

不同环境胁迫对根系分泌有机酸的影响研究进展<sup>①</sup>赵 宽<sup>1</sup>, 周葆华<sup>1</sup>, 马万征<sup>2</sup>, 羊礼敏<sup>1</sup>

(1 安庆师范学院资源环境学院, 安徽安庆 246011; 2 安徽科技学院城建与环境学院, 安徽凤阳 233100)

**摘要:** 综述了根系分泌有机酸种类、组成含量、来源、分析检测方法、影响因素及其作用。根系分泌有机酸是植物应对环境胁迫的一种适应性响应机制, 在许多环境胁迫下诸如养分胁迫、水分胁迫和重金属胁迫条件下, 植物通过根系释放有机酸到根际土壤中, 不仅可以改变土壤的理化性质及微生物活性, 还会影响土壤-植物界面的许多生理生化过程。通过深入研究不同环境胁迫对根系分泌有机酸的影响及机制, 有助于更深层次地研究植物在逆境胁迫下的适应性机制。

**关键词:** 植物种类; 环境胁迫; 有机酸; 根系分泌物

**中图分类号:** S154.4; Q945

在植物生长发育过程中, 由根系的不同部位分泌或溢泌一些无机离子及有机化合物, 这些物质统称为根系分泌物。根系分泌物是近一二十年来世界各国科学家日益重视的研究热点, 是植物生长过程中向根际释放的一类物质。广义的根系分泌物是植物根系释放到根际环境中各种物质的总称; 狭义的根系分泌物是指植物根系通过溢泌作用释放到根际环境中各种可溶性有机物的总称<sup>[1]</sup>。

根系分泌物种类繁多, 目前已鉴定出来的有机化

合物有 200 多种, 其中主要包括有机酸、糖类、氨基酸和酚酸(化感类物质)等低分子量有机物, 还包括类似于黏胶、黄酮类和酶等高分子量有机物。根系分泌物组成以及在植物营养中有不同的作用(表 1)。依据根系分泌物中物质的组成和含量的差别, 有不同的分离、提取、纯化及检测鉴定方法<sup>[2]</sup>。在根系分泌物中, 低分子量有机酸影响微生物的养分和能源, 在众多的根系分泌物中作用最为重要, 也是研究最为广泛的一类物质, 因此关于根系分泌有机酸的研究报道较多。

表 1 根系分泌物种类、实例及其在植物营养中的作用

Table 1 The types and examples of root exudates and their functions in plant nutrition

根系分泌物种类	物质类别	物质实例	在植物营养中的作用
低分子量有机物	糖类	葡萄糖、果糖、蔗糖、乳糖、麦芽糖	养分活化与固定
	有机酸	柠檬酸、苹果酸、草酸、酒石酸、丁二酸	微生物的养分和能源
	氨基酸	亮氨酸、甘氨酸、色氨酸、谷氨酸、苏氨酸	促进植物的生长发育, 调节氮平衡
	酚酸类	咖啡酸、肉桂酸、杏仁酸、阿魏酸、水杨酸	化感作用的主要影响因子
高分子量有机物	酶类	转化酶、蛋白酶、淀粉酶、吲哚乙酸酶、脲酶	影响养分循环和植物的生长发育
	黏胶类	多糖、酚类化合物、多聚半乳糖醛酸等	抵御铁、铝、锰等重金属的毒害作用
	黄酮类	黄酮类、黄酮醇类、异黄酮类、双黄酮类	影响植物的生长、发育、开花、结果以及抗菌防病等
	生长因子	生物素、硫胺素胆碱肌醇、吡丁醇	促进植物的生长
细胞或组织脱落物及其溶解产物	根冠细胞		微生物的能源
	根毛细胞内含物及溶出物		间接影响植物营养状况

基金项目: 安徽省科技攻关计划重大项目(1301031030)、安庆师范学院人才引进资助项目(140001000032)、安徽省科技厅公益性技术应用研究项目(15011d04050)和马鞍山市科技计划项目(NY-2014-08)资助。

作者简介: 赵宽(1986—), 男, 安徽池州人, 博士, 讲师, 主要从事逆境胁迫下土壤生态学的研究。E-mail: henry3408@126.com

## 1 根系分泌物中的有机酸

### 1.1 有机酸的含义

有机酸是指至少含有一个羧基基团(-COOH), 主要含碳氢氧元素的有机化合物, 主要包括脂肪族碳链有机酸和芳香族酚酸, 特别是分子量小于 200 的低分子脂肪酸种类较多。有机酸在植物体内具有重要的作用, 如能量源(碳源)、影响氨基酸的合成以及调控植物对不良环境的适应性等。

### 1.2 根系分泌有机酸的种类、组成和含量

一般情况下, 植物根系分泌的有机酸主要包括: 甲酸、乙酸、乳酸、苹果酸、琥珀酸、酒石酸、柠檬酸、草酸等。除上述有机酸外, 根系分泌物中还包括一种具有芳香气味的安息香酸、水杨酸、对羟基苯甲酸、香草酸、香豆酸、阿魏酸、丁香酸等酚酸类化合物, 这些物质被统称为化感物质<sup>[3]</sup>。

### 1.3 根系分泌有机酸的主要来源

植物体内的有机酸大部分来源于线粒体中进行的三羧酸循环(Krebs 循环, 暗呼吸途径), 有一小部分来源于乙醛酸循环的中间物质(乙醇酸氧化循环, 光呼吸途径)<sup>[4]</sup>。植物体内有机酸的合成、累积、转运和分泌的增加是植物应对环境胁迫的一种响应<sup>[4-5]</sup>。其中通过植物根系分泌的有机酸是植物-土壤界面土壤碳流动的最活跃形式, 对植物根际土壤具有重要的调节作用<sup>[6]</sup>。根际土壤有机酸主要来源于动植物残体的分解、凋落物的降解、微生物的合成和植物根系的分泌<sup>[7-8]</sup>, 且处于不断的合成和分解的动态循环过程中, 其中植物根系分泌的有机酸是其重要的动态来源。根系分泌的有机酸主要来源于三羧酸循环、糖酵解以及其他生理过程的中间产物, 其最初来源于植物光合作用固定的碳<sup>[9]</sup>。

### 1.4 根系分泌有机酸的收集、分离纯化和检测方法

根据不同的实验需要, 根系分泌物有不同的收集方法。目前应用较多的是水培收集法和土培收集法, 前者可以调控单一环境因子对植物生长和生理特征的影响, 后者则能真实地反映根系分泌物的实际情况<sup>[10]</sup>。

根系分泌有机酸与其他物质一起从植物根系分泌到根际土壤(基质)中, 因此根系分泌的有机酸必须进行分离纯化, 以提高其检测的精度和灵敏度, 目前应用较多的分离纯化方法有阴阳离子树脂交换法, 分子膜与超速离心法等, 并且可通过旋转蒸发或冷冻干燥去除其中多余的溶剂将有机酸浓缩, 便于进行精确的定性定量分析。分离纯化过程主要是根据不同组分

之间理化性质的差异, 选择适合实验要求的方法进行分离纯化。

根系分泌有机酸组成含量的检测鉴定通常都采用化学仪器分析方法, 最常用的检测鉴定技术是色谱分离、光谱鉴定及其二者联用技术。对于已知组分, 可以用高效液相色谱进行定性、定量分析; 对于极微量且未知的组分可以用色谱-质谱联用技术(GC-MS, LC-MS)进行鉴定。此外还有毛细管电泳法和生物活性方法检测有机酸的组成含量<sup>[10]</sup>。目前, 应用较多的检测方法有高效液相色谱法(HPLC)、离子色谱法(IC)以及液相色谱-质谱联用法(LC-MS)等<sup>[11-14]</sup>。

### 1.5 根系分泌有机酸的影响因素及作用

根系分泌有机酸的影响因素主要包括植物种类(包括不同植物种类、同一植物的不同基因型品种)<sup>[15-17]</sup>、养分胁迫(氮磷钾等矿质元素、铁锰铜锌等微量元素、镍铬镉等重金属元素等)<sup>[18-21]</sup>、根系生长部位<sup>[22]</sup>、土壤类型<sup>[23]</sup>以及其他因素<sup>[24]</sup>。

根系分泌的有机酸参与了成土作用, 促进了矿物溶解; 改变了根际土壤理化性状, 促进了植物对养分的吸收; 缓解了缺氧症状, 降低了金属等有毒元素对植物的毒害等<sup>[2]</sup>; 还强烈影响植物体的各种生理生态过程, 能够调节植物对不良环境的抗性<sup>[25]</sup>。

## 2 不同环境胁迫对根系分泌有机酸组成含量的影响

### 2.1 养分胁迫

**2.1.1 磷** 在缺磷情况下, 植物根系分泌有机酸的组成和含量的特征与正常供磷水平情况时有一定的差异。在磷缺乏时, 某些双子叶植物(特别是非菌根类植物)如白羽扇豆、甘蓝型油菜具有向根际土壤大量分泌柠檬酸、草酸、乳酸等低分子量有机酸的能力, 这些有机酸根离子可与铁( $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ )、铝( $\text{Al}^{3+}$ )、钙( $\text{Ca}^{2+}$ )等金属离子通过络合/螯合形成金属阳离子-有机酸型络合物, 促进难溶态磷化合物中磷的释放, 缓解土壤中有效磷的缺乏<sup>[26]</sup>。尤其是羽扇豆等簇状排根类植物, 其根系分泌的柠檬酸是对其缺磷胁迫的一种特异性响应性的分泌物, 其分泌方式与一般植物不同, 缺磷后根尖增加向外分泌的有机酸主要在根中合成<sup>[27]</sup>。李德华等<sup>[28]</sup>研究表明低磷胁迫对不同水稻品种根系分泌有机酸具有显著差异, 低磷处理能促进水稻根系分泌更多的有机酸, 尤其是苹果酸。处理 10 天的耐低磷水稻根系分泌有机酸的总量较对照平均增加近 2 倍, 而磷敏感水稻则无显著增加。苜蓿在缺磷胁迫下的苜蓿根系主要分泌柠檬酸、苹果酸和丁二

酸,其中柠檬酸的分泌量是正常供磷时的 2 倍<sup>[29]</sup>。生长于我国南方地区酸性土壤上的绿肥植物肥田萝卜,在缺磷胁迫下其根系主要分泌苹果酸、酒石酸和丁二酸,其中根系分泌的酒石酸含量比在正常供磷水平下增加了近 10 倍<sup>[30]</sup>。在缺磷胁迫下的马尾松主要分泌草酸、酒石酸和苹果酸,杉木主要分泌草酸和酒石酸<sup>[31]</sup>。缺磷胁迫下的构树、桑树、诸葛菜和油菜根系分泌有机酸的总量都增加,构树和诸葛菜根系大量分泌草酸、柠檬酸和苹果酸,而桑树和油菜根系分泌这 3 种有机酸的含量较低<sup>[32]</sup>。

**2.1.2 铁** 作物缺铁是石灰性土壤的主要问题之一,而根系分泌有机酸在活化土壤铁方面具有重要作用。铁胁迫导致植物分泌有机酸特征发生变化,从而影响土壤中有机酸的组成和含量特征发生变化,影响土壤的一系列生理生化过程。在石灰土中,植物向根系分泌有机酸是降低土壤 pH 的途径之一,降低土壤 pH 可以促进土壤中铁的活化量,进而缓解胁迫。柠檬酸在双子叶植物铁吸收中扮演重要角色,其铁载体蛋白的增加是铁吸收量增加的重要机制<sup>[33]</sup>。Ohwaki 和 Sugahara<sup>[34]</sup>发现缺铁导致鹰嘴豆根系分泌有机酸增加 5 ~ 10 倍,而根系组织内部累积量增加 5 倍左右。缺铁胁迫条件下,不同苹果砧木根系分泌的有机酸种类基本相同,丙二酸、草酸、酒石酸、柠檬酸和苹果酸这几种有机酸贡献较高,其中根系柠檬酸的分泌量显著增加,但是根系分泌有机酸的总量差异明显,5 种酸所占的比例也不同,草酸和柠檬酸分泌量增加可能是导致苹果砧木耐受缺铁胁迫的主要原因,这说明植物根系有机酸的分泌是一种主动分泌的过程<sup>[35]</sup>。

**2.1.3 铝毒** 众多研究表明,铝毒胁迫下根系分泌低分子量有机酸是植物耐受铝的主要机制之一,这些有机酸主要从根尖离子通道蛋白分泌,并受植株体内有机酸代谢及有机酸转运子基因及转录因子影响<sup>[36-38]</sup>。根系分泌的有机酸可络合铝离子,其中柠檬酸、草酸和酒石酸能与铝形成稳定的环状铝-有机酸络合物,是较强的铝解毒剂;苹果酸、丙二酸、水杨酸与铝形成复合物的稳定性稍低,是中等铝解毒剂;琥珀酸、乳酸、甲酸、乙酸、邻苯二甲酸则是弱解毒剂。此外,植物本身分泌的有机酸也可以被植物再吸收利用,有利于植物营养元素的物质循环和能量流动。研究表明,外源铝毒胁迫下,铝浓度显著影响马尾松幼苗根系分泌有机酸的组成,当铝浓度在 0 ~ 300  $\mu\text{mol/L}$  时,马尾松幼苗根系草酸和苹果酸的分泌量显著升高;当铝浓度高于 300  $\mu\text{mol/L}$  时,草酸和苹果酸分泌量则趋于平稳<sup>[39]</sup>。铝毒胁迫条件下菜豆不同部位柠檬酸的累积对缓解体内活性铝离子的毒

害具有重要的生态学意义,菜豆有机酸,尤其柠檬酸的分泌是其适应铝毒胁迫的重要生理反应,50  $\mu\text{mol/L}$   $\text{Al}^{3+}$  诱导柠檬酸分泌量最高,并且不同基因型菜豆对铝毒的适应能力不同<sup>[40-41]</sup>。

**2.1.4 锌锰等微量元素** 微量元素的亏缺直接影响植物的健康生长,它们在植物正常生理生化代谢过程中发挥着重要作用<sup>[42]</sup>。锰主要作为酶的活化剂参与多种新陈代谢活动,缺锰易导致植物新陈代谢失调,影响植物正常生长和发育;锌是植物体六大酶系的构架和组成成分之一,在光合作用、呼吸作用、植物体内活性氧代谢和磷锌交互作用等方面发挥重要作用,缺锌胁迫下植物可以通过提高体内有机酸的浓度来影响锌的运输和利用,因为有机酸可作为植物体内与锌结合的一种重要配体,参与锌在植物体内的运输、分配和解毒<sup>[43]</sup>。缺锌对苹果根系锌吸收和有机酸的代谢运输节奏有显著影响,促进了有机酸向地下部的分配,根中锌浓度显著下降,根和茎中草酸和苹果酸的浓度提高了 1.09 ~ 1.35 倍,有机酸向根系的分配比例增加,根系锌吸收速率显著增加<sup>[44]</sup>。

**2.1.5 铅铬镉等重金属元素** 重金属污染物进入体内之前将其有效性和毒性降低是植物的主要抗重金属机制之一,根系是重金属等土壤污染物进入植物的门户,它能分泌糖类、有机酸、氨基酸等物质到根际环境,通过改变根际环境的 pH、Eh 等物理、化学性质;影响根系对金属的吸收;通过螯合、络合、沉淀等一系列化学作用将这些重金属污染物排于根外,通过改变根际微生物的组成活性而改变根际环境中金属的数量和有效浓度等,因此根系分泌物对植物吸收重金属影响很大<sup>[45-46]</sup>。研究表明,铅胁迫能够持续促进杨梅根系苹果酸的分泌,在 6 mmol/L 硝酸铅胁迫时,其根系分泌的苹果酸达到最高值;在硝酸铅浓度为 4 mmol/L 时,杨梅根系酒石酸、柠檬酸和草酸的分泌量达到最大值,随后随着硝酸铅浓度的升高,分泌量逐渐下降,特别是酒石酸的分泌量下降很快<sup>[47]</sup>。镉胁迫诱导两个苋菜品种根系分泌有机酸的数量,随供镉浓度增加,两个苋菜品种根分泌的各有有机酸量增加。各有有机酸分泌量的增幅均表现为天星米品种大大高于紫背苋品种,有机酸含量均表现为柠檬酸>苹果酸>乙酸>丙酸>丁酸,且以柠檬酸和苹果酸为主<sup>[48]</sup>。

## 2.2 水分胁迫

根的吸水主要在根尖进行,在根尖以根毛区的吸水能力最大,根冠、分生区和伸长区较小。而植物的根系分泌物主要集中在根尖区域的 1 ~ 5 mm 处。当水分胁迫时植物根系的细胞壁会变薄,这样对根系分

泌物的含量和组成会产生较大的变化。

植物受到干旱逆境后发生适应性的变化,美国黄松根系分泌物的含量会比在正常条件的含量增加很多,其中羧酸类和氨基酸物质增加得较多<sup>[49-50]</sup>; Henry 等<sup>[51]</sup>研究发现冰草(一种芽草类物质)在干旱情况下根系有机酸的分泌普遍高于在淹水条件下的有机酸分泌,其中尤以富马酸、马来酸和丁二酸最为显著。Shone 等<sup>[52]</sup>和 Huang 等<sup>[53]</sup>发现水分胁迫可以显著增加根系分泌物的有机酸含量,而用 PEG(聚乙二醇)做渗透介质大麦根系分泌物的含量具有明显减少的趋势。甘蓝型油菜在水分胁迫下可以分泌大量的有机酸,尤以柠檬酸和草酸分泌最为显著<sup>[54]</sup>。

### 2.3 其他因素

影响植物根系分泌有机酸的因素很多,除以上所述的影响因素之外,还有许多方面的影响,包括比如机械阻力、根际微生物、土壤水分、通气状况、土壤 pH 和光照条件等的影响<sup>[2]</sup>,如在厌氧条件下玉米根尖分泌的乳酸含量明显高于柠檬酸和马来酸的释放量<sup>[55]</sup>。

## 3 结语

根系分泌的有机酸是植物-土壤界面碳流动最活跃的形式,通过根系分泌到根际土壤中,对植物适应环境的能力和抵御各种不良环境具有重要的意义。当遭受不同的环境时,植物通过改变根系分泌有机酸组成含量特征,增加其主动摄取养分和水分的能力;另外可以降低重金属的生物有效性,减少植物根系对金属的吸收,从而有效地调节根际微环境。因此对根系分泌有机酸的深入研究,有助于进一步深化植物逆境生理学和生态修复的理论认知。

### 参考文献:

- [1] 张锡洲, 李廷轩, 王永东. 植物生长环境与根系分泌物的关系[J]. 土壤通报, 2007, 38(4): 785-789
- [2] Jones D L. Organic acids in the rhizosphere—a critical review[J]. Plant and Soil, 1998, 205(1): 25-44
- [3] 王树起, 韩晓增, 乔云发. 根系分泌物的化感作用及其对土壤微生物的影响[J]. 土壤通报, 2007, 38(6): 1 219-1 226
- [4] López-Bucio J, Nieto-Jacobo M F, Ramírez-Rodríguez V, et al. Organic acid metabolism in plants: From adaptive physiology to transgenic varieties for cultivation in extreme soils[J]. Plant Science, 2000, 160(1): 1-13
- [5] 吴彩霞, 傅华. 根系分泌物的作用及影响因素[J]. 草业科学, 2009, 26(9): 24-29
- [6] 赵宽, 吴沿友. 根系分泌的有机酸及其对喀斯特植物、土壤碳汇的影响[J]. 中国岩溶, 2012, 30(4): 104-109
- [7] 丁永祯, 李志安, 邹碧. 土壤低分子量有机酸及其生态功能[J]. 土壤, 2005, 37(3): 243-250
- [8] 陈龙池, 廖利平, 汪思龙, 等. 根系分泌物生态学研究[J]. 生态学杂志, 2002, 21: 57-62
- [9] Jones D L, Nguyen C, Finlay R D. Carbon flow in the rhizosphere: Carbon trading at the soil-root interface[J]. Plant and Soil, 2009(1-2), 321: 5-33
- [10] 朱国鹏, 沈宏. 根系分泌物研究方法(综述) [J]. 亚热带植物科学, 2002, 31(1): 15-21
- [11] Dinkci N, Akalin A S, Gonc S, et al. Isocratic reverse-phase HPLC for determination of organic acids in Kargi Tulum cheese[J]. Chromatographia, 2007, 66(S1): 45-49
- [12] Ehling S, Cole S. Analysis of organic acids in fruit juices by liquid chromatography-mass spectrometry: an enhanced tool for authenticity testing[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2011, 59(6): 2 229-2 234
- [13] 杨红, 黄焕忠, 周立祥, 等. 植物根系分泌物中有机酸的分析方法[J]. 分析测试学报, 2001, 20(4): 19-21
- [14] Jaitz L, Mueller B, Koellensperger G, et al. LC-MS analysis of low molecular weight organic acids derived from root exudation[J]. Analytical and Bioanalytical Chemistry, 2011, 400(8): 2 587-2 596
- [15] El-Halmouch Y, Benharrat H, Thalouarn P. Effect of root exudates from different tomato genotypes on broomrape (*O. aegyptiaca*) seed germination and tubercle development[J]. Crop Protection, 2006, 25(5): 501-507
- [16] Rasouli-Sadaghiani M H, Sadeghzadeh B, Sepehr E, et al. Root exudation and zinc uptake by barley genotypes differing in Zn efficiency[J]. Journal of Plant Nutrition, 2011, 34(8): 1 120-1 132
- [17] Tyler G, Ström L. Differing organic acid exudation pattern explains calcifuge and acidifuge behavior of plants[J]. Annals of Botany, 1995, 75(1): 75-78
- [18] Johansson E M, Fransson P M A, Finlay R D, et al. Quantitative analysis of root and ectomycorrhizal exudates as a response to Pb, Cd and As stress[J]. Plant and Soil, 2008, 313(1-2): 39-54
- [19] Carvalhais L C, Dennis P G, Fedoseyenko D, et al. Root exudation of sugars, amino acids, and organic acids by maize as affected by nitrogen, phosphorus, potassium, and iron deficiency[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2011, 174(1): 3-11
- [20] 万青, 徐仁扣, 黎星辉. 氮素形态对茶树根系释放质子的影响[J]. 土壤学报, 2013, 50(4): 720-725
- [21] 何冰, 薛刚, 张小全, 等. 有机酸对土壤钾素活化过程的化学分析[J]. 土壤, 2015, 47(1): 74-79
- [22] Neumann G, Massonneau A, Martinoia E, et al. Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development in white lupin[J]. Planta, 1999, 208(3): 373-382
- [23] Maqsood M A, Hussain S, Aziz T, et al. Wheat-exuded organic acids influence zinc release from calcareous soils[J]. Pedosphere, 2011, 21(5): 657-665
- [24] 张宁, 张如, 吴萍, 等. 根系分泌物在西瓜/旱作水稻间作减轻西瓜枯萎病中的响应[J]. 土壤学报, 2014, 51(3): 585-593

- [25] Baetz U, Martinoia E. Root exudates: The hidden part of plant defense[J]. Trends in Plant Science, 2014, 19(2): 90–98
- [26] Hoffland E, Van den Boogaard R, Nelemans J, et al. Biosynthesis and root exudation of citric and malic acid in phosphate-starved rape plants[J]. New Phytologist, 1992, 122(4): 675–680
- [27] 田中民, 李春俭, 王晨, 等. 缺磷白羽扇豆排根和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
- [28] 李德华, 向春雷, 姜益泉, 等. 低磷胁迫下水稻不同品种根系有机酸分泌的差异[J]. 中国农学通报, 2005, 21(11): 186–189
- [29] Lipton D S, Blanehar R W, Blevins D G. Citrate, malate and succinate concentration in exudation from P sufficient and P stressed *Medicago sativa* L. seedlings[J]. Plant Physiology, 1987, 85(2): 315–317
- [30] 陈凯, 马敬, 曹一平, 等. 磷亏缺下不同植物根系有机酸分泌[J]. 中国农业大学学报, 1999, 4(3): 58–93
- [31] 俞元春, 余健, 房莉, 等. 缺磷胁迫下马尾松和杉木苗根系有机酸的分泌[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2007, 31(2): 9–12
- [32] Zhao K, Wu Y Y. Rhizosphere calcareous soil P-extraction at the expense of organic carbon from root-exuded organic acids induced by phosphorus deficiency in several plant species[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2014, 60(5): 640–650
- [33] Walker T S, Bais H P, Grotewold E, et al. Root exudation and rhizosphere biology[J]. Plant Physiology, 2003, 132(1): 44–51
- [34] Ohwaki Y, Sugahara K. Active extrusion of protons and exudation of carboxylic acids in response to iron deficiency by roots of chickpea (*Cicer arietinum* L.)[J]. Plant and Soil, 1997, 189(1): 49–55
- [35] 李振侠, 徐继忠, 高仪, 等. 苹果砧木 SH40 和八棱海棠缺铁胁迫下根系有机酸分泌的差异[J]. 园艺学报, 2007, 34(2): 279–282
- [36] Delhaize E, Ma J F, Ryan P R. Transcriptional of aluminium tolerance genes[J]. Trends of Plant Science, 2012, 17(6): 342–348
- [37] 陈荣府, 董晓英, 赵学强, 等. 木本植物适应酸性土壤机理的研究进展—以胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和油茶(*Camellia oleifera*)为例[J]. 土壤, 2015, 47(2): 252–258
- [38] 孙清斌, 沈仁芳, 尹春芹, 等. 铝毒胁迫下植物的响应机制[J]. 土壤, 2008, 40(5): 691–697
- [39] 王水良, 王平, 王趁义. 铝胁迫下马尾松幼苗有机酸分泌和根际 pH 值的变化[J]. 生态与农村环境学报, 2010, 26(1): 87–91
- [40] 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
- [41] 沈宏, 严小龙, 郑少玲, 等. 铝毒胁迫诱导菜豆柠檬酸的分泌与累积[J]. 应用生态学报, 2002, 13(3): 307–310
- [42] Ryan P R, Delhaize E, Jones D L. Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2001, 52(1): 527–560
- [43] Rehman H U, Aziz T, Farooq M, et al. Zinc nutrition in rice production systems: A review[J]. Plant and Soil, 2012, 361(1–2): 203–226
- [44] 刘娣, 刘爱红, 王金花, 等. 缺锌苹果树有机酸与锌吸收分配的关系[J]. 中国农业科学, 2010, 43(16): 3 381–3 391
- [45] Bais H P, Weir T L, Perry L G, et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms[J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57(1): 233–266
- [46] 旷远文, 温达志, 钟传文, 等. 根系分泌物及其在植物修复中的作用[J]. 植物生态学报, 2003, 27(5): 709–717
- [47] 张利, 何新华, 陈虎, 等. 铅胁迫下杨梅根系分泌有机酸的研究[J]. 浙江林学院学报, 2009, 26(5): 663–666
- [48] 范洪黎, 王旭, 周卫. 不同镉积累型苋菜(*Amaranthus mangostanus* L.)根际低分子量有机酸与镉吸收的关系[J]. 中国农业科学, 2007, 40(12): 2 727–2 733
- [49] Reid C P P. Assimilation, distribution and root exudation of <sup>14</sup>C by ponderosa pine seedlings under induced water stress[J]. Plant Physiology, 1974, 54(1): 44–49
- [50] Reid C P P, Mexal J G. Water stress effects on root exudation of lodgepole pine[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1977, 9(6): 417–421
- [51] Henry A, Doucette W, Norton J, et al. Changes in crested wheatgrass root exudation caused by flood, drought, and nutrient stress. Journal of Environmental Quality, 2007, 36(3): 904–912
- [52] Shone D S, Romheld V, Marschner H. Effect of zinc deficiency in wheat on the release of zinc and iron mobilizing root exudates[J]. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde, 1983, 152(2): 205–210
- [53] Huang C, Webb M J, Graham R D. Pot size affects expression of Mn efficiency in barley[J]. Plant and Soil, 1996, 178(2): 205–208
- [54] 牟金明, 李万辉. 根系分泌物及其作用[J]. 吉林农业大学学报, 1996, 18(4): 114–118
- [55] Ricard B, Couee I, Raymond P, et al. Plant-metabolism under hypoxia and anoxia[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 1994, 32(1): 1–10

## The Influence of Different Environmental Stresses on Root-exuded Organic Acids: A Review

ZHAO Kuan<sup>1</sup>, ZHOU Baohua<sup>1</sup>, MA Wanzheng<sup>2</sup>, YANG Limin<sup>1</sup>

(1 *School of Resources and Environments, Anqing Normal University, Anqing, Anhui 246011, China*; 2 *College of Urban Construction and Environment, Anhui Science and Technology University, Fengyang, Anhui 233100, China*)

**Abstract:** This paper summarized the kinds, components, concentrations, source, influencing factors and role of root-exuded organic acids and their analysis methods. Variations of organic acids in root exudations are important mechanisms in response of plant roots to environmental stress. In many environmental stresses such as nutrient stress, water stress and heavy metal stress, the organic acids released into rhizosphere from plant roots not only changed the physicochemical properties of rhizosphere soil and microorganism activity, but also influenced many physiological and biochemical processes in soil-plant interface. The further investigations on the effect and mechanism of different environmental stresses on root-exuded organic acids will benefit to understand the adaptive mechanisms of plants to adverse environment stresses.

**Key words:** Plant species; Environmental stresses; Organic acids; Root exudates