

# 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物某些生理过程影响的研究进展

彭晓邦, 张硕新\*

(西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨陵 712100)

**摘要:**生长在高浓度 CO<sub>2</sub> 环境下的植物, 其生理生态及形态等方面将会发生相应的变化。表现在光合速率提高, 呼吸作用受抑制, 气孔密度减小, 水分利用效率增加。这些生物要素和生态过程的变化会引起群落内植物间对资源原有的竞争关系发生变化, 对资源竞争的格局发生变化, 最终将会导致森林结构和功能的改变。不同光合途径(C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> 及 CAM) 及不同植被类型的植物随 CO<sub>2</sub> 浓度发生的上述指标的变化在长期反应与短期反应方面具有很大差异。

**关键词:**光合作用; 呼吸作用; 水分利用效率; 群落结构与功能

**中图分类号:** S718.43      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1001-7461(2006)01-0068-04

## Research Progress in Effects of Increased Atmospheric CO<sub>2</sub> Concentration on Certain Physiological Process of Plants

PENG Xiao-bang, ZHANG Shuo-xin

(College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** Plants growing in high (CO<sub>2</sub>) levels may change with their physiological and morphological features. Photosynthetic rate may be enhanced while respiration inhibited. Stomatal density may become lower while water-use efficiency (WUE) increases with (CO<sub>2</sub>) increasing. The change of biological factors and ecological process could influence the resources competition among plants within community. The change in competition situation with in community would finally result in alterations in forest structure and function. Plants with different photosynthesis paths (C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> and CAM) and different vegetation types have different response to the elected (CO<sub>2</sub>). Long-term and short-term responses of the same plants may differ on the other hand.

**Key words:** photosynthesis; respiration; water use efficiency; community structure and function

自 19 世纪 70 年代工业革命以来, 由于人类活动(煤炭、石油等化石燃料的燃烧和森林、植被的破坏)的影响, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度正逐步上升, 目前已由 100 多年前的 260~280 μmol · L<sup>-1</sup> 上升到 350 μmol/mol 左右, 并继续以每年 1~2 μmol · L<sup>-1</sup> 的速度增加<sup>[1]</sup>。有学者估计, 到 2050 年前后, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度将升高到 450~550 μmol · L<sup>-1</sup> 之间, 到 21 世纪末将达到 700 μmol · L<sup>-1</sup><sup>[2]</sup>。CO<sub>2</sub> 是植物光合作用的底物, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度的升高影响植物的生理反应, 进而影响植物生物量分配的策略以及植物群落结构和功能的变化。这一研究途径已越来越引起人

们的重视, 成为近年来植物生理生态研究的热点之一。

### 1 光合作用

大气 CO<sub>2</sub> 浓度的上升对生态系统最直接、最重要的影响是其变化所引起的植物光合作用变化。光合作用的变化又会对大气 CO<sub>2</sub> 浓度产生反馈作用。因此, 植物的光合作用就成为研究大气 CO<sub>2</sub> 浓度变化和植物生理生态反应之间相互关系的关键, 光合生态的研究也因此近年来得到很大的发展。

尽管在高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下植物的生长增加, 但

收稿日期: 2004-12-21      修回日期: 2005-03-01

基金项目: 国家林业局“十五”重点项目“陕西秦岭火地塘森林景观特征及生态功能研究”(2001-04)

作者简介: 彭晓邦(1980-), 男, 陕西周至人, 硕士, 研究方向为森林生态学。

\* 通讯作者: 张硕新

是不会长期增加<sup>[3]</sup>。当植物首先暴露在高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下,会在开始有一个高的光合速率,但几天或者几周以后就可能会下降,不能维持开始时的净 CO<sub>2</sub> 的吸收速率。Acock<sup>[4]</sup>指出,在短期实验中,高的 CO<sub>2</sub> 浓度明显的提高了叶子的光合速率,但是长期暴露在高 CO<sub>2</sub> 浓度下就会发现光合作用在下降<sup>[5]</sup>。

对大多数 C<sub>4</sub> 植物的研究表明,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对 C<sub>4</sub> 植物的光合作用及生长未有很大促进<sup>[6]</sup>。由于 C<sub>4</sub> 植物具有特殊的光合机制,在正常 CO<sub>2</sub> 浓度下,其光合作用接近饱和状态,这使得 C<sub>4</sub> 植物的光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度的响应相对低于 C<sub>3</sub> 植物<sup>[7]</sup>。对 CAM(景天酸代谢)植物的研究相对较少,其结果也不尽一致<sup>[8,9]</sup>。对于大多数 CAM 植物来说,其夜间碳水化合物的积累可能会增加,CO<sub>2</sub> 对其生长的影响推测是通过 C<sub>3</sub> 模式<sup>[7]</sup>。对 C<sub>3</sub> 植物的研究表明,在高浓度 CO<sub>2</sub> 作用条件下,光合作用表现为短期和长期效应。短时间(几分钟到几天)供给高浓度 CO<sub>2</sub> 会提高其净光合速率<sup>[8]</sup>。这是由于 CO<sub>2</sub> 是植物光合作用的底物,CO<sub>2</sub> 浓度升高可在两方面影响 C<sub>3</sub> 植物的光合作用,即增加了 Rubisco 酶结合位点的竞争,从而提高羧化速度及通过抑制光呼吸提高净光合速率。长期高浓度 CO<sub>2</sub> 处理对植物光合作用最初的促进随时间的推移渐渐消失<sup>[10]</sup>。由于长期生活在高浓度 CO<sub>2</sub> 下,致使植物在生化、生理或形态上发生变化,从而抵消了光合的最初促进作用。

一般认为,C<sub>3</sub> 植物在 CO<sub>2</sub> 加倍下光合作用提高 10%~50%,C<sub>4</sub> 植物提高的程度<10%,或不增加<sup>[11]</sup>。但是,由于实验对象的差别和其它各种因素的影响,不同的学者研究所得的结果有所不同。蒋高明、渠春梅对北京山区辽东栎林中几种木本植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应的研究表明,加倍 CO<sub>2</sub> 浓度对植物光合作用有不同程度的促进作用,净光合速率增加的程度从 37%到 93%不等,平均增加 75%<sup>[12]</sup>,这与陈德祥等对 CO<sub>2</sub> 浓度升高对雨林树种盘壳栎光合特性的影响研究结果是一致的<sup>[13]</sup>。谢会成等对麻栎的研究表明,在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下,麻栎叶片净光合作用速率平均增幅为 89.17%<sup>[14]</sup>。

在短期高浓度 CO<sub>2</sub> 处理下,光饱和条件下的 C<sub>3</sub> 植物的光合速率受无机磷的再生能力限制,其光合作用表现为同化速率对 CO<sub>2</sub> 或 O<sub>2</sub> 的浓度变化不敏感,当光合速率受到 Pi 限制时,电子传递速度也会降低,RuBP 再生对光合速率的限制包括 PCR 循环

中与 Rubisco 生成有关的酶的限制,电子传递速率的限制及蔗糖合成、运输和利用的限制。这些因素都会影响到与 Rubisco 活性位点结合的 RuBP 的浓度<sup>[15]</sup>。简而言之,这些反应受 RuBP 的生成与消耗及焦磷酸的产生与利用等光合作用组成过程控制。使光合作用对高浓度 CO<sub>2</sub> 的反应变的复杂的一个主要因素是对大多数植物来说,大气 CO<sub>2</sub> 浓度的些许增加也会使光合作用由受 CO<sub>2</sub> 浓度限制转变为更为复杂的多因素控制。

有关长期生长在高浓度 CO<sub>2</sub> 下对植物光合作用的影响的报道存在分歧。虽然很大一部分实验显示高浓度 CO<sub>2</sub> 对植物光合速率的最初促进会随时间延长而渐渐消失,但也有实验观测到明显的促进作用<sup>[16]</sup>。Guderson 等人将这种因长期生活在高浓度 CO<sub>2</sub> 下导致植物光合能力下降的现象称为对 CO<sub>2</sub> 的光合适应现象(photosynthetic acclimation)<sup>[17]</sup>。在高浓度 CO<sub>2</sub> 下生长的植物存在着对 Rubisco 活性及 RuBP 再生能力的调节,其生长浓度下测定的光合速率一般也将高于正常大气 CO<sub>2</sub> 浓度下生长的植物<sup>[6]</sup>。最为直接的光合适应现象的证据是生长在高浓度 CO<sub>2</sub> 下的植物在正常 CO<sub>2</sub> 浓度下测定时其光合速率低于正常 CO<sub>2</sub> 浓度下生长的植物<sup>[18]</sup>。

总之,植物光合作用对高浓度 CO<sub>2</sub> 的适应因其种类、生长发育阶段而异,并受到其它环境因素影响。光合作用对高浓度 CO<sub>2</sub> 的长期适应与短期反应有很大区别。

## 2 呼吸作用

CO<sub>2</sub> 浓度与呼吸作用的关系,早在 19 世纪就有人研究。1869 年 Mangin 发现呼吸作用随 CO<sub>2</sub> 浓度升高而下降,以后 Kidd<sup>[11]</sup>及林舜华<sup>[19]</sup>,张小全<sup>[20]</sup>和谢会成<sup>[21]</sup>都证实了这一点。呼吸作用中 CO<sub>2</sub> 的排出是一个重要的生理过程,它影响到一些植物和生态系统的碳平衡。尽管有关 CO<sub>2</sub> 在直接和间接的呼吸效应中的作用研究很少,CO<sub>2</sub> 仍被认为在很多方面影响呼吸作用:高的 CO<sub>2</sub> 水平有降低单位叶面积的可能<sup>[22]</sup>,单位叶面积的降低可能表示有厚的细胞壁和更多的碳成分,这样可能增加合成单位叶面积的能量消耗。CO<sub>2</sub> 浓度升高,将造成保卫细胞收缩,气孔关闭,从而使细胞内氧分压降低,呼吸作用因之降低;另一方面,因呼吸作用的产物 CO<sub>2</sub> 分压提高,而使呼吸作用得到抑制<sup>[11]</sup>。Reuveni 等人发现在 950 μmol · L<sup>-1</sup>CO<sub>2</sub> 下,苜蓿(*Medicago sativa*)暗

呼吸下降 10%<sup>[23]</sup>。

但是,上述现象并非适宜所有的植物。Amthor 指出,一些植物的呼吸作用可能随  $\text{CO}_2$  浓度升高而下降,而另一些植物可能升高或根本不发生变化<sup>[11]</sup>。

虽然植物呼吸作用的改变对植物的生长似乎关系不大,然而对某些  $\text{C}_3$  植物净光合速率将会产生很大的影响。长期生长在高  $\text{CO}_2$  浓度下的植物,单位面积的呼吸量将会随  $\text{CO}_2$  浓度上升而提高,而按单位生物量计则可能比对照环境下的植物减少。相对于光合作用研究而言,对高  $\text{CO}_2$  下呼吸作用变化的研究显得不足,这或许是今后研究的重点之一。

### 3 气孔导度、气孔密度和水分利用效率

由于大气  $\text{CO}_2$  浓度的升高,导致细胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )的增加,为保持胞间  $\text{CO}_2$  分压始终低于大气  $\text{CO}_2$  分压(约 20%~30%),植物通过调节气孔开闭程度来降低  $C_i$ <sup>[11]</sup>。张小全等对杉木中龄林针叶的研究结果表明,在  $\text{CO}_2$  浓度增高的情况下,气孔导度与蒸腾速率有不同程度的降低<sup>[20]</sup>。这与谢会成等对栓皮栎的研究结果,王英芳等对杂种毛白杨的研究结果一致<sup>[21,24]</sup>。但胡新生等认为,气孔导度与  $\text{CO}_2$  浓度之间相关不显著<sup>[25]</sup>。 $C_i$  增加引起气孔关闭的生理机制一般解释为,在高浓度  $\text{CO}_2$  下植物的光合作用增加,保卫细胞内光合产物多碳糖浓度随之提高,细胞水势增加。这样保卫细胞吸水膨胀,从而使气孔关闭,气孔导度下降。

气孔密度随着  $\text{CO}_2$  浓度的升高也会发生变化。影响气孔密度的因素很多,如叶本身的发育状况、水分有效性、光密度、温度、养分、 $\text{CO}_2$  浓度等。在  $\text{CO}_2$  浓度与气孔密度的关系研究方面,Thomas 等报道,大豆叶由  $350 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CO}_2$  时的 330 个  $\cdot \text{mm}^{-1}$  下降到  $718 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  时的 114 个  $\cdot \text{mm}^{-1}$ <sup>[26]</sup>。但 Ryle 等发现黑麦草的气孔密度并不随  $\text{CO}_2$  浓度改变<sup>[27]</sup>。Ferris 则发现车前草(*Plantago metia*)上下表皮的气孔密度均随着  $\text{CO}_2$  浓度升高而增加<sup>[28]</sup>。

彭少麟认为空气  $\text{CO}_2$  浓度增高会降低气孔的导度,气孔可调节细胞间浓度与外界  $\text{CO}_2$  浓度的比率,光强和叶片对空气水蒸气压差都可能影响气孔的调节作用。空气  $\text{CO}_2$  浓度增高使细胞间浓度增高,促进叶片光合速率增高,同时,由于气孔导度降低,减少蒸腾失水,提高水分利用效率,有利于干旱条件下的植物生长<sup>[29]</sup>。这与张小全、谢会成、林舜华等的研究结果一致<sup>[20,21,19]</sup>。这是由于气孔在高浓度  $\text{CO}_2$  下变窄或关闭,细胞内的水分向外扩散的阻

力比  $\text{CO}_2$  由气孔外向里运动的阻力大,这样植物可在细胞间隙内保持一定的水分和  $\text{CO}_2$  进行光合作用,而消耗(蒸腾作用)单位重量的水所固定的  $\text{CO}_2$  数量增多,即  $WUE$  增高<sup>[30,31]</sup>。陈德祥等对盘壳栎的研究结果表明,在  $\text{CO}_2$  浓度倍增的情况下,盘壳栎的水分利用效率提高了 43%~70%<sup>[13]</sup>。

值得注意的是,虽然在高浓度  $\text{CO}_2$  下植物水分利用效率提高,并不意味着植物对水分的需求减少。这是因为高  $\text{CO}_2$  浓度提高了叶面积指数<sup>[11]</sup>。

### 4 植物群落结构

大气  $\text{CO}_2$  浓度上升影响森林群落内的竞争,进而使群落结构和功能发生变化的研究越来越受到较多的关注,被认为是全球变化研究领域的新热点。人们认识到,对这一机制的深入研究有助于较准确地预测陆地生态系统对大气  $\text{CO}_2$  浓度上升的响应。因为森林生态系统覆盖着 35% 的陆地面积,占陆地净生产力的 70%,且是陆地生态系统中的优势成分。考虑到森林在经济和生态上的重要性及其生命周期的特点,以及森林在全球碳循环中的显著地位,研究和探索全球变化背景下大气  $\text{CO}_2$  浓度升高对森林群落结构和功能的影响机制日显重要。

Strain 研究了植物对大气  $\text{CO}_2$  浓度升高生理和生态的响应,认为,如果基本的生理变化(光合作用、呼吸以及水分利用)发生,那么高水平的生态变化(竞争、植物-动物相互关系以及生物的一非生物的相互关系)将会发生<sup>[32]</sup>。蒋延玲等对兴安落叶松林研究结果表明,气候变化和大气  $\text{CO}_2$  浓度增加将对北方森林的生长有利,使其净吸收 C 的能力增强<sup>[33]</sup>。彭少麟等认为  $\text{CO}_2$  浓度的升高将刺激光合作用,增加森林吸收大气中出现额外增多的 C 和将这些 C 储存于木质部和土壤有机物质中的潜力, C 通过凋落物分解、根生长、更新和溢泌作用等途径进入根际。由于 C 向生态系统内的输入明显增加,引发群落内各主要成分之间竞争关系的改变,从而改变森林群落内种类组成的结构,最终导致功能的变化<sup>[34,35]</sup>。Bazzaz 总结出  $\text{CO}_2$  对生态系统生产力的影响主要来自不同种类响应  $\text{CO}_2$  浓度升高所产生的种类组成的变化,并指出,人们对高度复杂的交互作用的粗略了解,严重地限制了人们对植物群落在未来对大气  $\text{CO}_2$  浓度升高响应的预测。他认为高浓度  $\text{CO}_2$  可能会很大程度地改变生态系统的结构和功能,并且这些变化不一定会对所有的植物有利<sup>[36]</sup>。

总之,大气  $\text{CO}_2$  浓度升高对植物生理过程的影响是复杂多变的。它不仅影响植物的光合、呼吸、气

孔导度、气孔密度、水分利用效率和植物群落结构,还对植物的生物量、化学成分等方面有一定的影响。要弄清大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物生理过程影响的机理及相互关系还需要进一步的研究。

### 参考文献:

- [1] Genthon C, Barnola J M, Raynaud D, et al. Vostok ice core, Climatic response to CO<sub>2</sub> and orbital forcing changes over the last climatic cycle[J]. *Nature*, 1987, 329: 414-418.
- [2] Mitchell J F B, Gregoroy J M. Climatic consequences of emissions and a comparison of is 95a and sa90[A]. In: Houghton J T, et al, eds. *Climate Change: The supplementary report to the IPCC scientific assessment* [R]. Cambridge UK: Cambridge Univ. Press, 1992. 173-175.
- [3] Sage R F, Sharkey T D, Seemann J R. Acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> in five C<sub>3</sub> species[J]. *Plant Physiol*, 1989, 89: 590-596.
- [4] Acock B. Effects of carbon dioxide on photosynthesis, plant growth and other processes[A]. In: Kimball B, eds. *Impact of carbon dioxide, trace gases and climatic change on global agriculture* [C]. Madison, American Society for Agronomy, 1990. 45-60.
- [5] Sage R F. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric carbon dioxide[J]. *Ann Rev Plant Physiology and Plant Molecular Biol*, 1994, 44: 309-332.
- [6] Cure J D, Acock B. Crop responses to carbon dioxide doubling: A literature survey[J]. *Agric. For. Meteorol*, 1986, 38: 127-145.
- [7] Bowes G. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO<sub>2</sub>[J]. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*, 1993, 44: 309-332.
- [8] Szarek S R, Holthe P A, Ting I P. Minor physiological response to elevated CO<sub>2</sub> by the CAM plant *Agave vilmoriniana* [J]. *Plant Physiol.*, 1987, 83: 938-940.
- [9] Cui M, Nobel P S. Gas exchange and growth responses to elevated CO<sub>2</sub> and light levels in the CAM species *Opuntia ficus-indica* [J]. *Plant Cell Environ*, 1994, 17(8): 935-944.
- [10] Yelle S, Beeson J R C, Trudel M J, et al. Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO<sub>2</sub> [J]. *Plant Physiol.*, 1989, 90: 1465-1472.
- [11] 蒋高明, 韩兴国, 林光辉. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物的直接影响——国外十余年来模拟实验研究之主要手段及基本结论[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(6): 489-502.
- [12] 蒋高明, 渠春梅. 北京山区辽东栎林中几种木本植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(2): 204-208.
- [13] 陈德祥, 李意德, 骆士寿, 等. 短期 CO<sub>2</sub> 浓度升高对雨林树种盘壳栎光合特性的影响[J]. *生态学报*, 2004, 24(8): 1622-1628.
- [14] 谢会成, 姜志林, 叶镜中. 麻栎光合作用的特性及对 CO<sub>2</sub> 倍增的响应[J]. *南京林业大学学报*, 2002, 26(4): 67-70.
- [15] Webber A N, Nie G, Long S P. Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO<sub>2</sub> [J]. *Photosynthesis Res.*, 1994, 39: 413-425.
- [16] Idso S B, Kimball B A. Downward regulation of photosynthesis and growth at high CO<sub>2</sub> levels[J]. *Plant Physiol.*, 1991, 96: 990-992.
- [17] Gunderson C A, Wullschlegel S D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO<sub>2</sub>: A broader perspective[J]. *Photosynthesis Res.*, 1994, 39: 369-388.
- [18] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应[J]. *生态学报*, 1998, 18(5): 529-537.
- [19] 林舜华, 项斌, 高雷明, 等. 辽东栎对大气 CO<sub>2</sub> 倍增的响应[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(4): 297-303.
- [20] 张小全, 徐德应, 赵茂盛, 等. CO<sub>2</sub> 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响[J]. *生态学报*, 2000, 20(5): 390-396.
- [21] 谢会成, 姜志林. 栓皮栎对 CO<sub>2</sub> 增长的生理生态的响应[J]. *西南林学院学报*, 2002, 22(1): 1-4.
- [22] Garbutt K, Williams W E, Bazzaz F A. Analysis of the differential response of five annuals to elevated CO<sub>2</sub> during growth[J]. *Ecology*, 1990, 71: 1185-1194.
- [23] 方精云. 全球生态学气候变化与生态响应[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [24] 王英芳, 高荣孚. 毛白杨杂种无性系 BL107 光合和蒸腾特性研究[J]. *北京林业大学学报*, 1993, 15(1): 21-25.
- [25] 胡新生, 王世绩. 温度和湿度对杨树无性系光合机构 CO<sub>2</sub> 瞬间响应分析[J]. *林业科学研究*, 1996, 9(4): 368-375.
- [26] Thomas R B, Harvey C, N. Leaf anatomy of four species growth under continuous CO<sub>2</sub> enrichment [J]. *Botanical Gazette*, 1983, 144: 303-309.
- [27] Ryle G J A, Stanley J. Effect of elevated CO<sub>2</sub> on stomatal size and distribution in perennial ryegrass [J]. *Annals of Botany*, 1992, 70: 213-220.
- [28] Ferris R, Taylor G. Stomatal characteristics of four native herbs following exposure to elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Annals of Botany*, 1994, 73: 447-453.
- [29] 彭少麟. 热带亚热带恢复生态学研究与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [30] Rogers H H, Bingham G E, Cure J. D. Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field[J]. *Journal of Environmental Quality*, 1983, 12: 569-577.
- [31] Morrison J L. Sensitivity of stomata and water use efficiency to high CO<sub>2</sub> [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1985, 8: 467-474.
- [32] Strain B R. Direct effects of increasing atmospheric CO<sub>2</sub> on plants and ecosystems[J]. *Trend Ecol Evol*, 1987, 2: 18-21.
- [33] 蒋延玲, 周广胜. 兴安落叶松林碳平衡和全球变化影响研究[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(4): 481-484.
- [34] 赵平, 彭少麟. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高与森林群落结构的可能性变化[J]. *生态学报*, 2000, 20(6): 1090-1096.
- [35] 赵平, 彭少麟, 曾小平. 全球变化背景下大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高与森林群落结构和功能的变化[J]. *广西植物*, 2001, 21(4): 287-294.
- [36] Bazzaz F A. The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels[J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1990, 21: 167-196.