

# Research Progress of the Effects of Low CO<sub>2</sub> on Plant

Yulou Sun\*, Aihong Gu\*, Mengqi Zong, Chunxia Wu#

College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan Shandong  
Email: #cxwu1001@163.com

Received: Oct. 20<sup>th</sup>, 2016; accepted: Nov. 12<sup>th</sup>, 2016; published: Nov. 15<sup>th</sup>, 2016

Copyright © 2016 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

---

## Abstract

Atmospheric CO<sub>2</sub> is the main carbon source for plant photosynthesis and the fundamental substrate for plant growth. The carbon fixation efficiency of plant is reduced and the growth and development are affected at low CO<sub>2</sub>. The effect of low CO<sub>2</sub> on C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plant is different because of their distinct photosynthetic pathway. Furthermore plant growth can be affected by the interactive effects of low CO<sub>2</sub> with other environmental factors, such as water, temperature, and nutrients. In this review, the effects of low CO<sub>2</sub> on plant growth and development are discussed in several aspects including biomass and its distribution, growth cycle, stoma, photosynthetic system and other environmental factors.

## Keywords

Biomass, Growth, Low CO<sub>2</sub>, Photosynthesis

---

# 低浓度CO<sub>2</sub>对植物的影响研究进展

孙玉楼\*, 顾爱红\*, 宗梦琦, 吴春霞#

山东师范大学生命科学学院, 山东 济南  
Email: #cxwu1001@163.com

收稿日期: 2016年10月20日; 录用日期: 2016年11月12日; 发布日期: 2016年11月15日

---

\*第一作者。

#通讯作者。

文章引用: 孙玉楼, 顾爱红, 宗梦琦, 吴春霞. 低浓度 CO<sub>2</sub> 对植物的影响研究进展[J]. 农业科学, 2016, 6(6): 145-152.  
<http://dx.doi.org/10.12677/hjas.2016.66022>

## 摘要

CO<sub>2</sub>是植物光合作用的主要碳源。低浓度CO<sub>2</sub>能够降低植物的碳固定速率,影响植物的生长发育过程。由于C<sub>3</sub>与C<sub>4</sub>植物光合途径存在差异,所以对外界低CO<sub>2</sub>环境的应答反应不同。此外,生长环境中的其他因子如水分、温度、氮等也与低浓度CO<sub>2</sub>相互作用影响植物生长发育进程。本文从生物量及其分配、生长发育周期、气孔及光合系统,以及低CO<sub>2</sub>与其他环境因子相互作用等方面综述了低浓度CO<sub>2</sub>对植物的影响。

## 关键词

生物量, 生长发育, 低CO<sub>2</sub>, 光合作用

## 1. 引言

全球碳循环过程中,植物光合作用过程中的CO<sub>2</sub>同化是联系大气与生物圈的重要桥梁,CO<sub>2</sub>存在于空气中且能够自由扩散,分散于整个陆地生态系统[1] [2]。C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物在低浓度CO<sub>2</sub>环境中的生长情况比较实验[3] [4],模型评估[5] [6]以及古生态学研究[5] [7] [8] [9]都表明:低浓度CO<sub>2</sub>能够作为一种有效的光合筛选因子影响生态系统中种群的结构和进化轨迹,并且在C<sub>4</sub>植物形成发展过程中起着重要作用。与C<sub>3</sub>植物相比,C<sub>4</sub>植物具有较低的CO<sub>2</sub>补偿点,能在强光、高温、低浓度CO<sub>2</sub>下保持高的光合作用速率。面对越来越紧迫的粮食危机,将小麦(*Triticum aestivum*),水稻(*Oryza sativa*)等C<sub>3</sub>粮食作物改造为C<sub>4</sub>植物以提高粮食产量成为第二次“绿色革命”的主要目标(<http://c4rice.irri.org>)。因此,探究低浓度CO<sub>2</sub>对植物生长发育的影响并阐明其机制越来越受到研究者的关注。本文从生物量及分配、生长发育周期、气孔及光合系统,以及低CO<sub>2</sub>与其他环境因子相互作用等方面综述了低浓度CO<sub>2</sub>对植物生长发育的影响。

## 2. 低浓度CO<sub>2</sub>对植物的影响

### 2.1. 低浓度CO<sub>2</sub>对植物生物量的影响

CO<sub>2</sub>作为植物的“食物”,低浓度CO<sub>2</sub>环境使植物处于“饥饿”状态,对植物生物量产生很大影响。苘麻生物量在350 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>比150 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>时高92% [10],大豆生物量在330 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>比160 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>时高61% [11],表明低浓度CO<sub>2</sub>能够明显降低C<sub>3</sub>植物生物量。C<sub>3</sub>植物在低浓度CO<sub>2</sub>下虽然具有较高的叶面积比(leaf area ratio, LAR),但净光合速率(net photosynthetic rate, NAR)降低导致瞬时相对增长率(instantaneous relative growth rate, IRGR)降低(IRGR = NAR × LAR) [11] [12] [13],在相同生长时间内,植物自身的碳积累降低,生物量也随之降低。Liu等[14]分析了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在100 μmol·mol<sup>-1</sup>与380 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>条件下的基因表达差异发现,低浓度CO<sub>2</sub>抑制植物生长的主要原因是由于植物细胞壁和内膜系统相关基因表达量明显下调。与之相比,高浓度CO<sub>2</sub> (800 μmol·mol<sup>-1</sup>)条件能够促进植物生长是由于光合膜系统(特别是叶绿体膜)基因表达量明显上调。

与C<sub>3</sub>植物相比,低浓度CO<sub>2</sub>对C<sub>4</sub>植物生物量的影响不大。Polley等[15]研究表明C<sub>4</sub>植物裂稈草(*Schizachyrium scoparium*)在低浓度CO<sub>2</sub> (200 μmol·mol<sup>-1</sup>)时生长不受影响。低浓度CO<sub>2</sub> (150 μmol·mol<sup>-1</sup>)对C<sub>4</sub>植物反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)生物量的影响也不大[16]。虽然低浓度CO<sub>2</sub>会引起C<sub>4</sub>植物NAR的降低,但生物量并没有发生变化[15] [17],这可能与减少的呼吸作用和根分泌物有关[18]。可见,C<sub>3</sub>植物对CO<sub>2</sub>浓度的变化更为敏感,而C<sub>4</sub>植物在低浓度CO<sub>2</sub>下相比C<sub>3</sub>植物具有更强的竞争优势,这也充分解释了中新世后期C<sub>4</sub>植物群落广泛扩张的现象[5] [19]。

## 2.2. 低浓度 CO<sub>2</sub> 对生物量分配的影响

在低浓度 CO<sub>2</sub> 下, 相比地下部分, 植物通常要分配更多的生物量给地上部分[20]。Dippery 等[10]发现苘麻在低浓度 CO<sub>2</sub> (150 μmol·mol<sup>-1</sup>)条件下, 根冠比(root to shoot ratio, RSR)降低。大豆在 160 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 时也分配更多的生物量给地上部分[11]。这样虽然有利于提高地上部分 CO<sub>2</sub> 的吸收量, 但是地下部分(根)生物量的减少造成根部氮摄取减少, 进而减少了核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)的产生量, 对 CO<sub>2</sub> 的同化产生消极影响[4]。以上研究均着眼于低浓度 CO<sub>2</sub> 对植物自养阶段生长的影响, 研究发现, 低浓度 CO<sub>2</sub> 对于植物异养阶段种子中营养的调用、分配及使用则不会产生影响[21]。C<sub>4</sub> 植物在低浓度 CO<sub>2</sub> 下 RSR 基本保持不变, 表明低浓度 CO<sub>2</sub> 对 C<sub>4</sub> 植物生物量分配的影响不大[10]。

## 2.3. 低浓度 CO<sub>2</sub> 对植物生长发育周期的影响

Ward 等[22]发现, 种植在低浓度 CO<sub>2</sub> (200 μmol·mol<sup>-1</sup>)条件下的拟南芥开花时间平均延长 9 天, 这个变化对于一个生长期只有 40 到 60 天的物种来说非常大。Ward 等[23]以高种子数量为筛选标准, 在低浓度 CO<sub>2</sub> (200 μmol·mol<sup>-1</sup>)条件下, 经过 5 代筛选得到的拟南芥开花期延长, 衰老延缓。目前对于低浓度 CO<sub>2</sub> 延长 C<sub>3</sub> 植物营养生长时间的机制还不十分清楚。低浓度 CO<sub>2</sub> 可能通过改变植物体内的碳水化合物水平来影响此过程: 延长植物营养生长时间有利于提高其进入生殖生长前根中的碳存储, 增强植物在低浓度 CO<sub>2</sub> 条件下的适应性[20]; 也可能作为一种环境刺激影响相关基因的表达[24]。Putterill [25]研究发现, 拟南芥中大约有 80 个基因在营养生长向生殖生长转变过程中发挥功能。这些基因的发现对于确定 CO<sub>2</sub> 如何参与到植物开花诱导信号转导途径中具有重要意义。对于 C<sub>4</sub> 植物来说, 低浓度 CO<sub>2</sub> 对其发育时期几乎无影响[10]。

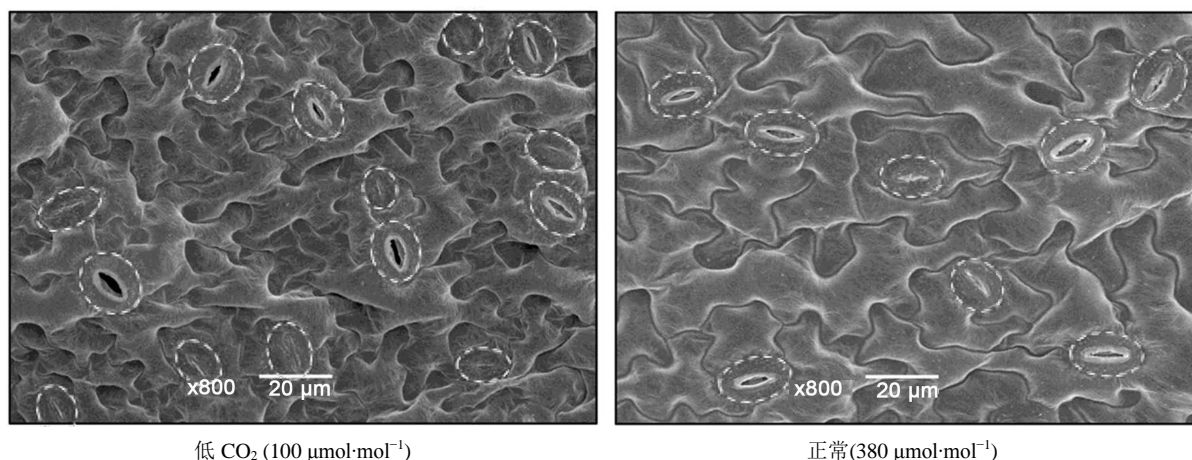
## 2.4. 低浓度 CO<sub>2</sub> 对植物生殖生长的影响

生殖生长与植物的生存发展紧密相关。低浓度 CO<sub>2</sub> 不仅能够延长 C<sub>3</sub> 植物的营养生长时间, 而且对 C<sub>3</sub> 植物的种子重量及数量也有很大影响[22]。Campbell 等[26]研究发现, 烟草百粒重在和 150 μmol·mol<sup>-1</sup> 比 100 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 条件下高出 15%, 百粒萌发率高出 30%。Ward 等[24]比较了 6 个拟南芥生态型在低 CO<sub>2</sub> (200 μmol·mol<sup>-1</sup>)与正常(350 μmol·mol<sup>-1</sup>)条件下的种子数量情况, 发现 200 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 时减少了 38%~81%, 总体适应性(存活率与种子总量的乘积)降低 59%~87%。Tonsor 等[27]运用 35 个拟南芥生态型构建性状整合模型发现, 低浓度 CO<sub>2</sub> 下碳的积累是生殖生物量的主要决定因素, 碳积累的降低造成种子重量及数量的降低。相比 C<sub>3</sub> 植物而言, C<sub>4</sub> 植物的生殖生长对低浓度 CO<sub>2</sub> 不敏感[10]。

## 2.5. 低浓度 CO<sub>2</sub> 对气孔的影响

气孔是 CO<sub>2</sub> 进入叶片的重要通道, CO<sub>2</sub> 浓度的降低会导致植物气孔密度或者气孔导度的变化[28][29], 影响叶片的光合速率。研究发现, 在 280 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 条件下 *Selaginella selagenoides* 和 *Selaginella kraussiana* 气孔指数(气孔数/表皮细胞数)比 360 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 时增加约 30% [30]。Li 等[31]研究发现, 拟南芥下表皮气孔密度在低 CO<sub>2</sub> (100 μmol·mol<sup>-1</sup>)时增加了约 60% (见图 1)。在此过程中 HIGH TEMPERATURE 1 (HT1)蛋白激酶与 OPEN STOMATA 1 (OST1)相互作用发挥着重要作用[29][32]。

但是, 在低浓度 CO<sub>2</sub> 下并不是所有植物气孔密度都增加, 有时甚至会降低。例如, Maherali 等[33]发现在低 CO<sub>2</sub> (220 μmol·mol<sup>-1</sup>)条件下, *Solanum dimidiatum* 和 *Bromus japonicus* 表现出气孔密度降低, 但是却增大气孔的大小来提高 CO<sub>2</sub> 摄取。CO<sub>2</sub> 浓度对气孔密度影响没有明确的规律性。种间差异、气孔密度/导度与 CO<sub>2</sub> 浓度的非线性关系、长期与短期实验的差异性都给这方面研究带来挑战[34][35]。



**Figure 1.** Effect of low CO<sub>2</sub> on stomatal density in *Arabidopsis* [31]. Effect of low CO<sub>2</sub> on stomatal density. Representative scanning electron micrographs of abaxial (lower) leaf blade epidermis of *Arabidopsis* grown under 100 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> and 380 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> for 6 weeks. Dashed lines indicate stomata. Bars = 20 μm

**图 1.** 低浓度 CO<sub>2</sub> 对拟南芥气孔密度的影响[31]。拟南芥 Col-0 6 周时低 CO<sub>2</sub> (100 μmol·mol<sup>-1</sup>)与正常(380 μmol·mol<sup>-1</sup>)条件下叶片远轴端下表皮电镜扫描照片。虚线代表气孔。Bars = 20 μm

Ward 等[17]发现, 随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加, 反枝苋(C<sub>4</sub>)净光合速率增加, 气孔导度减少, 并且蒸腾作用减少。200 μmol·mol<sup>-1</sup> 与 340 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 时相比, C<sub>4</sub> 植物北美小须芒草气孔导度增加, 光合速率降低[15]。狗尾草(C<sub>4</sub>)也表现出相同的变化趋势[36]。这些研究表明, C<sub>4</sub> 植物对低浓度 CO<sub>2</sub> 也会表现出积极的生理反应。但是与 C<sub>3</sub> 植物相比, 低浓度 CO<sub>2</sub> 对 C<sub>4</sub> 植物的影响较小。主要原因在于, C<sub>3</sub> 植物固定 CO<sub>2</sub> 的过程是在叶肉细胞中发生, 细胞间 CO<sub>2</sub> 浓度大约是外界空气的 70%, 植物体对外界 CO<sub>2</sub> 浓度的变化敏感[37], 而 C<sub>4</sub> 植物中存在特殊的“CO<sub>2</sub> 泵”: 叶肉细胞吸收的 CO<sub>2</sub>, 在磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)作用下羧化磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)生成草酰乙酸(OAA), 然后被 NADPH 特异的苹果酸脱氢酶还原为苹果酸或者通过转氨作用转变为天冬氨酸。4C 的 CO<sub>2</sub> 载体(苹果酸或者天冬氨酸)通过胞间连丝被转运到邻近的维管束鞘细胞, 在这里脱羧生成丙酮酸并产生 CO<sub>2</sub>, 维管束鞘细胞中的 CO<sub>2</sub> 浓度能够达到 1000~2000 μmol·mol<sup>-1</sup>。所以 C<sub>4</sub> 植物受低浓度 CO<sub>2</sub> 影响较小。

## 2.6. 低浓度 CO<sub>2</sub> 对植物光合系统的影响

大量研究表明, 低浓度 CO<sub>2</sub> 能够影响植物生长发育的各个方面, 归根结底都是由于影响了植物的光合系统, 减弱了植物的光合作用。低浓度 CO<sub>2</sub> 对 C<sub>3</sub> 植物光合系统的影响主要表现在三方面: 第一, 环境中低浓度 CO<sub>2</sub> 使植物叶片中的 CO<sub>2</sub> 扩散效率降低, 虽然植物能够通过增加气孔密度或气孔导度来增加 CO<sub>2</sub> 的摄入量, 但是相对气孔限制(relative stomatal limitation,  $RSL = (1 - A/A_0) \times 100\%$ ,  $A$  为正常 CO<sub>2</sub> 分压下的净光合速率,  $A_0$  为无扩散阻力条件下的净光合速率)在低浓度 CO<sub>2</sub> 条件下约是正常条件下的三倍[4], 表明低浓度 CO<sub>2</sub> 严重影响了 CO<sub>2</sub> 在叶片中的扩散。第二, 低浓度 CO<sub>2</sub> 能够影响卡尔文循环过程。CO<sub>2</sub> 进入叶肉细胞后, 在 Rubisco 的催化下与 1,5 二磷酸核酮糖(RuBP)发生反应进入卡尔文循环。在低 CO<sub>2</sub> (150 μmol·mol<sup>-1</sup>)时, 苘麻 Rubisco 活力(Vcmax, Rubisco 的最大 CO<sub>2</sub> 固定率)下降了 25%, 含量下降了 30%, 并且可能由于低浓度 CO<sub>2</sub> 降低了 Rubisco 活化酶的氨甲酰化作用[38]导致 Rubisco 的活化状态比正常条件下低 29%, 同时, RuBP 再生能力(Jmax, 类囊体反应中电子传导能力介导的 RuBP 再生能力)和磷酸盐再生能力(PiRC, 淀粉、蔗糖合成中磷酸盐的再生能力)与正常(350 μmol·mol<sup>-1</sup>)相比也都降低了约 25% [4]。Liu 等[14]通过分析不同 CO<sub>2</sub> 条件下的代谢通量发现, 卡尔文循环通量会随着 CO<sub>2</sub> 浓度的降低而降低。这些证据充分表明低浓度 CO<sub>2</sub> 能够抑制整个卡尔文循环, 减少植物体内糖类物质的合成量。第三, 低浓度

CO<sub>2</sub>能够影响植物的光呼吸。Rubisco 在同一个活性位点可以结合 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub> (羧化酶活性和加氧酶活性), O<sub>2</sub> 能够竞争 CO<sub>2</sub> 的结合位点, 产生的光呼吸现象不仅没有 C 的净积累, 相反还要消耗羧化酶活性固定的有机碳, 以热的形式散失掉。Liu 等[14]发现光呼吸通量会随着 CO<sub>2</sub> 浓度的降低而升高, 所以低浓度 CO<sub>2</sub> 会增强光呼吸, 减少碳的积累[39]。

研究发现, 低浓度 CO<sub>2</sub> 能够降低 C<sub>4</sub> 植物叶片中的叶绿素和淀粉含量, 但是叶片氮含量并没有发生改变。在植物叶片中, 氮主要来源于光合系统酶以及类囊体蛋白, 所以氮含量与叶片光合能力紧密相关[40]。氮含量不变但是光合产物却降低, 表明 C<sub>4</sub> 植物分配了更多的 N 给非光合元件来应对低浓度 CO<sub>2</sub> 胁迫[4], 但具体机制还不清楚。

### 3. 低浓度 CO<sub>2</sub> 与其他环境因子的相互作用

外界水分、温度、氮条件对植物生长发育起着重要作用, 当外界 CO<sub>2</sub> 浓度降低时, 碳积累的降低能够影响外界水分、温度、氮条件对植物造成的影响。同样地, 水分、温度、氮条件的变化也能够影响植物在低浓度 CO<sub>2</sub> 下的应答反应。许多研究表明, 低浓度 CO<sub>2</sub> 能够与这些因子交互作用共同影响植物的生长发育过程。

#### 3.1. 水分

低浓度 CO<sub>2</sub> 能够影响植物的蒸腾速率和水分利用效率, 主要是通过影响植物的气孔导度来实现的[41]。Overdieck [42]研究表明, 工业化之前植物比现在植物的气孔导度高约 16%。大多数 C<sub>3</sub> 植物的气孔导度在更新世冰期(CO<sub>2</sub> 浓度: 180~200 μmol·mol<sup>-1</sup>)比现在(CO<sub>2</sub> 浓度: 350~380 μmol·mol<sup>-1</sup>)高出 35%~50% [41], 造成这种情况的主要原因是由于在 CO<sub>2</sub> 胁迫情况下, 植物要抵抗这种胁迫就必须增加气孔导度/比叶面积来减少 CO<sub>2</sub> 进入叶片内部的阻力, 这同时会引起植物蒸腾加快, 增加水分散失, 降低植物水分利用效率。Polley 等[16]通过研究三种 C<sub>3</sub> 植物小麦(*Triticum aestivum*)、旱雀麦(*Bromus tectorum*)、腺牧豆树(*Prosopis glandulosa*)在低浓度 CO<sub>2</sub> 条件下的水分利用效率(水分利用效率=光合速率/气孔导度)发现, CO<sub>2</sub> 浓度的降低与水分利用效率的降低成正比, 表明低浓度 CO<sub>2</sub> 对水分利用率的影响简单直接。Ward 等[17]研究发现缺乏水分能够极大降低低浓度 CO<sub>2</sub> (180 μmol·mol<sup>-1</sup>)条件下植物的光合速率, 并且 C<sub>4</sub> 植物对 C<sub>3</sub> 植物的竞争力也降低。

#### 3.2. 温度

从地质角度来看, 最近一次冰期全球的平均温度比现在低约 8℃, CO<sub>2</sub> 浓度则降至 180~200 μmol·mol<sup>-1</sup> [43] [44], C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 植物在低浓度 CO<sub>2</sub> 下受温度影响的研究对于理解最近一次冰期植物间的竞争状况和植物丰度具有重要意义。在 Ward 等[45]的研究中, 低 CO<sub>2</sub> (200 μmol·mol<sup>-1</sup>)条件下将苘麻和反枝苋(C<sub>4</sub>)种植在两种温度(30℃/24℃和 22℃/16℃)条件下发现, 虽然低温(22℃/16℃)时苠麻的叶片面积及气孔导度有所降低, 但是根部生物量的增加及光呼吸的降低使得总生物量基本不变。与之相比, 反枝苋(C<sub>4</sub>)则受低温影响明显, 生物量降低了 65%, 叶片面积降低了 55%, 比叶重降低了 20%, 虽然在此条件下反枝苋生物量仍是苠麻的 5 倍, 但与 30℃/24℃时的 14 倍相比降低明显。结合 Sage [46]的研究发现, Rubisco 活性降低是导致这种现象的主要原因。在 Sage 的同一研究中, 反枝苋在 30℃与 22℃相比, 在 360 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 时净光合速率升高了约 25%; 在 180 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 时差距不大; 而在 100 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 时则几乎没有差异。表明低浓度 CO<sub>2</sub> 能够降低 C<sub>4</sub> 植物对温度的敏感性, 并且发现相似模式也存在于 C<sub>3</sub> 植物中[46]。

#### 3.3. 氮

CO<sub>2</sub> 能够影响植物对氮的吸收, 但是影响程度比对水分利用率的影响要小, 特别是在干旱条件下,

植物对于水分需求大于对 N 的需求[16]。低浓度 CO<sub>2</sub> 能够减少植物氮的固定, 降低叶片氮含量[4] [15]。在烟草中, 低糖状态能够降低硝酸还原酶的转录, 使植物同化所吸收氮的能力降低[47]。这种反应虽然能够降低碳的使用量, 但是对于植物来说也是破坏性的, 氮积累的减少会导致 Rubisco 含量的降低, 从而引起光合潜能的下降, 加重低浓度 CO<sub>2</sub> 对植物的影响[4]。如果 CO<sub>2</sub> 浓度低于一定阈值, 那么植物将死亡[20]。Rogers 等[48]研究表明, 土壤中氮的缺乏能够降低植物对低浓度 CO<sub>2</sub> 的敏感性。在氮充足条件下, *Aegilops kotschy* 的生物量在 440 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 比 280 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 时高出 40%, 但是在氮缺乏条件下, 生物量变化很小, 这主要是由于低氮条件能够降低植物的碳同化量, 控制植物生长的因素从碳需求转向了氮需求[49]。

#### 4. 展望

通过研究植物对低浓度 CO<sub>2</sub> 胁迫的应答反应, 能够帮助我们了解大气中 CO<sub>2</sub> 浓度较低时期植物怎样应对低浓度 CO<sub>2</sub> 环境, 推测远古时期植物的生产力和生态系统的功能[41], 为寻找控制 C<sub>4</sub> 进化的关键因子奠定基础。现在研究中的实验对象都是经过长期进化而来, 驯化反应以及植物自身的适应性能够改善外界环境对植物体的不利影响[50] [51], 通过单代、短期的实验结果还很难推断长期、渐变环境条件下低浓度 CO<sub>2</sub> 对植物的影响[23]。为了提高我们对这个领域的了解, 我们尚需在分子水平上深入研究。本实验室在低 CO<sub>2</sub> 下种植拟南芥, 通过分析其转录组变化, 获得了在低 CO<sub>2</sub> 条件下表达变化明显的基因, 目前正在对这些基因进行功能分析, 可进一步提供低 CO<sub>2</sub> 对植物影响的分子证据。

#### 基金项目

山东大学(国家级)大学生创新创业训练计划项目研究成果。

#### 参考文献 (References)

- [1] Levis, S., Foley, J.A. and Pollard, D. (1999) CO<sub>2</sub>, Climate, and Vegetation Feedbacks at the Last Glacial Maximum. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, **104**, 31191-31198. <http://dx.doi.org/10.1029/1999JD900837>
- [2] Cowling, S.A., Cox, P.M., Jones, C.D., et al. (2008) Simulated Glacial and Interglacial Vegetation across Africa: Implications for Species Phylogenies and Trans-African Migration of Plants and Animals. *Global Change Biology*, **14**, 827-840. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01524.x>
- [3] Sage, R.F. (1995) Was Low Atmospheric CO<sub>2</sub> during the Pleistocene a Limiting Factor for the Origin of Agriculture? *Global Change Biology*, **1**, 93-106. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.1995.tb00009.x>
- [4] Tissue, D.T., Griffin, K.L., Thomas, R.B., et al. (1995) Effects of Low and Elevated CO<sub>2</sub> on C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Annuals. *Oecologia*, **101**, 21-28. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00328895>
- [5] Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., et al. (1997) Global Vegetation Change through the Miocene/Pliocene Boundary. *Nature*, **389**, 153-158. <http://dx.doi.org/10.1038/38229>
- [6] Collatz, G.J., Berry, J.A. and Clark, J.S. (1998) Effects of Climate and Atmospheric CO<sub>2</sub> Partial Pressure on the Global Distribution of C<sub>4</sub> Grasses: Present, Past, and Future. *Oecologia*, **114**, 441-454. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420050468>
- [7] Cerling, T.E. (1999) Paleorecords of C<sub>4</sub> Plants and Ecosystems. In: Sage, R.F. and Monson, R.K., Eds., *C<sub>4</sub> Plant Biology*, Academic Press, USA, 445-469. <http://dx.doi.org/10.1016/b978-012614440-6/50014-8>
- [8] Huang, Y., Street-Perrott, F.A., Metcalfe, S.E., et al. (2001) Climate Change as the Dominant Control on Glacial-Interglacial Variations in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plant Abundance. *Science*, **293**, 1647-1651. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1060143>
- [9] Boom, A., Marchant, R., Hooghiemstra, H., et al. (2002) CO<sub>2</sub>- and Temperature-Controlled Altitudinal Shifts of C<sub>4</sub>- and C<sub>3</sub>-Dominated Grasslands Allow Reconstruction of Palaeo Atmospheric pCO<sub>2</sub>. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **177**, 151-168. [http://dx.doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00357-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00357-1)
- [10] Dippery, J.K., Tissue, D.T., Thomas, R.B., et al. (1995) Effects of Low and Elevated CO<sub>2</sub> on C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Annuals. I. Growth and Biomass Allocation. *Oecologia*, **101**, 13-20. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00328894>

- [11] Allen, L.H., Bisbal, E.C., Boote, K.J., *et al.* (1991) Soybean Dry Matter Allocation under Subambient and Superambient Levels of Carbon Dioxide. *Agronomy Journal*, **83**, 875-883. <http://dx.doi.org/10.2134/agronj1991.000219622008300050020x>
- [12] Norby, R.J. and O'Neill, E.G. (1991) Leaf Area Compensation and Nutrient Interactions in CO<sub>2</sub>-Enriched Seedlings of Yellow-Poplar (*Liriodendron tulipifera* L.). *New Phytologist*, **117**, 515-528. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00956.x>
- [13] Bowler, J.M. and Press, M.C. (1993) Growth Responses of Two Contrasting Upland Grass Species to Elevated CO<sub>2</sub> and Nitrogen Concentration. *New Phytologist*, **124**, 515-522. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03843.x>
- [14] Liu, L., Shen, F., Xin, C.P., *et al.* (2016) Multi-Scale Modeling of *Arabidopsis thaliana* Response to Different CO<sub>2</sub> Conditions: From Gene Expression to Metabolic Flux. *Journal of Integrative Plant Biology*, **58**, 2-11. <http://dx.doi.org/10.1111/jipb.12370>
- [15] Polley, H.W., Johnson, H.B. and Mayeux, H.S. (1994) Increasing CO<sub>2</sub>: Comparative Responses of the C<sub>4</sub> Grass *Schizachyrium* and Grassland Invader *Prosopis*. *Ecology*, **75**, 976-988. <http://dx.doi.org/10.2307/1939421>
- [16] Polley, H.W., Johnson, H.B. and Mayeux, H.S. (1995) Nitrogen and Water Requirements of C<sub>3</sub> Plants Grown at Glacial to Present Carbon Dioxide Concentrations. *Functional Ecology*, **9**, 86-96. <http://dx.doi.org/10.2307/2390094>
- [17] Ward, J.K., Tissue, D.T., Thomas, R.B., *et al.* (1999) Comparative Responses of Model C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plants to Drought in Low and Elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, **5**, 857-867. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00270.x>
- [18] Norby, R.J. (1994) Issues and Perspectives for Investigating Root Responses to Elevated Atmospheric Carbon Dioxide. *Plant & Soil*, **165**, 9-20. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00009958>
- [19] Sage, R.F. (2004) The Evolution of C<sub>4</sub> Photosynthesis. *New Phytologist*, **161**, 341-370. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.00974.x>
- [20] Sage, R.F. and Coleman, J.R. (2001) Effects of Low Atmospheric CO<sub>2</sub> on Plants: More than a Thing of the Past. *Trends in Plant Science*, **6**, 18-24. [http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01813-6](http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01813-6)
- [21] Lehmeier, C.A., Schäufele, R. and Schnyder, H. (2005) Allocation of Reserve-Derived and Currently Assimilated Carbon and Nitrogen in Seedlings of *Helianthus annuus* under Sub-Ambient and Elevated CO<sub>2</sub> Growth Conditions. *New Phytologist*, **168**, 613-621. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01531.x>
- [22] Ward, J.K. and Strain, B.R. (1997) Effects of Low and Elevated CO<sub>2</sub> Partial Pressure on Growth and Reproduction of *Arabidopsis thaliana* from Different Elevations. *Plant, Cell & Environment*, **20**, 254-260. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-59.x>
- [23] Ward, J.K., Antonovics, J., Thomas, R.B., *et al.* (2000) Is Atmospheric CO<sub>2</sub> a Selective Agent on Model C<sub>3</sub> Annuals? *Oecologia*, **123**, 330-341. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420051019>
- [24] Ward, J.K. and Kelly, J.K. (2004) Scaling up Evolutionary Responses to Elevated CO<sub>2</sub>: Lessons from *Arabidopsis*. *Ecology Letters*, **7**, 427-440. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00589.x>
- [25] Putterill, J. (2001) Flowering in Time: Genes Controlling Photoperiodic Flowering in *Arabidopsis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, **356**, 1761-1767. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2001.0963>
- [26] Campbell, C.D., Sage, R.F., Kocacinar, F., *et al.* (2005) Estimation of the Whole-Plant CO<sub>2</sub> Compensation Point of Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Global Change Biology*, **11**, 1956-1967. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01045.x>
- [27] Tonsor, S.J. and Scheiner, S.M. (2007) Plastic Trait Integration across a CO<sub>2</sub> Gradient in *Arabidopsis thaliana*. *The American Naturalist*, **169**, E119-E140. <http://dx.doi.org/10.1086/513493>
- [28] Beerling, D.J. and Woodward, F.I. (1997) Changes in Land Plant Function over the Phanerozoic: Reconstructions Based on the Fossil Record. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **124**, 137-153. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.1997.tb01787.x>
- [29] Matrosova, A., Bogireddi, H., Mateo-Peñas, A., *et al.* (2015) The HT1 Protein Kinase Is Essential for Red Light-Induced Stomatal Opening and Genetically Interacts with OST1 in Red Light and CO<sub>2</sub>-Induced Stomatal Movement Responses. *New Phytologist*, **208**, 1126-1137. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.13566>
- [30] Beerling, D.J. (2005) Evolutionary Responses of Land Plants to Atmospheric CO<sub>2</sub>. In: Ehleringer, J.R., Cerling, T. and Dearing, M.D., Eds., *A History of Atmospheric CO<sub>2</sub> and Its Effects on Plants, Animals, and Ecosystems*, Springer, New York, 114-132.
- [31] Li, Y.Y., Xu, J.J., Haq, N.U., Zhang, H. and Zhu, X.-G. (2014) Was Low CO<sub>2</sub> a Driving Force of C<sub>4</sub> Evolution: *Arabidopsis* Responses to Long-Term Low CO<sub>2</sub> Stress. *Journal of Experimental Botany*, **65**, 3657-3667. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/eru193>
- [32] Hashimoto, M., Negi, J., Young, J., Israelsson, M., Schroeder, J.I. and Iba, K. (2006) *Arabidopsis* HT1 Kinase Controls Stomatal Movements in Response to CO<sub>2</sub>. *Nature Cell Biology*, **8**, 391-397. <http://dx.doi.org/10.1038/ncb1387>

- [33] Maherali, H., Reid, C.D., Polley, H.W., Johnson, H.B. and Jackson, R.B. (2002) Stomatal Acclimation over a Subambient to Elevated CO<sub>2</sub> Gradient in a C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> Grassland. *Plant, Cell & Environment*, **25**, 557-566. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00832.x>
- [34] Roth-Nebelsick, A. (2005) Reconstructing Atmospheric Carbon Dioxide with Stomata: Possibilities and Limitations of a Botanical pCO<sub>2</sub>-Sensor. *Trees*, **19**, 251-265. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-004-0375-2>
- [35] Beerling, D.J. and Royer, D.L. (2002) Reading a CO<sub>2</sub> Signal from Fossil Stomata. *New Phytologist*, **153**, 387-397. <http://dx.doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00335.x>
- [36] Garbutt, K., Williams, W.E. and Bazzaz, F.A. (1990) Analysis of the Differential Response of Five Annuals to Elevated CO<sub>2</sub> during Growth. *Ecology*, **71**, 1185-1194. <http://dx.doi.org/10.2307/1937386>
- [37] Beerling, D.J. and Woodward, F.I. (1996) Palaeo-Ecophysiological Perspectives on Plant Responses to Global Change. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 20-23. [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81060-3](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(96)81060-3)
- [38] Sage, R.F. (1990) A Model Describing the Regulation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase, Electron Transport, and Triose Phosphate Use in Response to Light Intensity and CO<sub>2</sub> in C<sub>3</sub> Plants. *Plant Physiology*, **94**, 1728-1734. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.94.4.1728>
- [39] Cowling, S.A. (2001) Plant Carbon Balance, Evolutionary Innovation and Extinction in Land Plants. *Global Change Biology*, **7**, 231-239. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00410.x>
- [40] Evans, J.R. (1989) Photosynthesis and Nitrogen Relationships in Leaves of C<sub>3</sub> Plants. *Oecologia*, **78**, 9-19. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00377192>
- [41] Gerhart, L.M. and Ward, J.K. (2010) Plant Responses to Low CO<sub>2</sub> of the Past. *New Phytologist*, **188**, 674-695. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03441.x>
- [42] Overdieck, D. (1989) The Effects of Preindustrial and Predicted Future Atmospheric CO<sub>2</sub> Concentration on *Lyonia mariana* L.D. Don. *Functional Ecology*, **3**, 569-576. <http://dx.doi.org/10.2307/2389571>
- [43] Petit, J.R., Jouzel, J., Raynaud, D., *et al.* (1999) Climate and Atmospheric History of the Past 420,000 Years from the Vostok Ice Core, Antarctica. *Nature*, **399**, 429-436. <http://dx.doi.org/10.1038/20859>
- [44] Sigman, D.M. and Boyle, E.A. (2000) Glacial/Interglacial Variations in Atmospheric Carbon Dioxide. *Nature*, **407**, 859-869. <http://dx.doi.org/10.1038/35038000>
- [45] Ward, J.K., Myers, D.A. and Thomas, R.B. (2008) Physiological and Growth Responses of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plants to Reduced Temperature When Grown at Low CO<sub>2</sub> of the Last Ice Age. *Journal of Integrative Plant Biology*, **50**, 1388-1395. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7909.2008.00753.x>
- [46] Sage, R.F. (2002) Variation in the  $k_{cat}$  of Rubisco in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plants and Some Implications for Photosynthetic Performance at High and Low Temperature. *Journal of Experimental Botany*, **53**, 609-620. <http://dx.doi.org/10.1093/jexbot/53.369.609>
- [47] Klein, D., Morcuende, R., Stitt, M. and Krapp, A. (2000) Regulation of Nitrate Reductase Expression in Leaves by Nitrate and Nitrogen Metabolism Is Completely Overridden When Sugars Fall below a Critical Level. *Plant, Cell & Environment*, **23**, 863-871. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00593.x>
- [48] Rogers, A., Fischer, B.U., Bryant, J., *et al.* (1998) Acclimation of Photosynthesis to Elevated CO<sub>2</sub> under Low-Nitrogen Nutrition Is Affected by the Capacity for Assimilate Utilization. Perennial Ryegrass under Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment. *Plant Physiology*, **118**, 683-689. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.118.2.683>
- [49] Grünzweig, J.M. and Körner, C. (2000) Growth and Reproductive Responses to Elevated CO<sub>2</sub> in Wild Cereals of the Northern Negev of Israel. *Global Change Biology*, **6**, 631-638. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00346.x>
- [50] Woodward, F.I. and Bazzaz, F.A. (1988) The Responses of Stomatal Density to CO<sub>2</sub> Partial Pressure. *Journal of Experimental Botany*, **39**, 1771-1781. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/39.12.1771>
- [51] Chaves, M.M. and Pereira, J.S. (1992) Water Stress, CO<sub>2</sub> and Climate Change. *Journal of Experimental Botany*, **43**, 1131-1139. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/43.8.1131>



**期刊投稿者将享受如下服务：**

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击：<http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱：[hjas@hanspub.org](mailto:hjas@hanspub.org)