

根系分泌物生态学研究*

陈龙池 廖利平 汪思龙 肖复明

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016) (江西省林业科学院, 南昌 330032)

A Review for Research of Root Exudates Ecology. Chen Longchi, Liao Liping, Wang Silong (Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016), Xiao Fuming (Jiangxi Academy of Forestry, Nanchang 330032). *Chinese Journal of Ecology*, 2002, 21(6): 57~62.

The study of root exudates enriches the theories and methods of rhizospheric soil ecology, and offers theory warranty that it can be used in agriculture and forest. This paper discusses the types and components of root exudates, mechanism of exudation, and the relationship between root exudates and the biotic and environmental factors. The development tendency and study aspect of root exudates in the future was evaluated as well.

Key words: root exudates, exudation, rhizosphere, soil ecology.

关键词: 根系分泌物, 分泌, 根际, 土壤生态学

中图分类号: Q948.113

文献标识码: A

文章编号: 1000-4890(2002)06-0057-06

在植物生长过程中,由根系的不同部位分泌或溢泌一些无机离子及有机化合物,这些物质统称为根系分泌物。植物在其生长过程中不断地分泌无机离子及有机化合物,这是植物长期适应外界环境而形成的一种适应机制。

早在 20 世纪 50 年代就有人对植物根系分泌物进行了研究, Rovira 等^[43]和 Vancura 等^[47]对根土界面根系分泌物进行了系统的研究, 切尔诺布里维卡^[26]研究了植物根系分泌物的生物学作用, 揭示了其在间作中的作用, 直到 70 年代对根系分泌物的研究才出现了蓬勃发展的趋势。近年来的研究表明, 根系分泌物是保持根际微域生态系统活力的关键因素, 也是根际微生态系统中物质迁移和调控的重要组成部分^[17]。近几十年来, 在根系分泌物及其在生态学中的应用研究方面取得了很大的进展, 尤其是在分泌物的种类及其影响因素、分泌机制及其对养分的活化作用机制和根系分泌物与根际微域环境及与根际生物之间的相互作用方面取得了很大的进展。本文就植物根系分泌物的分泌机制、分泌物与根际微域环境的相互作用关系做了简要概述, 并对根系分泌物研究在今后生态学中的发展方向及趋势做了预测和展望。

1 根系分泌物的种类

根系分泌物种类繁多, 不仅有无机离子、质子, 还分泌大量的有机物质^[16, 43, 47]。图 1 总结了根系分泌物的种类。

2 根系分泌物的分泌机理

植物根系分泌物的分泌是根系的一种正常的生理现象。当根系处于逆境胁迫下, 将导致生理代谢障碍或植物组织损伤。植物可通过自身调节分泌专一性物质来适应环境胁迫, 如缺 P 导致白羽扇豆 (*Dichos lablab*) 分泌柠檬酸^[38], 缺 Fe 导致禾本科植物分泌麦根酸类化合物^[17], 在缺 Al 胁迫下玉米根系分泌苹果酸、柠檬酸和硫酸盐等^[42]。有研究表明, 植物缺 Zn 使体内超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性降低, 导致氧自由基浓度增加, 从而使根细胞中非饱和脂肪酸大幅度下降, 根细胞膜结构破坏, 透性增加, 所分泌的物质的量就大大增加^[17]。Jane 等^[35]的研究表明, 排根形成加速、磷酸烯醇丙酮酸羧化酶的表达和活性的提高及柠檬酸的分泌是白羽扇豆对缺 P 胁迫的适应性机制。Neumann 等^[38]也对白羽扇豆进行了研究, 发现柠檬酸的分泌不仅是对缺 P 胁迫的一种适应, 而且是阻止由于缺 P 导致柠檬酸积累而使细胞质酸中毒的一种解毒机制, 并且他还根据磷酸烯醇丙酮酸羧化酶活性的提高、乌头羧酸活性的降低及根呼吸作用的减弱等现象, 认为缺 P 诱导柠檬酸的积聚是生物合成增加和柠檬酸新陈代谢减弱的结果。植物根系分泌酸性磷酸酶也是植物缺 P 胁迫的一种适应性机制。研究表明, 一些植物在缺 P 时显著增加酸性磷酸酶的分泌量并提高其活性, 且不同植物酸性磷酸酶活性增加量

* 中国科学院知识创新工程项目 (KZCX2-406) 资助。

作者简介: 陈龙池, 男, 26 岁, 硕士。主要从事化学生态学、根系生态学和森林生态学研究。Email: Lcchen76@163.net

有明显差异^[23]。另外植物根系也分泌一些化感物质 (Allelochemicals), 如香草醛、肉桂酸、阿魏酸、对羟基苯甲酸等。这些化感物质可以抑制周围植物的

生长, 甚至可以引起自毒作用^[14,25,48]。这也是植物争夺土壤中的养分、竞争生态位而形成的对外界环境的一种适应机制。

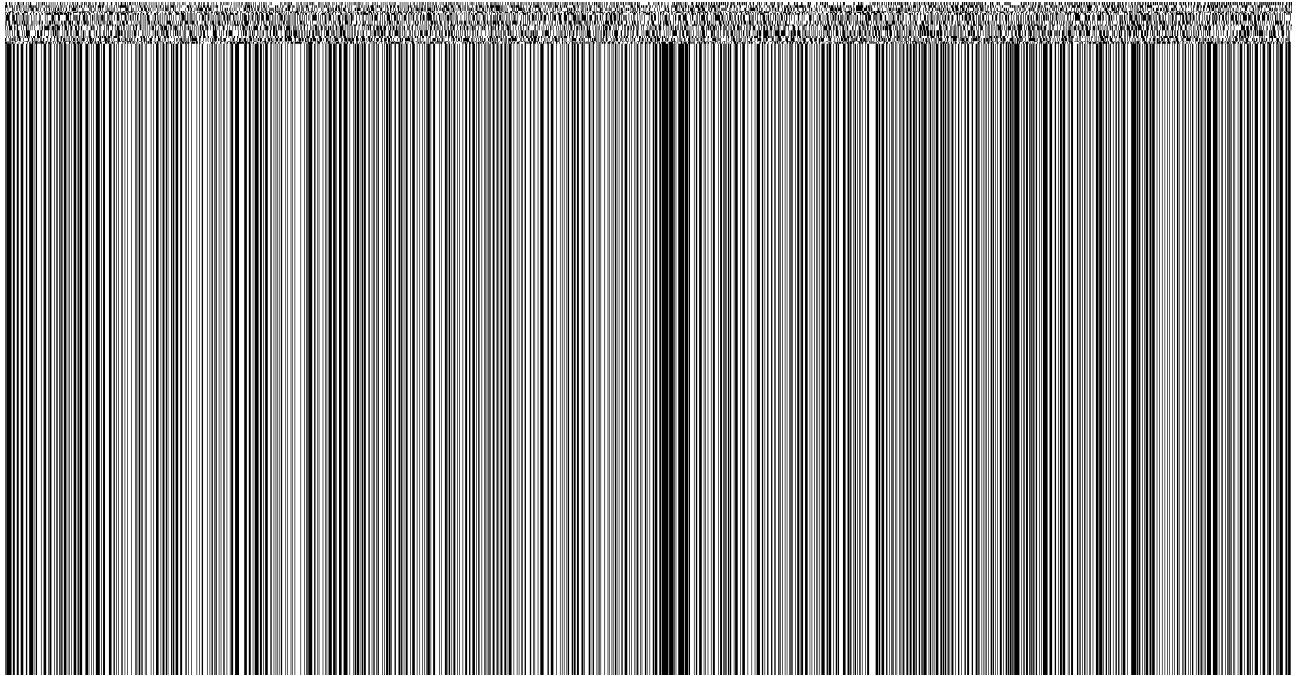


图 1 植物根系分泌物种类

Fig. 1 Kinds of plant root exudates

3 影响根系分泌物的生物及环境因素

根系分泌现象是根系的一种正常的、积极的生理现象, 是根系固有的生理功能。根系分泌物的分泌主要取决于植物的种类及基因型, 然而在很大程度上受到根际环境因素和生物因素的影响和制约。在植物生长过程中, 植物种类、养分胁迫、发育阶段、微生物数量、光强度、土壤温度、氧化状况等因素都影响着根系分泌物的种类和数量。下面分别评述根系分泌物的各个影响因素对分泌物的影响。

3.1 植物种类

不同的植物种类的根系分泌物不尽相同, 这是由于植物的种类特性决定的。油菜 (*Biassica campestris*) 主要分泌柠檬酸和苹果酸, 富钾植物籽粒苋 (*Grain amaranth*) 主要分泌草酸等, 肥田萝卜 (*Raphanys sativus*) 分泌物中含有酒石酸、丁二酸和苹果酸等, 番茄 (*Lycopersiun escuentum*)、红辣椒 (*Cappsicum frutescens*) 根系分泌物中含有 - 吡啶乙酸, 牛鞭草 (*Rottboellia compressa*) 根系分泌苯甲酸、肉桂酸和酚类化合物等物质^[45]。Tyler 等^[46]分别对喜酸和喜 Ca 植物根分泌的低分子有机酸的种

类和数量进行了比较, 发现喜 Ca 植物分泌二羧酸和三羧酸的量明显高于喜酸植物分泌的量, 喜酸植物所分泌的乳酸是喜 Ca 植物的 3 倍多。Pellet 等^[42]研究不同耐 Al 性的玉米时发现, Al 存在时耐 Al 品种根尖分泌物中柠檬酸的含量比敏感品种高 7 倍。由于外界环境的影响 (如缺 Fe), 小麦 (*Triticum aestivum*) 根系分泌脱氧麦根酸, 而大麦 (*Fagopyrum escule*) 则分泌羟基麦根酸。安保珠等^[4]研究发现, 油菜和荞麦 (*Fagopyrum escule*) 的根系分泌物中含有 5-乙基-2-壬醇、2-十四醇和另外两种醇, 而小麦的根系分泌物中没有发现这 4 种醇。研究表明, 不同植物种类根系分泌物的种类和数量存在着差异, 体现在不同植物种类所分泌的有机物种类不尽相同。

3.2 微生物

根际微生物是影响根系分泌物的一个不可忽视的因素, 而且占有极为重要的地位。由于植物根际土壤比非根际土壤含有较高浓度的糖类、氨基酸和有机酸类等化合物, 而这些物质为根际微生物提供了营养和能源物质, 使得根际微生物的种类和数量都远高于原土体。微生物产生的酶可以分解、矿化土壤中的有机物质, 增加土壤中的有效养分, 提高植

物对养分的吸收,促进植物的生长,而且微生物可以固持土壤中的养分,缩短养分循环周期,促进养分的循环,进而促进植物的生长,而植物的旺盛生长又可以促进根系分泌物的大量增加。研究发现,接种泡囊丛枝菌根真菌增加了根际土壤中根系分泌物酸性和碱性磷酸酶的活性^[7]。当根际环境中存在病原微生物时,根系将受到病原菌的侵染,其所释放出的分泌物的数量较未受病原菌侵染的多,而且产生某些特殊的分泌物。高子勤等^[22]认为根际微生物对根系分泌作用的影响有4个方面:影响根细胞渗透性;影响根的代谢活动;吸收与转化根分泌的某些化合物;改变根际营养物质对植物的有效性。

3.3 养分胁迫

植物在缺乏营养的条件下所分泌的有机物与正常条件下分泌的有机物不论是在种类或数量上都有明显的不同,这也是植物对养分胁迫逆境下的一种适应性机制^[15, 17, 32, 37]。Koeppel等^[32]研究发现,P胁迫下,向日葵(*Helianthus annuus*)根分泌物中酚类物质的含量显著增加。在缺P胁迫条件下,肥田萝卜和印度豇豆(*Vigna vexillate*)根系分泌大量的酒石酸,其分泌量分别占根分泌有机酸总量的72.9%和99.4%,白羽扇豆分泌大量的柠檬酸,油菜分泌大量的苹果酸,缺P时其含量分别占根分泌有机酸总量的64.7%和80%^[17]。在缺Al胁迫下玉米根系分泌苹果酸、柠檬酸和硫酸盐等^[42]。缺Zn增加植物细胞膜的透性,导致根系分泌氨基酸、糖类化合物和酚类化合物的量明显增加^[15]。养分胁迫对植物造成生理伤害,导致植物生理代谢的异常变化和根系原生质膜透性的增加,从而促进了分泌物的大量分泌。

3.4 生长时期

植物的生长时期也是影响根系分泌物的一个重要因素。在不同的生长时期,植物根系分泌物的种类和数量都有所变化。如红辣椒结实期间根系分泌赤霉素类物质;缺P胁迫诱导白羽扇豆形成排根,在排根形成的初期分泌较多的苹果酸,随着排根的发展,直到排根形成后期,苹果酸的分泌量逐渐减少而柠檬酸的分泌量逐渐增多^[38]。研究表明,在不同的生长时期,植物所处的生理状态不同,所分泌的有机物质也随之发生变化。

3.5 生长部位

根系的部位也影响着根系分泌物的种类和数量,这可能是由于根系的部位所执行的功能

及作用不同。Neumann^[38]对白羽扇豆进行了研究,发现缺P胁迫的状态下,白羽扇豆的分泌物主要是柠檬酸和苹果酸,其中苹果酸的分泌部位是距根尖5mm的非根毛区,而柠檬酸的分泌部位是逆境形成的簇状排根区。高子勤等^[22]认为大分子有机物质是由根尖分泌的,而可溶性低分子物质是由根系伸长区所释放的。研究表明,根系不同部位所分泌的分泌物在种类和数量上存在着差异。

3.6 土壤温度及湿度

土壤温度的高低是决定植物根系生理状况的一个重要因子,正常的土壤温度将有利于植物根系的生长,有利于根系的生理代谢,过高或过低的土壤温度会造成逆境胁迫,对根系生理代谢造成伤害,进而影响根系分泌物种类和数量。草莓根系分泌物中氨基酸的含量在5~10的条件下比在20~30时高的多^[10]。水分胁迫将影响植物体内蛋白质的合成,影响核酸代谢,导致酶活性降低,根系分泌较多的有机酸^[22]。Elroy^[29]试验无菌条件下,豌豆、大豆、小麦和番茄在砂壤土中生长,使土壤水分达到萎蔫点后再增加土壤水分,结果植物根系释放氨基酸的量较正常条件的高。

3.7 光照时间及光强度

不同的光照时间和光照强度将直接影响植物的光合作用及光合产物,植物光合作用的改变将影响着植物根系分泌物的分泌。有研究发现,植物光合产物的28%~59%转移到地下部,其中有4%~70%通过根系的分泌作用进入土壤^[34],因而光照时间和光照强度间接影响着植物根系分泌物的分泌。同时,光照强度还影响植物的生理活性,进而影响根系的分泌。

3.8 氧化还原状况及空气成分

土壤是一个高度不均一的体系,其中存在着某些嫌气的微区,根系呼吸作用使得这些微区的氧化还原电位明显低于其它土壤微区,结果导致一些变价营养元素得以活化,甚至造成毒害现象,而引起逆境胁迫,从而影响了根系分泌物的分泌。而空气成分也影响着根系分泌物的分泌,空气中CO₂倍增是通过增加植物同化碳而影响植物根系生长和分泌物的产生^[2]。Norby等^[39]发现在CO₂倍增条件下无菌培养的松树幼苗根系释放的可溶性碳有所增加。Ayers等^[27]观察在O₂,CO₂的混合气体中植株分泌的效应,结果在CO₂丰富条件下分泌作用加强,分泌物中的氨基酸种类和数量皆高于有氧条件。

此外,植物根系在生长过程中,易受到机械阻力、机械损伤的干扰,这些因素也可诱导大量根系分泌物的释放。机械阻力可以使根系分泌的糖类和维生素增加3倍^[44]。小麦根系受伤后根尖分泌的氨基酸数量比未受伤的根系所分泌的要多得多。

4 根系分泌物对根际环境和生物的作用

4.1 根系分泌物对植物生长的影响

根系分泌物可以促进植物的生长发育。根系分泌物通过对根际难溶性养分的酸化、螯合、离子交换作用及还原作用等提高了根际土壤养分的有效性,增加了植物对根际养分的吸收,从而促进了植物的生长和发育。同时,植物本身分泌的某些无机离子和低分子有机物也可以被植物再吸收利用,促进了植物营养元素的物质循环和能量流动。此外,根系分泌物主要是由根尖分泌的,分泌物中的高分子粘胶物质从根尖部位分泌出来后,就包裹在根尖细胞表面,能防止幼嫩细胞脱水,同时起润滑剂的作用,还能加强根系与土壤不规则表面的接触,促进根-粘胶层-土壤颗粒之间的水分运移和离子交换,也能填充某些空隙降低养分迁移过程的曲折度,完善根-土水分体系,有利于植物根系对水分和养分的吸收^[17],从而促进植物的生长。

根系分泌物中有一些成分对植物的生长起到抑制甚至毒害作用。根系分泌的一些化感物质如酚醛酸类物质,在较高浓度条件下会对其它植物甚至自身造成毒害作用,影响了根系正常的生理代谢活动,抑制植物的生长。研究表明,黄瓜(*Cucumis salivus*)根系分泌物中的苯甲酸和肉桂酸抑制了黄瓜根系对离子的吸收,并降低了土壤的pH值^[48]。近年来,陆续发现许多农作物的连作障碍和人工林的地力衰退是因为农作物或林木根系分泌的毒害物质对自身毒害的结果。Patterson等^[41]发现在 1×10^{-3} mol浓度的咖啡酸、*t*-肉桂酸、*P*-苦马酸、阿魏酸、五倍子酸和香草酸明显抑制大豆的生长,抑制叶子伸展,光合速率下降,大豆干物质质量减少。何绍江等^[6]实验证明了对羟基苯甲酸、邻香醛酸和阿魏酸等物质是抑制杉木生长的酚醛类物质。马越强等^[1]研究发现,香草醛的浓度达到 $10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时杉木叶绿素总量明显下降到对照的80%,浓度超过 $20 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时明显抑制了杉木幼苗地径与高生长,浓度达到 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时明显影响地上部分枝叶的

正常生长发育。陈楚莹等^[9]也认为杉木根系能够分泌有害化学物质来抑制自身的生长,特别是根系的生长。

4.2 根系分泌物对土壤结构和pH值的影响

根系分泌物对土壤微团聚体的稳定性及团聚体大小分布等物理性质有显著影响。Killham^[31]认为植物根系分泌产生的高分子粘质多糖对土壤颗粒有很强的粘着力。高分子粘胶物质与土壤颗粒相互作用,促进微团聚体的形成。Materechera等^[36]的研究表明,种植豌豆、小麦和黑麦的土壤, $> 9.5 \text{ mm}$ 的团聚体明显减少,而 $0.25 \sim 9.5 \text{ mm}$ 团聚体明显增多,这也可能是植物根系分泌的有机物质促进了土壤微团聚体的形成。可以看出,根系分泌物可以改变土壤结构,促进土壤微团聚体的形成,改善土壤的物理性状。

根系分泌物可以改变土壤的pH值,其影响土壤pH值的主要原因是由于其中含有低分子量有机酸。根系分泌物中含有 H^+ 和大量的低分子量有机酸,如乳酸、醋酸、甲酸、苹果酸、草酸、丙酮酸等,它们增加了土壤中 H^+ 的浓度,酸化了根际土壤,导致了根际土壤pH值的降低。

4.3 根系分泌物对阳离子交换量的影响

由于根系分泌物中含有粘胶物质(主要是根尖分泌的粘胶物质),且它们所含有大量的羧基,而这些羧基是很好的阳离子交换基团,能与土壤中的 H^+ , Fe^{3+} 和 Al^{3+} 等阳离子发生交换作用,因而导致根际土壤,尤其是根尖土壤阳离子交换量显著增加。有研究表明,根际土壤特别是根尖土壤阳离子交换量显著增加^[40]。徐秋芳^[21]研究发现,马尾松根际土壤交换性铝和交换性酸都显著高于非根际土壤,它们分别是非根际土壤的2154和1168倍,并认为这与根系分泌物有关系。当根际土壤中金属离子的浓度较高时,分泌物中的粘胶物质可以通过交换吸附固持土壤中的过量金属离子,进而减弱金属离子对植物的毒害。由此可见,根系分泌物还可以影响根际阳离子的交换量,以促进根系对养分的吸收或降低金属离子对植物的毒害。

4.4 根系分泌物对土壤养分有效性的影响

植物根际土壤中含有许多难溶性的养分元素,其可通过交换等过程而转化为有效养分,这些养分在植物营养中被称为潜在有效养分。植物根系分泌物中的有机酸类物质能通过电离 H^+ 酸化土壤环境或通过交换和还原作用,活化或转换土壤中的难溶

性养分,从而提高土壤中潜在有效养分的利用率。在缺 P 胁迫下,白羽扇豆根系分泌大量的柠檬酸来活化土壤中难溶性磷酸盐,提高了 P 的有效利用率。禾本科植物在缺铁胁迫下分泌的麦根酸类物质通过络合作用来提高根际土壤中 Fe 的有效利用率,而且还能提高 Zn 和 Mn 等元素的有效利用率。涂书新等^[23]研究发现籽粒苋的根系分泌物主要是草酸,占 95% 以上,其对土壤矿物 K 具有超强的释放作用,提高了 K 的利用率。陆文龙等^[12]研究发现,根系分泌的有机酸对土壤 P 的释放有明显的促进作用,不同有机酸活化石灰性土壤 P 能力大小的次序为草酸 > 柠檬酸 > 苹果酸 > 酒石酸,而在红壤上这一次序为柠檬酸 > 草酸 > 酒石酸 > 苹果酸。根系分泌物还可以通过微生物的活动来影响养分的有效性。根系分泌物为根际微生物提供营养和能源,使微生物大量繁殖,根际微生物活性的提高和数量的增加促进了其产生的酶的活性,酶活性的提高可以促进根际土壤中有机化合物的分解和矿化作用,提高土壤中有效养分的含量。

4.5 根系分泌物对土壤微生物的影响

根系分泌物可以直接影响根际微生物的数量和活性。根系分泌物含有较高浓度的糖类、氨基酸和维生素等^[13]物质,为根际微生物的生存和繁殖提供了所需的营养和能源物质,使根际微生物的数量和活性都远远高于原土体。同时,根系分泌物的成分和数量影响着根际微生物的区系。固氮螺菌属的生长需要植物分泌特定的有机酸即苹果酸^[33]。罗明等^[12]用种保素处理后发现,小麦苗期根际土壤中氨化细菌、硝化细菌、固氮菌数量分别比对照提高了 18.7 倍、5.7 倍、6.3 倍,黄豆结荚期根际土壤氨化细菌、硝化细菌比对照提高了 213.6 倍和 22.3 倍,他们认为根系分泌物在起着主要的作用,种保素提高了植物的生物活性及稳定性,增强了根系分泌物的分泌,促进了根际微生物的强烈繁殖。研究表明,根际反硝化细菌的生长量和反硝化活性受根分泌物的质和量的直接影响^[8]。胡锋等^[20]研究发现,根系发育旺盛时期也是根系分泌量增多时期,这刺激了根际微生物的大量繁殖。植物根系分泌物中的可溶性糖、生长激素、氨基酸等物质对根际 VA 菌生长及菌根形成有着直接的影响。许多研究表明,植物根际细菌对根系分泌物中的氨基酸组分表现为正趋化作用^[3, 18]。

4.6 根系分泌物与植物抗金属毒害

微量的金属离子是植物生长必不可少的养分元素,但是当植物根际金属离子的浓度较高时,植物就会吸收过量的金属离子,造成对植物的毒害,影响植物的正常生长。根系分泌物中有机螯合物如有机酸、氨基酸、多肽、蛋白质等^[11]可以增加金属离子的溶解度,但降低其活性^[24]。根系分泌物中的螯合剂可以与金属离子形成稳定的金属螯合物复合体,降低金属离子的活性。某些农作物根系分泌的草酸、苹果酸等能与重金属螯合,阻止金属离子进入根系^[28]。同时根系分泌物可以吸附、包埋金属离子,使其在根外沉淀下来,减少其对植物的毒害。林琦等^[11]研究发现,水稻根际富集铁锰氧化物,结合态镉、有机结合态镉大于非根际,根际有机结合态镉为 $1.38 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,而非根际有机结合态镉为 $0.51 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ^[11]。根系分泌物中的多糖等粘胶物质能与 Pb^{2+} 、 Cu^{2+} 和 Cd^{2+} 等金属离子的竞争性结合,使它们滞留于根外^[24],降低了金属离子对植物的毒害。研究表明,根系分泌物可以结合根际多余的金属离子,降低金属离子对植物的毒害。

5 研究趋势及展望

由以上根系分泌物与根际环境及生物之间的相互关系可以看出,根系分泌物不仅是保持根际微域生态系统活力的关键因素,也是根际微生态系统中物质迁移和调控的重要组成部分。

以前的研究主要侧重于根系分泌物的成分鉴定、对养分的活化机理及其分泌机制等方面,在与根际环境的关系方面也做了一些研究,然而这些都是注重于根际养分的吸收和利用,而在根系分泌物中毒性物质对植物及根际环境的影响方面做得较少,在植物连栽导致地力衰退的主要因子作用机制的研究上还不够深入。因此,根系分泌物今后可望在以下几个研究领域做出重大进展。

5.1 根系分泌物的研究方法

根系分泌物的研究方法始终是此研究领域的前沿和难点之一,对研究的结果有较大的影响。精确的仪器、先进的技术和严谨、科学的方法可以促进植物根系分泌物的研究。在分泌物的收集、分离、鉴定及其作用机理等方面的研究方法都存在着许多局限性,应加强与高新技术的结合,开发创造在植物根系分泌物与生物及环境等因素相互作用关系方面的研究方法。研究中还缺乏根系分泌物的原位测定研究^[30],因此分泌物原位定性定量的研究也是将来研究的重点。

5.2 根系分泌物的分泌机制及作用机理

根系分泌物在分子水平上的分泌机制及分泌位点的研究还比较少。利用基因工程技术,充分研究分泌位点及分泌机制,是解决毒性化感物质分泌的前提条件。在活化根际养分研究方面,对 P, Fe 和 Zn 等元素的研究较多,而对其它微量元素的研究则较少,这制约了对根际养分的全面了解,不能完全了解分泌物的作用机理。因而应加强分泌物对根际养分活化作用机理的研究。根系分泌物中含有的某些毒性成分的作用机理的研究还比较少,只是处于初期阶段的研究,因而应加强这一方面的研究,这有利于解决连栽地力衰退的问题。

5.3 根系分泌物各组分之间的作用关系

在根系分泌物各组分之间的相互关系方面的研究较少。分泌物中各组分之间,尤其是在分泌物的毒性成分之间或毒性成分与其它成分之间有可能存在着协同、促进或抵消等作用关系^[19]。对这些关系的研究有助于深入了解分泌物中毒性物质的作用机理,为解决毒性物质对植物的毒害提供技术依据。

5.4 环境因子与根系分泌物化感作用的关系

由于人类活动的影响,全球大气 CO₂ 浓度升高,全球气温变暖,紫外辐射加强,旱涝灾害发生频次也越来越多,这些环境因子对植物化感作用有一定的影响,加强全球气候变化对植物根系分泌物中毒性化感物质的影响以及对根系分泌物化感作用的影响等方面的研究,更进一步深入了解根系分泌物毒性化感物质的分泌机制及其作用机理。

此外可以与环境学相结合,探讨分析分泌物的环境意义。根系分泌物可以活化土壤中的养分,减弱金属离子对植物的毒害。可以杀死某些病虫,防治病虫害。可以利用化感作用来消除对植物生长不利的因素等。因而根系分泌物的研究有着十分广阔的应用前景。

参考文献

- [1] 马越强,廖利平,杨跃军,等. 香草醛对杉木幼苗生长的影响[J]. 应用生态学报,1998,9(2):128~132.
- [2] 王大力. 全球 CO₂ 浓度变化与植物的化感作用[J]. 生态学报,1999,19(1):122~127.
- [3] 乐毅全,郑师章. 凤眼莲根际细菌的趋化性研究[J]. 复旦学报(自然科学版),1990,29(3):314~319.
- [4] 安保珠,王俊儒,赵效文. 小麦、油菜、荞麦根分泌物中非极性和弱极性组分的比较研究[J]. 西北农业大学学报,1995,23(3):31~35.
- [5] 刘芷宇,李良谟,施卫明. 根际研究法[M]. 南京:江苏科学技术出版社,1997.
- [6] 何绍江,毛新国,李传涵. 菌根化杉树苗抗能力研究[J]. 湖北农学院学报,1999,19(2):107~109.
- [7] 宋勇春,冯固,李晓林. 泡囊丛枝菌根对三叶草根际土壤磷酸酶活性的影响[J]. 应用与环境生物学报,2000,6(2):171~175.
- [8] 李振高,李良谟,潘映华,等. 小麦苗期根系分泌物对根际反硝化细菌的影响[J]. 土壤学报,1995,32(4):408~413.
- [9] 陈楚莹,廖利平,汪思龙. 杉木人工林生态学[M]. 北京:科学出版社,2000.
- [10] 范俊岗,范国儒. 植物根系分泌及其在林业中的意义[J]. 植物研究,1995,15(2):246~251.
- [11] 林琦,郑春荣,陈怀满. 根际环境中镉的形态转化[J]. 土壤学报,1998,35(4):461~467.
- [12] 陆文龙,王敬国,曹一平,等. 低分子量有机酸对土壤磷释放动力学的影响[J]. 土壤学报,1998,35(4):493~500.
- [13] 罗明,陈新红,李兢,等. 种保素对几种根际微生物效应的影响[J]. 生态学杂志,2000,19(3):69~72.
- [14] 张宝琛,白雪芳,顾立华,等. 生化他感作用与高寒草甸上人工草场自然退化现象的研究[J]. 生态学报,1989,9(2):115~120.
- [15] 张福锁. 根分泌物及其在植物营养中的作用. 缺锌对双子叶植物根系分泌物的影响[J]. 北京农业大学学报,1991,17(2):63~67.
- [16] 张福锁,曹一平. 根际动态过程与植物营养[J]. 土壤学报,1992,29(3):239~250.
- [17] 张福锁,等. 环境胁迫与植物根际营养[M]. 北京:中国农业出版社,1997.
- [18] 赵大君,郑师章. 凤眼莲根分泌物氨基酸组分对根际肠杆菌属 F₂ 细菌的趋化作用[J]. 应用生态学报,1996,7(2):207~212.
- [19] 赵大君,郑师章. 无菌凤眼莲根分泌物组分分析[J]. 复旦学报(自然科学版),1996,35(2):177~182.
- [20] 胡锋,李辉信,史玉英,等. 两种基因型小麦根际土壤生物动态及根际效应[J]. 土壤通报,1998,29(3):133~135.
- [21] 徐秋芳. 马尾松根际土壤化学性质分析[J]. 浙江林学院学报,1998,15(2):122~126.
- [22] 高子勤,张淑香. 连作障碍与根际微生态研究. 根系分泌物及其生态效应[J]. 应用生态学报,1998,9(5):549~554.
- [23] 涂书新,孙锦荷,郭智芬,等. 植物根系分泌物与根际营养关系评述[J]. 土壤与环境,2000,9(1):64~67.
- [24] 常学秀,段昌群,王焕校. 根分泌作用与植物对金属毒害的抗性[J]. 应用生态学报,2000,11(2):315~320.
- [25] 曾任森,林象联. 薜萝菊根系分泌物的异种共生作用及初步分离[J]. 生态学杂志,1994,13(1):51~56.
- [26] 切尔诺布里维卡, C. H. 植物分泌物的生物学作用和间作中的种间相互关系[M]. 北京:科学出版社,1961.
- [27] Ayers, W. A. et al. Exudation of amino acids by intact and damaged roots of wheat and peas[J]. *Plant and Soil*,1968,28:193~207.
- [28] Delhaize, E. and Ryan, P. R. Aluminum toxicity and tolerance in plants[J]. *Plant Physiol.*,1995,107:315~321.
- [29] Eloy, A. C. The Rhizosphere[M]. Berlin:Heidelber Spring-Verlag,1986.
- [30] Gregory, P. J and Hinsinger, P. New approaches to studying chemical and physical changes in the rhizosphere: an overview[J]. *Plant and Soil*,1999,211:1~9.
- [31] Killham, K. Soil Ecology[M]. Cambridge:Cambridge University Press,1994.
- [32] Koeppe, E. D. E. et al. The relationship of tissue chlorogenic acid concentrations and leaching of phenolics from sunflowers grown under varying phosphates nutrient conditions[J]. *Canad. J. Bot.*,1976,54:593~599.

(下转第 28 页)

将影响生态效益的发挥。而研究区域中只有 12.5% 的样方达到了龄级的均衡组合,单就净化 SO_2 生态效益推算沈阳市行道树仍远远无法满足正常环境净化需求。因此,建议树种选择中,强调景观效应的同时注意龄级组合的优化,并根据沈阳市环境现状,优先考虑抗 SO_2 的树种,缓解目前最为严重的 SO_2 污染状况。基于沈阳市现状可优先考虑以下几种行道树种:臭椿、刺槐、华北卫矛 (*Euonymus alatus*)、圆柏 (*Sabian chinensis*) 和紫穗槐 (*Amorpha fruticosa*)。其中,臭椿生长速度快、萌生能力强,不仅净化 SO_2 效果显著,还具有明显的净化 Cl_2 、 O_3 、HF、 NH_3 和滞尘能力;刺槐除了对 SO_2 、 Cl_2 、 O_3 、HF 的净化作用外,对 Hg 也具有很好的抗性,是比较理想的防污行道树绿化树种,华北卫矛、圆柏和紫穗槐不仅具有很强的净化环境能力,又是抗性较强的本地乡土树种,所以对城市的不利生长环境和本地的气候有很强的适应性。

总之,行道树的选择应考虑多方面的综合因素,

以结构最优化组合为原则,功能效益最大化为目标,辅以优美的景观效果才能真正发挥城市中绿色廊道的重要作用。

参考文献

- [1] 王伯荪,余世孝,彭少麟,等.植物群落学实验手册[M].广州:广东高等教育出版社,1996.
- [2] 李团胜.城市景观生态建设[J].城市环境与城市生态,1996,9(3):34~37.
- [3] 沈阳国土资源编委会.沈阳国土资源[M].沈阳:沈阳出版社,1989.
- [4] 韩素梅,李立.沈阳地区主要树木绿化定额初报[J].辽宁林业科技,1998,(2):58~60.
- [5] 符气浩,杨小波,吴庆书.城市绿化植物分析[J].林业科学,1996,32(1):35~43.
- [6] 谢东青,等.沈阳市二氧化硫污染控制的几点对策[J].环境保护科学,2000,26(6):7~8,24.
- [7] 管东升.广州城市生态环境与绿地系统[J].广东园林,1996,1:10~13.
- [8] Bong-Ho Han and Kyong Jae Lee. As study on the analysis of the physiological growth condition and improvement of street trees in Seoul[J]. *Environmental Ecology*,2001,10(1):39~48.

(收稿:2002年7月19日,改回:9月4日)

(上接第 62 页)

- [33] Krafczyk, I. et al. Soluble root exudates of maize: influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms[J]. *Soil Biol. Biochem.*,1984,16:315~322.
- [34] Lynch, J. M. and Whipps, J. M. Substrate flow in the rhizosphere[J]. *Plant and Soil*,1990,129:1~10.
- [35] Jane, F. J. et al. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus* Altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase[J]. *Plant Physiol.*,1996,112:31~41.
- [36] Materechera, S. A. et al. Formation of aggregates by plant roots in homogenised soils[J]. *Plant and Soil*,1992,142:69~79.
- [37] Mori, S. et al. Dynamic state of mugineic acid and analogous phytosiderophores in Fe-deficient barley [J]. *J. Plant Nutr.*,1987,10:1003~1011.
- [38] Neumann, G. et al. Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development on white lupin [J]. *Planta*,1999,208:373~382.
- [39] Norby, R. J. et al. Carbon allocation, root exudation and mycorrhizal colonization of *Pinus echinata* seedlings grown under CO_2 enrichment[J]. *Tree Physiol.*,1987,3:203~210.
- [40] Oades, J. M. Mucilages at the root surface [J]. *J. Soil Sci.*,1978,29:1~16.
- [41] Patterson, D. T. Effect of allelopathic chemicals on growth and physiological responses of soybean (*Glycine max*) [J]. *Weed Sci.*,1981,29(1):53~58.
- [42] Pellet, D. M. et al. Organic acid exudation as an aluminum-tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Planta*,1995,196:788~795.
- [43] Rovira, A. D. et al. Plant root exudates [J]. *Bot. Rev.*,1969,35~57.
- [44] Schoenwitz, R. and Ziegler, H. Exudation of water-soluble vitamins and of some carbohydrates by intact roots of maize seedlings (*Zea mays* L.) into a mineral nutrient solution [J]. *Z. Pflanzenphysiologie*,1982,107:7~14.
- [45] Tang, C. S. et al. Collection and identification of allelopathic compounds from the undisturbed root system of bigatta limpgrass (*Hemarthria altissima*) [J]. *Plant Physiol.*,1982,69:155~160.
- [46] Tyler, G. and Strom, L. Differing organic acid exudation pattern explains calcifuge and acidifuge behavior of plants [J]. *Ann. Bot.*,1995,75:75~78.
- [47] Vancura, V. Root exudates of plants [J]. *Plant and Soil*,1964,21:231~248.
- [48] Yu, J. Q. and Matsui, Y. Effects of root exudates of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals on ion uptake by cucumber seedlings [J]. *J. Chem. Ecol.*,1997,23(3):817~827.
- [49] Zhang, F. S. et al. Release of zinc mobilizing root exudates in different plant species as affected by zinc nutritional status [J]. *J. Plant Nutr.*,1991,14(7):675~686.

(收稿:2001年5月16日,改回:7月24日)