

文章编号: 1008-2786-(2017)5-636-09

DOI: 10.16089/j.cnki.1008-2786.000262

杨树 (*Populus*) 生理生态特性对增温、 大气 CO₂ 浓度升高和干旱响应的 Meta 分析

李树鑫^{1,2}, 卢元兵^{1,2}, 段宝利¹, 张远彬^{1*}

(1. 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; 2. 中国科学院大学, 北京 100039)

摘 要: 近几十年来, 气候变暖、大气 CO₂ 浓度升高和干旱对陆地生态系统的影响引起了广泛关注。杨树是世界各国普遍种植的本木植物, 研究其对环境变化的响应具有重要的理论和实践意义。本文采用 Meta 分析 (Meta analysis) 方法定量总结了增温、大气 CO₂ 浓度升高、干旱对杨树生理生态特性的影响。通过 Web of Science、中国知网等中英文数据库检索, 共收集了 34 篇原始文献, 获得 690 个独立样本。结果表明: (1) 增温显著提高了杨树的高增长 (+78.32%)、叶面积 (+58.23%), 促进了地上生物量 (+89.59%) 和叶生物量的积累 (+71.69%), 显著降低了杨树的水分利用效率 (-22.61%) 和碳同位素 (-5.51%); (2) CO₂ 浓度升高显著提高了杨树的叶面积 (+49.65%) 和光合速率 (+22.53%), 以及根生物量 (+72.36%), 显著降低了杨树的气孔导度 (-17.21%); (3) 干旱显著提高了杨树的根冠比 (+38.95%) 和水分利用效率 (+34.52%), 显著降低了杨树的叶面积 (-148.53%), 以及总生物量 (-70.81%)。从本文收集的文献来看, 单独研究大气 CO₂ 浓度升高、增温或干旱对杨树生理生态特性影响的文献较多, 关注两两交互或三者协同作用对杨树生理生态特性影响的文献很少, 这些环境因子的交互作用对杨树生理生态特性的影响研究应加强。

关键词: 杨树; 增温; CO₂; 干旱; Meta 分析

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

2015 年世界气象组织发布的温室气体公报指出, 2014 年全球大气中 CO₂ 平均浓度已上升至 397.7 ppm, 是工业化前的 143%。从 1990 年至 2014 年 15 年间, 温室气体使地球辐射强迫水平即气候的变暖效应增加了 36%, 其中, 过去十年由 CO₂ 浓度增长引起的辐射强迫增加值约占 83%^[1]。气候变暖将会导致气温和土壤温度升高, 从而影响到地表植物的生长和发育^[2]。联合国政府间气候变化专门委员会认为, 1880—2012 年全球平均地表温度已升高了 0.85 °C [0.65 ~ 1.06 °C], 并预测到 21 世纪末全球平均地表温度可能上升 0.3 ~ 4.8

°C^[3]。温度增加将会导致降水格局发生变化, 从而加剧一些地区的干旱程度^[4-5]。随着气候变化的加剧, 植物对气候的适应性研究及其机理研究逐渐成为学术界的研究热点^[6-7]。

杨树是世界上分布最广、适应性最强的树种之一^[8], 属杨柳科 (Salicaceae) 杨属 (*Populus*), 属下通常分 5 个组, 青杨组 (Sect. *Tacamahaca* Spach)、白杨组 (Sect. *Lence* Duby)、黑杨组 (Sect. *Aigei-ros* Duby)、胡杨组 (Sect. *Turanga* Bge) 和大叶杨组 (Sect. *Leucoides* Spach)^[9]。因杨树生长迅速、成林早、木材用途广、防护效益高、固碳能力强等特性, 已被广泛

收稿日期 (Received date): 2017-06-22; 改回日期 (Accepted date): 2017-09-25

基金项目 (Foundation item): 国家自然科学基金面上项目 (31270650); 国家自然科学基金优秀青年科学基金 (31322014); 国家自然科学基金面上项目 (3137070605) [Notional Natural Science Foundation of China General Program (31270650); Excellent Young Scientist Program of the National Natural Science Foundation of China (31322014); Notional Natural Science Foundation of China General Program (3137070605)]

作者简介 (Biography): 李树鑫 (1990-), 女, 江苏人, 硕士研究生, 主要从事植物学的研究 [Li Shuxin (1990-), female, born in Jiangsu province, M. Sc. candidate, mainly engaged in plant science] E-mail: lishuxin@imde.ac.cn

* 通讯作者 (Corresponding author): 张远彬 (1973-), 男, 副研究员, 主要从事植物学的研究 [Zhang yuanbin (1973-), male, Ph. D., associate professor, specialized in plant science] E-mail: zhangyb@imde.ac.cn

地作为短期轮伐的造林树种,尤其是在全球环境变化背景下,杨树被认为是碳汇林和生物能源林的理想树种^[10-12]。国内外研究表明,增温、大气 CO₂ 浓度升高、干旱严重影响杨树生长、发育和功能^[13-15]。

胥晓等认为增温 4℃ 提高了杨树的生长和净光合速率,而降低了瞬时水分利用效率(WUE)和长期水分利用效率(碳同位素组分 δ¹³C);干旱抑制了杨树的生长和净光合速率,却提高了 WUE 和 δ¹³C^[13]。井大炜等的研究表明干旱胁迫使杨树基径、苗高生长量显著下降,抑制了杨树幼苗的净光合速率和气孔导度^[16]。赵红霞等认为升高 CO₂ 浓度,提高了光合速率、叶面积、比叶面积、δ¹³C、光合氮利用效率,降低了根冠比、叶片氮含量^[17]。由此可见,学者对环境变化下杨树的适应性已进行了广泛的研究,但现有的研究结果并不一致,各研究指标单一,难以充分反映出植物对环境变化适应的综合能力。

目前,仅检索到一篇关于杨树生理生态的研究进展,却未涉及环境变化(增温、大气 CO₂ 浓度升高、干旱)因子^[18],定性地描述前人研究结果已无法全面总结环境变化对杨树生理生态特性的影响,故本文采用 Meta 分析的方法定量地分析增温、大气 CO₂ 浓度升高、干旱对杨树生理生态的影响。Meta 分析是将多个独立研究进行汇总后,再统计分析,综合评价研究结果^[19]。20 世纪末,彭少麟等首次将 Meta 分析引入生态学领域^[20]。近年来,中国生态学领域有关 Meta 分析的论文发表数目日趋增长^[21],但与国际相比还有一定的差距,尤其在全球环境变化研究中的应用^[22-24]。本文试图对近年来国内外关于增温、大气 CO₂ 浓度升高和干旱对杨树幼苗生理生态过程影响的研究进行定量的综合分析,这将对预测未来环境变化下杨树生产力及其生理生态适应规律具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 数据来源

在本文中,用于 Meta 分析的文章主要来源于 ISI Web of Science、中国知网等多种中英文数据库。中文数据库中以杨树、气候变化、增温、CO₂、干旱等为关键词进行文献检索,文献类型为期刊,时间跨度为 1990—2016 年。在 ISI Web of Knowledge (www.webofknowledge.com) 检索平台上,以 *Populus* & Climate change OR Warming OR CO₂ OR Drought 为

关键词进行文献检索,时间跨度为 1990—2016,文献类型为 ARTICLE。为减少筛选文献所带来的偏差,所选用的文献必须满足以下标准:(1) 每项研究要求是独立的,并且是具有对照处理的控制实验而非模型模拟;(2) 每个指标的实验组和对照组的平均值、标准差(方差、标准误或置信区间)、重复数均以数字或图片(使用 GetData 软件进行提取,http://www.stata.com)形式报道;(3) 研究对象为杨树,环境影响因子为增温、CO₂ 和干旱,各独立研究中需至少测定以下 17 个指标之一:光合速率、气孔导度、根生物量、地上部分生物量、茎生物量、叶生物量、总生物量、叶面积、根冠比、高度增长、水分利用效率、光合氮利用效率、比叶面积、碳同位素、茎增长、基径、叶片氮含量。最终筛选出符合标准的研究论文 34 篇,提取 690 个独立样本。

1.2 数据处理和分析

本研究采用响应比 R 的自然对数 $\ln R$ 作为度量环境因子对杨树影响的效应量^[25],计算公式为:

$$\ln R = \ln(\bar{X}_t / \bar{X}_c) \quad (1)$$

$$v = (S_t^2 / N_t \bar{X}_t^2) + (S_c^2 / N_c \bar{X}_c^2) \quad (2)$$

式中, v 是效应量 $\ln R$ 的方差, \bar{X}_c 和 \bar{X}_t 、 S_c^2 和 S_t^2 、 N_c 和 N_t 分别为杨树对照组和处理组指标的平均值、标准差以及重复数。研究间联合方差计算如下:

$$w_i = 1/v_i \quad (3)$$

$$Q_T = \sum_{i=1}^n w_i \ln^2 R_i - \left(\sum_{i=1}^n w_i \ln R_i \right)^2 / \sum_{i=1}^n w_i \quad (4)$$

$$\sigma^2 = [Q_T - (n - 1)] / \left[\sum_{i=1}^n w_i - \sum_{i=1}^n w_i^2 / \sum_{i=1}^n w_i \right] \quad (5)$$

式中, w_i 是固定效应模型中第 i 次观测值的权重因子, n 是每项研究的总观测数, Q_T 是每项研究的总异质性, σ^2 是研究间联合方差。平均效应量计算如下:

$$w_{i(rand)} = 1/(v_i + \sigma^2) \quad (6)$$

$$\ln R_i' = w_{i(rand)} \ln R \quad (7)$$

$$\bar{\ln R} = \sum_{i=1}^n \ln R_i' / \sum_{i=1}^n w_{i(rand)} \quad (8)$$

式中, $w_{i(rand)}$ 是随机效应模型中第 i 次观测值的权重因子, $\ln R_i'$ 是加权效应量, $\bar{\ln R}$ 是研究的平均效应量。

本文基于 MetaWin2.1 随机效应模型定量的分析杨树对环境因子的胁迫响应^[26]。当总观测数小于 20 时,因为应用重复取样非参数检验法中的攀靴法得到的置信区间比标准置信区间宽,所以研究中

采用攀靴法 bootstrap 进行 9999 次迭代以导出平均效应量的置信区间^[25]。当样本量大于 20 时,本研究采用连续随机效应模型检验平均效应量与增温程度之间的关系^[26]。为便于使用生物量变化率解释环境因子对杨树生物量效应的影响,将其平均效应量转化为变化率 $C^{[25]}$, 计算如下:

$$C = (e^{\ln R} - 1) \times 100\% \tag{9}$$

2 结果与分析

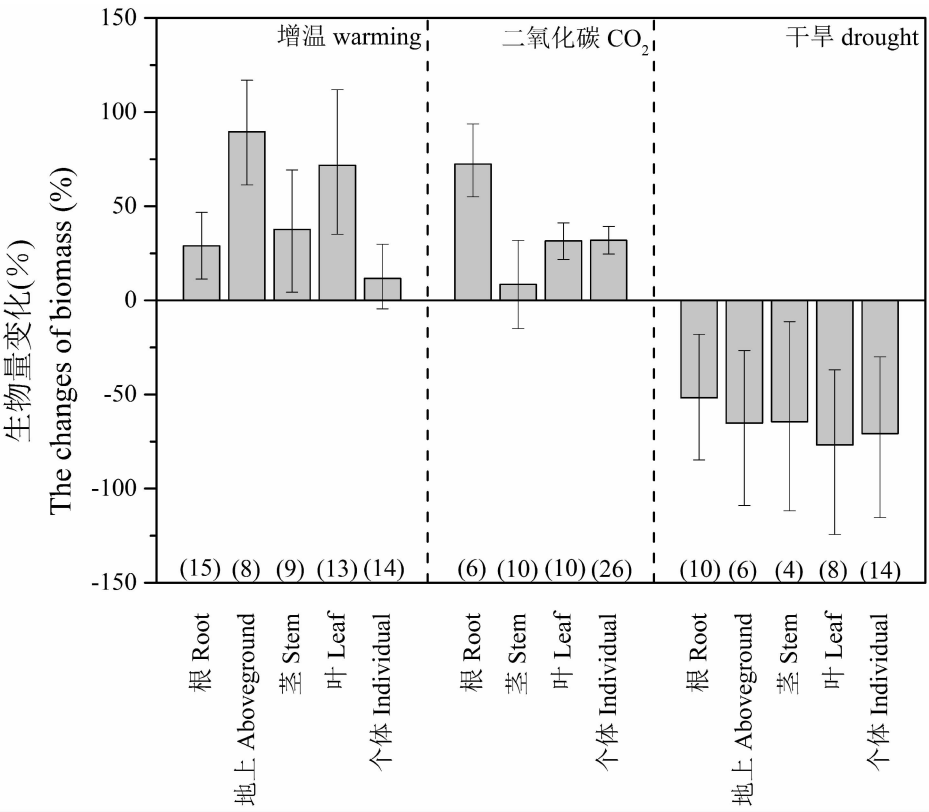
2.1 增温对杨树生理生态特性的影响

从图 1 可以看出,增温显著地促进了杨树幼苗根生物量、地上部分生物量、茎生物量和叶生物量的变化率($P < 0.05$),增长率分别为 28.92%、89.59%、37.58% 和 71.69%,增温对杨树幼苗的总生物量变化率也具有正效应,但影响不显著。从现有的文献数据分析结果可知,增温对杨树幼苗的光合速率、气孔导度、叶面积、高度增长、基径增长、叶片氮含量影响显著(图 2, $P < 0.05$),且表现为正效应;增温对

杨树幼苗的水分利用效率、碳同位素影响显著(图 2, $P < 0.05$),且表现为负效应;但是增温对杨树幼苗的比叶面积影响不显著(图 2)。由环境因子与杨树幼苗生理生态指标的回归分析可知,环境因子与杨树幼苗的光合速率以及气孔导度均存在显著正相关关系(图 3)。

2.2 大气 CO₂ 浓度升高对杨树幼苗生理生态指标的影响

图 1 表明,大气 CO₂ 浓度升高显著地影响了杨树幼苗根生物量、叶生物量和总生物量的变化率($P < 0.05$),增长率分别为 72.36%、31.60% 和 31.90%,大气 CO₂ 浓度升高对杨树幼苗的茎生物量变化率也具有正效应,但影响不显著。从现有的文献数据分析结果可知,大气 CO₂ 浓度升高对杨树幼苗的光合速率、叶面积、光合氮利用效率、比叶面积影响显著(图 4, $P < 0.05$),且表现为正效应;大气 CO₂ 浓度升高对杨树幼苗的气孔导度、叶片氮含量影响显著(图 4, $P < 0.05$),且表现为负效应;但

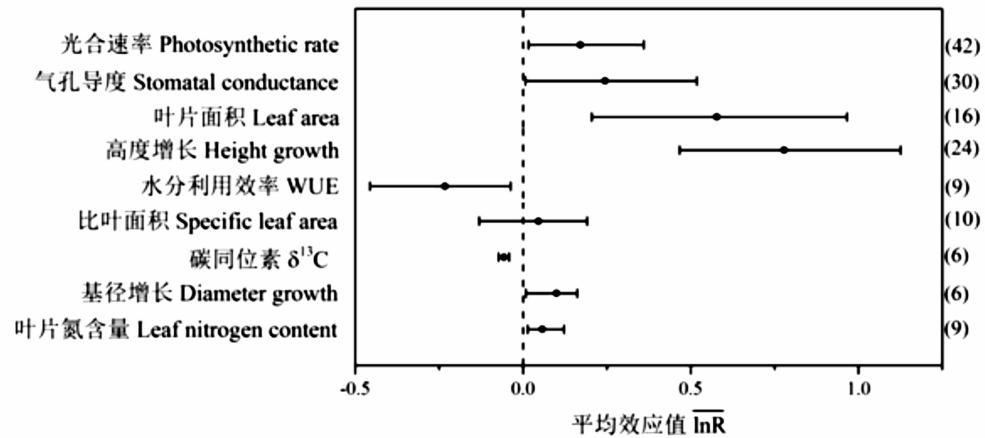


图中误差线表示 95% 置信区间,小括号中的数字表示相应指标的样本量。

Error bars in the figure indicate 95% confidence intervals, and numbers in parentheses indicate the sample size of the corresponding indicator.

图 1 环境因子对杨树幼苗生物量变化的影响

Fig. 1 Effects of environmental factors on the biomass of *Populus*



图中圆点表示平均效应值,误差线表示 95% 置信区间,小括号中的数字表示相应指标的样本量。
Dots in the figure represent mean effect sizes, error bars indicate 95% confidence intervals,
and numbers in parentheses indicate the sample size of the corresponding indicator.

图 2 增温对杨树幼苗生理生态指标的影响

Fig. 2 Effects of warming on physiological and ecological indexes of *Populus*

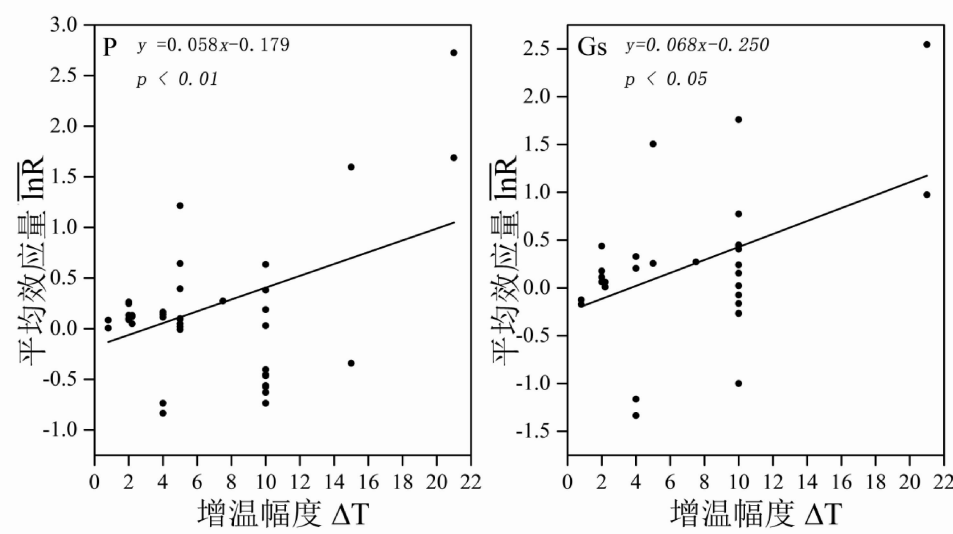


图 3 增温幅度 (ΔT) 与光合速率 (P) 效应值和气孔导度 (Gs) 效应值的回归关系

Fig. 3 Regression relationship between ΔT , the mean effect size of net photosynthetic rate and stomatal conductance.

是大气 CO₂ 浓度升高对杨树幼苗的根冠比、高度增长影响不显著(图 4, $P < 0.05$)。

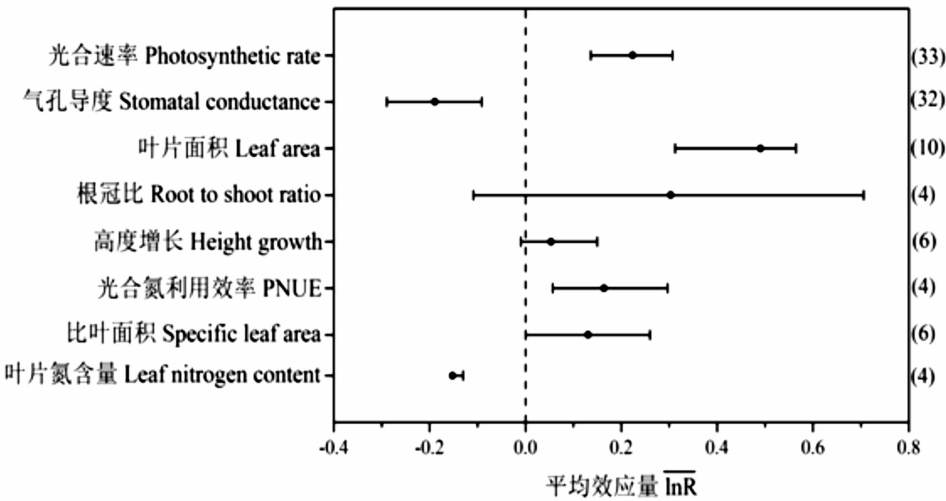
2.3 干旱对杨树幼苗生理生态指标的影响

干旱显著地抑制了杨树幼苗根生物量、地上部分生物量、茎生物量、叶生物量和总生物量的变化率 ($P < 0.05$), 增长率分别为 -51.75% 、 -65.24% 、 -64.53% 、 -76.85% 和 -70.81% (图 1)。从现有的文献分析结果可知, 干旱胁迫对杨树幼苗的根冠比、水分利用效率、碳同位素影响显著 ($P < 0.05$), 且表现为正效应; 干旱胁迫对杨树幼苗的光合速率、气孔导度、叶面积、高度增长、光合氮利用效率、比叶面积、

基径影响显著, 且表现为负效应(图 5, $P < 0.05$)。

3 讨论

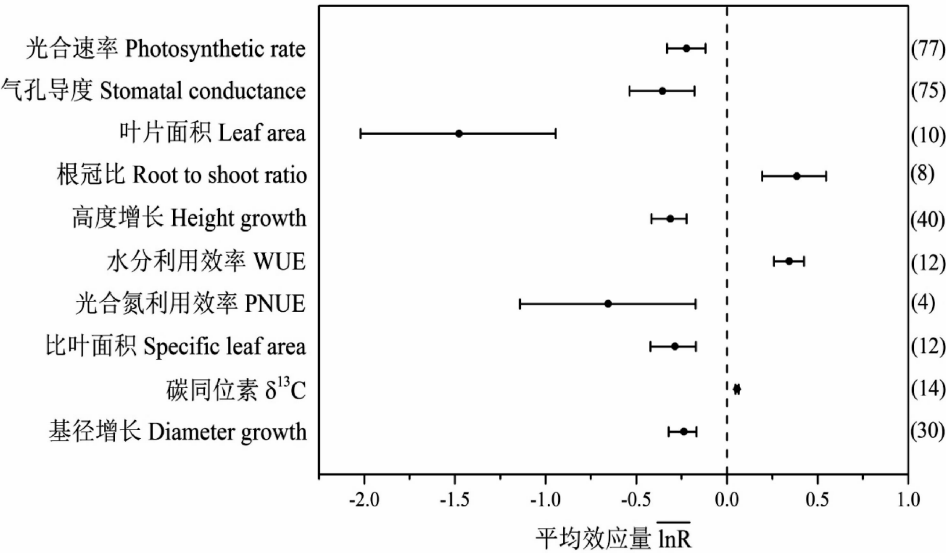
增温促进了杨树幼苗的生长和生物量的积累, 这与前人研究结果相似^[19, 27-29]。这可能是温度升高降低了 CO₂ 的溶解度, 使得 Rubisco 氧化作用降低, 羧化作用加强, 从而促进了光合作用, 有利于积累更多的光合产物^[30]。但是也有研究发现当温度高于光合作用的最适温度时, Rubisco 活性随温度升高而下降, 光合作用将受到抑制^[31-32]。本文还发现



图中圆点表示平均效应值,误差线表示 95% 置信区间,小括号中的数字表示相应指标的样本量。
Dots in the figure represent mean effect sizes, error bars indicate 95% confidence intervals,
and numbers in parentheses indicate the sample size of the corresponding indicator.

图 4 CO₂ 浓度升高对杨树幼苗生理生态指标的影响

Fig.4 Effects of elevated CO₂ concentration on physiological and ecological indexes of *Populus*



图中圆点表示平均效应值,误差线表示 95% 置信区间,小括号中的数字表示相应指标的样本量。
Dots in the figure represent mean effect sizes, error bars indicate 95% confidence intervals,
and numbers in parentheses indicate the sample size of the corresponding indicator.

图 5 干旱胁迫对杨树幼苗生理生态指标的影响

Fig.5 Effects of drought stress on physiological and ecological indexes of *Populus*

增温对杨树叶片氮含量有显著正效应,这很可能是由于温度升高后,导致光呼吸增加,需要更多的光合作用酶来补充,进一步促进光合作用^[33-34]。许多研究已表明,植物叶片碳同位素值与胞间 CO₂ 浓度之间存在紧密关系^[35],表现为碳同位素值随胞间 CO₂

浓度增大而降低,而植物水分利用效率与胞间 CO₂ 浓度显著相关,因此,植物叶片碳同位素与植物水分利用效率呈现显著正相关^[35]。本文也证实了这一观点,在增温条件下,杨树有较低的水分利用效率和碳同位素值,Kellomäki 和 Wang 认为增温引起的蒸

腾速率加快是导致温度升高后用水效率降低的主要原因^[36]。当前,生态学中多用植物的水分利用效率来探索植物对环境的适应策略^[35]。增温条件下,杨树较低的水分利用效率可能是应对环境变化的适应策略,但从已有的文献发现,关于杨树水分利用的研究,多集中于杨树单个叶片水平上及人为控制条件下^[13,17],而在植株及林分水平上涉及相对较少。

大气CO₂浓度升高条件下,无论杨树幼苗的根、茎、叶等器官,气孔导度还是光合速率等均有一定的影响,即大气CO₂浓度升高,增强了杨树幼苗的光合作用能力,有利于积累更多的光合产物,促进杨树幼苗生长。CO₂浓度升高有利于光合作用过程中CO₂的固定、运转及有机化合物的合成,同时能降低Rubisco与O₂结合的竞争力,抑制光呼吸,提高净光合速率,对植物生长产生直接的影响^[37-38]。在本研究中,CO₂浓度升高条件下杨树的根生物量有显著地增肥效应(图1),这表明CO₂浓度升高显著促进了地下生物量的生长,使得植物从土壤中获得更多的养分和水分。CO₂浓度升高不仅直接影响杨树的根生物量的积累,还影响光合作用、水分和养分的可获得性。但也有研究报道,当植物长期处于高CO₂浓度时,其光合速率会恢复到原来水平,甚至会出现光合速率下降现象,这还需进一步探究^[39-40]。

干旱胁迫显著抑制了杨树的生长,减少了叶片生物量的积累以及株高、基径的生长,这可能与干旱胁迫下杨树光合作用受到抑制有关。干旱胁迫下,导致光合作用的下降有两种原因,一个是气孔限制,即由气孔部分关闭引起的气孔限制,另一个是非气孔限制,即由于叶肉细胞光合能力下降导致的非气孔限制。有研究表明气孔关闭是限制气体交换的主导因素^[41-43]。也有研究表明干旱胁迫下植物的生产力还与干物质分配的过程及根系的时空分布有很大的关系^[44],促进根的生长可以提高植物的抗旱性^[45]。本Meta分析也进一步证实了在干旱胁迫下,生物量向根的分配^[46-47],从而显著提高了根冠比。关于杨树的抗旱性研究主要集中于生理方面,很少考虑生态、生理及基因调控方面,无法更加全面地揭示杨树在干旱环境下的适应策略。因此,在将来杨树的抗旱性研究中,应该结合生态、生理以及基因调控等知识,来阐释干旱胁迫下生物量积累与分配、气体交换、用水效率以及其它生理与生化变化之间的相互关系,以及这些特征与有关杨树抗旱基因

表达间的内在关系。

运用Meta分析方法研究了环境变化对杨树生长的综合影响,其结果脱离了个例研究的偶然性和单一性,更具有普遍性和综合性。但从收集的文献来看,目前的研究主要涉及单独大气CO₂浓度升高、增温或干旱对杨树生理生态特性的影响,很少关注两两交互或三者协同作用对杨树生理生态特性的影响。植物面临的环境往往是多种生态因子共同组成,单一环境因子与复合环境因子呈现不一样的影响。有研究表明CO₂、增温和干旱两两交互或者三者协同可能促进、降低或抵消树木的生长,这取决于植物的生长环境和植物的种类。通过对20~25年生欧洲赤松(*Scots pine*)的研究发现,单独大气CO₂浓度或温度升高对光合速率、生长速率等都有显著影响,这一结论与本文相似,但是温度升高抵消了CO₂浓度升高对光合作用的促进作用^[48]。近年来,有研究证明在干旱条件下,增温4℃处理加剧了植物水力失衡,从而加速了桉树(*Eucalyptus radiata*)、澳洲丝柏松(*Callitris rhomboidea*)与辐射松(*Pinus radiata*)的死亡速率^[49-50]。由此可见,增温和干旱具有显著地交互作用,极大地增加了植物的死亡风险。Atwell等^[51]发现在水分充足条件下CO₂浓度升高对细叶桉(*Eucalyptus tereticornis*)的生长没有促进作用,反而在干旱条件下CO₂浓度升高显著刺激了细叶桉的生长。同样,Tissue等对C₄植物的研究中,发现大气CO₂浓度倍增对提高C₄植物的净光合速率无明显的作用^[52],而在干旱条件下,大气CO₂浓度升高可以缓解干旱对C₄植物的不利影响,且在干旱胁迫越严重时表现得更加明显^[53]。那么,交互处理下杨树是否具有一致的响应?又是如何通过调节植株的水分含量和生物量分配来适应CO₂浓度升高、增温和干旱的交互影响?这些科学问题的研究应加强。

参考文献(References)

- [1] WMO. Greenhouse Gas Bulletin. <http://www.wmo.int/pages/prog/arep/gaw/ghg/GHGbulletin.html>. 2015
- [2] 杨兵,王进闯,张远彬. 长期模拟增温对岷江冷杉幼苗生长与生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(21): 5994-6000
[YANG Bin, WANG Jinchuang, ZHANG Yuanbin. Effect of long-term warming on growth and biomass allocation of *Abies faxoniana* Seedlings [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(21): 5994-6000]
- [3] IPCC. Climate change 2013: The physical science basis: Working group I contribution to the fifth assessment report of the IPCC[R].

- UK: Cambridge University Press, 2013.
- [4] WALLACE JS. Increasing agricultural water use efficiency to meet future food production [J]. Agriculture Ecosystems and Environment, 2000, **82**(1-3): 105-119.
- [5] 尚宗波, 高琼. 中国水分状况对全球气候变化的敏感性分析[J]. 生态学报, 2001, **21**(04): 528-537 [SHANG Zongbo, GAO Qiong. Assessing the sensitivity of China water condition to global climate changes [J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, **21**(4): 528-537]
- [6] PETIPIERRE B, MCDUGALL K, SEIPEL T, et al. Will climate change increase the risk of plant invasions into mountains? [J]. Ecological Applications, 2016, **26**(2): 530-544.
- [7] BECKLIN K M, ANDERSON J T, GERHART L M, et al. Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens [J]. Plant physiology, 2016, **172**(2): 635-649.
- [8] 张津林, 张志强, 查同刚. 沙地杨树人工林生理生态特性[J]. 生态学报, 2006, **26**(5): 1523-1532 [ZHANG Jinlin, ZHANG Zhiqiang, ZHA Tonggang. Physiological regulations of photosynthesis in a poplar plantation on a sandy soil [J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, **26**(5): 1523-1532]
- [9] 尹春英, 李春阳. 杨树抗旱性研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2003, **9**(6): 662-669-8 [YIN Chunying, LI Chunyang. Advance in research on drought resistance of *POPULUS* [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2003, **9**(6): 662-669-8]
- [10] CANNELL M, MILNE R. Carbon pools and sequestration in forest ecosystems in Britain [J]. Forestry, 1995, **68**: 361-378.
- [11] SANNIGRAHI P, RAGAUSKAS A J, TUSKAN G A. Poplar as a feedstock for biofuels: a review of compositional characteristics [J]. Biofuels, Bioproducts and Biorefining, 2010, **4**: 209-226.
- [12] XIAO J, SUN G, CHEN J, et al. Carbon fluxes, evapotranspiration, and water use efficiency of terrestrial ecosystems in China [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, **182**: 76-90.
- [13] XU X, YANG F, XIAO X W, et al. Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures [J]. Plant Cell and Environment, 2008, **31**(6): 850-860.
- [14] DARBAH J N, SHARKET T D, CALFAPIETRA C, et al. Differential response of aspen and birch trees to heat stress under elevated carbon dioxide [J]. Environmental Pollution, 2010, **158**(4): 1008-1014.
- [15] VOLIN J C, KRUGER E L, LINDROTH R L. Responses of deciduous broadleaf trees to defoliation in a CO₂ enriched atmosphere [J]. Tree Physiology, 2002, **22**(7): 435-48.
- [16] 井大炜, 邢尚军, 杜振宇, 等. 干旱胁迫对杨树幼苗生长、光合特性及活性氧代谢的影响[J]. 应用生态学报, 2013, **24**(07): 1809-1816 [JING Ddwei, XING Shangjun, DU Zhengyu, et al. Effects of drought stress on the growth, photosynthetic characteristics, and active oxygen metabolism of poplar seedlings [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, **24**(7): 1809-1816]
- [17] Zhao HX, Li YP, Zhang XL, et al. Sex-related and stage-dependent source-to-sink transition in *Populus cathayana* grown at elevated CO₂ and elevated temperature [J]. Tree Physiology, 2012, **32**(11): 1325-38.
- [18] 刘文国, 张旭东, 黄玲玲, 等. 我国杨树生理生态研究进展[J]. 世界林业研究, 2010, **23**(1): 50-55 [LIU Wenguo, Zhang Xudong, Huang Lingling, et al. Research progress on physiologic and ecologic characteristics of *Populus* [J]. World Forestry Research, 2010, **23**(1): 50-55]
- [19] ELLENBERG S S. Meta-analysis the quantitative approach to research review [J]. Seminars Oncol, 1988, **15**(5): 427-481.
- [20] 彭少麟, 唐小焱. Meta分析及其在生态学上的应用[J]. 生态学杂志, 1998, **17**(5): 74-79 [PENG Shaolin, TANG Xiaoyan. Meta-analysis and its application in ecology [J]. Chinese Journal of Ecology, 1998, **17**(5): 74-79]
- [21] 郭明, 李新. Meta分析及其在生态环境领域研究中的应用[J]. 中国沙漠, 2009, **29**(5): 911-919 [GUO Ming, LI Xin. Meta-analysis: A new quantitative research approach in eco-environmental sciences [J]. Journal of Desert Research, 2009, **29**(5): 911-919]
- [22] CHALLINER A J, WATSON J, LOBELL D B, et al. A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation [J]. Nature Climate Change, 2014, **4**(4): 287-291.
- [23] WILCOX J, MAKOWSKII D. A meta-analysis of the predicted effects of climate change on wheat yields using simulation studies [J]. Field Crops Research, 2014, **156**: 180-190.
- [24] 秦明森, 关佳威, 刘永俊, 等. 丛枝菌根真菌对车轴草属植物生长影响的Meta分析[J]. 草业科学, 2015, **32**(10): 1576-1585 [QIN Mingsen, GUAN Jiangwei, LIU Yongjun, et al. A Meta-analysis of arbuscular mycorrhizal fungi effects on *Trifolium* plants growth [J]. Pratacultural Science, 2015, **32**(10): 1576-1585]
- [25] HEDGES L V, GUREVITCH J, CURTIS P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology [J]. Ecology, 1999, **80**(4): 1150-1156.
- [26] ROSENBERG M S, ADAMS D C, GUREVITCH J. MetaWin: Statistical Software for Meta-analysis. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA, 2000.
- [27] 曾小平, 赵平, 孙谷畴. 气候变暖对陆生植物的影响[J]. 应用生态学报, 2006, **17**(12): 2445-2450 [ZENG Xiaoping, ZHAO Ping, SUN Guchou. Effects of Climate warming on terraneous plants. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, **17**(12): 2445-2450]
- [28] BARBER VA, JUDAY G P, FINNEY B P. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress [J]. Nature, 2000, **405**(6787): 668-673.
- [29] WILMKING M, JUDAY G P, BARBER V A, et al. Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds [J]. Global Change Biology, 2004, **10**(10): 1724-1736.
- [30] LONG SP. Modification of the response of photosynthetic

- productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations; Has its importance been underestimated? [J]. *Plant Cell and Environment*, 1991, **14**(8): 729–39.
- [31] LAMBERS H, CHAPIN III F S, PONS T L. Photosynthesis. *Plant physiological ecology* [M]. Springer New York, 2008: 11–99.
- [32] HOZAIN M I, SALVUCCI M E, FOKAR M, et al. The differential response of photosynthesis to high temperature for a boreal and temperate *Populus* species relates to differences in Rubisco activation and Rubisco activase properties [J]. *Tree Physiology*, 2010, **30**(1): 32–44.
- [33] LUOMALA E M, LAITINEN K, KELLOMAKI S, et al. Variable photosynthetic acclimation in consecutive cohorts of Scot pine needles during 3 years of growth at elevated CO₂ and elevated temperature. 2003, *Plant Cell Environ.* 26: 645–660.
- [34] TINGEY D T, PHILLIPS D L, JOHNSON M G. Optimizing minirhizotron sample frequency for an evergreen and deciduous species. *New Phytol.* 1996, **157**: 155–161.
- [35] FARQUHAR G D, HUBICK K T. Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology*, 2003, **40**(40): 503–537.
- [36] KELLOMAKI S, WANG K Y. Modelling and measuring transpiration from Scots pine with increased temperature and carbon dioxide enrichment [J]. *Annals of Botany*, 2000, **85**(2): 263–78.
- [37] REICH P B, HOBBIE S E. Decade-long soil nitrogen constraint on the CO₂ fertilization of plant biomass [J]. *Nature Climate Change*, 2013, **3**(3): 278–282.
- [38] DRAKE B G, GONZALEZ M A, LONG S P. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂? [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Molec Biol*, 1997, **48**: 609–39.
- [39] AINSWORTH E A, LONG S P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂ [J]. *New Phytologist*, 2005, **165**(2): 351–372.
- [40] KÖRNER C. Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply [J]. *New phytologist*, 2006, **172**(3): 393–411.
- [41] YIN C, DUAN B, WANG X, et al. Morphological and physiological responses of two contrasting poplar species to drought stress and exogenous abscisic acid application [J]. *Plant Science*, 2004, **167**(5): 1091–1097.
- [42] DAVIES W J, GOWING D J. Plant responses to small perturbations in soil water status. En: Press MC, Scholes JD and MG Barker (eds) *Physiological plant ecology*: 67–90. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom, 1999.
- [43] SCHULTZ H R. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought [J]. *Plant Cell and Environment*, 2003, **26**(8): 1393–1405.
- [44] KAGE H, ALT C, STIITZEL H. Aspects of nitrogen use efficiency of cauliflower I. A simulation modelling based analysis of nitrogen availability under field conditions [J]. *The Journal of Agricultural Science*, 2003, **141**(01): 1–16.
- [45] KLEPPER B, RICKMAN R W. Modeling crop root growth and function [J]. *Advances in Agronomy*, 1990, **44**: 113–132.
- [46] LARCHER W. *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups* [J]. Springer-Verlag, 1995: 1313–30.
- [47] KOZŁOWSKI T T, PALLARDY S G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses [J]. *The botanical review*, 2002, **68**(2): 270–334.
- [48] WANG K, KELLOMAKI S, LAITINEN K. Effects of needle age, long-term temperature and CO₂ treatments on the photosynthesis of Scots pine [J]. *Tree Physiology*, 1995, **15**(4): 211–218.
- [49] DUAN H, DUURSMA R A, HUANG G, et al. Elevated CO₂ does not ameliorate the negative effects of elevated temperature on drought-induced mortality in *Eucalyptus radiata* seedlings [J]. *Plant Cell and Environment*, 2014, **37**(7): 1598–1613.
- [50] DUAN H, O'GRADY A P, DUURSMA R A, et al. Drought responses of two gymnosperm species with contrasting stomatal regulation strategies under elevated CO₂ and temperature. *Tree physiology*, 2015, **35**(7): 756–770.
- [51] ATWELL B J, HENERY M L, ROGERS G S, et al. Canopy development and hydraulic function in *Eucalyptus tereticornis* grown in drought in CO₂-enriched atmospheres. *Functional Plant Biology*, 2007, **34**(12): 1137–1149.
- [52] TISSUE D T, GRIFFIN K L, THOMAS R B, et al. Effects of low and elevated CO₂ on C₃ and C₄ annuals. *Oecologia*, 1995, **101**(1): 21–28.
- [53] WARD J K, TISSUE D T, THOMAS R B, et al. Comparative responses of model C₃ and C₄ plants to drought in low and elevated CO₂. *Global Change Biology*, 1999, **5**(8): 857–867.

A Meta-analysis of the Response of *Populus* to Warming, Increased CO₂ and Drought

LI Shuxin^{1,2}, LU Yuanbin^{1,2}, DUAN Baoli¹, ZHANG Yuanbin¹

(1. Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Institute of
Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: *Populus* is one of the most widely distributed species in the world. Their responses to environment changes have become the matter of great concern worldwide in the circumstances of global climate change. Climate change interfere in plant physiology and growth, but its effect has not yet been reviewed statistically for *Populus*. In this paper, meta-analysis was used to quantitatively outline the research progress of the effect of environmental factors (temperature, CO₂ concentration, drought) on physiology and growth of *Populus*. The results showed that (1) warming significantly increased the height growth (+78.32%), leaf area(+58.23%), and root biomass(+89.59%), leaf biomass(+71.69%), but decreased the water use efficiency(-22.61%) and carbon isotope(-5.51%) of *Populus*. (2) Elevated CO₂ significantly increased leaf area(+49.65%), the photosynthetic rate(+22.53%), root biomass(+72.36%) of *Populus* but decreased the stomatal conductance(-17.21%) of *Populus*. (3) Drought significantly increased root/shoot ratio(+38.95%) and water use efficiency(+34.52%) but significantly decreased the leaf area(-148.53%), and total biomass(-70.81%) of *Populus*. According to literature review, the responses were different or even adverse when plants grown under the combination treatments compared to those grown under single treatment, indicating responses of plants to individual effects of environmental factors (temperature, CO₂ and drought) can be neutralized by other simultaneous environmental changes. The future research direction about *Populus* under global climate change was suggested.

Key words: *Populus*; warming; CO₂; drought; meta-analysis