

CO₂ 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响

张小全¹, 徐德应¹, 赵茂盛¹, 陈仲庐²

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境研究所, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院亚热带林业实验中心, 江西 336600)

摘要:通过对 17a 生杉木人工林小枝的活体测定,研究了大气 CO₂ 增长对杉木中龄林净光合、呼吸、气孔导度和水分利用效率等生理生态特性的影响。结果表明,在 CO₂ 浓度为 45 μmol/L 左右时,杉木针叶净光合速率比正常大气 CO₂ 下提高 1 倍以上,气孔导度和蒸腾速率有不同程度的降低,水分利用效率提高约 1~2 倍;同时使光补偿点降低,饱和点和光抑制点提高,光量子效率提高 40%~295%且阳枝大于阴枝,针叶暗呼吸降低 20%~72%。随着 CO₂ 浓度的增加,针叶净光合速率和水分利用效率呈线性上升,约到 45 μmol/L 以后,增加速率减慢,但 CO₂ 饱和点可达 116 μmol/L 以上。杉木针叶对 CO₂ 增长的这种反应,对大气 CO₂ 不断增长的条件下杉木生长是有利的,但对其长期反应还有待进一步研究。

关键词:CO₂ 增长; 杉木; 净光合速率; 气孔导度; 水分利用效率; 暗呼吸

The responses of 17-years-old Chinese fir shoots to elevated CO₂

ZHANG Xiao-Quan¹, XU Dei-Ying¹, ZHAO Mao-Sheng¹, CHEN Zhong-Lu¹ (1. The Research Institute of Forest Ecology and Environment, CAF, Beijing 100091, China; 2. Subtropical Experimental Center, CAF, Jiangxi Province 336600, China)

Abstract: The net photosynthesis (Pn), transpiration (TR), stomatal conductance ($COND$), water use efficiency (WUE) and dark respiration (DR) of 17-year-old Chinese fir shoots under ambient and elevated CO₂ conditions were measured with LiCor-6200 Photosynthesis system, and their responses to elevated CO₂ were discussed. It was suggested that compared to the ambient air CO₂ concentration, Pn under 45 μmol/L CO₂ was doubled and $COND$ and TR decreased to some extent, leading to the increase of WUE by 100%~200%; at the same time, DR reduced by 20%~72% and quantum efficiency increased by 40%~295%; light compensation point decreased while light saturation point and light inhibition point elevated. It was also found that with the increase of CO₂ concentration, Pn and WUE increased linearly until around 45 μmol/L CO₂, the increasing rates reduced, but the CO₂ saturation point for Pn was higher than 117 μmol/L. It was concluded that the increasing CO₂ concentration in the atmosphere would be beneficial to Chinese fir in a short term, but its long term responses are not determined and need to be further studied.

Key words: elevated CO₂; net photosynthesis; transpiration; stomatal conductance; water use efficiency; dark respiration

文章编号:1000-0933(2000)03-0390-07 中图分类号:Q145, Q948 文献标识码:A

由于化石燃料的燃烧和森林的破坏,自工业革命以来,大气中的 CO₂ 浓度从 1860 年的 12.5 μmol/L

基金项目:国家自然科学基金资助项目“杉木人工林光合作用尺度转换研究(编号:39770596)和林业部重点资助课题“江西大岗山森林生态系统定位研究”的基金资助项目

本文得到中国林科院森林生态环境研究所肖文发博士、王雁博士、聂道平副研究员等的大力协助,在此一并致谢。

收稿日期:1999-04-01; 修稿日期:1998-07-15

作者简介:张小全(1965~),男,博士,助理研究员。

上升到1990年的15.76μmol/L,目前正以前所未有的速度增长。据估计,在未来的100年中,大气中CO₂浓度将增加一倍^[1,2]。大气中CO₂浓度的迅速增加,不但会引起全球变暖和气候变化,而且会对植物,特别是构成陆地生态系统主体的树木产生最直接的影响。CO₂增长对林木光合生理生态的影响,国外进行了大量的实验研究和报道^[3~17],但多限于农作物和木本苗木,对大树的研究很少。在国内只有对个别木本苗木的研究^[18],对成年树木的研究还是空白。本文试图通过杉木中龄林针叶的活体测定,阐述CO₂增长对其生理生态的影响。

1 样地基本概况①

研究试验样地设于江西省分宜市亚热带林业实验中心年珠实验林场,地理位置114°33'47"E,27°34'41"N,属罗霄山脉北端武功山支脉,是杉木分布的中带中部产区。植被属江南山地丘陵常绿栲楠、油茶林、杉松林亚区。气候属亚热带湿润气候区,四季分明,气候温和,日照充足,雨量充沛。年均气温16.8℃,极端最高温39.9℃,极端最低温-8.3℃,年积温5355℃;年降水量1590mm,年蒸发量1504mm;年均日照1657h;太阳辐射年总量约487KJ/cm²;年均相对湿度80%;无霜期270d^①。试验样地为杉木人工纯林,林龄17a,地位指数16,株行距2.0m×1.5m,平均胸径13.8cm,平均树高12.6m,平均冠幅2.89m,枝下高7.52m。海拔240~270m,坡向东南(南偏东20°),坡度20°。成土母质为砂页岩,土壤属黄棕壤,土层厚度70~100cm。

2 野外实验方法

在样地内根据林分平均胸径、平均树高、平均冠幅和冠长,选取1株标准木,将活树冠等分为上、中、下3层,每层中分别3个针叶年龄层次(当年生、1a生、2a生及以上),分别选取阳生叶和阴生叶代表性样枝,在相近的温、湿度范围内,用LI-6200光合测定系统测定如下项目:①净光合速率、蒸腾速率、气孔导度等生理生态指标,根据小枝针叶面积计算单位针叶面积相应速率;②高CO₂浓度(45μmol/L左右)下的净光合-光响应曲线,并寻找光饱和点和光补偿点;③对高光强(1500μmol/m²·s左右PAR)下的净光合速率等进行连续测定,利用系统内的CO₂吸收器(Scrubber)来快速改变叶室内CO₂的浓度,以测定光合速率等对CO₂浓度的反应曲线。

测定时间为1997年7月下旬至8月上旬,即杉木生长中期。杉木针叶为披针形片状体,且单面有气孔,故小枝针叶面积可采用复印称重法测定,即将测定枝上的针叶全部剪下,用透明胶带粘贴于复印纸上复印,将复印出的针叶剪下称重,根据单位复印纸的重量计算测定枝上的叶面积。

3 研究结果与讨论

3.1 CO₂浓度增长对杉木针叶光合特性的影响

为便于对比分析,分别测定了上部和中部不同年龄样枝在大气正常CO₂浓度(15.6~17.0μmol/L)和CO₂倍增(45μmol/L)下的净光合-光响应曲线。图1表明,CO₂增加可明显提高针叶净光合速率(*Pn*)。在相近的空气温度和相对湿度条件下,在45μmol/L(即CO₂提高2.5~3倍)CO₂浓度下测定的各样枝*Pn*,比在正常CO₂浓度下提高1倍以上。图2-1结果也表明,随着CO₂浓度的提高,*Pn*呈直线上升趋势,当CO₂浓度达45μmol/L左右时,*Pn*增加速度减缓,但上部和中部当年生阳枝在CO₂浓度分别达117μmol/L和87μmol/L时,仍未完全达到饱和,说明*Pn*随CO₂的增加还有增长潜力。由于测定各样枝时温湿度等条件的差异,很难将不同部位和年龄样枝对CO₂倍增的响应进行对比,但*Pn*的提高是十分明显的。CO₂浓度增加,使植物体内RuBP羧化酶的羧化活性增强,导致光合作用增强,是引起*Pn*增加的主要原因^[3]。

CO₂浓度倍增不仅提高了净光合速率,而且使光补偿点降低,光饱和点提高(表1),尤其是对于中下部的阴枝,表现得更为明显,如中部1年生和2年生阴枝,在高CO₂浓度下,光补偿点趋于零。光补偿点的降低及饱和点和光抑制点的提高,无疑会提高针叶在弱光和强光照条件下的光合能力,从而增加其同化量。

应用下述经验方程^[19]对光响应曲线进行拟合:

$$P_n = C_1(1 - \exp(-C_2 PAR/C_1))$$

万方数据

① 肖文发,杉木人工林冠层光合生理生态模拟研究.博士论文.1994

式中 P_n 为净光合速率; PAR 为光合有效辐射强度; C_1 和 C_2 为参数, 其生物学意义分别为最大净光合速率 P_{max} 和光量子效率 α (即曲线的初始斜率)。拟合参数列于表 1, 表明大气 CO_2 的增加至 $45\mu\text{mol/L}$ 时, 光量子效率提高 $40\% \sim 295\%$ 。

同时 CO_2 的倍增还使光抑制点上升, 延缓光抑制(图 1), 尤其是处于中下部的阴枝, 这种效应更为明显。如中部当年生和 2a 生阴枝, 在正常 CO_2 浓度下, 光强(PAR)分别超过 $1350\mu\text{mol/m}^2 \cdot \text{s}$ 和 $800\mu\text{mol/m}^2 \cdot \text{s}$ 就发生光抑制, 而在 $45\mu\text{mol/L}$ CO_2 浓度下, 光抑制发生在 $1800\mu\text{mol/m}^2 \cdot \text{s}$ 左右(图 1-D, 图 1-F)。产生光抑制的原因, 有人认为主要是光系统 II 反应中心受到破坏, 有人认为是光系统 II 还原侧的 Q_B 蛋白受到损害^[20]。

相同部位和年龄的阳枝和阴枝, 对高浓度 CO_2 的反应也不同, 图 1 和表 1 表明, 大气 CO_2 倍增, 阴枝净光合速率增加的相对幅度高于阳枝。这与 Bazzaz 等的研究结果相似, 即高浓度 CO_2 引起的生长速率的提高, 耐荫树种要比喜光树种高得多^[4]。然而, 阴枝光量子效率提高的幅度却低于阳枝, 可能是由于阴枝本身具有较高的量子效率, 阳枝较低, 而在高浓度 CO_2 下阴枝和阳枝量子效率并无明显差异。

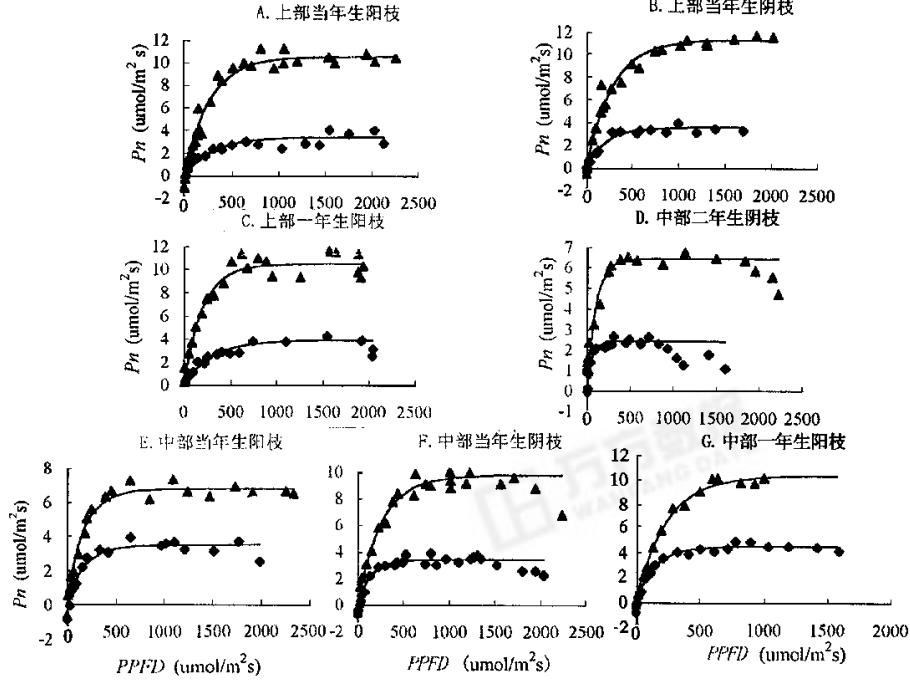


图 1 CO_2 增加对杉木针叶净光合(P_n)-PAR 响应曲线的影响

Fig. 1 Effect of elevated CO_2 on net photosynthesis (P_n)-PAR curve of China fir shoots with different age and position
 A. 0-year-old sunlit shoot at the upper part of crown; B. 0-year-old shade shoot at the upper part of crown; C. 1-year-old sunlit shoot at the upper part of crown; D. 2-years-old shade shoot at the middle part of crown; E. 0-year-old sunlit shoot at the middle part of crown; F. 0-year-old shade shoot at the middle part of crown; G. 1-year-old sunlit shoot at the middle part of crown. ♦ $45\mu\text{mol/L}$ ▲ $15.6 \sim 17.0\mu\text{mol/L}$

3.2 CO_2 浓度增长对气孔导度和蒸腾速率的影响

气孔是植物进行 CO_2 和水汽交换的主要通道, 而气孔导度则是反映这种交换能力的一个极其重要的生理指标, 因此 CO_2 浓度增加对气孔导度的影响就显得特别重要。表 2 表明, CO_2 浓度从 $15.6 \sim 17.0\mu\text{mol/L}$ (杉木冠层 CO_2 浓度) 提高到 $45\mu\text{mol/L}$ 左右时, 杉木针叶平均气孔导度大多降低, 降低幅度

从20%到44%不等,且上部大于中部,但测定结果中上部和中部当年生阴枝略为上升,呈现出不同的趋向。图2-II表明,当CO₂浓度从其补偿点开始上升时,气孔导度迅速降低,随后趋于平缓,上部当年生降低幅度大于中部当年生针叶。

CO₂浓度增长引起气孔导度降低的原因,有人认为可能是气孔密度减少所致^[5,6],而有人认为气孔导度降低的主要原因不是气孔密度减少,而是植物叶内部CO₂增加直接引起气孔的部分关闭^[7,8]。在本文短期CO₂增加情况下气孔密度减少是不可能的,因而气孔的部分关闭是气孔降低的主要原因。

表1 CO₂浓度增长对杉木中龄林针叶光合特性的影响(μmol/m²·s)

Table 1 Effects of enriched CO₂ on photosynthetic characteristics of China fir shoots with different age and position

CO ₂ 浓度 Concentration	15.6~17.0 μmol/L				45 μmol/L				提高 Increase (%)	最大光合速率 MPR	提高 Increase (%)
	光补 偿点 LCP	光饱 和点 LSP	光量子 效率 LPE	最大光合速率 MPR	光补 偿点 LCP	光饱 和点 LSP	光量子 效率 LPE	提高 Increase (%)			
上部当年生阳枝①	25.2	>2253	0.0115	3.2545	13.4	>2024	0.0388	237.4	10.5991	225.7	
上部当年生阴枝②	15.9	>1720	0.0176	3.6138	8.5	>2022	0.0403	129.0	11.4232	216.1	
上部1年生阳枝③	15.3	1931.5	0.0130	3.9186	5.9	>1946	0.0514	295.4	10.8900	177.9	
中部当年生阳枝④	30.8	1772	0.0201	3.4748	7.7	>2343	0.0388	93.0	6.7566	94.4	
中部当年生阴枝⑤	21.4	1350	0.0240	3.4140	5.5	1720	0.0372	55.0	9.7630	276.0	
中部1年生阳枝⑥	9.4	1426	0.0308	4.5859	3.2	>1000	0.0430	39.6	10.3517	125.7	
中部2年生阴枝⑦	7.5	835	0.0429	2.4557	0	1833	0.0642	49.6	6.4508	162.7	

①0-year-old sunlit shoot at the upper part of crown;②0-year-old shade shoot at the upper part of crown;③1-year-old sunlit shoot at the upper part of crown;④0-year-old sunlit shoot at the middle part of crown;⑤0-year-old shade shoot at the middle part of crown;⑥1-year-old sunlit shoot at the middle part of crown;⑦2-years-old shade shoot at the middle part of crown. LCP, light compensation point; LSP, light saturation point; LPE, light photo efficiency; MPR, maximum Photosynthetic rate

表2 CO₂浓度增长对杉木针叶气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率的影响

Table 2 Effects of enriched CO₂ on stomatal conductance (COND), transpiration rate (TR) and water use efficiency (WUE) of China fir shoots with different age and position

CO ₂ 浓度 Concentration	15.6~17.0 μmol/L				45 μmol/L				水分利用 效率 WUE (μmol/m ² ·s) (μmol/μmol)	变化率 Variation (%)
	气孔 导度 COND	蒸腾速率 TR (mmol/m ² ·s)	水分利 用效率 WUE (μmol/m ² ·s) (μmol/μmol)	气孔导度 COND (μmol/m ² ·s)	变化率 Variation (%)	蒸腾速率 TR (mmol/m ² ·s)	变化率 Variation (%)			
上部当年生阳枝①	0.2175	0.5460	0.0027	0.1208	-44.4	0.3003	-45.0	0.0063	137.8	
上部当年生阴枝②	0.0889	1.0033	0.0026	0.1055	18.6	1.0641	6.7	0.0052	100.1	
上部1年生阳枝③	0.1655	1.4514	0.0019	0.0926	-44.1	1.1208	-22.8	0.0048	160.5	
中部当年生阳枝④	0.1142	1.2356	0.0020	0.0707	-38.1	0.9857	-20.2	0.0057	191.2	
中部当年生阴枝⑤	0.0802	1.7007	0.0015	0.0932	16.2	1.7095	0.5	0.0038	154.2	
中部1年生阳枝⑥	0.1304	1.4281	0.0018	0.0815	-37.4	1.2177	-14.7	0.0040	126.3	
中部2年生阴枝⑦	0.0687	0.9856	0.0023	0.0545	-20.7	0.9113	-7.5	0.0047	117.1	

①~⑦are same as those in table 1

尽管大多数研究表明,随着CO₂浓度增加,气孔导度降低^[9~11]。但不少研究表明不同植物的气孔导度对CO₂增长的反应不同,如Gunderson等发现北美鹅掌楸和美国白栎气孔导度对CO₂增加没有明显反应^[12],Higginson等观测到扭叶松针叶气孔导度即使在CO₂浓度高达89.3 μmol/L时也没有变化^[13],而Kimball等发现西加云杉的气孔导度随CO₂浓度的增加而增加^[10]。对这种不同植物对CO₂增长的不同

反应的原因，目前尚不清楚。

蒸腾速率对 CO_2 增加的反应与气孔导度基本一致。无论是气孔密度降低还是气孔的部分关闭引起气孔导度降低，其结果均可导致蒸腾速率的下降。

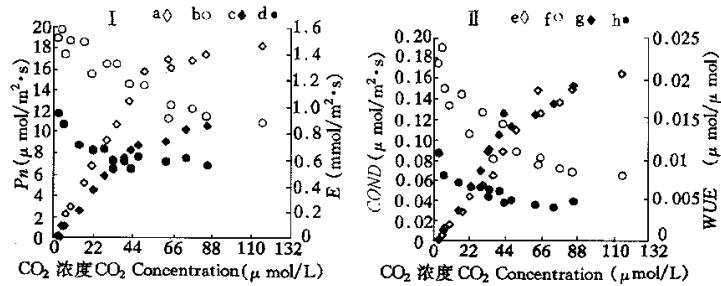


图 2 CO_2 增长对杉木光合、蒸腾、气孔导度和水分利用效率的影响

Fig. 2 Effects of elevated CO₂ concentration on net photosynthesis (P_n), transpiration, stomatal conductance and water use efficiency of China fir shoots

a,b 分别为上部当年生阳枝净光合和蒸腾速率 P_n 和 TR of 0-year-old sunlit shoot at the upper part of crown; c,d 分别为中部当年生阳枝净光合和蒸腾速率 P_n 和 TR of 0-year-old sunlit shoot at the middle part of crown; e,f 分别为上部当年生阳枝气孔导度和水分利用效率 $COND$ 和 WUE of 0-year-old sunlit shoot at the upper part of crown; g,h 分别为中部当年生阳枝气孔导度和水分利用效率 P_n 和 TR of 0-year-old sunlit shoot at the middle part of crown.

3.3 CO₂ 浓度增长对水分利用效率(WUE)的影响

水分利用效率(WUE)是指植物蒸腾消耗单位重量的水分所同化的CO₂的量,常用净光合速率与蒸腾速率的比值表示。表2表明,在大气CO₂浓度为45μmol/L时,杉木针叶的WUE提高约1~2倍(100%~191%)。图2-Ⅱ也表明,当CO₂从其补偿点开始上升时,WUE呈线性增长,约达45μmol/L后,尽管增长速度变缓,但在CO₂浓度达116μmol/L以上时,WUE还在增加。

植物 WUE 的提高与上述 CO_2 增加导致净光合速率提高和气孔导度下降而降低蒸腾速率有关。水汽从叶内向外扩散主要依赖于气孔，气孔阻力是水汽向外扩散的唯一重要的限制因素，气孔的部分关闭或气孔密度的降低会引起蒸腾的下降。而 CO_2 从外向叶内的扩散除受到气孔阻力外，还受叶肉阻力的限制。在木本植物中这种叶肉阻力的限制常大于气孔阻力^[14]。因而 CO_2 增加引起气孔导度的降低对 CO_2 固定的影响远小于对水汽扩散的影响，而且大气 CO_2 的增加引起胞间 CO_2 的增多可以更多地补偿气孔导度降低所带来的 CO_2 减少。因此环境 CO_2 增长，使气孔导度降低导致蒸腾失水减少，而净光合速率却大幅度增加，从而提高了水分利用效率。多数研究表明， CO_2 增加使植物的 WUE 提高是 P_n 提高和蒸腾降低共同作用的结果^[3,7]；有人认为， CO_2 增加引起植物气孔导度降低，特别是气孔的部分关闭是提高植物 WUE 的关键因子^[15,21]；Rogers 等发现一些植物随 CO_2 的增长 P_n 并未增大，因此他们认为 WUE 的提高仅仅是由于蒸腾下降所引起^[16]；Gunderson 等则发现 CO_2 增加引起的 WUE 提高是由于 P_n 的单独增加所致^[12]。

3.4 对暗呼吸速率的影响

在相近温度条件下的测定表明(表3),在 $45\mu\text{mol/L}$ CO_2 浓度下杉木针叶的暗呼吸速率,比正常情况下的暗呼吸降低达20%~72%,尤其是中部2年生阴枝,在 $45\mu\text{mol/L}$ CO_2 条件下暗呼吸为零。在早期的一些研究认为,随 CO_2 浓度的增加,总生长量增加,暗呼吸也增加,但较新的研究发现暗呼吸却随 CO_2 的增加而降低^[1]。Kramer 和 Sionit 曾报道,随 CO_2 浓度的增加,呼吸作用减弱^[3]。经测定,有些木本植物例如欧洲栎,其暗呼吸是下降的,但对木本植物来说,对暗呼吸随 CO_2 增加的变化研究较少^[1]。从本研究测定结果看, CO_2 倍增,杉木针叶暗呼吸下降是明显的。

万方数据

表3 CO₂浓度增长对杉木针叶暗呼吸的影响Table 3 Effect of elevated CO₂ on dark respiration (DR) of China fir shoot with different age and position

CO ₂ 浓度 CO ₂ Concentration	15.6~17.0 μmol/L		45 μmol/L		变化率(%) Variation
	测定温度(℃) Temperature	暗呼吸 DR (μmol/m ² ·s)	测定温度(℃) Temperature	暗呼吸 DR (μmol/m ² ·s)	
上部当年生阳枝①	33.3	1.6893	33.5	1.0774	-36.2
上部当年生阴枝②	31.1	1.0422	31.0	0.5473	-47.8
上部1a生阳枝③	33.8	1.1112	33.5	0.4538	-59.2
上部1a生阴枝④	29.9	0.6264	29.9	0.1728	-72.4
上部2a生阴枝⑤	36.7	0.8223	36.1	0.5459	-33.6
中部当年生阳枝⑥	32.6	0.8074	32.9	0.6176	-23.5
中部当年生阴枝⑦	33.5	0.6923	33.5	0.5520	-20.3
中部1a生阳枝⑧	33.4	0.8232	34.2	0.2491	-69.7
中部1a生阴枝⑨	34.0	1.1499	34.4	0.7849	-31.7
中部2a生阴枝⑩	32.1	0.0	30.0	0.4025	

①0-year-old sunlit shoot at the upper part of crown; ②0-year-old shade shoot at the upper part of crown; ③1-year-old sunlit shoot at the upper part of crown; ④1-year-old shade shoot at the upper part of crown; ⑤2-years-old shade shoot at the upper part of crown; ⑥0-year-old sunlit shoot at the middle part of crown; ⑦0-year-old shade shoot at the middle part of crown; ⑧1-year-old sunlit shoot at the middle part of crown; ⑨1-year-old shade shoot at the middle part of crown; ⑩2-years-old shade shoot at the middle part of crown

3 结语

对杉木人工中龄林的研究表明,CO₂增长能大大提高针叶净光合速率、水分利用效率和光饱和点,降低气孔导度、蒸腾速率及暗呼吸。但本文测定仅限于杉木针叶对CO₂增长的瞬时或短期反应。由于受到实验条件的限制,未能对CO₂长期倍增情况下杉木针叶的反应进行研究。由于植物具有适应能力,即当环境CO₂浓度增高时,植物的净光合速率随着提高,但经过一段时间的适应,光合速率又逐渐下降。植物这种对CO₂浓度变化的适应性,使植物对CO₂增长的反应变得复杂得多^[1]。因此研究树木对长期CO₂增长的反应具有非常重要的意义。从测定的高CO₂条件下的光响应曲线推测,杉木中龄林针叶对CO₂增长的反应可持续30min以上。一些研究表明,在高浓度CO₂条件下,有些C₃植物光合作用速率的提高能持续几分钟到几个小时^[17];有些可持续几天至几个星期^[22]。Bazza认为,这种高浓度CO₂作用时间的长短性,也许与植物光合产物的库容量有关^[21]。总之,CO₂倍增对杉木光合生理生态特性的长期影响还有待于进一步的深入研究。

参考文献

- [1] 徐德应. 大气CO₂增长和气候变化对森林的影响研究进展. 世界林业研究, 1994, (2): 26~32.
- [2] 徐德应, 郭泉水, 阎洪, 等. 气候变化对中国森林影响研究. 北京: 中国科学技术出版社, 1997. 1~15.
- [3] Kramer P J and Sionit N. Effect of increasing carbon dioxide concentration on the physiology and growth of forest trees. In: *The Greenhouse Effect Climate, and U. S. Forests*, 1986. 219~243.
- [4] Bazzaz F A, Coleman J S and Morse S R. Growth response of seven major co-occurring tree species of the north-eastern United States to elevated CO₂. *Can. J. For. Res.* 1990, **20**: 1479~1484.
- [5] Eamus D. Assimilation, stomatal conductance, specific leaf area and chlorophyll responses to elevated CO₂ of *Maranthes corymbosa*, a tropical monsoon rain forest species. *Aust. J. Plant Physiol.* 1993, **20**: 741~755.
- [6] Berryman C A. Stomatal responses to a range of variables in two tropical tree species grown with CO₂ enrichment. *J. Exp. Bot.* 1994, **45**: 539~546.
- [7] Morison J I L and Gifford R M. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. *Plant Physiol.* 1983, **71**: 789~796.
- [8] Paoletti E and Gellini R. Stomatal density variation in beech and holm oak leaves collected over the last 200 years.

- Acta Oecologia, 1993, **14**: 173~178.
- [9] Tyree M T and Alexander J D. Plant water relations and the effects of elevated CO₂ a review and suggestions for future research. *Vegetatio*, 1993, **104/105**: 47~63.
- [10] Kimball B A. Effect of increasing atmospheric CO₂ on vegetation. *Vegetatio*. 1993, **104/105**: 65~75.
- [11] Samarakoon A B. Transpiration and leaf area under elevated CO₂: Effects of soil water status and genotype in wheat. *Aust J Plant Physiol*, 1995, **22**(1): 33~44.
- [12] Gunderson C A. Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: No loss of photosynthetic enhancement. *Plant, Cell & Environ*, 1993, **16**: 797~807.
- [13] Higginbotham K O. Physiological ecology of lodgepole pine (*Pinus contorta*) in an enriched CO₂ environment. *Canadian J. of For. Res.*, 1985, **15**: 417~421.
- [14] Teskely R O. Stomatal and nonstomatal limitation to net photosynthesis in *Pinus taeda* L. under different environment conditions. *Tree Physiology*, 1986, **2**: 131~142.
- [15] Murray D R. Plant response to carbon dioxide. *Ameri J. Bot.*, 1995, **82**(5): 690~697.
- [16] Rogers H H. Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. *J. Environ. Qual.*, 1985, **12**: 569~574.
- [17] Sage R F, Sharkey T D and Seeman J R. The in-vivo response of the ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activation state and the pool sizes of photosynthetic metabolites to elevated CO₂ in *Phaseolus vulgaris*. *Planta*, 1988, **174**: 407~416.
- [18] 王凤友, 陈雄文. 二氧化碳浓度增加对红松和兴安落叶松幼苗生理生态的影响. 见: 徐德应主编. 气候变化对中国森林影响研究. 北京: 中国科学技术出版社, 1997. 97~104.
- [19] 索恩利 J H M (Thornley J H M.). 王天铎译. 植物生理的数学模型. 北京: 科学出版社, 1983.
- [20] 沈允钢, 许大全. 光合机构对环境的响应与适应. 植物生理与分子生物学. 北京: 科学出版社, 1992. 225~235.
- [21] Bazzaz F A. The responses of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1990, **21**: 167~196.
- [22] Sage R F, Sharkey T D and Seeman J R. Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiol*, 1989, **89**: 590~596.