

低磷胁迫下豆科植物有机酸分泌研究进展

赵文杰, 张丽静, 畅倩, 张聪颖, 熊忠宽

(兰州大学草地农业科技学院 农业部草地农业生态系统学重点实验室, 甘肃 兰州 730020)

摘要:豆科植物在低磷条件下能产生大量有机酸,从而促进根际酸化,提高土壤中磷的有效性。本研究综述了豆科植物在低磷条件下有机酸分泌时间、种类和水平;比较了不同有机酸对磷活化的效率,多元酸效率高于一元酸;阐述了有机酸在豆科植物根际酸化过程中发挥作用,指出有机酸分泌不是根际酸化的单一诱因;低磷下豆科植物有机酸的合成主要在根系进行,其合成和分泌与碳代谢密切相关。最后,对豆科植物有机酸代谢研究方向进行了展望。

关键词:豆科植物;低磷;有机酸

中图分类号:Q945.78

文献标识码:A

文章编号:1001-0629(2011)06-1207-07

*¹ 土壤缺磷是制约作物、牧草生产的主要因素之一^[1-2]。全世界 13.9 亿 hm^2 耕地中约有 43% 缺磷^[3],我国 1.07 亿 hm^2 农田中大约有 2/3 严重缺磷,尤其是黄淮海地区,严重缺磷的土地占总耕地面积的 67%^[4]。实际生产中,一般采用施磷肥来提高植物对磷的吸收,我国自 20 世纪 50 年代开始施用磷肥,到 90 年代已累计施用磷肥 7 880 万 t (P_2O_5)^[5]。据预测,世界磷肥资源在 2050 年将被耗尽^[2]。磷肥当季利用率大多在 15% 左右^[6]。植物主要吸收 HPO_4^{2-} 和 H_2PO_4^- ,而 PO_4^{3-} 不易被吸收^[7]。由于土壤中钙、铁、铝及土壤黏粒大量存在,通过吸附固定、沉淀或微生物吸收作用很快地将有效磷转化为 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 、 $\text{Ca}_8\text{-P}$ 、 Al-P 、 Fe-P 等难溶性磷^[8]。在一年只施一次磷肥的情况下,结合我国平均复种指数为 1.5,40 年间大约有 6 100 万 t P_2O_5 积累在土壤中^[6]。而这部分难溶性磷仅有一小部分 (<1%) 可被植物直接利用^[4]。

提高磷有效性最有效的途径,就是培育耐低磷及磷高效利用品种^[5]。在低磷条件下,植物主要通过还原和络合反应提高土壤中难溶性磷的生物有效性,有机酸的分泌也能活化土壤中的难溶性磷^[9],从而促进植物对磷的吸收。研究发现^[10],磷匮乏会引起一些植物根中有机酸阴离子浓度的增加,表明有机酸阴离子的分泌可能在磷活化中发挥重要作用。

豆科植物本身可以固氮,还能在磷匮乏时产生大量有机酸,促进植物对磷的吸收,极大地改变了根-土界面物理、化学和生物学性状,从而使土壤中

的氮、磷得到合理的分配和利用。目前有机酸在豆科植物中的研究较多,但主要集中在豆类作物,如豇豆(*Vigna unguiculata*)^[11]、大豆(*Glycine max*)、木豆(*Cajanus cajan*)^[12]、绿豆(*V. radiata*)^[11];豆科饲料,如白羽扇豆(*Lupinus albus*)^[13]、苜蓿(*Medicago sativa*)^[14]等。本研究将磷匮乏时豆科植物有机酸在植物体内的转运、分泌水平及种类等作一概述,以期期为豆科植物在磷高效利用农业生产中的应用提供一定依据。

1 磷匮乏时豆科植物分泌有机酸的时间、水平及种类

不同生长时期豆科植物有机酸组成和含量存在一定差异。供磷条件下,随着豆科植物生长,根分泌物中有机酸释放量呈现增加趋势,而且有机酸释放量的高峰期一般出现在营养生长期,与植物代谢高峰期吻合,这时植物体内有机酸代谢旺盛,通过根系释放出的有机酸的量也会增多^[15]。缺磷会导致一些有机酸的释放量高峰期改变,但分泌高峰期一般均出现在胁迫进行的第 15—25 天^[15-16]。申建波等^[15]对大豆在缺磷条件下的研究表明,苹果酸和顺丁烯二酸释放的高峰在低磷条件下会提前,而柠檬

收稿日期:2011-04-18 接受日期:2011-04-23
基金项目:国家重点研究发展计划“973”(2007CB108903);国家自然科学基金(30800801);中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2010-3);兰州大学国家大学生创新性实验计划(091073013)
作者简介:赵文杰(1987-),女,甘肃民勤人,在读硕士生,研究方向为草地营养生物学。
E-mail:zhaowenjie0424@lzu.com
通信作者:张丽静 E-mail:lijingzhang@lzu.edu.cn

酸的释放高峰推迟。可能低磷主要影响有机酸的代谢过程,特别是三羧酸循环。

同种豆科植物在磷匮乏时分泌有机酸种类大致相同,但分泌量不同。大豆根系在供磷时,主要分泌草酸、酒石酸、柠檬酸,这3种酸的分泌占测得的6种有机酸总量的69%,乳酸、乙酸、苹果酸等的分泌量很少^[15,17];低磷条件下,大豆根系向外界分泌的主要有机酸是苹果酸、柠檬酸、反丁烯二酸^[15,18],而低磷条件下大豆根系向外界分泌的乙酸减少。田中民等^[16]研究表明,正常供磷时,白羽扇豆非排根区根尖组织分泌苹果酸、丙二酸、柠檬酸和乙酸,并有极少量的富马酸;排根组织分泌柠檬酸和苹果酸,但缺磷后,非排根区根尖组织分泌苹果酸、丙二酸和柠檬酸的含量增加,而乙酸含量明显减少;排根组织分泌的柠檬酸显著高于正常供磷时,而苹果酸的分泌量变化不大。张振海^[18]、沈宏和严小龙^[19]分别对不同基因型的大豆和菜豆(*Phaseolus vulgaris*)在低磷条件下根分泌物中的有机酸的测定表明,分泌的种类相同,但是耐低磷基因型的有机酸分泌量明显高于低磷敏感基因型品种。所以,豆科植物有机酸的分泌与基因型有关,但是不存在种类的差异。

不同豆科植物在缺磷条件下分泌的有机酸种类不相同。大豆根系向外界分泌的主要有机酸是苹果酸、柠檬酸、反丁烯二酸^[15,18],苜蓿分泌柠檬酸、苹果酸和琥珀酸^[14],白羽扇豆大量分泌柠檬酸^[16]。木豆缺磷时大量分泌番石榴酸、苹果酸和草酸^[10,15]。

2 有机酸活化磷的能力

有机酸能与 Fe^{3+} 、 Al^{3+} 、 Ca^{2+} 等离子较强地螯合,通过与难溶性磷中的磷酸根离子进行阴离子交换或竞争吸附,使难溶性磷从 Fe-P 、 Al-P 和 Ca-P 及其他磷库中释放或者置换出来,从而提高植物对磷的吸收、利用能力。在以 Ca-P 为主的石灰性土壤中,在缺磷条件下植物诱导分泌的有机酸不仅可以活化土壤中的 $\text{Ca}_2\text{-P}$ 和 $\text{Ca}_8\text{-P}$,而且也可以活化有效性很低的 Fe-P 、 Al-P 和 $\text{Ca}_{10}\text{-P}$ 等^[20]。在缺磷胁迫下,白羽扇豆分泌柠檬酸,木豆分泌番石榴酸和甲氧节基酒石酸螯合铁^[12]都可以与磷形成复合物而扩散至根表,而后 H_2PO_4^- 被根系吸收,复合物同时分解^[20]。木豆、白羽扇豆、菜豆等作物的根系分泌的柠檬酸、番石榴酸等,也可以增加根际土壤中可溶

性磷含量,促进植物对难溶性磷的吸收^[21]。

Bloan等^[22]对苹果酸、柠檬酸等7种有机酸的研究表明活化土壤无机磷能力的大小顺序为:柠檬酸>草酸>酒石酸>苹果酸>乙酸、琥珀酸、乳酸。有机酸活化土壤磷能力的大小顺序为:三元羧酸>二元羧酸>一元羧酸。

3 磷匮乏时豆科植物分泌有机酸对根际酸化的影响

低磷胁迫下豆科植物根系分泌大量的有机酸,如柠檬酸、草酸、苹果酸等,鲜根的分泌量一般在 $2.4\sim 7.4\ \mu\text{mol/g}$,促使根际周围pH值下降,土壤的磷素活化而释放^[23-24]。白羽扇豆形成的排根能使根际周围的pH值由7.5降至4.8^[25]。细胞内高羧酸盐浓度和分泌率^[24,26-27],使胞质中三羧基的柠檬酸比单一羧基的在根域中引起酸化程度高。螯合物可与柠檬酸作用,因此,柠檬酸在胞液中过多的积累可能也会干预根组织胞液中 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的稳态,促进乙醇脱氢酶的活性^[28],从而引起pH值的变化。豆科植物在生物固氮过程中,根系也可以释放 H^+ ^[29-30],导致根际酸化,提高磷的利用^[31-32]。Langlade^[33]研究也表明,有机酸在成熟排根组织中的积累及其和质子从胞液向根际的分泌过程,不仅诱导新陈代谢和根际pH值的变化,而且还充当着酸化解毒和防止过量柠檬酸在液泡积累的作用。无氧条件下乳酸在根尖积累也同样如此^[26]。

缺磷条件下,白羽扇豆排根向外分泌有机酸一方面与有机酸合成有关^[24],另一方面,可能是增加了柠檬酸阴离子的跨膜传递,而在这个传递过程中,柠檬酸阴离子和质子是一个协同转运过程^[34]。有机酸合成之后,从植物根组织向介质中的分泌是有选择性的、逆电化学梯度、耗能的主动分泌过程,同时也受到质膜 H^+ -ATP酶活性的调节^[16]。

因此,有机酸的分泌是影响根际pH值变化的原因之一,但根系吸收阴阳离子不平衡而导致根系 H^+ 和 HCO_3^- 净释放量的不同是引起根际pH值变化的最主要原因^[35]。根际pH值变化并不仅仅是有机酸过量分泌的结果。

4 磷匮乏诱导有机酸在植物体内合成及分泌

在十字花科油菜(*Brassica napus*)、拟南芥

(*Arabidopsis thaliana*)^[36-37], 茄科烟草(*Nicotiana tabacum*)^[38]、番茄(*Lycopersicon esculentum*)^[39]及禾本科玉米(*Zea mays*)^[40]中的研究表明,有机酸合成是在叶片中进行,随后再转运到根系向外分泌的。但在白羽扇豆中的研究发现有机酸主要在根系中合成^[16]。白羽扇豆缺磷后,木质部伤流液中的苹果酸和柠檬酸含量显著高于对照。而韧皮部汁液中只存在极少量的苹果酸,而没有柠檬酸。并且发现白羽扇豆在缺磷条件下磷的新陈代谢能力,取决于茎中的羧化物向排根的渗透强度,这是羧化物在根中合成的先决条件^[33]。菜豆在正常供磷和低磷条件下叶片中的有机酸含量都显著高于根系^[19],但笔者未对其根系分泌有机酸是在叶片中合成转运到根系还是直接在根系中合成这一问题进行研究。

磷匮乏会引起根的一些生物学性状,例如干质量、数量、根长、根表面积、根分枝数、根毛的数量和长度等会发生变化^[20]。白羽扇豆低磷条件下,5~6周时间侧根的根尖就出现了2~3 cm白色的排根。在位于离根尖4~7 cm的地方则出现浅棕色成熟的排根。侧根新长出的须根最后可以达到的长度约为5 mm,接近于侧根基部衰老的排根的颜色则变成灰褐色^[33]。白羽扇豆缺磷后,植株形成排根数量明显增加,非排根区根尖组织、排根组织和排根区根尖组织在低磷条件下分泌的有机酸种类基本相同,仅仅分泌量存在差异^[16],一般排根分泌的有机酸数量可以达到根尖分泌的10倍^[41]。有机酸的释放部位也存在差异,柠檬酸的积累主要在成熟和衰老的排根中,然而苹果酸的积累在根组织、非类蛋白根和新排根中^[33]。柠檬酸在根组织中积累,但是老根中只检测到很少的柠檬酸,而且在低的质膜渗透性下羧酸常以阴离子的形式存在。这表明在磷缺乏后有机酸在成熟排根中的分泌并不是单一的过程,有可能损伤了质膜的完整性^[42],也有可能是在质膜中存在一个特定的运输通道^[43],还有可能受质子通道的调节,并伴随着质子的释放,以便维持根际的离子平衡^[28]。当白羽扇豆根系磷缺乏1.5 h时,阴离子通道的拮抗物使柠檬酸的分泌降低了51%^[28,44]。

5 磷匮乏诱导有机酸代谢与碳代谢

有机酸是碳代谢的中间产物,据报道,光合作用固定碳的25%~26%可以通过根系分泌作用进入

根际^[45]。Lipton等^[14]研究发现苜蓿缺磷时,苜蓿根系分泌物中的柠檬酸显著增加,可达到正常供磷的1.82倍,其他的有机酸分泌量较少,仅占光合产物的0.3%。白羽扇豆在缺磷时大量分泌柠檬酸,占光合产物的11%~23%^[46]。

磷匮乏引起有机酸的分泌是一个比较复杂的过程。在正常供磷条件下细胞中磷选择性地分布在细胞质和液泡中,额外的磷储藏在液泡以维持细胞质中磷的稳态^[47-48]。磷匮乏同时会对植物的光合、糖酵解和呼吸产生作用^[49],从而对有机酸的分泌有直接和间接的影响。缺磷条件下,当液泡中有效磷被用完时,就会因胞质中磷的匮乏而对光合作用产生影响^[50-51]。Fredeen等^[52]研究表明,低磷限制抑制了大豆地上部分的生长,而对其地下部分的生长抑制不显著。低磷条件下大豆生长减慢主要是由单个叶子叶表面展开速率降低了85%而引起的,光饱和点和CO₂饱和点分别降低了55%和45%。尽管磷缺乏会限制碳同化,降低叶绿体中己糖-Pi的输出,导致其向淀粉转化,蔗糖通过韧皮部转移到根中增加^[50-51]。大豆叶片中也观察到过蔗糖合成增加的现象^[49]。蔗糖从韧皮部中的卸载可以为根提供碳源,可能是为了植物生长或者是有机酸分泌,或者是促进蔗糖转化酶和合成酶的合成等^[53]。用¹⁴C标记白羽扇豆茎试验的结果表明^[54],在磷缺乏时,茎到根的碳转运是通过根组织中蔗糖向有机酸的一系列转化来实现的。

大豆根系中蔗糖含量在缺磷的条件下高于磷充足的条件下^[50]。白羽扇豆中有机酸的积累,同样也减少呼吸,并且伴随着细胞内可溶性磷的增加^[28,55]。缺磷时呼吸链诱导TCA循环中柠檬酸的回补反应受到抑制,阻止产生过量的相似物来竞争^[54]。磷缺乏时菜豆根中的呼吸过程中的胞色素传递的能力也减弱,但是NADH/NAD的比率反而增加呼吸中氰化物的抗性^[56]。

6 低磷诱导合成有机酸相关的酶

有机酸在植物体内的合成途径为:CO₂→蔗糖↔葡萄糖→丙酮酸→草酰乙酸→有机酸。低磷条件下白羽扇豆根尖^[57]、幼嫩和成熟排根中蔗糖合成酶增加,蔗糖的水解作用增强^[54,58]。目前对蔗糖酶活性的研究表明,蔗糖很有可能是“库”,也有可能是

一个信号^[59]。而且,有机酸的分泌也与其呈现相同的模式。因此,有机酸的分泌似乎是“库”引起的^[58]。

磷酸葡萄糖异构酶、果糖激酶均属于糖酵解过程中的关键酶,负责丙酮酸的生物合成。它们活性增强,对促进磷库中的磷得到有效的利用,有机酸合成的底物增加,无机磷酸盐的消耗和利用都有重要的作用。低磷条件下白羽扇豆幼嫩和成熟排根中的这两个酶的活力都明显增强^[57,60-61]。

低磷条件下,磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)受到普遍关注^[56,62-63]。在 PEPC 酶的作用下,丙酮酸与磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)形成草酰乙酸,进入三羧酸循环,之后被苹果酸脱氢酶还原为苹果酸,最后在柠檬酸合酶的作用下形成柠檬酸^[64]。Johnson 等^[57]研究发现,白羽扇豆根尖 PEPC 活性的增强使柠檬酸分泌不可逆地增加。因此,豆科植物在低磷条件下分泌的柠檬酸、苹果酸较多。同时,缺磷或者低磷使苹果酸脱氢酶、柠檬酸合酶活性增强,而电子传递、耗氧量等三羧酸循环过程则可能受到抑制,但也不排除其他有机酸的积累导致的根分泌有机酸的增加^[65]。

在 C₄ 和 CAM 植物,PEPC 是植物体固定 CO₂ 的关键酶,可与 CO₂ 直接反应生成草酰乙酸,从而参与有机酸的合成。但豆科植物属于 C₃ 植物,PEPC 酶与蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)竞争从而介导光固定的碳向 TCA 循环中间产物池的流向。光合碳分配是由 SPS 和 PEPC 的相对活力所决定的,即 SPS/PEPC 比值越小越有利于碳流向有机酸的合成。C₃ 植物中,非光合作用固定的 CO₂ 通过 PEPC(<30%)也可以合成羧化物^[54,66],可作为碳流失的一个补偿。因此,Johnson 等^[57]和 Neumann 等^[24]认为根中与非光合性 CO₂ 固定有关的 PEPC 活性明显增加,仅能是有机酸的分泌增加,与光合作用无关。

低磷条件下有机酸的合成过程中,成熟和衰老的排根中柠檬酸的积累,不仅使 PEPC 酶活性增加,并且胞液中 TCA 循环中的顺乌头酸酶的活性减少^[28]。缺磷条件下,白羽扇豆的 PEPC 酶和苹果酸脱氢酶活力增加^[57,67]。同时鹰嘴豆(*Cicer ariet-*

num)根系中,PEPC 增加的同时也伴随着顺乌头酸酶(ACO)活力下降,从而引起柠檬酸的显著性增加^[65]。因此,缺磷诱导植物根组织中一些有机酸代谢产生变化,使其生物合成增加或降解减少,最终引起有机酸分泌的增加。

7 展望

植物有机酸分泌对改善土壤中磷的利用有积极的作用,目前国内外对豆科植物在低磷条件下根系分泌有机酸做了很多的研究,也得到了一些成果,但是国内对磷匮乏时有机酸的分泌的研究起步较晚,因此在以下方面的工作还存在不足。一是豆科植物在磷匮乏时有机酸分泌和合成的机理还不太统一,在体内的转运机理也没有形成系统;二是目前对豆科植物的研究都仅限于室内,一般都采用沙培和水培,浇灌营养液的方法,室外由于受各方面的条件限制较多,因此研究较少;三是豆科植物在低磷条件下有机酸的分泌对根瘤菌是否有影响,鲜有研究;四是对植物根系分泌的有机酸研究很少注重区别根的部位,例如豆科植物的根系、根尖、排根,这 3 个部位分泌的有机酸量和种类可能不同,而直接测定根系会产生稀释作用;五是对豆科植物的种类的研究都较少,是否其他的豆科植物会存在有机酸分泌的差异。六是对豆科植物有机酸分泌有关的分子生物学和遗传学研究较少。因此,针对上述方面对豆科植物有机酸分泌进行更进一步研究很有必要。

参考文献

- [1] 丁玉川,陈明昌,程滨,等.北方春大豆磷高效基因型的筛选[J].植物营养与肥料学报,2006,12(4):597-600.
- [2] Vance C P, Stone C U, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource[J]. New Phytologist, 2003, 157: 423-447.
- [3] 中国科学院——国家计划委员会自然资源综合考察委员会.中国自然资源手册[M].北京:科学出版社,1990:1-10.
- [4] 李继云,李振声.有效利用土壤营养元素的作物育种新技术研究[J].中国科学(B辑),1995,25:41-48.
- [5] 鲁如坤,时正元,顾益初.土壤积累态磷研究 II.磷肥的表观积累利用率[J].土壤,1995,27(6):286-289.
- [6] 鲁如坤,蒋柏藩,见熊毅,等.中国土壤[M].第二版.北

- 京:科学出版社,1990:483-501.
- [7] 王文启,马凤鸣,戴建军,等.磷复肥对大豆养分积累和产量影响的研究[J].现代化农业,2003(7):12-13.
- [8] 王树起,韩晓增,严君.低分子量有机酸对大豆磷积累和土壤无机磷形态转化的影响[J].生态学杂志,2009,28(8):1550-1554.
- [9] 陆文龙,曹一平,张福锁.根分泌的有机酸对土壤磷和微量元素的活化作用[J].应用生态学报,1999,10(3):379-382.
- [10] 李春俭.植物对缺磷的适应性反应及其意义[J].世界农业,1999(7):35.
- [11] Gabelman W H, Lougham B C. Genetic Aspect of Plant Nutrition[M]. The Kingdom of the Netherlands:Martinus Nijhoff Publishers / Brill Academic, 1987:299-307.
- [12] Ae N, Arihara J, Okada K, *et al.* Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent [J]. Science, 1990, 248 (4954): 477-480.
- [13] Keerthisinghe G, Hocking P J, Ryan P R, *et al.* Effect of phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. Plant, Cell and Environment, 1998, 21: 467-478.
- [14] Lipton D S, Blanchar R W, Blevins D G. Citrate, malate and succinate concentration in exudates for P-sufficient and P-stressed *Medicago sativa* L. seedlings [J]. Plant Physiology, 1987, 85: 315-317.
- [15] 申建波,张福锁,毛达如.磷胁迫下大豆根分泌有机酸的动态变化[J].中国农业大学学报,1998,3(增刊):44-48.
- [16] 田中民,李春俭,王晨,等.缺磷白羽扇豆排根与非排根区根尖分泌有机酸的比较[J].植物生理学报,2000,26(4):317-322.
- [17] 王君,王东升.大豆、小麦根系分泌物中低分子量有机酸分析方法[J].辽宁工程技术大学学报(自然科学版),2009,9(28):241-243.
- [18] 张振海.有机酸和质膜 H⁺-ATPase 参与不同基因型大豆都对低磷胁迫应答的研究[D].保定:河北农业大学,2009:18-20.
- [19] 沈宏,严小龙.低磷和铝毒胁迫条件下菜豆有机酸的分泌与累积[J].生态学报,2002,22(3):387-394.
- [20] 赵华,徐芳森,石磊,等.植物根系形态对低磷胁迫应答的研究进展[J].植物学通报,2006,23(4):409-417.
- [21] Dinkelaker B, Roemheld V, Marschner H. Citric acid excretion and precipitation of calcium in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. Plant, Cell and Environment, 1989, 12: 285-292.
- [22] Bloan N S, Naidu R, Mahimairaja S. Influence of low molecular weight organic acids on the solubilization of phosphorus [J]. Biology and Fertility of Soils, 1994, 18: 311-319.
- [23] Eerthisinghe G K, Hocking P J, Ryan P R, *et al.* Effect of phosphorous supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. Plant, Cell and Environment, 1998, 21: 467-478.
- [24] Neumann G, Massonneau A, Mertinoia E, *et al.* Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development in white lupin [J]. Planta, 1999, 208: 373-382.
- [25] Barea J M, Toro M, Orozco M O, *et al.* The application of isotopic (³²P and ¹⁵N) dilution techniques to evaluate the interactive effect of phosphate solubilizing rhizobacteria, mycorrhizal fungi and rhizobium to improve the agronomic efficiency of rock phosphate for legume crops [J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2002, 63: 35-42.
- [26] Xia J H, Roberts J K M. Improved cytoplasmic pH regulation, increased lactate efflux, and reduced cytoplasmic lactate levels are biochemical traits expressed in root tips of whole maize seedlings acclimated to a low-oxygen environment [J]. Plant Physiology, 1994, 105: 651-657.
- [27] Jones D L. Organic acids in the rhizosphere: a critical review [J]. Plant and Soil, 1998, 205: 19-30.
- [28] Pfister S M, Brandle R. Aspects of plant behavior under anoxia and post-anoxia [J]. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, 1994, 102(B): 313-324.
- [29] Tang C, Barton L, Raphael C. Pasture legume species differ in their capacity to acidify soil [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1998, 49: 53-58.
- [30] Rvaen J A, Frnaeo A A, Jesus E L D, *et al.* H⁺ extrusion and organic-acid synthesis in N₂-fixing symbioses involving vascular plants [J]. New Phytologist, 1990, 114: 369-389.
- [31] Aguilar A S, Diest V A. Rock-phosphate mobilization induced by the alkaline uptake pattern of legumes utilizing symbiotic ally fixed nitrogen [J]. Plant and Soil,

- 1981, 61: 27-42.
- [32] Gillespie A R, Pope P E. Rhizosphere acidification increases phosphorus recovery of black locust; 1. Induced acidification and soil response[J]. Soil Science Society of America Journal, 1990, 54: 533-537.
- [33] Langlade N B. A physiological and development of cluster roots in white lupin (*Lupinus albus* L.) [D]. Neuchâtel, Switzerland: The University of Neuchatel, 2002.
- [34] Yan F, Zhu Y, Müller C, *et al.* Adaptation of H⁺-pumping and plasma membrane H⁺-ATPase activity in proteoid roots of white lupin under phosphate deficiency[J]. Plant Physiology, 2002, 129: 50-63.
- [35] 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 change [J]. New Phytologist, 1982, 91: 31-44.
- [36] Hoffland E, Nelemans J A, Findenegg G R. Origin of organic acids exuded by roots of phosphorus stressed rape (*Brassica napus*) plants [A]. Plant Nutrition Physiology and Applications[M]. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, 1990: 179-183.
- [37] 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: 279-289.
- [38] Zrenner R, Salanoubat M, Willmitzer L, *et al.* Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plants (*Solanum tuberosum* L.) [J]. The Plant Journal, 1995, 7: 97-107.
- [39] Pilbeam D J, Cakmak I, Marschner H, *et al.* Effect of withdrawal of phosphorus on nitrate assimilation and PEP carboxylase activity in tomato [J]. Plant and Soil, 1993, 154: 111-117.
- [40] Gaume A, Machler F, Frossard E. Aluminum resistance in two cultivars of *Zea mays* L.: root exudation organic acids and influence of phosphorus nutrition [J]. Plant and Soil, 2001, 234: 73-81.
- [41] Kamh M, Horst W J, Amer F, *et al.* Mobilization of soil and fertilizer phosphate by cover crops [J]. Plant and Soil, 1999, 211: 19-27.
- [42] Ratnayake M, Leonard R T, Menge A. Root exudation in relation to supply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal infection [J]. New Phytologist, 1978, 81: 543-552.
- [43] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants[M]. Second edition. London: Academic Press, 1995: 70-107.
- [44] Ryan P R, Delhaize E, Randall P J. Characterization of Al-stimulated efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots [J]. Planta, 1995, 196: 103-110.
- [45] 张福锁, 陈清, 曹一平. 根分泌物及其对根际微生物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) [M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1992: 64-72.
- [46] Mimura T, Dietz K J, Kaiser W, *et al.* Phosphate transport across biomembranes and cytosolic phosphate homeostasis in barley leaves [J]. Planta, 1990, 180: 139-146.
- [47] Foyer C, Spencer C. The relationship between phosphate status and photo synthesis in leaves. Effects on intracellular orthophosphate distribution photosynthesis and assimilate partitioning [J]. Planta, 1986, 167: 369-375.
- [48] Lee R B, Ratcliffe R G, Southon T E. ³¹P NMR measurements of the cytoplasmic and vacuolar Pi content of mature maize roots: relationships with phosphorus status and phosphate fluxes [J]. Journal of Experimental Botany, 1990, 41: 1063-1078.
- [49] Plaxton W C, Carswell M C. Metabolic aspects of phosphate starvation in plants [A]. In: Lerner H R. Plant Responses to Environmental Stresses. Phytohormones to Genome Reorganization [M]. New York, USA: Marcel Dekker, 1999: 349-372.
- [50] Cakmak I, Hengeler C, Marschner H. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium-deficiency in bean plants [J]. Journal of Experimental Botany, 1994, 45: 1251-1257.
- [51] Hermans C, Hammond J P, White P J, *et al.* How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation [J]. Trends in Plant Science, 2006, 11: 610-617.
- [52] Fredeen A L, Madhusudana Rao I, Terry N. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max* [J]. Plant Physiology, 1989, 89: 225-230.
- [53] Ciereszko I, Zambrycka A, Rychter A. Sucrose hydrolysis in bean roots (*Paseolus vulgaris* L.) under phosphate deficiency [J]. Plant Science, 1998, 133: 139-144.
- [54] Lance C, Rustin P. The central role of malate in plant

- metabolism [J]. *Physiologie Végétal*, 1984, 22: 625-641.
- [55] Johnson J F, Vance C P, Allan D L. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus*: altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase [J]. *Plant Physiology*, 1996, 112: 31-41.
- [56] Johnson J F, Allan D L, Vance C P. Phosphorus stress induced proteoid roots show altered metabolism in *Lupinus albus* L. [J]. *Plant Physiology*, 1994, 104: 657-665.
- [57] Johnson J F, Allan D L, Vance C P, *et al.* Root carbon dioxide fixation by phosphorus deficient *Lupinus albus* Contribution to organic acid exudation by proteoid roots [J]. *Plant Physiology*, 1996, 112: 19-30.
- [58] John P, Hammond I, Philip J W. Sucrose transport in the phloem; integrating root responses to phosphorus starvation [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(1): 93-109.
- [59] Ciereszko I, Zambrycka A, Rychter A. Sucrose hydrolysis in bean roots (*Phaseolus vulgaris* L.) under phosphate deficiency [J]. *Plant Science*, 1998, 133: 139-144.
- [60] Keerthisinghe G, Hooking P J, Ryan P R, *et al.* Effect of phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21: 467-478.
- [61] Watt M, Evans J. Linking development and determination with organic acid efflux from proteoid roots of white lupin grown with low phosphorus and ambient or elevated atmospheric CO₂ concentration [J]. *Plant Physiology*, 1999, 120: 705-716.
- [62] Maria E T, Ivor R E, David H T, *et al.* Effects of phosphorus limitation on respiratory metabolism in the green Alga *Selenastrum minutum* [J]. *Plant Physiology*, 1991, 95: 1089-1095.
- [63] Agnieszka K, Anna M R. The role of Pi recycling processes during photosynthesis in phosphate-deficient bean plants [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48(312): 1461-1468.
- [64] 杨建峰, 贺立源. 缺磷诱导植物分泌低分子量有机酸的研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2006, 34(20): 5171-5175.
- [65] Chen L S, Tang N, Jiang H X, *et al.* Changes in organic acid metabolism differ between roots and leaves of *Citrus grandis* in response to phosphorus and aluminum interactions [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(18): 2023-2034.
- [66] Juszcuk I M, Rychter A M. Changes in pyridine nucleotide levels in leaves and roots of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.) during phosphate deficiency [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1997, 151: 399-404.
- [67] Uhde S C, Gibert G, Johnson J M F, *et al.* Acclimation of white lupin to phosphorus deficiency involves enhanced expression of genes related to organic acid metabolism [J]. *Plant and Soil*, 2002, 48: 99-116.

The research progress of organic acids metabolism in leguminous plant under phosphorus deficiency

ZHAO Wen-jie, ZHANG Li-jing, CHANG Qian,
ZHANG Cong-ying, XIONG Zhong-kuan

(College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University;

Key Laboratory of Grassland and Agro-Ecosystems, Ministry of Agriculture, Gansu Lanzhou 730020, China

Abstract: Under phosphorus deficiency, large amounts of organic acids were secreted by leguminous plants to promote phosphorus efficiency in the soil. This paper summarized the time course, levels and types of the organic acid in the secretion process. The efficiency of different organic acid in phosphorus activation was also compared. It is pointed out that organic acid secretion induced, but was not the only inducer, rhizosphere acidification. The organic acids were mainly synthesized in root system, and their synthesis had a tight relationship with carbon metabolism. Finally, the research direction of organic metabolism in future was discussed.

Key words: leguminous plant; phosphorus deficiency; organic acids