

地质历史时期低 CO₂ 大气浓度对陆生植物的影响^{*}

张 静, 刘锦春, 张也艺

(西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715)

摘要:【目的】低 CO₂ 大气浓度对陆生植物的影响研究对预测 CDAC 升高的潜在影响、评估群落组成的动态变化和生态系统功能、从进化时间尺度上探讨全球气候变化下陆地生态系统的碳循环均具有十分重要的意义。【方法】综合分析低 CDAC 对植物个体和生态系统的影响、植物的进化适应及低 CDAC 与其他环境因子的相互作用。【结果】低 CDAC 对植物的存活、生长和繁殖等方面表现出极大的限制性影响,不利于森林生态系统的发展,并与水分、温度以及营养供给等因素协同对植物产生影响。【结论】植物对地质历史时期低 CDAC 的进化适应可能限制了植物对将来 CDAC 升高的响应,相关研究值得深入开展。

关键词:低 CO₂ 大气浓度;进化适应;环境胁迫;生物量;生态系统

中图分类号:Q945.79;Q142.9

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2017)05-0109-07

CO₂ 大气浓度(Carbon dioxide atmospheric concentration,简称 CDAC)的变化通过气体交换过程来改变和影响整个生态系统的碳平衡和碳转化,并极大地改变着生态系统功能^[1-3]。陆生植物进化过程中,CDAC 发生了剧烈变化。在更新世(Pleistocene)的冰河时期(Last glacial maximum, LGM)和上新世晚期(Late Pliocene),CDAC 达到最小值(150~190)×10⁻⁶。最近 200 年,CDAC 才急剧上升,目前大约为 400×10⁻⁶;预计 CDAC 还将继续上升,在 2100 年可能达到 700×10⁻⁶^[4]。因此,陆生植物的进化史大部分发生在地质史上 CDAC 较低时期。

植物在长期的进化过程中,会对生存环境产生一系列的生理生态适应性调节,这是对环境变化的能动响应和积极调整。这些适应主要涉及植物的表型可塑性、生理过程、碳氮在各器官中的分配和生物地球化学循环等各个尺度^[5-7]。植物对“过去”地质历史时期环境的进化适应可能影响它们在“将来”环境中的生长和生理表现,进而改变将来群落的种类组成,由此影响到陆地生态系统的原初生产力和全球气候^[8]。深入研究植物对 CDAC 变化的适应过程是认识陆地生态系统主要功能的重要前提,对预测高 CDAC 的潜在影响、评估群落组成的动态变化和生态系统功能、从进化时间尺度上探讨全球气候变化下陆地生态系统的碳循环等具有十分重要的意义^[9]。本文对近些年来有关低 CDAC 与植物的进化适应、低 CDAC 对植物及生态系统的影响、低 CDAC 与其他环境因子的相互作用等方面的研究进行综述,期望为该领域的深入研究提供参考资料。

1 低 CDAC 对植物个体的影响

CO₂ 是植物光合作用的碳源,在低 CDAC 环境下,有限的碳资源必然会限制光合作用的羧化反应、增加光呼吸、降低生物量产生。研究表明当 CDAC 从目前的(350~380)×10⁻⁶降低到(180~220)×10⁻⁶时(其他条件均适宜),现代 C₃ 植物的生物量降低幅度为 40%~70%^[10-12],平均生物量降低 50%^[13]。如果 CDAC 下降至 150×10⁻⁶,一年生 C₃ 植物苘麻(*Abutilon theophrasti*)的生物量甚至降低至 92%^[14]。同时,低 CDAC 也对植物的存活、生长和繁殖等方面表现出极大的限制性影响。如 Ward 等人^[15]研究发现拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)6 个基因型在 CDAC 为 200×10⁻⁶ 条件下的存活率与在 CDAC 为 350×10⁻⁶ 条件下的存活率相比,前者相对于后者下降幅度在 59%~87% 之间。Dipperry 等人^[14]发现苘麻在 150×10⁻⁶ 的低 CDAC 条件下,花芽全部不育,繁殖率降为 0。

* 收稿日期:2016-09-19 修回日期:2017-06-09 网络出版时间:2017-05-16 11:28

资助项目:国家自然科学基金(No.31500399);教育部第 49 批留学回国人员科研启动基金资助项目;重庆市自然科学基金(No.cstc2014jcyjA80016)

作者简介:张静,女,研究方向为植物生理生态学,E-mail:1379793503@qq.com;通讯作者:刘锦春,副教授,E-mail:jinchun@swu.edu.cn

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20170516.1128.100.html>

低 CDAC 下植物通过保持较高的叶生物量、降低根生物量、增加比叶面积和叶面积比、储存更多的碳水化合物等方式以抵抗碳缺乏。Dipperry 等人^[14]的研究证实了这一点:在 CDAC 为 150×10^{-6} 条件下,苘麻的根冠比为 0.17;而 CDAC 为 350×10^{-6} 时,该物种根冠比为 0.34,说明此时苘麻分配了更多的生物量于地上部分。Cowling 等人^[10]实验发现芸豆(*Phaseolus vulgaris*)在低 CDAC 环境下会减少分配给根系的生物量,这一过程是以提高茎的生物量为代价的。但值得注意的是,当植物减少对根的生物量分配时,将导致氮的吸收和 RuBP 羧化/加氧酶(Rubisco)生产的降低,这就加大了低 CDAC 对碳吸收降低的负面影响。因此有研究认为,在过去的 100 万年间,尽管植物的绝对生物量受到低 CO_2 的重大影响,但生物量分配却并没受到太大的影响。如 Ghannoum 等人^[16]发现两种桉属(*Eucalyptus*)植物在不同 CDAC 环境下在根的生物量分配上没有差异。

光合作用过程中的重要酶——Rubisco 是一个具有双功能性的酶。 CO_2 作为光合作用的羧化底物,低 CDAC 极大地限制了植物的碳获取,降低了 Rubisco 的羧化效率,导致光合作用的基质受到限制;同时,在低 CDAC 环境下, CO_2 与 O_2 的比值会增加,提高了氧化活性,增加了光呼吸,造成碳的损耗^[9]。因此,在其他条件适宜条件下,大多数被检测的植物表现出随 CDAC 下降,光合速率成比例地下降,且引起生物量成比例地下降,说明低 CDAC 环境下更多的光合产物直接转换成生物量,而几乎很少在叶片中积累淀粉和糖类^[14,17]。经过长时间的低 CDAC 的驯化,低 CDAC 环境下的植物即使能够通过提高气孔导度、Rubisco 活性、叶面积比等指标来提高自身对碳的吸收,但植物在整个世代仍会保持较低的光合速率和光合生产^[14]。

CO_2 的向内吸收和水的向外扩散共用同一通道——气孔。细胞间的 CO_2 含量降低总是伴随着气孔的张开和气孔导度的升高。在大多数 C_3 植物中,当 CDAC 从 $(300 \sim 380) \times 10^{-6}$ 降低到 $(180 \sim 200) \times 10^{-6}$ 时,气孔导度增加 35%~50%(因物种而异)^[18]。高的气孔导度能够降低 CO_2 进入叶片间的扩散阻力,提高 CO_2 吸收速率,从而获取更多的有限碳资源;但另一方面,高的气孔导度也将降低细胞内水分向外扩散的阻力,这必然造成水分的大量散失。 C_3 植物普通小麦(*Triticum aestivum*)、旱雀麦(*Bromus tectorum*)和腺牧豆树(*Prosopis glandulosa*)的水分利用效率在低 CDAC 环境下下降明显,且水分利用的下降与 CDAC 的下降成比例,说明水分利用效率响应是非常直接的^[13]。Polley 等人^[19]指出,研究气孔对低 CDAC 的响应可以为生态系统的水分利用提供参考意见,因为低 CDAC 环境下的 C_3/C_4 草本植物群落比目前 CDAC 环境下相似的群落更容易消耗土壤水分含量。

2 低 CDAC 与植物进化适应

在植物进化过程中,低 CDAC 一直处于主导地位。研究发现现代植物在低 CDAC 环境下表现出极大的生存和繁殖“限制”。现代 C_3 植物在模拟地质历史时期的低 CDAC 环境下生长,光合和生物量生产下降 40%~70%^[13,20],存活率下降 20%~30%^[15],甚至不能繁殖^[14]。那么,古代植物如何在低 CDAC 的环境下存活下来?研究发现,古代植物对低 CDAC 存在一定的遗传适应能力和适应机制,这可以从现代植物物种或基因型中得以检测^[13],具体研究方法就是利用现代植物在低 CDAC 下进行多世代的遗传选择。如 Ward 等人^[21]通过世代遗传研究,发现 C_3 模式植物拟南芥的生产力在低 CDAC 环境下仅经过 5 代的选择就增加了 35%,而在高 CDAC 环境下并没有增加。这一结果表明了低 CDAC 对 C_3 植物快速而高效的进化选择效应。研究植物对低 CDAC 的进化适应的另一研究方法是选择地质历史时期遗留下来的植物化石材料,进行形态学结构辨认、稳定性同位素测定、DNA 序列检测、模型预测等。对植物化石材料的形态学结构的研究表明:在低 CDAC 环境下生存的古植物,具有较高的气孔密度和气孔指数^[22]。如 Van de Water 等人^[23]研究了从大盆地(Great basin)收集到的化石样本,发现柔枝松(*Pinus flexilis*)针叶气孔密度在冰河时期比在全新世(Holocene)高 17%。这被认为是一种对低 CDAC 的适应——因为这可以减少对 CO_2 进入叶内的阻力,但以高的水分散失为代价。对古植物化石材料的碳稳定性同位素分析也发现:植物叶片内的 C_i/C_a 比率随着 CDAC 降低而降低^[23-24]。这些研究结果表明了低 CDAC 是 C_3 植物强大的进化驱动力^[25]。植物的进化响应可能改善了低 CDAC 的一些负面影响。

C_4 光合途径的出现也是与地质时期低 CDAC 相关的进化事件。早期的研究表明,中新世(Miocene)晚期的 CDAC 下降促进了 C_4 植物的进化^[13]。然而,最近研究表明, C_4 光合途径可能出现得更早,很有可能在渐新世(Oligocene)就已经出现;该研究还提出了表性可塑性的支撑证据^[26]。在中新世晚期至上新世早期,以 C_4 植物为优势物种的草地大范围的扩展,导致了植物生产力和生态系统功能的巨大转变^[26-27]。Tripathi 等人^[28]测定了有孔虫类(Foraminifera)的硼钙比例证实了这个转变与当时 CDAC 突然降低有关。目前的基因组学、古植物化

石材料的稳定性同位素分析和土壤碳酸盐层分析也表明,在 CDAC 较低的更新世存在地区性的物种转变,即 C₃ 光合途径向 C₄ 光合途径转变^[29-31]。这些研究证实了 CDAC 的降低是 C₄ 植物进化的重要驱动力。然而,另外有些研究却认为:其他环境因素如干旱、季节性气候、火干扰、季风等均有可能在 C₄ 植物的扩展中起着不可忽略的作用^[27,32]。如 Huang 等人^[33]的研究表明,丰富的冬季降水和低温导致冰期和间冰期 C₃ 植物的扩展,而 C₄ 植物只有在低 CDAC 和干旱相互作用下才有较高的丰富度。

冰河时期 CDAC 的微小改变可能会对植物的生物量生产造成重大影响,而在“未来”时间尺度上高 CDAC 对植物的影响可能下降,也就是说高 CDAC 的直接“施肥效应”很难体现出来。研究者用现代植物在过去、当前和将来等整个连续的 CDAC 下进行实验,发现植物在过去低 CDAC 条件下,对 CDAC 升高的生长和生理响应远远大于在将来高 CDAC 条件下对 CDAC 升高的生长和生理响应^[8,11,14,34]。同时,研究者通过 meta 分析表明,高 CDAC(大于 500×10^{-6})确实增加了植物的光合和生长。然而,生长的增加幅度仅仅为 10%~20%,远低于预测的 50%左右^[35-37]。因此,植物很有可能已经从上百万年的低 CDAC 中存活、进化并逐步适应至盛行,植物对低 CDAC 的进化适应可能限制了植物在高 CDAC 下的生长^[38]。

如果植物对低 CDAC 的适应确实是对高 CDAC 的限制因素,那么在应对将来 CDAC 升高的环境时,人们可克服与低 CDAC 适应的相关限制因素,利用自然选择和基因工程排除这些限制,创建新的基因型,提高植物在高 CDAC 下的表现,这可以为提高将来环境中作物产量、肥料和水分利用效率及农林业生产力提供有力手段^[13]。

3 低 CDAC 对生态系统的影响

研究者评估低 CDAC 对整个生态系统的影响,利用全球气候和生物圈碳循环模型预测了地质时期的净初级生产力(本文中以每年植物固定的碳元素质量衡量该指标)和陆地生态系统碳储量。Bird 等人^[39]利用“质量平衡”(Mass-balance)碳稳定性同位素法,估算出冰河时期至前工业革命时期陆地生态系统的碳储量在 310~355 Gt。Francois 等人^[40]利用陆地生物圈碳循环模型(CARAIB)耦合大气环流模型(ECHAM)研究发现:陆地生态系统净初级生产力从 LGM 时期的 $38 \text{ Gt} \cdot \text{a}^{-1}$ 提高到了前工业革命时期的 $53 \text{ Gt} \cdot \text{a}^{-1}$,而碳储量提高到 310~355 Gt,这与 Bird 等人^[39]的研究结果一致。低 CDAC 对植被的影响被认为是降低冰河时期净初级生产力的最主要原因^[40]。Harrison 和 Prentice^[41]利用 BIOME4 模型研究发现:由于 CDAC 降低,冰河时期的热带雨林覆盖面积减少了 44%~69%。同时 Levis 等人^[42]认为,在冰河时期 C₄ 草本植物的大量扩张,是以牺牲森林为代价的。Crucifix 等人^[43]也发现从冰河时期到前工业革命时期,地球上的植被发生了明显的改变,包括西伯利亚寒带林的消失、欧洲大量的灌丛分布、以及亚热带沙漠的扩展等。这些改变可能与低 CDAC 对植物生理和水分利用的不同影响有关,因为草本和灌木对水分的要求相对较低。

4 低 CDAC 与其他环境因子协同对植物的影响

4.1 低 CDAC 与水分胁迫

水是影响植物生长发育和导致生理生化响应的主要因子和限制植物生长的关键因素^[44]。在 CDAC 较低的 LGM 时期,地球上的降水远低于目前水平^[45-46]。然而,冰河时期的低 CDAC 可能增加了 C₃ 植物对水分的消耗^[20]。为了提高植物整株水平上对 CO₂ 的吸收,低 CDAC 环境下植物往往会增加对叶生物量和(或)叶面积的投资比例,提高气孔导度、增加气孔密度,这必然会导致水分的大量丧失^[13]。因此,低 CDAC 环境下,干旱胁迫进一步加剧了植物在光合碳获取和水分散失之间的矛盾。

然而,在低 CDAC 环境下,不同光合型植物存在着对水分和碳的不同平衡策略。在低 CDAC 环境下,C₃ 植物并不受欢迎,因为有限的 CO₂ 将导致 C₃ 植物光合速率下降而光呼吸速率增加,从而降低光合生产^[47]。C₄ 植物由于固定 CO₂ 于维管束鞘细胞,受到 CDAC 降低的负面影响就要小的多。因此,C₄ 植物在低 CDAC 下将通过保持相对较高的光合速率和光合生产而比 C₃ 植物具有更强的竞争优势^[48]。C₃ 植物的生物量在冰河时期的低 CDAC 环境下下降 56%~92%,C₄ 植物生物量的下降却远低于这个比例^[10,49]。当低 CDAC 和干旱胁迫同时发生时,C₃ 植物会通过增加干旱的风险,保持较多的叶片或增加地上生物量的投资,来保证碳的吸收,维持植物的生长;而 C₄ 植物在低 CDAC 环境下,并未提高叶面积和地上部分生物量比例^[50],甚至保持植物生长不变^[51],但

提高了水分利用。因此,在冰河时期 C_4 植物可能对水分的要求较高。同时, Vanajar 等人^[52]对 CDAC 升高和水分胁迫交互作用下的 C_3 和 C_4 植物进行了研究,发现在水分胁迫下,CDAC 升高并没有使 C_4 植物的光合速率得到提高,而 C_3 植物的光合速率却明显提高。这也从侧面证明了 C_3 和 C_4 植物在水-碳平衡中存在明显差异。

4.2 低 CDAC 与温度

在地质时间尺度上,低 CDAC 时期全球平均温度比当前温度至少低 $8\text{ }^{\circ}\text{C}$ 左右^[53-54]。对于 C_3 植物而言,温度降低会导致氧化酶活性降低而羧化酶活性相对增强,同时增加了光量子产量,因而受到低温的负面影响较小。但对于 C_4 植物,因为缺乏与温度相关的光呼吸作用,且光量子产量并不依赖于温度,故而温度下降往往降低其它的光合速率。因此, C_4 植物对光抑制的损伤要敏感的多。由此可见,理解低 CDAC 和低温的交互作用对植物的影响,对理解 C_3 和 C_4 植物在碳资源有限的过去环境中的竞争关系和丰富度是非常重要的。Ward 等人^[55]的研究表明,在低 CDAC 环境下, C_4 植物比 C_3 植物表现出极大的生长优势,但低温却限制了这种优势。在高温下, C_4 植物总生物量可以达到 C_3 植物的 14 倍,而在低温下, C_4 植物总生物量只达到 C_3 植物的 5 倍。低温与低 CDAC 交互作用降低了 C_4 植物的生长优势,使 C_4 植物在古生态系统中分布主要局限于相对温暖的地区。顾兆炎等人^[56]的研究也表明,在末次盛冰期失去适合 C_4 植物生长的温度时,无论是 CDAC 降低还是干旱程度都不可能有效地驱使 C_4 植物的增加,而全新世 CDAC 上升仅仅可能是全球升温的因素之一,并不是导致黄土高原 C_4 植物增加的直接因素。

4.3 低 CDAC 与氮、磷营养缺乏

营养的供给也影响了植物对气候变化的响应。但很少有研究关注低 CDAC 和营养元素的交互作用的影响。升高 CDAC 会增加植物对 CO_2 的吸收速率,促进植物生长。为了保持较高的生长速率,营养的需求量增大。因此,CDAC 升高增加了营养缺乏对植物的影响。相反,氮、磷等营养缺乏可能对低 CDAC 下植物的影响不大,因为碳水化合物的合成降低,对营养的需求也相应降低。Cloeman 等人^[57]在对苘麻和反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)的研究中发现,CDAC 的改变并没有改变氮素的利用率,而不同的供氮水平才影响氮素利用率。Polley 等人^[20]研究发现,一年生 C_3 草本和多年生木本植物在低 CDAC 下,水分利用效率(WUE)比氮素利用效率(NUE)下降幅度更大,表明在过去的低 CDAC 环境下,植物对水分的需求大于对营养的需求。Sage^[58]指出在以低 CDAC 为特征的地质时期,植物的共生关系(包括 AM 真菌和固 N 细菌)等都明显减少,因为碳比氮成为更加影响植物生长的限制因子,投入更多的光合产物来维持共生关系明显是不利的。Polley 等人^[52]发现,在同等氮供应的条件下,低 CDAC 下植物的氮固定明显降低。Lewis 等人^[59]的研究也证实了这一点:CDAC 升高对三叶杨(*Populus deltoides*)的生长刺激作用在低磷条件下较小,但在高磷条件下却明显增大;而 CDAC 降低对植物生长的影响并不受磷的限制。Tissue 等人^[60]也得出三叶杨的光合作用在高 CDAC 环境下对磷的敏感度大于在低 CDAC 环境下对磷的敏感度。

5 展望

CDAC 升高引起的全球气候变化对生态系统的影响引起了广泛关注。目前关于 CDAC 升高的影响研究已经取得了极大进展。但是,对低 CDAC 的研究相对较少,其中一个重要原因是低 CDAC 的控制相对比较困难。然而,随着 CO_2 过滤技术的发展,CDAC 控制技术已经获得长足发展,对低 CDAC 的控制已非难事。为了更加透彻地理解 CDAC 变化对生态系统产生的影响,从植物对进化过程中的低 CDAC 的响应和适应来探索植物对将来高 CDAC 的响应无疑非常重要,并将成为新的研究热点。尽管目前对低 CDAC 的研究已经取得上述进展,但还需在以下方面进行深入研究:

1) 多世代或长期研究。目前研究通常只对植物的单一世代进行了短期研究。要考虑植物的进化适应对将来高 CDAC 的影响,仅进行 1 个世代的短期研究往往是不够的。同时,植物对 CDAC 的长期变化可能存在驯化适应,因此关于多个连续世代研究和长期研究成为必要。

2) 综合考虑与其他环境因子尤其是全球变化中的影响因子的研究。在自然界中,总是多种环境因子相互作用影响植物的生长、存活和繁殖,这些环境因子可能有着协同或者拮抗作用。同时,全球气候变化导致各种环境胁迫产生,如臭氧层破坏导致的地表 UV-B 辐射增强、酸雨、氮沉降和各种重金属污染等。由于低 CDAC 成为影响植物生存的重要限制因素,使植物有可能对其他生态因子的敏感性降低。因此,综合低 CDAC 和其他生态因

子如高温和低温、高光强和低光强、干旱和水淹、盐碱胁迫、臭氧增加,紫外辐射增强、酸雨和氮沉降等来研究各种复合作用对植物的影响仍然是植物生理生态的研究热点。

3) 不同物种或者功能群间的比较研究。多数研究只关注了一年生草本植物,对多年生草本和木本植物的研究较少;且多数实验研究了 C₃ 植物,对 C₄ 植物的研究较少。植物对低 CDAC 的响应存在明显的种间差异。C₃, C₄ 和 CAM 植物由于光合途径的不同,对 CDAC 变化也存在明显不同的适应策略。因此,对不同物种尤其是对不同功能群如草本植物与木本植物,单子叶植物与双子叶植物,本地种与入侵种,C₃,C₄ 和 CAM 植物等进行比较研究值得进一步加深。

4) 开展向分子水平和全球尺度两端延伸的研究。目前的研究尺度更多体现在植物生理或群落等中观水平上。植物生态学的发展向分子水平和全球水平两个极端发展,对低 CDAC 的研究也不例外。今后可研究分子水平上植物基因在低 CDAC 下的表达变化和可能发生的变异,并探索与低 CDAC 适应的相关限制基因,从而有助于改善全球气候变化下植被生产能力。同时,研究全球尺度上各种生态系统对 CDAC 变化的响应,建立植被对气候变化的数学模型,也具有非常重要的价值。

参考文献:

- [1] COLEY P D, MASSA M, LOVELOCK C E, et al. Effects of elevated CO₂ on foliar chemistry of saplings of nine species of tropical tree[J]. *Oecologia*, 2002, 133(1): 62-69.
- [2] RÄISÄNEN T, RYYPÖ A, KELLOMÄKI S. Effects of elevated CO₂ and temperature on monoterpene emission of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)[J]. *Atmospheric Environment*, 2008, 42(18): 4160-4171.
- [3] BEERLING D J, TAYLOR L L, BRADSHAW C D C, et al. Ecosystem CO₂ starvation and terrestrial silicate weathering: mechanisms and global-scale quantification during the late Miocene[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 100(1): 31-41.
- [4] LANDMAN W. Climate change 2007: the physical science basis[J]. *South African Geographical Journal Being a Record of the Proceedings of the South African Geographical Society*, 2007, 92(1): 86-87.
- [5] 刘锦春, 钟章成, 何跃军. 水分胁迫对重庆石灰岩地区不同龄级柏木(*Cupressus funebris* Endl.) 幼苗气体交换的影响[J]. *生态学报*, 2007, 27(9): 3601-3608.
LIU J C, ZHONG Z C, HE Y J. Influence of drought stress on the gas exchange of *Cupressus funebris* Endl. seedlings of different ages in the limestone area of Chongqing, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(9): 3601-3608.
- [6] 刘锦春, 钟章成. 水分胁迫和复水对石灰岩地区柏木幼苗根系生长的影响[J]. *生态学报*, 2009, 29(12): 6439-6445.
LIU J C, ZHONG Z C. Influence of water stress and re-watering on the root growth of *Cupressus funebris* Endl. seedlings in limestone area [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(12): 6439-6445.
- [7] 姜春明, 于贵瑞. 陆生植物对全球环境变化的适应[J]. *中国生态农业学报*, 2010, 18(1): 215-222.
JIANG C M, YU G R. A review on terrestrial plant acclimation to global environment change [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(1): 215-222.
- [8] GILL R A, POLLEY H W, JOHNSON H B, et al. Nonlinear grassland responses to past and future atmospheric CO₂ [J]. *Nature*, 2002, 417(6886): 279-282.
- [9] GERHART L M, WARD J K. Plant responses to low [CO₂] of the past [J]. *New Phytologist*, 2010, 188(3): 674-695.
- [10] COWLING S A, SAGE R F. Interactive effects of low atmospheric CO₂ and elevated temperature on growth, photosynthesis and respiration in *Phaseolus vulgaris* [J]. *Plant Cell & Environment*, 1998, 21(4): 427-435.
- [11] WARD J K, STRAIN B R. Effects of low and elevated CO₂, partial pressure on growth and reproduction of *Arabidopsis thaliana*, from different elevations [J]. *Plant Cell & Environment*, 1997, 20(2): 254-260.
- [12] MOHAN J E, CLARK J S, SCHLESINGER W H. Genetic variation in germination, growth, and survivorship of red maple in response to subambient through elevated atmospheric CO₂ [J]. *Global Change Biology*, 2004, 10(2): 233-247.
- [13] SAGE R F, COLEMAN J R. Effects of low atmospheric CO₂ on plants: more than a thing of the past [J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(1): 18-24.
- [14] DIPPERY J K, TISSUE D T, THOMAS R B, et al. Effects of low and elevated CO₂ on C₃ and C₄ annuals I. growth and biomass allocation [J]. *Oecologia*, 1995, 101(1): 13-20.
- [15] WARD J K, KELLY J K. Scaling up evolutionary responses to elevated CO₂: lessons from *Arabidopsis* [J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(5): 427-440.
- [16] GHANNOUM O, PHILLIPS N G, CONROY J P, et al. Exposure to preindustrial, current and future atmospheric CO₂, and temperature differentially affects growth and photosynthesis in *Eucalyptus* [J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 303-319.
- [17] ALLEN Jr L H, BISBAL E C, BOOTE K J. Nonstructural carbohydrates of soybean plants grown in subambient and superambient levels of CO₂ [J]. *Photosynthesis Research*, 1998, 56(2): 143-155.
- [18] FLEXAS J, DIAZ-ESPEJO A, GÁLMÉS J, et al. Rapid varia-

- tions of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(10): 1284-1298.
- [19] WAYNE P H, JOHNSON H B, DERNER J D. Soil-and plant-water dynamics in a C₃/C₄ grassland exposed to a subambient to superambient CO₂ gradient[J]. *Global Change Biology*, 2010, 8(11): 1118-1129.
- [20] POLLEY H W, JOHNSON H B, MARINO B D, et al. Increase in C₃ plant water-use efficiency and biomass over glacial to present CO₂ concentrations[J]. *Nature*, 1993, 361(6407): 61-64.
- [21] WARD J K, ANTONOVICS J, THOMAS R B, et al. Is atmospheric CO₂ a selective agent on model C₃ annuals? [J]. *Oecologia*, 2000, 123(3): 330-341.
- [22] ROYER D L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration[J]. *Review of Palaeobotany & Palynology*, 2001, 114(1/2): 1-28.
- [23] VAN DE WATER P K, LEAVITT S W, BETANCOURT J L. Trends in stomatal density and ¹³C/¹²C ratios of *Pinus flexilis* needles during last glacial-interglacial cycle [J]. *Science*, 1994, 264(5156): 239.
- [24] GERHART L M, HARRIS J M, NIPPERT J B, et al. Glacial trees from the La Brea tar pits show physiological constraints of low CO₂ [J]. *New Phytologist*, 2012, 194(1): 63-69.
- [25] TISSUE D T, LEWIS J D. Learning from the past: how low [CO₂] studies inform plant and ecosystem response to future climate change. [J]. *New Phytologist*, 2012, 194(1): 4.
- [26] HIBBERD J M. The evolution of C₄ photosynthesis[J]. *Comparative Biochemistry & Physiology Part A Molecular & Integrative Physiology*, 2009, 153(2): S177-S178.
- [27] EDWARDS E J, OSBORNE C P, STRÖMBERG C A E, et al. The origins of C₄ grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science[J]. *Science*, 2010, 328(5978): 587-591.
- [28] TRIPATI A K, ROBERTS C D, EAGLE R A. Coupling of CO₂ and ice sheet stability over major climate transitions of the last 20 million years[J]. *Science*, 2009, 326(5958): 1394.
- [29] STREET-PERROTT F A, HUANG Y, PERROTT R A, et al. Impact of lower atmospheric carbon dioxide on tropical mountain ecosystems [J]. *Science*, 1997, 278(5342): 1422-1426.
- [30] EHRLINGER J R, CERLING T E, HELLIKER B R. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate [J]. *Oecologia*, 1997, 112(3): 285-299.
- [31] CERLING T E, EHRLINGER J R, HARRIS J M. Carbon dioxide starvation, the development of C₄ ecosystems, and mammalian evolution. [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1998, 1365(353): 159.
- [32] TIPPLE B J, PAGANI M. The early origin of terrestrial C₄ photosynthesis[J]. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2007, 35: 435-461.
- [33] HUANG Y, STREET-PERROTT F A, METCALFE S E, et al. Climate change as the dominant control on glacial-interglacial variations in C₃ and C₄ plant abundance [J]. *Science*, 2001, 293(5535): 1647.
- [34] SAGE R F. Photosynthetic acclimation to sub-ambient CO₂ (20 Pa) in the C₃ annual *Phaseolus vulgaris* [J]. *Photosynthetica*, 1992, 27: 605-617.
- [35] POORTER H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration [J]. *Plant Ecology*, 1993, 104-105(1): 77-97.
- [36] CURTIS P S, WANG X. A Meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology [J]. *Oecologia*, 1998, 113(3): 299.
- [37] POORTER H, NAVAS M L. Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups [J]. *New Phytologist*, 2003, 157(2): 175-198.
- [38] TEMME A A, CORNWELL W K, CORNELISSEN J H C, et al. Meta-analysis reveals profound responses of plant traits to glacial CO₂ levels [J]. *Ecology & Evolution*, 2013, 3(13): 4525-4535.
- [39] BIRD M I, LLOYD J, FARQUHAR G D. Terrestrial carbon storage at the LGM [J]. *Nature*, 1994, 371(371): 566.
- [40] FRANÇOIS L M, DELIRE C, WARNANT P, et al. Modelling the glacial-interglacial changes in the continental biosphere [J]. *Global & Planetary Change*, 1998, 16/17(2): 37-52.
- [41] HARRISON S P, PRENTICE I C. Climate and CO₂ controls on global vegetation distribution at the last glacial maximum: analysis based on palaeovegetation data, biome modelling and palaeoclimate simulations [J]. *Global Change Biology*, 2003, 9(7): 983-1004.
- [42] LEVIS S, FOLEY J A, POLLARD D. CO₂, climate, and vegetation feedbacks at the Last Glacial Maximum [J]. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 1999, 104(D24): 31191-31198.
- [43] CRUCIFIX M, BETTS R A, HEWITT C D. Pre-industrial-potential and Last Glacial Maximum global vegetation simulated with a coupled climate-biosphere model: diagnosis of bioclimatic relationships [J]. *Global & Planetary Change*, 2005, 45(4): 295-312.
- [44] BIEHLER K, FOCK H. Evidence for the contribution of the Mehler-peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat [J]. *Plant Physiology*, 1996, 112(1): 265-272.
- [45] YUNG Y L, LEE T, WANG C H, et al. Dust: a diagnostic of the hydrologic cycle during the last glacial maximum

- [J].Science,1996,271(5251):962.
- [46] LAMBERT F,DELMONTE B,PETIT J R,et al.Dust-climate couplings over the past 800,000 years from the EPI-CA dome C ice core[J].Nature,2008,452(7187):616-619.
- [47] FARQUHAR G D,SHARKEY T D.Stomatal conductance and photosynthesis[J].Annual review of plant physiology,1982,33(1):317-345.
- [48] POLLEY H W,NORMAN J M,ARKEBAUER T J,et al. Leaf gas exchange of *Andropogon gerardii* Vitman, *Panicum virgatum* L.and *Sorghastrum nutans* (L.) Nash in a tallgrass prairie[J].Journal of Geophysical Research Atmospheres,1992,97(D17):18837-18844.
- [49] TISSUE D T,GRIFFIN K L,THOMAS R B,et al.Effects of low and elevated CO₂ on C₃ and C₄ annuals II. Photosynthesis and leaf biochemistry[J].Oecologia,1995,101(1):21-28.
- [50] WARD J K.Comparative responses of model C₃ and C₄ plants to drought in low and elevated CO₂[J].Global Change Biology,1999,5(8):857-867.
- [51] POLLEY H W,JOHNSON H B,MAYEUX H S.Increasing CO₂: comparative responses of the C₄ grass *Schizachyrium* and grassland invader *Prosopis*[J].Ecology,1994,75(4):976-988.
- [52] VANAJA M,YADAV S K,ARCHANA G,et al.Response of C₄ (maize) and C₃ (sunflower) crop plants to drought stress and enhanced carbon dioxide concentration.[J].Plant Soil & Environment,2011,57(5):207-215.
- [53] PETIT J R,JOUZEL J,RAYNAUD D,et al.Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica[J].Nature,1999,399(6735):429.
- [54] SIGMAN D M,BOYLE E A. Glacial/interglacial variations in atmospheric carbon dioxide[J].Nature,2000,407(6806):859.
- [55] WARD J K,MYERS D A,THOMAS R B.Physiological and growth Responses of C₃ and C₄ plants to reduced temperature when grown at low CO₂ of the last ice age[J].Journal of Integrative Plant Biology,2008,50(11):1388-1395.
- [56] 顾兆炎,刘强,许冰,等.气候变化对黄土高原末次盛冰期以来的 C₃/C₄ 植物相对丰度的控制[J].科学通报,2003,48(13):1458-1464.
- GU Z Y,LIU Q,XU B,et al.Control of global change on the C₃/C₄ variation since the last glacial in the southeastern Loess plateau[J].Chinese Science Bulletin,2003,48(13):1458-1464.
- [57] COLEMAN J S,MCCONNAUGHAY K D M,BAZZAZ F A.Elevated CO₂ and plant nitrogen-use:is reduced tissue nitrogen concentration size-dependent? [J]. Oecologia,1993,93(2):195-200.
- [58] SAGE R,CAMPBELL C.Was Low atmospheric CO₂ during the pleistocene a limiting factor for the origin of agriculture? [R]USA: American Geophysical Union,2002.
- [59] LEWIS J D,WARD J K,TISSUE D T.Phosphorus supply drives nonlinear responses of cottonwood (*Populus deltoides*) to increases in CO₂ concentration from glacial to future concentrations[J].New Phytologist,2010,187(2):438-448.
- [60] TISSUE D T,LEWIS J D. Photosynthetic responses of cottonwood seedlings grown in glacial through future atmospheric [CO₂] vary with phosphorus supply[J].Tree Physiology,2010,30(11):1361.

Effects of Geological Low Carbon Dioxide Atmospheric Concentration on Terrestrial Plants

ZHANG Jing, LIU Jinchun, ZHANG Yeyi

(Key Laboratory of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education),
Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region,
School of life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: [Purposes] Predictions of plant and ecosystem responses to rising carbon dioxide atmospheric concentration (CDAC) and future climate change would benefit from a better understanding of plants' responses to a range from low to high CDAC representing historic to future time periods. [Methods] Effects of low CDAC on individual's growth and physiological traits, plants evolution and adaptation, the interactive effects of low CDAC and other factors were studied here. [Findings] Low CDAC had a great restriction on the survival, growth and reproduction of plants, and the development of forest ecosystem, interacted with the water, temperature and nutrition. [Conclusions] The adaptation of plants to past low CDAC during the long time evolution may constrain their responses to rising CDAC in the future. It needs further research in the future.

Keywords: reduced carbon dioxide atmospheric concentration; evolutionary adaptation; environmental stress; biomass; ecosystem

(责任编辑 方 兴)