

根际分泌物对氮沉降响应的研究进展

傅玉蕾, 邢亚娟*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

Email: *xingyajuan@163.com

收稿日期: 2021年4月19日; 录用日期: 2021年5月20日; 发布日期: 2021年5月27日

摘要

大气中的氮沉降会导致土壤中N积累量增加, 直接影响土壤碳氮循环。植物根际分泌物能够深刻地改变土壤微生物群落并影响其N的转化。探究根际分泌物对氮沉降的响应以及在土壤碳氮循环中的作用机制成为植物地下碳氮循环的关注重点。本文主要从根际分泌物的C输入、化学组分、化学计量比和根际分泌物-根际微生物机制几个方面, 对根际分泌物和根际微生物的研究动态进行综述, 重点论述目前氮沉降背景下根系分泌物的重点研究方向与根际微生物的相互作用等方面的研究情况与进展, 并对当前根际分泌物研究中存在的问题进行探讨, 以及展望未来的发展趋势。

关键词

根际分泌物, 氮沉降, 地下碳氮循环

Research Advances of Root Exudates in Response to Nitrogen Deposition

Yulei Fu, Yajuan Xing*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

Email: *xingyajuan@163.com

Received: Apr. 19th, 2021; accepted: May 20th, 2021; published: May 27th, 2021

Abstract

Nitrogen deposition in the atmosphere will increase the amount of N accumulation in the soil, which directly affects the soil carbon and nitrogen cycle. Plant root exudates can profoundly change the soil microbial community and affect its N transformation. Exploring the response of

*通讯作者。

root exudates to nitrogen deposition and the mechanism of action in the soil carbon and nitrogen cycle has become the focus of the plant's underground carbon and nitrogen cycle. This article mainly focuses on the research trends of root exudates and rhizosphere microorganisms in rhizosphere ecology from the aspects of C input, chemical composition, stoichiometric ratio and root exudates-rhizosphere microbe mechanism. This review focuses on the current research status and progress on the interaction between root exudates and rhizosphere microorganisms under the background of nitrogen deposition. It also discusses the existing problems in the current research on root exudates, and looks forward to the future development trend.

Keywords

Root Exudates, Nitrogen Deposition, Underground Carbon and Nitrogen Cycle

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

氮(N)是影响陆地生态系统植物生长的首要营养元素,也是陆地生态系统初级生产力的主要限制因子,是影响陆地生态系统植物生长的首要营养元素[1]。氮的变化深刻改变陆地生态系统的植物生长和净初级生产力,进一步影响全球碳(C)循环和其他生态过程[2]。工业革命以来,人类活动导致大气活性氮排放急剧增加,全球极端气候发生频率增多,人类生境受到影响[3]。氮肥的使用和化石燃料使得欧洲和北美一些工业化国家的氮沉积速率高达工业化之前的6.58倍。据估计,全球每年沉降到各类生物群系的活性氮达43.47 t,沉降到海洋表面的活性氮达27 t。氮沉降的增加,已造成一些地区河口、海口和江湖等水域氮富集和陆地生态系统氮饱和。大气氮沉降的增加直接会造成土壤各种理化性质的改变,从而引起植物地下部的生理代谢过程的变化,影响森林生态系统C、N循环[4]。

1904年,德国微生物学家Lorenz Hiltner [5]提出根际概念。在植物地下部,根际被认为是地球上最具活力的界面之一[6]。根际是支持植物与其相关土壤环境之间资源交换的关键界面。根际微环境是构建植物与土壤交流沟通的桥梁,也是植物遭受环境胁迫和养分限制时作出响应的敏感区域[7]。在根际这一特殊区域中,根际分泌物是植物适应外界环境胁迫与养分限制的重要调节机制。植物根际分泌物种类、数量的改变均可对根际微生物生物量、群落结构和多样性造成影响。由于根际发生在根周围的一个狭窄的土壤区域,并且被土壤微生物迅速吸收,根际的生物地球化学循环比非根际要快得多[8][9],所以根际分泌物是地下C循环中最难以量化的成分之一。根际分泌物的种类繁多,因物种、环境而异,据估计其中含有200种以上的化合物,这些化合物可为土壤微生物提供重要且丰富的C源和能源,从而有效地改变土壤微生物的生物量和活性,深刻地影响土壤有机质分解和养分代谢等微生物过程,并在一定程度上决定了根际微生态系统C动态、能量流动以及矿质养分代谢过程[10][11]。Finzi等人(2015)通过meta分析与模型模拟发现,虽然根际分泌物C输入仅占森林初级生产力的5%左右,但根源C输入对温带森林土壤C-N矿化过程的贡献率却高达33%左右,在调控土壤有机质分解与养分循环过程中发挥着与其数量和比例明显不相符的重要作用和功能[9]。因此,森林根系已成为地下生态过程研究的核心对象,而根源C输入所介导的土壤生物地球化学循环过程及其生态反馈效应则是森林生态系统养分物质周转的关键环节。

我国开展模拟氮沉降的试验起步较晚于欧美地区, 目前有关根际分泌物在森林生态系统中的重要调控反馈机制研究还不是很丰富, 在一定程度上限制了我们对于地下根际生态过程及其对环境变化响应的认识。基于此, 本文从根际微环境出发, 分析植物根系分泌物为介质的化学扰动等方面的研究方向和进展, 了解氮污染和气候变化下陆地生态系统的抵抗机制; 探究根际分泌物对 N 沉降的响应特征和全球 N 沉降背景下根际适应策略; 进一步探讨植物根际在地下生态系统 C、N 循环中的作用, 为地下生态学过程及其可持续保护管理提供参考依据。

2. 根际分泌物 C 输入对氮沉降的响应

植物根系分泌物 C 输入通量大小受单位根生物量根系分泌物 C 输入速率和细根生物量[12]共同制约。目前森林根系分泌物输入速率及其通量的研究主要集中在生长季节。较多研究显示氮沉降会抑制根际分泌物 C 输入速率, 由于施氮情况、环境差异、供试植物种类、植物自身的生产力以及地下 C 分配格局的不同等原因, 结果并不一致。何为等[13]研究结果显示施 N 使窄叶鲜卑花灌丛 0~15 cm 土层的细根生物量显著降低, 由于 N 素富集对根系分泌物 C 输入速率和细根生物量的双重抑制作用, 使得窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物输入通量显著降低($P < 0.05$); Jacqueline 等[14]研究发现: 高 N 处理($100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)导致二年生云杉(*Picea asperata*)根系分泌物 C 输入显著降低($P < 0.05$); Phillips 等[15]通过对火炬松(*Pinus taeda*)幼苗进行连续 5 年施 N 处理后发现, 根系分泌物 C 输入速率随着 CO_2 浓度增加而增加的情况仅发生在低 N 条件下, 而在高 N 处理下 CO_2 浓度富集对根系分泌物 C 输入的正效应消失, 进一步证实了持续高强度的 N 添加抑制植物根系分泌物 C 输入; Fransson 和 Johansson [16]研究结果发现苏格兰松(*Pinus sylvestris*)幼苗根际分泌物 C 输入量下降 30%~85%。然而, 有研究结果得出 N 素富集促进了植物根系分泌物的输入。例如, 有研究结果表明施氮使刺槐(*Robinia pseudoacacia*)根际分泌物 C 输入量增加 1.5 倍[17]; 杨建华[18]通过研究发现, N 沉降显著提高蒙古栎(*Quercus mongolica*)单位表面积根系分泌物 C 输入量, 而施氮对红松(*Pinus koraiensis*)单位面积分泌物量并不显著。这可能与供试土壤 N 素有效性、植物种类、N 素添加方式、处理时间长短等因素有关[19], 但具体原因有待于进一步深入研究。植物根系分泌物输入受多种生物和非生物因素影响, 主要包括土壤理化特性、植物种类和发育阶段、矿质营养、光温条件以及根际微生物组成和数量等[20] [21]。通过比较分析发现, 不同植物间根系分泌物 C 输入速率呈现出较明显的差异, 这说明植物种类、自身遗传特性对根系分泌物输入有着决定性的影响[22]。另外, 同一树种根系分泌物 C 输入速率在不同生长阶段也存在较大差异[13], 表现为幼苗期植物根系分泌物 C 输入速率较低[23], 而成株根系分泌物 C 输入速率则相对较高[24]。这可能与植物所处生长阶段的不同生理状态以及环境条件有关, 但具体机理尚不清楚, 有待进一步深入研究分析。此外, 植物所处环境条件、取样方法(原位收集和室内培养收集)、取样时间和取样频度等也可能导致不同研究中植物根系分泌物 C 输入速率存在较大差异[25]。为更深入、有效地开展植物根际分泌物 C 输入及其介导的生物地球化学过程对氮沉降的响应研究, 未来该领域研究不仅需要进一步改进和创新根系分泌物收集方法, 构建更为有效的不扰动根系生长的原位收集装置, 而且要尽可能地排除其他生物与非生物因素对试验结果的潜在影响。

3. 根际分泌物化学组分对氮沉降的响应

大多数分泌物由糖、氨基酸和有机酸组成[26]。综合已有研究报道发现的根际分泌物可分为如下九大类: 糖类(碳水化合物)、有机酸类、氨基酸类、脂肪酸和固醇类、生长因子、化感作用物质、外酶类、无机物(质子和无机离子)及其它。不同根际分泌物组分会由于化学特性的差异而对土壤 C、N 转化过程产生不同效应[27] [28]根系分泌物种类和数量的主要影响因素有植物种类及其发育时期、土壤中各种物理因素、植物营养, 机械损伤或病虫害损伤、微生物活动及叶面喷施的化学物质等。不同植物根系分泌物差

异很大。在植物生长发育过程中由于根系新陈代谢溢泌或分泌出的有机物质, 其分泌量又受各种环境条件的影响而有所变化[29]。自然土壤大麦根系分泌物中铁螯合物和铁氧化物比溶液培养高得多, 根际土壤湿度、pH 值和颗粒性质对根系分泌物有影响。土壤微生物也可通过影响根细胞的通透性、根系代谢及其对某些分泌物的吸收作用、改变营养对植物的有效性等途径而影响根系分泌物。

野外自然状态下无菌条件较难控制, 难以避免树木根系和微生物对根际分泌物中养分物质的吸收, 导致获得的根系分泌物组分与含量与实际野外状况存在一定的差异[30]; 不同树种根系形态和土壤特性表现出明显的时空异质性, 现有的收集技术很难保证在不破坏根系正常生长的情况下有效收集不同形态特征根系的分泌物。此外, 在所有根际和根际研究中, 解释空间和时间的变化一直是一个长期的挑战。这种在决定需要取样的根数量, 需要收集分泌物的次数以及选择在一天中哪个时间段进行收集的异质性, 都带来了准备工作上的挑战[31]。

4. 根际分泌物化学计量比对氮沉降的响应

由于植物根系分泌物主要为一系列含碳化合物, 其 C:N 比值通常高于根际微生物的 C:N [32]。另外, 由于根系和微生物活动对根际有效 N 素的获取和激烈竞争, 使得根际区通常成为 C 过剩而 N 受限制强烈的区域[33]。因此, 根系分泌物 N 含量或 C:N 化学计量特征成为驱动根际微生物群落组成和活性的重要调控因子。相应地, 根际微生物利用根系分泌物生长和合成胞外酶的能力严重地受根系分泌物 N 输入通量的制约, 从而反过来调控土壤生物地球化学过程及其对森林结构和功能的生态反馈效应[34]。此外, 根系分泌物对森林土壤 C 养分所诱导的激发效应与供试土壤养分状况(主要指土壤 N 的有效性)密切相关, 因为后者数量和质量是决定微生物对其生长和胞外酶产生之间能量分配的关键要素[35] [36]。然而, 目前该方面研究的直接试验证据几乎还未见报道, 因此开展根系分泌物 C:N 化学计量特征对土壤 C 养分转化过程的影响成为一个十分重要但又极度缺乏的研究课题, 尤其在叠加不同土壤养分有效性的条件下。

5. 根际分泌物 - 根际微生物机制对氮沉降的响应

根际分泌物与根际微生物之间存在着复杂的关系, 它们相互影响作用。根际分泌物作为富 C 物质可以为根际微生物提供碳源, 为其生长繁殖提供能源; 而根际微生物的代谢活动等影响植物根系对营养物质的吸收以及分泌物的释放等。

根际分泌物是植物根系与根际微生物相互作用的信息物质和决定因素, 其种类和数量决定了根际微生物的数量、种类和生态分布。在“根际”这一特殊生态环境中, 植物通过根际分泌物为土壤微生物提供可直接利用的含 C 化合物, 有效地改变根际微生物数量和活性而深刻地影响土壤有机质分解和养分转化过程。根际分泌物可以选择和增加特殊的细菌类群[37], 改变细菌活性和根际真菌群落, 产生根际效应[38] [39]。一般离根系越近, 根际效应越明显, 根际土壤中微生物的数量和种类远远多于非根际土, 即具有根际正效应。研究表明, 除藻类外, 植物对其他各微生物类群都可产生明显的根际效应, 不过对细菌和真菌的效应更显著, 细菌的 R/S 值可达 76.15:1, 真菌的可达 45.50:1 [40]。在有机质含量少的贫瘠林地中根际效应明显, 而在肥沃的林地中根际效应不明显。罗明等[41]对贫瘠的塔克拉玛干沙漠中的红柳 (*Tamarix ramosissima* Iedeb)、梭梭 (*Haloxylon ammodendron* Bunge)、沙拐枣 (*Calligonum mongolicum* Turcz.) 3 种固沙植物根际土壤微生物特性的研究表明: 这 3 种固沙植物都有明显的根际正效应, 其中梭梭的根际正效应最大, 其 R/S 值为 75.24:1。研究表明: 某些林木根系分泌物对根际微生物具有根际负效应。厉婉华等[42]对苏南丘陵区的栎林和杉木林根际微生物研究发现, 两种树木的根系分泌物对根际放线菌都有抑制作用, 且栎林的根系分泌物对固氮菌的抑制作用明显, 其根际、根外的 R/S 值为 0.08:1。章家恩等[43]对南亚热带林地不同植被根际微生物数量的研究也发现, 木荷 (*Schima superba* Gardn et Champ) 对根际放线菌和真菌有抑制作用, 而柳叶竹 (*Thyrsostachys siamensis* Gamble) 只对真菌有抑制作用。

根际土壤微生物是陆地生态系统中各种生命元素生物地球化学循环的重要驱动力和主要参与者, 其将有机养分转化成无机养分促进植物吸收和利用, 而根际土壤则为微生物代谢提供场所和介质, 根际土壤、植物、微生物的相互作用维持着土壤生态系统的生态功能。根际微生物种类、数量可以直接影响土壤的生物化学活性及土壤养分的组成与转化, 反过来根际效应又影响根际微生物的营养选择和富集。由于研究方法和手段的限制, 目前对根际研究的试验大多数只考虑根际单一的几个重要的循环过程, 而很少将植物-根际分泌物-根际微生物作为整体研究, 对根际分泌物-微生物-土壤 N 循环的内部关系和效应的研究还比较缺乏。

6. 展望

前期研究已经较为明确的显示了长期氮沉降诱发土壤酸化、增加微生物 C 限制的可能性, 导致细菌和真菌生物量和活性降低, 进一步影响土壤有机质矿化[44]。大气 N 沉降的增加直接会造成土壤各种理化性质的改变, 从而引起植物地下部的生理代谢过程的变化, 影响森林生态系统 C、N 循环, 这些小规模的影响进而反映到全球气候变化预测。所以, 以氮沉降为切入点, 揭示根际微环境中的各种响应机制对于未来全球气候变化预测具有重要意义。

森林根系分泌物与土壤生态过程的耦合效应及其调控机制的认知有限, 纵观现有森林根系分泌物作用与功能研究, 主要集中于根系分泌物作为微生物 C 源所驱动的土壤碳-养分循环过程及其生态反馈效应等方面。近十多年来, 依赖于多学科的前沿交叉和新技术的广泛应用, 当前对森林根系分泌物输入特征及其诱导的土壤生物地球化学循环关键过程研究已取得较大进展和突破[15] [45]。但受制于根际微系统复杂的时空异质性以及研究方法和技术的限制, 目前森林根系分泌物对氮沉降的响应研究依然存在诸多挑战和不足, 主要表现在以下几方面:

1) 缺乏有效的森林根系分泌物原位收集方法与技术。长期以来, 研究者们一直致力于探索和创新植物根系分泌物收集方法与技术, 但是这些方法都不太适用于森林多年生木本植物根系分泌物的收集[46] [47]。关于森林样地乃至生态系统尺度上森林根系分泌物原位收集的研究报道甚少。近年来一些学者构建了森林根系分泌物的原位收集方法[31] [48], 这些收集方法操作相对简便, 无需移栽植物, 能较真实地反映自然条件下植株根系分泌物的质量和数量, 但仍然存在诸多不足: 野外自然状态下无菌条件较难控制, 难以避免树木根系和微生物对根系分泌物中养分物质的吸收, 导致获得的根系分泌物组分与含量与实际野外状况存在一定的差异[47]; 不同树种根系形态和土壤特性表现出明显的时空异质性, 现有的收集技术很难保证在不破坏根系正常生长的情况下有效收集不同形态特征根系的分泌物。因此, 根据特定的研究目标和野外实际状况, 不断创新和完善森林根系分泌物原位收集方法是该研究领域一个长期探索和逐渐完善的过程, 也是未来森林根际生态学研究需要着力攻关的重点技术问题[47]。未来创新和发展新的研究技术体系依然是森林根际生态学未来研究的重点工作内容。目前关于氮沉降对森林根际分泌物影响的原位研究报道很少, 根际分泌物对氮沉降的响应机制尚不清楚。未来研究应增加有关根际分泌物的原位研究, 同时高纬度的站点试验数据参考更是匮乏, 应扩大站点的跨度, 逐步增设全球大范围、大跨度的根际研究, 结合陆地植物地下部其他动态, 实现综合预测全球气候变化, 缩小根际分泌物研究存在的空间异质性。未来对于根际微环境的研究不仅仅局限于欧洲、美国以及中国三大氮沉降主要地区。

2) 应重视森林根际分泌物不同组分及其伴随的 C:N 化学计量特征所驱动的生态效应研究。尽管当前对根系分泌物及其诱导的生态学效应研究已取得一定的进展, 但是对根系分泌物在森林根际生态过程中的作用及调控机理等方面我们依然缺乏足够的了解[15] [49]。目前有关森林根系分泌物研究大都仅关注了根系 C 源输入, 而忽略了根系分泌物中 N 成分变化及其伴随的 C:N 化学计量特征对土壤 C 养分循环过程的激发效应(priming effect), 这种忽略将极大地限制对森林根系-土壤-微生物互作机制的深入认识[48] [50]。不同

根系分泌物组分由于其化学特性和能量有所差异, 进而对土壤 C、N 转化过程具有不同的效应[51]; 根系分泌物主要为一系列含 C 化合物, 其 C:N 通常高于根际土壤微生物的 C:N [32]。植物根系和土壤微生物(如微生物合成、生长和胞外酶释放)对根际有效 N 的获取和激烈竞争, 导致根际区通常成为 C 过剩而 N 强烈受限制的区域[33]。相应地, 根际微生物利用根系分泌物生长和合成胞外酶的能力严重地受根系分泌物 N 含量制约, 从而反过来调控根际微生物介导的土壤生物地球化学循环过程及其对森林结构和功能的生态反馈效应。因此, 森林根系分泌物 N 含量或 C:N 化学计量特征成为驱动根际微生物群落组成和活性的重要调控因子。此外, 在叠加气候变化后, 森林根系分泌物含量、化学组分及其伴随的 C:N 化学计量特征变化进一步使原本知之甚少的根际生态学过程变得更为复杂。因此, 全球气候变化条件下森林根系分泌物组分 C:N 化学计量特征变化与土壤生态过程的偶联效应已成为一个十分重要但认知又极度缺乏的研究课题[34]。比如, 森林根系分泌物不同化学组分所驱动土壤碳-养分通量过程与作用机理差异, 根系分泌物对土壤碳-养分微生物过程的影响效应与其 C:N 化学组分计量阈值范围的关联。

3) 加强森林根系分泌物输入时空分布格局与根际土壤微生物特征的关联研究。森林地下根际是土壤生物地球化学循环过程的热点区域, 并受土壤特性、环境条件(如温度)、根系分泌物组分特性、根系特征等多种因素影响, 使得根际区土壤物理、化学和生物学特征表现出高度的时空异质性[52]。然而, 受研究方法和手段的限制, 现有根际模型和试验研究大多将根际区域简单视为一个均一体, 很少考虑根系分泌物输入数量与质量的时空分布格局变化及其介导的土壤异质性差异, 极大地限制了在细微尺度上对森林根系活动-土壤界面过程与调控机理的认识与理解[53]。在未来森林根系分泌物生态研究中值得重点关注, 如重视根际区水平方向上根系分泌物输入异质性研究; 加强根际区垂直方向上根系分泌物输入异质性研究等。

4) 深化根系分泌物输入特征季节动态变化规律对氮沉降的响应研究。受森林根系分泌物野外原位收集方法、操作可行性等诸多因素限制, 目前森林根系分泌物输入速率及其通量的研究主要集中在生长季节, 而非生长季的研究甚少。这类研究的缺乏导致对森林根系分泌物输入通量动态规律缺乏基本的了解, 并影响生态系统尺度上对森林根系分泌物输入通量的准确估算。考虑到森林根系分泌物主要源自植物地上光合 C 产物的分配, 而不同季节环境因子(如温度、光强等)深刻地控制着森林根系分泌物的种类、含量与通量等[48] [54]。因此, 未来研究应结合野外长期试验与同位素标记等技术手段, 加强森林根系分泌物输入动态特征(包括日动态、季节动态等)与树种物候、生理、外界环境条件的偶联关系研究, 以丰富对森林根系分泌物季节动态变化规律及其主导因素的认识。比如, 森林根系分泌物生长季与非生长季输入通量大小及其相对贡献如何? 控制树种根系分泌物释放通量大小的主要生物与非生物因素有哪些? 地上叶片光合产物产生与地下根系分泌物释放时间动态是否同步? 如果不同步, 二者相差时间多长? 目前对上述基本信息的了解几乎空白, 未来研究应加强对森林根系分泌物输入动态规律及其调控因素的研究, 这些信息对于森林生态系统地下 C 通量估算和根际土壤碳-养分循环过程模型构建均具有重要作用。

5) 强化不同根级/功能模块与根系分泌物输入特征关联性对氮沉降的响应研究。受研究方法和野外条件限制, 目前森林根系分泌物收集通常将一定直径范围内的细根视为一个整体考虑, 而很少关注根系不同形态和区域根系分泌物输入数量与质量的差异[55]。然而, 近年来人们逐渐认识到, 由于树木细根具有高度的结构和功能异质性, 采用传统简单的基于某一直径阈值(即直径法)的研究方法很难全面准确地揭示细根功能特征变化规律。相应地, 根系分级以及功能模块方法近年来在细根结构与功能研究中逐渐引起重视并得到广泛应用[56]。研究者按照根的分枝等级将传统意义的细根(直径 2 mm 以下)划分出不同等级, 并进一步根据根级之间的差异性以及相似性将细根划分为不同功能模块通常 1~2 级细根由于直径较细, 组织 N 含量较高, 新陈代谢旺盛, 皮层较厚, 易被菌根真菌侵染而主要承担养分和水分吸收功能(即吸收根); 3~5 级细根由于直径较粗, 组织 N 含量低, 真菌侵染率低, 有明显的次生结构而主要承担养分和水

分运输功能(即运输根) [57]。不同根级/功能模块其解剖结构、形态构型、化学组成和生理功能等特征差异势必会深刻影响和调控其根系分泌物的数量与质量。然而, 关于森林不同根系功能模块/根级与根系分泌物输入特征的关联目前未见报道, 尤其在叠加菌根侵染这一要素后, 一定程度上限制了对森林根系生态功能的认识与根际生态学理论的拓展。相应地, 从细微尺度上加强森林不同根级/功能模块根系分泌物输入特征差异与土壤过程的偶联研究是未来森林根际生态学优先研究的重要领域。

6) 加强氮沉降下森林根系分泌物介导的土壤生物地球化学循环过程作用机理研究。由于森林根系分泌物输入在土壤有机质分解和养分循环过程中具有十分重要的调控作用, 根系分泌物所介导的土壤碳-养分循环过程激发效应一直是土壤生态学研究的核心内容。但受制于根际微系统复杂的时空异质性以及研究方法和技术的限制, 目前该领域相关研究主要处于生态效应现象探究阶段, 而相对缺乏细微尺度上根系分泌物输入对土壤碳-养分循环过程作用机理的深入揭示, 尤其在全球气候变化背景下。目前人们对森林根系-土壤-微生物互作过程及其对环境变化的响应机理依然缺乏足够的认知和理解, 未来应加强森林根系分泌物对土壤碳-养分循环过程影响的作用机制以及氮沉降对其产生的影响的研究。

参考文献

- [1] Lebauer, D.S. and Treseder, K.K. (2006) Nitrogen Limitation of Terrestrial Net Primary Production: Global Patterns from Field Studies with Nitrogen Fertilization. *Proceedings of the AGU Fall Meeting*, San Francisco, California, December 2006, B24B-05.
- [2] Kopáček, J., Cosby, B.J., Evans, C.D., *et al.* (2013) Nitrogen, Organic Carbon and Sulphur Cycling in Terrestrial Ecosystems: Linking Nitrogen Saturation to Carbon Limitation of Soil Microbial Processes. *Biogeochemistry*, **115**, 33-51. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9892-7>
- [3] Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., *et al.* (2008) Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science*, **320**, 889-892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- [4] Zhou, J., Jiang, X., Wei, D., *et al.* (2017) Consistent Effects of Nitrogen Fertilization on Soil Bacterial Communities in Black Soils for Two Crop Seasons in China. *Scientific Reports*, **7**, Article No. 3267. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03539-6>
- [5] Hiltner, L. (1904) Über neuer Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. *Soil Biology and Biochemistry*, **32**, 1405-1417.
- [6] Wang, Q., Jiang, X., Guan, D., *et al.* (2017) Long-Term Fertilization Changes Bacterial Diversity and Bacterial Communities in the Maize Rhizosphere of Chinese Mollisols. *Applied Soil Ecology*, **125**, 88-96. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.12.007>
- [7] Jones, D.L., Nguyen, C. and Finlay, R.D. (2009) Carbon Flow in the Rhizosphere: Carbon Trading at the Soil-Root Interface. *Plant and Soil*, **321**, 5-33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- [8] Herman, D.J., Johnson, K.K., Jaeger, C.H., *et al.* (2006) Root Influence on Nitrogen Mineralization and Nitrification in Rhizosphere Soil. *Soil Science Society of America Journal*, **70**, 60-66. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0113>
- [9] Finzi, A.C., Abramoff, R.Z., Spiller, K.S., *et al.* (2015) Rhizosphere Processes Are Quantitatively Important Components of Terrestrial Carbon and Nutrient Cycles. *Global Change Biology*, **21**, 2082-2094. <https://doi.org/10.1111/gcb.12816>
- [10] Hristov, A.N., Ott, T., Tricarico, J., *et al.* (2013) Mitigation of Methane and Nitrous Oxide Emissions from Animal Operations: III. A Review of Animal Management Mitigation Options. *Journal of Animal Science*, **91**, 5095-5113. <https://doi.org/10.2527/jas.2013-6585>
- [11] Thiessen, S., Gleixner, G., Wutzler, T., *et al.* (2013) Both Priming and Temperature Sensitivity of Soil Organic Matter Decomposition Depend on Microbial Biomass—An Incubation Study. *Soil Biology & Biochemistry*, **57**, 739-748. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.10.029>
- [12] Groleau-Renaud, V., Plantureux, S. and Guckert, A. (1998) Influence of Plant Morphology on Root Exudation of Maize Subjected to Mechanical Impedance in Hydroponic Conditions. *Plant & Soil*, **201**, 231-239. <https://doi.org/10.1023/A:1004316416034>
- [13] He, W., *et al.* (2017) Effects of Nitrogen Enrichment on Root Exudative Carbon Inputs in *Sibiraea angustata* Shrubbery at the Eastern Fringe of Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **41**, 610-621. <https://doi.org/10.17521/cjpe.2016.0329>

- [14] Aitkenhead-Peterson, J.A. and Kalbitz, K. (2010) Short-Term Response on the Quantity and Quality of Rhizo-Deposited Carbon from Norway Spruce Exposed to Low and High N Inputs. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **168**, 687-693. <https://doi.org/10.1002/jpln.200420468>
- [15] Phillips, R.P., Finzi, A.C. and Bernhardt, E.S. (2011) Enhanced Root Exudation Induces Microbial Feedbacks to N Cycling in a Pine Forest under Long-Term CO₂ Fumigation. *Ecology Letters*, **14**, 187-194. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01570.x>
- [16] Fransson, P.M.A. and Johansson, E.M. (2010) Elevated CO₂ and Nitrogen Influence Exudation of Soluble Organic Compounds by Ectomycorrhizal Root Systems. *FEMS Microbiology Ecology*, **71**, 186-196. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00795.x>
- [17] Uselman, S.M., Qualls, R.G. and Thomas, R.B. (2000) 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 & Soil*, **222**, 191-202. <https://doi.org/10.1023/A:1004705416108>
- [18] 杨建华, 王芳, 张军辉, 等. 长期施氮与减水处理对红松和蒙古栎根际磷浓度的影响[J]. 生态学杂志, 2015(10): 2699-2704.
- [19] 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 氮沉降对森林植物的影响[J]. 生态学报, 2003, 23(9): 1891-1900.
- [20] Hodge, A., Grayston, S.J. and Ord, B.G. (1996) A Novel Method for Soil Characterization and Quantification of Plant Root Exudates. *Plant & Soil*, **184**, 97-104. <https://doi.org/10.1007/BF00029278>
- [21] Uselman, S.M., Qualls, R.G. and Thomas, R.B. (1999) 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 & Soil*, **210**, 21-32. <https://doi.org/10.1023/A:1004619509878>
- [22] Luo, Y.Q., Zhao, X.Y. and Li, M.X. (2012) Ecological Effect of Plant Root Exudates and Related Affecting Factors: A Review. *The Journal of Applied Ecology*, **23**, 3496-3504.
- [23] 肖娟. 夜间增温和施氮对两种川西亚高山针叶树幼苗根系分泌物的影响研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国科学院大学, 2013.
- [24] Yin, H., Li, Y., Xiao, J., *et al.* (2013) Enhanced Root Exudation Stimulates Soil Nitrogen Transformations in a Subalpine Coniferous Forest under Experimental Warming. *Global Change Biology*, **19**, 2158-2167. <https://doi.org/10.1111/gcb.12161>
- [25] 涂书新, 吴佳. 植物根系分泌物研究方法评述[J]. 生态环境学报, 2010, 19(10): 2493-2500.
- [26] Zhalnina, K., Louie, K.B., Hao, Z., *et al.* (2018) Dynamic Root Exudate Chemistry and Microbial Substrate Preferences Drive Patterns in Rhizosphere Microbial Community Assembly. *Nature Microbiology*, **3**, 470-480. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0129-3>
- [27] Keiluweit, M., Bougoure, J.J., Nico, P.S., *et al.* (2015) Mineral Protection of Soil Carbon Counteracted by Root Exudates. *Nature Climate Change*, **5**, 588-595. <https://doi.org/10.1038/nclimate2580>
- [28] Yuan, Y., Zhao, W., Zhang, Z., *et al.* (2018) Impacts of Oxalic Acid and Glucose Additions on N Transformation in Microcosms via Artificial Roots. *Soil Biology and Biochemistry*, **121**, 16-23. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.002>
- [29] 李春格, 李晓鸣, 王敬国. 大豆连作对土体和根际微生物群落功能的影响[J]. 生态学报, 2006(4): 1144-1150.
- [30] Shi, S., Condrón, L., Larsen, S., *et al.* (2011) *In Situ* Sampling of Low Molecular Weight Organic Anions from Rhizosphere of Radiata Pine (*Pinus radiata*) Grown in a Rhizotron System. *Environmental & Experimental Botany*, **70**, 131-142. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.08.010>
- [31] Phillips, R.P., ERLITZ, Y., Bier, R., *et al.* (2008) New Approach for Capturing Soluble Root Exudates in Forest Soils. *Functional Ecology*, **22**, 990-999. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01495.x>
- [32] Cleveland, C.C. and Liptzin, D. (2007) C:N:P Stoichiometry in Soil: Is There a “Redfield Ratio” for the Microbial Biomass? *Biogeochemistry*, **85**, 235-252. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9132-0>
- [33] Kuzyakov, Y. and Cheng, W. (2001) Photosynthesis Controls of Rhizosphere Respiration and Organic Matter Decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, **33**, 1915-1925. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00117-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00117-1)
- [34] Drake, J.E., Darby, B.A., Giasson, M.A., *et al.* (2013) Stoichiometry Constrains Microbial Response to Root Exudation—Insights from a Model and a Field Experiment in a Temperate Forest. *Biogeosciences*, **10**, 821-838. <https://doi.org/10.5194/bg-10-821-2013>
- [35] Sullivan, B.W., *et al.* (2013) Evaluation of Mechanisms Controlling the Priming of Soil Carbon along a Substrate Age Gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, **58**, 293-301. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.12.007>
- [36] Chen, R., Senbayram, M., Blagodatsky, S., *et al.* (2014) Soil C and N Availability Determine the Priming Effect: Microbial N Mining and Stoichiometric Decomposition Theories. *Global Change Biology*, **20**, 2356-2367.

- <https://doi.org/10.1111/gcb.12475>
- [37] Philippot, L., Raaijmakers, J.M., Lemanceau, P., *et al.* (2013) Going Back to the Roots: The Microbial Ecology of the Rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, **11**, 789-799. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3109>
- [38] Ai, C., Liang, G., Sun, J., *et al.* (2015) Reduced Dependence of Rhizosphere Microbiome on Plant-Derived Carbon in 32-Year Long-Term Inorganic and Organic Fertilized Soils. *Soil Biology & Biochemistry*, **80**, 70-78. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.09.028>
- [39] Paungfoo-Lonhienne, C., Yeoh, Y.K., Kasinadhuni, N.R.P., *et al.* (2015) Nitrogen Fertilizer Dose Alters Fungal Communities in Sugarcane Soil and Rhizosphere. *Scientific Reports*, **5**, Article No. 8678. <https://doi.org/10.1038/srep08678>
- [40] Darbyshire, J.F., *et al.* (1973) Bacteria and Protozoa in the Rhizosphere. *Pesticide Science*, **4**, 349-360. <https://doi.org/10.1002/ps.2780040312>
- [41] 罗明单, 文启凯, 潘伯荣. 几种固沙植物根际土壤微生物特性研究[J]. 应用与环境生物学报, 2002, 8(6): 618-622.
- [42] 厉婉华, 等. 苏南丘陵区不同林分下根际根外土壤微生物区系及酶活性[J]. 生态学杂志, 1994(6): 11-14.
- [43] 章家恩, 刘文高, 王伟胜. 南亚热带不同植被根际微生物数量与根际土壤养分状况[J]. 生态环境学报, 2002, 11(3): 279-282.
- [44] Treseder, K.K. (2010) Nitrogen Additions and Microbial Biomass: A Meta-Analysis of Ecosystem Studies. *Ecology Letters*, **11**, 1111-1120. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01230.x>
- [45] Yin, H., Xiao, J., Li, Y., *et al.* (2013) Warming Effects on Root Morphological and Physiological Traits: The Potential Consequences on Soil C Dynamics as Altered Root Exudation. *Agricultural and Forest Meteorology*, **180**, 287-296. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.06.016>
- [46] 孙悦, 徐兴良, Kuzyakov, Y. 根际激发效应的发生机制及其生态重要性[J]. 植物生态学报, 2014, 38(1): 62-75.
- [47] Warren, C.R. (2016) Simultaneous Efflux and Uptake of Metabolites by Roots of Wheat. *Plant & Soil*, **406**, 359-374. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2892-3>
- [48] Yin, H., Wheeler, E. and Phillips, R.P. (2014) Root-Induced Changes in Nutrient Cycling in Forests Depend on Exudation Rates. *Soil Biology & Biochemistry*, **78**, 213-221. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.07.022>
- [49] Cheng, W., Parton, W.J., Gonzalez-Meler, M.A., *et al.* (2013) Synthesis and Modeling Perspectives of Rhizosphere Priming. *New Phytologist*, **201**, 31-44. <https://doi.org/10.1111/nph.12440>
- [50] Espinosa-Urgel, M. and Ramos, J.L. (2001) Expression of a *Pseudomonas putida* Aminotransferase Involved in Lysine Catabolism Is Induced in the Rhizosphere. *Applied & Environmental Microbiology*, **67**, 5219-5224. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.11.5219-5224.2001>
- [51] Zhu, B. and Cheng, W. (2011) Rhizosphere Priming Effect Increases the Temperature Sensitivity of Soil Organic Matter Decomposition. *Global Change Biology*, **17**, 2172-2183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02354.x>
- [52] Hinsinger, P., Gobran, G.R., Gregory, P.J., *et al.* (2010) Rhizosphere Geometry and Heterogeneity Arising from Root-Mediated Physical and Chemical Processes. *New Phytologist*, **168**, 293-303. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01512.x>
- [53] Preece, C., *et al.* (2018) Thirsty Tree Roots Exude More Carbon. *Tree Physiology*, **38**, 690-695. <https://doi.org/10.1093/treephys/txp163>
- [54] Nakayama, M. and Tateno, R. (2018) Solar Radiation Strongly Influences the Quantity of Forest Tree Root Exudates. *Trees*, **32**, 871-879. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1685-0>
- [55] Proctor, C. and He, Y. (2017) Quantifying Root Extracts and Exudates of Sedge and Shrub in Relation to Root Morphology. *Soil Biology and Biochemistry*, **114**, 168-180. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.07.006>
- [56] Guo, D., Mitchell, R.J., Withington, J.M., *et al.* (2008) Endogenous and Exogenous Controls of Root Life Span, Mortality and Nitrogen Flux in a Longleaf Pine Forest: Root Branch Order Predominates. *Journal of Ecology*, **96**, 737-745. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01385.x>
- [57] McCormack, M.L., Dickie, I.A., Eissenstat, D.M., *et al.* (2015) Redefining Fine Roots Improves Understanding of Below-Ground Contributions to Terrestrial Biosphere Processes. *New Phytologist*, **207**, 505-518. <https://doi.org/10.1111/nph.13363>