

CO₂浓度倍增对红松幼苗根尖和叶解剖结构及生理功能的影响

王 娜 张 韞 钱文丽 王政权 谷加存*

东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

摘 要 大气CO₂浓度升高对植物的影响是目前植物生态学研究普遍关注的问题。以往的研究主要关注植物地上部分叶解剖结构及生理功能的改变, 而对根解剖结构和生理功能变化以及根与叶变化之间潜在联系的研究较少。该文以三年生红松 (*Pinus koraiensis*) 幼苗为研究对象, 通过CO₂浓度倍增(从350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 增加到700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)试验, 研究当年生针叶和根尖解剖结构及生理功能的变化。结果表明: (1) CO₂浓度倍增处理的红松幼苗, 气孔密度显著降低, 叶肉组织面积、木质部及韧皮部面积明显增加; (2) CO₂浓度倍增导致红松幼苗根尖直径增粗, 皮层厚度和层数显著增加, 管胞直径变小; (3) 高CO₂浓度处理下, 叶气孔导度和蒸腾速率降低, 光合速率和水分利用效率提高, 同时根尖的导水率显著下降, 但管胞的抗栓塞能力显著提高。这些结果显示, 叶和根解剖结构及生理功能在CO₂浓度升高条件下具有一致的响应。未来研究中应该同时关注全球气候变化对植物地上和地下器官结构与功能的影响。

关键词 解剖结构; 大气CO₂浓度; 叶; 根; 全球变化

引用格式: 王娜, 张韞, 钱文丽, 王政权, 谷加存 (2016). CO₂浓度倍增对红松幼苗根尖和叶解剖结构及生理功能的影响. 植物生态学报, 40, 60–68. doi: 10.17521/cjpe.2015.0273

Effects of elevated CO₂ concentration on root and needle anatomy and physiological functions in *Pinus koraiensis* seedlings

WANG Na, ZHANG Yun, QIAN Wen-Li, WANG Zheng-Quan, and GU Jia-Cun*

School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Aims The impacts of CO₂ concentration on the anatomy and physiology of plant roots have rarely been studied. Here we studied the effects of elevated CO₂ on anatomical and physiological traits of needles and root tips in *Pinus koraiensis* seedlings. Our objectives were: 1) to examine how the anatomy of needles and root tips change under doubled CO₂ concentration treatment; and 2) to explore physiological responses of needles and root tips to the rising CO₂ concentration; and 3) to reveal potential relationships of physiological trait changes between needles and root tips.

Methods Three-year-old seedlings of *P. koraiensis* were grown in CO₂ chambers under doubled and ambient CO₂ concentrations (350 and 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$). Physiological traits of needles were measured by the LI-6400 portable photosynthesis system during the experiment. After 5 months, needles and root tips were sampled to determine their anatomical characteristics. Theoretical hydraulic conductivity of needles and root tips were calculated based on the Hagen-Poiseuille's Law.

Important findings Elevated CO₂ concentration had a significant influence on the anatomical characteristics of needles and root tips in *P. koraiensis* seedlings. Under doubled CO₂ concentration, needles had a lower stomatal density, greater areas of leaf mesophyll, phloem and xylem. In comparison, root tips under doubled CO₂ concentration had a larger diameter, a greater cortical thickness and a larger number of cortical cell layer. Physiological traits of needles and root tips also changed substantially under the elevated CO₂ concentration, such as increases in needle photosynthetic rate and water use efficiency, xylem cavitation resistance of roots, as well as decreases in stomatal conductance, transpiration rate and root hydraulic conductivity. These results suggest that the anatomical structure and physiological function of leaf and root respond simultaneously to elevated CO₂

收稿日期Received: 2015-07-22 接受日期Accepted: 2015-12-27

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: gjcnefu@163.com)

concentration. Future studies should not only focus on the impact of global climate change on aboveground organs and functions, but also to the belowground counterparts.

Key words anatomical structure; atmospheric CO₂ concentration; needles; roots; global change

Citation: Wang N, Zhang Y, Qian WL, Wang ZQ, Gu JC (2016). Effects of elevated CO₂ concentration on root and needle anatomy and physiological functions in *Pinus koraiensis* seedlings. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 60–68. doi: 10.17521/cjpe.2015.0273

大气CO₂是植物光合作用的原料也是重要的温室气体。近年来,关于CO₂浓度升高对植物结构和功能的影响已有大量报道,包括植物形态与结构(Rogers *et al.*, 1992; Woodward & Kelly, 1995)、光合作用(Ainsworth & Long, 2005)、气孔导度(de Boer *et al.*, 2011)、水分利用效率(王建林等, 2012)以及生物量与产量等方面。研究发现,植物对CO₂浓度变化的响应包括短时间的生理响应和长时间的形态(结构)响应两个方面。对于植物的地上部分,随着CO₂浓度升高,植物叶形态及解剖结构发生显著变化。例如,Woodward和Kelly (1995)研究了CO₂浓度升高对100种植物气孔密度的影响,发现CO₂浓度升高,气孔密度平均降低14.3%; Lin等(2001)对樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)叶解剖研究发现,CO₂浓度升高导致叶面积增加10%,叶肉组织增厚,木质部占整个叶横截面的比例下降,韧皮部所占的比例上升;韩梅等(2006)对11种植物叶解剖结构的研究发现:CO₂浓度升高,多数C₃植物的叶总厚度及各组织厚度增加,而C₄植物的叶总厚度减小。大气CO₂浓度增加也影响叶的生理活动。在CO₂浓度升高的试验中,大部分种类的植物叶气孔导度和蒸腾速率降低,光合速率增加(Ainsworth & Long, 2005; de Boer *et al.*, 2011)。

对植物地下部分根的研究主要集中在根系产量与周转(Eissenstat *et al.*, 2000; Bader *et al.*, 2009)、根系形态与构型(Rogers *et al.*, 1992)、根际微生物(周玉梅等, 2007)和养分吸收(Finzi *et al.*, 2007)等方面。总体来看,CO₂浓度升高对根系的生长有促进作用。例如, Nie等(2013)根据110个研究结果进行的meta-analysis表明,CO₂浓度升高使根长增加26%,直径增加8.4%,细根生物量增加27.7%。此外,CO₂浓度升高还会促进根分泌物的增加,改变根系的空间分布,如Iversen (2010)研究发现,CO₂浓度升高条件下根系倾向于向更深层的土壤生长。然而与叶相比,CO₂浓度升高对根解剖结构及功能影响的研究还较少。植物作为一个连续的维管系统,如果叶片

解剖构造(如木质部)在CO₂增加下出现了明显的变化(如前所述),那么根系的解剖特征是否也会表现出相应的变化趋势?目前对此并不清楚。此外,大量研究发现CO₂浓度升高会导致植物叶蒸腾速率降低(Ainsworth & Long, 2005; Brodribb *et al.*, 2009),也有研究证实叶蒸腾速率与根导水率之间存在紧密的相关关系(Rodríguez-Gamir *et al.*, 2010),那么CO₂浓度升高引起的叶片蒸腾的变化是否会对根导水特性产生影响?这也是一个值得研究的问题。

红松(*Pinus koraiensis*)是我国东北地区天然林演替和人工林构建中的主要树种,全球气候变化将对红松森林生态系统结构和功能产生重要影响。为此,本文以三年生红松幼苗为材料,通过CO₂浓度正常(350 μmol·mol⁻¹)和倍增(700 μmol·mol⁻¹)试验处理,研究其当年生叶和根尖解剖结构及生理功能的变化以及这些变化之间潜在的联系。主要研究内容包括:1)比较CO₂浓度倍增条件下,红松叶、根尖解剖结构的变化;2)探究叶和根尖解剖结构在CO₂浓度升高条件下的变化对生理功能(如水分传导功能)的影响;3)探讨叶和根尖解剖结构,以及叶水分利用和根尖导水率在响应CO₂浓度升高处理时的潜在联系。这些研究有助于我们理解全球气候变化条件下植物对环境的响应和适应机制。

1 材料和方法

1.1 红松苗培养

2013年4月,将三年生红松幼苗(取自东北林业大学帽儿山实验林场苗圃)移栽至1 L培养容器中,培养基质为暗棕壤(采自东北林业大学帽儿山实验林场;土壤质地为中壤土,有机质含量: 11.21%,全氮量: 0.52%, pH值: 5.57)。5月,将两组红松幼苗(每组30株)移至1台PERCIVAL人工气候箱(Percival Scientific, Perry, USA)内。PERCIVAL人工气候箱配有CO₂浓度自动控制系统,与外接的CO₂钢瓶相连,通过控制阀来调控箱内CO₂浓度。气候箱分上、下两个培养室,分别设置CO₂正常浓度(对照, 350

$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)和 CO_2 浓度升高(加倍浓度, $700\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)两个水平。气候箱采用96级程序模块模拟帽儿山地区环境, 除 CO_2 浓度设置不同外, 上、下两个培养室的其他培养条件均一致, 其中每天的光照时间为15.5 h, 光强范围为 $15\text{--}240\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 培养温度范围为 $15\text{--}25.5\ ^\circ\text{C}$, 具体培养条件见图1。培养箱湿度维持在70%左右。每隔5天为幼苗定量浇水, 控制初始体积含水率约40%。

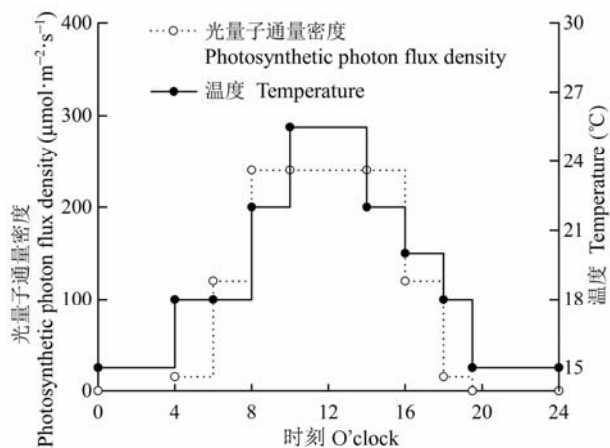


图1 人工气候箱光照及温度条件。

Fig. 1 Lighting conditions and temperature in the climate chamber.

1.2 生理及形态解剖指标测定

1.2.1 叶生理指标测定

2013年7月下旬, 待红松幼苗已适应植物培养箱内的生长条件后测量叶的各项生理指标。在 CO_2 浓度为350和 $700\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的处理中分别随机选取3株红松幼苗, 以主冠方向当年生针叶作为测试叶, 采用LI-6400便携式光合测定仪(LI-COR, Lincoln, USA)分别于浇水后次日9:00–11:00测定红松幼苗净光合速率、蒸腾速率及气孔导度, 并计算水分利用效率(水分利用效率=光合速率/蒸腾速率)。

1.2.2 气孔密度测定

2013年9月下旬, 测定气孔密度。气孔密度测定方法在传统的指甲油印痕法(左闻韵等, 2005)基础上改进, 为增强黏性, 采用502胶水代替指甲油。具体测定方法如下: 在两处理中分别随机选择3株红松幼苗, 在每株红松苗的当年生针叶中随机选择5片针叶, 将每片针叶擦净表面灰尘后于中间部位均匀涂抹一层502胶水, 将涂完胶水的针叶在载玻片

上放平后轻轻按压(停留约10 s), 取开针叶, 待载玻片上的胶水痕迹晾干后采用OLYMPUS BX-51生物显微镜(Olympus Electronics, Tsukuba, Japan)观察, 使用Motic3000 CCD数码成像系统拍照, 每片针叶选取3个视野进行计数和测量。计算气孔密度(气孔密度=气孔数/面积)。

1.2.3 解剖结构测定

经过5个月的培养, 在两处理中分别随机选取3株红松苗, 将红松苗的全部根系、当年生叶经自来水清洗后放入FAA固定液(90 mL 70%乙醇+5 mL 100%乙酸+5 mL 丙三醇)中保存。按照Pregitzer等(2002)的分级方法(根系统末端的根尖为1级根), 将完整根系分成5个分支等级。在两个处理中分别选取叶中间位置2 cm长的叶段和根尖(1级根)各30个, 采用石蜡切片技术制作横切片(卫星等, 2008)。固定后的叶、根尖经乙醇系列脱水和透明等步骤, 进行浸蜡切片, 随后用番红-固绿染色, 加拿大树胶封片。木质化的细胞壁和细胞核染成红色, 薄而具有纤维素的细胞壁及细胞质染成绿色。每张切片采用OLYMPUS BX-51生物显微镜观察, 使用Motic3000 CCD数码成像系统拍照, 用对应的Motic软件测量, 记录每个叶样的横截面积、叶肉组织面积、木质部面积、韧皮部面积、中柱直径、管胞数、管胞直径及管胞壁厚度; 记录每个根样的根尖直径、中柱直径、皮层厚度和层数、管胞数、管胞直径及管胞壁厚度。

1.3 数据处理

计算不同 CO_2 浓度处理下红松叶、根解剖结构及各生理指标的平均值、标准误差。其中, 理论导水率的计算采用Hagen-Poiseuille公式: $K_s = (\pi\rho / 128\eta w) \sum_{i=1}^n (d_i^4)$, 式中: K_s 为理论导水率, ρ 为水的密度, η 为水的黏度系数, d 为管胞直径, n 为管胞数目, A_w 为维管束面积(Tyree & Ewers, 1991)。用公式: $D_h = \sum_{i=1}^n d_i^5 / \sum_{i=1}^n d_i^4$, 计算平均导水直径, 式中 D_h 为平均导水直径, d 为管胞直径, n 为管胞数目(Rico *et al.*, 2013)。以往研究发现木本植物的抗栓塞能力与木质部管胞壁双层厚度和平均导水直径的比值的平方正相关(Hacke *et al.*, 2001), 因此本文采用管胞壁双层厚度与平均导水直径的比值的平方(t/D_h)²作为衡量管胞抗栓塞能力的参数, 式中 t 为相邻管胞间管胞壁双层厚度, D_h 为平均导水直径。对测定的全部数据采用单因素方差分析法比较不同 CO_2 浓度

处理下红松叶、根尖解剖结构及生理各指标的差异, 此分析采用SPSS 19.0 (SPSS, USA)软件完成, 并用SigmaPlot 10.0 (Systat Software, USA)绘图。

2 结果

2.1 不同CO₂浓度处理对红松幼苗叶解剖和生理特征的影响

CO₂浓度升高处理对红松幼苗叶的形态及解剖结构产生了显著影响(表1)。与对照相比, CO₂浓度升高处理显著降低了叶气孔密度(-15%)和管胞密度(-17%), 显著增加了叶横截面积(+19%)、叶肉组织面积(+15%)、叶肉细胞面积(+15%)、木质部面积(+16%)和韧皮部面积(+37%)、管胞壁厚度(+28%)以及表皮和下皮厚度(+8%), 但是, 管胞数量和管胞直径没

有发生显著变化(表1)。

CO₂浓度升高处理对红松幼苗叶的生理特征产生显著影响(图2)。与对照相比, 高CO₂浓度的处理显著增加了红松幼苗叶的光合速率(+32%)和水分利用效率(+62%) (图2A, 2D), 但是, 气孔导度和蒸腾速率显著降低(分别为-12%和-14%) (图2B, 2C)。

2.2 不同CO₂浓度处理对红松幼苗根解剖和生理特征的影响

CO₂浓度升高影响红松幼苗根的解剖结构(表2)。在高CO₂浓度培养条件下, 根尖直径增加13%, 皮层层数增加23%, 皮层厚度增加25% (表2)。对根

表1 不同CO₂浓度处理对红松幼苗叶解剖结构的影响(平均值±标准误差)
Table 1 Effects of different CO₂ concentration treatments on the needle anatomy of *Pinus koraiensis* seedlings (mean ± SE)

	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration		p
	350 μmol·mol ⁻¹	700 μmol·mol ⁻¹	
气孔密度 Stomatal density (No.·mm ⁻²)	66.78 ± 1.85	56.83 ± 1.61	< 0.01
叶横截面积 Needle cross section area (mm ²)	0.37 ± 0.02	0.44 ± 0.01	< 0.01
叶肉组织面积 Mesophyll tissue area (mm ²)	0.26 ± 0.01	0.30 ± 0.01	< 0.05
叶肉细胞面积 Mesophyll cell area (μm ²)	2 306.63 ± 69.97	2 501.67 ± 46.92	< 0.05
木质部面积 Xylem area (μm ²)	3 817.96 ± 101.06	4 412.13 ± 126.86	< 0.01
韧皮部面积 Phloem area (μm ²)	4 031.57 ± 152.95	5 534.15 ± 275.95	< 0.01
中柱直径 Central cylinder diameter (μm)	254.14 ± 8.31	277.55 ± 6.35	< 0.05
管胞数 Tracheid number (No.)	47.87 ± 1.85	50.60 ± 1.20	0.23
管胞直径 Tracheid diameter (μm)	6.53 ± 0.09	6.62 ± 0.14	0.62
管胞密度 Tracheid density (No.·μm ⁻²)	0.001 ± 0.000 06	0.000 8 ± 0.000 05	< 0.05
管胞壁厚度 Tracheid wall thickness (μm)	0.68 ± 0.01	0.87 ± 0.02	< 0.01
表皮和下皮厚度 Epidermis plus hypodermis thickness (μm)	1.54 ± 0.03	1.67 ± 0.04	< 0.05

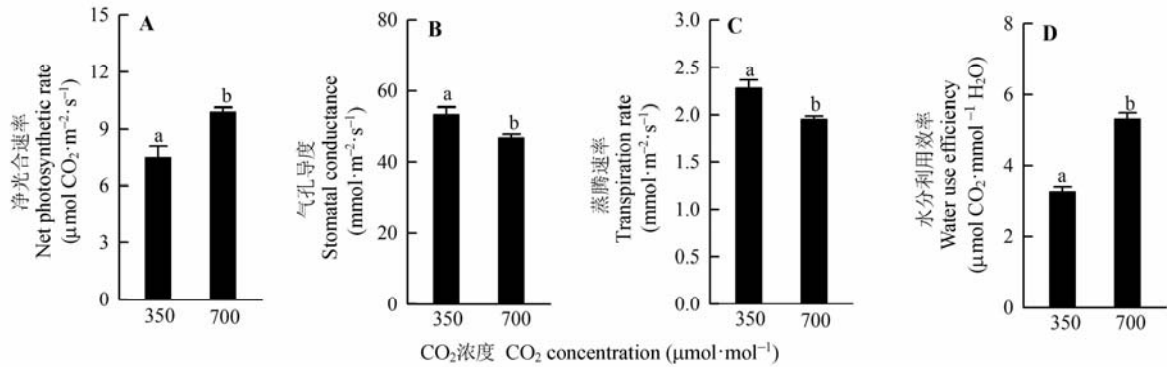


图2 不同CO₂浓度处理对红松幼苗叶净光合速率(A)、气孔导度(B)、蒸腾速率(C)和水分利用效率(D)的影响(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同CO₂浓度处理间差异显著(p < 0.05)。

Fig. 2 Effects of different CO₂ concentration treatments on needle net photosynthetic rate (A), stomatal conductance (B), transpiration rate (C) and water use efficiency (D) of *Pinus koraiensis* seedlings (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant

difference between two CO₂ concentration treatments.

表2 不同CO₂浓度处理对红松幼苗根尖解剖结构的影响(平均值±标准误差)
Table 2 Effects of different CO₂ concentration treatments on root tip anatomy of *Pinus koraiensis* seedlings (mean ± SE)

	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration		P
	350 μmol·mol ⁻¹	700 μmol·mol ⁻¹	
根尖直径 Root tips diameter (μm)	400.68 ± 10.90	453.79 ± 15.94	< 0.01
中柱直径 Stele diameter (μm)	216.23 ± 7.59	228.83 ± 12.13	0.38
皮层层数 Cortical layer number (No.)	4.77 ± 0.11	5.87 ± 0.12	< 0.01
皮层厚度 Cortical thickness (μm)	79.39 ± 2.11	99.19 ± 2.88	< 0.01
皮层细胞面积 Cortical cell area (μm ²)	464.17 ± 18.06	525.72 ± 21.36	< 0.05
管胞数 Tracheid number (No.)	25.23 ± 0.76	24.03 ± 0.81	0.28
管胞直径 Tracheid diameter (μm)	12.18 ± 0.21	11.41 ± 0.21	< 0.05
管胞密度 Tracheid density (No.·μm ⁻²)	0.0008 ± 0.00006	0.0007 ± 0.00006	0.09
管胞壁厚度 Tracheid wall thickness (μm)	0.92 ± 0.02	1.08 ± 0.03	< 0.01

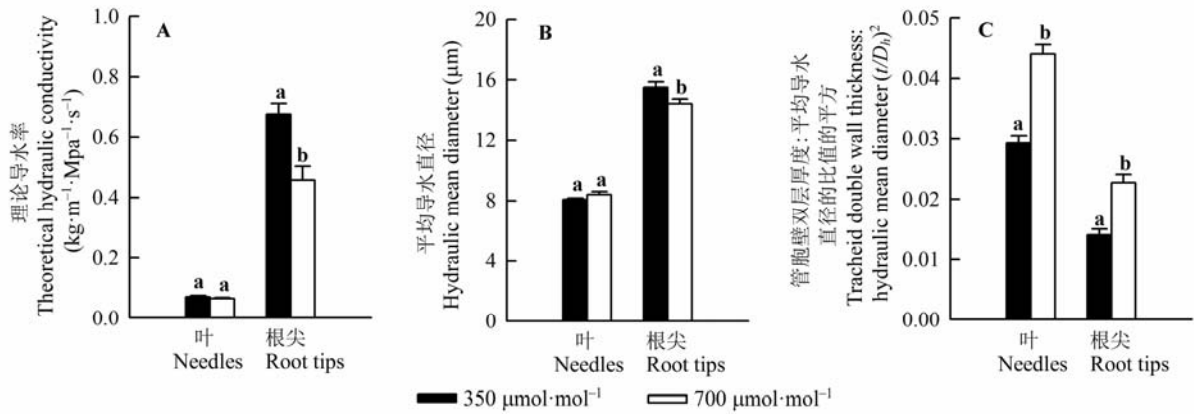


图3 不同CO₂浓度处理对红松幼苗叶及根尖理论导水率(A)、平均导水直径(B)、管胞壁双层厚度与平均导水直径的比值的平方(C)的影响(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同CO₂浓度处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Effect of different CO₂ concentration treatments on theoretical hydraulic conductivity (A), hydraulic mean diameter (B) and the ratio of double wall thickness to hydraulic mean diameter $(t/D_h)^2$ (C) in needles and root tips of *Pinus koraiensis* seedlings (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant difference between two CO₂ concentration treatments.

维管组织的研究发现, 高CO₂浓度处理后, 管胞直径减小6%, 管胞壁厚度增加17%, 而对中柱直径、管胞数量和管胞密度影响不大。

CO₂浓度升高处理显著降低了根尖理论导水率(−32%)和平均导水直径(−7%)(图3A, 3B), 但是对叶的导水特性影响较小。CO₂浓度升高, 叶及根尖管胞壁双层厚度与平均导水直径的比值的平方均显著增加(分别为+62%和+50%), 植物抗栓塞能力提高(图3C)。

3 讨论

本研究的主要目的是通过红松幼苗探讨CO₂浓度升高条件下叶和根尖解剖结构的变化, 以及这些

变化对生理过程的影响。许多关于叶的研究发现: CO₂浓度升高下叶气孔密度、气孔导度和蒸腾速率降低, 叶肉组织面积、光合作用速率和水分利用效率提高(Lin *et al.*, 2001; Ainsworth & Long, 2005; Brodribb *et al.*, 2009)。但是, 以往的研究很少考虑在CO₂浓度升高条件下根系解剖结构和生理功能是如何发生变化的。本研究对红松幼苗的CO₂浓度倍增试验不但得到与以往关于叶研究相同的结果(表1; 图2), 而且发现根解剖结构和生理功能(如水分在管胞内的运输效率)也发生显著变化(表2; 图3), 并且根与叶解剖结构和生理功能的变化趋势一致。

本研究中红松叶和根尖的解剖结构在CO₂浓度升高后均发生了明显改变。经过CO₂浓度倍增处理,

红松幼苗当年生针叶横截面积增加了19%, 叶肉组织面积增加了15% (表1)。与叶相比, 根尖直径增加13%, 皮层厚度、层数分别增加25%和23% (表2)。植物叶肉细胞和根皮层细胞都属于薄壁组织(Esau, 1977), 这表明红松叶和根尖的薄壁组织在CO₂浓度升高条件下均发生了明显改变, 显示二者的解剖结构在响应CO₂浓度变化时可能具有一致性。Rogers等(1992)的研究发现, CO₂浓度增加使大豆(*Glycine max*)的根直径增加27%, 皮层厚度增加28%; Crookshanks等(1998)在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)根中的研究也得到类似的结果。以往研究表明根直径与皮层厚度或皮层层数显著正相关(许旻等, 2011; Gu *et al.*, 2014), 本研究也观察到了根直径与皮层厚度和层数在CO₂浓度升高下均增加。然而, CO₂浓度升高条件下导致根皮层厚度和层数增加的原因目前还不清楚, 但是一些研究表明这可能与根组织内激素浓度上升有关(生长素和赤霉素, Li *et al.*, 2002; 生长素, Wang *et al.*, 2009)。此外, 也有研究表明叶形态及解剖结构的变化可能与叶内激素浓度变化有关(生长素和赤霉素等, Li *et al.*, 2002)。

红松幼苗叶和根尖的生理功能也对CO₂浓度升高表现出一致的响应趋势。植物获取CO₂以蒸腾水分为代价, 许多研究证实CO₂浓度升高会导致叶蒸腾速率降低和水分利用效率提高(Ainsworth & Long, 2005; Brodribb *et al.*, 2009; 图2C)。以往研究认为这可能与CO₂浓度升高条件下叶气孔密度和气孔导度降低有关(Woodward & Kelly, 1995; de Boer *et al.*, 2011)。然而, 植物作为一个连续的水分传输整体, 对于CO₂浓度增加, 叶解剖结构和生理功能的响应与根系有何联系我们并不十分清楚。以往研究表明根的水分运输分为通过皮层的横向运输和通过木质部的纵向运输两个过程。根横向导水率与皮层厚度存在紧密的负指数相关关系(Rieger & Litvin, 1999), 皮层越厚导水效率越低; 根纵向导水率与导管或管胞的直径和数量有关(根据Hagen-Poiseuille公式, 如果导管或管胞数量不变, 则与导管或管胞直径呈四次方幂函数关系(Tyree & Ewers, 1991))。本研究发现, 高CO₂浓度处理的红松幼苗根尖皮层厚度、层数显著增加, 管胞直径减小(管胞数量和密度没有发生显著变化), 说明根尖的横向和纵向导水率都降低, 从而导致根系向上导水能力减弱。与之对应, 叶蒸腾速率也显著地降低, 这将引起植物

地上部分对水的需求减少(假定总叶面积变化不大)。叶蒸腾耗水的减少和根系供水能力的减弱, 使得高CO₂浓度下植物体内水分的供需平衡得以维持。叶蒸腾速率与根供水能力之间的内在联系也在其他研究中得到证实。Rodríguez-Gamir等(2010)研究表明: 4种砧木类型(柑橘(*Citrus reticulata*)、枳(*Poncirus trifoliata*)和它们的2个杂交种)根系导水率与接穗(甜橙(*Citrus sinensis*)或砧木自身萌条)叶蒸腾速率之间呈紧密的正曲线关系。更重要的是, 当外界环境变化时叶和根在水分利用与运输方面也存在着一致的功能性响应。例如Else等(2001)发现在水淹条件下, 蓖麻(*Ricinus communis*)的根导水率降低使叶水势下降, 进而促进气孔关闭, 引起蒸腾下降。与之类似, 本研究中红松幼苗在CO₂浓度倍增处理下, 叶蒸腾速率及根导水率均下降(图2, 图3), 二者也表现出了一致的响应趋势。因此, 结合本研究和其他相关研究, 推断在正常环境及环境变化条件下, 植物地上与地下组分在功能上均存在紧密的联系, 而本研究进一步证实了CO₂浓度变化能引起植物地上、地下水分供需的改变, 并在解剖结构上表现出相应的变化。此外, 一个值得研究的问题是, CO₂浓度升高对叶片有直接影响, 根系解剖结构及生理功能的改变是否是因为叶结构及功能的改变间接导致, 或者说根系自身在响应CO₂浓度变化时具有多大的独立性, 这个问题的解答将有助于我们从整体上理解植物的结构与功能对CO₂浓度变化的响应机制。最后, 本研究发现CO₂浓度升高条件下红松管胞结构的变化使得管胞抗栓塞能力增强(图3C), 意味着其潜在的抗旱能力提高。在自然环境下, 环境胁迫(如干旱)常常导致水分在植物体内运输不连续, 导管或管胞内产生气体导致栓塞的现象经常发生(Tyree & Dixon, 1986)。CO₂浓度升高, 根尖管胞直径减小但管胞壁增厚, 以降低根尖导水效率为代价提高了管胞的抗栓塞能力(Rico *et al.*, 2013), 体现了维管组织在导水效率与安全上的权衡(Sperry *et al.*, 2006), 对提高植物的抗旱性具有重要意义。然而, 管胞(和导管)结构对CO₂浓度升高响应的生理和分子调控机制, 也许是未来值得研究的一个问题。

本文关于根系的研究结果是对以往关于叶研究的重要补充, 这为我们理解相关的地下生理生态过程和潜在机制提供了一些必要的启示。首先, 根皮层是真菌侵染的主要场所, 而CO₂浓度升高会引

起皮层厚度及层数增加(Rogers *et al.*, 1992; 本研究), 这可能有利于真菌侵染(Treseder, 2004; Rua *et al.*, 2013), 从而促进根系对土壤资源的吸收。例如, Finzi等(2007)研究发现CO₂浓度升高促进了根系对土壤氮的吸收, 这可能部分是由于真菌菌丝数量增加及根系吸收面积增大引起。此外, 基于碳同位素法(carbon isotope)和微根管法(minirhizotron)的研究均发现: 大气CO₂浓度升高条件下细根周转显著降低(Handa *et al.*, 2008; Bader *et al.*, 2009), 细根寿命延长(Tingey *et al.*, 2000)。研究显示种内和种间细根寿命均随直径增粗而延长(McCormack *et al.*, 2012), 如果CO₂浓度增加下细根周转降低或寿命延长是由皮层厚度增加导致根直径增粗引起的, 那么充分了解大气CO₂浓度升高对细根形态和解剖结构的影响, 对于理解全球气候变化背景下由根系周转主导的生理生态学过程和机制具有重要意义。

需要指出的是, 本研究是在控制其他因素不变, 仅仅增加CO₂浓度条件下进行的。实际上, 野外有许多其他环境因子, 如土壤肥力、土壤水分以及温度也可能会影响植物的结构及生理功能(Overdieck *et al.*, 2007; 毛子军等, 2010; 侯颖, 2013)。此外, 本研究是以苗木为试验材料, 并在培养装置内进行的, 但是苗木与大树对CO₂浓度升高反应的敏感性可能不同, 因此, 本研究结果具有一定的局限性。总之, 在未来的CO₂浓度升高研究中, 同时关注树木地上和地下器官的响应规律、内在联系和潜在机制, 将是一个值得研究的方向。

4 结论

对红松幼苗叶、根尖解剖结构及生理功能的研究发现, CO₂浓度升高不仅引起叶解剖结构及生理功能的变化(如气孔密度和气孔导度降低, 光合速率、水分利用效率增加), 也导致根解剖结构及生理功能的显著变化, 如: 根尖直径、皮层厚度和层数显著增加; 根尖的横向及纵向导水能力均降低, 抗栓塞能力增强。这些结果说明叶及根的解剖结构及生理功能均会对CO₂浓度升高做出响应, 显示出各器官在维持植物整体功能稳定上的一致性(如叶蒸腾速率与根尖导水率均下降从而维持水分的供需平衡)。因此, 以全球气候变化为背景开展的生理生态学研究, 应该同时考虑植物叶和细根的响应过程和潜在机制。

基金项目 中央高校基本科研业务费专项资金项目(2572015AA21)和国家自然科学基金(31100470)。

参考文献

- Ainsworth EA, Long SP (2005). 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. *New Phytologist*, 165, 351–372.
- Bader M, Hiltbrunner E, Körner C (2009). Fine root responses of mature deciduous forest trees to free air carbon dioxide enrichment (FACE). *Functional Ecology*, 23, 913–921.
- Brodrick TJ, Mcadam SA, Jordan GJ, Feild TS (2009). Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. *New Phytologist*, 183, 839–847.
- Crookshanks M, Taylor G, Dolan L (1998). A model system to study the effects of elevated CO₂ on the developmental physiology of roots: The use of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 49, 593–597.
- de Boer HJ, Lammertsma EI, Wagner-Cremer F, Dilcher DL, Wassen MJ, Dekker SC (2011). Climate forcing due to optimization of maximal leaf conductance in subtropical vegetation under rising CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 4041–4046.
- Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, Whitbeck JL (2000). Building roots in a changing environment: Implications for root longevity. *New Phytologist*, 147, 33–42.
- Else MA, Coupland D, Dutton L, Jackson MB (2001). Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to shoots in xylem sap. *Physiologia Plantarum*, 111, 46–54.
- Esau K (1977). *Anatomy of Seed Plants*. 2nd ed. Wiley, New York. 215–255.
- Finzi AC, Norby RJ, Calfapietra C, Gallet-Budynek A, Gielen B, Holmes WE, Hoosbeek MR, Iversen CM, Jackson RB, Kubiske ME (2007). Increases in nitrogen uptake rather than nitrogen-use efficiency support higher rates of temperate forest productivity under elevated CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 14014–14019.
- Gu JC, Xu Y, Dong XY, Wang HF, Wang ZQ (2014). Root diameter variations explained by anatomy and phylogeny of 50 tropical and temperate tree species. *Tree Physiology*, 34, 415–425.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126, 457–461.
- Han M, Ji CJ, Zuo WY, He JS (2006). Interactive effects of

- elevated CO₂ and temperature on the leaf anatomical characteristics of eleven species. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 326–333. (in Chinese with English abstract) [韩梅, 吉成均, 左闻韵, 贺金生 (2006). CO₂ 浓度和温度升高对 11 种植物叶片解剖特征的影响. *生态学报*, 26, 326–333.]
- Handa IT, Hagedorn F, Hättenschwiler S (2008). No stimulation in root production in response to 4 years of *in situ* CO₂ enrichment at the Swiss treeline. *Functional Ecology*, 22, 348–358.
- Hou Y (2013). Recent advances in effects of elevated CO₂ and temperature on plant morphology. *Ecological Science*, 32, 253–258. (in Chinese with English abstract) [侯颖 (2013). CO₂ 浓度和气温升高对植物形态结构影响的研究进展. *生态科学*, 32, 253–258.]
- Iversen CM (2010). Digging deeper: Fine-root responses to rising atmospheric CO₂ concentration in forested ecosystems. *New Phytologist*, 186, 346–357.
- Li CR, Gan LJ, Xia K, Zhou X, Hew CS (2002). Responses of carboxylating enzymes, sucrose metabolizing enzymes and plant hormones in a tropical epiphytic CAM orchid to CO₂ enrichment. *Plant, Cell & Environment*, 25, 369–377.
- Lin J, Jach ME, Ceulemans R (2001). Stomatal density and needle anatomy of Scots pine (*Pinus sylvestris*) are affected by elevated CO₂. *New Phytologist*, 150, 665–674.
- Mao ZJ, Jia GM, Liu LX, Zhao M (2010). Combined effects of elevated temperature, elevated [CO₂] and nitrogen supply on non-structural carbohydrate accumulation and allocation in *Quercus mongolica* seedlings. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1174–1184. (in Chinese with English abstract) [毛子军, 贾桂梅, 刘林馨, 赵薏 (2010). 温度增高、CO₂ 浓度升高、施氮对蒙古栎幼苗非结构碳水化合物积累及其分配的综合影响. *植物生态学报*, 34, 1174–1184.]
- McCormack ML, Adams TS, Smithwick EAH, Eissenstat DM (2012). Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, 195, 823–831.
- Nie M, Lu M, Bell J, Raut S, Pendall E (2013). Altered root traits due to elevated CO₂: A meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1095–1105.
- Overdieck D, Ziche D, Böttcher-Jungclaus K (2007). Temperature responses of growth and wood anatomy in European beech saplings grown in different carbon dioxide concentrations. *Tree Physiology*, 27, 261–268.
- Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine north American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Rico C, Pittermann J, Polley HW, Aspinwall MJ, Fay PA (2013). The effect of subambient to elevated atmospheric CO₂ concentration on vascular function in *Helianthus annuus*: Implications for plant response to climate change. *New Phytologist*, 199, 956–965.
- Rieger M, Litvin P (1999). Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. *Journal of Experimental Botany*, 50, 201–209.
- Rodríguez-Gamir J, Intrigliolo DS, Primo-Millo E, Forner-Giner M (2010). Relationships between xylem anatomy, root hydraulic conductivity, leaf/root ratio and transpiration in citrus trees on different rootstocks. *Physiologia plantarum*, 139, 159–169.
- Rogers HH, Peterson CM, McCrimmon JN, Cure JD (1992). Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant, Cell & Environment*, 15, 749–752.
- Rua MA, Umbanhowar J, Hu S, Burkey KO, Mitchell CE (2013). Elevated CO₂ spurs reciprocal positive effects between a plant virus and an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 199, 541–549.
- Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93, 1490–1500.
- Tingey DT, Phillips DL, Johnson MG (2000). Elevated CO₂ and conifer roots: Effects on growth, life span and turnover. *New Phytologist*, 147, 87–103.
- Treseder KK (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, 164, 347–355.
- Tyree MT, Dixon MA (1986). Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiologia Plantarum*, 66, 397–405.
- Tyree MT, Ewers FW (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119, 345–360.
- Wang JL, Wen XF, Zhao FH, Fang QX, Yang XM (2012). Effects of doubled CO₂ concentration on leaf photosynthesis, transpiration and water use efficiency of eight crop species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 438–446. (in Chinese with English abstract) [王建林, 温学发, 赵风华, 房全孝, 杨新民 (2012). CO₂ 浓度倍增对 8 种作物叶片光合作用, 蒸腾作用和水分利用效率的影响. *植物生态学报*, 36, 438–446.]
- Wang Y, Du ST, Li LL, Huang LD, Fang P, Lin XY, Zhang YS, Wang HL (2009). Effect of CO₂ elevation on root growth and its relationship with indole acetic acid and ethylene in tomato seedlings. *Pedosphere*, 19, 570–576.
- Wei X, Liu Y, Chen HB (2008). Anatomical and functional heterogeneity among different root orders of *Phellodendron amurense*. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1238–1247. (in Chinese with English abstract) [卫星, 刘颖, 陈海波 (2008). 黄波罗不同根序的解剖结构及其功能异质性. *植物生态学报*, 32, 1238–1247.]
- Woodward FI, Kelly CK (1995). The influence of CO₂ concentration on stomatal density. *New Phytologist*, 131, 311–327.

Xu Y, Gu JC, Dong XY, Liu Y, Wang ZQ (2011). Fine root morphology, anatomy and tissue nitrogen and carbon contents of the first five orders in four tropical hardwood species in Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 955–964. (in Chinese with English abstract) [许旻, 谷加存, 董雪云, 刘颖, 王政权 (2011). 海南岛4个热带阔叶树种前5级细根的形态、解剖结构和组织碳氮含量. 植物生态学报, 35, 955–964.]

Zhou YM, Han SJ, Zheng JQ, Xin LH, Zhang HS (2007). Effects of elevated CO₂ concentrations on soil microbial respiration and root/rhizosphere respiration in forest soil. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 386–393. (in Chinese with English abstract) [周玉梅, 韩士杰, 郑俊强, 辛丽花, 张海森 (2007). CO₂浓度升高对森林土壤

微生物呼吸与根(际)呼吸的影响. 植物生态学报, 31, 386–393.]

Zuo WY, He JS, Han M, Ji CJ, Dan FBF, Fang JY (2005). Responses of plant stomata to elevated CO₂ and temperature: Observations from 10 plant species grown in temperature and CO₂ gradients. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 565–574. (in Chinese with English abstract) [左闻韵, 贺金生, 韩梅, 吉成均, Dan FBF, 方精云 (2005). 植物气孔对大气CO₂浓度和温度升高的反应——基于在CO₂浓度和温度梯度中生长的10种植物的观测. 生态学报, 25, 565–574.]

责任编辑: 冯兆忠 责任编辑: 李 敏



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览