

中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

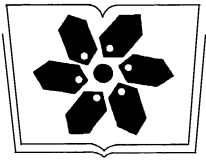
(Shengtai Xuebao)

第 31 卷 第 5 期
Vol.31 No.5
2011



中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 5 期 2011 年 3 月 (半月刊)

目 次

盐胁迫下 3 种滨海盐生植物的根系生长和分布·····	弋良朋,王祖伟 (1195)
蕙兰病株根部内生细菌种群变化·····	杨 娜,杨 波 (1203)
森林不同土壤层全氮空间变异特征·····	张振明,余新晓,王友生,等 (1213)
基于生态位模型的秦岭山系林麝生境预测·····	罗 翀,徐卫华,周志翔,等 (1221)
黑河胜山自然保护区红松和红皮云杉生长释放判定及解释·····	王晓春,赵玉芳 (1230)
两种大型真菌菌丝体对重金属的耐受和富集特性·····	李维焕,于兰兰,程显好,等 (1240)
2005—2009 年浙江省不同土地类型上空对流层 NO ₂ 变化特征 ·····	程苗苗,江 洪,陈 健,等 (1249)
关帝山天然次生针叶林林隙径高比 ·····	符利勇,唐守正,刘应安 (1260)
鄱阳湖湿地水位变化的景观响应·····	谢冬明,郑 鹏,邓红兵,等 (1269)
模拟氮沉降对华西雨屏区撑绿杂交竹凋落物分解的影响·····	涂利华,戴洪忠,胡庭兴,等 (1277)
喷施芳香植物源营养液对梨树生长、果实品质及病害的影响 ·····	耿 健,崔楠楠,张 杰,等 (1285)
不同覆膜方式对旱砂田土壤水热效应及西瓜生长的影响 ·····	马忠明,杜少平,薛 亮 (1295)
干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响 ·····	张仁和,郑友军,马国胜,等 (1303)
不同供水条件下冬小麦叶与非叶绿色器官光合日变化特征 ·····	张永平,张英华,王志敏 (1312)
水分亏缺下紫花苜蓿和高粱根系水力学导度与水分利用效率的关系 ···	李文娆,李小利,张岁岐,等 (1323)
美洲森林群落 Beta 多样性的纬度梯度性 ·····	陈圣宾,欧阳志云,郑 华,等 (1334)
水体泥沙对菖蒲和石菖蒲生长发育的影响·····	李 强,朱启红,丁武泉,等 (1341)
蚯蚓在植物修复芫污染土壤中的作用·····	潘声旺,魏世强,袁 馨,等 (1349)
石榴园西花蓟马种群动态及其与气象因素的关系·····	刘 凌,陈 斌,李正跃,等 (1356)
黄山短尾猴食土行为·····	尹华宝,韩德民,谢继峰,等 (1364)
扎龙湿地昆虫群落结构及动态·····	马 玲,顾 伟,丁新华,等 (1371)
浙江双栉蝠蛾发生与土壤关系的层次递进判别分析·····	杜瑞卿,陈顺立,张征田,等 (1378)
低温导致中华蜜蜂后翅翅脉的新变异 ·····	周冰峰,朱翔杰,李 月 (1387)
双壳纲贝类 18S rRNA 基因序列变异及系统发生 ·····	孟学平,申 欣,程汉良,等 (1393)
基于物理模型实验的光倒刺鲃生态行为学研究 ·····	李卫明,陈求稳,黄应平 (1404)
中国铁路机车牵引能耗的生态足迹变化 ·····	何吉成 (1412)
城市承载力空间差异分析方法——以常州市为例·····	王 丹,陈 爽,高 群,等 (1419)
水资源短缺的社会适应能力理论及实证——以黑河流域为例 ·····	程怀文,李玉文,徐中民 (1430)
寄主植物叶片物理性状对潜叶昆虫的影响·····	戴小华,朱朝东,徐家生,等 (1440)
专论与综述	
C ₄ 作物 FACE (free-air CO ₂ enrichment) 研究进展 ·····	王云霞,杨连新,Remy Manderscheid,等 (1450)
研究简报	
石灰石粉施用剂量对重庆酸雨区受害马尾松林细根生长的影响·····	李志勇,王彦辉,于澎涛,等 (1460)
女贞和珊瑚树叶片表面特征的 AFM 观察 ·····	石 辉,王会霞,李秧秧,刘 肖 (1471)

C₄ 作物 FACE (free-air CO₂ enrichment) 研究进展

王云霞¹, 杨连新^{1,*}, Remy Manderscheid², 王余龙^{1,*}

- (1. 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室/农业部长江中下游作物生理生态与栽培重点开放实验室, 扬州 225009 中国;
2. Institute of Biodiversity of the Heinrich von Thunen-Institute (vTI), Federal Research Institute for Rural Areas, Forestry and Fisheries,
Bundesallee 50, D-38116 Braunschweig, Germany)

摘要:持续迅速上升的大气二氧化碳浓度([CO₂])是全球变暖最大的驱动因子,但其作为光合作用底物直接增加了作物的生产力。相比 C₃ 作物,人们对未来高浓度 CO₂ 情形下 C₄ 作物的响应规律认识较少。与封闭或半封闭气室研究相比,FACE (free-air CO₂ enrichment) 试验在空气自由流动的大田条件下对作物表现进行研究,它提供了对未来作物生长环境的真实模拟,因此提供了评估 CO₂ 肥料效应以及揭示植物响应机制的最好机会。作为人类重要的粮食和饲料来源,高粱和玉米是最重要的 C₄ 作物。在简介美国玉米和高粱 FACE 系统的基础上,综述了 FACE 情形下高浓度 CO₂ (模拟本世纪中叶大气 CO₂ 浓度,即 550 μmol/mol) 对两大作物生理、生长和产量以及土壤特性等方面的影响,同时比较了与气室研究结果的异同点。(1) FACE 使干旱条件下两作物光合作用显著增强,但湿润条件下没有影响;FACE 条件下高粱出现光合适应现象,而玉米没有;(2) FACE 使两作物气孔导度大幅下降,导致叶温升高、蒸腾速率下降、蒸发蒸腾总量减少或没有变化、叶片总水势和水分利用效率增加或没有变化;(3) FACE 对两作物物候期和化学组分影响很少;(4) FACE 使干旱条件下两作物生长和产量略有增加,但湿润条件下没有影响;(5) FACE 使高粱田土壤丛枝状菌根真菌的长度和易提取胶状物质浓度显著增加,导致水稳性土壤团聚体增加;FACE 对高粱田 N₂O 或含氮气体(N₂O+N₂) 的排放没有影响;(6) 高浓度 CO₂ 对两作物气孔导度的影响 FACE 试验明显大于气室试验,而对生长和产量的影响呈相反趋势。阐明 CO₂ 与基因型、土壤湿度和大气温度间的互作效应及其机制是下一轮 C₄ 作物 FACE 研究优先考虑的方向,技术的不断进步已为利用大型 FACE 系统来研究这些互作效应提供了可能。

关键词:FACE (free air CO₂ enrichment); 二氧化碳; 高粱; 玉米; 生理; 生长; 土壤

Progresses of free-air CO₂ enrichment (FACE) researches on C₄ crops: a review

WANG Yunxia¹, YANG Lianxin^{1,*}, Remy Manderscheid², WANG Yulong^{1,*}

1 Key Laboratory of Crop Genetics & Physiology of Jiangsu Province/Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Cultivation in Middle and Lower Reaches of Yangtse River of Ministry of Agriculture, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

2 Institute of Biodiversity of the Heinrich von Thunen-Institute (vTI), Federal Research Institute for Rural Areas, Forestry and Fisheries, Bundesallee 50, D-38116 Braunschweig, Germany

Abstract: Since the beginning of the industrial revolution, atmospheric carbon dioxide concentration ([CO₂]) has increased drastically from 270 μmol/mol to around 390 μmol/mol at present, and will exceed 550 μmol/mol by the middle of this century. Rising atmospheric [CO₂] is unanimously the primary driver of global warming, but as the principal substrate for photosynthesis it also directly stimulate the growth and yield of crops. Compared with C₃ crops, our understanding of the response of C₄ crops to future elevated [CO₂] is limited, and most of which are based on studies in closed chambers or open top chambers. Compared with enclosure studies, free air CO₂ enrichment (FACE) experiments are fully open-air trials of crop performance. They provide the most realistic mimic of a future elevated CO₂ atmosphere, and provide perhaps the best opportunity to quantify CO₂ fertilization effects and elucidate the mechanism of observed responses. As the sources of food and forage worldwide, sorghum (*Sorghum bicolor*) and maize (*Zea mays*) are the most important C₄

基金项目:国家自然科学基金项目(30671226, 31071359); 江苏省“六大人材高峰”项目(07-G-023); 江苏政府留学奖学金(2009); 扬州大学科技创新培育基金(2009CXJ021)资助

收稿日期: 2010-08-29; 修订日期: 2011-01-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lxyang@yzu.edu.cn; ylwang@yzu.edu.cn

grasses. Following the brief description of the US FACE systems for sorghum and maize, this review paper summarizes the progress of the effects of free air CO₂ enrichment (ambient plus 200 μmol/mol predicted for 2050) on the physiology, growth, yield as well as soil characteristics of the two crop species, and compared the similarities and differences between findings obtained by FACE and enclosure methodologies. Under dry conditions, FACE significantly increased midday photosynthesis of the two crops (up to 23%), however, no CO₂ response detected under wet conditions. Photosynthetic acclimation occurred in leaves of sorghum but not maize under FACE. FACE decreased stomatal conductance (*g_s*) substantially for both wet and dry conditions (up to 35% for mean midday *g_s*), leading to higher leaf temperature and lower leaf transpiration rate, thus resulting in decrease or no change in evapotranspiration, and increase or no change in plant water potential and water use efficiency (*WUE*). Neither phenology nor plant chemical compositions of the two crops were affected by FACE. FACE increased the growth and yield of two crops to some extent under dry, but not wet conditions. FACE increased mean volumetric soil water content in sorghum but not maize experiment. Soil hyphal lengths of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and the concentration of one fraction (easily extractable glomalin) of the AMF-produced protein glomalin increased under FACE, resulting in increased water stability of soil aggregates. FACE did not increase N₂O or N-gas emissions (N₂O plus N₂) from an irrigated sorghum production system. For the two C₄ crops, elevated [CO₂] from FACE appears to have reduced *g_s* much more than observed in prior chambers, however, the opposite patterns were observed with the responses of growth and yield. In order to further reduce uncertainties in projections of future global food security, the priority areas for the next generation of C₄ FACE studies should include the interactive mechanisms of CO₂ by genotype, soil moisture, as well as air temperature. Present technological advances suggest that using large-scale FACE facilities to investigate these interactions are now possible.

Key Words: free-air CO₂ enrichment (FACE); CO₂; maize; sorghum; physiology; growth; soil

工业革命的出现和人口的快速增长导致全球环境以前所未有的速度发生改变,其中以气温升高和土壤湿度改变为核心的全球变化将使未来 50a 粮食作物产量下降,而同时升高的大气 CO₂ 浓度有望促进作物生产并抵消全球变化有害因子的影响^[1]。这一令人振奋的预测结果是主要基于封闭或半封闭气室试验数据的模型结果^[1-2]。但是,在封闭或半封闭情况下其内部环境与外部相差甚远,许多学者认为这些结果可能无法代表未来农作物对大气 CO₂ 浓度升高的响应^[3-5]。与封闭或半封闭研究相比,FACE(Free Air CO₂ Enrichment)试验使用标准的作物管理技术,在完全开放的农田条件下对作物进行研究,代表了目前人类对未来作物生长环境的最好模拟,因此提供了评估 CO₂ 肥料效应以及揭示作物响应机制的最好机会^[4]。这一技术最初是由美国 Brookhaven 实验室的工程师通过与美国农业部和 Tuskegee 大学等单位的科学家合作共同发展起来的,1989 年首次在 C₃ 作物棉花上进行了成功的试验^[6]。之后这项技术在全球变化研究中得到迅速发展,目前已被应用于 10 余种 C₃ 作物和 2 种 C₄ 作物(即玉米和高粱)(<http://cdiac.esd.ornl.gov/programs/FACE/whereisface.html>)。

大多数植物利用 C₃ 或 C₄ 光合途径来固定空气中的碳。C₃ 途径约占全球所有物种的 85% 和所有植物的 95%^[7]。因此,绝大多数气室^[7]或 FACE 研究^[5,9-11] 聚焦 C₃ 植物。然而,C₄ 植物的重要性是不能被忽视的。C₄ 植物约占全球总初级生产力的 20%^[11]。由于适应高温和干旱环境,C₄ 植物主要适合在热带、亚热带、干旱和半干旱地区种植^[11]。草本植物玉米和高粱是最重要的两大 C₄ 植物。从人类热量来源看,玉米是世界第三大粮食作物,据预测 2020 年人类对玉米的需求量将比 1997 年增加 45%,进而超过水稻和小麦成为世界上最重要的粮食作物^[12]。从产量看,2007 年玉米总产(788 Mt)已远远超过水稻(657 Mt)和小麦(611 Mt)^[12]。高粱作为重要的粮食和饲料作物,特别对发展中国家意义重大。同时它是温带和热带大草原的代表物种。因此,任何大气 CO₂ 浓度升高对玉米和高粱的效应都将产生重大的经济和社会影响。尽管 C₃ 作物对高浓度 CO₂ 的主要响应机制已经没有争议^[5],但 C₄ 作物包括玉米和高粱的响应及其机制却不太清楚,已有的认识亦多来

自于气室研究,需要得到 FACE 试验的验证。

本文在介绍美国玉米和高粱 FACE 平台的基础上,结合气室条件下的研究成果,系统综述了人类在 C₄ 作物光合作用、水分关系、物候变化、器官建成、产量因子、化学组分以及土壤特性等方面的研究进展,并对该领域未来优先课题进行了展望,旨在推动中国的 FACE 研究进一步向纵深发展。

1 高粱和玉米 FACE 系统简介

美国高粱 FACE (Maricopa FACE) 是世界上第 1 个在完全开放农田条件下增加 CO₂ 浓度的试验平台,它位于亚利桑那州立大学 Maricopa 农业中心一块 12 hm² 高粱田,外围是沙漠区。1989 年开始运行,先进行棉花和小麦试验,1998 和 1999 年开始高粱试验。该 FACE 系统由美国 Brookhaver 国家重点实验室设计^[6]。高粱种植后不久,将直径为 25 m 的环形实圈(面积约 490 m²)放置在大田,整个圈外围由高 2.5 m 的垂直气管和对应电子阀间隔 2.4 m 组成。CO₂ 与大气混合后由垂直气管上的三向喷嘴喷向圈内,调整喷嘴高度使其始终在作物冠层上方 10 cm 处。每个圈中心冠层上方 10 cm 处监测大气 CO₂ 浓度,在 FACE 圈外围附近实时监测风向和风速,计算机系统根据这些信息自动调节 CO₂ 释放位置和速度使 FACE 圈中央 CO₂ 浓度始终维持在比对照高 200 μmol/mol 的目标浓度水平。根据 1 min 平均浓度,FACE 圈实际 CO₂ 浓度在 87% 时间内控制在目标浓度 10% 的误差范围之内^[6, 13]。完全随机区组设计,4 次重复,CO₂ 主区一分为二设置湿润和干旱两种水分处理(表 1)。

表 1 世界高粱和玉米 FACE 研究试验方案和试验条件汇总

Table 1 Summary of experimental protocols and site characteristics for free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments on sorghum and maize

项目 Items	高粱 FACE FACE sorghum	玉米 FACE FACE maize
试验标志 Experiment ID	Maricopa FACE	SoyFACE
试验地点 Experiment sites	美国 亚利桑那州 马里科帕 (30°04' N, 111°59' W)	美国 伊利诺斯州 香槟分校 (40°03' N, 88°14' W)
物种 Crop species	高粱	玉米
主要供试品种 Main cultivars	DK54	34B43
土壤类型 soil type	暗色土	草原土
播种和收获日期 Sowing and harvest dates	1998-07-16 至 1998-12-21 1999-06-15 至 1999-10-26	2002-04-30 至 2002-10-10 2004-04-29 至 2004-09-10
FACE 处理日期 FACE start or end dates	1998-07-31 至 1998-12-21 1999-07-01 至 1999-10-26	2002-04-30 至 2002-10-10 2004-04-29 至 20074-09-10
试验重复 No. of replicates	4	4
圈直径 Diameter of plot area/m	25	20
圈间距离 Spacing of the rings/m	98	98
FACE 圈目标 CO ₂ 浓度 Target [CO ₂]	比大气 CO ₂ 浓度高 200 μmol/mol	比大气 CO ₂ 浓度高 200 μmol/mol
FACE/AMB 圈实际 [CO ₂] (白天)	556,363 μmol/mol (1998)	549, 354 μmol/mol (2002)
FACE/AMB 圈实际 [CO ₂] (白天)	566,373 μmol/mol (1999)	542, 376 μmol/mol (2004)
FACE/AMB 圈实际 [CO ₂] (晚上)	603,428 μmol/mol (1998)	—
FACE/AMB 圈实际 [CO ₂] (晚上)	607,433 μmol/mol (1999)	—
日熏蒸时间 Daily enrichment time	24 h/d	白天
裂区设计中其它处理 Additional treatments in split plot design	水分	—
干旱处理 Dry treatment/mm	474 (1998), 491 (1999)	—
湿润处理 Wet treatment/mm	1218 (1998), 1047 (1999)	—
作物管理 Crop management		
栽插规格 Planting density	行距 76 cm; 密度 223100 株/hm ² (1998 年)、 259500 株/hm ² (1999 年)	行距 76 cm; 密度 74100 株/hm ²
施氮量 N fertilizer	总施 N 量 279 kg/hm ² (1998) 和 265 kg/hm ² (1999)	总施 N 量 202 kg/hm ²
主要文献 Site description reference	Ottman 等 ^[13]	Leakey 等 ^[14-15]

美国伊利诺伊大学玉米 FACE(Maricopa FACE)位于“美国玉米带”中心位置一块 16 hm²的农田上。该区的气候特点是作物生长季降雨量高,土壤肥沃深厚,持水能力很强。该平台 2001 年建成,2002 和 2004 年进行玉米试验。为了控制地形和土壤的变化,大田被分为四个区组,每个区组包含一个 FACE 圈和一个对照圈(直径 20 m)。根据 1 min 平均浓度,FACE 圈实际 CO₂浓度在 90%—93%的时间内控制在目标浓度 20%的误差范围之内^[14-15]。FACE 系统由一环形水平管组成,水平管在上风方向通过激光钻孔向圈内释放 CO₂,CO₂释放位置和速度的控制方法及 FACE 圈目标浓度同 Maricopa FACE^[13](表 1)。

2 光合作用

2.1 光合响应

C₄作物利用浓缩机制提高叶片维管束鞘细胞(BSC)内核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(RuBisCO)活性位点的 CO₂浓度,使光呼吸及相关能量的损失受到抑制,同时使 RuBisCO 在其催化速度接近最大时发挥作用^[16]。故理论上高浓度 CO₂对 C₄作物光合速率没有影响。然而实验研究并非如此:有些报道没有响应^[17],但多数报道显著增加^[18-22]。高浓度 CO₂直接增强 C₄植物光合作用的主要机制有^[11]:(1)对 RuBisCO CO₂饱和点的直接影响:有研究发现高浓度 CO₂下高粱^[23]和玉米^[20]叶片胞间 CO₂浓度(C_i)低于光合作用的饱和点;(2)维管束鞘渗漏率:Watling 等^[19]报道湿润寡照条件下 CO₂培增使高粱叶片 BSC 壁厚度减少 2 倍,渗漏增加 9%,减少了 A/c_i 响应曲线的初始斜率和光饱和光合速率;(3)维管束鞘对 CO₂的直接固定:Moore 等^[24]报道 *Flaveria trinervia* 伸长叶片固定的 CO₂ 10% 直接发生在维管束鞘部位,没有利用 C₄浓缩机制,高浓度 CO₂可直接促进光合作用;(4)有些 C₄植物幼叶具有类似 C₃的不成熟 C₄途径^[21];(5)高浓度 CO₂下玉米 C₄循环和卡尔文循环酶活性持续低于对照,这种适应被认为可潜在地促进玉米的生长^[25]。但有些学者认为高浓度 CO₂环境下 C₄植物净同化速度和生长的增加最有可能是因为水分关系的改善(气孔限制)^[26],而不是解剖(维管束鞘细胞泄漏)或生化(酶动力学、CO₂饱和、光呼吸抑制以及适应)方面的响应(非气孔限制)^[11]。但不管何种机制,这种对 C₄光合直接作用的 CO₂肥料效应为未来高温和缺水环境下的粮食生产展示了一个乐观的前景。

Maricopa FACE 研究证明高粱最先发育的叶片组织确实利用类似 C₃的途径进行碳固定:Cousins 等^[27]发现 FACE 使高粱第 2 叶的同化作用比对照平均增加了 37%,这种对幼叶 C₄光合的促进是由于对光呼吸的抑制以及能量利用效率的提高。Cousins 等^[28]对高浓度 CO₂下高粱第 5 叶片生化发育进程的观察发现 FACE 使第 5 叶叶尖部位单位叶面积 RuBisCO 和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)活性显著下降,但对叶片基部没有影响。但作者同时指出尽管这些叶片基部的嫩叶组织具有类似 C₃途径的特性,由于这些组织所处位置只能接收很弱的光照,因此光合速率发生显著变化是不太可能的^[28]。

Maricopa FACE 研究表明高浓度 CO₂使两季高粱不同生育期中午净光合速率(A)平均增加 15%,其中在干旱和湿润条件下分别增加 23%和 9%,干旱条件下 A 的响应大于湿润条件^[29]。在另一个伴随研究中,Williams 等^[30]报道高浓度 CO₂使湿润条件下生长 49 d 的高粱 BSC 渗漏没有明显变化,而干旱胁迫下渗漏增加。2004 年 SoyFACE 玉米整个试验期间没有遭受干旱胁迫,Leakey 等^[15]发现高浓度 CO₂对玉米光合速率、光合酶(活体或离体)以及光合进程的季节性变化和日变化均没有影响。与 2004 年不同,2002 年尽管玉米整个生长期平均降雨量较高,但时常遭受短期干旱胁迫,结果发现 FACE 对大田生长玉米 A 有阶段性的促进(全生育期平均增加 10%),但这种促进只限于降雨较少的时期^[14]。综上所述,高浓度 CO₂导致的植株水分状态的改善可能是高浓度 CO₂环境下 C₄作物光合作用增强的主要机制,且这一结果似乎只有在植株处于缺水状态才可发生^[29]。

2.2 光合适应

气室研究发现当一些植物长期处于高浓度 CO₂下时,光合速率会逐渐下降,最终接近甚至低于对照水平,这被称作植物光合作用对高浓度 CO₂的适应或下调。气室研究已观察到高浓度 CO₂环境下玉米^[25]和高粱^[19]的光合适应现象,表现在羧化效率和 C₄循环关键酶活力下降。例如,Maroco 等^[25]报道 CO₂浓度 1100 μmol/

mol 使成熟玉米叶片一些 C_3 和 C_4 循环关键酶单位叶面积活性下降 5%—30%, 以 NADP-苹果酸脱氢酶降幅最大; Watling 等^[19] 发现 CO_2 倍增使高粱叶片的 C_4 途径发生明显变化, 无论是代谢水平(羧化效率、 CO_2 饱和光合效率以及 PEPC 浓度下降) 还是解剖水平(BSC 壁厚度减少 2 倍, 导致 CO_2 泄漏程度增加 9%)。但亦有研究者发现高浓度 CO_2 环境下玉米^[20] 或高粱^[23] 没有光合适应现象。

SoyFACE 研究没有发现玉米出现任何光合机构适应现象^[5, 15]。如前所述, 在湿润条件下 FACE 对玉米原位测定的光合速率没有影响^[15], 但这亦有可能是因相反方向的光合适应所致, 例如高浓度 CO_2 对光合作用的直接促进被 PEP 羧化和再生能力的下降所抵消。然而, SoyFACE 试验表明高浓度 CO_2 下无论是从 A/C_i 曲线计算的 PEP 羧化和再生能力, 还是 25℃ 下测定的离体光合关键酶活性, 均无显著变化。同样 A/Q 响应曲线亦表明, 光限制和光饱和光合能力均无适应现象。气室研究表明高浓度 CO_2 下植物的光合适应通常伴随叶片非结构性碳水化合物的增加和含氮率的减少^[25], 然而 SoyFACE 试验没有发现任何叶片蔗糖、淀粉以及氮素含量变化的迹象^[15]。与之不同, Maricopa FACE 试验观测到了高粱的光合适应现象。Cousins 等^[27] 报道 FACE 使叶尖最老组织的 RuBisCO 和 PEPC 总活性显著下降, 暗示 C_4 光合组织产生了适应。这与另一伴随试验的结果一致: FACE 使高粱第 5 完全展开叶叶尖部位 A 对胞间 CO_2 浓度的响应一直低于对照圈^[28], 证明高浓度 CO_2 下光合作用产生了适应。这一明显的适应可能有利于高浓度 CO_2 下增强碳固定的能力以及 C_4 泵增加 BSC 内 CO_2 浓度的效率。

3 水分关系

3.1 气孔导度

高浓度 CO_2 环境下植物叶片气孔部分关闭、气孔阻力增加^[7, 31], 从而减少了叶片对水蒸气和 CO_2 气体的导度。Cure^[32]、Cure 和 Acock^[33] 对气室研究进行过总结, 发现在水分和 N 充足条件下, 550 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ CO_2 浓度使高粱和玉米叶片气孔导度(g_s) 平均减少 21% ($n=13$) 和 15% ($n=3$)。Maricopa FACE 研究表明, 高浓度 CO_2 使两季高粱不同生长期中午 g_s 平均下降 35%, 其中干旱和湿润条件下分别下降 32% 和 37%, 但 CO_2 与水处理的交互未达显著水平^[29]。Leakey 等^[14-15] 报道, FACE 使 2002、2004 年玉米整个生长季 g_s 平均分别下降 23% (第 1 次测定有雨除外) 和 29% (中午 g_s 平均下降 34%)。可见, FACE 试验 g_s 平均减少值明显大于气室试验, 其可能原因有: (1) FACE 试验数据较少; (2) 气室和 FACE 数据不能简单地根据 CO_2 目标浓度按比例进行推算; (3) 气室内强制空气环流和盆栽植物。

3.2 水分利用

气室研究表明高浓度 CO_2 熏蒸植株 g_s 下降使蒸腾降温减少, 最终导致叶温升高^[31], FACE 研究结果一致。Wall 等^[29] 报道, FACE 使高粱两季全生育期正午叶片温度平均增加 1.20℃ (干旱和湿润条件下分别增加 0.96、1.45℃), 使叶片和空气温度之差平均增加 0.44℃ (干旱和湿润条件下分别增加 0.28、0.60℃)。叶温上升必然导致作物冠层温度升高。SoyFACE 研究表明 FACE 圈玉米中午冠层温度平均比对照圈增加 1℃ 左右。Maricopa FACE 两年结果表明, FACE 使湿润条件下高粱全生育期白天冠层温度显著高于对照 (中午最大差异达 1.66℃), 但晚上气孔关闭, 冠层温度与对照没有差异; 与之不同, 干旱条件下叶温差异较小且表现出复杂的日变化^[34]。伴随 g_s 下降的另一个现象就是单位叶面积蒸腾速率明显下降, 通常湿润条件下降幅大于干旱条件^[35]。对气室试验的综述发现 CO_2 浓度 550 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 使高粱 ($n=15$) 和玉米 ($n=6$) 平均蒸腾速度均减少 15%^[33]。FACE 研究表明, CO_2 浓度 550 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 使 2a 高粱^[29] 和玉米^[15] 不同时期单叶蒸腾速度平均分别下降 15% 和 27% ($P>0.01$), 后者明显大于气室研究结果。

气室研究表明, 高浓度 CO_2 下 g_s 的下降并不一定减少玉米^[35-36] 或高粱^[31] 单位面积水分蒸发蒸腾损失的总量 (ET), 因为后者还受冠层大小、结构以及微气候的调节。在 Maricopa FACE 试验中, Conley 等^[37] 利用中子散射技术和土壤水分平衡方法研究发现, FACE 对湿润条件下高粱生长无促进作用, 全生育期累积 ET 减少了 10%, 而缺水条件下生长受到明显促进^[13], ET 只减少 4%。由于中子设备或土壤水分平衡技术很难监测

1%—20% 的 ET 变化,因此两年 CO₂处理效应均未达 0.25 显著水平。同一试验,Triggs 等^[34]还利用剩余能量平衡方法进行了定量研究,FACE 使湿润条件下高粱潜热通量(λ ET)平均减少 13%,但干旱条件下略有增加。通常当作物生长期遇到严重干旱胁迫时,不同 CO₂浓度下生长的作物气孔全部关闭,因此高浓度 CO₂对累积 ET 的影响将显得微不足道。可见 CO₂增加对 C₄作物 ET 的影响可能因未来气候情景而异:灌溉条件下作物整个生长期耗水量明显减少,但干旱条件下的变化相对较小。

ET 大小直接影响作物水分利用效率(WUE)的高低。多数气室试验发现高浓度 CO₂环境下玉米^[25,36]或高粱^[23,31]WUE 明显提高,但亦有个别报道没有影响^[38]或因土壤水分状况而异^[35]。Maricopa FACE 研究表明^[37],根据产量计算,FACE 使湿润和干旱条件下高粱 WUE 分别增加 9%、19%;而根据生物量计算,FACE 使湿润和干旱条件下高粱 WUE 分别增加 16%、17%,但均未达 0.05 显著水平。但另一伴随研究发现在湿润条件下,由于同样生长量但用水量的减少,FACE 使高粱 WUE 平均增加 28%;而在缺水条件下,由于生长明显增加而用水量略有增加,FACE 使 WUE 平均只增加 16%^[34]。FACE 数据进一步证明,无论在干旱还是湿润条件下,大气 CO₂浓度升高均使 C₄作物的 WUE 呈增加趋势,缺水条件下产量的增加不太会伴随用水量的增加。

3.3 水势

水势是衡量植物水分关系的一个重要手段。植物叶片总水势负值绝对值较小可对生长和发育最优化产生正向反馈^[39]。但亦有研究发现无论叶片水势改善与否,C₄植物均能对高浓度 CO₂产生直接响应^[20-21,25]。高浓度 CO₂环境下气孔阻力增加(蒸腾失水减少)和强有力的根系(吸水增多)均有利于植物维持较高的相对含水量和叶片总水势,因此高浓度 CO₂被认为进一步增强了植物的干旱避免和干旱忍耐机制^[29]。Maricopa FACE 研究表明未来高浓度 CO₂环境下高粱的水分关系将得到改善,表现在高浓度 CO₂下叶片相对水分含量(RWC)略有增加,特别是总水势(y_w)的增加:在湿润和干旱条件下,FACE 使全生育期 y_w 平均比对照分别增加 9% 和 3%,FACE 高粱水分关系的改善随土壤脱水加重变得更为明显^[29]。然而与高粱不同,Leakey 等^[15]报道 FACE 对中午玉米叶片水分状况没有显著影响,包括叶片 RWC 和 Ψ_w ,这与生长没有响应相一致。

4 物候期

大气 CO₂浓度升高使作物冠层温度升高,最终可能会加快物候或者植物生长速率。但气室试验表明,高浓度 CO₂使高粱发育速度减慢^[31,40-42],例如 Chaudhuri 等^[31]报道 CO₂倍增使高粱拔节期、开花期和乳熟期分别延长 2、6、7 d,而 Ellis 等^[42]发现不同 CO₂处理之间(720 同 210 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 相比)最长甚至相差 17—22 d,很明显这是一个预料之外的结果。而美国 FACE 研究发现,高浓度 CO₂对玉米^[15]和高粱^[13]抽穗、开花和生理成熟期均无显著影响。Maricopa FACE 试验表明,土壤水分对高粱抽穗期、开花和生理成熟期的影响(3—23 d)远远大于大气 CO₂浓度升高所带来的影响^[13]。上述结果说明由于气室方法对作物生长环境的干扰,甚至可能影响到了作物的物候期。

5 器官建成

5.1 叶(茎)面积或比叶面积

除少数研究外^[20,43],多数研究报道高浓度 CO₂使玉米^[25,35-36]或高粱^[23,31]叶面积显著增加,干旱条件下的增幅明显大于湿润条件^[35-36],叶面积增加主要与单叶面积而非叶片数增加有关^[25,31]。Maricopa FACE 研究表明^[13],总体上 FACE 对叶面积指数(LAI)的影响与绿叶和黄叶干重的变化趋势一致:FACE 推迟了干旱高粱 LAI 的衰减速度,而加快了湿润高粱 LAI 的衰减速度,进而使湿润高粱 LAI 略有降低,而干旱高粱则略有上升。茎秆表面积的动态变化与 LAI 的动态变化基本一致。但由于变幅很大,上述参数的变化均未达 0.05 显著水平。Leakey 等^[15]亦报道 FACE 对玉米 LAI 没有显著影响。其它植物的 FACE 研究中亦发现 LAI 对 CO₂处理的响应很小,说明目前用于预测未来作物表现的模型可能需要调整^[5]。

比叶面积(SLA)也是植物生长模型一个很重要的参数,它决定了每增加一个单位生物量会增加多少新叶面积。美国 FACE 试验表明,CO₂浓度 550 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 对玉米^[15]和高粱^[13] SLA 均无显著影响。这与气室文献对玉米^[25]和高粱^[23]的报道一致。

5.2 地上部生长

多数气室研究表明高浓度 CO₂ 显著促进玉米和高粱物质生产^[18, 23, 25, 31, 35, 38], 但亦有报道在水分充足条件下 CO₂ 浓度变化对玉米和高粱生物量没有影响^[20, 41, 43] 甚至是负效应^[42]。Cure^[32]、Cure 和 Acock^[33] 对气室研究的综述表明, C₄ 植物(玉米和高粱)在湿润、干旱条件下地上部分生物量分别增加为 7%、19% (CO₂ 浓度换算成在 550 μmol/mol 时的结果, $n=4$)。Maricopa FACE 研究表明^[13], 高浓度 CO₂ 对水分充足条件下高粱生物产量没有影响, 但使缺水高粱最终生物产量略有增加 15% ($P<0.1$)。进一步研究发现^[13], FACE 使干旱高粱各生育期不同器官(例如绿叶重量、茎秆重量和穗重)多呈增加趋势, 但湿润高粱多呈下降趋势或没有变化, 但年度间变异很大。Leakey 等^[15] 报道 FACE 对玉米成熟期桔秆生物量没有显著影响。可见 FACE 对玉米和高粱生长的影响总体上小于气室条件下的研究结果, FACE 对于旱高粱生长的促进可能主要源于水分关系的改善和干旱胁迫的缓解^[29]。

5.3 物质分配

收获指数(HI)反映光合产物向结实器官(籽粒)的分配效率。Chaudhuri 等^[31] 气室研究表明不同 CO₂ 浓度对高粱 HI 没有影响。Maricopa FACE 研究表明, 在缺水条件下 FACE 对高粱 HI 没有影响, 但在湿润条件下下降(-7%, $P<0.1$), 降幅与产量相似, 这与湿润条件下粒重下降相一致, 而后者又与叶片早衰以及灌浆期坏死叶片增多有关^[13]。

6 籽粒产量

综合气室观察数据($n=14$, 其中玉米 9 个, 高粱 5 个), 550 μmol/mol CO₂ 浓度使 C₄ 作物(高粱和玉米)籽粒产量平均增加 18%^[3]。通常缺水成为最大限制因子时, 高浓度 CO₂ 对玉米和高粱增产的促进作用最大^[7, 31], 但在湿润条件下, 高浓度 CO₂ 对产量的影响报道并不一致: 包括显著增加^[18, 44]、没有变化^[41, 43] 甚至下降^[42]。SoyFACE 试验发现高浓度 CO₂ 对 2004 年主要供试品种 34B43^[15] 和另外两个品种 FR1064×LH185 和 FR1064×IHP 最终籽粒产量及产量构成因子均无显著影响。与之形成鲜明反差, Cure 和 Acock^[32] 对气室研究的综述发现 CO₂ 倍增使玉米产量平均增加 27% ($n=3$)。Maricopa FACE 研究表明^[13], 高浓度 CO₂ 使高粱产量平均增加 4%, 其中在湿润条件下略有降低(-4%), 而干旱条件下比对照增加约 20%, 但由于数据变异很大, 均未达显著水平。从产量构成因子看, 干旱条件下 FACE 高粱每穗粒数、单位面积粒数或粒重略有增加, 但不同年度变异较大。

综合比较可以得出结论: (1) FACE 情形下玉米和高粱光合作用的受益明显大于籽粒产量的受益; (2) 高浓度 CO₂ 对玉米和高粱产量的影响 FACE 试验明显小于气室试验。因此将直接而又恒定的 CO₂ 肥料效应包括在 C₄ 作物产量模型中将是预测未来粮食安全误差的重要来源, 但令人吃惊的是当前很多模型预测未来高浓度 CO₂ 使所有情形下玉米和高粱籽粒的产量均增加^[1-2]。

7 化学组分

大气 CO₂ 浓度升高使植物体内物质数量发生改变, 可能也会导致物质的组分变化。Loomis 和 Lafitte 等^[38] 大田开顶室气室(OTC)试验表明, 高浓度 CO₂ 对玉米地上部元素含量(C、H、N、O 和 S)均无显著影响。Rogers 等^[45] 亦报道高浓度 CO₂ 下玉米种子中蛋白质、脂肪和纤维含量均无变化, 但亦有研究者发现高浓度 CO₂ 使玉米叶片可溶性蛋白质含量^[25] 或含 N 率^[17] 显著下降。SoyFACE 研究发现高浓度 CO₂ 下玉米叶片或植株氮素状态没有任何响应, 表现在叶片 N 浓度、总蛋白质和总自由氨基酸含量均无显著变化。气室研究表明, 高浓度 CO₂ 对高粱叶片 N 含量没有影响^[19, 44, 46], 这与 FACE 研究结果一致: Cousins 等^[27] 报道 FACE 对高粱叶片不同部位单位面积总蛋白质含量和总叶绿素含量均无影响。

大气 CO₂ 浓度升高对两作物碳水化合物含量影响的报道并不一致。Maroco 等^[25] 报道高浓度 CO₂ 使玉米合成蔗糖和淀粉的能力增强, 而 Amthor 等^[18] OTC 试验发现 CO₂ 倍增对高粱成熟期己糖、蔗糖和淀粉浓度影响很小。SoyFACE 研究表明高浓度 CO₂ 对中午玉米叶片的非结构性碳水化合物及其组成(淀粉、蔗糖、果糖和

葡萄糖)含量均没有显著影响^[15]。

8 土壤特性

由于受 CO₂浓度升高的影响,进入土壤的植物数量和质量发生了变化,所以这也可能会影响土壤结构和微生物,这方面是全球变化研究中被忽略的领域。Maricopa FACE 试验对高粱收获后的土壤研究发现大气 CO₂浓度升高可以增加土壤团聚体^[47]:在湿润和干旱条件下,FACE 使土壤中水稳性土壤团聚体(1—2 mm)比例分别增加 40%、20%,使土壤微生物丛枝状菌根真菌(AMF)的长度分别增加了 267% 和 109%。同高粱生物量和产量响应相比^[13],土壤微生物是否真的发生如此大的变化还需进一步验证。与此同时,FACE 使 AMF 产生的一种易提取的胶状物质浓度显著增加(+30%)。相关分析表明,AMF 菌丝长度和易提取胶状物质均与土壤团聚体的水稳性成正相关,说明 AMF 能调节高浓度 CO₂下的土壤结构变化,这对当前受土壤侵蚀损失威胁的农业系统是非常重要的。但这种水稳性土壤团聚体增加能否外延至农业生产的其它系统?显然仅仅从一个研究外推是不够的。

高粱田痕量气体排放对高浓度 CO₂的响应目前只有一例报道^[48]。Welzmler 等^[48]连续两年对 Maricopa FACE 高粱试验的观察发现无论采用气箱法还是土柱法,FACE 对土壤 N₂O 或含氮气体(N₂O+N₂)的排放量、土壤反硝化酶活性以及土壤可溶性有机碳排放量均无显著影响,不同年份、不同生育时期和不同水分处理趋势一致。尽管 CO₂熏蒸时间较短(高粱生长期)使这一结果存在一定局限性,但多少说明未来高浓度 CO₂环境下 C₄灌溉作物土壤的反硝化作用可能不会明显增强。

9 展望

综观前人在 C₄作物与 FACE 响应方面的研究,尽管取得了一些重要进展,但尚有很多领域还没有或很少涉及,需要进一步加强研究,这些领域包括根系发育、籽粒灌浆、源库平衡、籽粒品质、碳氮代谢、残渣分解和土壤碳氮循环以及病虫害发生和防治。除此之外,笔者认为应该把以下 3 个方面作为下一轮 C₄作物 FACE 研究优先考虑的方向,因为这些工作对更新未来作物产量和粮食安全的预测模拟、制订应对策略具有重要意义。CO₂控制技术的不断进步以及 FACE 硬件和 CO₂气源价格的不断降低已为科学家利用大型 FACE 系统开展这些研究提供了可能。

(1)为了尽可能地使作物冠层更加一致,以更接近实际大田作物,目前 FACE 试验只用一个品种。鉴别不同玉米和高粱品种生长发育对 CO₂的敏感性,并充分利用这种差异可显著增加未来高浓度 CO₂背景下世界的粮食安全。气室研究表明玉米和高粱产量对高浓度 CO₂响应的差异很大(不同试验之间),暗示 C₄作物对高浓度 CO₂的响应可能亦存在很大的品种间差异,但这一假设需要在完全开放的大田条件下得到系统的验证。中国 FACE 水稻研究发现高浓度 CO₂对杂交稻生长^[9]和产量^[8]的影响明显大于常规稻,玉米和高粱等 C₄作物是否存在类似现象?其内在生物学机制是什么?2010 年德国联邦农林渔研究所(vTI)的科学家们率先开展了高粱不同基因型对 FACE 响应的研究,有望在这些问题上取得进展。

(2)空气中不断累积的温室气体已使 18 世纪以来的地表温度增加了 0.76℃,预计 2050 年将再增加 1.3—1.8℃,同时未来世界干旱发生的频率和程度将增加^[49]。因此对 C₄作物的研究必须同时考虑高温和干旱及其与高浓度 CO₂的互作。尽管已有 FACE 研究报道 CO₂与水分互作对高粱的影响,但这种互作是否对其它 C₄作物产生类似的影响?CO₂与温度的互作又会对 C₄作物产生什么影响?这些互作效应是否因处理时期的不同而异?以及这些互作效应的生物学机制是什么?2008—2010 年德国 vTI 开展了 CO₂与水分互作对玉米生长影响的 FACE 研究,但其它方面的研究急需进一步推进。

(3)从已有的 FACE 文献只能推知未来高浓度 CO₂环境对美国玉米或高粱生产和供应的影响,但未来其它气候区 C₄作物的表现尚需进一步研究,因为这些地区的气候和土壤条件差异很大。因此有必要将研究范围拓展到其它气候区,特别是尚无开展 FACE 研究的热带地区。另外是否将中国水稻/小麦 FACE 研究进一步拓展到 C₄作物亦是当前值得考虑的问题。

致谢:感谢德国联邦农林渔研究院(vTI)生物多样性研究所所长 Hans-Joachim Weigel 教授对本文写作给予的

帮助。

References:

- [1] Thomson A M, Brown R A, Rosenberg N J, Izaurralde R C, Benson V. Climate change impacts for the conterminous USA: an integrated assessment. Part 3. Dryland production of grain and forage crops. *Climatic Change*, 2005, 69(1): 43-65.
- [2] Parry M L, Rosenzweig C, Iglesias A, Livermore M, Fischer G. Effects of climate change on global food production under SRES emissions and socio-economic scenarios. *Global Environmental Change*, 2004, 14(1): 53-67.
- [3] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, Nösberger J, Ort D R. Food for thought: lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations. *Science*, 2006, 312(5782): 1918-1921.
- [4] Long S P, Ort D R. More than taking the heat: crops and global change. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13(3): 241-248.
- [5] Ainsworth E A, Long S P. 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. *New Phytologist*, 2005, 165(2): 351-371.
- [6] Hendrey G R, Lewin K F, Nagy J. Free air carbon dioxide enrichment: development, progress, results. *Vegetatio*, 1993, 104-105(1): 17-31.
- [7] Idso K E, Idso S B. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment in the face of environmental constraints: a review of the past 10 years' research. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 69(3/4): 153-203.
- [8] Yang L X, Wang Y X, Zhu J G, Wang Y L. What have we learned from 10 years of Free Air CO₂ Enrichment (FACE) experiment on rice? CO₂ and grain yield. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1486-1497.
- [9] Yang L X, Wang Y X, Zhu J G, Hasegawa T, Wang Y L. What have we learned from 10 years of free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments on rice? Growth and development. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(6): 1573-1585.
- [10] Yang L X, Wang Y X, Zhao Y P, Zhu J G, Sun J D, Wang Y L. Responses of soybean to free-air ozone concentration enrichment: a research review. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(23): 6635-6645.
- [11] Ghannoum O, von Caemmerer S, Ziska L H, Conroy J P. The growth response of C₄ plants to rising atmospheric CO₂ partial pressure: a reassessment. *Plant Cell and Environment*, 2000, 23(9): 931-942.
- [12] Pingali P L, editor. CIMMYT 1999—2000 World Maize Facts and Trends. Meeting World Maize Needs: Technological Opportunities and Priorities for the Public Sector. Mexico City: CIMMYT, 2001.
- [13] Ottman M J, Kimball B A, Pinter P J Jr, Wall G W, Vanderlip R L, Leavitt S W, LaMorte R L, Matthias A D, Brooks T J. Elevated CO₂ increases sorghum biomass under drought conditions. *New Phytologist*, 2001, 150(2): 261-273.
- [14] Leakey A D B, Bernacchi C J, Dohleman F G, Ort D R, Long S P. Will photosynthesis of maize (*Zea mays*) in the US Corn Belt increase in future [CO₂] rich atmospheres? An analysis of diurnal courses of CO₂ uptake under free-air concentration enrichment (FACE). *Global Change Biology*, 2004, 10(6): 951-962.
- [15] Leakey A D B, Uribealrea M, Ainsworth E A, Naidu S L, Rogers A, Ort D R, Long S P. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought. *Plant Physiology*, 2006, 140(2): 779-790.
- [16] von Caemmerer S, Furbank R T. The C₄ pathway: an efficient CO₂ pump. *Photosynthesis Research*, 2003, 77(2/3): 191-207.
- [17] Hocking P J, Meyer C P. Effects of CO₂ enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1991, 18(4): 339-356.
- [18] Amthor J S, Mitchell R J, Runion G B, Rogers H H, Prior S A, Wood C W. Energy content, construction cost and phytomass accumulation of *Glycine max* (L.) Merr. and *Sorghum bicolor* (L.) Moench grown in elevated CO₂ in the field. *New Phytologist*, 1994, 128(3): 443-450.
- [19] Watling J R, Press M C, Quick W P. Elevated CO₂ induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C₄ cereal sorghum. *Plant Physiology*, 2000, 123(3): 1143-1152.
- [20] Ziska L H, Bunce J A. Influence of increasing carbon dioxide concentration on the photosynthetic and growth stimulation of selected C₄ crops and weeds. *Photosynthesis Research*, 1997, 54(3): 199-208.
- [21] Ziska L H, Sicher R C, Bunce J A. The impact of elevated carbon dioxide on the growth and gas exchange of three C₄ species differing in CO₂ leak rates. *Physiologia Plantarum*, 1999, 105(1): 74-80.
- [22] Wand S J E, Midgley G F, Jones M H, Curtis P S. Responses of wild C₄ and C₃ grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions. *Global Change Biology*, 1999, 5(6): 723-741.
- [23] Watling J R, Press M C. How is the relationship between the C₄ cereal *Sorghum bicolor* and the C₃ root hemi-parasites *Striga hermonthica* and *Striga asiatica* affected by elevated CO₂? *Plant Cell and Environment*, 1997, 20(10): 1292-1300.
- [24] Moore B D, Cheng S H, Edwards G E. The influence of leaf development on the expression of C₄ metabolism in *Flaveria trinervia*, a C₄ dicot. *Plant and Cell Physiology*, 1986, 27(6): 1159-1167.
- [25] Maroco J P, Edwards G E, Ku M S B. Photosynthetic acclimation of maize to growth under elevated levels of carbon dioxide. *Planta*, 1999, 210(1): 115-125.
- [26] Samarakoon A B, Gifford R M. Elevated CO₂ effects on water use and growth of maize in wet and drying soil. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1996, 23(1): 53-62.
- [27] Cousins A B, Adam N R, Wall G W, Kimball B A, Pinter P J, Leavitt S W, LaMorte R L, Matthias A D, Ottman M J, Thompson T L, Webber A N. Reduced photorespiration and increased energy-use efficiency in young CO₂-enriched sorghum leaves. *New Phytologist*, 2001, 150(2): 275-284.

- [28] Cousins A B, Adam N R, Wall G W, Kimball B A, Pinter P J Jr, Ottman M J, Leavitt S W, Webber A N. Development of C₄ photosynthesis in sorghum leaves grown under free-air CO₂ enrichment(FACE). *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(389): 1969-1975.
- [29] Wall G W, Brooks T J, Adam N R, Cousins A B, Kimball B A, Pinter P J Jr, LaMorte R L, Triggs J, Ottman M J, Leavitt S W, Matthias A D, Williams D G, Webber A N. Elevated atmospheric CO₂ improved *Sorghum* plant water status by ameliorating the adverse effects of drought. *New Phytologist*, 2001, 152(2): 231-248.
- [30] Williams D G, Gempko V, Fravolini A, Leavitt S W, Wall G W, Kimball B A, Pinter P J Jr, LaMorte R L, Ottman M. Carbon isotope discrimination by *Sorghum bicolor* under CO₂ enrichment and drought. *New Phytologist*, 2001, 150(2): 285-293.
- [31] Chaudhuri U N, Burnett R B, Kirkham M B, Kanemasu E T. Effect of carbon dioxide on sorghum yield, root growth, and water use. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1986, 37(2): 109-122.
- [32] Cure J D. Carbon dioxide doubling responses: a crop survey // Strain B R, Cure J D, eds. *Direct Effects of Increasing Carbon Dioxide on Vegetation*, DOE/ER0238. Washington DC, USA: United States Department of Energy, 1985: 99-116.
- [33] Cure J D, Acocck B. Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1986, 38 (1/3): 127-145.
- [34] Triggs J M, Kimball B A, Pinter P J Jr, Wall G W, Conley M M, Brooks T J, LaMorte R L, Adam N R, Ottman M J, Matthias A D, Leavitt S W, Cerveny R S. Free-air CO₂ enrichment effects on the energy balance and evapotranspiration of sorghum. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 124(1/2): 63-79.
- [35] Kang S Z, Zhang F C, Hu X T, Zhang J H. Benefits of CO₂ enrichment on crop plants are modified by soil water status. *Plant and Soil*, 2002, 238 (1): 69-77.
- [36] Samarakoon A B, Gifford R M. Soil water content under plants at high CO₂ concentration and interactions with the direct CO₂ effects: a species comparison. *Journal of Biogeography*, 1995, 22: 193-202.
- [37] Conley M M, Kimball B A, Brooks T J, Pinter P J Jr, Hunsaker D J, Wall G W, Adam N R, LaMorte R L, Matthias A D, Thompson T L, Leavitt S W, Ottman M J, Cousins A B, Triggs J M. CO₂ enrichment increases water-use efficiency in sorghum. *New Phytologist*, 2001, 151(2): 407-412.
- [38] Loomis R S, Lafitte H R. The carbon economy of a maize crop exposed to elevated CO₂ concentrations and water stress, as determined from elemental analysis. *Field Crops Research*, 1987, 17(1): 63-74.
- [39] Hsiao T C, Jing J. Leaf and root expansive growth in response to water deficits // Cosgrove D J, Knievel D P, eds. *Physiology of Cell Expansion during Plant Growth*. Rockville, MD, USA: American Society of Plant Physiology, 1987: 180-192.
- [40] Hesketh J D, Hellmers H. Floral initiation in four plant species growing in CO₂-enriched air. *Environmental Control in Biology*, 1973, 11: 51-53.
- [41] Marc J, Gifford R M. Floral initiation in wheat, sunflower, and sorghum under carbon dioxide enrichment. *Canadian Journal of Botany*, 1984, 62 (1): 9-14.
- [42] Ellis R H, Craufurd P Q, Summerfield R J, Roberts E H. Linear relations between carbon dioxide concentration and rate of development towards flowering in sorghum, cowpea and soybean. *Annals of Botany*, 1995, 75(2): 193-198.
- [43] Mauney J R, Fry K E, Guinn G. Relationship of photosynthetic rate to growth and fruiting of cotton, soybean, sorghum, and sunflower. *Crop Science*, 1978, 18(2): 259-263.
- [44] Reeves D W, Rogers H H, Prior S A, Wood C W, Runion G B. Elevated atmospheric carbon dioxide effects on sorghum and soybean nutrient status. *Journal of Plant Nutrition*, 1994, 17(11): 1939-1954.
- [45] Rogers H H, Bingham G E, Cure J D, Smith J M, Surano K A. Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. *Journal of Environmental Quality*, 1983, 12(4): 569-574.
- [46] Henning F P, Wood C W, Rogers H H, Runion G B, Prior S A. Composition and decomposition of soybean and sorghum tissues grown under elevated atmospheric carbon dioxide. *Journal of Environmental Quality*, 1996, 25(4): 822-827.
- [47] Rillig M C, Wright S F, Kimball B A, Pinter P J Jr, Wall G W, Ottman M J, Leavitt S W. Elevated carbon dioxide and irrigation effects on water stable aggregates in a *Sorghum* field: a possible role for arbuscular mycorrhizal fungi. *Global Change Biology*, 2001, 7(3): 333-337.
- [48] Welzmler J T, Matthias A D, White S, Thompson T L. Elevated carbon dioxide and irrigation effects on soil nitrogen gas exchange in irrigated sorghum. *Soil Science Society of America Journal*, 2007, 72(2): 393-401.
- [49] IPCC. *Climate change 2007: the physical science basis* // Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, eds. *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007: 996.

参考文献:

- [8] 杨连新, 王云霞, 朱建国, 王余龙. 十年水稻 FACE 研究的产量响应. *生态学报*, 2009, 29(3): 1486-1497.
- [9] 杨连新, 王云霞, 朱建国, Toshihiro Hasegawa, 王余龙. 开放式空气中 CO₂ 浓度增高(FACE)对水稻生长和发育的影响. *生态学报*, 2010, 30(6): 1573-1585.
- [10] 杨连新, 王云霞, 赵秩鹏, 朱建国, J. D. Sun, 王余龙. 自由空气中臭氧浓度升高对大豆的影响. *生态学报*, 2010, 30(23): 6635-6645.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 5 March, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Root system characters in growth and distribution among three littoral halophytes YI Liangpeng, WANG Zuwei (1195)

Population dynamics of endophytic bacteria isolated from the roots of infected *Cymbidium faberi* YANG Na, YANG Bo (1203)

Spatial variability of forest soil total nitrogen of different soil layers ZHANG Zhenming, YU Xinxiao, WANG Yousheng, et al (1213)

Habitat prediction for forest musk deer (*Moschus berezovskii*) in Qinling mountain range based on niche model LUO Chong, XU Weihua, ZHOU Zhixiang, et al (1221)

Growth release determination and interpretation of Korean pine and Koyama spruce in Shengshan National Nature Reserve, Heilongjiang Province, China WANG Xiaochun, ZHAO Yufang (1230)

Growth tolerance and accumulation characteristics of the mycelia of two macrofungi species to heavy metals LI Weihuan, YU Lanlan, CHENG Xianhao, et al (1240)

Characters of the OMI NO₂ column densities over different ecosystems in Zhejiang Province during 2005—2009 CHENG Miaomiao, JIANG Hong, CHEN Jian, et al (1249)

The forest gap diameter height ratio in a secondary coniferous forest of Guan Di Mountain FU Liyong, TANG Shouzheng, LIU Yingan (1260)

Landscape responses to changes in water levels at Poyang Lake wetlands XIE Dongming, ZHENG Peng, DENG Hongbing, et al (1269)

Effect of simulated nitrogen deposition on litter decomposition in a *Bambusa pervariabilis* × *Dendrocala mopsi* plantation, Rainy Area of West China TU Lihua, DAI Hongzhong, HU Tingxing, et al (1277)

Effect of aromatic plant-derived nutrient solution on the growth, fruit quality and disease prevention of pear trees GENG Jian, CUI Nannan, ZHANG Jie, et al (1285)

Influences of different plastic film mulches on temperature and moisture of soil and growth of watermelon in gravel-mulched land MA Zhongming, DU Shaoping, XUE Liang (1295)

Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seeding ZHANG Renhe, ZHENG Youjun, MA Guosheng, et al (1303)

Photosynthetic diurnal variation characteristics of leaf and non-leaf organs in winter wheat under different irrigation regimes ZHANG Yongping, ZHANG Yinghua, WANG Zhimin (1312)

The root system hydraulic conductivity and water use efficiency of alfalfa and sorghum under water deficit LI Wenrao, LI Xiaoli, ZHANG Suiqi, et al (1323)

Latitudinal gradient in beta diversity of forest communities in America CHEN Shengbin, OUYANG Zhiyun, ZHENG Hua, et al (1334)

Influence of silts on growth and development of *Acorus calamus* and *Acorus tatarinowii* in turbid water LI Qiang, ZHU Qihong, DING Wuquan, et al (1341)

Roles of earthworm in phytoremediation of pyrene contaminated soil PAN Shengwang, WEI Shiqiang, YUAN Xin, et al (1349)

Population dynamics of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) along with analysis on the meteorological factors influencing the population in pomegranate orchards LIU Ling, CHEN Bin, LI Zhengyue, et al (1356)

Geophagy of *Macaca Thibetana* at Mt. Huangshan, China YIN Huabao, HAN Demin, XIE Jifeng, et al (1364)

The structure and dynamic of insect community in Zhalong Wetland MA Ling, GU Wei, DING Xinhua, et al (1371)

Analysis of layer progressive discriminant relations between the occurrence of *Bipectilus zhejiangensis* and soil DU Ruiqing, CHEN Shunli, ZHANG Zhengtian, et al (1378)

New mutations in hind wing vein of *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae) induced by lower developmental temperature ZHOU Bingfeng, ZHU Xiangjie, LI Yue (1387)

18S rRNA gene variation and phylogenetic analysis among 6 orders of Bivalvia class MENG Xueping, SHEN Xin, CHENG Hanliang, et al (1393)

Laboratory study on ethology of *Spinibarbus hollandi* LI Weiming, CHEN Qiuwen, HUANG Yingping (1404)

Dynamic change in ecological footprint of energy consumption for traction of locomotives in China HE Jicheng (1412)

Approach to spatial differences analysis of urban carrying capacity: a case study of Changzhou City WANG Dan, CHEN Shuang, GAO Qun, et al (1419)

Social adaptive capacity for water resource scarcity in human systems and case study on its measuring CHENG Huaiwen, LI Yuwen, XU Zhongmin (1430)

Effects of physical leaf features of host plants on leaf-mining insects DAI Xiaohua, ZHU Chaodong, XU Jiasheng, et al (1440)

Review and Monograph

Progresses of free-air CO₂ enrichment (FACE) researches on C₄ crops: a review WANG Yunxia, YANG Lianxin, Remy Manderscheid, et al (1450)

Scientific Note

Influence of limestone powder doses on fine root growth of seriously damaged forests of *Pinus massoniana* in the acid rain region of Chongqing, China LI Zhiyong, WANG Yanhui, YU Pengtao, et al (1460)

Leaf surface microstructure of *Ligustrum lucidum* and *Viburnum odoratissimum* observed by Atomic force microscopy (AFM) SHI Hui, WANG Huixia, LI Yangyang, LIU Xiao (1471)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任:孔红梅

执行编辑:刘天星 段 靖

生态学报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 31 卷 第 5 期 (2011 年 3 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 31 No. 5 2011

编 辑 《生态学报》编辑部
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085
电话:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主 编 冯宗炜
主 管 中国科学技术协会
主 办 中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085

出 版 科 学 出 版 社
地址:北京东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717

印 刷 北京北林印刷厂
发 行 科 学 出 版 社
地址:东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717
电话:(010)64034563
E-mail:journal@cspg.net

订 购 全国各地邮局
国外发行 中国国际图书贸易总公司
地址:北京 399 信箱
邮政编码:100044

广告经营 京海工商广字第 8013 号
许 可 证

Edited by Editorial board of
ACTA ECOLOGICA SINICA
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Tel:(010)62941099
www.ecologica.cn
Shengtaixuebao@rcees.ac.cn

Editor-in-chief FENG Zong-Wei
Supervised by China Association for Science and Technology
Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

Published by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China

Distributed by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel:(010)64034563
E-mail:journal@cspg.net

Domestic All Local Post Offices in China
Foreign China International Book Trading
Corporation
Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元