

## 根际动态过程与植物营养\*

张福锁 曹一平

(北京农业大学, 100094)

### 摘 要

养分的有效性是由土壤物理、化学和生物学特性,特别是根系主导的根际动态过程所决定的。根系引起根际 pH 值和氧化还原电位、根分泌物以及由此引起微生物种群、数量和活性的改变,从根本上决定着根际养分的动态。而根系主导的根际动态又具有明显的基因型差异,并受植物营养状况的诱导和调控。因此,根际动态变化的方向和强度对植物适应土壤化学和物理逆境具有重要意义。

本文从根际的一般概念入手,综述了近十余年来国内外根际动态研究的新成果,重点讨论了根际动态与植物营养的关系,并运用根际微生态系统的概念,把根际动态与植物对养分胁迫的适应性及其调控机理紧密联系起来,使根际动态和植物矿质营养基因型差异机理两个基础性研究热点融为一体,为解决重大的全球性环境、生态以及农业持续发展问题提供新的途径和理论依据。

**关键词** 根际动态,植物营养,根际微生态系统,养分胁迫

根系的重要功能之一就是从中吸收养分。近几年的研究结果充分表明,植物和土壤间的相互作用从根本上影响着养分从土体进入植物体的过程。植物所需的各种养分大多来自土壤,而根系又主要从土壤溶液中吸收养分,然而土壤溶液中某些养分的浓度却是非常低的。因此,养分的有效性不仅受土壤中固、液、气三相间相互作用的制约,更重要的还受到植物根系生长状况和代谢作用的影响。不同种类的植物,甚至同一种植物的不同品种其养分效率差异很大,如果不考虑植物本身的营养特性,就很难对土壤养分的有效性给予准确的定义。用化学浸提法所表征的土壤有效养分与植物营养状况之间相关性不高的主要原因就在于这一方法所测出的仅是化学有效性养分的平均值,它只能表征整体土壤的养分供应状况,而植物根系所能占据的土壤空间却很小很小,一般仅为1%左右。养分的化学有效性忽视了根系在土壤中摄取养分的生物因素。这些因素是:

——根系生长状况:对养分的截获,以及根吸收作用影响下土壤养分的移动性决定着养分的空间有效性。

——根系活动引起的根际动态:对根际 pH、氧化还原条件、根分泌物和根际微生物活性等动态变化的影响决定着养分的生物有效性。

\* 国家自然科学基金资助项目。本文承蒙北京农业大学陆景陵教授指正,特此致谢。

因此,在把土壤当作植物生长介质的同时,还必须充分考虑植物的营养特性才能真正理解养分有效性的概念。有关养分在土壤-植物体系中的迁移过程和影响因素可归纳如下(表 1)。

表 1 土-根体系中养分迁移的过程及其影响因素

Table 1 Processes and factors involved in nutrient transfer from soil to plant

过程 Process	因素 Parameter
养分从土体向根表的迁移	土壤溶液中养分浓度 植物蒸腾强度 土体与根表间养分浓度梯度 养分离子扩散系数
根际养分的活化与固定	土壤养分的耗竭 根分泌物(如 $H^+$ , $HCO_3^-$ , 还原物质, 有机阴离子, 螯合物等) 根细胞原生质膜性能的变化 土壤化学组成 土壤溶液 pH 值, Eh 值 酶(如磷酸酶)
微生物对养分的活化与固定	菌根侵染和共生体的作用 固氮作用 细菌的种类和数量 根系形态学特征(根长、直径、表面积及根毛数量) 根系分布(侧根与根密度) 根系表面养分浓度 水分/养分吸收速率 离子吸收动力学 ( $K_m$ , $I_{max}$ , $C_{min}$ )

在植物养分的吸收与供应过程中,养分必须首先到达根表,根才有可能吸收,而且养分分离根越近,它被吸收的可能性就越大。某些离子态养分(如磷、锌等)在土壤中的迁移速率和距离都很小,因此,植物根系的形态特征如根系的体积、几何形态、长度和分布状况,根毛数量和根的结构特征等参数对养分的吸收都有极其重要的影响。许多植物还可以与真菌产生共生关系如形成菌根共生体,通过菌丝的延伸缩短根与养分的距离,并扩大有效吸收面积、对有效性低的养分起到活化、增强吸收和运输的作用。

但是,仅根系形态学的变化尚不能满足植物从土壤中摄取所需养分的需要,植物在长期的进化过程中,根系还可产生一系列生理学特性的变化以改变根-土界面微域的物理、化学和生物学性状,活化根际养分,促进根对养分的吸收。

根际一般是指根-土界面不足 1 毫米到几毫米范围的微区土壤,也是植物-土壤-微生物与其环境条件相互作用的场所<sup>[1]</sup>。根际范围的大小主要取决于根毛长度。由于根毛和根分泌物的作用,以及根际范围内较强的微生物活动,使根际土壤物理、化学和生物学等方面的特性明显不同于土体土壤。如图 1 所示,根系的呼吸作用、根分泌与溢泌质子和有机物质的作用以及根对养分和水分的吸收特性,这些都决定着根际动态的方向和强度。根际发生的这一系列变化对植物的生长发育有着深刻的影响。根系对水分和养分吸收速率的不同使根际养分出现亏缺(如 P、K、Zn)和富集(如 Ca)。养分的富集可能在根外形

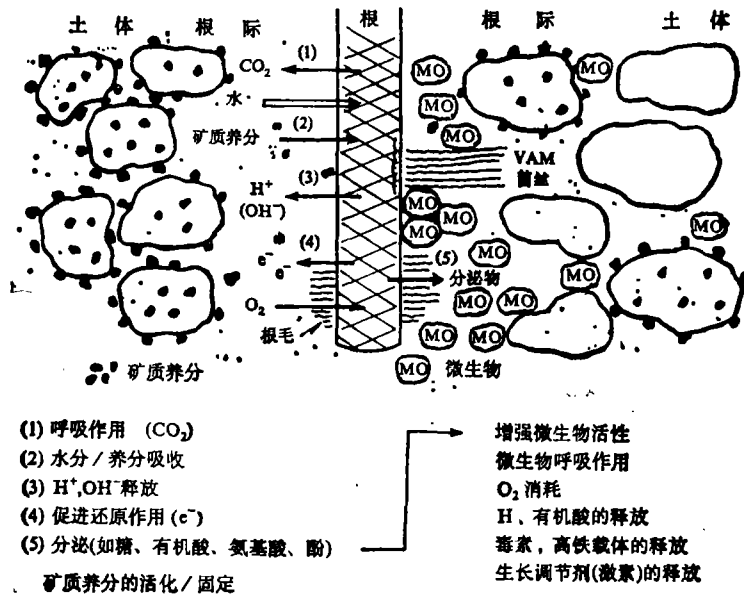


图 1 根际动态过程

Fig. 1 Processes and changes in the rhizosphere induced by plant roots

成诸如  $\text{CaCO}_3$  沉淀一类的障碍物,它不仅阻碍水分顺利穿过根际到达根表,而且对吸收养分也有阻碍作用,甚至出现吸附、固定现象。在盐渍土上还可能造成根际盐分的大量累积,加剧水分胁迫,阻碍养分的迁移和吸收。植物对阴阳离子吸收的不平衡常造成根际 pH 值的变化,这不仅直接影响根际养分的有效性,而且对根系生长和微生物活性也产生重大影响。根分泌的有机物质不但可使根际微生物活性成倍增加,而且可以直接活化或固定各种养分。

根系引起的根际 pH 值和氧化电位的改变,以及根分泌的还原和螯合物质不仅直接影响养分的生物有效性,同时也决定着某些有益元素(如 Si)和重金属元素(如 Al、Cd、Cr)的迁移、转化和归宿。在环境胁迫条件下,植物可通过根系形态学和生理学的适应性和非适应性变化机制来调节自身活化和吸收养分的强度。不同植物种类,甚至同一种类植物的不同品种在活化和吸收养分方面有显著的基因型差异,这些差异可以在植物根际动态变化特征上充分地表现出来,这为进一步进行高效营养基因型植物的选育提供了依据。

本文从根际的一般概念入手,结合晚近十余年的研究成果讨论根际动态过程与植物营养的关系,并运用根际微生态系统的概念,把根际微域动态过程与植物对养分胁迫的适应性及其调控机理相结合,使根际动态的研究工作与一些重大的生产和生态问题联系起来。

## 一、根际 pH

根际土壤 pH 值与非根际土壤 pH 值差异很大。根际 pH 值的改变主要是因为与

植物根系养分吸收相偶联的质子和有机酸的分泌作用而引起的。表 2 概括了影响根际 pH 值变化的因素及其效应。

表 2 根际 pH 值变化的影响因素与效应

Table 2 Root-induced pH changes in rhizosphere and their effects on nutrient availability

影响因素 Factor	根际 pH 变化 Rhizosphere pH Change	原因 Cause	效应 Consequence
吸收铵态氮肥	下降	阳离子吸收量 > 阴离子	石灰性土壤上提高 P、K、Zn、Mn、Cu、Fe、B、Si 等养分的有效性
吸收硝态氮肥	上升	阳离子吸收量 < 阴离子	提高酸性土壤中 P 的有效性,减轻酸的毒害作用
豆科植物固氮	下降	阳离子吸收量 > 阴离子	提高土壤中 P 的有效性
缺磷	下降	阳离子吸收量 > 阴离子	增加土壤中 P、Fe、Cu、Zn 和 Mn 的有效性
缺钾	下降	有机酸分泌量增加	
		硝态氮吸收显著下降	
缺铁	下降	阳离子吸收量 > 阴离子	增加 Zn 的有效性
		质子泵活性增加	
		有机酸分泌量增加	提高 Fe、Mn 的有效性
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	上升	阴离子吸收量 > 阳离子	提高 P、Fe 的有效性
微生物	下降?	阳离子吸收量 > 阴离子?	?
VA 菌根真菌			
供应铵态氮	下降	阳离子吸收量 > 阴离子	?
供应硝态氮	上升	阴离子吸收量 > 阳离子	?
植物种类			
嗜阳离子植物	下降	阳离子吸收量 > 阴离子	提高 P 的有效性

阴阳离子吸收不平衡是造成根际 pH 值变化的主要原因<sup>[19]</sup>,而影响阴阳离子吸收不平衡的因素很多。它包括:不同形态的氮肥<sup>[20,21]</sup>;豆科植物的共生固氮作用<sup>[24,26]</sup>;植物的营养状况<sup>[22,23]</sup>以及植物种类和品种的差异<sup>[25,26]</sup>等。在施用铵态氮肥、根系吸收的氮素以铵态氮为主时,植物为了维持细胞正常生长的 pH 值和电荷平衡,根系分泌出质子,使根际 pH 值下降;相反,在施用硝态氮肥、根系吸收硝态氮时植物体内硝态氮还原过程中需要消耗质子,为了维持电荷平衡,根必须分泌出 OH<sup>-</sup> 或 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>,因而使根际 pH 值升高。一些豆科植物通过根瘤进行固氮作用,将空气中的 N<sub>2</sub> 还原为 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 供植物吸收,从而导致根系分泌出质子,降低根际 pH 值。缺磷引起油菜<sup>[18]</sup>和荞麦<sup>[38]</sup>对阳离子的吸收量大于阴离子,导致根际 pH 降低。缺锌抑制硝态氮的吸收从而造成阳离子的吸收量大于阴离子,根际 pH 也降低<sup>[9]</sup>。禾本科植物对氮肥形态的反应很敏感,吸收铵态氮时根际 pH 值便下降,吸收硝态氮时根际 pH 值则上升;对豆科植物而言,不论是吸收铵态氮还是硝态氮,根际 pH 值都会下降。

影响根际 pH 值变化的另一主要因素是植物基因型间的差异。生长在有效养分很低土壤上的某些植物,由于长期的生态适应过程使其逐步进化形成一些主动机制来改变根际环境,例如白羽扇豆在缺磷的石灰性土壤上,能形成大量的排根(Proteoid root),并主动向根外分泌柠檬酸使根际环境酸化,同时柠檬酸又能螯合土壤中的 Ca、Fe、Al 等<sup>[41]</sup>,从而提高磷的有效性。这种植物自身引起的根际环境的改变对农业生产有极其重要的意

义。例如在缺磷的麦田中,混种白羽扇豆可以减轻甚至消除小麦的缺磷症状<sup>[20]</sup>。缺铁也能诱导根系分泌质子<sup>[11,26]</sup>。一些耐低铁的非禾本科单子叶植物和双子叶植物,在铁胁迫条件下,主动分泌某些还原性物质,根系在释放电子的同时也分泌质子以酸化根际环境。

根际 pH 值的改变,对环境中养分的有效性影响很大。这些影响既有有利的一面,也有不利的一面。在石灰性土壤上施用铵态氮肥由于降低了根际 pH 值,从而提高了 P、K、Cu、Zn、Fe、Mn、B 和 Si 等元素的生物有效性<sup>[21,23,37,42,44]</sup>。这不仅使植物对上述元素的吸收量增加,而且还能提高了植物对病虫害的抵御能力;而在酸性土壤上施用硝态氮肥,使根际 pH 值上升,也可以提高磷的有效,减轻土壤酸度对根系的毒害作用。豆科植物在固氮过程中酸化根际,进而提高了难溶性磷的利用效率<sup>[9]</sup>,而缺磷的羽扇豆、油菜和荞麦,其根际的酸化作用不仅提高了磷的有效性,而且明显增加了 Cu、Zn、Fe、Mn 等养分的溶解度,施用铵态氮可以明显地抑制全蚀病的蔓延<sup>[46]</sup>,同时也抑制了菌根真菌的活性,降低了侵染率。根际酸度的增加可能导致 H<sup>+</sup> 代换根细胞中的部分 Ca<sup>2+</sup>,引起原生质膜透性的增加,导致生物膜受到损伤、造成养分离子外渗或有害元素进入根细胞。在酸性土壤中施用铵态氮肥使得根际 H<sup>+</sup> 浓度增加,可能会抑制植物对某些阳离子(如 Mg)的吸收,而石灰性土壤中施用硝态氮肥使得植物根际 OH<sup>-</sup> 的增加则会抑制某些阴离子的吸收。在酸性土壤上根际 pH 值降低导致大量质子被动渗入细胞内,改变了细胞内 pH 值的稳定性<sup>[47]</sup>,这些 H<sup>+</sup> 只有和羧基结合才能使 pH 趋于稳定,这就需要大量的羧酸。当植物代谢受阻,使羧酸供应不足时,根细胞就会丧失对 pH 值的调节能力。

根际 pH 值也会影响根系的形态和生长速率<sup>[30]</sup>,例如在酸性土壤上根际酸化作用可能会引起根尖和次生根变黑而受损,使根的伸长速率和根毛生长受到抑制,甚至造成整个根细胞死亡。但是,如果在生长介质中加入钙盐,症状就可消除,所以,有的研究者认为这是由于 H<sup>+</sup> 代换了根细胞膜上的 Ca<sup>2+</sup> 所致。根引起的根际 pH 值变化在从根基部到根尖的范围分布是不均匀的。如缺磷羽扇豆的根际酸化作用只限于排根区;缺铁引起的质子分泌作用主要发生在根尖;而阴阳离子吸收不平衡却引起整个根系表面的酸化作用。根据 Romheld 的研究结果<sup>[44]</sup>表明,缺铁诱导每克新鲜根尖分泌的质子量为 28 μmol H<sup>+</sup>,而施用 NH<sub>4</sub>-N 却只能分泌 3.6 μmol H<sup>+</sup>。这一分泌量足以引起根际 pH 值较大幅度的改变,提高根际土壤铁的溶解度,从而增加了植物的吸铁量。在温度和湿度比较适宜、通气状况良好的酸性森林土壤中,土壤的硝化作用占主导地位,从而表现出当土体 pH 值下降时,植物根尖部位根际 pH 值却反而上升的现象。从而减轻了质子和铝对根系的毒害作用,同时也提高了土壤养分的生物有效性。

## 二、根际氧化还原电位

由于土壤是一个高度不均一体系,所以即使在通气良好的土壤中,也可能有某些嫌气的微区,其特点之一是微区的氧化还原电位明显低于其它土壤区域。在根际,这种微区出现的机率最多<sup>[45]</sup>。虽然有关这些微区在植物营养方面的作用还不清楚,但由于根际微生物和根系呼吸作用消耗较多的氧气,可能会造成根际氧化还原电位下降,其结果使一些变价营养元素(如 Fe 和 Mn)得以活化,甚至造成毒害(如 Mn)现象<sup>[47]</sup>;同时,反硝化作用

也有所增加。在双子叶和非禾本科单子叶植物的根际,由于缺铁导致根系的还原能力增加,位于皮层细胞原生质膜上的还原酶受到低 pH 值的强烈诱导,使铁的还原能力显著增加<sup>[11]</sup>,这些植物对缺铁的适应性反应,如质子的分泌和还原酶活性的增加主要表现在根尖部位<sup>[16]</sup>。

根际酸化作用不仅增加了 Fe(III) 的溶解度和移动性,同时也有利于它的还原和被吸收。另外,这种适应性反应也增加了根际铜和锰的还原,使缺铁植物体内这两种元素的含量有所提高。在铁和锰有效性较低的石灰性土壤上,上述植物缺铁的适应性反应对防止植物缺锰和提高锰的生物有效性具有重要的意义<sup>[12]</sup>。有效铁含量较低,而易还原锰含量较高的石灰性土壤上,由于缺铁植物适应机理的效应,也可能会发生锰中毒的现象<sup>[11]</sup>。

适应于嫌气环境中生长的植物(如水稻),由于有通气组织从地上部向根输送 O<sub>2</sub>,并由根释放到根际<sup>[10]</sup>,使根际氧化还原电位升高。这一方面可降低根际 Fe<sup>2+</sup>、Mn<sup>2+</sup> 的有害浓度,另一方面在氧化层会形成铁、锰氧化物沉淀。这些沉淀物能吸持离子态养分(如 Zn<sup>2+</sup>),也有可能依据沉淀作用的强弱促进或抑制离子的吸收和运输<sup>[14]</sup>。水稻根的氧化能力与根表铁氧化物的沉淀量成正比<sup>[13]</sup>。在营养缺乏时,特别是在缺镁、缺钾和缺磷时,根系分泌低分子有机物的数量和根际微生物的活性都显著增加,并因对 O<sub>2</sub> 的消耗量剧增,而可能引起水稻根际铁的毒害作用<sup>[15]</sup>。

### 三、根分泌物

在植物生长过程中,根系不仅从环境中摄取养分和水分,同时也向生长介质中分泌物质,释放无机离子,溢泌或分泌大量的有机物。这些物质和根组织脱落物一起统称为根产物 (root products)<sup>[18,50]</sup>。表 3 总结了根产物的种类及其在植物营养中的作用。在根产物

表 3 根产物(root products)的种类及其在植物营养方面的作用

Table 3 Root products and their effects on plant nutrition

根 产 物 Root products		可能产生的作用 Possible effect
类 型 Type	种 类 Form	
低分子化合物	糖类 有机酸 氨基酸 酚类化合物	活化和固定养分 微生物养分和能源
高分子凝胶物质	多糖 多聚半乳糖醛酸等	抵御 Fe、Al、Mn 的毒害
细胞或组织脱落物及溶解产物	根冠细胞 细胞内含物 根毛	间接作用(润滑和保护作用) 通过微生物分解释放养分、 有机酸等间接影响植物营养状况
无机离子	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> 、H <sup>+</sup> 、K <sup>+</sup> 、NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> 等	影响根际 pH 值和 营养元素间的相互作用

中以低分子有机化合物活化养分的作用尤为突出<sup>[20]</sup>。它们或通过改变根际 pH 值和氧化还原状况,或通过螯合作用和还原作用来增加某些养分的溶解度和移动性,进而促进植物对这些养分的吸收和利用。与此同时,根分泌物也为根际微生物提供了营养和能源物质,使根际微生物的数量和活性远远高于土体。根际微生物的作用既能把大分子分泌物转化为各种小分子化合物如有机酸等,这些转化产物对根际养分有显著的活化作用;也能分泌质子、有机酸和铁载体等来提高对根际养分的活化能力。表 4 总结了根分泌的低分子量有机物质对根际难溶性化合物的活化机理和作用。

表 4 根分泌的低分子有机物对根际养分的活化作用

Table 4 Low-molecular-weight root exudates and its importance in nutrient mobilization in the rhizosphere

机 理 Mechanism	分泌物的主要组成 Composition of exudate	养分活化的作用 Elements mobilized
渗出物和细胞分解 产物的基因型差型	氨基酸 有机酸 酚类化合物	P、Fe、Zn、Mn、Cu P、Fe、Zn、Mn Fe、Zn、Mn
养分胁迫的非适应性机理 -P -K -Fe -Zn -Mn	氨基酸、糖类、有机酸 有机酸、糖类 有机酸、酚类化合物 有机酸、氨基酸、糖类、酚类、 氨基酸、酚类、有机酸	P ? Fe、Zn、Mn Fe、Zn、Mn Mn
养分胁迫的适应性机理 -P -P -Fe -Fe Al 毒	柠檬酸(有排根的植物) 番石榴酸(木豆) 酚类化合物(双子叶和 非禾本科单子叶植物) 植物高铁载体(禾本科植物) 柠檬酸或苹果酸	P、Fe、Zn、Cu、Mn Al、Ca P、Fe、Al Fe、Mn Fe、Zn、Cu、Mn、Al、P ?

依根据分泌有机化合物诱导因子的专一性不同,可把根分泌物划分为非专一性和专一性根分泌物两类。

#### (一) 非专一性根分泌物

通过根系进入根际的有机物质可占植物光合作用同化碳的 5—25%。这些物质包括碳水化合物、有机酸、氨基酸和酚类化合物等,其分泌量受植物体许多内部和外部条件的影响,如能量、营养和通气状况;机械阻力;根际 pH 值和微生物的数量等。缺乏 P、K、Fe、Zn、Cu 和 Mn 等养分<sup>[3,4,16,22]</sup>,甚至干旱和嫌气条件<sup>[5]</sup>,机械阻力<sup>[43]</sup>以及微生物的存在<sup>[49]</sup>可能会影响植物体内某些代谢过程,使低分子的有机化合物累积,并由根系分泌到根际。例如,缺 P 导致油菜柠檬酸分泌量增加,缺 K 导致玉米碳水化合物、缺 Fe 导致双子叶和非禾本科植物有机酸、缺锌导致许多植物碳水化合物、糖类化合物和酚类化合物、缺 Mn 导致氨基酸、有机酸、酚酸、缺 Cu 导致氨基酸等的分泌增多。

植物缺锌时<sup>[4]</sup>,根细胞内铜锌超氧化物歧化酶(CuZn-SOD)的活性下降,而NADPH-氧化酶活性增加,细胞内氧自由基大量累积并产生毒害作用。使细胞膜脂质产生过氧化作用,膜结构遭受破坏,透性增加,根溢泌的低分子量有机物如氨基酸、碳水化合物和酚类的数量明显增加,对Fe、Mn的活化能力也明显增加<sup>[4]</sup>,这是非适应性机理中的非专一性根分泌物及其在植物营养方面作用的典型例子。

## (二) 专一性根分泌物

在营养胁迫条件下,根分泌物的数量会大幅度增加,大约有占光合作用所固定碳的25%~40%可以根系分泌物的形式进入根际。根分泌物的组成也受胁迫条件的影响而发生极大的改变。特别是专一性根分泌物的合成、释放、在根际的消长动态及其对土壤性质、微生物活性和植物生长发育的影响等,都具有重要的理论研究价值和实践意义<sup>[6,7]</sup>。专一性根分泌物是受某一养分胁迫诱导在植物体内合成的代谢产物,并通过主动分泌作用进入根际。它的合成和分泌只受该养分胁迫因子的专一诱导和控制;改善这一营养状况就能抑制或终止该化合物的合成和分泌。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分泌到根际土壤中,促进该养分的活化。由于该养分得到活化,植物的吸收利用效率显著提高,从而达到克服或缓解该养分胁迫的目的。有研究表明<sup>[4,25]</sup>,缺磷可诱导白羽扇豆形成排根,约占光合作用所固定碳的23%以柠檬酸的形态从排根区释放进入根际,这些柠檬酸既可酸化根际土壤,提高难溶性磷化合物的溶解度;又可与Al、Fe和Ca等金属元素形成螯合物,这不仅使根际土壤中的难溶性磷释放出来,而且也减少了土壤胶体对水溶性磷的吸附固定,从而大大提高了根际有效磷的浓度,增加了植物的吸磷量,最终达到自身调节和改善磷营养状况的目的。

80年代后期确定的禾本科植物根际专一性分泌物——麦根酸类植物高铁载体(phytosiderophore)的生理和生态学意义,不仅使人类有可能运用日新月异的生物学研究手段来解决营养缺乏问题<sup>[6,26]</sup>,同时也为有效利用自然资源,降低生产成本,减少环境污染提供了可能性。植物高铁载体是一类非蛋白质组分的氨基酸,其分子量虽小,但对微量元素如Fe、Cu、Zn和Mn的螯合效率却特别高<sup>[27]</sup>。其合成、分泌、螯合及吸收的过程是禾本科作物适应缺铁环境特异功能的具体表现。这类物质只在早晨日出后2—6小时内大量分泌,而且分泌部位在微生物尚未侵染的根尖。这种定时定位分泌的特点反映了植物长期适应性的需要。第一,分泌作用集中在较短一段时间内能显著提高高铁载体在根际的浓度<sup>[40,54]</sup>,能强化其作用效率;第二,分泌作用定位于根尖<sup>[27]</sup>,能减少土壤对其接触吸附,避免微生物对其破坏和分解,保证它有较高的有效浓度;第三,分泌作用和螯合反应不受介质中pH值影响,这决定了这一机制在石灰性土壤上所具有的特殊意义<sup>[5]</sup>。此外,由于螯合反应快速和螯合物具有较高的稳定性(耐高温、抗微生物分解)以及在根自由空间中直接起活化作用<sup>[53]</sup>,从而为植物的吸收利用创造了有利的条件。缺铁还可诱导根细胞质膜上 $Fe^{3+}$ ——植物高铁载体复合体运载蛋白的形成或活化,使植物对其吸收率比其它人工螯合铁制剂的吸收率要高出上千倍<sup>[2,40]</sup>。在这一高效的适应性系统中,专一性根分泌物——植物高铁载体是关键产物。进一步的研究还表明(Romheld,个人交流),植物高铁载体的分泌具有单基因遗传特性,这为进一步进行基因定位、克隆和转化提供了依据。由此可见,研究专一性根分泌物在根际微生态系统中的作用,不仅有助于探明植物对营养胁迫的抗性



机理和不同矿质营养基因型间养分效率差异的实质所在,而且也是探索应用现代生物工程技术进行植物抗逆性遗传学改良的新途径。

#### 四、根际微生物

根分泌物能为微生物提供能源,因此根际微生物的数量可比原土体高出 5 到 50 倍。植物的营养状况也从多方面影响着根际微生物的活性,而根际微生物活动反过来又制约着植物的生长发育及其对养分的活化和摄取能力(表 5)。例如缺铁或缺钾时,根际细菌数量均有所增加;施用铵态氮肥也有相同的趋势<sup>[49]</sup>。

表 5 根际微生物活动对养分有效性的影响

Table 5 Effects of rhizosphere microorganisms on the nutrient availability

活动方式 Type of activity	对养分有效性的影响 Effect
微生物的呼吸作用(消耗 O <sub>2</sub> ) 分泌 H <sup>+</sup> 和有机酸	使氧化态 Fe、Mn 还原 酸化根际,提高 P、Fe、Zn 等 养分的有效性
释放毒素	抑制某些微生物或植物的生长, 间接影响养分有效性
分泌高铁载体 微生物参与变价元素的转化 细菌的硝化作用	活化铁,抑制其它微生物的生长 增加或降低 Mn、Fe 等的有效性 增加 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> 浓度
细菌的溶磷、溶钾作用 固氮作用 反硝化作用 植物促生作用 真菌与高等植物共生作用	增加 P、K 有效性 增加 N 的供应量 导致 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N 氮的气态损失 间接影响 扩大宿主植物根系的吸收面积 增加植物 P、Zn、Cu 等元素的吸收 增加宿主植物的抗逆性

根际环境条件对根际微生物的组成和活性也有明显影响。例如供应铵态氮肥使根际土壤酸化,明显控制了由病原菌 *Gaeumannomyces graminis* 引起的小麦全蚀病<sup>[46]</sup>。施用硝态氮肥,可以直接抑制菌丝发育或间接促进根际细菌生长而抑制病原菌的蔓延<sup>[23]</sup>。此外,施用铵态氮肥,也可以增加根际土壤中某些有益元素(如 Si)的溶解度,从而提高植物体内硅的含量,使表皮细胞壁加厚,蜡质层增加,增强植物对某些真菌病害如粉霉病(*Erysiphe graminis*)的抵御能力。同时也能提高抗倒伏能力<sup>[23]</sup>。

根际微生物也可以通过改善根际营养状况来促进植物的生长发育。豆科植物-根瘤菌共生体和菌根植物共生体就是其中典型的例子。另外,微生物可以通过释放生长调节物质、铁载体(siderophore)和毒素影响植物的生长,从而间接地影响根际养分的有效性。如 *Azospirillum* 产生的生长素使根长、侧根数、根毛长度和密度等参数增加<sup>[29]</sup>,这是微生物通过增加根表面积间接影响植物营养状况的典型例子。

## 结 语

养分的有效性是由土壤物理、化学和生物学特性,特别是根系主导的根际动态所决定的。根系引起根际 pH 值和氧化还原电位、根分泌物以及由此引起微生物种群、数量和活性的改变,从根本上决定着根际养分的动态。而由根系主导的根际动态又具有明显的基因型差异,并受植物营养状况的诱导和调控。因此,根际动态变化的方向和强度对植物适应土壤化学和物理逆境具有重要意义。然而,要真正理解根际动态与植物适应性之间的关系,并进一步运用现代生物技术手段进行其适应性改良,还必须从土壤-植物-微生物及其环境条件所组成的微生态系统的角度进行深入的研究。养分在根际微生态系统中的有效性至少涉及下面十个方面:养分从土壤固相进入土壤液相;养分从土体迁移到根表;养分在根际的动态;养分从根表到达根细胞原生质膜的吸收位点;养分的跨膜运输;养分在根中的短距离运输;养分在木质部的长距离运输;养分在植物体内的分配或再利用;地上部与地下部营养状况对根系摄取养分的调控机理;植物对营养缺乏或毒害环境条件的适应性机理。值得提出的是,连结上述十个方面的枢纽是根际动态。由此可见,研究根际动态应以根际微生态系统的物质循环和调控为基本内容,并与宏观规律相对应,和重大的全球性环境及生态问题以及农业持续发展的战略相联系,才能发挥这一基础性研究在国民经济发展中的重大作用。

## 参 考 文 献

- [1] 刘正宇, 1980: 土壤-根系微区养分环境研究概况。土壤学进展, 8(3): 1—11。
- [2] 张福锁, 1991: 禾本科植物对缺铁胁迫抗性机理的专一性研究。北京农业大学学报 17(1): 29—33。
- [3] 张福锁, 1992: 缺锌对小麦根细胞原生质膜透性的影响。植物生理学报, 18(1): 24—28。
- [4] 张福锁, 1991: 根分泌物及其在植物营养中的作用 I 缺锌对双子叶植物根系分泌物的影响。北京农业大学学报, 17(2): 63—67。
- [5] 张福锁, 1992: 植物高铁载体在小麦适应缺铁石灰性土壤条件中的作用。北京农业大学学报(正在出版)。
- [6] 张福锁, 1991: 不同基因型植物对铁的活化途径, 见土壤与植物营养研究新动态。北京农业大学出版社, (正在出版)。
- [7] 张福锁, 曹一平, 1991: 根际微生态系统中养分迁移的途径及研究重点。土壤(特约稿), 全国根际环境学术讨论会论文集, (正在出版)。
- [8] 张福锁, 1991: 锌营养状况对向日葵生长介质 pH 值的影响。北京农业大学学报, 17(1): 34。
- [9] Aguilars, A. & van Diest, A., 1981: Rock-phosphate mobilization induced by the alkaline uptake pattern of legumes utilizing symbiotically fixed nitrogen. *Plant Soil*, 61: 27—42。
- [10] Armstrong, W., 1979: Aeration in higher plants. *Adv. Bot. Res.*, 7: 225—332。
- [11] Bienfait, H. F., 1985: Regulated redox processes at the plasmalemma of plant root cells and their function in iron uptake. *J. Bioenergetics Biomemb.*, 17: 73—83。
- [12] Brown, J. C., 1978: Mechanism of iron uptake by plants. *Plant, Cell Environ.*, 1: 249—257。
- [13] Chen, C. C., Dixon, J. B. & Turner, F. T., 1980: Iron coatings on rice roots: Mineralogy and quantity influencing factors. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 44: 635—639。
- [14] Dinkelaker, B., Romheld, V. & Marschner, H., 1989: Citric acid secretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.) *Plant, Cell Environ.*, 12: 285—292。
- [15] Fischer, W., Flessa, H. & Schaller, G., 1989: pH values and redox potentials in microsites of the rhizosphere. *Z. Pflanzenernahr. und Bodenkd.*, 152: 191—195。
- [16] Graham, J. H., Leonard, R. T. & Menge, J. A., 1981: Membrane-mediated decrease in root exudate is responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhizal formation. *Plant Physiol.*, 68: 545—552。

- [17] Graven, E. H., Attoe, O. J. & Smith, D., 1965: Effect of liming and flooding on manganese toxicity in alfalfa. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 29: 702—706.
- [18] Grinstead, M. M., Hedley, M. J., White, R. E. & Nye, P. H., 1982: Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. I. pH change in the increase in P concentration in the soil solution. *New Phytol.* 91: 19—29.
- [19] Hedley, M. J., Nye, P. H. & White, R. E. 1982: Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. II. Origin of the pH change. *New Phytol.* 109: 147—149.
- [20] Horst, W. J. & Waschkies, Ch., 1987: Phosphatversorgung von Sommerweizen (*Triticum aestivum* L.) in Mischkultur mit weisser Lupine (*Lupinus albus* L.). *Z. Pflanzenernähr. und Bodenk.*, 150: 1—8.
- [21] Jungk, A. & Claassen, N., 1986: Availability of phosphate and potassium as the result of interactions between root and soil in the rhizosphere. *Z. Pflanzenernähr. und Bodenk.*, 149: 411—427.
- [22] Krafczyk, I., Trollidenier, G. & Beringer, H., 1984: Soluble root exudates of maize: Influence of potassium supply and rhizosphere micro-organisms. *Soil Biol. Biochem.*, 16: 315—22.
- [23] Leusch, H. J., & Buchenauer, H., 1988: Einfluss von Bodenbehandlungen mit siliziumreichen Kalken und Natriumsilikat auf den Mehlaufschlag von Weizen. *Kali-Briefe (Buntehof)* 19: 1—11.
- [24] Marschner, H., Romheld, V., 1983: In-vivo measurement of root-induced pH changes at the soil-root interface: Effect of plant species and nitrogen source. *Z., Pflanzenphysiol.*, 111: 241—251.
- [25] Marschner, H., Romheld, V., Horst, W. J. & Martin P., 1986: Root-induced changes in the rhizosphere: Importance for the mineral nutrition of plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, 149: 441—456.
- [26] Marschner, H., Romheld, V. & Kissel, M., 1986: Different strategies in higher plants in mobilization and uptake of iron. *J. Plant Nutr.*, 9: 695—713.
- [27] Marschner, H., Romheld, V. & Kissel, M., 1987: Localization of phytosiderophore release and of iron uptake along intact barley roots. *Physiol. Plant.*, 71: 157—162.
- [28] Marschner, H., Romheld, V. & Zhang, F. S et al. 1990: Mobilization of mineral nutrients in the rhizosphere by root exudates. *Transactions 14th Internat. Congress of Soil Sci Vol II* pp. 158—163.
- [29] Martin, P., Glatzle, a., Kolb, W., Omay, H. & Schmidt, W., 1989: N<sub>2</sub>-fixing bacteria in the rhizosphere: Quantification and hormonal effects on root development. *Z. Pflanzenernähr. bodenk.*, 152: 237—245.
- [30] Metzler, B., 1985: Morphological changes in root tips of Norway spruce (*Picea abies*) induced by low pH and aluminium ions in the substrate. *Proceedings EC-workshop "Indirect effects of air pollution on forest trees. Root-rhizosphere Interactions"*. pp 92—94.
- [31] Moraghan, J. T., 1979: Manganese toxicity in flax growing on certain calcareous soils low in available iron. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 43: 1177—1180.
- [32] Moraghan, J. T., 1985: Manganese deficiency in soybeans as affected by FeEDDHA and low soil temperature. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49: 1584—1586.
- [33] Nye, P. H., 1986: Acid-base changes in the rhizosphere, In *Adv. Plant Nutr.* 2, eds. B. Tinker & A. Lanchli, pp. 129—153. New York: Praeger Scientific.
- [34] Otte, M. L., Rozema, J. Koster, L. Haarsma, M. S., and Broekman, R. A., 1989: Iron plaque on roots of *Aster tripolium* L.: interaction with zinc uptake. *New phytol.* 111: 309—317.
- [35] Ottow, J. C. G., Benckiser, G., Santiago, s. & Watanabe, I., 1982: Iron toxicity of wetland rice (*Oryza sativa* L.) as a multiple nutritional stress. In *Proc. 9th Plant Nutr. Coll. Warwick*, ed. A. Scaife, pp. 454—460. Commonwealth Agricultural Bureaux.
- [36] Raij, B. van & Diest, A. van., 1979: Utilization of phosphate from different sources by six plant species. *Plant Soil*, 51: 577—589.
- [37] Reynolds, S. B., Scaife, A. & Turner, M. K., 1987: Effect of nitrogen form on boron uptake by cauliflower. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 18: 1143—1154.
- [38] Romheld, V., 1986: pH-Veränderungen in der Rhizosphäre verschiedener Kulturpflanzenarten in Abhängigkeit vom Nährstoffgehalt. *Kali-Briefe*. 18: 13—30.
- [39] Romheld, V., 1987: Existence of two different strategies for the acquisition of iron in higher plants. In *Iron Transport in Microbes, Plants and Animals*, eds. G. Winkelmann, d. van der Helm & J. B. Neilands, pp. 353—374. Weinheim, FRG: VCH Verlagsgesellschaft.
- [40] Romheld, V. & Marschner, H., 1986: Evidence for a specific uptake system for iron phytosiderophores in roots of grasses. *Plant Physiol.*, 80: 175—180.
- [41] Romheld, V., & Marschner, H., 1984: Plant-induced pH changes in the rhizosphere of "Fe-efficient" and "Fe-inefficient" soybean and corn cultivars. *J. Plant Nutr.* 7: 623—630.
- [42] Sarkar, A. N. & Wyn Jones, R. G., 1982: Effect of rhizosphere pH on availability and uptake of Fe, Mn

- and Zn. *Plant Soil*, 66: 361—372.
- [43] Sauerbeck, D. R. & Helal, H. M., 1986: Plant root development and photosynthate consumption depending on soil compaction. *Transac. 13th Congress Intern Soc. Soil Sci., Hamburg*, 3: 948—949.
- [44] Schnug, E., and Finck, A., 1981: Einfluss unterschiedlicher Stickstoff-düngungsformen auf die Mobilisierung von Spurennährstoffen. *Land-wirtsch. Forsch. Sonderh.* 37: 243—253.
- [45] Schonwitz, R. & Ziegler, H., 1982: Exudation of water-soluble vitamin and of some carbohydrates by intact roots of maize seedlings (*Zea mays* L.) into a mineral nutrient solution. *Z. Pflanzenphysiol.*, 107: 7—14.
- [46] Smiley, R. W., & Cook, R. J. 1973: Relationship between take-all of wheat and rhizosphere pH in soils fertilized with ammonium vs. nitrate-nitrogen. *Phytopathol.* 63: 882—890.
- [47] Smith, F. A. & Raven, J. A., 1979: Intracellular pH and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30: 289—311.
- [48] Takagi, S., Nomoto, K. & Takemoto, T., 1984: Physiological aspect of mugineic acid, a possible phytosiderophore of graminaceous plants. *J. Plant Nutr.*, 7: 469—477.
- [49] Trolldenier, G., 1989: Plant nutritional and soil factors in relation to microbial activity in the rhizosphere, with particular emphasis on denitrification. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 152: 223—230.
- [50] Uren, N. C. & Reisenauer, H. M., 1988: The role of root exudates in nutrient acquisition. In *Adv. Plant Nutr.* 3, eds. B. Tinker & A. Lauchli, pp. 79—114. New York: Praeger Publishers.
- [51] Whipps, J. M. & Lynch, J. M., 1986: The influence of the rhizosphere on crop productivity. *Adv. Microb. Ecol.* 6: 187—244.
- [52] Zhang, F. S., Marschner, H., & Romheld, V., 1990: Mobilization of iron by phytosiderophores as affected by other micronutrients. *1990 Plant Soil* 130: 173—178.
- [53] Zhang, F. S Marschner, H., & Romheld, V., 1991: Role of root apoplast for iron acquisition by wheat plants. *J. Plant Physiol.* 97: 1302—1305.
- [54] Zhang, F. S et al. 1991: Diurnal pattern in release of phytosiderophores and uptake rate of zinc in iron deficient and iron sufficient wheat. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 37: 671—681.

## RHIZOSPHERE DYNAMICS AND PLANT NUTRITION

Zhang Fusuo and Cao Yiping

(Beijing Agricultural University, Beijing, 100094)

### Summary

The availability of mineral nutrients for plants is determined by the chemical, physical and biological characteristics of soils, especially by root-induced changes in the rhizosphere. Mineral nutrient supply to the root surface is mediated mainly by mass flow or diffusion. Accordingly, root surface area is important for the acquisition of nutrients. Acquisition of most nutrients is particularly dependent upon root-induced changes in rhizosphere pH, redox potential and the release of low molecular weight organic solutes. Depending on their chemical nature, these solutes can mobilise mineral nutrients directly, in the case of organic acids and phytosiderophores, or indirectly, by enhancing the activity of microorganisms in the rhizosphere. Rhizosphere microorganisms may, however, also decrease nutrient availability or affect nutrient acquisition via changes in root morphology caused by hormones or by the infection of plant roots with mycorrhiza. Root-induced changes in the rhizosphere vary between genotypes, and are affected by the nutritional status of the plant (e.g. phosphorus or iron deficiency). The extent of root-induced changes in the rhizosphere is important for adaptation of higher plants to soils with extreme chemical and physical properties.

**Key words** Rhizosphere dynamics, Plant nutrition, Rhizospheric micro-ecosystem, Nutrient stress