植物营养与肥料学报 2011,17(1):240-246
Plant Nutrition and Fertilizer Science

大气 CO_2 浓度升高对植物根系形态的影响及其调控机理

牛耀芳[1],宗晓波[1],都韶婷[2],黄利东[1],章永松[1*]
(1 浙江大学环境与资源学院,教育部环境修复与生态健康重点实验室,浙江省亚热带土壤与植物营养重点实验室,浙江杭州 310029;2 浙江工商大学环境科学与工程学院,浙江杭州 310035)

摘要:大气 CO_2 浓度升高会对植物根系形态产生明显的影响,尤其是根的长度、分枝、产量、周转以及根与枝的分配模式等方面,从而有助于植物从土壤中摄取更多的养分及水分,更好地适应大气 CO_2 浓度升高后的环境。目前,该领域研究,如在 CO_2 浓度升高条件下,根系形态变化的内部调控机制,以及由其引起的物质分配和能量流动等仍存在较大争议。本文综述了近年来关于 CO_2 浓度升高及与外界环境因素的共同作用对根系形态影响的研究,以期为阐明 CO_2 浓度升高对植物根系生长发育带来的影响及其机制提供理论指导。

关键词:CO_2 浓度升高;根系形态;环境要素;碳水化合物;激素
中图分类号:S161;Q945.11　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1008-505X(2011)01-0240-07

Effect of elevated CO_2 on morphology change of plant roots and its regulatory mechanism

NIU Yao-fang[1], ZONG Xiao-bo[1], DU Shao-ting[2], HUANG Li-dong[1], ZHANG Yong-song[1*]
(*1 College of Natural Resource and Environment Science, Zhejiang University/Ministry of Education Key Laboratory of Environmental Remediation and Ecosystem Health/Zhejiang Provincial Key Laboratory of Subtropic Soil and Plant Nutrition, Hangzhou 310029, China; 2 School of Environmental Science and Engineering, Zhejiang Gongshang University, Hangzhou 310035, China*)

Abstract: The root morphology of plant could be significantly affected by the elevated atmospheric CO_2, especially the roots length, diameter, biomass, turnover and spatial distribution, all of which would facilitate the plants to absorb more nutrients and water from the soil so as to adapt the elevated CO_2 environment. However, there are still some shortages in this research area. For example, both the mechanisms regulating the elevated CO_2-induced morphology change of roots and the dynamic changes of matter cycling and energy flow are hot disputed. This present paper summarizes the achievements of published researches in recent years about the effect of elevated CO_2 and its interaction with environment elements on morphology change of root, so as to provide the theory for revealing the mechanism of elevated CO_2-induced morphology change of roots.

Key words: elevated CO_2; root morphology; environment elements; carbohydrate; hormone

近年来,由于人类活动的影响,大气中 CO_2 浓度已从工业革命前约 280 μL/L 升高至目前的 367 μL/L 左右,且以每年 1～2 μL/L 的速度递增[1];预计到 2100 年,大气 CO_2 浓度将升至 490 到 1260 μL/L[2]。CO_2 作为植物进行光合作用的重要原料,其浓度的升高势必会对植物的生长发育及生物产量带来深刻的影响。在近十几年中,国内外研究者就大气 CO_2 浓度升高对植物生长影响开展广泛的研究[3-6]。

收稿日期:2010-01-13　　**接受日期**:2010-09-30
基金项目:国家自然科学基金资助项目(30871590);浙江省重大科技专项(2008C12061-1);科技部农业科技成果转化资金项目(2010GB23600669);教育部博士点基金项目(200803350117)资助。
作者简介:牛耀芳(1984—),女,山西忻州人,硕士研究生,主要从事植物营养生理与分子生物学方面的研究。
* 通讯作者 Tel:0571-86971147, E-mail:yszhang@zju.edu.cn

理论上,植物的生物量在受 CO_2 浓度升高促进的同时,其养分需求也会相应增加,以补偿植物体内碳元素与其他养分元素的平衡。根是植物吸收土壤矿质养分最主要的器官,由于土壤中养分分布的不均匀性,根系在土壤中的空间分布以及与土壤接触面积大小等形态构型特征对植物吸收养分十分重要。许多研究表明,高 CO_2 浓度条件下,不仅植物地上部的生长会受到影响,其根系的长度、密度、粗细及根毛发育等形态特征也会发生明显改变[7],而且,诸如养分、水分和温度等环境要素也会对 CO_2 浓度升高影响植物根系生长产生互作效应。本文就 CO_2 浓度升高对植物根系形态的影响,环境要素对 CO_2 浓度升高影响根系形态的互作效应以及 CO_2 浓度升高引起根形态变化的可能调控途径等问题做一综述,以期对 CO_2 浓度升高给植物根系生长发育带来的影响及其机制有进一步的客观认识。

1　CO_2 浓度升高对根系形态的影响

未来大气 CO_2 浓度的不断升高是否会对植物根系生长产生影响,已引起许多研究者的关注。由于根系研究方法的差异以及研究对象的不同,有关 CO_2 升高对植物根系的影响研究的结论不尽一致。但总体而言,CO_2 浓度升高对根系的生长有积极的效应。

1.1　对根分枝、根长以及根直径的影响

植物根系与土壤的接触情况,即根的表面积,将直接影响根系对土壤养分的吸收能力。而根分枝、根长及根直径恰好是决定根表面积的 3 个重要因子,因此,这 3 个指标对植物的养分吸收至关重要。不少研究结果表明,CO_2 浓度升高对植物根系的根长、根直径和根分枝均具有较大的影响[3, 8-9],但不同的研究结果之间有较大的分歧。如 Rogers 等[7]研究显示,生长在高 CO_2 浓度下的大豆根系长度、根毛区和根中柱直径均显著增加,但根的分枝数目却没有变化; Berntson 等[10]以红花槭 (*Acer rubrum* L.) 和桦树 (*Betula*) 为材料也得出类似的结果。然而,与上述研究相反的是 Castillo 等[11]发现,用高 CO_2 浓度处理的大豆,其根的伸长速率并不发生变化,根的分枝却增加。之后,又相继有人发现高浓度 CO_2 处理可以显著增加植物根系的分枝[12-13],并且主要表现为促进细根的分枝; 如在升高 CO_2 浓度下,欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 的细根密度增加了 135%[14]。有关 CO_2 浓度升高导致植物根分枝差异的原因,有人推测 CO_2 浓度升高刺激根的分枝需要一定的能量驱使,碳优先分配于新的分生组织[10],因此,CO_2 浓度升高对根分枝的影响可能与植物个体水平上的能量代谢差异有关。

一般而言,适当增加根分枝、根长及根直径可以增大根表面积,进而提高整个根系获取养分的能力,促进养分的吸收。但是,有研究结果显示,多分枝的根系由于相邻分枝吸收区域的重叠也会引起吸收效率的下降[15]。另一方面,根系的群体过大也会消耗植物过多的能量引起根的早衰,从而对养分吸收不利。所以,在大气 CO_2 浓度升高条件下,如何控制植物根系合理生长,是一个值得关注的问题。

1.2　对根周转的影响

根周转是新根取代老根的一个过程,是植物能量周转的重要方面。根的周转可使植物性碳输入至根际土壤,输入至土壤的有机碳又可为微生物活动提供更多的有效能量,从而促进土壤养分的活化和循环。例如,更多的碳分配到地下部有利于固氮菌对 N 的固定[16]。此外,根系分泌含碳的酚类物质可改变根际土壤的微生物群落结构,有利于增加土壤 Fe 的有效性[17]。理论上,CO_2 浓度升高可使植物地上部分配到根系的碳增加,这一行为很可能会影响植物的根周转。因此,研究和探讨 CO_2 浓度升高对植物根周转的影响有利于我们阐明土壤养分活性的变化。与根分枝这个根系特征类似,目前关于 CO_2 浓度升高对根周转影响的研究结果也存在较大的分歧。如 Pritchard 等[18]研究表明,高浓度 CO_2 可促进树木和草原根系的周转; Thomas 等[19]对生长在高 CO_2 浓度下的辐射松 (*Pinus radiata*) 进行了研究,也得出了相似的结论。不同的是,Noordwijk 等[20]指出,高浓度 CO_2 虽然并不直接影响植物根系的代谢周转,但是有可能通过改变植物水分和养分利用状况而产生间接的影响。之后,Vandermeer 等[21]在包含多种作物的复合农田生态系统中研究得出 CO_2 浓度升高对植物根周转没有直接影响的结论,支持了 Noordwijk 的观点。前面已经提到植物根的周转是指老根被新根取代的过程,而这个过程的运转需要建立合理的能量平衡。因此,高浓度 CO_2 对植物根周转的作用还受到许多其他环境因素和植物自身体内生理状况的影响。如,Eissenstat 等[22]证实,CO_2 浓度升高可以通过改变根系呼吸作用和降低根组织中的 N 浓度影响根的周转。由于对控制根周转的因素了解有限,关于 CO_2 升高如何平衡维持老根生存和新根重建目前还无合理的解释。因此,要推测 CO_2 浓度升高对根动态的潜在影响是困难的,

可见此方面的研究还有待进一步深入。

1.3 对根冠比的影响

根冠比代表矿质元素和养分在地上部和底下部的分配状况。另一方面,根冠比也是衡量多少根系负责单位重量的植物地上部的养分需求。因此,根冠比的大小与作物生长是否良好密切相关。关于 CO_2 浓度升高对植物根冠比的影响已有较多研究。在总结大量相关研究的基础上,Rogers 等[23]综述了高 CO_2 浓度对不同植物根冠比的影响,发现有 59.5% 的植物根冠比增加,37.5% 的植物根冠比降低,3.0% 的植物没有明显影响。然而,Wullschleger-u 等[24]总结了 224 种树种的观察结果发现,根冠比显著上升的仅占 6%。这说明用个别实验结论或个别植物的根冠生长变化来预测未来 CO_2 浓度升高对作物根冠比的影响并不具有代表性。Stulen 和 Hertog[25]认为,CO_2 浓度升高对植物根冠比影响的不一致可能与植物本身的遗传特征和个体发育的差异、试验中根和冠的边界确定、试验中生长环境差异以及采样时间不同等因素有关。

对于根冠比增加,普遍认为是由于 CO_2 浓度升高增强植物的光合碳固定,导致更多的光合产物或碳分配到地下部,从而增加了根系重量[26-27];而且在氮等养分缺乏条件下这一效应更为显著[28]。至于根冠比降低的原因,目前尚无明确的定论。一些研究认为,这可能是一些非结构性碳水化合物在植物体内的积累,影响了 CO_2 浓度对植物生长变化的影响,尤其对根冠比的影响[29]。

2 环境要素对 CO_2 浓度升高影响根系形态的互作效应

工农业迅速发展以及自然资源的不合理利用不仅使 CO_2 气体排放增加引起大气温度上升,而且导致水资源利用紧张,土壤污染等一系列环境问题。此外,由于地质和大气的多元化自然演变,一些地区的生态环境或部分季节的气候条件也不利于植物正常生长。因此可以预想,在未来 CO_2 浓度升高条件下往往伴随着水分、养分、温度等各种环境因素的变化。所以有必要研究探讨 CO_2 浓度升高和其他环境要素变化对根系生长发育的协同影响。

2.1 养分状况

CO_2 浓度升高对植物根系生长发育的影响与植物本身的养分状况密切相关[30-31]。植物组织中氨基酸和淀粉的合成往往需要竞争同一个光合产物库,因此植物组织中的非结构性碳水化合物浓度和 N 含量常呈负相关。可见,在大气 CO_2 浓度升高条件下,植物组织中的非结构性化合物受土壤中 N 水平的影响[32]。业已证明一些非结构性碳水化合物在植物体内的积累,会影响植物的根冠比[29]。因此,可以推测 CO_2 浓度升高对植物根系形态的影响与 N 素供应有关。目前一些研究结果支持这个推测。Pregitzer 等[33]研究指出,在高氮条件下高 CO_2 可以明显促进健杨(*Quercus alba*)根系的伸长速率和根周转;而在低氮条件下,高 CO_2 对根的伸长速率和周转没有影响。Pritchard 和 Rogers[34]通过 FACE 试验,发现 CO_2 浓度升高可使火炬松(*Pinus taeda* L.)根系直径增加,但是氮肥缺乏会限制 CO_2 浓度升高促进根直径增加的效应。可见 N 素的缺乏会限制 CO_2 浓度升高对根系形态的促进效应。

除 N 素之外,其他元素也影响 CO_2 浓度升高对根系形态得变化。王月等[35]研究发现,缺 P 时,升高 CO_2 浓度使番茄根系长度和直径分别比供 P 处理增加了 51.9% 和 70.3%。作者在近期的研究中也发现,CO_2 浓度升高可以使拟南芥根毛长度和密度增加,而在缺 P 条件下,根毛密度增加效果不显著。可能的原因是 P 的缺乏诱导了根毛密度的增加,掩盖了 CO_2 浓度增加促进根毛生长的效果;另一个原因可能是由于植物缺 P 限制了 CO_2 浓度升高对根毛的促进作用。由此可见,大气 CO_2 浓度升高条件下,植物根系形态的改变也与土壤供 P 水平有关。

目前报道较多的与 CO_2 浓度升高影响根形态有关的营养元素主要是 N 和 P 等大量元素,有关微量元素的报道则较少。已有研究表明,减少 S、P、Fe 等营养物质的供应,可增加同化产物向根系分配;但减少 Mg、Mn、K 等营养物质的供应,则减少同化产物向根的分配[36]。而关于这些元素的供应能否影响 CO_2 浓度升高对植物同化产物的分配目前还鲜有报道。

2.2 水分供应

水分既是植物光合作用的原料之一,又可以影响叶片气孔的开闭。因此,水分的缺乏不仅会使植物光合速率下降,而且会导致气孔关闭限制 CO_2 气体的吸收。根的生长是植物响应水分胁迫中最灵敏的反应,缺水既可以降低养分在土壤向根表的迁移速率,也可以减弱根系的呼吸能力。因此水分在植物响应高 CO_2 浓度影响根系形态中扮演着重要作用。Luxmoore 等[37]发现,CO_2 浓度升高条件下有更多的 C 被转运到根系,从而促进菌根生长。菌根可以通过土壤中菌丝的增殖为植物提供更多的水分。

CO_2 浓度升高提高植物的水分利用率,更好的水分利用可能会提高植物抗旱能力,延迟衰老; 但能否诱导植物根系形态发生改变和补偿生物量损失目前还没有一致的结论。多数研究显示,升高 CO_2 和水分胁迫对根系生长有促进作用。CO_2 浓度升高和水胁迫下细根总长度、根生物量均增加[38]。植物受到水分胁迫时,根冠比的增加会更明显[24, 27]。然而也有少数研究指出,水分胁迫会抑制 CO_2 浓度升高对根系的促进作用。如 Owensbyet 等[39]草原生态系统试验结果显示,在多雨的年份,CO_2 升高条件下根的生物量比对照增加了 130%; 而在干旱的年份中比对照仅增加了 17%,说明水分缺乏会严重限制 CO_2 对根系生物量的影响。

2.3　温度变化

随着 CO_2 以及其他温室气体的排放增加,大气温度也在增加。在根系的生长过程中,温度升高可以使有机质矿化速率加快,根活性增加,从而使单位根长养分吸收率提高; 另一方面,由于根系对养分的吸收主要依赖于根系呼吸作用所提供的能量,而呼吸作用过程中一系列的酶促反应对温度又非常敏感,过高的温度会使根系中的酶发生钝化。由此可见,CO_2 浓度和温度同时升高对植物根系生长的影响较为复杂。低温会使植物呼吸作用加剧以提供更多的能量来抵御寒冷,会导致更多的干物质消耗。因此,理论上可以推测,在大气 CO_2 浓度升高条件下,适当提高温度会有利于植物生物量的积累。对此推测已在一些研究中得到证实,例如 Schäppi 和 Körner[40]在一个长期试验中发现,CO_2 浓度升高仅在温暖的季节能促进高山早熟禾(*Poa alpina* L.)的生物量增加; 侯颖等[41]报道在较高的环境温度下,升高 CO_2 处理使红桦细根生物量增加。然而,也有个别报道指出,CO_2 浓度和温度同时升高对根系生物量影响不显著,甚至没有影响。Pilumwong 等[42]通过一个长期试验发现,生长在昼夜温度为 25/15℃下的花生(*Arachis hypogaea*),CO_2 浓度升高使其主根长度增加了 44%; 而当昼夜温度都升高 10℃时,CO_2 浓度升高对主根的长度没有影响。同时他们还指出,CO_2 浓度升高和高温互作对根系周转没有影响。如果温度过高会使叶子失水严重,造成气孔关闭,使 CO_2 供应不足,再加上体内酶的钝化,必然导致光合速率急剧下降。因此,有关低温或高温胁迫下 CO_2 浓度升高对植物根系形态影响,CO_2 浓度升高和温度变化对根系的"正"、"负"效应是如何相互作用等问题均有待进一步研究证实。

3　CO_2 浓度升高引起根形态变化的作用机理

CO_2 浓度升高会改变植物根系形态,但高 CO_2 浓度是如何促进植物根系形态发生改变的? 近年来,有报道指出,在 CO_2 浓度升高条件下导致植物碳水化合物合成增加进而促进植物生长。Obrist 等[43]发现,CO_2 浓度提高可以显著增加淀粉、可溶性糖、非结构性碳水化合物总量,分别比对照增加了 25%、53%、40%; Vu 等[44]和 Teng 等[45]分别在桔树(*Citrus microcarpa* Bonge)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中也得出相似的结论。已有研究表明,碳水化合物可以直接作为代谢底物外或者生长调节物质影响细胞分裂而促进植物的生长[46]。由此推断,在高 CO_2 浓度下碳水化合物含量的增加在调控植物根系形态的变化,使侧根增加、根毛变长变密以及周转加快中有重要影响。Pritchard 和 Rogers[32]报道,CO_2 浓度升高会同时促进总根长和生物量以及根系组织中非结构性碳水化合物含量增加,那么进一步研究根系碳水化合物和根系形态变化之间的可能相关性也是有价值的。

随着大气 CO_2 浓度升高对植物根系影响研究的不断深入,相继研究表明,CO_2 浓度升高会诱导植物激素分泌增加[45, 47]。Li 等[48]发现,在高 CO_2 浓度下,无论兰花(*Cymbidium* spp)的展开叶还是气生根根尖中,除 ABA 差异不明显外,IAA、GA3 和 ZR 都存在大幅增加的现象; 其中 IAA 在叶片中增加了 16.8 倍,在根尖中也增加了 11.6 倍。大量的试验证明,生长素参与调控主根的伸长,侧根的发育及根毛的发生。如过量表达生长素的转基因植物诱导更多的侧根形成[49]; 相反,利用生长素极性运输抑制剂抑制地上部合成的生长素向根部的运输,会抑制侧根的形成[50]。最近,本课题组研究显示,CO_2 浓度升高可显著促进番茄根毛的形成和生长,而且与体内 IAA 含量提高以及乙烯释放增加密切相关[51]。可见,高 CO_2 浓度下植物根系形态的变化与 CO_2 浓度升高导致激素含量增加有关。

尽管以往的研究单独讨论糖类物质或植物单一激素含量的变化对植物根系生长的影响,但是这些物质通常存在复杂的相互作用,而且糖类物质,如蔗糖作为植物生长调节物质起作用时在方式上可能与激素相似[52]。因此,有关 CO_2 浓度升高条件下植物根系形态的变化究竟是由糖类物质或激素单独的调控作用引起的还是两者的互作影响了根系生长? 对

此,目前已有报道暗示在植物体内存在糖-激素的互作效应。Leon 等[53]指出,拟南芥葡萄糖不敏感突变体 *gin*1 被证明是 ABA 缺乏的突变体 *aba*2,葡萄糖缺乏时该突变体比野生型植物活性低。当给 ABA 缺乏突变体供给 ABA 时,其葡萄糖敏感性被恢复。实际上,高 CO_2 浓度下更多的碳水化合物的产生导致更高浓度的激素水平[45];而激素水平的提高也可以促进碳水化合物合成增加[54]。除此之外,植物体内各种不同的激素也表现出相互作用的效应来调节根系的发生。如 Abel 等[55]指出,番茄根系中 IAA 的含量显著促进了根系的生长,并且可能会通过激活 ACS 来刺激乙烯的生产,根系乙烯释放量的增加可以导致根毛数量增加[56]。

基于上述讨论,我们认为高 CO_2 浓度下植物根系形态的变化可能是由于这种以糖类物质和各种激素之间形成综合效应通过影响细胞分裂、伸长以及基因的表达等活动来影响根系的生长发育(图 1)。对此,目前已有很多研究证实,提高 CO_2浓度由于影响了顶端分裂组织细胞的膨胀,伸长和分裂而加速了植物的生长和发育[57-59]。而有关糖类物质和激素含量变化影响根系生长的机理,已有研究表明是

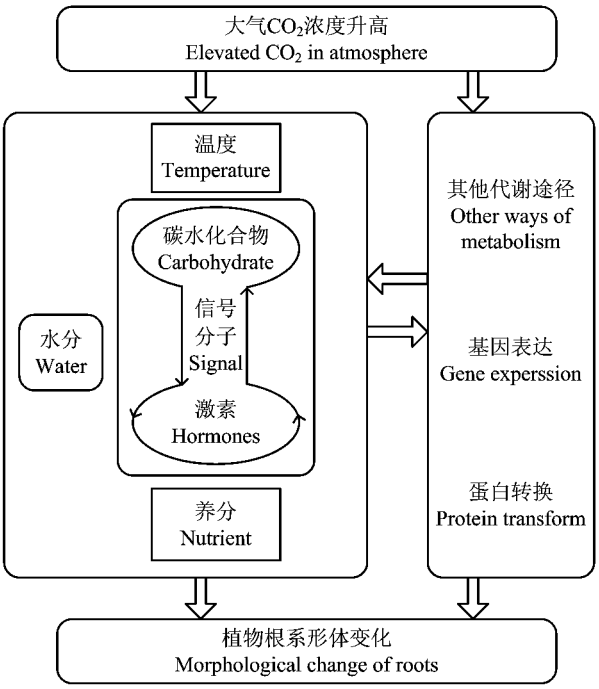

图 1 CO_2 浓度升高及其与外界因素互作对根系形态变化的可能作用机理

Fig. 1 The potential mechanism for elevated CO_2 and interaction with environment elements on morphological change of roots

通过基因或细胞水平上进行调控的。如碳水化合物可以直接作为代谢底物外或者生长调节物质影响细胞分裂[46]。Birnbaum 等[60]报道,在主根发育过程中,有些和 GA 和 JA 有关的基因表达增强;激素能影响植物细胞分化和伸长[61]。

目前这种相互作用的机制和调控机理尚不完全清楚。在植物的生长过程中,这种糖-激素的互作效应一定与影响根系生长的其他代谢途径以及遗传水平上的基因表达和蛋白转换存在着复杂的对话关系。对此,已有研究报道,养分、水分和温度可能通过参与碳水化合物、激素的代谢活动对根系形态变化起作用,如水势降低会导致植物组织对 ABA 的敏感性增加[62]。此外,已经证实植物体内信号分子参与许多代谢活动对植物生长发育有重要影响。如一氧化氮(NO)被认为是植物体内一种内源信号分子,参与植物生长发育的许多过程,并且调节生根过程中 NO 是 IAA 的下游信号分子[63]。Caba 等[64]在大豆中发现,如果营养液硝态氮含量超过 8 nmol 反而会引起 IAA 含量下降 70% 左右。说明 NO 在调控生长素含量的变化中也发挥作用。所以不能把糖类-激素响应或互作视为孤立的系统看待,而需要把这种互作的效应置于影响根系生长和发育的诸多因素和途径中综合考虑。

4 研究展望

根系发育是一个非常复杂的过程,受内外因素的调节。关于 CO_2 浓度升高影响根系形态结构变化的研究虽然已取得较大进展,但还存在一些问题。首先,由于根系生长在地下,影响因素较多,所以要搞清植物地下部对大气 CO_2 浓度升高的响应及相关的情况,不仅要考虑环境条件和养分状况等,而且不可忽视植物、土壤、环境条件以及人为管理等方面的综合性问题。其次,在自然生态系统水平上,大气 CO_2 浓度的升高必然伴随着其他生物和非生物因素的变化,而非单因素作用,随着时间的推移,大气 CO_2 浓度升高对植物根的影响和作用机制如何变化,仍是未知数。从目前的研究来看,CO_2 浓度升高及其与其他环境因素互作对根系生长表观形态变化还存在很大争议,所以有必要进行能研究 CO_2 浓度升高和外界环境因素的共同作用对根系生长影响的长期综合试验,阐明 CO_2 浓度升高和各种胁迫(这些胁迫包括各种矿物质元素的富集和缺乏,以及温度的升高和水分的缺乏等)共同作用下,根系形态结构和生理功能的变化。最后,要想深入了解未来

大气 CO_2 浓度升高对根系的影响,还需要从根生长发育的生理和分子生物学水平上着手,通过新技术,新思路寻找新的调控因子,借助相关突变体深入研究根形成过程中植物激素,蔗糖,NO 等受体、响应基因及其转录调控因子行为将有利于理解 CO_2 浓度升高影响根系形态变化的分子遗传机制。

参 考 文 献:

[1] Bolin B, Kheshgi H S. On strategies for reducing greenhouse gas emissions[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 2001, 98: 4850-4854.

[2] IPCC. The scientific basic[A]. Houghton J T, Ding Y, Griggs D *et al* (eds.). Climate change[M]. UK: Cambridge University Press, 2001.

[3] Rogers H H, Runion G B, Krupa S V. Plant responses to atmospheric CO_2 enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere [J]. Environ. Poll., 1994, 83: 155-189.

[4] Ainsworth E A, Long S P. 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[J]. New Phytol., 2005,165: 351-372.

[5] Sharkey T D, Berrnachi C J, Farquhar G D, Singsaas E L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves[J]. Plant, Cell Environ., 2007, 30: 1035-1040.

[6] 马永亮,王开运,孙卿,等.大气 CO_2 浓度升高对植物根系的影响[J]. 生态学杂志,2007,26(10): 1640-1645.
Ma Y L, Wang K Y, Sun Q *et al*. Effects of elevated atmospheric CO_2 on plant root system[J]. Chin. J. Ecol., 2007, 26(10): 1640-1645.

[7] Rogers H H, Peterson C M, Mccrimmon J N, Cure J D. Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide[J]. Plant, Cell Environ., 1992, 15: 749-752.

[8] Ferris R, Taylor G. Increased root growth in elevated CO_2: a biophysical analysis of root cell elongation[J]. J. Exp. Bot., 1994, 45(11): 1603-1612.

[9] Jongen M, Fay P, Jones M B. Effects of elevated carbon dioxide and arbuscular mycorrhizal infection on *Trifolium repens*[J]. New Phytol., 1996, 132(3): 413-423.

[10] Berntson G M, Bazzaz F A. Belowground positive and negative feed-backs on CO_2 growth enhancement[J]. Plant Soil, 1996, 187: 119-131.

[11] Castillo D D, Acock B, Reddy V R, Acock M C. Elongation and branching of roots on soybean plants in a carbon dioxide-enriched aerial environment[J]. Am. Soc. Agron., 1989, 81: 692-695.

[12] Crookshanks M, Taylor G. *Arabidopsis thaliana*: a model system to study the effects of elevated CO_2 on tree root growth[J]. J. Exp. Bot., 1996, 47(Supp): 39.

[13] 王义琴,张慧娟,杨奠安,等. 大气 CO_2 浓度倍增对植物幼苗根系生长影响的分形分析[J]. 科学通报,1998,43(16): 1736-1738.
Wang Y Q, Zhang H J, Yang D A *et al*. Effect of double concentration of atmospheric on root growth fractal analysis of plant seeding[J]. Chin. Sci. Bull., 1998, 43(16): 1736-1738.

[14] Janssens I A, Crook shanks M, Taylor G *et al*. Elevated atmospheric CO_2 increases fine root production, respiration, rhizosphere respiration and soil CO_2 efflux in Scots pine seedlings[J]. Glob. Chang. Biol., 1998, 4(8): 871-878.

[15] Fitter A H. Characteristics and functions of root systems[A]. Waisel Y, Eshel E, Kafkafi U (eds). Plant roots, the hidden half (2nd ed.)[M]. New York, USA: Dekker, 1996. 1-20.

[16] Acock B. Effects of CO_2 on photosynthesis, plant growth and other processes[A]. Iraball B A, Rosenberg N J, Allen L H Jr (eds). In impact of CO_2, Trace gases, and climate change on global agriculture, ASA special pub. No. 53[C]. Madison, Wisconsin: Am. Soc. Agron., 1990. 45-60.

[17] Jin C W, You G Y, He Y F *et al*. Iron deficiency-induced secretion of phenolics facilitates the reutilization of root apoplastic iron in red clover[J]. Plant Physiol., 2007, 144: 278-285.

[18] Pritchard S G, Mosjidis C, Peterson C M *et al*. Anatomical and morphological alterations in longleaf pine needles resulting from growth in elevated CO_2: interaction with soil resource availability [J]. Int. J. Plant Sci., 1998, 159(6): 1002-1009.

[19] Thomas S M, Whitehead D, Reid J B *et al*. Growth, loss and vertical distribution of Pinus radiata fine roots growing at ambient and elevated CO_2 concentration[J]. Glob. Chang. Biol., 1999, 5: 107-121.

[20] Noordwijk M V, Kurniatun H, Syekhfani M S, Flach E N. Peltophorum pterocarpa(DC.) back (Caesalpiniaceae), a tree with a root distribution suitable for alley cropping on acid soils in the humid tropics[A]. Persson H, McMichael B L (eds). Developments in agricultural and managed-forest ecology[M]. Elsevier, Amsterdam. 1991. 526-532.

[21] Vandermeer J, Noordwijk M V, Anderson J *et al*. Global change and multi-species agroecosystems: Concepts and issues. Agriculture[J]. Ecosyst. Environ., 1998, 67(1): 1-22.

[22] Eissenstat D M, Wells C E, Yanai R D *et al*. Building roots in a changing environment; Implications for root longevity[J]. New Phytol., 2000, 147: 33-42.

[23] Rogers H H, Runion G B, Prior S A, Torbert H A. Response of plants to elevated atmospheric CO_2: Root growth, mineral nutrition, and soil carbon[A]. Seemann J R, Luo Y, Mooney H A (eds). Carbon dioxide and environmental stress[M]. San Diego, CA, USA: Academic Press, 1996.

[24] Wullschleger S D, Post W M, King A W. On the potential for a CO_2 fertilization effect in forests-Estimates of the biotic growth factor based on 58 controlled-exposure studies[A]. G M Woodwell(ed). Biospheric feedbacks in the global climate system: will warming speed the warming? [M]. Oxford UK: Oxford University Press, 1994.

[25] Stulen I, Hertog J D. Root growth and functioning under atmospheric CO_2 enrichment[J]. Vegetation, 1993, 104/105: 99-115.

[26] Curtis P S, Balduman L M, Drake B G, Whigham D F. Elevated atmospheric CO_2 effects on belowground processes in C3 and C4 estuarine marsh communities[J]. Ecology, 1990, 71(5): 2001-2006.

[27] Gorissen A, Cotrufo M F. Decomposition of leaf and root tissue of three perennial grass species grown at two levels of atmospheric CO_2 and N supply[J]. Plant Soil, 2000, 224: 75-84.

[28] Bazzaz F A. The response of natural ecosystems to the rising global CO_2 levels[J]. Ann. Rev. Ecol. Systemat., 1990, 21: 167-196.

[29] Wong S C. Elevated atmospheric partial pressure of CO_2 and

plant growth. II. Non-structural carbohydrate content in cotton plants and its effect on growth parameters[J]. Photosyn. Res., 1990, 23: 171-180.

[30] Norby R J, Gunderson C A, Wullschleger S D *et al*. Productivity and compensatory responses of yellow-poplar trees in elevated CO_2[J]. Nature, 1992, 357: 322-324.

[31] Norby R J, O'Neill E G, Wullschleger S D *et al*. Growth enhancement of Quercus alba seedlings by CO_2 enrichment under field conditions[J]. Bull. Ecol. Soc. Am., 1993, 74: 375.

[32] Pritchard S G, Rogers H H. Research review: Spatial and temporal deployment of crop roots in CO_2-enriched environments[J]. New Phytol., 2000, 147(1): 55-71.

[33] Pregitzer K S. Tree root architecture-form and function[J]. New Phytol., 2008, 180 (3): 562-564.

[34] Pritchard S G, Rogers H H, Davis M A *et al*. The influence of elevated atmospheric CO_2 on fine root dynamics in an intact temperate forest[J]. Glob. Chang. Biol., 2001, 7: 829-837.

[35] 王月,章永松,方萍,等. 不同供磷状况下 CO_2 浓度升高对番茄根系生长及养分吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2007,13(5): 871-876.
Wang Y, Zhang Y S, Fang P *et al*. Effects of elevated CO_2 on the root growth and nutrient uptake in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants under different P application status[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2007, 13(5): 871-876.

[36] Agren G I, Ingestad T. Root: shoot ratio as a balance between nitrogen productivity and photosynthesis[J]. Plant, Cell Environ., 1987, 10(7): 579-586.

[37] Luxmoore R J. CO_2 and phytomass[J]. Biosci.,1981,31:626.

[38] Berntson G M, Woodward F I. The root system architecture and development of *Senecio vulgaris* in elevated carbon dioxide and drought[J]. Funct. Ecol., 1992, 6(3): 324-333.

[39] Owensby C E, Coyne P I, Ham J M *et al*. Biomass production in a tall grass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated CO_2[J]. Ecol. Appl., 1993, 3: 644-653.

[40] Schäppi B, Körner C. Growth responses of an alpine grassland to elevated CO_2[J]. Oecologia, 1996, 105: 43-52.

[41] 侯颖,王开运,张远彬,等. CO_2 浓度和温度升高对川西亚高山红桦幼苗根系结构的影响[J]. 北京林业大学学报,2008, 30(1): 29-33.
Hou Y, Wang K Y, Zhang Y B *et al*. Effects of elevated CO_2 concentration and temperature on root structure of sub alpine Betula albo-sinensis seedlings in western Sichuan, southwestern China[J]. J. Beijing Forest Univ., 2008, 30(1): 29-33.

[42] Pilumwong J, Senthong C, Srichuwong S, Ingram K T. Effects of temperature and elevated CO_2 on shoot and root growth of peanut (*Arachis hypogaea* L.) grown in controlled environment chambers[J]. Sci. Asia J., 2007, 33: 79-87.

[43] Obrist D, Arnone J A, Koèrner C. In situ effects of elevated atmospheric CO_2 on leaf freezing resistance and carbohydrates in native temperate grassland[J]. Ann. Bot., 2001, 87: 839-844.

[44] Vu J C V, Newman Y C, Allen L H Jr *et al*. Photosynthetic acclimation of young sweet orange trees to elevated growth CO_2 and temperature[J]. J. Plant Physiol., 2002, 159: 147-157.

[45] Teng N J, Wang J, Chen T *et al*. Elevated CO_2 induces physiological, biochemical and structural changes in leaves of *Arabidopsis thaliana*[J]. New Phytol., 2006, 172(1): 92-103.

[46] Francis D. The cell cycle in plant development[J]. New Phytol., 1992, 122: 1-20.

[47] Taiz L, Zeiger E. Plant physiology (2nd Ed)[M]. Sunderland: Sinauer Associates Inc., Publishers, Massachusetts, USA,2001.

[48] Li C R, Gan L J, Xia K *et al*. Responses of carboxyl ting enzymes, sucrose metabolizing enzymes and plant hormones in a tropical epiphytic CAM orchid to CO_2 enrichment[J]. Plant, Cell Environ., 2002, 25(3): 369-377.

[49] Hobbie L, Estelle M. The axr4 auxin-resistant mutants of *Arabidopsis thaliana* defines a gene important for root gravitropism and lateral root initiation[J]. Plant J., 1995, 7: 211-220.

[50] Ruegger M, Dewey E, Hobbie L *et al*. Reduced naphthylphthalamic acid binding in the tir3 mutant of *Arabidopsis* is associated with a reduction in polar auxin transport and diverse morphological defects[J]. Plant Cell, 1997, 9: 745-747.

[51] Wang Y, Du S T, Li L L *et al*. Effects of CO_2 elevation on root growth and its relationship with indole acetic acid and ethylene in tomato seedlings[J]. Pedosphere, 2009, 19(5): 570-576.

[52] Williams J H H, Winters A L, Farrar J F. Sucrose: a novel plant growth regulator[A]. Lambers H, van der Plas L H W (eds). The molecular, biochemical and physiological aspects of plant respiration[M]. The Hague: Academic, 1992, 463-469.

[53] Leon P, Sheen J. Sugar and hormone connections[J]. Trends Plant Sci., 2003, 8: 110-116.

[54] Moore B, Zhou L, Rolland F *et al*. Role of the *Arabidopsis* glucose sensor HXK1 in nutrient, light and hormonal signaling[J]. Science, 2003, 300: 332-336.

[55] Abel S, Ticconi C A and Delatorre C A. Phosphate sensing in higher plants[J]. Physiol. Plant., 2002, 115: 1-8.

[56] Michael G. The control of root hair formation: suggested mechanisms[J]. Plant Nutr. Soil Sci., 2001, 164: 111-119.

[57] Ferris R, Sabatti M and Miglietta F *et al*. Leaf area is stimulated in Populus by free air CO_2 enrichment through cell expansion and production[J]. Plant, Cell Environ., 2001, 24: 305-315.

[58] Taylor G, Tricker P J, Zhang F Z *et al*. Spatial and temporal effect of free-air CO_2 enrichment (POPFACE) on leaf growth, cell expansion, and cell production in a closed canopy of poplar [J]. Plant Physiol., 2003, 131: 177-185.

[59] Luomala E M, Laitinen K, Sutinen S *et al*. Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO_2 and temperature[J]. Plant, Cell Environ., 2005, 28: 733-749.

[60] Birnbaum K, Shasha D E, Wang J Y *et al*. A gene expression map of the *Arabidopsis* root[J]. Science, 2003, 302: 1956-1960.

[61] Cline M G. The role of hormones in apical dominance. New approaches to an old problem in plant development[J]. Physiol. Plant., 1994, 90(1): 230-237.

[62] Borel C, Audran C, Frey A *et al*. N *plumbaginifolia* zeaxanthin epoxidase transgenic lines have unaltered baseline ABA accumulations in roots and xylem sap, but contrasting sensitivities of ABA accumulation to water deficit[J]. J. Exp. Bot., 2001, 52: 427-434.

[63] Pagnussat G C, Lanteri M L, Lombardo M C, Lamattina L. Nitric oxide mediates the indole acetic acid induction activation of a mitogen-activated protein kinase cascade involved in adventitious root development[J]. Plant Physiol., 2004, 135: 279-286.

[64] Caba J M, Centeno M L, Fernandez B *et al*. Inoculation and nitrate alter phytohormone levels in soybean roots: differences between a supernodulating mutant and the wild type[J]. Planta, 2000, 211: 98-104.