

3 种落叶松幼苗对 CO₂ 升高的光合生理响应

毛子军*, 赵溪竹, 刘林馨, 姜海凤

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘要: 采用 Li-6400 便携式光合作用测定系统研究 CO₂ 升高对长白落叶松 (*Larix olgensis* Herry.), 日本落叶松 (*Larix kaempferi* Carr.) 和兴安落叶松 (*Larix gmelini* Rupr.) 当年生和 1 年生幼苗的光合特性的影响。结果表明: CO₂ 升高使 3 种落叶松光饱和和光合速率 ($P_{\max}$) 和呼吸速率均有不同程度的增加, 其中, 长白落叶松当年生和 1 年生幼苗 $P_{\max}$ 分别比对照提高了 91% 和 83%, 日本落叶松当年生和 1 年生幼苗 $P_{\max}$ 分别比对照提高了 71% 和 94%, 而兴安落叶松当年生和 1 年生幼苗 $P_{\max}$ 分别比对照提高了 32% 和 106%。除兴安落叶松外, CO₂ 升高使所有落叶松当年生幼苗的光补偿点 (LCP) 下降, 说明当年生幼苗对 CO₂ 浓度升高的反应更敏感。CO₂ 升高使日本落叶松当年生和 1 年生幼苗光饱和点 (LSP) 都升高, 反映了其光合作用提高的潜力较大。CO₂ 升高条件下, 除 1 年生兴安落叶松外, 其他处理的落叶松最大量子效率 ($AQY_{\max}$) 均增加。比较分析表明, 在未来大气 CO₂ 浓度升高条件下, 日本落叶松的生长潜能可能最大, 具有较强的生态优势, 长白落叶松次之, 兴安落叶松最小。

关键词: 长白落叶松; 日本落叶松; 兴安落叶松; 光合作用; CO₂ 升高

Photosynthetic physiological characteristics in response to elevated CO₂ concentration of three Larch (*Larix*) species seedlings

MAO Zijun*, ZHAO Xizhu, LIU Linxin, JIANG Haifeng

Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: The photosynthetic characteristics of current and one-year-old *Larix olgensis* Herry., *Larix kaempferi* Carr. and *Larix gmelini* Rupr. needles at elevated CO₂ concentration were measured with a Li-6400 portable gas analyzer. The results showed that: elevated CO₂ concentration increased the maximum net photosynthetic rate ($P_{\max}$) and respiration (R_d) of the three *Larix* species in different degree, and the $P_{\max}$ of the current and one-year-old needles of *Larix olgensis* Herry. increased 91% and 83% than the control needles, respectively, that of *Larix kaempferi* Carr. increased 71% and 94% than the control needles, respectively, and that of *Larix gmelini* Rupr. increased 32% and 106% than the control needles, respectively. Elevated CO₂ decreased the light compensation point (LCP) of all current needles except the *Larix gmelini* seedlings, indicating that the current seedlings were more sensitive to the elevated CO₂ concentration. Elevated CO₂ concentration increased the light saturation point (LSP) of current and one-year-old *Larix kaempferi* seedlings, showing that the enhanced potential of photosynthetic capacity was stronger. Under the elevated CO₂ concentration conditions, the maximum apparent quantum efficiency ($AQY_{\max}$) of all seedlings was increased except the one-year-old *Larix gmelini*. We conclude that, under the elevated CO₂ concentration conditions, *Larix kaempferi* has the greatest growth potential and the strongest ecological advantages, *Larix olgensis* is the second, *Larix gmelini* is the lastest.

Key Words: *Larix olgensis* Herry.; *Larix kaempferi* Carr.; *Larix gmelini* Rupr.; photosynthesis; elevated CO₂ concentration

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30471372); 黑龙江省自然科学基金资助项目(C200702)

收稿日期: 2008-10-21; **修订日期:** 2009-02-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zijunm@yahoo.com.cn

大气 CO_2 浓度升高通常会增强光合作用^[1-5]、植物生长与碳素同化^[6]。Curtis 等^[7]对 38 个相关研究结果进行了整合分析,表明 CO_2 浓度升高后叶片的光合能力增加了 50%。郑凤英等^[8]用同样的方法对 84 篇有关文献进行分析得出的结论是, CO_2 浓度升高将使植物叶片的光合速率增加 40.36%。上述作者均指出了不同植物种类对 CO_2 升高的反应不尽相同。因此研究不同植物种在高 CO_2 浓度下的光合特性对于深入理解全球变化对植被的影响具有重要意义。

落叶松是速生造林针叶树种,是我国北方地区选择和培育碳汇树种的重要植物种类。据不完全统计,落叶松人工林占黑龙江省总造林面积的 70% 以上。东北地区的落叶松主要有长白落叶松、日本落叶松和兴安落叶松。目前对落叶松的研究主要集中在氮磷等元素对兴安落叶松和长白落叶松光合特性的影响^[9-12],关于 CO_2 升高对落叶松幼苗的影响仅限于对日本落叶松^[13]和长白落叶松^[14]幼苗的报道,由于上述不同研究中实验条件各不相同可能导致幼苗对 CO_2 升高的响应不同,因此不能反映出在相同的 CO_2 升高和环境因子作用下的种间差别。兴安落叶松的相关研究目前尚未见报道。基于大多数植物对 CO_2 升高响应的研究结果,可以设想 CO_2 升高促进落叶松幼苗的光合能力,但是可能会存在一定的种间差异,进而导致各个种对未来 CO_2 升高及环境变化的适应性的差异和分布区的改变。本研究的目的是通过对上述 3 种落叶松幼苗进行 CO_2 升高处理,研究其光合响应的种间差别,分析和预测 3 种落叶松在未来大气 CO_2 浓度升高和全球变暖的情况下的生长潜力和生态优势及在我国的发展应用前景,为大气 CO_2 浓度升高条件下育苗技术实践和造林树种的选择提供理论参考。

1 实验材料与研究方法

1.1 实验材料

实验材料为当年生和 1 年生长白落叶松 (*Larix olgensis* Herry.), 日本落叶松 (*Larix kaempferi* Carr.) 和兴安落叶松 (*Larix gmelini* Rupr.) 幼苗。其种子来自黑龙江省林业厅种子公司,分别于 2000 年和 2001 年 4 月播种于东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室温室中,出苗 1 个月后选择生长状态基本一致的幼苗移入花盆中,土壤为沙土混和物(沙:土为 1:2),盆高 15cm,直径 15cm,每盆一株,每种 3 个重复。待 2001 年播种的当年生幼苗生长至 3 个月后,同时将 1 年生幼苗(2000 年播种)和当年生幼苗移入配有 CO_2 浓度自动控制系统的人工气候箱(Conviron E8, Canada)内,随机排列。

1.2 研究方法

利用两个相同型号的具有 CO_2 浓度、温度和湿度自动控制系统的人工气候箱进行 CO_2 升高 ($700 \mu\text{mol mol}^{-1}$) 处理和对照 ($400 \mu\text{mol mol}^{-1}$) 实验。人工气候箱内设 3 组灯管,每组灯管包括一个钠灯和一个金属卤素灯,两种灯的光质不同,可以通过对 3 组灯管的开关来模拟外界的光照强度的日变化,每钠灯和金属卤素灯的照度均为 $200-250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,同时打开 3 组灯时,光照强度可达 $1200-1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,能够满足落叶松正常生长的需要。 CO_2 处理组与对照组生长箱的温度与光照条件相同,见图 1。在不同的研究中,根据具体的实验条件 CO_2 升高对植物处理的时间长短各异,可以是瞬时、短期^[15-16]或长期^[17-18]。针对本实验中落叶松幼苗的生长情况,进行了连续 2 个月的 CO_2 升高处理,至幼苗在当年的生长后期。其间定期施全营养液和浇水,保证水分和营养元素不是限制因子。

选取部位一致的针叶进行各项指标的测定。用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(Li-cor, USA)对净光

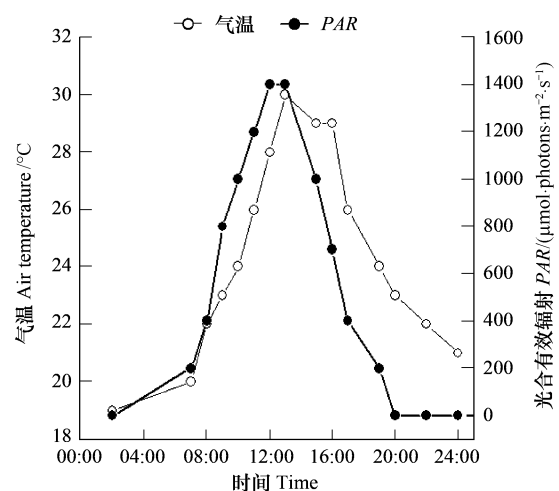


图 1 生长箱中的温度和平均光合有效辐射的日变化

Fig. 1 The average of diurnal Air temperature and PAR of plant growth chamber

合速率 (P_n), 呼吸速率等进行测定。由于落叶松为针叶, 不能充满叶室, 所以在测定后将所测针叶取回, 立即用叶面积仪 (Li-3000, Li-COR, Nebraska, USA) 测定其叶面积, 重复测量 3 次取平均值, 然后用软件 (Li-6400 fluorescence and gas exchange system) 对测量值进行重新计算。

1.3 数据处理

根据光-光合速率曲线计算出最大净光合速率 ($P_{\max}$, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 光补偿点 (LCP , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 光饱和点 (LSP , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 等重要参数。光合作用的光响应曲线采用 Prado 和 Moraes^[11] 的非线性拟合方程:

$$P_n = P_{\max} (1 - e^{-P(PAR - LCP)})$$

式中, $P_{\max}$ 为光饱和时的净光合速率, 即最大净光合速率; P 是常数; P_n 是实际测定的净光合速率; PAR 是光合有效辐射; LCP 是光补偿点; e 为自然对数。光饱和点 (LSP) 是按 P_n 为 $P_{\max}$ 的 90% 时的 PAR 求得。

由于光-光合速率曲线的初始斜率是在较低的光合有效辐射 (通常为 50—150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 时光合速率与光合有效辐射的比值, 这时光量子没有冗余, 所以这样求得的表观量子效率实际上也就是表观最大量子效率 ($AQY_{\max}$)。本研究中 $AQY_{\max}$ 是用 0—100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光-光合速率曲线的斜率求得的。

绘图在 Origin 8 中完成。统计分析利用 SPSS11.5 软件。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 升高和苗龄对 3 种落叶松最大净光合速率 ($P_{\max}$) 的影响

由图 2a 可见, 除对照条件下兴安落叶松当年生和 1 年生幼苗间的 $P_{\max}$ 差异显著外 ($P = 0.022$), 无论是对照还是 CO₂ 升高条件下, 苗龄对 3 种落叶松的 $P_{\max}$ 的影响均不显著 ($P > 0.05$)。在对照条件下, 3 种落叶松的 $P_{\max}$ 均表现为当年生幼苗略高于 1 年生幼苗。而在 CO₂ 升高条件下, 除长白落叶松外, 日本落叶松和兴安落叶松的 $P_{\max}$ 的表现正好相反, 均为 1 年生幼苗高于当年生幼苗。对照和 CO₂ 升高条件下, 3 种落叶松当年生 (对照: $P = 0.034$, CO₂ 升高: $P = 0.037$) 和 1 年生 (对照: $P = 0.007$, CO₂ 升高: $P = 0.003$) 幼苗的 $P_{\max}$ 种间差异显著, 均表现为日本落叶松 > 长白落叶松 > 兴安落叶松。除兴安落叶松当年生幼苗外 ($P = 0.215$), CO₂ 升高对 3 种落叶松当年生和 1 年生幼苗的 $P_{\max}$ 均影响显著 ($P < 0.05$)。

2.2 CO₂ 升高和苗龄对 3 种落叶松呼吸速率 (R_d) 的影响

CO₂ 浓度升高使 3 种落叶松的 R_d 也有了大幅度的提高 (图 2b)。苗龄和种别对 3 种落叶松幼苗的 R_d 影响不显著 ($P > 0.05$), 对照条件下的变化规律与 $P_{\max}$ 相同, 均为当年生幼苗 > 1 年生幼苗。而 CO₂ 升高条件下的规律与 $P_{\max}$ 完全相反, 即除长白落叶松 1 年生幼苗 ($3.34\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 高于当年生幼苗 ($1.98\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 外, 日本落叶松和兴安落叶松均表现为当年生幼苗高于 1 年生幼苗。比较当年生幼苗呼吸作用的种间差别, 发现对照条件下为长白落叶松 ($1.88\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 兴安落叶松 ($1.45\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 日本落叶松 ($1.43\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), CO₂ 升高条件下为兴安落叶松 ($4.82\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 日本落叶松 ($3.32\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 长白落叶松 ($1.98\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。而 1 年生幼苗在对照条件下为兴安落叶松 > 日本落叶松 > 长白落叶松, 在 CO₂ 升高条件下刚好相反, 为长白落叶松 > 日本落叶松 > 兴安落叶松。CO₂ 升高处理除对长白落叶松 ($P = 0.667$) 和日本落叶松 ($P = 0.136$) 当年生幼苗

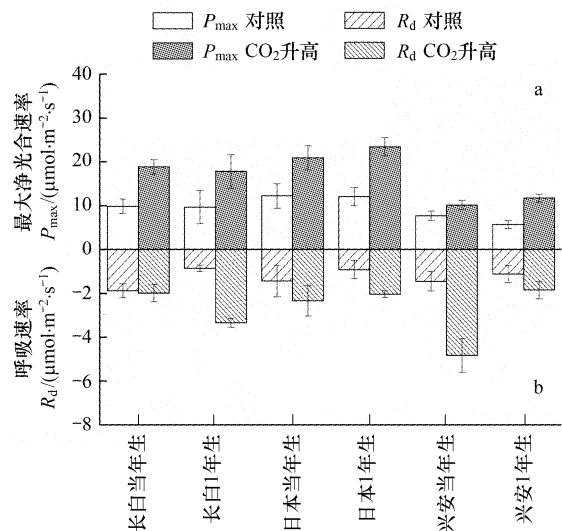


图 2 CO₂ 升高对 3 种落叶松的最大净光合速率和呼吸速率的影响

Fig. 2 Effects of elevated [CO₂] on $P_{\max}$ (a) and R_d (b) of Larix seedlings

的影响不显著,对其它处理的幼苗影响均显著($P < 0.05$)。

2.3 CO₂升高对幼苗光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和最大量子效率(AQY_{max})的影响

由表1可见,在同一树种的不同苗龄之间,CO₂浓度升高的条件下,长白落叶松和日本落叶松当年生幼苗的LCP都低于对照,分别降低了14%和10%,而兴安落叶松当年生幼苗的LCP比对照增加了2%;长白落叶松和兴安落叶松1年生幼苗的LCP均高于对照,分别增加了20%和1%,日本落叶松1年生幼苗的LCP比对照降低了20%。不同苗龄针叶的LCP变化规律为:在CO₂升高条件下,长白落叶松和兴安落叶松当年生幼苗均高于1年生幼苗,日本落叶松1年生幼苗高于当年生幼苗。对照和CO₂升高条件下,当年生幼苗的LCP规律为日本落叶松>长白落叶松>兴安落叶松;1年生幼苗,CO₂升高条件下为长白落叶松>日本落叶松>兴安落叶松。

表1 CO₂升高对3种落叶松幼苗光响应参数的影响

Table 1 Effects of elevated (CO₂) on photosynthetic parameters of *Larix* seedlings

项目 Item		光补偿点 Light compensation point (LCP)		光饱和点 Light saturation point (LSP)		最大量子效率 Maximum apparent quantum efficiency (AQY _{max})	
		对照 Control	CO ₂ 升高 Elevated CO ₂	对照 Control	CO ₂ 升高 Elevated CO ₂	对照 Control	CO ₂ 升高 Elevated CO ₂
长白落叶松	当年生 Current	43.04	36.86	681.74	633.92	41.61	47.05
<i>Larix olgensis</i>	1年生 One-year-old	40.37	48.52	724.64	566.73	33.60	66.73
日本落叶松	当年生 Current	51.75	46.35	709.30	843.14	40.56	54.07
<i>Larix kaempferi</i>	1年生 One-year-old	47.72	38.00	782.26	920.09	34.43	46.39
兴安落叶松	当年生 Current	32.64	33.30	560.47	405.03	28.04	99.57
<i>Larix gmelini</i>	1年生 One-year-old	34.71	35.07	558.58	625.36	44.52	41.16

CO₂浓度升高使长白落叶松和兴安落叶松当年生幼苗的LSP均低于对照,分别降低了7%和28%,而日本落叶松当年生幼苗的LSP比对照增加了19%;日本落叶松和兴安落叶松1年生幼苗的LSP均高于对照,分别增加了18%和12%,长白落叶松1年生幼苗的LSP比对照降低了22%。不同年龄幼苗的LSP变化规律为CO₂升高条件下,长白落叶松当年生幼苗的LSP高于1年生幼苗,日本落叶松和兴安落叶松1年生幼苗的LSP均高于当年生幼苗。对照和CO₂升高条件下,当年生幼苗LSP的规律为日本落叶松>长白落叶松>兴安落叶松;CO₂升高条件下1年生幼苗LSP为日本落叶松>兴安落叶松>长白落叶松。

CO₂浓度升高促进了当年生长白落叶松,日本落叶松和兴安落叶松幼苗的AQY_{max},比对照分别增加了13%,33%和255%。长白落叶松和日本落叶松1年生幼苗的AQY_{max}分别比对照增加了99%和35%,而兴安落叶松幼苗的AQY_{max}比对照降低了8%;CO₂升高条件下,长白落叶松1年生幼苗高于当年生幼苗,日本落叶松和兴安落叶松当年生幼苗高于1年生幼苗;CO₂升高条件当年生幼苗的AQY_{max}为兴安落叶松>日本落叶松>长白落叶松;1年生幼苗的AQY_{max}为长白落叶松>日本落叶松>兴安落叶松。说明CO₂升高在很大程度上对兴安落叶松当年生幼苗和长白落叶松1年生幼苗的AQY_{max}具有促进作用。

3 讨论

3.1 CO₂升高对3种落叶松光合生理特性的影响

最大净光合速率是衡量叶片光合能力的重要指标^[19]。本研究表明,总体上,CO₂浓度升高在不同程度上促进了3种落叶松的光合作用(图2),长白落叶松当年生和1年生幼苗的P_{max}分别提高了91%和83%,日本落叶松分别提高了71%和94%,兴安落叶松分别提高了32%和106%。这与大多数短期(瞬时至数月)研究结果^[18-23]相一致。可见短期CO₂升高可使大多数植物的光合能力大幅度提高。Eguchi等^[13]发现,在氮素充足的情况下,CO₂升高处理5个月后,日本落叶松2年生幼苗的光合能力比对照提高了12.6%,低于本实验中日本落叶松光合速率。这可能与处理时间不同有关。但是一些研究也表明,随着处理时间的加长,植物的光

合能力逐渐下降,即出现了光合适应现象^[18]。王森等^[14]对 2 年生长白落叶松幼苗进行了 2 个生长季的 CO₂ 升高处理(冬季和生长季夜间不做 CO₂ 升高处理),发现 CO₂ 升高使长白落叶松的最大净光合速率提高了 36%,其升高的程度低于我们的实验结果。这可能是由于长期处理发生了光合适应,也可能和其他环境因子有关,但总体上 CO₂ 升高还是促进了长白落叶松光合能力的提高,这与本文的实验结果基本一致。

研究结果表明,CO₂ 浓度升高使 3 种落叶松的呼吸速率都有大幅度的提高。这与大多数研究结果一致。王森等^[14]对长白落叶松的研究表明,CO₂ 浓度升高使幼苗暗呼吸作用上升。蒋高明等^[24]认为 CO₂ 浓度升高会使呼吸作用提高并且提出两点原因:一是由于生长在高 CO₂ 浓度下的植物,光合作用增强,其合成的物质多以非结构性碳水化合物形式存在于叶肉中,这使植物呼吸作用的底物增加,从而使呼吸作用提高;二是因为高 CO₂ 浓度下,植物生长发育需要更多的碳骨架、ATP 和合成其它物质的中间产物,要求进行更高速率的光合作用来提供这些物质和能量,从而表现出呼吸作用的加强。但张小全等^[23]对杉木的研究发现,短期 CO₂ 升高处理使杉木针叶的呼吸速率下降。可见不同植物对 CO₂ 升高的反映有所不同,这可能与树种本身的特性有关,如叶片的解剖结构,水分生理特性等^[14],也可能与其他环境因子有关。

AQY_{max} 和 LCP 是植物利用弱光能力的重要指标。高的 AQY_{max} 表明植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能较多,利用弱光的能力较强。LCP 越小表明对弱光的利用能力相对较强^[14,23]。实验表明 CO₂ 升高促使 3 种落叶松幼苗的 AQY_{max} 均有不同程度的增加,即增加了弱光的利用范围。其中兴安落叶松利用弱光的能力最大,长白落叶松次之。LSP 反映了植物对强光的喜好程度^[14,23],越高说明植物在受到强光刺激时越不易发生光抑制。本实验中 CO₂ 升高使日本落叶松当年生和 1 年生及兴安落叶松 1 年生幼苗的 LSP 都升高,反映了落叶松在 CO₂ 浓度升高的情况下光合作用可能增加的潜力。而长白落叶松的 LSP 表现为下降,这与王森等^[14]的研究结果相反,他们发现 CO₂ 升高使长白落叶松的 LSP 升高。这可能是由于幼苗年龄,处理时间及其他环境因子(如光照条件)不同的结果。张小全等^[23]也发现 CO₂ 升高条件下,杉木的 LCP 降低与 LSP 提高扩大了植物对光的利用范围,从而增加其同化量。

3.2 3 种落叶松对 CO₂ 升高响应的种间差别及其生长潜能和生态优势

本项研究表明,3 种落叶松的光合特性受到 CO₂ 浓度升高,苗龄和植物种的特性的影响。各树种对高 CO₂ 浓度下生长的光合适应潜力的差异较大。日本落叶松和兴安落叶松 1 年生幼苗光合能力的提高,意味着在未来大气 CO₂ 升高的情况下,日本落叶松和兴安落叶松可能具有更大的生长潜力。在 CO₂ 浓度和苗龄相同的情况下,日本落叶松的 P_{max} > 长白落叶松 > 兴安落叶松,可见日本落叶松的光合作用能力普遍大于长白落叶松和兴安落叶松。这与对 3 种落叶松整个生长季的光合能力研究中的结果一致^[25],即在生长季中日本落叶松的光合能力在整体上最高,其次是长白落叶松,兴安落叶松的光合能力最低。研究表明,总体上日本落叶松幼苗的呼吸作用比长白落叶松和兴安落叶松要低,而光合能力较高,即较高的 P_{max}/R_d ^[14],这种光合作用与呼吸作用的对立统一关系意味着日本落叶松具有较高的能量利用效率,比较利于光合产物和生物量的积累。对于日本落叶松不同苗龄幼苗,CO₂ 升高均提高了 LSP 而降低了 LCP,说明它们对弱光和强光的利用能力均较强,对光环境的适应范围较宽,其碳转化效率较高。预示着在未来大气 CO₂ 浓度升高条件下,日本落叶松在生态系统演替过程初期易于生存和发展,可在光照充足的裸地或开阔地造林,而兴安落叶松由于在强光条件下光能利用率低,光合同化能力明显受到抑制,但利用弱光的能力相对较强。更适合在具有一定郁闭度的林分下存活与生长。

植物的生理适应性与其生态分布、演替状态的关系是植物生态学的中心议题^[14,26]一些研究者预测^[27-29],在气温升高的背景下,我国东北分布的兴安落叶松分布范围和最适分布范围将发生北移并逐渐缩小,甚至消失,长白落叶松的分布范围将北移并可能扩大。由于日本落叶松在我国的栽培范围较广,北移的结果将使其适生面积逐渐扩大而具有较明显的生态优势。结果表明,在 CO₂ 浓度升高的条件下,长白落叶松和日本落叶松具有较高的生长潜能,以日本落叶松最为明显。因此,在今后很长的一段时期内,可以考虑加强长白落叶松和日本落叶松的优良品种选育,大面积营造这两种落叶松速生丰产林,这对于我国东北森林碳汇的增加具有

重要的社会、生态和经济意义。

本研究是在人工气候箱控制条件下进行的,可以在一定程度上反映3种落叶松幼苗对CO₂升高的光合生理响应,虽然处理时间相对较短,但也证明了在一个生长季中CO₂升高处理能够促进幼苗的光合作用,进而促进幼苗的生长发育。因此在育苗实践中,可以考虑将CO₂升高处理用于调节幼苗生长和优良品系培育^[30],以加快落叶松幼苗的培育。

References:

- [1] Murray M B, Smith R I, Friend A, Jarvis P G. Effect of elevated [CO₂] and varying nutrient application rates on physiology and biomass accumulation of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Tree Physiology*, 2000, 20(7): 421-434.
- [2] Wolfenden J, Diggle P J. Canopy gas exchange and growth of upland pasture swards in elevated CO₂. *New Phytology*, 1995, 130(3): 369-380.
- [3] Teskey R O. Combined effects of elevated CO₂ and air temperature on carbon assimilation of *Pinus taeda* trees. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20(3): 373-380.
- [4] Robertz P, Stockfors J. Effects of elevated CO₂ concentration and nutrition on net photosynthesis, stomatal conductance and needle respiration of field-grown Norway spruce trees. *Tree Physiology*, 1998, 18(4): 233-241.
- [5] Matamala R, Drake B G. The influence of atmospheric CO₂ enrichment on plant-soil nitrogen interactions in a wetland plant community on the Chesapeake Bay. *Plant and Soil*, 1999, 210(1): 93-101.
- [6] King J S, Thomas R B, Strain B R. Growth and carbon accumulation in root systems of *Pinus taeda* and *Pinus ponderosa* seedlings as affected by varying CO₂ temperature, and nitrogen. *Tree Physiology*, 1996, 16(7): 635-642.
- [7] Curtis P S. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(2): 127-137.
- [8] Zheng F Y, Peng S L. Meta-analysis of the Response of Plant Ecophysiological Variables to Doubled Atmospheric CO₂ Concentrations. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(11): 1101-1109.
- [9] Guo S L, Yan X F, Bai B, Yu S. Effects of nitrogen supply on photosynthesis in larch seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1291-1298.
- [10] Wu C, Wang Z Q, Sun H, Guo S L. Effects of Different Concentrations of Nitrogen and Phosphorus on Chlorophyll Biosynthesis, Chlorophyll a Fluorescence, and Photosynthetic Rate in *Larix olgensis* Seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(4): 31-36.
- [11] Prado C A, Moraes J V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, 1997, 33(1): 103-112.
- [12] Zhao X Y, Wang C K, Huo H. Variations in photosynthetic capacity and associated factors for *Larix gmelinii* from diverse origins. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 9972-9981.
- [13] Eguchi N, Fukatsu E, Funada R, Tobita H, Kitao M, Maruyama Y, Koike T. Changes in morphology, anatomy, and photosynthetic capacity of needles of Japanese larch (*Larix kaempferi*) seedlings grown in high CO₂ concentrations. *Photosynthetica*, 2004, 42(2): 173-178.
- [14] Wang M, Hao Z Q, Ji L Z, Zhou G S. Effect of elevated atmospheric CO₂ concentrations on photosynthesis light response characteristics of three coniferous trees species seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(6): 646-650.
- [15] Lindroth R L, Kinney K K, Platz C L. Responses of deciduous trees to elevated atmospheric CO₂: Productivity, Phytochemistry, and Insect Performance. *Ecology*, 1993, 74(3): 763-777.
- [16] Tupker K A, Thomas B R, Macdonald S E. Propagation of trembling aspen and hybrid poplar for agroforestry: potential benefits of elevated CO₂ in the greenhouse. *Agroforestry Systems*, 2003, 59(1): 61-71.
- [17] Xu D Q. Photosynthesis efficiency. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002: 13-48.
- [18] Gunderson C A, Wullschlegel S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: A broader perspective. *Photosynthesis Research*, 1994, 39(3): 369-388.
- [19] Zhang X Q, Xu D Y. Seasonal changes and daily courses of photosynthetic characteristics of 18-year-old Chinese fir shoots in relation to shoot ages and positions within tree crown. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(3): 19-26.
- [20] Teskey R O. A field study of the effects of elevated CO₂ on carbon assimilation stomatal conductance and leaf and branch growth of *Pinus taeda* tree. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18(5): 565-575.
- [21] Wei C M, Lin Z F, Kong G H. Effects of elevated carbon dioxide concentration on photosynthesis of seedlings of two woody species in subtropical forest. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(2): 123-130.

- [22] Jiang G M, Qu C M. Photosynthetic response of six woody species to elevated CO₂ in *Quercus liaotungensis* forest in the Beijing mountainous areas. *Acta Pgytoecologica Sinica*, 2000, 24(2): 204-208.
- [23] Zhang X Q, Xu D Y, Zhao M S, Chen Z L. The responses of 17-years-old Chinese fir shoots to elevated CO₂. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 390-396.
- [24] Jiang G M, Lin G H, Marino B D V. The response on dark respiration of some tropical rain forest and coastal desert plant species to the elevation of CO₂ concentrations. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(4): 519-522.
- [25] Zhao X Z, Jiang H F, Mao Z J. The studies of the photosynthetic characteristics of *Larix olgensis* Herry., *Larix kaempferi* Carr. and *Larix gmelini* Rupr. Seedlings. *Bulletin of Botanical Research*, 2007, 27(3): 361-366.
- [26] Chazdon R L. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs cross natural gas transects. *Oecologia*, 1992, 92(4): 586-595.
- [27] Liu D, Na J H, Du C Y, Zhang J X. Changes in Eco-geographical Distributions of Major Forestry Species in Heilongjiang Province During 1961-2003. *Advances in Climate Change Research*, 2007, 3(2): 100-105.
- [28] Leng W F, He H S, Bu R C, Hu Y M. Sensitivity analysis of the impacts of climate change on potential distribution of three larch (*Larix*) species in northeastern China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(5): 825-833.
- [29] Li F, Zhou G S, Cao M C. Responses of *Larix gmelinii* geographical distribution to future climate change: A simulation study. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(12): 2255-2260.
- [30] Tupker K A, Thomas B R, Macdonald S E. Propagation of trembling aspen and hybrid poplar for agroforestry: potential benefits of elevated CO₂ in the greenhouse. *Agroforestry Systems*, 2003, 59(1): 61-71.

参考文献:

- [8] 郑凤英,彭少麟. 植物生理生态指标对大气 CO₂ 浓度倍增响应的整合分析. *植物学报*, 2001, 43(11): 1101-1109.
- [9] 郭盛磊,阎秀峰,白冰,于爽. 供氮水平对落叶松幼苗光合作用的影响. *生态学报*, 2005, 25(6): 1291-1298.
- [10] 吴楚,王政权,孙海龙,郭盛磊. 氮磷供给对长白落叶松叶绿素合成、叶绿素荧光和光合速率的影响. *林业科学*, 2005, 41(4): 31-36.
- [14] 王森,郝占庆,姬兰柱,周广胜. 高 CO₂ 浓度对温带三种针叶树光合光响应特性的影响. *应用生态学报*, 2002, 13(6): 646-650.
- [17] 许大全著. 光合作用效率. 上海:上海科学技术出版社, 2002: 13-48.
- [19] 张小全,徐德应. 杉木中龄林不同部位和叶龄针叶光合特性的日变化和季节变化. *林业科学*, 2000, 36(3): 19-26.
- [21] 韦彩妙,林植芳,孔国辉. *植物学报*, 1996, 38(2): 123-130.
- [22] 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 CO₂ 浓度升高的响应. *植物生态学报*, 2000, 24(2): 204-208.
- [23] 张小全,徐德应,赵茂盛,陈仲庐. CO₂ 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响. *生态学报*, 2000, 20(3): 390-396.
- [24] 蒋高明,林光辉,Marino B D V. 几种热带雨林与荒漠植物暗呼吸作用对高 CO₂ 浓度的响应. *生态学报*, 1999, 19(4): 519-522.
- [25] 赵溪竹,姜海凤,毛子军. 长白落叶松、日本落叶松和兴安落叶松幼苗光合作用特性比较研究. *植物研究*, 2007, 27(3): 361-366.
- [27] 刘丹,那继海,杜春英,张剑侠. 1961-2003 年黑龙江省主要树种的生态地理分布变化. *气候变化研究进展*, 2007, 3(2): 100-105.
- [28] 冷文芳,贺红土,布仁仓,胡远满. 中国东北落叶松属 3 种植物潜在分布对气候变化的敏感性分析. *植物生态学报*, 2007, 31(5): 825-833.
- [29] 李峰,周广胜,曹铭昌. 兴安落叶松地理分布对气候变化响应的模拟. *应用生态学报*, 2006, 17(12): 2255-2260.