林业科学研究 2016,29(3):455～463
Forest Research

文章编号:1001-1498(2016)03-0455-09

臭氧胁迫对树木根系影响研究进展

陈 展,于 浩,尚 鹤*,曹吉鑫

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所,国家林业局森林生态环境重点实验室,北京 100091)

摘要:对流层中高浓度的臭氧是一种严重危害植物的大气污染物,臭氧浓度的升高会对农作物、林木等产生一系列的损害。根系是树木生存的基本要素,臭氧对根结构的根本性改变会最终影响根功能,从而影响树木的整体健康以及对环境胁迫的抗性,通过综述臭氧胁迫对森林树木根系影响的研究进展,可以为我国学者进一步了解臭氧对森林树木根系生态影响提供科学素材。有关大气臭氧浓度升高对森林树木根系生态的影响,目前研究主要包括森林树木根系生长、细根动态和周转、根系呼吸、根系碳水化合物、菌根、根际微生物的响应变化等几个方面。臭氧对树木根系的影响与臭氧浓度、树种、树龄、群落组成及种植条件相关。目前有关臭氧胁迫对树木根系的机制研究还比较缺乏,今后应该加强臭氧胁迫下根系形态构型的原位观察测定和定量分析研究,内源激素响应,胁迫信号感受、转导与其它信号途径的互作关系以及分子生物学机制方面的研究。

关键词:臭氧;树木根系;细根动态;根系碳水化合物;菌根;根际微生物

中图分类号:S718.4 **文献标识码**:A

Effects of Ozone Stress on Tree Root: A Review

CHEN Zhan, YU Hao, SHANG He, CAO Ji-xin

(Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, CAF, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract: Elevated ozone will cause substantial changes of root architecture that may ultimately affect the function of root and thereby the tree's overall health and ability to cope with stress. The effects of elevated ozone on the root of trees included root growth, fine root dynamics and turnover, root respiration, carbohydrates in roots, mycorrhiza growth and rhizosphere soil microbiology. The effects of ozone stress on tree root are relevant to the concentration of ozone, species, tree age, community composition and planting conditions. At present, there is limited information about the mechanism of the effects of ozone on root. It is necessary in the future to strengthen the *in-situ* observation and quantitative analysis of root architecture, response of endogenous hormone to ozone, stress signal sensing, transduction and interaction with other signaling pathway, and the molecular biological mechanisms of roots response to ozone.

Keywords: ozone, tree root, fine root dynamics, carbohydrate, mycorrhiza, rhizosphere soil microbiology

近年来的经济快速发展和工业能源大量消耗引起臭氧前体物(NO_x、VOCs)的排放量增加,这使的对流层臭氧浓度不断升高[1],据 IPCC 的报告预测,本世纪末北半球大陆夏季大气的臭氧平均浓度可能

收稿日期:2015-05-07

基金项目:国家自然科学基金"亚热带典型针叶和阔叶树种细根动态和周转对大气臭氧胁迫的响应研究"(31370606),国家林业公益性行业专项"森林对 O_3 和大气 N 沉降胁迫的响应"(201304313)

作者简介:陈 展(1980—),女,湖南长沙人,博士,副研究员,主要从事森林生态学和污染生态学研究。电话:010-62889540;E-mail:chenchen323@163.com

* 通讯作者:E-mail:shanghechina@126.com

达到70 nL·L^{-1}以上[2]。在我国,随着社会经济的快速发展,无论珠江和长江三角洲,还是京津地区,空气O_3浓度一直比较高。如长江三角洲地区6个O_3监测点(佘山、常熟、建湖、句容、临安和嘉兴)日7-h平均O_3浓度为35～48 ppb,最大1—h O_3浓度为114～196 ppb[3]。南京北郊春季最大O_3浓度值达到151.99 ppb[4]。O_3平均浓度超过了许多敏感植物的受害临界负荷(40 ppb),尽管臭氧对森林植物和林木生长已经构成了很大威胁。我国臭氧对植物的影响研究开展的比较少,关于臭氧对树木的影响研究更少,主要有何兴元团队在沈阳开展的O_3对林木生长的影响研究[5-8],冯兆忠、王效科团队在浙江天童山开展的O_3对亚热带典型林木生长的影响[9-12]以及他们在北京开展的O_3对北方典型林木生长的影响[13]。他们的研究发现臭氧对我国许多树种的生长产生影响,抑制植物生长,降低叶面积、产量,引起早衰等,叶片的可见伤害,如黄色斑点、坏死等,会破坏光合系统产生伤害症状,抑制光合作用、改变凋落物组成等,但他们的研究主要关注于地上部分而对地下根系的响应没有研究。尽管臭氧对森林树木地上部分的影响已经有大量研究[5-18],但关于臭氧对地下过程的直接和间接影响还知之甚少[8,16]。

臭氧对根结构的根本性改变会最终影响根功能,从而影响植物的整体健康以及对环境胁迫的抗性。由于根尖是根吸收离子和水分最活跃的部位,臭氧暴露的幼苗会减少水和营养物质的供给,从而导致植物对其他胁迫更敏感,如干旱或营养缺乏[19-25]。臭氧主要通过气孔进入叶片组织,反应生成活性氧自由基(ROS),如·OH、·O_2^-、H_2O_2,引起脂质过氧化,造成叶绿体损伤,破坏光合系统,进而抑制植物生长,降低叶面积、产量,引起早衰等,叶片的可见伤害,如黄色斑点、坏死等,同时会抑制光合碳同化,碳同化减少会影响碳水化合物对"汇"的分配[8,20,24-27]。长期的臭氧暴露会降低根的生物量分配,如根茎比、根占整个生物量的比例、根长等都降低了[20,28-32]。尽管有研究表明,地下部分的变化早于地上部分的变化,但关于植物根系尤其是森林植物根系对臭氧的响应过程知之甚少。根系及其与周围环境的相互作用难以观察,因此了解臭氧对地下部分的影响是个挑战[19,33]。

本文将围绕臭氧胁迫下森林植物根系生长、细根动态和周转、根系呼吸、根系碳水化合物、菌根、根际微生物的响应变化等几个方面进行总结分析,为相关学者进一步了解臭氧对森林植物根系生态影响提供科学素材。

1 根生长

根系是植物重要的功能器官,它不但为植物吸收养分和水分、固定地上部分,而且通过呼吸和周转消耗光合产物并向土壤输入有机质。根系生长是否正常,根系的生态功能是否正常发挥直接影响植物的生长。臭氧影响植物根系的延伸速率、根长、根系数量等,但研究根系对臭氧响应胁迫应用最多的指标就是根系生物量和根茎比。

1.1 根系生物量

臭氧通过破坏叶片气孔功能或者降低Rubisco的活性,减小碳同化能力,叶片由于自我修复及抗氧化剂合成的需要,会从根系获取碳,从而降低根生物量[34]。但不同树种、不同树龄、不同群落组成以及不同试验处理得到的结果也不尽一致。

AOT40-120 ppm·h处理一个生长季后,桦树幼苗根系生物量与对照处理(AOT40-3 ppm·h)相比降低了30%[35]。经过臭氧剂量169 ppm·h处理后,第二年春天美国黄松幼苗的侧根生物量减少34%,新根生物量减少65%[36];AOT40—35 ppm·h臭氧处理一段时间(5月18日-9月8日)后,*Lamottea dianae*芽苗总生物量没有变化,但根系生物量明显降低[37];美国西黄松幼苗经过高浓度臭氧暴露一年后新根生物量只有对照的35%,第二年暴露后新根生物量只有对照的25%[24]。2×O_3处理两年后山毛榉幼苗根系干重降低了87%;臭氧处理的植物1～2 mm细根的根尖数量、类型和丰度,单位体积土壤中的根长密度都显著低于对照处理[38]。美国加利福尼亚南部的圣贝纳迪诺山脉,在森林条件下臭氧浓度升高处理有几十年了,西黄松(*Pinus ponderosa*)和杰弗瑞松(*P. jeffreyi*)根系生物量显著减少[39]。两年生的圣栎幼树在不同臭氧浓度下处理一个生长季后,根系生物量减少幅度大于茎和叶,臭氧浓度增加74%的处理与过滤处理相比,根系生物量降低了27%,而茎生物量降低16%[40]。通过降低树木根系生物量,臭氧有两种途径对植物造成影响:(1)植物生长初期,光合作用不足以满足植物代谢,此时根储量起到关键作用;(2)不发达的根系系统会降低植物对环境胁迫的耐性,以及繁殖的成功率[37]。

但是在另外一个研究中,同样以两年生的圣栎幼树为研究对象却发现臭氧对树木根系生物量没有影响[41]。成熟的欧洲山毛榉和挪威云杉混交林经过臭氧加倍处理两个生长季后,细根生物量没有影响,细根数量增加[42],这可能与臭氧引起的养分和水分输送限制相关[19],或者与内源激素调节相关[43];经过臭氧 43 μg·m^{-3}和 68 μg·m^{-3}短期(6 h)和长期(30 d)处理后,巴西红木幼苗的根系生物量不受影响,这可能是由较低的气孔导度限制了臭氧进入叶片组织,从而避免了其造成的伤害[44];Díaz-de-Quijano 等[34]利用 FACE 系统对山地松幼苗进行臭氧暴露处理,臭氧浓度升高显著降低了根系生物量,而成熟的山毛榉/云杉混交林的细根生物量没有受到臭氧影响;臭氧熏蒸第三年,2×O_3 提高了细根年生产量,但是在极端干旱下 臭氧对细根年生产量的影响消失[33]。在美国莱茵河附近,Pregitzer 等[45]利用 FACE 系统在 1998 年—2004 年间对山杨,纸皮桦/山杨,糖枫/山杨群落进行 CO_2 和 O_3 暴露试验,结果表明 2002 年前,臭氧处理降低所有群落的粗根生物量,纸皮桦/山杨和纸皮桦/糖枫的细根生物量;而在 2002 和 2005 年,臭氧显著增加了山杨群落的细根生物量,与大部分短期研究结果(包括他们自己的前期研究[46])相比而言,他们的长期研究结果很清楚的表明,臭氧升高处理增加了山杨细根生物量的 C 分配,这是由于长期臭氧条件淘汰了群落中臭氧敏感的基因型及树种,而臭氧耐性较大的树种及基因型占据了更大的生存空间及资源。Weigt 等人[47]发现臭氧浓度倍增处理后,成熟山毛榉显著提高了新氮对根系的分配,菌根根尖和细根获得 17% 的新氮,而对照处理(1×O_3)下菌根和细根只获得 7% 的新氮;相反的,臭氧浓度倍增降低了云杉对根系的 N 分配。

1.2　根茎比

地下碳分配的减少通常伴随着根茎比降低,但观察到的根茎比反应差别很大,主要是因为物种间和物种内差异、种植条件不同以及个体差异。臭氧处理下,根茎比的响应也因处理浓度、树种及树龄不同而出现差异。

Díaz-de-Quijano 等[34]利用 FACE 系统对山地松幼苗进行臭氧暴露处理,臭氧浓度升高显著降低了根茎比;一年生山毛榉幼苗经过臭氧加倍处理两年后,与对照处理相比根茎比显著降低[48];AOT40-120 ppm·h 的臭氧处理两年后,两个生长季末分别取样,桦树幼苗根茎比与对照处理(AOT40-3 ppm·h)相比均降低[35];随着 AOT40 增加,山毛榉和白蜡芽苗的根茎比显著降低,但挪威云杉和欧洲赤松芽苗根茎比没有显著变化[49];巴西红木幼苗经过臭氧 43 μg·m^{-3}和 68 μg·m^{-3}短期(6 h)和长期(30 d)处理后,根茎比不受影响[44]。而 Thomas 等[50]对两年生挪威云杉幼苗进行自然大气和过滤处理,处理 3 年后自然大气处理与过滤处理相比提高了云杉幼苗的根茎比。

2　细根动态和周转

细根周转是陆地生态系统碳分配格局与过程的核心环节,而细根周转估计的关键是了解细根的生长和死亡动态[51-52]。细根动态对环境变化具有重要指示作用,可反映树木或生态系统的健康水平[53]。随着 CO_2 浓度、O_3 浓度、温度、降水以及土壤氮素等在全球尺度上发生的变化[54],细根都可能做出敏感反应[51]。目前关于臭氧对细根的影响了解都依赖于静态参数,如生物量,而忽略了细根寿命和动态变化的潜在关系,关于臭氧如何影响细根动态的研究较少,且得到的结果不尽一致。

Kelting 等[55]以红橡树 2 年生幼苗和 30 年树龄的成树为研究对象,在 1992 年 4 月—1994 年 10 月连续三个生长及进行臭氧暴露处理,处理第一年臭氧没有影响成树的净细根产量或周转,第二年春天 2×O_3 处理下成树细根产量降低 47%;在处理第一年,2×O_3 处理下幼苗的净细根产量和周转最高。处理两个生长季后,相对对照处理(43 ppb),2×O_3(82 ppb)臭氧处理后成树累积净细根产量和周转分别减少 33% 和 42%。成熟红橡树在臭氧处理下细根生产量、周转和地下碳有效性(BUE)降低,说明臭氧能改变成熟红橡树地下碳的分配。而臭氧虽然降低了红橡树幼苗净累积细根产量,但对幼苗细根周转没有影响,这是由于成年树较幼苗臭氧敏感性高。成熟的欧洲山毛榉和挪威云杉混交林经过臭氧加倍处理两个生长季后,臭氧在没有改变细根生物量的情况下提高了细根年产量,这可能是由于在水分、养分的限制以及激素的驱动下,臭氧提高山毛榉的细根周转[42]。

但也有研究表明,臭氧对细根动态和周转没有影响,如 Mainiero 等[56]利用微根管技术,采用 FACE 系统研究臭氧暴露对成熟山毛榉细根寿命和动态的影响研究,结果表明 1×O_3 处理和 2×O_3 处理下细

根周转速率没有明显差异,非菌根的生存能力在 2 $\times O_3$ 处理下比 1 $\times O_3$ 处理下要高,分别为 170 天和 112 天。但是臭氧浓度升高老根的生存能力迅速降低。虽然臭氧浓度升高新形成的细根脱落延迟,但两处理下非菌根细根的生存天数没有差别。同样在美国莱茵河附近,Pregitzer 等[45]利用 FACE 系统在 1998 年—2004 年间对山杨,纸皮桦/山杨,糖枫/山杨群落进行 CO_2 和 O_3 暴露试验,微根管图像扫描结果表明,臭氧对山杨的细根生产速率没有影响;但 2003 年臭氧刺激了山杨细根死亡速率,而在 2004 年则没有影响;总的来说,细根生产速率和死亡速率对臭氧没有明显响应。该研究结果表明,臭氧对根系寿命和周转没有明显影响。

3 根呼吸

关于细根呼吸(Rr)对臭氧的响应还不是很清楚,以往的研究得到一系列相反的结论。臭氧降低了一些针叶树的细根呼吸(火炬松[57]; 华山松[58]; 美国花旗松[59]),但相反的臭氧也提高了一些针叶树(西黄松[60])和温带阔叶树如落叶红橡树[55]的细根呼吸。

Edwards[57]发现,火炬松经过 2 年的臭氧暴露试验后,细根和土壤 CO_2 通量减少,臭氧浓度加倍处理下火炬松根系呼吸速率比对照降低了 12%,这是由根系的维持呼吸与生长呼吸的降低导致的;山杨经过 12 周的臭氧暴露后,根系呼吸速率降低,但这种降低是由于根系生物量减少导致的[61]。西黄松幼苗在两个生长季的臭氧处理下,根系呼吸在不同采样时期有不同表现,但总的来说臭氧浓度升高后根系 CO_2 产量、O_2 消耗量和 RQ 都提高了,说明根系代谢和根系与根际微生物之间的相互作用发生了改变[60];而 Andersen 的另一个研究则表明短期臭氧暴露对西黄松幼苗根系呼吸没有影响[62]。总的来说,臭氧对根系呼吸的影响是值得关注的,因为臭氧可能会造成根系系统获取水分、养分、合成必要氨基酸和蛋白质的能力的改变。

4 根系碳水化合物

臭氧通过影响光合作用、碳水化合物合成以及碳分配过程从而影响植物的碳代谢过程[63],有研究表明臭氧暴露减少碳水化合物对根系的分配(西黄松幼苗[62,64];道格拉斯冷杉[65])。

4.1 淀粉

许多研究表明,臭氧暴露影响根系淀粉含量,研究最多的树种包括山毛榉、云杉和西黄松。

Braun 等[66]调查了臭氧污染程度不同区域的一年生山毛榉和两年生云杉的碳水化合物浓度,发现随着累积臭氧通量的增加,山毛榉根中淀粉含量变化不显著,云杉根中淀粉含量降低,但其叶中淀粉量增加,这可与光合同化物从同地上部运输到根部的能力减弱相关[67]。Lux 等[68]分别在 400 m 和1 800 m 两个海拔位置对云杉苗和山毛榉苗进行臭氧暴露试验,在低海拔 400 m 生长的云杉苗经过一年的臭氧处理后,云杉最细根的淀粉含量在大气处理中明显多于过滤处理,但粗根和细根的淀粉含量在两个处理中没有显著差异,也有研究发现较低浓度臭氧处理会减缓淀粉降解[69];但在 1 800 m 海拔的云杉苗在大气处理下根系中的可溶性碳水化合物和淀粉含量显著低于过滤处理;而山毛榉在两个海拔下,均是大气处理下根系淀粉含量低于过滤处理。Thomas 等对两年生挪威云杉、山毛榉幼苗进行自然大气和过滤处理,处理三年后与过滤大气处理相比自然大气处理降低了云杉[50]和山毛榉[70]根系的淀粉含量。两年生挪威云杉幼苗在六个臭氧浓度不同的地方生长一年后,粗根中淀粉含量随臭氧浓度升高而降低[71]。在 Zugerberg,自然大气中山毛榉幼苗根系的淀粉含量要低于过滤空气中的植株根系[66]。Thomas 等[72]发现成熟山毛榉根系中淀粉含量随着臭氧 AOT40 升高而降低。美国西黄松幼苗经过两倍臭氧浓度处理后,休眠期幼苗粗根、细根的淀粉含量都显著低于对照,细根淀粉含量与对照处理相比降低 72%[30]。169 ppm · h 剂量的臭氧处理后,在接下来的休眠期和生长期美国黄松幼苗根系碳水化合物显著减少,淀粉含量影响最大,在休眠期粗根和细根淀粉含量分别降低 43% 和 44%,生长期粗根、细根和新根淀粉含量分别降低 50%、65% 和 62%[36],这可能是由于臭氧在第二个生长季造成针叶提前衰老从而降低了根获得光合产物的量。Grulke 等[73]研究表明,在臭氧浓度和 N 沉降高的地区,不同林龄的西黄松细根中淀粉含量降低。

4.2 可溶性糖类

可溶性糖类种类很多,对臭氧的响应也不同。Lux 等[68]分别在 400 m 和 1 800 m 两个海拔位置对云杉苗和山毛榉苗进行臭氧暴露试验,在低海拔 400 m 生长的云杉苗经过一年的臭氧处理后,臭氧暴露明显影响了细根中三糖棉子糖的含量,自然大气处理下云杉细根中三糖棉子糖只有过滤处理的一

半,粗根和最细根的海藻糖含量轻微减少;而自然大气处理的山毛榉根系中可溶性糖类,尤其是葡萄糖、果糖和蔗糖含量显著高于过滤处理。Thomas 等对两年生挪威云杉幼苗和欧洲山毛榉幼苗进行自然大气和过滤处理,处理三年后云杉[50]细根中糖醇、双糖和三糖含量对臭氧没有响应,单糖和总的可溶性碳水化合物含量在臭氧熏蒸后显著增加,总量增加主要是由于单糖增加;而臭氧对山毛榉幼苗根系[70]的糖醇含量没有显著影响,臭氧熏蒸显著增加了细根单糖含量,但对其他碳水化合物没有影响。一年生山毛榉幼苗在六个臭氧浓度不同的区域生长两年后,山毛榉细根单糖含量随臭氧浓度升高而呈现降低趋势[63]。

美国西黄松幼苗经臭氧浓度加倍处理后,细根中的可溶性糖类含量发生变化。臭氧处理的幼苗在休眠期而粗根中葡萄糖含量则显著低于对照处理;在生长期,臭氧显著减少了粗根、细根和新根中的葡萄糖含量。臭氧处理的新根葡萄糖含量只有对照处理的 21%。在休眠期,高浓度臭氧处理下(351 ppm · h)细根和新根中的果糖含量减少了 78% 和 81%。臭氧显著降低了根中的单糖含量,与对照相比,臭氧处理下(351 ppm · h)新根的单糖含量减少了 80%[30]。美国加利福尼亚南部的圣贝纳迪诺山脉,在森林条件下臭氧浓度升高处理有几十年了,西黄松和杰弗瑞松的细根和粗根中单糖浓度降低[73]。

5　菌根

菌根菌丝是森林土壤中重要的连接网,用来传输水分和养分,从而影响生物多样性及整个生态系统的生产力[74]。臭氧对外生菌根群落的影响还不清楚。一些短期研究表明,臭氧促进了几个树种的菌根形成,而其他一些研究发现臭氧对菌根影响很小或者没有影响[19]。有些报道发现,当一些落叶树或针叶树暴露于臭氧中时,其菌根侵染率不受影响[75-78];但也有一些研究发现,短期或低浓度臭氧暴露对菌根侵染率有中性或刺激作用[79-81],而在同一个实验中长期或高浓度臭氧暴露则对菌根产生明显的副作用[82-83]。

70 年树龄的山毛榉 - 云杉混交林中的山毛榉在臭氧浓度加倍处理后,臭氧暴露改变了外生菌根真菌的群落结构和相对丰度,臭氧增加了菌根数量和细根数量[84],而这种现象出现的原因可能是根对臭氧浓度增加的过渡响应,通常发生在低浓度臭氧处理前期[19];Grebenc 和 Kraigher 同时对臭氧处理对 70 年树龄的山毛榉 - 云杉混交林的外生菌根类型的影响进行了研究,结果发现:臭氧加倍处理和自然大气处理下外生菌根种类分别为 28 种和 26 种,土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)在臭氧处理后丰度显著增加,同时臭氧处理后显著增加 *Russula densiflora*, *R. fellea*, *R. illota*, *Tuber puberulum*, *Lactarius* sp. 2 和 *Russula* sp. 2 等几种外生菌根的丰度,*Russula cyanoxantha*, *Xerocomus* sp. 1 and *Russula ochroleuca* 在臭氧处理下丰度降低,*Fagirhiza fusca*, *F. setifera*, *Lactarius acris*, *Piceirhiza nigra* and *Russula* sp. 只在臭氧处理下出现[85]。56 ～ 61 年树龄的山毛榉经过 $2 \times O_3$ 连续熏蒸三四年后,山毛榉外生菌根根尖数量显著高于对照处理,而且外生菌根的种类在臭氧处理后显著增加[86]。而四年生山毛榉幼苗经过 $1 \times O_3$ 和 $2 \times O_3$ 处理两年后,臭氧降低了菌根根尖数量,显著影响了菌根种类,但没有检测到臭氧指示菌;作为森林土壤胁迫指示的土生空团菌的类型在不同臭氧处理下没有显著差异[38]。7 ～ 10 年树龄的白杨和白杨 - 白桦混交林在生长季进行臭氧熏蒸,臭氧处理后外生菌根子实体生物量降低但没有达到显著水平;臭氧降低了白杨幼苗的外生菌根丰富度,显著改变了白杨外生菌根的群落组成,但臭氧对白杨 - 白桦混交林的外生菌根丰富度和群落组成没有显著影响[87]。Roth and Fahley[88] 研究表明,红果云杉幼苗的菌根侵染率和菌根群落组成没有受到臭氧影响;110 ppb 处理欧洲赤松显著降低菌根侵染率[89]。

6　根际微生物

关于臭氧对根际微生物的影响研究比较少,一些学者研究了臭氧对农作物或草本植物根际微生物的影响,而关于臭氧对森林植物根际微生物的影响研究则非常缺乏。Scholoter 等[90] 研究了山毛榉幼苗根际和非根际土壤微生物对臭氧的响应,结果表明山毛榉幼苗经过 $1 \times O_3$ 和 $2 \times O_3$ 处理后,根际微生物群落对臭氧处理作出了响应,对照处理下根际土壤微生物多样性高于 $2 \times O_3$ 处理,而且群落结构和功能都受到了臭氧的影响,多样性明显降低,潜在营养周转降低。虽然臭氧不会直接影响根际微生物,但是根际 - 土壤 - 植物系统中一方面受到影响,其他两方面受到影响。Phillips 等[91] 发现,臭氧处理后山杨以及山杨 - 白桦混交林的土壤真菌磷脂脂肪

酸减少,但山杨－枫树混交林幼苗的根际土壤微生物真菌不受臭氧的影响。

7 研究展望

根系是连接土壤与植物地上部之间物质能量交换的重要桥梁,深入研究臭氧胁迫下植物根系的生物学特性才能全面了解植物的整体生物学特性及功能。臭氧对森林植物根系的影响很复杂,由于研究树种、臭氧浓度以及熏气方式的不同得到的研究结果也存在差异。而且臭氧胁迫下森林植物根系生态的研究还很缺乏,根系生态的变化直接影响植物根系功能,影响森林生态系统的长期稳定发展。为了科学评价大气臭氧浓度升高对森林生态系统的影响,围绕臭氧浓度对森林植物根系生态的影响,今后还需要在以下几个方面加强研究:首先,根系构型对植物应对环境刺激的敏感性、营养物质吸收等起着重要作用,应加强臭氧胁迫下根系形态构型的原位观察测定和定量分析研究;其次,搞清楚臭氧胁迫下植物根系内源激素的响应。植物内源激素是植物正常代谢的极微量产物,对植物的生长、发育、成熟及衰老等所有生理过程有着重要的调控作用,是根系生命活动的调节者。在植物遭受胁迫时,内源激素起到重要的调节作用,目前关于臭氧胁迫对植物根系内源激素的影响研究很少,有必要加强这方面的研究;第三,加强臭氧胁迫下植物根系胁迫信号感受、转导与其它信号途径的互作关系以及分子生物学机制方面的研究。

参考文献:

[1] Ashmore M R. Assessing the future global impacts of ozone on vegetation[J]. Plant, Cell and Environment, 2005, 28: 949－964.

[2] IPCC. CLIMATECHANGE 2001 － The Scientific Basis[M]. Cambridge, UK and New York, USA: Cambridge University Press, 2002.

[3] 冯宗炜,王春乙,金明红,等. 大气臭氧与环境变化对农业生态系统的影响机理与评估[M]//周秀骥等主编,长江三角洲低层大气与生态系统相互作用研究. 北京:气象出版社,2004: 253－292.

[4] 胡正华,孙银银,李 琪,等. 南京北郊春季地面臭氧与氮氧化物浓度特征[J]. 环境工程学报,2012,6(6):1995－2000.

[5] 徐 胜,何兴元,陈 玮,等. 高浓度 O_3 对树木生理生态的影响[J]. 生态学报,2009,29(1):368－377.

[6] 刘常富,刘 辰,何兴元,等. 基于 OTC 模拟的臭氧浓度升高对华山松生长的影响[J]. 应用生态学报,2013,24(10):2731－2736.

[7] 苏丽丽,付 伟,徐 盛,等. 高浓度 O_3 对银杏凋落叶化学组成的影响[J]. 生态学杂志,2015,34(10):2757－2763.

[8] 付 伟,邓莉兰,徐 胜,等. 臭氧对黄檗幼苗叶片可见伤害及气孔特征的影响[J]. 东北林业大学学报,2015,43(2):14－18.

[9] 牛俊峰,张巍巍,李 丽,等. 臭氧浓度升高对香樟叶片光合色素及抗过氧化的影响及其氮素响应[J]. 生态学报,2012,32(16): 5062－5070.

[10] Zhang W W, Niu J F, Wang X K, *et al*. Effects of ozone exposure on growth and photosynthesis of the seedlings of Liriodendron chinense (Hemsl.) Sarg, a native tree species of subtropical China [J]. Photosynthetica, 2011, 49 (1): 29－36.

[11] 张巍巍,牛俊锋,冯兆忠,等. 全缘冬青幼苗(*Ilex integra* Thunb.)对大气 O_3 浓度升高的响应[J]. 环境科学,2011,32(8):2414－2421.

[12] 杨田田,张巍巍,胡恩柱,等. O_3 浓度升高对南方城市绿化树种氮素的影响[J]. 环境科学,2014,35(10):3896－3902.

[13] Feng Z, Sun J, Wan W, Hu E, Calatayud V. Evidence of widespread ozone－induce visible injury on plants in Beijing, China [J]. Environmental Pollution, 2014, 193: 296－301.

[14] Kolb T E, Matyssek R. Limitations and perspectives about scaling ozone impacts in trees[J]. Environmental Pollution, 2001, 115: 373－393.

[15] Grulke N E, Johnson R, Monschein S, *et al*. Variation in morphological and biochemical O_3 injury attributes of mature Jeffrey pine within canopies and between microsites [J]. Tree Physiology, 2003, 23: 923－929.

[16] Nunn A J, Reiter I M, Häberle K H, *et al*. Response patterns in adult forest trees to chronic ozone stress: identification of variations and consistencies[J]. Environmental Pollution, 2005, 136: 365－369.

[17] Matyssek R, Bahnweg G, Ceulemans R, *et al*. Synopsis of the CASIROZ case study: carbon sink strength of *Fagus sylvatica* L. in a changing environment － experimental risk assessment of mitigation by chronic ozone impact[J]. Plant Biology, 2007, 9: 163－180.

[18] Karnosky D F, Zak D R, Pregitzer K S, *et al*. Tropospheric O_3 moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO_2: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project[J]. Functional Ecology, 2003, 17: 289－304.

[19] Andersen C P. Source-sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone[J]. New Phytologist, 2003, 157: 213－228.

[20] Warwick K R, Taylor G. Contrasting effects of tropospheric ozone on five native herbs which coexist in calcareous grassland[J]. Global Change Biology, 1995, 1: 143－151.

[21] Rennenberg H, Herschbach C, Polle A. Consequences of air pollution on shoot－root interactions[J]. Journal of Plant Physiology, 1996, 148: 296－301.

[22] Grantz D A, Silva V, Toyota M, *et al*. Ozone increases root respiration but decreases leaf CO_2 assimilation in cotton and melon[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54: 2375－2384.

[23] Sanz J, Muntifering R B, Bermejo V, *et al*. Ozone and increased nitrogen supply effects on the yield and nutritive quality of Trifolium subterraneum[J]. Atmospheric Environment, 2005, 39: 5899

-5907.

[24] Hill J O, Simpson R J, Wood J T, *et al.* The phosphorus and nitrogen requirements of temperate pasture species and their influence on grassland botanical composition[J]. Australian Journal of Agricultural and Resource economics, 2005, 56: 1027 - 1039.

[25] Hill J O, Simpson R J, Moore A D, *et al.* Morphology and response of roots of pasture species to phosphorus and nitrogen nutrition[J]. Plant and Soil, 2006, 286: 7 - 19.

[26] Guidi L, Degl' Innocenti E, Martinelli F, *et al.* Ozone effects on carbon metabolism in sensitive and insensitive Phaseolus cultivars [J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 66: 117 - 125.

[27] 列淦文,叶龙华,薛　立. 臭氧胁迫对植物主要生理功能的影响[J]. 生态学报,2014,34(2):294 - 306.

[28] 牛俊峰,张巍巍,李　丽,等. 臭氧浓度升高对香樟叶片光合色素及抗过氧化的影响及其氮素响应[J]. 生态学报,2012,32(16):5062 - 5070.

[29] 任　巍,田汉勤. 臭氧污染与陆地生态系统生产力[J]. 植物生态学报,2007,31(2):219 - 230.

[30] Andersen C P, Wilson R, Plocher M, *et al.* Carry - over effects of ozone on root growth and carbohydrate concentrations of ponderosa pine seedlings[J]. Tree Physiology, 1997, 17: 805 - 811.

[31] Grantz D A, Gunn S, Vu H B. O_3 impacts on plant development: a meta - analysis of root/shoot allocation and growth[J]. Plant Cell and Environment, 2006, 29: 1193 - 1209.

[32] Zouzoulas D, Koutroubas S D, Vassiliou G, *et al.* Effects of ozone fumigation on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) morphology, anatomy, physiology, yield and qualitative characteristics of fibers[J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 67: 293 - 303.

[33] Laurence J A, Andersen C P. Ozone and natural systems: understanding exposure, response and risk[J]. Environment International, 2003, 29: 155 - 160.

[34] Díaz-de-Quijano M, Schaub M, Bassin S, *et al.* Ozone visible symptoms and reduced root biomass in the subalpine species *Pinus uncinata* after two years of free - air ozone fumigation[J]. Environmental Pollution, 2012, 169: 250 - 157.

[35] Karlsson P E, Uddling J, Skärby L, *et al.* Impact of ozone on the growth of birch (*Betula pendula*) saplings[J]. Environmental Pollution, 2003, 124: 485 - 495.

[36] Andersen C P, Hogsett W E, Wessling R, *et al.* Ozone decreases spring root growth and root carbohydrate content in ponderosa pine the year following exposure[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1991, 21: 1288 - 1291.

[37] Calatayud V, García-Breijo F J, Júlia C, *et al.* Physiologica, anatomical and biomass partitioning responses to ozone in the Mediterranean endemic plant Lamottea dianae[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2011, 74: 1131 - 1138.

[38] Zeleznik P, Hrenko M, Then C, *et al.* CASIROZ: root parameters and types of ectomycorrhiza of young beech plants exposed to different ozone and light regimes[J]. Plant Biology, 2007, 9:298 - 308

[39] Grulke N E, Andersen C P, Fenn M E, *et al.* Ozone exposure and nitrogen deposition lowers root biomass of ponderosa pine in the San Bernardino Mountains, California[J]. Environmental Pollution, 1998, 103: 63 - 73.

[40] Gerosa G, Fusaro L, Monga R, *et al.* A flux-based assessment of above and below ground biomass of Holm oak (*Quercus ilex* L.) seedlings after one season of exposure to high ozone concentrations [J]. Atmospheric Environment, 2015, 113: 41 - 49.

[41] Alonso R, Elvira S, González - Fernández I, *et al.* Drought stress does not protect *Quercus ilex* L. from ozone effects: results from a comparative study of two subspecies differing in ozone sensitivity [J]. Plant Biology, 2014, 16: 375 - 384.

[42] Nikolova P S, Andersen C P, Blaschke H, *et al.* Belowground effects of enhanced tropospheric ozone and drought in a beech/spruce forest (*Fagus sylvatica* L./*Picea abies*[L.] Karst)[J]. Environmental Pollution, 2010, 158: 1071 - 1078.

[43] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. [M] Plant Physiological Ecology. Springer, New York, 1998, 540.

[44] Moraes R M, Bulbovas P, Furlan C M, *et al.* Physiological responses of saplings of *Caesalpinia echinata* Lam., a Brazilian tree species, under ozone fumigation[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2006, 63: 306 - 312.

[45] Pregitzer K S, Burton A J, King J S, *et al.* Soil respiration, root biomass, and root turnover following long - term exposure of northern forests to elevated atmospheric CO_2 and tropospheric O_3[J]. New Phytologist, 2008, 180: 153 - 161.

[46] King J S, Pregitzer K S, Zak D R, *et al.* Fine root biomass and fluxes of soil carbon in young stands of paper birch and trembling aspen as affected by elevated atmospheric CO_2 and tropospheric O_3 [J]. Oecologia, 2001, 128: 237 - 250.

[47] Weigt R B, Häberle K H, Rötzer T, *et al.* Whole-tree seasonal nitrogen uptake and partitioning in adult *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* L.[Karst.] trees exposed to elevated ground-level ozone[J]. Environmental Pollution, 2015, 196: 511 - 517.

[48] Luedemann G, Matyssek R, Winkler J B, *et al.* Contrasting ozone × pathogen interaction as mediated through competition between juvenile European beech (*Fagus sylvatica*) and Norway spruce (*Picea abies*)[J]. Plant and Soil, 2009, 323: 47 - 60.

[49] Landolt W, Bühlmann U, Bleuler P, *et al.* Ozone exposure - response relationships for biomass and root/shoot ratio of beech (*Fagus sylvatic*), ash (*Fraxinus excelsior*), Norway spruce (*Picea abies*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*)[J]. Environmental Pollution, 2000, 109: 473 - 478.

[50] Thomas V F D, Braun S, Flückiger W. Effects of simultaneous ozone exposure and nitrogen loads on carbohydrate concentrations, biomass and growth of young spruce trees (*Picea abies*)[J]. Environmental Pollution, 2005, 137: 507 - 516.

[51] Nadelhoffer K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine root production in forest ecosystems[J]. New Phytologist, 2000, 147: 131 - 139.

[52] Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems[J]. New Phytologist, 2000, 147: 13 - 31.

[53] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern

hardwoodforests[J]. Oecologia, 2000, 12 (5): 389 – 399.

[54] Norby R J, Jackson R B. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective[J]. New Phytologist, 2000, 147: 3 – 12.

[55] Kelting D L, Burger J A, Edwards G S. The effects of ozone on the root dynamics of seedlings and mature red oak (*Quercus rubra* L.) [J]. Forest Ecology and Management, 1995, 79: 197 – 206.

[56] Mainiero R, Kazda M, Häberle K, *et al.* Fine root dynamics of mature European beech (*Fagus sylvatica L.*) as influenced by elevated ozone concentrations[J]. Environmental Pollution, 2009, 157: 2658 – 2644.

[57] Edwards N T. Root and soil respiration responses to ozone in *Pinus taeda* L. seedlings[J]. New Phytologist, 1991, 118: 315 – 321.

[58] Shan Y, Feng Z, Izuta T, *et al.* The individual and combined effects of ozone and simulated acid rain on growth, gas exchange rate and water-use efficiency of *Pinus armandi* Franch[J]. Environmental Pollution, 1996, 91: 355 – 361.

[59] Gorisson A, van Veen J. Temporary disturbance of translocation of assimilates in Douglas firs caused by low levels of ozone and sulfur dioxide[J]. Plant Physiology, 1988, 88: 559 – 563.

[60] Scagel C F, Andersen C P. Seasonal changes in root and soil respiration of ozone – exposed ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) grown in different substrates [J]. New Phytologist, 1997, 136: 627 – 643.

[61] Coleman M D, Dickson R E, Isebrands J G, *et al.* Root growth and physiology of potted and field – grown trembling aspen exposed to tropospheric ozone[J]. Tree Physiology, 1996, 16: 145 – 152.

[62] Andersen C P, Rygiewicz P T. Allocation of carbon and mychorrhizal Pinus ponderosa seedlings exposed to ozone[J]. New Phytologist, 1995, 131: 471 – 478.

[63] Braun S, Zugmaier U, Thomas V, *et al.* Carbohydrate concentrations in different plant parts of young beech and spruce along a gradient of ozone pollution[J]. Atmospheric Environment, 2004, 38: 2399 – 2407.

[64] Tingey D T, Wilhour R G, Standley C. The effect of chronic ozone exposures on the metabolite content of ponderosa pine seedlings [J]. Forest Science, 1976, 22: 234 – 241.

[65] Gorissen A, Schelling G C, van Veen J A. Concentration dependent effects of ozone on translocation of assimilates in Douglas-fir [J]. Journal of Environmental Quality, 1991, 20: 169 – 173.

[66] Braun S, Flückiger W. Effects of ambient ozone on seedlings of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* (L.) Karst[J]. New Phytologist, 1995, 129: 33 – 44.

[67] Luethy-Krause B, Landolt W. Effects of ozone on starch accumulation in Norway spruce (*Picea abies*)[J]. Trees, 1990, 4(3): 107 – 110.

[68] Lux D, Leonard S, Müller J, *et al.* Effects of ambient ozone concentrations on contents of non-structural carbohydrates in young *Picea abies* and *Fagus sylvatica*[J]. New Phytologist, 1997, 137: 399 – 409.

[69] Hanson G P, Stewart W S. Photochemical oxidants: effect on starch hydrolysis in leaves [J]. Science, 1970, 168 (3936): 1223 – 1224.

[70] Thomas V F D, Braun S, Flückiger W. Effects of simultaneous ozone exposure and nitrogen loads on carbohydrate concentrations, biomass, growth, and nutrient concentrations of young beech trees (*Fagus sylvatica*)[J]. Environmental Pollution, 2006, 143: 341 – 354.

[71] Braun S, Zugmaier U, Thomas V, *et al.* Carbohydrate concentrations in different plant parts of young beech and spruce along a gradient of ozone pollution[J]. Atmospheric Environment, 2004, 38: 2399 – 2407.

[72] Thomas V F D, Hiltbrunner E, Braun S, *et al.* Changes in root starch contents of mature beech (*Fagus sylvatica L.*) along an ozone and nitrogen gradient in Switzerland[J]. Phyton (Austria), 2002, 42: 223 – 228.

[73] Grulke N E, Andersen C P, Hogsett W E. Seasonal changes in above – and belowground carbohydrate concentrations of ponderosa pine along a pollution gradient[J]. Tree Physiology, 2001, 21: 173 – 181.

[74] Read D. Biodiversity: plants on the web[J]. Nature, 1998, 396 (6706): 22 – 23.

[75] Kainulainen P, Utriainen J, Holopainen J K, *et al.* Influence of elevated ozone and limited nitrogen availability on conifer seedlings in an open – air fumigation system: effects on growth, nutrient content, mycorrhiza, needle ultrastructure, starch and secondary compounds[J]. Global Change Biology, 2000, 6: 345 – 355.

[76] Mahoney M J, Chevone B I, Skelly J M, *et al.* Influence of mycorrhizae on the growth of loblolly pine seedlings exposed to ozone and sulphur dioxide[J]. Phytopathology, 1985, 75: 679 – 682.

[77] Keane K D, Manning W J. Effects of ozone and simulated acid rain on birch seedling growth and formation of ectomycorrhizae[J]. Environmental Pollution, 1988, 52: 55 – 65.

[78] Díaz G, Barrantes O, Honrubia M, *et al.* Effect of ozone and sulphur dioxide on mycorrhizae of *Pinus halepensis* Miller[J]. Annales des Sciences Forestieú res, 1996, 53: 849 – 856.

[79] Rantanen L, Palomaki V, Holopainen T. Interactions between exposure to O_3 and nutrient status of trees-effects on nutrient content and uptake, grwoth, mycorrhiza and needle ultra-structure [J]. New Phytologist, 1994, 128: 679 – 687.

[80] Manninen A M, Laatikainen T, Holopainen T. Condition of Scots pine fine roots and mycorrhiza after fungicide application and low-level ozone exposure in a 2-year field experiment[J]. Trees, 1998, 12: 347 – 355.

[81] Haberer K, Herbinger K, Alexou M, *et al.* Effects of drought and canopy ozone exposure on antioxidants in fine roots of mature European beech (*Fagus sylvatica*) [J]. Tree Physiology, 2008, 28: 713 – 719.

[82] Reich P B, Schoettle A W, Stroo H F, *et al.* Effects of O_3, SO_2, and acidic rain on mycorrhizal infection in northern red oak seedlings[J]. Canadian Journal of Botany, 1985, 63: 2049 – 2055.

[83] Stroo H F, Reich P B, Schoettle A W, *et al.* Effects of ozone and acid rain on white pine (*Pinus strobus*) seedlings grown in five soils. II. Mycorrhizal infection[J]. Canadian Journal of Botany,

1988, 66: 1510 – 1516.

[84] Grebenc T, Kraigher H. Changes in the community of ectomycorrhizal fungi and increased fine root number under adult beech trees chronically fumigated with double ambient ozone concentration[J]. Plant Biology, 2007, 9: 279 – 287.

[85] Grebenc T, Kraigher H. Types of ectomycorrhiza of mature beech and spruce at ozone-fumigated and control forest plots[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2007, 128: 47 – 59.

[86] Haberer K, Grebenc T, Alexou M, *et al*. Effects of long-term free-air ozone fumigation on $\delta^{15}N$ and total N in *Fagus sylvatica* and Associated mycorrhizal fungi [J]. Plant Biology, 2007, 9: 242 – 252.

[87] Andrew C, Lilleskov E A. Productivity and community structure of ectomycorrhizal fungal sporocarps under increased atmospheric CO_2 and O_3[J]. Ecology Letters, 2009, 12: 813 – 822.

[88] Roth D R, Fahley T J. The effect of acid precipitation and ozone on the ectomycorrhizae of red spruce saplings[J]. Water, Air, and Soil Pollution, 1998, 103: 263 – 276.

[89] Pérez – Soba M, Dueck T A, Puppi P, *et al*. Interactions of elevated CO_2, NH_3 and O_3 on mycorrhizal infection, gas exchange and N metabolism in saplings of Scots pine[J]. Plant and Soil, 1995, 176: 107 – 116.

[90] Schloter M, Winkler J B, Aneja M, *et al*. Short term effects of ozone on the plant – rhizosphere – bulk soil system of young beech trees[J]. Plant Biology, 2005, 7: 728 – 736.

[91] Phillips R L, Zak D R, Holmes W E. Microbial community composition and function beneath temperate trees exposed to elevated atmospheric CO_2 and tropospheric O_3[J]. Oecologia, 2002, 131: 236 – 244.

(责任编辑:崔　贝)