

小麦产量形成对大气臭氧浓度升高响应的整合分析

冯兆忠, 小林和彦, 王效科, 冯宗炜

中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085;

Department of Global Agricultural Sciences, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, Tokyo 113-8657, Japan

E-mail: zhzfeng201@163.com

2008-07-01 收稿, 2008-10-23 接受

国家自然科学基金(批准号: 30670387)、日本环境省生态前沿项目(编号: 07-C062-03)和国家重点基础研究发展计划(编号: 2002CB410803)资助

摘要 应用整合分析(meta-analysis)方法定量研究了大气臭氧(O₃)浓度增加对小麦光合色素、气体交换和产量形成的影响。通过 Web of Sciences 和中国期刊全文数据库检索, 共收集 39 篇原始论文。结果表明, 大气臭氧浓度增加可导致小麦的产量在当前环境浓度的基础上降低 26%, 籽粒重、穗粒数和穗数分别降低 18%, 11%和 5%, 收获指数减少 11%。叶片生理对大气臭氧浓度增加的响应比产量敏感得多, 如光饱和和光合速率、气孔导度和叶绿素含量分别下降 40%, 31%和 46%。春小麦和冬小麦对臭氧的响应相似。大部分指标显示了小麦叶片生理和产量的降低随着臭氧浓度增加而线性增加的趋势。在小麦灌浆期, 臭氧浓度增加引起叶片的光合速率、气孔导度和叶绿素含量降低得最大。大气 CO₂ 浓度升高可以明显减轻或抵消大气臭氧浓度增加引起的减产效应。

关键词
整合分析
CO₂ 浓度升高
小麦
臭氧
气体交换
产量

近地层大气臭氧(O₃)是一种对陆地植被有很强植物毒性作用的气态污染物^[1]。自 20 世纪 60 年代以来, 一些发达国家的环境大气臭氧浓度已引起许多 C₃ 作物生长受阻, 产量下降^[2,3]。近几十年来, 由于大量使用化石燃料及含氮化肥, 大气中 NO_x 和 VOCs 浓度剧增, 对流层中臭氧浓度不断增加^[4]。据估计, 目前全球近 1/4 的国家和地区在夏季面临大气臭氧浓度 60 ppb (1 ppb = 2 × 10⁻⁹ g/L) 以上的威胁, 并且近地层臭氧浓度正以每年 0.3%~2.0% 的速度增加^[5]。若维持当前的释放速率, 预计 2050 年地表臭氧浓度将在现有基础上增加 20%~25%, 2100 年将增加 40%~60%^[4]。另外, 由于含氮化合物和 VOCs 的长距离传输, 导致许多农业区、森林及边远地区臭氧浓度经常超过植物受害阈值^[6]。目前地表臭氧已经被认为是许多农村和城市地区植物受损的主要环境问题之一^[7,8]。

研究表明, 臭氧通过叶片的气孔进入到植物叶肉组织中, 与质膜上的不饱和脂肪酸等发生化学反应转化成活性氧自由基, 导致抗氧化系统失衡, 细胞死亡, 促进衰老^[9]。从个体水平看, 低浓度的臭氧能

够引起植物叶片的可见伤害症状, 如冬小麦叶片表现为褪绿型、褐斑型和坏死型, 水稻叶片则表现为褪绿型、褐斑型和水锈型^[10]。臭氧浓度增加可引起大部分植物的生物量和产量下降^[3,7,11-13]。小麦是对臭氧极其敏感的作物之一^[14,15], 甚至在低浓度的环境大气里冬小麦产量损失高达 47%^[16]。但这种破坏性作用不仅因臭氧暴露剂量(浓度×时间)、基因型等有较大差异, 而且臭氧暴露时期和方式对小麦产量的影响也不容忽视。如 Pleijel 等人^[17]在春小麦不同生育期进行相同的剂量试验, 结果表明, 在开花期到成熟期进行臭氧熏蒸引起的产量损失远大于开花期前的暴露。Meyer 等人^[18]研究发现, 在相同的臭氧暴露剂量下, 动态的臭氧熏蒸方式(有浓度峰值)引起小麦产量损失显著大于恒定的臭氧熏蒸方式。

为了正确评估臭氧对植物生长和产量的影响, 其他环境问题, 如大气 CO₂ 浓度升高、干旱和高温等与日益升高的大气臭氧浓度之间复杂的交互作用也不容忽视。气孔在控制作物对臭氧吸收方面起着重要作用, 因此凡是引起气孔关闭的因子, 如干旱和高

浓度的CO₂等均不同程度地减轻臭氧对作物的伤害,而使气孔开张的因素,如湿度或水分增加,则使作物所受伤害变大^[19,20]。由此可见,影响因素的复杂性导致相关研究结果间存在着很大的差异。因此非常有必要综合各种因素,定量揭示近地层臭氧浓度增加对作物的影响及其作用机理。

整合分析(meta-analysis)是一种专门对单个研究进行统计综合、找出普遍结论并发现差异的定量研究方法。自20世纪90年代初引入生态学和进化生物学以来,该方法已得到了迅速的发展^[21-23]。Ecology杂志在1999年的专刊上发表了整合分析在生态学中应用的专题,系统介绍了整合分析在生态学中的应用实例、前景及存在的问题^[22]。随着对全球变化问题的日益关注,整合分析近年来在全球气候变化研究中得到了广泛应用,如评价生态系统对CO₂浓度升高和全球变暖的响应、生态系统对臭氧的响应、土地利用和管理对气候变化的影响等方面^[21-23]。雷相东等人^[21]介绍了整合分析方法的原理、步骤和优缺点,并综述了其在气候变化研究中的应用成果。但整合分析在中国生态学领域的实际应用却很少^[24,25]。

本文运用整合分析方法综合了有关臭氧对小麦影响的研究成果,以当前环境大气臭氧浓度为对照,定量地揭示了大气臭氧浓度增加对小麦光合作用和产量的影响,并阐明小麦生态型、叶片熏蒸时间、生育期及大气CO₂浓度增加等因素的影响。这对于预测未来大气环境变化条件下小麦的粮食安全具有重要的科学意义。

1 材料与方法

() 数据库的建立。通过Web of Sciences (ISI, 美国)及中国期刊全文数据库(CNKI, 中国),输入关键词臭氧和小麦,检索年限为1980~2007年。符合以下条件的视为有效文献:(1)同时报道环境大气和臭氧浓度增加的处理;(2)臭氧熏蒸要10 d以上;(3)具有重复报道的数据只选用其中一篇;(4)具有我们选定的指标参数:产量(Y)、籽粒重(GW)、穗粒数(GNE)、小穗数(ENP)、收获指数(HI)、地上生物量(Bs)、光饱和光合速率(Asat)、气孔导度(Gs)、叶绿素含量(Chl)。通过筛选,共有39篇有效文献。由于整合分析要求各个观测值都是独立的,因此我们假定任何一篇文献中的任一品种、臭氧浓度、时期及与其他复合处理等的观测值都是独立的^[26]。提取每篇文献

的环境臭氧浓度(对照)和臭氧增加处理(处理)下各个指标的平均值(X_C 和 X_E)、标准差(SD_C 和 SD_E)和样本个数(N_C 和 N_E)。表和文章中的数据直接提取,图中的数据用GRAFULA软件来提取。为了探讨不同因素对大气臭氧浓度增加引起小麦产量降低的相对贡献,我们对原始数据进行了分类。按臭氧浓度分30~59, 60~89, 90~119, 120 ppb;小麦类型分春小麦和冬小麦;生育期的划分:营养生长、孕穗期-开花期及灌浆期;叶片暴露时间分为:3~10, 11~20, 20 d以上;按有无交互处理分为:无其他处理以及与大气CO₂浓度升高的复合处理。

() 整合分析。我们采用反应比(r)的对数作为计算的效应值(E),其计算公式如下: $E = \ln(X_E/X_C)$ ^[19,26]。根据Curtis和Wang^[26]介绍的方法,利用MetaWin软件中的混合效应模型(随机效应模型)对原始数据进行整合分析,得到平均反应比。这里所采用的方法与以前在单个作物上的研究相似^[19,27]。由于许多研究中未报导标准差或标准误及样本个数,导致效应值的方差无法计算,因此本研究利用软件中的再取样技术获得方差,即非加权的整合分析法,95%的置信区间由自助法获得^[28]。

相对于环境大气臭氧浓度,大气臭氧浓度增加后小麦产量形成及生理指标的变化百分率为 $(r-1) \times 100\%$ ^[27]。若 $r = 1$,即百分率为零,表明大气臭氧浓度增加并未引起变化;若 $r < 1$,计算出的百分率为负值,表明臭氧浓度增加引起该参数的降低;若百分率为正值,表明臭氧浓度增加引起该参数的升高。若某个指标的95%的置信区间不与0重叠,那么就认为臭氧处理已引起该指标的显著变化;若进行不同种类的比较,它们的95%的置信区间不重叠,则表明它们之间的差异显著^[19,26]。

2 结果与分析

2.1 近地层臭氧浓度升高对小麦光合作用和产量形成的平均影响

从图1可见,大气臭氧浓度升高引起小麦叶片生理指标的降低程度比产量大得多。从光饱和光合速率、气孔导度和叶绿素含量水平上看,日益增加的臭氧可导致这些指标在当前的臭氧水平上降低30%以上,其中叶绿素含量降低最大为46%,其95%的置信区间是39%~53%。大气臭氧浓度增加可引起光合速率降低40%,这可能是由于叶绿素含量和气孔导度

(-31%)共同下降引起的. 与环境大气臭氧浓度(35 ppb)相比, 平均大气臭氧浓度为 77 ppb可降低小麦产量 26%, 这主要由于籽粒重、穗粒数和穗数分别下降 18%, 11%和 5%的共同作用. 尽管臭氧并未引起地上生物量发生明显的变化, 但小麦的收获指数(HI)降低 11%以上.

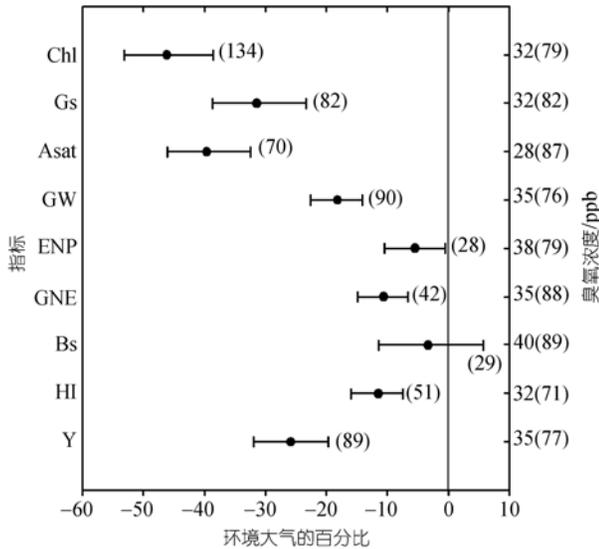


图1 大气臭氧浓度增加对小麦生长及产量形成影响的百分比

每个误差线后的数字表示自由度; 纵坐标的数值表示近地层大气的臭氧浓度, 括号中的数值表示增加的臭氧浓度. 下同

2.2 影响因素分析

() 小麦类型. 从所选指标来看, 并未发现春小麦和冬小麦对大气臭氧浓度增加的响应存在统计学上的差异(图 2), 这说明尽管它们的生态型不同, 但对臭氧的响应方式是相似的.

() 生育期和叶片暴露时间. 比较了不同生育期小麦叶片对大气臭氧浓度增加的响应差异(图 3). 臭氧对叶片的影响随着小麦的生长而加剧. 从影响的平均值看, 光合速率、气孔导度和叶绿素含量在营养生长时期降低幅度最小, 灌浆期最大. 另外, 在营养生长时期, 与当前环境臭氧浓度相比, 大气臭氧浓度增加并未明显降低小麦光合速率、气孔导度和叶绿素含量. 但在灌浆期, 小麦叶片光合速率、气孔导度和叶绿素含量的降低程度明显大于其他时期.

图4显示, 臭氧降低小麦叶片光合速率和气孔导度的程度随着暴露时间的增加而明显增大. 在叶片暴露 10 d 以内时, 大气臭氧增加可导致叶片光合速

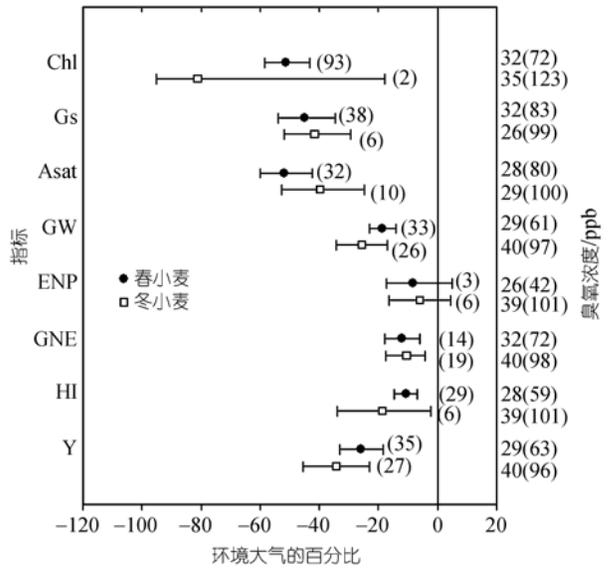


图2 春小麦和冬小麦对大气臭氧浓度增加的响应差异

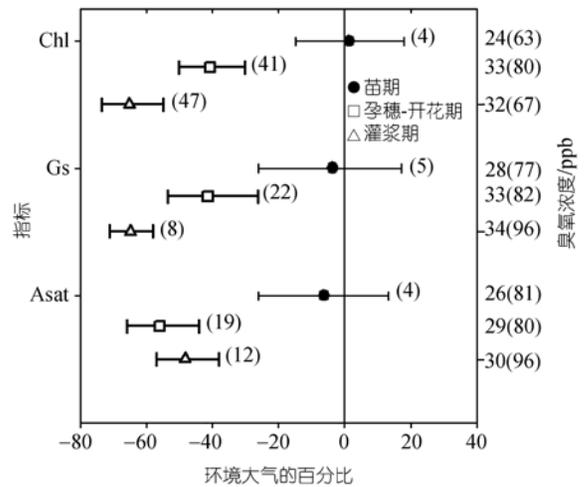


图3 大气臭氧浓度增加对小麦不同生育期叶片生理指标的影响

率和气孔导度降低 15%和 4%, 但叶片暴露 20 d 以上时, 光合速率和气孔导度的降低分别为 71%和 58%.

() 大气臭氧浓度. 除穗数和叶绿素外, 臭氧引起叶片光合作用和地上生物量的降低随臭氧浓度的增加呈线性增大的趋势(图 5). 与环境臭氧浓度相比, 大气臭氧浓度为 51 ppb 时, 引起小麦减产 17%, 当臭氧浓度为 75 ppb, 产量可减产 24%. 籽粒重也呈现相似的变化规律. 叶片光合速率对大气臭氧浓度增加是非常敏感的. 与环境臭氧浓度相比, 平均臭氧浓度为 49 ppb 可引起光合速率下降 33%; 而当平均

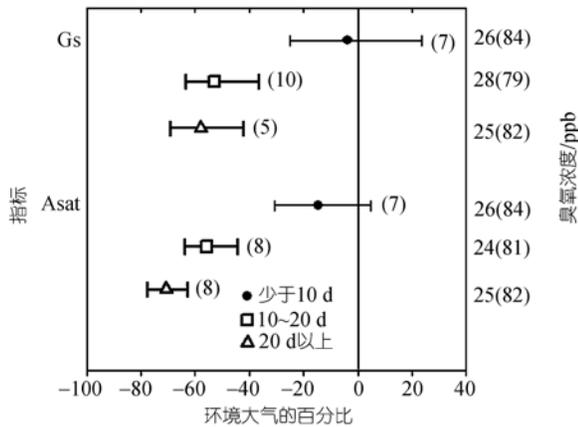


图4 叶片熏蒸时间对生理指标响应的影响

臭氧浓度升高到 81 ppb 时, 光合速率则下降一半以上. 另外, 低于 60 ppb 的臭氧可引起小麦大部分生理和产量指标的明显下降, 但对穗数和气孔导度的影响不显著(图 5).

() 大气 CO₂ 浓度升高. 从光合作用和产量指标看, 大气 CO₂ 浓度增加明显减轻臭氧对小麦的伤害作用, 甚至抵消了臭氧的减产效应(图 6). 当大气 CO₂ 和臭氧浓度同时升高时, 小麦的产量、收获指数、穗粒数等并未出现明显的降低(即与 0 重叠). 在没有其他复合处理的情况下, 大气臭氧浓度增加可引起小麦减产 30%, 籽粒重和穗粒数分别降低 22% 和 11%; 但在大气 CO₂ 浓度升高的情况下, 大气臭氧浓度增加只引起小麦产量、千粒重和穗粒数在当前环境臭氧浓度的基础上分别下降 2%, 3% 和 5%. 另外, 在大气 CO₂ 和臭氧浓度同时升高时, 叶片光合速率的下降仅为大气臭氧浓度增加引起的降低值的 35% (图 6). 在没有其他复合处理的情况下, 大气臭氧浓度增加引起叶片气孔导度降低 45%, 远大于平均结果 31% (图 1), 而与大气 CO₂ 浓度升高复合处理, 气孔关闭的程度明显减轻(-9%).

3 讨论

利用整合分析方法, 我们定量地评价了臭氧浓度增加对小麦叶片生理指标和产量的影响. 结果显示, 大气平均臭氧浓度增加到 77 ppb 可引起小麦产量在当前浓度的基础上降低 26%, 其中 95% 的置信区间为 20%~32% (图 1), 这意味着作为全球主要的粮食作物, 小麦的产量在不久的将来可能遭受严重损失. 尽管小麦穗粒数和穗数不同程度地降低, 但臭氧

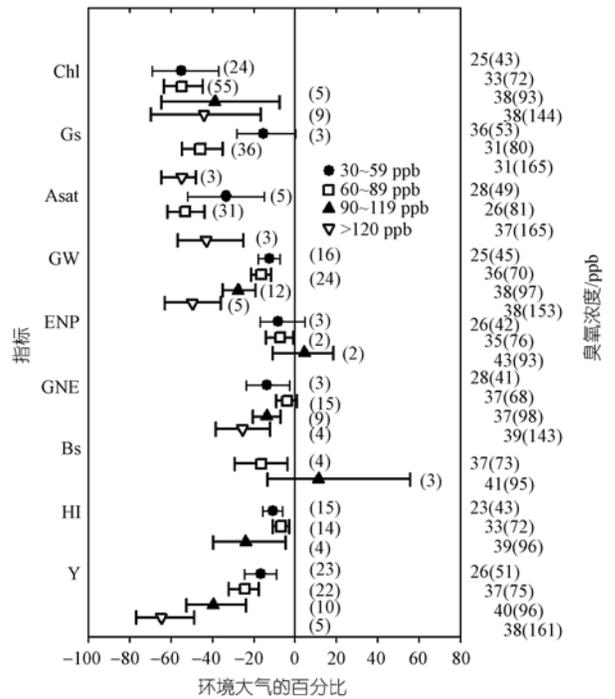


图5 不同大气臭氧浓度对小麦产量形成指标的影响

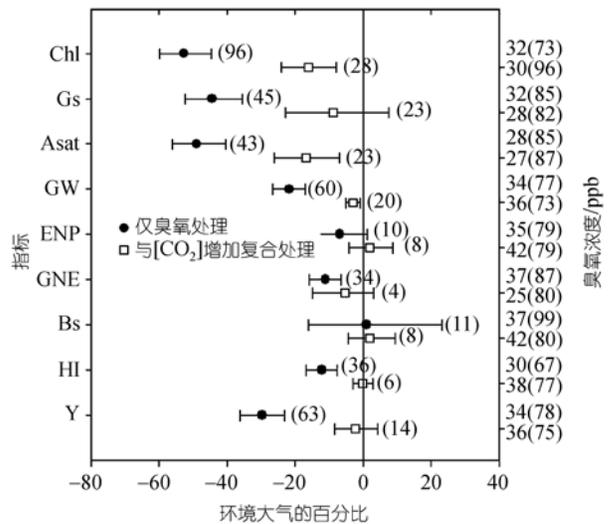


图6 大气臭氧及与大气 CO₂ 浓度升高复合处理对小麦产量形成的影响

对小麦籽粒重的影响(-18%)是其产量降低的主要原因, 说明臭氧严重影响了小麦的籽粒灌浆过程. Feng 等人^[29]利用开顶式装置研究发现大气臭氧浓度升高明显增加了小麦瘪粒的数量.

小麦叶片的生理指标, 如光合速率和光合色素对大气臭氧浓度增加的反应比产量要敏感得多. 在

135次测量中,平均大气臭氧浓度为79 ppb可引起叶绿素含量降低46%,这表明臭氧明显加速叶片的衰老.在其他作物如大豆^[30]、马铃薯^[31]和玉米^[32]等也都发现臭氧引起了叶片早衰.叶片光合速率的显著降低直接影响了碳水化合物的固定及其向籽粒中的转运.气孔导度的降低说明小麦叶肉细胞内臭氧吸收量超过一定的阈值而采取气孔部分关闭,因为这样可以阻止大量的臭氧进入到叶肉细胞,但同时也减少了叶片对大气CO₂的吸收.

就小麦的类型来看,春小麦和冬小麦对臭氧的响应方式是相似的(图2).图中冬小麦的臭氧暴露浓度要明显高于春小麦,这主要因为臭氧浓度的计算方式不同.春小麦大都是欧洲的研究结果,大部分是将整个生育期的臭氧浓度进行平均.而冬小麦的臭氧熏蒸都是从拔节期之后开始的,重要的是报道的臭氧浓度结果大都是以实际熏蒸天数进行平均的,即扣除未熏蒸天数的臭氧浓度.

从本研究结果来看,在小麦的灌浆期,大气臭氧浓度增加引起叶片的光合速率、气孔导度和叶绿素含量等降低的程度最大(图3),这与大豆的研究结果相似^[19].Pleijel等人^[17]比较研究了春小麦不同生育期熏蒸臭氧对产量损失的影响,结果发现在小麦灌浆期熏蒸,小麦的产量损失最大.但这并不能断定这一生育期对臭氧最敏感,因为臭氧对植物的作用机理是通过累积效应达到一定程度才开始影响到植物的生理响应,进而影响到植物的生物量和产量,这一观点可由图4证实.我们发现当臭氧浓度为80 ppb左右时,尽管熏蒸10天以内有的叶片也出现不同程度的降低,

但只有连续熏蒸10 d以上叶片的光合速率和气孔导度才有明显的降低(图4).

研究表明,大气CO₂浓度增加能明显降低叶片的气孔导度^[27,33],因此也限制了叶肉细胞的臭氧通量,这在一定程度可以减轻臭氧对植物的伤害.本研究结果也支持了这种观点,即大气CO₂和臭氧浓度同时升高,小麦叶片的光合速率和叶绿素含量降低的程度远小于当前大气CO₂浓度下臭氧浓度增加带来的负面影响;同时气孔关闭的程度明显减轻(图6).Wittig等人^[20]利用整合分析方法研究了各种树木对大气臭氧和CO₂同时升高的响应,也发现了相似的规律.但在大豆上的整合分析结果恰恰相反,Morgan等人^[19]发现大气CO₂浓度增加进一步加剧了臭氧浓度增加引起的气孔关闭.在个体水平上,大气CO₂浓度升高明显减轻了因大气臭氧浓度增加引起的小麦减产(图6),这主要因为大气CO₂浓度升高增加了小麦碳水化合物的合成及向籽粒中的转运^[34],导致了籽粒重和小穗数的降低程度明显减轻.在大豆的研究也发现了相似的结果^[19].

总之,本研究通过整合分析方法综合各种影响因素,定量地回答了将来大气臭氧浓度增加对小麦产量形成及光合生理的影响.结果表明,籽粒重的降低是大气臭氧浓度增加(77 ppb)引起小麦产量损失(26%)的主要原因,小麦叶片的生理指标对臭氧的反应比产量要敏感得多,大气CO₂浓度升高明显减轻臭氧引起的负作用.本结果仅是运用整合分析方法研究环境变化的一个案例,希望国内的研究者能够更多地将该方法运用到生态学的研究中,尤其是全球气候变化的研究.

参考文献

- 1 Krupa S, McGrath M T, Andersen C P, et al. Ambient ozone and plant health. *Plant Dis*, 2001, 85: 4—12 [\[DOI\]](#)
- 2 Brasher E P, Fieldhouse D J, Sasser M. Ozone injury in potato variety trials. *Plant Dis Rep*, 1973, 57: 542—544
- 3 Heagle A S. Ozone and crop yield. *Ann Rev Phytopathol*, 1989, 27: 397—423
- 4 Meehl G A, Stocker T F, Collins W D, et al. *Global Climate Projections*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007
- 5 Fowler D, Cape J N, Coyle M, et al. Modelling photochemical oxidant formation, transport, deposition and exposure of terrestrial ecosystems. *Environ Pollut*, 1999, 100: 43—55 [\[DOI\]](#)
- 6 Ashmore M R. Assessing the future global impacts of ozone on vegetation. *Plant Cell Environ*, 2005, 28: 949—964 [\[DOI\]](#)
- 7 Karnosky D, Skelly J, Percy K, et al. Prospectives regarding 50 years of research on effects of tropospheric ozone air pollution on US forests. *Environ Pollut*, 2007, 147: 489—506 [\[DOI\]](#)
- 8 Prather M, Gauss M, Berntsen T, et al. Fresh air in the 21st century? *Geophys Res Lett*, 2003, 30(2): 1100 [\[DOI\]](#)
- 9 Long S P, Naidu S L. Effects of oxidants at the biochemical, cell and physiological levels. In: Treshow M, ed. *Air Pollution and Plants*. London: John Wiley, 2002. 69—88
- 10 白月明, 郭建平, 王春乙, 等. 水稻与冬小麦对臭氧的反应及其敏感性试验研究. *中国农业生态学报*, 2002, 10(1): 13—16

- 11 Benton J, Fuhrer J, Gimeno B S, et al. An international cooperative programme indicates the widespread occurrence of ozone injury on crops. *Agr Ecosyst Environ*, 2000, 78: 19—30[DOI]
- 12 Feng Z W, Jin M H, Zhang F Z, et al. Effects of ground-level ozone (O₃) pollution on the yields of rice and winter wheat in the Yangtze River Delta. *J Environ Sci*, 2003, 15: 360—362
- 13 Fuhrer J, Booker F. Ecological issues related to ozone: Agricultural issues. *Environ Int*, 2003, 29: 141—154[DOI]
- 14 Mills G, Buse A, Gimeno B, et al. A synthesis of AOT40-based response functions and critical levels of ozone for agricultural and horticultural crops. *Atmos Environ*, 2007, 41: 2630—2643[DOI]
- 15 Wang X K, Zheng Q W, Yao F F, et al. Assessing the impact of ambient ozone on growth and yield of a rice (*Oryza sativa* L.) and a wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar grown in the Yangtze Delta, China, using three rates of application of ethylenediurea (EDU). *Environ Pollut*, 2007, 148: 390—395[DOI]
- 16 Wahid A, Maggs R, Shamsi S R A, et al. Air pollution and its impacts on wheat yield in the Pasistan Punjab. *Environ Pollut*, 1995, 88: 147—154[DOI]
- 17 Pleijel H, Danielsson H, Gelang J, et al. Growth stage dependence of the grain yield response to ozone in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agr Ecosyst Environ*, 1998, 70: 61—68[DOI]
- 18 Meyer U, Kollner B, Willenbrink J, et al. Physiological changes on agricultural crops induced by different ambient ozone exposure regimes. 1. Effects on photosynthesis and assimilate allocation in spring wheat. *New Phytol*, 1997, 136: 645—652[DOI]
- 19 Morgan P B, Ainsworth E A, Long S P. How does elevated ozone impact soybean? A meta-analysis of photosynthesis, growth and yield. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 1317—1328[DOI]
- 20 Wittig V E, Ainsworth E A, Long S P. To what extent do current and projected increases in surface ozone affect photosynthesis and stomatal conductance of trees? A meta-analytic review of the last 3 decades of experiments. *Plant Cell Environ*, 2007, 30: 1150—1162[DOI]
- 21 雷相东, 彭长辉, 田大伦, 等. 整合分析(Meta-analysis)方法及其在全球变化中的应用研究. *科学通报*, 2006, 51(12): 2587—2597
- 22 Osenberg C W, Sarnelle O, Cooper S, et al. Resolving ecological questions through meta-analysis: Goals, metrics and models. *Ecology*, 1999, 80: 1105—1117
- 23 彭少麟, 唐小焱. Meta 分析及其在生态学上应用. *生态学杂志*, 1998, 17(5): 74—79
- 24 郑凤英, 彭少麟. 捕食关系的 Meta 分析. *生态学报*, 1999, 19(4): 448—452
- 25 郑凤英, 彭少麟. 植物生理生态学指标对大气 CO₂ 浓度倍增响应的整合分析. *植物学报*, 2001, 43(11): 1101—1109
- 26 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]
- 27 Ainsworth E A, Davey P A, Bernacchi C J, et al. A meta-analysis of elevated [CO₂] effects on soybean (*Glycine max*) physiology, growth and yield. *Global Change Biol*, 2002, 8: 695—709[DOI]
- 28 Adams D C, Gurevitch J, Rosenberg M S. Resampling tests for meta-analysis of ecological data. *Ecology*, 1997, 78: 1277—1283
- 29 Feng Z Z, Yao F F, Chen Z, et al. Response of gas exchange and yield components of field-grown *Triticum aestivum* L. to elevated ozone in China. *Photosynthetica*, 2007, 45: 441—446[DOI]
- 30 Dermody O, Long S P, DeLucia E H. How does elevated CO₂ or ozone affect the leaf-area index of soybean when applied independently? *New Phytol*, 2006, 169: 145—155[DOI]
- 31 Donnelly A, Craigon J, Black C R, et al. Does elevated CO₂ ameliorate the impact of O₃ on chlorophyll content and photosynthesis in potato (*Solanum tuberosum*)? *Physiol Plant*, 2001, 111: 501—511 [DOI]
- 32 Leitao L, Bethenod O, Biolley J P. The impact of ozone on juvenile maize (*Zea mays* L.) plant photosynthesis: Effects on vegetative biomass, pigmentation, and carboxylases (PEPc and Rubisco). *Plant Biol*, 2007, 9: 478—488[DOI]
- 33 Ainsworth E A, Rogers A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ*, 2007, 30: 258—270[DOI]
- 34 Wall G W, Garcia R L, Kimball B A, et al. Interactive effects of elevated carbon dioxide and drought on wheat. *Agron J*, 2006, 98: 354—381[DOI]