

根分泌物对土壤中磷活化的影响*

聂艳丽, 郑毅, 林克惠

(云南农业大学资源与环境学院, 云南昆明 650201)

摘要: 磷元素是植物生长所需的大量营养元素之一, 土壤中缺乏磷时会导致作物对缺磷的一系列适应性变化, 其中根分泌物的 H^+ , 低分子有机酸、酸性磷酸酶对固定在土壤中的磷有活化作用。

关键词: 根分泌物; 酸化; 低分子量有机酸; 酸性磷酸酶; 磷的活化

中图分类号: S 158.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-390X(2002)03-0281-06

1 概述

磷是植物必需的大量营养元素之一, 不仅是植物体内许多重要化合物的组分, 而且还以多种途径参与植物体内的各种代谢过程, 它也是农业生产的重要物质保证, 又是不可再生的矿质资源。在人类赖以生存的土壤—植物—动物生态系统中, 磷起着其它元素不可替代的作用^[1]。然而, 世界上绝大部分农田土壤都严重缺磷, 虽然在肥沃的土壤, 土壤溶液中有效磷的浓度会超过 $10 \mu\text{mol/L}$, 但绝大部分的土壤中, 有效磷的浓度在 $2 \mu\text{mol/L}$ 左右, 这比植物组织所需的磷 ($5 \sim 20 \text{mmol/L}$) 少了好几个数量级^[2], 所以磷是我国乃至世界农业生产中最重要的限制因素之一。

根系是植物吸收土壤养分、水分的最主要器官。养分进入根系的途径主要为根系的直接截获及通过质流、扩散到达根表后被根系吸收。研究表明, 磷由土壤溶液向根的迁移主要靠扩散作用, 而磷在土壤中的扩散系数却很低 [约为 $3 \times 10^{-14} \text{mol}/(\text{cm}\cdot\text{s})$], 植物根系主要吸收距根表面 $1 \sim 4 \text{mm}$ 根际土壤中的磷。所以根系形态, 侧根数量、根长度、密度与植物的磷效率密切相关。植物在长期磷胁迫的情况下, 常常通过改变根系形态来提高植物对土壤磷素的吸收能力, 主要表现在根冠比、根长度、根毛长度及侧根数量的增加^[2,3]。

1980 年 Anghinoni 和 Barber 的研究结果就已表明缺磷会导致植物根重、根长增加, 根半径减少。徐茂等对不同作物的吸磷特性进行了研究, 结果认为在低磷的条件下油菜、苕子、小麦等植物的根冠比增加, 根半径减少, 单位根重的比表面积增大, 相对冠重大的根的有效表面积增大, 从而增强作物对缺磷环境的适应能力^[1]。

虽然作物对缺磷环境有一定的适应性, 然而这种适应能力却是以根系形态的变化为代价的。如白羽扇豆在磷胁迫下可形成一种特殊的簇生根 (proteoid roots, 排根), 簇生根是由较短的侧根 ($5 \sim 10 \text{mm}$) 和根毛组成, 紧密地聚在一起的某一段。这是迄今为止所发现的植物适应磷胁迫的最典型变化。低磷或磷胁迫的条件下可促进根毛的形成, 植物获得的磷中有 90% 是通过根毛吸收的。Gahoonia 和 Nielsen (1996) 的试验表明^[4] 生长在柱状容器中的燕麦吸收的磷中约有 63% 是通过根毛获得的^[12]。Itho 和 Barber (1983) 的研究结果认为植物根系吸磷量与根毛长度呈直线相关, 与根毛密度呈二次曲线相关。

土壤中的 P 可以分为两大类, 即无机磷和有机磷。矿质土壤以无机磷为主。一般土壤有机磷约占全磷的 20% ~ 50%。土壤中的无机磷以吸附态和钙、铁、铝等的磷酸盐为主, 石灰性土壤中以磷酸钙盐为主, 酸性土壤中则以磷酸铝和磷酸铁占优势。中性土壤中磷酸钙、磷酸铝和磷酸铁的比例大

* 收稿日期: 2002-05-08

基金项目: 植物病理重点实验室开放基金资助

作者简介: 聂艳丽 (1974-), 女, 黑龙江人, 植物营养系在读研究生。

致为 1:1:1。酸性土壤特别是酸性红壤中,由于大量游离氧化铁存在,很大一部分磷酸铁被氧化铁胶膜包裹成为闭蓄态磷,磷的有效性大大降低。

追溯土壤对磷的固定作用的研究历史,自 1850 年 Way 发现^[5]石灰性土壤对水溶性磷酸盐具有强烈的吸持作用至今已有百年以上的研究历史。这期间,虽然许多研究者进行了大量的工作,积累了许多宝贵的资料,但对这一问题的认识尚不够清楚^[5,6]。长期以来,人们一直在寻求某种行之有效的方法以减少土壤对磷酸盐的固定,提高磷肥利用率。与此同时,由于土壤中含有大量的作物难以吸收利用的磷酸盐,如何发挥这部分磷酸盐的潜力,使土壤中潜在的磷酸盐转化供作物吸收利用,为农业增产、高产、稳产和高效做出贡献,几乎成了土壤和植物营养学家们研究的主题和兴奋点之一。

多年来,人们主要从土壤改良、磷肥种类、施肥方法、施肥制度、管理措施和轮作制度等方面做了不少研究,但至今仍未能取得根本性突破。近年来,由于生物技术的迅速发展,根际微生态系统物质循环的研究工作日新月异,尤其是一些专一性根分泌物如柠檬酸^[7,8]、番石榴酸^[9]和麦根酸类植物高铁载体^[10]的发现,为进行植物养分利用效率的改良,培育能充分利用土壤中缓效磷、难溶性磷的作物品种,提供了新的途径。本文着重就根分泌物对土壤中磷的活化加以综述。

2 根分泌物对土壤中 P 的活化

磷在土壤中的移动性很小,有试验表明,根分泌物的直接作用是决定磷利用效率的关键因素,而在众多种类的根分泌物中,质子、有机酸和酸性磷酸酶对磷的有效性起着重要作用^[11]。

2.1 酸化作用对土壤中 P 的活化

根系的酸化作用可以大大提高根际土壤中难溶性养分的溶解度。而造成根际酸化的主要原因是植物对阴阳离子吸收的不平衡所致^[12,13]。另外,根系在某些胁迫条件下主动分泌有机酸和质子,也是根际酸化作用的主要原因。

2.1.1 阴阳离子吸收不平衡对根际 pH 值与养分有效性的影响

植物对无机离子的吸收速率因离子种类不同而有差异,因而植物从营养介质中吸收的阴离子和阳离子数量不相等。植物对 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 的吸收使得根际 pH 发生改变是植物吸收阴阳离

子不平衡而引起根际酸度变化的典型例子。Miller 等人的研究表明^[14,15],在中性土壤中供给植物 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$,会降低根际 pH 值和增加磷的吸收。在植物组织中,这种阴阳离子吸收的不平衡靠非挥发性有机酸的阴离子,特别是苹果酸的合成和降解来调节,同时也靠根系分泌 H^+ (在阳离子吸收过多时)或 OH^- (在阴离子吸收过多时)来维持细胞膜内外的电荷平衡。因此在施用硝态氮肥的条件下,植物吸收阴离子多于阳离子使营养介质 pH 值上升;相反,施用铵态氮肥可使营养介质 pH 值下降^[16,17]。

2.1.2 在铁、磷胁迫条件下,根系分泌质子的作用

双子叶植物和非禾本科单子叶植物在缺铁的条件下,根的形态及植物的代谢过程均发生一系列变化,其中最突出的是根系质子的分泌。缺铁引起质子的分泌仅限于根尖部位,质子分泌速率很大,可达 $28 \mu\text{mol H}^+ / (\text{g 鲜根} \cdot \text{h})$ 。缺铁诱导根系分泌 H^+ ,是由于在缺铁条件下根的原生质膜上的质子泵被激活所致。

油菜缺磷亦可增加质子的分泌而酸化根际^[12,18],已有的研究表明^[19]这是由于阴阳离子吸收不平衡造成的。有机酸从根的某些部位分泌进入根际也会造成根际的酸化作用。但缺磷是否激活油菜根原生质膜上的质子泵,尚无研究结果可以说明。

2.1.3 簇生根的产生及柠檬酸的分泌引起 pH 值的变化

山龙眼科植物和白羽扇豆在缺磷土壤中可形成簇生根(排根),这些簇生根向土壤中分泌大量的柠檬酸。在含磷量低的石灰性土壤中,生长 10 周的白羽扇豆簇生根周围有大量白色沉淀产生^[14],经 X 射线光谱分析,其主要矿质元素为钙,定量分析其组成,发现柠檬酸钙相对含量占 95% 以上。大量柠檬酸的分泌使簇生根根际土壤 pH 值急剧下降。根际酸化使微区土壤中难溶性养分尤其是难溶性含磷化合物溶解,使植物对磷吸收也相应增加。

2.2 根分泌物中低分子量有机酸对土壤中 P 的活化

在营养胁迫条件下,根分泌物的数量大大增加,光合作用固定碳的 25% ~ 40% 可以通过根系分泌作用进入根际^[14]。根分泌物的组成也受胁迫条件的影响而产生极大的变化。特别是专一性根

分泌物的合成、释放和在根际的消长动态对土壤性质、微生物活性及植物生长发育的影响具有重要的理论研究价值和实践意义。所谓专一性根分泌物是受某一营养胁迫诱导在植物体内合成的代谢物质,是通过主动分泌作用进入根际的。它的合成和分泌只受该营养胁迫因子的专一诱导和控制。改善这一营养状况就会抑制或阻止这种化合物的合成与分泌,而当植物缺乏这一营养时,植物体可通过自身的调节能力,合成专一性物质并由根排到根际土壤中,然后通过活化该种养分和显著提高吸收效率再达到克服或缓解该营养胁迫的调节目的。

已有试验表明^[20]:豆科、禾本科、十字花科和蓼科植物,它们在感受到磷亏缺后不同时间,都表现出根系有机酸的分泌量显著增加,增加的倍数可达4~65倍,6种供试植物在生产中所表现出的共同特点都是适应性强。虽然不同种植物分泌有机酸的种类及其占全量的百分率有差异,但根系分泌的低分子有机酸种类主要包括:柠檬酸、草酸、酒石酸和苹果酸。这4种低分子量有机酸在植物根际的富集均能明显促进土壤中磷的释放,提高植物对磷的吸收,缓解植物的磷胁迫。

陆文龙等的研究表明^[20,21,22]:不同有机酸对石灰性土壤中磷活化能力大小的次序为草酸 \geq 柠檬酸 $>$ 苹果酸 $>$ 酒石酸;而对酸性土壤磷活化能力大小的次序为柠檬酸 $>$ 草酸 $>$ 酒石酸 $>$ 苹果酸,并且酸性土壤磷的释放量与Fe+Al释放量之间呈极显著正相关,即酸性土壤上有机酸对磷的活化主要与Al,Fe的释放量有关。他们还指出:在低pH值时,柠檬酸所活化的磷大约有38%是质子的作用,32%左右是柠檬酸阴离子的作用,其余30%为质子与阴离子的交互作用。

2.2.1 有机酸对二水磷酸二钙的活化

供试有机酸能明显促进二水磷酸二钙($\text{CaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$)中的磷的释放,磷的活化程度与有机酸浓度和有机酸种类关系密切。二水磷酸二钙中磷的释放随着有机酸浓度的升高而增加。如浓度5 mmol/L时柠檬酸活化的磷量是其浓度1 mmol/L时活化量的3倍多,草酸、酒石酸、苹果酸的趋势与柠檬酸相同。比较不同有机酸对二水磷酸二钙的活化作用,可以看出:柠檬酸的活化能力最强,草酸和酒石酸作用稍差,苹果酸的活化能力最差。

2.2.2 有机酸对磷酸八钙的活化

相对于二水磷酸二钙而言,磷酸八钙 $[\text{Ca}_8\text{H}_2$

$(\text{PO}_4)_6 \cdot 5\text{H}_2\text{O}]$ 的溶解度较低,但这4种有机酸仍对磷酸八钙中的磷的释放均具有十分明显的作用。磷的活化程度与有机酸浓度和有机酸种类关系密切。二水磷酸二钙中磷的释放随着有机酸浓度的升高而增加,两者之间呈极显著差异。可以看出:无论是低浓度1 mmol/L或是高浓度5 mmol/L时,柠檬酸的活化能力最强,草酸和酒石酸作用相差不大,而苹果酸在高浓度时的活化能力较弱。

2.2.3 有机酸对磷酸十钙的活化

尽管磷酸十钙 $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6 \cdot \text{F}_2]$ 的溶解度比二水磷酸二钙和磷酸八钙低得多,但4种有机酸还是能从中释放相当一部分磷。与有机酸对二水磷酸二钙和磷酸八钙的影响相同,不同有机酸对磷酸十钙中磷的释放与有机酸浓度关系密切。供试的4种有机酸,浓度从低浓度1 mmol/L增加到高浓度5 mmol/L时,磷的释放量大约增加2~3倍。

比较不同有机酸对磷酸十钙的活化,除苹果酸的活化能力稍差外,其余3种有机酸的活化能力基本相同,其中低浓度草酸活化效果明显优于柠檬酸和酒石酸,这与不同有机酸对二水磷酸二钙和磷酸八钙的活化存在着明显的差异。

2.2.4 有机酸对磷酸铁的活化

有机酸能明显促进磷酸铁($\text{FePO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$)中磷的释放,其活化效果同样与有机酸浓度和有机酸种类关系密切,磷酸铁中磷的释放随着有机酸浓度的升高而增加,浓度为5 mmol/L时柠檬酸活化磷酸铁中的磷量是其浓度1 mmol/L的活化量的3倍左右,其余3种有机酸浓度间的活化趋势与柠檬酸相同。比较不同有机酸对磷酸铁的活化,可以看出,无论是低浓度,还是高浓度,柠檬酸和草酸的活化能力均明显强于酒石酸和苹果酸。

2.2.5 有机酸对磷酸铝的活化

有机酸对晶形磷酸铝($\text{AlPO}_4 \cdot n\text{H}_2\text{O}$)中磷的释放作用也十分明显,但是与磷酸铁相比,在高浓度时,有机酸对磷酸铝的溶解活化作用相对较弱;而在低浓度时,有机酸活化磷酸铁和磷酸铝的作用相差不大。研究表明:有机酸对磷酸铝的活化与有机酸浓度关系密切,随着有机酸浓度的升高,磷酸铝中磷的释放量相应增加,两者之间亦呈极显著差异。

有机酸能明显促进二水磷酸二钙、磷酸八钙、磷酸十钙、磷酸铁和磷酸铝中磷的释放。有机酸是通过溶解、螯合等作用促进不同磷酸盐中磷的释

放。有机酸对磷酸盐的活化与有机酸种类、浓度和类型关系密切^[22]。

生长在中国南方酸性土壤上的肥田萝卜和北方石灰性土壤上的油菜,在磷胁迫下根系分泌有机酸的种类和数量之间存在差异,从而使它们对磷酸铝和二水磷酸二钙、磷酸八钙、磷酸十钙的利用存在差异^[23,24]。然而,要确定不同生态型植物分泌不同的有机酸是否适应不同土壤条件的专一性机制,还需要通过广泛研究不同植物在缺磷胁迫下分泌的有机酸种类和对难溶性磷酸盐的利用,才能加以肯定。

2.3 根分泌物酸性磷酸酶(Acid Phosphatase,即 APase)对土壤中磷的活化

当磷是土壤微生物和植物生长的主要限制因子时,微生物、植物根系就向胞外分泌一种诱导酶——酸性磷酸酶,增加对土壤有机磷的水解,该酸性磷酸酶尤其在磷胁迫的情况下,其活性大大加强^[25,26,27]。

(1) 植物直接吸收利用的磷素形态主要为水溶性和弱酸溶性无机磷,它只有经过转化成为这两种形态的磷后才能被植物所利用。但促进有机磷转变成有效磷的过程必须有植物和土壤磷酸酶的参与,根系 APase 在活化土壤磷中起重要作用。

(2) 土壤和根系酸性磷酸酶活性都显著受磷的影响,但影响则有差异。高磷水平下,根系 APase 活性显著降低,缺磷可诱导 APase 的产生,磷胁迫条件下,根系 APase 往往增加,施磷使小麦/大豆和小麦/玉米根系 APase 活性下降也证明了这一点。而与根中磷酸酶的结果相反,土壤磷酸酶的活性由于施磷有所增加。然而 Helal 等人(1987)认为,由于根际和根表酶的释放促进微生物的生长,最终可使土壤中 APase 的活性提高。可见供磷对土壤 APase 和根系 APase 的影响是不同的,土壤中 APase 是土壤微生物活动的产物,而根系 APase 的活性则与有机磷的利用率呈显著正相关,说明根系 APase 的活性是影响营养效率的重要因子。

土壤中磷酸酶主要是植物根系与土壤微生物的分泌物,酸性磷酸酶可有效地活化土壤中有有机磷。可见,从植物根系遗传特性和生理活性的差异入手,研究立体间套条件下,提高磷素营养有效性的生物学途径具有很重要的意义。

供磷使根系 APase 显著下降,但当磷水平进一步提高时,单作小麦土壤中 APase 活性略有升高,

这在不施氮条件下表现的更为明显;根系 APase 的活性在不施磷处理高于施磷处理。在不同氮、磷水平下,大豆根系 APase 都明显高于小麦,说明大豆根系有潜在的利用低磷的能力^[28]。这也支持了许多学者发现的豆科作物利用磷素的能力强的观点^[29]。

复合群体根系密生区的交叉加剧了间套作物营养的竞争,致使交叉区营养耗竭严重,使磷等营养元素处于胁迫状态,而间套作物根系 APase 分泌则可有效活化土壤中的磷素,减轻作物间的竞争。用盆栽法和根系栽培法研究不同供磷水平对间套作物根系酸性磷酸酶(APase)活性的影响。张恩和在砂土上所作的试验得出:间套种植提高了根系 APase 的分泌量,大豆、小麦和玉米在间套种植时比单作也有不同程度地提高,这说明间套种植有利于土壤中的磷向有效化方向转化^[28,30]。

3 结语

本文就酸化、根分泌有机酸、磷酸酯酶等方面综述了植物从土壤中吸收磷能力的影响因素。另外,接种 VA 菌根也能很有效地促进作物生长,增加植株磷素浓度^[31,32],改善植物的磷营养^[33]。植物接种菌根后,间接地扩大了作物与土壤的接触面积,磷较快地输送到菌根的菌丝,缩短了磷酸离子扩散到植物根表的距离,从而增加了作物对土壤磷养分的吸收。已有研究资料表明,菌根促进菌根植物对磷的吸收是通过菌根真菌及其伴生微生物溶解无机磷或矿化有机磷来增加土壤磷的有效性。另外,接种 VA 菌根也增加土壤的物理性吸收,改变了根际环境,增加了吸收磷量的贮存。

Tarafdar 和 Marschner 指出,接种菌根真菌可以增加土壤磷酸酶活性,促进土壤有机磷的水解。2001 年宋勇春等人以需磷量大的豆科牧草红三叶草为供试植物,利用分室培养系统研究了根际、菌根际和菌丝际的土壤磷酸酶活性变化和土壤有机磷亏缺间的关系来说明 AM 菌根真菌磷酸酶在有机磷矿化中的作用,即接种菌根真菌后各磷源的利用率都大大提高。如果能将菌根真菌广泛应用于难溶性磷含量高的草地土壤,将可大幅度提高牧草的产草量,在不施磷的情况下获得同样的增产效果。并可减少大量施用磷肥所造成的环境污染,在维持农业的可持续发展具有重要的生态意义^[34]。

总之,根分泌物对磷的活化是提高磷利用率的重要途径,这方面的进展不仅论证了“低投入途径”的可行性,而且对高投入高产出提供了高效的可能途径。

[参 考 文 献]

- [1] 王庆仁,李继云,李振声.植物高效利用土壤难溶态磷研究动态及展望[J].植物营养与肥料学报,1998,4(2):107-116.
- [2] RAGHOTHAMA K G. Phosphate Acquisition [J]. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1999, 50: 665-693.
- [3] 王敬国.植物营养的土壤化学[M].北京:北京农业大学出版社,1995.
- [4] GAHOONIA T S, NIELSEN N E. Variation in acquisition of soil phosphorus among wheat and barley genotypes [J]. Plant and Soil, 1996, 178: 223-230.
- [5] 张福锁,李晓林.石灰性土壤的生物活化途径[A].土壤与植物营养研究新动态(第一卷)[C].北京:北京农业大学出版社,1992.
- [6] 蒋柏蕃.磷肥在土壤中的形态转化及其有效性[J].土壤学进展,1991,2:1-11.
- [7] DINKELAKER B, ROEMHELD V, MARSCHNER H. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. Plant Cell and Environment, 1989, 12: 285-292.
- [8] CARDNER W K, PARBERY D G, BARBER D A. The acquisition of phosphorus by lupinus albus L. II. The effect of varying phosphorus supply and soil type on some characteristics of the soil/root interface [J]. Plant Soil, 1982, 68: 33-41.
- [9] GILBERT G A, KNIGHT J D, VANCE C P, et al.. Acid phosphatase activity in phosphorus-deficient white lupin roots [J]. Plant Cell and Environment, 1999, 22(7): 801-810.
- [10] HIGUCHI K, KANAAWA K, NISHIZAWA N K. et al.. Purification and characterization of nicotianamine synthase from Fe-deficient barley roots [J]. Plant and Soil, 1994, 165: 173-179.
- [11] 樊明寿,张福锁.植物磷吸收效率的生理基础[J].生命科学,2001,13(3):129-131.
- [12] HEDLEY M J, NYE P H, WHITE R E. Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. emerald) Seedlings. II. Origin of the pH changes [J]. New Phytologist, 1982, 91: 31-44.
- [13] 周文龙,张福锁,曹一平.植物根际 pH 值动态及其效应[A].土壤与植物营养研究新动态(第一卷)[C].北京:北京农业大学出版社,1992.
- [14] 张福锁,陈清,曹一平.根分泌物及其对根际微生态系统中养分有效性的直接影响[A].土壤与植物营养研究新动态(第一卷)[C].北京:北京农业大学出版社,1992.
- [15] KIRK G J D, BAJITA J B. Root-induced iron oxidation pH changes and zine solubilization in the rhizosphere of lowland rice [J]. New Phytologist, 1995, 131(1): 129-137.
- [16] STE MARIE C, PARE D. Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands [J]. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31(11): 1579-1589.
- [17] 张宝贵,李贵桐.土壤生物在土壤有效化中的作用[J].土壤学报,1998,35(1):104-111.
- [18] HOFFLAND E. Quantitative evaluation of the role of organic acid exudation in the mobilization of rock phosphate by rape [J]. Plant and Soil, 1992, 140(2): 279-289.
- [19] BEKELE T CINO, B J EHLERT, P A I MAAS, et al.. An evaluation of plant-borne factors promoting the solubilization of alkaline rock phosphates [J]. Plant Soil, 1983, 75: 361-378.
- [20] 陈凯,马敬,曹一平,等.磷亏缺下不同植物根系有机酸的分泌[J].中国农业大学学报,1999,4(3):58-62.
- [21] 陆文龙,王敬国,曹一平,等.低分子量有机酸对土壤磷释放动力学的影响[J].土壤学报,1998,35(4):493-500.
- [22] 陆文龙,曹一平,张福锁.低分子量有机酸对不同的磷酸盐的活化作用[J].华北农学报,2001,16(1):99-104.
- [23] ZHANG F S, MA J, CAO Y P. Phosphorus deficiency enhances root exudation of low-molecular weight organic acids and utilization of sparingly soluble inorganic phosphates by radish (*Raphanus sativus* L.) and rape (*Rassica napus* L.) plants [J]. Plant and Soil, 1997, 196: 261-264.
- [24] 李健梅,曹一平.磷胁迫条件下油菜、肥田萝卜对难溶性磷的活化与利用[J].植物营养与肥料学报,1995,1(3-4):36-42.
- [25] GILBERT G A, KNIGHT J D, VANCE C P, et al.. Acid phosphatase activity in phosphorus-deficient white lupin roots [J]. Plant Cell and Environment, 1999, 22(7): 801-810.
- [26] CARADUS J R, SNAYDON R W. Aspects of the phosphorus nutrition of white clover populations. II. Root extracellular acid phosphatase activity [J]. Plant Nutrition, 1987, 10: 287-301.
- [27] HEDLEY M J, NYE P H, WHITE R E. Plant-induced

- changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. IV. The effect of rhizosphere phosphorus status on the pH, phosphatase activity and depletion of soil phosphorus fractions in the rhizosphere and on the cation - anion balance in the plants[J]. *New Phytologist*, 1983,95(1), 69 - 82.
- [28] 张恩和. 供磷水平对间套作物根系酸性磷酸酶活性的影响[J]. *西北植物学报*, 2001,21(1): 53 - 58.
- [29] 张恩和, 黄高宝, 黄鹏等. 不同供磷水平对小麦/大豆根系分布、根际效应的影响[J]. *草业学报*, 1999, 8(3):35 - 38.
- [30] HELAL H M, SAUERBACK D. Soil and root phosphates activity and the utilization of inositol phosphates as dependent on phosphorus supply[A]. In: *Plant roots and their environment*[C]. Amsterdam Netherlands: Elsevier Science Publishers, 1991.
- [31] BOLAN N S. 评述菌根真菌在植物吸收磷素中的作用[J]. *土壤学进展*, 1993,21(2): 21 - 27.
- [32] 刘建玲, 张福锁, 缪文华. 不同品种小麦根际磷转化及 VA 菌根对小麦根际磷转化的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2001,7(1): 23 - 30.
- [33] 刘建中. 利用植物自身潜力提高土壤中磷的生物有效性[J]. *生态农业研究*, 1994,2:16 - 23.
- [34] 沈宏, 施卫明, 王校常, 等. 不同作物对低磷胁迫的适应机理研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2001,7(2): 172 - 177.

Effect of Root Exudates on Activation of Phosphates in Soils

NIE Yan-li, ZHENG Yi, LIN Ke-hui

(College of Resource and Environment, Y A U, Kunming 650201, China)

Abstract: Phosphorus is one of the essential elements in the plant growth. There are a series of adaptative changes of crops in phosphorus deficiency of soils. Root exudates including H^+ , low-Molecular-Weight organic acids and acid phosphatase play an important role in the activation of phosphates in soils.

Key words: root exudates; acidation; Low-Molecular-Weight organic acids; acid phosphatase; activation of phosphates in soils