

## 大气二氧化碳浓度升高影响植物生长发育的研究进展

金奖铁<sup>1</sup>, 李扬<sup>1</sup>, 李荣俊<sup>2</sup>, 刘秀林<sup>2,3</sup>, 李林懋<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>武汉大学生命科学学院, 武汉430072

<sup>2</sup>中国科学院武汉植物园/中国科学院植物种质创新与特色农业重点实验室, 武汉430074

<sup>3</sup>中国科学院大学, 北京100049

**摘要:** 大气中二氧化碳浓度升高(elevated CO<sub>2</sub> concentration, e[CO<sub>2</sub>])及其带来的温室效应正在给全球农业生产力和粮食安全带来极大挑战。研究植物对大气二氧化碳浓度变化的响应对于理解和预测未来全球气候变化对植物适应性和演化的影响, 以及提高农作物产量至关重要。前期对二氧化碳的研究为深入了解e[CO<sub>2</sub>]对叶片光合作用、气体交换、碳水化合物动态和植物生长的影响提供了诸多证据。在这篇综述中, 我们专注于探讨e[CO<sub>2</sub>]对植物生长发育过程和细胞功能的影响及其内在分子机制的研究进展。主要集中在综述二氧化碳对植物生长发育、植株形态结构以及内部生理生化机能的作用。最后对植物发育响应气候变化的研究进行了讨论和展望。

**关键词:** 大气二氧化碳; 气候变化; 植物发育; 分子机理

二氧化碳是植物进行光合作用的重要物质基础, 同时也是气候变化的主要驱动力, 因而对其研究是近几十年来植物生物学研究的重要组成部分。在距今大约20 000年前的陆生植物进化过程中, 大气二氧化碳浓度(CO<sub>2</sub> concentration, [CO<sub>2</sub>])仍然是比较低的(180×10<sup>-6</sup>~200×10<sup>-6</sup>)。自18世纪工业革命以来, 由于人类燃烧化石燃料和大量砍伐森林的影响, 大气中CO<sub>2</sub>浓度不断升高, 从工业革命前的大气CO<sub>2</sub>浓度280×10<sup>-6</sup>上升到如今的400×10<sup>-6</sup>左右。这已经是一个植物在数百万年间都未曾遇到的浓度(Tripati等2009)。因此, [CO<sub>2</sub>]的上升速度可能会大大快于某些植物物种能够演化出适应这种浓度变化的性状的速度(Franks等2014; Anderson和Gezon 2015)。如果不停止这种对环境的破坏, 大气CO<sub>2</sub>浓度还将持续上升。大气CO<sub>2</sub>被预测在本世纪末将达到730×10<sup>-6</sup>~1 000×10<sup>-6</sup>, 并因此可能使全球表面平均温度上升1.0~3.7°C (IPCC 2014)。气候变化也将带来降水模式的改变, 带来更频繁的干旱事件的发生。这些气候变化因素将在分子功能、发育过程、形态特征及生理生化等多种水平对植物造成影响。

由于CO<sub>2</sub>是植物光合作用的底物, CO<sub>2</sub>可以直接影响植物的光合作用及其下游的发育过程(Ainsworth和Long 2005)。相比于其他细胞过程, 大气中二氧化碳浓度升高(elevated CO<sub>2</sub> concentration, e[CO<sub>2</sub>])对于光合作用和气孔导度的影响已经有大

量的研究和报道。例如, 在针对40个物种的12个FACE实验中已经发现高浓度CO<sub>2</sub>对光合作用碳固定效率平均有31%的促进作用。这方面其他详细研究可参见Gamage等(2018)综述。植物由于其固定生长不能移动的特点, 使其演化出对环境变化的多种适应性。不同物种或不同基因型的植物其发育过程对不同的环境条件有着不同的响应过程。即使是同一植物处于不同发育时期的不同组织器官, 在分子、细胞和形态学水平上, 对不同的环境胁迫也有着不同的反应。而这些发育过程的改变对于植物对环境的适应和农作物的生产都至关重要(Nicotra等2010)。气候变化, 包括温度、降水及大气成分的改变对植物发育有着重要影响。本综述将总结植物发育过程响应高浓度CO<sub>2</sub>的研究成果, 包括组织器官和细胞水平的变化及其内在调节分子机制。最后, 我们也对植物发育响应气候变化的研究进行了讨论和展望。

### 1 二氧化碳对植物生长发育、植株形态结构以及内部生理生化机能的作用

植物发育对环境的响应可能表现为多种形式

收稿 2018-12-16 修定 2019-05-05

资助 国家自然科学基金(31690090和31690091)、国家科技重大专项(2016ZX08005003-001和2016ZX08009003-004)。

\* 通讯作者(lilinmaoaw@whu.edu.cn)。

的改变,如发育起始、发育时间及单个器官或整个植株最终形态结构的变化等。改变发育起始的例子,如水分胁迫条件下侧根起始被抑制(Babé等2012)。环境也可以改变植物发育时间,例如高温促进拟南芥营养生长向生殖生长过程的转变(Bal-subramanian等2006)。这些变化最终也会导致植物器官或整体植物形态结构的改变。例如,在高浓度CO<sub>2</sub>下生长的大豆具有更多、更大的叶片的表型。这些发育过程的改变体现了植物形态在不同环境下的可塑性(Dermody等2006)。而且,这些改变对农作物的产量和环境适应性也有极大影响。但是,目前对于这些发育过程的调控在多大程度上是保守的或者是物种特异性的还缺乏了解。

### 1.1 e[CO<sub>2</sub>]对植物根发育的影响

根系是植物吸收和运输土壤矿质养分最主要的器官。根系在土壤中的空间分布和接触土壤的面积对植物吸收养分十分重要。为了吸收更多的养分,植物需要形成更加强大的根系,增加其与土壤的接触面积。在CO<sub>2</sub>浓度升高条件下,植物的生物量增加的同时,其对养分的需求也相应增加,以平衡体内碳元素与其他养分元素间的比例(Madhu和Hatfield 2013)。在许多农作物中,e[CO<sub>2</sub>]被证明可以促进根的生物量生成(Madhu和Hatfield 2013)。大量研究表明CO<sub>2</sub>浓度升高不仅促进植物地上部的生长,而且能够影响植物根系的长度、密度、粗细、数量、表面积、根冠比、根系生理特性、根际微生态以及根系分泌物等(Benlloch-Gonzalez等2014),从而有助于植物吸收更多的养分和水分。研究发现多种植物,如小麦(Benlloch-Gonzalez等2014; Chaudhuri等1990)、高粱(Chaudhuri等1986)和大豆(Del Castillo等1989),在高浓度二氧化碳下倾向于增加根的生物量和干重。Salsman等(1999)发现e[CO<sub>2</sub>]下根系生物量增加与根系淀粉和ABA含量增加有关,可能导致更多的碳被分配到根系。

在多个物种中已经发现e[CO<sub>2</sub>]不仅对根的生物量有显著的促进作用,同时增加了根冠比,说明在e[CO<sub>2</sub>]下植物分配更多的资源来获取矿物质和水资源(Rogers等1997)。但是,对于这些改变在不同物种中的保守性还缺乏系统研究。据报道,在大豆中,根系微视窗监测(minirhizotron)实验证明

e[CO<sub>2</sub>]主要促进了表层和中层土壤的根伸长,加之降水减少,增加了根瘤的数目和密度(Gray等2016)。进一步研究发现,农作物和森林物种根生物量的增加,与根长的增加和侧根的形成以及根直径的增加都有一定关系(Madhu和Hatfield 2013)。在模式植物拟南芥中,也发现e[CO<sub>2</sub>]同时促进了初生根的生长和侧根的生长与伸长(Crookshanks等1998)。在小麦、棉花和高粱中,e[CO<sub>2</sub>]对根系统结构的影响主要表现为表层土壤根的分化,即侧根分枝的增多和伸长,而不是根系统向更深的土壤生长(Pritchard和Rogers 2000)。e[CO<sub>2</sub>]下根系统结构的改变可能会改变根对水分吸收和运输的效率(Gray等2016)。同时,根深分布的改变对植物吸收矿物质的能力也有重要影响(Lynch 2015)。

在解剖学水平发现e[CO<sub>2</sub>]促进棉花根成熟区中柱和皮层的发育(Rogers等1992),从而导致根直径的增加。在拟南芥中也发现皮层细胞的膨大和细胞壁延展性的增加(Crookshanks等1998)。在未来高二氧化碳环境下根的系统结构、细胞类型及根与土壤微生物的相互作用的改变将对根发挥其功能有重要影响。

根据毛黄杨的根密度对e[CO<sub>2</sub>]有更强的反应这一表型特征,Rae等(2007)研究了根密度对e[CO<sub>2</sub>]响应的种内遗传变异情况。他们利用含有285个个体的毛黄杨和美洲黑杨杂交F<sub>2</sub>群体,鉴定了e[CO<sub>2</sub>]下与根生长速度和根密度有关的QTL,但是其候选基因仍有待后续研究。另外,e[CO<sub>2</sub>]对根基因表达的影响也有部分研究(Plett等2015)。总的来说,e[CO<sub>2</sub>]对根发育的遗传调控和分子机理还十分缺乏,期待后续研究。

### 1.2 e[CO<sub>2</sub>]对植物叶片发育的影响

对C3植物的大量统计分析结果表明,在e[CO<sub>2</sub>]下,地上部分的生物量平均有20%的增加(Ainsworth和Long 2005)。Reich等(2014)发现,草地地上部分的生物量在e[CO<sub>2</sub>]下最高增加了33%。e[CO<sub>2</sub>]对植物生物量的影响主要是由于茎的初生和次生分生组织活性的改变造成的(Pritchard等1999)。Jitla等(1997)的实验证明生长在e[CO<sub>2</sub>]下的水稻,其茎顶端分生组织的高度和直径增大,叶原基长度增加,并且有更多的分蘖芽数量。这些茎分生组织的动

态变化主要是由于碳供应的增加和植物激素促进的库器官生长加速导致的。这些变化增加了植物在 $e[\text{CO}_2]$ 下的相对生长速率(Makino等1997),并最终导致生物量的增加。

植物叶片的形态和解剖结构也受到 $e[\text{CO}_2]$ 的影响。在 $e[\text{CO}_2]$ 下,植物叶片倾向于表现出起始速率增加、伸长生长加速,并具有较大的叶面积(Seneweera等1995; Taylor等1994, 2001)。同时,叶片数目和叶片面积的增加导致单个植物个体有效光合作用面积的增加,从而增大了冠层。但是,叶面积大小也并不总是随着 $\text{CO}_2$ 浓度的增加而增加。例如,在水稻中,虽然在 $e[\text{CO}_2]$ 叶面积在幼苗和营养生长早期阶段增加,但这个现象在营养生长后期和生殖生长过程中经常表现为下降的趋势(Makino等1997; Seneweera等1995)。另外,生长于 $e[\text{CO}_2]$ 的植物叶片厚度和叶内部解剖结构也受到显著影响。例如,在大豆中, $e[\text{CO}_2]$ 诱导叶片形成一层额外的栅栏细胞(Rogers等1983; Smith等2012)。再如 $e[\text{CO}_2]$ 增加了辐射松(*Pinus radiata*)叶肉的横截面和维管组织面积(Conroy等1986)。叶肉和维管组织面积的增加也被认为是有助于光合作用和同化物运输能力的重要参数(Jitla等1997; Pritchard等1999)。此外,生长在 $e[\text{CO}_2]$ 条件下的植物,单位面积叶片质量也有极大变化,这可能部分解释了在富含二氧化碳的条件下生长反应的种内差异性(Evans和Poorter 2001; Thilakarathne等2013)。在小麦中,这种特性与 $e[\text{CO}_2]$ 下单位叶面积的光合速率增加、单位叶面积氮含量及植株生长速率和产量有关(Thilakarathne等2013)。单位面积叶片质量的差异表明植物在响应环境信号中分配资源能力的不同(Hikosaka和Shigeno 2009)。很有可能 $e[\text{CO}_2]$ 导致叶片解剖结构和形态发生变化,从而增加了光合作用产物向顶端分生组织的输送并促进叶原基的发育。而且,叶片中可溶性碳水化合物的增加也被认为是导致 $e[\text{CO}_2]$ 促进叶片伸长、叶面积扩大和整株植物生长的关键因素之一(Pritchard等1999)。

已知 $e[\text{CO}_2]$ 对大豆和杨树地上部分生物量的促进作用主要与叶片平均大小的增加有关系(Dermody等2006; Taylor等2003)。而叶片大小的增加可能是叶片细胞分裂增加和细胞膨大作用的结

果。在已研究的 $e[\text{CO}_2]$ 对叶片影响的结果中发现,叶片细胞分裂和细胞膨大的增加对最终叶片大小都有贡献(Taylor等2003)。有趣的是,不同类型的细胞对 $e[\text{CO}_2]$ 的响应存在差异。举例来说, Taylor等(2003)对杂交杨树的研究发现,  $e[\text{CO}_2]$ 增加了正在发育叶片的叶表皮细胞大小,但对成熟叶片的叶表皮细胞大小没有影响。而 $e[\text{CO}_2]$ 对幼嫩和成熟叶片中的海绵组织和栅栏组织细胞大小均有促进作用。Taylor等(2003)还发现可以促进新的表皮细胞的产生速度,而且这种作用存在一个组织的差异,即主要促进基部细胞的生长。Masle (2000)在小麦中也发现 $e[\text{CO}_2]$ 对于叶片结构的影响存在细胞类型特异性,即增加了海绵组织叶肉细胞的数目和细胞间隙空间,而对表皮细胞结构影响不大。 $e[\text{CO}_2]$ 对叶片生长的促进作用也经常被推测与细胞壁的可延展性增加有关系。这种推测在杨树的部分研究中得到证明,但可能同时与叶片年龄存在关联(Taylor等2003)。总的来说,这些结果说明叶片生长对 $e[\text{CO}_2]$ 的响应存在时间、空间和物种特异性的调节机制。

除了对单个叶片的细胞状态的改变之外, $e[\text{CO}_2]$ 对株型也有影响,包括增加大豆的总叶片数目(Dermody等2006)或促进水稻侧生分生组织的生长,如分蘖等(Jitla等1997)。近年 $e[\text{CO}_2]$ 对株型的改变正在进入分子生物学的研究水平。Morita等(2015)在水稻中鉴定了一个韧皮部表达的、响应 $\text{CO}_2$ 的淀粉积累调控因子CRCT ( $\text{CO}_2$ -Responsive CONSTANS, CONSTANS-like and Time of Chlorophylla/b Binding Protein1)。过量表达CRCT提高了水稻叶鞘的淀粉含量并显著增加了分蘖的角度,使得分枝具有更大范围的侧分布。降低水稻分蘖角度是水稻驯化过程中为了提高密植而需要选择的性状之一。如果 $e[\text{CO}_2]$ 通过CRCT提高水稻的分蘖角度,这将对未来的水稻生产带来挑战。

叶片在转录水平对 $e[\text{CO}_2]$ 的响应主要集中在碳代谢方面。在大豆中, Leakey等(2009)证明 $e[\text{CO}_2]$ 促进了淀粉代谢、糖代谢、糖酵解、三羧酸循环及线粒体电子转移链相关基因的表达。这些基因表达水平的改变与光合作用碳固定效率和暗呼吸速率的提升有关联。类似的,在拟南芥中也发现

$e[CO_2]$ 促进暗呼吸速率并与呼吸途径相关基因的表达增加有关(Markelz等2014)。有意思的是, $e[CO_2]$ 的这种促进作用表现出发育的特异性,即只对成熟的叶片有影响,而对正在发育的叶片没有作用。 $e[CO_2]$ 对植物发育的影响可能是一方面通过提高与生长和发育有关的碳水化合物及其相关代谢产物的运输,另一方面通过以葡萄糖作为信号分子的作用达成的。在拟南芥中,已经发现有3种碳水化合物调控的信号蛋白:作为糖受体的己糖激酶1(HXK1)、KIN10/KIN11蛋白激酶和TOR(The Target of Rapamycin)蛋白激酶(Sheen 2014)。这些葡萄糖响应调节蛋白参与多种信号途径,如HXK1调控葡萄糖响应的基因转录和植物发育(Xiao等2000);KIN10调控植物从营养生长向生殖生长的转变(Baena-Gonzalez等2007);TOR调控植物的基础和次生代谢及其相关的基因转录和蛋白翻译等。这些调控因子在 $e[CO_2]$ 影响植物代谢相关基因表达的过程中是否发挥作用还有待研究。此外,目前也不清楚这些转录水平的改变是叶片发育结构改变的原因,还是叶片结构改变带来的结果。 $e[CO_2]$ 是否通过葡萄糖作为信号分子来调节基因转录和植物发育也有待证明。

### 1.3 $e[CO_2]$ 对气孔发育的影响

$e[CO_2]$ 对叶片发育的影响存在对不同细胞特异性的作用,对不同细胞的分化也有作用。气孔是植物与外界环境进行 $CO_2$ 和水交换的重要通道。气孔开度的变化直接影响植物的光合作用、蒸腾作用、水分利用以及耐旱性。作为陆生植物体水分散失的主要通道,气孔控制着植物体80%~90%与外界环境的物质交换。 $CO_2$ 对植物的另一个重要直接影响是使植物的水分利用发生改变,即 $CO_2$ 浓度升高引起气孔关闭。气孔关闭导致气孔导度减少、水分蒸腾变弱、植物失水减少、水分利用效率增加。长期 $CO_2$ 浓度升高还会影响到气孔的发育。如果植物一直处于不断升高的 $CO_2$ 浓度中,气孔发育则受阻,表现出植物气孔密度下降。Woodward(1987)研究了英国自工业革命以来200年间8种树木的植物标本,发现随 $CO_2$ 浓度升高,气孔密度减少10%左右。两者之间存在极显著相关性,说明高 $CO_2$ 浓度抑制气孔发育过

程。在多个物种中,包括多种生态型的拟南芥,都发现 $e[CO_2]$ 降低气孔指数(气孔细胞数目占总表皮细胞数目的比例)(Woodward和Kelly 1995)。*High CO<sub>2</sub> (HIC)*基因,一个响应 $CO_2$ 的气孔发育负调控因子,被报道参与抑制 $e[CO_2]$ 下的气孔指数(Gray等2000)。在野生型(C24)拟南芥中,气孔指数在 $e[CO_2]$ 下与正常条件下相比较差别不大,而*hic*突变体在 $e[CO_2]$ 下与正常条件下相比较气孔指数却有18%~28%的增加。这个结果说明*HIC*基因在 $e[CO_2]$ 影响气孔发育过程中发挥重要的负调控作用。*HIC*编码一个3-酮酰基辅酶A合酶(3-keto acyl coenzyme A synthase)可能参与表皮细胞蜡质合成。有趣的是,其他一些与表皮蜡质合成有关的突变体也表现出气孔发育的改变,但是其分子机理还不清楚(Aharoni等2004; Chen等2003)。

最近,Engineer等(2014)发现拟南芥 $\beta$ -碳酸酐酶的双突变体*cal ca4*在 $e[CO_2]$ 下表现出气孔密度没有降低反而增加的表型。进一步的工作证明 $\beta$ -碳酸酐酶参与了一个胞外信号CRSP-EPF2介导的 $CO_2$ 调控气孔发育的信号途径。*EPF2*编码一个定位在胞外的信号肽,而*CRSP*编码一个切割EPF2蛋白前体并使之成熟的蛋白酶。有趣的是,*CRSP*和*EPF2*基因的表达都被 $e[CO_2]$ 上调,说明*CRSP*和*EPF2*基因的表达调控可能参与植物对 $CO_2$ 的响应过程,但是相关的调控因子仍不清楚。Ferris等(2002)发现 $e[CO_2]$ 降低了美洲黑杨的叶表皮气孔指数,但对毛果杨的叶表皮气孔特征没有影响。他们利用一个毛果杨和美洲黑杨杂交后代构建的做图群体,鉴定了 $e[CO_2]$ 调控气孔发育的QTL位点,但是并没有得到对应的候选基因。总之,过去的研究主要集中在二氧化碳浓度变化对气孔运动的影响,至于植物如何感知 $CO_2$ 信号并调节气孔开度和气孔密度的这些关键生物学过程至今还不清楚(Xu等2016)。

### 1.4 $e[CO_2]$ 对植物生殖发育的影响

大量研究表明 $[CO_2]$ 升高会影响植物生殖发育过程,特别是开花时间。但对于推动这些发育变化的内在机制,以及这种变化对个体植物、群落和生态系统的影响还知之甚少。开花时间的转变可以改变进化过程、影响群落竞争、破坏植物

传粉者的相互作用并影响粮食生产(Bartomeus等2011; Rafferty和Ives 2012)。有文献显示, 57%的野生物种和62%的作物物种在 $e[\text{CO}_2]$ 下表现出开花时间的改变, 这些改变因物种而异, 开花时间响应范围从提前60 d到延迟16 d (Springer和Ward 2007)。Castro等(2009)发现,  $e[\text{CO}_2]$ 推迟了大豆的生殖发育。这种推迟过程与不断产生的新叶片有关, 而不是延长了单个叶片的寿命(Dermody等2006)。同时,  $e[\text{CO}_2]$ 也会导致花期和种子发育时期的延长, 并伴随茎分枝的增加和新叶片的产生(Castro等2009)。即使在同一物种内,  $e[\text{CO}_2]$ 对开花时间的影响上也可以存在变化, 例如拟南芥的不同生态型和大豆不同品系, 在 $\text{CO}_2$ 升高时, 开花时间表现出即可能延迟也可能加速或者不变(Ward和Kelly 2004; Bunce和Hilacondo 2016)。Ward等(2012)鉴定发现*MFT* (*MOTHER OF FT AND TFL1*)可能在 $\text{CO}_2$ 调控植物开花的过程中发挥作用。他们通过把一个 $e[\text{CO}_2]$ 下表现为延迟开花的基因型*SG* (Selection Genotype)与一个 $e[\text{CO}_2]$ 下表现为开花时间没有变化的基因型*Cape Verde Islands*进行杂交得到了一套做图群体。利用这个群体, 鉴定到一个QTL位点, 能够解释 $e[\text{CO}_2]$ 下开花时间三分之一的遗传变异。这个QTL存在一个候选的开花调控基因编码*MFT*, 而*MFT*的突变体在 $e[\text{CO}_2]$ 下表现为早开花, 而非晚花(Ward等2012)。Springer等(2008)发现一个 $e[\text{CO}_2]$ 下晚花的拟南芥材料, 其*FLC* (*FLOWERING LOCUS C*)基因在 $e[\text{CO}_2]$ 下持续高表达, 而另一个 $e[\text{CO}_2]$ 和正常条件下*FLC*基因表达无显著差异的拟南芥生态型, 其开花时间在 $e[\text{CO}_2]$ 和正常条件下也表现相同。这个结果说明, 作为一个已知的开花负调控基因, *FLC*可能在 $e[\text{CO}_2]$ 抑制植物开花过程中起重要作用, 而且, 这种作用与拟南芥的遗传多样性有关。生殖发育时期的推迟可能有助于植物延长碳固定和营养物获取的时间, 从而促进 $e[\text{CO}_2]$ 下种子的产量。但是, 生长周期的延长可能也会增加极端干旱导致的生殖发育失败的风险(Springer和Ward 2007)。另外还需要指出的是, 植物在不同的环境中, 包括 $\text{CO}_2$ 升高条件下, 开花时的植株大小也并不总是相同。这可能是由于 $\text{CO}_2$ 对植株大小和生长速率的调控是分别由两个

独立的信号途径介导的(Springer等2008; Springate和Kover 2014)。

$e[\text{CO}_2]$ 与植物发育转变之间的联系还不清楚, 但有假设提出糖可能作为信号分子影响开花基因的表达。通过这种机制, 植物叶片中碳水化合物的状态通过代谢产物海藻糖-6-磷酸盐(T6P)的含量被感知(Wahl等2013; Figueroa和Lunn 2016), 确保开花促进基因*FT* (*FLOWERING LOCUS T*)在碳水化合物水平足以满足生殖生长的需要时被激活表达。随后, *FT*的mRNA被转运到分生组织中诱导花的起始发育。而 $e[\text{CO}_2]$ 通常会增加叶片的糖含量, 所以通过T6P的糖信号途径可能是一种 $\text{CO}_2$ 影响开花时间的机制(Springer和Ward 2007; Coneva等2012)。尽管 $\text{CO}_2$ 调控植物发育的内在分子机制研究非常重要, 但是目前糖信号途径与 $e[\text{CO}_2]$ 之间的关系仍然没有直接证据。进一步探索植物中开花时间调节的分子机理将有助于准确地预测气候变化对植物发育周期的影响。

研究还发现, 茎生物量的增加最终也会带来种子产量的大幅增加, 包括水稻、小麦、大豆、花生和扁豆等(Hatfield等2011)。在二氧化碳浓度为 $700 \times 10^{-6}$ 的条件下(比当前大气中二氧化碳浓度高约 $300 \times 10^{-6}$ ), 大约1/3的植物能够提高其生产力, 这种正效应在C3、C4和CAM的植物中均可发生(Poorter 2000)。因此, 随着空气中二氧化碳浓度的升高, 几乎所有作物的生产力都会增加。因为植物能够分化出更多的分枝分蘖和叶片, 而且叶片厚度也随之增加, 根系也更加发达, 因而能够产生更多的花和果实。总体来讲, 在高二氧化碳浓度条件下, CAM作物的产量能提高15%, C3谷物提高49%, C4谷物提高20%, 水果类产量提高24%, 豆科植物提高44%, 根和块茎植物提高48%, 蔬菜提高37% (Idso和Idso 2000)。

有研究对79个物种在 $e[\text{CO}_2]$ 的生殖性状做了大量统计分析, 得到了比较一致的结果, 即 $e[\text{CO}_2]$ 使花、果实和种子的数量平均提高了16%~19%, 对种子总产量提高了25%, 而对单粒种子重量仅有小幅增加(4%) (Jablonski等2002)。这个结果也得到了Morgan等(2005)大豆实验的验证。在这个实验中, 种子产量的增加主要是由荚果数目和每荚

果种子数增加带来的, 而单粒种子重量变化不大。而为何在所有已研究的物种中,  $e[\text{CO}_2]$ 下种子数目的增加都是保守的, 其内在分子机制还不清楚。需要强调的是, 虽然多种农作物在 $e[\text{CO}_2]$ 中产量提高, 但是随之而来的却是种子的营养价值有所下降, 比如铁和锌含量的下降(Loladze 2014; Myers等2014)。 $e[\text{CO}_2]$ 也会降低一些非豆类作物的氮和蛋白质含量(Myers等2014)。

Bishop等(2014)对18个不同基因型的大豆研究发现, 虽然在不同的生长季节 $e[\text{CO}_2]$ 都可以带来平均9%的增产, 但是 $e[\text{CO}_2]$ 对不同基因型产量的作用受到气候条件的严重影响。Jablonski等(2002)也发现, 栽培种和野生种的总生物量对 $e[\text{CO}_2]$ 的响应没有太大区别, 但是生物量向生殖器官的分配存在巨大不同。栽培种在 $e[\text{CO}_2]$ 下的生物量较多分配在生殖器官, 而野生种较多分配在营养器官, 导致栽培种表现出28%的产量提升, 而野生种仅有4%左右。这个结果可能反应了栽培作物品种在人工选育过程中促进了碳源向果实或种子器官的分配。野生品种的产量在对 $e[\text{CO}_2]$ 的响应上相对于驯化品种也存在更大幅度的变异, 可能说明这些品种有各自适应的独特生态条件。

在一些木本植物中发现,  $e[\text{CO}_2]$ 也会推迟植物的衰老。在两个不同的地理条件的实验中, 发现 $e[\text{CO}_2]$ 推迟杨树在秋天叶片的衰老(Taylor等2008)。这种延迟与叶片花青素含量和花青素代谢相关基因的表达量增加有关(Tallis等2010)。花青素有助于清除活性氧自由基, 从而保护叶片抵抗各种胁迫, 提高寿命。

### 1.5 $e[\text{CO}_2]$ 对植物激素的影响

已知植物激素在调节植物发育方面发挥重要作用(Gupta等2005; Teng等2006; Wei等2013)。但是目前对 $e[\text{CO}_2]$ 对植物内源激素产生的影响还很少有研究。Woodrow和Grodzinski (1993)和Seneweera等(2003)证明暴露于 $e[\text{CO}_2]$ 的植物比在正常 $[\text{CO}_2]$ 下生长的植物产生更高水平的乙烯。同时,  $e[\text{CO}_2]$ 下的植物具有更强的转化1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)为乙烯的能力(Seneweera等2003)。这种变化是由 $e[\text{CO}_2]$ 下高度表达的ACC氧化酶及其酶活性所介导的。在水稻中已证明, 乙烯含量的增加可能

是 $e[\text{CO}_2]$ 下水稻生长和发育加速的关键调节因素之一。乙烯同时促进了水稻分蘖和侧芽发育, 并可能产量提高有关(Seneweera等2003)。尽管乙烯在植物对 $e[\text{CO}_2]$ 响应中发挥重要作用, 但对其在 $e[\text{CO}_2]$ 下调植物生长发育中的机制还缺乏深入研究。

生长素、赤霉素和细胞分裂素是协同调节细胞分裂、细胞扩张、控制茎分生组织发育和茎伸长的重要的植物激素。Teng等(2006)对 $e[\text{CO}_2]$ 下拟南芥中的植物激素组分含量进行了测定, 发现吲哚-3-乙酸(生长素类中常见的植物激素)、赤霉素、玉米素核糖核苷、二氢吲哚核苷和异戊烯腺苷类细胞分裂素有显著增加。基因表达分析发现与激素合成、转运和信号转导相关的基因, 如生长素[生长素响应因子(auxin response factor)和生长素输入载体(auxin influx carrier)]、细胞分裂素[细胞分裂素应答因子(cytokinin response factor)]和赤霉素[赤霉素反应调节蛋白(gibberellin response modulation protein)]等在 $e[\text{CO}_2]$ 下表达量增加(Gupta等2005; Taylor等2005; Wei等2013)。此外,  $e[\text{CO}_2]$ 会影响植物激素的选择性运输系统, 以保持激素水平的平衡。例如, 生长素和细胞分裂素转运蛋白, 包括生长素: 氢转运体8和细胞分裂素转运蛋白2和3, 在 $e[\text{CO}_2]$ 下表达量下降(Wei等2013)。

脱落酸(abscisic acid, ABA)在环境胁迫响应中发挥关键作用, 促进衰老和最终器官脱落。Teng等(2006)报道ABA浓度在 $e[\text{CO}_2]$ 下显著降低并且表明低水平的ABA可能与衰老延迟有关。分子水平证据表明, 几种与ABA合成有关的基因(如ABA2编码黄嘌呤脱氢酶的基因)表达被 $e[\text{CO}_2]$ 抑制, 而ABA降解相关基因(ABA水解酶和糖基水解酶)表达被 $e[\text{CO}_2]$ 上调(Wei等2013)。总之, 这些发现表明 $e[\text{CO}_2]$ 下ABA代谢的改变可能对植物的生长和发育产生重要影响。此外, 已知ABA在调控植物气孔导度和气孔发育中起主要作用(Chater等2015)。ABA代谢的这种变化很可能导致气孔导度降低, 从而改善植物的水分利用效率。

活性氧(reactive oxygen species, ROS)是一类由 $\text{O}_2$ 转化而来的自由基或具有高反应活性的离子或分子。植物的ROS作为第二信使能在植物细胞信号转导途径中介导多种应答反应。在拟南芥和

扁豆中, Mhamdi和Noctor (2016)分析了 $e[\text{CO}_2]$ 对水杨酸积累及植物抗病性的促进作用, 并发现这个过程与活性氧信号有关。一氧化氮已知在植物的开花调控、种子萌发以及根发育等多个过程中发挥重要作用。Du等(2016)发现 $e[\text{CO}_2]$ 通过上调一氧化氮合成酶的活性从而增加了内源一氧化氮含量, 并最终影响植物的氮代谢过程。但 $e[\text{CO}_2]$ 下这种内源一氧化氮含量的增加对植物生长发育的影响还没有研究。

总的来说, 虽然大气二氧化碳浓度升高对植物的影响非常重要, 但是近几十年的研究大量集中在对气孔和光合作用的调节之上, 相关的结果和背后的机理解析更为清楚。实际上, 在许多对植物二氧化碳相关研究展望的文章中, 均强调高浓度二氧化碳影响植物发育信号转导途径研究的不足及其应该是未来一个重要研究方向的论断(如Engineer等2016; Becklin等2017; Gamage等2018)。在这一领域, 以拟南芥为代表的模式植物研究仍然是最有可能取得突破的。在最新的研究中, Zhang等(2018)发现离子通道蛋白SLAC1 (SLOW ANION CHANNEL-ASSOCIATED 1)可能直接作为受体感受二氧化碳浓度的变化。通过计算机辅助的蛋白结构模拟及生理实验, 他们鉴定发现256位的精氨酸对SLAC1感受二氧化碳或碳酸盐浓度非常重要。在电生理实验中, R256点突变的SLAC1失去了对 $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$ 的响应, 而对ABA浓度变化的响应则没有变化。虽然还需要更多的分子和蛋白结构实验, 但是这个结果已经暗示SLAC1可能就是保卫细胞中二氧化碳的受体蛋白。由于SLAC1主要在 $\text{CO}_2$ 调控气孔开闭过程中起作用, 所以是否植物存在SLAC1的同源基因感受大气二氧化碳浓度变化从而调节发育过程值得研究。与植物类似, 昆虫对二氧化碳都很敏感, 它们利用二氧化碳来寻找食物来源和评估自己的周围环境。通过分子生物学操作, Jones等(2007)最终证明Gr63a蛋白同Gr21a蛋白是果蝇神经元感受二氧化碳所必须的分子。只有Gr63a同Gr21a一起表达的时候, 果蝇才可能感受到二氧化碳, 将Gr63a突变后, 果蝇对高浓度的二氧化碳都没有表现出正常果蝇的规避行为。有趣的是, Gr63a和Gr21a编码七次跨膜的化

学受体膜蛋白, 而SLAC1也编码一个膜蛋白, 说明可能植物和动物对外界 $\text{CO}_2$ 的感受有类似之处。最近, Hauser等(2019)建立了一个超过14 000个株系表达amiRNA的拟南芥突变体库, 为筛选功能冗余的基因提供了平台。利用热成像技术, 他们筛选得到2个气孔开闭对低二氧化碳不敏感的突变体, 对应的基因分别编码26S蛋白酶体的亚基PAB1和PAB2。这个技术平台未来在高二氧化碳信号途径基因的筛选上应该能发挥重要作用。

## 2 关于 $e[\text{CO}_2]$ 对植物发育影响的未来研究方向探讨

目前, 我们对 $e[\text{CO}_2]$ 对植物生长发育影响的了解和预测大部分都是基于可控实验条件下而非自然条件下的结果。在自然条件下, 植物生长在大气二氧化碳浓度持续和逐渐上升的环境中; 而在人工控制试验中, 二氧化碳被设置成几个不同的浓度梯度, 植物分别生长在不同的二氧化碳浓度下。对于绝大多数植物来说, 大气二氧化碳浓度上升对植物的影响是一个长期过程; 而人工控制试验进行的时间较短, 只能反映二氧化碳浓度升高对植物的短期影响。所以, 我们需要对气候变化对植物发育的影响有更加多方面的全盘和深入的研究。在实验室和大田环境中, 针对多个物种在组织和细胞水平对植物在 $e[\text{CO}_2]$ 下生长的短期效应和长期效应开展系统的分子和发育相关研究。

另外, 在现实世界中, 气候因素的变化并不是单独起作用的。大气 $[\text{CO}_2]$ 的增加经常与更高的全球温度及降雨模式的改变同时发生并相互作用, 为植物生长提供了多重挑战。对一年生植物的模拟实验结果表明, 只有在光照、水肥等条件充足时, 植物的生物量才会随大气 $\text{CO}_2$ 浓度升高而增加。因此在考虑高 $\text{CO}_2$ 浓度对植物生物量和农作物产量的促进作用时需要考虑其它环境因子的影响。而通常进行的 $e[\text{CO}_2]$ 实验是在受控的温度和充足的水供应下, 很难预测实际情况下这些作用的结果。因此, 有必要从细胞水平和植物整体水平了解这三重挑战( $\text{CO}_2$ 、温度、水分)的相互作用, 及植物如何对多种环境因子的相互作用做出响应, 以及响应的机制怎样, 都是亟待进一步研究的课题。

最后, 就目前的研究结果来看, 植物对 $e[CO_2]$ 的反应在生化、细胞、器官、植株整体乃至生态系统等水平都存在差异。为了提高农作物的生产力, 未来气候变化背景下的作物育种需要我们更多掌握 $e[CO_2]$ 下植物生理和生长的关键特性。进一步鉴定植物响应 $e[CO_2]$ 的遗传多样性也助于选择对气候变化压力具有更强适应性或者长期适应性的植物(Ward和Kelly 2004)。但是, 我们对于 $e[CO_2]$ 对植物生长的遗传调节过程的认识还十分有限(Rae等2007; Taylor等2003)。有报道认为, 植物对 $CO_2$ 的响应是一个由多基因控制的数量性状(Ferris等2002)。因此, 通过收集不同遗传群体材料的表型、生理和生化数据, 鉴定相关的数量性状位点, 将有助于我们对植物响应 $CO_2$ 的遗传机制的理解(Rae等2007)及选育适应 $e[CO_2]$ 的种质。为了达到这个目标, 需要综合利用一些最新的技术, 如基因组学、蛋白质组学、代谢组学和转录组学等。同时, 解决这些和其他二氧化碳研究中的关键问题需要跨学科的合作和建立新的研究方法, 将不同时空尺度下复杂的生理和生态相互作用的分子机制联系起来。

世界人口预计将在2009年到2050年间增加23亿, 这就要求全球粮食产量大幅增加来满足未来的食品需求(Alexandratos和Bruinsma 2012)。由于人为因素带来的大气二氧化碳等温室气体浓度增加及其引起的温室效应对人类的农业生产可能产生很大影响, 日益成为国际社会关注的重大问题。为了防患于未然, 确保在复杂多变的环境条件下保证农业生产的持续性、稳定性和安全性, 提高植物发育可塑性应对多种气候条件变化的认识对未来农业生产和自然生态系统的可持续性都极其必要, 对预测未来高 $CO_2$ 浓度下植物生长以及用科学的对策来指导农业生产具有重要意义。

### 参考文献(References)

- Aharoni A, Dixit S, Jetter R, et al (2004). The SHINE Glade of AP2 domain transcription factors activates wax biosynthesis, alters cuticle properties, and confers drought tolerance when overexpressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 2463–2480
- Ainsworth EA, Long SP (2005). What have we learned from 15 years of free-air  $CO_2$  enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising  $CO_2$ . *New Phytol*, 165: 351–372
- Alexandratos N, Bruinsma J (2012). World agriculture towards 2030/2050: the 2012 revision. FAO, Rome: ESA Working paper, 12: 3
- Anderson J, Gezon Z (2015). Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (*Brassicaceae*). *Global Change Biol*, 21: 1689–1703
- Babé A, Lavigne T, Séverin JP, et al (2012). Repression of early lateral root initiation events by transient water deficit in barley and maize. *Philos Trans R Soc B*, 367: 1534–1541
- Baena-Gonzalez E, Rolland F, Thevelein JM, et al (2007). A central integrator of transcription networks in plant stress and energy signaling. *Nature*, 448: 938–942
- Balasubramanian S, Sureshkumar S, Lempe, J, et al (2006). Potent induction of *Arabidopsis thaliana* flowering by elevated growth temperature. *PLoS Genet*, 2: e106
- Bartomeus I, Ascher JS, Wagner D, et al (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 20645–20649
- Becklin KM, Walker SM, Way DA, et al (2017).  $CO_2$  studies remain key to understanding a future world. *New Phytol*, 214:34–40
- Benlloch-Gonzalez M, Bochicchio R, Berger J, et al (2014). High temperature reduces the positive effect of elevated  $CO_2$  on wheat root system growth. *Fields Crop Res*, 165: 71–79
- Bishop KA, Betzelberger AM, Long SP, et al (2014). Is there potential to adapt soybean (*Glycine max* Merr.) to future  $[CO_2]$ ? An analysis of the yield response of 18 genotypes in free-air  $CO_2$  enrichment. *Plant Cell Environ*, 38: 1765–1774
- Castro JC, Dohleman FG, Bernacchi CJ, et al (2009). Elevated  $CO_2$  significantly delays reproductive development of soybean under free-air concentration enrichment (FACE). *J Exp Bot*, 60: 2945–2951
- Chater C, Peng K, Movahedi M, et al (2015). Elevated  $CO_2$ -induced responses in stomata require ABA and ABA signaling. *Curr Biol*, 25: 2709–2716
- Chaudhuri UN, Burnett R, Kirkham, et al (1986). Effect of carbon dioxide on sorghum yield, root growth, and water use. *Agr Forest Meteorol*, 37: 109–122
- Chaudhuri UN, Kirkham MB, Kanemasu ET (1990). Root growth of winter wheat under elevated carbon dioxide and drought. *Crop Sci*, 30: 853–857
- Chen XB, Goodwin SM, Boroff VL, et al (2003). Cloning

- and characterization of the *WAX2* gene of *Arabidopsis* involved in cuticle membrane and wax production. *Plant Cell*, 15: 1170–1185
- Conroy J, Barlow E, Bevege D (1986). Response of *Pinus radiata* seedlings to carbon dioxide enrichment at different levels of water and phosphorus: growth, morphology and anatomy. *Ann Bot*, 57: 165–177
- Crookshanks M, Taylor G, Dolan L (1998). A model system to study the effects of elevated CO<sub>2</sub> on the developmental physiology of roots: the use of *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 49: 593–597
- Del Castillo D, Acock B, Reddy V, et al (1989). Elongation and branching of roots on soybean plants in a carbon dioxide-enriched aerial environment. *Agron J*, 81: 692–695
- Dermody O, Long SP, DeLucia EH, et al (2006). How does elevated CO<sub>2</sub> or ozone affect the leaf-area index of soybean when applied independently? *New Phytol*, 169: 145–155
- Du S, Zhang R, Zhang P, et al (2016). Elevated CO<sub>2</sub>-induced production of nitric oxide (NO) by NO synthase differentially affects nitrate reductase activity in *Arabidopsis* plants under different nitrate supplies. *J Exp Bot*, 67: 893–904
- Engineer CB, Ghassemian M, Anderson JC, et al (2014). Carbonic anhydrases, EPF2 and a novel protease mediate CO<sub>2</sub> control of stomatal development. *Nature*, 513: 246–250
- Engineer CB, Hashimoto-Sugimoto M, Negi J, et al (2016). CO<sub>2</sub> sensing and CO<sub>2</sub> regulation of stomatal conductance: advances and open questions. *Trends Plant Sci*, 21: 16–30
- Evans J, Poorter H (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ*, 24: 755–767
- Ferris R, Long L, Bunn SM, et al (2002). Leaf stomatal and epidermal cell development: identification of putative quantitative trait loci in relation to elevated carbon dioxide concentration in poplar. *Tree Physiol*, 22: 633–640
- Figueroa CM, Lunn JE (2016). A tale of two sugars: trehalose 6-phosphate and sucrose. *Plant Physiol*, 172: 7–27
- Franks SJ, Weber JJ, Aitken SN (2014). Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evol Appl*, 7: 123–139
- Gamage D, Thompson M, Sutherland M, et al (2018). New insights into the cellular mechanisms of plant growth at elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. *Plant cell environ*, 41: 1233–1246
- Gray JE (2000). The HIC signalling pathway links CO<sub>2</sub> perception to stomatal development. *Nature*, 408: 713–716
- Gray SB, Siebers M, Locke AM, et al (2016). Intensifying drought eliminates the expected benefits of elevated [CO<sub>2</sub>] for soybean. *Nat Plants*, 2: 16132
- Gupta P, Duplessis S, White H, et al (2005). Gene expression patterns of trembling aspen trees following long-term exposure to interacting elevated CO<sub>2</sub> and tropospheric O<sub>3</sub>. *New Phytol*, 167: 129–142
- Hatfield JL, Boote KJ, Kimball BA, et al (2011). Climate impacts on agriculture: implications for crop production. *Agron J*, 103: 351–370
- Hauser F, Ceciliato PHO, Lin YC, et al (2019). A seed resource for screening functionally redundant genes and isolation of new mutants impaired in CO<sub>2</sub> and ABA responses. *J Exp Bot*, 70: 641–651
- Hikosaka K, Shigeno A (2009). The role of Rubisco and cell walls in the interspecific variation in photosynthetic capacity. *Oecologia*, 160: 443–451
- Jablonski LM, Wang X, Curtis PS (2002). Plant reproduction under elevated CO<sub>2</sub> conditions: a meta-analysis of reports on 79 crop and wild species. *New Phytol*, 156: 9–26
- Jitla DS, Rogers GS, Seneweera SP, et al (1997). Accelerated early growth of rice at elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Physiol*, 115: 15–22
- Jones WD, Cayirlioglu P, Kadow IG, et al (2007). Two chemosensory receptors together mediate carbon dioxide detection in *Drosophila*. *Nature*, 445: 86–90
- Leakey ADB, Xu F, Gillespie KM, et al (2009). Genomic basis for stimulated respiration by plants growing under elevated carbon dioxide. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 3597–3602
- Loladze I (2014). Hidden shift of the ionome of plants exposed to elevated CO<sub>2</sub> depletes minerals at the base of human nutrition. *eLife*, 2014: 1–29
- Lynch JP (2015). Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. *Plant Cell Environ*, 38: 1775–1784
- Madhu M, Hatfield JL (2013). Dynamics of plant root growth under increased atmospheric carbon dioxide. *Agron J*, 105: 657–669
- Makino A, Harada M, Sato T, et al (1997). Growth and N allocation in rice plants under CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Physiol*, 115: 199–203
- Markelz RJC, Lai LX, Vosseler LN, et al (2014). Transcriptional reprogramming and stimulation of leaf respiration by elevated CO<sub>2</sub> concentration is diminished, but not eliminated, under limiting nitrogen supply. *Plant Cell Environ*, 37: 886–898
- Masle J (2000). The effects of elevated CO<sub>2</sub> concentrations on cell division rates, growth patterns, and blade anatomy in young wheat plants are modulated by factors related to leaf position, vernalization, and genotype. *Plant Physiol*, 122: 1399–1415

- Mhamdi A, Noctor G (2016). High CO<sub>2</sub> primes plant biotic stress defences through redox-linked pathways. *Plant Physiol*, 172: 929–942
- Morgan P, Bollero G, Nelson RL, et al (2005). Smaller than predicted increase in aboveground net primary production and yield of field-grown soybean under fully open air [CO<sub>2</sub>] elevation. *Global Change Biol*, 11: 1856–1865
- Morita R, Sugino M, Hatanaka T, et al (2015). CO<sub>2</sub>-responsive CONSTANS, CONSTANS-like, and time of chlorophyll a/b binding protein expression1 protein is a positive regulator of starch synthesis in vegetative organs of rice. *Plant Physiol*, 167: 1321–1331
- Myers SS, Zanobetti A, Kloog I, et al (2014). Increasing CO<sub>2</sub> threatens human nutrition. *Nature*, 510: 139–142
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, et al (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci*, 15: 684–692
- Plett JM, Kohler A, Khachane A, et al (2015). The effect of elevated carbon dioxide on the interaction between *Eucalyptus grandis* and diverse isolates of *Pisolithus* sp. is associated with a complex shift in the root transcriptome. *New Phytol*, 206: 1423–1436
- Poorter HA, Nagel O (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Aust J Plant Physiol*, 27: 595–607
- Pritchard SG, Rogers HH (2000). Spatial and temporal deployment of crop roots in CO<sub>2</sub>-enriched environments. *New Phytol*, 147: 55–71
- Pritchard SG, Rogers H, Prior SA, et al (1999). Elevated CO<sub>2</sub> and plant structure: a review. *Global Change Biol*, 5: 807–837
- Rae AM, Tricker P, Bunn S, et al (2007). Adaptation of tree growth to elevated CO<sub>2</sub>: quantitative trait loci for biomass in *Populus*. *New Phytol*, 175: 59–69
- Rafferty NE, Ives AR (2012). Pollinator effectiveness varies with experimental shifts in flowering time. *Ecology*, 93: 803–814
- Reich PB, Hobbie SE, Lee TD (2014). Plant growth enhancement by elevated CO<sub>2</sub> eliminated by joint water and nitrogen limitation. *Nat Geosci*, 7: 920–924
- Rogers HH, Peterson CM, McCrimmon JN, et al (1992). Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant Cell Environ*, 15: 749–752
- Rogers HH, Prior SA, Runion GB, et al (1997). Root to shoot ratio of crops as influenced by CO<sub>2</sub>. *Plant Soil*, 187: 229–248
- Rogers HH, Thomas JF, Bingham GE (1983). Response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide. *Science*, 220: 428–429
- Salsman KJ, Jordan DN, Smith SD, et al (1999). Effect of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on root growth and carbohydrate allocation of *Phaseolus* spp. *Int J Plant Sci*, 160: 1075–1081
- Seneweera S, Aben S, Basra A, et al (2003). Involvement of ethylene in the morphological and developmental response of rice to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Growth Regul*, 39: 143–153
- Seneweera SP, Basra AS, Barlow EW, et al (1995). Diurnal regulation of leaf blade elongation in rice by CO<sub>2</sub> (is it related to sucrose-phosphate synthase activity?). *Plant Physiol*, 108: 1471–1477
- Sheen J (2014). Master regulators in plant glucose signaling networks. *J Plant Biol*, 57: 67–79
- Smith RA, Lewis JD, Ghannoum O, et al (2012). Leaf structural responses to pre-industrial, current and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature affect leaf function in *Eucalyptus sideroxylon*. *Funct Plant Biol*, 39: 285–296
- Springate DA, Kover PX (2014). Plant responses to elevated temperatures: a field study on phenological sensitivity and fitness responses to simulated climate warming. *Global Change Biol*, 20: 456–465
- Springer CJ, Orozco RA, Kelly JK, et al (2008). Elevated CO<sub>2</sub> influences the expression of floral-initiation genes in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 178: 63–67
- Springer CJ, Ward JK (2007). Flowering time and elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *New Phytol*, 176: 243–255
- Tallis MJ, Lin Y, Rogers A, et al (2010). The transcriptome of *Populus* in elevated CO<sub>2</sub> reveals increased anthocyanin biosynthesis during delayed autumnal senescence. *New Phytol*, 186: 415–428
- Taylor G, Ceulemans R, Ferris R, et al (2001). Increased leaf area expansion of hybrid poplar in elevated CO<sub>2</sub>. From controlled environments to open-top chambers and to FACE. *Environ Pollut*, 115: 463–472
- Taylor G, Ranasinghe S, Bosac C, et al (1994). Elevated CO<sub>2</sub> and plant growth: cellular mechanisms and responses of whole plants. *J Exp Bot*, 45: 1761–1774
- Taylor G, Street NR, Tricker PJ, et al (2005). The transcriptome of *Populus* in elevated CO<sub>2</sub>. *New Phytol*, 167: 143–154
- Taylor G, Tallis MJ, Giardina CP, et al (2008). Future atmospheric CO<sub>2</sub> leads to delayed autumnal senescence. *Global Change Biol*, 14: 264–275
- Taylor G, Tricker PJ, Zhang FZ, et al (2003). Spatial and temporal effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (POPFACE) on leaf growth, cell expansion, and cell production in a closed canopy of poplar. *Plant Physiol*, 131: 177–185
- Teng N, Wang J, Chen T, et al (2006). Elevated CO<sub>2</sub> induces physiological, biochemical and structural changes in leaves of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 172: 92–103

- Thilakarathne CL, Tausz-Posch S, Cane K, et al (2013). Intra-specific variation in growth and yield response to elevated CO<sub>2</sub> in wheat depends on the differences of leaf mass per unit area. *Funct Plant Biol*, 40: 185–194
- Tripati AK, Roberts CD, Eagle RA (2009). Coupling of CO<sub>2</sub> and ice sheet stability over major climate transitions of the last 20 million years. *Science*, 326: 1394–1397
- Wahl V, Ponnu J, Schlereth A, et al (2013). Regulation of flowering by trehalose-6-phosphate signaling in *Arabidopsis thaliana*. *Science*, 339: 704–707
- Ward JK, Kelly JK (2004). Scaling up evolutionary responses to elevated CO<sub>2</sub>: lessons from *Arabidopsis*. *Ecol Lett*, 7: 427–440
- Ward JK, Roy DS, Chatterjee I, et al (2012). Identification of a Major QTL that alters flowering time at elevated [CO<sub>2</sub>] in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*, 7: e49028
- Wei H, Gou J, Yordanov Y, et al (2013). Global transcriptomic profiling of aspen trees under elevated [CO<sub>2</sub>] to identify potential molecular mechanisms responsible for enhanced radial growth. *J Plant Res*, 126: 305–320
- Woodrow L, Grodzinski B (1993). Ethylene exchange in *Lycopersicon esculentum* Mill. leaves during short-and long-term exposures to CO<sub>2</sub>. *J Exp Bot*, 44: 471–480
- Woodward FI (1987). Stomatal numbers are sensitive to increases in CO<sub>2</sub> from pre-industrial levels. *Nature*, 327: 617–618
- Woodward FI, Kelly CK (1995). The influence of CO<sub>2</sub> concentration on stomatal density. *New Phytol*, 131: 311–327
- Xiao W, Sheen J, Jang JC (2000). The role of hexokinase in plant sugar signal transduction and growth and development. *Plant Mol Biol*, 44: 451–466
- Xu Z, Jiang Y, Jia B, et al (2016). Elevated-CO<sub>2</sub> response of stomata and its dependence on environmental factors. *Front Plant Sci*, 7: 657
- Zhang J, Wang N, Miao Y, et al (2018). Identification of SLAC1 anion channel residues required for CO<sub>2</sub>/bicarbonate sensing and regulation of stomatal movements. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: 11129–11137

## Advances in studies on effects of elevated atmospheric carbon dioxide concentration on plant growth and development

JIN Jiang-Tie<sup>1</sup>, LI Yang<sup>1</sup>, LI Rong-Jun<sup>2</sup>, LIU Xiu-Lin<sup>2,3</sup>, LI Lin-Mao<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China

<sup>2</sup>Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Plant Germplasm Enhancement and Specialty Agriculture, Wuhan 430074, China

<sup>3</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Elevated atmosphere CO<sub>2</sub> concentration (e[CO<sub>2</sub>]) and its greenhouse effect are posing significant challenges to global agricultural productivity and also food and nutrition security. Studying the response of plants to changes in atmospheric carbon dioxide concentrations is critical to understanding and predicting the impact of future global climate change on plant adaptation and evolution, as well as crop yields. Previous studies on carbon dioxide provide insight into the effects of e[CO<sub>2</sub>] on leaf photosynthesis, gas exchange, carbohydrate dynamics, and plant growth. In this review, we focus on the effects of e[CO<sub>2</sub>] on plant growth and development and the underlying molecular mechanisms. We mainly concentrate on reviewing the regulation of plant growth and development, the morphological structure and their internal physiological and biochemical functions by e[CO<sub>2</sub>]. Finally, the future research on plant developmental response to climate change is discussed and prospected.

**Key words:** atmosphere CO<sub>2</sub>; climate change; plant development; molecular mechanism

Received 2018-12-16 Accepted 2019-05-05

This work was supported by the Natural Science Foundation of China (31690090 and 31690091) and National Science and Technology Major Project (2016ZX08005003-001 and 2016ZX08009003-004).

\*Corresponding author (lilinmaoaw@whu.edu.cn).