

植物根际碳沉积及影响因素研究进展

孙庆超, 李令仪, 乔建晨, 杨志新, 李玉龙, 刘微* (河北大学化学与环境科学学院, 河北保定 071002)

摘要 植物生长过程中会向周围释放有机物质,称为碳沉积。植物根际碳沉积是土壤有机碳库的来源之一,不仅可以减少植物生长过程中碳素损失,也是土壤微生物群落的食物和能量来源,在维持土壤-植物碳素平衡中发挥重要作用。在分析根际沉积碳分配转化研究的基础上,综述了根际碳沉积主要来源、分配方向和影响因素,并在此基础上指出了未来该领域的研究重点。

关键词 根际沉积;根呼吸;碳分配

中图分类号 S154.4 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)03-0012-04

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2019.03.004

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on Carbon Deposition in Rhizosphere and Its Influencing Factors

SUN Qing-chao, LI Ling-yi, QIAO Jian-chen et al (College of Chemistry & Environmental Science, University of Hebei, Baoding, Hebei 071002)

Abstract During their life, plant roots release organic compounds into their surrounding environment. This process, named rhizodeposition. It is an input flux for the organic C pool of the soil, it could not only reduce C loss from the plant development, but fuel the soil microflora, which is involved in the great majority of the biological activity of soils, such as the nutrient and pollutant cycling or the dynamics of soil-borne pathogens. Based on the analysis of the research on carbon distribution and transformation in rhizosphere, the main sources, distribution directions and influencing factors of carbon deposition in rhizosphere were summarized, and the future research emphases in this field were pointed out.

Key words Rhizodeposition; Root respiration; Carbon allocation

植物生长过程中通过各种形式向周围土壤中释放有机物质的过程称为根际沉积。根系释放的多种低分子有机酸不仅能促进土壤中无机营养元素的溶解、解吸及向根表的运输,同时也是根际微生物难得的能源和碳源,在维持根际微生物高活性和多样性、促进根系生长和发育的同时也保障了根际微域中物质迁移转化及代谢速度。根际的碳沉积是植物、土壤和微生物交叉微区,在由植物、土壤、微生物构成的根际微生态系统中,根际碳沉积是维持根际微域碳平衡、调节根际微环境和促进根系健康生长的重要因素,而且根际溶解碳和颗粒碳的存在协同根尖细胞脱落作用对于维持根际微生态系统中健康的物质流、能量流和信息流具有十分重要的作用。

一般而言,根际沉积碳占光合固定碳的0~40%^[1]。研究表明,1年生植物光合固定碳的10%~46%释放到根际,其中40%~90%以根际沉积和微生物呼吸损失^[2]。田间试验结果表明,作物每年根际沉积为1 200~2 900 kg(C)/hm²^[3]。而多年生植物固定碳的40%~73%可转运至地下^[4],全年根际沉积物量为5 800~7 500 kg(C)/hm²^[5]。而且根际微生物碳显著高于非根际环境。

但根际沉积作为土壤有机碳输入的一种重要方式,其输出有机物的数量、组成和转化过程的研究较少,究其原因可能是根际沉积物中大量的高分子有机物质种类和数量的复杂性和分离技术的困难导致。笔者就近年来有关根际沉积中碳的来源、特征和分配方向及影响因素进行综述,以期对根际沉积碳在土壤有机碳贡献中的研究指明方向。

1 根系有机碳释放机制

1.1 脱落的根边缘细胞 在植物根尖顶端,具有由一组由

作者简介 孙庆超(1992—),男,河北沧州人,硕士研究生,研究方向:土壤污染防治及质量提升。*通信作者,教授,博士,硕士生导师,从事环境污染防治研究。

收稿日期 2018-11-27; **修回日期** 2018-11-30

薄壁细胞组成的帽状结构,即根冠。根冠外层细胞壁高度黏液化,往往可以减少根与土壤颗粒之间的摩擦,具有保护根尖生长点不受土壤摩擦、损伤的作用,有助于根向土壤中伸长。根冠表皮细胞是一个不断更新的过程,此过程中表皮细胞不断磨损脱落,而分生区细胞不断分裂补充,以维持根冠固定的形状和厚度。边缘细胞(root border cells)指从根冠表皮游离出来并聚集在根尖周围的一群特殊细胞(sloughed root cap cells)^[6],来源于根冠分生组织,在水流冲击或机械摩擦下易从根尖脱离^[7],是不同于根冠表皮细胞且有特殊生理活性和生物学意义的活细胞群。根边缘细胞的存在可以通过其自身的调节和与根际微生物特异性的结合,建立根际稳定的微生态系统,适应植物生长过程中外部环境对根的冲击,降低或避免土壤环境胁迫对根尖的伤害^[8]。

截至目前,学者对11个科近30个物种边缘细胞的数量及其活性研究表明(表1),同一科植物根尖边缘细胞数目相近,同一物种不同品种植物根尖的边缘细胞数目基本无差异^[8],但不同科之间,边缘细胞数目存在显著不同(茄科的20个至松科的10 000个)。植物根边缘细胞每天都在更新,且随着植物根系的衰老而脱落,甚至数量惊人。如番茄每天仅脱落10个左右,而棉花和松树每天脱落近10 000个,但同一物种间数量相近^[8]。研究表明,环境条件对根边缘细胞的产生和脱落造成一定影响。玉米在15℃时边缘细胞产生量为356/d,25℃时增加至3 608/d,35℃降为851/d。高CO₂浓度和低O₂浓度条件,可抑制边缘细胞脱落,从而造成植株生长过程中根边缘细胞积累^[9]。

1.2 根分泌物及根尖黏液层 根分泌物是植物生长过程中根系释放到根际微环境(包括土壤、水体和大气)中多种物质的总称。主要包括:①植物根尖释放或渗漏到根际环境的低分子化合物,如多种低分子有机酸和呼吸代谢物;②植物

根尖伸长过程中脱落的根冠细胞、根表皮细胞及多细胞代谢产物和破碎物。研究表明,根系生长过程中1年生植物有30%~60%的净光合产物分配到根部,其中4%~70%以分泌或细胞脱落的方式释放到根际环境,甚至整个生育期释放到根际中的有机碳总量比收获期根中有机碳高1倍^[12]。

表1 11个科植物根边缘细胞数量及活性

Table 1 The number and activity of border cells and viability of plant roots of 11 species

科 Family	种 Species	细胞数量 Number of border cells	置信度 Viability %
龙舌兰科 Agavaceae	芦荟叶丝兰 <i>Yucca alifolia</i> L.	1 300	96±7
苋科 Amaranthaceae	苋 <i>Amaranthus tricolor</i> L.	220	84±7
	鸡冠花 <i>Celosia cristata</i> L.	190	85±5
葫芦科 Cucurbitaceae	西瓜 <i>Citrullus lanatus</i>	2 800	85±4
	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L.	3 800	96±3
	丝瓜 <i>Luffa aegyptiaca</i> Mill.	2 800	85±4
大戟科 Euphorbiaceae	蓖麻 <i>Ricinus communis</i> L.	2 800	90±5
禾本科 Gramineae	燕麦 <i>Avena sativa</i> L.	2 300	90±4
	水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	1 600	90±8
	稷 <i>Panicum miliaceum</i> L.	1 200	90±6
	黑麦 <i>Secale cereale</i> L.	2 000	94±5
	普通小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	1 400	96±4
	玉米 <i>Zea mays</i> L.	2 700	95±5
	大麦 <i>Hordeum vulgare</i> L. ^[10-11]	1 400	95±3
豆科 Leguminoosae	苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	2 700	95±5
	大豆 <i>Glycine mar</i> L.	3 800	96±3
	菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	4 400	95±4
	豌豆 <i>Pisum sativum</i> L.	4 000	97±2
	田菁 <i>Sesbania exaltata</i> V. L. Cory	3 900	85±3
锦葵科 Malvaceae	陆地棉 <i>Gossypium hirtutum</i> L.	10 000	91±3
松科 Pinaceae	辐射松 <i>Pinus radiata</i> D. Doa	10 000	90±4
	欧洲赤松 <i>P. sylvestris</i> L.	10 000	85±6
茄科 Solanaceae	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	20	60±10
	茄子 <i>Solanum melongena</i> L.	20	85±4
	薯茄 <i>Lycopersicon esculentum</i> L.	20	70±5
	辣椒 <i>Capsicum anncum</i> L.	90	80±5
	碧冬茄 <i>Petuniahybrida</i> Hort.	20	80±7
伞形科 Umbelliferae	胡萝卜 <i>Daucus carota</i> L.	1 000	85±5
十字花科 Cruciferae	拟南芥菜 <i>Arabidopsis thaliana</i>	0	0

根尖黏液层(mucilage)是指所有能被水冲去或用纸拭去的胞外物质,是边缘细胞代谢物的集合体,是成分、比例及活性复杂的生物混合物。大部分植物生长过程中会分泌根尖黏液层,黏液层的存在可减少根尖托说、降低根尖与土壤间的摩擦,增强土壤与根系之间的信号和生物联系^[13]。大部分植物根尖黏液层主要成分由根冠细胞分泌的高分子量黏液、边缘细胞分泌的一系列的化学物质以及边缘细胞游离过程中产生的细胞壁降解物所组成^[9,14-15]。禾本科作物根尖黏液层主要来源于边缘细胞分泌^[15]。该黏液层可通过摩擦或水流冲击而脱落,但边缘细胞黏液又会在1~2 min内再生,且新分泌物的分泌时期可维持25 h及以上^[16]。

近年来,学者已对根冠及边缘细胞分泌的黏胶层性质及功能开展了大量研究。黏胶层中COO⁻可与根表的离子或黏土紧密结合,对土壤结构的形成有重要作用,团聚体稳定性因此得到提高^[17-18]。另一方面,黏胶层的存在也可以减少根表金属离子的毒性效应。研究表明,根尖周围黏液层和共质体的存在促进植物对抗铝毒,主要通过铝毒的刺激导致边缘细胞黏液层增厚^[19];黏液层与铝的结合阻止植物对铝的

吸收。Jeuffroy等^[14]研究表明,豌豆根系受铝元素刺激,黏液层厚度增加,而且边缘细胞的吸收也在降低铝毒上有一定贡献;根尖黏液层在铝的刺激下总糖升高,不断形成多糖-铝复合降低铝毒^[20]。

1.3 衰老的根表皮细胞 位于根冠后端的表皮细胞既不同于根毛细胞(trichoblast),也不同于非根毛细胞(atrichoblast)。作物根毛是根表皮细胞特化而成的向外突出、顶端密闭的管状延伸。根表皮细胞形成根毛有2种分化类型:①几乎所有根表皮细胞都能分化成根毛;②只有部分根表皮细胞能分化成根毛。成熟的作物根毛为一单细胞,长0.5~1.5 mm,直径5~17 μm。植物根表皮细胞的分生、根毛发育受遗传和环境制约^[21]。如矿物营养尤其是磷和氮浓度过低将抑制根毛的生长;低氧压或高温能够刺激根毛形成。根毛对土壤湿度变化反应敏感,湿度正常时植物根系有较多根毛发生,淹水时减少,过度干旱时停止发生^[22]。

当前已有大量关于根表皮细胞衰老的研究,但尚未形成一致结论。如玉米衰老的表皮细胞分布广泛,从近根尖区到成熟的后生木质部^[23]。根表衰老细胞还包括皮层细胞,核染色试验结果表明皮层细胞的衰老与根龄增加有关,但也有研究表明谷类植物幼根皮层组织中没有原子核存在^[24]。然而,细胞壁的不可渗透性可能导致以染色试验为基础的细胞活性评价研究产生错误结论。因此对于土壤条件下根表细胞(包括根毛)和根外皮层的寿命;衰老根表细胞内物质的去向问题需要进一步探讨。

2 根际沉积碳的分配

20世纪80年代以来,许多学者对植物根际微生态系统中碳分配进行研究,主要测定方法为营养液培养法和同位素标记法(¹³C和¹⁴C),同位素标记又分为脉冲标记、连续标记和自然同位素含量测定。

Merbach等^[25]采用无菌基质进行植物培养,培养3 d后小麦和紫花苜蓿根际微生物分别消耗约86%、64%的根源¹⁴C,而土壤存留的¹⁴C分别占光合固定¹⁴C的2.5%和5.2%。Shepherd等^[26]研究表明,油菜根际微生物呼吸占土壤呼吸的5.6%,且其消耗了35%~51%的根源¹⁴C。Merbach等^[27]通过土壤培养箱,研究了¹⁴C标记根分泌物(葡萄糖、天门冬氨酸和柠檬酸)的降解情况。在20℃培养3 d后,未灭菌处理中,3种添加物的回收率仅为34%~64%,水溶性物质含量为7%~25%,10%~25%吸附在土壤矿物和有机质中。灭菌处理的回收率为87%~96%,土壤中剩余部分水溶性物质含量为61%~80%,且大部分保持最初添加时的形态特征。显然微生物呼吸消耗了大量的添加物,且改变了这些物质的性质和可溶性。土壤类型对根际沉积的降解有重要作用,Swinnen^[28]通过葡萄糖降解模型研究发现,36%的葡萄糖在淤泥壤土中因呼吸损失,而砂壤土中有39.9%葡萄糖在呼吸中损失。

由于根与微生物之间相互依赖、相互影响的密切关系,准确区分根际微生物呼吸和根呼吸仍是关注的焦点问题^[29]。Kuz'yakov等^[30]通过模型研究了根际呼吸,该模型假

设根际呼吸以不同的速率发生。最快释放 CO₂ 的过程为根呼吸,微生物呼吸较根呼吸慢,因为微生物呼吸来自根分泌物的降解,需要进行一系列反应:植物合成并释放根分泌物—微生物吸收根分泌物—微生物降解根分泌物。微生物降解根分泌物产生的呼吸最慢,因此在标记后第 1 天可忽略不计。Warembourg 等^[31]对小麦同化物脉冲标记后发现根际呼吸有 2 个峰,第 1 个峰是由根际呼吸所引起,第 2 个峰可能是由根分泌物中微生物呼吸引起。

3 影响因素

3.1 植物本身 根际沉积的数量与植物种类、品种或基因型和生育期有密切的关系。根分泌物的组成和数量因植物种类的不同而变化,如苜蓿和小麦根源碳水化合物以碳水化合物和有机酸为主,而萝卜中有机酸和氨基酸的比例较大。Aulakh 等^[32]研究发现,同一生长时期不同水稻品种根际分泌的有机酸具有明显差异;Nardi 等^[33]通过水培试验研究根分泌物组成,2 个玉米品种中有机酸组分也存在明显差异。植株生育期对同化产物向根的分配有重要影响,在整个生长期中,植物根际碳沉积先增加后下降。

3.2 土壤微生物 根分泌物多样性是根际微生物区系建立的先决条件,在一定程度上决定了根际微生物生态演替、区系分布和种群格局的变化。土壤微生物的存在能够促进植物同化产物向根的分配。可能的原因:①微生物存在时,真菌菌丝可能深入植物根系形成共生体,成为植物的能量吸收汇,使光合产物向共生菌根的分配比例增加 30%^[34-35]。②没有与根系形成共生关系的微生物不断分解消耗植物根系释放的小分子物质,形成根表与土壤溶液间的 C 梯度。根际微生物群落能够合成酶类和代谢物,改变根表细胞的完整性和细胞膜的渗透性,从而促进根际分泌物的释放。③根际微生物还可利用根分泌的植物激素和多种无机盐合成自身生命物质,从而直接或间接地影响根系分泌物的产生和分泌。④微生物对根的机械损伤造成根系分布格局变化,从而在根分泌物上有所反应,尤其根尖更为敏感。根际微生物可选择性地利用根系分泌物中的特定成分,改变根系分泌物的组成成分及其占总量的比例,同时加速根际微生物特殊种群的产生^[17]。

3.3 土壤质地和养分 黏土或壤土含量提高使植物对根际¹⁴C 的分配显著降低。可能由于微生物活性和养分循环与土壤黏粒含量及其相关性密切相关,如持水性、有机质稳定性、离子交换量等。另外,土壤质地对根际碳沉积的影响也可从土壤物理性质上来解释,已有研究表明机械阻力增加根际沉积^[36]。从理论角度,质地较好的紧实性适中和孔隙度高,土壤机械阻力增加促进根冠细胞的脱落。根分泌物也易被小孔隙吸收,从而增加根表与团聚体的接触面积,有利于液体流动。

土壤养分尤其是土壤氮磷等元素是地表植物生长的关键因子,因此土壤养分含量对根际碳沉积有重要作用。根际沉积主要在根系表面及根尖进行,与根的形态分布密切相关,当土壤中植物可利用态元素含量升高时,根长缩短,促进了根的分支与根尖的分生,根表面积增加,根表糖浓度升高,

从而根表与土壤溶液中 C 浓度梯度增大,加速了根分泌物的被动释放。另一方面,肥料的施入,为根际微生物提供了充足的食物和能量来源,使微生物活性提高,使其对根际分泌物的利用率增加,促进了根际碳沉积^[37]。Dechassa 等^[38]研究发现,与高土壤磷水平相比,低磷条件下白菜根系柠檬酸的分泌量显著增加。

3.4 空气中 CO₂ 浓度 一般认为,大气 CO₂ 浓度升高,植物光合作用增强,加速植物生理代谢过程,导致同化产物在体内快速积累并重新分配,从而影响代谢物质的形成和分泌。而根际碳沉积的变化又将引发土壤养分分配和根际微生物类群的选择,改变土壤过程,从而对植物生长造成反向冲击^[39]。目前还缺乏关于大气 CO₂ 浓度升高促进植物根、茎同化产物增加的定论。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。Zak 等^[40]指出,大气 CO₂ 浓度升高后土壤呼吸和微生物呼吸增加了 36%。Cheng 等^[41]对春小麦的¹⁴C 示踪过程分析表明,高 CO₂ 浓度下根际可溶性 C 含量增加了 60%,Norby 等^[42]也在短叶松上得到了证实。Lipson 等^[43]也指出空气中 CO₂ 浓度升高后,植物根系生物量显著增加。应指出的是,大气 CO₂ 浓度升高对根际沉积的影响是多种因素综合作用的结果。它通过改变植物、土壤性质、土壤微生物的结构、功能和分布产生间接效应^[44-46]。

4 结论与展望

根际碳沉积对于土壤有机碳库周转、微生物群落的形成起重要作用。目前国内外相关研究集中在植物光合产物在植物体内或在土壤环境中的转化。由于研究方法和技术手段的限制,将植物-土壤作为整体系统研究较少,根际碳沉积在植物-土壤碳循环中的分配与转化过程仍不清楚。因此,关于根际碳沉积的动态研究应集中在以下几个方面:①由于植物个体光合产物的合成与分配严重影响根际碳沉积,加强植物整个生长周期内根际来源 C 量化和特征的研究具有重要意义;②当前对于根际微生物在植物根际碳周转中的作用、微生物对植物根际呼吸的贡献量以及土壤呼吸和根际呼吸的区分尚不明确,因此同位素示踪技术与分子生物学方法的有效结合,对于提高试验结果的精确性与说服力将发挥重要作用;③根际沉积碳进入土壤有机质后的稳定性研究,尤其进入矿质土壤基质后,发生的物理和化学转化,将有助于评价根际碳沉积在土壤有机质固定中的贡献。

参考文献

- [1] VAN VEEN J A, LILJEROTH E, LEKERKERK L J A, et al. Carbon fluxes in plant-soil systems at elevated atmospheric CO₂ levels[J]. Ecological applications, 1991, 1(2): 175-181.
- [2] LYNCH J M, WHIPPS J M. Substrate flow in the rhizosphere[J]. Plant and soil, 1990, 129: 1-10.
- [3] KEITH H, OADES J M, MARTIN J K. Input of carbon to soil from wheat plants[J]. Soil biology & biochemistry, 1986, 18(1): 445-449.
- [4] FOGEL R. Root turnover and productive of coniferous forests[J]. Plant and soil, 1983, 71(1/2/3): 75-85.
- [5] FOGEL R, HUNT G. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem[J]. Canadian journal of forest research, 1983, 13(2): 219-232.
- [6] BENGOUGH A G, BRANSBY M F, HANS J, et al. Root responses to soil

- physical conditions; growth dynamics from field to cell[J]. Journal of experimental botany, 2006, 57(2): 437-447.
- [7] DRIOUICH A, DURANDA C, VICRÉ-GIBOUIN M. Formation and separation of root border cells[J]. Trends in plant science, 2007, 12(1): 14-19.
- [8] HAWES M C, GUNAWARDENA U, MIYASAKA S, et al. The role of root border cells in plant defense[J]. Trends in plant science, 2000, 5(3): 128-133.
- [9] ZHAO X W, MISAGHI I J, HAWES M C. Stimulation of border cell production in response to increased carbon dioxide levels[J]. Plant physiology, 2000, 122(1): 181-188.
- [10] HAWES M C, BRIGHAM L A, WEN F, et al. Function of root border cells in plant health; Pioneers in the rhizosphere[J]. Annual review of phytopathology, 1998, 36(1): 311-327.
- [11] ZHAO F G, SUN C, LIU Y L, et al. Effects of salinity stress on the levels of covalently and noncovalently conjugated polyamines in plasma membrane and tonoplast isolated from barley seedlings[J]. Acta botanica sinica, 2000, 42(9): 920-926.
- [12] 申建波, 张福锁. 根分泌物的生态效应[J]. 中国农业科技导报, 1999(4): 21-27.
- [13] WATANABE T, MISAWA S, HIRADATE S, et al. Root mucilage enhances aluminum accumulation in *Melastoma malabathricum*, an aluminum accumulator[J]. Plant signaling behavior, 2008, 3(8): 603-605.
- [14] JEUFFROY M H, WAREMBOURG F R. Carbon transfer and partitioning between vegetative and reproductive organs in *Pisum sativum* L. Plant physiology, 1991, 97(1): 440-448.
- [15] HAWES M C, BRIGHAM L A, WEN F, et al. Function of root border cells in plant health; Pioneers in the rhizosphere[J]. Annu Rev Phytopathol, 1998, 36: 311-327.
- [16] HAWES M C. Living plant cells released from the root cap: A regulator of microbial populations in the rhizosphere[J]. Plant and soil, 1990, 129: 19-27.
- [17] CZARNES S, HALLETT P D, BENGOU G A G, et al. Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport[J]. European journal of soil science, 2000, 51(3): 435-443.
- [18] TRAORE O, GROLEAU-RENAUD V, PLANTUREUX S, et al. Effect of root mucilage and modelled root exudates on soil structure[J]. European journal of soil science, 2000, 51(4): 575-581.
- [19] MIYASAKA S C, HAWES M C. Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity[J]. Plant physiology, 2001, 125(4): 1978-1987.
- [20] 黎晓峰, 马建锋, 松本英明. 玉米根冠粘胶和铝的结合及有机酸累积[J]. 植物生理与分子生物学报, 2002, 28(2): 121-126.
- [21] SHI H Z, ZHU J K. SOS4, a pyridoxal kinase gene, is required for root hair development in *Arabidopsis*[J]. Plant physiology, 2002, 129(2): 585-593.
- [22] DOLAN L, COSTA S. Evolution and genetics of root hair stripes in the root epidermis[J]. Journal of experimental botany, 2001, 52: 413-417.
- [23] BEDROSSIAN S, SINGH B. Potassium adsorption characteristics and potassium forms in some New South Wales soils in relation to early senescence in cotton[J]. Australian journal of soil research, 2004, 42(2): 747-753.
- [24] FUSSEDER A. The longevity and activity of the primary root of maize[J]. Plant and soil, 1997, 101: 257-265.
- [25] MERBACH W, MIRUS E, KNOF G, et al. Release of carbon and nitrogen compounds by plant roots and their possible ecological importance[J]. Journal of plant nutrition and soil science, 1999, 162: 373-383.
- [26] SHEPHERD T, DAVIES H V. Carbon loss from the roots of forage rape (*Brassica napus* L.) seedlings following pulse-labelling with ¹⁴C[J]. Ann Bot, 1993, 72(2): 155-163.
- [27] MERBACH W, WITTENMAYER L. Einfluss der pflanzlichen rhizodeposition auf die c-flüsse im boden[J]. Archives of agronomy and soil science, 2004, 50(1): 99-113.
- [28] SWINNEN J. Evaluation of the use of a model rhizodeposition technique to separate root and microbial respiration in soil[J]. Plant and soil, 1994, 165(1): 89-101.
- [29] TODOROVIC C, NGUYEN C, ROBIN C, et al. Root and microbial involvement in the kinetics of ¹⁴C-partitioning to rhizosphere respiration after a pulse labelling of maize assimilates[J]. Plant and soil, 2001, 228(2): 179-189.
- [30] KUZYAKOV Y, KRETZSCHUMAR A, STAHR K. Contribution of *Lolium perenne* rhizodeposition to carbon turnover of pasture soil[J]. Plant and soil, 1999, 213(1/2): 127-136.
- [31] WAREMBOURG F R, PAUL E A. The use of C₁₄O₂ canopy techniques for measuring carbon transfer through the plant-soil system[J]. Plant & soil, 1973, 38(2): 331-345.
- [32] AULAKH M S, WASSMANN R, BUENO C, et al. Characterization of root exudates at different growth stages of ten rice (*Oryza sativa* L.) cultivars[J]. Plant biology, 2001, 3: 139-148.
- [33] NARDI S, SESSI E, PIZZEGHELLO D, et al. Biological activity of soil organic matter mobilized by root exudates[J]. Chemosphere, 2002, 46(7): 1075-1081.
- [34] NEHLS U, HAMPP R. Carbon allocation in ectomycorrhizas[J]. Physiological and molecular plant pathology, 2000, 57(3): 95-100.
- [35] WU B Y, NARA K, HOGETSU T. Spatiotemporal transfer of carbon-14-labelled photosynthate from ectomycorrhizal *Pinus densiflora* seedlings to extraradical mycelia[J]. Mycorrhiza, 2002, 12(2): 83-88.
- [36] GROLEAU-RENAUD V, PLANTUREUX S, GÜCKERT A. Influence of plant morphology on root exudation of maize subjected to mechanical impedance in hydroponic conditions[J]. Plant and soil, 1998, 201(2): 231-239.
- [37] HENRY F, NGUYEN C, PATERSON E, et al. How does nitrogen availability alter rhizodeposition in *Lolium multiflorum* Lam. during vegetative growth? [J]. Plant and soil, 2005, 269(1/2): 181-191.
- [38] DECHASSA N, SCHENK M K. Exudation of organic anions by roots of cabbage, carrot, and potato as influenced by environmental factors and plant age[J]. Journal of plant nutrition and soil science, 2004, 167(5): 623-629.
- [39] MARHAN S, DEMIN D, ERBS M, et al. Soil organic matter mineralization and residue decomposition of spring wheat grown under elevated CO₂ atmosphere[J]. Agriculture ecosystems & environment, 2008, 123(1/2/3): 63-68.
- [40] ZAK D R, PREGITZER K S, KING J S, et al. Elevated atmospheric CO₂, fine roots and the response of soil microorganisms: a review and hypothesis[J]. New phytologist, 2000, 147(1): 201-222.
- [41] CHENG W X, JOHNSON D W. Elevated CO₂, rhizosphere processes, and soil organic matter decomposition[J]. Plant and soil, 1998, 202(2): 167-174.
- [42] NORBY R J, O'NEILL E G, HOOD W G. Carbon allocation, root exudation and mycorrhizal colonization of *Pinus echinata* seedlings grown under CO₂ enrichment[J]. Tree physiology, 1987, 3(3): 203-210.
- [43] LIPSON D A, WILSON R F, OECHEL W C. Effects of elevated atmospheric CO₂ on soil microbial biomass, activity, and diversity in a chaparral ecosystem[J]. Applied and environmental microbiology, 2005, 71(12): 8573-8580.
- [44] PRITCHARD S G, ROGERS H H, PRIOR S A, et al. Elevated CO₂ and plant structure: A review[J]. Global change biology, 1999, 5: 807-837.
- [45] GRIFFIN K L, ANDERSON O R, GASTRICH M D, et al. Plant growth in elevated CO₂ alters mitochondrial number and chloroplast fine structure[J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 2001, 98(5): 2473-2478.
- [46] KAO-KNIFFIN J, BALSER T C. Elevated CO₂ differentially alters below-ground plant and soil microbial community structure in reed canary grass-invaded experimental wetlands[J]. Soil biology & biochemistry, 2007, 39: 517-525.

(上接第 11 页)

- [29] 罗志敏, 马秀玲, 陈盛, 等. 磁性壳聚糖-聚丙烯酸微球的制备及表征[J]. 化学通报, 2005(7): 551-554.
- [30] 陶冶, 张晓茹, 张书圣. 壳聚糖在工业废水处理中的应用[J]. 菏泽学院学报, 2005, 27(5): 36-40.
- [31] 董海丽, 任晓燕. 磁性壳聚糖微球对大豆乳清废水中蛋白质的吸附作用[J]. 食品科学, 2007, 28(7): 205-207.
- [32] 张轶, 杨大林, 韩杰, 等. 磁性壳聚糖微球吸附马铃薯淀粉废水中蛋白质的应用研究[J]. 食品工业科技, 2010, 31(9): 251-253.
- [33] WAGLAY A, KARBOUNE S. A novel enzymatic approach based on the use of multi-enzymatic systems for the recovery of enriched protein extracts from potato pulp[J]. Food chemistry, 2017, 220: 313-323.
- [34] 张泽生, 郭宝芹, 刘素稳. 不同酶水解马铃薯蛋白技术的分析、评价[J]. 食品研究与开发, 2009, 30(1): 112-114.