

不同供磷状况下 CO₂ 浓度升高对番茄根系生长及养分吸收的影响

王月, 章永松*, 方萍, 林咸永, 都韶婷

(浙江大学环境资源学院, 教育部环境修复与生态健康重点实验室, 浙江杭州 310029)

摘要: 采用培养试验研究了磷缺乏与正常供磷条件下, CO₂ 浓度由 350 μL/L 升高至 800 μL/L 苗期番茄的生物量、根系特征和不同器官 N、P、K 养分含量的变化。结果表明, 无论缺磷与否, CO₂ 浓度升高均能显著增加番茄地上部及根系的干物质积累量, 提高根冠比。在磷缺乏条件下, CO₂ 浓度升高对番茄根系生长的促进主要表现为增加根系的体积和表面积; 而在磷正常供应条件下主要表现为同时增加根体积和分根数, 有利于形成强壮的根系。在两种供磷水平下, CO₂ 浓度升高对番茄各器官的 N、P、K 含量产生不同的稀释效应, 但 N、P、K 总积累量却随 CO₂ 浓度升高而显著增加; 而且 CO₂ 浓度与供 P 水平对番茄植株的 N、P、K 积累量具有极显著的正交互效应。

关键词: CO₂ 浓度升高; 供磷状况; 根系生长; 养分吸收; 番茄

中图分类号: S145.3; S641.2

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2007)05-0871-06

Effects of elevated CO₂ on the root growth and nutrient uptake in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants under different P application status

WANG Yue, ZHANG Yong-song*, FANG Ping, LIN Xian-yong, DU Shao-ting

(Ministry of Education Key Lab of Environmental Remediation and Ecosystem Health,

College of Natural Resources and Environmental Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract: The effects of CO₂ elevated from 350 μL/L to 800 μL/L on the biomass, root characteristics and nutrient uptake of tomato seedlings were studied by carrying out a hydroponics experiment with conditions of P deficiency and normal P supply. The results showed that elevated CO₂ significantly increased the dry matter accumulation of shoot and root, and root/shoot ratio of tomato seedlings no matter P was deficient or not. The effect of elevated CO₂ on promoting root growth was mainly indicated by increase of root volume and surface area under P deficient conditions while by increase of not only root volume and surface area but also root forks under normal P supply conditions, which was beneficial to form a strong root system. Under both conditions of P deficient and normal P supply, elevated CO₂ showed a diluting effect with different degrees on N, P and K contents in different organs of tomato plant. However, the total accumulation of N, P and K in tomato plant was markedly increased by elevated CO₂. Moreover, an obviously significant positive interaction between CO₂ concentrations and P supply on N, P and K accumulation in tomato plants was also observed.

Key words: elevated CO₂; P application status; root growth; nutrient uptake; tomato

因森林砍伐、化石燃料的燃烧等人为活动导致大量的碳进入大气, 促使大气中 CO₂ 浓度升高, 这种趋势还在继续。产业革命以前大气 CO₂ 浓度约为

270 μL/L, 目前已达到了 350 μL/L。若以这样的速度增加, 预计到 2050 年将会上升到 600 μL/L^[1]。由于 CO₂ 是植物进行光合作用的重要原料, 大气 CO₂ 浓

收稿日期: 2006-08-13

修改稿收到日期: 2006-11-30

基金项目: 浙江省自然科学基金重点项目(Z303465); 国家重点基础研究发展计划(2002CB410806); 教育部创新团队计划(IRT0536); 浙江省“三农五方”和 PPI/PPIC 项目资助。

作者简介: 王月(1977-), 女, 满族, 博士研究生, 主要从事植物营养生理方面的研究。Tel: 0571-86971147, E-mail: wangyue@china.com.cn

* 通讯作者 Tel: 0571-86971151, E-mail: yszhang@zju.edu.cn

度的升高势必影响植物的生理反应,影响植物地上与地下部分的有机物分配,影响土壤中根系和生物的活动,进而引起植物群落结构和功能的变化,这些影响越来越引起人们的关注。

有关大气 CO₂ 浓度升高对植物生长的影响研究已有不少报道,普遍认为提高 CO₂ 浓度会导致光合作用的增强,增加植物(包括根系)的生物量^[2-5]。Huber^[6-7]指出,碳向根系的分配显著影响了根冠比。Kimball 等^[8]综合以往众多试验结果表明,在高 CO₂ 浓度条件下植物地下部分的生物量相对增加量要高于地上部分。许多研究指出,作物生长在高浓度 CO₂ 条件下,其根系结构和功能往往会发生很大的改变^[9-10]。Crookshanks 等^[11]研究表明,CO₂ 浓度增加使树木根系数目和根总长度增加,促进植株根系的生长效果显著。采用碳同位素技术研究表明,在高浓度 CO₂ 条件下,增加了根际的呼吸和根系的生物量^[12]。众所周知,植物根系形态结构的变化对养分吸收会带来明显影响,尤其是对磷吸收的影响更为显著。因此,本试验试图通过研究在不同供磷条件下 CO₂ 浓度升高对番茄干物质积累、根/冠比、根系形态和养分吸收的影响,以进一步揭示大气 CO₂ 浓度升高对植物养分吸收的影响以及增施 CO₂ 促进植物生长的机理。

1 材料与方法

1.1 试验方法

供试作物番茄,品种为合作 903。番茄种子经催芽后播于石英砂中,长出 2 片真叶时移栽到装有 1.1 L 1/2 浓度 Hoagland 营养液的培养盆中,每盆 4 株,培养 7 d 后分别进行 2 个供磷水平与 2 种 CO₂ 浓度处理,共 4 个处理组合,各重复 3 次。每 3 d 换营养液一次。每天光照 14 h,昼/夜温度控制在 25℃/18℃。处理 16 d 后,测定根系参数,并分别收获根、茎、叶,烘干后测定干物质和养分含量。

磷水平设磷缺乏(-P)和正常磷(+P) 2 个水平。正常磷营养液配方: 4 mmol/L Ca(NO₃)₂·4H₂O、6 mmol/L KNO₃、2 mmol/L NH₄H₂PO₄、2 mmol/L MgSO₄·7H₂O; 微量元素的组成同 Arnon 营养液。缺磷营养液,除用 1 mmol/L (NH₄)₂SO₄ 代替 NH₄H₂PO₄ 外,其余同正常磷营养液。

CO₂ 浓度设 350 和 800 μL/L 2 个水平,在用有机玻璃制作的培养装置(长×宽×高=47.5 cm×47.5 cm×80.5 cm)中进行,根据碳酸氢钠溶液平衡

扩散原理控制培养装置内的 CO₂ 浓度。具体方法:将 300 mL 浓度分别为 0.167 和 0.667 mol/L (经多次试验得出)的碳酸氢钠溶液用 pH 4.98 的磷酸缓冲液调至 pH 7.0,然后放入装置中,每天更换碳酸氢钠溶液 1 次,从上午 8 点至下午 4 点处理 8h。经 CO₂ 分析仪(JXC-3820S)测试,证明该方法可使装置中 CO₂ 浓度稳定在 350±30 和 800±30 μL/L。

1.2 分析测试项目与方法

植株地上部和根系全 N、P、K 含量的测定用 H₂SO₄-H₂O₂ 湿灰化法消煮后,全 N 用靛酚兰比色法,全 P 用钼锑抗比色法,全 K 用 FP 640 火焰光度计测定。植株根系形态指标采用 Scanner STD 根系扫描仪测定。

采用 DPS 软件的“完全随机设计—两因素用重复试验统计分析”工具进行数据处理^[13]。

2 结果与分析

2.1 不同供磷水平下 CO₂ 浓度升高对番茄生物量的影响

无论在缺磷还是正常供磷条件下,CO₂ 浓度升高均可极显著地增加番茄地上部和根系的干物质积累量,其中 P 缺乏时地上部和根系干物质积累量分别增加了 63.0% 和 85.9%; 而正常供 P 时,则分别增加了 126.8% 和 195.5% (表 1)。表 1 还看出,无论是缺磷还是正常供磷处理,CO₂ 浓度升高对增加根系干物质积累量的作用均明显大于地上部,使根冠比显著提高,分别比对照增加了 14.5% 和 30.4%。可见,CO₂ 浓度升高不仅促进了植物的光合作用,增加干物质积累量,而且有更多的光合同化产物向地下部转移,增大了根系量,为促进植物对养分的吸收奠定了基础。此外,统计分析结果还表明,CO₂ 浓度升高对番茄干物重的各项简单效应与供磷水平之间存在交互效应,均达到 1% 显著水平,说明 C、P 供应存在着相互促进作用。

2.2 不同供磷水平下 CO₂ 浓度升高对番茄根系特征的影响

采用根系扫描仪 Scanner STD 测得各处理的番茄根系 6 个形态特征。从图 1 中可以发现,无论在磷缺乏或正常供磷条件下,与对照 CO₂ 浓度相比,CO₂ 浓度升高使番茄根体积、根表面积、根直径、根系总长以及分根数和根尖数显著增加,差异均达 1% 显著性水平。其中根体积的增加最为突出,在 P 缺乏时增加 144.4%,正常供 P 时增加 77.7% (图

1A); 在 P 缺乏及正常供 P 时,根表面积分别增加 79.5% 和 46.6% (图 1B), 根系平均直径分别增加 36.1% 和 21.2% (图 1C), 根系总长分别增加 31.9%

和 21.0% (图 1D), 根系的分根数分别增加 43.8% 和 81.6% (图 1E), 根尖数分别增加 29.8% 和 113.2% (图 1F)。

表 1 CO₂ 浓度对番茄植株地上部和地下部干物质积累的影响

Table 1 Effect of CO₂ concentration on biomass of shoot and root of tomato plants

供磷状况 Status of P application	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration (μL/L)	地上部干重 Shoot biomass (g/plant)	根干重 Root biomass (g/plant)	根冠比 Root/Shoot ratio	根冠比增加率 (%) Increasing rate of root/shoot
- P	350	0.100 dD	0.026 cC	0.262 bA	—
- P	800	0.163 cC	0.049 bB	0.300 aA	14.5
+ P	350	0.220 bB	0.028 cC	0.125 dB	—
+ P	800	0.499 aA	0.081 aA	0.163 cB	30.4

注: 不同大小写字母分别表示差异达到 1% 和 5% 显著水平, 下同

Note: Different capital or small letters mean significant at 1% or 5% level, respectively. The same symbol was used for table 2.

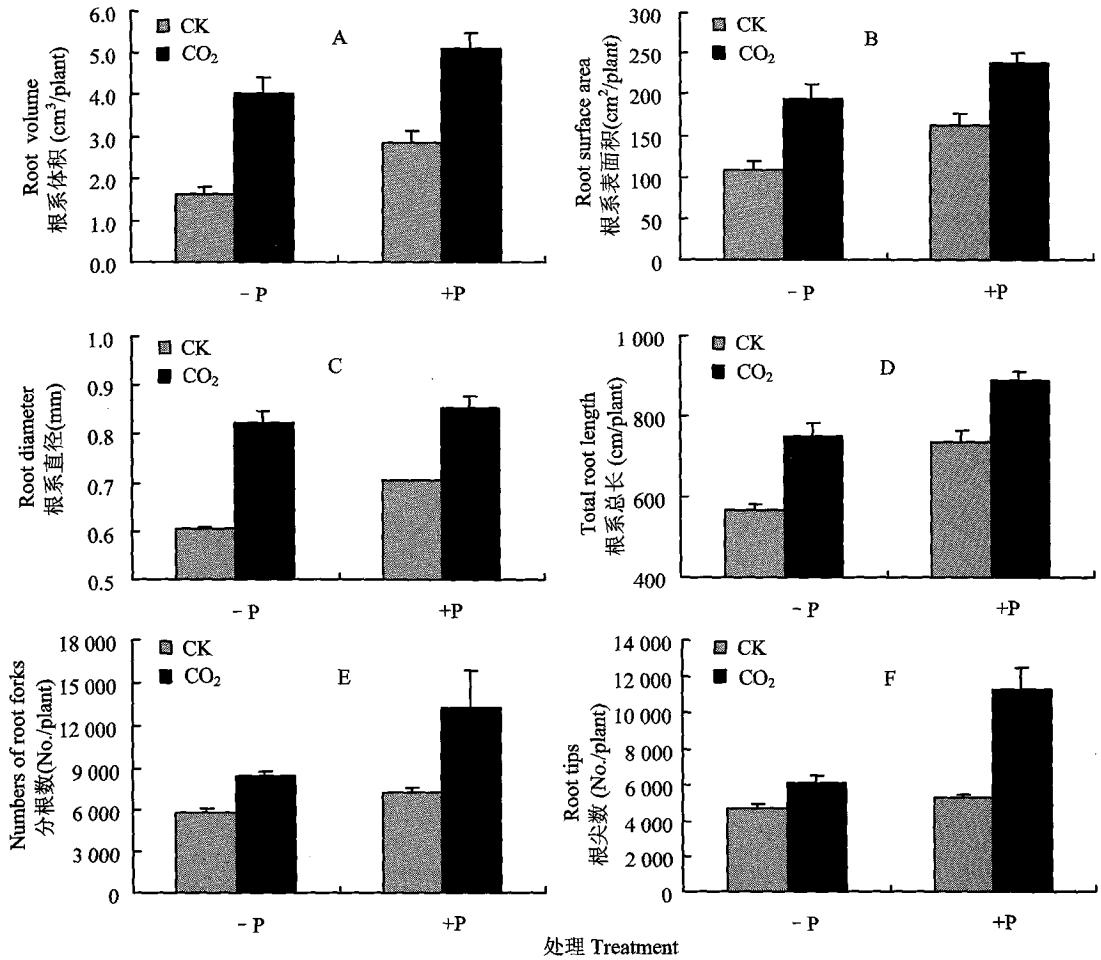


图 1 CO₂ 浓度升高对番茄根系生长的影响

Fig.1 Effect of elevated CO₂ on root growth in tomato plant

2.3 CO₂ 浓度升高对番茄吸收养分的影响

不同处理的番茄根、茎、叶 N、P、K 含量结果如表 2 所示。求得各供磷水平下 CO₂ 浓度升高对某养

分含量的简单效应(表 3), 即同一供磷水平下高、低 CO₂ 浓度时的养分含量之差和供磷水平与 CO₂ 浓度对某养分含量的交互效应, 即为该养分在两个供磷

表 2 CO₂ 浓度升高对番茄各部位 N、P、K 含量的影响

Table 2 Effect of elevated CO₂ on the contents of N, P and K in tomato plant

供磷状况 Status of P application	CO ₂ 浓度 CO ₂ concen. (μL/L)	N 含量 N cont. (mg/g)			P 含量 P cont. (mg/g)			K 含量 K cont. (mg/g)		
		根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
- P	350	33.7 ab	24.2 a	50.9 a	1.26 b	1.33 c	1.99 c	23.0	38.9 b	18.0 a
- P	800	33.5 ab	23.1 ab	43.4 b	1.45 b	1.11 c	1.52 d	21.6	34.2 c	12.1 c
+ P	350	36.3 a	23.1 ab	50.0 a	4.05 a	7.13 a	8.15 a	25.8	39.4 a	15.3 b
+ P	800	32.0 b	22.1 b	44.2 b	4.37 a	4.91 b	6.47 b	20.2	32.7 d	10.9 d

表 3 CO₂ 浓度升高对番茄不同器官 N、P、K 含量的简单效应及与供磷水平的交互效应

Table 3 Effects of elevated CO₂ on N, P and K content in different organs of tomato and its interaction with P supply

供 P 水平 P application status	N			P			K		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
- P	-0.26	-1.05	-7.55**	0.15	-0.21	-0.47**	-1.26**	-4.66**	-5.90**
+ P	-4.33**	-0.96	-5.83**	0.32	-2.22**	-1.68**	-5.65**	-6.70**	-4.43**
交互效应 Interaction	-2.04	0.046	0.86	0.09	-1.00**	-0.61**	-2.20**	-1.02**	0.73**

注(Note): ** 表示该效应达 1% 显著性水平。* * Mean significant at 1% level.

水平下的简单效应的变化量。

由表 2、表 3 可见, CO₂ 浓度升高对 P 缺乏番茄根系 N 含量无显著影响, 但是正常供 P 番茄根系 N 含量显著降低; 无论供 P 正常与否, CO₂ 浓度升高对番茄茎的 N 含量无显著影响, 但叶片 N 含量显著降低; CO₂ 浓度与供磷水平对番茄根、茎、叶 N 含量的交互效应均不显著。两种供磷水平下, CO₂ 浓度升高对番茄根系 P 含量的影响均不显著; 而正常供 P 时 CO₂ 浓度升高使番茄茎 P 含量显著降低; 无论正常供 P 与否, CO₂ 浓度升高使番茄叶片的 P 含量显著降低; CO₂ 浓度与供磷水平对番茄茎、叶 P 含量具有显著的交互效应。两种供磷水平下 CO₂ 浓度升高显著降低了番茄根、茎、叶的 K 含量。显然, 在

根、茎、叶三种器官中, CO₂ 浓度升高对叶片养分含量的稀释效应最为突出; 就 N、P、K 三种养分而言, CO₂ 浓度升高对 K 的稀释效应更为普遍; 除了 CO₂ 浓度升高对番茄叶片 K 含量的稀释效应随 P 供应水平提高而显著减小外, CO₂ 浓度升高对番茄茎、叶 P 含量和根、茎 K 含量的稀释效应随 P 供应的提高而强化。

尽管 CO₂ 浓度升高对番茄根、茎、叶 N、P、K 含量具有显著的稀释效应, 但植物的 N、P、K 总积累量却随 CO₂ 浓度升高而显著增加, 而且随着 CO₂ 浓度与 P 水平的提高对番茄植物总 N、P、K 积累具有极显著的正交互效应(表 4)。

表 4 CO₂ 浓度升高对番茄 N、P、K 积累量的简单效应及与供磷水平的交互效应

Table 4 Effects of elevated CO₂ on N, P and K accumulation in tomato and its interaction with P supply

供 P 水平 P application status	养分积累量(mg/plant) Nutrient accum.	CO ₂ (μL/L)		CO ₂ 效应 CO ₂ effect	交互效应 Interaction
		350	800		
- P	N	2.88	4.96	2.08*	1.45*
+ P		3.02	8.00	4.98**	
- P	P	0.12	0.20	0.08	0.33**
+ P		0.54	1.27	0.73**	
- P	K	2.10	3.33	1.23**	0.87**
+ P		2.22	5.18	2.96**	

注(Note): * 和 ** 分别表示该效应达 5% 和 1% 显著性水平。* and ** mean significant at 5% and 1% level, respectively.

3 讨论

根冠比(R/S)可以用来表征光合产物在植株体内的分配特征,也是衡量植物营养丰缺的一个敏感参数。一般而言,植物生长在高浓度 CO₂ 条件下会分配更多比例的同化物到地下部,从而导致根冠比或者根与整株植物生物量的比值增加^[14]。在本试验中发现,无论 P 缺乏还是正常供 P,提高大气 CO₂ 浓度都显著增加了番茄植株地上部及根系的干物质积累量,并且对根系的促进作用大于地上部分,显著增加了番茄的根冠比,尤其是正常供 P 时,效果更加明显。然而,有研究表明,CO₂ 升高对植物根冠比的影响因植物种类不同表现出不同的响应,如同样生长在山区的 3 种植物,CO₂ 浓度从 340 μL/L 提高到 680 μL/L 显著增加了羊茅的根冠比,而毛状剪股颖和高山早熟禾的根冠比基本没有改变^[15-17]。由此看来,CO₂ 升高对植物根冠比的影响还是复杂的,因植物种类和其它环境条件的不同,有可能产生不同的响应。

King 等^[18]研究表明,在高浓度 CO₂ 条件下,增加了火炬松的根系直径、根长、根系表面积,当温度升高时这种作用更加显著。林伟宏等^[19]研究认为,CO₂ 浓度升高促进了小麦幼苗根系分枝,促进了根系生长。本试验中,2 种供磷水平下,CO₂ 浓度的升高对番茄根系生长均表现出了显著的促进作用,其中根体积、根表面积、根直径、根系总长以及分根数和根尖数均随 CO₂ 浓度的升高而显著增加,尤以根体积的增加最为突出;而且,CO₂ 浓度与供磷水平对根系平均直径、分根数和根尖数具有极显著的正交互效应。显然,提高 CO₂ 浓度对植物根系生长的促进作用具有重要意义。可使根系在土壤中分布的空间增大,增加了根系与土壤的接触面积,有利于对土壤中难移动养分特别是 P 的吸收,也能够增加植物对深层土壤中养分的吸收。

在磷缺乏条件下 CO₂ 浓度升高对根体积、根表面积、根直径、根系总长 4 个根系形态特征指标的提高作用明显高于正常供磷处理(图 1)。然而,CO₂ 浓度升高对分根数和根尖数的增加作用则在正常供磷条件下比缺磷条件下大得多。产生这一现象的原因很可能与植物对磷供应的适应性反应有关。在磷缺乏条件下,根系的根尖分生组织形成会受到抑制,从而导致植物有可能将 CO₂ 浓度升高所增加的同化物主要用于根系的伸长和加粗,以增加吸磷的表面积。而在正常供磷条件下,CO₂ 浓度升高所增加的同化

物将同时用于根系的伸长、加粗和分根的形成。另外,本试验还可看出,在磷缺乏和正常供应条件下,CO₂ 浓度的升高增加的根干重分别为 85.9% 和 195.5%,后者比前者高出 1 倍多(表 1)。然而,CO₂ 浓度的升高增加的根体积在 P 缺乏时高达 144.4%,正常供 P 时则只有 77.7%(图 1A),前者的增加比率几乎是后者的 2 倍。根干重的增加与根体积的增加似乎存在矛盾,这很可能与在磷缺乏条件下 CO₂ 浓度升高所增加的同化物主要用于根细胞的伸长有关,即形成所谓的“空心根”。此外,在磷缺乏条件下往往会引发根系产生更多的分泌物,也会导致根干物质积累的降低。这也从另一侧面再次反映了植物对磷缺乏的一种适应性反应。因此,在磷缺乏条件下 CO₂ 浓度的升高对番茄根系生长的促进主要表现为增加根系的体积和表面积,以提高对磷的吸收能力;而在磷正常供应条件下 CO₂ 浓度的升高对番茄根系生长的促进主要表现为同时增加根体积和分根数,有利于形成强壮的根系。

本试验发现,无论是 P 缺乏还是正常供应条件下,对番茄叶片的 N、P、K 含量、对根和茎的 K 含量具有显著的稀释效应;在正常供 P 条件下,高 CO₂ 浓度对根含 N 量、茎的含 P 量也有明显的稀释效应。关于高浓度 CO₂ 条件下,对植物体中矿质养分含量的降低有不同的解释,可能是由于非结构碳水化合物的积累,对养分含量产生了稀释效应^[20];或者是养分的使用效率提高所致^[5];也可能是在高浓度 CO₂ 条件下,单位叶片面积的气孔传导率降低,蒸腾作用下降,所以减少了可移动的养分通过蒸腾流进入植物体内的数量。

参 考 文 献:

- [1] Strain B R. Direct effects of increasing atmospheric CO₂ on plants and ecosystems[J]. Trends Ecol. Evol., 1987, 2: 18-21.
- [2] Ceulemans R, Mousseau M. Effect of elevated atmospheric CO₂ on woody plant[J]. New Phytol., 1994, 127: 425-446.
- [3] Norby R J. Issues and perspectives for investigating root responses to elevated atmospheric carbon dioxide[J]. Plant Soil, 1994, 165: 9-20.
- [4] Taylor G, Ranasinghe S, Bosac C *et al.* Elevated CO₂ and plant growth: Cellular mechanisms and responses of whole plants[J]. J. Exper. Bot., 1994, 45: 1761-1774.
- [5] Rogers H H, Runion G B, Prior S A *et al.* Response of plants to elevated atmospheric CO₂: Root growth mineral nutrition, and soil carbon [A]. Luo Y, Mooney H A (eds). Carbon dioxide and environmental stress[C]. New York, USA: Academic Press, 1999. 215-244.
- [6] Huber S C. Relation between photosynthetic starch formation and dry-

- weight partition between the shoot and root[J]. *Can. J. Bot.*, 1983, 61: 2709-2716.
- [7] Huber S C, Huber J L. Role of sucrose-phosphate synthase in sucrose metabolism in leaves[J]. *Plant Physiol.*, 1992, 99: 1275-1278.
- [8] Kimball B A, 朱建国, 程磊, 等. 开放系统中农作物对空气 CO₂ 浓度增加的响应[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1323-1338. Kimball B A, Zhu J G, Cheng L. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2002, 13(10): 1275-1338.
- [9] Berntson G M, Woodward F I. The root system architecture and development of *Senecio vulgaris* in elevated CO₂ and drought[J]. *Funct. Ecol.*, 1992, 6: 324-333.
- [10] Ferris R, Taylor G. Increased root growth in elevated CO₂: A biophysical analysis of root cell elongation[J]. *J. Exper. Bot.*, 1994, 45: 1603-1612.
- [11] Crookshanks M, Taylor G, Broadmeadow M. Elevated CO₂ and tree root growth: Contrasting responses in *fraxinus excelsior*, *quercus petraea* and *pinus sylvestris*[J]. *New Phytol.*, 1998, 138: 241-250.
- [12] Cheng W X, Johnson D W. Elevated CO₂, rhizosphere processes, and soil organic matter decomposition[J]. *Plant Soil*, 1998, 202: 167-174.
- [13] 唐启义, 冯光明. 实用统计分析及 DPS 数据处理系统[M]. 北京: 科学出版社, 2002. 62-65. Tang Q Y, Feng M G. Application statistic analysis and data processing system[M]. Beijing: Science Press, 2002. 62-65.
- [14] Pritchard S G, Rogers H H. Research review: Spatial and temporal deployment of crop roots in CO₂ enriched environments[J]. *New Phytol.*, 2000, 147: 55-77.
- [15] Baxter R, Ashenden T W, Sparks T H *et al.* Effects of elevated carbon dioxide on three montane grass species: I. Growth and dry matter partitioning[J]. *J. Exper. Bot.*, 1994, 45: 305-315.
- [16] Baxter R, Grantley M, Ashenden T W *et al.* Effect of elevated carbon dioxide and nutrient status on growth, dry matter partitioning and nutrient content of *Poa alpina* var. *vivipara* L.[J]. *J. Exper. Bot.*, 1997, 48: 1477-1486.
- [17] Geiger M, Haake V, Ludewig F *et al.* Influence of nitrate and ammonium supply on the response of photosynthesis, carbon and nitrogen metabolism and growth to elevated carbon dioxide in tobacco[J]. *Plant, Cell Environ.*, 1999, 22: 1177-1200.
- [18] King J S, Thomas R B, Strain B R. Morphology and tissue quality of seedling root systems of *Pinus taeda* and *Pinus ponderosa* as affected by varying CO₂, temperature and nitrogen[J]. *Plant Soil*, 1997, 195: 107-119.
- [19] 林伟宏, 张福锁, 白克智. 大气 CO₂ 浓度升高对植物根际微生物生态系统的影响[J]. *科学通报*, 1999, 44(16): 1690-1696. Lin W H, Zhang F S, Bai G Z. Effect of atmospheric CO₂ concentration enrichment on microecology in rhizosphere[J]. *Chin. Sci. Bull.*, 1999, 44(16): 1690-1696.
- [20] Kuehny J S, Peet M M, Nelson P V *et al.* Nutrient dilution by starch in CO₂-enriched *Chrysanthemum*[J]. *J. Exper. Bot.* 1991, 239: 711-716.