

根际中碳和氮的输入及转化

鄢来斌 马义兵 张福锁

(北京农业大学)

摘 要

本文从植物—微生物—土壤生态系统的角度,概述了根际环境中C、N的淀积和生物化学周转。

植物通过根释放有机物质的过程称为根际沉积。根际沉积的碳、氮化合物,除了用来调节植物对矿质养分的吸收以及植物对其他环境胁迫的抗逆性外,更主要地是维持根际环境内的微生物活性。在由植物根—微生物—土壤组成的根际生态系统中,植物同化产物的释放和再利用无论是对根际微生物的生长,还是对植物生长都具有重要的生态学意义。

一、根际中碳和氮的输入

(一)碳的根际沉积

常用根际沉积来概括所有通过根而进入根际土壤中的有机化合物。通过营养液培养试验所测定的根际沉积量一般都小于600mg/g根干重,可溶性的分泌物多于难溶性有机物质。而在磨擦阻力大的介质中分泌作用较强,电镜下也清楚地显示出粘胶和根细胞的损失量在土壤中共比在营养液中要多^[1]。

对生长在土壤中的9种一年生植物测定结果表明,转移到根部的碳约占植物净固定碳的16—46%^[2]。但总的来看,一年生植物根中的碳约为植物净固定碳的30—60%,而转移到根中碳的40—90%以根际沉积和微生物呼吸而损失^[3]。田间试验的结果表明,每年根际沉积的数量大约是1200—2900 kgC/hm^[4]。多年生植物的根际沉积量,随植物生长而呈现周期性的变化。森林系统中树木净固定碳的40—73%转运到地下部分,每年根生物量净增加约1400—4400 kgC/hm^[5],而细根每年的损失量约占40—92%^[6]。每年森林根际沉积物量(包括细根和菌根的损失量)大约为5800—7500 kgC/hm^[7]。

根瘤菌或菌根菌与植物根的共生,导致更多的植物同化产物向根部运移。大约多消耗6—11%的净固定碳^[8,9]。对大多数的寄主树木,外生菌的生物量约为400—10,000 kgC/hm,主要来自寄主^[7,10]。外生菌根可占整株树生物量的6%。植物能够在养分贫瘠等不良环境条件下生长,可能与如此大量的碳向根和共生微生物的运移有关。多年生植物比一年生植物需要花费更多的同化碳用于根系生长,也可能是需要抵御长时期的环境胁迫所致。

(二)氮的根际沉积

与碳的大量研究相比较,对氮的根际沉积、转化研究远远不够。其主要原因是缺乏能直接应用的非破坏性标记根中氮的同位素示踪方法。通过在施用肥料的土壤上种植植物的标记方法,并不能很好地区分根际沉积的氮和肥料来源的土壤氮^[11]。Janzen应用叶片吸收¹⁵NH₃的同位素原位标记技术来研究叶片所吸收氮向根部的运输和向根外的释放,开创了新的技术

路线^[12,13]。

采用同株分根技术测定田间条件下豌豆根际沉积氮为根含氮量的 22—46%^[14]。生长 92 天的玉米植物根际沉积的氮占根全氮量的 30%^[11]。小麦生长 56 天时, 大约 50% 叶片同化的氮存在于地下部分, 其中一半释放到根际土壤中。氮的根际沉积量也与植物生育期有关。如豌豆根际沉积的氮量占地下部分全氮的比例, 在种子成熟期有所提高^[14]。根际沉积的氮量在氮含量高的土壤中比氮含量低的土壤中要多。这可能是因为在土壤氮含量高时, 植物地上部分氮积累较多, 一方面增加了向根部运输的氮量, 另一方面减少了根际沉积氮的再吸收利用。

二、根际中碳的生物化学周转

在根际微生物的作用下, 根际沉积有机碳的绝大部分矿化分解为 CO_2 而离开根际, 小部分转化为微生物生物量和微生物代谢产物而停留在土壤中。例如在以根分泌物作为唯一碳和能源的根/假单孢菌(*Pseudomonas*)的培养试验中, 玉米根 73—76% 的分泌物和大麦根 80—91% 的分泌物均为细菌代谢分解^[15]。

(一) 根际沉积碳的矿质化作用

以 CO_2 形式所损失的碳量在根际和植物的碳素平衡中占有极其重要的地位。由于根与微生物之间的相互作用, 区分根系呼吸和微生物呼吸所释放的 CO_2 十分困难^[16]。早期采用灭菌来测定微生物呼吸的方法并不令人满意^[17]。最近 Hela 和 Sauerbeck 通过选择短时间内能有效地抑制微生物活性, 而且并不影响根代谢的抑制剂(如 PHMPS) 来测定微生物的呼吸。结果表明, 根的实际呼吸仅占根际释放 CO_2 的 16%, 微生物的呼吸约占 84%。微生物与根的呼吸之比为 4:1, 比过去认为的 1:1 要高得多^[18]。

(二) 根际微生物生物量的动态

根释放的有机碳化合物, 是刺激根际微生物繁殖的重要能源和养分源^[19]。大量的研究表明, 根际沉积碳转化为微生物细胞碳的系数约为 0.35 g 干重/g 物质, 大约占根际输入碳的 9—25%^[3]。例如生长 3 周的玉米, 根际沉积碳的 13% 转化为微生物生物量^[17,18], 生长 6 周的小麦大约为 20%^[20]。在农作物和牧草的根际中, 真菌/细菌的生物量之比为 0.13—1.5, 即真菌或细菌都可能占优势。而非根际土壤的真菌/细菌生物量之比为 1.5—9, 以真菌为主^[21]。

一般认为, 根际中根际沉积碳转化为微生物生物量的低效应, 是在碳或能源供应充足的情况下, 微生物的生长受矿质养分限制^[18]。例如微生物的 N/C 和 P/C 比值高于根际沉积的有机物质^[17,22], 根分泌碳的速度高于根表面微生物的直接分解速度^[18]。在养分有效性高的土壤中, 根际沉积碳转化为生物量较多^[23]; 高氮处理的土壤中 ^{14}C —标记的微生物生物量显著地高于低氮土壤^[24,25]。在砂土中不仅周转快, 而且转化速度比较恒定; 而在粘土中开始周转的速度很高, 以后逐渐缓慢下来^[26]。

由于根际沉积有机化合物的数量和组成因植物的种类、品种及其生育期的不同而异, 根际中微生物的种类和生物量也有差异^[24]。对任一特定的根, 无论是在根际还是根面, 微生物的快速增殖仅限于最初几天内。因为细菌快速增殖使群体密度增大到一定程度, 对碳素营养的竞争加剧, 碳素短缺可能成为限制因子。

三、根际中氮的生物化学转化

植物根除了以根际沉积的形式向根际土壤输入一些氮以外, 还通过影响根际环境中 O_2 、

CO₂ 和其他土壤气体分压等形式对根际中氮的转化产生一些复杂的影响。

(一)根际中氮的矿化与固定

根际环境一般不利于硝化作用进行^[27], 因为植物根和异养微生物都同氨氧化细菌竞争吸收有效态 NH₄⁺^[28]。但也有报道在耕地土壤中活根刺激硝作用^[29], 氨氧化细菌数量与根生物量有正相关性, 根层中氮的潜在氧化作用增强^[30]。

许多研究表明, 根际对来自土壤有机质的净氮矿化具有正效应^[31], 即根际沉积的有机碳由于引起微生物的生长而导致氮的微生物固定效应, 被根所刺激氮矿化的增加所抵销^[32]。活根使土壤中原来的氮矿化分解速度增加约 7 %^[33]。根成功地与微生物竞争氮, 可能是对根际中氮净矿化增加的一个解释。并不一定是反映了微生物对土壤有机质分解作用的增加, 可能仅是由于氮固定速率的下降^[32]。

(二)活根对反硝化作用的影响

根际中的反硝化作用非常复杂^[34]。有的研究认为, 根分泌物刺激细菌的呼吸作用和根呼吸作用增强所导致 O₂ 分压的下降, 是所观测到活根刺激反硝化作用加强的原因^[35]。另一些研究表明, 植物根对反硝化作用速率的影响与土水势或土壤的空气孔度密切相关^[36]。进一步的研究表明活根对反硝化作用的影响仅限于空气孔度低于 10~12% 的条件下^[37]。当空气孔度低于 10—12% 时, 根际中 O₂ 的耗竭使反硝化作用增强, 反硝化作用随土壤空气含量的下降和土壤有机质含量的增加而呈指数增加。

K、P、Mg、Fe 等矿质养分缺乏也影响根际反硝化作用。例如小麦缺钾时不仅增强根的呼吸作用, 还提高细菌总数量, 因此刺激反硝化作用增加^[38]。显然, 根对反硝化作用的影响与植物的种类有关, 如水稻根际中反硝化作用低于小麦根际^[39]。单子叶植物之间的这种差异, 被认为是植物的生长速度不同所引起, 并非植物对反硝化作用的专性刺激或抑制作用所致^[40]。

目前, 根际研究的重点已逐渐转向对根际的控制和操纵。是否有可能通过减少根际沉积的碳量、或者利用根际沉积的 C、N 化合物来达到促进植物生长, 提高农业生产效益的问题值得进行研究。无论是为了更加深入地理解根际的各种作用机理, 还是着眼于根际的控制, 都迫切地需要从植物—微生物—土壤之间相互作用的生态学角度来研究根际中碳、氮的生物化学周转。

参 考 文 献

- [1] Foster, R. C., Ann. Rev. Phytopathol. 24: 211—234, 1986.
- [2] Sauerbeck, D. R., Nonnen, S. and Allard, J. L., Landwirtsch. Forsch. Sonderh. 37: 207—216, 1981.
- [3] Lynch, J. M. and Whipps, J. M., plant and Soil, 129 (1) 1—10, 1990.
- [4] Keith, H., Oades, J. M. and Martin, J. K., Soil Biol. Biochem. 18 (4) 445—449, 1986.
- [5] Whipps, J. M., In: Lynch, J. M. (ed) The Rhizosphere. pp. 59—97. John Wiley, Chichester, 1990.
- [6] Fogel, R., plant and Soil, 71: 75—85, 1983.
- [7] Fogel, R. and Hunt, G., Can. J. Forest Research, 13: 219—232, 1983.
- [8] Koch, K. E. and Johnson, C. R., Plant physiol. 75: 26—30, 1984.
- [9] Snellgrove, R. C., Splittstoesser, W. E., Stribley, D. P. and Tinker, P. B., New Phytol. 92: 75—87, 1982.
- [10] Fogel, R., Ecological Interactions in Soils, Plants, Microbes and Animals. pp. 23—26. 1985.
- [11] Hetier, J. M., Andreux, F., Schouller, E. and Marol, C., Soil Sci. Soc. Am. J. 50: 76—80, 1986.
- [12] Janzen, H. H. and Bruinsma, Y., Soil Biol. Biochem. 21 (2) 189—196, 1989.
- [13] Janzen, H. H., Soil Biol. Biochem. 22 (8) 1155—1160, 1990.
- [14] Sawatsky, N. and Soper, R. J. Soil Biol. Biochem. 23 (3) 255—259, 1991.

- [15] Vancura, V., Prikryl, Z., Kalachova, L. and Wurst, M., *Ecology Bulletin* (Stockholm), 25: 381—386, 1977.
- [16] Curl, E. A. and Truelove, B., *The Rhizosphere*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 1986.
- [17] Helal, H. M. and Sauerbeck, D. R., *Z. pflanzenernahr. Bodenk.* 152: 211—216, 1989.
- [18] Helal, H. M. and Sauerbeck, D. R., *Z. pflanzenernahr. Bodenk.* 149: 181—188, 1986.
- [19] Norton, J. M., Smith, J. L. and Firestone, M. K., *Soil Biol. Biochem.* 22 (4) 449—455, 1990.
- [20] Merckx, R., van Ginkel, Sinnaeve, J., and Cremers, A., *Plant and Soil*, 96: 85—93, 1986.
- [21] Newman, E. I., *Ecological Interactions in Soil: Plants, microbes and Animals*. pp. 107—121, 1985.
- [22] Helal, H. M. and Sauerbeck, D. R., *plant and Soil*, 76: 175—182, 1984.
- [23] Merckx, R., Dijkstra, A., den Hartog, A. and van Veen, J. A., *Biol. Fertil. Soils*. 5: 126—132, 1987.
- [24] Liljeroth, E. and Baath, E., *Biol. Fertil. Soils*, 7: 53—57, 1988.
- [25] Liljeroth, E. Van Veen, J. A. and Miller, H., *Soil Biol. Biochem.* 22 (8) 1015—1021, 1990.
- [26] Merckx, R., den Hartog, A. and van Veen, J. A., *Soil Biol. Biochem.* 17 (4) 565—569, 1985.
- [27] Woldendorp, J. W., *Proceedings from 16th Colloquium International Potash Institute*, pp. 99—125, Bern, Switzerland, 1981.
- [28] Wheeler, G. L. and Donaldson, J. M., *Soil Biol. Biochem.* 15 (1) 119—121, 1983.
- [29] Berg, P. and Rosswall T., *Microbiol. Ecology* 13 (1) 75—87, 1987.
- [30] Klemetsson, L. Berg, P. Clarholm, M. and Schnurer, J., *Soil Biol. Biochem.* 19 (5) 551—558, 1987.
- [31] Haider, K., Mosier, A. R. and Heinemeyer, V., *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51: 97—102, 1987.
- [32] Bakken, L. R., *Symbiosis* 9: 37—41, 1990.
- [33] Cortez, J. and Cherqui, A., *Soil Biol. Biochem.* 23 (3) 261—267, 1991.
- [34] Nieder, R., Schollmayer, G. and Richter, J., *Biol. Fertil. Soils*, 8: 219—226, 1989.
- [35] Klemetsson, L., Svensson, B. H. and Rosswall, T., *Plant and Soil* 99: 303—319, 1987.
- [36] Trollidenier, G. and Hecht-Buchholz, Ch., *Plant and Soil*, 80: 381—390, 1984.
- [37] Prade, K. and Trollidenier, G., *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.* 152: 391—393, 1989.
- [38] Trollidenier, G., *Z. pflanzenernahr. Bodenk.* 152: 223—230, 1989.
- [39] Parade, K. and Trollidenier, G., *Biol. Fertil. Soils*, 9: 215—219, 1990.
- [40] Bakken, L. R., *Biol. Fertil. Soils*, 6: 271—278, 1988.