

温室 CO₂ 施肥对黄瓜幼苗根系生长及分泌物和伤流液组成的影响

尹燕东¹, 裘立群², 魏珉^{1,*}, 杨凤娟¹, 王秀峰¹

(1. 山东农业大学园艺科学与工程学院/作物生物学国家重点实验室; 2. 山东农业大学化学与材料科学学院, 泰安 271018)

摘要: 为探讨温室蔬菜 CO₂ 施肥的根际效应, 以黄瓜幼苗为试材, 研究了 CO₂ 施肥(上午施肥/上、下午施肥; 施肥浓度/对照浓度 (950 ± 50)/(350 ± 50) μmol/mol CO₂) 对根系生长及分泌物和伤流液组成的影响。结果表明, CO₂ 施肥明显促进黄瓜幼苗根系发育, 根系生物量显著增加; 单株根系分泌物中氨基酸、糖、有机酸和酚酸总量增加, 但单位鲜重根系分泌量却呈现增幅减少、无变化甚至降低趋势, 说明单株分泌量增加主要由根系生长量的增加所引起。CO₂ 施肥促进幼苗对养分的吸收, 伤流液中矿质元素、ZT 浓度增加, 但 GA、ABA 和 IAA 浓度降低; 与上午 CO₂ 施肥相比, 上、下午均 CO₂ 施肥的效果更明显。CO₂ 施肥促进了黄瓜幼苗根系发育及其代谢活性, 为地上部的旺盛生长创造了条件。

关键词: CO₂ 施肥; 黄瓜; 根系分泌物; 伤流液

Effects of CO₂ enrichment in greenhouse on root growth as well as root exudates and bleaching sap of cucumber seedlings

YIN Yandong¹, QIU Liqun², WEI Min^{1,*}, YANG Fengjuan¹, WANG Xiufeng¹

1 State Key Laboratory of Crop Biology/College of Horticultural Science and Engineering, Shandong Agriculture University

2 College of Chemistry and Material Science, Shandong Agriculture University, Tai'an 271018, China

Abstract: Development and the components of exudates and bleaching sap in the root of cucumber seedlings were examined to elucidate the response of the rhizosphere to CO₂ enrichment treatments (one time in the morning and twice in the morning and afternoon). Results showed that: CO₂ enrichment significantly promoted root development shown by higher fresh mass, and increased root secretion of sugars, amino acids, organic acids and phenolic acids. However, the root exudates per unit of root fresh mass did not increase so much, unchanged or even decreased in cases. This indicated that the increase in root exudates per plant was mainly attributed to the increase in root growth. CO₂ enrichment improved nutrient uptake, which was indicated by increases in concentrations of minerals and ZT in the bleaching sap. However, the concentrations of GA, ABA and IAA decreased. Twice enrichments a day in the morning and afternoon proved more effective than the morning enrichment only. In conclusion, CO₂ enrichment resulted in improvements in the root development, metabolic activities and the consequent shoot growth in cucumber seedlings.

Key Words: CO₂ enrichment; cucumber; root exudates; bleaching sap

国内外关于 CO₂ 加富效应的研究主要集中在两个方面: 一是围绕大气 CO₂ 浓度升高问题研究 CO₂ 加富对植物-土壤生态系统的影响^[1-2], 包括部分大田作物的生长和生理响应^[3-6]; 二是针对设施栽培过程中的 CO₂ 亏缺现象研究作物 CO₂ 施肥的增产效应与机理, 尤其是对光合作用、生长和产量的影响^[7-8]。对于后者, CO₂ 施肥条件下作物根系功能和根际环境的变化较少关注。

基金项目: 山东省优秀中青年科学家科研奖励基金资助项目(2004BS06012)

收稿日期: 2009-02-03; **修订日期:** 2009-06-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: minwei@sdau.edu.cn

植物根系能够吸收水分和养分,同时具有分泌和合成功能。研究表明,CO₂加富可促进植物叶片碳水化合物合成及向地下部运转,刺激根系生长,并改变其生理活性^[9-11]。CO₂加富植株对矿质营养的需求增强,但高 CO₂环境下根系吸收、合成功能的变化因生育时期、营养水平和环境条件而异^[8,12-14]。另一方面,植物光合作用固定的同化产物约有 20%—50% 转运到地下,通过根系分泌和死亡进入土壤^[15]。根系分泌物在活化土壤养分、化感作用及调节根际微生态系统中发挥着重要作用,因此 CO₂加富条件下植株分泌机能的变化倍受关注^[16-17]。

设施栽培具有与露地不同的环境条件,CO₂施肥已成为设施作物高产高效的重要技术措施,但关于 CO₂施肥条件下作物根系和根际环境的变化少有报道。试验发现,CO₂施肥可明显促进黄瓜幼苗的根系发育及氮代谢酶活性^[18]。本试验进一步研究对根系吸收、合成和分泌机能的影响,以期从地下部揭示设施蔬菜 CO₂施肥的生态效应和增产机理。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验在山东农业大学北校区玻璃温室内进行,黄瓜品种‘新泰密刺’。从子叶展平、第一片真叶显露期开始,每天上午(8:00—11:00)和下午(14:00—17:00),采用聚氯乙烯塑料薄膜拱棚(L 3.1m × W 1.0m × H 0.5m)覆盖,进行不同 CO₂浓度处理。综合国内外温室蔬菜 CO₂施肥的推荐浓度和正常大气中 CO₂浓度,设置 3 个处理。对照(Control, CK):上午/下午处理期 CO₂浓度(350 ± 50)/(350 ± 50) μmol/mol;上午 CO₂施肥(Morning enrichment, ME):上午/下午处理期 CO₂浓度(950 ± 50)/(350 ± 50) μmol/mol;上、下午 CO₂施肥(Daytime enrichment, DE):上午/下午处理期 CO₂浓度(950 ± 50)/(950 ± 50) μmol/mol。CO₂肥源为钢瓶压缩液体 CO₂,处理期间 CO₂浓度通过 GXH-305 红外线 CO₂分析仪监控。

试验 1:根系生长与分泌物测定

育苗钵(φ8cm × 8cm)砂培育苗,每处理 100 株。营养液采用山崎黄瓜专用配方,按 3/4 剂量配制,调节 pH 值 5.5—6.5,每日浇液 1 次。试验期间平均日最高和最低温度分别为 33.7℃ 和 10.3℃。处理 28d 后,选取生长一致的幼苗进行测定。

试验 2:根系伤流液测定

育苗钵(φ10cm × 10cm)土培育苗,园土(有机质 2.02%,碱解氮 84.70mg/kg,速效磷 48.59mg/kg,速效钾 101.35mg/kg)和有机肥按 4:1 体积比混合均匀,装填育苗钵后播种,每处理 30 株。CO₂施肥方法同上,幼苗期常规管理。处理 28d 后,选取生长一致的幼苗进行测定。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 根系生长测定

选取整齐一致的幼苗,小心清洗根部,用滤纸吸干,测定根系长度、侧根数量、吸收面积和鲜重等。根系吸收面积按照赵世杰等^[19]方法测定。

1.2.2 根系分泌物提取

参照刘芷宇等^[20]方法。选取 3 株幼苗,用自来水轻轻洗掉根部砂子,再用蒸馏水、灭菌蒸馏水分别清洗 3 次,最后用滤纸吸干。此过程务必仔细,防止根系受伤。将冲洗干净的根系放入盛有 80ml 灭菌蒸馏水的遮光玻璃杯中,在光下收集 2h,浓缩,定容, -20℃ 低温保存备测。

1.2.3 根系伤流液收集

参照朱建华等^[21]方法。将用稀盐酸洗过的脱脂棉塞入试管,塑料薄膜封口,并刺一小孔,准确称出试管重量。临近傍晚,将黄瓜幼苗茎在距根部约 4cm 处剪断,下部茎段自小孔插入试管中,与脱脂棉轻轻接触。收集 14h,取下试管再次准确称重,然后用去离子水洗脱,浓缩,定容, -20℃ 低温保存备测。

1.2.4 根系分泌物组分的测定

测定糖的仪器和色谱条件为:510 型高压液相色谱(美国 Waters 公司),Waters410 型示差折光检测器,

Waters Sugar-PAK™ I 型柱,流动相乙二胺四乙酸钠钙,浓度 0.1 mmol/L,柱温 90℃,流速 0.5 mL/min,进样量 10 μL。

测定游离氨基酸含量采用 Hitach835-50 型氨基酸分析仪。

测定有机酸的仪器和色谱条件为:510 型高压液相色谱,KromasilC18 分离柱(4.6 mm × 250 mm),Waters 2487 紫外检测,检测波长 $\lambda = 254$ nm,柱温室温,进样量 20 μL,流动相组分为 0.18 mmol/L K_2HPO_4 (磷酸调节 pH = 2.55),流速 1.0 mL/min。

测定酚酸用乙酸乙酯提取,浓缩至干后用甲醇溶解。仪器与色谱条件:510 型高效液相色谱,Kromasil C18 分离柱(4.6 mm × 250 mm),Waters 2487 紫外检测,检测波长 $\lambda = 280$ nm,柱温室温,进样量 20 μL,流动相组分为乙腈和水(流动相中高纯水用分析纯的冰醋酸调节 pH = 2.80),采用 A 和 B 双泵系统,其体积流量“SI”之和为 1.0 mL/min,梯度洗脱设置:在 30 min 和 40 min 时,乙腈和水的体积比为 0.35:0.65,其它时间(0, 42, 45 min)二者体积比为 0.10:0.90。

1.2.5 根系伤流液组分的测定

伤流液中硝态氮测定参考赵世杰等^[19]方法,氨态氮测定采用比色法^[22],其它元素用岛津 ICPS-7500 型等离子体光谱仪测定;激素含量用 510 型高压液相色谱(HPLC)测定,仪器和色谱条件为,Luna C18 分离柱(4.6 mm × 250 mm),Waters 2487 紫外检测,检测波长 $\lambda = 252$ nm,柱温 40℃,进样量 20 μL,流动相组分体积分数为甲醇:水(含 0.75% 冰乙酸) = 45:55(体积分数),流速 0.8 mL/min。

1.3 数据处理

采用 DPS 软件对数据进行方差分析和多重比较。

2 结果与分析

2.1 CO₂施肥对黄瓜幼苗根系生长的影响

CO₂施肥明显促进了黄瓜幼苗根系发育(表 1)。处理 28 d 后,上、下午均 CO₂施肥的黄瓜幼苗总根长比对照增加 223%,比上午 CO₂施肥增加 39.3%。上午 CO₂施肥和上、下午均 CO₂施肥的黄瓜幼苗一级侧根数分别比对照增加 10.9% 和 21.0%。CO₂施肥幼苗根系总吸收面积增加,上午 CO₂施肥增加 21.8%,上、下午均 CO₂施肥增加 80.5%,显著优于上午 CO₂施肥。上午 CO₂施肥和上、下午均 CO₂施肥的幼苗根系鲜重分别增加 46.2% 和 94.9%。上述结果说明,CO₂施肥促进了光合产物向幼苗根部运转和根系生育,上、下午均 CO₂施肥的效果更明显。

表 1 CO₂施肥对黄瓜幼苗根系生长的影响

Table 1 Effects of CO₂ enrichment on root growth of cucumber seedlings

处理 Treatments	根系总长度 Total root length /m	一级侧根数 Number of first lateral roots	总吸收面积 Total absorption area/m ²	根鲜重 Root fresh weight /g
对照 Control	1.35 c	82.6 b	3.08 c	3.72 c
上午 CO ₂ 施肥 Morning CO ₂ enrichment	3.13 b	91.6 ab	3.75 b	5.44 b
上、下午 CO ₂ 施肥 Daytime CO ₂ enrichment	4.36 a	99.9 a	5.56 a	7.25 a

表中同一列不同字母表示 $P < 0.05$ 差异显著

2.2 CO₂施肥对黄瓜幼苗根系分泌物的影响

2.2.1 氨基酸

表 2 为 CO₂施肥对不同氨基酸分泌量的影响。黄瓜幼苗根系分泌的氨基酸以 Asp、Ala 和 Glu 为主,上午 CO₂施肥和上、下午均 CO₂施肥使 3 种氨基酸的单株分泌量分别增加 30.4%、21.1%、79.4% 和 90.0%、89.5%、117.7%。除 Phe、Ile 和 Ser 外,其它氨基酸的单株分泌量均随 CO₂施肥而增加,上、下午均 CO₂施肥的处理效果更明显。以单位鲜重根系表示,绝大多数氨基酸的分泌受 CO₂施肥影响较小或因 CO₂施肥而减少。这说明 CO₂施肥条件下单株分泌氨基酸数量的增加主要由于根系生物量的增加所致。

表 2 CO₂施肥对黄瓜幼苗根系分泌氨基酸的影响Table 2 Effects of CO₂ enrichment on the secretion of amino acids by cucumber seedling roots/($\mu\text{g}/(\text{plant}\cdot\text{h})$)

氨基酸种类 Amino acids	对照 Control	上午 CO ₂ 施肥 Morning CO ₂ enrichment	上、下午 CO ₂ 施肥 Daytime CO ₂ enrichment
Phe	12.70 a	7.35 b	2.35 c
Ile	9.46 a	9.41 a	9.38 a
Pro	9.03 b	9.57 ab	10.45 a
Ser	35.74 a	35.85 a	37.48 a
Asp	131.25 c	171.12 b	249.37 a
Gly	12.08 b	16.78 b	29.12 a
Met	6.21 b	9.07 ab	13.60 a
Ala	133.61 b	161.82 b	253.24 a
Val	18.00 c	23.78 b	33.12 a
Tyr	6.04 b	8.00 ab	10.25 a
Arg	6.57 b	7.93 ab	11.27 a
Glu	90.49 b	162.30 a	196.97 a
Cys	19.75 c	23.16 b	29.97 a
Lys	7.46 b	10.79 ab	21.87 a

表中同一行不同字母表示 $P < 0.05$ 差异显著

2.2.2 糖类

CO₂施肥黄瓜幼苗根系分泌果聚糖、蔗糖、葡萄糖和果糖的数量显著增加(表3)。在测定的几种糖组分中,果聚糖的含量最高,并且在 CO₂施肥条件下单株分泌量增加显著,上午 CO₂施肥比对照增加 145.2%,上、下午均 CO₂施肥增加 206.2%。按单位鲜重计算,CO₂施肥幼苗根系分泌上述糖组分的数量仍增加,但增幅小于按单位植株计。

表 3 CO₂施肥对黄瓜幼苗根系分泌糖类的影响Table 3 Effects of CO₂ enrichment on the secretion of sugars by cucumber seedling roots/($\text{mg}/(\text{plant}\cdot\text{h})$)

糖类 Sugars	对照 Control	上午 CO ₂ 施肥 Morning CO ₂ enrichment	上、下午 CO ₂ 施肥 Daytime CO ₂ enrichment
果聚糖(DP>4) Levan	7.37 c	18.07 b	22.57 a
蔗糖 Sucrose	0.11 c	0.25 b	0.35 a
葡萄糖 Glucose	0.33 c	0.66 b	1.96 a
果糖 Fructose	0.04 b	0.06 b	0.14 a

表中同一行不同字母表示 $P < 0.05$ 差异显著

2.2.3 有机酸

CO₂施肥增加了幼苗根系有机酸的总分泌量,施肥时间越长,分泌量越多(表4)。在测定的5种有机酸中,草酸的分泌量最多,上午 CO₂施肥和上、下午均 CO₂施肥幼苗分别比对照增加 43.0% 和 51.5%;苹果酸、乙酸、乳酸的根系分泌量也因 CO₂施肥而增加,但柠檬酸分泌量受 CO₂施肥影响较小。CO₂施肥条件下单位鲜

表 4 CO₂施肥对黄瓜幼苗根系分泌有机酸的影响Table 4 Effects of CO₂ enrichment on the secretion of organic acids by cucumber seedling roots/($\mu\text{g}/(\text{plant}\cdot\text{h})$)

有机酸 Organic acids	对照 Control	上午 CO ₂ 施肥 Morning CO ₂ enrichment	上、下午 CO ₂ 施肥 Daytime CO ₂ enrichment
草酸 Oxalic acid	214.46 b	306.65 a	324.99 a
苹果酸 Malic acid	102.68 c	204.63 b	307.60 a
乙酸 Acetic acid	80.77 c	104.82 b	149.26 a
乳酸 Lactic acid	56.14 c	114.09 b	133.15 a
柠檬酸 Citric acid	19.71 a	22.23 a	20.39 a

表中同一行不同字母表示 $P < 0.05$ 差异显著

重根系分泌有机酸的数量,苹果酸和乳酸呈增加趋势,乙酸变化不明显,草酸和柠檬酸呈降低趋势。

2.2.4 酚酸

CO₂施肥增加了幼苗肉桂酸、对羟基苯甲酸和苯甲酸的单株分泌量,上、下午均 CO₂施肥的幼苗分泌量最多(表5)。其中,肉桂酸的分泌量受 CO₂施肥影响最大,上午 CO₂施肥和上、下午均 CO₂施肥的幼苗分别比对照增加 140% 和 408%。阿魏酸的单株分泌量基本不受 CO₂施肥影响。以单位鲜重根系计,CO₂施肥条件下肉桂酸、对羟基苯甲酸和苯甲酸的分泌量增加,阿魏酸的分泌量降低。

表 5 CO₂施肥对黄瓜幼苗根系分泌酚酸的影响

Table 5 Effects of CO₂ enrichment on the secretion of phenolic acids secreted by cucumber seedling roots/($\mu\text{g}/(\text{plant}\cdot\text{h})$)

酚酸 Phenolic acids	对照 Control	上午 CO ₂ 施肥 Morning CO ₂ enrichment	上、下午 CO ₂ 施肥 Daytime CO ₂ enrichment
肉桂酸 Cinnamic acid	0.25 c	0.60 b	1.27 a
对羟基苯甲酸 p-Hydroxybenzoic acid	0.18 b	0.23 b	0.42 a
苯甲酸 Benzoic acid	0.05 b	0.07 b	0.14 a
阿魏酸 Ferulic acid	0.19 a	0.19 a	0.18 a

表中同一行不同字母表示 $P < 0.05$ 差异显著

2.3 CO₂施肥对黄瓜幼苗伤流液组成的影响

2.3.1 矿质元素

CO₂施肥幼苗伤流液中矿质元素含量呈升高趋势(表6)。除 Cu 在处理间无显著差异外,上、下午均 CO₂施肥幼苗的伤流液中矿质元素浓度显著高于对照,上午 CO₂施肥幼苗也高于对照,尽管部分元素未达到显著差异。幼苗吸收矿质元素的速率因 CO₂施肥而增加,以上、下午均 CO₂施肥的效果最明显。矿质元素吸收数量增多说明 CO₂施肥黄瓜需要更多的矿质营养来满足快速生长需求。

表 6 CO₂施肥对黄瓜幼苗矿质元素吸收的影响

Table 6 Effects of CO₂ enrichment on mineral element uptake of cucumber seedlings

矿质元素 Mineral nutrients	伤流液浓度 Concentration in bleeding sap/(mg/L)			吸收速率 Absorbing amount per plant/($\mu\text{g}/(\text{plant}\cdot\text{h})$)		
	对照 CK	上午施肥 ME	上、下午施肥 DE	对照 CK	上午施肥 ME	上、下午施肥 DE
NO ₃ ⁻ -N/NO ₂ ⁻ -N	189.71 b	223.64 a	233.88 a	10.08 c	14.25 b	17.55 a
NH ₄ ⁺ -N	138.25 b	175.49 ab	199.92 a	8.12 c	14.78 b	17.68 a
P	32.60 b	38.89 ab	43.09 a	1.80 c	2.38 b	3.33 a
K	645.00 b	727.60 ab	745.80 a	34.27 c	46.23 b	55.92 a
Ca	341.00 c	380.80 b	462.59 a	18.12 c	24.20 b	34.73 a
Mg	69.14 b	76.94 ab	85.58 a	3.67 c	4.89 b	6.43 a
Fe	0.60 b	0.71 a	0.71 a	0.03 b	0.05 a	0.05 a
Zn	0.60 b	0.88 a	0.96 a	0.03 c	0.06 b	0.07 a
Cu	0.23 a	0.25 a	0.26 a	0.01 b	0.02 a	0.02 a
Mn	0.14 b	0.21 a	0.25 a	0.01 b	0.01 b	0.02 a

表中同一行不同字母表示 $P < 0.05$ 差异显著

2.3.2 内源激素

伤流液中玉米素(ZT)含量明显高于其它3种激素,说明根系向地上部运输的激素以玉米素为主(表7)。CO₂施肥显著增加了伤流液中玉米素的含量,上午 CO₂施肥和上、下午均 CO₂施肥的黄瓜幼苗伤流液中玉米素含量分别比对照增加 245% 和 312%。与此同时,伤流液中赤霉素(GAs)、吲哚乙酸(IAA)和脱落酸(ABA)的浓度降低。

3 结论与讨论

前人研究结果表明,高浓度CO₂促进碳水化合物合成并优先分配到地下部^[23],常常以更多根淀积物(释

表 7 CO₂施肥对黄瓜幼苗伤流液中激素含量的影响Table 7 Effects of CO₂ enrichment on hormones in bleeding sap of cucumber seedlings / (μg/L)

处理	玉米素 ZT	赤霉素 GAs	吲哚乙酸 IAA	脱落酸 ABA
对照 Control	11.40 b	0.69 a	0.17 a	0.20 a
上午施肥 Morning CO ₂ enrichment	39.33 a	0.48 b	0.05 b	0.07 b
上、下午施肥 Daytime CO ₂ enrichment	46.92 a	0.26 c	0.03 b	0.04 b

表中同一列不同字母表示 $P < 0.05$ 差异显著

放细胞、分泌物、粘液以及通过根系进入土壤的其它化合物)的形式出现^[24]。本试验中,CO₂施肥条件下,黄瓜幼苗根系发达,鲜重增加,单株分泌糖、有机酸和酚酸的数量显著增加,说明 CO₂施肥促进了幼苗碳水化合物的合成以及由地上向根部和土壤的转移。Lambers 等认为,向根系分配的碳量增加是一种营养条件胁迫的间接效应,快速生长引起的养分区域性耗竭促进了根系生长^[25]。尽管幼苗单株根系分泌物因 CO₂施肥而增加,但单位鲜重根系分泌量却呈现增幅减少、无变化甚至降低趋势,说明单株分泌量增加主要由根系生长量的增加所引起。酚酸是次生代谢产物,也是重要的化感物质^[26]。Rice 认为,大气 CO₂可以通过植物光合作用形成碳水化合物而间接影响植物化感物质的组成和数量^[27],本试验得到了与之类似的结果(表 5):CO₂施肥增加了黄瓜幼苗肉桂酸、对羟基苯甲酸和苯甲酸的分泌量,其中,肉桂酸的分泌量增加最多,阿魏酸分泌量则基本没有变化;单位鲜重根系分泌肉桂酸、对羟基苯甲酸和苯甲酸的数量因 CO₂施肥而增加,但阿魏酸降低。CO₂施肥条件下,黄瓜幼苗根系分泌物不同组分所表现出的迥异变化,可能缘于各自代谢过程对环境 CO₂浓度变化的响应及相关程度。

Mickael 等研究发现,高 CO₂引起根系总呼吸量增加,代谢加快^[28]。高浓度 CO₂促进碳水化合物合成并优先分配到地下部,为根系发育和呼吸代谢提供了足够的底物,可能是根系活性升高的重要原因。根系活性提高,吸收能力增强,对各种矿质元素的吸收量增加,以满足 CO₂施肥植株快速生长对营养的需求。Li 等试验表明,CO₂加富促进番茄幼苗生长的效果取决于根际的营养状况,高 CO₂浓度下番茄幼苗对矿质营养的需求和吸收量明显增加^[14]。以前对黄瓜幼苗的营养分析结果^[29]以及本试验中伤流液的测定结果与之相吻合。ZT 主要在根部合成,并经木质部运送到地上部,CO₂施肥黄瓜幼苗伤流液中 ZT 浓度升高说明根系合成 ZT 的能力显著增强,这可以部分解释施肥幼苗地上部生长加快的原因。ABA、GA 和 IAA 含量降低,可能由于它们在根部分合成少,CO₂施肥条件下伤流速度的显著增加产生了稀释效应。

植物根际微生态系统是一个异常活跃的区域,与植物的生长发育关系密切,其特点取决于植物根系的生理代谢所产生的根际效应,同时又影响根系和植株的生育代谢过程。根系从土壤中吸收水分和矿质营养,同时也向土壤中分泌一系列物质。根系分泌量虽少,却在根际微生态系统中扮演着重要角色。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影响养分循环和根际微生物类群的区系分布,使土壤过程随之发生改变^[30]。由于土壤中的 CO₂浓度远远高于大气,大气 CO₂浓度升高对根系微生物的影响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间接影响根际微生物的活性。多数研究认为,CO₂浓度升高情况下,含 C 化合物的分泌量增加,将给根际微生物带来更多底物,从而提高土壤微生物活性及凋落物分解速率,加速养分矿化过程,改善植物的养分状况^[31-32]。根系分泌物中潜在的化感物质在土壤中积累也会影响植物自身以及周围植物的生长发育,导致根际微生物多样性的改变,影响根际微生态系统的结构和功能^[33]。土壤酶主要来源于土壤微生物的代谢过程、植物根系分泌物和动植物残体的腐解过程,CO₂浓度升高影响植物根系的分泌功能,必将直接或间接影响到土壤酶活性,使土壤中蛋白酶、木聚糖酶、脲酶和磷酸酶等活性显著改变^[34-35]。但是,植物根际微生态系统对大气 CO₂浓度变化的响应表现出相当的复杂性^[36]。因此,深入研究温室 CO₂施肥蔬菜根际微生态系统的变化及其系统内诸多因素间的相互关系,将有助于揭示温室 CO₂施肥的生态效应和增产机制。

References:

- [1] Zheng F Y, Peng S L. Meta-analysis of the response of plant ecophysiological variables to doubled atmospheric CO₂ concentrations. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43 (11):1101-1109.
- [2] Lin W H, Zhang F S, Bai K Z. Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration on rhizospheric microecosystem. *Chinese Science Bulletin*, 1999, 44(16):1690-1696.
- [3] Yue J, Shi Y, Zheng X H, Huang G H, Zhu J G. The influence of free-air CO₂ enrichment on microorganisms of a paddy soil in the rice-growing season. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35(1):154-162.
- [4] Heinemann A B, Maia A de H N, Dourado-Neto D, Ingram K T, Hoogenboom G. Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) growth and development response to CO₂ enrichment under different temperature regimes. *European Journal of Agronomy*, 2006, 24 (1):52-61.
- [5] Sicher R C. Effects of CO₂ enrichment on soluble amino acids and organic acids in barley primary leaves as a function of age, photoperiod and chlorosis. *Plant Science*, 2008, 174(6):576-582.
- [6] Högy P, Fangmeier A. Atmospheric CO₂ enrichment affects potatoes: 1. Aboveground biomass production and tuber yield. *European Journal of Agronomy*, 2009, 30(2):78-84.
- [7] Wei M, Xing Y X. The research progress in effects and mechanism of CO₂ enrichment on vegetables. *Shandong Agricultural Sciences*, 2001, (4): 51-53.
- [8] Sa'nchez-Guerrero M C, Lorenzo P, Medrano E, Castilla N, Soriano T, Baille A. Effect of variable CO₂ enrichment on greenhouse production in mild winter climates. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 132(3/4):244-252.
- [9] Sturian I, Denherto G J. Root growth and functioning under atmospheric CO₂ enrichment. *Vegetation*, 1993, 104(105): 99-115.
- [10] Rogers H H, Runion G B, Krupa S V. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environmental Pollution*, 1994, 83(1/2):155-189.
- [11] Chen G P, Zhu J G, Xie Z B, Zhu C W, Chen L, Zeng Q, Pang J. Effects of free-air CO₂ enrichment on root morphology of rice. *Ecology and Environment*, 2005, 14(4): 503-507.
- [12] Pang J, Zhu J G, Xie Z B, Liu G, Chen G P, Zhang Y L. Root activity and nitrogen assimilation of rice (*Oryza sativa*) under free-air CO₂ enrichment. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(8):1482-1496.
- [13] Yong J W, Wong S C, Letham D S, Hocart C H, Farquhar G D. Effects of elevated CO₂ and nitrogen nutrition on cytokinins in the xylem sap and leaves of cotton. *Plant Physiology*, 2000, 124(2): 767-780.
- [14] Li J, Zhou J M, Duan Z Q, Du C W, Wang H Y. Effect of CO₂ enrichment on the growth and nutrient uptake of tomato seedlings. *Pedosphere*, 2007, 17(3):343-351.
- [15] Lambers H. Growth, respiration, exudation and symbiotic associations: the fate of carbon translocated to the roots//Gregory PJ, Lake J V, and Rose D A, eds. *Root Development and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1987:125-146.
- [16] Wang D L, Lin W H. Effects of CO₂ elevation on root exudates in rice. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(4):570-572.
- [17] Bazot S, Ulf L, Blum H, Nguyen C, Robin C. Effects of elevated CO₂ concentration on rhizodeposition from *Lolium perenne* grown on soil exposed to 9 years of CO₂ enrichment. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38(4):729-736.
- [18] Yin Y D, Wei M, Zou Y Z, Wang X F. Effects of CO₂ enrichment on root growth and enzyme activities related to nitrogen metabolism in root of cucumber seedlings. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2006, 15 (5):191-194,201.
- [19] Zhao S J, Shi G A, Dong X C. The instructions of plant physiology. Beijing: Agricultural Science and Technology Press, 2002:40-48.
- [20] Liu Z Y, Shi W M, Li L M. Research methods of rhizosphere. Nanjing: Jiangsu Press of Science and Technology, 1997: 50-57.
- [21] Zhu J H, Geng M J, Cao C Y, Cao X Y, Liu W D. Effect of boron on root absorbing capability, the composition of root exudates and root bleeding sap of two cotton cultivars. *Cotton Science*, 1997:50-57.
- [22] Ye L J, Li Q G. Study on the method of determination of NH₄⁺-N. *Journal of Hengyang Normal University (Natural Science)*, 2002, 23(3):18-19.
- [23] Pritchard S G, Davis M A, Mitchell R J. Root dynamics in an artificially constructed regenerating longleaf pine ecosystem are affected by atmospheric CO₂ enrichment. *Environmental and Experimental Botany*, 2001, 46(1):55-69.
- [24] Rouhier H, Billes G, El Kohen A, Mousseau M, Bottner P. Effect of elevated CO₂ on carbon and nitrogen distribution within a tree (*Castanea sativa*)-soil system. *Plant and Soil*, 1994, 162(2): 281-292.
- [25] Lambers H, Stulen I, van der Werf A. Carbon use in root respiration as affected by elevated atmospheric CO₂. *Plant and Soil*, 1996, 187(2): 251-263.

- [26] Yu J Q, Matsui Y. Phytotoxic substances in root exudates of cucumber. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20(1): 21-31.
- [27] Rice E L. Chemical nature of allelopathic agents//Rice EL ed. *Allelopathy*, 2nd Edition. Orlando, Florida: Academic Press, 1984:267-291.
- [28] Delaure M, Frak E, Sigogen M, Adam B, Beaujard F, Roux X Le. Sudden increase in atmospheric CO₂ concentration reveals strong coupling between shoot carbon uptake and root nutrient uptake in young walnut trees. *Tree Physiology*, 2005, 25(2):229-235.
- [29] Wei M, Yin Y D, Wang X F, Xing Y X. Effects of CO₂ enrichment on absorption and distribution of mineral elements in cucumber seedlings. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2005, 21 (Supp): 99-102.
- [30] Chen G P, Zhu J G, Cheng L. A summary of researches on the effects of CO₂ elevation on root exudates. *Soils*, 2005, 37 (6): 602-606.
- [31] Shi W M. Root exudate and availability of nutrients. *Soil*, 1993, 25(5):252-256.
- [32] Ginkel J H van, Gorissen A, Veen JA van. Carbon and nitrogen allocation in *Lolium perenne* in response to elevated atmospheric CO₂ with emphasis on soil carbon dynamics. *Plant and Soil*, 1997, 188(2):299-308.
- [33] Wang D L. CO₂ enrichment and allelopathy. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(1):122-127.
- [34] Komer C, Arnone J A. Responses to elevated carbon dioxide in artificial tropical ecosystems. *Science*, 1992,257(5077):1672-1675.
- [35] Chen L J, Wu Z J, Huang G H, Zhou L K. Effect of elevated atmospheric CO₂ on soil urease and phosphatase activities. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13 (10):1356-1357.
- [36] Xin L H, Han S J, Zheng J Q, Zhou Y M, Li L. Effects of elevated CO₂ on soil microorganism and enzyme: A review. *Chinese Journal of Soil Science*, 2006, 37(6):1231-1235.

参考文献:

- [1] 郑凤英, 彭少麟. 植物生理生态指标对大气 CO₂ 浓度倍增响应的整合分析. *植物学报*, 2001, 43 (11):1101-1109.
- [2] 林伟宏, 张福锁, 白克智. 大气 CO₂ 浓度升高对植物根际微生态系统的影响. *科学通报*, 1999, 44(16):1690-1696.
- [7] 魏珉, 邢禹贤. 蔬菜 CO₂ 施肥效应与机理研究进展. *山东农业科学*, 2001, (4):51-53.
- [11] 陈改苹, 朱建国, 谢祖彬, 朱春梧, 程磊, 曾青, 庞静. 开放式空气 CO₂ 浓度升高对水稻根系形态的影响. *生态环境*, 2005, 14(4):503-507.
- [12] 庞静, 朱建国, 谢祖彬, 刘刚, 陈改苹, 张雅丽. 开放式空气二氧化碳浓度增高 (FACE) 条件下水稻的根系活力和氮同化能力. *应用生态学报*, 2005, 16(8):1482-1486.
- [16] 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.
- [18] 尹燕东, 魏珉, 邹永洲, 王秀峰. CO₂ 施肥对黄瓜幼苗根系发育及氮代谢酶活性的影响. *西北农业学报*, 2006, 15 (5):191-194, 201.
- [19] 赵世杰, 史国安, 董新纯. 植物生理学实验指导. 北京:中国农业科技出版社, 2002:40-48.
- [20] 刘芷宇, 施卫明, 李良模主编. 根际研究法. 南京:江苏科技出版社, 1997:50-57.
- [21] 朱建华, 耿明建, 曹享云, 刘武定. 硼对棉花不同品种根系吸收活力、根系分泌物和伤流液组分的影响. *棉花学报*, 2001, 13 (3): 142-145.
- [22] 叶丽娟, 李强国. 氨态氮测定方法的研究. *衡阳师范学院学报(自然科学)*, 2002, 3(23):141-142.
- [29] 魏珉, 尹燕东, 王秀峰, 邢禹贤. CO₂ 施肥对黄瓜幼苗矿质营养吸收与分配的影响. *农业工程学报*, 2005, 21(增):99-102.
- [30] 陈改苹, 朱建国, 程磊. 高 CO₂ 浓度下根系分泌物的研究进展. *土壤*, 2005, 37 (6): 602-606.
- [31] 施卫明. 根系分泌物与养分有效性. *土壤*, 1993, 25 (5): 252-256.
- [33] 王大力. 全球 CO₂ 浓度变化与植物的化感作用. *生态学报*, 1999, 19(1): 122-127.
- [35] 陈利军, 武志杰, 黄国宏, 周礼凯. 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.
- [36] 辛丽花, 韩士杰, 郑俊强, 周玉梅, 李莉. CO₂ 浓度升高对土壤微生物及土壤酶影响的研究进展. *土壤通报*, 2006, 37(6):1231-1235.