

胡智勇,陈孝杨,陈敏,等. 土壤与大气温度及 CO₂ 浓度变化对根系呼吸影响研究进展[J]. 江苏农业科学,2018,46(11):1-5.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.11.001

土壤与大气温度及 CO₂ 浓度变化对根系呼吸影响研究进展

胡智勇,陈孝杨,陈敏,刘本乐,邢雅珍,张凌霄

(安徽理工大学地球与环境学院,安徽淮南 232001)

摘要:植物根系呼吸是陆地生态系统土壤碳收支及生物圈碳平衡的一个重要依据,准确把握根系呼吸的影响因素及其作用具有非常重要的意义。目前已有许多专家和学者对此进行了不同层次的研究和探讨,并对根系呼吸的研究意义和重要性进行了客观评价。主要综述不同时空区域下根系呼吸对温度、CO₂ 浓度变化的响应特征,讨论各植物类型根系呼吸在不同季节和不同影响因子下的变化趋势,同时指出根系呼吸速率变化的不确定性,重点分析根系呼吸对温度、CO₂ 浓度变化等的响应机制。在此基础上进行阐述和概括,并对根系呼吸相关内容和发展趋势进行展望。

关键词:根系呼吸;土壤温度;大气温度;CO₂ 浓度;响应特征;响应机制

中图分类号: Q945.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)11-0001-04

随着全球气候变暖已成为公众和科学团体研究的焦点,CO₂ 作为一种重要的温室气体已被密切关注^[1]。土壤是一个巨大的碳库,目前每年释放的 CO₂ 通量为(98 ± 12) Pg(以 C 计),是大气中 CO₂ 的主要来源^[2-4]。根系呼吸作为土壤呼吸的重要组成部分^[5],在适宜环境下对土壤呼吸的贡献率甚至高达 90%。因此,对根系呼吸的研究和探讨具有极其重要的意义。

国内外根系呼吸的主要测定方法有挖壕沟法^[6]、树干环剥法^[7]、同位素标记法^[8]、聚氯乙烯(polyvinyl chloride,简称 PVC)管气室法^[9]以及根切除和根生物量回归法^[10]等,由于测量时间、试验方法、测量仪器或环境影响因子的差异,研究结果也不尽相同。目前,对世界范围内各种陆地植物群落的研究表明,根系呼吸的研究对象主要涉及森林、湿地、草地、农田等多种生态系统,由于各生态系统环境因子的不同,其呼吸速率对土壤呼吸速率的贡献比例变化明显,一般在 30% ~ 70% 之间,甚至在 10% ~ 90% 之间^[11]。

根系的呼吸作用受多种生物及非生物环境因子的影响,如温度^[12]、湿度^[13]、土壤氮含量^[14]、根系形态与活性^[15]以及 CO₂ 浓度^[16]等。大气 CO₂ 浓度的增加导致全球变暖现象日益显著,对根系呼吸的影响不容小觑,目前 CO₂ 浓度、温度的变化对根系呼吸的影响已逐渐成为专家学者们的研究焦点^[17]。对此,本文主要综述国内外关于此领域的研究历史和现状,总结土壤与大气 CO₂ 浓度及温度变化对根系呼吸的影响及其机制,旨在为进一步研究根系呼吸提供理论参考。

1 根系呼吸

迄今为止,植物根系呼吸尚没有明确定义,广义的根系呼吸包括纯根系呼吸和根际微生物呼吸。姜艳认为,植物根系呼吸是通过呼吸作用将光合作用产物氧化分解,释放出能量和 CO₂ 的过程,包括活根的呼吸,共生菌、根真菌和与之相关的有机体的呼吸,以及根际分解者利用根的分分泌物和根系死亡组织而进行的呼吸,其机理属自养呼吸^[18]。而 Nakamura 等认为,植物根呼吸分为植物生长呼吸和维持呼吸 2 个部分,其中生长呼吸是指植物在生长发育过程中的呼吸作用,主要由组织 O₂ 含量及光合作用等因素决定;而维持呼吸是指维持植物组织进行新陈代谢活性的呼吸作用,包括物质运输、蛋白质的合成与利用、离子吸收、水分蒸腾等^[19]。

关于植物根呼吸的研究已有近百年历史,研究区域涉及热带、亚热带、温带、亚寒带等多种区域,且随着研究区域和环境的改变,根系呼吸情况也各不相同。1924 年,Lundega 首次研究在沙地上生长的植物发现,由根系产生的 CO₂ 通量几乎 50% 来自附着在根部的微生物呼吸^[20]。1967 年,Wiant 在研究森林凋落物分解过程中,首次提及根系呼吸的概念^[21]。到 20 世纪 80 年代,世界各地相继进行了这方面的研究。

随着全球变暖问题日益突出,明确了解大气 CO₂ 的源和汇对研究全球气候变化至关重要^[10],植物根系呼吸是全球碳循环的重要组成部分,对其进行研究已成为当前的研究热点。21 世纪以来,国内外学者在根形态方面开展了大量研究,发现其对根系呼吸有显著影响,随着根级的上升,根直径逐渐增大,组织含氮量、横截面面积以及呼吸速率都逐渐减小^[22-24];此外,根系呼吸速率随着植物根冠比的增大亦呈减小趋势,但随氮含量的增加呈增大趋势^[25]。为验证这一现象,加拿大学者 Hawthorne 等通过对哥伦比亚贝尔河营的森林土壤根系呼吸进行研究发现,在外加氮肥条件下根系呼吸有所提升^[26];与此同时,意大利学者 Sorrenti 等在类似环境和土壤类型下,做了相同的试验,且得到了一致的结果^[27];然而添加氮只能

收稿日期:2017-10-11

基金项目:国家自然科学基金(编号:41572333,51274013);安徽理工大学研究生创新基金(编号:2017CX2059,2017CX2004)。

作者简介:胡智勇(1994—),男,安徽霍邱人,硕士研究生,主要从事矿山生态环境修复研究。E-mail:1115671775@qq.com。

通信作者:陈孝杨,博士,教授,主要从事矿山生态环境修复与土地复垦研究。E-mail:chenxy@aust.edu.cn。

在一定范围内达到这种效果, Ceccon 等发现, 当添加氮含量超过一定浓度后, 根系呼吸呈现下降趋势^[28]。过量的氮元素会抑制植物根系对磷(P)、钾(K)元素的吸收, 从而降低根系呼吸通量。2000—2010年, 北京大学生态学系首次大规模探究了我国森林根系呼吸在大气温度梯度下的变化^[29], 对我国根系呼吸的深入研究起到了很大的指导作用。在此期间, 关于植物根系呼吸各方面的研究层出不穷, 学者们对根系呼吸的认识也不断变多。

2 温度变化对根系呼吸的影响

2.1 土壤温度变化对根系呼吸的影响

土壤温度是影响根系呼吸作用的主要驱动因素, 通过参与植物根系和根际微生物的生理过程直接影响根系呼吸, 但对根系呼吸速率的影响仍然是一个不确定的核心问题^[30]。

在一定条件下, 随着土壤温度的升高, 根呼吸速率呈先增大后减小趋势。不同类型植物对土壤温度变化的响应趋势也有很大区别, Jarvi 等在探究糖枫根系呼吸作用的过程中发现, 当土壤温度为 18℃时, 根系 CO₂ 释放量达到峰值, 当土壤温度超过 18℃时, 土壤含水量下降, 进而导致根系呼吸速率下降^[13]; Thurgood 等研究表明, 当含铬土壤温度为 24℃时, 根系呼吸速率最大, 当温度继续上升至 30~36℃时, 根系呼吸速率略有下降^[30]。而 Rachmilevitch 等对龙胆和黑麦草等 2 种禾本目类植物进行分析后得出, 当土壤温度为 17~37℃时, 根系呼吸速率随温度的升高一直处于上升趋势, 并未出现先增大后减少的现象^[31]。也有研究表明, 土壤温度变化对根系呼吸并无影响, Zhao 等发现, 在霜冻前, 根系呼吸与土壤温度变化趋势高度一致; 而霜冻后, 尽管表土温度变化显著, 但根系呼吸一直保持恒定水平^[32]。西班牙学者 Escalona 等得出相同结论, 在水分适宜时, 提升土壤温度对根系呼吸几乎无影响^[33]。此外, 土壤温度还可以通过土壤水分与氧气的运输间接影响植物根系呼吸; 不同土壤质地的土壤温度、热容量和导热性不同, 这会影响到土壤温度的传递, 从而对根系呼吸起部分决定作用。

目前, 为便于研究根系呼吸速率与土壤温度变化的相互作用, 国际上用 Q_{10} ^[34] 来表示根系呼吸对土壤温度变化的响应, 即表示土壤温度每升高 10℃时根系呼吸速率增加的倍数, Q_{10} 值主要受植被类型以及各种环境因子等综合作用影响。经过长时间对根系呼吸速率与土壤温度之间关系的研究和探索, 学者们通常用幂指数函数 $R_t = ae^{bT}$ (式中: R_t 表示根系呼吸速率; a 、 b 表示模型待定参数, T 表示土壤温度)^[35] 来表示土壤温度变化对根系呼吸影响的关系模型。

2.2 大气温度变化对根系呼吸的影响

大气温度是植物生长发育的关键影响因子, 气温高低直接决定植物的生长快慢, 气温升高其生长速率加快, 气温降低其生长速率有所减缓^[36], 植物的生长速度也将直接造成根系呼吸速率的不同。气体温度变化不同于土壤温度, 它具有强烈的季节变化与日变化特征, 根系呼吸随着气温变化表现出相应的响应趋势^[37]。研究表明, 根系呼吸日 CO₂ 释放速率峰值出现在 12:00—14:00, 最低值在 08:00 左右; 月平均 CO₂ 释放量最大值一般出现在 7—9 月 (夏季), 最小值出现在 12 月到次年 3 月 (冬季), 此后根系呼吸速率一直呈现上升趋势

直至达到最大值, 与气温变化趋势大体一致^[1,10,32]。目前, 由于人类活动的影响, 部分地区冬季温度升高, 这会加强植物维持呼吸速率, 导致植物碳储量耗尽, 从而会减少下一年春季新根生长能力和植物的生产力, 抵消温暖的春季给植物带来的积极影响, 造成根系呼吸释放量最低值出现时间有所延迟^[38]。相关研究显示, 根系呼吸速率随气温变化呈双峰模式。Li 等通过分析我国 5 种森林类型对气温变化的响应模型发现, 随着温度的上升, 根系呼吸速率呈先增大后减小再增大的趋势, 其最低值出现在气温为 9℃或 10℃时^[29]。但 Wang 等对日本森林的研究结果与我国并不一致, 他发现, 多种常绿阔叶类植物的根系呼吸速率及其 Q_{10} 值随着气温的升高而显著增大^[39]。

植物根系呼吸作用具有明显的季节动态, 在不同的季节, 大气温度变化对根系呼吸的影响也会表现出很大差异。Suseela 等在实验室模拟季节变化下根呼吸的响应, 结果发现, 升温处理在生长季会抑制禾本科植物的根系呼吸速率, 而在非生长季促进其根系呼吸速率显著上升^[40]。此外, 降水量少, 蒸发量大, 环境干燥, 温度升高也会降低根系呼吸速率; 相反在潮湿环境下, 提升温度, 根呼吸速率显著增大, 表明根系呼吸受气温与其他多种因子的共同作用。当温度较低时, 根系呼吸主要受温度影响; 当温度偏高时, 植物对水分等的依赖性增加, 而温度对根系呼吸的影响逐渐下降。

目前, 大气温度变化对根系呼吸的影响还有很大的不确定性, 主要是由于大气温度对植物的影响仅局限于植物的地上部分而无法直接作用于植物根系, 因此对根系的直接影响还不明确。

3 CO₂ 浓度变化对根系呼吸的影响

3.1 大气 CO₂ 浓度变化对根系呼吸的影响

大气 CO₂ 浓度升高除导致全球气候变暖外, 其浓度变化可直接作用于植物生长发育过程, 对根系呼吸产生巨大影响。大气 CO₂ 浓度变化对根系呼吸的影响复杂, 对不同类型植物根呼吸的影响程度也不尽相同^[31,39], 或加快根系呼吸速率^[41], 或影响较小^[42-43], 但很少有抑制现象发生。研究显示, 增大周围环境中的 CO₂ 浓度会促进植物对碳的吸收, 刺激根生物量增多, 从而造成根系呼吸总量增大^[44]。但 Johnson 等研究发现, 植物光合作用产物随着大气 CO₂ 浓度的上升而增多, 同时植物自身所需要消耗的养分也不断增加, 但由于环境养分往往不能及时供应而抑制根系呼吸速率的快速提升^[45]。我国学者在这些经验的基础上, 研究 CO₂ 浓度变化对根系呼吸速率影响的同时给予氮肥养料添加, 结果表明, 大气 CO₂ 浓度升高和高施氮水平可更大程度地增加根系 CO₂ 释放量^[46]。但也有观点与以上结论不符, Drake 等对美国人工林火炬松进行分析发现, 增大大气 CO₂ 浓度和施加氮肥对植物根呼吸速率并无影响^[47]。此外也有研究表明, 植物在不同生长阶段大气 CO₂ 浓度变化对其根系呼吸的影响有所不同, 寇太记等研究发现, 高大气 CO₂ 浓度对冬小麦拔节期影响较小, 但可显著增加孕穗抽穗期的根系呼吸速率^[48]。

总结前人研究得出, 大气 CO₂ 浓度增加促进根系呼吸提升的原因主要有 2 方面: (1) 大气中 CO₂ 浓度增加会导致土

壤有机质含量的增加,进而影响根际微生物活性增强,间接导致根系 CO₂ 释放量增加^[49-50]; (2) 高 CO₂ 浓度条件下,植物光合作用增强,植株体增大,促进细根生长和生物量增加,为保证植株本身正常生长和自身功能持续运行,植物生长速率和组织化学组成发生改变,直接导致根系呼吸速率增加^[51]。

3.2 土壤 CO₂ 浓度变化对根系呼吸的影响

诸多研究表明,根系呼吸速率随 CO₂ 浓度的变化而变化^[16,50,52]。Lynch 等利用同位素标记法研究发现,将植物根系放入事先经过 CO₂ 浓度提升处理的土壤中,根系呼吸作用所释放的 CO₂ 量为 -27.6% ~ -25.8%,表明土壤 CO₂ 浓度的提升会抑制根系呼吸作用^[52]。Thorne 等在研究剪切和土壤湿度对叶子和根形态以及根系呼吸影响时得出类似结论,得出 CO₂ 浓度与根系呼吸速率呈指数函数 $y = 0.042 2e^{-0.001 7x}$ (式中: x 表示 CO₂ 浓度; y 表示根系呼吸速率) 关系^[53]。但也有研究表明,土壤 CO₂ 浓度为 400 ~ 1 000 mg/L 时,对根系呼吸作用并无影响^[16]。Burton 等通过探究 9 种类型树木根系呼吸对土壤 CO₂ 浓度的响应发现,CO₂ 浓度无论是升高还是降低对根系呼吸均无影响,由此, Burton 等认为,在一定容器中通入高浓度 CO₂ 直接作用于植物根系,会由于容器中 CO₂ 气体泄漏而造成虚假的抑制效应,如果继续将浓度提升至 2 000 mg/L 时,这种虚假抑制效果会更加明显,且随着测量次数的增加而增大,但并没有直接的证据证明土壤 CO₂ 浓度对根系呼吸有抑制作用^[54]。截至目前,未曾发现根系呼吸作用与土壤 CO₂ 浓度呈现正相关性,土壤 CO₂ 浓度变化对根系呼吸的影响机制还未统一,其影响主要有以下 3 个方面^[42]: (1) 由于各土壤 CO₂ 浓度不同,土壤 pH 值也不尽相同,植物根系呼吸速率可能受土壤 pH 值影响更大; (2) 根系呼吸对 CO₂ 浓度变化的敏感性可能由于物种间的差异而不同; (3) 不同植物组织和种属特异性呼吸酶对 CO₂ 敏感性的调节能力也有差别。

4 问题与展望

根系呼吸在陆地生态系统碳循环中起着关键作用,其动态变化也是研究全球碳平衡的重要方面。多年来,各国专家学者对根系呼吸作用进行了大量的试验研究,并取得了较大进展。然而目前关于根系呼吸作用的测量和评估等仍具有较大的不确定性,对根系呼吸的系统研究还须要进一步深入,根系呼吸作用的研究在未来应注重以下方面。

经过多年的研究与探讨,根系呼吸的测量方法也在不断更新与完善,但各种方法均有不足,测量结果差异较大。目前,根系呼吸通量的测定尚未制定统一标准,不利于不同区域以及不同生态系统间数据的准确比较。此外,植物根系呼吸及土壤微生物呼吸的区分技术尚未成熟,如根生物量回归法和挖壕沟法等精确性较低,数据波动明显。因此,迫切须要改进测量设备,提高根系呼吸速率测定的精确性,准确区分根际呼吸与微生物呼吸。制定统一标准,正确估算全球碳平衡。

目前对于根系呼吸的研究多集中于植物生长季,而对于非生长季的研究不足;根呼吸通量的测量时间多集中在 08:00—20:00,而夜晚至凌晨阶段甚少涉及,且日测量频率较低,无法准确评估全年和每天 CO₂ 释放量。因此,提高根系

呼吸通量日测量频率,加强非生长季与夜间的研究,有利于准确、长期监测根系呼吸的动态规律,为精确评估根系呼吸 CO₂ 释放总量奠定基础。

有研究者发现,根呼吸产生的 CO₂ 只有少部分会扩散到土壤环境中,剩余大量的 CO₂ 溶解在木质部中随着植物内部的蒸腾作用而移动到地上部分的茎与叶中^[55-56],这意味着大大低估了根系呼吸的 CO₂ 释放量,甚至须要重新定义对根系呼吸作用的理解。因此,必须了解根系呼吸产生的 CO₂ 各种去向,准确解释植物根系地上部分及地下部分的 CO₂ 释放量,推动根系呼吸的进一步发展。

根系呼吸的研究区域大多为农田、森林、草地等适宜植物生长的生态系统,对于干旱、冰冻以及煤矿复垦地等区域的研究缺乏;而且,大多学者仅仅探讨根系呼吸作用与环境各单因素的相关性,而未考虑区域综合因素对根系呼吸作用的影响。综合这 2 个方面因素,须要扩大研究范围,建立荒漠、矿区复垦地等多种区域野外监测平台,更多地关注综合因素对根系呼吸的影响,旨在掌握各种生态系统根系呼吸的变化规律,为制定合理的碳排放提供依据。

参考文献:

- [1] Liu Y, Han S J, Zhou Y M, et al. Contribution of root respiration to total soil respiration in a betula ermanii - dark coniferous forest ecotone of the Changbai Mountains, China [J]. *Pedosphere*, 2005, 15 (4): 448 - 455.
- [2] 唐罗忠. 土壤中根系呼吸通量的分离测定方法综述 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2008, 32(2): 97 - 102.
- [3] Ding P, Shen C D, Wang N, et al. Carbon isotopic composition, turnover and origins of soil CO₂ in a monsoon evergreen broadleaf forest in the Dinghushan Biosphere Reservoir, South China [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2010, 55(23): 2548 - 2556.
- [4] Yuste J C, Baldocchi D D, Gershenson A, et al. Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture [J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(9): 2018 - 2035.
- [5] Savage K, Davidson E A, Tang J. Diel patterns of autotrophic and heterotrophic respiration among phenological stages [J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 1151 - 1159.
- [6] Wang X G, Zhu B, Wang Y Q, et al. Field measures of the contribution of root respiration to soil respiration in an alder and cypress mixed plantation by two methods; trenching method and root biomass regression method [J]. *European Journal of Forest Research*, 2008, 127(4): 285 - 291.
- [7] Glenn D M, Campostrini E. Girdling and summer pruning in apple increase soil respiration [J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, 129(4): 889 - 893.
- [8] Snell H S K, Robinson D, Midwood A J. Sampling root - respired CO₂ in - situ for ¹³C measurement [J]. *Plant and Soil*, 2015, 393(1/2): 259 - 271.
- [9] Franck N, Morales J P, Arancibia - Avendaño D, et al. Seasonal fluctuations in *Vitis vinifera* root respiration in the field [J]. *New Phytologist*, 2011, 192(4): 939 - 951.
- [10] Tomotsune M, Yoshitake S, Watanabe S, et al. Separation of root and heterotrophic respiration within soil respiration by trenching, root biomass regression, and root excising methods in a cool - temperate

- deciduous forest in Japan [J]. *Ecological Research*, 2013, 28 (2) : 259 – 269.
- [11] 张雪松, 申双和, 谢轶高, 等. 华北平原冬麦田根呼吸对土壤总呼吸的贡献 [J]. *中国农业气象*, 2009, 30 (3) : 289 – 296, 301.
- [12] Bouma T J, Kai L N, Eissenstat D M, et al. Estimating respiration of roots in soil: interactions with soil CO₂, soil temperature and soil water content [J]. *Plant and Soil*, 1997, 195 (2) : 221 – 232.
- [13] Jarvi M P, Burton A J. Acclimation and soil moisture constrain sugar maple root respiration in experimentally warmed soil [J]. *Tree Physiology*, 2013, 33 (9) : 949 – 959.
- [14] Rewald B, Kunze M E, Godbold D L. NH₄⁺: NO₃⁻ nutrition influence on biomass productivity and root respiration of poplar and willow clones [J]. *Global Change Biology Bioenergy*, 2016, 8 (1) : 51 – 58.
- [15] Makita N, Kosugi Y, Dannoura M, et al. Patterns of root respiration rates and morphological traits in 13 tree species in a tropical forest [J]. *Tree Physiology*, 2012, 32 (3) : 303 – 312.
- [16] McConnell N A, Turetsky M R, McGuire A D, et al. Controls on ecosystem and root respiration across a permafrost and wetland gradient in interior Alaska [J]. *Environmental Research Letters*, 2013, 8 (4) : 5029.
- [17] 孙宝玉, 韩广轩. 模拟增温对土壤呼吸影响机制的研究进展与展望 [J]. *应用生态学报*, 2016, 27 (10) : 3394 – 3402.
- [18] 姜艳. 毛竹林土壤呼吸及其三个生物学过程的时空格局变化研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2010.
- [19] Nakamura T, Nakamura M. Root respiratory costs of ion uptake, root growth, and root maintenance in wetland plants: efficiency and strategy of O₂ use for adaptation to hypoxia [J]. *Oecologia*, 2016, 182 (3) : 667 – 678.
- [20] Lundegardh H. Carbon dioxide evolution of soil and crop growth [J]. *Soil Science*, 1927, 23 (6) : 417 – 453.
- [21] Wiant H V. Has the contribution of litter decay to forest “soil respiration” been overestimated? [J]. *Journal of Forestry Washington*, 1967, 65 (6) : 408 – 409.
- [22] Burton A J, Jarvey J C, Jarvi M P, et al. Chronic N deposition alters root respiration – tissue N relationship in northern hardwood forests [J]. *Global Change Biology*, 2012, 18 (1) : 258 – 266.
- [23] Jia S, McLaughlin N B, Gu J, et al. Relationships between root respiration rate and root morphology, chemistry and anatomy in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* [J]. *Tree Physiology*, 2013, 33 (6) : 579 – 589.
- [24] Marsden C, Nouvellon Y, Epron D. Relating coarse root respiration to root diameter in clonal *Eucalyptus* stands in the Republic of the Congo [J]. *Tree Physiology*, 2008, 28 (8) : 1245 – 1254.
- [25] Hao Q, Jiang C. Contribution of root respiration to soil respiration in a rape (*Brassica campestris* L.) field in Southwest China [J]. *Plant Soil and Environment*, 2014, 60 (1) : 8 – 14.
- [26] Hawthorne I, Johnson M S, Jassal R S, et al. Application of biochar and nitrogen influences fluxes of CO₂, CH₄ and N₂O in a forest soil [J]. *Journal of Environmental Management*, 2017, 192 : 203 – 214.
- [27] Sorrenti G, Buriani G, Gaggia F, et al. Soil CO₂ emission partitioning, bacterial community profile and gene expression of *Nitrosomonas* spp. and *Nitrobacter* spp. of a sandy soil amended with biochar and compost [J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 112 : 79 – 89.
- [28] Ceccon C, Tagliavini M, Schmitt A O, et al. Untangling the effects of root age and tissue nitrogen on root respiration in *Populus tremuloides* at different nitrogen supply [J]. *Tree Physiology*, 2016, 36 (5) : 618 – 627.
- [29] Li P, Yang Y H, Fang J Y. Variations of root and heterotrophic respiration along environmental gradients in China's forests [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2013, 6 (5) : 358 – 367.
- [30] Thurgood A, Singh B, Jones E, et al. Temperature sensitivity of Soil and root respiration in contrasting soils [J]. *Plant and Soil*, 2014, 382 (1/2) : 253 – 267.
- [31] Rachmilevitch S, Lambers H, Huang B. Short – term and long – term root respiratory acclimation to elevated temperatures associated with root thermotolerance for two *Agrostis* grass species [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59 (14) : 3803 – 3809.
- [32] Zhao Z M, Zhao C Y, Mu Y L, et al. Contributions of root respiration to total soil respiration before and after frost in *Populus euphratica* forests [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2011, 174 (6) : 884 – 890.
- [33] Escalona J M, Tomas M, Martorell S, et al. Carbon balance in grapevines under different soil water supply: importance of whole plant respiration [J]. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2012, 18 (3) : 308 – 318.
- [34] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of Soil respiration [J]. *Functional Ecology*, 1994, 8 (3) : 315 – 323.
- [35] 陈光水, 杨玉盛, 王小国, 等. 格氏栲天然林与人工林根系呼吸季节动态及影响因素 [J]. *生态学报*, 2005, 25 (8) : 1941 – 1947.
- [36] 郭建平. 气候变化对中国农业生产的影响研究进展 [J]. *应用气象学报*, 2015 (1) : 1 – 11.
- [37] 闫美芳, 张新时, 周广胜, 等. 不同树龄杨树人工林的根系呼吸季节动态 [J]. *生态学报*, 2010, 30 (13) : 3449 – 3456.
- [38] Schindlbacher A, Zechmeister – Boltentstem S, Jandl R. Carbon losses due to soil warming: do autotrophic and heterotrophic soil respiration respond equally? [J]. *Global Change Biology*, 2009, 15 (4) : 901 – 913.
- [39] Wang X, Nakatsubo T, Nakane K. Impacts of elevated CO₂, and temperature on soil respiration in warm temperate evergreen *Quercus glauca* stands: an open – top chamber experiment [J]. *Ecological Research*, 2012, 27 (3) : 595 – 602.
- [40] Suseela V, Dukes J S. The responses of soil and rhizosphere respiration to simulated climatic changes vary by season [J]. *Ecology*, 2013, 94 (2) : 403 – 413.
- [41] Norby R J, O'Neill E G, Hood W G, et al. Carbon allocation, root exudation and mycorrhizal colonization of *Pinus echinata* seedlings grown under CO₂ enrichment [J]. *Tree Physiology*, 1987, 3 (3) : 203 – 210.
- [42] Bouma T J, Nielsen K L, Eissenstat D M, et al. Soil CO₂ concentration does not affect growth or root respiration in bean or citrus [J]. *Plant Cell and Environment*, 1997, 20 (12) : 1495 – 1505.
- [43] Burton A J, Zogg G P, Pregitzer K S, et al. Effect of measurement CO₂ concentration on sugar maple root respiration [J]. *Tree Physiology*, 1997, 17 (7) : 421 – 427.
- [44] Luo Y, Jackson R B, Field C B, et al. Elevated CO₂ increases belowground respiration in California grasslands [J]. *Oecologia*, 1996, 108 (1) : 130 – 137.
- [45] Johnson M G, Phillips D L, Tingey D T, et al. Effects of elevated CO₂, N – fertilization, and season on survival of ponderosa pine fine roots [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30 (2) : 220 – 228.

李霞,王顺利. 球根花卉风信子的研究进展[J]. 江苏农业科学,2018,46(11):5-9.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.11.002

球根花卉风信子的研究进展

李霞,王顺利

(北京农学院城乡发展学院,北京 102206)

摘要:风信子是一种重要的秋植球根花卉和早春装点城市园林的常见园林植物,同时由于其栽培繁殖方式多样,土培或水培均能达到很好的观赏效果,亦是一种重要的室内观赏花卉。本文整理汇总了国内外近年来在风信子种质资源、生物学特性、次生代谢、栽培繁殖、育种和基础生物学方面的研究进展,以期为该植物的基础研究和园林应用提供参考。

关键词:风信子;种质资源;生物学特性;栽培技术;园林应用;次生代谢;育种

中图分类号: S682.2⁺90.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)11-0005-05

风信子(*Hyacinthus orientalis*)是一种重要的秋植球根花卉和早春装点城市园林的常见园林植物,同时由于其栽培繁殖方式多样,土培或水培均能达到很好的观赏效果,亦是一种重要的室内观赏花卉。目前在球根花卉世界中,风信子的栽培面积名列第5位。本文整理汇总了国内外近年在风信子种质资源、栽培繁殖和重要观赏性状等方面的研究进展,以期为该植物的基础研究和园林应用提供参考。

收稿日期:2017-01-19

基金项目:2015年北京农学院大北农青年教师科研基金(编号:15ZK008);2015年北京农学院青年科学基金(编号:2117516008)。
作者简介:李霞(1985—),女,湖南益阳人,博士,讲师,研究方向为园林植物栽培与应用、园林植物遗传育种。E-mail:lixia5966@163.com。

通信作者:王顺利,博士,副教授,研究方向为园林植物栽培、园林植物遗传育种和农林废弃物资源化利用。E-mail:wangshunli80@163.com。

1 种质资源及遗传多样性研究

风信子属于百合科风信子属,原产于中亚和西亚,最初在土耳其栽培,继而传入荷兰。1999年,Pföster和Speta根据系统发育关系,将其重新划分为1个单独的科,即风信子科(Hyacinthaceae),而风信子也成为风信子科的模式属。该科含41属,500~700种,大部分是含有球根或块根的草本植物,以地中海和南美洲分布最多^[1]。

风信子属共有3个种,分别为*H. litwinowii*、*H. orientalis*和*H. transcaspicus*。其中*H. orientalis*是唯一重要的园艺花卉,其原始种花色为白色和蓝色。现在市场上可见的所有品种都是由该种基因突变或杂交而来。1786年已记载2000余个风信子品种,18世纪后期出现了粉色、红色、紫色和黄色花品种^[2]。由于风信子的不同品种是由1个原种发展而来的,因此其品种间的遗传变异差异细微。品种分类是进行育种的重要基础工作。风信子虽然品种繁多,但尚未形成较为统一

[46]寇太记,徐晓峰,朱建国,等. CO₂浓度升高和施氮条件下小麦根际呼吸对土壤呼吸的贡献[J]. 应用生态学报,2011,22(10):2533-2538.

[47]Drake J E,Stoy P C,Jackson R B,et al. Fine-root respiration in a loblolly pine (*Pinus taeda* L.) forest exposed to elevated CO₂ and N fertilization[J]. Plant, Cell and Environment, 2008, 31(11):1663-1672.

[48]寇太记,朱建国,谢祖彬,等. CO₂浓度增加和不同氮肥水平对冬小麦根系呼吸及生物量的影响[J]. 植物生态学报,2008,32(4):922-931.

[49]Daepf M,Suter D,Almeida J P F,et al. Yield response of *Lolium perenne* swards to free air CO₂ enrichment increased over six years in a high N input system on fertile soil[J]. Global Change Biology, 2000,6(7):805-816.

[50]Suter D,Frehner M,Fischer B U,et al. Elevated CO₂ increase carbon allocation to the roots of *Lolium perenne* under free-air CO₂ enrichment but not in a controlled environment[J]. New Phytologist,2002,154(1):65-75.

[51]Lagomarsino A,de Angelis P,Moscatelli M,et al. The influence of

temperature and labile C substrates on heterotrophic respiration in response to elevated CO₂ and nitrogen fertilization[J]. Plant and Soil,2009,317(1/2):223-234.

[52]Lynch D J,Matamala R,Iversen C M,et al. Stored carbon partly fuels fine-root respiration but is not used for production of new fine roots[J]. New Phytologist,2013,199(2):420-430.

[53]Thorne M A, Frank D A. The effects of clipping and soil moisture on leaf and root morphology and root respiration in two temperate and two tropical grasses[J]. Plant Ecology,2009,200(2):205-215.

[54]Burton A J, Pregitzer K S. Measurement carbon dioxide concentration does not affect root respiration of nine tree species in the field[J]. Tree Physiology,2002,22(1):67-72.

[55]Bloemen J,Teskey R O,McGuire M A,et al. Root xylem CO₂ flux: an important but unaccounted-for component of root respiration[J]. Trees,2016,30(2):343-352.

[56]Salomón R,Valbuena-Carabaña M,Rodríguez- Calcerrada J,et al. Xylem and soil CO₂ fluxes in a *Quercus pyrenaica* Willd. coppice: root respiration increases with clonal size[J]. Annals of Forest Science,2015,72(8):1065-1078.