

放牧强度和短期休牧对青藏高原东部高寒草甸优势物种根系分泌速率的影响*

陈冬明^{1,2} 孙庚^{2**} 郑群英³ 张楠楠² 冉启凡⁴ 史长光³ 徐良英⁵ 曾凯¹ 刘琳^{1**}

¹四川农业大学动物科技学院草学系 成都 611130

²中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室 成都 610041

³四川省草原科学研究院 成都 610097

⁴重庆市畜牧科学院 荣昌 402460

⁵九寨沟风景名胜区管理局 九寨沟 623402

摘要 根系分泌物是调节土壤养分循环的关键物质, 对土壤微生物生理活性和有机物分解等土壤生态过程有关键影响. 为了解放牧条件下根系分泌物分泌速率和变化规律, 在放牧管理试验样地上, 采用原位草本根系分泌物收集法, 在生长旺季测定不同放牧强度 (不放牧、轻度放牧、重度放牧) 和放牧停止后1 d和21 d取样 (视为短期休牧) 青藏高原高寒草甸优势物种垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 的根系分泌速率. 结果显示: 放牧条件下, 垂穗披碱草在生长旺季正午的根系分泌平均速率 (以C计) 为851.29 $\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$. 放牧停止后1 d, 不放牧、轻度放牧和重度放牧的根系分泌速率无显著差异; 而放牧停止后21 d, 轻度放牧的根系分泌速率 [(1 032.33 $\pm$ 53.63) $\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$] 和地上生物量增量显著高于不放牧, 重度放牧则与不放牧差异不显著. 本研究表明, 轻度放牧和适当短期休牧能够增加根系分泌速率, 并可能通过正反馈作用刺激植物地上补偿生长. (图3 表2 参51)

关键词 根系分泌物; 放牧强度; 垂穗披碱草; 高寒草甸; 野外原位根系分泌物测定法

CLC S812 (271): Q945.78

The effects of grazing on root exudates of dominant species in an alpine meadow of the eastern Tibetan Plateau*

CHEN Dongming^{1,2}, SUN Geng^{2**}, ZHENG Qunying³, ZHANG Nannan², RAN Qifan⁴, SHI Changguang³, XU Liangying⁵, ZENG Kai & LIU Lin^{1**}

¹Department of Grassland Science, College of Animal Science and Technology, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

²Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

³Sichuan Academy of Grassland Science, Chengdu 610097, China

⁴Chongqing Academy of Animal Sciences, Rongchang 402460, China

⁵Jiuzhaigou National Preserve Management Bureau, Jiuzhaigou 623402, China

Abstract Root exudates are the key substances in regulating soil nutrient cycling, and they have pivotal impacts on soil microbial activity and organic matter decomposition. This paper aimed to clarify secretion rates and changes of root exudates under grazing condition. We conducted a grazing management experiment and adopted *in situ* method to measure root exudates of the dominant species *Elymus nutans* under different grazing intensities (no grazing, light grazing, heavy grazing) and different days after grazing stopped (1 day and 21 day) during the peak growing season in an alpine meadow of the eastern Tibetan Plateau. The results showed an average rate of root exudates of *E. nutans* as 851.29 $\mu\text{g C g}^{-1} \text{root h}^{-1}$ during the peak growing season. The rate of root exudates was significantly higher in light grazing than no grazing, but there was no significant difference between heavy grazing and no grazing. The rate of root exudation 1 day after grazing showed no significant difference from that of no grazing, while the rate was significantly higher in 21 day after grazing than in 1 day after grazing and the no grazing. This study showed that both light grazing and rest grazing could enhance the rate of root exudation, therefore beneficial to maintenance of soil fertility in an alpine meadow ecosystem.

Keywords root exudates; grazing intensity; *Elymus nutans*; alpine meadow; *in situ* method to trap root exudates of herb

收稿日期 Received: 2015-10-22 接受日期 Accepted: 2015-11-23

*国家自然科学基金项目 (31500346, 31350110328)、四川省科技厅项目 (2014HH0017, 2015HH0025, 2015JY0231, 2016HH0082)、中国科学院“西部之光”项目和中国科学院成都生物研究所青年研究员项目资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31500346, 31350110328), the Chinese Academy of Sciences Western Light Program, the Sichuan Science & Technology Department (2014HH0017, 2015HH0025, 2015JY0231, 2016HH0082) and the Chengdu Institute of Biology Youth Professor Program

**通讯作者 Corresponding authors (E-mail: sungeng@cib.ac.cn; 463783757@qq.com)

根系分泌物是植物在生长过程中通过活根向生长基质中释放的各种物质的统称。根系分泌物是复杂的非均一混合物,不仅有质子、无机离子(H^+ 、 NH_4^+ 、 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等),还有大量的有机物质(氨基酸、有机酸、糖等)^[1-2]。根系分泌物中含有大量可被微生物利用的有机化合物,尤其是小分子可溶性有机物,可作为碳源直接被微生物利用^[3-4]。在营养缺乏时,根系分泌物能通过对土壤中矿质元素的溶解、螯合、迁移和活化等作用提高土壤养分的有效性^[5-7]。总之,根系分泌物具有调控根际微生物活性和群落结构^[8-11]、影响土壤有机物分解和养分代谢^[12]的功能,被认为是调节土壤过程的关键物质^[13]。

以往有关根系分泌物的研究,多为无菌溶液培养,即在无微生物消耗根系分泌物条件下,收集分析溶液中的有机物^[14]。这些研究虽然有助于理解根际沉积过程中植物的生理过程,但是不能确定生长在土壤中的植物根系释放的有机物碳含量^[14]。近年来,同位素标记技术($^{13}\text{CO}_2$)也越来越多地被用于根系分泌物研究^[15]。然而,在野外条件通过同位素标记不能确定总碳流以及被标记碳的百分比^[16-17],更不能准确定量进入土壤的有机碳。目前,Philips和Meier等在对火炬松根系分泌物的研究中提出了一种新的根系分泌物收集方法——原位根系分泌物收集法。该方法在野外尽可能避免干扰植物的条件下,从完整根系中收集到了根系分泌物,为其他植物的原位根系分泌物研究提供了很好的参考^[18-22]。

青藏高原东部植被类型为高寒草甸,生态系统十分脆弱,对环境变化和人类活动非常敏感。近几十年来,随着这一区域放牧强度的持续增加,放牧对草甸生态系统过程和功能(比如碳循环)的影响日益增强^[23-24]。目前,有关草地根系分泌物的研究主要集中在室内化学成分及化感作用^[1,25-26],而针对野外条件下根系分泌物分泌速率及其对放牧干扰的响应研究很少。仅有的几个放牧对根系分泌物影响研究采用刈割模拟放牧^[22,27-28]。其结果表明,刈割增加根系碳渗出刺激根际有机物矿化,并有益于植物生长。然而,天然草地根系分泌速率有多大?不同的放牧强度对根系分泌速率有何影响?放牧对根系分泌速率的影响是否具有时间效应?这一系列问题尚不清楚。因而,本研究假设真实放牧增加草地根系分泌物,放牧强度越强,根系分泌物速率越高;采用野外原位根系分泌物测定的新方法,测定不同放牧强度和休牧时间条件下高寒草甸优势物种的根系分泌速率,探讨放牧对根系分泌物影响的持续性。本研究将有助于探明放牧对高寒草甸生态系统碳循环的影响机制,对高寒放牧草地科学管理也有现实意义。

1 研究区域

研究地点位于青藏高原东部四川省红原县瓦切乡(北纬 $33^{\circ}05'21''$,东经 $102^{\circ}35'43''$,海拔3 429.36 m)。该区域属于青藏高原典型高寒草甸,年平均气温 1.1°C ,年平均降雨量为753 mm。土壤为高寒草甸土,土壤表层有机质含量丰富。优势物种为垂穗披碱草(*Elymus nutans*),在群落中的盖度达到80%以上。此外,还有草地早熟禾(*Poa pratensis*)、发草(*Deschampsia Caespitosa*)、卷耳(*Cerastium arvense*)、老鹳

草(*Geranium wilfordii*)等草甸常见物种。

2 试验方法

2.1 试验设置

设置放牧强度和放牧停止后取样时间两因素试验。放牧强度:不放牧、轻度放牧、重度放牧;放牧停止后取样时间:放牧停止后1 d、放牧停止后21 d。共6个处理(为了与放牧组保存一致,不放牧组也设置与放牧组相同的两个取样时间),每个处理设置5个 $30\text{ m} \times 30\text{ m}$ 的重复样方,共30个样方。从2014年6月1日开始放牧平均体重43.36 kg、1-2岁的空怀藏绵羊母羊,8月5日停止放牧。通过控制各个样方藏绵羊数量来控制放牧强度,直至放牧结束,轻度放牧采食量为20%,重度放牧采食量为70%。8月6日收集放牧停止后1 d的根系分泌物,8月26日收集放牧停止后21 d的根系分泌物。在采集根系分泌物的同时,测定各处理下垂穗披碱草的地上和地下(0-15 cm)生物量。

2.2 样品采集

2.2.1 根系分泌物的采集 2013年8月,每个处理随机选取5株大小一致的垂穗披碱草,在选取植株基部用镊子仔细挖掘表层土壤直至找到该植株的一条根系,慢慢沿着根系伸展的方向挖掘出一条完整根系。挖掘过程中,尽可能少地剪掉根系伸展方向上的地表植被,并且尽可能减少挖掘范围和对根系的损害。由于挖掘过程用时太长,在其过程中要用喷雾瓶保持挖出根系的湿润。用双蒸水冲洗干净根系上的泥沙,按照根系分级方法^[29-30],将根系前端15-20 cm最具活性的三级及三级以上细根放入30 mL玻璃注射器制作的根系分泌物原位收集器(图1)^[22,31]。详细说明如下:取玻璃注射器针筒,放入适量20目左右($850\text{ }\mu\text{m}$)的酸洗玻璃砂,注射器内针头端放入450目尼龙网防止玻璃砂堵塞注射器,将医用三通管装在玻璃注射器针头出口作为开关,将根系放入后用开口、开孔的橡胶塞和封口膜封口,加入适量无碳营养液($2.100\text{ mmol/L CaCl}_2$, $1.000\text{ mmol/L KNO}_3$, $1.000\text{ mmol/L NaNO}_3$, $0.750\text{ mmol/L MgSO}_4$, $0.500\text{ mmol/L K}_2\text{SO}_4$, $0.307\text{ mmol/L NaH}_2\text{PO}_4$, $0.026\text{ mmol/L Na}_2\text{HPO}_4$, $0.050\text{ mmol/L H}_3\text{BO}_3$, $0.0086\text{ mmol/L MnSO}_4$, $0.002\text{ mmol/L ZnSO}_4$, $0.001\text{ mmol/L CuSO}_4$)^[14]。将整个收集器向下倾斜 45° 埋入原位土壤中静态培养2 d后,用无碳营养液和真空泵洗涤完全装置中的分泌物,再加入新无碳培养液。培养2 h后,用真空泵收集培养液即为根系分泌物溶液。同时,在相同条件下,进行无根培养,提取溶液作为空白处理。为洗涤干净和收集完全,重复洗涤、收集3-4次。收集到的根系分泌物溶液用保温箱带回, 4°C 保存。具体步骤参照Phillips等的方法^[22]。分泌物采集完后,将收集分泌物的根系取下并称干重。所有处理的根系分泌物提取都在上午11点至下午3点内完成,以保证获得当天根系分泌峰值。根据收集溶液体积和有机碳浓度计算出2 h内该根系的根系分泌物产量(以C计),由该根系干重求得每克根系在单位时间内的根系分泌物量(以C计),即根系分泌速率($\mu\text{g g}^{-1}\text{ h}^{-1}$)。

2.2.2 其它样品的采集 在采集根系分泌物的同时,测定各处理下垂穗披碱草的地上和地下(0-15 cm)生物量。地上生

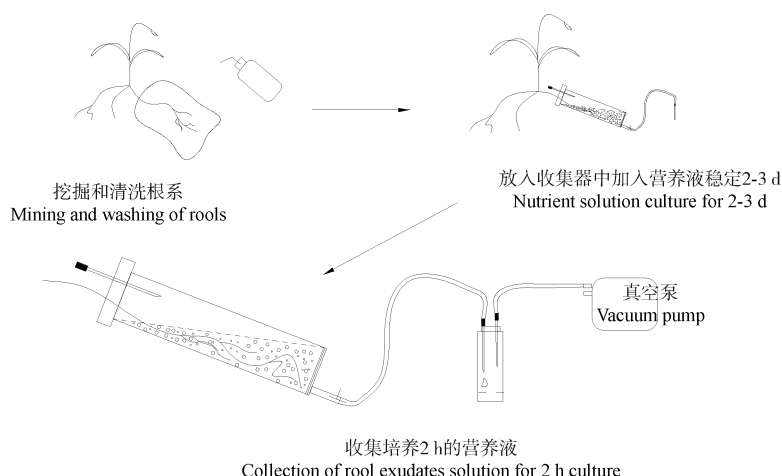


图1 草本植物原位根系分泌物收集法实验流程图。

Fig. 1 Sketch of the experimental system for *in situ* trapping of root exudates from intact herbaceous roots.

表1 垂穗披碱草地下生物量、地上生物量和总生物量的双因素方差分析结果

Table 1 Results (*F*-Values) of Two-way ANOVAs on the effects of grazing intensity and time after grazing on plant biomass of *Elymus nutans*

因素 Factor	地下0-15 cm生物量 0-15 cm underground biomass ($m/g\ m^{-2}$)			地上生物量 Aboveground biomass ($m/g\ m^{-2}$)			总生物量 Total biomass ($m/g\ m^{-2}$)		
	d_f	<i>F</i> -Values	<i>P</i>	d_f	<i>F</i> -Values	<i>P</i>	d_f	<i>F</i> -Values	<i>P</i>
T	1	0.023	0.879	1	7.893	0.010	1	1.808	0.191
G	2	0.641	0.535	2	31.658	0.000	2	4.361	0.024
T * G	2	0.029	0.972	2	0.454	0.640	2	0.138	0.872

T: 时间; G: 放牧。

T: Time; G: Grazing.

生物量测定: 采用收获法, 样方大小30 cm × 30 cm, 齐地刈割植被, 人工分出垂穗披碱草, 在75 °C的恒温箱烘干至恒重。地下生物量测定: 另选样方, 带地上植株挖取深15 cm的25 cm × 25 cm样方土块, 洗出根系; 然后根据地上部分人工分出垂穗披碱草, 剪下根系, 根据细根分级法^[29-30], 人工分出三级及三级以上的细根在80 °C的恒温箱烘干至恒重, 测定垂穗披碱草地下生物量和细根生物量。

2.3 样品分析

采用Torch催化燃烧TOC分析仪测量分泌物溶液中的总有机碳含量, 根据根系重量计算分泌速率。

2.4 数据处理

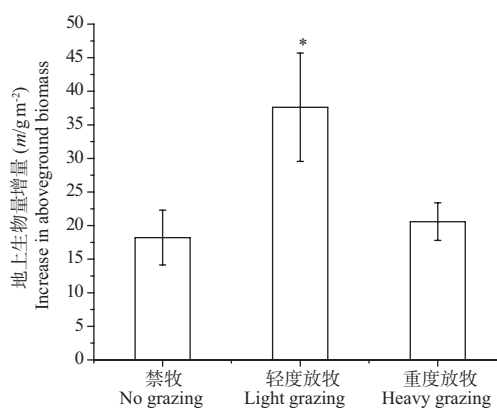
采用SPSS统计分析软件 (SPSS 17.0) 进行数据统计分析。采用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 分析放牧强度和休牧时间对垂穗披碱草地下0-15 cm根系生物量、地上生物量、总生物量和根系分泌物分泌速率的影响。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 分析休牧21 d后各放牧条件下地上生物量增加量的差异; 采用*t*-检验分析相同放牧强度下休牧时间对根系分泌物分泌速率的影响。采用Origin (Version 8.0) 制图。图中数据均为平均值 (mean) ± 标准误 (SE)。

3 结果

3.1 放牧对生物量的影响

双因素方差分析结果显示: 休牧时间和放牧显著影响地上生物量和总生物量 ($P < 0.05$); 放牧和休牧时间对地下

生物量、地上生物量和总生物量的影响没有交互作用 (表1)。从放牧停止后1 d到停止后21 d, 轻度放牧地上生物量增加量显著高于不放牧 ($P = 0.02$) 和重度放牧 ($P = 0.04$), 重度放牧与不放牧差异不显著 ($P = 0.76$) (图2)。

图2 放牧停止后21 d各放牧强度下垂穗披碱草地上生物量增加量。*表示休牧21 d后各放牧强度地上生物量增加量差异显著 ($P < 0.05$)。Fig. 2 Increment of aboveground biomass of *Elymus nutans* in different grazing intensities 21-d after grazing stopped. * Significant differences among treatments at $P < 0.05$ level.

3.2 放牧强度和休牧时间对根系分泌速率的影响

休牧时间对根系分泌速率有显著影响 ($P = 0.001$), 放牧强度对根系分泌速率无显著影响 ($P = 0.164$)。而且休牧时间和

放牧强度对根系分泌速率存在交互作用 ($P = 0.046$), 即在不同休牧时间梯度上, 放牧强度对根系分泌速率的影响差异显著 (表2、图3)。

在放牧刚结束时, 放牧对根系分泌速率没有明显影响, 而在放牧结束3周后使其分泌速率显著升高。休牧1 d, 不同放牧强度下根系分泌物的分泌速率没有显著差异; 休牧21 d, 轻度放牧和重度放牧根系分泌速率都显著增加 (图3)。休牧21 d, 轻度放牧根系分泌速率达到 $(1\ 032.33 \pm 53.63) \mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$, 显著高于休牧1 d ($P = 0.003$) 和不放牧 ($P = 0.031$); 重度放牧根系分泌速率为 $(976.7 \pm 68.84) \mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$, 显著高于休牧1 d ($P = 0.012$), 与不放牧相比虽然差异不显著 ($P = 0.163$), 但也增加了18.32%。放牧条件下, 青藏高原高寒草甸优势物种垂穗披碱草在生长旺季正午的根系分泌平均速率为 $851.29 \mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$ 。

表2 不同放牧梯度和休牧时间对垂穗披碱草根系分泌速率的双因素方差分析结果

Table 2 Results (F -Values) of two-way ANOVAs on the effects of grazing intensities and time after grazing on rate of root exudates

因素 Factor	d_f	F -Values	P
T	1	16.127	0.001
G	2	1.983	0.164
T * G	2	3.617	0.046

T: 时间; G: 放牧。

T: Time; G: Grazing.

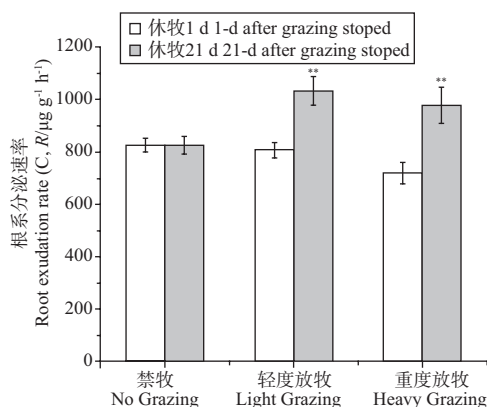


图3 不同放牧强度和休牧时间处理下垂穗披碱草根系分泌速率。**表示经 t 检验, 各放牧强度下不同休牧时间对根系分泌物分泌速率影响显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 3 Root exudation rate of *Elymus nutans* in different grazing intensities and different time after grazing. ** Significant differences among treatments at $P < 0.05$ level.

4 讨论

4.1 放牧强度和休牧对高寒草甸优势物种垂穗披碱草根系分泌速率的影响

本研究表明, 与休牧1 d相比, 轻度放牧和重度放牧后休牧3周, 垂穗披碱草根系分泌速率均显著增高。这与前人的研究一致, 即适度放牧增加根系分泌速率^[32-34]。研究表明, 放牧停止后, 植物在一定时期内会进行补偿生长^[35]。即放牧停止后休牧的一段时间内, 植物为满足自身快速生长过程中的养分需求, 通过根系释放大量根系分泌物, 产生对土壤微生

物生物量、活性的调节作用和对矿质元素的溶解、整合、迁移和活化等作用, 最终提高土壤限制性养分的有效性^[5-6]。适度放牧可能从3个方面影响根系分泌速率: 1) 诱导牧草发生一系列利于增加根系分泌速率的生理活动。例如适度放牧诱导根系贮存的碳、氮化合物活化^[36], 并增加根系可溶性碳量^[37]。Thornton和Paterson等研究表明根系分泌速率与根系可溶性碳呈正相关。2) 促进净光合速率增加^[38-39]。Minchin和Kuzakov等研究表明, 新光合作用在1 h内就能通过根系分泌物进入土壤^[40-41]。而新光合产物是根系分泌物的重要组成部分^[14]。因此, 根系分泌速率与净光合速率呈正相关。3) 改变草地环境也能诱导根系分泌速率增加。如牲畜践踏增加土壤紧实度, 能增加根系分泌物^[42-43]。

此外, 放牧对根系分泌速率的影响还表现出特定的时间效应, 即在放牧刚刚结束时不显现, 放牧停止后休牧21 d才显著增加 (图3)。而前人进行的刈割研究表明, 刈割在短期内 (0-3 d) 刺激根系分泌物分泌^[14, 28, 36, 44]。分析认为, 引起放牧与刈割的效应不同可能有两个原因: 一是放牧除了牲畜的选择性采食外, 还通过踩踏、粪尿归还等途径影响植物-土壤生态系统^[45-46]。牲畜排泄物中的无机氮能被植物直接吸收, 可能因在短期内迎合植物氮需求而抑制根系分泌速率的增加。在放牧条件下, 根系分泌速率受到生态系统生物和非生物多种因子的共同影响^[47], 而非简单刈割的影响。第二个重要的原因是放牧过程中, 牲畜的采食行为具有重复性, 而刈割是一次性的。单次刈割虽然刺激根系分泌, 但是牲畜连续、多次的采食对根系分泌可能没有即时的刺激作用。有研究表明, 刈割对根系分泌的效应跟刈割的强度、时间和频率有关^[13, 48-50]。本研究这种牲畜连续、多次采食可能并不能即时地增加根系分泌速率, 其中的详细机制还有待深入研究。

4.2 放牧强度对高寒草甸优势物种垂穗披碱草补偿生长的影响

休牧21 d后, 轻度放牧垂穗披碱草地上生物量增量显著高于不放牧 ($P = 0.02$) 和重度放牧 ($P = 0.04$), 重度放牧与不放牧差异不显著 ($P = 0.76$)。研究结果表明, 轻度放牧有利于垂穗披碱草地上补偿生长, 而重度放牧则不会促进垂穗披碱草地上部分的补偿生长。已有研究表明, 放牧植物通过增加根系分泌物^[14, 28, 36, 44]诱导根际微生物活动^[3-4], 进而提高根际氮素矿化和土壤有效氮, 最终增加植物叶片氮含量并形成正反馈作用^[51]。这种以根系分泌物为媒介的正反馈作用可能正是放牧刺激植物生长的机制之一^[34]。虽然本研究中, 休牧21 d后轻度放牧和重度放牧都增加了植物根系分泌速率, 但其对植物补偿生长的作用却不同。轻度放牧显著促进植物生长; 重度放牧对植物生长影响不显著, 甚至抑制植物生长。这可能由以下4个原因造成: 1) 轻度放牧的根系分泌速率最高, 植物通过根系分泌物增加的根际有效养分可能高于重度放牧; 2) 重度放牧后, 植物因损失大量光合功能叶片导致光合产物少, 并减缓了生长速率; 3) 植物蒸腾作用较弱, 导致其不能吸收根系分泌物介导的根际有效养分; 4) 重度放牧后, 土壤板结, 通气性差, 抑制植物生长。因此, 轻度放牧能够增加根系分泌速率, 并可能通过正反馈作用刺激植物地上补偿生长。

5 结论

本研究结果表明,在青藏高原高寒草甸生态系统中,放牧虽然没有即时(放牧停止后1 d)刺激根系分泌速率增加,但放牧停止后21 d(视为短期休牧)根系分泌速率增加;轻度放牧对根系分泌速率的增加效果显著,并能有效促进植物生长。因此在青藏高原高寒草甸生态系统中,轻度放牧的利用方式能提高草地生产力,对该地区畜牧业的可持续发展具有十分重要的作用。

参考文献 [References]

- Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, **57**: 233-266
- 刘玉,魏洁,黄雄飞,彭逸生,徐健荣. 红树植物桐花树、秋茄的有机酸类根系分泌物组成及含量[J]. 应用与环境生物学报, 2014, **20** (5): 850-855 [Liu Y, Wei J, Huang XF, Peng YS, Xu JR. Composition and contents of organic acids in root exudates of mangrove *Aegiceras corniculatum* and *Kandelia candel* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2014, **20** (5): 850-855]
- Jones DL, Hodge A, Kuzyakov Y. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition [J]. *New Phytol*, 2004, **163** (3): 459-480
- Brimecombe MJ, De Leij FA, Lynch JM. The effect of root exudates on rhizosphere microbial populations [M]//Pinton R, Varanini Z, Nannipieri P. Biochemistry and Organic Substances at the Soil-plant Interface. New York: Marcel Dekker, Inc, 2000: 95-140
- Dakora FD, Phillips DA. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments [J]. *Plant Soil*, 2002, **245** (1): 35-47
- Frank DA, Groffman PM. Plant rhizospheric N processes: what we don't know and why we should care [J]. *Ecology*, 2009, **90** (6): 1512-1519
- 王海斌,何海斌,邱龙,沈荔花,方长旬,林瑞余,林文雄. 低磷诱导水稻化感抑草能力增强的分子生理特性[J]. 应用与环境生物学报, 2009, **15** (3): 289-294 [Wang HB, He HB, Qiu L, Shen LH, Fang CG, Lin RY, Lin WX. Molecular physiological properties of the enhanced weed-suppression ability of rice allelopathy induced by lower phosphorus supplies [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2009, **15** (3): 289-294]
- Drake JE, Darby BA, Giasson MA, Kramer MA, Phillips RP, Finzi AC. Stoichiometry constrains microbial response to root exudation-insights from a model and a field experiment in a temperate forest [J]. *Biogeosciences*, 2013, **10** (2): 821-838
- De Deyn GB, Quirk H, Oakley S, Ostle N, Bardgett RD. Rapid transfer of photosynthetic carbon through the plant-soil system in differently managed grasslands [J]. *Biogeosci Discussions*, 2011, **8** (1): 1131-1139
- Broeckling CD, Broz AK, Bergelson J, Manter, DK, Vivanco JM. Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2008, **74** (3): 738-744
- Baudoin E, Benizri E, Guckert A. Impact of artificial root exudates on the bacterial community structure in bulk soil and maize rhizosphere [J]. *Soil Biol Biochem*, 2003, **35** (9): 1183-1192
- Bertin C, Yang X, Weston LA. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere [J]. *Plant Soil*, 2003, **256** (1): 67-83
- Farrar J, Hawes M, Jones D, Lindow S. How roots control the flux of carbon to the rhizosphere [J]. *Ecology*, 2003, **84** (4): 827-837
- Paterson E, Thornton B, Midwood AJ, Sim A. Defoliation alters the relative contributions of recent and non-recent assimilate to root exudation from *Festuca rubra* [J]. *Plant Cell Environ*, 2005, **28** (12): 1525-1533
- Thornton B, Paterson E, Midwood AJ, Sim A, Pratt SM. Contribution of current carbon assimilation in supplying root exudates of *Lolium perenne* measured using steady-state ^{13}C labelling [J]. *Physiol Plant*, 2004, **120** (3): 434-441
- Schnyder H. Long-term steady-state labelling of wheat plants by use of natural $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ mixtures in an open, rapidly turned-over system [J]. *Planta*, 1992, **187** (1): 128-135
- Marschner H, Kirkby E, Cakmak I. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients [J]. *J Exp Bot*, 1996, **47**: 1255-1263
- Meier IC, Avis PG, Phillips RP. Fungal communities influence root exudation rates in pine seedlings [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2013, **83** (3): 585-595
- Phillips RP, Meier IC, Bernhardt ES, Grandy AS, Wickings K, Finzi AC. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO_2 [J]. *Ecol Lett*, 2012, **15** (9): 1042-1049
- Phillips RP, Finzi AC, Bernhardt ES. Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO_2 fumigation [J]. *Ecol Lett*, 2011, **14** (2): 187-194
- Phillips RP, Bernhardt ES, Schlesinger WH. Elevated CO_2 increases root exudation from loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings as an N-mediated response [J]. *Tree Physiol*, 2009, **29** (12): 1513-1523
- Phillips RP, Erlitz Y, Bier R, Bernhardt ES. New approach for capturing soluble root exudates in forest soils [J]. *Funct Ecol*, 2008, **22** (6): 990-999
- Dong ZB, Hu GY, Yan CZ, Wang WL, Lu JF. Aeolian desertification and its causes in the Zoige Plateau of China's Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Environ Earth Sci*, 2010, **59** (8): 1731-1740
- Cao GM, Tang YH, Mo WH, Wang YS, Li YN, Zhao XQ. Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan plateau [J]. *Soil Biol Biochem*, 2004, **36** (2): 237-243
- Walker TS, Bais HP, Grotewold E, Vivanco JM. Root exudation and rhizosphere biology [J]. *Plant Physiol*, 2003, **132** (1): 44-51
- Doornbos RF, van Loon LC, Bakker PA. Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. A review [J]. *Agron Sustainable Dev*, 2012, **32** (1): 227-243
- Henry F, Vestergård M, Christensen S. Evidence for a transient increase of rhizodeposition within one and a half day after a severe defoliation of *Plantago arenaria* grown in soil [J]. *Soil Biol Biochem*, 2008, **40** (5): 1264-1267
- Hokka V, Mikola J, Vestberg M, Setälä H. Interactive effects of defoliation and an AM fungus on plants and soil organisms in experimental legume-grass communities [J]. *Oikos*, 2004, **106** (1): 73-84
- Picon-Cochard C, Pilon R, Tarroux E, Pagès L, Robertson J, Dawson L. Effect of species, root branching order and season on the root traits of 13 perennial grass species [J]. *Plant Soil*, 2012, **353** (1-2): 47-57
- Pilon R, Picon-Cochard C, Bloor JMG, Revaillet S, Kuhn E, Falcimagne

- R, Balandier P, Soussana JF. Grassland root demography responses to multiple climate change drivers depend on root morphology [J]. *Plant Soil*, 2013, **364** (1-2): 395-408
- 31 Van Schöll L, Hoffland E, Van Breemen N. Organic anion exudation by ectomycorrhizal fungi and *Pinus sylvestris* in response to nutrient deficiencies [J]. *New Phytol*, 2006, **170** (1): 153-163
- 32 Ziter C, MacDougall AS. Nutrients and defoliation increase soil carbon inputs in grassland [J]. *Ecology*, 2013, **94** (1): 106-116
- 33 Bardgett RD, Wardle DA, Yeates GW. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms [J]. *Soil Biol Biochem*, 1998, **30** (14): 1867-1878
- 34 Bardgett RD, Wardle DA. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities [J]. *Ecology*, 2003, **84** (9): 2258-2268
- 35 McNaughton SJ. Compensatory plant growth as a response to herbivory [J]. *Oikos*, 1983, **40** (3): 329-336
- 36 Hamilton EW, Frank DA, Hinchey PM, Murray TR. Defoliation induces root exudation and triggers positive rhizospheric feedbacks in a temperate grassland [J]. *Soil Biol Biochem*, 2008, **40** (11): 2865-2873
- 37 Bazot S, Mikola J, Nguyen C, Robin C. Defoliation-induced changes in carbon allocation and root soluble carbon concentration in field-grown *Lolium perenne* plants: do they affect carbon availability, microbes and animal trophic groups in soil? [J]. *Funct Ecol*, 2005, **19** (5): 886-896
- 38 Nowak R, Caldwell M. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance [J]. *Oecologia*, 1984, **61** (3): 311-318
- 39 Detling J, Dyer M, Winn D. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing [J]. *Oecologia*, 1979, **41** (2): 127-134
- 40 Minichin P, Thorpe M, Farrar J. Short-term control of root: shoot partitioning [J]. *J Exp Bot*, 1994, **45** (5): 615-622
- 41 Kuzyakov Y, Cheng W. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition [J]. *Soil Biol Biochem*, 2001, **33** (14): 1915-1925
- 42 Boeuf-Tremblay V, Plantureux S, Guckert A. Influence of mechanical impedance on root exudation of maize seedlings at two development stages [J]. *Plant Soil*, 1995, **172** (2): 279-287
- 43 Groleau-Renaud V, Plantureux S, Guckert A. Influence of plant morphology on root exudation of maize subjected to mechanical impedance in hydroponic conditions [J]. *Plant Soil*, 1998, **201** (2): 231-239
- 44 Paterson E, Sim A. Rhizodeposition and C-partitioning of *Lolium perenne* in axenic culture affected by nitrogen supply and defoliation [J]. *Plant Soil*, 1999, **216** (1-2): 155-164
- 45 Frank DA, Groffman PM. Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park [J]. *Ecology*, 1998, **79** (7): 2229-2241
- 46 Holland EA, Parton WJ, Detling JK, Layne CD. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow [J]. *Am Nat*, 1992, **140** (4): 685-706
- 47 Badri DV, Vivanco JM. Regulation and function of root exudates [J]. *Plant Cell Environ*, 2009, **32** (6): 666-681
- 48 Mikola J, Nieminen M, Ilmarinen K, Vestberg M. Belowground responses by AM fungi and animal trophic groups to repeated defoliation in an experimental grassland community [J]. *Soil Biol Biochem*, 2005, **37** (9): 1630-1639
- 49 Ilmarinen K, Mikola J, Nieminen M, Vestberg M. Does plant growth phase determine the response of plants and soil organisms to defoliation? [J]. *Soil Biol Biochem*, 2005, **37** (3): 433-443
- 50 Jones D, Nguyen C, Finlay R. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface [J]. *Plant Soil*, 2009, **321** (1-2): 5-33
- 51 Frank DA. Ungulate and topographic control of nitrogen: phosphorus stoichiometry in a temperate grassland; soils, plants and mineralization rates [J]. *Oikos*, 2008, **117** (4): 591-601