

红松和长白松针叶暗呼吸对连续 4 个生长季 高浓度 CO₂ 处理的响应*

周玉梅^{①**} 韩士杰^① 张海森^① 辛丽花^② 郑俊强^①

(^① 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; ^② 沈阳农业大学, 沈阳 110161)

摘要 以开顶箱法研究了高浓度 CO₂ 对长白山两种针叶树——红松和长白松针叶暗呼吸作用的长期影响. 对两个树种连续 4 个生长季进行 700 和 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂ 处理, 同时设接受大气 CO₂ 浓度(约 350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂)的开顶箱为对照, 在 CO₂ 处理的第 2, 3 和 4 个生长季分别测定了针叶的暗呼吸速率. 结果表明: CO₂ 处理的第 2 个生长季, 高浓度 CO₂ 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; CO₂ 处理的第 3 个生长季, 高浓度 CO₂ 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, 两树种呈不同响应主要与植株的生长速率不同有关; CO₂ 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 CO₂ 抑制. 第 3 个生长季通过改变测量 CO₂ 浓度, 发现高浓度 CO₂ 对长白松针叶暗呼吸作用的短期效应与长期效应呈现一致性, 红松不完全相同. 红松和长白松针叶的暗呼吸作用对高浓度 CO₂ 的响应与 CO₂ 处理时间及植株个体的生长发育阶段有关, 暗呼吸速率的变化是 CO₂ 直接作用与长期驯化共同作用的结果, 不能用短期的测定结果预测针叶暗呼吸对高浓度 CO₂ 响应的长期效应.

关键词 CO₂ 浓度升高 长期 短期 暗呼吸 红松 长白松

由于化石燃料燃烧、人类活动及土地利用改变等原因, 使大气 CO₂ 浓度每年以 1—2 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的速率上升^[1,2], CO₂ 浓度升高, 对植物体的各种生理活动都会产生影响, 使植物体在形态、结构和功能方面发生一定改变. 在过去 30 多年时间里, 人们利用各种实验设施, 如人工气候室、温室、太阳穹、开顶箱、

自由 CO₂ 增加系统等在室内及野外条件下对农作物、草类、森林树木的各种生命过程进行了广泛的模拟研究^[3-8]. 森林是陆地生态系统的主要碳汇, 对碳循环和大气 CO₂ 浓度起着重要的调节和平衡作用, 大气 CO₂ 浓度升高, 对森林树木的潜在影响是很大的, 以往的研究大多集中在农作物及草本植物上, 对森林

收稿日期: 2006-01-09; 接受日期: 2006-07-03

* 国家重点基础研究发展规划项目(批准号: 2002CB412502)、国家自然科学基金(批准号: 30400051)和国家自然科学基金重点基金(批准号: 90411020)资助

** E-mail: zhouyumei73@126.com

树木, 尤其是针叶树种的研究还是相对较少的^[9]。

CO₂ 浓度升高会明显增加 C₃ 植物的光合作用, 进而使生态系统的碳吸收增加, 但高浓度 CO₂ 对生态系统碳储备的长期效应还要取决于呼吸作用是如何响应的^[10,11], 呼吸作用对生态系统碳平衡起着至关重要的作用, 进而影响大气 CO₂ 浓度。由于所研究的物种、组织类型、实验条件、CO₂ 浓度及处理时间不同等原因, 使得 CO₂ 浓度升高对植物呼吸作用影响的实验结果很不一致, Curist 等发现高浓度 CO₂ 处理抑制了呼吸作用^[12-16], 但也有一些研究得出呼吸作用无明显变化甚至增加^[17-20]。CO₂ 浓度的短期改变(几分钟到几小时), 可观察到高浓度 CO₂ 对呼吸的直接作用^[21], 间接作用是植物体经过长期高浓度 CO₂ 处理后, 通过可能的驯化响应而产生的^[22], 如组织中氮含量及碳水化合物含量的变化对呼吸作用的间接调节^[19], 以及形态、功能、物候方面的变化对呼吸作用的影响等^[11]。

随着全球变化及碳循环研究的不断深入, 中国也逐渐重视并发展在模拟 CO₂ 浓度升高这一科研领域的工作。在野外实地条件下的长期监测, 接近自然状态的模拟, 能够真正揭示植物对高浓度 CO₂ 的响应。目前中国最具代表性的实验设施有两个: 一个是 2001 年在江苏无锡安镇建立的以农作物水稻/小麦为研究对象的自由 CO₂ 增加系统(FACE)^[23], 另一个是 1999 年在中国科学院长白山开放站建立的以森林树种红松、长白松为研究对象的开顶箱(OTC)系统^[24,25], 这是中国唯一一个在野外连续 7 年以上对树木跟踪监测的平台。本研究就是以开顶箱系统为依托, 探讨针叶树红松和长白松在 CO₂ 处理的第 2, 3 和 4 个生长季, 呼吸作用随 CO₂ 处理时间的动态变化过程, 评价高浓度 CO₂ 对针叶暗呼吸作用的短期效应与长期效应, 根据短时间改变测量 CO₂ 浓度与长期高浓度 CO₂ 处理条件下呼吸速率的变化说明用短期测定结果预测长期响应是否可行。

1 材料与方 法

1.1 材料处理

实验地位于中国科学院长白山开放站内, 实地条件下建立一套开顶箱系统, 1999 年春季, 播种红松

和长白松于开顶箱内。开顶箱由长 1.2 m、宽和高均为 0.9 m 的铝合金框架四周罩以玻璃构成, 箱顶部开放。在箱底四周固定内径约 2 cm 的塑料管, 上面均匀扎以小孔, 塑料管与箱外气袋相连, 气袋内为空气和工业用高浓度 CO₂ 的混合气体, 通过调节气袋与塑料管间连接管道内气体的流量和流速, 使从箱内管上小孔释放出的气体达到所需的 CO₂ 浓度(700 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂)。从 1999 年 6 月开始对新萌发的当年生红松、长白松幼苗进行 700 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 处理, 同时设接受空气 CO₂ 的开顶箱作为对照(空气 CO₂ 浓度约为 350 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。至 2002 年, 连续 4 个生长季(5~9 月)对两个树种昼夜持续进行高浓度 CO₂ 处理, 在 CO₂ 处理的第 2, 3 和 4 个生长季(即 2000, 2001 和 2002 年)释放 CO₂ 约 2~3 个月时, 测定针叶暗呼吸速率。

1.2 测定方法

使用便携式光合测定系统(LI6400, Li-Cor Inc, Lincoln NE, USA)进行暗呼吸作用的测定。在每种处理箱的边缘及中间位置随机选取 3 株植株, 于上午 8:00~11:00 测定植株顶端当年生针叶的暗呼吸速率, 连续测三天, 测定时用布盖住针叶叶室, 使针叶所接受的光量子为零, 待数值稳定后, 开始记录。

2000 年 8 月 23~25 日、2001 年 8 月 16~18 日、2002 年 8 月 20~22 日, 测定长期 CO₂ 处理对暗呼吸作用的影响时, 均在各自生长 CO₂ 浓度下测定, 即生长在 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 下的植株在 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 下测定, 同理, 生长在 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 下和对照条件下的植株分别在 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 下和大气 CO₂ 条件下测定暗呼吸作用。

2001 年 8 月 18~20 日, 将生长在不同 CO₂ 浓度下的植株分别在三种相同 CO₂ 浓度下测定并比较呼吸速率, 具体测定方法是将在 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 下的植株分别在 350, 500 和 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下测定暗呼吸, 同理, 将生长在 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 下和对照条件下的植株也分别在 350, 500 和 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下测定暗呼吸。在每个 CO₂ 浓度下使针叶适应十分钟左右开始测定, 测定

时均是从低到高浓度 CO_2 顺序. 通过短时间改变测量 CO_2 浓度的方法观察呼吸作用的直接效应, 以及生长在高浓度 CO_2 下的植株在大气条件下、对照植株在高浓度 CO_2 下呼吸能力的变化.

1.3 统计分析

应用 SPSS11.5 软件对数据进行统计分析, 对每个生长季三种处理之间进行单因子方差分析, 所有数据均为平均值 \pm 标准误差, 图中相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$), 红松与长白松分别进行比较分析.

2 实验结果

2.1 CO_2 处理第 2 个生长季红松和长白松针叶的暗呼吸

高浓度 CO_2 处理的第 2 个生长季, 生长在 700 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 下红松针叶的暗呼吸速率与对照分别增加了 51% 和 10%, 而长白松则分别增加了 23% 和 26% (图 1). 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 对红松针叶暗呼吸的促进作用明显高于 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 , 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 下的呼吸速率与对照之间差异不显著 ($P = 0.265$), 700 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 对长白松针叶暗呼吸的促进作用基本相同, 与对照之间差异不显著 ($P_{700\text{-}xj} = 0.258$; $P_{500\text{-}xj} = 0.162$).

2.2 CO_2 处理第 3 个生长季红松和长白松针叶的暗呼吸

CO_2 处理的第 3 个生长季, 生长在高浓度 CO_2 下

的红松, 其针叶的暗呼吸速率与对照比仍是增加的, 而长白松呈明显的下降趋势 (图 1). 与第 2 个生长季相反, 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 明显促进红松的呼吸作用, 暗呼吸速率大致为对照的 2 倍, 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 使红松暗呼吸速率增加了 18%, 与对照相比差异不明显. 生长在 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 下长白松的呼吸速率与对照相比下降了 34%, 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 使呼吸速率下降了 27%, 700 与 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 下的呼吸速率无明显差异.

2.3 CO_2 处理第 4 个生长季红松和长白松针叶的暗呼吸

CO_2 处理的第 4 个生长季, 生长在高浓度 CO_2 下的红松针叶暗呼吸速率下降, 与对照相比, 700 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 下的红松呼吸速率分别下降了 28% 和 38%, 而且 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 下的呼吸速率明显低于 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 下的呼吸速率. 高浓度 CO_2 下生长的长白松, 暗呼吸速率仍是下降的, 与对照相比, 700 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 使长白松针叶暗呼吸速率分别下降 26% 和 27%, 700 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 下长白松针叶的暗呼吸速率基本相等 (图 1).

2.4 短期改变 CO_2 浓度对红松和长白松针叶暗呼吸速率的影响

CO_2 处理的第 3 个生长季, 将生长在不同条件下的红松和长白松分别在 350, 500 和 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$

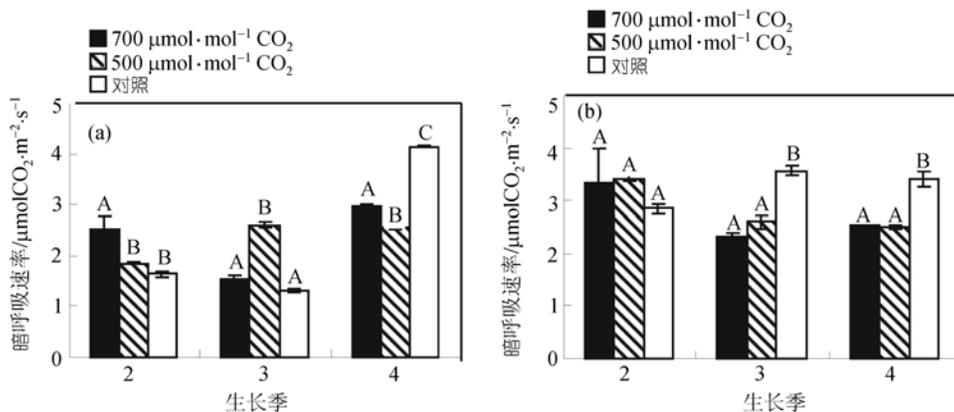


图 1 第 2, 3 和 4 个生长季红松(a)和长白松(b)针叶在各自生长 CO_2 浓度下的暗呼吸速率
不同字母表示在 0.05 水平上各生长季不同处理间差异显著

CO₂ 下测定暗呼吸速率(图 2). 生长在 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下的红松在生长条件下的呼吸速率大于在 500 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下测定的呼吸速率, 但明显小于在 350 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下测定的呼吸速率. 生长在 500 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下的红松, 在其生长 CO₂ 下的呼吸速率最高, 在 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下的呼吸速率小于在 350 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下的呼吸速率. 生长在大气 CO₂ 下的对照红松, 其呼吸速率会随测量 CO₂ 浓度的升高而升高. 当在相同测定 CO₂ 浓度下进行比较时, 生长在 500 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下红松的呼吸速率要明显高于 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下和对照条件下生长的植株, 在 350 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下测定时, 生长在 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下红松的呼吸速率明显高于对照, 在 700 和 500 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下测定时, 二者无明显差异.

对照组红松和长白松虽然都生长在大气 CO₂ 条件下, 但二者对短期 CO₂ 浓度改变的响应不同, 长白松针叶的呼吸速率随 CO₂ 浓度的升高而下降, 即在 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下的呼吸速率最低. 生长在 700 和 500 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下的长白松, 在 350 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下测定的呼吸速率要比在各自生长 CO₂ 下测定的呼吸速率高. 生长在 500 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下的长白松, 在生长 CO₂ 下测定的呼吸速率要高于在 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下测定的呼吸速率, 而生长在 700 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下的长白松, 在生长 CO₂ 下测定的呼吸速率要高于在 500 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下测定的呼吸速率. 在 350 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下测定时, 700

和 500 μmol·mol⁻¹ CO₂ 之间的呼吸速率相等, 明显低于对照.

3 讨论

植物对高浓度 CO₂ 的响应具有一定的时间依赖性, 随着植物体的生长发育和 CO₂ 处理时间的延长, 暗呼吸作用也会发生动态改变, 本研究中红松和长白松针叶的呼吸速率在高浓度 CO₂ 处理不同生长季呈升高至下降趋势.

第 2 个生长季, 红松和长白松针叶的暗呼吸速率是增加的. 生长在高浓度 CO₂ 下的植株, 由于光合作用增强使碳水化合物合成增加, 这样就使得用于呼吸作用的底物增加^[26, 27], 高浓度 CO₂ 通过改变非结构碳水化合物浓度而间接影响呼吸速率^[28]. 本研究中, 生长在 700 和 500 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下红松和长白松针叶的可溶性糖含量没有明显增加, 淀粉含量分别增加了 14% 和 9%^[29], 非结构碳水化合物指可溶性糖和淀粉总和^[30], 即高浓度 CO₂ 使两树种针叶的碳水化合物含量增加, 所以, 第 2 个生长季呼吸速率增加可能是碳水化合物含量增加导致的. Tjoelker 等^[19]通过对 *Populus tremuloides* Michx., *Betula papyrifera* Marsh., *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch、*Pinus banksiana* Lamb. 和 *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. 五种北方树种暗呼吸作用的研究发现, 高浓度 CO₂ 会使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. Mitchell^[31]也证明了较高的碳水化合物含量会导致高呼吸速率.

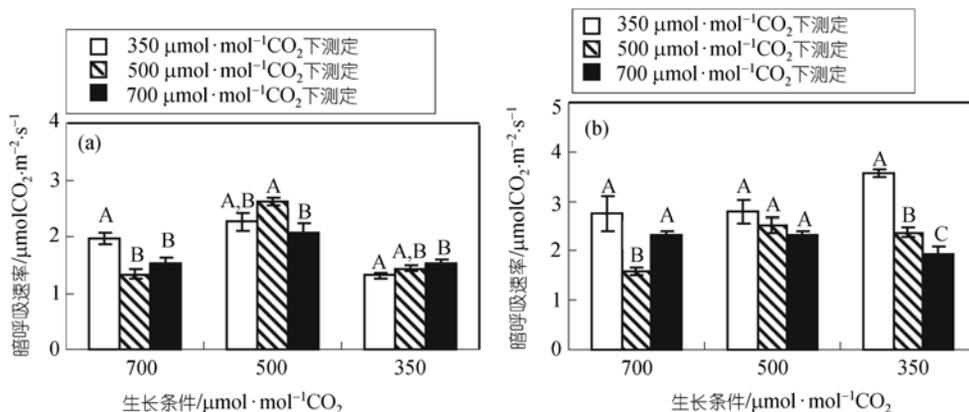


图 2 第 3 个生长季红松(a)和长白松(b)针叶在不同 CO₂ 浓度下的暗呼吸速率
不同字母表示在 0.05 水平上不同测量 CO₂ 浓度条件下呼吸速率差异显著

第 3 个生长季, 生长在 700 和 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 下红松的呼吸速率仍较高, 长白松表现出下降趋势. 红松和长白松在生长习性和生长速率方面存在明显差异, 虽然均为 3 年生幼苗, 红松的平均株高(红松平均 12 cm, 长白松平均 40 cm)和呼吸速率明显低于长白松. Farrar 和 Williams^[32] 发现呼吸速率会随着植株生长速率的变化而改变, Tjoelker 等^[33] 也发现一些针叶树和阔叶树的呼吸速率与植株个体大小及相对生长速率呈线性相关, 另外, Hymus^[34] 等发现倍增于大气 CO_2 浓度只增加了 *Quercus myrtifolia* 幼叶的暗呼吸速率. 因此, CO_2 处理时间相同、树龄相同的红松和长白松呼吸速率在第 3 个生长季分别呈现升高和下降两种相反趋势主要与生长速率不同有关.

第 4 个生长季, 高浓度 CO_2 对红松针叶的暗呼吸也产生了抑制作用. 大多数类似的长期模拟研究都得出呼吸被抑制的结果^[15], 并证实呼吸作用与叶氮含量呈线性相关^[35,36].

短时间改变测量 CO_2 浓度, 可观察到高浓度 CO_2 对红松和长白松针叶的暗呼吸都产生了一定抑制作用. 生长在高浓度 CO_2 下和对照条件下的长白松, 从低转至高浓度 CO_2 下测量时, 呼吸速率明显下降, 类似的结果在对大豆的研究中也出现过^[26]. 反之, 当植株从高转至低浓度 CO_2 下时, 呼吸速率增加, 说明高浓度 CO_2 对长白松呼吸作用的抑制会随环境 CO_2 浓度的下降而发生可逆性变化, 这种可逆性抑制作用并不完全由组织构成、生化等方面的原因引起, 在一定程度上受 CO_2 浓度直接调节. 高浓度 CO_2 对呼吸作用的直接抑制迅速且容易逆转^[26,37], 与一个或更多呼吸酶(如细胞色素 *c* 氧化酶、琥珀酸脱氢酶等)被钝化或抑制、或 CO_2 在暗中又被重新固定有关^[35,38]. 红松针叶对高浓度 CO_2 的短期效应与长白松略有不同, 生长在 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 下的红松, 在 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 下的呼吸速率是最高的, 也有一些相关文献报道了短期升高环境 CO_2 浓度并没有使暗呼吸发生抑制, 如 Hamilton 等^[39] 对火炬松的研究发现, 在短期内使 CO_2 浓度增加 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 后, 其暗呼吸速率没有明显变化. 第 3 个生长季, 长白松对高浓度 CO_2 的长期响应与短期响应存在一致性, 而红松不完全一致, 所以用短期的测定结果预测长期响应仍缺乏严密性.

4 结论

呼吸作用是为植物体各种生命活动提供能量的重要生命过程, 受许多环境因子及内在生理活动的共同调节, 呼吸作用对高浓度 CO_2 的响应存在升高、下降, 甚至是没有变化等结论, 所以这方面的研究还存在着不确定性和矛盾性, 这与所研究的物种、组织类型、生长温度、生长 CO_2 浓度、营养供应状况及 CO_2 处理时间不同等因素有关. 从本研究可以看出, 在 CO_2 处理的不同生长季或植物体的不同生长阶段, 两树种针叶暗呼吸作用变化的尺度和方向不同, 不能用短期的测定结果推测长期响应, 通过长期的模拟监测可以研究呼吸作用随高浓度 CO_2 处理的动态变化规律.

参 考 文 献

- Keeling C D, Whorf T P, Whalen M, et al. Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature*, 1995, 375: 660—670
- Houghton J T, Ding Y. IPCC Report. UK: Cambridge University Press, 2001
- Zerihun A, BassiriRad H. Interspecies variation in nitrogen uptake kinetic responses of temperate forest species to elevated CO_2 : potential causes and consequences. *Glob Change Biol*, 2001, 7: 211—222[DOI]
- Griffin K L, Bashkin M A, Thomas R B, et al. Interactive effects of soil nitrogen and atmospheric carbon dioxide on root/rhizosphere carbon dioxide efflux from loblolly and ponderosa pine seedlings. *Plant Soil*, 1997, 190: 11—18[DOI]
- Bauer G A, Bernston G M, Bazzaz F A. Regenerating temperate forests under elevated CO_2 and nitrogen deposition: comparing biochemical and stomatal limitation of photosynthesis. *New Phytol*, 2001, 152: 249—266[DOI]
- Lin G H, Rygielwicz P T, Ehleringer J R, et al. Time-dependent responses of soil CO_2 efflux components to elevated atmospheric [CO_2] and temperature in experimental forest mesocosms. *Plant Soil*, 2001, 229: 259—270[DOI]
- Ainsworth E A, Davey P A, Hymus G J, et al. Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Lolium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air CO_2 Enrichment (FACE). *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 705—714[DOI]
- Anten N P R, Hirose T, Onoda Y, et al. Elevated CO_2 and nitrogen availability have interactive effects on canopy carbon gain in rice. *New Phytol*, 2003, 161: 459—471[DOI]
- Tingey D T, Phillips D L, Johnson M G. Elevated CO_2 and conifer

- roots: effects on growth, life span and turnover. *New Phytol*, 2000, 147: 87—103[DOI]
- 10 Amthor J S. Terrestrial higher-plant responses to increasing atmospheric [CO₂] in relation to the global carbon cycle. *Glob Change Biol*, 1995, 1: 243—274[DOI]
- 11 Drake B G, Azcon-Bieto J, Berry J, et al. Does elevated atmospheric CO₂ concentration inhibit mitochondrial respiration in green plants. *Plant Cell Environ*, 1999, 22: 649—657[DOI]
- 12 Ziska L H, Bunce J A. Direct and indirect inhibition of single leaf respiration by elevated CO₂ concentrations: interaction with temperature. *Physiol Plant*, 1994, 90: 130—138[DOI]
- 13 Griffin K L, Ball J T, Strain B R. Direct and indirect effects of elevated CO₂ on whole-shoot respiration in ponderosa pine seedlings. *Tree Physiol*, 1996, 16: 33—41
- 14 Curtis P S, Wang X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form and physiology. *Oecologia*, 1998, 113: 299—313[DOI]
- 15 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: 57—67[DOI]
- 16 Wang X, Curtis P S. Elevated CO₂ effects on plant respiration: empirical and meta-analytical results. In: 85th Ecological Society of America Annual Meeting, Snowbird, Utah. Washington DC: Ecological Society of America, 2000. 252—254
- 17 Amthor J S. Plant respiratory Responses to Elevated Carbon Dioxide Partial Pressure. In: Allen L H, Kirkham M B, Olszyk D M, et al. eds. *Advances in Carbon Dioxide Effects Research*. Madison: American Society of Agronomy, 1997. 35—77
- 18 Norby R J, Wullschleger S D, Gunderson C A, et al. Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant Cell Environ*, 1999, 22: 683—714[DOI]
- 19 Tjoelker M G, Reich P B, Oleksyn J. Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species. *Plant Cell Environ*, 1999, 22: 767—778[DOI]
- 20 Amthor J S. Direct effect of elevated CO₂ on nocturnal in situ leaf respiration in nine temperate deciduous tree species is small. *Tree Physiol*, 2000, 20: 139—144
- 21 Jahnke S, Krewitt M. Atmospheric CO₂ concentration may direct affect leaf respiration measurement in tobacco, but not respiration itself. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 641—651[DOI]
- 22 Cheng W, Sims D A, Luo Y, et al. Photosynthesis, respiration, and net primary production of sunflower stands in ambient and elevated atmospheric CO₂ concentrations: an invariant NPP: GPP ratio? *Glob Change Biol*, 2000, 6: 931—941[DOI]
- 23 朱建国. 农田生态系统对大气二氧化碳浓度升高响应——中国水稻/小麦 FACE 研究. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1
- 24 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. *应用生态学报*, 2001, 12(1): 27—30
- 25 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. *应用生态学报*, 2002, 13(1): 41—44
- 26 Thomas R B, Griffin K L. Direct and indirect effects of atmospheric carbon dioxide enrichment on leaf respiration of *Glycine max* (L.) Merr. *Plant Physiol*, 1994, 104: 355—361
- 27 Thomas R B, Reid C D, Ybema R, et al. Growth and maintenance components of leaf respiration of cotton grown in elevated carbon dioxide partial pressure. *Plant Cell Environ*, 1993, 16: 539—546[DOI]
- 28 Wullschleger S D, Norby R J, Gunderson C A. Growth and maintenance respiration in leaves of *Liriodendron tulipifera* L. exposed to long-term carbon dioxide enrichment in the field. *New Phytol*, 1992, 121: 515—523[DOI]
- 29 Zhou Y M. Effect of elevated CO₂ concentrations on the interface process of *Pinus koraiensis* and *Pinus sylvestrifomis* seedlings. Dissertation for the Doctoral Degree. Shenyang: Institute of Applied Ecology, Chin Acad of Sci, 2003. 87—94
- 30 Turnbull M H, Murthy R, Griffin K L. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoids*. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 1729—1737[DOI]
- 31 Mitchell R J, Runion G B, Prior S A, et al. Effects of nitrogen on *Pinus palustris* foliar respiratory responses to elevated atmospheric CO₂ concentration. *J Exp Bot*, 1995, 22: 1561—1567
- 32 Farrar J F, Williams M L. The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration. *Plant Cell Environ*, 1991, 14: 819—830[DOI]
- 33 Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. Acclimation of respiration to temperature and CO₂ in seedlings of boreal tree species in relation to plant size and relative growth rate. *Glob Change Biol*, 1999, 49: 679—691[DOI]
- 34 Hymus G J, Snead T G, Johnson D P, et al. Acclimation of photosynthesis and respiration to elevated atmospheric CO₂ in two Scrub Oaks. *Glob Change Biol*, 2002, 8: 317—328[DOI]
- 35 Wullschleger S D, Ziska L H, Bunce J A. Respiratory responses of higher plants to atmospheric CO₂ enrichment. *Physiol Plant*, 1994, 90: 221—229[DOI]
- 36 Reich P B, Oleksyn J, Tjoelker M G. Needle respiration and nitrogen concentration in Scots pine populations from a broad latitudinal range: a common garden test with field-grown trees. *Funct Ecol*, 1996, 10: 768—776[DOI]
- 37 Amthor J S, Koch G W, Bloom A J. CO₂ inhibits respiration in leaves of *Rumex crispus* L. *Plant Physiol*, 1992, 98: 757—760
- 38 Gonzale-Meler M A, Ribas-Carbo M, Siedow J N, et al. Direct inhibition of plant mitochondrial respiration by elevated CO₂. *Plant Physiol*, 1996, 112: 1349—1355
- 39 Hamilton J G, Thomas R B, DeLucia E H. Direct and indirect effects of elevated CO₂ on leaf respiration in a forest ecosystem. *Plant Cell Environ*, 2001, 24: 975—982[DOI]