DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2023.01.018

韦薇、陶冶、王东明、等. 大气 CO₂浓度升高和海平面上升对滨海湿地植物地下生物量的影响. 土壤、2023、55(1): 147-152.

大气 CO_2 浓度升高和海平面上升对滨海湿地植物地下生物量的影响 $^{\odot}$

韦 薇^{1,2}, 陶 治^{1,2}, 王东明^{1,2}, 王晓茜^{1,2}, 朱春梧^{1*}

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所),南京 210008; 2 中国科学院大学,北京 100049)

摘 要:大气 CO₂浓度升高和海平面上升会通过影响植物的分布和生长状况,继而影响湿地的稳定性。地下生物量是调节潮汐湿地生态系统功能的关键因素,包括土壤有机质的积累和湿地海拔高程的维持。本文通过设置开顶式生长箱(OTC: open top chamber)试验探究不同海拔的 3 个典型植物群落(SC 群落: C₃ 植物为主的群落; MX 群落: C₃、C₄植物混合群落; SP 群落: C₄植物为主的群落)对 CO₂浓度升高和海平面上升的响应差异。研究结果显示: CO₂浓度升高能够显著增加 SC、MX 和 SP 群落的根茎、根和总地下生物量,但年际差异较大。海平面上升显著降低了 3 个群落植物的根生物量和 SC 群落高 CO₂浓度处理下及 SP 群落对照处理下的总地下生物量,但对根茎却无显著影响。在高盐的条件下,高 CO₂浓度一定程度上能够缓解高盐分对植物的胁迫,但高 CO₂浓度的施肥作用下降。对照条件下的 SC 和 MX 群落总地下生物量随试验年份延长呈下降趋势,其下降主要是由于海平面的快速上升导致的,而高 CO₂浓度能减缓其下降趋势,一定程度上抵消胁迫。因此,海平面上升正严重威胁未来湿地的稳定性,而 CO₂浓度升高能一定程度上缓解海平面上升的危害。

关键词: 滨海湿地; CO2浓度升高; 海平面上升; 总地下生物量

中图分类号: S531.01 文献标志码: A

Effects of Atmospheric CO₂ Concentration Rising and Sea Level Rising on Belowground Biomass of Plants in Tidal Wetlands

WEI Wei^{1,2}, TAO Ye^{1,2}, WANG Dongming^{1,2}, WANG Xiaoxi^{1,2}, ZHU Chunwu^{1*}

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Elevated atmospheric CO₂ concentration and sea level can influence the stability of the wetland by affecting the distribution and growth of plants. Underground biomass is a critical factor regulating ecosystem functions of coastal marshes, including the accumulation of soil organic matter and the maintenance of wetland elevation. In this paper, OTC (open top chamber) experiments were set up to explore the varied responses of three communities with different plant compositions (SC community: C₃-dominated community; MX community: mixed C₃-C₄ community; SP community: C₄-dominated community) to elevated CO₂ and sea level. The results show that the increase of CO₂ significantly promotes the rhizome, root and total underground biomass of SC, MX and SP communities, and the biomass varies greatly between years. The rise of sea level significantly reduces root biomass of plants in three communities and total underground biomass under elevated CO₂ treatment in SC community and ambient CO₂ treatment in SP community, but has no significant effect on rhizome biomass. Under the condition of high salinity, elevated CO₂ alleviates the stress of high salinity on plants to some extent, but the fertilization effect of elevated CO₂ decreased. The total underground biomass of SC and MX communities under ambient CO₂ treatment is decreased over time, which is mainly due to the rise of sea level. Increased total biomass under elevated CO₂ partially slows down the decrease and offsets the stress to some extent. Therefore, the rise of sea level may affect the stability of wetlands in the future, and

①基金项目: 江苏省科技计划项目(BE2018402, SBH2021070004)资助。

^{*} 通讯作者(cwzhu@issas.ac.cn)

elevated CO₂ could alleviate the impact of some sea level rise on wetlands.

Key words: Coastal wetland; Elevated CO₂; Sea level rise; Total belowground biomass

滨海湿地地处海洋与陆地的交汇地带,具有丰富的生物多样性和较高的生产力,在抵御洪水、调节径流、改善气候、控制污染和维护区域生态平衡等方面具有其他生态系统不可替代的作用[1]。同时,滨海湿地由于其独特的地理位置,既受陆地环境的影响又受海洋环境的影响,既受自然因素的控制又受人类活动的干扰^[2],是生态环境条件变化最剧烈和生态系统最易被破坏的高脆弱生态系统^[3]。

自工业革命以来,大气中 CO₂ 浓度不断升高, 在 18 世纪中期工业革命之前,全球平均 CO2含量约 为 280 µmol/mol, 而到 2022 年达到 418.98 µmol/mol (https://keelingcurve.ucsd.edu),同时,由此引发的全 球升温,造成冰川融化,海平面也随之升高。滨海湿 地对气候变化极为敏感,海平面的加速上升和大气 CO,浓度的增加会对滨海湿地产生以下影响:①加大 海岸地区的海潮和洪水,淹水增加,沿岸地区的湿 地和低洼地带被淹没;②发生和加速新的海岸侵蚀; ③海水入侵,改变湿地的水盐平衡;④改变湿地优势 物种的产量和分布[4]。当前关于滨海湿地植被对大气 CO。浓度升高和海平面上升的响应是主要的研究内 容之一[5-8]。根系作为支撑植物地上部以及吸收水分 及养分的重要器官[9],是维护及提升湿地海拔高度的 重要贡献者[10]。地下部生物量也常作为一种关键参 数被研究者用于探讨滨海湿地植被对 CO₂ 浓度升高 和海平面上升的响应。但目前大多研究是分别探讨不 同植被群落,如 C₃和 C₄植物对环境变化的响应。 Saunders 等[4]将 C3和 C4植物的根茎和根进行详细分 类,并对这些不同种类的根茎和根的响应进行了研 究; Erickson 等[8]探讨了 C₃和 C₄植物的总地下生物 量和氮含量在 CO₂ 浓度升高、海平面上升和不同盐 度下的变化。

基于以上,本文主要是从群落整体出发,探索不同群落整体的根茎、根和总地下生物量对 CO₂ 浓度升高和海平面上升的响应。湿地通过生物-物理反馈维持其海拔高程,植物的地上部分通过减缓水流速度影响矿物质的沉积并在土壤表层添加有机质,而地下部的植物根系生长和分解直接向土壤增加有机质^[10]。因此,了解地下生物量对非生物因素和生物因素的响应,有利于建立沿海湿地植被变化及其对土壤有机质积累影响的模型^[4],并探究在未来海平面持续上升情况下湿地的稳定性。

1 材料与方法

1.1 研究地点

本论文的数据来源于美国史密森尼环境研究中 心开展的原位开顶式生长箱(open top chamber, OTC) 试验。试验地点位于美国马里兰州切萨皮克湾西岸罗 德河的柯克帕特里克(Kirkpatrick)湿地(38°53'N, 76°33′W), 是一个典型的半咸水沼泽[11]。罗德河的潮 汐幅度为 30 cm, 但风暴等可能会造成更极端的水 位。土壤的盐度范围为 1~20 g/L,春季最低,秋季 最高。湿地以北 1 km 处的年平均降水量为 120 cm, 年平均气温为 12 ℃[4]。该研究地点主要分布着一种 C3 植物(Schoeneplectus americanus)和两种 C4 植物 (Spartina patens 和 Distichlis spicata)。湿地地表海拔 的差异使得不同海拔处土壤环境存在差异, 而 C₃ 和 C4植物的分布受土壤环境的影响[7]。沿海拔梯度主要 分布着3种植物群落,在低海拔处,土壤盐度较低, 淹没频率较高,植物群落以 C3 植物为主;在中海拔 处,植物群落是 C₃植物和 C₄植物混合群落;在高海 拔,土壤盐度较高,淹没频率较低,植物群落以 C4 植物为主[12]。将这 3 个群落分别称为 Scirpus 群落 (SC)、混合群落(MX)和 Spartina 群落(SP)。

1.2 试验方法

利用 OTC 对 3 个植物群落进行 CO2浓度升高试 验。在每个群落中,按照随机区组设计设置5个区组, 每个区组设置 3 个处理: ①OTC 气室内 CO2浓度为 环境背景值,即对照处理(A); ②OTC 气室内 CO₂浓 度为对照浓度 + 340 μmol/mol CO₂, 即 CO₂浓度升 高处理(E); ③纯野外环境处理, 即不设置 OTC 设施。 植物的生长和衰老通过连续的、非破坏性的普查来监 测[13]。地下生物量的测量是通过在每个小区中随机 选取植物根系周围的土样, 土样长度为 70 cm, 直径 为 5.1 cm, 在 2.5、5、7.5、12.5、15、22.5、25 cm 深 度处,将土壤芯切割成 2.5 cm 长度的土壤段;在 35、 45、55 和 65 cm 深度处将土壤芯切割成 5 cm 长度的 土壤段,并使用数显卡尺测量土壤段的宽度。用 1 mm 筛网过筛土壤段,并将剩余的部分手工分离成根、根 茎和杂乱的枯枝落叶部分。将大部分受损的根和根 茎、较小根(长度 1~2 cm)以及长度小于 1 cm 的所有 根和根茎材料归类为凋落物部分。将根和根茎在 60℃烘箱烘干至恒重后进行称重。每个土壤段的生物

149

量除以段宽得到单位立方厘米的根和根茎生物量。通过插值整合 $0\sim65$ cm 深度的生物量剖面以估算每个样地的根和根茎生物量(单位为 g/m^2)^[4],而总地下生物量为根和根茎生物量的总和。

1.3 环境变量

平均海平面的数据为相对于 NOAA/NOS 验潮仪的平均水位,取自于马里兰州安纳波利斯附近的美国海军学院(站点: 8575512),以 2000—2019 年每年 5—7 月的海平面平均值作为每年生长季海平面值以观察试验期间海平面的变化情况。气温和降水数据来自于全球变化研究湿地(GCREW)附近的气象站,距离马里兰州安纳波利斯海军学院的 GCREW 站点13.5 km。当该站点数据缺失时,使用名为"Polices Bar"站点的数据,该站点也位于安纳波利斯。如果安纳波利斯的气象数据存在缺失,则利用距离 GCREW站点13.5 km的巴尔的摩华盛顿机场站的数据填补。汇总每年 5—7 月的平均气温和总降水量数据。海平面和气象数据均取自于 NOAA。盐度数据是柯特帕里克湿地 20 cm 深度处孔隙水 5—7 月的平均值。

1.4 数据处理与统计分析

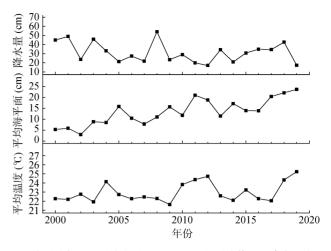
使用 Origin 2021b 作图并分析温度、降水、海平 面和孔隙水盐度之间的相关性,利用 R 语言进行重 复测量方差分析 CO₂ 浓度升高对根茎、根和总地下生物量的影响,根茎、根和总地下生物量年际差异以及 CO₂ 浓度和时间的交互作用。考虑到湿地植物生长参数的高变异性, *P*<0.10 即认定为显著^[8]。

2 结果

2.1 环境变量变化

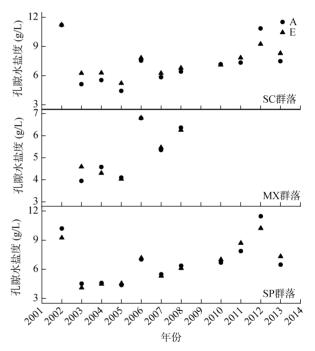
由图 1 可以看出,研究区 2000—2019 年植物生长季平均温度的变化($-5.8\% \sim 9.8\%$)呈波动上升的趋势,范围为 21 \sim 25 °C。平均海平面随时间变化整体呈上升的趋势,在 20 年的试验过程中,平均海平面从 5 cm 上升至 24 cm,增加了近 20 cm。而降水量变化幅度($-4.4\% \sim 7.6\%$)较大,范围为 17 \sim 50 cm。温度与降水量显著负相关(r=-0.481 69,P<0.05),与平均海平面显著正相关(r=0.498 34,P<0.05),而降水与平均海平面显著负相关(r=-0.507,P<0.05)。

在 3 个群落中,除 2002 年 SC 和 SP 群落的盐度外, 20 cm 处孔隙水中盐度随着试验时间的延续呈上升趋势,其中 SC 和 SP 群落中的孔隙水盐度范围均在 $3 \sim 12$ g/L,而 MX 群落中孔隙水的盐度变化范围较小,为 $3 \sim 7$ g/L (图 2)。对照和 CO₂浓度升高处理孔隙水中盐度相近。



(图中平均气温和平均海平面取 5—7 月的平均值,而降水量为 5—7 月的总和)

图 1 2000—2019 年季节性气候数据 Fig. 1 Seasonal climate data from 2000 to 2019



(图例中 A 为对照处理, E 为 CO₂浓度升高处理)

图 2 2002—2013 年 SC、MX、SP 群落 20 cm 深度处孔 隙水盐度生长季(5-7月)变化

Fig. 2 Changes of porewater salinity at 20 cm of SC, MX and SP communities in growth season (May-July) from 2002 to 2013

2.2 根茎、根和总地下生物量变化

CO₂浓度升高总体上增加了 SC、MX、SP 三个群落中植物的根、根茎和总地下生物量。在 SC 群落中,植物的根生物量和总地下生物量年际间变化较大,总体呈先上升后下降的趋势,且 CO₂ 处理和年份之间有交互作用;同时根茎生物量的年际间差异不显著,CO₂处理和年份没有交互作用。在 MX 群落中,同样根和总地下生物量年际间差异显著,随试验时间

的增加,先上升后下降,但是 CO₂ 处理和年份之间 无交互作用;根茎生物量年际间变化没有达到显著性 差异,同样 CO₂处理和年份无交互作用。在 SP 群落 中,植物的根茎生物量和根生物量年际间有显著变 化,但随试验时间无长期变化趋势,根茎生物量中 CO₂处理和年份的交互作用显著,而总地下生物量没 有显著的年际间变化(图 3、表 1)。

2.3 降水量、海平面、温度和盐度对生物量的影响

降水量对 3 个群落植物的根、根茎和总地下生物量无直接影响(P>0.05)。在 SC 群落中,对照处理下的根生物量和高 CO₂ 浓度处理下的根生物量和总地下生物量与平均海平面显著负相关,相关系数 r 分别为-0.57(P<0.01)、-0.58(P<0.01)和-0.55(P<0.05)。在MX 群落中,对照处理下的根生物量、总地下生物量和高 CO₂ 浓度处理下的根生物量与平均海平面显著负相关,r 分别为-0.62(P<0.01)、-0.56(P<0.05)和-0.55(P<0.05)。而在 SP 群落中,除了高 CO₂ 浓度处理下根茎生物量与海平面呈显著正相关(r=0.57,P<0.01),对照和高 CO₂ 浓度处理下的根生物量均与海平面显著负相关(P<0.05)。温度的增加会降低两种处理下根生物量,但并未达到显著水平。盐度同样会

对生物量产生影响,在盐度较低的年份中植物的地下 生物量相对于盐度较高的年份更高一点。

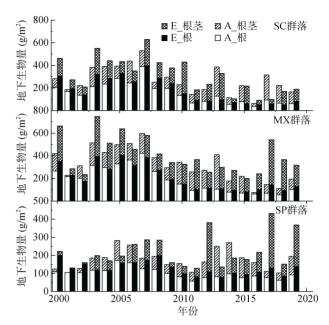


图 3 2000—2019 年 SC、MX、SP 三个群落根茎、根生物量变化和总地下生物量的变化

Fig. 3 Changes of rhizome, root biomass and total underground biomass of SC, MX and SP communities from 2000 to 2019

表 1 重复测量方差分析 CO₂ 升高对 SC、MX、SP 群落根、根茎和总地下生物量的影响

Table 1 Repeated measurement variance analyses of effects of elevated CO₂ on root, rhizome and total underground biomass of SC, MX and SP communities

因子	SC 群落			MX 群落			SP 群落		
	根茎生物量	根生物量	总地下生物量	根茎生物量	根生物量	总地下生物量	根茎生物量	根生物量	总地下生物量
CO ₂	< 0.05	< 0.05	< 0.05	< 0.05	0.09	< 0.05	0.06	< 0.01	< 0.01
年份	0.91	< 0.01	< 0.01	0.95	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	0.20
CO ₂ ×年份	0.15	0.05	0.06	0.26	0.87	0.40	0.07	0.87	0.23

注:表中加粗数字表示 P<0.10。

2.4 盐度对 CO2 施肥作用的影响

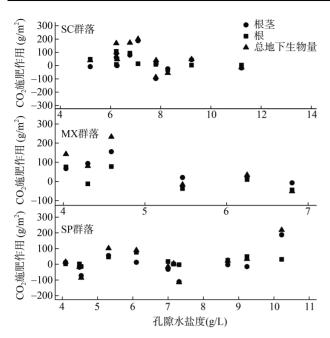
盐度的变化会影响湿地 SC 和 MX 群落中根茎、根和总地下生物量对 CO₂浓度升高的响应。在盐度较低的年份中,CO₂ 浓度升高对根茎、根和总地下生物量的影响较高,在盐度较高的年份中,CO₂ 升高对根茎、根和总地下生物量的影响较低,盐度与CO₂施肥作用呈负相关。而在 SP 群落中,盐度的升高对 CO₂施肥作用没有明显影响,CO₂施肥作用较为稳定(图 4)。

3 讨论

3.1 CO₂ 浓度升高对植物根茎、根和总地下生物量的影响

在本研究中, SC、MX和SP群落中, CO2对根

茎、根和总地下生物量的施肥作用持续存在(表 1)。 CO₂ 的施肥作用在不同的生态系统中是普遍存在的,无论是在草地^[14]、森林^[15]还是湿地^[16]中都能观察到 CO₂浓度升高增加了植物的生物量。但是有研究发现,CO₂ 的施肥效应会随时间逐渐降低甚至消失^[17]。在本研究中,CO₂ 的施肥作用在整个试验进程中都持续存在,这与 Erickson 等^[8]的研究结果相同。但与 Erickson 等^[8]以 C₄ 植物为主的 SP 群落对CO₂ 响应的研究结果明显不同的是,本研究中 CO₂ 浓度升高显著增加了 SP 群落的地下生物量。这可能是因为在 2000 年以后,SP 群落中 C₃ 植物的密度在逐年增加,从 0 株/m²增加到大约 500 株/m²,而 C₄ 植物的密度在逐渐降低,从 4 000 ~ 5 000 株/m²降至 1 000 株/m²左右,CO₂浓度增加使得 C₃ 植物的地下



(CO₂施肥作用 = 高 CO₂浓度处理下植物地下生物量-对照处理 下植物地下生物量)

图 4 盐度变化下 CO₂ 对植物地下生物量促进作用的变化 Fig. 4 Effects of CO₂ on plant underground biomass under different salinity

生物量增加,从而整体的 SP 群落中植物的地下生物量增加。

3.2 海平面上升对植物根茎和根的影响

除了 CO₂ 浓度升高,海平面上升也会对群落中 植物的分布和地下生物量产生影响^[8]。C3植物的通气 组织相对于 C4 植物更为发达, 能够将氧气从地上输 入到根部分,因此 C3 植物更耐淹水,主要分布在低 海拔处, 而 C4 植物对淹水更为敏感, 主要分布在高 海拔处[12]。海平面上升推动 C3 植物向更高海拔处转 移, 使得 MX 群落中 C₃植物增加, MX 和 SP 群落中 C_4 植物降低^[7]。但是,淹水也会对 C_3 植物的生长有 负面影响[5]。在本研究中,海平面上升主要是降低了 SC、MX和SP群落中植物的根生物量,而且除了SP 群落中高 CO。浓度处理下植物的根茎生物量,海平 面上升对根茎生物量无明显的影响。C3和 C4植物的 根茎大部分分布在土壤的上部 15 cm 处, 而根的深度 能够达到 65 cm 处, 在 SP 群落中, C, 植物的根茎分 布会更浅,根分布会更深一些[4]。海平面的变化使湿 地淹水的频率和时间也发生变化[8],在海平面上升的 情况下, SC、MX和SP三个群落的淹水频率增加, 淹水时间延长,因为根是分布在更深的厌氧环境土壤 中,对于水位变化更为敏感[4],因此海平面上升主要 降低了3个群落中植物的根生物量,而对根茎生物量 无明显的影响。

3.3 CO₂ 浓度升高能在一定程度上缓解盐度增加 对 C₃ 植物的负面影响

CO₂浓度升高通过增加光合作用、降低光呼吸、减少蒸腾作用散失的水分缓解胁迫的负影响^[5.18-19]。在本研究中,SC和MX群落中植物地下生物量对CO₂浓度升高的响应随孔隙水盐度的增加而降低,SP群落中植物地下生物量对CO₂浓度升高的响应在孔隙水盐度增加的情况下无明显变化。在SC和MX群落中,C₃植物分布较多,盐度较低年份中C₃植物地下生物量对CO₂浓度升高的响应显著高于盐度较高年份^[8]。而在SP群落中,尽管海平面上升使群落中C₃植物增加,C₄植物降低,但整体植物的分布还是以C₄植物为主,而C₄植物地下生物量对CO₂浓度升高的响应不随盐度的变化而变化^[8],因此SP群落中,在盐度升高的情况下,CO₂浓度升高的影响无明显变化。

4 结论

在以 C₃ 植物为主的群落和 C₃、C₄ 植物混合群落中,海平面上升的情况下,对照和高 CO₂ 处理下植物的总地下生物量总体呈下降的趋势,这主要是由于海平面上升使得群落被淹没时间和频率增加,而且高盐度在一定程度上会降低植物的地下生物量,但是CO₂ 浓度升高能部分缓解高盐分对植物总地下生物量的负面效应,虽然没有改变植物总地下生物量的下降趋势。在海平面上升加速的现实情况下,植物总地下生物量的下降可能会减少湿地土壤物质输入,从而限制湿地海拔持续增加的稳定性,而升高的 CO₂ 浓度虽然增加了植物的总地下生物量,但并不能够完全抵消海平面上升对植物生物量的负面影响。

致谢:感谢美国 Smithsonian 环境研究中心为本研究提供植物生物量数据支持。

参考文献:

- [1] 崔保山,杨志峰. 湿地学[M]. 北京: 北京师范大学出版 社. 2006.
- [2] 陈增奇, 金均, 陈奕. 中国滨海湿地现状及其保护意义 [J]. 环境污染与防治, 2006, 28(12): 930-933.
- [3] 徐东霞,章光新. 人类活动对中国滨海湿地的影响及其保护对策[J]. 湿地科学, 2007, 5(3): 282-288.
- [4] Saunders C J, Megonigal J P, Reynolds J F. Comparison of belowground biomass in C₃- and C₄-dominated mixed communities in a Chesapeake Bay brackish marsh[J]. Plant and Soil, 2006, 280(1/2): 305–322.
- [5] Cherry J A, McKee K L, Grace J B. Elevated CO₂ enhances biological contributions to elevation change in coastal

- wetlands by offsetting stressors associated with sea-level rise[J]. Journal of Ecology, 2009, 97(1): 67–77.
- [6] Li J H, Erickson J, Peresta G, et al. Evapotranspiration and water use efficiency in a Chesapeake Bay wetland under carbon dioxide enrichment[J]. Global Change Biology, 2010, 16(1): 234–245.
- [7] Drake B G. Rising Sea level, temperature, and precipitation impact plant and ecosystem responses to elevated CO₂ on a Chesapeake Bay wetland: Review of a 28-year study[J]. Global Change Biology, 2014, 20(11): 3329–3343.
- [8] Erickson J E, Megonigal J P, Peresta G, et al. Salinity and sea level mediate elevated CO₂effects on C₃? C₄plant interactions and tissue nitrogen in a Chesapeake Bay tidal wetland[J]. Global Change Biology, 2007, 13(1): 202–215.
- [9] 李慧卿, 马文元, 李慧勇. 沙冬青抗逆性及开发利用前景分析研究[J]. 世界林业研究, 2000, 13(5): 67-71.
- [10] Kirwan M L, Megonigal J P. Tidal wetland stability in the face of human impacts and sea-level rise[J]. Nature, 2013, 504(7478): 53–60.
- [11] Rasse D P, Peresta G, Drake B G. Seventeen years of elevated CO₂ exposure in a Chesapeake Bay Wetland: sustained but contrasting responses of plant growth and CO₂ uptake[J]. Global Change Biology, 2005, 11(3): 369–377.
- [12] Arp W J, Drake B G, Pockman W T, et al. Interactions between C₃ and C₄ salt marsh plant species during four years of exposure to elevated atmospheric CO₂[J]. Vegetatio, 1993, 104/105(1): 133–143.
- [13] Curtis P S, Drake B G, Leadley P W, et al. Growth and

- senescence in plant communities exposed to elevated CO₂ concentrations on an estuarine marsh[J]. Oecologia, 1989, 78(1): 20–26.
- [14] Zavaleta E S, Shaw M R, Chiariello N R, et al. Grassland responses to three years of elevated temperature, co₂, precipitation, and N deposition[J]. Ecological Monographs, 2003, 73(4): 585–604.
- [15] Zak D R, Pregitzer K S, Kubiske M E, et al. Forest productivity under elevated CO₂ and O₃: Positive feedbacks to soil N cycling sustain decade-long net primary productivity enhancement by CO₂[J]. Ecology Letters, 2011, 14(12): 1220–1226.
- [16] Erickson J E, Peresta G, Montovan K J, et al. Direct and indirect effects of elevated atmospheric CO₂ on net ecosystem production in a Chesapeake Bay tidal wetland[J]. Global Change Biology, 2013, 19(11): 3368–3378.
- [17] Körner C, Asshoff R, Bignucolo O, et al. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂[J]. Science, 2005, 309(5739): 1360–1362.
- [18] Hymus G J, Baker N R, Long S P. Growth in elevated CO₂ can both increase and decrease photochemistry and photoinhibition of photosynthesis in a predictable manner. *Dactylis glomerata* grown in two levels of nitrogen nutrition[J]. Plant Physiology, 2001, 127(3): 1204–1211.
- [19] Robredo A, Pérez-López U, de la Maza H S, et al. Elevated CO₂ alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(3): 252–263.