

近3年来植物对高浓度CO₂响应的研究进展

刘 强^{1,2}, 陈怡平¹

(1. 中国科学院地球环境研究所 黄土与第四纪地质国家重点实验室, 西安 710075; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 由于全球性化石燃料的消耗导致大气中CO₂浓度急剧上升。CO₂浓度升高,除了通过温室效应引起的气候变化对植物产生间接影响外,还直接影响植物的生长发育和生理生化代谢过程。因此,陆生植物对高浓度CO₂的响应规律及适应机制已经成为全球变化生态研究的热点问题。本文综述了近3年来CO₂浓度升高对植物生长发育、品质特性以及生理生化方面影响的研究进展,分析发现:(1) 大气CO₂浓度升高加速了植物的生长,降低了经济作物的品质,提高了光合速率,降低了叶片的气孔导度和蒸腾速率,提高了水分利用效率,增加了碳水化合物的累积,提高了植物对氮素的摄取,增强了硝酸盐还原酶活性,并且在短期内提高了1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶的活性,但在长期暴露下有所降低;(2) CO₂与其他环境因子复合作用下,植物对CO₂浓度升高的响应在氮素供应水平较低情况下表现显著,高浓度CO₂可以缓解臭氧、干旱、高盐度以及紫外辐射对植物带来的不良影响,温度的上升可以促进植物对高浓度CO₂的积极响应。

关键词: CO₂浓度升高;植物生理生态;全球变化;复合作用;研究进展

中图分类号: Q945 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-9901(2011)04-0525-07

Progress of research on responses of plants to elevated CO₂ concentration in recent three years

LIU Qiang^{1,2}, CHEN Yi-ping¹

(1. State Key Laboratory of Loess and Quaternary Geology, Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Sciences, Xi'an 710075, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The concentration of CO₂ rises rapidly in the atmosphere due to the worldwide consumptions of fossil fuel. Elevated CO₂ concentration not only produces indirect effects on plants due to the climate change caused by the greenhouse effect, but also directly affects plant growth, physiological and biochemical metabolic processes. Therefore, the regularity of responses and the mechanism of acclimations for terrestrial plant to elevated CO₂ concentration have been the hot issue of global change ecology. This article summarizes the effects of growth, quality, physiology and biochemistry in plants to elevated CO₂ concentration in recent three years: (1) Elevated CO₂ concentration can accelerate the growth of plants, reduce the quality of commercial crops, increase the rates of photosynthesis, decrease stomatal conductance and the rates of transpiration, improve water use efficiency, and enhance accumulation of carbohydrates, nitrogen uptake and nitrate reductase activity. Furthermore, the ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase activity of the plants is increased after short-term exposure to elevated CO₂ concentration, but decreased by long-term exposure. (2) Under the combination of elevated CO₂ concentration and other environmental factors, plant grown with low nitrogen supply can improve the effects of elevated CO₂ concentration; moreover, the elevated CO₂ concentration can mitigate negative influences of O₃, drought, salt stress and ultraviolet-B on plants, while positive responses can be enhanced by an increase in the temperature at elevated atmospheric CO₂ concentration.

Key words: elevated CO₂ concentration; plant physiological ecology; global change; interactions; research progress

1970年至2004年间,CO₂的排放增加了大约80%,在最近的一个十年期(1995-2004年),CO₂排放速率(每年9.2亿吨CO₂当量)比前一个十年期(1970-1994年)的排放速率(每年4.3亿吨CO₂当量)增加了1倍多,2005年大气中CO₂浓度(379×10⁻⁶)远远超过了过去650000年的自然变化范围,如果采取有效措施,到2100年CO₂浓度将稳定在550×10⁻⁶左右(IPCC, 2007)。CO₂是绿色植物光合作用的底物之一,CO₂浓度升高,除了通过温室效应引起的全球气候变化对植物产生间接影响外,还直接影响植物的生长发育和生理生化代谢过程。因此,陆生植物对高浓度CO₂及其与其他环境因子复合作用的响应规律和适应机制已经成为全球变化生态学关注的焦点和科学问题。近二十年来国内外已有不少学者关注CO₂浓度升高及与其他环境因子复合对植物的影响,取得了丰富的研究成果,尤其是近几年全球变暖引起了国际社会的高度关注,这方面的研究也随之增加。本文综述了近3年来这一领域的研究进展,旨在为全球变化的研究提供参考。

1 植物对高浓度CO₂的响应

1.1 CO₂浓度升高对植物生长发育的影响

大量研究表明,在大气CO₂浓度升高的环境下,植物的形态学参数(如株高、根茎、叶片数量、生物量、果实粒重等)均有不同程度的增加。有学者的研究表明,在高浓度的开顶箱(OTC)系统中,云南石梓(*Gmelina arborea*)的株高、基径、枝条数量、总茎长、叶片数量、叶片长度、相对株高增长率、叶片增长率、根重、叶重、茎重、地上部分生物量、植株生物量均有显著提高(Reddy et al, 2010)。也有研究表明,糙米的总生物量、茎干重、穗干重以及单个粒重在高浓度CO₂下均有显著增高(Cheng et al, 2009)。

但是综合来看,不同光合途径的植物以及植物的不同物种或基因型对高浓度CO₂敏感程度不同。根据植物固定CO₂途径的差异将植物分为C₃、C₄和CAM三种类型。由于解剖结构以及生理功能上的差异,C₄植物对高浓度CO₂的响应不及C₃植物敏感(Tang et al, 2009)。Reddy et al(2010)综合了1994到2009年间不同学者对不同种类植物在高浓度CO₂下的响应结果,分析发现C₃植物在生长期对高浓度CO₂有强烈的积极响应,三种CAM植物*Ananas*、*Agave*及*Kalanchoe*对高浓度CO₂的响应也很显著,高浓度CO₂对两种C₄植物*Sorghum*和*Panicum*则有负面效应。

总之,从近3年的研究结果与Ainsworth and Long(2005)对全球12个开放式CO₂控制系统(FACE)的分析来看,CO₂浓度升高促进了植物的生长发育和生物量积累。

1.2 CO₂浓度升高对植物品质特性的影响

遗传基因和环境因素共同影响着植物的生长发育,在相似的遗传背景条件下,高浓度CO₂会影响植物碳水化合物的合成、营养元素的吸收及其生长发育,进而影响经济作物的品质特性。

研究表明,CO₂浓度升高使农作物中蛋白质含量普遍降低(唐世荣等, 2009),不管氮素的供应如何,大米叶片中可溶性蛋白的含量均有降低(Fukayama et al, 2009)。Högy and Fangmeier(2009a, 2009b)的研究表明CO₂浓度的升高会使马铃薯地下部分生物量增加,提高了商业生产的经济效益,并且葡萄糖、果糖以及总还原糖与大气CO₂浓度呈现正相关性,但是亮氨酸、苯丙氨酸、甲硫氨酸、缬氨酸、组氨酸、天冬氨酸,以及钾、钙、总糖生物碱都与大气CO₂浓度呈现负相关性,并且随着CO₂浓度的升高,马铃薯块茎的畸变也随之增加。有研究认为,凤梨科观赏性植物在高浓度CO₂暴露下叶片绿色变浅,叶子修长性降低,从而表现出对观赏价值的负面影响(Croonenborghs et al, 2009)。因此,CO₂浓度的升高对经济作物增产有利,但是作物的营养价值、美学以及口感等都受到不良影响。

1.3 CO₂浓度升高对植物生理生化的影响

1.3.1 光合速率

大气CO₂浓度升高会直接影响光合作用的碳固定,大气中CO₂浓度的升高会显著提高植物的光合速率。王兰兰等(2009)认为目前大气CO₂浓度对植物光合作用而言尚处于一种不饱和状态,从理论上讲其浓度在一定范围内的升高将会有利于植物的光合作用,使光合速率提高。

大多数研究表明,短期CO₂浓度的升高对植物光合速率有明显的促进作用,但是随着处理时间的延长,植物出现光合适应现象,高浓度CO₂的促进作用逐渐消失,甚至有所下降。Leakey et al(2009)对近20年来FACE系统下植物响应的结果进行分析,发现长期暴露于高浓度CO₂下,尽管可能引起植物光合适应,但与正常CO₂浓度相比,仍对植物的光合碳同化能力有不同程度的促进。Darbah et al(2010)的研究结果表明,山杨树暴露于高浓度CO₂环境中11年,其光合速率,电子转移速率,羧化速率均有显著提高,并没有发生光合适应现象,说明大气CO₂浓度升高对植物光合速率的影响具有种间差异,而且,不同光合途径的植物差异更为显著。

1.3.2 气孔导度

气孔是 CO₂ 进入植物体的通道,是植物对 CO₂ 浓度变化的敏感指标(Pinkard et al,2010)。植物通过调节气孔闭合程度或减少气孔密度来调节胞间 CO₂ 浓度,以保持胞间 CO₂ 分压的相对稳定(Pons et al, 2009)。大量研究表明,长期处在高浓度 CO₂ 条件下,植物叶片的气孔导度显著降低。在 FACE 系统中,植物叶片的气孔导度降低 10%~40%,比较而言,乔木、灌木以及非禾本科草本植物降低的幅度小于禾本科作物(Ainsworth and Rogers, 2007)。Ainsworth and Long(2005)对 FACE 系统植物的研究总结表明,C₃ 和 C₄ 植物的气孔导度对 CO₂ 浓度升高的响应结果类似,平均下降约 20%~30%。近 3 年的研究表明,高浓度 CO₂ 的短期暴露增加了细胞间隙的 CO₂ 浓度,进而提高了脱落酸调节下叶片气孔的关闭程度(Levine et al, 2009)。也有研究表明,高浓度 CO₂ 以及施氮可以改变植物叶片水分通道的结构,从而影响液相运输,降低气孔导度(Domec et al, 2009)。

Ainsworth and Rogers (2007)对 27 份报告的分析表明,FACE 试验条件下,植物在高浓度 CO₂ 环境中,气孔密度的降低很少。在 FACE 系统中树木的气孔导度对 CO₂ 上升没有明显响应(Darbah et al, 2010)。这种不一致性与植物生长的季节以及其他环境因素如干旱有关。

1.3.3 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶

植物吸收一分子的 CO₂ 并通过 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)的催化作用整合到一个五碳糖分子 1,5-二磷酸核酮糖的第二位碳原子上,形成一个六碳分子,随后在裂解酶的作用下分解为两分子的 3-磷酸甘油酸,因此,Rubisco 和 CO₂ 的结合能力就成为判断植物光合作用对 CO₂ 浓度变化响应的关键指标。

短期暴露于高浓度 CO₂ 条件下,植物 Rubisco 的活性明显提高。生长在高浓度 CO₂ 环境下的高粱,其叶片的碳交换速率较高,提高了 Rubisco 的活性(Vara Prasad et al, 2009)。长期暴露于高浓度 CO₂ 中的植物,Rubisco 浓度降低或者是叶片中碳水化合物含量增加导致 Rubisco 的羧化能力降低,植物通过降低 Rubisco 浓度及活性保持可控的光合作用速率(Aranjuelo et al, 2009)。对长期生长于高浓度 CO₂ 条件下大米叶片中基因表达的研究表明,CO₂ 固定酶的基因表达水平有所降低(Fukayama et al, 2009)。因此,Rubisco 含量及活性的降低被认为是产生光合适应的原因,如小麦叶片对高浓度

CO₂ 的光合适应主要是由于 1,5-二磷酸核酮糖羧化作用限制引起的(Zhang et al, 2009)。

1.3.4 蒸腾作用

长期暴露于高浓度 CO₂ 条件下的植物,其蒸腾作用强度有所降低(Kanemoto et al, 2009)。CO₂ 浓度升高对植物蒸腾作用的影响受到两个因素的制约:一方面,CO₂ 浓度升高会导致叶片气孔关闭,减少水分从气孔腔向外部空气蒸发,从而减弱了单位叶面积的蒸腾强度,因此,有学者认为蒸腾作用减少的速度取决于气孔导度的降低(Kanemoto et al, 2009);另一方面,CO₂ 浓度增加使得光合作用增强、植物生长和叶片伸展速度加快、植株高度和叶面积增加,这将导致蒸腾作用增加。根据目前的研究结果,前一个因素起主要作用。

1.3.5 水分利用效率

植物水分利用效率是指植物消耗单位水分所生产的同化物质的量,叶片的水分利用效率常用净光合速率与蒸腾速率的比值表示。研究表明,大气 CO₂ 浓度的上升提高了植物叶片的水分利用效率。生长在高浓度 CO₂ 条件下的植物,光合作用增长了 30%,气孔导度以及蒸腾速率有所降低,这使得单位叶面积水分消耗降低,水分利用效率提高(De Souza et al, 2008)。

1.3.6 碳水化合物

大气 CO₂ 浓度升高增加了植物体内碳水化合物的累积。高浓度 CO₂ 提高了谷粒的淀粉含量,而且葡萄糖、果糖以及总还原糖的含量与大气 CO₂ 浓度呈正相关(Högy and Fangmeier, 2008, 2009b)。随着 CO₂ 浓度的升高,植物细胞的淀粉粒径增大(Sinha et al, 2009)。

1.3.7 氮素的同化与还原

高浓度 CO₂ 提高了植物对氮素的摄取(Natali et al, 2009; Robredo et al, 2011),增加了植物体内氮素的含量(de Graaff et al, 2009)。然而,植物生物量的增加导致植株整体上表现出氮素浓度的降低(Esmeijer-Liu et al, 2009)。有研究表明,光合适应是由于叶片中氮素浓度降低引起的,并且蒸腾作用的下降速度取决于气孔导度的降低,而气孔导度的降低与氮素的迁移有关(Kanemoto et al, 2009),也有研究表明,植物的光合适应现象是由于氮素在叶片中的分配导致植物蛋白质结合受阻引起的(Seneweera et al, 2011)。

作为氮素吸收的限制步骤,氮素的还原是植物对 CO₂ 浓度升高生理响应的重要参数(Natali et al, 2009)。近 3 年来的研究表明,高浓度 CO₂ 条件下光合速率的提高导致植物体内硝酸盐还原酶活性的

增强(Robredo et al, 2011),并且其与植物体内糖类含量的增加相一致(Pérez-López et al, 2010)。硝酸盐还原酶活性反过来可以调节光合作用速率以及植物体内碳素的有效性(Robredo et al, 2011)。

2 植物对高 CO₂ 浓度与其他环境因子复合作用的响应

全球环境变化是多因子的复合效应,CO₂ 浓度升高只是全球环境变化的一个方面。并且 CO₂ 浓度升高会导致环境温度的上升以及降水等其他环境因子的改变。要全面、合理评价全球环境变化引起的生态学效应,就必须研究多因子复合作用下植物对其变化的生态学响应。近3年来 CO₂ 浓度升高与其他环境因子的复合效应也受到广泛关注。

2.1 与氮素的复合效应

氮素的供应与植物的生长发育有着密切的联系,在高浓度 CO₂ 条件下表现得更为突出。研究表明,在氮素供应较低时,Rubisco 的活性下降,植物易发生光合适应,植物生物量的增长受高浓度 CO₂ 影响较严重(Manderscheid et al, 2009)。最近的分析显示,高浓度 CO₂ 与氮素供应之间有显著的交互作用,土壤氮素供应受限会逐渐抑制植物光合碳素摄取以及生物量增加对高浓度 CO₂ 的积极响应,且在充足的氮素供应下未能体现(Reddy et al, 2010)。也有学者的研究表明,施氮及高浓度 CO₂ 改变了植物的水力通道,降低了叶片的水势(Domec et al, 2009)。但是 Esmeijer-Liu et al(2009)用了三年时间,研究了高浓度 CO₂ 以及高含量有效氮对 *Betula pendula* 树苗净初级生产力的影响,结果表明两种因素结合后净初级生产力有显著提高,但仅升高 CO₂ 浓度却没有明显差异,表明氮素对生长于高浓度 CO₂ 下的植物有影响,并且这种响应的不一致受多重因素限制。近年来的研究表明,氮素的供应可以缓解甚至消除长期生长于高浓度 CO₂ 条件下植物的光合适应现象(Sanz-Sáez et al, 2010)。具体的机理还需要进一步研究。

2.2 与温度的复合效应

长期暴露于高浓度 CO₂ 环境中,C₃ 植物小麦叶片的光合电子传递速率与环境温度呈现正相关性,在较低温度下 1,5 - 二磷酸核酮糖限制了植物的光合作用速率,但在温度升高时表现相反(Alonso et al, 2009)。对于 C₄ 植物来说,温度上升可以提高磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶的活性,对植物生长具有刺激作用(Vara Prasad et al, 2009)。CO₂ 与温度的复合作用表明,在较高温度下,高浓度 CO₂ 刺激了

植物的生长(Yoon et al, 2009),光合作用对高浓度 CO₂ 的响应在温度升高条件下有所提高(Alonso et al, 2009)。在大气 CO₂ 浓度升高条件下,温度至少增长 2~4℃ 才可以提高植物对 CO₂ 的摄取,温度升高也会影响或改变代谢终点的碳素利用速率,降低碳水化合物的累积,反过来提高光合作用速率(Reddy et al, 2010)。由此表明,环境温度升高可以缓解高水平 CO₂ 环境下的光化学抑制(Gutiérrez et al, 2009)。然而,Cheng et al(2009)研究表明,糙米产量在高浓度 CO₂ 条件下有显著提高,但是当夜晚环境温度升高时有所下降,由此表明 CO₂ 浓度的上升和夜晚温度升高有显著的交互作用,这与其他环境因子如氮素供应及干旱的影响有关。

2.3 与干旱的复合效应

大气 CO₂ 浓度升高导致植物叶片气孔导度降低、蒸腾速率降低、单位叶面积水分消耗降低、水分利用效率提高(De Souza et al, 2008),从而可延缓植物对干旱的响应。生长在高浓度 CO₂ 环境下的植物通过降低叶片气孔导度而降低整个树冠的水分传导,进而缓解植物水分流失,并且使土壤水分消耗减少,保持土壤有效含水量(Reddy et al, 2010)。在水分胁迫条件下,植物的相对生长率,总生物量和叶面积都会减小,CO₂ 浓度升高可缓解这种负面效应。De Souza et al(2008)对 C₄ 植物甘蔗的研究表明,在短暂的干旱胁迫与高浓度 CO₂ 复合作用下,植株光合作用提高了 30%,高度增长了 17%,生物量增加了 40%,并且降低了气孔导度以及蒸腾速率,提高了植株的水分利用效率。也有研究表明,水分的不足导致蒸腾作用的降低,从而减少了根对 NO₃⁻ 的吸收及运输,NO₃⁻ 含量的降低会改变基因的表达,从而降低了干旱胁迫下植物体内酶的活性,但是高浓度 CO₂ 通过提高植物的光合速率刺激了干旱胁迫下的硝酸盐还原作用,缓解了干旱的不良效应(Robredo et al, 2011)。总之,大气 CO₂ 浓度的升高可以缓解短暂的轻度干旱对植物产生的不良影响。

2.4 与臭氧的复合效应

高浓度 CO₂ 处理下植物叶片气孔导度的降低可以缓解臭氧对植物光合作用带来的不利影响(王兰兰等, 2009),进而缓解了高浓度臭氧对针叶植物干物质生长的抑制(王兰兰等, 2010)。对生长在 FACE 中纸皮桦的研究表明,高浓度 CO₂ 和臭氧复合作用下,植物叶片表皮细胞密度降低,尺寸明显增大,高浓度 CO₂ 和臭氧对植物生长以及叶片代谢的复合作用与单因素胁迫有显著差异(Riikonen et al, 2010)。长期暴露在高浓度 CO₂ 和臭氧环境下,山杨

树叶片的最大瞬时光合作用有显著提高,没有发现光合适应现象,电子传递速率、羧化作用以及气孔导度没有显著变化 (Darbah et al, 2010)。总之,高浓度 CO₂ 可以缓解高浓度臭氧对植物带来的不利影响。

2.5 与盐度的复合效应

土壤盐碱化程度越来越严重,农作物不但面临高 CO₂ 浓度带来的威胁,而且还面临盐碱化的胁迫。生长在高浓度 CO₂ 环境中的植物可以通过降低蒸腾速率,增加相对含水量来缓解由于高含盐量带来的胁迫 (Pérez-López et al, 2009)。两种大麦在高盐度以及高 CO₂ 浓度共同胁迫下,由于光合速率的提高,其叶片的渗透调节更加显著,并通过关闭气孔降低被动脱水,减少水分散失,保持更高的相对水容量及水分利用效率 (Geissler et al, 2009; Pérez-López et al, 2009)。因此,大气中 CO₂ 浓度的升高可以缓解高盐度对植物带来的损害。

2.6 与紫外线辐射的复合效应

地球上空平流层臭氧的损耗导致到达地表的紫外线-B (UV-B, 280 ~ 320 nm) 辐射强度增加,对植物有损坏作用,显著降低了植物体内蛋白酶、转氨酶、游离氨基酸、可溶性蛋白质含量,同时降低了叶绿素

含量、气孔导度、水分利用率和生物量 (Chen et al, 2008)。UV-B 辐射抑制了植物的光合作用,破坏了 Rubisco 的活性,而高浓度 CO₂ 不仅为光合作用提供充足原料,而且提高了 1,5 - 二磷酸核酮糖羧化酶的活性,增强了光合作用对 CO₂ 的固定能力,同时还抑制了 1,5 - 二磷酸核酮糖加氧酶活性,减少光呼吸底物乙醇酸的合成,降低了植物的光呼吸 (李方民等, 2006)。因而,高浓度 CO₂ 可以缓解 UV-B 辐射对植物的不良影响。

3 结语

大气 CO₂ 浓度升高促进了植物的生长,提高了植物的光合作用速率和水分利用效率,降低了叶片的气孔导度及蒸腾速率,增加了碳水化合物的积累及氮素的摄取,增强了体内硝酸盐还原性,短期内 Rubisco 含量和活性提高,长期作用下有所降低。高浓度 CO₂ 导致作物体内蛋白质含量降低,景观植物叶片失色,从而对经济作物的品质有负面效应。近 3 年来,对光合作用有关酶以及碳、氮代谢产物的研究有所加强,但还需从分子遗传水平揭示植物对高浓度 CO₂ 响应的深层次机理 (图 1)。

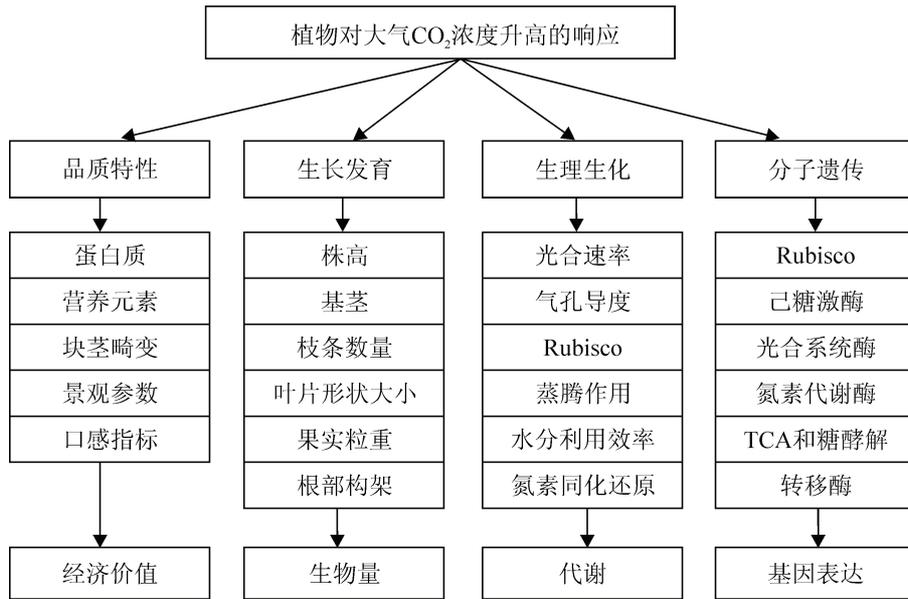


图 1 大气 CO₂ 浓度升高对植物品质特性、生长发育、生理生化以及分子遗传特征的影响

Fig. 1 Characteristics of plant quality, growth, physiology, biochemistry and molecular genetics to elevated CO₂ concentration (Ainsworth and Long, 2005; Ainsworth and Rogers, 2007; De Souza et al, 2008; Cheng et al, 2009; Croonenborghs et al, 2009; Fukayama et al, 2009, 2011; Högy and Fangmeier, 2009a, 2009b; Kanemoto et al, 2009; Leakey et al, 2009; Natali et al, 2009; 唐世荣等, 2009; Vara Prasad et al, 2009; Darbah et al, 2010; Kontunen-Soppela et al, 2010; Reddy et al, 2010; Robredo et al, 2011)

植物对多种环境因子的复合响应可以全面、合理地评价全球环境变化引起的生态学效应。近 3 年来,研究大气 CO₂ 浓度升高与环境温度、氮素供应、

水分胁迫、紫外辐射以及臭氧等环境因子对植物的影响较多,总结分析发现,温度上升促进了植物对高浓度 CO₂ 的积极响应,植物在氮素供应较低情况下

对 CO₂ 浓度升高的响应更为显著,高浓度 CO₂ 可以缓解臭氧、干旱、高盐度以及紫外辐射对植物带来的不良影响。大多数研究表明,叶片的气孔导度、光合作用以及糖、氮的一些代谢产物可以调控高浓度 CO₂ 条件下植物对其他环境因子的响应,其深层次的响应机理还有待从分子水平上得到解释,为未来采取合理的应对措施提供理论依据。

植物对 CO₂ 浓度升高的响应受遗传基因以及外界环境共同影响。植物物种、代谢途径、基因型以及生长发育阶段的差异,导致响应结果的一致性较差。外界环境如温度、光照、水分供应以及土壤营养条件等的不同也可改变植物对高浓度 CO₂ 的响应。因此,在高浓度 CO₂ 环境中,植物在生理生化及分子遗传水平上的响应受多重因子共同调控,不能仅从某一方面解释植物对 CO₂ 浓度升高的响应。

另外,实验装置、实验控制条件、实验期长短以及数据处理方法等因素的差异也会导致实验结果的不一致。近3年来,研究植物对高浓度 CO₂ 响应的装置主要包括开顶箱系统(OTC)和开放式 CO₂ 控制系统(FACE),它们比控制环境箱(CE)、人工气候培养箱及枝条气袋法更接近于自然状态,实验结果的代表性更强。随着研究准确性的进一步增强,目前,国际上更具代表性的大型实验装置还有美国生物圈2号等。

在更加接近于自然环境的条件下,从分子基因水平上研究植物在整个生长期对高浓度 CO₂ 以及与环境因子的复合响应成为今后研究的关键。在可预测的全球环境变化条件下,运用基因技术操控植物对外界环境的积极适应,提高经济作物产量及品质,从而为全球粮食安全提供技术保障。

参考文献

- 李方民,陈怡平,王勋陵,等. 2006. UV-B 辐射增强和 CO₂ 浓度倍增的复合作用对番茄生长和果实品质的影响[J]. *应用生态学报*, 17(1): 71-74.
- 唐世荣,李中阳,赵玉杰,等. 2009. CO₂ 浓度升高对农作物品质影响的研究进展[J]. *农业环境科学学报*, 28(12): 2437-2444.
- 王兰兰,何兴元,陈伟,等. 2009. 大气 CO₂ 和 O₃ 浓度升高对植物光和生理的影响[J]. *环境科学与技术*, 32: 133-138.
- 王兰兰,何兴元,陈玮. 2010. CO₂ 和 O₃ 浓度升高及其复合作用对华山松生长及光合日变化的影响[J]. *环境科学*, 31(1): 36-40.
- Ainsworth E A, Long S P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂ [J]. *New Phytologist*, 165(2): 351-372.
- Ainsworth E A, Rogers A. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions [J]. *Plant, Cell and Environment*, 30(3): 258-270.
- Alonso A, Pérez P, Martínez-Carrasco R. 2009. Growth in elevated CO₂ enhances temperature response of photosynthesis in wheat[J]. *Physiologia Plantarum*, 135(2): 109-120.
- Aranjuelo I, Irigoyen J J, Nogues S, et al. 2009. Elevated CO₂ and water-availability effect on gas exchange and nodule development in N₂-fixing alfalfa plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 65(1): 18-26.
- Chen Y P, Han J. 2008. Laser radiation can retard leaf senescence of *Isatis indigotica* seedlings exposed to elevated UV-B[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 3(2): 114-122.
- Cheng W G, Sakai H, Yagi K, et al. 2009. Interactions of elevated [CO₂] and night temperature on rice growth and yield [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(1): 51-58.
- Croonenborghs S, Ceusters J, Londers E, et al. 2009. Effects of elevated CO₂ on growth and morphological characteristics of ornamental bromeliads[J]. *Scientia Horticulturae*, 121(2): 192-198.
- Darbah J N T, Kubiske M E, Nelson N, et al. 2010. Will photosynthetic capacity of aspen trees acclimate after long-term exposure to elevated CO₂ and O₃? [J]. *Environmental Pollution*, 158(4): 983-991.
- de Graaff M-A, Van Kessel C, Six J. 2009. Rhizodeposition-induced decomposition increases N availability to wild and cultivated wheat genotypes under elevated CO₂ [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(6): 1094-1103.
- De Souza A P, Gaspar M, Da Silva E A, et al. 2008. Elevated CO₂ increases photosynthesis, biomass and productivity, and modifies gene expression in sugarcane[J]. *Plant, Cell and Environment*, 31(8): 1116-1127.
- Domec J C, Palmroth S, Ward E, et al. 2009. Acclimation of leaf hydraulic conductance and stomatal conductance of *Pinus taeda* (loblolly pine) to long-term growth in elevated CO₂ (free-air CO₂ enrichment) and N-fertilization [J]. *Plant, Cell and Environment*, 32(11): 1500-1512.
- Esmeijer-Liu A J, Aerts R, Kürschner W M, et al. 2009. Nitrogen enrichment lowers *Betula pendula* green and yellow leaf stoichiometry irrespective of effects of elevated carbon dioxide[J]. *Plant Soil*, 316(1): 311-322.
- Fukayama H, Fukuda T, Masumoto C, et al. 2009. Rice plant response to long term CO₂ enrichment: Gene expression profiling[J]. *Plant Science*, 177(3): 203-210.
- Fukayama H, Sugino M, Fukuda T, et al. 2011. Gene expression profiling of rice grown in free air CO₂ enrichment (FACE) and elevated soil temperature [J]. *Field Crops Research*, 121(1): 195-199.

- Geissler N, Hussin S, Koyro H-W. 2009. Interactive effects of NaCl salinity and elevated atmospheric CO₂ concentration on growth, photosynthesis, water relations and chemical composition of the potential cash crop halophyte *Aster tripolium* L. [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 65(2-3): 220-231.
- Gutiérrez D, Gutiérrez E, Pérez P, et al. 2009. Acclimation to future atmospheric CO₂ levels increases photochemical efficiency and mitigates photochemistry inhibition by warm temperatures in wheat under field chambers[J]. *Physiologia Plantarum*, 137(1): 86-100.
- Högy P, Fangmeier A. 2008. Effects of elevated atmospheric CO₂ on grain quality of wheat [J]. *Journal of Cereal Science*, 48(3): 580-591.
- Högy P, Fangmeier A. 2009a. Atmospheric CO₂ enrichment affects potatoes: 1. Aboveground biomass production and tuber yield[J]. *European Journal of Agronomy*, 30(2): 78-84.
- Högy P, Fangmeier A. 2009b. Atmospheric CO₂ enrichment affects potatoes: 2. Tuber quality traits [J]. *European Journal of Agronomy*, 30(2): 85-94.
- IPCC. 2007. Climate Change 2007 [R]. London: Cambridge University Press.
- Kanemoto K, Yamashita Y, Ozawa T, et al. 2009. Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ is dependent on N partitioning transpiration in soybean[J]. *Plant Science*, 177(5): 398-403.
- Kontunen-Soppela S, Parviainen J, Ruhanen H, et al. 2010. Gene expression responses of paper birch (*Betula papyrifera*) to elevated CO₂ and O₃ during leaf maturation and senescence[J]. *Environmental Pollution*, 158(4):959-968.
- Leakey A D B, Ainsworth E A, Bernacchi C J, et al. 2009. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen and water relations: six important lessons from FACE[J]. *Journal of Experimental Botany*, 60(10): 2859-2876.
- Levine L H, Richards J T, Wheeler R M. 2009. Super-elevated CO₂ interferes with stomatal response to ABA and night closure in soybean (*Glycine max*) [J]. *Journal of Plant Physiology*, 166(9): 903-913.
- Manderscheid R, Pacholski A, Fruhauf C, et al. 2009. Effects of free air carbon dioxide enrichment and nitrogen supply on growth and yield of winter barley cultivated in a crop rotation[J]. *Field Crops Research*, 110(3): 185-196.
- Natali S M, Sañudo-Wilhelmy S A, Lerdau M T. 2009. Effects of elevated carbon dioxide and nitrogen fertilization on nitrate reductase activity in sweetgum and loblolly pine trees in two temperate forests[J]. *Plant and Soil*, 314(1): 197-210.
- Pérez-López U, Robredo A, Lacuesta M, et al. 2009. The impact of salt stress on the water status of barley plants is partially mitigated by elevated CO₂ [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 66: 463-470.
- Pérez-López U, Robredo A, Lacuesta M, et al. 2010. Atmospheric CO₂ concentration influences the contributions of osmolyte accumulation and cell wall elasticity to salt tolerance in barley cultivars[J]. *Journal of Plant Physiology*, 167(1): 15-22.
- Pinkard E A, Beadle C L, Mendham D S, et al. 2010. Determining photosynthetic responses of forest species to elevated [CO₂]: Alternatives to FACE[J]. *Forest Ecology and Management*, 260(8): 1251-1261.
- Pons T L, Flexas J, Von Caemmerer S, et al. 2009. Estimating mesophyll conductance to CO₂: methodology, potential errors, and recommendations[J]. *Journal of Experimental Botany*, 60(8): 2217-2234.
- Reddy A R, Rasineni G K, Raghavendra A S. 2010. The impact of global elevated CO₂ concentration on photosynthesis and plant productivity[J]. *Current Science*, 99(1): 46-57.
- Riikonen J, Percy K E, Kivimäenpää M, et al. 2010. Leaf size and surface characteristics of *Betula papyrifera* exposed to elevated CO₂ and O₃ [J]. *Environmental Pollution*, 158(4): 1029-1035.
- Robredo A, Pérez-López U, Miranda-Apodaca J, et al. 2011. Elevated CO₂ reduces the drought effect on nitrogen metabolism in barley plants during drought and subsequent recovery [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 71(3): 399-408.
- Sanz-Sáez Á, Erice G, Aranjuelo I, et al. 2010. Photosynthetic down-regulation under elevated CO₂ exposure can be prevented by nitrogen supply in nodulated alfalfa[J]. *Journal of Plant Physiology*, 167(18): 1558-1565.
- Seneweera S, Makino A, Hirotsu N, et al. 2011. New insight into photosynthetic acclimation to elevated CO₂: The role of leaf nitrogen and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content in rice leaves [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 71(2): 128-136.
- Sinha P G, Kapoor R, Uprety D C, et al. 2009. Impact of elevated CO₂ concentration on ultrastructure of pericarp and composition of grain in three Triticum species of different ploidy levels[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 66(3): 451-456.
- Tang J J, Xu L M, Chen X, et al. 2009. Interaction between C₄ barnyard grass and C₃ upland rice under elevated CO₂: Impact of mycorrhizae[J]. *Acta Oecologica*, 35(2): 227-235.
- Vara Prasad P V, Vu J C V, Boote K J, et al. 2009. Enhancement in leaf photosynthesis and upregulation of Rubisco in the C₄ sorghum plant at elevated growth carbon dioxide and temperature occur at early stages of leaf ontogeny [J]. *Functional Plant Biology*, 36(9): 761-769.
- Yoon S T, Hoogenboom G, Flitcroft I, et al. 2009. Growth and development of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) in response to CO₂ enrichment under two different temperature regimes[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 67(1): 178-187.
- Zhang D Y, Chen G Y, Chen J, et al. 2009. Photosynthetic acclimation to CO₂ enrichment related to ribulose-1,5-bisphosphate carboxylation limitation in wheat [J]. *Photosynthetica*, 47(1): 152-154.