

高浓度二氧化碳对植物影响的研究进展

欧志英 彭长连*

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

摘要: 工业革命后全球大气 CO₂ 浓度持续上升, 不仅对全球气候的变迁产生重大影响, 而且对植物的形态、水分利用、蛋白质合成、光合、抗性、生长及生物量等都有不同程度的影响。高浓度 CO₂ 促进植物根、幼苗的生长, 叶片增厚, 降低气孔密度、气孔导度及蒸腾速率, 增加水分利用效率、作物的产量及生物量, 促进乙烯生物合成, 增强植物的抗氧化能力。不同光合途径 (C₃、C₄ 及 CAM) 及不同植被类型的植物对高浓度 CO₂ 的响应不同。长期和短期的高浓度 CO₂ 处理, 植物响应方式有很大的差异, 如短期高 CO₂ 处理使光合能力增强, 而长期处理则使光合能力下调。

关键词: 高二氧化碳浓度; 植物; 生理生态

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2003)02-0190-07

Progress in Studies on Plant Responses to Elevated CO₂

OU Zhi-ying PENG Chang-lian*

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Recent studies on plant responses to elevated CO₂ is reviewed. Increase in atmospheric CO₂ concentration affects not only global climate but also plant morphology, water use, protein synthesis, photosynthesis, resistance, growth, biomass and so on. Elevated CO₂ has effects of promoting the growth of plant roots and seedlings, making the leaf thick, lowering the stomatal density, stomatal conductance and transpiration, enhancing the water use efficiency, crop yield and biomass, intensifying the biosynthesis of ethylene and antioxygen competence. High CO₂ concentration together with other environmental factors affect plants. Plants with different photosynthetic pathways (C₃, C₄ and CAM) and different vegetation types (natural and artificial vegetation) exhibit different responses to high CO₂ concentration. Short-term exposure to elevated CO₂ enhances photosynthesis while long-term inhibits. Experimental conditions such as air pressure, temperature, water availability, nutrition status, oxygen, light intensity even growth space also have great effect on the results of the experiments.

Key words: High CO₂ concentration; Plant; Physiology and ecology

大气中 CO₂ 浓度从工业革命前的 280 μmol mol⁻¹ 迅速增加到今天的大约 365 μmol mol⁻¹, 估计到 21 世纪末将达到 700 μmol mol⁻¹。CO₂ 作为温室气体之一, 势必给全球生态环境和气候变迁带来深刻的变化^[2]; 作为光合作用的原料, 其含量升高改变了植物的生理生化过程^[3]。十多年来, 国内外许多学者就大气 CO₂ 浓度增加产生的气候变化对区域水分循环和作物生产力等的影响进行了研究^[4], 尤其是大气 CO₂ 浓度倍增对作物生理及生长发育等的研

究较多。弄清楚植物如何对大气 CO₂ 浓度的升高做出响应已经引起科学界的普遍关注, 并且研究得较多^[2,4-6]。本文就高 CO₂ 浓度对植物形态结构、光合作用、抗逆性、生长和生物量等的影响进行总结, 并展望今后的研究方向, 以供参考。

1 对植物形态结构的影响

高浓度 CO₂ 促进植物根系 (包括根重、根长及根表面积) 及幼苗的生长^[7]。不同光合类型植物根系生长对高 CO₂ 浓度的响应有所不同, C₃ 植物根分化发育特性明显改变, 促进春小麦根系分枝, 但对 C₄ 植物影响不大。因为根系作为光合产物库, 其生长

收稿日期: 2002-05-31 接受日期: 2002-09-26

基金项目: 国家 973 重大课题资助项目(G19981000101)

* 通讯作者 Corresponding author

发育要受地上部分光合作用的影响,CO₂浓度倍增对C₃植物光合的影响远大于对C₄植物的影响^[8,9]。

不同光合类型和不同植被类型植物的叶片形态结构对高浓度CO₂有不同的响应结果:C₃植物叶片厚度显著增加,如大麦(*Hordeum vulgare*)、小麦(*Triticum aestivum*)、半野生小麦(*T. aestivum* ssp. *tibeticum*),但C₄植物则无明显变化,如谷子(*Setaria italica*)、高粱(*Sorghum vulgare*)、狗尾草(*Setaria viridis*)等^[10]。叶片厚度增加也与植被类型有关。野生种如野大麦(*Hordeum brevisubulatum*)、疣粒野生稻(*Oryza granulata*)、狗尾草、半野生小麦等叶片的增厚主要是上、下表皮细胞增厚;而栽培作物如谷子、大麦、小麦则主要由叶肉细胞增厚引起^[11]。C₄植物高粱、玉米的叶片叶绿素含量和维管束鞘细胞中叶绿体数目比大麦、水稻和小麦等C₃植物^[7,9,12]明显增多,同时C₄植物叶绿体内淀粉粒数量明显增多,颗粒体积增大,光合膜结构也有一定破损^[13]。CO₂浓度倍增使C₃植物叶片近轴面气孔密度有减少的趋势,这个趋势在不同气候和不同历史时期基本上是稳定的^[14],而C₄植物的气孔密度有增多的趋势。禾本科植物的气孔指数与气孔密度基本呈正相关,CO₂浓度增加引起维管植物气孔密度降低。孙启高等^[15]采用“现存近缘种”(nearest living relatives)和现存对应种(nearest living equivalent)的方法研究了地质历史时期的植物气孔参数,表明地质历史时期大气CO₂浓度呈上升趋势,而灌木、草本及木本植物气孔密度有下降趋势。

2 对植物水分利用、蛋白质合成的影响

水分生理 高CO₂浓度能不同程度地降低植物的气孔导度和单位叶面积的蒸腾速率,增加其气孔阻力、水分利用效率及叶温。这些指标的变化同时还受限于光照强度及植物的类型^[4,5]。生长在美国生物圈二号^[6]高CO₂浓度(>2 200 μmol mol⁻¹)达4.5年的5种热带雨林植物,即蝶豆(*Clitoria racemosa*)、花叶万年青(*Dieffenbachia picta*)、麒麟叶(*Epipremnum pinnatum*)、牵牛(*Ipomoea muricata*)、胡椒(*Piper nigrum*),都为C₃植物,在CO₂浓度700–820 μmol mol⁻¹时的气孔导度、蒸腾速率比在350–400 μmol mol⁻¹时分别降低52%和25%,而水分利用效率则提高191%;5种荒漠植物,即扁果菊(*Encelia ventorum*)、滨藜(*Atriplex canescens*)、大黍(*Panicum maximum*)、粉蓝烟草(*Nicotiana glauca*)和*Trixis californica*,在CO₂浓度为820–850 μmol mol⁻¹

时的气孔导度和蒸腾速率比在320–400 μmol mol⁻¹时降低60%和35%,水分利用效率提高106%。低CO₂浓度时,植物气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率受光照强度的影响较大。大部分雨林植物气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率在500 μmol mol⁻¹时达到饱和,而荒漠植物要在1 000 μmol mol⁻¹才达饱和。不同类型植物受高CO₂浓度影响而发生变化的程度依次是:C₃植物>C₄植物,荒漠C₃植物>雨林C₃植物。其机理可能是环境中CO₂含量升高使胞间CO₂含量增大,而气孔对胞间CO₂浓度变化非常敏感,为保持胞间CO₂分压始终高于大气CO₂分压,植物通过增大气孔阻力来调节^[10]。CO₂浓度升高时,气孔部分关闭,气孔阻力增加至一定值时,蒸腾速率降低。气孔阻力增大的原因可能是:胞间CO₂浓度增大,光合作用增强,合成的碳水化合物增多,碳水化合物在液泡中的浓度增加,细胞渗透势增大,保卫细胞吸水,叶片能量平衡的潜热消耗减少造成叶温增加^[4]。叶片水分利用效率(WUE)是指叶片的净光合速率与蒸腾速率的比值,高CO₂浓度能引起蒸腾速率降低和净光合速率增加,导致叶片WUE增加。

对一些关键蛋白质的影响 高CO₂浓度下,三羧酸循环中异柠檬酸脱氢酶(IDH)、琥珀酸脱氢酶(SDH)、苹果酸脱氢酶(MDH)和光呼吸中的乙醇酸氧化酶(GO)、羟基丙酮酸还原酶(HPR)和光合碳同化的关键酶Rubisco等的活性被抑制,而碳酸酐酶(CA)、1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)氧化酶等的活性增强^[7,16–18]。这可能是高CO₂浓度负反馈调节呼吸代谢引起IDH、SDH、MDH、GO等活性下降。生长在高浓度CO₂下的蚕豆(*Vicia faba*)叶片可溶性总糖、可溶性蛋白含量比在空气中生长的高^[1],可能是CO₂浓度升高,光合增强,碳水化合物合成及转化增多引起的。Pritchard等^[19]对高CO₂浓度下不同基因型的大豆(*Glycine max*)研究的结果表明,Rubisco活性、叶绿素、类胡萝卜素和可溶性蛋白的含量都下降,这些指标的变化也表现出品种间差异,这究竟是短期或长期适应引起的结果还是不同基因型植物对高CO₂浓度响应模式不同而产生的差异?有待进一步证实。体外ACC氧化酶活性表达需要Fe²⁺参与,对番木瓜(*Carica papaya*)ACC氧化酶活性研究表明,高CO₂浓度具有类似Fe²⁺的作用—促进ACC氧化酶活性,而且CO₂浓度愈高,ACC氧化酶的活性愈强^[17],说明高浓度CO₂能促进乙烯的生物合成。

3 对光合作用的影响

光合作用是植物对高浓度 CO_2 响应最直接最敏感的指标之一。几乎在所有短期实验中,植物光合能力随 CO_2 浓度升高而升高,但因植物品种不同尤其是光合途径不同而有差异。 CO_2 的增加能提高两个光系统(PS)之间激发能分配的调节能力^[12,20]。随着 CO_2 浓度升高,植物鲜重增加,单位面积叶片的叶绿素、类胡萝卜素含量增多,从而提高叶绿体对光能的吸收和激发能在 PS I 和 PS II 之间的分配调节能力。也有报道指出随着 CO_2 浓度升高,棉花(*Gossypium hirsutum*)^[21]、杂交水稻^[22]叶片的叶绿素含量反而下降,但杂交水稻 F_1 代、父本和母本的 PS II 原初光能转化效率和 PS II 潜在活性都有不同程度的提高^[22]。高 CO_2 浓度对 C_3 植物光合能力的影响表现出品种间差异^[12,20]。根据彭长连等^[23]的研究,600 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO_2 对 3 种栽培稻(绿黄占 3 号、特三矮 2 号、II 优 4480)和 2 种野生稻[即药用野生稻(*Oryza officinalis*)和普通野生稻(*Oryza rufipogon*)]光合作用的影响,也表现出品种间差异。高 CO_2 浓度能够提高 PS II 光化学活性和促进 PS II 电子传递的相对量子产量,增加叶绿素荧光光化学猝灭组分,降低非光化学猝灭组分。所以高浓度 CO_2 对不同基因型水稻的光合功能均有改善作用,它有利于水稻干物质积累和产量的提高。

长期 CO_2 倍增能使植物 PS II 捕光色素蛋白复合物 LHC II 的聚合体量增大,单体量减少,LHC II 在体内主要以聚合态存在,能有效地传递光能,有利于激发能的高效转化^[24,25],提高了光合作用中光能的吸收,传递和转换效率。 C_3 植物如大豆和 C_4 植物如谷子在长期 CO_2 浓度倍增(700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$)的情况下,体内 LHC II 聚合态明显多于对照(350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$)。周玉梅等^[3]、陈雄等^[26]证明高浓度 CO_2 能使水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和小麦净光合速率增大,Rubisco 羧化效率增加。长期生长在美国生物圈二号内的 C_3 植物当置于 CO_2 浓度为 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 时比处在正常大气中(350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$)的光合表现量子效率大,光补偿点不变,光饱和点升高,最大光能利用率和最大光合速率分别提高了 79%和 80%;而相应的 C_4 植物的光合表现量子效率基本不变,最大光能利用率和最大光合速率则分别下降了 10%和 14%,说明高浓度 CO_2 能轻微地降低 C_4 植物的光合能力,但可大幅度地增加 C_3 植物的光合能力,促进生长,有利于生物量提高^[27]。随着高浓度

CO_2 处理时间的延长,植物适应后出现光合下调现象,即光合作用恢复到原来的水平甚至下降^[28,29]。许多学者认为这是由于光合产物碳水化合物供大于求,导致终产物反馈抑制,源-库失调引起光合作用受阻。供大于求的直接原因可能是模拟实验中种植空间太小,限制了根系生长,使光合产物得不到及时分配或转移。

大气 CO_2 浓度倍增对植物暗呼吸的影响目前存在两种截然相反的观点:一种认为暗呼吸随 CO_2 浓度的升高而减弱,另一种认为暗呼吸随 CO_2 浓度升高而增强^[30]。前者可能是胞间 CO_2 浓度升高,暗固定 CO_2 加强等直接原因造成,而后者可能是高二氧化碳条件下,光合增强,碳水化合物含量增加,呼吸作用的底物增加,呼吸增强,同时高浓度 CO_2 刺激其他呼吸途径和生长加快需要更多的 ATP 和 NADPH 等间接原因引起。这种矛盾结论的出现除与不同植物对 CO_2 浓度升高的响应不同外,还与实验材料、测定方法、处理手段及呼吸作用的表达方式(如以叶面积、干物质、鲜重、细胞或组织等)的不同有关^[31],这方面还需更多的模拟实验尤其是严格控制实验条件才能进一步证明。大气 CO_2 浓度倍增对 C_3 植物暗呼吸的影响还受温度制约^[30,32],较低温度(15 $^{\circ}\text{C}$, 20 $^{\circ}\text{C}$)对暗呼吸无显著效应;较高温度(30 $^{\circ}\text{C}$, 35 $^{\circ}\text{C}$)则明显加强植物的暗呼吸。这说明高浓度 CO_2 是和其它各种环境因子共同对植物起作用,具有不可分割性。

4 对植物抗逆性的影响

抗氧化系统是植物对逆境胁迫的一种防御机制,它能清除植物体中的活性氧,抗氧化酶活性的高低取决于植物抗氧化酶的数量及机体所处的状态,直接体现了植物清除活性氧能力即抗氧化能力。植物抗氧化能力既由遗传基因型决定又受气候、环境等外界因素影响^[41],表现出品种间差异及种内基因型差异。高浓度 CO_2 下云杉(*Picea asperata*)、火炬松(*Pinus taeda*)和橡树(*Quercus dentata*)的 SOD 活性下降^[33-35],而烟草、小麦的不受影响^[36,37],云杉和烟草(*Nicotiana glauca*)的 CAT(过氧化氢酶)活性下降^[33,36],而桔树(*Citrus reticulata*)、橡树、松树的不受影响^[34,35];大豆的 Cu-SOD 和 Zn-SOD 活性减小而谷胱甘肽还原酶(GR)和 Mn-SOD 活性增加^[38,39]。Pritchard 等^[19]的研究表明,高浓度 CO_2 条件下两种基因型大豆的抗氧化酶:CAT、GR、SOD、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶

(APX)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)活性都下降,这可能是由于叶绿体中CO₂的分压提高,O₂的分压降低^[40],增强了CO₂的同化能力,体内过刺激发能减少,同时氧作为电子受体形成活性氧的机会下降。活性氧及抗氧化酶数量减少,导致组成型抗氧化酶活性下降;S型大豆的脱氢抗坏血酸还原酶(DAR)和单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)活性增加,R型则DAR和MDAR活性减小。高CO₂浓度下不同品种和不同产地来源的水稻叶片膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量和POD活性都有不同程度下降;CAT和SOD活性变化有品种差异,叶片可溶性蛋白质含量也有所下降^[41]。

高CO₂浓度能提高植物抗盐胁迫的能力。NaCl抑制冬小麦生长,而高浓度CO₂促进其生长;NaCl降低叶片叶绿素含量,而高浓度CO₂可提高其含量;NaCl可激活呼吸代谢中的多种酶,而高浓度CO₂具有抑制作用^[7],这表明高浓度CO₂能减轻盐胁迫对植物的毒害作用。高CO₂浓度下植物抗氧化能力、响应模式的差异及机理如何?都是值得我们深入研究的问题。

5 对植物生长及生物量的影响

张富仓等^[4]的研究表明,在高浓度CO₂下生长的棉花株高、叶宽、茎叶重、根重比正常生长的明显增加,促进植物生长。任红旭等^[1]以蚕豆为材料也得出类似的结论。蓝藻(*Anabaena* sp.) PCC7120高CO₂浓度适应细胞(High-CO₂-growing cells)的生长速率明显高于低CO₂浓度适应细胞(Low-CO₂-growing cells)即正常大气中生长的细胞^[16]。CO₂浓度升高影响了同化物的分配,植物生长后期促进根生长,根茎比增加,但不同植物的响应不一样,这与植物体内N、P含量有关^[42]。禾谷类在同化物分配方面不受CO₂浓度的影响,而其它草本植物如苘麻(*Abutilon theophrasti*)^[43]、白菜(*Brassica pekinensis*)^[44]、白氏苔草(*Carex bigelowii*)^[45]、大豆^[43]、杜香(*Ledum palustre*)^[45]和番茄(*Lycopersicon esculentum*)^[46]的根茎比随CO₂浓度升高有增加的趋势。供给足够营养的小树苗根茎比随CO₂浓度升高而下降或无变化^[21],但生长在有限营养环境中有利于同化物向根分配^[47,48],高浓度CO₂下同化物的分配有赖于营养条件^[49]。水稻生殖生长期尤其是开花前,颖花呼吸强度升高,颖内CO₂浓度可达500 μmol mol⁻¹左右,若用大于此浓度的CO₂气体或低pH的CO₂水溶液处理稻穗0.5-2 min后,使本应在第二天开花

的小穗在处理5-10 min就开颖了,即高CO₂浓度能使植物开花期提早,温度升高还具有协同促进作用^[50],表明植物的花发育对高CO₂浓度非常敏感。

高CO₂浓度对植物的生物量及产量的提高有显著的正效应^[14,23,51,52],而对有些品种的增产效应不明显甚至有抑制^[53]。CO₂浓度增加短期内能提高植物生物量^[23,51,52]。高浓度CO₂能部分地抑制呼吸作用,减少呼吸消耗,同时CO₂作为光合作用的原料,浓度升高能增强光合作用和增大叶的总非结构糖浓度,生长加快。当然生物量的提高还与其他环境条件如光、温、气候^[54]、水、肥料、土壤品质、微生物等有关,且CO₂浓度增加也能改变这些因子的作用效应。高CO₂浓度使植物叶片内淀粉、多糖明显提高,这些碳水化合物可随植物体内物质运输而转移到根、茎、叶等部位,使植物生物量提高,同时植物C:N比也升高,意味着含N量的下降,蛋白质含量减少,表现在禾谷类就是营养品质下降^[5]。还有研究表明,高CO₂浓度使植物含S量下降,植株吸收P增多^[55],含S蛋白质合成减少,体内核酸合成增加。

6 对根际微生态的影响

CO₂浓度升高对水稻根系生长有明显的促进作用。高CO₂浓度下水稻单株根系分泌物总量、甲酸、乙酸的释放量明显增加^[9],改变了根际周围有机物的含量。根际微生态系统是土壤中一个十分活跃的区域。植物通过光合作用固定的同化物约有20%-50%运送到地下,通过根系死亡分解及根系分泌输入土壤。这些物质的组成和总量可能因CO₂浓度升高而发生变化。CO₂浓度升高,环境中植物-土壤碳通量在质和量方面的变化将使根际微生物如根际固氮菌、菌根菌、硝化和反硝化细菌的底物发生变化^[11,56],从而改变这些微生物的区系和分布,甚至改变植物的种群分布,这对群落演替具有重要意义。

高浓度CO₂影响共生微生物及植物的生长。菌根及根瘤能改善土壤养分及水分状况,增加对病原菌和有毒物质的抵抗力,同时也可作为光合产物库,因而与菌根菌及根瘤菌共生的植物生长亦受到高浓度CO₂的促进。即CO₂浓度升高,光合产物增加,促进菌根生长,反过来又促进植物生长^[52];另外,CO₂浓度增加时,细根生物量增加大于粗根,增加了根总表面积,进而增加了菌根菌的侵染几率^[56]。在生物固氮过程中,寄主植物供给共生微生物碳水化合物

物,微生物将合成的有机氮运送到寄主植物,由于碳水化合物供应是固氮的一个限制因子,影响寄主植物 CO₂ 固定的因素也将影响固氮过程,CO₂ 浓度升高使光合产物增加,也可能增加光合产物向根瘤的分配从而增加固氮量。

汪杏芬等^[11]对玉米、小麦、大豆的研究表明,CO₂ 浓度倍增能引起植物根系表面积增加。显著增加泡囊-丛枝菌根真菌的侵染活力和强度,但这种响应存在很大的物种间差异,这可能也是导致群落组成改变甚至是引起群落中物种多样性的原因之一。另外,植物种子大小对 CO₂ 浓度倍增敏感性不一样,丁莉等^[57]的研究表明,种子小的幼苗较种子大的幼苗对 CO₂ 浓度倍增反应更敏感。通过方差分析和回归分析表明,CO₂ 浓度倍增引起幼苗生长增幅与种子质量的自然对数值的大小成负相关。

7 展望

高浓度 CO₂ 对植物的影响并非单独起作用,而是和其它环境因子共同起作用,不同的实验方法和 CO₂ 浓度对实验结果的预测和解释有重要的影响。本文涉及的大部分实验是单因子对比实验;目前的控制环境 (Controlled environment)^[58],开顶式同化箱 (Open-Top Chamber)^[51],自由 CO₂ 气体施肥 (Free-Air-CO₂ Enrichment)^[59-61],枝袋 (Branch Chamber)^[51],天然二氧化碳温泉 (Natural CO₂ Spring)^[62,63] 5 种实验条件及装置,都存在很大的缺陷,即使在一个密闭的实验环境里,压力、温度、水分、养分、氧气、光强、生长空间及其它植物等都是重要的影响因子,共同对植物产生影响,所以实验装置及设计方面有待进一步改进。对二氧化碳与其它环境因子共同作用、CO₂ 浓度、营养供应、生长的源库关系等方面仍需要做大量的研究工作^[64]。植物对高二氧化碳浓度的反应在生化水平、细胞水平、器官水平、植株整体水平乃至生态系统水平都存在差异。植物如何对多种环境因子的相互作用作出响应,以及响应的机制怎样,尤其在自然条件,生态系统水平的情形如何?植物在高 CO₂ 浓度条件下生长时间的长短对结果亦有影响,在长期效应方面研究较少。高 CO₂ 浓度下植物生理生态指标的变化究竟是光合适应 (Adaptation) 还是光合驯化 (Acclimation) 的结果?其机理如何?这些都是亟待进一步研究的课题,这对预测未来高 CO₂ 浓度下植物生长及物质生产,以及用科学的对策来指导农业生产具有重要意义。

参考文献

- [1] Ren H X (任红旭), Chen X (陈雄), Wu D X (吴冬秀). Effect of elevated CO₂ on photosynthesis and antioxidative ability of broad bean plants grown under drought condition [J]. Acta Agron Sin (作物学报), 2001, 27(6):729-736. (in Chinese)
- [2] Zhang Q D (张其德), Lu C M (卢从明), Kuang T Y (匡廷云). Effects of the rising CO₂ levels on photosynthesis [J]. Chin Bull Bot (植物学通报), 1992, 9(4):18-23. (in Chinese)
- [3] Zhou Y M (周玉梅), Han S J (韩士杰), Zhang J H (张军辉), et al. The effect of elevated CO₂ concentration on net photosynthesis and water use efficiency of leaves of *Fraxinus mandshurica* seedling [J]. J Northeast For Univ (东北林业大学学报), 2001, 29(6):29-31. (in Chinese)
- [4] Zhang F C (张富仓), Kang S Z (康绍忠), Ma Q L (马清林). The effects of the atmospheric CO₂ concentration increase on physiological characters and growth of cotton [J]. J Basic Sci Engin (应用基础与工程科学学报), 1999, 7(3): 267-272. (in Chinese)
- [5] Lin W H (林伟宏). The effects of the atmospheric CO₂ concentration increase on photosynthesis, transpiration and water use efficiency in rice [J]. Ecol Agri Res (生态农业研究), 1996, 4(2): 40-43. (in Chinese)
- [6] Jiang G M (蒋高明), Lin G H (林光辉), Bruno D V M. Changes in stomatal conductance, transpiration and water use efficiency of ten species experienced in high CO₂ concentrations in Biosphere 2 [J]. Acta Bot Sin (植物学报), 1997, 39(6):546-553. (in Chinese)
- [7] Liu J Y (刘家尧), Yi Y J (衣艳君), Bai K Z (白克智), et al. Influence of CO₂ /salt shock on respiratory enzyme activities in wheat seedling with different salt tolerance [J]. Acta Bot Sin (植物学报), 1996, 38(8):641-646. (in Chinese)
- [8] Wang Y Q, Zhang H J, Zhang D Y, et al. Fractal analysis for root growth of plant seedlings under doubled CO₂ concentration [J]. Chin Sci Bull, 1998, 43(22): 1891-1893.
- [9] Wang D L (王大力), Lin W H (林伟宏). Effects of CO₂ elevation on root exudates in rice [J]. Acta Ecol Sin (生态学报), 1999, 19(4):570-572. (in Chinese)
- [10] Yang S T (杨松涛), Li Y F (李彦舫), Hu Y X (胡玉熹), et al. Effect of CO₂ concentration doubling on the leaf morphology and structure of 10 species in Gramineae [J]. Acta Bot Sin (植物学报), 1997, 39(9):859-866. (in Chinese)
- [11] Wang X F, Li S Y, Bai K Z, et al. Influences of double CO₂ aerial concentration on plant root surface area and viability and infection intensity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Chin Sci Bull, 1999, 44(1):63-64.
- [12] Lu C M (卢从明), Zhang Q D (张其德), Feng L J (冯丽洁), et al. Effect of doubled CO₂ concentration on the content of photosynthetic pigments and PS II functions of jointing and grouting in *Staria italica* [J]. Acta Bot Sin (植物学报), 1997, 39(9):874-878. (in Chinese)
- [13] Wen D Z (温达志). Recent studies on plant water use efficiency under elevated atmospheric concentrations of carbon dioxide [J]. J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报), 1997, 5(3): 83-90. (in Chinese)

- [14] Woodward F I, Beerling D J. Plant-CO₂ responses in the long term: plants from CO₂ springs in Florida and tombs in Egypt [A]. In: Raschi A, Miglietta F, Tognetti R, et al. Plant Responses to Elevated CO₂ [C]. London: Cambridge University Press, 1997. 103-113.
- [15] Sun Q G, Chen L Q, Li C S. Impact of changing atmospheric CO₂ concentrations over the Phanerozoic on stomatal parameters of vascular land plants [J]. Chin Sci Bull, 1999, 44(7):577-582.
- [16] Wu T F, Song L R, Liu Y D. An inducible CO₂ concentrating mechanism in cyanobacterium *Anabaena* sp. strain PCC7120 (CCM) [J]. Chin Sci Bull, 1999, 44(23):2177-2181.
- [17] Yip W K (叶承健), Song S Q (宋松泉). Effect of Fe²⁺ and CO₂ on ACC oxidase from papaya fruit [J]. Acta Sci Natur Univ Sunyatseni (中山大学学报(自然科学版)), 1997, 36(2):18-21. (in Chinese)
- [18] Tang R H (唐如航), Guo L W (郭连旺), Chen G Y (陈根云), et al. Effect of double atmospheric CO₂ concentration on rice photosynthesis and Rubisco [J]. Acta Phytophysiol Sin (植物生理学报), 1998, 24(3):309-312. (in Chinese)
- [19] Pritchard S G, Ju Z L, Santen E V, et al. The influence of elevated CO₂ on the activities of antioxidative enzymes in two soybean genotypes [J]. Aust J Plant Physiol, 2000, 27:1061-1068.
- [20] Zhang Q D (张其德), Lu C M (卢从明), Liu L N (刘丽娜), et al. The effect of elevated CO₂ on the functions of PS II in soybean leaves [J]. Acta Phytoecol Sin (植物生态学报), 1996, 20(6):517-523. (in Chinese)
- [21] Delucia E H, Sasek T W, Strain B T. Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide [J]. Photosyn Res, 1985, 7:175-184.
- [22] Lu C M (卢从明), Zhang Q D (张其德), Tang C Q (唐崇钦), et al. The effect of elevated CO₂ on efficiency of primary conversion of light energy and excitation energy distribution between PS I and PS II in hybrid rice and its parents [J]. Acta Biophysica Sin (生物物理学报), 1996, 12(4):731-734. (in Chinese)
- [23] Peng C L (彭长连), Lin Z F (林植芳), Sun Z J (孙梓健), et al. Response of rice photosynthesis to CO₂ enrichment [J]. Acta Phytophysiol Sin (植物生理学报), 1998, 24(3):272-278. (in Chinese)
- [24] Wang K F (王可玢), Lou S Q (娄世庆), Zhao F H (赵福洪), et al. Effect of doubled CO₂ concentration on leaf chlorophyll-protein complexes in soybean and grain [J]. Chin Sci Bull (科学通报), 1997, 42(11):1208-1211. (in Chinese)
- [25] Wang K F (王可玢), Lou S Q (娄世庆), Zhao F H (赵福洪), et al. Effect of doubled CO₂ concentration on leaf chlorophyll-protein complexes in several plants [J]. Acta Bot Sin (植物学报), 1997, 39(9):867-873. (in Chinese)
- [26] Chen X (陈雄), Wu D X (吴冬秀), Wang G X (王根轩). Effect of elevated CO₂ concentration on photosynthesis and antioxidative enzyme activities of wheat plant growth under drought condition [J]. Chin J Appl Ecol (应用生态学报), 2000, 11(6):881-884. (in Chinese)
- [27] Jiang G M, Lin G H. Changes of photosynthetic capacity of some plant species under very high CO₂ concentrations in Biosphere 2 [J]. Chin Sci Bull, 1997, 42(10):859-864.
- [28] Arp W J. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂ [J]. Plant Cell Envir, 1991, 14:869-875.
- [29] Idso S B, Kimball B A. Downward regulation of photosynthesis and growth at high CO₂ levels [J]. Plant Physiol, 1991, 96:990-992.
- [30] Jiang G M (蒋高明), Lin G H (林光辉), Bruno D V M. The response on dark respiration of some tropical rain forest and coastal desert plant species to the elevation of CO₂ concentrations [J]. Acta Ecol Sin (生态学报), 1999, 19(4):519-522. (in Chinese)
- [31] Poorter H, Gifford R, Kriedemann P E, et al. A quantitative analysis of dark respiration and carbon content as factors in the growth response of plants to elevated CO₂ [J]. Aust J Bot, 1992, 40:501-513.
- [32] Wang X F (汪杏芬), Bai K Z (白克智), Kuang T Y (匡廷云). Responses of plant dark respiration to doubled CO₂ concentration [J]. Acta Bot Sin (植物学报), 1997, 39(9):849-854. (in Chinese)
- [33] Polle A, Pfirrmann T, Chakrabarti S, et al. The effects of enhanced ozone and enhanced carbon dioxide concentrations on biomass, pigments and antioxidative enzymes in spruce needles (*Picea abies* L.) [J]. Plant Cell Envir, 1993, 16:311-316.
- [34] Schwanz P, Haberle K H, Polle A. Interactive effects of elevated CO₂, ozone and drought stress on the activities of antioxidative enzymes in needles of Norway spruce trees (*Picea abies* (L.) Karsten) growth with luxurious N-supply [J]. J Plant Physiol, 1996, 148:351-355.
- [35] Schwanz P, Picon C, Vivin P, et al. Responses of antioxidative systems to drought stress in pedunculate oak and maritime pine as modulated by elevated CO₂ [J]. Plant Physiol, 1996, 110:393-402.
- [36] Haver E A, McHale N A. Enhanced peroxidatic activity in specific catalase isozymes of tobacco, barley and maize [J]. Plant Physiol, 1989, 91:812-815.
- [37] Rao M, Hale B A, Ormrod D P. Amelioration of ozone-induced oxidative damage in wheat plant grown under high carbon dioxide. Role of antioxidant enzymes [J]. Plant Physiol, 1995, 109:421-432.
- [38] Badiani M D, Annibale A, Paolacci A R, et al. The antioxidant status of soybean (*Glycine max*) leaves grown under nature CO₂ enrichment in the field [J]. Aust J Plant Physiol, 1993, 20:275-284.
- [39] Badiani M D, Paolacci A R, Annibale A, et al. Can rising CO₂ alleviate oxidative risk for the plant cell? Testing the hypothesis under natural [CO₂] enrichment [A]. In: Raschi A, Miglietta F, Tognetti R, et al. Plant Responses to Elevated CO₂ [C]. London: Cambridge University Press, 1997. 221-241.
- [40] Asada K, Takahashi M. Production and scavenging of active oxygen in photosynthesis [A]. In: Kyle D J, Osmond C B, Arntzen C J. Photoinhibition [C]. Amsterdam: Elsevier, 1987. 227-287.
- [41] Peng C L (彭长连), Lin Z F (林植芳), Lin G Z (林桂珠). Changes of antioxidative ability in leaves of rice cultivars grown under

- enriched CO₂ [J]. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1999, 25(1):39-43. (in Chinese)
- [42] Lin W H (林伟宏), Wang D L (王大力). Effects of elevated CO₂ on growth and carbon partitioning in rice [J]. *Chin Sci Bull* (科学通报), 1998, 43(21):2299-2302. (in Chinese)
- [43] Patterson D T, Flint E P. Potential effects of global atmospheric CO₂ enrichment on the growth and competitiveness of C₃ and C₄ weed and crop plants [J]. *Weed Sci*, 1980, 28:71-75.
- [44] Kriedemann P E, Wong S C. Growth response and photosynthetic acclimation to CO₂: comparative behavior in two C₃ crop species [J]. *Acta Hort*, 1984, 162:113-120.
- [45] Oberbauer S F, Sionit N, Hastings S J, et al. Effects of CO₂ enrichment and nutrition on growth, photosynthesis, and nutrient concentration of *Alaskan tundra* species [J]. *Can J Bot*, 1986, 64: 2993-2998.
- [46] Tognoni F, Halevy A H, Winter S H. Growth of bean and tomato plants as affected by root absorbed growth substances and atmospheric carbon dioxide [J]. *Planta*, 1967, 72:43-52.
- [47] Luxmore R J, O'Neill E G, Ellis J M, et al. Nutrient uptake and growth responses of Virginia pine to elevated atmospheric carbon dioxide [J]. *J Envir Qual*, 1986, 15:244-251.
- [48] Norby R J, O'Neill E G, Hood W G, et al. Carbon allocation, root exudation and mycorrhizal colonisation of *Pinus echinata* seedlings grown under CO₂ enrichment [J]. *Tree Physiol*, 1987, 3: 203-210.
- [49] Eamus D, Jarvis P G. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests [J]. *Adv Ecol Res*, 1989, 19:52-55.
- [50] Wang Z (王忠), Gu Y J (顾燕洁), Gao Y Z (高煜珠). Promotive of CO₂ on rice flowering [J]. *Plant Physiol Comm* (植物生理学通讯), 1987, (3):29-31. (in Chinese)
- [51] Jiang G M (蒋高明), Han X G (韩兴国), Lin G H (林光辉). Response of plant growth to elevated CO₂: a review on the chief methods and basic conclusions based on experiments in the external countries in past decade [J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), 1997, 21(6):489-502. (in Chinese)
- [52] Wang X L (王修兰), Xu S H (徐师华), Li Y X (李佑祥). The effects of CO₂ doubling on growing and developing characters and yield for wheat [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 1996, 16 (3): 328-332. (in Chinese)
- [53] Ziska L H, Teramura A H. Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa*) to increased CO₂-photosynthetic, biomass and reproductive characteristics [J]. *Physiol Plant*, 1992, 84:269-276.
- [54] Schapendonk A H C M, Oijen M V, Dijkstra P, et al. Effect of elevated CO₂ concentration on photosynthetic acclimation and productivity of two potato cultivars grown in open-top chambers [J]. *Aust J Plant Physiol*, 2000, 27:1119-1130.
- [55] Zhang J Y (张继业), Chen Z Y (陈宗瑜), Ma M A (马明安). Study on the effect of broad beans assimilating phosphate at different sun-light CO₂ conditions by isotope trace [J]. *J Yunan Agri Univ* (云南农业大学学报), 1994, 14(3):257-260. (in Chinese)
- [56] Lin W H, Zhang F S, Bai K Z. Responses of plant rhizosphere to atmospheric CO₂ enrichment [J]. *Chin Sci Bull*, 2000, 45(2):97-101.
- [57] Ding L, Zhang C H, Bai K Z, et al. Relation between seed size in different plant species and response of their seedlings to double CO₂ [J]. *Chin Sci Bull*, 1997, 42(4):331-333.
- [58] Lawor D W, Mitachell R A C. The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies [J]. *Plant Cell Envir*, 1991, 14:807-818.
- [59] Hendreys G R, Lewin K F, Nagy J. Free air carbon dioxide enrichment: development, progress, results [J]. *Vegetation*, 1993, 104/105:17-31.
- [60] Culotta E. Will plants profit from high CO₂? [J] *Science*, 1995, 268: 654-656.
- [61] Ellsworth D S, Oren R, Huang C, et al. Leaf and canopy responses to elevated CO₂ in a pine forest under free-air CO₂ enrichment [J]. *Oecologia*, 1995, 104:139-146.
- [62] Gardingen P R V, Grace J, Harkness D D, et al. Carbon dioxide emissions at an Italian mineral spring: measurements of average CO₂ concentration and air temperature [J]. *Agr Forest Meteorol*, 1995, 73:17-27.
- [63] Garace J, Gardingen P R V. Site of naturally elevated carbon dioxide [A]. In: Raschi A, Miglietta F, Tognetti R, et al. *Plant Responses to Elevated CO₂* [C]. London: Cambridge University Press, 1997. 1-6.
- [64] Farrar J F, Williams M L. The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration [J]. *Plant Cell Envir*, 1991, 14: 819-830.