

# 植物暗呼吸作用对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应

蒋高明

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

**摘要** 植物暗呼吸作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应目前存在两种截然相反的观点: 一种认为暗呼吸作用将随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而下降, 可能的原因有胞间 CO<sub>2</sub> 浓度升高、呼吸酶活性改变及暗固定 CO<sub>2</sub> 作用的加强等直接原因; 另一种认为暗呼吸作用将随 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而提高, 影响因素可归结为碳水化合物含量增加、高 CO<sub>2</sub> 浓度刺激其他呼吸途径和生长加快等间接原因。由于目前国际上在实验手段、材料及呼吸作用表达方式等方面的不一致性, 这些观点尚难定论, 需要更多的实验数据来进一步验证。

**关键词** 暗呼吸; CO<sub>2</sub> 浓度升高; 非结构碳水化合物; 维持呼吸

## A review on the response of plant's dark respiration to the elevated CO<sub>2</sub> concentration

Jiang Gao-Ming (Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093), *J. Plant Resour. & Environ.* 1997, 6(3): 54~60

The main experimental methods and leading conclusions towards the responses of plant's dark respiration were reviewed, based on researches developed abroad. Two contradictory conclusions from the existing experiments could be drawn. Some people believed that the dark respiration would be decreased with the elevation of CO<sub>2</sub> concentration, possibly owing to the increase of intercellular CO<sub>2</sub> concentration, changes in the respiration enzyme systems and enhancement of dark CO<sub>2</sub> fixation. Others argued that it would be increased, because the increase in the content of non-constructural carbohydrate would accelerate the respiration process; faster growth caused by CO<sub>2</sub> enrichment might require more energy and constructural material, which are provided through dark respiration; some respiration pathways such as phosphopentose could be stimulated, with all these together leading to an increase of dark respiration. Much more strictly controlled experiments, however, are still to be conducted before a relatively clear conclusion can be drawn.

**Key words** dark respiration; elevated CO<sub>2</sub> concentration; non-constructural carbohydrate; maintenance respiration

植物的呼吸作用是植物氧化碳水化合物、脂肪、蛋白质等底物生成 ATP, CO<sub>2</sub> 和水分的过程, 是与光合作用相逆反的过程。暗呼吸过程中所产生的能量是植物的其他生命过程如盐的吸收、生长、运动、蛋白质合成等的能源, 同时呼吸作用的中间产物又是植物体内许多重要物质如蛋白质、核酸、脂类、色素等生物合成的原料。在未来 CO<sub>2</sub> 浓度升高的情况下, 植物的暗呼吸作用如何适应是生理生态学家关心的问题之一。但就目前已进行的研究来看, 存在着两种截然相反的结论, 一种认为植物的暗呼吸作用将随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而下降<sup>[1-6]</sup>, 另一种认为将

随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而促进<sup>[7-12]</sup>。植物的暗呼吸作用是植物非常重要的生理过程,因而也是全球变化生态学研究的重要内容之一。但是,相对于光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应而言,对呼吸作用的研究显得比较单薄,一些基本结论仍需要大量实验数据来验证。尤其在国内外,这方面开展的工作更少。本文综述了部分西方国家在植物暗呼吸作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高方面开展的研究工作及一些倾向性结论,期望对进行有关研究提供参考。

## 1. CO<sub>2</sub> 浓度对植物影响的实验设计与暗呼吸作用的表达方式

### 1.1 实验设计

对植物进行高 CO<sub>2</sub> 浓度处理的实验设施主要有 3 种:控制环境室 (Controlled Environment, CE)、开顶式同化箱 (Open-Top Chambers, OTCs)、自由 CO<sub>2</sub> 气体施肥实验 (Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment, FACE) 等。CE 可为研究者提供长期稳定的环境,并使温度条件与 CO<sub>2</sub> 浓度等因素人为组合,重复性好。缺点是光照通常减少,温度升高;昼夜温差减少,光温不能同步;温度升高,风速相对静止。OTCs 的优点是生长环境基本接近自然状态,可自动控制 CO<sub>2</sub> 浓度,并使之与温度的变化同步。如果利用自然植物作为实验对象,就可避免根系受限制和只能研究幼苗等不足,其结果还是很有说服力的。缺陷是温度和光照仍可发生改变,如温度常升高 1~3℃,光线减少 10%~15%,且随着实验的进行光线减少程度也随之增加<sup>[13]</sup>。

FACE 在田间状态下直接通入高浓度的 CO<sub>2</sub>。该方法是美国能源部 Brookhove 研究室的 Hendrey 等设计,由位于亚利桑那州 Phoenix 市的美国农业部水分保持实验室最早应用<sup>[14,15]</sup>。先是在棉花、小麦等农作物上进行实验,目前有人对较大块的森林也进行 FACE 处理<sup>[16]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度通过计算机系统控制。由一圈垂直的管道直接将 CO<sub>2</sub> 通入大田,可获得直径约 23 m 的人工场。其他环境条件如温度、湿度、风速、光照等很少发生改变;另外,植物的生长空间明显增大。虽然维持费用较高<sup>[17]</sup>。但 FACE 可在自然状态下进行 CO<sub>2</sub> 升高对植物影响的实验,其结果有很强的代表性,是另外两种方法不能比拟的。因而,这是目前公认的研究植物对高 CO<sub>2</sub> 浓度响应的最理想的手段之一,已有一些实验结果发表,但尚未见有关呼吸方面的报道。

上述三种实验设施,多是先控制环境后再移栽植物,以草本植物或乔灌木幼苗为主,多为盆栽。为了对自然状态下生长的大乔木进行高 CO<sub>2</sub> 浓度实验, Teskey 等<sup>[18]</sup>对 21 年生火炬松 (*Pinus taeda* Linn.) 用 1.5m×0.5m×0.5m 大型同化箱罩在树冠上进行全天候实验; Barton 等<sup>[19]</sup>在此基础上设计了透明的枝袋 (branch bag), 套在生长枝条上进行高 CO<sub>2</sub> 浓度通气实验。这两种设计可对生长中的天然木本植物进行实验,避免盆栽换土和改变生长环境等缺陷。在对天然草本植物实验中, Morgan<sup>[20]</sup>用挖掘机将实验的草原植物在原地切块 (24cm×24cm×45cm) 后取出,用冷藏车 (2~5℃) 运至 CE 中实验。以避免非气候变化干扰因素的影响。

除上述几种实验设计外,位于美国亚利桑那州的生物圈二号及英国陆地生态研究所设计的太阳穹 (solar dome, 类似于生物圈二号结构,但规模小的多) 等也用于进行 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物影响方面的实验。还值得注意的是, Miglietta 等<sup>[21]</sup>不用任何 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高装置,而选择在自然地质地段 (火山口或温泉附近), 对不同 CO<sub>2</sub> 浓度和温度环境下植物的生理生态习性如光合作用、暗呼吸作用进行了探讨。

CO<sub>2</sub>处理浓度以目前 CO<sub>2</sub>浓度(340~360 μmol/mol)及其加倍浓度(650~700 μmol/mol)对比实验为最多<sup>[22]</sup>;也有在更高浓度上(如 1 000~1 500 μmol/mol)进行。为了探讨特殊指标如酶活性与 CO<sub>2</sub>的关系,甚至用高于 50 000 μmol/mol 的 CO<sub>2</sub>浓度对植物进行处理<sup>[23,24]</sup>,显然这样高的浓度已超过任何大气环流模型(GCMs)所预测的 CO<sub>2</sub>浓度水平。还有一些实验设计非常巧妙,研究者们不仅研究在加倍和更高 CO<sub>2</sub>浓度下暗呼吸作用的变化,还实验了在低 CO<sub>2</sub>浓度下如 160~250 μmol/mol(相当于冰川期至工业革命以前的大气 CO<sub>2</sub>浓度)暗呼吸作用的特点,从而从进化或生态适应机制上探讨暗呼吸作用与 CO<sub>2</sub>浓度之间的关系<sup>[7]</sup>。

### 1.2 呼吸作用的表达方式

呼吸作用的测定结果是以呼吸强度来表示的,表示为单位时间内单位植物部分的氧吸放量或 CO<sub>2</sub>释放量。植物部分有叶、根、茎、果实、种子等,在实际测定中所用的植物单位又可有鲜重、干重、细胞、摩尔 N 等。传统的呼吸作用测定方法为测压法,所用仪器为 Warburg 呼吸计,仅适于较小体积的植物样品,以组织或个体水平的测量为佳。后来发展了气流法,对其中 CO<sub>2</sub>变化量的测定以酸碱滴定法为多。近年来发展了红外 CO<sub>2</sub>气体分析法(或光合作用测定仪法),其中植物叶室(或样品室)又有闭路式及开路式之分,以开路式设计较为合理。

呼吸强度的表示近年来通用 μmol/m<sup>2</sup>·s。但为了特殊研究的需要,以单位植物重量表示呼吸强度仍在用,甚至有些研究者在高 CO<sub>2</sub>浓度实验中为了区别底物对暗呼吸强度的影响,以脱淀粉后的干叶重表示呼吸强度<sup>[7]</sup>;或为了研究在高 CO<sub>2</sub>下植物维持呼吸(maintenance respiration)是否增加,以单位 N 含量表示呼吸强度<sup>[7,35]</sup>。由此可见,在植物暗呼吸作用和 CO<sub>2</sub>浓度的关系研究方面,不同学者采取了不同的实验手段,而且连呼吸强度的表示单位也可能不同,其中一些结论是不可比的。Poorter<sup>[22]</sup>对众多研究者所得的呼吸作用受 CO<sub>2</sub>浓度加倍影响所发生的变化幅度进行统计得出,当以叶重表示时暗呼吸强度减少 14%,而以叶面积表示时却升高 16%。因此,在考虑 CO<sub>2</sub>浓度对暗呼吸作用的影响时,一个很重要的方面就是呼吸作用测定时的表达方式问题。

## 2. CO<sub>2</sub>浓度升高对植物暗呼吸作用的影响

### 2.1 直接影响

2.1.1 胞间 CO<sub>2</sub>浓度的变化 一些学者认为<sup>[1,3,5]</sup>,高 CO<sub>2</sub>浓度对呼吸作用有明显的抑制作用,尤其对于光呼吸。而且 CO<sub>2</sub>浓度过高时,不仅抑制有氧呼吸,对无氧呼吸如酒精发酵也有抑制作用。在贮藏果实、种子、蔬菜等方面就是利用了高 CO<sub>2</sub>浓度对植物呼吸作用产生抑制的这一特点。叶片等器官暗呼吸作用受高 CO<sub>2</sub>浓度的影响是通过胞间 CO<sub>2</sub>浓度的变化而引起的。通常胞间 CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>i</sub>)与大气 CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>a</sub>)之间有密切的关系,C<sub>3</sub>植物 C<sub>i</sub>约占 C<sub>a</sub>的 60%~70%,C<sub>4</sub>植物约占 40%~50%。在黑暗中 C<sub>a</sub>使扩散进入植物中的 CO<sub>2</sub>增多,加上呼吸释放的 CO<sub>2</sub>,造成 C<sub>i</sub>的相应增加。如有人发现当 C<sub>a</sub>从 300 μmol/mol 升高至 600 μmol/mol,即 CO<sub>2</sub>浓度增加 100%时,C<sub>i</sub>可增加 55%<sup>[26,27]</sup>。胞间 CO<sub>2</sub>浓度的增加,一方面引起细胞中 pH 的改变,使一些生化酶活性降低,进而降低暗呼吸作用;另一方面高的胞间 CO<sub>2</sub>(呼吸过程的反应产物)浓度对呼吸作用具负反馈作用;其三,高胞间 CO<sub>2</sub>浓度造成对 O<sub>2</sub>的竞争,从而使胞间 O<sub>2</sub>浓

度降低,对于有氧呼吸来说呼吸作用降低<sup>[28]</sup>。

**2.1.2 酶活性的改变** 高CO<sub>2</sub>浓度还可能对暗呼吸过程中的一部分酶的活性产生影响,使酶活性变钝或失活。如Monning<sup>[24]</sup>发现糖酵解酶在高CO<sub>2</sub>浓度下活性变钝;Kerbel<sup>[23]</sup>发现西洋梨(*Pyrus communis* L.)的成熟果实在高CO<sub>2</sub>浓度下抑制O<sub>2</sub>的吸收,使果糖磷酸激酶及果糖-1,6-二磷酸转移酶失活,而糖酵解酶未发生变化。另外有人发现琥珀酸脱氢酶对高CO<sub>2</sub>浓度非常敏感,易在高CO<sub>2</sub>浓度下变钝或失活。但目前所进行的实验大多在非常高CO<sub>2</sub>浓度(50 000~100 000 μmol/mol)下进行的,多以果树及杂草为实验材料。对大部分C<sub>3</sub>或C<sub>4</sub>植物在加倍CO<sub>2</sub>浓度条件下呼吸酶对CO<sub>2</sub>浓度的反应研究较少,仍需要进行更多的实验才有可能得出一些具体结论。

**2.1.3 CO<sub>2</sub>暗固定的加强** 大部分暗呼吸速率测定,尤其是近些年来发展的红外气体分析仪法,是以单位植物面积单位时间内交换CO<sub>2</sub>气体的量来表示的。暗呼吸速率本身很低,约占光合速率的2%~5%。大部分植物的光合作用速率变化于10~40 μmol/m<sup>2</sup>·s之间,因而暗呼吸速率变化于0.2~2 μmol/m<sup>2</sup>·s之间。对这样低的呼吸速率的测定,很大程度上取决于测定仪器的精确性。如空白测定时,若存在0.5~1 μmol/mol的CO<sub>2</sub>浓度差,仪器即可读出一定的呼吸值(精密的仪器在空白测定时CO<sub>2</sub>严格时应为0 μmol/mol),严重影响测定结果。另外植物本身释放CO<sub>2</sub>的微小变化也会影响测定结果的可靠性。在无光的条件下,单位面积单位时间内植物释放的CO<sub>2</sub>减少,意味着呼吸速率减少。这种情况可在植物于暗中固定CO<sub>2</sub>能力加强的时候出现。如有人发现,在高CO<sub>2</sub>环境下生长的植物,CO<sub>2</sub>暗固定的能力也提高<sup>[29]</sup>,表现出暗呼吸速率降低。如果植物的N同化机制受CO<sub>2</sub>浓度的升高而发生改变,则可能是CO<sub>2</sub>暗固定作用加强引起的。不过也有人认为这种暗中固定CO<sub>2</sub>作用加强并非普遍现象,而由于CO<sub>2</sub>浓度升高引起呼吸作用的抑制却可能是正常的<sup>[30]</sup>。

## 2.2 间接影响

但是上述结论似下的过早。许多生理生态学家在实验中发现的相反结果,促使他们就呼吸作用对高CO<sub>2</sub>浓度的响应方面进行更多的思考。当CO<sub>2</sub>浓度由500 μmol/mol升高至1 000 μmol/mol时,黑麦草(*Lolium perenne* L.)、车前草(*Plantago major* L.)、杨树(*Populus euramericana*)的表观呼吸作用(apparent respiration)均呈增加趋势<sup>[2,8,10-12]</sup>,提高的程度为10%~50%,个别达80%以上<sup>[22]</sup>。作者等在生物圈二号内进行的实验表明\*,加倍CO<sub>2</sub>浓度可使暗呼吸速率提高100%~200%。对于这些植物暗呼吸作用随CO<sub>2</sub>浓度的升高而增加又该如何理解呢?学者们归结为以下间接原因:

**2.2.1 碳水化合物含量增加** 大部分C<sub>3</sub>植物的光合作用随着CO<sub>2</sub>浓度的升高而增加。一些植物的暗呼吸作用随光合产物的提高相应地增加,这种增加与碳水化合物库的大小,即呼吸作用底物的增加有很大关系。在高CO<sub>2</sub>浓度下光合作用增加的后果是植物体内合成了大量非结构碳水化合物(total non-structural carbohydrate, TNC),这些物质暂时不能运输到植物生长的其他部位,或暂时不能转化成植物的其他结构成分,呈游离态存在于细胞中。这样,植物进行呼吸作用的底物量明显增加,造成呼吸作用加强<sup>[31-33]</sup>。这种由于非结构性碳水化合物

\* 蒋高明, Marino C B V. 1997:几种热带雨林植物与荒漠植物暗呼吸作用对高CO<sub>2</sub>浓度的响应. 生态学报(待发表).



增加引起暗呼吸作用增加的程度,可因碳水化合物累积的数量增加而逐步受到限制。当然,植物在呼吸过程中需要消耗大量的ADP,ADP的再生能力会使呼吸作用因底物增加而升高的程度受到限制。不过在P供应充足的多数情况下,ADP的再生能力是不成问题的<sup>[27]</sup>,从而表现出呼吸作用的加强。在研究中若欲确定植物暗呼吸强度的增加是否由底物增加引起,可以用脱淀粉后的植物干重表示呼吸强度。用这种方法处理后,一些研究者发现长期在高CO<sub>2</sub>环境下生长的植物暗呼吸强度的增加与底物含量的增加有很大关系<sup>[31,32]</sup>。如果这种现象被更多的实验证明存在的话,则传统的认为高CO<sub>2</sub>浓度使暗呼吸作用降低的说法就值得怀疑了。

**2.2.2 高CO<sub>2</sub>浓度刺激其他呼吸代谢途径** 植物呼吸作用的代谢途径主要有糖酵解、柠檬酸循环和磷酸己糖支路诸途径。细胞中进行哪一种呼吸途径取决于各种酶的浓度和活性,最终取决于这些酶合成的速度。另外,葡萄糖-6-磷酸沿着什么方向分解,还决定于NAD和NADP的比例。因为糖酵解和柠檬酸循环主要需要NAD,而磷酸己糖支路利用NADP。有人认为高CO<sub>2</sub>浓度有可能使其他代谢途径如磷酸己糖支路途径得到促进<sup>[34]</sup>。这是因为,在高CO<sub>2</sub>浓度下,植物生长加快,所需结构物质增加,植物合成化学物质如脂肪酸和甾醇的反应增多,需要更多的NADPH,这些合成反应使NADP浓度增加,有利于磷酸己糖支路途径。一些资料表明,各种地下贮藏组织(如胡萝卜根等)所释放的CO<sub>2</sub>约25%~50%来自磷酸己糖支路。这种呼吸途径的增强不仅能为一些合成反应提供能量NADPH,而且其中间产物又是重要生命物质的合成原料,如核酸-5-磷酸是核酸的合成原料等。

**2.2.3 植物生长加快引起暗呼吸速率提高** 许多研究发现,在高CO<sub>2</sub>浓度下植物的生长加快,表现为叶面积增加,产量和生物量提高<sup>[3,9,12]</sup>。这样维持植物正常生长发育的呼吸作用相应地提高。植物的呼吸作用分生长呼吸(growth respiration)和维持呼吸两类。前一种是在植物生长过程中发生,后者则是植物为维持正常发育所需能量而进行的呼吸作用。当生长加快时,植物需要更多的能量(如ATP)和更多的碳骨架、酶或其他大分子物质,合成上述重要物质的中间产物及能量的供应都必须通过呼吸作用来实现,因而暗呼吸作用在高CO<sub>2</sub>浓度下表现为升高。Poorter<sup>[12]</sup>发现在幼小器官中暗呼吸作用随CO<sub>2</sub>浓度升高的程度明显,而在老的器官中不明显。植物的维持呼吸主要发生在成熟的器官中,与底物水平无关,仅与在维持生长过程中ATP利用的程度等有关。Ryan<sup>[35]</sup>发现欧洲赤松(*Pinus sylvestris* Linn.)暗呼吸速率与样品重之间呈极弱相关( $r=0.11$ ),与叶面积呈弱相关( $r=0.58$ ),而与叶片含N量极相关( $r=0.83$ )。即说明植物的维持呼吸随着结构物质的增加而增加。植物暗呼吸消耗光合产物以构建新的组织及维持已有组织的生长发育,一些植物可消耗光合同化量的10%~20%,甚至50%<sup>[36]</sup>。在高CO<sub>2</sub>浓度下,植物需要的构建物质越多,意味着维持呼吸的强度越高。Thomas<sup>[37]</sup>也发现大豆(*Glycine max* (Linn.) Merr.)暗呼吸作用在高CO<sub>2</sub>浓度下表现出升高,其升高也是由于维持呼吸的加强而引起的。

但是生长加快与呼吸提高也有不一致的时候。这是因为,虽然高CO<sub>2</sub>浓度可使植物的总干物质量增加,但结构组织的增加并不与总干物质量成正比例,而只有结构组织的增加才需要呼吸作用的加强而维持植物的生长和发育。因此有意义的呼吸测定,是以结构物质(如蛋白质或蛋白N)为基础的,这种测定的结果还可区分由CO<sub>2</sub>浓度升高带来的呼吸作用加强,是来自呼吸的底物水平还是来自结构水平的改变<sup>[35,37,38]</sup>。

### 3. 结 语

总之,目前关于植物暗呼吸作用对 CO<sub>2</sub>浓度升高的反应尚不能象光合作用那样得出相对明确的结论,这不仅因不同研究者使用研究方法、呼吸作用表示单位的不同而异,不同地理起源和光合碳同化途径的植物反应也不同,即便是同类植物也可能有不同的响应。学者们在解释他们的研究发现时找出了许多理由,其中以直接原因和间接原因为代表。关于暗呼吸作用对 CO<sub>2</sub>浓度升高的响应结论的确定,仍需要进行更多的模拟实验尤其是严格的控制条件实验后,才能逐步明朗。

### 参 考 文 献

- 1 Begg J E, Jarvis P G. Photosynthesis in Townsville lucerne (*Stylosanthes humilis* H. B. K.). *Agricultural Meteorology*, 1968, 5: 91~109.
- 2 Gifford R M, Lambers H, Morson J I L. Respiration of crop species under CO<sub>2</sub> enrichment. *Physiologia Plantarum*, 1985, 63: 351~356.
- 3 Holmgren P, Jarvis P G. Carbon dioxide efflux from leaves in light and darkness. *Physiologia Plantarum*, 1967, 20: 1045~1051.
- 4 Idso S B, Kimball B A. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on photosynthetic, respiration, and growth of source orange trees. *Plant Physiology*, 1992, 99: 341~343.
- 5 Reuveni J, Gale J. The effect of high leaves of carbon dioxide on dark respiration and growth of plants. *Plant Cell and Environment*, 1985, 8: 623~638.
- 6 Spencer W, Bowes G. Photosynthesis and growth of water hyacinth under CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Physiology*, 1986, 82: 528~533.
- 7 Baker J T, Laugel F, Boote K J *et al.* Effect of daytime carbon dioxide concentration on dark respiration in rice. *Plant Cell and Environment*, 1992, 15: 231~239.
- 8 Bunce J A. Short- and long-term inhibition of respiratory carbon dioxide efflux by elevated carbon dioxide. *Annals of Botany*, 1990, 65: 637~642.
- 9 Gaudillere J-P, Mousseau M. Short term effect of CO<sub>2</sub> enrichment on leaf development and gas exchange of young poplars (*Populus euramericana* CV 1214). *Acta Oecologia*, 1989, 10: 95~105.
- 10 Hrubec T C, Robinson J M, Donaldson R P. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and carbohydrate content on the dark respiration of soybeans. *Plant Physiology*, 1985, 79: 684~689.
- 11 Nijs I, Impen I, Behaeghe T. Leaf and canopy responses of *Lolium perenne* to long-term elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Planta*, 1989, 177: 312~320.
- 12 Poorter H, Pot S, Lambers H. The effect of an elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on growth, photosynthesis and respiration of *Plantago major*. *Physiologia Plantarum*, 1988, 73: 553~559.
- 13 Janous D, Dvorak V S, Oplustilova M *et al.* Chamber effects and responses of trees in the experiment using open top chambers. *Journal of Plant Physiology*, 1996, 148: 332~338.
- 14 Hendrey G R, Lipfert F W, Kimball B A *et al.* Free air carbon dioxide enrichment (FACE) facility development. II Field tests at Yazoo City, MS, 1987. Report 046, US Department of Energy, Carbon dioxide Research Division, Office of Energy Research, Washington DC. 1988.
- 15 Hendrey G R, Lewin K F, Nagy J. Free air carbon dioxide enrichment: development, progress, results. *Vegetatio*, 1993, 104/105: 17~31.

- 16 Culotta E. Will plants profit from high CO<sub>2</sub>? Science, 1995, 268: 654~656.
- 17 Kimball B A. Cost comparisons among Free-Air CO<sub>2</sub> Environment, Open-Top Chamber, and Sunlit Controlled-Environment Chamber methods of CO<sub>2</sub> exposure. Critical Reviews in Plant Sciences, 1992, 11: 265~270.
- 18 Teskey R D. A field study of the effects of elevated CO<sub>2</sub> on carbon assimilation, stomatal conductance and leaf and branch growth of *Pinus taeda* trees. Plant Cell and Environment, 1995, 18: 565~573.
- 19 Barton C V M, Lee H S J, Jarvis P G. A branch bag and CO<sub>2</sub> control system for long-term CO<sub>2</sub> enrichment of mature sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.]. Plant Cell and Environment, 1993, 16: 1139~1148.
- 20 Morgan J A, Hunt H W, Monz C A *et al.* Consequences of growth at two carbon dioxide concentrations and two temperatures for leaf gas exchange in *Pascopyrum smithii* (C<sub>3</sub>) and *Bouteloua gracilis* (C<sub>4</sub>). Plant Cell and Environment, 1994, 17: 1023~1033.
- 21 Miglietta F, Raschi A, Resti R *et al.* Growth and onto-morphogenesis of soybean (*Glycine max* Merrill) in an open, naturally CO<sub>2</sub>-enriched environment. Plant Cell and Environment, 1993, 16: 909~918.
- 22 Poorter H, Gifford R M, Kriedemann P E *et al.* A quantitation analysis of dark respiration and carbon content as factors in the growth response of plants to elevated CO<sub>2</sub>. Australian Journal of Botany, 1992, 40: 501~513.
- 23 Kerbel E L, Kader A A, Romani R J. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on glycolysis in intact Bartlett pear fruit. Plant Physiology, 1988, 86: 1205~1209.
- 24 Monning A. Studies on the reaction of Krebs cycle enzymes from apple tissue (c.v. Cox orange) to increased levels of CO<sub>2</sub>. Acta Horticulturae, 1983, 138: 113~119.
- 25 Grange R I, Andrews J. Respiration and growth of tomato fruit. Plant Cell and Environment, 1995, 18: 925~930.
- 26 Raghavendra A S, Vani T. Respiration in guard cells: pattern and possible role in stomatal function. Journal of Plant Physiology, 1989, 135: 3~8.
- 27 Shaish A, Roth-Bejerano N, Itai C. The response of stomata to CO<sub>2</sub> relates to its effects on respiration and ATP level. Physiologia Plantarum, 1989, 76: 107~111.
- 28 Amther J S. Respiration in a future higher-CO<sub>2</sub> world. Plant Cell and Environment, 1991, 14: 13~20.
- 29 Hammel K E, Cornwell K L, Bassham J A. Stimulation of dark CO<sub>2</sub> fixation by ammonia in isolated mesophyll cells of *Papaver somniferum* L. Plant and Cell Physiology, 1979, 20: 1523~1529.
- 30 Gale J. Evidence for essential maintenance respiration of leaves of *Xanthium strumarium* at high temperature. Journal of Experimental Botany, 1982, 33: 471~476.
- 31 Azcon-Bieto J, Osmond C B. Relationship between photosynthesis and respiration: The effect of carbohydrate status on the rate of CO<sub>2</sub> production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves. Plant Physiology, 1983, 71: 574~581.
- 32 Farrar J F. The respiratory source of CO<sub>2</sub>. Plant Cell and Environment, 1985, 8: 427~438.
- 33 Norby R J, O'Neill E G, Luxmoore R J. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient-poor soil. Plant Physiology, 1986, 82: 83~89.
- 34 Lamber H. Respiration in intact plants and tissues: its regulation and dependence on environmental factors, metabolism and invaded organisms. In: Douce R & Day D A ed. Encyclopedia of Plant Physiology, Berlin: Springer-Verlag, 1985, 418~473.
- 35 Ryan M G. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content. Plant Cell and Environment, 1995, 18: 765~772.
- 36 Kira T. Primary production of forest. In: Cooper J P ed. Photosynthesis and Productivity in Different Environments. Cambridge: Cambridge University Press, 1975. 5~54.
- 37 Thomas R B, Griffin K L. Direct and indirect effects of atmospheric carbon dioxide environment on leaf respiration of *Glycine max* (L.) Merr. Plant Physiology, 1994, 103: 355~361.
- 38 Wullschlegel S D, Norby R J, Cunderson C A. Growth and maintenance respiration in leaves of *Liriodendron tulipifera* L. exposed to long-term carbon dioxide enrichment in the field. New Phytologist, 1992, 121: 515~523.

(责任编辑:许定发)