

水稻与花生混作系统作物根系分泌氮的特性

王树起, 杨兴明, 黄启为, 沈其荣*, 茆泽圣

(南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏南京 210095)

摘要: 采用砂培和溶液培养两种方法研究了水稻和花生混作系统根系氮化合物的分泌。结果表明, 在砂培和溶液培养条件下 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌在不同时期和昼夜不同时间均出现有规律的变化。苗期两种培养条件下 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌峰值均出现在早晨, 水稻单作、间作和花生单作处理在砂培条件下 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度分别为 1.415、5.044、2.140 mg/L 和 0.0482、0.332、0.132 mg/L; 而溶液培养条件下 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度分别为 0.0726、0.743、0.181 mg/L 和 1.036、1.709、1.736 mg/L, 下午和晚上两种形态氮处于耗竭状态。花期分泌高峰出现在下午, 水稻单作、间作和花生单作处理在砂培条件下 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度分别为 17.338、25.294、5.369 mg/L 和 0.162、0.856、0.119 mg/L, 溶液培养条件下则分别为 0.0196、0.0413、0.0226 mg/L 和 0.0683、0.0891、0.0656 mg/L。而鼓荚期 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌高峰则出现在晚上, 早晨和下午两种形态氮处于耗竭状态。砂培条件下 NO_3^- 的分泌量多于 NH_4^+ , 而溶液培养条件下则是 NH_4^+ 的分泌量多于 NO_3^- 。总氮的分泌规律, 苗期最大分泌量出现在早晨, 花期在下午, 而鼓荚期则在晚上, 表明在作物生长的不同时期, 氮的分泌途径可能不同, 释放的氮形态不同。在作物生长的不同时期, 以花期的 NO_3^- 、 NH_4^+ 和总氮的分泌量最多, 花期总氮的分泌浓度在砂培和溶液培养条件下分别为 15.487、21.530、10.906 mg/L 和 5.204、6.445、4.813 mg/L。两种培养条件下, 不同形态氮的分泌量不同, 砂培条件下氮的分泌远远高于溶液培养条件, 表明培养介质的机械阻力刺激了氮的分泌, 有利于作物更好地吸收利用释放的氮。

关键词: 水稻; 花生; 混作; 氮分泌; 生长时期

中图分类号: S311

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2006)04-0511-06

Excretion of nitrogenous compounds by the root system of peanut intercropping with rice at different growth stages

WANG Shu-qi, YANG Xing-ming, HUANG Qi-wei, SHEN Qi-rong*, MAO Ze-sheng

(College of Resour. and Environ. Sci., Nanjing Agric. Univ., Nanjing 210095, China)

Abstract: Recent success in cultivation of rice plants in aerobic soil makes rice plant intercropping with legumes possible. A previous study has shown an obvious yield advantage and nitrogen (N) transferring from antecedent peanut to rice in a peanut and rice intercropping system. Sand-culture and solution-culture experiments were carried out to study the excretion of nitrogenous compounds of peanut roots intercropped with rice at different growth stages (seedling, flowering and pod-filling stage of peanut). Considerable amounts of extraction of nitrogenous compounds were observed at the growth stages, with the highest amount recorded at flowering stage. The N (including NO_3^- , NH_4^+ and total nitrogen) excretion rate in the "morning" was the highest at seedling stage. The concentrations of NO_3^- and NH_4^+ of rice monocropping, intercropping and peanut monocropping treatments in sand-culture experiment were 1.415, 5.044, and 2.140 mg/L and 0.0482, 0.332, and 0.132 mg/L, respectively, while under water cultivation condition, for different cropping practices, they were 0.0726, 0.743, and 0.181 mg/L and 1.036, 1.709, 1.736 mg/L, respectively. However, the highest excretion of N was recorded during the "afternoon" at flowering stage, and it was in the "evening" at the pod-filling stage. At flowering stage, the total N concentrations of rice monocropping, intercropping and peanut monocropping

收稿日期: 2005-03-31

修改稿收到日期: 2005-08-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(40471074, 30200036)资助。

作者简介: 王树起(1968—), 男, 山东莱阳人, 在读博士, 副教授, 主要从事植物营养研究。* 通讯作者

treatments were 15.487, 21.530, and 10.906 mg/L in sand-culture experiment, respectively, but under water cultivation way, they were 4.204, 5.445, and 3.813 mg/L, respectively. Composition of the N forms examined as NO_3^- , NH_4^+ and total N, was found to be changeable during the growth stages, suggesting that the major pathways of excretion are possibly different at different plant ages. Our results also showed that extraction amounts of different N forms were variant under different cultivation conditions. The N excretion under sand-culture was far higher than that under solution-culture, indicating that the N excretion was stimulated by mechanical resistance of the culture medium, which in turn enhanced the plant N uptake.

Key words: rice; peanut; mixed cropping; N-excretion; growth stage

水稻旱作产量几乎与水作水稻相当^[1-3]。旱作水稻的成功实践不仅比水作水稻节约大量的灌溉水^[3],而且使得与豆科作物的间作成为可能。花生是一种很重要的经济作物,常用作间作系统的组分作物。在我国,水稻作物消耗接近30%的化学氮肥,因此,花生与水稻间作对农业可持续发展具有重要的作用。本研究室前期的研究表明,在花生与水稻间作系统中有明显的产量优势和氮由花生向水稻的显著转移^[4]。花生分泌含氮化合物是豆科作物释放氮的一种潜在机制,豆科作物在活跃生长期可分泌大量的含氮化合物,即便是禾谷类作物在其一生中分泌较多的含氮化合物^[5],但对根际沉积到土壤中的氮大多没有进行定量研究,主要是受到方法的限制。从根释放的氮的数量在田间和温室条件下研究比较困难,因为土壤中的微生物种群能快速地代谢而改变水溶性含氮物质如氨基酸,而且氮化合物还可能被矿物晶格、阳离子交换复合体及根际粘液聚集体固定。因此,控制的环境和人造介质常用来研究豆科作物根系释放氮的性质和机理。为弄清豆科作物根系释放氮的原因和机制,许多学者比较了在固体和液体介质中生长的植物根系氮的释放^[6-11]。

Fujita等^[12]研究表明,氮化合物的释放主要通过根系或者死亡根系和根瘤组织的分解补充禾谷类作物氮的需要,而且相当量的氮化合物是通过活跃生长的豆科根系进行释放的;但对于根活性和氮化合物从豆科根系释放之间的关系还没有详细的报道。Ta等^[13]利用¹⁵N方法研究表明,分泌的氮化合物大多是氮固定后形成的,而且新固定的氮是氮化合物分泌的主要源泉。植物生长发育的不同时期是影响分泌物数量和种类的主要因素,Hamlen等^[14]报道了苜蓿分泌的碳水化合物含量随着生长时期不同而改变。

虽然对组分作物根系分泌的氮在氮素转移中的重要性仍然有争论,可能是因为进行实验定量研究

比较困难,但根分泌作为两种组分作物间氮转移的决定性途径仍然引起人们的重视。因为前人的研究表明,可溶性氨基酸可从豆科根系特别是从根瘤分泌^[15-17];大多数研究表明了氮向牧草转移中根分泌的重要性,这些研究是基于¹⁵N标记的矿质氮的吸收,或者¹⁵N₂标记的固定作用。但目前对根际土壤或溶液培养中氮的富集研究还比较少。

为此,我们采用砂培和溶液培养两种方法进行水稻和花生混作系统中作物根系分泌氮的特性研究,包括不同生长时期和昼夜不同时间氮化合物的分泌,为研究氮的分泌机理和转移途径提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 砂培试验

供试水稻品种为特优559,花生品种为鲁花9号,试验设水稻单作(RR),水稻花生混作(RP)和花生单作(PP)3个处理,5次重复。水稻及花生种子经表面消毒后,于培养箱中25℃下发芽,并将幼苗转移到温室中,在含有1.2L石英砂的盆钵中培养,含有花生幼苗的盆钵用根瘤菌(ATCC14134,由中国农科院提供)的悬浮液接种。单作每盆留苗4株,混作留苗各2株,比例为1:1。盆钵在温室中的位置每天随意改变,定期浇灌营养液,营养液配方采用调整的霍格兰营养液+阿农微量元素混合液(pH 6.0, Fe用EDTA-Fe,补充Na₂SiO₃)。

根溶液的洗脱:在两次连续灌溉之间,根溶液洗脱3次,第一次(8 am~11 am,于11 am取样),为早晨的根溶液;第二次(11 am~6 pm,过10 h后,于6 pm取样)为白天的根溶液;第三次(6 pm~8 am,过24 h后,于次日8 am取样)为晚上的根溶液。洗脱方法为:于每次取样前先将盆钵中的石英砂用去离子水充分地冲洗,再于每次取样时间(11 am, 6 pm, 8 am)将盆钵置于1.2L的塑料烧杯上,用600 mL去离子水(分3次,每次200 mL)将盆钵中的石英

砂洗脱、过滤3次,取100 mL作为样品。

分析苗期(移植后30 d)、花期(移植后60 d)和鼓荚期(移植后90 d)砂培的根溶液中的氮化合物成分,同时测定植株生物量和地上部及根的氮含量。

收集的根溶液经0.45 μm 滤膜过滤除去杂质后,于零下15 $^{\circ}\text{C}$ 下保存,分泌液采用冻干法(SAVANT Super Modulyo)浓缩。

植株全氮和根分泌液总氮用Kjeldahl法分析测定, NO_3^- 和 NH_4^+ 用流动注射分析仪(Autoanalyzer 3, BRAN + LUBBE GMBH, 德国)比色测定。

1.2 溶液培养试验

水稻和花生种子经表面消毒后,花生种子接种根瘤菌(ATCC14134,由中国农科院提供),并在盆钵中种植。试验设水稻单作(RR)、水稻花生混作(RP)、花生单作(PP)3个处理,单作每盆保留6株幼苗,混作水稻和花生各3株,重复4次。于各取样时期前5天将幼苗充分冲洗干净后转移到5 L充满无氮营养液的容器中培养,保持充分的通风,采用自动定时通气泵连续通气,营养液调pH为6.0。培养容器置于光线良好的玻璃温室内,培养温度夜间20~25 $^{\circ}\text{C}$,白天25~30 $^{\circ}\text{C}$ 。

于花生苗期(出苗后30 d)、花期(出苗后60 d)、鼓荚期(出苗后90 d)分别取样,将植株小心地从溶液培养介质中取走,用蒸馏水轻轻冲洗根系,减少来自于生长植株的营养液中氮化合物的污染。将植株转移到蒸馏水中饥饿培养,同时向根分泌物中加入微生物抑制剂,每个取样时期,于早晨(8 am~11 am)、下午(11 am~6 pm)和晚上(6 pm~8 am)收集根分泌液。收集的根分泌液经0.45 μm 滤膜过滤除去杂质后,于零下15 $^{\circ}\text{C}$ 下保存。分泌液采用冻干法

(SAVANT Super Modulyo)浓缩。

测定项目及方法同砂培试验。

统计分析:采用SPSS11.0进行统计分析,采用LSD法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 混作水稻和花生根系 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌特性

2.1.1 苗期混作水稻和花生根系分泌的 NO_3^- 和 NH_4^+ 的变化 在砂培条件下,水稻和花生根系分泌的 NO_3^- 和 NH_4^+ 呈现有规律的变化,其最大分泌率均在早晨,水稻单作、混作和花生单作处理在砂培条件下 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度分别为1.415、5.044、2.140 mg/L和0.0482、0.332、0.132 mg/L(图1A);而溶液培养条件下 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度分别为0.0726、0.743、0.181 mg/L和1.036、1.709、1.736 mg/L(图1B)。砂培条件下 NO_3^- 在早晨有一个明显的分泌峰值,其分泌量明显高于 NH_4^+ 的分泌,这可能与砂培相对的氧化条件有关。在两种培养方式中,两种作物混作处理的 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌均高于各自的单作,表明混作促进了水稻和花生根系 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌。在溶液培养试验中,虽然 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌与砂培试验有着相似的规律,其分泌峰值也在早晨,但其分泌量要少于砂培试验,并且 NH_4^+ 的分泌量相对高于 NO_3^- 的分泌量,这可能与相对的嫌气培养条件有关。而且无论溶液培养还是砂培试验,在下午和晚上 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌量都比较低。

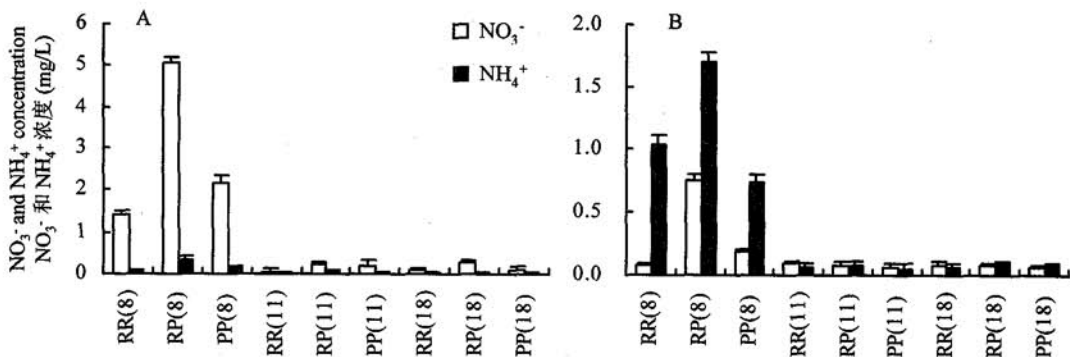


图1 砂培(A)和溶液培养(B)条件下苗期根分泌液中 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度变化

Fig.1 Variation of NO_3^- and NH_4^+ concentration in root excretion under sand(A) and solution(B) culture at seedling stage (RR, RP 和 PP 分别代表水稻单作,水稻花生间作和花生单作处理 Mean rice monocropping, rice and peanut intercropping and peanut monocropping; 8, 11, 18 代表取样时间 Mean sampling time, i. e. 8am, 11am, 6pm; 下同 Same as follows)

2.1.2 花期水稻和花生根系分泌的 NO_3^- 和 NH_4^+ 的变化 砂培条件下,花期 NO_3^- 和 NH_4^+ 的最大分泌峰值在下午,有一明显的分泌高峰,特别是 NO_3^- 。水稻单作、间作和花生单作处理砂培条件下 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度分别为 17.338、25.294、5.369 mg/L 和 0.162、0.856、0.119 mg/L。混作处理的分泌量高于各自的单作, NO_3^- 的分泌量要多于 NH_4^+ (图 2A)。

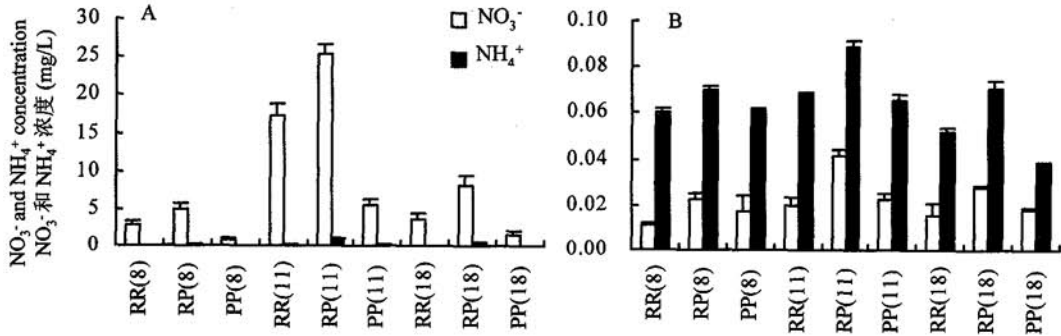


图 2 砂培(A)和溶液培养(B)条件下花期根分泌液中 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度变化

Fig.2 Variation of NO_3^- and NH_4^+ concentration in root excretion under sand(A) and solution(B) culture at flowering stage

2.1.3 鼓荚期水稻和花生根系分泌的 NO_3^- 和 NH_4^+ 的变化 在鼓荚期, NO_3^- 和 NH_4^+ 的最大分泌峰值出现在晚上,这可能是因为早晨和下午处于耗竭状态。在这个时期,水稻植株生长很快而且其生物量也最大,水稻植株于白天尽可能多从培养介质中吸收氮素,但在晚上却吸收很少,从而导致了 NO_3^- 和 NH_4^+ 的富集(图 3)。

在不同时期 NO_3^- 和 NH_4^+ 分泌量的不同表明了 NO_3^- 和 NH_4^+ 在不同时期的分泌途径可能不同,也说明不同时期作物可能吸收利用不同形态的氮。

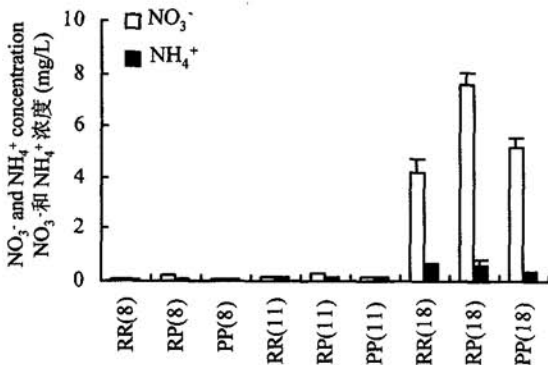


图 3 砂培条件下鼓荚期根分泌液中 NO_3^- 和 NH_4^+ 的浓度变化

Fig.3 Variation of NO_3^- and NH_4^+ concentration in root excretion under sand culture at pod-filling stage

溶液培养试验 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌量,以下午为最多,其浓度分别为 0.0196、0.0413、0.0226 mg/L 和 0.0683、0.0891、0.0656 mg/L, NH_4^+ 的分泌明显多于 NO_3^- (图 2B)。两种培养条件下均以混作处理为最高,表明混作促进了 NO_3^- 和 NH_4^+ 的分泌,混作有利于这两种形态氮的释放。

2.2 水稻花生混作下根系总氮的分泌特性

图 4 看出,在溶液培养和砂培两种试验中,苗期水稻和花生根系分泌的总氮量呈现出无论是间作还是各自的单作,晚上总氮的分泌量都比较低,特别是各自的单作处理基本上处于耗竭状态;下午总氮的分泌量也比较低,分泌的高峰在早晨有一个明显的分泌峰值的规律。在不同取样时间,混作处理总氮的分泌量均高于各自的单作处理,表明混作促进了总氮的分泌。

在花期,总氮的分泌量以下午的分泌量为最多。在砂培条件下总氮的分泌在下午出现一个明显的分泌高峰,特别是混作处理,总氮的分泌显著高于各自的单作。总氮的分泌浓度在砂培和溶液培养条件下分别为 15.487、21.530、10.906 mg/L 和 5.204、6.445、4.813 mg/L (图 4)。且在分泌的总量上要高于苗期总氮的分泌量。

图 4 还看出,在鼓荚期,总氮的分泌发生了变化,晚上总氮的分泌量增加,表明总氮的分泌途径可能发生了变化。在这个时期根系的衰老脱落比较明显,溶液中的总氮可能有来自其它途径如以腐解状态释放出来的氮。

总氮的分泌量也是在砂培条件下的分泌量远远高于溶液培养条件,表明机械阻力刺激了总氮的释放。在不同时期以花期总氮的分泌量最多。

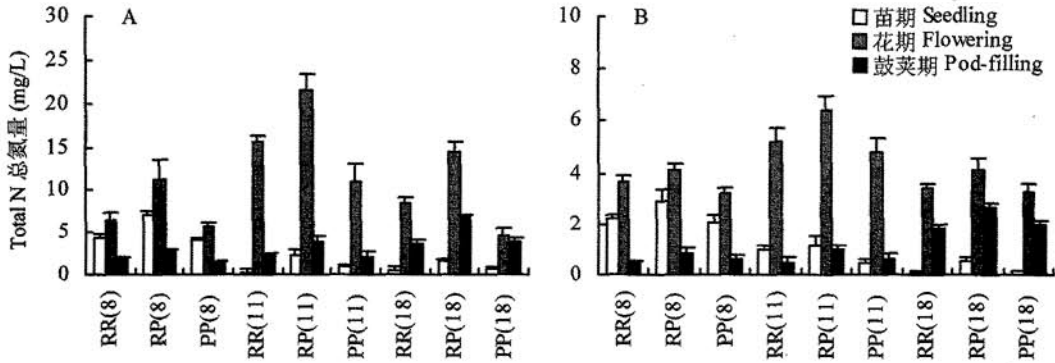


图4 砂培(A)和溶液培养(B)条件下不同生长时期根分泌液中总N含量的变化

Fig.4 Variation of total N concentration in root excretion under sand(A) and solution(B) culture at different growth stages

3 讨论

3.1 氮分泌的发生和引起分泌的因素

在本研究中,水稻和花生混作系统不同生育时期根溶液中的矿质氮和总氮浓度的周期性变化与早期 Wacquant 等^[18]对黑麦草和红三叶体系的研究结果是一致的。相当数量的氮分泌到营养介质中,且随着生长期而增加;最高的氮分泌出现在盛花期,可能是由于这个时期植物的生长速率比较快、代谢旺盛而引起的。这验证了早期 Ta 和 Faris^[13]关于豆科氮化合物分泌的报道。虽然在根分泌液中含有的大部分可溶性物质是可溶性蛋白质,但通过微生物活动可对间作体系的非豆科作物提供有效氮,表明与豆类作物混作,非豆科作物可以获取豆科作物固定的氮。由于分泌的某些氮化合物的再吸收,或者随着时间延长,在生长介质中氮化合物浓度可能增加。Prikryl and Vancura^[19]报道,当根附近的分泌物浓度由于营养元素的频繁代换而降低时,分泌将增加。Wilson^[16]认为,受外界环境条件影响的光合作用和氮转移之间的关系可能是控制氮分泌的主导因素。换句话说,在植物体中,分泌是受正常的碳—氮平衡维持的一种机制,在一定条件下,碳酸盐合成可能跟不上氮的转移,使得植物不可能产生固定的氮到新的组织,导致氮化合物在根瘤或根中积累而分泌。因此,改变光照强度、日长度和温度可能产生促进分泌的条件。在介质中微生物的出现也能产生物质增加细胞膜的透性,因而刺激分泌或增加死亡豆科组织的分解,所有这些过程将释放氮到介质中被非固氮作物吸收。

3.2 作物氮释放的不同途径

本研究中,在24小时周期内,营养生长期和花期氮的最高分泌率均出现在白天,然而在结荚期,氮

最高分泌率却出现在晚上,这表明不同的分泌途径(直接分泌和根及根瘤腐解),可能影响到不同生长期氮的分泌。在营养生长期和花期,分泌的高比例氮是直接分泌的,而且受到白天条件如温度和光的影响;相反,根和根瘤的腐解可能是结荚期高比例氮的一个主要来源,在此种条件下很少受到白天控制因素的影响。虽然我们不能区别这两种可能的白天环境因素如温度和光照之间的影响,但前人的研究表明这两种因素对根分泌率的影响,可能通过影响膜的透性或酶反应速率而合成或降解光合产物。

与非固氮作物相比,固氮作物的地上部和地下部含有较高浓度的氮和较低的C/N比。当残落物、死亡根、脱落细胞和腐败根瘤腐解时,更多的氮释放到土壤溶液中,同时,由豆科固氮作用固定的氮输入到土壤中使氮浓度增加;另一方面,豆科作物的根系可以分泌氮化合物到根际,这种氮化合物中含有较多的铵态氮,使土壤溶液的氮浓度增加。虽然豆科作物活跃的根分泌物的作用还不清楚,但 Jensen^[20]报道了一些含有氨基酸的分泌物对根瘤菌的增殖起重要作用,而且也增加了根际微生物生物量的大小和活性,也相应增加了其它营养物质的有效性。Whipps 和 Jensen^[21]报道,在生长季节,大量的碳和氮在豆科作物的根际沉积,所以在固氮作物的根际有富集氮形成,而且在间作系统的豆科和非豆科作物的根区有明显的氮积累成分产生,特别是在氮有限的条件下,这种积累更为明显。这种沉积的氮可能被豆科作物自身再吸收,或者经矿化和菌根菌丝桥运输到根吸收区附近释放出来被非固氮作物吸收,使临近的非固氮作物比单一种植条件下在土壤富集区中吸收更多的氮,特别是当固氮作物与氮获取作物如 Chicory (*Cichrium intybus* L.)间作时,氮从前者到后者转移的数量和有效性可以大大地改善。

氮从植物根的沉积来自于细胞的分泌,根冠、表皮和皮层死亡细胞和组织碎片的损失,沉积的氮可能被植物本身再吸收或在释放矿化后被间作的植物再吸收。豆科作物和非豆科作物间作的有益之处,与纯单作相比,部分地由于豆科向间作的非豆科通过氮沉积贡献氮营养。氮沉积过程和在邻近作物中的吸收常常引起氮的转移,豆科根际沉积物包括死亡的根物质,具有相对较高的氮浓度和根分泌物,这些分泌物比非豆科分泌物含有较多的铵态氮(NH_4^+ 和氨基酸等)。Fujita等^[12]研究表明,氮化合物的释放主要通过根系或者死亡根系和根瘤组织的分解补充禾谷类作物氮的需要,而且相当量的氮化合物是通过活跃生长的豆科根系进行释放的。但对于根瘤活性和氮化合物从豆科根系释放之间的关系还没有详细的报道。

根据我们的研究,混作花生分泌的氮是单作花生的2倍以上, Ta and Faris^[22]报道了豆科作物氮的分泌可能被草类作物释放的某些物质所刺激,我们的结果也证明了这一观点。相对高比例的花生氮释放到根区也支持了田间条件下氮的转移,在适当条件下,快速的氮矿化甚至氮以缩氨酸、蛋白质和细胞脱落物等释放,对氮的转移有很大贡献。

参考文献:

- [1] 梁永超, 胡锋, 杨茂成, 等. 水稻覆膜旱作高产节水机理研究[J]. 中国农业科学, 1999, 32(1): 26-32.
Liang Y C, Hu F, Yang M C *et al.* Mechanism of high yield and irrigation water use efficiency of rice in plastic film mulched dryland[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1999, 32(1): 26-32.
- [2] 石英, 沈其荣, 菲泽圣, 李伟. 旱作条件下水稻的生物效应及表层覆盖的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2001, 7(3): 271-277.
Shi Y, Shen Q R, Mao Z S, Li W. Biological response of rice crop cultivated on upland soil condition and the effect of mulching on it[J]. *Plant Nutrient and Fertilizer Science*, 2001, 7(3): 271-277.
- [3] 黄新宇, 徐阳春, 沈其荣, 等. 不同地表覆盖旱作水稻和水作水稻水分利用效率的研究[J]. 水土保持学报, 2003, 17(3): 140-143.
Huang X Y, XU Y C, Shen Q R *et al.* A study on the water use efficiency by rice plants cultivated in aerobic and waterlogged condition[J]. *J. of Soil and Water Conservation*, 2003, 17(3): 140-143.
- [4] Chu G X, Shen Q R, Cao J L. N_2 fixation and N transfer from peanut to rice cultivated in aerobic soil in an intercropping system and its effects on soil N fertility[J]. *Plant and Soil*, 2004, 263(1-2): 17-27.
- [5] Shen Q R, Chu G X. Bi-directional N transfer in the intercropping system of peanut with rice cultivated in aerobic soil[J]. *Biol. Fertil. Soils*, 2004, 40: 81-87.
- [6] d'Arcy Lameta A. Etude des exsudats racinaires de Soja et de Lentille. I. Cinétique d'exsudation des composés phénoliques, des amino acids et des sucres, au cours des premiers jours de la vie des plantules[J]. *Plant and Soil*, 1982, 68: 399-403.
- [7] Ayers W A, Thornton R H. Exudation of amino acids by intact and damaged roots of wheat and peas[J]. *Plant and Soil*, 1968, 28: 193-207.
- [8] Juo P, Stotzky G. Electrophoretic separation of proteins from roots and exudates[J]. *Can. J. Bot.*, 1970, 48: 713-718.
- [9] Foster R C, Rovira A D. Ultrastructure of the wheat rhizosphere[J]. *New Phytologist*, 1976, 76: 343-352.
- [10] Hale M G, Moore L D, Griffin G J. Root exudates and exudation [A]. Dommergues Y R, Krupa S V. In interactions between non-pathogenic soil microorganisms and plants [M]. The Netherlands, Amsterdam: Elsevier, 1978. 163-203.
- [11] Vancura V, Prikryl Z, Kalachova L, Wurst M. Some quantitative aspects of root exudation[J]. *Ecol. Bull, NFR (Stockholm)*, 1977, 25: 381-386.
- [12] Fujita K, Ofosu-Budu K G, Ogata S. Biological nitrogen fixation in mixed legume-cereal cropping systems [J]. *Plant and Soil*, 1992, 141: 155-175.
- [13] Ta T C, Macdowall F D H, Faris M A. Excretion of nitrogen assimilated from N_2 fixed by nodulated roots of alfalfa (*Medicago sativa*) [J]. *Can. J. Bot.*, 1986, 64: 2063-2067.
- [14] Hamlen R A, Lukesic F L, Bloom J R. Influence of age and stage of development on the neutral carbohydrate components in root exudates from alfalfa plants grown in a gnotobiotic environment[J]. *Can. J. Plant Sci.*, 1972a, 52: 633-642.
- [15] Virtanen A I, Van Hausen S, Laine. Investigations on the root nodule bacteria of leguminous plants. XX. Excretion of nitrogen in associated cultures of legumes and non legumes[J]. *J. Agric. Sci.*, 1937, 27: 586-610.
- [16] Wilson P W, Wyss O. Mixed cropping and excretion of nitrogen by leguminous plants[J]. *Soil Sci. Soc. of Am. Proc.*, 1937, 11: 289-297.
- [17] 褚贵新, 沈其荣, 张娟, 等. 用 ^{15}N 富集标记和稀释法研究旱作水稻/花生间作系统中氮素固定和转移[J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(4): 385-389.
Chu G X, Shen Q R, Zhang J *et al.* Comparison of two methods used to study the biological nitrogen fixation and nitrogen transfer from peanut to rice in aerobic soil of intercropping system[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2003, 9(4): 385-389.
- [18] Wacquant J P, El-Chahatha H, Jacquard P. Effect of mineral stress on competition and associated growth of a grass (*Lolium italicum* L.) and a legume (*Trifolium pratense* L.) [A]. Wright E E (Ed.). Proc. symp. on plant physiol. and herbage production [C]. Maidenhead, UK, Nottingham: Brit. Grassland Soc., 1981. 231-234.
- [19] Prikryl Z, Vancura V. Root exudates of plants. VI. Wheat root exudation as dependent on growth concentration gradient of exudates and the presence of bacteria[J]. *Plant and Soil*, 1980, 57: 69-83.
- [20] Jensen E S. Rhizodeposition of N by pea and barley and its effect on soil N dynamics[J]. *Soil Biol. and Biochem.*, 1996, 28: 65-71.
- [21] Whipps J M. Carbon economy [A]. Lynch J (M Ed.). The rhizosphere [M]. Chichester: Wiley, 1990. 59-97.
- [22] Ta T C, Faris M A. Species variation in the fixation and transfer of nitrogen from legumes to associated grasses [J]. *Plant and Soil*, 1987, 98: 265-274.