

土壤逆境下植物根系分泌的有机酸及其对植物生态适应性的影响

黄文斌¹, 马瑞¹, 杨迪, 刘永², 宋金凤^{1*}

(1. 东北林业大学, 黑龙江哈尔滨 150040; 2. 黑龙江出入境检验检疫局技术中心, 黑龙江哈尔滨 150001)

摘要 以养分和水分胁迫为例, 探讨土壤逆境下植物根系有机酸的分泌状况, 以及有机酸对植物生态适应性的影响, 从而为提高植物对多种逆境条件的适应能力提供理论依据。结果发现在养分和水分胁迫下, 植物根系分泌的有机酸数量明显增加, 这种主动适应性反应较为普遍。有机酸能提高植物体内多种抗氧化酶的活性、渗透调节物质含量、叶绿素含量和光合作用水平, 促进植物体内某些养分的吸收和运输, 最终有利于植物的生长和生物量积累, 减轻逆境条件对植物的毒害, 提高植物的抗逆性和适应力。

关键词 养分胁迫; 水分胁迫; 根系分泌有机酸; 植物生态适应性

中图分类号 S154.1 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)34-13316-04

Organic Acids Secreted from Plant Roots under Soil Stress and Their Effects on Plant Ecological Adaptability

HUANG Wen-bin et al (Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040)

Abstract [Objective] In this study, the secretion of organic acids from plant roots under soil nutrient and water stress and the effects of organic acids on plant ecological adaptability were investigated, which provided theoretical basis for improving the adaptability of plants to a variety of stress conditions. The results showed that, under nutrient and water stress, the content of organic acids secreted from plant roots increased significantly, which was a common active adaptive response. Organic acids could improve the activities of a variety of antioxidant enzymes, contents of osmotic regulatory substances, contents of chlorophyll and photosynthesis levels, promoted nutrient absorption and transportation in plants, and ultimately contributed to plant growth and biomass accumulation, reduced the toxicity of stress conditions to plants and improved the stress resistance and adaptability of plants.

Key words Nutrient stress; Water stress; Organic acids secreted from plant roots; Plant ecological adaptability

植物正常生长发育中需要各种营养元素, 包括大量元素与微量元素等。水分是构成生物的必要成分, 也是生物赖以生存的因子之一。但在农林业生产中, 植物常会遭受养分和水分等各种逆境条件。土壤逆境会使植物产生一系列内在的生理生化变化, 并影响植物的生长发育^[1-3]。因此, 植物对逆境的响应规律、适应性及其机制一直是多学科关注的热点。研究发现, 某些逆境因子可明显增加植物根系分泌有机酸^[4]。而有机酸进入土壤后, 对植物的生态适应性产生积极影响, 并最终提高植物对逆境条件的抵抗力和适应性。笔者以养分和水分胁迫为例, 探讨土壤逆境下植物根系有机酸的分泌状况, 以及有机酸对植物生态适应性的某些影响, 以期为提高植物对多种逆境条件的适应性提供理论依据。

1 土壤逆境的适应机制研究

研究发现, 由于土壤特性及所处的生态条件等原因, 植物在遭受土壤逆境时, 能通过调节自身的生命活动来适应环境胁迫^[5-6]。在土壤逆境条件下, 植物根系最先出现相应的反应, 然后通过根系生理上的一系列改变来适应逆境条件^[7], 特别是某些逆境因子还诱导植物根系大量分泌有机酸, 以提高植物的抗逆性^[8-9]。

1.1 养分胁迫的适应机制 有机酸是植物根系分泌物的主要成分之一, 能明显影响土壤的物理、化学和生物学等过程, 对植物根际营养具有重要作用^[10], 而且对植物养分元素的

吸收和运输有正显著影响^[11]。在磷、铁等某些矿质元素胁迫下, 植物根系能特异性分泌有机酸, 以改变根际环境, 从而适应逆境条件^[12-14]。如, 在磷胁迫下, 杉木和马尾松根系有机酸的分泌量明显增加, 且不同种源的杉木和马尾松中有机酸种类和数量不同^[14]。木豆根系柠檬酸、苹果酸、丙二酸和琥珀酸等分泌量也增加^[15]。磷胁迫促进植物根系分泌有机酸的研究, 还涉及了其他植物类群, 如玉米、油菜、苜蓿、白羽扇豆和大豆等^[16-17], 有机酸种类涉及苹果酸、柠檬酸、草酸、酒石酸、反丁烯二酸和顺丁烯二酸等^[12, 18-19], 且有机酸的分泌量与植物生育期和种类、胁迫程度等密切相关。

研究发现, 有机酸可通过化学机制方式增加土壤中磷的可溶性^[20-21]: ①通过配位基交换反应置换铁铝水化氧化物表面吸附的磷, 或与磷酸根离子竞争吸附位以减少磷的吸附固定; ②溶解吸附磷的金属氧化物的活性表面, 消除磷的吸附位点, 从而释放出被吸附的磷; ③与 Fe、Al 和 Ca 等发生螯合反应, 促进土壤中难溶性磷酸盐的溶解或抑制难溶性磷酸盐的生成; ④有机酸导致土壤溶液 pH 降低也是土壤磷活化的一种机制^[18]。目前, 关于磷胁迫下植物根系分泌物中有机酸来源的主要观点是: 有机酸是碳代谢的中间产物, 在植物组织中合成并积累, 然后由特定的部位分泌到植物体外。合成途径为: 二氧化碳在磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEPC) 作用下和磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP) 反应形成草酰乙酸, 进入 TCA 循环, 再被苹果酸脱氢酶还原为苹果酸, 最后在柠檬酸合成酶的作用下形成柠檬酸^[22]。

铁是植物必需的一种微量元素, 但植物对大部分土壤铁的利用率不高, 因而许多含铁丰富的土壤上植物仍遭受缺铁危害。在铁胁迫下, 植物能向根际分泌有机酸, 以增加土壤中难溶性铁氧化物的溶解性, 从而对铁胁迫产生拮抗作

基金项目 国家自然科学基金项目 (31370613); 国家重点基础研究发展计划 (973) (2011CB403202); 国家质检总局课题 (2009IK177); 中央高校基本科研业务费专项资金资助项目 (DL12CA01)。

作者简介 黄文斌 (1990-), 男, 河南周口人, 硕士研究生, 研究方向: 森林土壤学。* 通讯作者, 副教授, 从事森林土壤与土壤生态学研究。

收稿日期 2013-11-01

用^[23]。有机酸活化土壤铁的机理主要有以下几方面^[24-25]：

①络合溶解作用。有机酸可通过化学反应溶解(螯溶)土壤中难溶性铁氧化物,与 Fe^{3+} 形成相对稳定的 Fe(III) 有机酸复合物,从而提高其有效性。②酸溶解作用。有机酸使土壤pH降低,从而促进难溶性矿物铁的溶解,这一作用在某些植物的根际尤为重要。③还原活化作用。有机酸能将土壤中含量丰富的 Fe^{3+} 还原为可被植物吸收利用的 Fe^{2+} ,并作为根际微生物利用的碳源,经过微生物的代谢活动建立起还原性的微环境,而提高铁的可给性,铁还原在植物对铁的吸收、转运和再分配过程中均发挥重要作用。例如,铁胁迫时,苹果砧木 SH_{40} 草酸分泌量和八棱海棠(*Malus micromalus*)柠檬酸分泌量大量增加,二者分别是对照的1.88倍和4.30倍;在缺铁条件下,沙原白羽扇豆(*Lupinus consentinii*)、垂叶榕(*Ficus benjamina*)和白羽扇豆等根系分泌的有机酸增加,并有利于根际 Fe^{3+} 的还原,这是活化根际土壤中难溶性磷酸铁(Fe^{3+})的有效机制^[26]。

1.2 水分胁迫的适应机制 植物的抗旱性是指在干旱条件下,植物具有能维持正常的或接近正常的代谢水平,以及维持基本正常的生长发育进程的能力。不同植物或同一植物不同品种的抗旱性都不同,表现为生长、形态、生理和生化指标的变化^[2]。植物根系是产生干旱化学信号脱落酸(ABA)的重要器官,也是植物感受水分胁迫的原初部位。当土壤水分胁迫时,植物根系首先感应并迅速发出信号,使整个植株对水分胁迫做出反应,这是植物抗旱性的基础^[27]。

植物根系对水分胁迫的适应性主要体现在以下几方面^[28-29]：①根系形态性状的适应性变化,主要衡量参数有根长、根的数量及分布、根冠比、根系发育等;②根系的提水作用;③根系细胞壁伸缩性能及细胞壁蛋白的变化;④植物根系对干旱逆境的生理抗性,主要包括根系渗透调节作用、保护酶系统、胁迫蛋白产生、膜结构与功能的变化以及根系合成生物活性物质等。特别值得关注的是,在水分胁迫下,植物根系能合成或分泌一些生物活性物质,如氨基酸、有机酸、多胺、烟碱等,总的阴阳离子浓度也在一定程度上发生变化。随着应用研究的深入,有机酸在植物抗水分胁迫中所起的作用也引起了广泛关注,特别是水杨酸(SA)研究更多。SA是中等脂溶性的,可在细胞膜的疏水区积累,从而影响与膜相关的一系列生理生化反应,包括增加膜脂不饱和度(膜脂脂肪酸的不饱和性),降低细胞电解质外渗、提高抗氧化酶活性,减轻膜脂过氧化作用、增强膜的稳定性、稳定膜结构和功能等^[30]。水分胁迫下,对于旱敏感的植物根系膜脂脂肪酸不饱和指数(IUFA)发生明显变化,由于脂肪酸的饱和度与膜的流动性密切相关,不饱和脂肪酸含量高时,膜流动性增大,膜相变温度低,从而有利于膜在逆境条件下的稳定性,增强其抗旱能力^[27]。因此,有机酸与植物对水分胁迫的适应关系密切。

如何提高水分胁迫下植物的抗性,目前一个重要途径就是利用外源物质的调节,包括抗蒸腾剂、代谢抑制剂、自由基清除剂、生长促进剂和生长抑制剂等^[31]。有机酸就是一种重要的自由基清除剂,在植物抗水分胁迫中起重要作用。有

研究指出,SA及其类似物对水分胁迫下植物叶片的膜损伤具有保护作用,有利于超氧阴离子的清除,从而保护膜系统和膜的结构,如1%乙酰水杨酸拌种可提高玉米幼苗叶片的抗脱水能力^[32];同样,0.2 g/L SA也可提高玉米幼苗的抗旱能力^[33]。

2 有机酸——植物对逆境的适应性反应

在养分、水分等区域性胁迫环境的植被恢复及胁迫土壤的修复中,植物的存活与生长至关重要。目前,有一些学者研究了有机酸对养分、水分胁迫下植物生理生化特性、生长发育,以及植物对胁迫土壤抗性和适应性的影响。研究认为,有机酸能通过影响植物体内多种抗氧化酶活性、渗透调节物质含量、叶绿素及光合强度等途径,减缓逆境条件对植物的毒害,提高植物对逆境的适应性和抵抗力,其作用程度因有机酸种类和浓度、胁迫程度和植物种类等而异。

2.1 影响植物体内多种酶的活性 有机酸对正常生长植物体内酶活性的影响,主要体现在以下2个方面：①适当浓度的有机酸能提高植物体内多种酶的活性,包括硝酸还原酶(NR)、亚硝酸还原酶(NIR)、蔗糖转化酶(INV)、谷氨酸合成酶(GOGAT)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、多酚氧化酶(PPO)、超氧化物歧化酶(SOD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等。如小麦开花后外施SA可提高叶片SOD活性,减缓叶片脂质过氧化作用,延缓叶片衰老;用苹果酸、柠檬酸、酒石酸、乳酸分别在烟草生长的团棵期和旺长期进行灌根,明显提高了烟叶的INV和GOGAT活性;柠檬酸对蔬菜的NR和NIR活性有较大促进,还有利于生物量提高,但这些有益作用只有在适当浓度下才能实现,浓度过高反而有抑制甚至毒害^[34-37]。②有机酸可以抑制某些酶的活性,这种抑制作用一般与蔬菜水果的贮藏和保鲜有关^[38]。

大多数研究认为,有机酸能提高逆境条件下植物体内酶的活性,从而进一步提高植株的生理代谢和抗性。如SA浸种使水分胁迫下玉米叶片SOD、POD、APX活性极明显升高^[39];经3 d SA处理的玉米幼苗CAT活性增加,经SA处理再进行5 d渗透胁迫后,NR和CAT活性也提高^[40]。EDTA、柠檬酸和SA等有机酸提高马蔺体内SOD和POD活性^[41];SA能明显提高龙葵APX活性,3 d和6 d后分别较未添加SA的镉处理增加23.74% (3 d, $P < 0.05$)和22.48% (6 d, $P < 0.05$)^[42]。除上述有机酸外,其他有机酸也具有此功能,如50 mg/L茉莉酸提高了水分胁迫下苹果的SOD活性^[43]。研究认为,有机酸可能降低某些酶的活性,如镉污染土壤中加入草酸、柠檬酸和EDTA后,2个基因型水稻品种(II优527和秀水63)体内POD和CAT的活性有所降低^[44]。因此,不同种类和浓度有机酸处理后,同一植物体内不同酶的活性变化趋势不同。

2.2 影响植物体内渗透调节物质含量 植物体内渗透调节物质的含量和积累状况,能反映逆境下植物的适应能力及差异性。有机酸能明显影响植物体内多种渗透调节物质的含量,包括脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白等,且因植物种类、

有机酸浓度和种类等而异。如枣树叶面喷洒不同浓度 SA 可提高可溶性糖和可溶性蛋白含量,以 1 mmol/L 效果最明显^[45];棉花种子经 0.005~1.000 mmol/L SA 浸种后,种子发芽率、幼苗生长、植株体内的可溶性糖含量以及根系活力等都有明显提高^[46]。向华等发现,经较高浓度(0.1~0.2 mmol/L)SA 处理后,水稻感白叶枯病组合威优 402 和抗白叶枯病组合威优 64 种子萌发都受到抑制,威优 64 发芽种子中可溶性糖含量减少,而威优 402 变化不明显;较低浓度(0.005~0.050 mmol/L)SA 处理能促进种子萌发,威优 64 发芽种子中可溶性糖含量增加,而威优 402 变化不明显^[47]。同样,SA 还能增加水分胁迫下多种植物的游离脯氨酸含量^[33,48]。

2.3 影响植物叶片的叶绿素含量及光合作用效率 研究发现,适当浓度有机酸可以提高正常生长植物中叶绿素的含量,增强光合效率,从而提高植物的代谢水平。如甘蓝幼苗经浓度 0.01 mg/L SA 溶液处理后,叶片中总叶绿素、叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量分别增加了 61.9%、75.7% 和 30.1%^[49]。当浓度一定时,苹果酸、柠檬酸、酒石酸和乳酸均能提高烟草中叶绿素的含量,而叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的含量也明显增加^[50]。SA 能够提高黄瓜幼苗叶片中叶绿素的含量,并能增加光合强度,从而使单位面积干物质含量增加;其中,以浓度 250 mg/L 的处理效果最佳。在此条件下,津 4-3-1(黄瓜样品)和瓦房店(黄瓜样品)的光合强度分别比对照组提高了 66.64% 和 100.16%^[51]。

土壤中施加有机酸还有效缓解逆境条件对植物叶绿体的伤害,有效阻止叶绿素含量的下降趋势,如柠檬酸、草酸阻止水稻叶绿体的破坏,使常规品种 II 优 527 及高镉污染下的秀水 63 叶绿素 a 含量升高,还提高了高镉污染下常规品种 II 优 527 的叶绿素 b 含量^[44]。SA 等有机酸还有效阻止不良环境下植物光合速率的下降速度,使植物维持相对较高的净光合速率,这可能与叶绿素含量增加,及 SA 诱导下膜系统稳定性的保护有关,也可能与叶片气孔导度增加有关。如 0.1 mmol/L SA 提高了高温胁迫下葡萄幼苗的调运同化物能力和光合能力,特别是高温胁迫后期较明显^[52];SA 能减缓水分胁迫下植物叶片光合能力的下降,维持植物进行正常的碳同化能力,以进行正常的生长发育^[31]。

2.4 影响植物体内养分的吸收和运输 除影响植物体内上述多种生理生化特性、具有多种生理调节功能外,有机酸还影响植物根部对某些养分离子的吸收和运输。例如,一定浓度的柠檬酸能提高植物根际土壤的酸化能力,促进植物对枸橼溶性磷的活化吸收,所以柠檬酸与枸橼溶性磷肥(沉淀磷肥,即 CaHPO_4) 配合施用增产效应明显^[53];低浓度阿魏酸、4-对叔丁基苯甲酸能促进小麦幼苗对硝态氮和铵态氮的吸收,浓度升高时则转为抑制作用^[54];外源硬脂酸和亚油酸降低大麦幼苗对 Na^+ 的吸收及其向地上部的运输,增加 K^+ 的吸收和向地上部的运输,降低根系的电解质渗漏率^[55]。

研究指出,10 $\mu\text{mol/L}$ SA 明显提高 Cd 胁迫下水稻对 P 的吸收,并提高水稻根部 S 浓度,而 S 是植物螯合肽(PCs)中的关键元素,其通过-SH 螯合细胞质中游离子态 Cd,从而降低

Cd 对细胞质中功能蛋白的结合几率,达到减轻 Cd 毒害的目的^[56]。同样,Metwally 等也发现,0.5 mmol/L SA 浸种促进 Cd 胁迫下苗期大麦对 S 的吸收,明显缓解 Cd 对大麦生长的抑制和毒害^[57]。

2.5 影响逆境条件对植物的毒害及植物的生长与生物量积累 合适浓度有机酸对无胁迫条件下植物的生长发育有明显促进,目前有大量 SA 等有机酸促进马铃薯、油菜(*Brassica napus* L.)、黄瓜、甘蓝、水曲柳、烟草等植物种子萌发、地上部生物量和根系生长发育、提高株高、叶长、叶宽、叶面积的相关报道^[50],不同种类有机酸对不同植物的作用效果不同,有机酸的最佳浓度也不同。

在土壤逆境条件下,有机酸明显影响植物的种子萌发、根系和幼苗生长及产量,其中对地下部分的作用大于地上部分,且表现为低浓度促进、高浓度抑制,存在“低促高抑”效应,即适当浓度有机酸明显缓解逆境条件对植物的毒害,减缓其生物量的降低幅度^[58]。如 SA 能缓解 Pb、Cd 对大麦和大豆的毒害^[57,59];25 $\mu\text{mol/L}$ Cd 与 0.5 mmol/L SA 均促进水稻种子萌发,而 50 $\mu\text{mol/L}$ Cd 与 1.0 mmol/L SA 处理则明显抑制种子萌发^[56]。不同浓度有机酸对植物种子萌发的影响不同,这主要因为,适当浓度有机酸处理时,种子胚的代谢活性有可能被激活,有利于打破种子休眠^[60],高浓度的抑制效应可能是有机酸降低了种子的渗透调节能力,或者影响种子中物质的代谢及相关酶的活性,从而抑制其萌发^[47]。有机酸添加过量或被过量吸收也可能干扰植物对其他营养元素(如 Zn^{2+} 、 Cu^{2+} 等)的吸收和代谢,从而影响植物的正常生长^[61]。郭彬也指出,SA 作为酚类物质,其脂溶性会引起细胞膜的去极化作用,从而增加膜透性,抑制 K^+ 等离子体的吸收^[56]。研究帮忙,高浓度(250 $\mu\text{mol/L}$)SA 使大麦离体根细胞质膜的透性增加 9 倍,这可能是高浓度 SA 对水稻生长及离子吸收造成不良影响的主要原因^[56]。

3 小结与展望

有机酸是森林生态系统中普遍存在的一类功能性有机物,关于土壤中有有机酸的来源、有机酸对植物生态适应性影响的研究已有一些成果,但这些研究目前还主要集中于农业领域,而林业领域的研究还相对较少。对于森林土壤中有有机酸的相关研究,目前还有很多方面亟待加强,如系统研究我国主要林区树种根系分泌有机酸的种类和数量动态,特别是不同林木在养分和水分胁迫条件下分泌有机酸的种类和数量;外源有机酸对林木多种生理生化特性、生长发育、生物量积累与分配的影响及机制等,特别是可以将“土壤逆境-根系有机酸分泌-主动适应性反应”作为一个整体系统过程来研究,从而为提高养分和水分胁迫条件下植物的抗性提供理论依据,更好地揭示土壤逆境条件下植物根系有机酸分泌行为与生态适应关系的某些本质特征。

参考文献

- [1] 李西腾. 养分胁迫对油菜碳酸酐酶活性的影响[J]. 农业科技与装备, 2008(5): 10-11.
- [2] 于成龙. 水分胁迫对几种造林树种抗旱性及水分利用的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2004.

- [3] 赵燕,李吉跃,刘海燕,等.水分胁迫对5个沙柳种原苗木水势和蒸腾耗水的影响[J].北京林业大学学报,2008,30(5):19-25.
- [4] SCHÖTTTELNDREIER M,NORDDAHL M M,STRÖM L,et al. Organic acid exudation by wild herbs in response to elevated Al concentrations[J]. Annals of Botany,2001,87:769-775.
- [5] OHWAKI Y,SUGAUARA K. Active extrusion of protons and exudation of carboxylic acids in response to iron deficiency by roots of chickpea (*Cicer arietinum* L.) [J]. Plant Soil,1997,189:49-55.
- [6] GAUME A,MÄCHLER F,LEÓN C D,et al. Low-P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes:Significance of root growth, and organic acids and acid phosphatase root exudation[J]. Plant Soil,2001,228:253-264.
- [7] HAJIBOLAND R,YANG X E,RÖMHELD V,et al. Effect of bicarbonate on elongation and distribution of organic acids in root and root zone of Zn-efficient and Zn-inefficient rice (*Oryza sativa* L.) genotypes[J]. Environ Exp Bot,2005,54:163-173.
- [8] TOLRÁ R P,POSCHENRIEDER C,LUPPI B,et al. Aluminium-induced changes in the profiles of both organic acids and phenolic substances underlie Al tolerance in *Rumex acetosa* L.[J]. Environ Exp Bot,2005,54:231-238.
- [9] ZENG F R,CHEN S,MIAO Y,et al. Changes of organic acid exudation and rhizosphere pH in rice plants under chromium stress[J]. Environ Pollut,2008,155:284-289.
- [10] NARDI S,SESSI E,PIZZEGHELLO D,et al. Biological activity of soil organic matter mobilized by root exudates [J]. Chemosphere,2002,46:1075-1081.
- [11] PIZZEGHELLO D,ZANELLA A,CARLETTI P,et al. Chemical and biological characterization of dissolved organic matter from silver fir and beech forest soils[J]. Chemosphere,2006,65:190-200.
- [12] 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 (*Brassica napus* L.) plants[J]. Plant Soil,1997,196:261-264.
- [13] LIU Y,MI G H,CHEN F J,et al. Rhizosphere effect and root growth of two maize (*Zea mays* L.) genotypes with contrasting P efficiency at low P availability[J]. Plant Science,2004,167:217-223.
- [14] 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,2007,31(2):9-12.
- [15] ISHIKAWA S,ADU-GYAMFI J J,NAKAMURA T,et al. Genotypic variability in phosphorus solubilizing activity of root exudates by pigeonpea grown in low-nutrient environments[J]. Plant Soil,2002,245:71-81.
- [16] 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,1995,3(S1):44-48.
- [17] 黄爱媛,代先祝,王三根,等. 低磷胁迫对玉米自交系苗根分泌有机酸的影响[J]. 西南大学学报:自然科学版,2008,30(4):73-77.
- [18] 王树起,韩晓增,乔云发,等. 缺磷胁迫条件下大豆根系有机酸的分泌特性[J]. 大豆科学,2009,28(3):409-414.
- [19] 何友兰. 不同马尾松家系对酸性土壤磷胁迫的适应机制研究[D]. 福州:福建农林大学,2009.
- [20] PALOMO L,CLAASSEN N,JONES D L. Differential mobilization of P in the maize rhizosphere by citric acid and potassium citrate[J]. Soil Biol Biochem,2006,38:683-692.
- [21] CHEN C R,CONDON L M,XU Z H. Impacts of grassland afforestation with coniferous trees on soil phosphorus dynamics and associated microbial processes: A review[J]. Forest Ecology and Management,2008,255:396-409.
- [22] 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.
- [23] YANG H,WONG J W C,YANG Z M,et al. Ability of *Agropyron elongatum* to accumulate the single metal cadmium, copper, nickel and lead and root exudation of organic acids[J]. J Environ Sci,2001,13:368-375.
- [24] 张锦鹏,彭新湘,李明启. 草酸对黄瓜根中铁还原的促进作用[J]. 植物生理学报,2000,26(4):311-316.
- [25] LINDSAY W L. Iron oxide solubilization by organic matter and its effect on iron availability[C]//CHEN Y,HADAR Y. Iron nutrition and interactions in plants. Netherlands: Kluwer Academic Publishers,1991:29-36.
- [26] 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.
- [27] 朱维琴,吴良欢,陶勤南. 作物根系对干旱胁迫逆境的适应性研究进展[J]. 土壤与环境,2002,11(4):430-433.
- [28] CANNDELL J,JACKSON R B,EHLERINGER J R,et al. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale[J]. Oecologia,1996,108:583-595.
- [29] 吕金印,高俊凤. 水分胁迫对小麦根质膜透性与质膜组分的影响[J]. 干旱地区农业研究,1996,14(1):96-100.
- [30] 李兆亮,原水兵,刘成连,等. 水杨酸对黄瓜叶片抗氧化剂酶系的调节作用[J]. 植物学报,1998,40(4):356-361.
- [31] 陆云梅. 水杨酸对干旱胁迫下柑橘生理生化特性的影响[D]. 武汉:华中农业大学,2007.
- [32] 王淑芬,贾伟珑,杨丽莉. 药剂处理玉米种子对种子萌发及苗期抗旱力的影响[G]//中国植物生理学会. 中国植物生理第七次全国会议学术论文集汇编. 太原:中国植物生理学会,1996:331.
- [33] 曹翠玲,刘林丽,田强兵. 水杨酸对玉米幼苗抗旱性的影响[J]. 玉米科学,2004,12(S1):103-104.
- [34] 周泽文,李明启. 几种有机酸对芸苔光呼吸代谢的影响[J]. 植物生理学通讯,1994,30(6):420-422.
- [35] 张玉琼,叶爱华,蔡永萍. 水杨酸对小麦开花后叶片脂质过氧化和灌浆速率的影响[J]. 中国农学通报,1999,15(5):19-21.
- [36] 武雪萍,刘国顺,朱凯,等. 施用有机酸对烟草生理特性及烟叶化学成分的影响[J]. 中国烟草科学,2003,9(2):23-27.
- [37] 邢雪荣,吕春生,郭大立. 有机酸对蔬菜硝酸还原酶、亚硝酸还原酶活性的影响[J]. 植物学报,1995,12(生态学专辑):156-162.
- [38] 刘曼西,于秀芝. 有机酸对马铃薯多酚氧化酶活性的影响[J]. 植物生理学通讯,1991,27(5):350-353.
- [39] 束良佐,李爽. 水杨酸浸种对水分胁迫下玉米幼苗某些生理过程的影响[J]. 南京农业大学学报,2002,25(3):9-11.
- [40] 杨剑平,段碧华,潘金豹,等. 水杨酸和水分胁迫对玉米苗过氧化氢代谢的影响[J]. 中国农学通报,2002,18(2):8-11.
- [41] 原海燕,黄苏珍,郭智,等. 外源有机酸对马蔺幼苗生长、Cd 积累及抗氧化酶的影响[J]. 生态环境,2007,16(4):1079-1084.
- [42] 郭智. 超富集植物龙葵 (*Solanum nigrum* L.) 对镉胁迫的生理响应机制研究[D]. 上海:上海交通大学,2009.
- [43] 兰彦平,周军,曹慧,等. 茉莉酸对苹果幼树抗旱效应的研究[J]. 干旱地区农业研究,2001,19(2):71-74.
- [44] 李仰悦. 有机酸、EDTA 对镉污染土壤水稻生理生化指标的影响[D]. 重庆:西南大学,2006.
- [45] 冯晓东,曹娟云,陈综礼. 水杨酸对枣树组织培养苗几种生理生化指标的影响[J]. 西北植物学报,2003,23(9):1625-1627.
- [46] 牟筱玲,胡晓丽. 水杨酸浸种对棉花种子萌发及幼芽的影响[J]. 中国棉花,2003,30(12):19-21.
- [47] 向华,饶力群,肖立锋. 水杨酸对水稻种子萌发及其生理生化的影响[J]. 湖南农业大学学报:自然科学版,2003,29(1):12-14.
- [48] 尚庆茂,宋士清,张志刚,等. 水杨酸增强黄瓜幼苗耐盐性的生理机制[J]. 中国农业科学,2007,40(1):147-152.
- [49] 吴能表,曹潇潇,阳义健,等. 外源水杨酸对甘蓝生理指标的影响[J]. 西南师范大学学报:自然科学版,2003,28(2):275-278.
- [50] 罗毅,夏国军,姜玉梅,等. 施用有机酸对烤烟生长发育的影响[J]. 安徽农业科学,2006,34(24):6524-6526.
- [51] 孙艳,马艳蓉,崔鸿文,等. 水杨酸对黄瓜幼苗光合作用的影响[J]. 西北农业学报,2000,9(3):110-111.
- [52] 王利军,李家永,战吉成,等. 水杨酸对受高温胁迫的葡萄幼苗光合作用和同化物分配的影响[J]. 植物生理学通讯,2003,39(3):215-216.
- [53] 王庆仁,李继云,李振声. 柠檬酸与枸橼溶性磷肥对磷高效基因型小麦产量的影响[J]. 生态农业研究,1999,7(4):9-13.
- [54] 袁光林,马瑞霞,刘秀芬,等. 化感物质对小麦幼苗吸收氮的影响[J]. 生态农业研究,1998,6(2):37-39.
- [55] 龚红梅,於丙军,刘友良. 脂肪酸对盐胁迫大麦幼苗液泡膜微膜脂组分及功能的影响[J]. 植物学报,1999,41(4):414-419.
- [56] 郭彬. 外源水杨酸缓解镉对水稻毒害的生理机制[D]. 南京:南京农业大学,2006.
- [57] METWALLY A,FINKEMEIER I,GEORGI M,et al. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings[J]. Plant Physiol,2003,132:272-281.
- [58] FAGBENRO J A,AGBOOLA A A. Effect of different levels of humic acid on the growth and nutrient of teak seedlings[J]. J Plant Nutr,1993,16(8):1465-1483.
- [59] DRAZIC G,MIHALOVIC N. Modification of cadmium toxicity in soybean seedlings by salicylic acid[J]. Plant Sci,2005,168:511-517.
- [60] 鱼小军,王芳,龙瑞军. 破除种子休眠方法研究进展[J]. 种子,2005,24(7):46-49.
- [61] VASSIL A D,KAPULNIK Y,RASKIN I,et al. The role of EDTA in lead transport and accumulation by Indian mustard[J]. Plant Physiol,2004,117:447-453.