

根际碳流：植物向土壤注入了多少碳？

D. L. Jones & C. Nguyen & R. D. Finlay

益禾箭生物技术公司编译组

1. 引言

一个多世纪以来，人们一直认为植物可以极大地改变其土壤环境，从而引起所谓的根际效应。虽然尚未确定这种根际效应的最初触发因素，但随后的研究表明，它在很大程度上是由根向周围土壤中释放碳(C)引起的。虽然根系可以释放大量的无机C，这可能直接影响土壤的生物地球化学，但正是有机碳的释放对土壤的物理、生物和化学性质产生了最剧烈的改变。

从广义上讲，有机碳的释放通常被称为根际沉积。

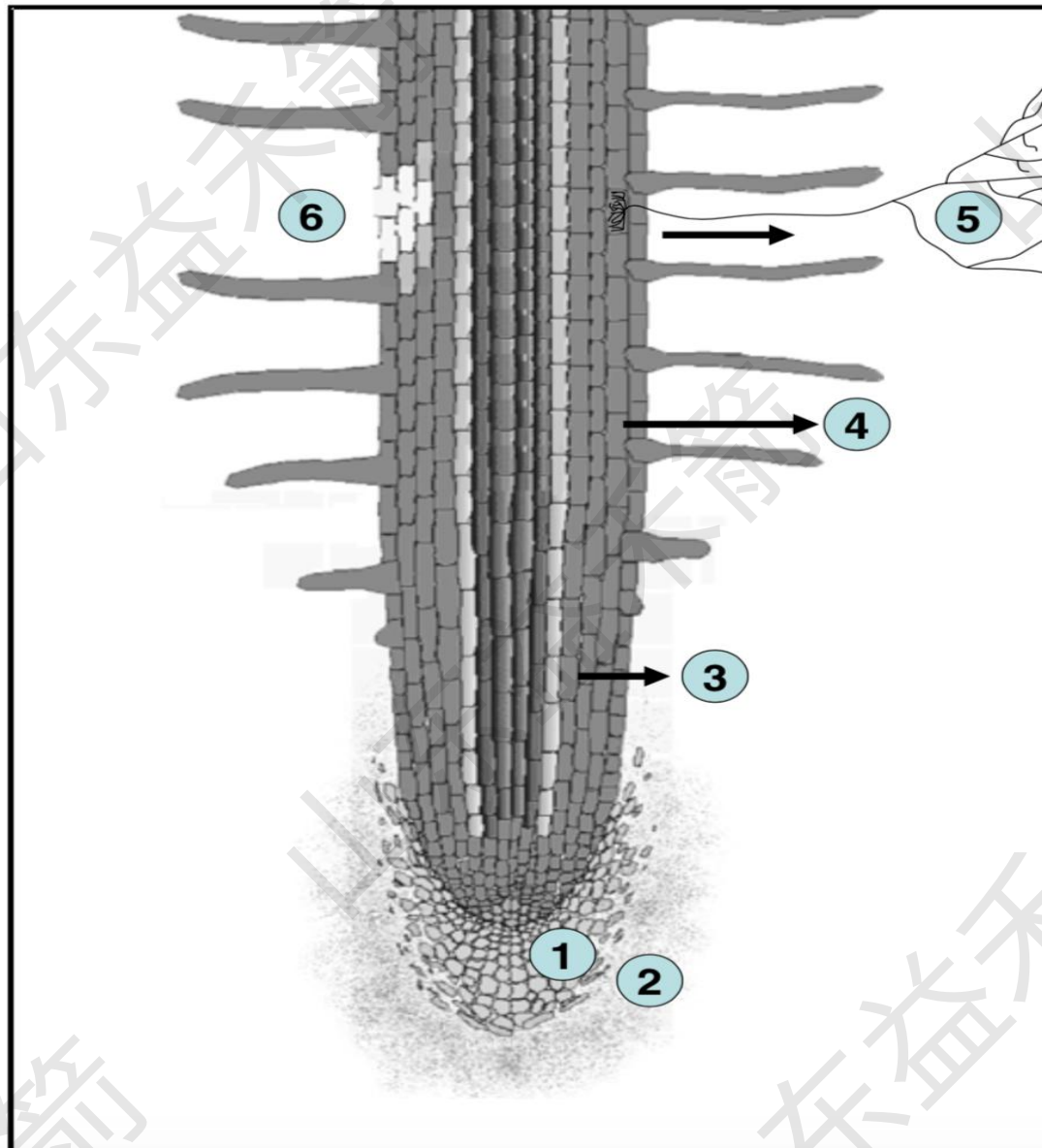
术语根际沉积包括多种C进入土壤的过程，包括：(1)根冠和边缘细胞损失，(2)根细胞死亡和细胞溶解(皮层、根毛等)，(3)C流向根相关的生活在土壤(如菌根)中的共生体，(4)气体损失，(5)从活细胞泄漏溶质(根渗出液)，和(6)来源于活细胞分泌物-不溶性聚合物(粘液)。尽管在概念水平上可以清楚地区分这些损失路径，但在实验水平上在空间和时间上通常很难区分它们。因此，虽然个别研究表明，这些过程都可能在同一植物根系中同时发生，但几乎不可能对每个过程的相对重要性进行排序。在我们努力创造一个更可持续的环境的过程中，我们也清楚地看到，可以通过控制碳化合物从根部释放的速度来增加粮食产量，加强水资源保护，加速污染场地的修复，并减少对人工化肥和杀虫剂的需求。因此，尽管根际错综复杂的环境继续让我们感到惊奇，并对试图解开其多样的互动网络的科学家提出了真正的挑战，但它也有可能为社会提供巨大的利益。由于碳的根流本质上是根际发展的起点，因此我们提高对这一过程的理解是很重要的。

2. 根通过不同的机制释放多种化合物

事实上，根组织中所含的所有化合物都可以释放到土壤中。在水培中，在洗根液中发现了碳水化合物、有机和氨基酸、酚类、脂肪酸、甾醇、酶、维生素、激素、核苷。这些化合物通过多种机制释放，包括分泌、扩散或细胞裂解。根据所处理的问题，对根状沉积物提出了不同的命名法，例如，释放机制、根际沉积物的生

化性质或根际沉积物在根际的功能等。最早由 Rovira 等人(1979)提出的分类是通用的，并被广泛使用。

2.1. 粘液



围绕根尖根粘液形成凝胶层，根粘液是少数清晰可见的来自根的有机 C 分泌物的信号之一(图 2)。它主要由大小为 10^6 - 10^8 Da 的多糖组成，并由根冠细胞分泌。除多糖外，它还含有蛋白质(约为干重的 6%)和一些磷脂。在大多数情况下，释放到土壤中的粘液对植物有各种各样的好处。例如，粘液的羧基基团可以与潜在的有毒金属(如 Al、Cd、Zn、Cu)复合，保护根的分生组织。此外，黏液增强了土壤

团聚体的稳定性，从而长期促进了土壤的通气、根系的生长，减少了土壤侵蚀。黏液也对水有很高的内在亲和力，当充分水合时，其含水量是其干重的 10 万倍，并膨胀形成覆盖根尖的粘性液滴。这些特性在维持水流向根面的连续性方面和减少根尖穿过土壤时的摩擦阻力方面起着重要作用。最近的研究还表明，特定的粘液成分(如戊烯二苯乙烯)具有抗菌特性，并可能在预防病原体攻击方面发挥重要作用。除了用于合成和分泌黏液的 C 外，其流失到土壤中似乎对土壤和植物健康没有已知的负面影响。最令人担忧的是，粘液是土壤中不稳定 C 的来源，因此会被土壤微生物迅速消耗(典型的半衰期为 3 天)。在某些情况下，这可诱导根际引起根腐病的微生物的增殖(如:瓜果腐霉)；而在其他情况下，由于其高 C:N 比值(ca. 65)，其生物降解导致根际氮的瞬时净固定。而增加从根释放多糖黏液的速度是可能的，但只会造成少量的 C 排放，与其他根际沉积过程的改变相比，它不太可能产生重大的好处。

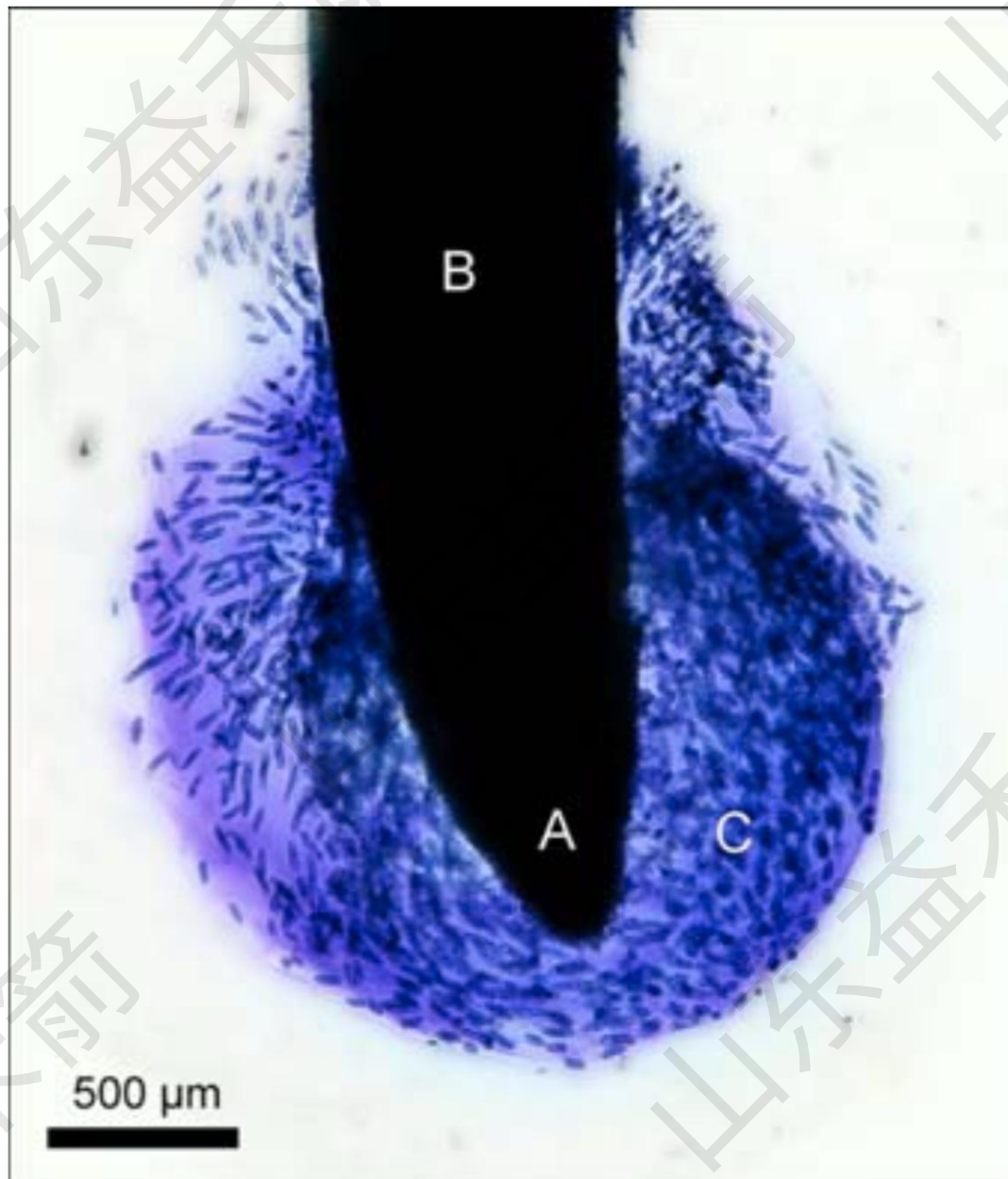
2.2. 边缘细胞

边缘细胞也称为脱落细胞，是指从根冠外层分离出来并不断更新的细胞。控制边缘细胞的受控分离减少了根尖所受的摩擦力。在不同的植物物种中，边缘细胞的日产量变化很大，从零到成千上万，释放速率高度依赖于当时的环境条件。一旦从根冠上脱离，边缘细胞会在土壤中存活数天。它们被它们分泌的黏液所包围，将重金属从根分生组织中分离出来。边缘细胞还产生信号化合物，这些信号化合物涉及分生组织免受病原体的保护和共生的促进。最近的研究也表明，边缘细胞可以作为诱饵，引诱病原线虫和真菌远离主根轴。然而，也发现了相互矛盾的结果，强调了为控制病害而操纵边界细胞释放和生理的困难。虽然边缘细胞可能为化合物输送到土壤提供了一种方便的机制，但与其他根细胞相比，需要进一步的基础工作来表征代谢组学和蛋白质组学表达模式，以了解和利用它们的独特属性。然而，在根际总沉积碳收支中，边缘细胞只占进入土壤的碳的一小部分。

2.3. 渗出液

渗出物被定义为可扩散的化合物，它是由根被动地失去的，而且根对其几乎没有直接控制。单体化合物的损失率取决于三个关键因素，即(1)根-土壤浓度梯度，(2)质膜的渗透性，以及(3)溶质在根组织中的空间位置(如表皮与中柱)。根系中占主导地位的有机化合物反映了细胞代谢中心的化合物，包括游离糖(如葡萄糖、

蔗糖)、氨基酸(如甘氨酸、谷氨酸)和有机酸(如柠檬酸、苹果酸、草酸。由于土壤微生物群落不断从土壤中清除和根系对内部库的补充，它们在根内的浓度通常要比周围土壤溶液中的浓度大几个数量级。尽管我们对整个根系的溶质浓度有大量的了解，但对根系有机溶质的时空动态的理解却严重受限。因为在根细胞中有明显的溶质内部分区(如细胞质与液泡)，至关重要的是存在于细胞质与细胞壁间隙之间的实际浓度梯度，而不是整个根和非根际土壤之间的浓度梯度。此外，在



组织水平上，皮层与表皮在根渗出中的作用仍不清楚。尽管与表皮直接脱落相比，质外体脱落可能是一种缓慢的扩散途径，**证据表明表皮细胞之间的空隙(其中质外体丢失最终表现出来)是微生物定殖和 C 有效性的重要区域。**

一般来说，与成熟的根区相比，根尖渗出物流失的速率更大。

2.4. 分泌物(不含粘液)

植物根系会主动分泌各种化合物来响应一系列的环境条件，而我们对这些化合物在根际过程中的作用的理解通常仍然贫乏。一个例外是草类在低铁有效性条件下释放植物铁载体的特征。在这种情况下，铁-植物铁载体复合物也被主动地带回到植物中。酚类物质也从根中分泌，并参与铁和磷等营养物质的动员，然而，它们在数量上的重要性仍然未知。酶(如磷酸酶)和许多其他化合物(如次生代谢物)也可以分泌到根际，参与根与其环境之间的相互作用。高分子量化合物或有毒分子可能通过胞吐作用释放。然而，土壤中的释放模式并不总是很清楚，需要更多的工作来阐明释放机制及其定量意义。

译注：很多文献并不区分渗出液（被动过程）与分泌物（主动过程），而是统称为分泌物。

2.5. 源于衰老的化合物

根据根所经历的条件，包括根毛和皮层细胞在内的表皮的可变部分会退化，并将其内含物释放到根际。由于根在水培培养中很少衰老，这一过程主要被认为发生在土壤中，病原体和矿物磨损可以诱导细胞死亡。由于几乎不可能在土壤中进行研究，因此对这一流出途径的大小知之甚少。因此，大多数测量通常依赖于量化表皮和皮层细胞丢失的数量，而不是碳转移到土壤中的数量。进入土壤的数量预计取决于根是否经历程序性(凋亡)或自发的细胞死亡，然而，对这两个过程的相对重要性了解的很少。**可是，我们确实知道植物根部含有大量的可溶性和不可溶性 C，它们的死亡将导致土壤中大量的 C 和 N 输入，并导致坏死圈微生物种群数量的增加。**通常，根直径与寿命呈正相关。因此，在含有大量细根的温带农业草地上，我们可以计算根系周转给土壤的碳输入量。温带草地土壤有机 C 含量一般为 10-50gC/kg 土壤，根系生物量一般在 5-15g 根碳/kg 土壤，微生物生物量 C 从 0.5-1 克/公斤土壤，我们假设只有 10%是活跃的。据估计，在生长季节，大约 25%的根每月翻转一次，相当于每个月大约 2-10 克碳/公斤土壤(即足够的碳产生 50 到 100 倍的土壤中活性微生物生物量)。这可以与草根的碳渗出率相比较，草根的碳渗出速率通常为 1-10mgC/g 根碳.天。因此，我们可以估计从根系渗出进

入草地土壤的碳量为 0.1-5g C /kg 土壤.1 个月，这与从根系周转中获得的碳量相似。

2.6. 流向菌根和细菌共生体的碳

除了已经被广泛研究的细菌-豆科植物共生关系外，我们对 C 在根际向其他细菌共生体的流动知之甚少。因此，这里我们将重点讨论菌根。大多数植物在自然和半自然植被系统与菌根真菌建立共生关系，越来越多的证据表明，在许多植物与土壤的相互作用中，流入或通过共生界面的碳流可能具有重要意义，在不同的生物地球化学过程中起着重要作用。菌根共生体对根际碳流的贡献主要有三种方式。首先，在根内和根外菌丝结构的生物量生产上的碳投入本身是大量的。其次，有 C 流通过这些结构体，导致一系列的渗出物释放到菌根，第三，这些化合物以及菌根菌丝本身，可以被其他生物作为能量丰富的底物，导致以二氧化碳形式碳的呼吸损失。与对根际沉积的其他组成部分的研究一样，大量的研究致力于量化这些过程对根际总碳流的贡献，而较少的研究关注它们潜在的功能作用。

3. 植物通过根际沉积丢失了多少 C?

在过去的几十年里，人们做了数百次尝试来量化地下分配的光同化物质 C 的数量 (Nguyen 2003)。大多数最初的研究使用 ^{14}C ，虽然 ^{13}C 现在越来越多地用于追踪目的。结果通常用分配系数表示，描述分配在地上枝条、根、根际呼吸(根和共生呼吸+根沉积呼吸)和土壤残留的净固定 C 数量。土壤残留物包括根际沉积、微生物生物量-C 和来自根际沉积物(包括菌根菌丝)的代谢产物，但也包括不能从土壤中有效分离的细根碎片(如根毛、表皮细胞等)。

植物的年龄对光合产物向根际的分配有很强的影响。

虽然对许多植物物种进行了碳分配的研究，但发表的数据中几乎有一半是小麦和黑麦草，76%的研究与五种作物/草地物种有关。因此，我们目前对 C 根沉积的描述非常不完整，特别是在混合植物群落中。

研究表明，大约 40%的净固定碳被分配到地下。对于谷物和草类，在植被期这一数量大约是 1.5-2.2 t C/ha。在分配至地下的碳中，大约 50%保留于根生物量(19%的净固定 C)，33%作为根际呼吸返回大气(12%的净固定 C)，12%可作为土壤残留物(5%的净固定 C)回收，少量因淋洗和地表径流而损失。假设根和微生物

对根际呼吸的贡献相等(Kuzyakov 2006)，一个必须谨慎对待的假设，**根际沉积量的粗略估计为净固定碳的 11%或分配给根的碳的 27%**。对于草和谷物的生长期，这相当于 400–600 kg C /ha。

然而，由于围绕根际呼吸分配的不确定性，以及土壤残留物通常包括小根和活菌根菌丝体，这些值只能提供一个粗略的估计，而目前的实验方法无法实际地将它们与土壤分离。这可能解释了土壤残留分配系数的倾斜分布(图 5)。

已发表的报告还表明，C 和 N 的分配系数，在地下或到根际沉积，二者都是高度可变的。这说明植物种类、植物生态类型/品种、年龄和环境条件都对根际沉积有很大的影响。从常规的示踪试验中，通常很难得出关于根际沉积如何受到环境条件影响的结论，因为根际呼吸在根和微生物组分之间的分配也可能被改变。但当碳向根、根际呼吸和土壤残基的分配方式相同时，可以得出一些结论。因此可以假设，最终形成根际沉积的同化物的百分比一般随植物年龄的增加而减少，而随着微生物的存在和大气 CO₂ 浓度的升高而增加。

我们现在已经有了近 30 年的关于碳根际沉积研究的知识。通过示踪实验，我们可以合理地预测农业生态系统碳通量的数量级。这些研究都证明，根际沉积是主要的碳流出。然而事后来看，同样明显的是，一种定量的方法来评估根际沉积在土壤中的功能作用是非常有限的，由于根际发生的复杂相互作用以及根际沉积与植物生理状态的紧密联系，造成了技术上的困难。相应地，迫切需要开发探索根际沉积的新途径和方法。植物标记与分子工具的结合对于理解植物源碳和根际微生物过程之间的联系是有希望的，但目前的信息更多的是定性的，而不是定量的。考虑到需要对根际碳和氮的通量进行定量了解，以预测生态系统的行为，建模方法应该被认为是非常重要的。

译注：下面为另外一篇文献提供的数据。

植物对土壤的碳(C)输入是土壤有机质(SOM)的主要来源。在过去的几十年里，我们对植物的地下碳分配有了相当深刻的认识。大约 1/3 –1/2 的光合 C(净固定 C + 枝叶呼吸)分配于地下。随后，根呼吸地下分配 C 的 10–15%，产生代谢能量，用于生长、维持和运输过程。大约 15%至 25%的地下分配碳从根分泌到土壤中。这些渗出的有机物质诱导根部附近快速的碳交换。根际的特征是微生物迫使碳的大

量转移。根际微生物利用这些物质作为容易获得的 C 和能量来源，快速生长和繁殖。由于微生物在根际不受有效碳的限制，根际土壤中微生物的数量比无根土壤中多 19– 32 倍。