

高 CO₂ 浓度下根系分泌物的研究进展^①

陈改苹 朱建国 程 磊

(中国科学院南京土壤研究所 南京 210008)

摘 要 根系分泌物是植物对大气 CO₂ 浓度升高响应的调节器, 它能活化土壤养分元素、调节微生物区系组成, 在根际生态系统中扮演重要角色。本文综述了大气 CO₂ 浓度升高及其导致的温度上升引起根系分泌物数量和组成上的变化, 讨论了这种变化与土壤微生物的关系和对全球 C 循环的贡献, 并根据现状提出了今后的研究方向。

关键词 CO₂ 浓度升高; 根系分泌物; 温度; 土壤微生物; 碳循环

中图分类号 S154.4

由于人类活动的影响, 大气中的 CO₂ 浓度已从工业革命前的 280 μmol/mol 上升到目前的 370 μmol/mol 左右^[1], 预计到 21 世纪中叶将是目前的 1.5 倍^[2], 由此将导致地表气温增加 1.5 ~ 4.5 °C^[3]。作物对大气 CO₂ 浓度升高、全球气候变暖的响应近年来已成为研究的热点。一般认为, 大气 CO₂ 浓度升高, 植物光合作用增强, 同化产物在体内积累并重新分配, 引起了植物生理代谢过程的变化, 从而影响到代谢物质的形成和分泌。而根系分泌物的变化又会影响到养分循环和根际微生物类群的区系分布, 土壤过程也发生了改变, 进而反馈影响全球气候变化。

大量研究表明, CO₂ 浓度升高极显著增加了根的生物量和 C/N^[4-7]。理论上, 根生物量的增加和 C/N 的改变会改变根系的分泌。而实际上根系分泌物的数量和组成如何变化? 这种变化在全球 C 循环的过程中又扮演什么样的角色? 本文针对以上问题对国内外的研究报道加以阐述。

1 大气 CO₂ 浓度升高对根系分泌物的影响

1.1 高 CO₂ 浓度下根系分泌的生理响应及诱导机理

人们对根系分泌物的认识是从 1904 年德国微生物学家 Hiltner 提出“根际”的概念开始的。1969 年 Rovira^[8]将根系分泌物定义为健康的、未受扰动的根系向周围环境中释放的各种物质, 既包括健康组织代谢过程中的主动释放物, 也有衰老组织和植物残

根的分解产物。按其类型可划分为渗出物、分泌物、粘胶质、分解物和脱落物 4 种^[9, 10]。其主要化学组成是糖类、低分子量有机酸、氨基酸、极少量的脂肪酸和甾类化合物、微量生长物质及一些无机离子。在植物的整个生育过程中, 约有 15 % ~ 25 % 的同化 C 通过根系分泌到了土壤中^[9]。影响根系分泌物的因素是多方面的, 主要为土壤理化特性、植物的种类和发育阶段、矿质营养、光温条件、根际微生物以及实验设计等^[9, 11, 12]。

根系分泌物反映了植物体内的 C、N 代谢, 其组成与 C/N 相关。在系统整理了 10 多年的 FACE 实验数据后, Kimball 等^[13]认为在水分和养分充足的条件下, FACE 处理的 C₃ 植物叶片中水溶物浓度或总非组织性碳水化合物的浓度平均增加了 22 %, 而 N 的含量平均减少了 9 %。最近, 谢祖彬^[14]对中国 FACE 中的水稻研究也发现各生育期叶中 N 都有下降趋势, 尤其在抽穗期下降幅度最大。由以上研究知, 植物对 CO₂ 浓度升高的响应是碳水化合物含量积累或不变而 N 含量普遍下降, 这直接导致植物组织的 C/N 显著增加, Curtis 等^[15]的研究验证了这一观点。Hodge 等^[4]对黑麦草的研究也表明, 高 CO₂ 浓度下茎和根中的 C/N 明显高于 CK。

由于影响根系分泌的因素多, 分泌物的种类、含量差异大, 对于高 CO₂ 浓度如何通过改变 C/N 来诱导根系分泌的机理, 学者们提出了不同假设。其中的 C 素/营养平衡假设认为^[16]: 正常生长条件下,

^①国家自然科学基金项目(40231003, 40271061)、国家自然科学基金重大国际合作研究项目(40110817)、中国科学院知识创新重要方向项目(KZCX3-SW-440, KZCX2-SW-133) 共同资助。

植物通过根系吸收的营养对植物生长的作用大于光合作用对植物生长的作用。植物体内的 C 素/营养比与体内以 C 素为基础的次生代谢物质(如以 C、N、O 为主要结构的化合物)呈正相关,而与以营养为基础的次生代谢物质(如生物碱等含 N 化合物)呈负相关。CO₂ 浓度升高的条件下,植物的光合速率增加,而生长速率保持相对稳定,植物会积累较多的碳水化合物,体内 C 素/营养比增大,以 C 素为基础的次生代谢物质(如有机酸、酚类等碳水化合物)就会积累,然后转运到根系释放。

1.2 高 CO₂ 浓度下根系分泌物组成和数量上的变化

由于根际微生物生态系统的复杂性和根系分泌物分离、鉴定手段的滞后性,很少有高 CO₂ 浓度影响根系分泌物组成和数量的报道。一般而言,分配到根部过剩的同化 C 会增加通过根呼吸和根分泌进入土壤中的可溶性有机物。Cheng 等^[17]对春小麦的 ¹⁴C 示踪显示,高 CO₂ 浓度下根际可溶性 C 含量增加了 60 %。Norby 等^[18]对短叶松的示踪实验也发现高 CO₂ 浓度明显增加了可溶性的根系分泌物。也有相反报道,Whipps 等^[19]对玉米根的 ¹⁴C 示踪实验却并没有发现 CO₂ 浓度的影响。Hodge 等^[4]在灭菌条件下分析了黑麦草的根系分泌物,发现在生育后期,高 CO₂ 浓度抑制了总糖和酚酸的分泌,然而却显著增加了总有机 C 的分泌量。自由氨基酸的分泌量在高 CO₂ 浓度下也是增加的,但没有显著差异。只有总蛋白质的分泌量在整个实验期间都没有变化。王大力等^[20]在开顶式培养室(OTC)中水培水稻,发现 CO₂ 浓度倍增下,水稻根系单株分泌总有机 C 量显著高于 CK,但单位根重的总有机 C、甲酸、乙酸与 CK 相比还略有下降。最近马红亮等^[21]的研究表明,高 CO₂ 浓度显著增加了水稻根系分泌的总 C 和总糖,在拔节期、抽穗期、成熟期分别增加了 13.4 %, 38.1 % 和 13.7 %。Uselman 等^[12]对刺槐树的研究结果显示,单位根重可溶性有机 N (DON) 的分泌并没有对 CO₂ 浓度倍增作出响应,而 N 的供应却极显著刺激了 DON 的分泌,与不施用 N 肥相比,施用 N 肥的情况下, DON 的分泌量增加了 57 %。可溶性有机 C (DOC) 的分泌也有类似的趋势, N 的供应极显著增加了 DOC 的分泌量,与不施用 N 肥相比,平均增加了 55 %^[22]。从以上可以看出, CO₂ 浓度升高情况下,含 C 化合物的分泌总量显著增加,而含 N 化合物的分泌量变化不大,这可能是根系生物量尤其是细根生物量明显增多,且根中 N 的含量

相对下降的结果。对于刺槐实验而言,它是一种生物固 N 树,而固 N 是要耗能的,因此在没有 N 肥的供应下,刺槐会尽可能减少 N 的分泌损失来保存体内的 N,表现为 N 的处理效应比 CO₂ 浓度的更为明显。

1.3 CO₂ 浓度上升而导致的温度升高对根系分泌物的影响

CO₂ 浓度升高可通过增加植物的凋落物、根系分泌物和根系周转量等促进 CH₄ 的排放^[19]。CH₄ 的排放量尽管少但其“温室效应”贡献率却是 CO₂ 的 20 多倍^[23]。因此,大气 CO₂ 浓度升高对植物的影响不是单一的,它本身及带来的温室效应引起的温度上升和水分、养分利用上的变化将使得研究工作更为复杂。Stulen 等人^[24]建议,引用高 CO₂ 浓度促进根冠比的数据时要谨慎,因为 CO₂ 的作用可能不是直接的,而是通过温度、水分、养分等环境因素来影响根冠比。最近罗卫红等^[25]的研究也发现,FACE 使得白天水稻冠层和叶片温度明显升高,冠层平均温度比 CK 高 0.43 °C,由此认为,高 CO₂ 浓度可能通过冠层微气候的差异来影响作物的生长发育。Uselman 等讨论了高 CO₂ 和温度的共同作用,发现温度升高 4 °C 极显著地增加了单位根重 DOC 的分泌量,与 CK 相比增加了 1.7 倍;同样也显著增加了单位根重 DON 的分泌量,与 CK 相比增加了 1.4 倍^[12]。温度而不是 CO₂ 浓度成为了主导因子,可能是因为升高的温度正好达到了植物的最适生长温度,植物的新陈代谢加快,分泌量也相应增加。

2 根系分泌物与土壤微生物的相互作用

土壤中 CO₂ 的浓度几乎是大气 的 50 倍,因此大气 CO₂ 浓度升高对根系微生物的影响应该不是直接的,很可能是通过利用过量的同化 C 来调节根系分泌物的组成和数量从而影响根际微生物的活性。然而人们对这种影响的机理尚存有争议。有研究表明,CO₂ 浓度升高会给根际微生物带来更多的底物,从而提高微生物的活性,加速养分的矿化,改善植物的养分状况^[26, 27]。也有研究显示,植物凋落物的高 C/N 减缓了其降解速率,土壤中的 N 营养成为微生物的限制因子,微生物将会和植物争夺土壤中可利用的 N 源^[28-30]。Zak 等^[31]总结了 CO₂ 浓度升高对土壤微生物活性影响的相关文献,发现生长禾草状、草本和木本植物种类的土壤微生物总 C 和呼吸强度均有增加,但增强程度有差别。高 CO₂ 浓度也能显

著增加土壤中木质素酶、蛋白酶、土壤脲酶和磷酸酶的活性^[32, 33]。这种微生物活性的增加一般认为是对 C 源使用加快的反映, 但根际物质包括根系分泌物、根粘胶质、细胞裂解物、根冠脱落物等, 微生物使用的 C 源有多少来自根系分泌物还不能定论, Uselman 等^[22]报道根系分泌物中能被迅速降解的占 60 %。总之, 根际微生物和根系分泌物的交互作用是非常复杂的, 微生物可以通过以下 4 个方面影响根系分泌^[34]: ①影响根细胞渗透性; ②影响根的代谢活动; ③改变根际营养物质对植物的有效性; ④对根分泌的某些化合物吸收与转化。微生物除了通过利用分泌物间接影响根系的分泌外, 它们自身也能分泌出一些和根系分泌物相似的物质^[33]。另外, 植物的根也会再吸收某些分泌物, 从而使得研究工作更加复杂^[4, 36]。

3 根系分泌物对碳库的贡献

1990 年 Dyson 在牛津大学做的报告中将“缺失 C 库”与根联系在一起, 从此人们在计算全球 C 循环时重视了对根的研究, 认为根际是陆地生态 C 循环中的关键一环。但大气 CO₂ 浓度升高, 陆地生态系统中土壤是 C 素的源或汇目前仍有争议。一方面, CO₂ 浓度升高, 根冠比增加, 更多的同化 C 转运到根部, 土壤微生物可供利用的 C 源增多, 微生物的数量和活性增加, 促进了本土有机质的分解, 土壤可能是“C 源”。另一方面, 由根新输入到土壤中的 C 源多是极易被利用的 C, 可被微生物优先利用, 从而保护了本土有机质, 而凋落物的高 C/N 也会减缓微生物对其分解速率, 因此土壤可能是“C 汇”。最近有人认为, 大气 CO₂ 浓度升高, 由根系分泌物输入土壤中的 C 增加, 可能是导致长期土壤 C 增加的一种机制。Uselman 等人^[22]对此做了实验验证, 认为在 24 h 内只有 1 % 左右的光合固定 C 通过根系分泌损失, 与 Hodge 等^[11]的报道相一致。在植物的整个生育期, 约 20 % 同化 C 释放到土壤中, 但其中的大部分很快被土壤微生物呼吸掉^[37], 土壤能固定的只占净同化 C 的 2 % ~ 5 %^[38]。尽管在活化土壤养分、调节根际微生态系统中扮演着重要的角色, 根系分泌物与其他输入到土壤中的 C 源量相比, 只能是“缺失 C 库”中重要的但非主要的一部分。

4 结束语

根系分泌物是植物与土壤进行物质、能量、信

息交流的重要媒介, 是根际微生态系统中的有机枢纽。目前对专一性根系分泌物的研究较为透彻, 但对于高 CO₂ 浓度下根系分泌物的研究尚处于起步阶段。已有的研究表明, 大气 CO₂ 浓度升高会引起根系分泌物数量上的变化, 而根系分泌物又会通过微生物的活性直接或间接影响土壤中养分的有效性, 从而影响到土壤过程和整个微生态系统。今后应该开展以下几个方面的研究工作:

(1) 改进实验手段和分析方法, 在做到根系分泌物定性研究的基础上, 进一步对其组分进行定量分析是研究的重点;

(2) 根系分泌物与微生物类群区系分布的消长动态变化仍是研究弱点, 亟待加强;

(3) 根系分泌物对 CO₂ 浓度升高的响应机制及其所起的生态功能, 有待深入的研究;

(4) CO₂ 浓度升高, 根系分泌物增加, 促进了 CH₄ 的排放, 这关系到全球气温进一步升高, 也需要进行深入的研究。

参考文献

- 1 Kobayashi K. The experimental study of FACE. Jap. J. Corp Sci., 2001, 70 (1): 1 ~ 16
- 2 King AW, Emanuel WR. Projecting future concentrations of atmospheric CO₂ with global carbon cycle models: The importance of simulating historical changes. Environmental Management, 1992, 16: 91 ~ 108
- 3 Dickinson RE. Uncertainties of estimates of climatic change. Climatic Change, 1989, 15: 5 ~ 13
- 4 Hodge A, Paterson E. Characterisation and microbial utilization of exudates material from the rhizosphere of *Lolium Perenne* grown under CO₂ enrichment. Soil Biol. & Biochem., 1998, 30: 1033 ~ 1043
- 5 李伏生, 康绍忠. 两种氮水平下 CO₂ 浓度升高对冬小麦生长和氮磷浓度的影响. 土壤学报, 2003, 40 (4): 599 ~ 605
- 6 林伟宏, 王大力. 大气二氧化碳升高对水稻生长及同化物分配的影响. 科学通报, 1998, 43 (21): 2299 ~ 2302
- 7 Larigauderie A. Root response to CO₂ enrichment and nitrogen supply in loblolly pine. Plant and Soil, 1994, 165: 21 ~ 32
- 8 Rovira AD. Plant root exudates. Bot. Rev., 1969, 35: 35 ~ 57
- 9 施卫明. 根系分泌物与养分有效性. 土壤, 1993, 25 (5):

- 252 ~ 256
- 10 邵建红, 常江, 张自立, 丁士明, 魏俊岭. 研究植物根系分泌物的方法. 植物生理通讯, 2003, 39 (1): 56 ~ 60
- 11 Hodge A, Grayson SJ, Ord BG. A novel method for characterization and quantification of plant root exudates. Plant and Soil, 1996, 184: 97 ~ 104
- 12 Uselman SM, Qualls RG, Thomas RB. A test of a potential short cut in the nitrogen cycle: The role of exudation of symbiotically fixed nitrogen from the roots of a N-fixing tree and the effects of increased atmospheric CO₂ and temperature. Plant and Soil, 1999, 210: 21 ~ 32
- 13 Kimball BA, 朱建国, 程磊. 开放系统中农作物对空气 CO₂ 浓度增加的响应. 应用生态学报, 2002, 13 (10): 1323 ~ 1338
- 14 谢祖彬, 朱建国, 张雅丽, 马红亮, 刘钢, 韩勇, 曾青, 蔡祖聪. 水稻生长及其体内 C、N、P 组成对开放式空气 CO₂ 浓度增高和 N、P 施肥的响应. 应用生态学报, 2002, 13 (10): 1223 ~ 1230
- 15 Curtis PS, Balduman LM, Drake BG, Whighan DF. Elevated atmospheric CO₂ effects on belowground progress in C₃ and C₄ estuarine marsh communities. Ecology, 1990, 71 (5): 2001 ~ 2006
- 16 沈宏, 严小龙. 根系分泌作用及其诱导机制. 土壤与环境, 2001, 10 (4): 339 ~ 342
- 17 Cheng W, Johnson DW. Elevated CO₂, rhizosphere process and soil organic matter decomposition. Plant and Soil, 1998, 202: 167 ~ 174
- 18 Norby RJ, O'Neill EG, Hood WG, Luxmoore RJ. Carbon allocation, root exudation and mycorrhizal colonization of *Pinus echinata* seedlings grown under CO₂ enrichment. Tree Physiol., 1987, 3: 203 ~ 210
- 19 Whipps JM. Effect of CO₂ concentration on growth, carbon distribution and loss of carbon from the roots of maize. J. Exp. Bot., 1985, 36: 644 ~ 651
- 20 王大力, 林伟宏. CO₂ 浓度升高对水稻根系分泌物的影响—总有机碳、甲酸和乙酸含量的变化. 生态学报, 1999, 19 (4): 570 ~ 572
- 21 马红亮, 朱建国, 谢祖彬, 张雅丽, 刘钢, 曾青. 开放式空气 CO₂ 浓度升高对水稻土壤可溶性 C、N、和 P 的影响. 土壤, 2004, 36 (4): 392 ~ 372
- 22 Uselman SM, Qualls RG, Thoman RB. Effects of increased atmospheric CO₂, temperature and soil N availability on root exudation of dissolved organic carbon by a N-fixing tree (*Robinia pseudoacacia* L.). Plant and Soil, 2000, 222: 191 ~ 202
- 23 Dacey WH, Drake BG, Klug MJ. Stimulation of methane emission by carbon dioxide enrichment of marsh vegetation. Nature, 1994, 370: 47 ~ 49
- 24 Stulen I, Hertog J. Root growth and functioning under atmospheric CO₂ enrichment. Vegetatio., 1993, 104-105: 99 ~ 115
- 25 罗卫红, Mayumi Y, 戴剑峰, 朱建国, 韩勇, 刘钢. 开放式空气 CO₂ 浓度增高对水稻冠层微气候的影响. 应用生态学报, 2002, 13 (10): 1235 ~ 1239
- 26 Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, Teeri JA, Fogel R and Randlett DL. Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. Plant and Soil, 1993, 151: 105 ~ 117
- 27 Hungate BA, Holland EA, Jackson RB, Chapin FS, Field CB, Mooney HA. The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. Nature, 1997, 388: 576 ~ 579
- 28 Diaz S, Grim JP, Harris J, Mcpherson E. Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. Nature, 1993, 364: 616 ~ 617
- 29 Bernston G, Bazzaz F. Nitrogen cycling in microcosms of yellow birch exposed to elevated CO₂: Simultaneous positive and negative below-ground feedbacks. Global Change Biol., 1997, 3: 247 ~ 258
- 30 沈其荣, 王岩, 史瑞和. 土壤微生物量和土壤固定态铵的变化及水稻对残留 N 的利用. 土壤学报, 2000, 37 (3): 330 ~ 338
- 31 Zak DR, Pregitzer KS, King JS. Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: A review and hypothesis. New Phytologist, 2000, 147: 201 ~ 222
- 32 Korner C, Arnone JA. Responses to elevated carbon dioxide in artificial tropical ecosystems. Science, 1992, 257: 1672 ~ 1675
- 33 陈利军, 武志杰, 黄国宏, 周礼恺. 大气 CO₂ 增加对土壤脲酶、磷酸酶活性的影响. 应用生态学报, 2002, 13 (10): 1356 ~ 1357
- 34 高子勤, 张淑香. 连作障碍与根际微生态研究 I. 根系分泌物及其生态效应. 应用生态学报, 1998, 9 (5): 549 ~ 554
- 35 Cardon G. Influence of rhizodeposition under elevated CO₂ on plant nutrition and soil organic matter. Plant and Soil,

- 1996, 187: 277 ~ 288
- 36 Jones DL, Darrah PR. Resorption of organic components by roots of *Zea mays* L. and its consequences in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 1992, 143: 259 ~ 266
- 37 Wang XZ, Curtis PS, Vogel CS. Effects of soil fertility and atmospheric CO₂ enrichment on leaf, stem and root dark respiration of *populus tremuloides*. *Pedosphere*, 2001, 11 (3): 199 ~ 208
- 38 Birgit WH, Jurgan A, Wolfgang M. Plant rhizodeposition—an important source for carbon turnover in soils. *Plant Nutr. Soil Sci.*, 2002, 165: 397 ~ 407

A SUMMARY OF RESEARCHES ON EFFECTS OF CO₂ ELEVATION ON ROOT EXUDATES

CHEN Gai-ping ZHU Jian-guo CHENG Lei

(*Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008*)

Abstract Root exudates are products the plant generates in responding to CO₂ enrichment. They can activate soil nutrient elements and regulate composition of the soil microbiota, thus playing an important role in the rhizospheric microecosystem. Effects of elevated atmospheric CO₂ and consequent rise in temperature on composition and amounts of root exudates were summarized in this paper. And some issues were discussed based on current status of the research.

Key words Elevated CO₂, Root exudates, Temperature, Soil microbe, Carbon cycle