的负相关, 在水分胁迫条件下则呈轻微的正相关。

在水分受限制的环境中, CO₂浓度增加可能使植物对干旱胁迫得到缓和。Guehl 等^[22]发现海岸松(*Pinus pinaster*) 无论是在干旱还是在水分良好的环境中, CO₂浓度的增高会明显降低叶片气孔对水汽的导度和极大地提高 WUE, 从而使植物对水分的需求量减少。由此他们推测在高 CO₂浓度下生长的植物比低 CO₂浓度下的同类植物能更好地补偿水分胁迫。

CO₂浓度增加还可通过影响植物发育进程如叶片的生长来调节植物的 WUE。CO₂浓度增加能大大降低须芒草属的 *Andropogon virginicus* 的蒸腾速率, 叶面积基本不受影响, 且与水分状况无关, 而紫菀属的 *Aster pilosus* 的叶面积则仅仅在水分状况良好的条件下随 CO₂浓度的增高而提高, 而蒸腾速率却可能保持不变, 甚至下降^[23]。显然, 水分状况能改变 CO₂浓度增高对植物生长、蒸腾的影响, 从而间接影响 WUE, 且因种类的不同而异。

4.2 养分状况

养分缺乏常常促使生物量向地下部分分配。然而, 在不受养分限制的条件下, CO₂浓度增高常常导致生物量增加, 高营养条件使生物量的积累达到最大, 并间接影响植物的水分利用效率^[24]。地下与地上部分的比例(根冠比)则依植物种类和实验条件的不同而异。700 ppm CO₂浓度下生长 9 周的紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)^[25]、500 ppm CO₂浓度下生长 3 个月的黧蒴(*Castanopsis fissa*)和荷木(*Schima superba*)^[26]的生物量明显比正常浓度下的高, 紫花苜蓿根冠比下降, 与黧蒴、荷木及其它一些实验记载不一致。作者把这一现象解释为紫花苜蓿为深根作物, 盆栽使根系生长受到限制^[25]。一般来说, 木本植物通常生长在营养不良的森林土壤中, 但 CO₂浓度增加对木本植物的生长同样可能产生积极效应, 高营养条件下这种效应可能会加强。Field 等^[27]提出, 植物可通过 N 的分配来维持光合与非光合过程之间的平衡, 从而最大程度地利用营养源和碳源。另一方面, CO₂浓度的变化能调节植物的 C、N 分配。高浓度 CO₂能提高地上部分^[25]或叶^[26]的 C/N, 降低地下部分的 C/N^[25]。Ceulemans 等^[24]对不同试验环境下 CO₂浓度增加对木本植物的光合作用、叶面积、生物量、根冠比和水分利用效率的影响作了较为全面的总结。尽管生长环境(生长箱、温室、开顶或半开顶气罩、盆栽或自然生长)、试验条件(全光或部分光照, 干、湿泥炭土或混合土, 高营养或低营养)和试验材料(种苗、幼树、根切苗、截枝)等各异的来说, 高 CO₂浓度下生长的落叶阔叶树生物量的增长大于针叶树, 阔叶树的光合作用增幅通常也高于针叶树; 除欧洲栗(*Castanea sativa*)和北美鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera*)外, 其它被测树种的叶面积因 CO₂浓度的增高而增加, 高营养条件下达到最大; 多数树种的 WUE 因 CO₂浓度的增加而提高, 高营养条件下的效果更为显著, 但也有少数几个种的 WUE 对 CO₂浓度增加的反应不明显, 如荨麻科的 *Cecropia obtusifolia*, 豆科的 *Senna multijuga* 和椴树科的 *Trichospermum mexicanum*。

4.3 温度和光照

每种植物的生长都有其最适温度范围,若超出这一范围,CO₂浓度增加对植物生长可能带来负效应。Idso等^[28,29]发现并证实,CO₂浓度增加对胡萝卜(*Daucus carota*)、萝卜(*Raphanus sativa*)和陆地棉(*Gossypium hirsutum*)的生长有刺激作用,而且这种作用与大气CO₂浓度成正线性关系,但当温度低于18.5℃(*D. carota*)或低于11-12℃(*R. sativa*)时CO₂浓度增加使植物的生长保持不变甚至下降。尽管这些临界温度是由研究者确定,带有一定的主观性,但研究结果仍然反映适应于低温环境的植物生长对高CO₂浓度反应不明显的可能性。Tissue等^[30]在研究阿拉斯加高原草丛植物*Eriophorum vaginatum*时得到类似的结果。有的研究者^[31,32]认为,低于某一温度时植物叶片磷酸脂的更新受阻,同化作用受到限制。此外,气温和叶温的变化幅度并不完全一致。Campbell等人^[33]观察到CO₂浓度增加,大豆冠层的同化作用确实得到提高,但当气温增加10℃时,大豆冠层叶温则仅增加4℃。出现这一差异的原因是因为气温的增加提高了冠层的蒸腾和蒸发,从而使叶片部分地得到冷却。两种CO₂浓度处理的大豆叶片温度的变化不存在显著差异的实验结果提示不同处理条件下大豆冠层的蒸腾速率的差异也不显著,但高CO₂浓度下大豆冠层的同化速率却明显提高。因此,他们推测,在增加气温的同时CO₂浓度的增高仍然提高了大豆冠层的WUE。另外,在以定义③来表征植物的WUE时,土壤水分蒸发是水分消耗的重要组成部分,受气温和CO₂浓度的影响。Shuttleworth等^[34]的实验结果发现尽管CO₂浓度的增加能减少植被蒸腾,但土壤蒸发则提高了,植物的WUE反而下降,因为土壤水蒸发损失是非生产性消耗,对物质的生产丝毫没有贡献。

通常,温度和光照密不可分,而且成一定的正相关。在最适温度范围内,光照增强仍可促进高CO₂浓度对植物的积极效应,因为高CO₂浓度能提高卡尔文循环的活性,降低光呼吸和光补偿点,在一定程度上可补偿低光照的不足^[35]。Grulke等^[36]发现高CO₂浓度下植物生长量与光量子密度的自然对数值成正线性相关,WUE随CO₂浓度的增高而增加。此外,Labate等^[32]提出CO₂浓度增高使叶温增加的同时,光呼吸可能增强,消耗更多的碳化物,从而减少碳固定的净增量。然而,更多的实验证据表明,CO₂浓度增加能降低呼吸作用,从而补偿因光呼吸增强带来的损失。植物的WUE则主要取决于受CO₂浓度和温度、湿度等其它环境因子影响的光合碳固定以及呼吸消耗碳化物之间的平衡。

综上所述,人类活动导致大气CO₂浓度增加,它对植物生长、作物产量和植被生产力的影响已经成为当今“温室气体效应”最为重要的研究课题之一。从已有的报道看,多数实验是在控制条件下进行,实验对象侧重于作物或树木幼苗、小树,研究尺度多为单叶或单株,研究结果往往反映短时间内部分叶片的行为,而植物种群、森林群落乃至生态系统水平上的WUE受CO₂浓度增高的长期影响效应的研究则十分复杂,存在许多不确定因素,而且受实验技术、研究对象本身复杂性的制约。和作物比,森林具有长得多的寿命,种类组成丰富、冠层参差而又彼此镶嵌连接。无疑,群落越复杂,光合、呼吸与蒸腾,叶面积指数的变化、土壤水分蒸腾与蒸发、C循环与N循环的连接、大气-植被-土壤三个界面之间的能量交换等的测定越困难,而且这些参数间的交互作用同样不应忽略,直接或间接受CO₂浓度变化的影响。尽管如此,在全球陆地生态系统中森林拥有巨大的生物量和生产力,在调节气候,延缓地球变暖中起着非常重要的作用。因此,如何在自然条件下

直接有效地研究森林群落对 CO₂ 浓度变化的响应, 或通过控制条件下定量研究 CO₂ 浓度增高对森林植被的影响效应, 并借助模型模拟来反映自然界的真实情况仍然任重道远。

参考文献

- 1 Eamus D. The interaction of rising CO₂ and temperatures with water use efficiency. *Plant, Cell and Environment*, 1991, 14:843-852
- 2 项斌, 林舜华, 高雷明. 紫花苜蓿对 CO₂ 倍增的反应: 生态生理研究和模型拟合. *植物学报*, 1996, 38:63-71
- 3 韦彩妙, 孔国辉, 林植芳. 提高 CO₂ 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
- 4 Kimball B A, Idso S B. Increasing atmospheric CO₂: Effects on crop yield, water use and climate. *Agricultural Water Management*, 1983, 7:55-72
- 5 Gaudillere J P, Mousseau M. Short-term effects of CO₂ enrichment in leaf development and gas exchange of young poplars. *Oecologia Plantarum*, 1989, 10:95-105
- 6 Eamus D, Jarvis P G. The direct effects of increase in the global atmospheric concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Advances in Ecological Research*, 1989, 19:1-55
- 7 Morison J I L. Sensitivity of stomata and water use efficiency to high CO₂. *Plant, Cell and Environment*, 1985, 8:467-474
- 8 Woodward F I et al. The effects of elevated concentration of carbon dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystems. *Annals of Botany*, 1991, 67:23-38
- 9 Goudriaan J et al. Simulation of the effect of increased atmospheric CO₂ on assimilation and transpiration of a closed crop canopy. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universittat zu Berlin*. 1984, 33:355-356
- 10 Goudriaan J, Unsworth M H. Implications of increased carbon dioxide and climate change for agricultural productivity and water resources. In: Kimball B A, Rosenberg N J, Allen L H eds. *Impact of carbon dioxide, trace gases and climate change on global agriculture*. ASA Special Publication Wisconsin, No 53, 1990, 111-130
- 11 Morison J I L. Plant growth in increased atmospheric CO₂. In: Fantechi R, Ghazi A eds. *Carbon Dioxide and Other Greenhouse Gases: Climatic and Associated Impacts*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1989, 228-244
- 12 Morison J I L. Response of plants to CO₂ under water limited conditions. *Vegetatio*, 1993, 104/105:193-209
- 13 Gunderson C A et al. Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: no loss of photosynthetic enhancement. *Plant, Cell and Environment*. 1993, 16:797-807
- 14 Woodward F I. Stomatal numbers are sensitive to increase in CO₂ from preindustrial levels. *Nature*, 1987, 327: 617-618
- 15 Paoletti E, Gellini R. Stomatal density variation in beech and holm oak leaves collected over 200 years. *Acta Oecologia*, 1993, 14:173-178
- 16 Beerling D J, Chaloner W G. Stomata density responses of Egyptian *Olea europaea* L. leaves to CO₂ change since 1327 BC. *Annals of Botany*, 1993, 71:431-435
- 17 Van Der Burgh J et al. Paleoatmospheric signatures in neogene fossil leaves. *Science*, 1993, 260:1788-1790
- 18 Idso S B. Three phrases of plant response to atmospheric CO₂ enrichment. *Plant Physiol*, 1988, 87:5-7
- 19 Conroy J P et al. Influence of drought acclimation and CO₂ enrichment on osmotic adjustment and

- chlorophyll fluorescence of sunflower during drought. *Plant Physiol*, 1988, 86: 1108-1115
- 20 Nijs I et al. Effects of long-term atmospheric CO₂ concentration on *Lolium perenne* and *Trifolium repens* canopies in the course of a terminal drought stress period. *Can J Bot*, 1989, 67:2720-2725
- 21 Beadle C L et al. Photosynthesis as related to xylem water potential and carbon dioxide concentration in Sitka spruce. *Physiol Plant*, 1981, 52:391-400
- 22 Guehl J-M et al. The interactive effects of doubling atmospheric CO₂ and drought on growth and water-use efficiency in a drought avoidant and a non-avoidant forest species. *Physiol Plant*, 1992, Supplement, 85: A80
- 23 Marks S, Strain B. Effects of drought and CO₂ enrichment on competition between two old field perennials. *New Phytologist*, 1989, 111:181-186
- 24 Ceulemans R, Mousseau M. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *Tansley Review No.71. New Phytologist*, 1994, 127:425-446
- 25 丁莉等. CO₂倍增对紫花苜蓿碳、氮同化与分配的影响. *植物学报*, 1996, 38(1):83-86
- 26 韦彩妙, 孔国辉, 林植芳. 提高 CO₂浓度对两种亚热带树苗生物量及叶片特性的影响. *植物生态学报*, 1996, 38(2): 123-130
- 27 Field C, Mooney J A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish T J ed. *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press. 1986, 25-55
- 28 Idso S B et al. Effects of atmospheric CO₂ enrichment on plant growth: the interactive role of air temperature. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1987, 20:1-10
- 29 Idso S B, Kimball B A. Growth response of carrot and radish to atmospheric CO₂ enrichment. *Environmental and Experimental Botany*, 1989, 29:135-139
- 30 Tissue D T, Oechel W C. Response of *Eriophorum vaginatum* to elevated CO₂ and temperature in the Alaska tussock tundra. *Ecology*, 1987, 68: 401-410
- 31 Sharkey T D et al. Starch and sucrose synthesis in *Phaseolus vulgaris* as affected by light, CO₂ and abscisic acid. *Plant Physiol*, 1985, 77: 617-620
- 32 Labate C A et al. Effects of temperature on the regulation of photosynthetic carbon assimilation in leaves of maize and barley. *Planta*, 1990, 181:547-554
- 33 Campbell W J et al. Response of soybean canopy photosynthesis to CO₂ concentration, light and temperature. *J Exp Bot*, 1990, 41:427-433
- 34 Shuttleworth W J, Wallace J S. Evaporation from sparse crops—an energy combination equation theory. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1985, 111:839-855
- 35 Acock B, Allen L H J. Crop responses to elevated CO₂ concentration. In: Strain B R, Cure J D eds. *Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation*. DOE-ER-0238, US Department of Energy, Washington DC. 1985, 53-98
- 36 Grulke et al. Carbon balance in tussock tundra under ambient and elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 1990, 83:485-494

中国科学院华南植物研究所 1998 年硕士学位研究生招生简章

一、华南植物研究所简介

中国科学院华南植物研究所建立于 1929 年, 位于广东广州市天河区, 环境优美, 是一所以科研基地型为主的基础性综合研究所, 以植物系统演化, 生态系统结构、功能和退化生态系统恢复技术和机制研究为优势领域; 开展以植物代谢调控为中心的植物分子生理学研究, 以及以细胞工程为重点的植物生物技术和育种新技术研究。

华南植物研究所现有职工 460 人, 其中科技人员 297 人, 高级研究人员 77 人。

华南植物研究所研究机构设置有: 植物分类、植物生态、植物生理生化、植物遗传、植物资源、植物形态、植物引种驯化研究室和华南植物园、鼎湖山树木园(国家自然保护区)、鹤山生态定位站、鼎湖山生态定位站、小良生态定位站、华南珍稀濒危植物保存繁殖中心等。

植物分类研究室的主要研究方向为: 利用多学科的手段, 对热带、亚热带植物的演化与系统分类进行研究。目前主要从事木兰科、姜科、报春花科、禾本科、豆科等科属植物的演化与系统分类和生物多样性的研究。

植物生态研究室是一个多学科的综合研究室, 主要从事植物生态、动物生态、微生物生态、生态系统、水文气象、土壤生态、植物生理生态、环境生态等学科的研究。

植物生理生化研究室, 主要从事植物抗逆性和环境生理、植物氧化代谢、植物光合作用、植物次生物质代谢、果蔬保鲜、贮藏和采后生理、原生质体融合和遗传转化等研究。

植物遗传研究室, 主要研究杂种优势利用、细胞质雄性不育、体细胞胚胎发生、遗传转化、组织培养、脱毒、快速繁殖等。

植物形态研究室, 主要从事结构植物学和植物生殖生物学的基础研究; 并结合植物个体发育和系统发育进行植物解剖学、植物生殖生物学和孢粉学等多方面的研究, 同时探讨植物生殖过程中器官形态建成的规律及其与环境条件的关系等。

植物资源研究室, 是以植物天然产物的分离、结构和生物活性研究为主, 同时以植物化学为手段, 解决植物系统学、生态学、植物资源可持续利用等生物多样性的研究。

图书文献资料室现有书库 1000 多平方米, 馆藏植物学书刊 60000 多册, 现有国内、外专业期刊 400 多种。

华南植物研究所仪器设备比较齐全先进, 现有大型的公共实验室、专业实验室多个。拥有透射电子显微镜、扫描电子显微镜、图象分析仪、原子吸收光谱仪、高效液相色谱仪、色谱质谱联用仪等一批高级精密仪器。

华南植物研究所新建植物标本馆 3300 m², 馆藏腊叶标本 86 万号, 为国内藏量最多的植物标本馆之一。

近年来, 研究所接待了来自美国、日本、德国、澳大利亚等 20 多个国家和地区的同行专家学者 100 多批 600 多人次来进行学术交流、讲学和合作研究。现有国际和港、澳合作项目 10 多项。联合国教科文组织属下的亚太地区药用和芳香植物情报网已在我所建立网络国家中心。

该所自 1993 年起公开出版《热带亚热带植物学报》(季刊)。

二、硕士研究生招生简介

华南植物研究所硕士学位授权专业有: 植物学、植物生理学、生态学三个, 自 1979 年恢复招生以来, 已学成毕业的有 91 人, 其中博士学位研究生 5 人。现有在读硕士研究生 23 人; 博士学位研究生 20 人。1998 年计划招收硕士学位研究生 23 人(含委培生和计划外自筹经费生)。

1998 年植物学专业招生的研究方向有木兰科系统与演化、禾本科植物的演化与系统分类、竹类的系统与演化、华南地区植物区系地理、植物雄性不育杂种优势机理、植物天然产物结构及生物活性; 植物生理学专业招生的研究方向有: 果蔬采后生理生化; 生态学专业招生的研究方向有: 森林生态系统动态、生态系统生态学、种群过程及其模型分析、森林生态学、森林土壤生态

学、豆科植物的引种驯化研究、豆科树木固氮生态学。

硕士研究生的招生对象: 凡符合国家教委报考研究生的有关规定的人员均可报考, 我所接收应届本科优秀推荐免试生、接收定向、委托培养生。

在招生工作方面, 我们坚持对考生不分男、女、民族、学校, 一视同仁。对达到国家教委录取标准的, 但由于我所名额有限而未能录取的考生, 我们将积极向兄弟单位、高等院校推荐。因此, 几年来报考我所的达标考生录取率为 100%。

中国科学院华南植物研究所

一九九七年九月十日

一九九八年硕士生招生目录

招生单位: 中国科学院华南植物研究所 (80107)

邮政编码: 510650 通讯地址: 广州市乐意居 传真: 87701031

联系部门: 人事处 联系电话: (020) 87705626-212 联系人: 毛荣森

学科、专业名称(代码)、研究方向	指导教师	招生人数	考试科目	备注
植物学 (071001)			① 政治(理) ② 英语③ 种子植物分类学④ 植物形态解剖学⑤ 植物生态学	计划外自筹经费 1 名
木兰科系统与演化	陈忠毅	2	考试科目同上	计划外自筹经费 1 名
禾本科植物的演化与系统分类	赵南先	2	考试科目同上	同上
竹类的系统与演化	夏念和	2	考试科目同上	同上
华南地区植物区系地理	邢福武	2	考试科目同上	同上
植物雄性不育杂种优势机理	梁承鄞、陈宝源	1	① 政治(理) ② 英语③ 遗传学④ 作物育种学⑤ 细胞生物学	
植物天然产物结构及生物活性	魏孝义	1	① 政治(理) ② 英语③ 有机化学④ 无机及分析化学⑤ 植物化学	
植物天然产物结构及生物活性	张凤仙	1	考试科目同上	
植物生理学 (071002)			① 政治(理) ② 英语③ 植物生理学④ 植物生物化学⑤ 有机化学	
果蔬采后生理生化生态学 (071017)	蒋跃明	1	① 政治(理) ② 英语③ 数学(试卷二)④ 植物学⑤ 数理统计⑥ 植物生理学⑦ 植物生态学	计划外自筹经费 2 名 ③ ④ ⑤ ⑥ 任选两门
森林生态系统动态	彭少麟、彭统序、黄卫凯	3	考试科目同上	计划外自筹经费 2 名
生态系统生态学	周国逸、徐大平、何江华	3	考试科目同上	
种群过程及其模型分析	叶万辉、黄忠良	1	考试科目同上	
森林生态学	莫江明	1	考试科目同上	
森林土壤生态学	李志安	1	① 政治(理) ② 英语③ 生态学④ 普通土壤学⑤ 土壤农业化学分析⑥ 植物学	④ ⑤ 任选一门
豆科植物的引种驯化研究	王宏中	1	① 政治(理) ② 英语③ 植物学④ 植物生态学⑤ 微生物学⑥ 树木学	④ ⑤ 任选一门
豆科树木固氮生态学	蚁伟民	1	① 政治(理) ② 英语③ 植物学④ 植物生态学⑤ 微生物学	