

大气 CO₂ 浓度升高对木本植物影响的研究进展

刘发民 王利荣 李怡 冯起 宋耀选 (中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 甘肃兰州 730000)

摘要 大气中 CO₂ 浓度升高正在引起全球变暖和气候变化, 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。就大气 CO₂ 浓度升高对木本植物光合作用、气孔参数、叶片形态结构、蒸腾作用、N 养分含量和生物量影响的最新研究进展进行了分析综述。

关键词 CO₂ 浓度升高; 木本植物; 光合作用; 气孔参数; 叶片形态结构; 蒸腾作用; N 养分含量; 生物量

中图分类号 S718.54⁺² 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2008)28-12182-04

Research Progress on the Effects of Elevating the Atmospheric CO₂ Concentration on Woody Plants

LIU Fa-min et al (Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Science, Lanzhou, Gansu 730000)

Abstract The elevated atmospheric CO₂ concentrations is causing global warming and climatic changes, which causes the most direct influences on the plants, especially trees and shrubs that are the main body for constructing the land ecosystem. The newest research progresses on the effects of the elevated atmospheric CO₂ concentration on the photosynthesis of woody plants, the stomatal parameter, the morphological structure of leaf blade, the transpiration, the content of N nutrient and the biomass were analyzed and summarized.

Key words Elevation of CO₂ concentration; Woody plants; Photosynthesis; Stomatal parameter; Morphological structure of leaf blade; Transpiration; Content of N nutrient; Biomass

自工业革命, 尤其是 20 世纪 50 年代后期以来, 由于化石燃料的大量使用以及大面积森林的采伐使得碳排放量增加而吸收能力下降, 使大气中 CO₂ 浓度呈不断升高的趋势, 从工业革命前的 280 μ/L 迅速增加到今天的 365 μ/L, 而且继续以每年 1~2 μ/L 的速度增加^[1]。据预测到 2100 年大气 CO₂ 浓度至少升高到 540 μ/L, 最大幅度可达 970 μ/L^[2]。

CO₂ 是植物光合作用的原料, 对植物的生长有直接的影响作用。大气中 CO₂ 浓度的迅速增加会对全球气候变化产生很大的影响, 进而影响农林业的发展^[3-4]。研究植物对全球日益增加的 CO₂ 浓度的响应是当代生态学研究的核心问题之一, 木本植物对大气 CO₂ 浓度变化的适应与响应已引起众多科学家的关注, 并取得了许多研究成果。

1 大气 CO₂ 浓度升高对木本植物光合作用的影响

CO₂ 是绿色植物光合作用的重要原料, 其浓度的改变必将对植物光合效率产生影响。从理论上讲, 大气 CO₂ 浓度的升高会增强光合过程中 CO₂ 的固定、运转以及碳水化合物的合成, 同时会减弱氧气与光合关键酶结合的竞争力, 从而抑制光呼吸。CO₂ 浓度的升高对光合产物的合成、代谢乃至植物的生长发育都将产生一定的促进作用。高浓度 CO₂ 可以通过抑制光呼吸而提高净光合速率, 光合能力的提高将导致与它相关的一系列代谢活动随之增强^[5]。

20 世纪 70 年代以来, 许多研究人员利用不同试验设备研究了 CO₂ 浓度升高对植物生长的影响^[6-10]。他们认为: CO₂ 浓度的有限增加能对树木光合作用过程产生促进作用, 但其作用程度和对树木生理生化的影响, 因树木的发育阶段不同而产生不同的效果^[11-14]。Norby 等^[15]对 37 种实验材料进行了比较: 光合作用平均增加 66%, 高于盆栽幼苗材料的增长幅度(44%)^[16]。近年来, 利用开顶箱(open top chamber)的方法研究了 CO₂ 浓度升高对红松的影响, 结果表明: 高浓度 CO₂ 使红松幼苗的净光合速率增大^[17-21]。Gunderson 等研究得出随着 CO₂ 浓度的递增, 白栎和美国鹅掌楸实生苗的光

合速率和水分利用效率提高, 气孔导度下降的结论^[22]。Bunce 提出欧洲白栎和另一种栎树及苹果属树种在 CO₂ 浓度升高条件下, 光合速率提高, 蒸腾速率略微降低^[23]; 林舜华等对臭椿、辽东栎、丁香进行的研究表明: CO₂ 浓度倍增对上述木本植物的光合产物有促进作用。因为上述植物在 CO₂ 提高情况下具有较低的气孔阻抗, 有利于 CO₂ 进入叶子供光合作用所需^[24]。蒋高明等利用自行设计的同化室装置对自然生长状态下的辽东栎、大叶白蜡、蒙椴、五角枫以及优势灌木六道木、毛榉等 6 种木本植物进行升高 CO₂ 浓度处理, 测定了这几种植物净光合速率的变化, 研究表明: 加倍 CO₂ 浓度对 6 种植物的光合作用有不同程度的促进作用, 以辽东栎受到的促进作用最大, 六道木最小, 净光合作用随 CO₂ 浓度升高而增加的程度是乔木种类略高于灌木种类; 在夏季和秋季进行的日动态测定都表现出加倍 CO₂ 浓度对 6 种木本植物净光合速率明显的促进作用^[25]。张小全等对杉木中龄林的研究得出: 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, 尤其是对于中下部的阴枝, 表现得更为明显。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^[26]。孟平等^[27]对山茱萸幼树光合及水分生理生态特性的研究表明, 在强光(PAR=1 200 μmol/(m²·s))条件下, 胞间 CO₂ 浓度小于 600 μ/L 时, 山茱萸叶片净光合速率随胞间 CO₂ 浓度的增加而显著上升; 胞间 CO₂ 浓度为 600~1 000 μ/L 时, 叶片净光合速率随胞间 CO₂ 浓度的增加呈逐渐上升趋势; 当胞间 CO₂ 浓度超过 1 000 μ/L 以后, 叶片净光合速率趋于平稳^[27]。而 Lewis 等对花旗松幼苗光反应的研究表明, 在 5 个测定阶段中的两个时段内, CO₂ 浓度升高并没有显著影响光饱和净光合速率和光补偿点^[28]。

2 大气 CO₂ 浓度升高对木本植物气孔的影响

气孔是植物叶片进行 CO₂ 和水汽交换的主要通道, 而气孔导度则是反映两者交换能力的一个极其重要的生理指标。Kinball 等用 FACE 试验对 C₃ 和 C₄ 植物的研究认为, CO₂ 浓度升高使 C₃ 和 C₄ 植物的气孔导度下降了 20.0%~

基金项目 国家科技支撑计划项目(2007BAD46B01)。

作者简介 刘发民(1963-), 男, 甘肃白银人, 副研究员, 从事植物生理生态学、生态水文学的研究。

收稿日期 2008-07-07

30.4%^[29]。Woodward 首次证实了植物的气孔密度与大气CO₂浓度呈负相关关系,气孔密度的下降限制了CO₂进入,从而利于光合作用对高CO₂浓度的适应,同时气孔密度的下降减少了水分的蒸腾损失,提高了水分利用率,增强了植物的抗干旱能力^[30]。张小全等对杉木中龄林针叶的研究结果表明,在CO₂浓度增高的情况下,气孔导度与蒸腾速率有不同程度的降低^[26]。谢会成等对栓皮栎的研究以及王英芳等对杂种毛白杨的研究也表明,在CO₂浓度增高的情况下,气孔导度与蒸腾速率有不同程度的降低^[31-32]。气孔随CO₂浓度增加而部分关闭对植物主要有以下两方面的影响:一是降低了植物叶片的蒸腾降温作用,使植物叶温升高。许多研究者认为,当空气中CO₂浓度增加1倍时,植物叶温将升高1以上。如果叶温低于植物生长发育的最适温度,叶温增加可能有利于植物的生长,反之,如果叶温高于植物生长发育的最适温度,那么叶温增加对植物生长发育则会产生不利的影响,其利弊主要取决于植物生长所处的地理位置和它的生育阶段;二是植物叶片气孔部分关闭将使叶片蒸腾速率降低^[33]。

尽管大多数研究表明,随着CO₂浓度增加,气孔导度降低。但不少研究表明有些植物的气孔导度对CO₂增长的反应不显著或导度增加了。如Gunderson等发现北美鹅掌楸和美国白栎气孔导度对CO₂浓度增加没有明显反应^[34];胡新生等认为,气孔导度与CO₂浓度之间相关不显著^[35];林舜华等对辽东栎和丁香叶片进行了研究,得出上述木本植物的气孔对CO₂倍增反应不敏感,表现出气孔阻力不增大^[24]。陈拓等研究了近240年自然生长树木气孔导度对CO₂浓度变化的长期响应,得出气孔导度随CO₂浓度的升高而有所增加,气孔导度的升高可能与CO₂浓度升高改变了光合碳分配比例模式相联系^[36]。进一步的分析表明,与模拟试验的结果一样,自然大气CO₂浓度对气孔导度的影响并不是一成不变,这可能与植物本身的生物学特性和外界环境因素有关。Kinball等发现西加云杉的气孔导度随CO₂浓度的增加而增加^[37]。目前尚不清楚这种不同植物对CO₂浓度增加的反应的原因。

3 大气CO₂浓度升高对木本植物叶片形态结构和叶面积指数的影响

叶片是植物进化过程中对环境变化较敏感且可塑性较大的器官,在不同选择压力下已经形成各种适应类型,其结构特征最能体现环境因子的影响或植物对环境的适应^[38]。高CO₂浓度条件下,叶片厚度似乎呈增加趋势,但不同的受试植物叶表皮、叶肉薄壁组织及厚角组织等的厚度以及它们所占叶片总厚度的比例变化趋势不相同^[39]。Lin等对苏格兰松的研究表明,高浓度CO₂下,由于叶片薄壁组织厚度及细胞尺寸增加,使总厚度和横切面积明显增大而宽度不变,进一步发现叶表皮、木质部及中柱的相对面积减小,而韧皮部的相对面积明显增大^[40]。

CO₂浓度倍增使C₃植物叶片厚度明显增加,且上表面气孔减少,但C₄植物叶片厚度无明显变化,而表皮气孔有增加趋势,并且C₃植物叶片叶绿素含量和维管束鞘细胞中叶绿体数目及体积比C₄植物明显减小^[41]。韩梅等对3种木本植

物(红栎、北美红枫、灰桦)进行研究认为,随着温度的升高,叶片总厚度均增加。在叶片各组织中,除北美红枫的栅栏组织厚度无大的变化外,灰桦和红栎的栅栏组织厚度随着温度的升高呈显著的线性正相关;红栎的海绵组织厚度略有减少,但灰桦和北美红枫显著增加。随温度和CO₂浓度的共同升高,3种植物叶片总厚度均增加,且增加幅度比温度升高时显著,其中灰桦的叶片总厚度与温度、CO₂升高显著线性正相关。叶片各组织中,3种植物叶片的海绵组织和栅栏组织都呈增加趋势,且增加幅度比温度单因子显著,灰桦的栅栏组织和海绵组织厚度与温度和CO₂的升高显著线性正相关;木本C₃植物叶片总厚度及各组织厚度增加较为显著^[42]。Thomas等也注意到,大豆、火炬松和北美枫香树等植物叶子厚度与CO₂浓度呈正比,他们还认为,大豆和北美枫香树叶片厚度的增加是栅栏组织细胞层数增加的结果。火炬松针叶直径的增加不仅与叶肉细胞增加一层直接相关,而且与维管束和输导组织的扩大有关^[43]。

植物叶面积指数对生态系统的C、N、H₂O的生物化学循环有重要作用。对胭脂栎的研究表明,在冠层郁闭前,升高CO₂浓度在冬天使叶面积指数增加了20%,夏天增加了55%^[44]。升高CO₂浓度通常使树木的叶面积增加,但这种效应不是持续不变的,当树木郁闭后,升高CO₂浓度就不会增加叶面积指数^[45]。另外,如果升高CO₂浓度,使林地的营养供应匮乏,则会减小叶面积指数^[46]。

4 大气CO₂浓度升高对木本植物蒸腾作用的影响

植物体内水分主要是通过蒸腾作用以气态的方式从植物叶片表面向外界散失,因此蒸腾作用在植物的整个生命活动过程中具有重要的生理意义。水汽从叶片向外扩散主要依靠气孔,气孔阻力是限制水汽向外扩散的重要限制因素^[47]。研究表明:长期生长在较高CO₂浓度下的C₃植物的气孔导度、蒸腾速率的降低和水分利用效率的提高大于C₄植物,荒漠C₃植物大于雨林C₃植物,喜光植物大于耐阴性植物^[48-49]。张小全等对杉木中龄林的研究表明,在CO₂浓度增加时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^[28]。项文化等对白栎的研究表明,蒸腾速率变化与叶片的气孔导度变化密切相关,两者表现出相同的变化规律,随光合有效辐射增加而增大,随CO₂浓度的增加而降低,在低CO₂浓度时蒸腾速率和气孔导度受光照强度的影响大于高CO₂浓度^[50]。孟平等研究了山茱萸幼树光合及水分生理生态特性得出,当CO₂浓度为400 μ/L,20℃温度条件下,山茱萸叶片蒸腾速率随光照强度的增强呈线性上升趋势^[27]。张启昌等对东北红豆杉1年生与2年生枝叶片进行研究,得出其蒸腾速率均随叶室内CO₂浓度的升高而逐渐增大^[51]。

5 大气CO₂浓度升高对木本植物N养分含量的影响

大气CO₂浓度升高对植物吸收N的影响与大气CO₂浓度、植物品种及被吸收N的形态等因素有关。大气CO₂浓度升高可促进植物对氮素的吸收。在大气CO₂浓度升高条件下,Johnson等的研究表明,北美黄松幼苗从土壤吸收更多的氮^[52];Hornoz等研究表明,大气CO₂浓度加倍促进了红槭树的根对铵离子的吸收及其最大吸收速率,而对甘汁槭树、大

豆和高粱吸收氮素无明显影响^[53]; Bassirad 等研究表明, 大气 CO₂ 浓度升高时, 在大田生长的松树幼苗根对硝态氮的提取能力增强, 但对铵态氮提取能力无影响^[54]。由此, 大气 CO₂ 浓度升高时, 植物对氮的吸收增加。其原因可能在于, 当大气 CO₂ 浓度升高时植物叶片气孔孔隙减小, 气孔部分关闭, 蒸腾减弱^[55-56]。氮向植物根部迁移主要以质流方式进行, 当蒸腾减弱时, 植物对水分的吸收减少, 则向根部迁移的氮减少, 使得植物吸收的 N 量减少^[57]。

许多研究表明, 大气 CO₂ 浓度升高时, 植物和土壤中的氮浓度降低。Cotrufo 等综述了 75 篇论文的 69 个树种, 分成 C₃、C₄ 和 NF(固氮植物) 3 种类型, 其结果是生长在 CO₂ 浓度升高环境下的 C₃ 植物, 其 N 的浓度下降了 16%, 而 C₄ 和 NF 仅下降了 7%。不同树种对气候变化的敏感程度不同可能会造成这种差异^[58]。Francescat 等研究表明, 山毛榉枝中氮浓度降低 38%^[59]; Richard 等研究指出, 大气 CO₂ 浓度升高时, 枫树叶子氮浓度降低; 正常温度及 CO₂ 浓度加倍条件下, 其所研究的两种枫树叶子氮浓度分别下降 25% 和 19%^[60]。McGire 发现 CO₂ 浓度倍增使树木整体 N 质量分数降低 15%^[61]。Bassirad 等研究发现, CO₂ 浓度升高对美国黄松 ponderosa pine 没有影响^[62]。但也有研究表明, 大气 CO₂ 浓度升高时, 植物和土壤中氮浓度增加, 如 Johnson 等研究指出, 在大气 CO₂ 浓度升高时, 北美黄松针叶自然富含的氮增加^[52]。

6 大气 CO₂ 浓度升高对木本植物生物量的影响

大量研究表明, 大气 CO₂ 浓度升高, 增强了植物进行光合作用的能力, 有利于积累更多的光合产物; 同时 CO₂ 浓度升高, 减小了气孔导度, 降低了植物蒸腾作用, 提高了水分利用率, 也有利于光合产物的积累。Ward 等指出, 高 CO₂ 浓度使 C₃ 和 C₄ 植物的碳同化速率分别升高 33% 和 25%, 总的生物量增加 44% 和 33%, 而且只有在高 CO₂ 浓度条件下 C₃ 植物中叶子的碳氢化合物含量增加和氮浓度降低才达到显著水平^[63]。Poorter 认为: 高 CO₂ 浓度使 C₃ 植物的生物量将平均提高 41%、C₄ 植物 22%、CAM 植物 15%^[64]。有些研究表明, 木本植物在大气 CO₂ 浓度升高条件下, 在温度增加或逆境条件下植物生物量能得到更好的促进。如 Usami 等对 2 年生细叶青冈栎幼苗进行研究发现, 全年温度升高 3 和 5, 相对生长速率增大, 年生物量分别增大 53% 和 47%; 温度和 CO₂ 浓度同时升高, 年生物量生产增大 2 倍^[65]。胶皮枫香树在无水分限制 CO₂ 加倍条件下, 生物量提高 96%。而在水分限制及 CO₂ 加倍时则提高 282%^[66]。

对于生物量的研究, 大多采用苜蓿、大豆^[67]、大米草^[68]等为材料, 而对木本植物生物量的研究文献较少。大部分学者所进行的研究以 C₃ 植物为主, 且事实上, 地球上的植物也是以 C₃ 植物占绝大多数^[69-70]。因而, C₃ 植物生物量随地球 CO₂ 浓度升高而发生的改变, 将对陆地植被净第一性生产力和全球的碳循环有重大的影响。

参考文献

[1] GENITHON C, BARNOLA J M, RAYNAUD D, et al. Vostok ice core: Climate response to CO₂ and orbit forcing changes over the last climatic cycle[J]. *Nature*, 1987, 329: 414 - 418.

[2] HOUGHTON J T, DING Y, GRIGGS D J, et al. Climate change 2001: The scientific basis[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 892.

[3] 林舜华, 项斌, 高雷明, 等. 辽东栎对大气 CO₂ 倍增的响应[J]. *植物生态学报*, 1997(21): 297 - 303.

[4] 肖辉林. 森林衰退与全球气候变化[J]. *生态学报*, 1994(14): 430 - 431.

[5] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO₂ 浓度升高的反应[J]. *生态学报*, 1998(18): 529 - 538.

[6] GIFFORD R M. Interaction of carbon dioxide with growth-limiting environmental factors in vegetation productivity: Implications for the global carbon cycle[J]. *Advances in Biotechnology*, 1992, 1: 24 - 58.

[7] ALLEN L H F, BAKER J T, ALBRECHT S L. Carbon dioxide and temperature effects on rice[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995: 258 - 277.

[8] KELLOMAKI S, WANG K Y. Effects of long term CO₂ and temperature elevation on crown nitrogen distribution and daily photosynthetic per gram of Scots pine[J]. *Forest Ecology and Management*, 1997, 99: 309 - 326.

[9] TJOELKER M G, REICH P B, CLEKSYN J. Changes in leaf nitrogen and carbon hydrates under low temperature and CO₂ acidification of dark respiration in five boreal tree species[J]. *Plant Cell & Environment*, 1999, 22: 767 - 778.

[10] USAMI T, LEE J, OKAWA T. Interactive effects of increased temperature and CO₂ on the growth of quercus myrsina fida saplings[J]. *Plant Cell and Environment*, 2001, 24: 1007 - 1019.

[11] BOWES G. Photosynthesis responses to changing atmospheric carbon dioxide concentration[M]. Dordrecht: Kluwer, 1996: 387 - 407.

[12] GHANNOUNO, CAEMMERER SVON, BARLOW E W R. The effects of CO₂ enrichment and irradiance on the growth, morphology and gas exchange of a C₃ and a C₄ grass[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1997, 24: 227 - 237.

[13] STIRLING C M, HEDDELL COWEM, JONES M L, et al. Effects of elevated CO₂ and temperature on growth and allometry of five native fast-growing annual species[J]. *New Phytologist*, 1998, 140: 343 - 354.

[14] BUNCE J A. The temperature dependence of the stimulation of photosynthesis by elevated carbon dioxide in wheat and barley[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 1555 - 1561.

[15] NORBY R J, WULLSCHLEGER C A, GUNDERSON D W, et al. Tree responses to rising CO₂ in field experiments: Implications for the future forest[J]. *Plant Cell and Environment*, 1999, 22: 683 - 714.

[16] GUNDERSON C A, WULLSCHLEGER S D. Photosynthetic acidification in trees to rising atmospheric CO₂: A broad perspective[J]. *Photosynthesis Research*, 1994, 39: 369 - 388.

[17] 王森, 郝占庆, 姬兰柱, 等. 高 CO₂ 浓度对温带三种针叶树光合光响应特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(6): 646 - 650.

[18] 周玉梅, 韩士杰, 张军辉, 等. 不同 CO₂ 浓度下长白山 3 种树木幼苗的光合特性[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(1): 41 - 44.

[19] 韩士杰, 周玉梅, 王琛瑞, 等. 红松幼苗对 CO₂ 浓度升高的生理生态反应[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(1): 27 - 30.

[20] 王森, 代力民, 韩士杰, 等. 高 CO₂ 浓度对长白山阔叶红松林主要树种的影响[J]. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 675 - 679.

[21] 邓慧平, 吴正方, 周道玮. 全球气候变化对小兴安岭阔叶红松林影响的动态模拟研究[J]. *应用生态学报*, 2000, 11(1): 43 - 46.

[22] GUNDERSON C A, NORBY R J, WULLSCHLEGER S D. Foliar gas exchange response of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: No less of photosynthetic enhancement[J]. *Plant Cell and Environment*, 1993, 16: 799.

[23] WILSON K, CARLSON T, BUNCE J. Feedback significantly influences the simulated effect of CO₂ on seasonal evapotranspiration from two agricultural species[J]. *Plant Cell and Environment*, 1992, 15: 543.

[24] 林舜华, 项斌, 俞明. CO₂ 倍增对几种植物的生态生理影响[J]. *植物生态学报*, 1995, 16(1): 1 - 4.

[25] 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[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(2): 204 - 208.

[26] 张小全, 徐德应, 赵茂盛, 等. CO₂ 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响[J]. *生态学报*, 2000, 20(5): 390 - 396.

[27] 孟平, 张劲松, 高峻. 山茱萸幼树光合及水分生理生态特性[J]. *林业科学研究*, 2005, 18(1): 47 - 51.

[28] LEWIS J D, OLSZYK, TINGER T. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas fir seedling subjected to elevated atmospheric CO₂ and temperature[J]. *Tree Physiology*, 1999, 19: 243 - 252.

[29] KIMBALL B A, KOBAYASHI K, BINDI M. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment[J]. *Advances in Agronomy*, 2002, 77: 293 - 368.

[30] WOODWARD F I. Seasonal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels[J]. *Nature*, 1987, 327: 617 - 618.

[31] 谢会成, 姜志林. 栓皮栎对 CO₂ 增长的生理生态的响应[J]. *西南林学院学报*, 2002, 22(1): 1 - 4.

[32] 王英芳, 高荣孚. 毛白杨杂种无性系 BL107 光合和蒸腾特性研究[J]. *北京林业大学学报*, 1993, 15(1): 21 - 25.

- [33] 孙景生. CO₂ 浓度增加对植物生长及其水分利用效率的影响[J]. 世界农业, 1996(1): 46-47.
- [34] GUNDERSON C A. Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: No loss of photosynthetic enhancement[J]. *Plant Cell & Environ*, 1993, 6: 797-807.
- [35] 胡新生, 王世绩. 温度和湿度对杨树无性系光合机构 CO₂ 瞬间响应分析[J]. 林业科学研究, 1996, 9(4): 368-375.
- [36] 陈拓, 秦大河, 李江风, 等. 自然生长树木气孔导度对 CO₂ 浓度升高的响应[J]. 兰州大学学报, 2000, 36(4): 112-116.
- [37] KIMBALL B A. Effect of increasing atmospheric CO₂ on vegetation[J]. *Vegetatio*, 1993, 104/105: 65-75.
- [38] 王勋陵, 王静. 植物的形态结构与环境[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1989: 105-138.
- [39] CARTER G A, BAHADUR R, NORBY R J. Effects of elevated atmospheric CO₂ and temperature on leaf optical properties in *Acer saccharum*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2000, 43: 267-273.
- [40] LIN J X, JACH ME, CELEMANS R. Seasonal density and needle anatomy of Scots pine (*Pinus sylvestris*) are affected by elevated CO₂[J]. *New Phytologist*, 2001, 15: 665-677.
- [41] 欧志英, 彭长连. 高浓度 CO₂ 对植物影响的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2003(11): 190-196.
- [42] 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[J]. 生态学报, 2006, 26(2): 326-333.
- [43] THOMAS J E, HARVEY J E. Leaf anatomy of four species grown under continuous CO₂ enrichment[J]. *Bot Gaz*, 1983, 144: 303-309.
- [44] HYMUS G J, PONTAILLER J Y, LI J, et al. Seasonal variability in the effect of elevated CO₂ on ecosystem leaf area index in a scrub-oak ecosystem[J]. *Global Change Biology*, 2002, 8: 931-940.
- [45] GLENN B, CALFAPETRA C, SABATINI M, et al. Leaf area dynamics in a closed poplar plantation under free-air carbon dioxide enrichment[J]. *Tree Physiology*, 2001, 21: 1245-1255.
- [46] NORBY R J, WULSCHLEGER S D, GUNDERSON C A, et al. Tree responses to rising CO₂ in field experiments: Implications for the future forest[J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22: 683-714.
- [47] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [48] 蒋高明, 韩兴国, 林光辉. 大气 CO₂ 浓度升高对植物的直接影响——国外十余年来模拟实验研究之主要手段及基本结论[J]. 植物生态学报, 1997, 21(6): 489-502.
- [49] BEERLING D J, WOODWARD F I. Leaf stable carbon isotope composition records increased water-use efficiency of C₃ plants in response to atmospheric CO₂ enrichment[J]. *Functional Ecology*, 1995, 9: 394-401.
- [50] 项文化, 田大伦, 闫文德, 等. 白栎光合特性对二氧化碳浓度增加和温度升高的响应[J]. 浙江林学院学报, 2004, 21(3): 247-25.
- [51] 张启昌, 赵影, 其其格, 等. 东北红豆杉枝叶对不同 CO₂ 浓度的光合生理响应[J]. 北华大学学报, 2006, 7(1): 66-70.
- [52] JOHNSON D W, CHENG W T, BALL J. Effects of CO₂ and N fertilization on decomposition and immobilization in ponderosa pine litter[J]. *Plant Cell Environ*, 2000, 22: 115-122.
- [53] HORMOZ BASSIRAD, STEPHEN A, RICH J NORBY, et al. A field method of determining NH₄⁺ and NO₃⁻ uptake kinetics in intact roots: Effects of CO₂ enrichment on trees and crop species[J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22: 123-134.
- [54] BASSIRAD H, THOMAS S. Differential responses of root uptake kinetics of NH₄⁺ and NO₃⁻ to enriched atmospheric CO₂ concentration in field-grown loblolly pine[J]. *Plant Cell Environ*, 1996, 19(3): 367-371.
- [55] 章基嘉. 气候变化的证据、原因及其对生态系统的影响[M]. 北京: 气象出版社, 1995.
- [56] 王馥棠. 气候变化对我国农业影响的研究[M]. 北京: 气象出版社, 1996.
- [57] 杨江龙. 大气 CO₂ 与植物氮素营养的关系土壤与环境[J]. 土壤与环境, 2002, 11(2): 163-166.
- [58] COIRUFO M F, INESOM P, SCOTT A. Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues[J]. *Global Change Biology*, 1998, 4: 43-54.
- [59] FANCESCA COIRUFO M, PHILIP INESOM. Does elevated atmospheric CO₂ concentration affect wood decomposition? [J]. *Plant Cell Environ*, 2000, 22: 51-57.
- [60] RICHARD J NORBY, TAMM Y MLONG, JENNIFER S H R, et al. Nitrogen resorption in senescing tree leaves in a warmer, CO₂ enriched atmosphere[J]. *Plant Cell Environ*, 2000, 22: 15-29.
- [61] MCGUIRE D A, MEILLO J M, JOYCE L A. The role of nitrogen in the response of forest net primary production to elevated atmospheric carbon dioxide[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1995, 26: 473-503.
- [62] BASSIRAD H, GRIFFIN K L, REYNOLDS J F, et al. Changes in root NH₄⁺ and NO₃⁻ absorption rates of loblolly and ponderosa pine in response to CO₂ enrichment[J]. *Plant Cell Environ*, 1997, 19: 1-9.
- [63] WAND S J E, MIDGLEY G J, JONES M H. Responses of wild C₄ and C₃ grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions[J]. *Global Change Biology*, 1999, 5: 723-741.
- [64] POORTER H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration[J]. *Vegetatio*, 1993, 104/105: 77-79.
- [65] USAMI T, LEE J, OKAWA T. Interactive effects of increased temperature and CO₂ on the growth of *Quercus myrsinaefolia* saplings[J]. *Plant Cell Environ*, 2001, 24: 1007-1019.
- [66] TOLLEY L C, STRAIN B R. Effects of CO₂ enrichment and water stress on growth of liquidambar, *stryaiflua* and *pinus taeda* seedlings[J]. *Can J Bot*, 1984, 62: 2135-2139.
- [67] 丁莉, 白克智. 大气 CO₂ 倍增对植物某些生理特性的影响[J]. 湖北民族学院学报: 自然科学版, 1998, 16(6): 1-4.
- [68] 陈平平. 大气二氧化碳浓度升高对植物的影响[J]. 生物学通报, 2002, 37(3): 20-22.
- [69] DRAKE B G. Global warming: the positive impact of rising carbon dioxide levels[J]. *Ecologic*, 1992, 1: 20-22.
- [70] HOUGHTON J T, JENKINS G J, EPHRAUMS J J. Climate change: The IPCC scientific assessment[M]. New York: Cambridge Univ Press, 1990: 283-310.

(上接第12170页)

2.2 香花槐与红花刺槐的区别 香花槐和红花刺槐均为近几年的引进树种, 国内对其记载较少, 因此较难区别, 在大多数文献及园林市场中, 香花槐与红花槐名称混乱, 有时会混用。经证实^[8], 红花刺槐 [*Robinia pseudoacacia* f. *decaisneana* (Corr.) Voss.] 曾经由 Corr. 定名为刺槐的变种 (*Robinia pseudoacacia* var. *decaisneana*)。花冠淡粉红色, 结果率高, 荚果较刺槐大; 而香花槐花形大, 花冠紫红色, 小花数少, 初花后结果较少, 而关于其遗传学的区别有待于进一步研究。

2.3 香花槐在园林应用中需注意的问题 香花槐树形优美, 芳香鲜艳而又有很强抗风沙能力, 作为稀有的绿叶香花树种。入选为北京建设绿色奥运的 5 大主栽树种之一。国家和三北地区林业部门又将香花槐确定为防沙治沙的先锋树种。可见, 香花槐具有较高的园林应用价值。香花槐虽花形花色俱佳, 但花期有限; 树姿挺拔叶片大, 但黄叶落叶

略早; 生长速度快, 但抗风性略差。因此, 在园林实际绿化中应与常绿品种, 如大叶女贞、广玉兰; 抗风性强的品种银杏; 中晚花品种合欢、国槐等配置栽培利用, 力求最佳的园林绿化效果。

参考文献

- [1] 李周岐, 薛智德. 刺槐优树无性系细根快速繁殖试验[J]. 陕西林业科技, 1995(1): 18-19.
- [2] 郭建和, 徐萍, 王春雷, 等. 刺槐硬枝扦插抹芽促生根[J]. 林业实用技术, 2002(3): 28.
- [3] 山东树木志编写组. 山东树木志[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1984: 497-501.
- [4] 陈汉斌, 郑亦津, 李法曾. 山东植物志(下卷)[M]. 青岛: 青岛出版社, 1997: 449.
- [5] 陈勇, 王洪盛, 谭洪才, 等. 刺槐观赏种的繁殖及应用[J]. 中国花卉园艺, 2007(12): 42-43.
- [6] 赵梁军. 刺槐新品种——无刺红花刺槐[J]. 中国花卉园艺, 2004(9): 40-42.
- [7] 孙冬伟, 程德礼, 王锡宽, 等. 香花槐嫩枝扦插育苗技术[J]. 林业科技开发, 2003, 17(4): 54.
- [8] 郑万钧. 中国树木志(第2卷)[M]. 北京: 林业出版社, 1985: 1360-1361.