

DOI: 10.5846/stxb201306101603

徐胜, 陈玮, 何兴元, 黄彦青, 高江艳, 赵诣, 李波. 高浓度 CO₂ 对树木生理生态的影响研究进展. 生态学报, 2015, 35(8): 2452-2460.

Xu S, Chen W, He X Y, Huang Y Q, Gao J Y, Zhao Y, Li B. Research advance in effect of elevated CO₂ on eco-physiology of trees. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2452-2460.

高浓度 CO₂ 对树木生理生态的影响研究进展

徐 胜¹, 陈 玮¹, 何兴元^{1, 2, *}, 黄彦青¹, 高江艳¹, 赵 诣¹, 李 波¹

1 中国科学院沈阳应用生态研究所, 森林与土壤生态国家重点实验室, 沈阳 110016

2 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012

摘要: 大气 CO₂ 浓度升高已成为世界范围内的重要环境问题。CO₂ 浓度升高势必会对植物的生理生态变化产生重要影响。综述了国内外有关高浓度 CO₂ 对树木生理生态影响研究的最新进展, 具体包括高浓度 CO₂ 对树木生长发育、光合和呼吸作用、抗氧化系统、树木代谢物质、挥发性有机化合物以及树木凋落物等方面的影响。高浓度 CO₂ 一般会促进树木地上植株的生长和发育, 但也因树种差异而有所不同。最新研究表明, 高浓度 CO₂ 促进了树木细根周转, 树木根系生长在大气 CO₂ 浓度升高条件下表现为促进作用, 这种作用加快了全球森林生态系统的 C 循环。高浓度 CO₂ 虽然在一定程度上促进树木光合速率的增加, 但长期熏蒸也往往会发生光合驯化, 这种现象产生的生理学机制目前仍无定论。高浓度 CO₂ 对树木呼吸作用尤其是根系呼吸的影响将是未来研究的重点和难点。高浓度 CO₂ 一般会提高树木抗氧化酶活性与抗氧化剂含量, 但不同树种响应高浓度 CO₂ 的过程和机理也有所差异。研究表明, 高浓度 CO₂ 一般对树木凋落物的分解产生不利影响, 但也因树种而异。需要强调的是, 目前关于树木地下部分、树木对高浓度 CO₂ 的适应机理和重要过程(碳氮水耦合及基因调控等)以及多个树种包括不同类型树种及不同品种之间比较研究较少; 关于某一重要生理生态机制(如根系生理代谢)尤其是多个生态因子复合条件下缺乏长期的研究。在此基础上给出了大气 CO₂ 浓度升高下树木生理生态研究的未来发展方向, 包括高 CO₂ 浓度条件下树木根系生理代谢及机制、树木碳氮水耦合的生理过程及机制、不同生态因子复合作用对树木生理影响机制以及树木分子作用机理等方面的研究。这些研究不仅将丰富森林树木应对未来气候变化的有关科学理论, 也为全球气候变化背景下实现森林树种生态功能的优化选择及森林生态系统的可持续发展与经营提供重要的生理生态学理论依据和参考。

关键词: 高浓度 CO₂; 树木; 生理生态; 气候变化; 光合作用; 生理机制

Research advance in effect of elevated CO₂ on eco-physiology of trees

XU Sheng¹, CHEN Wei¹, HE Xingyuan^{1, 2, *}, HUANG Yanqing¹, GAO Jiangyan¹, ZHAO Yi¹, LI Bo¹

1 State Key Laboratory of Forest and Soil Ecology, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130012, China

Abstract: Rising atmospheric CO₂ concentration has been regarded as a key global environmental problem today; it is expected to influence changes in plant eco-physiology. The research advances on the effects of elevated CO₂ concentration on tree eco-physiology were reviewed; this included the effects of elevated CO₂ on growth and development, photosynthesis and respiration, antioxidative systems, volatile organic compounds (VOCs), and litter decomposition of trees. Generally, elevated CO₂ enhances the growth and development of trees and the results vary with tree species. The turnover in fine roots of trees was accelerated by elevated CO₂, which may play an important role in the cycle of global carbon in forest ecosystems. Elevated CO₂ increases net photosynthetic rate for most tree species. However, photosynthetic acclimation in some tree species sometimes occurred under elevated CO₂ concentrations, and it was still uncertain as to whether it revealed

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170573, 31270518); 国家科技支撑项目(2012BAC05B00); 国家水专项基金(2012ZX07202-008)

收稿日期: 2013-06-10; **网络出版日期:** 2014-05-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hexy1962@126.com

the physiological mechanism underpinning the occurrence of photosynthetic acclimation of trees to date. The effect of elevated CO₂ on root respiration of trees will be an important aspect of the study of forest ecosystems under a changing climate. The activities of antioxidative enzymes and the contents of antioxidants in trees were generally maintained at high levels under elevated CO₂ concentrations. The process and mechanism of antioxidative system response to elevated CO₂ concentration were associated with certain tree species. Although the adverse effect of elevated CO₂ on the decomposition of tree litter has been observed in recent studies, it also depends on tree species. Numerous studies were focused on the apparent physiological responses of trees to elevated CO₂. However, little is known about the physiological processes including coupling of carbon, nitrogen, and water, or gene regulation under elevated CO₂ concentrations, particularly in the underground parts of trees. Many studies have been carried out based on individual plant levels, but there has been a lack of comparative studies of the response of different tree species or varieties to elevated CO₂ concentrations. Little information exists about the long-term study of the key processes and mechanisms of physiological metabolism of fine roots under the action of multiple environmental factors. The perspectives in studies of tree eco-physiology under elevated CO₂ concentrations were summarized, including research into the physiological mechanisms of tree root metabolism, coupling in carbon, nitrogen and water processes, responses and adaptations to multiple environmental factors, and related molecular mechanisms under elevated CO₂ concentrations. This research will enrich the knowledge relating to the responses and adaptations of forest trees to climate change, especially for the sustainable management and operation of forest eco-systems and the selection of tree species.

Key Words: elevated CO₂; trees; eco-physiology; climate change; photosynthesis; physiological mechanism

当前,全球变化和温室效应已成为国际社会关注的热点。CO₂作为温室气体主要成分之一,其浓度由工业革命前的 280 μmol/mol 增至目前约 380 μmol/mol,预计到本世纪末将达到 700 μmol/mol^[1-3]。目前 CO₂浓度升高已成为世界范围内的重要环境问题,CO₂浓度升高将引起温室效应,影响地球表面其它环境因子并直接或间接影响植物生长及其多方面的生理生态反应,并给全球生态环境和气候变迁带来深刻的变化。作为植物光合作用原料的 CO₂,其浓度升高势必会对植物的生理生态变化产生重要影响,特别是在长期的高浓度 CO₂环境。目前,有关高浓度 CO₂对植物生理生态影响的研究进展有了较为详细的报道,特别在作物方面报道较多^[4-7]。树木作为陆地上最重要的植被,在调节气候,改善人类环境质量等方面具有极其重要的作用。本文结合近年来我们在气候变化对森林树木影响的研究^[8-19],就目前国内外有关高浓度 CO₂对树木生长、光合作用、呼吸作用、抗氧化系统、次生物质代谢、挥发性有机化合物(VOCs)释放以及树木凋落物分解等的影响研究进行了总结和归纳,并针对目前研究工作尚存的局限性,展望了未来大气 CO₂浓度升高条件下树木生理生态的主要研究领域和发展趋势,为全球气候变化背景下森林和树木研究以及森林的可持续发展提供理论依据和科学参考。

1 高浓度 CO₂对树木生长和发育的影响

1.1 树叶的表面形态及结构

树叶作为树木进行光合和呼吸的重要器官,它的形态和内部结构,特别是叶表面气孔和内部组织结构成为影响树木生理过程的重要组成部分^[20]。由于气孔是 CO₂进入树木体内的主要通道,其数量和功能等对大气 CO₂浓度的变化非常敏感,因而关于气候变化对树木叶片气孔形态和结构影响的研究越来越引起重视^[21]。

叶表面的气孔形态、数量及分布往往被看作是植物进化的一个重要特征,而叶的气孔密度往往作为高浓度 CO₂影响树木的一个重要生理参数。研究表明,在高浓度 CO₂环境中生长的欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)其针叶的气孔密度有所降低,而针叶的横切面积提高了 10%,这在很大程度上由于高浓度 CO₂提高了针叶的厚度,而针叶厚度的增加是由于叶肉组织的增加^[22]。高浓度 CO₂促使苏格兰松针叶上表皮和下表皮之和、树脂道、

木质部等的相对面积减少,而针叶韧皮部的相对面积显著增加^[20]。此外,高浓度 CO₂还提高了常绿阔叶树种冬青叶片表皮蜡质的数量,大气 CO₂浓度的增加与树木叶片表皮蜡质的含量呈正相关,特别是在 CO₂浓度高于 750 μmol/mol 的情况下正相关更加显著。据报道,高浓度 CO₂也提高了树木叶片的叶绿体和其中的淀粉粒的大小和数量,但降低了叶绿体中质体小球的数量^[23]。在大气 CO₂浓度升高情况下,辽东栎(*Quercus liaotungensis*)和杜仲(*Eucommia ulmoides*)等树种叶片的气孔密度降低十分明显,青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)的气孔密度下降不明显,而异叶榕(*Ficus heteromorpha*)的气孔密度不受影响^[24]。也研究表明,高浓度 CO₂提高了银杏成年叶片的气孔密度,这可能是树木对高浓度 CO₂胁迫环境的一种适应^[25]。高浓度 CO₂还普遍降低了树木叶片的气孔频度,但也有个别树种的叶片气孔频度在高浓度 CO₂处理下有所增加或无变化^[26]。高浓度 CO₂降低了幼龄杨树叶片的气孔密度和气孔指数,但对经过高浓度 CO₂处理的老龄树木的气孔密度和气孔指数却影响不大。由此可知,高浓度 CO₂对树木气孔参数的影响还没有定性的结论^[27-28],不同树种不同叶龄的叶表面特征受大气 CO₂浓度的影响状况也不完全相同,这也可能是造成不同树种不同叶龄间光合能力差异的主要原因之一。

1.2 植株生长发育

研究表明,高浓度 CO₂一般会促进树木地上植株的生长和发育。高浓度 CO₂提高了欧洲赤松的株高和单个针叶的干重。高浓度 CO₂可造成长叶松(*Pinus palustris*)松针维管束中韧皮部的面积比对照松针减少 10%—20%^[29]。在 CO₂倍增的两个生长季内,辽东栎的年轮宽度、晚材中导管密度与径向直径、木纤维细胞的比例比对照植株分别增加 300%—370%,50%和 20%,170%,而次生韧皮部宽度、筛管分子直径及每年形成的韧皮部细胞总数分别较对照植株减少 18%、13%和 20%^[29]。高浓度 CO₂促进了樟子松(*Pinus silvestris*)和北美黄松(*Pinus ponderosa*)树木的径向生长,但抑制了冷杉(*Abies alba*)树木半径的生长,而欧洲落叶松(*Larix decidua*)的径向生长对高浓度 CO₂反应不敏感^[30]。据报道,当树木幼苗或小树暴露在 700 μmol/mol CO₂浓度时,总生物量平均增加了 29%,树木生物量的增加与高浓度 CO₂促进其光合作用的增强有关^[31]。有研究认为,CO₂浓度倍增后,中国森林生产力将有所增加,增幅因地区而异,变化范围 12%—35%^[32]。可见,高浓度 CO₂对树木生长和发育的影响也因树种差异而有所不同^[33],但总体上促进了树木的生长。

1.3 树木根系生长与细根周转

根系作为树木营养和水分循环的关键器官,在高浓度 CO₂处理下,其生物量一般表现为增加的趋势^[34-35]。在高浓度 CO₂处理下,欧洲赤松的细根密度有所增加,白腊木(*Fraxinus excelsior*)、无梗花栎(*Quercus petraea*)和欧洲赤松的细根根长在高浓度 CO₂下提高了 95%—240%。由此可见,高浓度 CO₂对不同树种根系的促进性生长差异也比较大。这可能由于高浓度 CO₂不同程度提高了树木细根密度,高的细根密度使树木具有较高的营养吸收能力,提高了周围根系的活力,从而促进根系的生长和发育。因此,细根的促进性生长不仅仅是树木本身生长的需求,更是树木对高浓度 CO₂的具体生理响应。也有研究表明,高浓度 CO₂对苏格兰松的粗根(大于 2 mm)和细根(小于 2 mm)的生物量并没有显著的影响^[36]。树木根系与其整体植株相比受高浓度 CO₂的直接影响也许不大,但对指示整个生态系统对高浓度 CO₂的长期响应意义重大。

细根周转是陆地生态系统碳分配格局与过程的核心环节。细根在森林生态系统 C 平衡和养分循环中的重要作用已为大量研究所证实。树木依赖于细根吸收水分和养分,而细根对环境胁迫比较敏感,因此细根动态不仅可指示环境的变化情况,还可反映树木的健康状态。研究表明,高浓度 CO₂促进了树木细根的周转,树木在高浓度 CO₂下的细根周转速率显著提高^[37-38]。由此可知,树木的根系生长和生理代谢在大气 CO₂浓度升高条件下表现为促进作用,这种作用加快了全球 C 循环。有关树木根系对大气 CO₂浓度升高的响应也多有研究和报道,但比较零散,尤其是根系作为地下重要碳库,其变化要受到土壤环境条件(温湿度及微生物等)的影响,研究起来更为复杂,结果更需要长期验证。

2 高浓度 CO₂对树木光合作用的影响

光合作用是碳进入生物圈并能够持续感知大气 CO₂ 浓度升高最基本的生理过程。大气 CO₂ 浓度升高对树木最直接、最重要的影响是树木光合作用的变化^[39]。高浓度 CO₂ 对树木光合作用的影响表现为短期和长期效应两个方面。短期高浓度 CO₂ 处理一般会促进树木光合作用的增加^[32, 40]。蒋高明和渠春梅对北京山区辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 林中几种木本植物光合作用对 CO₂ 浓度升高的响应的研究表明, 高浓度 CO₂ 对树木光合作用有不同程度的促进作用, 净光合速率增加的程度从 37% 到 93% 不等, 平均增加 75%^[41]。谢会成等对麻栎 (*Quercus acutissima*) 的研究表明, 在 CO₂ 浓度升高条件下, 麻栎叶片净光合作用速率平均增幅为 89.2%^[42]。在高浓度 CO₂ 处理下, 红松 (*Pinus koraiensis*) 光饱和点升高, 长白赤松 (*Pinus sylvestris* var. *sylvestrifomis*) 和水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) 的光饱和点降低, 说明高浓度 CO₂ 使阴性树种红松对强光的利用能力增强, 而使阳性树种长白赤松、水曲柳对强光的利用能力降低, 但 3 个树种幼苗的光合能力都有不同程度的提高^[43]。研究表明, 高浓度 CO₂ 显著提高了树木的日净光合速率, 与正常浓度 CO₂ 下的树木相比, 高浓度 CO₂ 还减缓了由树木气孔关闭和胞间 CO₂ 浓度下降引起的光合“午休”, 即中午光合抑制。

由林木通过光合作用所固定的碳成为全球碳收支的一个关键组成部分, 占到整个陆地植被总固碳量的 50% 以上^[44]。高浓度 CO₂ 显著提高了单株银杏的固碳释氧能力, 晴天比对照提高 119.5%, 而阴天提高了 175.4%^[45]。高浓度 CO₂ 对树木光合作用及其相关酶活性的影响也与树木叶龄有很大关系, 1 年龄松针叶在高浓度 CO₂ 处理下出现的光合适应现象比当年松针叶出现的光合适应现象明显。在高浓度 CO₂ 处理下, 1 年龄松针叶的最大光合羧化效率比对照减少了 13%^[46]。目前, 光合适应现象产生的机制尚无定论^[47-48]。光合产物反馈抑制与库源关系的调节下的资源重新分配是两种有代表性的假说, 其实验依据是光合能力的下降多发生在养分尤其是氮素亏缺的条件下, 此时树木叶片中糖类大量积累、氮素及 1,5-二磷酸核酮糖羧化/加氧酶 (Rubisco 酶) 含量降低, 体现了资源 (氮素) 的合理性再分配, 重建源库关系平衡。一些研究认为, 植物在高浓度 CO₂ 熏蒸下发生光合下调, 是由于淀粉在叶片中积累, 产生库抑制, 这些实验材料多数是盆栽或生长在温室内^[43]。一些树种虽然经过了长期高浓度 CO₂ 处理但并没有出现光合适应或驯化现象。高浓度 CO₂ 熏蒸下植物发生光合驯化的研究至今已多有报道, 尤其在农作物上研究和报道的相对较多, 在树木方面较少, 而且光合驯化产生的生理学机制尚无统一定论, 不同植物对不同高浓度 CO₂ 响应也不完全一样。因此, 全面深入理解其机理还需足够的长期的研究和证据。

高浓度 CO₂ 虽然促进树木光合速率的增加, 但不同树种间的光合能力在高浓度 CO₂ 下还存在很大差异。长期高 CO₂ 浓度环境下生长的阔叶树对 CO₂ 变化反应较针叶树种敏感^[49]。阳性树种光合作用比阴性树种的光合作用对高浓度 CO₂ 适应能力较强^[50]。CO₂ 浓度倍增通过光合作用的增加使针叶树种的生物量增加 38%, 阔叶树种增加 63%^[51]。由此可知, 不同树种光合作用对气候变化的响应也有所差异, 而有关这方面差异机理的报道较少。因此, 进行不同树种高浓度 CO₂ 的长期熏蒸对比研究, 对于深入揭示树木光合固碳运转过程及机理、全球碳循环总量及区域评估具有重要的科学和现实意义。

3 高浓度 CO₂对树木呼吸作用的影响

呼吸作用与光合作用一样, 也是作为植物进行生物合成所需物质和能量转化的重要生理过程。研究表明, 树木呼吸作用随 CO₂ 浓度升高而下降, 高浓度 CO₂ 处理可使树木呼吸速率降低 15%—20%^[52]。树木呼吸作用也许消耗光合作用所固定的近一半或一半以上的碳量, 其中叶片暗呼吸能占到所有树木呼吸作用的 50% 以上^[53]。树木呼吸所释放的 CO₂ 与全球碳循环关系密切。呼吸作用中 CO₂ 的排出是一个重要的生理过程, 它影响到一些植物和生态系统的碳平衡。因此, 研究高浓度 CO₂ 下树木呼吸作用的变化对于深入了解全球碳循环过程和机理具有重要的科学意义。研究表明, 高浓度 CO₂ 处理下欧洲云杉 (*Picea abies*) 的茎总呼吸碳损失同正常 CO₂ 浓度处理的相比有所降低, 而根系的呼吸速率在高浓度 CO₂ 下却有所增加。据报道, 高浓

度 CO_2 将造成树木保卫细胞收缩,气孔关闭,从而使细胞内氧分压降低,呼吸作用因之降低;另一方面,因呼吸作用的产物 CO_2 分压提高,而使呼吸作用得到抑制^[54]。

由于所研究的树种、组织类型、实验条件、 CO_2 浓度及处理时间的差异等原因,使得 CO_2 浓度升高对树木呼吸作用影响的实验结果很不一致,高浓度 CO_2 处理抑制了呼吸作用,但也有一些研究得出呼吸作用无明显变化甚至增加。在 CO_2 浓度升高时大部分 C_3 植物暗呼吸作用升高,并呈一定的线形关系。当 CO_2 浓度加倍时,几种雨林乔木植物的暗呼吸强度升高。高浓度 CO_2 通过改变植物非结构碳水化合物浓度而间接影响呼吸速率。高浓度 CO_2 会使树木叶片呼吸速率和碳水化合物浓度增加,且碳水化合物含量越高,叶呼吸增加的比例越大。研究表明,在高 CO_2 处理的第 2 个生长季,高浓度 CO_2 下红松和长白松针叶暗呼吸速率增加,可能与碳氮含量变化有关;在 CO_2 处理的第 3 个生长季,高浓度 CO_2 条件下生长的红松针叶暗呼吸速率增加,长白松针叶的暗呼吸速率下降,两树种呈现不同的响应主要与植株的生长速率不同有关;在 CO_2 处理的第 4 个生长季,红松和长白松针叶的暗呼吸速率均受高浓度 CO_2 的抑制。另外,高 CO_2 浓度对树木呼吸作用的影响也与树木的叶龄有关。研究表明,高浓度 CO_2 降低树木的呼吸作用还可能与高浓度 CO_2 促使呼吸链中一些酶的活性下降有关^[55]。目前,有关高 CO_2 浓度对树木呼吸作用的影响多集中在树木地上部分,对树木根系的呼吸影响研究和报道较少,因此,加大该领域的研究将是未来研究的重点和前沿,但也是难点。

4 高浓度 CO_2 对树木抗氧化系统的影响

植物在长期自然选择过程中形成了一套有效的抗氧化系统。抗氧化系统是植物对逆境胁迫的一种防御机制,它能够清除植物体中的活性氧,抗氧化酶活性的高低取决于植物抗氧化酶的数量及机体的健康状况,直接体现了植物清除活性氧能力即抗氧化能力。研究表明,在高浓度 CO_2 处理下,许多树木叶片的抗氧化酶超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化氢酶(CAT)活性有所下降。高浓度 CO_2 处理降低了云杉、火炬松(*Pinus taeda*)和橡树叶的 SOD 活性,也降低了云杉叶的 CAT 活性,但对桔树、橡树和松树的 CAT 影响不大^[56]。高浓度 CO_2 处理还降低了欧洲栎(*Quercus robur*)、滨海松(*Pinus Maritima*)、挪威松以及欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)叶的 SOD 活性。高浓度 CO_2 处理也使欧洲云杉当年针叶的 SOD 和 CAT 的活性显著降低。在高浓度 CO_2 条件下,柔毛栎(*Quercus pubescens*)叶片过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、APX 等的活性以及脱氢抗坏血酸和抗坏血酸等的含量下降,但这些变化并没引起树木叶片的膜脂过氧化,而是提高了叶片单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)和脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)的活性。由此可知,树木适应气候变化总会使体内某些抗氧化物质活性或含量的增加来提高植物的适应能力。

高 CO_2 浓度使枇杷树(*Eriobotrya japonica*)的 SOD、POD 及 CAT 酶活性显著提高,但在水分胁迫时,高 CO_2 浓度下的 SOD、POD 及 CAT 酶活性上升幅度明显较小,膜脂过氧化水平的上升幅度也较小,可见 CO_2 浓度升高对于水分胁迫所造成的氧化损伤有一定的缓解作用。银杏(*Ginkgo biloba*)在 CO_2 浓度倍增条件下,短期(60d)处理使树木叶片的 SOD、APX 酶活性升高,但经过长期(70d 以上)处理,这些酶的活性又略有下降,与对照相比差异不显著^[57]。总之,不同树种不同抗氧化酶活性受高浓度 CO_2 的影响程度也不尽相同^[17, 58]。因此,树木抗氧化酶活性及抗氧化剂含量的变化对于不同树种适应高浓度 CO_2 的过程和机理也有所差异,这种差异也与其它环境因子的影响关系密切。

5 高浓度 CO_2 对树木代谢物质的影响

可溶性糖和脯氨酸是植物细胞渗透调节的重要物质。在逆境条件下,植物通过合成积累可溶性糖和脯氨酸等有机物质来调节细胞内的渗透压,稳定细胞中酶分子的活性构象,保护酶免受的直接伤害,增强适应环境的能力。周玉梅等通过研究持续 3 个生长季高浓度 CO_2 处理的长白赤松和水曲柳幼苗叶的蔗糖、果糖、可溶性总糖、淀粉含量变化结果表明,前两个生长季中 $700 \mu\text{mol/mol}$ 的高浓度 CO_2 处理促进了水曲柳和长白赤松幼苗淀粉的累积,第 3 个生长季高浓度 CO_2 处理的第 1 周和第 2 周,红松和水曲柳幼苗的淀粉含量增加^[59]。

不过,也有研究认为高浓度 CO₂对树木淀粉含量的变化没有显著影响。次生代谢物一般包括酚类化合物、萜烯类化合物和含氮有机化合物。研究表明,高浓度 CO₂提高了苏格兰松针叶单萜 α -蒎烯的含量,但对其它所测定的次生代谢物质的含量并无直接的影响。单宁是一类具有生物活性的天然酚类化合物,广泛存在于植物体的各器官结构中,具有独特的抗氧化性,能有效抵御生物氧化作用和清除活性氧的功能。原花青素或缩合型单宁作为树木主要的酚类化合物,在高浓度 CO₂处理下其含量有所增加,如高浓度 CO₂提高了美洲山杨 (*Populus tremuloides*),北美红栎 (*Quercus rubra*),糖槭 (*Acer saccharum*) 以及火炬松,白桦 (*Betula pendula*),岳桦 (*Betula ermanii*),水青冈等多种树木叶片的缩合型单宁含量。研究表明,高浓度 CO₂促进了白桦树叶片酚酸、儿茶素和可溶性单宁的含量,比对照分别增加了 25%、13% 和 19%,但降低了黄酮类化合物,比对照降低 7%。此外,高浓度 CO₂还对桦树幼苗的肉桂酸衍生物、苯酚类物质的产生具有促进作用,而对杨梅素鼠李糖苷、槲皮素-3-鼠李糖苷以及芹菜素的产生具有抑制作用,对低分子化合物产生的总量和缩合型单宁影响不大。一些次生代谢物质在高浓度 CO₂下的降低如槲皮素-3-鼠李糖苷含量的下降可能表明了高浓度 CO₂加速了树木的生理性衰老,这种推断也为一些研究结果所证实,即高浓度 CO₂处理下树木产生了种子,而正常 CO₂浓度处理下却没有产生种子。Lindroth 等在 Aspen FACE 站(威斯康星,美国)以杨树和桦树为材料,研究了这两种树种在 CO₂浓度升高环境下其叶片中氮,淀粉和单宁的变化情况。研究结果也表明 CO₂浓度升高降低了杨树叶片中的氮浓度,但是对淀粉和单宁影响不显著;桦树叶片中的氮浓度同样也降低,但是 CO₂处理增加了淀粉和单宁的浓度^[60]。高浓度 CO₂显著提高了树木内源激素生长素 IAA 的含量,促进了植物细胞的分裂与生长^[13]。由此可知,不同树种在高浓度 CO₂条件下其物质代谢的变化规律也不尽相同,在适应未来不同浓度 CO₂环境变化表现的机理或机制也可能存在较大差异。

6 高浓度 CO₂对树木挥发性有机化合物的影响

植物在生理过程中释放出的挥发性有机化合物(VOCs)(主要为异戊二烯和单萜),占全球非甲烷烃类排放量的 90%以上,具有很高的化学活性,可以影响低层大气的化学组成,促进光化学污染的形成,同时对温室效应和全球变化具有潜在的影响,是近十年来大气化学的研究热点之一^[8, 61-62]。异戊二烯是植物释放的主要非甲烷类挥发性有机化合物,对树木而言,主要释放此物质的一般是杨树、桦树、橡树和桉树等主要树种。研究表明,杨树是释放异戊二烯最强烈的树种,常用来研究 VOCs 的排放研究。高浓度 CO₂一般抑制树木异戊二烯的排放。在高浓度 CO₂下,美洲山杨和美洲黑杨(*Populus deltoids*)的异戊二烯受到了强烈的抑制^[63]。高浓度 CO₂也抑制了树木单萜类化合物的释放。研究表明,在高浓度 CO₂处理下,树木异戊二烯的排放速率随树木磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPc)活性的升高而下降,因为 PEPc 与异戊二烯的生物合成竞争底物。此外,高浓度 CO₂也强烈抑制了树木异戊二烯合成酶的活性,从而抑制了异戊二烯的形成。

Todd 等发现,高浓度 CO₂将使生态系统中异戊二烯的生产量减少多达 41%。橡树叶片异戊二烯释放速率受高 CO₂浓度的抑制,当 CO₂浓度超过 200 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时迅速下降^[63]。Papparini 等发现,长期高浓度 CO₂熏蒸并没有显著影响柔毛栎和冬青栎的类异戊二烯排放量,然而短期迅速提高 CO₂浓度,单萜与异戊二烯的排放均受到明显的抑制^[64]。有研究表明,大气 CO₂浓度增加并没有显著改变树木的单萜释放,树木主要单萜(水合桉烯、 α -蒎烯、 β -蒎烯)的排放量与其合成酶活性具有极好的相关性;不同树种,不同高浓度的 CO₂处理,树木的 VOCs 产生情况也有所差异。研究表明,树木 VOCs 对高浓度 CO₂的响应也因树种及 VOC 种类的不同而有所差异^[61]。

7 高浓度 CO₂对树木凋落物的影响

凋落物的分解是生态系统养分循环的重要过程^[65]。目前,有关高浓度 CO₂对树木凋落物的研究,主要集中在凋落物质量、分解速率等方面。研究表明,高浓度 CO₂普遍降低了树木叶 N 的含量,降低了凋落物质量^[66]。高浓度 CO₂降低了叶凋落物的 N 含量,也增加了木质素含量,导致树木较低的分解速率,但温度升高

却促进了凋落物的分解,促进了碳氮循环^[67]。因此,高浓度 CO₂是否显著影响到与碳氮过程密切相关的分解速率还很不确定。这主要是由于凋落物分解不仅受到 CO₂浓度升高的影响,而且还受到土壤温度、pH 值、湿度和土壤生物等多种因素的交互作用^[68-69]。

许多研究表明,高浓度 CO₂处理可降低树木凋落物的分解速率。研究表明,高浓度 CO₂降低了白桦树叶片凋落物的田间分解速率,导致森林生态系统中营养物质矿化速率的下降和 C 贮藏的增加。然而,这样的结果很难得出普遍的结论,因为树木凋落物对高浓度 CO₂的响应还依赖于其土壤具体的营养状况,特别是对 N 的利用状况。然而,也有研究表明,高浓度 CO₂促进了树木凋落物的分解速率,并具有高的 N 积累速率,高浓度 CO₂提高了栎树(*Quercus myrtifolia*)叶片凋落物的长期分解速率^[66]。高浓度 CO₂一般降低树木凋落物 N 的含量,提高木质素含量。在高浓度 CO₂对树木凋落物化学成分影响方面也没有统一的结论。总之,高浓度 CO₂一般对凋落物的分解不利,但并没有明确的结果表明其对凋落物的分解产生正面的还是负面的影响。因此,有关这方面的研究也有待于深入开展。

8 研究展望

目前,高浓度 CO₂对树木的生理生态影响研究已有大量报道,且主要集中在高浓度 CO₂或其浓度倍增对树木生长、光合和呼吸作用、抗氧化系统以及物质代谢等方面。普遍结论是:短期 CO₂熏蒸会促进树木的生长及光合作用的增加,也会促进某些具有抗氧化作用物质含量及有关代谢酶活增加,减缓树木衰老,降低树木呼吸作用和凋落物的分解速率,而长期 CO₂熏蒸会导致树木发生光合驯化,减缓树木生长,其机理也有多方面的解释。事实上,高浓度 CO₂对树木的生理生态影响比较复杂,特别是由于树木生长发育是由众多自身生理生态过程和多个环境因子共同调控的,仅从某一方面解释和研究高浓度 CO₂对树木的生理生态影响机制都比较片面。目前,在高浓度 CO₂对树木的生理生态影响研究中,许多研究集中在树木植株个体水平,且结论有的也尚无定论,缺乏深入系统的研究,特别是进行长期系统的研究甚少。同时,高浓度 CO₂对树木的生理生态影响目前的研究也多集中在树木地上植株部分,对于树木根系及其所处的土壤环境受高浓度 CO₂的影响研究较少,特别是开展根系生理的长期系统研究甚少。此外,高浓度 CO₂对树木的分子生物学如蛋白质与基因表达的影响目前尚未见有报道。因此,今后深入研究高浓度 CO₂对树木影响研究应侧重的领域和方向有:(1)加强不同树种对高浓度 CO₂响应的研究,探讨不同树种长期适应高浓度 CO₂的生理机制,不同实验手段、树种以及不同的实验处理方法等均会影响对高浓度 CO₂对树木影响机制的理解,因此,只有经过长期的研究和探索,才能真正了解高浓度 CO₂对树木影响的内在机制和普遍规律。(2)加强高浓度 CO₂对树木某些重要生理生态过程与机制的研究,如营养物质主要为碳氮和水分循环过程及其耦合机制的研究以及激素等信号物质的传导过程及机理。(3)开展高浓度 CO₂对树木光合作用及地下根系生理生化(包括根系呼吸分解、养分运移以及与微生物和土壤环境相互关系等)的长期影响研究。(4)加强高浓度 CO₂与多个生态因子的相互作用的研究,探讨和揭示高浓度 CO₂与多个生态因子的复合作用机理。(5)深入开展高浓度 CO₂对树木分子作用机理的研究,如高浓度 CO₂处理下树木某些蛋白质和基因的表达与调控。

致谢:感谢陶大立教授对研究和写作的建议。

参考文献 (References):

- [1] De Graaff M, van Groenigen K J, Six J, Hungate B, van Kessel C. Interactions between plant growth and soil nutrient cycling under elevated CO₂: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2006, 12(11): 2077-2091.
- [2] IPCC. Climate Change 2007. Working Group I Report: the Physical Basis of Climate Change, 2007. <http://ipcc-wg1.ucar.edu/wg1/wg1-report.html>.
- [3] Aranjuelo I, Pardo A, Biel C, Savé R, Azcón-bieto J, Nogués S. Leaf carbon management in slow-growing plants exposed to elevated CO₂. *Global Change Biology*, 2009, 15(1): 97-109.
- [4] 邹春蕾, 吴凤芝, 郑洋. 高 CO₂浓度对植物的影响研究进展. *东北农业大学学报*, 2008, 39(3): 134-139.

- [5] Lovelli S, Perniola M, Tommaso T D, Ventrella D, Moriondo M, Amato M. Effects of rising atmospheric CO₂ on crop evapotranspiration in a Mediterranean area. *Agricultural Water Management*, 2010, 97(9): 1287-1292.
- [6] Weigel H J, Manderscheid R. Crop growth responses to free air CO₂ enrichment and nitrogen fertilization: Rotating barley, ryegrass, sugar beet and wheat. *European Journal of Agronomy*, 2012, 43: 97-107.
- [7] Tausz M, Tausz-Posch S, Norton R M, Fitzgerald G J, Nicolas M E, Seneweera S. Understanding crop physiology to select breeding targets and improve crop management under increasing atmospheric CO₂ concentrations. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 88: 71-80.
- [8] Li D W, Shi Y, He X Y, Chen W, Chen X, Shi Y. Volatile organic compound emissions from urban trees in Shenyang, China. *Botanical Studies*, 2008, 49(1): 67-72.
- [9] Li Q M, Liu B B, Wu Y, Zou Z R. Interactive effects of drought stresses and elevated CO₂ concentration on photochemistry efficiency of cucumber seedlings. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(10): 1307-1317.
- [10] Huang W, He X, Che W, Chen Z j, Ruan Y A, Xu S. Influence of elevated carbon dioxide and ozone on the foliar nonvolatile terpenoids in *Ginkgo biloba*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2008, 81(5): 432-435.
- [11] 阮亚男, 何兴元, 陈玮, 陈振举, 孙雨. CO₂浓度倍增对城市油松抗氧化酶活性的影响. *生态学杂志*, 2009, 28(5): 839-844.
- [12] Li D W, Chen Y, Shi Y, He X Y, Chen X. Impact of elevated CO₂ and O₃ concentrations on biogenic volatile organic compounds emissions from *Ginkgo biloba*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2009, 82(4): 473-477.
- [13] Li X M, He X Y, Zhang L H, Chen W, Chen Q. Influence of elevated CO₂ and O₃ on IAA, IAA oxidase and peroxidase in the leaves of ginkgo trees. *Biologia Plantarum*, 2009, 53(2): 339-342.
- [14] He X, Huang W, Chen W, Chen W, Dong T, Liu C, Chen Z J, Xu S, Ruan Y A. Changes of main secondary metabolites in leaves of *Ginkgo biloba* in response to ozone fumigation. *Journal of Environmental Sciences*, 2009, 21(2): 199-203.
- [15] 徐胜, 何兴元, 陈玮, 陶大立, 徐文铎. 高浓度 O₃对树木生理生态的影响. *生态学报*, 2009, 29(1): 368-377.
- [16] 王兰兰, 何兴元, 陈玮, 李雪梅. 大气中 O₃、CO₂浓度升高对蒙古栎叶片生长的影响. *中国环境科学*, 2011, 31(2): 340-345.
- [17] Yan K, Chen W, Zhang G Y, He X Y, Li X, Xu S. Effects of elevated CO₂ and O₃ on active oxygen metabolism *Quercus mongolica* leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(3): 557-562.
- [18] Li X M, Zhang L H, Li Y Y, Ma L J, Chen Q, Wang L L, He X Y. Effects of elevated carbon dioxide and/or ozone on endogenous plant hormones in the leaves of *Ginkgo biloba*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(1): 129-136.
- [19] Xu S, Chen W, Huang Y Q, He X Y. Responses of growth, photosynthesis and VOC emissions of *Pinus tabulaeformis* carr. exposure to elevated CO₂ and/or elevated o₃ in an urban area. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2012, 88(3): 443-448.
- [20] Lin J, Jach M E, Ceulemans R. Stomatal density and needle anatomy of Scots pine (*Pinus sylvestris*) are affected by elevated CO₂. *New Phytologist*, 2001, 150(3): 665-674.
- [21] Woodward F I. Potential impacts of global elevated CO₂ concentrations on plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5(3): 207-211.
- [22] 韩梅, 吉成均, 左闻韵, 贺金生. CO₂浓度和温度升高对 11 种植物叶片解剖特征的影响. *生态学报*, 2006, 26(2): 326-333.
- [23] Oksanen E, Riikonen J, Kaakinen S, Holopainen T, Vapaavuori E. Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modified by increasing CO₂ and ozone. *Global Change Biology*, 2005, 11(5): 732-748.
- [24] 贺新强, 林月惠, 林金星, 胡玉熹. 气孔密度与近一个世纪大气 CO₂浓度变化的相关性研究. *科学通报*, 1998, 43(8): 860-862.
- [25] 徐文铎, 齐淑艳, 何兴元, 陈玮, 赵桂玲, 周园. 大气中 CO₂、O₃浓度升高对银杏成年叶片气孔数量特征的影响. *生态学杂志*, 2008, 27(7): 1059-1063.
- [26] Paoletti E, Nourrisson G, Garrec J P, Raschi A. Modifications of the leaf surface structures of *Quercus ilex* L. in open, naturally CO₂-enriched environments. *Plant Cell and Environment*, 1998, 21(10): 1071-1075.
- [27] Riikonen J, Syrjalä L, Tulva I, Mänd P, Oksanen E, Poteri M, Vapaavuori E. Stomatal characteristics and infection biology of *Pyrenopeziza betulicola* in *Betula pendula* trees grown under elevated CO₂ and O₃. *Environmental Pollution*, 2008, 156(2): 536-543.
- [28] Riikonen J, Percy K E, Kivimäenpää M, Kubiske M E, Nelson N D, Vapaavuori E, Karnosky D F. Leaf size and surface characteristics of *Betula papyrifera* exposed to elevated CO₂ and O₃. *Environmental Pollution*, 2010, 158(4): 1029-1035.
- [29] 梁尔源, 胡玉喜, 林金星. CO₂浓度加倍对辽东栎维管组织结构的影响. *植物生态学报*, 2000, 24(4): 506-510.
- [30] 黄荣凤, 鲍甫成. 异常气候环境变化与树木年轮. *世界林业研究*, 2002, 15(6): 26-31.
- [31] 陈拓, 秦大河, 李江凤, 任贾文, 孙维贞. 自然生长树木气孔导度对 CO₂浓度升高的响应. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2000, 36(4): 112-116.
- [32] 方精云. 中国森林生产力及其对全球气候变化的响应. *植物生态学报*, 2002, 24(5): 513-517.
- [33] Pinkard E A, Beadle C L, Mendham D S, Carter J, Glen M. Determining photosynthetic responses of forest species to elevated [CO₂]: Alternatives to FACE. *Forest Ecology and Management*, 2010, 260(8): 1251-1261.
- [34] 陈改革, 朱建国, 程磊. 高 CO₂浓度下根系分泌物的研究进展. *土壤*, 2005, 37(6): 602-606.
- [35] 马永亮, 王开运, 孙卿, 张超, 邹春静, 孔正红. 大气 CO₂浓度升高对植物根系的影响. *生态学杂志*, 2007, 26(10): 1640-1645.
- [36] Crookshanks M, Gail T, Broadmeadow M. Elevated CO₂ and tree root growth: Contrasting responses in *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*. *New Phytologist*, 1998, 138(2): 241-250.
- [37] Stover D B, Day F P, Drake B G, Hinkle C R. The long-term effects of CO₂ enrichment on fine root productivity, mortality, and survivorship in a scrub-oak ecosystem at Kennedy Space Center, Florida, USA. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 69(2): 214-222.
- [38] Prior S A, Runion G B, Torbert H A, Idso S B, Kimball B A. Sour orange fine root distribution after seventeen years of atmospheric CO₂

- enrichment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 162-163(15): 85-90.
- [39] 蒋跃林, 张庆国, 杨书运, 张仕定, 吴健. 28 种园林植物对大气 CO₂ 浓度增加的生理生态反应. *植物资源与环境学报*, 2006, 15(2): 1-6.
- [40] Aranda X, Agusti C, Joffre R, Fleck I. Photosynthesis, growth and structural characteristics of holm oak resprouts originated from plants grown under elevated CO₂. *Physiologia Plantarum*, 2006, 128(2): 302-312.
- [41] 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.
- [42] 谢会成, 姜志林, 尹建道. 杉木的光合特性及其对 CO₂ 倍增的响应. *西北林学院学报*, 2002, 17(2): 1-3.
- [43] 周玉梅, 韩士杰, 张军辉, 邹春静, 王琛瑞, 陈永亮. 不同 CO₂ 浓度下长白山 3 种树木幼苗的光合特性. *应用生态学报*, 2002, 13(1): 41-44.
- [44] Spunda V, Kalina J, Urban O, Luis V C, Sibisse I, Šprtová M, Marek M V. Diurnal dynamics of photosynthetic parameters of Norway spruce trees cultivated under ambient and elevated CO₂: the reasons of midday depression in CO₂ assimilation. *Plant Science*, 2005, 168(5): 1371-1381.
- [45] 付士磊, 何兴元, 陈玮. CO₂ 质量浓度升高对沈阳市银杏生长及光合固碳能力的影响. *辽宁工程技术大学学报*, 2006, 25(S1): 269-271.
- [46] Turnbull M H, Tissue D T, Griffin K L, Rogers G N D, Whitehead D. Photosynthetic acclimation to long-term exposure to elevated CO₂ concentration in *Pinus radiata* D. Don. is related to age of needles. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21(10): 1019-1028.
- [47] Kanemoto K, Yamashita Y, Ozawa T, Imanishi N, Nguyen N T, Suwa R, Mohapatra P K, Kanai S, Moghaieb R E, Ito J, Shemy H E, Fujita K. Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ is dependent on N partitioning and transpiration in soybean. *Plant Science*, 2009, 177(5): 398-403.
- [48] Sanz-Sáez A, Erice G, Aranjuelo I, Nogués S, Irigoyen JJ, Sánchez-Díaz M. Photosynthetic down-regulation under elevated CO₂ exposure can be prevented by nitrogen supply in nodulated alfalfa. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(18): 1558-1565.
- [49] 王森, 代力民, 韩士杰, 姬兰柱, 李秋荣. 高 CO₂ 浓度对长白山阔叶红松林主要树种的影响. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 675-679.
- [50] 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响应特性的影响. *应用生态学报*, 2002, 13(6): 646-650.
- [51] Ceulemans R, Janssens I A, Jach M E. Effects of CO₂ enrichments on trees and forests; lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany*, 1999, 84(5): 577-590.
- [52] Drake B G, Azcon-Bieto J, Berry J, Bunce J, Dijkstra P, Farrar J, Gifford R M, Gonzalez-Meler M a, Koch G, Lambers H, Siedow J, Wullschlegel S. Does elevated atmospheric CO₂ concentration inhibit mitochondrial respiration in green plants. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22(6): 649-657.
- [53] Jach M E, Ceulemans R. Short- versus long-term effects of elevated CO₂ on night-time respiration of needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Photosynthetica*, 2000, 38(1): 57-67.
- [54] 彭晓邦, 张颖新. 大气 CO₂ 浓度升高对植物某些生理过程影响的研究进展. *西北林学院学报*, 2006, 21(1): 68-71.
- [55] 周玉梅, 韩士杰, 辛丽花. CO₂ 浓度升高对红松和长白松土壤呼吸作用的影响. *应用生态学报*, 2006, 17(9): 1757-1760.
- [56] 欧志英, 彭长连. 高浓度二氧化碳对植物影响的研究进展. *热带亚热带植物学报*, 2003, 11(2): 190-196.
- [57] 阮亚男, 何兴元, 陈玮, 徐胜, 徐文铎. CO₂ 浓度倍增对城市银杏 (*Ginkgo biloba*) 叶片膜脂过氧化与抗氧化酶活性的影响. *生态学报*, 2007, 27(3): 1106-1112.
- [58] Lu T, He X Y, Chen W, Yan K, Zhao T. Effects of elevated O₃ and/or elevated CO₂ on lipid peroxidation and antioxidant systems in *Ginkgo biloba* leaves. *Bulletin of Environment Contamination Toxicology*, 2009, 83(1): 92-96.
- [59] 周玉梅, 韩士杰, 张军辉, 邹春静, 王琛瑞. CO₂ 浓度升高对长白山三种树木幼苗叶碳水化合物和氮含量的影响. *应用生态学报*, 2002, 13(6): 663-666.
- [60] Lindroth R L, Kopper B J, Parsons W F, Bockheim J G., Karnosky D F, Hendrey G R, Pregitzer Kt S, Isebrands J G, Sober J. Consequences of elevated carbon dioxide and ozone for foliar chemical composition and dynamics in trembling aspen (*Populus tremuloides*) and paper birch (*Betula papyrifera*). *Environmental Pollution*, 2001, 115(3): 395-404.
- [61] 李德文, 史奕, 何兴元. 大气二氧化碳和臭氧浓度升高对植物挥发性有机化合物排放影响的研究进展. *应用生态学报*, 2005, 16(12): 2454-2458.
- [62] Darbah J N T, Sharkey T D, Calfapietra C, Karnosky D F. Differential response of aspen and birch trees to heat stress under elevated carbon dioxide. *Environmental Pollution*, 2010, 158(4): 1008-1014.
- [63] Rosenstiel T N, Potosnak M J, Griffin K L, Fall R, Monson R K. Increased CO₂ uncouples growth from isoprene emission in an agriforest ecosystem. *Nature*, 2003, 421(6920): 256-259.
- [64] Papparini F, Baraldi R, Miglietta F, Loreto F. Isoprenoid emission in trees of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* with lifetime exposure to naturally high CO₂ environment. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27(4): 381-391.
- [65] Hall M C, Stiling P, Moon D C, Drake B G, Hunter M D. Elevated CO₂ increases the long-term decomposition rate of *Quercus myrtifolia* leaf litter. *Global Change Biology*, 2006, 12(3): 568-577.
- [66] Meehan T D, Crossley M S, Lindroth R L. Impacts of elevated CO₂ and O₃ on aspen leaf litter chemistry and earthworm and springtail productivity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(7): 1132-1137.
- [67] Huttunen L, Aphalo P J, Lehto T, Niemelä P, Kuokkanen K, Kellomäki S. Effects of elevated temperature, elevated CO₂ and fertilization on quality and subsequent decomposition of silver birch leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(12): 2414-2421.
- [68] Sariyildiz T, Anderson J M. Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types. *Forest Ecology and Management*, 2005, 210(1/3): 303-319.
- [69] Hilli S, Stark S, Derome J. Litter decomposition rates in relation to litter stocks in boreal coniferous forests along climatic and soil fertility gradients. *Applied Soil Ecology*, 2010, 46(2): 200-208.