

## \* 专题评述 \*

## 陆生植物对全球变化的适应性研究进展\*

许振柱 周广胜\*\*

中国科学院植物研究所植被数量生态学重点研究实验室, 北京 100093

**摘要** 全球变化的过程正在加剧, 影响植物的生态因子也将发生不同程度的变化. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高、温度升高、降水格局的变化及由于臭氧层变薄而引起的紫外线 B 辐射增强等已经严重地影响了植物的生理生态过程. 从不同方面, 特别是从植物对关键生态因子变化的生理生态适应机制和它们间的交互作用等方面, 评述了国内外近年来的研究进展, 提出了未来全球变化背景下植物对全球变化的适应性研究需重视的方面.

**关键词** 陆生植物 全球变化 关键生态因子 适应性 CO<sub>2</sub> 浓度 光合下调 水分利用效率

全球变化是指由于自然和人为因素造成的全球性环境变化, 主要包括气候变化、大气组成变化, 如 CO<sub>2</sub> 浓度及其他温室气体的变化, 以及由于人口、经济、技术和社会的压力引起土地利用的变化 3 个方面. 全球变化不仅通过气候变化对植被产生影响, 而且通过作用于 CO<sub>2</sub> (植物光合作用的原料) 直接影响植物的不同层次. 因此, 了解植物对于全球变化响应与适应的机理是建立植物对全球变化的响应模型及制定对应策略的关键.

据估计, 到 2060 年 CO<sub>2</sub> 的摩尔分数  $x$  将增至  $5.55 \times 10^{-4}$ , 从而引起全球不同区域温度的剧烈升高或变化<sup>[1,2]</sup>; 降水格局亦将发生变化, 导致不同地区的水资源增加或减少, 变幅约 10%<sup>[3]</sup>. 降水量的增加并不意味着干旱化趋势的减缓, 因为温度的增加使得潜在蒸散增加, 从而使得干旱程度增加, 一些地区将变得更加干燥<sup>[4]</sup>. 例如, 在温度增加 2~4℃, 降水增加 20% 时, 我国西部的草原和青藏高原地带的沙漠化趋势加强<sup>[5,6]</sup>. 全球变化还使大气平流层中存在的阻挡太阳强烈紫外辐射的臭氧层变薄, 从而使地面的植物处于较强的紫外辐射 (UV-B, 280~315 nm) 之下<sup>[7]</sup>. CO<sub>2</sub>、温度、降水和光照是植物生长的重要生理生态因子, 它们单独或

复合的变化必将引起植物从分子到植被区域类型等不同尺度的变化. 这种变化包含植物对全球变化的响应及其适应对策. 近年来, 这方面的工作已经成为植物学家、生态学家等的研究热点.

本文试图对近年来植物对全球变化适应性研究的成果进行综合分析和归类, 以了解植物对全球变化的适应机理, 增加对全球变化的理解; 同时, 亦为进一步深入研究提供思路.

## 1 植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应与适应

### 1.1 “光合下调”

一般认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高使叶片的光合速率升高. 但对于不同的物种、不同的生态环境条件等所测得的增加幅度不一. Curtis<sup>[8]</sup>用整合分析的方法总结了 38 项研究结果后得出, CO<sub>2</sub> 浓度倍增后叶片的光合增加 50%. 郑凤英等<sup>[9]</sup>用同样的方法对近年来的 84 篇有关文献进行分析指出, CO<sub>2</sub> 浓度倍增将使植物叶片的光合速率增加 40.36%. CO<sub>2</sub> 浓度增加的初始阶段使植物的光合速率显著增加, 而后随着时间的延长, 其增加速率有下调的趋势, 这就是所谓的“光合下调”现象. 其原因可能是植物对于变化了的环境适应的结果, 其生理代谢的原因可

2002-07-25 收稿, 2002-09-11 收修改稿

\* 国家重大基础研究发展规划 (G1999043407)、中国科学院知识创新工程 (KSCX2-1-07) 及国家自然科学基金 (批准号: 49905005、39730110) 资助

\*\* 联系人, E-mail: zhoughs@public2.bta.net.cn

能是由于激发后产生的大量碳水化合物来不及外运,由此引起的反馈限制了光合速率的进一步提高,并与氮素的供应,特别是与进行碳固定的关键酶的变化有关.例如,在高 $\text{CO}_2$ 浓度条件下,小麦(*Triticum aestivum* L.)叶片的光合速率在中午随1,5二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)含量和活性的降低而下降<sup>[10]</sup>.也有研究表明,在长时间高 $\text{CO}_2$ 浓度条件下百合(*Lilium dauricum* Ker-Gawl)叶片并没有出现“光合下调”的现象,可能是由于百合地下部分母球和新生子球及时转化和储藏了过多的同化产物,从而部分消除了叶片过多同化物积累而引起的光合产物反馈抑制作用<sup>[11]</sup>.这说明 $\text{CO}_2$ 浓度升高后具有短时间的激发效应,特别是光合的应急反应较为明显<sup>[12]</sup>.

植物叶片气孔导度对 $\text{CO}_2$ 浓度的响应可分为直接响应和驯化响应(acclimatory response),两者呈显著负相关. Bunce<sup>[13]</sup>以冬小麦(*Triticum aestivum* L.)、大麦(*Hordeum vulgare* L.)、马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)和高粱(*Sorghum bicolor* L.)4种作物为材料的研究结果表明,在 $\text{CO}_2$ 倍增条件下所有物种叶片的气孔导度显著下降.在一定的温度条件下, $\text{CO}_2$ 浓度升高所引起的气孔导度的降低主要是由叶片与大气的水汽压作用的结果.气孔导度越高,由 $\text{CO}_2$ 浓度升高造成的对气孔导度的直接影响就越小.

气孔导度与光合速率下调的关系,因不同的物种而存在较大差异.对于大麦,光合下调与气孔导度的适应降低无关,但对于小麦和马铃薯,光合速率下调的主要原因之一是由于气孔导度适应性降低引起的.对于高粱虽有气孔导度适应的降低现象发生,但它并无“光合下调”的现象发生.除大麦以外,其他植物气孔导度的直接效应所占的比例均较少<sup>[13,14]</sup>.可见,“光合下调”现象与气孔导度适应性降低的相关性与物种有关,也与植物经受高 $\text{CO}_2$ 浓度的时间及所处的温度条件有关.

## 1.2 根系及其环境

Zerihun等<sup>[15]</sup>对 $\text{CO}_2$ 浓度升高条件下不同温带森林品种氮吸收动力学的研究表明, $\text{CO}_2$ 浓度升高引起的根对 $\text{NH}_4^+$ 吸收能力的变化,不同品种差异较大,使得一品种提高215%,而使得另一品种则下降40%;而 $\text{CO}_2$ 浓度升高对大多数品种的 $\text{NO}_3^-$ 吸收能力影响较小.植物对 $\text{NH}_4^+$ 的吸收能力与其

相对生长速率呈正相关,但相对生长速率的变化并不能解释 $\text{CO}_2$ 浓度对 $\text{NO}_3^-$ 吸收能力的影响.不同品种对于 $\text{CO}_2$ 浓度升高引起养分吸收能力的差异存在竞争互作和群体效应.一些研究表明 $\text{CO}_2$ 浓度升高可提高植物的根冠比<sup>[16]</sup>,但也有的报道指出对植物根生物量和根冠比的影响不大,即使根冠比增加,其增加的幅度也很小<sup>[16,17]</sup>.郭建平等<sup>[18]</sup>对杨柴(*Hedysarum mongolicum* Turcz.)根冠比的研究表明, $\text{CO}_2$ 的倍增效应与其所处的土壤水分条件有关.当水分条件适宜时,根冠比下降15.35%;轻度干旱时则增加了13.87%;而严重干旱时则又下降了16.66%.由此可见, $\text{CO}_2$ 浓度升高对根冠比的影响还与其他环境因子有关.

$\text{CO}_2$ 浓度升高对白杨(*Populus tremuloides* Michaux)叶片凋落物的非结构性碳水化合物、氮及丹宁的含量无显著影响,对凋落物化学组分的分解影响亦不明显<sup>[19,20]</sup>.与白杨不同,在农作物和其他一些木本植物则随着 $\text{CO}_2$ 浓度的升高而改变<sup>[21-24]</sup>.这一问题还有待进一步提供证据来寻求答案<sup>[25]</sup>.

土壤根际微生物与环境条件的变化已成为研究的热点.全球变化对根际微生物影响的研究业已引起人们的重视. $\text{CO}_2$ 浓度升高影响了土壤微生物的活动,一般认为不利于凋落物的降解,但 $\text{CO}_2$ 浓度升高造成的非结构碳水化合物的增加有促进降解的作用<sup>[26]</sup>.最近Frederiksen等<sup>[27]</sup>的研究表明, $\text{CO}_2$ 浓度升高使小麦的无灰分干物重由原来的84%升高至93%,而氮的分数则从原来0.43%降为0.34%.在高浓度 $\text{CO}_2$ 环境生长过的麦草干物质的降解速率远远小于生长在正常环境里的,而且埋在不同类型田地里麦草的降解速率存在较大差异.埋在休闲地里的要比埋在麦田里的慢,埋下麦草的有机物含量与其氮素的含量呈负相关.降解5个月后,高 $\text{CO}_2$ 浓度处理菌丝体生物量显著降低,而且在休闲地里的降低幅度更大.高浓度 $\text{CO}_2$ 处理的土壤微生物活力和更新换代速度低于正常 $\text{CO}_2$ 浓度处理的.总之,高 $\text{CO}_2$ 浓度处理下,麦草的降解速率下降,但与不同的作物、不同的农艺措施和不同土地利用方式的变化影响相比则较小. $\text{CO}_2$ 浓度升高对土壤微生物活动影响的结果仍有争议<sup>[28]</sup>.

## 2 植物对水分变化的响应与适应

未来全球变化所引起的降水格局变化无疑将对植物的各种生命代谢过程造成巨大影响,一些地方

将变得更加干旱,而另一些地方则将变得更加湿润,造成旱害与涝害的频繁交替发生.气候变暖已经引起了中国干旱区水文过程的根本性变化,例如塔里木河和黑河等内陆河的断流及流域生态环境的恶化,直接威胁干旱区经济社会可持续发展的生态学基础<sup>[29]</sup>.另一方面,世界人口还在持续增加,对粮食的需求也将增加,而有限的水资源随着社会经济的发展将变得越来越匮乏<sup>[30,31]</sup>.如何科学地利用好水资源,不仅是干旱半干旱区发展战略的需要,也是其他地区,如湿润和半湿润地区,所面临的严峻课题.

近年来已经开始了大量的植物对干旱胁迫响应的研究,但对于植物群体/群落、生态系统乃至景观的区域尺度的研究和论述甚少,特别是基于全球变化层面上的植物与水分关系这个新思路的研究则更是寥寥无几.在植物的抗旱机理层面上,诸多研究者已就抗旱应急蛋白、渗透调节物质的种类和各自的贡献、气体交换的过程、气孔的限制作用以及水分胁迫信号的传导问题等方面展开了大量的研究,取得了一些进展<sup>[32]</sup>.

陈宜瑜等<sup>[33]</sup>评述了与农业相关的水问题研究进展,指出青杨(*Populus cathayana* Rehd)的蒸腾速率主要受气孔导度和近叶面空气相对湿度的调控,降雨前的蒸腾速率日进程曲线呈双峰型,而雨后则呈单峰曲线型.不同物种的蒸腾强度有别,旱季蒸腾作用的大小直接影响叶温的高低及其叶子的萎蔫与脱落.对晋西南黄土区刺槐(*Sophora viciifolia* Hance)和油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)林耗水规律的分析表明,林木的蒸腾量为55.7%~60.2%,土面蒸发量为13.2%~22.8%,林冠截留量为17.0%~28.8%;而且不同林地类型的年蒸散量存在较大差异.全球变化造成土壤水分和地下水埋深的变化亦将对植被造成一定影响.张宏<sup>[34]</sup>的研究指出,极端干旱气候条件下,盐化草甸植被的净初级生产力对全球变化的响应程度与地下水埋深密切相关,地下水埋深越大,对全球变化的响应越明显.肖春旺和周广胜<sup>[35,36]</sup>用降水模拟的方法研究了中国北部沙区毛乌素沙地主要优势植物对不同降水量的响应,指出不同的施水量显著影响叶片的气体交换过程,随着施水量的减少,净光合速率、胞间CO<sub>2</sub>浓度、蒸腾速率、气孔导度、光系统II的最大荧光、可变荧光、最大荧光比和最大光化学效率降低,而根冠比增加.土壤水分的变化还影响植物的生长发育进程,干旱胁迫将导致植物生育期缩短,

干物质积累减慢,而复水后存在补偿作用.陈晓远等<sup>[37]</sup>对冬小麦的研究表明,缺水对作物生长造成的滞后效应在复水后成为作物进行快速生长的驱动因素,形成它们之间的反馈调节机制.这是植物对水分变化的一种适应机制.

### 3 植物对温度升高的响应与适应

#### 3.1 高温环境下的生理生态适应

在高温下,光合作用被严重抑制,净光合速率明显下降.高温的损伤作用表现在破坏光系统II,使光系统II的量子产率 $F_v/F_m$ 降低,而使初始荧光 $F_0$ 升高.植物还通过释放较低的异戊二烯在内部机制上调整生化合成速率以免受高温的损伤<sup>[38]</sup>.不同的物种对高温的适应性不同.夏季的测定结果表明,沙地灌木杨柴和油蒿(*Artemisia ordosica* Kraschen)比沙柳(*Salix cheilophila* Schneid)在高温下具有较高的光合速率,而且沙柳的光系统II受到了严重的抑制,而杨柴和油蒿未受到影响,表明深根系杨柴和油蒿比人工插条栽植的沙柳更适于在高温干旱的环境下生长<sup>[39]</sup>.增温对柠条的幼苗生长影响不显著,而对油蒿幼苗的生长影响显著,说明物种之间存在对温度变化适应的差异性<sup>[40]</sup>.高温高湿有利于水稻(*Oryza sativa* L.)花丝的迅速延长,促进花期相遇,增加保护性酶的活性,增强不育系的代谢功能,是对高温高湿的一种适应性对策<sup>[41]</sup>.冯玉龙等<sup>[42]</sup>应用模糊数学中隶属函数的方法对不同根温时番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill)叶片的多种水分参数进行了综合分析,指出高温时番茄通过渗透调节和降低细胞壁弹性模量而保持压力势,对高温引起的水分胁迫做出适应性反应.杨景峰等<sup>[43]</sup>指出高温低湿通过增加膜脂肪酸的饱和度而增加冬小麦的适应能力.温度升高缩短了小麦的生育期,导致减产<sup>[44]</sup>.灌浆期间的高温胁迫改变了正常的库源关系,使源和库的活性都显著降低,加速了小麦叶片的膜过氧化水平,造成了膜伤害<sup>[45]</sup>.冬小麦生育期间的昼夜温差能提高净光合速率<sup>[46]</sup>,但适应较大温差的冬小麦品种的光合速率并没有增加,其适应性主要表现为叶面积的增大、叶片寿命的延长及叶片夜间呼吸强度的减少<sup>[47]</sup>.

#### 3.2 温度升高与水分利用率

一般认为,随着叶片温度的升高,气孔关闭、叶肉细胞的胞间CO<sub>2</sub>浓度 $C_i$ 升高,从而提高叶片

的水分利用率(WUE). 但有资料表明, 棉花(*Gossypium hirsutum* L.)叶片在30℃、水汽压亏缺(VPD)为3 kPa时的WUE为3.5 mmol CO<sub>2</sub>/mol H<sub>2</sub>O, 而当温度升至40℃和VPD为6 kPa的条件下, WUE仅为0.8 mmol CO<sub>2</sub>/mol H<sub>2</sub>O. 前者是后者的4倍多, 而后者的VPD是前者的两倍, 说明在高温下导致的WUE降低, 气孔变化(关闭)起了一半的作用<sup>[48]</sup>. 不同的基因型也表现出不同的适应性. Quisenberry等<sup>[49]</sup>指出保水性能良好的基因型在热环境下能积累较多的干物质, 从而对提高WUE有利, 当然对于高温的适应是有一定限度的. 但有研究表明, 气孔导度在高温下升高, 不论在何种水分条件下都是如此, 尤其是在干旱条件下, 有使气孔导度增加的趋势<sup>[49]</sup>. 因此未来CO<sub>2</sub>浓度倍增等引发的温室效应将影响到植物的水分利用率. 进一步从不同层次上澄清水分驱动下的温度对植物水分利用率的影响是十分必要的.

### 3.3 温度升高与土壤呼吸

陆地生态系统中土壤和植物的根是重要的碳汇<sup>[50]</sup>. 在全球变化的背景下土壤呼吸将增加, 从而进一步引起全球变暖<sup>[51,52]</sup>. 但最近的研究结果表明, 土壤碳汇并没有增加, 只是与温度的变化有关, 较高温度通过对土壤有机物的分解作用促进土壤碳的释放, 并将导致森林生态系统生产力增加<sup>[53,54]</sup>. 而最近又有研究指出, 土壤有机碳的分解并不随年均温的变化而变化<sup>[55]</sup>. Janssens等<sup>[56]</sup>对18种森林生态系统的研究结果表明, 年土壤呼吸和生态系统总呼吸与年平均温度无相关性, 而与生产力的关系较大. 可见, 在生态系统的尺度上, 温度, 特别是年均温对土壤碳的影响与其生产力的有关, 随不同的植被类型、植被生产力的大小等各种因子的不同而不同, 对此需要展开进一步比较分析, 辨明各种影响因子的作用和地位.

## 4 植物对 UV-B 的响应与适应

达到地面的紫外线辐射(UV-B, 280~315 nm)的光量子能量可被平流层中的臭氧分子有效地吸收, 从而减弱达到地球表面的UV-B辐射强度, 减轻对地面植被的影响. 在全球变化的过程中, 北半球中纬度地区的臭氧每10年就耗损2%~3%, 而在南半球阿根廷的Tierra del Fuego在1978年9月至1998年9月的20年间减少了10%~13%. 臭氧的减少导致了UV-B辐射的增强, 将对整个生物系

统造成有害的影响<sup>[57~59]</sup>. UV-B辐射的增强明显抑制植物的光合能力和生产力, 引起细胞膜脂质过氧化、蛋白质的降解以及DNA的损伤等, 并且可以改变植株对不同氮源的吸收利用方式, 引起碳氮代谢和酸碱调节的变化. UV-B辐射通过降低叶氮在Rubisco和生物力能学组分的分配系数而使叶片的光合速率下降<sup>[60]</sup>. 不同物种对UV-B辐射增加的适应方式和强度不同. 师生波等<sup>[61]</sup>在模拟平流层中臭氧约破坏5%时导致的近地面太阳UV-B辐射增强对高寒矮嵩草草甸优势植物麻花苧(*Gentiana straminea* Maxim)的影响表明, UV-B辐射增强并不出现伤害现象, 相反出现了一些适应性的变化, 可明显地提高叶片厚度, 限制辐射后引起的光合色素的光降解, 改善光合性能. 一些研究则指出植物对UV-B增加的适应机理可能是其叶片的表皮增厚, 设法减少了其到达叶肉细胞的强度, 从而减轻危害<sup>[62]</sup>.

Rousseaux等<sup>[59]</sup>对两种灌木的研究表明, UV-B减少15%~20%后使它们的茎和叶面积显著增加, 并且使叶片上的食草昆虫增加了25%~75%. 由此推测, UV-B增加后必定影响到灌木生态系统的功能, 尤其是限制某些物种的生长及其植物与昆虫间的相互关系.

UV-B辐射增强对生态系统影响的研究大多集中在研究UV-B对土壤分解或光降解过程的影响及其与生态环境的相互作用上. 植物生长期间UV-B辐射增强对土壤中的叶片凋落物影响的研究结果不一. 有的认为降低了它的分解速率<sup>[63]</sup>, 有的则认为相反<sup>[64]</sup>. 最近, 对较长期分解过程的研究表明, 在臭氧约破坏18%时的UV-B辐射能使*Quercus robur* L.的叶片在土壤中的干物重损失17%, 但这个过程需要4年以上的时问<sup>[7]</sup>; Cybulski等<sup>[65]</sup>指出, *Pinus taeda* L.幼苗的针叶若暴露在UV-B强辐射下, 其降解速率大为提高. 当臭氧层减少25%时引起的UV-B辐射增加能使春小麦叶片的有机碳降解速率提高<sup>[66]</sup>, 其原因尚不明确, 估计与增加了凋落物的养分, 特别是与氮和磷素的周转速度有关<sup>[64]</sup>. 因此, UV-B辐射增强后能改变土壤中的碳储量, 从而影响陆地生态系统的碳循环.

## 5 植物对干旱和高CO<sub>2</sub>浓度交互作用的响应与适应

### 5.1 水分利用率

CO<sub>2</sub>浓度增加对植物根系的水分传导能力没有

影响<sup>[67]</sup>, 但由于叶片气孔导度降低, 减少了蒸腾量, 改善了植株的水分状况, 有利于提高植物水分利用率<sup>[68]</sup>. 在干旱条件下, CO<sub>2</sub> 浓度升高对光合的影响主要表现为气孔限制. 在良好的水分条件下则既有气孔限制因素又有非气孔的限制因素<sup>[69,70]</sup>. 在高 CO<sub>2</sub> 浓度下, 干旱胁迫造成的蚕豆 (*Vicia faba* L.) 叶片中的膜过氧化物丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 的增加幅度显著低于当今 CO<sub>2</sub> 浓度的增加幅度, 表明高 CO<sub>2</sub> 浓度对于干旱所造成的氧化损伤具有一定的改善作用<sup>[71]</sup>. 陈雄等<sup>[72]</sup> 的研究表明, CO<sub>2</sub> 浓度倍增后使防止膜过氧化的一系列酶超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 和过氧化氢酶 (catalase, COD) 的活性增加, 明显提高了冬小麦叶片的抗氧化保护能力. 因此, CO<sub>2</sub> 浓度升高后对植物的抗旱性是有利的. 但亦有研究指出, 提高 CO<sub>2</sub> 压力后蒸腾强度和光合速率对水分亏损的响应并没有改变. 以春小麦 (*Triticum aestivum* L.) 为材料的研究结果表明, 干旱使地上生物量和籽粒产量分别降低 15% 和 19%, 而提高 CO<sub>2</sub> 分压则分别增加 24% 和 29%, 两者之间并无交互作用; 在干旱条件下 CO<sub>2</sub> 分压的提高只轻微地降低蒸腾速率, 而冠层光合速率仍受到较大的激发, 而使单位蒸腾水量的净生长提高 21%, 大幅度地提高了水分利用率<sup>[73]</sup>, 使小麦叶片的水分利用率 (由净光合速率与蒸腾速率的比率 ( $P_n/E$ ) 计算而得) 提高了 2.6 倍<sup>[72]</sup>.

针对以往的研究多停留在叶片水平的缺陷, Hui 等<sup>[74]</sup> 利用大型植物生长箱 (EcoCELLs) 的研究表明, 高 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $x = 7.46 \times 10^{-4}$ ) 条件下向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 发育盛期的日冠层碳通量和水汽通量要比正常 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $x = 3.99 \times 10^{-4}$ ) 条件下分别增加 53% 和 11%, 辐射利用率和水分利用率亦分别增加 54% 和 26%; 而 CO<sub>2</sub> 浓度倍增条件下叶片的水分利用率将倍增或甚至更多<sup>[72,75]</sup>. 这表明叶片与冠层尺度的适应性存在着较大差异. 已有研究<sup>[74]</sup> 证实高 CO<sub>2</sub> 浓度环境条件下植物冠层对 CO<sub>2</sub> 和水分消耗的愈多, 对两者的利用率就愈高, 这与正常 CO<sub>2</sub> 浓度环境条件下的情景不同.

## 5.2 土壤团粒持水性

CO<sub>2</sub> 浓度升高增加了高粱田里土壤团粒的持水稳定性, 增加幅度与水分的供应有关, 正常供水和限量供水将分别增加 40% 和 20%. 在高 CO<sub>2</sub> 浓度和

限量供水条件下, 土壤灌木菌根体的数量增加 3 倍, 说明该菌在全球变化情景下在调节土壤水分状况方面扮演了重要角色<sup>[76,77]</sup>. 因此, 全球变化对于保持陆地生态系统, 特别是农业生态系统土壤团粒结构, 维持水稳定性, 进而防止土壤的侵蚀是有益的<sup>[78]</sup>.

## 6 植物对高温、干旱和高 CO<sub>2</sub> 浓度协同作用的响应与适应

Hamerlynck 等<sup>[69]</sup> 研究了沙漠灌木 *Larrea tridentate* [DC] Cov. 幼苗在 3 个 CO<sub>2</sub> 浓度梯度、2 个水分处理对不同高温时间长度的响应与适应机制. 指出中午期间供水良好, 幼苗的水势无显著变化, 但在干旱处理的 CO<sub>2</sub> 浓度升高可提高因干旱胁迫所造成的水势降低, 说明高 CO<sub>2</sub> 浓度能缓解干旱的胁迫作用, 增加植物的抗旱性; CO<sub>2</sub> 浓度、干旱和高温胁迫时间对净光合速率和叶片的气孔导度的影响存在着显著的互作效应. 研究还表明, 气孔导度在高温下升高, 不论在不同的水分或 CO<sub>2</sub> 浓度条件下都是如此, 尤其是在干旱条件下, 高温有使气孔导度增加的趋势. 在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增的条件下, 高温降低了由于 CO<sub>2</sub> 增加而引起的生物量的增加幅度, 对于干物质的积累具有负效应, 减弱了植物生产力的增强<sup>[12,69]</sup>, 而干旱则由于减少了碳水化合物的积累反馈于光合作用的过程而阻止了这个下调的过程<sup>[67,79]</sup>, 进一步说明了高 CO<sub>2</sub> 浓度有利于提高植物对干旱的适应能力. 在高温胁迫、水分条件良好时, 羧化效率随 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而降低, 但在干旱胁迫的条件下却随 CO<sub>2</sub> 浓度的增加而增加, 干旱使未经高温胁迫的光化学效率大幅度降低, 而随 CO<sub>2</sub> 浓度的升高其降低幅度明显减少, 亦表明 CO<sub>2</sub> 浓度升高对干旱胁迫的缓解作用. CO<sub>2</sub> 浓度升高将改变叶肉细胞的热耗散过程, 减少常绿阔叶木本植物的光能排解, 也为其制造较多的光合产物提供了有力的证据<sup>[80]</sup>, 并且在干旱和高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下较大地增大了高温解除后的光系统 II 的光化学效率 ( $F_v/F_m$ ), 因此植物在高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下经高温锻炼后对干旱更具适应性<sup>[69]</sup>.

## 7 生态系统的生产力对全球变化的响应与适应

基于预测未来气候变化的大气环流模式 (GCMs), Dhakhwa 等<sup>[81]</sup> 利用作物评估模型

(CERES)和侵蚀/生产力影响计算模型(CPIC)分别评估了气候变化对玉米(*Zea mays* L.)经济产量和生物产量的影响,指出当昼夜温度的升高幅度恒定时,仅气候变化直接影响将导致玉米产量和地上总生物量的持续损失,而在升温变幅波动下由于气候变化导致的降低幅度要比温度变幅较恒定的低.当只考虑CO<sub>2</sub>倍增时,利用CERES模型分析的玉米生物量将增加10%~16%,WUE增加29%;而采用CPIC模型分析的结果则分别增加13%~14%和28%.但当考虑到气候变化的综合因素时,玉米产量将减少38%.潘愉德等<sup>[82]</sup>基于两个生态系统模型(KBIOME和TEM)的研究表明,植物净第一生产力在大气CO<sub>2</sub>加倍和气候变化的条件下将增加30%左右.在所增加的生产力中,12%~21%是源于生态系统功能的变化,即CO<sub>2</sub>升高和气候变化的直接影响,而11%~17%是源于生态系统结构变化,即由产生力高的生态系统取代产生力低的生态系统的结果.

Cramer等<sup>[83]</sup>利用6个全球植被动态模型(HYBRID, IBIS, LPJ, SDGVM, TRIFFID, VECODE)模拟了CO<sub>2</sub>浓度升高和气候变化条件下植被动态和水分交换的相互作用过程.6个模型都显示,到2030年随着在高CO<sub>2</sub>浓度下的光合下调现象的出现,净生态系统生产力(NEP)的增加速率减缓.其中4个模型(LPJ, SDGVM, TRIFFID, VECODE)的模拟结果指出,到2050年气候变化引起NEP下降,其原因主要来自于CO<sub>2</sub>饱和的响应、异养呼吸的增加和赤道附近植被净第一生产力(NPP)的降低.由此可见,采用不同的模拟模型、不同的资料、不同的时空尺度所得出的结果不同,还需要在模型比较、综合、统一等方面进一步展开研究.

## 8 全球变化的生理生态研究展望

全球变化已经发生,并将继续加剧发生.全球变化将在不同的时间和空间尺度上对陆地生态系统产生深刻影响,从而影响到国家的政治、经济和区域发展.为了减少预测全球变化及其对于生态系统影响的不确定性,最大限度地减小全球变化的不利影响,利用全球变化的有利方面,保证陆地植被在全球变化背景下朝着有利于人类可持续发展的方向发展,就要加强以全球变化为背景的关键生态因子与不同尺度上陆地生态系统的相互影响研究,揭示其适应的机理,为采取相应的对策提供理论依据.

综上所述,尽管国内外关于全球变化对陆地植物影响及其机理的研究取得了一些进展,但对一些关键问题的阐明仍不明朗.未来需从以下几个方面进一步展开深入的研究:

(1) 从不同的尺度上展开研究:揭示响应的分子水平机理;细胞结构、分裂的特性;不同的器官中组织的变异及其适应的机理;个体的生长发育的变化;生态系统内部的变化趋势及其预测.通过对不同尺度的比较研究,阐明影响机制,揭示各尺度之间的内在关系,特别是相互协调的机制.

(2) 不同区域间的研究及比较:针对全球变化所引起的不同区域间的差异性进行研究,找出各自区域内的关键因子,研究本区域内优势植物对全球变化的响应,揭示其适应机制,为制订特定区域的生态安全策略提供理论依据.

(3) 不同植被生态系统类型的研究与比较:研究草原生态系统、森林生态系统和农业生态系统等对全球变化的反应,揭示各自的响应与适应机制,预测比较它们对未来气候变化的生态贡献,为制定可持续发展对策提供理论依据.

(4) 多因子的交互作用对陆地植物的影响及其机理研究:未来的全球变化是综合因素相互作用的结果.用综合模拟的手段模拟未来气候变化的情景,整合研究植物的响应及其适应机理,为阐明和预测未来全球变化条件下陆地植物的复杂变化直接提供第一手资料.

(5) 陆地植物对未来环境的反馈作用研究:气候变化影响了陆地植物,而变化的植物亦将对环境产生反馈作用.这方面的模拟预测研究还有待进一步加强.

## 参 考 文 献

- 1 Rosenzweig C, et al. Potential of climate change on world food supply. *Nature*, 1994, 367(13): 132
- 2 Wagner D. Scenarios of extreme temperature events. *Climatic Change*, 1996, 33: 385
- 3 Wallace J S. Increasing agricultural water use efficiency to meet future food production. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2000, 82: 105
- 4 尚宗波,等.中国水分状况对全球气候变化的敏感性分析. *生态学报*, 2001, 21(4): 528
- 5 张新时,等.植被的PE(可能)指标与植被-气候分类(三)——几种主要方法与PEP程序介绍. *植物生态学报与地植物学报*, 1993, 17: 97
- 6 周广胜,等.全球变化的中国气候-植被分类研究. *植物学报*,

- 1996, 38(1): 8
- 7 Newsham K K, et al. UV-B effect on *Quercus robur* leaf litter decomposition persists over four years. *Global Change Biology*, 2001, 7: 479
  - 8 Curtis P S. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant Cell and Environment*, 1996, 19: 127
  - 9 郑凤英, 等. 植物生理生态指标对大气 CO<sub>2</sub> 浓度倍增响应的整合分析. *植物学报*, 2001, 43(11): 1101
  - 10 Sicher R C, et al. Relationship of photosynthetic acclimation to changes of Rubisco activity in field-grown winter wheat and barley during growth in elevated carbon dioxide. *Photosynthesis Research*, 1997, 52: 27
  - 11 魏胜利, 等. 高 CO<sub>2</sub> 浓度对百合某些生理生化物质的影响. 2001, *植物生态学报*, 2001, 25(4): 410
  - 12 Saxe H, et al. Tree and forest functioning in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere. *New Phytologist*, 1998, 139: 395
  - 13 Bunce J A. Directed and acclimatory responses of stomatal conductance to elevated carbon dioxide in four herbaceous crop species in the field. *Global Change Biology*, 2001, 7: 323
  - 14 Sicher R C, et al. Photosynthetic enhancement and conductance to water vapor of field-grown *Solanum tuberosum* L. in response to CO<sub>2</sub> enrichment. *Photosynthesis Research*, 1999, 62: 155
  - 15 Zerihun A, et al. Interspecies variation in nitrogen uptake kinetic responses of temperate forest species to elevated CO<sub>2</sub>: Potential causes and consequences. *Global Change Biology*, 2001, 7: 211
  - 16 Ceulemans R, et al. Effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plant. *New Phytol*, 1994, 127: 425
  - 17 Huxman K A, et al. Root hydraulic conductivity of *Larrea tridentata* and *Helianthus annuus* under elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Environment*, 1999, 22: 325
  - 18 郭建平, 等. 杨柴对高 CO<sub>2</sub> 浓度和土壤干旱胁迫的响应. *植物资源与环境学报*, 2002, 11(1): 14
  - 19 King J S, et al. Chemistry and decomposition of litter from *Populus tremuloides* Michaux grown at elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and varying N availability. *Global Change Biology*, 2001, 7: 65
  - 20 Hirschel G, et al. Will rising atmospheric CO<sub>2</sub> affect leaf litter quality and in situ decomposition rates in native plant communities? *Oecologia*, 1997, 110: 387
  - 21 Ball A S, et al. Short-term decomposition of litter produced by plants grown in ambient and elevated atmospheric [CO<sub>2</sub>] concentrations. *Global Change Biology*, 1997, 3: 29
  - 22 Prior S A, et al. Free-air carbon dioxide enrichment of wheat: Soil carbon and nitrogen dynamics. *Journal of Environmental Quality*, 1997, 26: 1161
  - 23 Cotrufo M F, et al. Elevated CO<sub>2</sub> affects field decomposition rate and palatability of tree leaf litter: Importance of changes in substrate quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30: 1565
  - 24 Torbert H A, et al. Crop residue decomposition as affected by growth under elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Soil Science*, 1998, 163: 412
  - 25 Norby R J, et al. A question of litter quality. *Nature*, 1998, 386: 17
  - 26 O'Neill E G, et al. Litter quality and decomposition rates of foliar litter produced under CO<sub>2</sub> enrichment. In: Koch G W, et al. eds. *Carbon Dioxide and Terrestrial Ecosystems*. San Diego: Academic Press, 1996. 87
  - 27 Frederiksen H B, et al. Effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and vegetation type on microbiota associated with decomposing straw. *Global Change Biology*, 2001, 7: 313
  - 28 Ross D J, et al. Elevated CO<sub>2</sub> effects on carbon and nitrogen cycling in ryegrass/white clover turves of a Psammaquent soil. *Plant and Soil*, 1996, 176: 37
  - 29 赵文智, 等. 干旱区生态水文过程研究若干问题评述. *科学通报*, 2001, 46(22): 1851
  - 30 山 仑. 改善作物抗旱性及水分利用效率研究进展. 见: 邹琦, 等主编. *作物高产高效生理学研究进展-农作物高产高效抗逆生理基础研究文集*. 北京: 科学出版社, 1996. 258
  - 31 Wallace J S, et al. Modeling soil evaporation in an agroforestry system in Lenya. *Agric For Meteorol*, 1999, 94: 189
  - 32 缪 颖, 等. 植物抗逆性的获得与信息传导. *植物生理学通讯*, 2001, 37(1): 71
  - 33 陈宜瑜. 中国西部与农业相关的水问题. 北京: 中国林业出版社, 2001. 125-132
  - 34 张 宏. 极端干旱气候下盐化植被草甸净初级生产力对全球变化的响应. *自然资源学报*, 2001, 16 (3): 216
  - 35 肖春旺, 等. 不同浇水量对毛乌素沙地沙柳幼苗气体交换过程及光化学效率的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(4): 444
  - 36 肖春旺, 等. 毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗生长、气体交换和叶绿素荧光对模拟降水量的响应. *应用生态学报*, 2001, 12: (5): 692
  - 37 陈晓远, 等. 土壤水分变动对冬小麦生长动态的影响. *中国农业科学*, 2001, 34(4): 403
  - 38 蒋高明. 当前植物生理生态研究的几个热点问题. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 514
  - 39 蒋高明, 等. 高温强光环境条件下 3 种沙地灌木的光合生理特点. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 525
  - 40 肖春旺, 等. 鄂尔多斯高原 3 种优势灌木幼苗对气候变暖的响应. *植物学报*, 2001, 43(7): 736
  - 41 马启林, 等. 杂交水稻制种扬花期最适温湿互作配比研究. *中国水稻科学*, 2001, 15(1): 41
  - 42 冯玉龙, 等. 番茄对高根温引起的叶片水分胁迫的适应. *生态学报*, 2001, 21(5): 747
  - 43 杨景峰, 等. 高温低湿对小麦膜脂肪酸组分的影响. *植物学报*, 1984, 26(4): 386
  - 44 Rawson H M. Yield response of two wheat genotypes to carbon dioxide and temperature in field studies using temperature gradient tunnels. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1995, 22: 23
  - 45 郑 飞, 等. 灌浆期高温胁迫对冬小麦叶源、库器官生理活性的影响及调控. *华北农学报*, 2001, 16(2): 99
  - 46 夏镇澳, 等. 温度对小麦籽粒形成过程中生理变化的影响. *植物学报*, 1963, 11(4): 338
  - 47 吴 姝, 等. 昼夜温差对小麦光合特性的影响. *西北植物学报*, 1998, 18(1): 103

- 48 Rodin J W. Reconciling water-use efficiencies of cotton in field and laboratory. *Crop Science*, 1992, 32: 13
- 49 Quisenberry J E, et al. Potential for using leaf turgidity to select drought tolerance in cotton. *Crop Science*, 1985, 25: 294
- 50 Jones T H, et al. Impact of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. *Science*, 1998, 280: 441
- 51 Raich J W, et al. Global pattern of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, 9: 23
- 52 Kirschbaum M U. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27: 753
- 53 Liski J, et al. Carbon storage in forest soils of Finland. 1. Effect of thermoclimate. *Biogeochemistry*, 1997, 36: 239
- 54 Liski J, et al. CO<sub>2</sub> emissions from soil in response to climatic warming are overestimated—The decomposition of old soil organic matter is tolerant of temperature. *Ambio*, 1999, 28: 171
- 55 Giardina C P, et al. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 2000, 404: 858
- 56 Janssens I A, et al. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 2001, 7: 269
- 57 Caldwell M M, et al. Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystem. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 1998, 46B: 40
- 58 World Meteorological Organization. Scientific Assessment of Ozone Depletion: 1998. Report No. 44. WMO, Geneva. 1999
- 59 Rousseaux M C, et al. Responses to solar ultraviolet-B in a shrub-dominated natural ecosystem of Tierra del Fuego (southern Argentina). *Global Change Biology*, 2001, 7: 476
- 60 孙谷畴, 等. UV-B 辐射对香蕉光合作用和不同氮源利用的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 317
- 61 师生波, 等. 增强 UV-B 辐射对高山植物麻花苣净光合速率的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 520
- 62 Mazza C A, et al. Functional significance and induction by solar radiation of ultraviolet-absorbing sunscreens in field-grown soybean crops. *Plant Physiology*, 2000, 122: 117
- 63 Rozema J, et al. Stratospheric ozone reduction and ecosystem processes: Enhanced UV-B radiation affects chemical quality and decomposition of leaves of the dune grassland species *Calamagrostis epigeios*. *Plant Ecology*, 1997, 128: 284
- 64 Newsham K K, et al. Elevated UV-B radiation incident on *Quercus robur* leaf canopies enhances the decomposition of resulting leaf litter in soil. *Global Change Biology*, 1999, 5: 403
- 65 Cybulski W J, et al. The influence of elevated ultraviolet-B radiation (UV-B) on tissue quality and decomposition of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) needles. *Environmental and Experimental Botany*, 2000, 44: 231
- 66 Yue M, et al. Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on plant nutrients and decomposition of spring wheat under field conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 1998, 40: 187
- 67 Huxman T E, et al. Photosynthetic down-regulation in *Larrea tridentate* exposed to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>: Interaction with drought under glasshouse and field (FACE) exposure. *Plant Cell Environ*, 1998, 21: 1153
- 68 Field C B, et al. Stomatal responses to increased CO<sub>2</sub>: Implications from plant to the global scale. *Plant Cell Environ*, 1995, 18: 1214
- 69 Hamerlynck E P, et al. Effects extreme high temperature, drought and elevated CO<sub>2</sub> on photosynthesis of the Mojave Desert evergreen shrub, *Larrea tridentate*. *Plant Ecology*, 2000, 148: 183
- 70 Chapin F S, et al. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Am Nat*, 1993, 142: S78
- 71 任红旭, 等. CO<sub>2</sub> 浓度升高对干旱胁迫下蚕豆光合作用和抗氧化能力的影响. *作物学报*, 2001, 27(6): 729
- 72 陈 雄, 等. CO<sub>2</sub> 浓度升高对干旱胁迫下小麦光合作用和抗氧化酶活性的影响. *应用生态学报*, 2000, 11(6): 881
- 73 Mitchell R A C, et al. Response of wheat canopy CO<sub>2</sub> water gas-exchange to soil water content under ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, 2001, 7: 599
- 74 Hui D, et al. Canopy radiation- and water-use efficiencies as affected by elevated [CO<sub>2</sub>]. *Global Change Biology*, 2001, 7: 75
- 75 Jackson R B, et al. CO<sub>2</sub> alters water use, carbon gain, and yield for the dominant species in a natural grassland. *Oecologia*, 1994, 98: 257
- 76 Rillig M C, et al. Rise in carbon dioxide changes soil structure. *Nature*, 1999, 400: 628
- 77 Rillig M C, et al. Elevated carbon dioxide and irrigation effects on water stable aggregates in a sorghum field: Possible role for arbuscular mycorrhizal fungi. *Global Change Biology*, 2001, 7: 333
- 78 Pimentel D, et al. Environmental and economic costs of soil erosion and conservation benefits. *Science*, 1995, 267: 1117
- 79 Lewis J D, et al. Seasonal response of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) over two growing seasons. *Global Change Biology*, 1996, 2: 103
- 80 Hymus G J, et al. Does free-air carbon dioxide enrichment affect photochemical energy use by evergreen trees in different seasons? A chlorophyll fluorescence study of mature loblolly pine. *Plant Physiol*, 1999, 120: 1183
- 81 Dhakhwa G B, et al. Maize growth: Assessing the effects of global warming and CO<sub>2</sub> fertilization with crop models. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1997, 87: 253
- 82 潘愉德, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 升高及气候变化对中国陆地生态系统结构与功能的制约和影响. *植物生态学报*, 2001, 25(2): 175
- 83 Cramer W, et al. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 2001, 7: 357