

赵婉婉,郭丽芸,吴伟.水生植物根系生态化学特性及其生态响应研究进展[J].江苏农业科学,2017,45(3):231-236.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.03.063

水生植物根系生态化学特性及其生态响应研究进展

赵婉婉¹,郭丽芸²,吴伟^{1,3}

(1.南京农业大学无锡渔业学院,江苏无锡 214081; 2.南京市水产科学研究所,江苏南京 210036;

3.中国水产科学研究院淡水渔业研究中心/中国水产科学研究院长江中下游渔业生态环境评价与资源养护重点实验室,江苏无锡 214081)

摘要:植物生态浮床技术具有原位修复环境效果好、运行成本低、操作方便等特点,已成为当前水产养殖水体净化的主要技术之一,给水产养殖业带来了显著效益。浮床植物根系构建了具有巨大表面积的生物膜,导致不同种类的微生物群落在根系着生,对净化水体起重要作用。本文阐述了浮床植物根系的生理生态化学特性,植物根际周围微生物群落的形成、分布状况,根系与根系分泌物间的相互关系,根系泌氧状况以及产生的一系列生态响应,并对未来浮床植物根系的研究方向进行了展望,以便为研究浮床植物的净化机制提供理论依据。

关键词:生态浮床;根系;化学特性;生态响应

中图分类号: X171 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)03-0231-06

近年来,高密度集约化水产养殖的迅速发展,在带来较大经济利益的同时,也带来了严重的水污染问题。由于养殖饲料中所含的氮、磷等营养物质只有少部分能被鱼体同化^[1],所以这种高密度放养、大量施肥投饵的养殖模式,往往导致残剩饲料以及排泄物的累积,致使水体污染日趋严重^[2]。植物生态浮床是在水污染处理中逐渐发展起来的一项生物修复技术,因具有投资小、无环境污染等众多优点而备受关注。但目前相关研究主要涉及浮床的设计、面积、浮床植物选择以及浮床植物本身对水体污染物的吸收和净化,没有针对浮床植物在水体中的根系发展、相应表现出的生态化学特性及其相关

的生态响应进行深入细致的研究,对植物根系控制水体生态的机制研究得不够深入。本文阐述了浮床植物根系的生理生态化学特性,植物根际周围微生物群落的形成、分布状况与根系分泌物间的相互关系,根系泌氧状况以及产生的一系列生态响应,并对浮床植物根系未来的研究方向进行了展望,以期对研究浮床植物的净化机制提供理论依据。

1 浮床植物根系生理生态研究

1.1 根系构型

根系构型是指同一根系中不同类型的根(直根系或须根系),在生长介质中的空间造型和分布^[3]。它是植物根系生长和分枝的结果,包含了二维平面与三维立体的几何构型,并能随着环境变化适时调整。根系构型是重要的生态学指标,它不仅决定了根搜索周围环境(如土壤、水体)能力的大小,而且与植物吸收运输养分的能力、植物的生产力水平密切相关。

1.2 根际研究

根际的相关研究一直是国际研究的前沿领域,是国内外

收稿日期:2016-04-25

基金项目:江苏省南京市生态循环农业项目(编号:NNC2015138)。

作者简介:赵婉婉(1993—),女,河南周口人,硕士研究生,研究方向为污染生态学及环境生物学。E-mail:wanwan1170232873@qq.com。

通信作者:吴伟,研究员,主要从事污染生态学及环境生物学研究。

Tel:(0510)85559935;E-mail:wuw@ffrc.cn。

3 结论

通过对木质素及提取后剩余物进行热解特性分析,得出乙二醇木质素的热解过程可以分成3个阶段:水分挥发、支链断裂重组和芳环缩聚成炭;经FWO模型拟合出的线性方程相关系数较高,可以将FWO模型应用于乙二醇木质素及其提取剩余物主要热解阶段的动力学分析。得到的乙二醇木质素及其提取剩余物热解过程的平均表观活化能分别为221.81、193.13 kJ/mol,分别可作为乙二醇木质素及其提取剩余物热解过程的表观活化能参考值。

参考文献:

[1]冯向法.醇基燃料及其发展趋势[J].农业工程学报,2006,22(增刊1):175-180.

[2]张建军,罗勤慧.木质素酶及其化学模拟的研究进展[J].化学通报,2001,64(8):470-477.

[3]郭京波,陶综娅,罗学刚.不同提取方法对竹木质素结构特性的影响分析[J].分析测试学报,2005,24(3):77-81.

[4]蒋捷大.木质素[M].北京:化学工业出版社,2001:42-54.

[5]张发展,李正文,杜健,等.木质纤维素乙醇发酵废渣中木质素磺化反应的研究[J].江苏农业科学,2013,41(11):324-326.

[6]赵俭波,陈新萍.利用碱法和有机溶剂法提取甘草渣木质素[J].江苏农业科学,2014,42(2):223-225.

[7]王新运.生物质热解动力学研究[D].淮南:安徽理工大学,2006.

[8]毛晓飞,陈念祖.煤燃烧反应活化能计算方法的研究[J].电站系统工程,2007,23(3):15-17.

[9]姚燕,王树荣,郑赞,等.基于热红联用分析的木质素热裂解动力学研究[J].燃料科学与技术,2007,13(1):50-55.

生态学、植物学、植物生理学、环境生物学、土壤学、微生物学等联合研究的热点。1904 年德国微生物学家 Hiltner 通过研究豆科植物根际微域,最早提出“根际”这一概念,并将根际定义为根系周围受根系生长影响的土体^[4]。“根际微域”是以 mm 甚至 μm 来计算的微区土壤范围,因此要求测定技术既要有较高的分辨率,又要有一定精确度。而当时各项技术的不成熟使这一研究领域仅局限于微生物根际效应。1939 年离子接触交换学说首次被运用在根际研究中,并尝试解释了阳离子在植物根系与土壤界面上的迁移过程。20 世纪 60 年代初,电子显微镜的应用初步明确了植物根系、根际微生物、土壤之间的存在关系。同时,植物根系对土壤中营养元素的截获、质流、扩散机理被提出。经过一百多年的研究,现今“根际”被定义为:植物根系与土壤微生物之间相互作用形成的独特圈带,它以植物根系为中心聚集了大量的细菌、真菌等微生物和蚯蚓、线虫等土壤动物,形成了一个特殊的生物群落^[5]。由于根际周围富含根系分泌物提供的营养和能量,因此产生了根际效应,即根际周围微生物数量和活性高于根外土壤^[6]。对于浮床植物而言,其根际可认为是浮床植物根系与水体微生物之间相互作用所形成的独特圈带。

1.3 根系对植物生长的作用及意义

浮床植物可以直接吸收水层和底泥中的氮、磷等营养物质供自身生长所需。浮床植物对氮、磷等营养物质的吸收速率受植物种类、水体营养物质含量、周围环境等的影响。营养物质在浮床植物体内较为稳定,在合适的环境条件下,浮床植物能够以营养繁殖的方式大量积累生物量,提高对氮、磷等营养物质的固定能力。而根系在植物吸收营养物质、促进自身生长发育以及修复环境过程中发挥着重要作用。根的形态、长短等生理生态特征决定了植物对营养物质的吸收率。植物对营养物质的吸收与根系表面积密切相关,较大的根系表面积除了自身能够积累更多的营养物质外,还附着大量的微生物群落,根外菌丝能够延展数厘米,吸收营养元素并传递给根系,促进了氮、磷等营养元素的循环。为了适应环境,在生长发育过程中,植物根系能够产生多种分泌物,影响了根际 pH 值和氧化还原电位等化学特征,此外根系的一些分泌物还可以反映出周围环境营养物质缺乏的状况。

作为浮床植物的参考借鉴对象,湿地植物根系的研究比较深入。湿地植物根系发达,能吸收富集氮、磷、重金属离子以及其他污染物。植物可通过改变根系的形态性状以适应不同的环境,包括根含水率、总根长、根体积、根表面积、根尖数、根重叠数、平均根直径等方面。嵇庆才等在水稻根系形态及其活力研究中发现,水稻根系形态在土培、水培条件下有很大差异,土培处理下水稻平均根长及最长根长与相应水培处理相比均有较大提高;另外,增加氮肥时,土培条件下会促进叶而抑制根的生长,而水培条件下则会促进根而抑制叶的生长^[7]。Marschener 等研究发现,拥有较大表面积的根系能够吸收更多的磷^[8]。Ingram 等研究表明,干旱条件下植物根系会通过增加侧根数量来增大根体积的方式来提高对水分摄取能力^[9]。Dong 等研究发现,在一定程度上较长的根系与较短的根系相比,或者根毛数量较多与根毛数量较少的根系相比,会增加植物对营养物的吸收^[10],这与 Gross 等发现的营养物充足的环境会促进植物根系根毛数量和根长的增加研究结

果^[11]相一致。

2 浮床植物根系的生态响应研究

2.1 根系分泌物的来源

植物根系分泌物的研究已有 200 多年历史,这是一个既古老又年轻的研究领域。根系分泌物的产生是植物在长期进化和生长过程中形成的一种适应机制。植物在生长过程中不仅能够借助根系从土壤中吸收水分和氮、磷等营养物质,而且能通过根系的不同部位分泌产生各类化学物质。目前,人们往往把活的、未被扰动的根释放到根际环境中的有机物统称为根系分泌物^[12]。根系分泌物种类繁多,产生途径也十分复杂,一般包括代谢和非代谢 2 种途径,是一种复杂的非均一体系。其中代谢途径又分为初级代谢、次生代谢,在整个植物生长发育过程中,初级代谢为植物提供生长发育必需的营养、能量、信息,而次生代谢物是植物适应环境胁迫的特殊产物,它不直接参与植物的生长和发育。例如,白羽扇豆在磷胁迫下,根系分泌的柠檬酸、苹果酸都有不同程度增加,这些酸可以对土壤中的难溶磷起到活化作用^[13]。籽粒苋在钾胁迫下,根系通过增加草酸的分泌来改变土壤矿物质原有结构,以提高可利用钾的含量^[14]。在镉含量较高时,高粱、玉米通过分泌苹果酸、柠檬酸等次级代谢产物来降低镉的危害^[15]。除了以上代谢途径产生的根系分泌物外,植物残体、根组织脱落物等也能通过非代谢途径降解产生分泌物。研究发现,2 种途径产生的根分泌物中均含有大量感物质^[16-18]。至于浮床植物的根系分泌物,相关研究刚开始,文献报道较少。

2.2 根系分泌物的组成

许多学者对根系分泌物进行分类,其中 Warembourg 等于 1979 年最早将根系分泌物划分为分泌物、渗出物、裂解物质、黏胶质^[19-20]。现今,人们结合其本身属性多将根系分泌物划分为根细胞扩散输出的低分子有机物、高分子凝胶物质、根组织脱落物及其溶解产物^[21],以及无机化合物和无机离子。其中低分子有机物与无机化合物同属于低分子化合物的范畴,根据作用性质,还可将低分子化合物分为专一性与非专一性 2 大类。非专一性根系分泌物包括酚醛类化合物、氨基酸、有机酸、酮酸类化合物以及糖类,是大多数植物都会产生的。而专一性根系分泌物,如麦根酸、柠檬酸、番石榴酸等是某种植物所特有,或在特定条件下的产物^[22]。根组织脱落物及其溶解产物主要包括植物生长过程中脱落下来的根毛细胞、根表皮、根冠以及这些细胞的内含物^[23],所以就其本质而言可以看作是其他 3 类分泌物的有机结合态。高分子凝胶物质主要包括脂肪酸、多聚半乳糖醛酸、多糖等。无机化合物为 H_2CO_3 、 H_2S 等一些常见的弱电解质,无机离子包括 H^+ 、 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 NH_4^+ 、 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 、 HPO_4^{2-} 、 Cl^- 等。

2.3 根际微生物研究

植物与微生物群落间相互影响,植物通过根系分泌物,在根际形成了一个特殊的根际细菌群落结构,使浮床系统中的氮循环细菌总数、硝化细菌、反硝化细菌等数量显著增加。这些微生物的种类、数量与水体环境修复息息相关,如水体中含有的芽孢杆菌等复合菌不仅可以去除氮、磷等营养物质,修复富营养化水体,还有转化汞、砷等重金属元素的功能。因此,对植物-微生物这一共生系统的研究具有重要意义。项学敏

等对芦苇、香蒲的根际微生物特性进行了研究,发现植物根际各种微生物数量都大于非根际,有明显的根际效应^[24]。Neralla 等研究发现,污染水体中氮的净化主要是由氮循环过程来完成的,氮循环过程包括固氮、硝化和反硝化、氨化以及植物同化吸收等作用^[25]。其中固氮、氨化、硝化、反硝化作用必须有微生物的参与才能进行。在运用浮床植物系统中的微生物去除富营养化水体氮元素的过程中,主要依靠硝化、反硝化作用。硝化作用包括 NH_3 被亚硝化杆菌、亚硝化球菌、亚硝化螺菌等氧化为亚硝酸盐以及形成的亚硝酸盐被硝化杆菌、硝化球菌等进一步氧化为硝酸盐这 2 大阶段。第一阶段形成的硝化作用则是利用好氧菌和兼性厌氧菌(如芽孢杆菌、假单杆菌、短杆菌等)将硝酸盐移出水体。富营养化水体对磷的去除主要依靠脱硫弧菌、无色杆菌、芽孢杆菌等有生物絮凝作用的微生物,达到沉淀去磷的效果。唐莹莹等研究发现,对照的氮循环细菌总数、亚硝化菌、硝化菌、氨化菌数量都明显低于浮床空心菜系统^[26]。亚硝化菌在植物根内和根面中差异不显著,但在水体含量甚微,几乎检测不到;硝化菌多存在于浮床空心菜根面;氨化菌在根内、根面和水体中分布较为均匀。而反硝化菌多存在于水体中,数量上与对照差异不显著。各种氮循环细菌在植物根际的分布、数量为深入了解生态浮床的净化机理提供了可能。

2.4 根系分泌物与根际微环境间的生态响应

研究浮床植物水质净化作用过程的一个重要方向是研究植物根系与根际周围微生物间的相互影响。浮床植物根际周围各类微生物的分布受水温、pH 值、氧化还原电位、植物根系分泌物、根系泌氧等作用的影响。一方面,微生物生长繁殖所需的能量和养分主要来自于植物自身的生长发育以及根系分泌的有机化合物、无机化合物。而好氧、兼氧、厌氧微生物所需的氧环境也依赖于根系的泌氧能力和植物的光合作用、呼吸作用^[27]。另一方面,根系分泌物如类黄酮、异黄酮类抗菌物质会阻止植物根系细菌滋生。近年来,在湿地植物研究方面,不少学者围绕根系分泌物与周围微生物的相互影响展开了大量研究。研究表明,多数情况下,植物根系分泌物主要是促进革兰氏阴性无芽孢杆菌在根际的聚集,这种生物作用是松散的、非特异性的。其次,某些植物根系分泌物的形成是植物的一种适应机制,是在外界环境的长期影响下形成的,它为微生物提供了生长必需的养分源。因此,湿地植物根系分泌物对周围微生物的种类有着决定性作用,在数量上两者呈正相关性^[28]。在进行人工湿地修复的长期过程中,由于不同种类植物所形成的微生物群落的特性各不相同,对修复效果影响较大,因此提前筛选湿地植物将成为提高微生物群落修复效果的有效途径^[29-30]。

根系分泌物影响根系微环境,同时根际微生物群落也可以分解转化根系分泌的有机物,有修饰限制作用,但根际微生物对植物根系分泌物的影响比较复杂,有以下方面:(1)可改变根细胞膜的通透性,间接影响根系分泌物的分泌;(2)某些有害微生物可影响根系分泌物的代谢过程,使代谢物发生改变;(3)根际微生物分解和转化根系分泌物中有机物,还可产生解毒效应;(4)根际微生物与外界进行物质和能量交换,通过改变周围环境的 pH 值与氧化还原电位等影响根际矿物中营养成分,间接影响根系分泌物的产生。此外,根际微生物对

根系分泌物很可能还有其他影响,需要进一步研究。

3 浮床植物根系泌氧的生态响应

3.1 根系泌氧的概念及原理

水生或湿地植物通过茎叶光合作用和气体交换作用获得的氧气,往往经由根、茎强大的通气组织被运输到根部^[31],在根区还原态介质中形成了氧化态的区域环境^[32],以适应湿地沉积物形成的厌氧环境。被运输到根部的氧,一部分被用于根部的有氧呼吸、细胞分裂伸长和细胞代谢,还有一部分会经由根轴径向释放到根区沉积物中,称为径向泌氧(ROL)^[33]。所形成的氧化态区域能够改变根区土壤和水体中重金属的氧化还原状态及其溶解性,提高湿地植物对重金属的吸收能力^[34]。根部的泌氧能力大小取决于根的通气组织发达程度、细胞壁通透性、根系生物量、根系内部氧气压力以及其他外部环境条件^[35],所以不同植物间差别很大^[36]。植物通过根系泌氧将根区周围的微环境分为厌氧、缺氧、好氧 3 个区域,为不同类型微生物的生长和繁殖构建了适宜的微环境,有利于氨化、硝化、反硝化反应的进行,达到脱氮除磷的效果。

3.2 国内外根系泌氧的研究现状及应用

国内外许多学者围绕水生植物根系泌氧进行了大量研究。最初的研究以水稻等水生农业作物为主,并取得了一定的进展。Armstrong 等研究发现,水稻根系泌氧能够氧化根区周围土壤中的 S^{2-} 、 HS^- 、有机酸等有害成分^[37]。章永松等在研究水稻根系泌氧作用对水稻吸磷和水稻土磷素化学行为的影响发现,淹水状况下,土壤对磷的吸附性增强,土壤对磷的解吸降低,而水稻根系的泌氧作用则明显增加了土壤磷的有效性以及根际土壤的磷解吸和离子交换树脂对磷的吸收量,成为淹水情况下水稻吸收磷的重要机制之一^[38]。1995 年 Kirk 等研究发现,水稻根际 pH 值受水稻根部泌氧作用的影响,水稻根部泌氧增加了水稻对锌等营养物质的吸收^[39]。2001 年 Kirk 又提出了根部的泌氧作用能在土壤中 NH_4^+ 占有绝对优势的前提下,使水稻有效吸收 NO_3^- 这一理论^[40]。

根系泌氧机制在农作物上的研究取得进展之后,越来越多的研究人员开始通过联系水生农作物与水生植物之间的通性,研究湿地水生植物在水污染生态修复中的应用,使得研究逐渐扩展到水处理领域。已有研究表明,根系在适应外在环境的过程中,会通过转变泌氧类型进行自我保护,如在缺氧胁迫下,植物会通过泌氧和形成“泌氧屏障”等方式来保护根系。邓泓等在研究 10 种湿地植物的根系泌氧特征中发现,不仅不同物种间泌氧具有差异性,而且同一物种根系不同部位泌氧也有明显不同^[41]。Lai 等研究了 5 种湿地植物在自然水培状态下的根系泌氧能力,发现各植物根系泌氧率大小顺序为黄菖蒲 > 菖蒲 > 芦竹 > 美人蕉 > 香蒲^[42]。而 Mei 等研究发现,在 50% 的污水浓度下培养时,各湿地植物根系泌氧率大小顺序为美人蕉 > 菖蒲 > 芦竹 > 黄菖蒲^[43]。范子红等在研究美人蕉、风车草在不同溶氧条件下根系的泌氧特征时,进一步验证了这一观点,在自然状态下,美人蕉根系能够均匀泌氧,而风车草几乎不泌氧;在厌氧状态下美人蕉的根尖部位强烈泌氧,而风车草除根基、根尖不泌氧外,其余部位均泌氧^[44]。这表明不同植物在不同条件下的应对策略不同,从而也导致同一种植物在不同溶氧条件下泌氧能力的差异。刘永

等选择木榄、桐花、白骨壤 3 种泌氧能力不同的植物对铅、铜、锌的耐性,结果表明 3 种植物对铅、铜、锌都具有一定的耐性,但其生长都不同程度地受到抑制,木榄泌氧能力相对较弱,但对铅、铜、锌的耐性更高^[45]。根系泌氧机制在水处理领域的研究进展为浮床植物的应用奠定了基础。尽管大量研究已经证明湿地植物根系具有泌氧作用,并使得植物根系泌氧(ROL)的研究得以深化,但其对富营养化水体中氮、磷等营养物以及镉等重金属的去除之间的关系与机理尚需进一步论证。

3.3 根表铁锰氧化物胶膜的形成

水生植物的生长环境使得植物根系周围氧含量较低,还原作用占据优势,造成土壤中 Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Cu^{2+} 等还原性物质的离子浓度急剧增加^[46],对植物产生毒害作用,影响其生长。为了适应环境,湿地植物形成了根系泌氧机制,使渍水土壤中大量存在的 Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 等还原性物质被氧化,如 $4\text{Fe}^{2+} + \text{O}_2 + 10\text{H}_2\text{O} = 4\text{Fe}(\text{OH})_3 + 8\text{H}^+$ 。经过一系列氧化作用, Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 等还原性离子被氧化形成了沉积在湿生植物根表的红棕色铁锰氧化物胶膜^[47-48]。植物根系的氧化能力被认为是根表铁锰氧化物膜形成的最主要因素之一^[49]。张西科等在研究具有不同根系氧化能力的水稻品种对磷、锌富集状况中发现,根表铁膜量与水稻的根系氧化能力呈正相关,即泌氧能力越强,其形成铁膜量越多^[50]。但蔡妙珍等研究 2 种基因型水稻品种 Azucena、IR64 铁膜形成状况发现,2 个水稻品种幼苗根表铁膜数量存在明显差异,但其根系氧化力相差甚小,研究认为是根系表面积而非根系氧化力导致了这 2 个水稻品种根表铁膜数量的差异^[51]。

3.4 根表铁氧化物胶膜对富营养化水体的净化作用

国内外越来越多的研究者开始利用空心菜、水稻、水芹等植物建造生物浮床来净化水质,以去除水体中的氮、磷元素,既创造了经济效益,又改善了水体富营养状态,取得了较好效果。在同等条件下,植物浮床覆盖率越高,氮、磷去除率就越高^[52]。富营养化水体的净化效果与浮床植物根表的铁膜含量的关联性有待进一步研究。植物根表铁膜能够富集大量营养元素,如磷、锌、氮、镁、锰等,是营养元素的富集库^[53-54]。当介质中缺乏营养时,这些营养元素就能被植物活化吸收利用^[55-58]。吕世华等研究发现,在水稻根表的铁膜厚度适中时,地上部位对磷的吸收量达到最大^[59]。Ye 等研究表明,香蒲在根表覆有铁膜的状况下,其根和地上部分的含铁量都高于无铁膜覆盖状态,尤其是根部,是无铁膜的 32 倍,表明铁膜中的铁元素可以被香蒲吸收^[60]。刘婧等在利用湿地植物进行污水处理的研究中也发现,相同条件下,根表覆盖铁膜的植物系统对磷的去除率明显高于无铁膜覆盖的植物系统^[61]。这些研究为植物浮床法结合根表铁膜去除水体中的氮、磷提供了依据。然而曾祥忠等研究发现,植物根表铁膜的形成抑制了对磷的吸收^[62],造成这一现象的原因可能是由于铁膜中铁氧化物对磷的亲和力较强,根际吸附的磷过多,有效性降低,植物可吸收利用的磷减少。也有研究发现,铁膜对氮、磷等营养元素的富集能力与铁膜的量有关。如 Christensen 等在野外研究山梗菜时发现,铁膜含量低于 $30 \mu\text{mol/g}$ 时,山梗菜体内磷含量与植物可利用磷含量呈显著正相关;铁膜含量高于 $30 \mu\text{mol/g}$ 时,山梗菜体内磷含量下降,表明铁膜太厚时

影响了植物对磷的吸收^[63]。Zhang 等研究水稻根表铁膜过程中也发现,当铁膜含量为 $0.2 \sim 24.5 \text{ mg/g}$ 时,水稻对磷的吸收量随着铁膜含量的增加而增加,当铁膜含量达到 28.3 mg/g 时,水稻磷含量不增反降^[64]。总之,根表铁锰氧化物胶膜在一定程度上是一个养分富集库,氧化物胶膜厚度是影响养分富集能力的一个重要因素;此外根系的氧化能力、介质中养分浓度、土壤中铁膜含量等也会影响养分富集。

4 浮床植物根系在水环境治理中的应用展望

4.1 开展研究的必要性

虽然浮床植物在水质净化等方面的作用已经被认可,也被广泛应用于水产养殖中,然而在浮床植物根部泌氧能力与机理方面研究较少,且不够系统。因此,目前有些现象不能得到有力的理论技术支持,存在着较多争议。如在浮床植物根系泌氧与植物生长发育方面,一般认为,径向泌氧能够提高根际周围氧含量,是植物适应环境的一种表现,但在淹水环境中对氧需求过高,可能会造成氧气的被动释放,对浮床植物的生长发育产生负面影响。因此,寻找浮床植物内部氧气的释放与根系周围氧气的需求量间的平衡关系将是未来研究方向。为了进一步探明浮床植物根系泌氧与植物生长发育间的关系,可深入开展以下研究:探究浮床植物根际氧浓度对根系生态生理功能及产量的调控;提高浮床植物水上部分光合作用以及外界营养利用率,建立理想株型等;采用新方法、新手段更深入地研究根系泌氧,建立数学模型,成立数据库,使研究方法更方便快捷,研究结果更准确。

4.2 研究中存在问题及展望

天然铁锰氧化物在土壤、水体以及其他类型的沉积环境中,可以氧化某些有毒的酚类化合物或加速尿素类化合物的转化^[65],是一种典型的潜在氧化剂,在去除土壤或水体的有害金属和有机污染物方面展现出了广阔前景^[65-66]。但应用植物根表形成的铁锰氧化物胶膜治理环境的技术起步较晚,虽然取得了一定成绩,但还存在许多需要完善的地方:(1)环境因素影响方面。植物根表铁锰氧化物胶膜的形成不仅与植物种类有关,还受外界条件的影响。目前对环境因素,尤其是水势变化、根系分泌物、周围微生物群落等因素对浮床植物根表铁锰氧化物膜从形成到脱落整个过程的影响,都鲜有报道,有待进一步研究。(2)延伸到利用浮床植物治理水环境方面。以往研究集中在芦苇、香蒲等天然湿地植物上,在目前拥有广阔前景的生态浮床技术方面的研究较少,因此今后研究中应该扩大物种类型,如以水芹菜、水葫芦等植物为研究对象,延伸到浮床植物修复环境方面,并运用到水产养殖中,在净化水体的同时,又能取得一定的经济效益、社会效益。(3)在研究手段和技术方面。目前研究者仅从侧面对根表铁锰氧化物胶膜有一定了解,研究方法和技术还不甚成熟,若要全面地了解根表铁氧化物胶膜的生理生态特征及其产生的生态效应,必须进行研究技术的革新。

根系分泌物介导下植物-土壤-微生物相互关系的研究一直是根际生态学的一个重要研究领域。浮床植物根系分泌物和周围微环境对水体修复的作用,随着生态浮床技术研究的深入及其在水产养殖应用上的推广也渐渐受到重视。近年来,根系生物学特性在研究方法以及生产实践指导上都取

得了较好成果,但水环境中浮床植物的根系分泌物与根际微生物在植物修复中的作用机制鲜见报道。此外,以往研究结果中存在着不足之处:(1)相关研究多停留在室内模拟阶段,如利用水培、砂培等模拟自然环境进行植物根际分泌物的研究,得到的试验结果可能与在实际环境中的研究结果存在差异,且目前大多数研究成果还未能运用到实际中。(2)由于分泌物种类繁多,所以对许多分泌物尤其是化感物质的检测尚未进入到量化阶段。(3)植物与某些微生物共培,可激活植物体内相关代谢途径,促进植物生长,但这一现象的机理尚不清楚,有待进一步研究。

今后研究可从以下方面进行延伸。(1)在选择浮床植物时,可通过研究根系分泌物的组成及其在根际生态系统中的作用提供理论支持。(2)进行浮床植物根系表面生化特性及与根系微生物群落的相关性研究,包括根系表面积、体积、根表氧化物等对微生物群落的影响。(3)建立分析浮床植物根际微生物群落的方法。(4)为了有效地降低病原菌对宿主的致病性并促进农业生产,则需要深入研究微生物群体效应及其与植物生长发育间的相互关系。病原菌的群体效应机制是一种细菌细胞间传递信息的通讯机制,它能够调控病原菌在植物根际的定殖并使宿主致病。因此在深入研究的基础上,制定相应方法和措施,如利用转基因技术等能有效地预防病原菌暴发成灾^[67]。

参考文献:

- [1] 陈宪春. 水生生态和鱼虾病害之因果关系及药物防治中应注意的有关问题[J]. 现代渔业信息, 1992, 7(6): 19-22.
- [2] 房英春, 刘广纯, 田春. 养殖水体污染对养殖生物的影响及水体的修复[J]. 中国水产, 2005(4): 78-80.
- [3] Lynch J P. Root architecture and plant productivity [J]. Plant Physiology, 1995, 109(1): 7-13.
- [4] Hiltner L. Über neue erfahrungen und probleme auf dem gebiet der bodenbakteriologie und unter besonderer berucksichtigung der grundung und brache[J]. Arb Deut Landwirsch Ges, 1904, 98: 59-78.
- [5] 陈红, 冯云, 周建梅, 等. 植物根系生物学研究进展[J]. 世界林业研究, 2013, 26(5): 25-29.
- [6] 张超. 黄土丘陵区根际微生物对退耕地植被恢复的响应[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.
- [7] 嵇茂才, 周明耀, 张凤翔, 等. 水肥耦合条件下水稻根系形态及其活力研究[C]. 中国农业工程学会 2005 年学术年会论文集, 2005: 230.
- [8] Marschener H. Role of root growth, arbuscular mycorrhiza, and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition [J]. Field Crops Research, 1998, 56(1/2): 203-207.
- [9] Ingram K T, Bueno F D, Namuco O S, et al. Rice root traits for drought resistance and their genetic variation[M]//Kirk G J D. Rice root: nutrient and water use. Manila: International Rice Research Institute, 1994: 66-77.
- [10] Dong B, Rengel Z, Graham R D. Root morphology of wheat genotypes differing in zinc efficiency [J]. Journal of Plant Nutrition, 1995, 18(12): 2761-2773.
- [11] Gross K L, Peters A, Pregitzer K S. Fine root growth and demographic responses to nutrient patches in four old-field plant species[J]. Oecologia, 1993, 95(1): 61-64.
- [12] 张淑香, 高子勤. 连作障碍与根际微生态研究 II. 根系分泌物与酚酸物质[J]. 应用生态学报, 2000, 11(1): 152-156.
- [13] Hoftland E, Findenag G R, Nelemans J A. Solubilization of rock phosphate by rape. II. Local root exudation of organic acids as a response to P-starvation [J]. Plant and Soil, 1989, 113(2): 161-165.
- [14] 周明, 涂书新, 孙锦荷, 等. 富钾植物籽粒苋 (*Amaranthus* spp.) 对土壤矿物钾的吸收利用研究[J]. 核农学报, 2005, 19(4): 291-296.
- [15] Pinto A P, Simoes I, Mota A M. Cadmium impact on root exudates of sorghum and maize plants: a speciation study [J]. Journal of Plant Nutrition, 2008, 31(10): 1746-1755.
- [16] Stermitz F, Bais H, Foderaro T, et al. 7, 8-Benzoflavone: a phytotoxin from root exudates of invasive Russian knapweed [J]. Phytochemistry, 2003, 64(2): 493-497.
- [17] Abenavoli M, Cacco G, Sorgonù A, et al. The inhibitory effects of coumarin on the germination of durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. durum, cv. Simeto) seeds [J]. Journal of Chemical Ecology, 2006, 32(2): 489-506.
- [18] Nakano H, Morita S, Shigemori H, et al. Plant growth inhibitory compounds from aqueous leachate of wheat straw [J]. Plant Growth Regulation, 2006, 48(3): 215-219.
- [19] Warembourg F R, Billes G. Estimating carbon transfers in the plant rhizosphere [C]//Harley J L, Russell R S. The soil root interface. London: Academic Press, 1979: 183-194.
- [20] Rovira A D, Foster R C, Martin J K. Origin, nature and nomenclature of the organic material in the rhizosphere [C]//Harley J L, Russell R S. The soil root interface. London: Academic Press, 1979: 1-4.
- [21] 张福锁. 根系分泌物及其在植物营养中的作用[J]. 北京农业大学学报, 1992, 18(4): 353-356.
- [22] 张福锁. 环境胁迫与植物根际营养[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 1-11.
- [23] 张豆豆, 梁新华, 王俊. 植物根际分泌物研究综述[J]. 中国农学通报, 2014, 30(35): 314-320.
- [24] 项学敏, 宋春霞, 李彦生, 等. 湿地植物芦苇和香蒲根际微生物特性研究[J]. 环境保护科学, 2004, 30(4): 35-38.
- [25] Neralla S, Weaver R W, Lesikar B J, et al. Improvement of domestic waste-water quality by subsurface flow constructed wetland [J]. Bioresource Technology, 2000, 75(1): 19-25.
- [26] 唐莹莹, 李秀珍, 周元清, 等. 浮床空心菜对氮循环细菌数量与分布和氮素净化效果的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(9): 2837-2846.
- [27] 常会庆, 丁学峰, 蔡景波. 水生植物分泌物对微生物影响的研究[J]. 水土保持研究, 2007, 14(4): 57-60.
- [28] 何欢, 王占武, 胡栋, 等. 根系分泌物与根际微生物互作研究进展[J]. 河北农业科学, 2011, 15(3): 69-73.
- [29] 赵庆杰. 种植不同植物的人工湿地土壤微生物群落研究[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2011, 29(3): 47-52.
- [30] 黄娟, 王世和, 钟秋霜, 等. 植物生理生态特性对人工湿地脱氮效果的影响[J]. 生态环境学报, 2009, 18(2): 471-475.
- [31] Armstrong W. Aeration in higher plants [J]. Advances in Botanical Research, 1979(22): 225-32.
- [32] Jaynes M L, Carpenter S R. Effects of vascular and nonvascular

- macrophytes on sedi - ment redox and solute dynamics[J]. *Ecology*, 1986, 67(4): 875 - 882.
- [33] Armstrong J, Armstrong W, Beckett P M. Phragmites australis: venturi and humidity - induced pressure flows enhance rhizome aeration and rhizosphere oxidation [J]. *New Phytologist*, 1992, 120(2): 197 - 207.
- [34] Brix H. Treatment of waste - water in the rhizosphere of wetland plants; the root - zone method [J]. *Water Science and Technology*, 1987, 19(7): 107 - 118.
- [35] Colmer T D. Long - distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots [J]. *Plant Cell and Environment*, 2003, 26(1): 17 - 36.
- [36] Visser E W, Colmer T D, Blom C M. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mon and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma [J]. *Plant Cell and Environment*, 2000, 23(11): 1237 - 1245.
- [37] Armstrong J, Armstrong W. Rice: sulfide - induced barriers to root radial oxygen loss, Fe^{2+} and water uptake, and lateral root emergence [J]. *Annals of Botany*, 2005, 96(4): 625 - 638.
- [38] 章永松, 林咸永, 罗安程. 水稻根系泌氧对水稻土磷素化学行为的影响 [J]. *中国水稻科学*, 2000, 14(4): 208 - 212.
- [39] Kirk G J D, Bajita J B. Root - induced iron oxidation, pH changes and zinc solubilisation in the rhizosphere of lowland rice [J]. *New Phytologist*, 1995, 131(1): 129 - 137.
- [40] Kirk G J D. Plant - mediated processes to acquire nutrients: nitrogen uptake by rice plants [J]. *Plant and Soil*, 2001, 232(1/2): 129 - 134.
- [41] 邓泓, 叶志鸿, 黄铭洪. 湿地植物根系泌氧的特征 [J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2007(6): 69 - 76.
- [42] Lai W, Wang S, Peng C, et al. Root features related to plant growth and nutrient removal of 35 wetland plants [J]. *Water Research*, 2011, 45(13): 3941 - 3950.
- [43] Mei X, Yang Y, Tam N, et al. Roles of root porosity, radial oxygen loss, Fe plaque formation on nutrient removal and tolerance of wetland plants to domestic wastewater [J]. *Water Research*, 2014, 50(3): 147 - 159.
- [44] 范子红, 刘超翔. 溶氧条件对美人蕉和风车草根系泌氧特征的影响 [J]. *城市环境与城市生态*, 2011, 24(6): 14 - 17.
- [45] 刘永, 杨俊兴, 皮娜, 等. 三种不同泌氧能力的红树植物对铅、锌、铜的耐性研究 [J]. *生态科学*, 2008, 27(5): 433 - 435.
- [46] Armstrong W. The oxidising activity of roots in water - logged soils [J]. *Physiol Plant*, 1967, 20(4): 920 - 926.
- [47] Chen C C, Dixon J B, Turner F T. Iron coatings on rice roots: morphology and models of development [J]. *Soil Sci Soc Am*, 1980, 44(5): 1113 - 1119.
- [48] Crowder A A, Coltman D W. Formation of manganese oxide plaque on rice roots in solution culture under varying pH and manganese (Mn^{2+}) concentration conditions [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1993, 16(4): 589 - 599.
- [49] Mendelsohn I A, Kleiss B A, Wakeley J S. Factors controlling the formation of oxidized root channels; a review [J]. *Wetlands*, 1995, 15(1): 37 - 46.
- [50] 张西科, 尹君, 刘文菊, 等. 根系氧化力不同的水稻品种磷锌营养状况的研究 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2002, 8(1): 54 - 57.
- [51] 蔡妙珍, 罗安程, 章永松, 等. 水稻根表铁膜对磷的富集作用及其与水稻磷吸收的关系 [J]. *中国水稻科学*, 2003, 17(2): 187 - 190.
- [52] 宋祥甫, 邹国燕, 吴伟明, 等. 浮床水稻对富营养化水体中氮、磷的去除效果及规律研究 [J]. *环境科学学报*, 1998, 18(5): 489 - 494.
- [53] Liang Y, Zhu Y G, Xia Y, et al. Iron plaque enhances phosphorus uptake by rice (*Oryza sativa*) growing under varying phosphorus and iron concentrations [J]. *Annals of Applied Biology*, 2006, 149(3): 305 - 312.
- [54] Hossain M B, Jahiruddin M, Loeppert R H, et al. The effects of iron plaque and phosphorus on yield and arsenic accumulation in rice [J]. *Plant and Soil*, 2009, 317(1/2): 167 - 176.
- [55] Jiang F Y, Chen X, Luo A C. Iron plaque formation on wetland plants and its influence on phosphorus, calcium and metal uptake [J]. *Aquatic Ecology*, 2009, 43(4): 879 - 890.
- [56] Zhang X K, Zhang F S, Mao D R. Effect of iron plaque outside roots on nutrient uptake by rice (*Oryza sativa* L.): Zinc uptake by Fe deficient rice [J]. *Plant and Soil*, 1998, 202(1): 33 - 39.
- [57] Otte M L, Rozema J, Koster L, et al. Iron plaque on roots of *Aster - tripolium* L. - interaction with zinc uptake [J]. *New Phytologist*, 1989, 111(2): 309 - 317.
- [58] Otte M L, Dekkers M J, Rozema J, et al. Uptake of arsenic by *Aster - tripolium* in relation to rhizosphere oxidation [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1991, 69(12): 2670 - 2677.
- [59] 吕世华, 张西科, 张福锁, 等. 根表铁、锰氧化物胶膜在磷不同浓度下对水稻磷吸收的影响 [J]. *西南农业学报*, 1999, 12(增刊1): 7 - 12.
- [60] Ye Z H, Baker A M, Wong M H, et al. Copper and nickel uptake, accumulation and tolerance in *Typha latifolia* with and without iron plaque on the root surface [J]. *New Phytologist*, 1997, 136(3): 481 - 488.
- [61] 刘婧, 陈昕, 罗安程, 等. 湿地植物根表铁膜在污水磷去除中的作用 [J]. *浙江大学学报*, 2011, 37(2): 224 - 230.
- [62] 曾祥忠, 吕世华, 刘文菊, 等. 根表铁、锰氧化物胶膜对水稻铁、锰和磷、锌营养的影响 [J]. *西南农业学报*, 2001, 14(4): 34 - 38.
- [63] Christensen K K, Wigand C. Formation of root plaques and their influence on tissue phosphorus content in *Lobelia dortmanna* [J]. *Aquatic Botany*, 1998, 61(2): 111 - 122.
- [64] Zhang X K, Zhang F S, Mao D R. Effect of iron plaque outside roots on nutrient uptake by rice (*Oryza sativa* L.): phosphorus uptake [J]. *Plant and Soil*, 1999, 209(2): 187 - 192.
- [65] 鲁安怀, 卢晓英, 任子平, 等. 天然铁锰氧化物及氢氧化物环境矿物学研究 [J]. *地学前缘*, 2000, 7(2): 473 - 483.
- [66] 汤艳杰, 贾建业, 谢先德. 铁锰氧化物在污染土壤修复中的作用 [J]. *地球科学进展*, 2002, 7(4): 557 - 564.
- [67] Von B B, Bauer W D, Coplin D L. Quorum sensing in plant - pathogenic bacteria [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2003, 41(1): 455 - 482.