

# 植物对气候变化生理响应研究进展\*

冯彩云<sup>1,2</sup> 许新桥<sup>1</sup> 马月萍<sup>3</sup> 孙振元<sup>1</sup> 冯世强<sup>4</sup>

(1 中国林业科学研究院林业研究所,北京 100091;2 中国林学会,北京 100091;

3 东北大学理学院,沈阳 110004;4 辽宁省森林病虫害防治检疫站 沈阳 110036)

**摘要:**自工业革命以来,人类活动尤其是发达国家在工业化过程中消耗大量资源、能源,造成大气中温室气体浓度增加,引起全球范围内的气候变化,给人类的生存和发展带来严峻挑战,也对植物的生理过程产生了影响。关于CO<sub>2</sub>浓度升高及其与气候因子和环境胁迫因子对植物生理过程的影响已引起各国科学家广泛关注。文中就近年来气候变化对植物生理过程的影响国内外研究进行归类和分析,介绍了植物对CO<sub>2</sub>、温度、水分等因素变化的响应过程研究进展,并提出对进一步研究的展望。

**关键词:**植物,气候变化,生理响应

中图分类号:S718.3,S718.43

文献标识码:A

文章编号:1001-4241(2012)04-0016-06

## Research Progress on Plant Physiological Processes in Response to Climate Change

Feng Caiyun<sup>1,2</sup> Xu Xinqiao<sup>1</sup> Ma Yueping<sup>3</sup> Sun Zhenyuan<sup>1</sup> Feng Shiqiang<sup>4</sup>

(1 Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

2 Chinese Society of Forestry, Beijing 100091, China;

3 College of Science, Northeastern University, Shenyang 110004, China;

4 Liaoning Forest Pest Control and Quarantine Station, Shenyang 110036, China)

**Abstract:** Since the industrial revolution, human activities, especially in the developed countries, have consumed a great amount of resources and energy in the process of industrialization, which have resulted in the increased concentration of greenhouse gases in the air and triggered the global climate change. The change has not only brought severe challenges to human survival and development, but also imposed impacts on the physiological processes of plants. The influences on plant physiological processes by enriching CO<sub>2</sub>, changing climate factors and environmental stress factors have attracted wide concerns of scientists. This paper attempted to classify and analyze the national and international research on the influence of climate change on plant physiological processes carried out in recent years, and described the research progress of plant physiological response to CO<sub>2</sub>, temperature and moisture. Finally, the future research directions were prospected.

**Key words:** plant, climate change, physiological response

18世纪60年代,从第一次工业革命后的一个多世纪,人类大量使用化石能源,毁林开荒,向大气排放大量的CO<sub>2</sub>等温室气体,导致温室效应加剧。根据IPCC气候变化第4次评估报告,大气中CO<sub>2</sub>浓度已

由工业革命前的280 μL/L增加到2005年的379 μL/L<sup>[1]</sup>。据预测,到2100年大气CO<sub>2</sub>浓度至少升高到540 μL/L,最大可达970 μL/L,大气平均温度也将增加1.4~5.8℃<sup>[2]</sup>。气候变化造成地球海平面上

\* 收稿日期:2012-01-22

作者简介:冯彩云,高级工程师,E-mail:bjmaryfeng@163.com,通讯地址:100091北京市颐和园后中国林学会

通讯作者:许新桥,中国林业科学研究院林业研究所党委书记兼副所长,高级工程师,E-mail:xqx210@126.com,通讯地址:北京市颐和园后中国林业科学研究院林业研究所

升、冰川融化、降雨分布及频率和强度发生显著变化,极端天气事件时有发生,对人类经济社会可持续发展和全球自然生态系统构成严重威胁。未来气候还将继续变化,据科学家预测,全球平均气温仍将继续升高,且呈现出最低温度比最高温度的增幅大、夜晚温度比白天温度的增幅大和冬季比夏季增温明显的趋势;全球总降雨量将有所增加,但降雨格局可能会因不同地区和不同季节而有所变化,中纬度地区的夏季干旱将明显增加<sup>[3]</sup>。气候变化将影响植物的水分、光合、呼吸和物质代谢等生理过程。植物应对气候变化的生理响应已引起科学家们的广泛关注,并取得了很多研究成果,本文对近年来的研究成果进行综述,以期为进一步研究提供思路。

## 1 植物对 CO<sub>2</sub> 浓度变化的响应

CO<sub>2</sub> 是植物光合作用的底物,其浓度增加必将对植物净第一性生产力和全球碳循环产生重大影响,因而倍受人们的关注。

### 1.1 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物生长发育和生物量的影响

CO<sub>2</sub> 浓度增加会促进光合作用过程中对 CO<sub>2</sub> 的固定、运转及有机化合物的合成,同时能减少氧气与光合羧化酶结合的竞争力,抑制光呼吸,提高净同化率,对植物生长有直接的影响。研究表明,随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加植物生长发育期缩短,株高随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加而增加,从而使植株的总生物量和产量增加,相对生长率等也显著增加,叶片的数量、厚度、大小和叶面积、单位叶面积叶片重量也有不同程度的增加<sup>[4-5]</sup>。小麦和大豆等农作物的籽粒数量、产量和百粒重均明显增加<sup>[6]</sup>。郑凤英<sup>[7]</sup>等应用整合分析方法对 84 个独立实验中有关植物对大气 CO<sub>2</sub> 浓度倍增响应的数据进行综合统计发现,不同光合途径的植物对高 CO<sub>2</sub> 浓度的响应有所不同:C<sub>3</sub> 植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应比 C<sub>4</sub> 植物明显,木本植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应比草本植物明显。其中,C<sub>3</sub> 植物在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增条件下光饱和光合速率和总生物量分别升高 40.4% 和 30.0%,气孔导度和暗呼吸速率分别降低 30.4% 和 20.7%;C<sub>4</sub> 植物在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增条件下光饱和光合速率提高幅度小于 10% 或不增加,总生物量升高 2.8%。Poorter<sup>[8]</sup> 研究认为,高 CO<sub>2</sub> 浓度使 C<sub>3</sub> 植物的生物量平均提高 41%,使 C<sub>4</sub> 植物的生物量平

均提高 22%,使 CAM 植物的生物量平均提高 15%。但也有研究表明,在大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高后 C<sub>4</sub> 植物生物量响应不明显。Kim<sup>[9]</sup> 等对玉米研究结果显示,玉米叶、茎、穗等生物量对 CO<sub>2</sub> 处理的响应不明显。

### 1.2 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物光合作用的影响

CO<sub>2</sub> 浓度增加对植物光合作用的影响主要有 2 个方面:一是高浓度的 CO<sub>2</sub> 降低植物气孔导度,增加 CO<sub>2</sub> 进入叶肉细胞的阻力;二是高浓度 CO<sub>2</sub> 为植物光合作用提供更充足的原料,可提高光合作用关键酶 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶的活性,促进叶绿体内的二磷酸核酮糖与进入叶绿体的 CO<sub>2</sub> 结合,使固定 CO<sub>2</sub> 的能力增强<sup>[10]</sup>。许多研究表明,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高可以降低叶片的气孔导度,降低植物蒸腾速率,提高水分利用率;增强光合作用,从而改变植物水分利用效率,有利于光合产物的积累。张小全<sup>[11]</sup> 等对杉木中龄林研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度倍增不仅提高了净光合速率,而且使光饱和点提高、光补偿点降低。杉木林中下部的阴枝在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,光补偿点趋于零,光饱和点、光抑制点提高及光补偿点降低将提高杉木林的光合能力,从而增加其同化量。蒋高明<sup>[12]</sup> 等用自行设计的同化室装置对北京山区自然生长状态的辽东栎、大叶白蜡、蒙椴、五角枫、毛榛和六道木进行升高 CO<sub>2</sub> 浓度处理后,发现这 6 种植物的光合作用增加 37%~93%,且乔木光合作用增加的幅度比灌木的高。还有研究表明,在温度升高的条件下,更有利于提高植物生物量生产。Usami<sup>[13]</sup> 等对 2 年生细叶青冈栎幼苗进行升高温度和 CO<sub>2</sub> 浓度试验研究,发现细叶青冈栎年生物量增加 2 倍。这说明大气 CO<sub>2</sub> 浓度的升高对植物的光合生产是有益的,有助于克服其他环境胁迫带来的负效应。Idso<sup>[14]</sup> 对棉花、小麦、玉米等研究发现,在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增的条件下其蒸腾速率分别下降 30%、10% 和 45%。Robredo 等<sup>[15]</sup> 研究了在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增下干旱胁迫对大麦的影响,结果表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高可以降低大麦叶片蒸腾速率和气孔导度,增加碳同化率,提高整株植物水分利用效率。Saxe 等<sup>[16]</sup> 研究发现,CO<sub>2</sub> 浓度增加后对植物气孔导度的影响不同,阔叶树叶气孔导度平均下降 18%,而针叶树种则下降 13%。Wang<sup>[17]</sup> 等研究了不同植物在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下光合作用对热的耐受能力,结果表明,热处理后,高浓度 CO<sub>2</sub> 下的 C<sub>4</sub> 植物光合作用速率较对照下降,C<sub>3</sub> 植物光合速率则比对照增

加。舒丽娜<sup>[18]</sup>研究了在重金属胁迫下,提高 CO<sub>2</sub> 浓度对植物的生长发育、吸收和蓄积重金属能力的变化,结果表明高浓度 CO<sub>2</sub> 增加了 C<sub>4</sub> 植物百喜草、C<sub>3</sub> 植物黑麦草和 CAM 植物东南景天的地下部干生物量和地上部株高、分蘖数,提高了叶片的净光合速率和水分利用效率,增加了叶片叶绿素和类胡萝卜素,但对气孔导度影响不大。蒋跃林等<sup>[19]</sup>对茶树研究发现,CO<sub>2</sub> 浓度增加使茶树新梢叶的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总量和类胡萝卜素含量均提高。

多数研究表明,短期内植物光合速率会在高 CO<sub>2</sub> 浓度的作用下提高,不同植物种类和光合途径使其提高的幅度也不一样。大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对 C<sub>4</sub> 植物的光合作用提高幅度小于 10%,或者不增加。短时间供给 C<sub>3</sub> 植物高浓度 CO<sub>2</sub>,其净光合速率会提高 10%~50% 甚至更高<sup>[20-21]</sup>。Zhang 等<sup>[22]</sup>研究发现,与大气 CO<sub>2</sub> 浓度相比,在 700 μmol/mol 高浓度 CO<sub>2</sub> 下,桦树叶片净 CO<sub>2</sub> 同化速率和水分利用效率明显增加,气孔导度和蒸腾速率显著降低。但也有研究表明,当植物对高 CO<sub>2</sub> 浓度适应后,其光合速率则恢复到原来水平,甚至出现光合速率下降现象。从大量研究结果看,随着测定时间的延长,虽然植物对高 CO<sub>2</sub> 浓度适应后光合速率有下降现象,但幅度并不大。在为期 1 年的研究中,C<sub>3</sub> 植物光合速率的上升率仍达到 29.7%。植物长期处在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,其光合速率升高幅度比初期减小的原因,可能是由于光合产物不能及时运走,并在叶内积累,最终导致对光合作用的抑制造成的<sup>[23-24]</sup>。

### 1.3 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物根系的影响

CO<sub>2</sub> 浓度升高能使植物根生物量增加。赵天宏等<sup>[25]</sup>研究发现,CO<sub>2</sub> 浓度升高不仅能促进根系生长,使更多的生物量转移到土壤中,还有利于提高作物光合速率和水分利用效率。对多年生植物棉花研究发现,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高能使棉花主根和细根生物量分别增加 78% 和 52%<sup>[26]</sup>。Pritchard<sup>[27]</sup>等通过 FACE 试验发现火炬松根系在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的情况下,长度和直径都有所增加,根生物量增加 26%。Pregitzer 等<sup>[28]</sup>研究表明,高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下个别杨树根直径和根长增加,细根生物量较常态下增加 52%。陈改革<sup>[29]</sup>等对水稻抽穗期根系研究发现,FACE 条件下刺激了根系的生长,根生物量、根体积和根冠比极显著增加。在 2.0 mmol/L 的 N 处理条件下(常态),

CO<sub>2</sub> 浓度升高使水稻单株根干物质量比对照增加 88%,根体积增加 100%,且不定根明显增多、变粗。在高浓度 CO<sub>2</sub> 条件下,长叶松根系化学组成中木质素、纤维素和淀粉的含量下降,油脂含量增加;水稻单株根系分泌物总量、甲酸和乙酸的分泌总量明显增加<sup>[30-31]</sup>。

## 2 植物对温度变化的响应

温度是影响植物生长、发育和功能的重要环境因子,是调节许多陆地生态系统生物地球化学过程的关键因素之一。全球气候持续变暖直接或间接地对植物产生不同程度的影响<sup>[32]</sup>。

### 2.1 温度对植物分布与物候的影响

温度是限制物种分布的主要生态因子,北方物种分布的南界受高温限制,热带和亚热带物种向北分布则受低温的限制。气候变暖使生物的分布发生了明显变化。Wolfgang Lucht<sup>[33]</sup>等根据气候数据和地面植被的遥感数据建立的生物地球化学模型表明,北半球高纬度有变绿的趋势,这一研究说明了植物生长对气温升高的响应规律。冬季和早春温度的升高会影响到植物的物候。神祥金等<sup>[34]</sup>研究了长春市春季木本植物物候与温度、日照及水分的关系,结果表明温度对春季物候影响最大,温度升高使物候期提前。吴瑞芬等<sup>[35]</sup>用线性倾向估计法分析了 1982—2006 年内蒙古地区草本植物春季物候及其前期温度的变化趋势,并分区域分析了植物春季物候与温度的关系,结果表明:20 世纪 80 年代以来植物始花期变化为提前趋势,温度变化为增温趋势,春季变暖比冬季明显;温度和始花期的变化趋势均有明显的地域特征,中西部地区增温趋势和植物始花期提前趋势均大于东部地区,春季温度和植物始花期在 2 个区域平均变化趋势均显著,冬季温度在中西部地区变化显著,而在东部地区变化不显著;植物始花期与其前期温度呈明显的负相关,春季温度是影响开花的主要因子,未来如温度上升 1 ℃,始花期提早 3.1~5.0 天。1894 年在美国波士顿附近设立的自然保护区经隔离保护 100 年后,植物总种数从 422 种减为 331 种,减少了 91 种,减少的 91 种是由于在此间消失的 155 种和新出现的 64 种所导致,其中乡土树种消失 133 种(占 86%),新出现的外来种 36 种(占 56%)<sup>[36]</sup>。有科学家把目前正在经历的地球物种消亡的事件称为

“第6次地球物种大消亡”。与前5次相比,目前的事件更多地是人类干扰所导致的。气候变化对植物物候的影响也可以解释外来种入侵和乡土物种消失的原因。

## 2.2 气候变暖对植物生长发育的影响

英国科学家对英国南部植物开花进行了长达47年的研究,发现植物开花时间对气温变化十分敏感,特别是春季开花的植物,植物开花平均提前了4.5天<sup>[37]</sup>。乐林等<sup>[38]</sup>对柠条锦鸡儿和中间锦鸡儿种间、伊金霍洛与和林格尔中间锦鸡儿种源间在不同温度条件下的特点进行分析,结果表明3种植物的生长曲线对温度变化的响应是不同的。徐振锋等<sup>[39]</sup>采用开顶式生长室研究了青藏高原东缘林线交错带糙皮桦光合特性对模拟增温的响应,与对照相比,开顶式生长室内日平均气温在植物生长季中增加2.9℃,5cm土壤温度增加0.4℃。增温使糙皮桦幼苗叶片的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度分别增加17.4%,21.4%和33.9%,但对糙皮桦幼苗叶片的水分利用率却没有明显影响,增温还能显著增加糙皮桦幼苗的最大同化速率和暗呼吸速率。Rustad<sup>[40]</sup>等分析了20个寒带和温带生态系统变暖实验样地的数据,结果表明气候变暖明显增加了地上部分的植物生产力,比对照样地平均增加19%。Peuelas<sup>[41]</sup>等利用被动式夜间气温变暖处理,证明在处理的前两年,当温度大约增高1℃时,几种主要植物生长量(直径或嫩枝长度)增加15%,但有些种类却没有受到明显的影响。康敏<sup>[42]</sup>对苹果研究发现,苹果树茎干直径日变化过程呈现出明显的昼夜变化规律,茎干直径白天收缩,傍晚、夜间复原或膨胀;不同天气条件下,茎干直径收缩幅度有明显差异,晴天茎干直径日收缩量最大,阴雨天最小。此外,在高于正常生长温度5~10℃时,植物会大量合成一些新的热激蛋白(HSP)。这些热激蛋白定位于细胞的多种亚细胞结构中,包括细胞质、叶绿体、线粒体和内膜系统等<sup>[43]</sup>。

## 3 植物对水分变化的响应

气候变化造成全球降雨分布、频率及强度发生显著变化,对陆地生态系统分布格局和生产力以及水分平衡带来巨大影响,植物也对这种变化响应灵敏。

### 3.1 干旱胁迫下植物的生理生态响应

水分是影响光合作用的重要环境因素之一,当植

物受到干旱胁迫时,其光合速率下降,光合产量降低,甚至出现落叶及顶梢枯死等现象。为了避免干旱对光合系统的损害,植物会启动光呼吸机制进行自我保护<sup>[44]</sup>。在干旱、半干旱地区,植物的光合作用日进程往往表现为双峰类型,即日间光合速率有所降低,可能是气孔限制的结果,而气孔阻力的增高则是大气湿度降低和光强过高造成的<sup>[45]</sup>。在干旱环境中,为减缓由干旱造成的生理代谢不平衡,植物能产生不同的保护酶和非酶保护物质如超氧化物歧化酶、过氧化物酶等以解除活性氧的伤害;渗透调节物质如脯氨酸、脱落酸甜菜碱等可以保持水分和细胞各种生理过程的正常进行;蛋白如渗透调节蛋白、钙调素等可以提高植物的耐干旱胁迫能力<sup>[46]</sup>。肖春旺<sup>[47]</sup>利用人工控制4种降水量水平研究了沙柳和油蒿幼苗对水分变化的响应,结果表明,施水量的增加显著提高了2种植物的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和光能利用效率,并且显著降低了叶片温度。同时,157.5mm施水量造成沙柳和油蒿的净光合速率和蒸腾速率具有显著的“午睡”现象,而充足施水可有效地解除或缓解这种“午睡”现象。

### 3.2 植物对干旱胁迫的形态响应

水分是植物生长发育所必需的生态因子之一,水分条件的变化对植物的形态和生长有着重要的影响。干旱胁迫下植物的高度、茎、根系的生长以及叶片的数量、叶面积及生物量等均受到抑制<sup>[48-49]</sup>。干旱对植物生物量的分配也会产生影响。Kramer<sup>[50]</sup>认为,在干旱胁迫下,植物将更多的同化产物转运到根系而引起根系的生物量增加,表现为根冠比增加。植物的叶片大小、叶片厚度、气孔频度、叶子运动形式及根系都会对水分条件的变化产生响应。在干旱条件下植物的根系粗壮,扎土深,分支多而广,以利于获得足够的水分供植物生长。此外,在干旱环境下植物的叶子多密被绒毛,减少光照对叶片的照射,降低叶表面温度;叶片多具蜡层或角质层,叶面积减少,叶片增厚,以减少水分的散失。肖冬梅等<sup>[51]</sup>对几种阔叶树木研究表明,轻度干旱胁迫下根干重和根长增加,但严重干旱通过减少碳的固定而抑制根的延伸和生长。Chartzoulakis等<sup>[52]</sup>研究结果也表明,长期的干旱胁迫可抑制根生长或者生物量的积累。徐刚<sup>[53]</sup>对沙棘研究表明,干旱胁迫能提高根冠比、比叶面积,降低平均叶面积和总生物量,提高沙棘的抗氧化性酶活性、脯氨酸含量、脱落酸含量,降低光合作用,提高长期用水效率。

### 3.3 水分胁迫与特异蛋白

基因工程在植物响应水分变化方面取得了重要进展。研究表明,水分胁迫会诱导植物抗性基因表达,随后产生一些具有特定结构特征的特异蛋白<sup>[54]</sup>。这些特异蛋白的合成在其它蛋白质降解时出现,说明其在植物适应水分的变化时发挥作用。研究发现,许多基因是以家族形式适应水分的变化,如水分胁迫后出现的 LEA 蛋白。Dure<sup>[55]</sup>认为,LEA 蛋白共有 6 类,共同特征是亲水的氨基酸含量高,均定位于细胞质。它们分别具有保持水分、渗透调节,保护细胞结构,包括分隔离子,保护膜和蛋白,使非折叠性蛋白复性等作用。

## 4 小结

通过上面几个方面的归纳和总结,可以发现全球气候变化对环境的影响日益突出,植物如何响应和适应这些环境因素的变化引起科学家的广泛关注。目前,植物对 CO<sub>2</sub>、温度、水分等因素变化的响应过程的研究取得了很大进展。但大部分研究集中于某个因素的变化响应上,同时考虑 3 种因子共同作用对植物的影响的研究很少,且大多研究都局限于生理水平上。

今后可以从以下 2 个方面开展进一步的研究:

1) 开展 CO<sub>2</sub>、温度、水分 3 种因子共同作用于植物的响应机理研究。这样更符合自然环境下 CO<sub>2</sub>、温度、水分 3 种因子对植物综合影响的实际,应综合分析各种指标,以得出更加可靠的评价体系。2) 针对目前植物生理响应机理的研究结果存在一些分歧的问题,应加强细胞及分子水平的研究并阐明植物应对自然环境因素变化的机理,从而得出更加科学的解释。

## 参 考 文 献

- [1] 国家林业局. 应对气候变化林业行动计划[R]. 北京: 国家林业局, 2009.
- [2] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, et al. Climate change 2001: the scientific basis[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 892.
- [3] Gates D M. Climate change and its biological consequences[M]. Sunderland: Sinauer Associates, 1993: 45 - 87.
- [4] Koch K E, Jones P H, Avigne W T, et al. Growth dry matter partitioning, and diurnal activities of RuBP carboxylase in citrus seedlings maintained at two levels of CO<sub>2</sub>[J]. Plant Physiology, 1986, 67(3): 477 - 484.
- [5] 陈章和, 林丰平, 张德明. 高 CO<sub>2</sub> 浓度下 4 种豆科乔木种子萌发和幼苗生长[J]. 植物生态学报, 1999, 23(2): 161 - 170.
- [6] 郭建平, 高素华. 高温高 CO<sub>2</sub> 浓度对农作物影响的试验研究[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(1): 17 - 20.
- [7] 郑凤英, 彭少麟. 植物生理生态指标对大气 CO<sub>2</sub> 浓度倍增响应的整合分析[J]. 植物学报, 2001, 43(11): 101 - 110.
- [8] Poorter H. Inter-specific variation in the growth response of plants to elevated ambient CO<sub>2</sub> concentration [J]. Vegetation, 1993, 104(105): 77 - 97.
- [9] Kim S H, Sicher R C, Rae H, et al. Canopy photosynthesis, evapotranspiration, leaf nitrogen and transcription profiles of maize in response to CO<sub>2</sub> enrichment[J]. Global Change Biology, 2006, 12(5): 588 - 600.
- [10] 张其德. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对光合作用的影响: 上[J]. 植物杂志, 1999(4): 32 - 34.
- [11] 张小全, 徐德应, 赵茂盛, 等. CO<sub>2</sub> 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响[J]. 生态学报, 2000, 20(5): 390 - 396.
- [12] 蒋高明, 渠春梅. 北京山区辽东栎林中几种木本植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应[J]. 植物生态学报, 2000, 24(2): 204 - 208.
- [13] 刘发民, 王利荣, 李怡, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对木本植物影响的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(28): 12182 - 12185.
- [14] Ldso S B, Kimball B A, Mauney J R. Atmospheric carbon dioxide enrichment effects on cotton midday foliage temperature: implications for plant water use and crop yield[J]. Agronomy Journal, 1987, 79(4): 667 - 672.
- [15] Robredo A, Perez - Lopez U, Mazaa H S, et al. Elevated CO<sub>2</sub> alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(3): 252 - 263.
- [16] Saxe H, Ellsworth D S, Heath J. Tree and forest functioning in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere [J]. New Phytologist, 1998, 139(3): 395 - 346.
- [17] Wang D, Heckathorn S A, Barua D et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on the tolerance of photosynthesis to acute heat stress in C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> and CAM species[J]. American Journal of Botany, 2008, 95(2): 165 - 176.
- [18] 舒丽娜. 锌胁迫下 CO<sub>2</sub> 浓度升高对三种不同光合途径植物生长发育和锌积累的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- [19] 蒋跃林, 张仕定, 张庆国. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对茶树光合生理特性的影响[J]. 茶叶科学, 2005, 25(1): 43 - 48.
- [20] Kimball B A. Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of prior observations [J]. Agronomy Journal, 1983, 75(5): 779 - 788.
- [21] Cure J D, Aeoe K B. Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1986, 38(1/3): 127 - 145.
- [22] Zhang Y B, Duan B L, Qiao Y Z, et al. Leaf photosynthesis of *Betula albosinensis* seedlings as affected by elevated CO<sub>2</sub> and planting density [J]. Forest Ecology and Management, 2008, 255(5/6): 1937 - 1944.
- [23] Lawlor D W, Mitchell R A. The effects of increasing CO<sub>2</sub> on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies[J]. Plant, Cell

- and Environment,1991,14(8):807-818.
- [24] Gunderson C A, Norby R J, Wullschlegel S D. Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during three years of growth in elevated CO<sub>2</sub>: no loss of photosynthetic enhancement[J]. Plant, Cell and Environment,1993,16(7):797-807.
- [25] 赵天宏,王美玉,张巍巍,等. 大气CO<sub>2</sub>浓度升高对植物光合作用的影响[J]. 生态环境,2006,15(5):1096-1100.
- [26] Prior S A, Rogers H, Runion G B, et al. Effects of free air CO<sub>2</sub> enrichment on cotton root growth[J]. Agricultural and Forest Meteorology,1994,70(2):69-86.
- [27] Pritchard S G, Rogers H H, Davis M A, et al. The influence of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on fine root dynamics in an intact temperate forest [J]. Global Change Biology,2001,7(4):829-837.
- [28] Pregitzer K S, Zak D R, Maziasz J, et al. Interactive effects of atmospheric CO<sub>2</sub> and soil-N availability on fine roots of *Populus tremuloides*[J]. Ecological Applications,2000,10(5):18-33.
- [29] 陈改平,朱建国,庞静,等. CO<sub>2</sub>浓度升高对水稻抽穗期根系有关性状及根碳氮比的影响[J]. 中国水稻科学,2006,20(1):53-57.
- [30] 王大力,林伟宏. CO<sub>2</sub>浓度升高对水稻根系分泌物的影响:总有机碳、甲酸和乙酸含量变化[J]. 生态学报,1999,19(4):570-572.
- [31] Entry J A, Runion G B, Prior S A, et al. Influence of CO<sub>2</sub> enrichment and nitrogen fertilization on tissue chemistry and carbon allocation in longleaf pine seedling[J]. Plant and Soil,1998,200(1):3-11.
- [32] 曾小平,赵平,孙谷畴. 气候变暖对陆生植物的影响[J]. 应用生态学报,2006,17(12):2445-2450.
- [33] Lutch W, Prentice I C, Sitch S, et al. Climatic control of the high-latitude vegetation greening trend and pinatubo effect [J]. Science,2002,296(5573):1687-1689.
- [34] 神祥金,吴正方,刘彩伶,等. 长春市木本植物春季物候对气候变化的响应[J]. 中国农学通报,2012,28(1):112-117.
- [35] 吴瑞芬,霍治国,曹艳芳,等. 内蒙古典型草本植物春季物候变化及其对气候变暖的响应[J]. 生态学杂志,2009,28(8):1470-1475.
- [36] 钟永德. 地球暖化促进植物迁移与入侵[J]. 地理研究,2004,23(3):347-356.
- [37] Fitter H, Fitter R S R. Rapid changes in flowering time in British plants[J]. Science,2002,296(5573):1689-1691.
- [38] 乐林,余伟莅,胡小龙,等. 3种锦鸡儿属植物呼吸代谢和生长对环境温度变化的响应[J]. 内蒙古林业科技,2010,36(3):32-35.
- [39] 徐振锋,胡庭兴,张力等. 青藏高原东缘林线交错带糙皮桦幼苗光合特性对模拟增温的短期响应[J]. 植物生态学报,2010,34(3):263-270.
- [40] Rustad L E, Campbel J L, Marion G M, et al. A analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization and above ground plant growth to experimental ecosystem warming[J]. Oecologia,2001,126(4):543-562.
- [41] Peuelas J, Gordon C L, Iorens L, et al. Nonintrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons, and species in a north south European gradient[J]. Ecosystems,2004,7(6):598-612.
- [42] 康敏,杜太生,刘春伟. 西北旱区苹果树茎干直径变化规律及其对环境因素的响应研究[J]. 节水灌溉,2009(9):4-7.
- [43] 武维华. 植物生理学[M]. 北京:科学出版社,2008.
- [44] Steward J D, Abidine A Z, Bernier P Y. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in black spruce seedlings during multiple cycles of drought[J]. Tree Physiology,1995,15(1):57-64.
- [45] Smith S, Huxman T, Zitzer S, et al. Elevated CO<sub>2</sub> increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem[J]. Nature,2000,408(6808):79-82.
- [46] 姚立新,朱锐,马彦珍,等. 植物抗旱、抗寒性鉴定与生理生化机理研究进展[J]. 安徽农业科学,2009,37(25):11864-11866.
- [47] 肖春旺. 毛乌素沙地优势植物对全球气候变化的响应研究[D]. 北京:中国科学院植物研究所,2001.
- [48] Seiler J A, Johnson J D. Photosynthesis and transpiration of loblolly pine seedlings as influenced by moisture-stress condition[J]. Forest Science,1985,31(3):742-749.
- [49] Guo W, Li B, Zhang X W, et al. Architectural plasticity and growth responses of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* seedlings to simulated water stress [J]. Journal of Arid Environment,2007,69(3):385-399.
- [50] Kramer P J. Water relations of plant [M]. New York: Academic Press,1983:498.
- [51] 肖冬梅,王森,姬兰柱. 水分胁迫对长白山阔叶红松林主要树种生长及生物量分配的影响[J]. 生态学杂志,2004,23(5):93-97.
- [52] Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, et al. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars[J]. Scientia Horticulturae,2002,95(1/2):39-50.
- [53] 徐刚. 中国沙棘不同种群对干旱胁迫的响应差异与干旱诱导蛋白的分析[D]. 成都:中国科学院成都生物研究所,2007.
- [54] Close T J. Dehydrins: emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration protein [J]. Physiologia Plantarum,1996,97(4):795-803.
- [55] Dure L. Plant responses to cellular dehydration during environment stress[J]. Plant Physiology,1993,103(10):91-93.