

# 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物根系的影响<sup>\*</sup>

马永亮<sup>1,2</sup> 王开运<sup>1,2\*</sup> 孙卿<sup>1,2</sup> 张超<sup>1,2</sup> 邹春静<sup>1,3</sup> 孔正红<sup>1,3</sup>

(<sup>1</sup>上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062; <sup>2</sup>华东师范大学资源与环境科学学院, 上海 200062;

<sup>3</sup>华东师范大学生命科学学院, 上海 200062)

**摘要** 植物长期生长在 CO<sub>2</sub> 浓度不断升高的环境中,其结构和功能都将受到影响,这种影响不仅表现在植物的地上部分,同时也表现在植物的地下部分(根系),尤其是细根的长度、直径、产量、周转以及根与枝的分配模式等方面。植物根系结构和功能的改变影响植物地上部分和生态系统物质循环中的碳动态及土壤中碳库的变化。目前有关大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对根系动态影响的研究报道主要包括大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对根系结构(直径、分枝、长度、数量等)和根系生理(周转率、产量、碳分配模式等)的影响 2 个方面。目前,该领域研究还存在一些不足,例如在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下,对植物根系内部的调控机制,以及由其引起的物质循环和能量流动的动态变化的了解较少;至今没有令人信服的证据说明大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高使根系周转升高还是降低。今后应加强研究在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下根系的周转变化和光合产物分配模式变化,CO<sub>2</sub> 浓度升高和外界环境因素的共同作用对根系的影响,以及采用不同研究方法和研究对象在不同立地条件下开展升高 CO<sub>2</sub> 浓度对根系影响的对比研究等。

**关键词** CO<sub>2</sub> 浓度升高; 植物根系; 生长动态

**中图分类号** Q945.11 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2007)10-1640-06

**Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on plant root system: A review.** MA Yong-liang<sup>1,2</sup>, WANG Kai-yun<sup>1,2</sup>, SUN Qing<sup>1,2</sup>, ZHANG Chao<sup>1,2</sup>, ZOU Chun-jing<sup>1,3</sup>, KONG Zheng-hong<sup>1,3</sup> (<sup>1</sup>Shanghai Key Laboratory of Urbanization and Ecological Restoration, Shanghai 200062, China; <sup>2</sup>School of Resources and Environment Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; <sup>3</sup>School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(10): 1640-1645.

**Abstract:** Living in an environment with increasing carbon dioxide concentration for long, the structure and function of plant will be affected, reflecting not only in the aboveground part, but also in the underground part, especially in the fine roots length, diameter, biomass, turnover, and spatial distribution. The changes of plant root system's structure and function will in return affect the carbon dynamics in the matter cycling of plant aboveground part and related ecosystem as well as the dynamics of soil carbon pool. At present, the researches on the effects of elevated CO<sub>2</sub> on root system mainly include two aspects, *i e*, the effects on root structure (diameter, branch, length, and number), and those on root physiology (turnover, biomass, and carbon allocation). However, there still exist shortages in this field. For example, the regulation mechanisms of root system under elevated CO<sub>2</sub> condition and the dynamic changes of matter cycling and energy flow induced by the elevated CO<sub>2</sub> are less understood, and less convincing evidences are obtained to illustrate whether elevated CO<sub>2</sub> promotes the turnover of root. For the future, the researches of root turnover and carbon allocation under elevated CO<sub>2</sub> condition, co-effects of elevated CO<sub>2</sub> and other environmental factors on root system, and comparisons of the effects of elevated CO<sub>2</sub> under different site conditions should be strengthened.

**Key words:** elevated CO<sub>2</sub> concentration; plant root system; growth dynamics

\*国家自然科学基金项目(90511608)、中芬国际合作项目(30211130504)和中国科学院“百人计划”资助项目(01200108B)。

\*\*通讯作者 E-mail: wangky@cib.ac.cn

收稿日期: 2006-10-31 接受日期: 2007-06-01

## 1 引言

全球气候变化威胁着人类的生存环境,目前关于全球气候变化的预测还存在着很多不确定性。但大量证据已表明,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和与之伴随的气温升高是全球气候变化中最确定的 2 个特征。由于森林破坏和化石燃料的大量使用,大气中 CO<sub>2</sub> 体积浓度以每年约  $1.3 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$  的速度增加 (Jones, 1982)。预计 21 世纪中期,大气中 CO<sub>2</sub> 浓度将增加到工业化前的 2 倍 (张林波等, 1998; 王书凯等, 2001; 曾长立等, 2001)。CO<sub>2</sub> 浓度升高可以改变植物生长和生理,对植被生态系统的结构和功能产生巨大影响,进而影响人类的生存环境。

植物根系在土壤圈-生物圈界面中扮演着非常重要的角色。根系的时空结构控制植物和土壤的理化过程,例如根系的死亡和分解是土壤碳的主要来源之一 (Rogers *et al*, 1992; 温达志等, 1998)。目前关于 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物生长发育的影响研究很多,而关于 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物根系生长动态影响的研究报道是其中的重要组成部分。研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高会对木本植物的根系结构、生物量、生产和周转等都将产生影响,但这种影响可能会被其他变化因子抵消,如水分、土壤养分状态以及温度等。因此,探讨 CO<sub>2</sub> 浓度升高对植物根生长动态的影响,系统总结目前的研究成果,对于深入研究全球气候变化对植物生长发育、群落和生态系统演替与发展,积极寻求应对措施,以及揭示未来的研究与发展重点都具有重要意义。

## 2 CO<sub>2</sub> 浓度升高对根系结构的影响

### 2.1 根系直径

CO<sub>2</sub> 浓度升高对根直径的影响涉及细胞分裂机制。树冠暴露于升高的 CO<sub>2</sub> 中会刺激根系直径的变化。研究表明,在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下,根毛区根系直径增大 27%,根中柱直径增大 23% (Rogers *et al*, 1992)。有人利用“微根窗”试验方法发现 CO<sub>2</sub> 浓度升高使活根和死根的直径分别增长了 8% 和 6% (Pritchard & Hugo, 2000)。Larigauderie 等 (1994) 在对火炬松 (*Pinus taeda*) 的研究中也得到了 CO<sub>2</sub> 浓度升高刺激根直径增加的结果。另外 CO<sub>2</sub> 浓度升高和土壤深度的共同作用对活根平均直径也有很大的影响。回归分析显示,活根的直径随土壤深度和 CO<sub>2</sub> 浓度而增加,但 CO<sub>2</sub> 浓度升高仅对土壤

最浅层活根直径的影响较大,还没有发现 CO<sub>2</sub> 浓度升高对死根的平均直径有恒定的影响 (Pritchard & Hugo, 2000)。

### 2.2 根系分枝

CO<sub>2</sub> 浓度升高对根系分枝产生一定的影响,从而改变根的结构和根系从土壤中获取水分和营养物质的能力。例如在高 CO<sub>2</sub> 浓度下,小麦 (*Triglochin palustre*) 和高粱 (*Sorghum bicolor*) 的根系分枝有不同程度的增加 (王义琴等, 1998); 大豆 (*Glycine max*) 根系中有更长的次生侧根,使植物具有更好的穿透力,并且更加充分地利用土壤中的水分和营养物质 (Rogers *et al*, 1992); Cruz 等 (1997) 的研究表明,高浓度 CO<sub>2</sub> 使长豆角 (*Vigna sinensis* var. *sesquipedalis*) 幼苗拥有更多的侧根并生长出短而浓密的根 (高分枝)。Pritchard 和 Hugo (2000) 通过 FACE (free-air CO<sub>2</sub> enrichment) 试验,发现在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的环境中农作物通过初生根的延长来增加侧根分支的数量,他们认为这种变化使根系吸收水分和营养物质的效率降低,其原因还不是很清楚。还有人认为根分枝的增加可能使整个根系统获取资源的能力增加,这主要是根系长度密度增加的结果,但是根系获取资源的效率可能降低 (McConnaughay *et al*, 1996)。同样地, Fitter 等 (1997) 通过对 *Herringbone* 属 (少分枝) 和 *Dichotomous* 属 (高分枝) 植物的比较分析,他们猜测少分枝的根系通过增加单位体积吸收而使效率增加,而多分枝的根系由于相邻分枝吸收区域的重叠使吸收效率下降。

### 2.3 植物根系长度和数量

一些研究认为,CO<sub>2</sub> 浓度升高会增大根系的长度 (Rogers *et al*, 1992; Jongen *et al*, 1996), 例如, Pritchard 和 Rogers (2001) 利用微根窗技术对植物进行 1 年的观测,每个微根窗中生长的根长度和根数量比自然大气条件下分别增长 16% 和 34%,但这一结论并不适用于所有的物种或者是同一物种在土壤不同深度的根系,例如,在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的环境中棉花 (*Gossypium hirsutum*) 侧根的数量增加,但大豆的侧根的数量却未增加 (Rogers *et al*, 1992)。另外,CO<sub>2</sub> 浓度升高对根的影响由于土壤深度不同而有差异,其影响强度在土壤的浅层较大 (Rogers *et al*, 1997), 根长密度随土壤深度呈指数降低,但 CO<sub>2</sub> 升高处理后相当多的细根生长在更深的土壤层 (Thomas *et al*, 1999)。

虽然研究发现 CO<sub>2</sub> 浓度升高使火炬松现存根

的长度增加 16%,根数量增加 34%,但这些增加比普遍报道的暴露在高 CO<sub>2</sub> 环境的森林树种的增加要小得多。

在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下,根系被认为是植物所有器官中生物量相对增加最大的,但对这种条件下根系结构变化的机制研究还不够深入,相应的对根系响应的内在特征了解就较少 (Eissenstat *et al.*, 2000)。

### 3 CO<sub>2</sub> 浓度升高对根系生理动态的影响

#### 3.1 细根周转率

树木根系的分解与周转对树木碳分配和养分循环起着十分重要的作用。据估计,大约有 3% ~ 60% 的净初级生产分配到根系 (Aarde *et al.*, 1996), 而根通过分泌物和死亡向地下分配的碳在某些情况下是植物碳支出的重要部分,它占进入土壤有机碳库的绝大部分 (Lundgren *et al.*, 1992)。例如, Bloomfield 等 (1993) 的研究表明,在热带森林中细根周转 (死亡、分解) 可能等于或超过地上凋落物分解向土壤中输入的碳。

细根周转的速率由根系的分解,生长和死亡率等许多因素决定的,从各种间接效应看,CO<sub>2</sub> 浓度升高对根系的寿命和根系的分解速率有很大的影响,但从现有的报道来看,没有令人信服的事实说明 CO<sub>2</sub> 浓度升高是使根周转升高还是降低 (Rogers *et al.*, 1997)。不同试验得到的结果差异较大。例如, CO<sub>2</sub> 浓度升高的情况下,杨树 (*Populus euram ericana*)、桦木 (*Betula papyrifera*)、鹅掌楸 (*Liriodendron tulipifera*) 和辐射松 (*P. radiata*) 等植物根系的周转率随 CO<sub>2</sub> 浓度升高而增加 (Wullschlegel *et al.*, 1992; Pregitzer & Zak, 1995; Beemson *et al.*, 1997; Fitter *et al.*, 1997; Thomas *et al.*, 1999), 然而针叶树种根系的周转率既有增加也有降低 (Tingey *et al.*, 2000)。Canadell 等 (1995) 在总结大量研究的基础上得出,在 4 组关于草本植物根周转的研究中,其中有 3 组根的周转率增加了,有 1 组保持不变,同样地,在 4 组关于木本植物的试验中,其中有 3 组根的周转率增加了,有 1 组却降低了。也有研究表明 CO<sub>2</sub> 浓度升高使根死亡率提高 46%,根相对周转 (根流量/活根库) 率未改变 (Tingey *et al.*, 2000)。

由于对控制根寿命的因素了解有限,所以要推测 CO<sub>2</sub> 浓度升高对根动态的潜在影响是困难的 (Pritchard & Hugo, 2000)。Vandemeer 等 (1998) 定

量讨论了 CO<sub>2</sub> 浓度升高对维持老根和长出新根的成本效益的潜在影响。他们认为大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高不太可能对根周转有非常大的直接影响。相比较而言, Eissenstat 等 (2000) 从一个效益模型得出组织 N 浓度降低和根的维持呼吸减少 (两者被预测是由 CO<sub>2</sub> 浓度升高而产生的) 将可能在一定程度上导致根的存活时间增加,减少了根的周转。有人从理论上预测, CO<sub>2</sub> 浓度升高可能使根周转升高,保持不变或者降低 (Meine & Perttimartikainen, 1998; Eissenstat *et al.*, 2000; Pritchard & Hugo, 2000)。

#### 3.2 根产量

植物生长在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的环境时,植物根系产量将增加。根系生物量的分布与土壤深度相关,细根的生物量存在着季节性的变化,而且研究方法自身的特点会对根产量研究产生影响。

大量的研究表明, CO<sub>2</sub> 浓度升高使植物根的产量增加并对植物的碳循环产生影响。例如在 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下欧洲赤松的细根密度增加了 135% (Janssens *et al.*, 1998), 山毛榉和欧洲白蜡细根的产量增加了 95% ~ 240% (Crookshanks *et al.*, 1998), 木本植物的地上和地下生物量也相应的增加,例如,针叶树生物量平均增长 38%,阔叶树平均增长 63% (刘世荣等, 1997)。Matamala 和 William (2000) 利用连续土芯法发现,在 CO<sub>2</sub> 浓度升高环境中,活细根的生物量和净生产力也有增加的趋势。Pritchard 和 Rogers (2001) 通过 FACE 试验,发现 CO<sub>2</sub> 浓度升高通过增加根系的长度和直径使火炬松林地下部分的生物量增加。O'Neill 等 (1987) 认为,根系碳分配的增加将导致地下碳库的变化,同时碳库之间循环的速率也可能改变,但是, CO<sub>2</sub> 浓度升高对土壤中碳的循环过程的综合影响还不清楚。

CO<sub>2</sub> 浓度升高对根产量的影响随着土壤深度的不同而不同。随土壤深度的增加根的死亡率降低,回归直线 (死亡/深度) 的斜率在不同的 CO<sub>2</sub> 处理中有差异,这就反映了死亡率是受升高 CO<sub>2</sub> 浓度和土壤深度共同控制的 (Pritchard & Rogers, 2001)。在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的情况下,根系主要分布在土壤上层,有 90% 的根长度分布在土壤上层的 23 cm 范围内 (Sands *et al.*, 2000)。Pritchard 和 Rogers (2001) 的研究表明, CO<sub>2</sub> 浓度升高对火炬松根的生长刺激作用仅限于土壤浅层。其他的研究也表明, CO<sub>2</sub> 浓度升高在土壤浅层对根生长有不成比例的刺激作用。例如,瑞典石灰质草原上,通过 SACC (screen-aided

CO<sub>2</sub> control)的方法使 CO<sub>2</sub> 浓度维持在较高的水平,利用微根管法研究根系垂直分布时发现土壤上层分布较多的根系,这是因为土壤的浅层分布着较多的水分和由凋落物层矿质化而来的营养物质或者因为土壤的物理性质 (A mone *et al* , 2000)。

细根的产量存在着季节性的差异。死的细根产量与土壤水分和土壤温度的季节性变化有关系,并且死的细根 (DFR)产量比活细根 (LFR)产量表现出较大的季节性变化。在升高 CO<sub>2</sub> 处理后 LFR 产量增加 86%,经过 2 年的 CO<sub>2</sub> 处理后 LFR 干物质量增加 37 g · m<sup>-2</sup>。在 CO<sub>2</sub> 浓度升高时,DFR 没有长期的增加,但是 DFR 产量最大的季节性积累发生在升高 CO<sub>2</sub> 处理后的第 2 年夏天 (A mone *et al* , 2000)。另外,CO<sub>2</sub> 浓度升高对根系产量的影响程度随着植物而有差异,一般情况下,C<sub>4</sub> 植物要比 C<sub>3</sub> 植物的反应程度弱 (王义琴等,1998),而落地生根植物 (CAM)最小 (徐德应,1994)。

CO<sub>2</sub> 浓度升高对根生产量的影响由于不同研究方法得到的结果和数值有很大差异。利用连续土芯法测量根的净初级生产力时发现,在 CO<sub>2</sub> 浓度升高和正常的大气条件下相比较,根净初级生产力增加 68% (Eissenstat *et al* , 2000);利用微根管技术对上述指标进行测量所得到的研究结果却不同,根净初级生产力增加 26% (Pritchard & Hugo, 2000),可以看出 2 种不同方法所得到的净初级生产力有很大的差别。Pritchard 和 Rogers 等 (2001)对大气条件和 CO<sub>2</sub> 浓度升高条件下年净初级生产力 (生产量)研究得出的数值 (181.1 和 228.6 g · m<sup>-2</sup>)比通过土芯法获取的数值 (79.8 和 134.2 g · m<sup>-2</sup>)要高的多。

通过以上的分析,认为方法的选择在细根研究中是至关重要的,因此,有必要对细根研究中所用到的方法就其优缺点进行评述。目前,关于细根生产和周转的研究方法主要有直接测定方法和间接测定方法 2 种,其中,直接测定方法包括根室法、土柱法、剖面法、微根管法、生长袋法等;间接方法包括生态系统碳平衡法、碳通量法、淀粉含量法、同位素示踪法等。根钻法,是研究细根生产和周转最常用的方法,但一些研究认为根钻法会低估细根生产,因为它未考虑到细根呼吸、分泌、脱落等损失。同时在采样间隔期间,部分细根可能会完成生长、死亡和分解全过程,这也会造成细根生产的低估。因此它适用于细根周转慢、细根生长具有明显的季节性,且季节变化呈单峰型的林分。生长袋法,适用于不同处理

(施肥、灌溉等)或立地、环境条件细根生长的相对比较。同时生长袋法还可以测量生长无明显的季节变化细根的生物量,另外它对根系生长快的潮湿热带森林生态系统的细根生产估计十分有效。其最主要缺点是改变植物的生长环境,影响植物的生长,近而在测量时会产生一定的误差。挖掘法,主要研究测定树木粗根 (直径 > 10 mm)生物量、根系结构和分枝状况,是中国迄今为止普遍采用的树木根系研究方法。但这种方法费时、费力,且只能对单棵树木进行一次性地研究,无法进行长期的观察研究。生态系统碳平衡法,该方法在知道其它部分 (除细根)生物量以及碳分配比率基础上,通过尺度转换技术或直接测定方法来获得林分或生态系统水平的净同化量和呼吸速率,从理论上讲,该方法无疑是估计细根生产的理想方法。但叶片到冠层光合作用和呼吸作用的尺度转换是一个难题,并且直接测定法费用昂贵且存在较大的不确定性。

### 3.3 植物碳分配模式 (根枝比)

碳分配对所有的植物都是至关重要的,它决定植物在各种条件下的生长状况和产量,同时在植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应中起着重要作用。CO<sub>2</sub> 浓度升高通过刺激光合作用不仅使地上部分的生物量增加 (Agren & Ingestad, 1987),同时也分配更多的碳到根系 (Amthor *et al* , 1994)。例如,对人工控制室内的荷木 (*Schin a superba*)和黎蒴 (*Castanopsis fissa*)研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高使植株总干物质量分别增加 16.6% 和 26.6%,而根部增加量最大 (韦彩妙等,1996)。Wullschlegel 等 (1997)通过开顶式气室使 CO<sub>2</sub> 浓度维持在较高的水平,对黄白杨 (*Populus sp.*) 幼苗的研究也表明 CO<sub>2</sub> 浓度升高使光合作用恒定增加,但是在经过 3 个生长季之后,植物地上部分的重量并没有相应增加;而是光合作用的产物—碳水化合物转移到地下部分。

在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的环境中,更多的碳被分配到根系,但植物根枝比的变化趋势在不同的实验中结果往往是不同的。有人认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高会导致根枝比的增加,但也有人认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高对根枝比不产生影响。Kömer (1998)报道,在包含 15 种热带植物的复合生态系统中,CO<sub>2</sub> 浓度升高使细根的生物量增加,但对叶的生物量没有影响,这导致根叶生物量比增加。还有研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高使地下生物量和枝的生物量增加,根枝生物量比也有所增加,尽管这种增加在统计上并不显著 (Crook-

*hanks et al*, 1998)。Pregitzer和 Zak (1995)却发现  $\text{CO}_2$  浓度升高对细根叶生物量比没有什么影响。Hobbie等 (2002)的研究也发现,在  $\text{CO}_2$  浓度升高的环境中,根的面积密度和叶面积指数都升高了,但是二者的比值却未变化,这表明碳在根和叶之间的分配关系未发生变化。White等 (1999)认为  $\text{CO}_2$  浓度升高时,不同的营养元素共同作用会对树木根枝比有不同的影响,氮充足时可增加碳向根的分配。Agren和 Ingestad (1987)的研究也表明,减少 S、P、Fe等营养物质的供应,可增加根系的同化分配;但是减少 Mg、Mn、K等营养物质的供应,则减少同化产物向根的分配。

植物中碳分配是受源汇的关系调控的,这种关系由植物内在的和外在的环境来平衡。因为植物内在的功能调节是从外部环境输入的,植物的各种组织根据本身需求来获得光合产物。植物必须综合来自地上和地下部分的刺激使其功能最优化,或者在没有外界刺激的情况下使植物正常生长。也就是说,碳在植物体内的分配主要受自身的状态的影响,即植物生产力是由本身一系列复杂的过程决定的,这些过程包括植物叶片对  $\text{CO}_2$  的固定,韧皮部的运输和储存物质的新陈代谢的形成,以及物质向汇组织的分配等。

由于没有充分的试验周期和合理的空间尺度,目前的研究还不能得出  $\text{CO}_2$  浓度升高对根动态的具体影响,在某些研究中根的产量和死亡率在  $\text{CO}_2$  浓度升高的环境中有所增加,而在另一些研究中得到的结果可能不同(但没有降低的报道)。这种响应上的差别可能和系统的性质及环境驱动因子的相互作用有关系 (Eissenstat *et al*, 2000)。

#### 4 结 语

在  $\text{CO}_2$  浓度升高对植物根系生长的影响研究中,主要包括植物根系的结构、分布、生产、周转和光合产物分配等方面的变化,并进一步集中探讨由此所导致的植物内部碳循环和土壤碳库动态的变化情况。从目前研究现状看,在  $\text{CO}_2$  浓度升高条件下,对植物根系内部调控机制还知之甚少,因此需要更深入、更持久的研究植物根系内部的调控机制的变化,和由此引起的物质循环和能量流动的动态变化。就植物根系的结构方面而言,在  $\text{CO}_2$  浓度升高的条件下,其变化主要表现在根系长度、数量和根直径的增大,土壤不同层次根系的分枝、根系分布变化的不

同以及根干重和根枝比增加等。由于对根系在  $\text{CO}_2$  浓度升高条件下结构变化的机制还不够了解,这就导致了对根系反应的内在特征的了解很少。就植物根系周转方面而言,没有令人信服的证据说明  $\text{CO}_2$  浓度升高使根周转升高还是降低。对于不同的生态系统和研究对象, $\text{CO}_2$  浓度升高时根的周转既有增加也有降低。对土壤碳库的影响而言, $\text{CO}_2$  浓度升高使更多的碳分配到根系,根系生物量增加,根系通过死亡使碳转移到土壤中,因此导致土壤碳库的变化,但  $\text{CO}_2$  浓度升高对土壤中碳的循环过程的综合影响还不清楚。另外,生长的季节性变化和研究方法的不同会导致研究结果的变化较大。

通过分析国内外  $\text{CO}_2$  浓度升高对根系结构和功能影响的研究,建议以后的研究应该主要集中在以下几个方面:研究在  $\text{CO}_2$  浓度升高条件下根系的周转变化和光合产物分配模式的变化规律;根系向土壤输入碳和根系从土壤吸收营养物质之间的互动和信息反馈,从而充分理解碳的循环动态和土壤碳库的变化动态;研究  $\text{CO}_2$  浓度升高和外界环境因素的共同作用对根系的影响,阐述  $\text{CO}_2$  浓度升高和各种胁迫条件共同作用下,根系结构和生理功能的变化。这些胁迫条件包括干旱、各种矿物质元素的富集和缺乏,以及土壤物理和化学性质变化等。使用不同的研究方法和研究对象在不同的立地条件下,开展升高  $\text{CO}_2$  对根系影响的对比研究。确定有代表性的物种、环境条件和方法的实验,进行长期的综合研究。

#### 参考文献

- 刘世荣,蒋有绪,郭泉水. 1997. 大气  $\text{CO}_2$  浓度增加对树木生长和生理的可能影响. 东北林业大学学报, 25 (3): 30-37.
- 王书凯,靳来素,王 森,等. 2001. 长白山阔叶红松林主要树种对高浓度  $\text{CO}_2$  的响应. 林业资源管理, (3): 62-64.
- 王义琴,张慧娟,杨奠安,等. 1998. 大气  $\text{CO}_2$  浓度倍增对植物幼苗根系生长影响的分形分析. 科学通报, 43 (16): 1736-1738.
- 韦彩妙,林植芳,孔国辉. 1996. 提高  $\text{CO}_2$  浓度对两种亚热带树苗生物量及叶片特性的影响. 植物生态学报, 20 (6): 510-516.
- 温达志,魏 平,张佑昌,等. 1998. 鼎湖山亚热带森林细根分解干物质损失和元素动态. 生态学杂志, 17 (2): 1-6.
- 徐德应. 1994. 大气  $\text{CO}_2$  增长和气候变化对森林的影响研究进展. 世界林业研究, 2: 26-32.
- 曾长立,王晓明,张福锁,等. 2001. 浅析  $\text{C}_3$  植物与  $\text{C}_4$  植物对大气中  $\text{CO}_2$  浓度升高条件下的反应. 江汉大学学报, 18 (3): 6-14.

- 张林波, 曹洪法, 高吉喜, 等. 1998 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对土壤微生物的影响. *生态学杂志*, **17**(4): 33-38
- Aarde RJ, Ferreira SM, Kritzing JJ, *et al* 1996. An evaluation of habitat rehabilitation on coastal dune forests in Northern KwaZulu-Natal, South Africa *Restoration Ecology*, **4**(4): 334-345.
- Agren GI, Ingestad T. 1987. Root: Shoot ratio as a balance between nitrogen productivity and photosynthesis *Plant, Cell and Environment*, **10**(7): 579-586
- Amthor JS, Mitchell RJ, Runion GB, *et al* 1994. Energy content, construction cost and phytomass accumulation of *Glycine max* (L.) Merr and *Sorghum bicolor* (L.) Moench grown in elevated CO<sub>2</sub> in the field *New Phytologist*, **128**(3): 443-450.
- Amone JA, Zaller JG, Spehn EM, *et al* 2000. Dynamics of root systems in native grasslands: Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *New Phytologist*, **147**: 73-85.
- Bemton GM, Wayne PM, Bazzaz FA. 1997. Nitrogen cycling in microcosms of yellow birch exposed to elevated CO<sub>2</sub>: Simultaneous positive and negative below-ground feedbacks *Global Change Biology*, **3**: 247-258
- Bloomfield J, Vogt KA, Vogt DJ. 1993. Decay rate and substrate quality of fine roots and foliage of two tropical tree species in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico *Plant and Soil*, **150**(2): 233-245.
- Canadell JG, Piteka LF, Ingram PJS. 1995. The effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on plant-soil carbon below-ground: A summary and synthesis *Plant and Soil*, **187**(2): 391-400.
- Crookshanks M, Gail T, Broadmeadow M. 1998. Elevated CO<sub>2</sub> and tree root growth: Contrasting responses in *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* *New Phytologist*, **138**: 241-250.
- Cruz C, Lips SH, Martins-Louçã MA. 1997. Changes in the morphology of roots and leaves of carb seedlings induced by nitrogen source and atmospheric carbon dioxide *Annals of Botany*, **80**(6): 817-823.
- Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, *et al* 2000. Building roots in a changing environment: Implications for root longevity *New Phytologist*, **147**(1): 33-42
- Fitter AH, Graves JD, Wolfenden J. 1997. Root Production and turnover and carbon budgets of two contrasting grasslands under ambient and elevated atmospheric carbon dioxide concentrations *New Phytologist*, **137**: 247-255.
- Hobbie EA, Tingey DT, Rygiel PT, *et al* 2002. Contributions of current year photosynthate to fine roots estimated using <sup>13</sup>C-depleted CO<sub>2</sub> source *Plant and Soil*, **247**(2): 233-242
- Janssens IA, Crookshanks M, Gail T, *et al* 1998. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> increases fine root production, respiration, rhizosphere respiration and soil CO<sub>2</sub> efflux in Scots pine seedlings *Global Change Biology*, **4**(8): 871-878.
- Jones HG. 1982. Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental *Plant Physiology*, **18**: 238-254.
- Jongen M, Fay P, Jones MB. 1996. Effects of elevated carbon dioxide and arbuscular mycorrhizal infection on *Trifolium repens* *New Phytologist*, **132**(3): 413-423.
- Kömer C. 1998. Tropical forests in a CO<sub>2</sub>-rich world *Climatic Change*, **39**(2): 297-315.
- Larigauderie A, Reynolds JF, Strain BF. 1994. Root response to CO<sub>2</sub> enrichment and nitrogen supply in loblolly pine. *Plant and Soil*, **165**(1): 21-32
- Lundgren D, Rylander H, Andersson M, *et al* 1992. Healing in of root analogue titanium implants placed in extraction sockets: An experimental study in the beagle dog *Clinical Oral Implants Research*, **3**(3): 136-144.
- Matamala R, William SH. 2000. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on fine root production and activity in an intact temperate forest ecosystem. *Global Change Biology*, **6**(8): 967-979.
- McConnaughay KDM, Bassow SL, Bertson GM. 1996. Leaf senescence and decline of end-of-season gas exchange in five temperate deciduous tree species grown in elevated CO<sub>2</sub> concentrations *Global Change Biology*, **2**(1): 25-33.
- Meine VN, Perttimartikainen PB. 1998. Global change and root function *Global Change Biology*, **4**(7): 759-772
- O'Neill EG, Lummoore RJ, Norby RJ. 1987. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> effects on seedling growth, nutrient uptake, and rhizosphere bacterial populations of *Liriodendron tulipifera* L. *Plant and Soil*, **104**(1): 3-11.
- Pregitzer KS, Zak DR. 1995. Atmospheric CO<sub>2</sub>, soil nitrogen and turnover of fine roots *New Phytologist*, **4**: 579-585.
- Pritchard SG, Hugo H. 2000. Spatial and temporal deployment of crop roots in CO<sub>2</sub>-enriched environments *New Phytologist*, **147**(1): 55-71.
- Pritchard SG, Rogers HH, Davis MA, *et al* 2001. The influence of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on fine root dynamics in an intact temperate forest *Global Change Biology*, **7**(7): 829-837.
- Rogers HH, Peterson CM, McCrinmon JN, *et al* 1992. Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide *Plant, Cell and Environment*, **15**(6): 749-752
- Rogers HH, Prior R, William SH. 1997. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> in agro-ecosystems on soil carbon storage *Global Change Biology*, **3**(6): 513-521.
- Sands R, Nugroho PB, Leung DWM, *et al* 2000. Changes in soil CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentrations when radiata pine is grown in competition with pasture or weeds and possible feedbacks with radiata pine root growth and respiration *Plant and Soil*, **225**: 213-215.
- Thomas SM, David W, Reid JB, *et al* 1999. Growth, loss, and vertical distribution of *Pinus radiata* fine roots growing at ambient and elevated CO<sub>2</sub> concentration *Global Change Biology*, **5**(1): 107-21.
- Tingey DT, Phillips DL, Johnson MG. 2000. Elevated CO<sub>2</sub> and conifer roots: Effects on growth, life span and turnover *New Phytologist*, **147**: 87-103.
- Vandemeer J, Noordwijk MV, Anderson J, *et al* 1998. Global change and multi-species agroecosystems: Concepts and issues *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **67**(1): 1-22
- White A, Cannell MGR, Friend AD. 1999. Climate change impacts on ecosystems and the terrestrial carbon sink: A new assessment *Global Environmental Change*, **9**: 21-30.
- Wullschlegel SD, Norby RJ, Gunderson CA. 1992. Growth and maintenance respiration in leaves of *Liriodendron tulipifera* L. exposed to long-term carbon dioxide enrichment in the field *New Phytologist*, **4**: 515-523.
- Wullschlegel SD, Norby RJ, Love JC, *et al* 1997. Energetic costs of tissue construction in yellow-poplar and white oak trees exposed to long-term CO<sub>2</sub> enrichment *Annals of Botany*, **80**(3): 289-297.

作者简介 马永亮,男,1980年11月生,硕士研究生。研究方向为植被生态学和水域生态学,发表论文8篇。Email: maliang1025@163.com  
责任编辑 李凤芹