

水稻秸秆还田对小麦化感作用研究进展

李波, 石晓旭, 刘建, 薛亚光, 石吕, 魏亚凤 (江苏沿江地区农业科学研究所, 江苏南通 226541)

摘要 稻麦两熟是我国面积最大种植方式, 水稻秸秆还田是一种便捷的秸秆利用方式。秸秆还田后在雨露水浸提以及自身腐解释放化感物质会对周围作物产生化感作用。为了给水稻秸秆还田相关研究提供参考, 介绍了近年来水稻秸秆对小麦化感作用研究进展, 从秸秆还田化感物质释放方式、秸秆中化感物质分离鉴定、水稻秸秆主要化感物质、水稻秸秆还田对小麦种子萌发和幼苗生长化感效应、水稻秸秆还田对小麦中后期影响等方面阐述了研究进展, 并对水稻秸秆还田化感作用研究进行了展望。

关键词 小麦; 水稻; 秸秆还田; 化感作用

中图分类号 S512.1 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2021)04-0026-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.04.007



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Advances in Allelopathic Effects of Rice Straw on Wheat

LI Bo, SHI Xiao-xu, LIU Jian et al (Institute of Agricultural Science Research in the Yangtze River in Jiangsu, Nantong, Jiangsu 226541)

Abstract Rice and wheat double cropping is the largest planting method in China, and returning rice straw to the field is a convenient way to use straw. After returning straw to the field, the allelopathic substances released by soaking in rain and dew water and their own decomposition will produce allelopathic effects on the surrounding crops. In order to provide references for the research of rice straw returning to the field, we introduced the research progress of rice straw on wheat allelopathy in recent years, from the aspects of the release mode of straw returning to the field, the separation and identification of allelopathic substances in straw, the main allelopathic substances of rice straw returning to the field, the allelopathic effects of rice straw returning to the field on wheat seed germination and seedling growth, and the influence of rice straw returning to the field on the middle and late stage of wheat. Finally, we forecasted the researches on allelopathic effects of rice straw returning to the field.

Key words Wheat; Rice; Straw returning; Allelopathy

稻麦两熟区是我国粮食作物主产区, 年产水稻秸秆约 9 750.5 万 t, 水稻秸秆富含作物生长必需的碳、氮、磷、钾等营养元素, 是重要的有机肥源之一^[1-2], 秸秆还田是一种最便捷、最环保的秸秆利用方式, 也是保护生态环境、促进农业可持续发展不可替代的重要措施^[3]。稻秸还田的研究始于 20 世纪 70—80 年代, 发展于 90 年代。综合国内外的研究结果显示, 稻秸还田相关研究主要集中在土壤环境、作物生长以及温室气体等方面。目前, 大部分研究表明, 稻秸还田有利于改善土壤理化性状, 增加土壤有效养分^[4]。长期连续稻秸还田有助于提高玉米、小麦、油菜产量^[5-6]。温室气体排放的研究表明, 稻秸翻耕还田降低了麦田 N₂O 排放量而且降低稻田 CH₄ 排放量^[7]。稻秸还田是发展生态农业必不可少的重要措施, 近年来在生产上逐渐推广。化感作用在农业生产中的应用极为广泛, 无论是作物的单一种植, 还是作物轮作、间作、覆盖、翻埋、重茬种植、残茬的处置或利用等, 都要考虑化感作用的影响^[8]。鉴于此, 笔者介绍了国内外水稻秸秆化感物质以及还田对小麦种子萌发、幼苗生长等化感效应, 综述了稻秸还田对小麦化感作用研究的相关进展, 并对今后研究方向进行了展望, 旨在为水稻秸秆还田小麦生产、改良水稻秸秆还田技术提供理论基础。

1 秸秆还田化感物质释放方式

植物化感作用的产生主要通过雨露水淋溶、地上部分挥发、根系分泌和植株残留物腐解 4 种途径释放到环境中^[9]。

在雨水露水的淋溶下, 植物的叶片、茎秆等不同部位水溶性化感物质被淋溶出来, 从而释放到环境中产生化感作用。秸秆还田后, 在雨水露水淋溶下, 化感物质释放到土壤中, 在微生物分解等作用下产生化感物质^[10]。植物释放化感物质的另一个重要途径就是植物残留物在环境中分解释放, 枯萎的植物残留物能在环境中的微生物或其他物理化学因素作用下产生和释放化感物质到附近的环境当中。秸秆还田后在微生物作用下逐渐腐解, 化感物质逐步释放到土壤中, 从而对周围作物产生化感作用^[11]。

2 秸秆中化感物质分离鉴定

秸秆中化感物质可以通过淋溶和残体分解进入环境中。浸提剂主要是无机化合物和有机化合物, 其中无机化合物主要有: H₂O、NaOH 等^[12-13], 有机化合物主要有甲醇、石油醚、氯仿、二氯甲烷、丙酮、乙醚、乙酸乙酯、乙醇等。浸提一般使用复试振荡、索式提取和超声波等方法^[14-16]。

化感物质分离纯合主要包括萃取法、树脂吸附法、色谱分析法^[17]。萃取法是一种用液态的提取剂处理与之不互相溶解的双组分或多组分溶液, 实现组分分离的传质分离过程, 该方法操作简单方便、快速易行, 是一种广泛应用的单元操作^[18]。树脂吸附分离技术是采用特殊材料的树脂作为吸附剂从提取液中有选择地吸附其中的化感物质, 除去杂质的一种提取并且精制的新方法^[19-20]。色谱分析法又称为层析法, 该方法是利用不同物质在不同相态的选择性分配, 以固定相对流动相中的混合物进行洗脱, 混合物中不同的化学物质由于选择分配系数不同会以不同的速度沿固定相移动, 从而达到预期的分离效果。一般常用的色谱分离方法有纸层析、柱层析、气相色谱层析、液相色谱层析等, 通过这些方法

基金项目 江苏省 333 科研项目 (BRA2019203); 南通市基础科学研究计划项目 (JC2018074)。

作者简介 李波 (1982—), 男, 江苏泰兴人, 助理研究员, 硕士, 从事作物栽培研究。

收稿日期 2020-06-21

达到分离和纯化化感物质的目的^[21]。

化感物质鉴定主要通过测定熔点、毛细管电泳法、红外光谱、紫外光谱、质谱和核磁共振等参数,判断其中存在的官能团、共轭体系、分子量以及原子和原子在分子中的结合方式来确定其化学式,随着现代仪器设备的更新换代,把色谱仪的高分辨率和质谱仪的高鉴别能力结合起来组成气质联用仪(或液质联用仪),这些高端分析仪器的运用成为目前鉴定分析复杂未知化合物定性问题的常用工具之一^[22]。

3 水稻秸秆化感物质

胡帅珂^[23]采用超声波提取法和索氏提取法提取了水稻秸秆中化感物质,并用 GC-MS 分析鉴定了水稻秸秆中的化感物质成分。其中超声波提取法分离鉴定出 21 种化合物,主要有己酸、苯甲酸、水杨酸、十六烷、香草醛、十八烷、十四酸、6,10,14-三甲基-2-十五烷酮、十五烷酸、4-羟基-3,5 二甲基苯甲酸、4-羟基-3,5 二甲基苯甲酸、正十六酸、邻苯二甲酸二异丁酯、十七酸、植醇、1-十八烯酸等,以脂肪酸及其衍生物为主要类别,还有醇、酮醛、酯和一些烃类有机化合物。其中酸类物质占到总提取物的 78.55%,含量最高的为正十六酸,占到 40.70%。索氏提取法分离鉴定出种化合物,主要有苯甲酸、十六烷、十八烷、香草酸、正十六酸、十七酸、十八碳稀酸、十五烷、正二十烷、二十七烷、甲基十五碳稀、十六酸甲酯、四十四烷、9-十八烷、十九烷,这些化感物质具有抑制种子萌发、幼苗生长等化感作用。Chung 等^[24]对 4 个品种水稻秸秆化感物质进行了分离与鉴定,水稻秸秆中化感物质主要有对羟基苯甲酸、阿魏酸、香豆酸等,其中对羟基苯甲酸在抑制稗草种子萌发起主要作用。

4 水稻秸秆还田对小麦种子萌发与幼苗生长化感效应

水稻秸秆还田对小麦种子萌发及幼苗生长都是抑制作用,稻秸还田后小麦出苗主要受温度、水分等物理因素控制,稻秸还田后会起土壤水分、温度变化,从而引起小麦种子萌发环境变化,这也影响了小麦种子萌发及出苗。稻草还田影响小麦出苗的主要因素有土壤水分不足或分布不均、秸秆阻碍等因素^[25-26]。稻草还田影响小麦出苗除了物理因素外,秸秆释放的化感物质对小麦种子萌发影响也占很大部分。

李波等^[27-28]利用室内培养试验,研究不同质量浓度稻草浸提液对小麦种子发芽、叶重、苗高、根系长度、根干重的化感效应。稻草浸提液对小麦发芽表现为抑制作用,且随着稻草浸提液浓度增加,抑制作用增大。不同浓度稻草浸提液对叶重、苗高、根系长度、根干重都有影响,稻草浸提液对叶重影响因品种不同而不同,低浓度时都为促进作用,对小麦苗高都是促进作用,低浓度的稻草浸提液对小麦根长、根干重有促进作用。稻秸浸提液对小麦种子萌发有抑制作用,对幼苗生长的影响表现为低促高抑,稻秸浸提液主要通过影响小麦淀粉体降解及淀粉酶活性来影响小麦种子萌发。董雪芳等^[29]研究表明小麦根比茎叶对水稻秸秆浸提液更敏感,不同小麦品种对浸提液的耐受能力不同。李逢雨等^[30]研究表明。水稻秸秆水浸提液对小麦发芽和幼苗生长的影响总体上表现为低促、高抑,即低浓度的浸提液对小麦发芽有促进

作用,较高浓度的浸提液对小麦发芽产生抑制作用,浓度越高,抑制作用越强。当浸提液质量浓度为 0.01 g/mL(低)时,浸提液对小麦发芽有微弱的影响,对幼苗生长有显著的促进作用;当浸提液质量浓度为 0.02 g/mL(中)时,浸提液对小麦发芽和幼苗生长产生抑制作用,且在小麦幼苗生长阶段的抑制作用强于发芽阶段。

5 水稻秸秆还田对小麦生育后期影响

水稻秸秆还田对小麦拔节期至成熟期化感效应研究较少,有学者研究了稻秸还田量与还田深度对小麦生长发育的影响,水稻秸秆还田量主要影响小麦 SOD、CAT 酶活性,叶片光合速率小麦根系生长等,其中 9 000 kg/hm² 稻秸还田量能提高小麦 SOD 和 CAT 活性及光合速率,延缓生育后期企业衰老,促进小麦根系生长,增加次生根数目、根冠比、根系总吸收面积、活性吸收面积,提高产量^[31]。

水稻秸秆还田深度主要影响小麦根系活力、根系活性吸收面积、小麦旗叶绿素含量和光合速率等,其中 15 cm 的稻秸还田深度能显著促进小麦根系生长,增加次生根数目,提高根冠比、根系总吸收面积、活性吸收面积及根系 TTC 还原强度;不同稻秸还田深度对拔节期小麦次生根皮层结构影响不大,但对导管结构影响较大,还田深度越深,导管发育越慢;15 cm 的稻秸还田深度能显著提高小麦旗叶绿素含量和光合速率,在生育后期能延缓旗叶绿素的降解速度,增加小麦产量;15 cm 的稻秸还田深度能提高小麦生育后期旗叶中 SOD 和 CAT 的活性,延缓叶片的衰老;15 cm 的稻秸还田深度能延缓小麦胚乳细胞中淀粉体发育时间^[32]。水稻秸秆还田延缓小麦生育进程,显著提高小麦产量,增加小麦的千粒重、每穗粒数^[33]。

6 展望

秸秆还田是处理剩余秸秆最有效的措施,秸秆还田释放化感物质,从而影响周围作物生长发育相关研究集中在表型现象方面较多,如:发芽率、幼苗生长等,但是其作用机制相关研究较少,尤其关于水稻秸秆中化感物质分离鉴定相关研究也较少。水稻秸秆是丰富宝贵的生物资源,重点围绕水稻秸秆中新型化感物质鉴定以及抑制杂草功能分析,可为研发生态环保型植物源除草剂提供基础,同时也为水稻秸秆资源化利用提供途径,对发展生态农业具有重要意义。

稻秸还田化感效应主要集中在小麦种子萌发与幼苗生长期,主要研究了水稻秸秆浸提液对小麦种子萌发和幼苗生长的影响,稻秸还田对小麦生育中后期研究较少,小麦生育后期稻秸化感物质主要是在微生物腐解作用下逐渐释放,小麦生育后期籽粒灌浆、成熟等决定着小麦产量与品质,但关于水稻秸秆腐解释放的化感物质及其对小麦生育中后期的影响相关研究较少。开展水稻秸秆还田对小麦生育中后期化感效应与作用机制对稻秸还田条件下小麦高产优质栽培有重要意义。

水稻秸秆还田方式相关研究较多,但相关机械配套较少,在水稻秸秆还田机械方面可开展相关研究,实现农机农艺融合,为秸秆高效还田提供基础与技术支撑。

参考文献

- [1] 王珍,冯浩. 秸秆不同还田方式对土壤入渗特性及持水能力的影响[J]. 农业工程学报, 2010, 26(4): 75-80.
- [2] 李清泉. 秸秆还田技术应用发展现状与前景分析[J]. 中国农村小康科技, 2008(9): 10-11.
- [3] 潘剑吟, 代万安, 尚占环, 等. 秸秆还田对土壤有机质和氮素有效性影响及机制研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(5): 526-535.
- [4] 朱利群, 张大伟, 卞新民. 连续秸秆还田与耕作方式轮换对稻麦轮作田土壤理化性状变化及水稻产量构成的影响[J]. 土壤通报, 2011, 42(1): 81-85.
- [5] 王允青, 王静, 郭熙盛, 等. 不同水分条件下连续多年秸秆还田对水稻、油菜产量的影响[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(24): 11464-11465.
- [6] 刘禹池, 冯文强, 秦鱼生, 等. 长期秸秆还田与施肥对成都平原稻-麦轮作下作物产量和土壤肥力的影响[J]. 西南农业学报, 2015, 28(1): 240-247.
- [7] 张翰林, 吕卫光, 郑宪清, 等. 不同秸秆还田年限对稻麦轮作系统温室气体排放的影响[J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(3): 302-308.
- [8] RICE E L. Allelopathy [M]. 2nd edition. New York: Academic Press, 1984.
- [9] SEAL A N, PRATLEY J E, HAIG T, et al. Identification and quantitation of compounds in a series of allelopathic and non-allelopathic rice root exudates[J]. Journal of chemical ecology, 2004, 30(8): 1647-1662.
- [10] 周艳丽, 程智慧, 孟焕文. 大蒜根系分泌物对不同受体蔬菜的化感作用[J]. 应用生态学报, 2007, 18(1): 81-86.
- [11] QI Y Z, ZHEN W C, LI H Y. Allelopathy of decomposed maize straw products on three soil-borne diseases of wheat and the analysis by GC-MS[J]. Journal of integrative agriculture, 2015, 14(1): 88-97.
- [12] 曾任森, 林家联, 骆世明, 等. 螻蛄的生化他感作用及生化他感作用物的分离鉴定[J]. 生态学报, 1996, 16(1): 20-27.
- [13] 王大力, 祝心如. 三裂叶豚草的化感作用研究[J]. 植物生态学报, 1996, 20(4): 330-337.
- [14] 马瑞霞, 刘秀芬, 袁光林, 等. 小麦根区微生物分解小麦残体产生的化感物质及其生物活性的研究[J]. 生态学报, 1996, 16(6): 632-639.
- [15] 杨善元, 俞子文, 孙文浩, 等. 凤眼莲根系中抑菌物质分离与鉴定[J]. 植物生理学报, 1992, 18(4): 399-402.
- [16] 刘秀芬, 马瑞霞. 根际区他感化学物质的分离、鉴定与生物活性的研究[J]. 生态学报, 1996, 16(1): 1-10.
- [17] 阎飞, 杨振明, 韩丽梅. 植物化感作用(Allelopathy)及其作用物的研究方法[J]. 生态学报, 2000, 20(4): 692-696.
- [18] 华中农学院土壤农化教研组, 华中农学院化学教研组. 用分配薄层层析测定土壤中挥发性有机酸——影响水稻早发的土壤障碍因素诊断技术之一[J]. 湖北农业科学, 1976, 15(12): 33-36.
- [19] 孙文浩, 余叔文, 杨善元, 等. 凤眼莲根系分泌物中的克藻化合物[J]. 植物生理学报, 1993, 19(1): 92-96.
- [20] 黎海彬, 李小明. 大孔吸附树脂及其在天然产物研究中的应用[J]. 广东化工, 2005, 32(3): 22-25.
- [21] TANG C S, YOUNG C C. Collection and identification of allelopathic compounds from the undisturbed root system of bigalga limpograss (*Hemarthria altissima*) [J]. Plant physiology, 1982, 69(1): 155-160.
- [22] 严衍祿. 现代仪器分析[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1995: 51-194.
- [23] 胡帅珂. 水稻秸秆化感物质对水稻生长发育的影响及消除化感影响的研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2012.
- [24] CHUNG I M, AHN J K, YUN S J. Identification of allelopathic compounds from rice (*Oryza sativa* L.) straw and their biological activity[J]. Canadian journal of plant science, 2001, 81(4): 815-819.
- [25] 李波, 魏亚凤, 季桦, 等. 水稻秸秆还田与不同耕作方式下影响小麦出苗的因素[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2013, 34(2): 60-63.
- [26] 张斯梅, 顾克军, 许博, 等. 稻秸还田与播种方式影响小麦出苗及产量的大田试验研究[J]. 中国农学通报, 2016, 32(33): 29-33.
- [27] 李波, 魏亚凤, 薛亚光, 等. 稻草浸提液对小麦种子萌发及幼苗生长的化感效应[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(31): 18-19, 22.
- [28] 李波, 杨阳, 曹文韬, 等. 稻秆浸提液对小麦根尖和胚乳结构及幼苗生长的影响[J]. 南方农业学报, 2018, 49(11): 2162-2168.
- [29] 董雪芳, 李俊, 赖运平, 等. 水稻秸秆浸提液对小麦幼苗的化感作用[J]. 西华师范大学学报(自然科学版), 2010, 31(2): 144-147, 153.
- [30] 李逢雨, 孙锡发, 冯文强, 等. 水稻秸秆水浸提液对小麦的化感作用研究[J]. 西南农业学报, 2008, 21(4): 960-964.
- [31] 李波, 刘建, 熊飞, 等. 稻秆还田量对盆栽越冬小麦生理特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2012, 32(5): 937-940.
- [32] 李波, 刘建, 熊飞, 等. 稻秆还田深度对盆栽越冬小麦结构和生理特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2012, 32(4): 722-727.
- [33] 季陆鹰, 葛胜, 朱伟, 等. 稻秸秆不同还田方式对小麦生育进程及产量的影响[J]. 江苏农业科学, 2011, 39(4): 79-80.
- [34] WANG H X, GAU B, SLADE W O, et al. The global phosphoproteome of *Chlamydomonas reinhardtii* reveals complex organellar phosphorylation in the flagella and thylakoid membrane [J]. Mol Cell Proteomics, 2014, 13(9): 2337-2353.
- [35] ZAFFAGNINI M, BEDHOMME M, GRONI H, et al. Glutathionylation in the photosynthetic model organism *Chlamydomonas reinhardtii*: A proteomic survey [J]. Mol Cell Proteomics, 2012, 11(2): 1-15.
- [36] METTLER T, MÜHLHAUS T, HEMME D, et al. Systems analysis of the response of photosynthesis, metabolism, and growth to an increase in irradiance in the photosynthetic model organism *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. Plant Cell, 2014, 26(6): 2310-2350.
- [37] MORISSE S, MICHELET L, BEDHOMME M, et al. Thioredoxin-dependent redox regulation of chloroplast phosphoglycerate kinase from *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. J Biol Chem, 2014, 289(43): 30012-30024.
- [38] LONG S P, MARSHALL-COLON A, ZHU X G. Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential [J]. Cell, 2015, 161(1): 56-66.
- [39] MACKINDER L C M, CHEN C, LEIB R D, et al. A spatial interactome reveals the protein organization of the algal CO₂-concentrating mechanism [J]. Cell, 2017, 171(1): 133-147.
- [40] LIN M T, OCCHIALINI A, ANDRALOJC P J, et al. A faster Rubisco with potential to increase photosynthesis in crops [J]. Nature, 2014, 513(7519): 547-550.
- [41] PENGELLY J J, FÖRSTER B, VON CAEMMERER S, et al. Transplastomic integration of a cyanobacterial bicarbonate transporter into tobacco chloroplasts [J]. J Exp Bot, 2014, 65(12): 3071-3080.
- [42] ATKINSON N, LEITÄN, ORR D J, et al. Rubisco small subunits from the unicellular green alga *Chlamydomonas* complement Rubisco-deficient mutants of *Arabidopsis* [J]. New Phytol, 2017, 214(2): 655-667.
- [43] ANTONOVSKY N, GLEIZER S, NOOR E, et al. Sugar synthesis from CO₂ in *Escherichia coli* [J]. Cell, 2016, 166(1): 115-125.
- [44] GONZALEZ-ESQUER C R, SHUBITOWSKI T B, KERFELD C A. Streamlined construction of the cyanobacterial CO₂-fixing organelle via protein domain fusions for use in plant synthetic biology [J]. Plant Cell, 2015, 27(9): 2637-2644.

(上接第25页)

- [32] MUKHERJEE A, MORONEY J V. How protein-protein interactions contribute to pyrenoid formation in *Chlamydomonas* [J]. J Exp Bot, 2019, 70(19): 5033-5035.
- [33] MEYER M T, GENKOV T, SKEPPER J N, et al. Rubisco small-subunit α -helices control pyrenoid formation in *Chlamydomonas* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2012, 109(47): 19474-19479.
- [34] SHUTOVA T, KENNEWEG H, BUCHTA J, et al. The photosystem II-associated Cah3 in *Chlamydomonas* enhance the O₂ evolution rate by proton removal [J]. EMBO J, 2008, 27(5): 782-791.
- [35] BLANCO-RIVERO A, SHUTOVA T, ROMÁN M J, et al. Phosphorylation controls the localization and activation of the luminal carbonic anhydrase in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. PLoS One, 2012, 7(11): 1-10.
- [36] ENGEL B D, SCHAFFER M, CUELLAR L K, et al. Correction: Native architecture of the *Chlamydomonas* chloroplast revealed by *in situ* cryo-electron tomography [J/OL]. eLife, 2015, 4[2020-03-25]. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26367339/>. doi: 10.7554/eLife.11383.
- [37] MA Y B, POLLOCK S V, XIAO Y, et al. Identification of a novel gene, CIA6, required for normal pyrenoid formation in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. Plant Physiol, 2011, 156(2): 884-896.
- [38] ITAKURA A K, CHAN K X, ATKINSON N, et al. A Rubisco-binding protein is required for normal pyrenoid number and starch sheath morphology in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2019, 116(37): 18445-18454.
- [39] BRUEGGEMAN A J, GANGADHARAIHA D S, CSERHATI M F, et al. Activation of the carbon concentrating mechanism by CO₂ deprivation coincides with massive transcriptional restructuring in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. Plant Cell, 2012, 24(5): 1860-1875.
- [40] FANG W, SI Y Q, DOUGLASS S, et al. Transcriptome-wide changes in *Chlamydomonas reinhardtii* gene expression regulated by carbon dioxide and the CO₂-concentrating mechanism regulator CIA5/CCM1 [J]. Plant Cell, 2012, 24(5): 1876-1893.
- [41] TURKINA M V, BLANCO-RIVERO A, VAINONEN J P, et al. CO₂ limitation induces specific redox-dependent protein phosphorylation in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. Proteomics, 2006, 6(9): 2693-2704.