植物营养与肥料学报 2001,7(2):232～240
Plant Nutrition and Fertilizer Science

根际微生态系统中的碳循环

申建波，张福锁，毛达如
（中国农业大学资源环境学院植物营养系，北京 100094）

摘要：本文综述了根际微生态系统中碳素循环的研究动态。着重讨论了碳在根际微生态系统中的分配和去向，分析了根际沉积及其影响因素与根际微生态系统中碳素平衡之间的关系，并提出了今后有关研究的若干重点。

关键词：根际微生态系统；碳循环；根际沉积；碳周转；根分泌物
中图分类号：S181　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1008-505X(2001)02-0232-09

根际的概念最早是由德国学者 Hiltner 于 1904 年提出的，当时主要用来描述受豆科作物根系诱导的微生物数量和活性都很高的那部分微域土壤[1]。随着根际研究技术的不断提高，根际的研究范畴和研究内涵不断得以丰富和发展。现在有关根际研究的内容已远远超出当初的范围，更重要的是根际的研究已经不再局限于某一孤立因素，而是从系统角度研究由植物-土壤-微生物组成的根际微生态系统中不同单元间的相互作用、相互依赖的内在规律性。在植物的生长过程中，植物通过光合作用将大气中的 CO_2 和根吸收的水分合成碳水化合物，把太阳能转化为化学能，储存在碳水化合物中，然后通过韧皮部运输将碳水化合物输送到植物体各个生长部位，用于形态建成、维持生长、繁殖以及各种生命活动。输入到根部的碳水化合物可将其中很可观的一部分释放到根际，形成根际沉积，根分泌物是根际沉积的重要组成部分[1～3]。根系释放的各种有机物质不仅能影响土壤中矿质元素的溶解、吸附和向根表的运输，而且主要为微生物提供能源和碳源，从而维持根际旺盛的微生物活性，为根的生长创造良好的外部环境条件，促进根系的生长和发育。根际的碳沉积是连结植物、土壤和微生物的纽带，在由植物-土壤-微生物构成的根际微生态系统中，根际沉积不仅对于植物的碳素平衡、根际微生物的生长代谢至关重要，而且根际碳沉积作为根际微生态系统中的物质流、能量流和信息流具有十分重要的作用[2,3]。本文的目的是从根际微生态系统的角度讨论碳素的循环和平衡问题，分析根际沉积对碳平衡、植物生长、微生物和养分有效性的影响，探讨影响根际沉积的直接和间接因素，为有效调控根际微生态系统中碳的循环，促进植物生产效率的提高提供科学依据和理论参考。

1　根际微生态系统中碳的输入

根际微生态系统中碳的输入最初来自于大气中 CO_2 的光合固定。二氧化碳光合固定途径有 3 种：即 C_3、C_4 和景天酸代谢途径。无论是 C_4 还是景天酸代谢途径，在 CO_2 固定当中仍必须通过 C_3 途径才能得以完成。所以 C_3 途径是光合碳固定的基本途径。由于 C_4 植物光呼吸小；PEP 羧化酶对 CO_2 的亲合力较高；叶内细胞中碳酸酐酶的活性较高有利于 CO_2 的固定；而且 PEP 羧化酶的最适温度高于 RuBP 羧化酶。此外，C_3 植物的 CO_2 补偿点也高于 C_4 植物。上述这些原因导致 C_4 植物的光合效率远远高于 C_3 植物。影响光合作用的因素可分为内因和外因两种类型，内因主要是叶龄和库源关系，外因则有光照、温度、水分和养

收稿日期：1999-09-16
基金项目：国家自然科学基金项目(39790100；30000102)；中国科学院土壤圈物质循环开放实验室资助。
作者简介：申建波(1966—)，男，河北藁城县人，博士，副教授，主要从事植物营养生态、根际营养、根分泌物作用及方法研究。

分等等，所有这些因素都直接或间接地影响着碳的固定。光合固定形成的碳水化合物一般不会聚集在合成部位，而是迅速输送给根、幼叶、花、果实、种子等各种营养库。运输到这些部位的同化物被用来进行形态结构建成、维持呼吸、储存和繁殖等生命活动[4,5]。

光合同化物的运输途径是韧皮部运输，草本植物以蔗糖形式从地上部转移到根系，而另外一些植物包括树木，还可以半乳糖、密三糖、水苏糖或毛蕊糖等形式运输。由于库与叶片之间存在着陡降的浓度梯度，所以一般认为韧皮部内蔗糖向根的长距离运输是一个需要消耗能量的主动运输过程。由此可见，光合作用形成的碳水化合物向根部的运输形成了根际沉积的最初物质来源，然而输入到根部的光合同化物并不是仅仅形成根系本身，而是以一定的规律性被根的形态建成、离子吸收呼吸和维持呼吸（包括根际微生物）所分配和消耗[3,6,7]。

2　根际微生态系统中碳的消耗分配和去向

2.1　根对碳的消耗

生理生态学家在研究植物对光、水分和养分资源的利用时，一般采用经济学方法计算消耗和收益之间的比例（即：Cost/Benefit）[8,9]，这种观点认为植物的生长受多因素的限制，因而不同于德国科学家李比希提出的单因素限制的观点[10]。由于碳是用来间接测定植物摄取和消耗能源的通货，而且能源的捕获率常常限制植物的生长[4,11]，所以碳是理解资源消耗和收益最好的指标之一。当然，在碳供应充足而养分资源缺乏条件下，氮和磷也可成为重要的通货指标。

根中碳的消耗能显著影响植株地上部的生长，这与养分在根冠间的分配密切相关。当某一种植物具有稳定的相对生长率和稳定的养分含量时，分配到地上部的生物量与植物养分浓度呈显著正相关。地上部良好的生长势可促进根系的生长，地上部可将固定的碳输入到根系，而根系吸收的水分和养分反过来又促进了地上部的生长。根冠间这种“功能平衡”是植物正常生长的基本原则。当植物受到养分胁迫时，或着当环境条件限制植物生长时，植物必须将大量的碳水化合物分配到根系，从而降低了植物的相对生长率，这反映了根的资源消耗与收益间的分配平衡。

根系本身代表了很可观的碳消耗[12]。从地上部输入到根中的碳大致可以分为 3 种去向[13,14]：根的建成消耗、离子吸收呼吸和维持呼吸（图 1），3 种途径消耗碳的比例随环境条件的变化而有所差异。通过这 3 个途径计算出的碳消耗量在评价根效率和根际的碳循环方面具有重要意义。

2. 根的建成消耗

根的建成消耗是根中碳含量与生长呼吸消耗碳量的总和（图 1）[13]。这个指标与根的年龄有密切关系。此外，根的建成消耗也反映了菌根定植和植物的营养状况。从表 1 可以看出，接种菌根的柠檬，其根的建成消耗显著高于不接种菌根的处理，根建成消耗的两个组分根中碳含量和生长呼吸也有相似的规律。而且对于接种与不接种菌根的 2 个处理，柠檬根生长呼吸消耗差异十分明显。对于根的建成消耗，接种与不接种菌根 2 个处理间的差异在低磷胁迫的情况下明显增大；而在供磷处理中，2 个处理间差异相对减小。这种规律反映了菌根与根的营养状况对碳消耗的影响。研究表明，根的建成消耗大约占根总碳消耗的 49%，其中根中的碳含量占 76%，根生长呼吸占 24%。对于根总碳的消耗，根的碳含量仅占 39%，而根的总呼吸消耗量占 61%（图 1）。可见维持根的生长需要消耗大量的碳。

2.3　离子吸收呼吸消耗

离子吸收呼吸消耗是根的总呼吸消耗的一个重要来源[15,16]，离子吸收消耗大约占根的总碳消耗的 14%（图 1）。对于大麦突变体，根的总呼吸消耗碳的 14% 和 23% 分别与 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 的吸收有关[16]，通过间接方法也可得到相似的结果。Veen 认为氮的吸收代表了总离子吸收消耗的 90%，磷的吸收通常与离子吸收呼吸消耗关系不大[17]。然而，在缺磷条件下，碳的消耗可能增加。此时，碳的消耗是整株植物碳调节的结果，而不能视为根中碳经济效益分析的一个指标。从表 1 可以看出，无论是低磷还是高磷

处理,接种菌根的柠檬根对离子吸收导致的呼吸消耗显著高于非接种处理,只不过高磷处理条件下,这种差异较小而已。

表 1 Volkamer 柠檬根消耗碳的比例

Table 1 Respiratory costs of Volkamer Lemon seedling

项目 Items	处理 Treatments			
	1P		5P	
	M	NM	M	NM
建成消耗(CO_2 μmol·d^{-1})	468	174	671	563
总呼吸(CO_2 μmol·d^{-1})	555	234	820	600
生长呼吸(CO_2 μmol·d^{-1})	114	40	153	117
离子吸收(CO_2 μmol·d^{-1})	111	56	109	111
维持呼吸(CO_2 μmol·d^{-1})	330	138	559	372
维持/建成	0.71	0.79	0.83	0.66
建成消耗(CO_2 mmol·g^{-1},新根)	48.7	44.7	45.3	42.0
维持呼吸(CO_2 mmol·g^{-1}·d^{-1},完整根)	2.46	1.77	2.05	1.62
平衡时间(d)	19.8	25.3	22.1	25.9

注:1P－低磷;5P－高磷;M－接种菌根;NM－不接种菌根;平衡时间是指单位重量根的建成消耗等于维持消耗时所需时间。资料依据文献计算(Peng *et al.*, 1993)

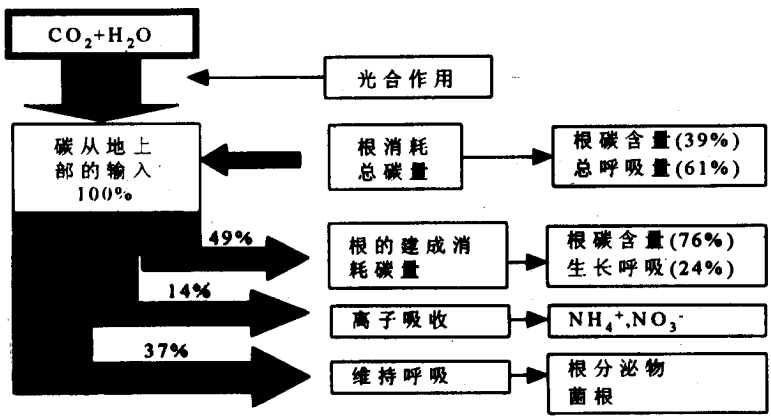

图 1 碳在根际微生态系统中的分配和去向[12]

Fig. 1 The distribution and the fate for carbon in rhizo－microecosystem

2.4 维持呼吸

维持呼吸是与根的生长呼吸和离子吸收呼吸无关的碳消耗。由于根的总呼吸与根生长率之间存在函数关系,当根的生长率为零时,此时的根呼吸为维持呼吸[18]。这种测定方法的前提是假设维持呼吸的碳消耗恒定不变,而且不受根年龄、离子浓度梯度、养分和水分状况的影响。另一种计算方法是测定根的总呼吸,再减去生长呼吸和离子吸收呼吸,剩余值即为维持呼吸[13,19]。以上两种方法计算的维持呼吸都包含残余呼吸,因而也包括根分泌物和菌丝的生长和呼吸消耗,所以维持呼吸主要涉及根分泌物和菌根的消

耗。从表 1 可以清楚地看出在根的总呼吸消耗中，维持呼吸占据了相当的比重，接种菌根的处理由于菌丝的生长和呼吸需大量碳，其维持呼吸远远大于非接种菌根的外理，大约为非接种处理的 1.50～2.39 倍。在根对碳的总消耗中，根的总呼吸消耗的碳量以维持消耗为主，即以根分泌物和菌根消耗为主，生长 152 天的柠檬维持呼吸累积消耗量大约是根建成消耗累积量的 7 倍[13]；而单位时间（每天）平均维持呼吸消耗的碳是根建成消耗的 0.66～0.83 倍。从碳的累积消耗量来看，尽管高磷营养提高了根的建成消耗和维持呼吸消耗，但单位根重的碳消耗量却明显趋于下降，因此磷提高了碳的利用效率。由于低磷胁迫促进了根分泌物的释放，从而使单位根重的维持呼吸显著增加。一般而言，当植株处于幼苗生长时期时，由于根的不断生长，其建成消耗的碳量不断增加，此时维持消耗的碳量相对较小。随着植物的继续生长，根的建成消耗增加的幅度趋于减弱，而维持消耗不断增加。当单位根重的建成消耗与维持消耗相等时，此时的植株年龄称为平衡时间。从表 1 看出，对于不接种菌根的处理，由于没有菌根的消耗，根的维持呼吸相对较低，因而该处理需要更长的时间才能使根的建成消耗和维持呼吸消耗相等。所以接种菌根处理的平衡时间明显低于不接种菌根的处理。

由此可见，从地上部输入到根中的碳大部分被维持呼吸，主要是根分泌物和菌根所消耗（图 1）。在环境胁迫特别是养分胁迫条件下，根分泌物的释放不仅影响了植株体内的碳平衡，而且也为根际微生态系统提供了大量能源和碳源。因此，根分泌物的释放深刻影响着根际微生态系统中物质循环和能量的传递。

2.5　根系分泌物和菌根

根分泌物是植物在生长过程中通过根的不同部位向生长基质中释放的一组种类繁多的物质，根分泌物的释放是根损失碳的一个重要途径。根分泌物的组分主要包括低分子量物质、高分子量物质和细胞脱落物三大组分（图 2）[1]。低分子量物质大多为水溶性物质，主要包括：有机酸、酚酸、氨基酸和可溶性糖组分；高分子量物质主要是根分泌的粘液。这些物质在微生物的作用下均可生成为 CO_2 和低分子量有机物质（图 2）。在描述碳从根的损失时，常常涉及到根际沉积（rhizodeposition）的概念。根际沉积通常指根损失到土壤中的总碳消耗，因此所有的根分泌物组分都可视为根际沉积的来源。然而不同的学者对根际沉积的定义有所不同，Lynch 和 Whipps 认为根际沉积也包括死亡的根系和根的呼吸消耗[6]；而 Newman 认为不包括这两部分[20]。在碳平衡的计算中，既不能漏掉根分泌物释放消耗的碳，也不能将根分泌物释放消耗的碳重复计入碳损失中。一般而言，脱离的表皮和皮层细胞已计算在根的建成消耗中，而粘液和根冠细胞则不被包括在建成消耗中，所以在碳平衡的计算和分析过程中应特别注意。

根际沉积的碳大约占光合固定碳的 0%～40%[21]，由于多年生植物必须释放更多的同化物来抵御不

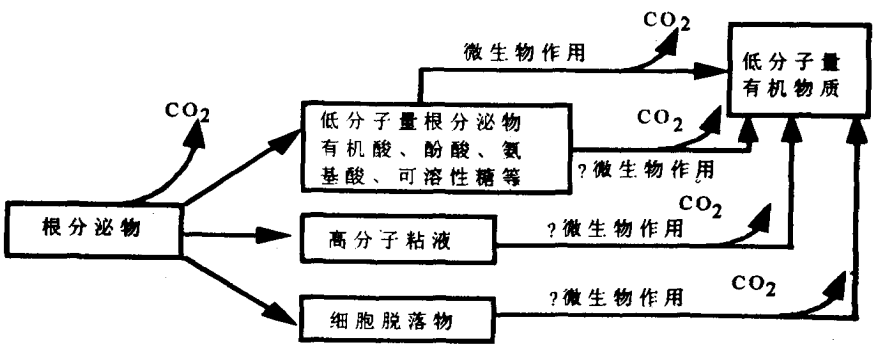

图 2　植物根分泌物的组成

Fig.2　Components of plant root exudates

同年份间的环境胁迫,因而多年生植物释放到根际碳的比率远远高于一年生植物。研究表明,一年生植物光合固定碳的 10%～30%[1]、30%～40%[22]和 40%～46%[3]释放到根际。Marschner 和 Liljeroth 等认为光合固定碳的 30%～60%输入到根部[1,23],其中 4%～70%释放进入根际;多年生的植物释放碳的量分别为同化碳的 40%[24]、60%[3,6]和 73%[3,25]。可见,根释放同化碳的数量差异较大,这主要取决于测定的方法和对测定的结果。根际沉积碳量的测定方法主要分为两大类即:营养液培养法和$^{14}CO_2$标记法[26]。$^{14}CO_2$标记包括连续标记[27]和脉冲标记法[2,3]。早期在根分泌物或根际沉积的测定中由于没有考虑微生物对根分泌物的同化作用、机械阻力和根的再吸收作用,从而使根分泌物的测定值往往偏低,大约为光合固定碳的 0.9%[28]、2.0%～2.7%[12]、1.4%[29]、0.1%[24]和 0.3～1.0%[30]。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。环境条件特别是土壤养分状况、水分状况、土壤通气和微生物状况对植物生长有重要影响,从而影响根际沉积。大量根分泌物的释放使根中碳的损失加剧。为了降低和弥补碳的损失,根通过 ATP 酶—质子泵的作用从根际主动摄取或再吸收小分子有机物质,这种再吸收作用对于根际微生态系统中的碳平衡具有重要的意义[31]。

根分泌物为微生物提供了大量能源和碳源。研究表明,土壤有机质总输入的 30%～40%来自根分泌物和死亡的根[22]。根分泌物的碳氮比维持在 2.5～13.0:1[32,33],微生物的碳氮比为 5:1[34]。微生物对根分泌物的分解作用必将影响到植物-土壤-微生物之间的碳和氮的周转与平衡(图 3)。根分泌物多样性是根际微生物区系建立的先决条件,在一定程度上主宰着根际微生物生态演替、植物区系和种群格局的变化。根分泌物为微生物提供了大量能源和碳源,促进了根际微生物的生长,反过来,微生物的存在也刺激了根分泌物的释放。微生物刺激根分泌物释放的可能机制为:微生物对根分泌物的分解消耗形成沿根面的浓度梯度[5];菌根的侵染刺激光合速率增强[35];微生物刺激植物激素的产生从而提高了细胞膜透性[36];根际细菌产生的柠檬酸促进了菌根的发育[37];自生固氮菌释放氨基酸促进外生菌根的形成[38];微生物对根的机械损伤作用[36]等。所有以上因素都可促进根分泌物的释放,从而影响碳在根际微生态系统中的周转。

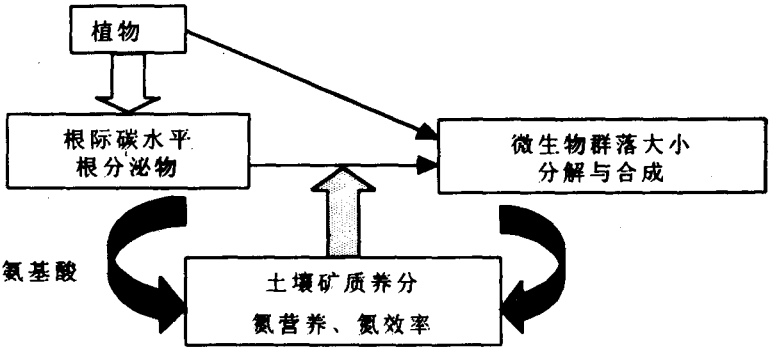

图 3 根际沉积与土壤养分和微生物之间的关系

Fig.3 The relations among rhizodeposition, microorganism and soil nutrients status

根分泌物的释放不仅为微生物提供了能源和碳源,而且还促进了植物对磷和其它微量元素的吸收。根分泌物可通过酸化、还原和配合反应提高难溶性磷和铁的溶解性[1,39]。某些植物根系可释放磷酸酶[40],从而促进对有机磷的吸收。

此外,某些根分泌物还是重要的化感物质[41,42]。Lerouge 和 Stacey 等报道,根分泌物在共生关系的建立中是重要的信号物质[43,44]。因此,根分泌物通过直接和间接影响植物营养状况、植物生理调节过程和微生物活性,从而制约植物体内的碳平衡(图 3)。

菌根是真菌与植物根系形成的共生体。菌根可使植物根系对碳的消耗增加 10%～20%[13]。由于地下菌丝桥的存在，菌丝对碳的消耗可来自周围与菌丝相连的不同种类的植物。据报道，菌根消耗碳的 5%～10%归因于周围其它植物的消耗[45]。宿主植物根对碳的消耗取决于真菌的生物量、建成消耗和呼吸消耗。研究证明，菌丝的高呼吸率是碳消耗的一个非常重要的因素。菌丝的寿命和浸染后与根共生的时间能显著影响菌根的碳消耗和收益；菌根可促使植株体内的碳更多地输送到根部[13]。对于不能获取养分、不具有营养效益的菌丝，碳的消耗可使菌根植物生长变缓。然而，菌根的营养效益远远超过对碳的消耗带来的负效应。越来越多的试验证明，地下巨大菌丝网的形成在维持根际微生态系统碳平衡方面已成为不可忽视的一个重要因素。

综上所述，植物根系是以消耗大量碳为代价来维持其正常生长的。维持呼吸在根总碳消耗中占有相当的比重，特别是对于已成熟的根系，其净生产力几乎为零。由于维持呼吸消耗大量的碳，这对于碳平衡来说是很不经济的[46～48]。通过中耕、断根等农艺措施迅速中止生产力低的根系的生长，或者通过对地上部进行化学调控、调节根际营养状况，可有效减少根中碳的无谓的消耗，从而优化根冠之间碳的分配与平衡，促进植物的生长。因此，调控植物的营养状况、实施必要的农艺措施以及利用生物遗传工程技术培育碳高效品种，以便降低碳的损失率，使植物根际微生态系统中的碳循环朝着有利于植物生长和人类需要的方向发展将是未来一个重要的研究方向。

3　结论

光合作用固定的碳是根际微生态系统碳的最初来源。纵观根际微生态系统中碳的循环，根际碳的沉积作为根际微生态系统中的物质流、能量流和信息流，具有十分重要的作用。根际碳沉积不仅是维持呼吸消耗的一个重要组分，而且在根碳的总消耗中占有相当的比重。根释放的各种有机物为根的离子吸收提供了载体，同时也为微生物提供了碳源和能源，因而根际沉积的碳是联结植物根系、土壤和微生物的桥梁，是根际微生态系统正常运行的内在驱动力。所以控制和操纵根际微生态系统中碳流的速率和方向对于有效提高作物的生产力、建立根际微生态系统中碳的良性循环，对促进可持续农业的发展具有十分重要的作用。

4　展望

碳是构成生物体的骨架元素，在根际微生态系统中碳循环是其它一切物质循环、能量流动和信息传递的基础。目前国外有关研究主要集中在碳在植物体内即根冠间的分配方面，在环境胁迫条件下植物对碳消耗和分配的差异体现了植物的适应性反应。由于研究方法的局限性，碳在根与土壤间分配的数量关系仍不十分清楚，根向土壤中释放的碳总量因测定方法不同其结果存在较大差异。Marschner 和张福锁在专一性根分泌物方面做了大量研究工作[1,49,50]；申建波和张福锁对养分胁迫下根分泌的低分子量有机酸的研究结果表明，低分子量有机酸能显著促进土壤养分的活化和吸收[51]，碳的消耗提高了植物对养分资源的摄取能力。草酸与柠檬酸在信息传递方面的作用也受到了广泛关注。尽管有关研究取得了较大进展，但根际碳沉积特别是根分泌物和菌根的消耗与植物体内碳平衡之间的关系仍缺乏系统性研究；碳的分配如何影响有机酸的分泌；以及微生物与碳沉积之间的数量关系也不清楚。未来研究的重点应着重以下几个方面：

1）环境胁迫对碳在根冠间分配的影响及其调节机制；

2）养分胁迫对根释放分泌物的影响及专一性根分泌物的作用机制；

3）根分泌物、菌根对植物碳消耗的影响；

4）根分泌物与根际微生物间的数量关系；

5) 碳在根际微生态系统能量与信息传递中的作用;

6) 自然条件下根际沉积(根分泌物)的研究方法与技术;

7) 根际微生态系统中碳周转的调控机制。

参考文献:

[1] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants[M]. Academic Press, New York,1995. 889.

[2] Eissenstat D M. Trade-offs in Root and Function[A]. *In*: Jackson L E (ed.). Ecology in Agriculture[C]. Academic Press, San Diego, USA , 1997. 173-199.

[3] Eissenstat D M and Yanai R D. The Ecology of root life span[A]. Advances in Ecological Research[C]. Academic Press Limited, 1997. 27:1-60.

[4] Chapin F S III. The cost of tundra plant structures: Evaluation of concepts and currencies[J]. Am. Nat. ,1989, 133: 1-19.

[5] Lynch J. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiol., 1995, 109:7-13.

[6] Lynch J M and Whipps J M. Substrate flow in the rhizosphere[A]. *In*: Keister D L and Cregan P B(eds.). The Rhizosphere and Plant Growth[M]. Kluwer Acad. Publ., Boston, 1991.15-24.

[7] Lynch J M and Whipps J M. Substrate flow in the rhizosphere[J]. Plant Soil,1990, 129:1-10.

[8] Bloom A J, Chapin F S III and Mooney H A. Resource limitation in plants: An economic analogy[J]. Annu. Rev.Ecol. Syst., 1985, 16:363-392.

[9] Chapin F S III. Plant response to multiple environmental factors[J]. Bio. Sci., 1987, 37:49-57.

[10] Tisdale S L and Nelson W L. Soil Fertility and Fertilizer[M]. Macmillan, New York,1975.

[11] 申建波,张福锁,毛达如. 植物矿质营养的生态意义. I. 植物营养、环境与生态[J]. 生态农业研究, 1997, 5(1): 22-26.

[12] Caldwell M M. Root structure: The considerable cost of below ground function[A]. *In*: Solbrig, O T , Jain S, Johnson G B and Raven P H(eds.). Topics in Plant Population Biology[M]. Columbia Univ. Press, New York, 1979.408-427.

[13] Peng S, Eissenstat D M, Graham J H, Williams K and Hodges N C. Growth depression of mycorrhizal citrus at high phosphorus supply: Analysis of carbon costs[J]. Plant Physiol., 1993, 101:1063-1071.

[14] Yanai R D, Fahey T J and Miller S L. Efficiency of nutrient acquisition by fine roots and mycorrhizae[A]. *In*: Smith W K and Hinckley T M(eds.). Resource Physiology of Conifers[C]. Academic Press, New York,1995. 75-103.

[15] Johson I R. Plant respiration in relation to growth maintenance, ion uptake and nitrogen assimilation[J]. Plant Cell Environ, 1990, 13:139-328.

[16] Bloom A J, Sukrapanna S S and Warner R L.Root respiration associated with ammonium and nitrate absorption and assimilation by barley[J]. Plant Physiol., 1992, 99:1294-1301.

[17] Veen B W. Relation between root respiration and root activity[J]. Plant Soil, 1981, 63:73-76.

[18] Szaniawski R K and Kielkiewicz M. Maintenance and growth, respiration in shoots and roots of sunflower plants grown at different root temperatures[J]. Physiol.Planta, 1982, 54:500-504.

[19] Poorter H, van der Werf A, Atkin O K and Lambers H. Respiratory energy requirements of roots vary with the potential growth rate of a plant species[J]. Physiol. Planta, 1991,83:469-475.

[20] Newman E I. The rhizosphere: carbon sources and microbial poputilations[A]. *In*: Read D J and Busher M (eds.). Ecological Interactions in Soil[C]. Blackwell scientific Publications Oxford, 1985. 107-121.

[21] Van Veen J A, Liljeroth E, Lekerkerk L J A and van de Geijn S C. Carbon fluxes in plant-soil systems at elevated atmospheric CO_2 levels[J]. Ecol. Appl., 1991,1:175-181.

[22] Lee K E and Pankhurst C E. Soil organisms and sustainable productivity[J]. Aust. J. Soil, 1992, 30:855-892.

[23] Liljeroth E, Van Veen J A and Miller H J. Assimilate translocation to the rhizosphere microorganisms at two wheat lines and subsequent utilization soil by rhizosphere microorganisms at two soil nitrogen concentrations[J]. Soil. Biol. Biochem., 1990, 22:1015-1021.

[24] Edwards N T and Harris W F. Carbon cycling in mixed deciduous forest floor[J]. Ecology, 1977,58: 431-437.

[25] Fogel R and Hunt G. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-Fir-ecosystem[J]. Can. J. For. Res., 1983, 47:350-355.

[26] Meharg A A. A critical review of labelling techniques used to quantify rhizosphere carbon flow[J]. Plant Soil, 1994, 166:55-62.

[27] Van Veen J A, Merckx R and Van de Geijn S C. Plant- and soil-related controls of the flow of carbon from roots through the soil microbial biomass[J]. Plant Soil, 1989, 115:179-188.

[28] Barber D A and Gunn K B. The effect of mechanical forces on the exudation of organic substances by the roots of cereal crops grown under sterile conditions[J]. New phytol., 1974, 73:39-45.

[29] Lambers H. Growth respiration, exudation and symbiotic associations: the fate of carbon translocated to the roots[A]. *In*: Gregory P J, Lake J V and Rose D A (eds.). Root Development and Function[M]. Cambridge University Press, 1987,125-145.

[30] Leyval C and Berthelin J. Rhizodeposition and net release of soluble organic compounds by pine and ectomycorrhizal fungi [J]. Biol. Fertil. Soils, 1993,15:259-267.

[31] Jones D L and Darrah P R. Amino-acid influx at the soil-root interface of *Zea mays* L. and its implications in the rhizosphere[J]. Plant Soil, 1994, 163:1-12.

[32] Mench M and Martin E. Mobilization of cadmium and other metals from two soils by root exudates of *Zea mays* L., *Nicotania tabacum* L.and *Nicotania rustica* L[J]. Plant Soil, 1991, 132:187-196.

[33] Van de Geijn S C and Van Veen J A. Implications of increased carbon dioxide levels for carbon input and turnover in soils [J]. Vegetation, 1993, 104/105:283-292.

[34] Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth[J]. Marine Ecol. Prog. Ser., 1982, 8:225-231.

[35] Fitter A H. Characteristics and functions of root systems[A]. *In*: Waisel Y, Eshel A, and Kafkafi U (eds.). Plant Roots: The Hidden Half[C]. Dekker, New York,1991, 3-26.

[36] Bowen G D. The ecology of ectomycorrhiza formation and functioning[J]. Plant Soil, 1994, 159:61-67.

[37] Duponnois R and Garbaye J. Some mechanisms involved in growth simulation of ectomycorrhizal fungi by bacteria[J]. Can. J. Bot.,1990, 68:2148-2152.

[38] Li C Y and Hung L L. Nitrogen-fixing (acetylene-reducing) bacteria associated with the ectomycorrhizae of Douglas-Fir [J]. Plant Soil, 1987, 98:425-428.

[39] Nye, P. H. Towards the quantitative control of crop production and quality. III. Some recent developments in research into the root-soil interface[J]. J. Plant Nutr., 1992, 15: 1175-1192.

[40] Kroehler C J and Linkins A E. The root surface phosphatases of *Eriophorum vaginatum*: effects of temperature, pH, substrate concentration and inorganic phosphorus[J]. Plant Soil, 1988,105:3-10.

[41] Mahall B E and Callaway R M. Root communication mechanisms and intracommunity distributions of 2 Mojave desert shrubs[J]. Ecology, 1992, 73:2145-2151.

[42] Yu J Q and Matsui Y. Phytotoxic substances in root exudates of cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. J. Chem. Ecol., 1994, 20:21-31.

[43] Lerouge P. Symbiotic host-specificity between leguminous plants and rhizobia is determined by substituted and acylated glucosamine oligosaccharide signals[J]. Glycobiology, 1994, 4: 127-134.

[44] Stacey G, Sanjuan J, Luka S, Dockendorff T and Carlson R W. Signal exchange in the Bradyrhizobium-soybean symbiosis[J]. Soil Biol. Biochem., 1995, 27:473-483.

[45] Watkins N K, Fitter A H, Graves J D and Robinson D. Quantification using stable carbon isotopes of carbon transfer between $C_3$and C_4 plants linked by a common mycorrhizal network[J]. Soil Biol. Biochem.,1996.

[46] Cardon Z G. Influence of rhizodeposition under elevated CO_2 on plant nutrition and soil organic matter[J]. plant and Soil, 1996, 187:277-288.

[47] Darrah P R. Rhizodeposition under ambient and elevated CO_2 levels[J]. Plant and Soil, 1996, 187:265-275.

[48] Grayston S J, Vallghan D and Jones D. Rhizosphere Carbon flow in trees, in Comparison with annual Plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability[J]. *Applied Soil Ecology*, *1996*, *5*: 29-56.

[49] 张福锁, 申建波. 植物营养研究进展[A]. 中国农学会. 植物保护和植物营养研究进展[C]. 北京:中国农业出版社, 1999.458-469.

[50] 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.

[51] 申建波,张福锁,毛达如. 磷胁迫下大豆根分泌物中低分子量有机酸的动态变化[J]. 中国农业大学学报, 1998, (增刊) 3: 44-48.

Carbon cycling in rhizosphere microecological system

SHEN Jian-bo, ZHANG Fu-suo, MAO Da-ru

(*Department of Plant Nutrition, China Agricultural University, Beijing 100094, China*)

Abstract: The carbon cycling in rhizo-microecological (rhizosphere microecological) system was summarized. The distribution and the fate for carbon in rhizo-microecological system were discussed. The interrelations among rhizodeposition, its influencing factors and carbon balance in rhizo-microecological system were analysed. The related research emphases were put forward in the paper.

Key words: rhizo-microecological system; carbon cycling; rhizodeposition; carbon turnover; root exudates.