

根系分泌物与养分有效性

施 卫 明

(中国科学院南京土壤研究所)

在植物生长过程中,根系除了溢泌质子和其他无机离子外还不断地向土壤介质释放有机化合物。大体上,这些有机物质约占植株碳同化量的15—25%,高的达到40%。如此大量的分泌物不仅为土壤微生物的生命活动提供能源从而使其聚集在根际区域,而且极大地改变了根—土界面的物理化学环境,对土壤中许多养分的生物有效性产生很大的影响。某些有机物质尚有相促或相克作用,从而制约着根圈的生物学特性。可以说,同化物向根部的转移和从根系向土壤释放有机物质是保持根际活力的关键因素,也是根圈中物质循环的重要过程。

一、根系分泌物的组成成分

根系分泌物系指根系生长过程中释放到介质中的全部有机物质,但有时候狭指通过溢泌作用进入土壤中的可溶性有机物。广义上的根系分泌物主要包括下列4种类型:(1)渗出物:为由细胞中被动地扩散出来的一类低分子量的化合物。(2)分泌物:由于代谢过程细胞主动释放的物质。(3)粘胶质:包括根冠细胞、未形成次生壁的表皮细胞和根毛分泌的粘胶状物质。(4)分解物和脱落物:成熟根段表皮细胞自分解产物、脱生根冠细胞、根毛和细胞碎片等。

若从化学组成成分来看,可分为:(1)糖类:根系分泌物中含有相当量的糖类化合物,占可溶性物质的65%,浓度为 $1.6—7.4\text{mg g}^{-1}$ 根干重^[1]。至少发现有12种糖类:葡萄糖、果糖、麦芽糖、半乳糖、鼠李糖、核糖、阿拉伯糖、棉子糖、岩藻糖、甘露糖、寡糖和多糖^[2]。(2)有机酸:也是根系分泌物的重要组成成分,占可溶性成分的33%^[1]。但在林木根系分泌物中,有机酸含量要超过糖类和氨基酸。目前已知有,酒石酸、柠檬酸、苹果酸、醋酸、丙酸、丁酸、琥珀酸、延胡索酸、乙醇酸、丙二酸等^[2]。(3)氨基酸:占可溶性化合物的2%左右^[1]。已发现有24种氨基酸:天门冬氨酸、 α -丙氨酸、谷氨酰胺、亮氨酸、异亮氨酸、谷氨酸、丝氨酸、 γ -氨基丁酸、甘氨酸、胱氨酸、蛋氨酸、半胱氨酸、苯丙氨酸、苏氨酸、赖氨酸、酪氨酸、色氨酸、 β -丙氨酸、精氨酸、缬氨酸、高丝氨酸、胱硫氨酸^[2]。此外,根系分泌物中尚含有极少量的脂肪酸和甾类化合物以及微量的生长物质、磷酸酶等酶类。这些物质在根—土间的信息传递、物质转化上起着重要作用,近来开始受到人们的注意。

二、根系特定分泌物的性质和类型

80年代,一些研究者发现,在某些营养胁迫条件下植物根系产生相应的代谢反应,分泌出某种类型的有机化合物。这类物质与一般根系分泌物在分泌特点、行为和作用上都显著不同,而与对应的营养胁迫有密切的联系。其作用也有一定的专一性。暂称之为根系特定分泌物。

(一) 缺磷胁迫与柠檬酸和番石榴酸(piscidic acid)

研究结果^[3]表明,木豆根系在低磷逆境下主动分泌出一种有机酸类物质——番石榴酸。番石榴酸的分泌量与植株体内含磷量成负相关。对难溶态磷酸盐有很强的螯合能力,从而促进植物对磷的吸收和利用。

一般根系分泌物中通常含有一定量的柠檬酸。但对于白羽扇豆来说,其根系分泌的柠檬酸可能是其响应缺磷胁迫后产生的特定根系分泌物。其分泌方式与一般作物根系释放柠檬酸的过程有显著不同的特征:分泌部位上,在缺磷逆境时白羽扇豆植株根系形成异常的簇状根。柠檬酸的分泌集中在这些簇状根段部位。数量上也相差悬殊。在缺磷胁迫下,分泌的柠檬酸量可占植株干物质总量的0.3%^[4]。

(二) 缺铁胁迫与麦根酸类物质

麦根酸类物质是近年来倍受人们重视又研究得较多的根系特定分泌物。它们是在缺铁逆境下禾谷类作物根系分泌的,属于非蛋白质组成成分的氨基酸。麦根酸类物质在生理功能上与微生物分泌的铁载体相似,所以有时又称为植物铁载体。

1. 麦根酸类物质的结构和性质

迄今为止,发现的麦根酸类物质有麦根酸、脱氧麦根酸、羟基麦根酸、差向异构-3-羟基麦根酸、阿凡酸、啤麦酸等。

麦根酸类物质能与 Fe^{3+} 形成稳定的络合物,但与 Fe^{2+} 形成的络合物热力学稳定性差。因此,一旦麦根酸类物质— Fe^{III} 络合物吸收进入植物细胞后,很容易通过还原作用而释放出 Fe^{2+} 。麦根酸类物质尚能与 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 等形成稳定的络合物,所以介质中高浓度的 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 将抑制麦根酸类物质— Fe^{III} 的形成。

2. 麦根酸类物质的分泌部位和分泌规律

麦根酸类物质在分泌特征上显著不同于其它根系分泌物。首先它们的分泌过程有明显的节律变化。即照光 2 小时后开始分泌,至 5—6 小时达到最大值,8 小时后结束 1 天的释放过程。表现为一种聚张聚弛的现象。其次,麦根酸类物质主要从根尖端分泌出来,随着离根尖距离的增加,分泌量迅速降低^[5]。

3. 影响麦根酸类物质分泌的因素

麦根酸类物质的分泌量与介质中 Fe^{2+} 浓度成负相关。在正常植株的根系分泌物中麦根酸类物质的含量极低,仅为 $2.5 \times 10^{-11} \text{ mol 株}^{-1} \cdot \text{小时}^{-1}$ 。而在缺铁植株的根系分泌物中含量达到 $1-1.2 \times 10^{-8} \text{ mol 株}^{-1} \cdot \text{小时}^{-1}$,增加了几万倍。当添加铁源使植株复绿后,麦根酸类物质的分泌量则急剧下降^[6]。麦根酸类物质的分泌还取决于植物种类。从 100 多种植物的研究结果来看,只有大麦、小麦、燕麦、玉米等禾谷类作物才能在缺铁胁迫下诱导分泌麦根酸类物质,其他种属的植物则不能释放。说明麦根酸类物质为禾谷类作物所特有的根系特定分泌物。在不同品种之间,麦根酸类物质的分泌量也有所差异,并与其吸铁能力强弱成正相关。此外,光照、温度和生理代谢抑制剂等由于影响到植物生理活动向对麦根酸类物质的分泌有明显作用。

4. 麦根酸类物质在植物根际的分布和行为

这方面的报道甚少。我们的结果^[7]证实了大麦根际微区中积聚着相当浓度的麦根酸类物质,其含量也与植株的铁素丰缺状况有关,但在正常植株根际内也可检测到一定浓度的麦根酸类物质。业已表明,麦根酸类物质主要积聚在距离作物根系表面 1mm 以内的区域。相当部分麦根酸类物质以水溶态和易交换态形式贮存,可以被 $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$ 提取出来。根际土壤

溶液中麦根酸类物质在 $10^{-8} \text{ mol L}^{-1}$ 数量级。然而,麦根酸类物质易遭受微生物的破坏和分解,当麦根酸在不灭菌条件下与土壤共培育 12 小时后,水溶态麦根酸从 20.6 mg/kg 迅速下降到 2.4 mg/kg 。 $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$ 提取的麦根酸浓度降至 5.8 mg/kg 以下。

三、根系分泌物对土壤养分有效性的影响

根际内有效养分状况反映了土壤养分的实际有效性。根系分泌物通过改变根际的物理化学环境和与养分的直接络合、螯溶作用而对根际养分有效性起着重要的影响。

(一)对根际物理化学性质的影响

养分通过质流和扩散进入根系,土壤与根表面的实际接触程度决定着养分迁移通道的畅通程度和曲折度。根系溢泌的粘胶物质包裹根系表面后,加强了与土壤颗粒不规则表面的联结,从而促进了根表面—粘胶—土壤胶粒之间的水分和离子交换,通过充填某些空隙,降低了养分迁移途径的曲折度。在干旱条件下,粘胶物质的持水能力较强,保证了根系与土壤的接触度不因脱水而下降。

根系释放的有机酸等物质带有羧基团,在根际可以作为阳离子交换剂,因而提高了根际土壤的阳离子交换量。

众所周知, pH 值对根际土壤中 Fe、Mn、Zn 和 P 等养分的溶解度有显著影响。由于根系分泌的有机酸可适当地降低 pH 值,因而能在一定程度上提高这些养分的有效性。但是,关于根系分泌的有机酸对根际 pH 值变化的贡献额尚有很多争论。由于易被微生物破坏,根际中有机酸的浓度并不高。尤其是在 pH 缓冲能力很强的石灰性土壤上,这些有机酸可能不足以引起根际土壤酸度的显著变化。根系分泌物对土壤氧化还原电位的作用是比较肯定的。根系释放的有机物质为根际微生物提供了丰富的能源,促进微生物的生理活动,加剧根际氧的消耗,因此使旱作物的根际氧还还原电位低于非根际土壤。氧化还原状况的变化对根际中铁和锰尤其是锰的有效性提高有较明显的影响。

(二)根系分泌物对根际磷的直接络合溶解作用

根系分泌物特别是根系特定分泌物能直接螯溶根际内难溶态磷,从而增加了磷的供应。如,缺磷胁迫下白羽扇豆分泌的柠檬酸在其根际浓度可达 $47.7 \mu\text{mol g}^{-1}$ 土,且全部集中于簇状根附近。这样高浓度柠檬酸的局部积累导致土壤 pH 从 7.5 降至 4.8 左右,并溶解土壤中碳酸钙后生成柠檬酸钙沉淀,同时在这些区域内有相当量的磷酸根离子、铁、锰和锌等被溶解出来^[4]。

柠檬酸提高难溶态磷的利用率的可能机理是,根系分泌的柠檬酸与根际土壤中磷和铁络合形成羟基磷、铁的多聚物 $\text{Fe}/\text{O}/\text{OH}/\text{H}_2\text{PO}_4/\text{柠檬酸根}$ 。这种多聚物扩散到根表面后与根系分泌的 H^+ 和还原物质发生反应使多聚物被分解,释放出铁和磷酸根离子,并被植物根吸收。残留的柠檬酸迁移到根际土壤中参与磷酸根离子和铁的络合作用。

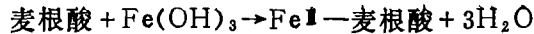
木豆根系分泌的番石榴酸及其衍生物通过螯溶磷酸铁而提高土壤可溶性磷水平^[3]。其作用是通过其羧基和羟基等功能基团与 Fe^{3+} 络合而释放出磷酸根离子。

(三)麦根酸类物质与铁、锰和锌的有效性

由于受到高 pH 值和氧化还原势的控制,石灰性旱地土壤中铁、锰、锌的化学溶解度极低。近年来注意到,有些作物主要借助于分泌某些特定有机物质(如麦根酸类物质)来改善和保证土壤中铁等养分的供应。

在离体培育条件下,麦根酸类物质能与新鲜沉淀的氢氧化铁凝胶中的 Fe^{3+} 以 1:1 的比例

络合。并被植物吸收和利用。



介质 pH 值对这一络合反应的影响不很明显。即使在 pH 8 时,麦根酸仍然对 $\text{Fe}(\text{OH})_3$ 有很强的活化作用,显著不同于 DTPA、EDTA 等铁络合剂^[8]。直接与石灰性土壤反应后得到的结果有相似的趋势^[8]。

麦根酸类物质本身之间对土壤铁的提取能力相近,但对不同形态的难溶铁有不同的螯溶力^[9]。以无定形氢氧化铁为最高,磷酸铁次之,而不能螯溶针铁矿。由于麦根酸类物质具有螯溶石灰性土壤中无定形氢氧化铁、磷酸铁的能力,使之变成为可以被植物利用的形态,因此在防治植物铁贫乏方面将有十分重要的潜在意义。

除铁之外,麦根酸类物质对土壤中锰、锌和铜等元素也有较强的提取能力。其螯溶量依次为 $\text{Mn} > \text{Zn} > \text{Fe} > \text{Cu}$ ^[10]。

麦根酸类物质与土壤微量元素的络合作用受到根际微生物的影响,主要通过分解麦根酸类物质而影响到铁等养分的活化量。另外,金属离子如介质中 Cu^{2+} 的存在能显著地抑制麦根酸类物质对土壤铁的活化作用。 Zn 也有一定的抑制效应,但不及 Cu^{2+} 明显, Mn 、 Ca 和 Mg 则几乎无影响^[11]。

植物对麦根酸铁的吸收曲线为指数型。根尖端 0—1 cm 区域是吸收最强烈的根段,与其分泌位置相吻合。禾谷类植物对铁—麦根酸类物质是以络合态形式一起被植物吸收,不需要先在质膜上被还原和分裂的过程^[12]。而且,铁—麦根酸类物质与其他络合态铁之间的吸收速率有很大差异。前者要高于后者几十至几百倍。但对非禾谷类作物则无这种差异。这表明,禾谷类作物和非禾谷类作物吸收铁—麦根酸类物质在机理上是不同的。禾谷类植物根系对麦根酸铁的吸收具有高度专一性,吸收过程本身是一种主动耗能过程,需要 ATP 酶的参与。

四、根系分泌物与植物抗金属毒害

在酸性土壤溶液中高浓度 Al^{3+} 存在时,会抑制植物细胞分裂,使根系生长受阻。而根尖分泌的粘胶状物质能够滞留相当量的铝离子。而且这些粘胶状物质与铝离子有较强的结合力,显著大于钙离子、镁离子和钾离子。因此,这些物质的存在消除了过量铝离子进入根系使之中毒的问题。反之,若除去根尖端的粘胶物质,根系生长则明显受到铝的抑制^[13]。

相类似的作用表现在提高植物抵御重金属毒害方面。根类分泌的粘胶物质与铅、铜、镉等重金属离子竞争性结合后也使其滞留于根表面。随着离子态重金属离子的浓度下降,扩散进入植株的量相应减少。

总之,根系分泌物在提高土壤养分有效性方面起着重要的作用,目前,人们注意力已从一般根系分泌物转向探索根系特定分泌物。相信将来会不断发现新的根系特定分泌物。同时根系分泌物在植物生化互作现象,植物与有益、有害微生物的关系,以及植物与环境的信息交换等方面的作用也将是重要的研究内容。

参 考 文 献

- [1] Kracczyk, I. et al., Soil Biol. Biochem., 16: 315—322. 1984.
- [2] Curl, E. A. and B. Truelove, ed., The Rhizosphere. Springer-Verlag, Berlin. 1986.
- [3] Ae, N. et al., Transactions of International Soil Science Society Congress. Symposium II: 164—169. 1990.

- [4] Dinkelaker, B. et al., *Plant, Cell and Environment*, 12: 285—292, 1989.
- [5] Marschner, H. et al., *Physiol. Plant.*, 71: 157—162, 1987.
- [6] Shi Wei-ming and Liu Zhi-yu, *Pedosphere*, 1: 73—81, 1991.
- [7] Shi, W. M. et al., *Soil Sci. Plant Nutri.*, 34: 585—592, 1988.
- [8] Takagi, et al., *J. Plant Nutri.*, 11: 643—652, 1988.
- [9] 施卫明、刘芷宇, *科学通报*, 36: 64—67, 1991.
- [10] Treeby, M. et al., *Plant Soil*, 114: 217—226, 1989.
- [11] Zhang, F. S. et al., *Plant Soil*, 130: 173—178, 1990.
- [12] Roemheld, V. and H. Marschner, *Plant Physiol.*, 80: 175—180, 1986.
- [13] Horst, W. J. et al., *Z. pflanzenphysiologie*, 105: 435—444, 1982.
- [14] Morel, J. L. et al., *Biol. and Fertility Soils*, 2: 29—34, 1986.

(上接第 247 页)

三、讨 论

从上述结果中可以看到,植物根系对根际有机氮矿化过程的促进作用是由于根系对矿化氮的吸收,减少了其对分解 C/N 宽的微生物的氮的供应。因此,这并不是直接的促进作用,而是植物和微生物争夺矿化氮的结果。本试验中,在没有植物条件下,分解秸秆的微生物可全部利用三叶草在分解过程中释放的无机氮。而植物的截流减少了矿化氮对这部分微生物的供应,即在表观上出现氮矿化量增加的现象。

植物根系和微生物之间的竞争是有条件的。在空间上将两种植物残体分开使得植物根系在与微生物竞争矿化氮的过程中处于有利地位。并且,随着两种植物残体之间距离的增大,植物根系吸收的矿化氮的量增加(表 2)。由于根际土壤中氮的亏缺,大麦秸秆中难分解的有机物的分解受到影响(图 2)。以前的工作表明,此时微生物的生物量也减少[5]。

由于本实验是在控制条件下做的,土壤水分的变化较小,干湿交替对有机氮矿化的促进作用也不大。

总之,无论在自然土壤中或农业土壤中,因其有机质和无机氮的分布均有较大的空间变异性,因而,植物根系和根际微生物对氮的竞争是普遍存在的。

参 考 文 献

- [1] Clarholm, M., *Soil Biol. Biochem.* 17: 181—187, 1985.
- [2] Helal, H. M. and Saerbeck, D. R., *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.*, 149: 181—188, 1986.
- [3] Haider, K., Mosier, A. and Heinemeyer, O., *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51: 97—102, 1987.
- [4] Sorensen, L.H., *Soil Biol. Biochem.* 6: 287—292, 1974.
- [5] Wang, J.G. and Bakken, L.R., Hansen J.A. and Henriksen (eds): *Nitrogen in Organic Wastes Applied to Soils*. pp 81—97. Academic Press, London, 1989.