

根系分泌的有机酸及其 对喀斯特植物、土壤碳汇的影响

赵宽¹, 吴沿友²

(1. 现代农业装备与技术教育部重点实验室/江苏大学农业工程研究院, 江苏 镇江 212013;

2. 中国科学院地球化学研究所/环境地球化学国家重点实验室, 贵州 贵阳 550002)

摘要:根系分泌的有机酸是土壤有机酸的重要动态来源,来源于光合作用固定的碳,是土壤碳流动的最活跃形式。根系分泌的有机酸是一种具有调节作用的植物和土壤碳汇。一方面,在喀斯特土壤环境中,植物根系分泌有机酸的含量增加,影响碳汇的产生和流动,直接调节植物与土壤的固碳增汇能力;另一方面,根系分泌的有机酸通过影响土壤中一系列的动态化学和生物学过程,对土壤养分有效性和养分循环以及微生物的活性产生深刻影响,直接影响土壤的固碳增汇能力,从而间接影响植物的固碳增汇能力。因此,根系分泌的有机酸在喀斯特生态系统的固碳增汇中起着重要作用。

关键词:喀斯特;土壤;植物;微生物;微量元素;根系分泌有机酸;碳汇

中图分类号:Q945.12 **文献标识码:**A

根系分泌的有机酸是至少含有一个羧基的小分子有机化合物,它是土壤中碳形态的最活跃形式,是一种具有调节作用的碳汇,主要通过络合作用和配位体交换等复杂的化学机制显著影响土壤中一系列生物化学过程。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^[1];还强烈影响植物的多种生理生态过程、调节植物对环境的适应及对不良环境的抗性^[2]。

喀斯特(岩溶)分布面积约有130多万km²,其中石漠化面积约占28.7%,主要分布于我国西南地区的广西、贵州、云南等省份。喀斯特地区的生态环境脆弱,对环境的调节能力单一,其特征主要表现为岩

溶干旱、土壤瘠薄(低营养)、高pH、高重碳酸盐以及钙镁浓度^[3-5]。因此喀斯特地区植物的生长必须克服这些环境因素,而根系分泌有机酸组成和含量的变化是植物应对这些环境因素的重要响应因子。

随着现代检测技术的进步和发展,人们对根系分泌的有机酸的认识已扩展到各方面,但是关于根系分泌的有机酸对喀斯特地区土壤环境的影响还未见系统性报道。研究喀斯特地区土壤根系分泌的有机酸的组成含量及其生态意义,有助于揭示植物与土壤相互作用的实质,为了解喀斯特地区的植物固碳增汇能力提供重要的方向引导,同时也可利用喀斯特适生植物来治理和恢复脆弱的喀斯特生态环境提供理论依据。

基金项目:国家自然科学基金项目(40973060)、中国科学院战略性先导科技专项重大课题(XDA05070400)、贵州省社会发展科技攻关计划项目(SY[2010]3043)

第一作者简介:赵宽(1986-),男,博士研究生,专业方向:农业生物环境与能源工程。E-mail:henry3408@126.com。

通讯作者:吴沿友, E-mail:wuyanyou@mails.gyig.ac.cn。

收稿日期:2011-10-24

1 根系分泌的有机酸是一种具有调节作用的碳汇

陆地生态系统是全球碳循环的重要组成部分,在全球碳收支中占主导地位。据估计,陆地生态系统碳贮量达 2 100 Gt,其中三分之二贮藏在土壤中^[6]。植物光合作用将无机碳转化为有机碳是土壤碳汇的主要来源。研究表明,高等植物中,光合碳同化含量的 20 %~60 %被转运至地下部,其中大部分碳被呼吸作用消耗并以 CO₂ 的形式释放^[7],同时这些 CO₂ 又被植物光合再利用,因此土壤中碳汇是一个动态的循环过程。根系分泌的有机酸是碳流动的最活跃方式之一,对土壤中碳汇产生有积极的调节作用。

有机酸是指含有一个或几个羧基基团,主要含碳氢氧元素的有机化合物,包括脂肪酸和芳香酸,低分子量有机酸组成种类较多。土壤中常见的低分子量有机酸主要有甲酸、乙酸、丙酸、丁酸、草酸、丁二酸、苹果酸、延胡索酸、胡索酸、柠檬酸、酒石酸、水杨酸、莽草酸等,其中草酸、柠檬酸、苹果酸等碳链类脂肪酸含量较多。土壤中低分子量有机酸的浓度不高,一般在微摩尔至毫摩尔数量级^[1]。

根系分泌的有机酸对调节土壤碳汇有重要作用。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^[8],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来源。根系分泌的有机酸对土壤养分,土壤有效性以及植物的生长均产生显著影响,植物类型、营养元素的丰缺、土壤微生物、区域气候、土壤水分、通气状况和光照条件等是影响根系有机酸分泌的重要因素,并且各因素之间相互作用,共同影响土壤中有机酸的组成和含量^[1],根系分泌的有机酸对土壤矿物的风化、岩石养分的活化以及土壤重金属的毒性的缓解等多种土壤过程产生深刻影响^[2,9],从而对土壤有机酸碳汇产生重要的影响。

根系分泌的有机酸同时还是调节植物碳汇的重要因子。植物根系分泌的有机酸主要来源于三羧酸循环的中间产物,它是土壤中低分子量有机酸的主要来源^[10]。有研究表明,生长在土壤中的植物根系分泌物碳占了光合净固碳含量的 5 %~10 %^[11],Krafczyk 等研究发现根中 30 %~90 % 碳的流动以根系分泌有机酸的形式进行^[12];在环境胁迫下,根系

分泌的有机酸对碳汇的调节更为明显,在缺磷胁迫下有机酸形成的碳占了植物光合固碳量的 5 %~25 %,而对根茎干重含量无显著影响^[1]。

2 喀斯特土壤特征对植物根系分泌有机酸的影响

根系分泌的有机酸影响植物的生长发育和植物体内多种生理生化过程,调节植物对环境的适应性,如某些逆境因子胁迫可诱导植物根系大量分泌有机酸,这是植物对环境的一种适应性反应^[2]。

喀斯特地区土壤主要有岩溶干旱、高重碳酸盐、低营养、高 pH 等特征,这些特征限制了植物的生长发育,从而影响根系分泌有机酸的含量,对于调节该地区植物和土壤的碳汇起到了积极的作用。

根系分泌物的组成和含量的变化是植物适应干旱一个重要方面。植物遭遇干旱逆境后发生适应性的变化,根系分泌物含量增加,其中羧酸和氨基酸类物质增加得较多^[13-14]。通过溢泌作用释放到根际环境中的这些有机碳、氮,其中的 90 %被根际再吸收^[15]。

高浓度重碳酸盐能引起植物根区细胞内的苹果酸盐、柠檬酸盐等羧酸盐的累积,导致植物生长受到抑制,同时造成一些营养元素,特别是 Fe、Zn、Cu、Mn 和 P 的缺乏^[16]。喀斯特适生植物能将根系细胞内的这些羧酸盐分泌到土壤中,从而减少羧酸盐对细胞的毒害,同时分泌出的羧酸又能提高土壤中诸如 Fe、Zn、Cu、Mn 和 P 等易缺乏的元素的生物有效性^[17-19]。

很多植物在磷受限的情况下,都会增加有机酸的分泌^[1]。在磷缺乏时,羽扇豆 (*Lupinus albus* L.) 根系分泌柠檬酸的量可达到植物体干重的 12 %^[20],油菜根系可大量地分泌柠檬酸和苹果酸^[21],苜蓿根系分泌的柠檬酸、苹果酸和延胡索酸的量显著地大于磷充足时根系分泌的量^[22]。根系分泌物中的这些有机酸通过电离氢离子、配位交换作用及氧化还原作用等溶解和转化一些难溶性矿物,增加根际环境中的土壤元素的生物有效性。这些有机酸还可与金属离子如 Fe、Al 和 Ca 形成络合物,导致磷酸根的释放。在石灰土上,这些有机酸是植生性的 Ca 络合剂^[23-24]。

土壤营养元素尤其是当 Fe、Zn、Mn 和 Cu 缺乏时,很多植物根系都会以释放较多的有机酸来应对这种状况^[7,25]。在营养元素严重缺乏时,根系分泌柠檬

酸和苹果酸的速度甚至达到充足营养时的 12 和 33 倍^[26]。嗜钙植物柠檬酸的分泌量是嫌钙植物的 8 倍,草酸的分泌量是嫌钙植物的 3 倍,Ström 等研究表明,嗜钙植物的根系分泌物的量明显大于嫌钙植物,嫌钙植物根系分泌物中草酸的含量显著低于嗜钙植物^[27]。

上述表明,在喀斯特土壤特征的影响下,特别是在营养元素如 P、Fe 缺乏的情况下,根系分泌有机酸会显著增加。

3 根系分泌的有机酸对喀斯特地区土壤碳汇的影响

根系分泌的有机酸影响土壤养分有效性以及微生物活性,从而影响着土壤中特别是根际土壤中的碳汇,根系分泌的有机酸重要功能之一就是增加土壤中尤其是植物根际磷及某些金属元素(如 Fe、Mn、Cu、Zn)的有效性,促进元素的溶解和迁移,从而大大改善土壤有效养分状况、影响土壤的一系列动态化学过程^[2]。在增加土壤养分有效性的同时,根系分泌的有机酸对土壤、植物的固碳增汇能力将产生直接和间接的影响,特别是对根际土壤碳汇的重要影响。

3.1 根系分泌的有机酸通过螯合土壤磷酸盐中金属离子增强植物光合作用

根系分泌的有机酸通过螯合喀斯特地区土壤难溶性磷酸盐中的金属离子,释放出可利用的无机态磷,增强了植物的光合作用和碳水化合物的代谢,从而增强了植物的固碳增汇作用,影响土壤有机酸的碳汇。根系分泌有机酸的种类、浓度、浸提时间以及 pH 对土壤磷的活化具有重要影响,不同因素下磷活化量的差异对植物光合作用和碳水化合物的代谢的影响程度不同,从而直接影响土壤有机酸的碳汇。

陆文龙等^[28]研究表明不同有机酸对石灰性土壤磷活化量存在着显著的差异,有机酸对石灰性磷活化能力大小的次序为草酸 $\geq$ 柠檬酸 $\geq$ 苹果酸 $\geq$ 酒石酸;另有研究表明,有机酸的浓度越高,对石灰性土壤难溶态磷酸盐中磷素的活化程度越大,同一浓度下活化 DCP(磷酸二钙)、OCP(磷酸八钙)、Fe-P、Al-P 的能力依次为柠檬酸 $>$ 草酸 $>$ 苹果酸 $>$ 酒石酸 $>$ 乙酸^[29];Strom 等^[30]则系统地研究了有机酸的种类及浓度、浸提时间及 pH 对石灰性土壤磷活化量的影响,结果表明,有机酸的种类、浓度、浸提时间及 pH 对土壤磷活化均存在显著影响;张崇玉等^[31]研究了

柠檬酸的浓度增加能显著提高土壤有效磷的含量,从而提高作物根系磷的吸收利用。

由于有机酸的化学结构、解离常数、与金属阳离子形成络合物的稳定常数以及在土壤中吸附和解速率的不同,造成对磷的活化存在着显著的区别。一般认为有机酸对磷的活化能力为三羧酸 $>$ 二羧酸 $>$ 一羧酸^[32],但是由于土壤有效磷、有机质等含量的不同,将会影响有机酸对磷的释放效应。

由于土壤中有有机酸主要来源于根系的分泌,因此许多研究探讨根系分泌有机酸对磷的活化效应。如在缺磷的石灰性土壤上,白羽扇豆分泌大量的柠檬酸,引起根际土壤酸化,pH 值下降 2.7 个单位,从而提高了根际土壤中磷的有效性^[33]。在石灰性土壤上,低分子量有机酸如柠檬酸、草酸、苹果酸和酒石酸等能促进 CaCO_3 的溶解,消除了土壤磷吸附位点,促进了难溶性磷化合物的溶解^[34]。生长在缺磷、铁、锰和锌的石灰岩土壤上的喀斯特适生植物诸葛菜,植株并不表现这些元素的缺乏。喀斯特适生植物的适生机制之一就是适生植物对 P、Fe、Zn 和 Mn 等元素具有较强的活化能力,这与土壤有效态 P、Fe、Zn 和 Mn 等元素缺乏,以及根系有机酸分泌较多有关^[35]。喀斯特地区土壤中根际有机酸的浓度对磷的活化和根际吸收量具有显著效应,大量研究表明根际有机酸的浓度变化较大,一般在 $1\text{ }\mu\text{M}\sim 80\text{ mM}$ ^[1,36]。

由于有机酸的羧基数目多、浓度高、浸提时间长、pH 值低,因此能显著提高磷活化量,从而间接增强了土壤中根系分泌有机酸的碳汇。

3.2 根系分泌的有机酸能增进植物对土壤营养元素(铁锰铜锌)的吸收并提高它们的光合作用效率

铁锰铜锌是植物生长发育必需的微量元素,在植物的光合作用、呼吸作用、物质与能量代谢及固氮作用等方面均起重要作用。根系分泌的有机酸能显著提高铁锰铜锌的含量,提高植物体对其的吸收利用,从而提高植物的光合作用,对土壤有机酸的碳汇产生了积极影响。

土壤中营养元素主要以阳离子的形式存在并被植物吸收利用,当微量元素缺乏或过量时均会影响植物的生长发育,喀斯特地区土壤中的微量元素的含量低于平均水平,因此要维持植物在喀斯特地区土壤上正常的生长发育,必须保障微量元素的正常供应。根系分泌的有机酸通过活化难溶态的 Fe-P,不仅可以释放出无机磷,并且可以释放出植物可吸收利用的 Fe,这对于增强植物的光合作用和呼吸作用具有积

极的意义,从而间接的影响土壤中根系分泌有机酸的碳汇。

土壤微量元素有效性的影响因素包括土壤酸碱度、氧化还原电位、土壤通透性和水分状况,其中以土壤酸碱度的影响最大,而根系分泌的有机酸又是影响土壤酸碱度的重要物质。大量研究表明,土壤中微量元素的有效性随土壤 pH 值的升高而降低,所以喀斯特地区土壤中经常会出现微量元素匮乏的状况。土壤中的有机酸特别是根系分泌的有机酸短期内能显著改变这种状况。Strom 等研究了有机酸对土壤中微量元素的变化,结果表明,有机酸的浓度和 pH 以及浸提时间对土壤微量元素有显著变化,以 Fe 元素最显著^[30];柠檬酸在双子叶植物 Fe 吸收中扮演重要角色^[37];白羽扇豆可向根外分泌大量的有机酸,从而促进根际土壤中 Fe、Mn、Zn 的活化^[38];此外,关于有机酸对铜锌活化的研究也有所报道^[39-40]。这些研究表明,根系分泌的有机酸对缓解植物的微量元素胁迫起到了积极作用,从而对土壤有机酸的碳汇产生直接的影响。

3.3 根系分泌的有机酸为土壤微生物生长繁殖提供碳源

根系分泌的有机酸和微生物活性相互利用、相互促进。一方面,土壤微生物一直进行着合成和分解有机酸的生理活动,次生代谢产物抑制或刺激植物根系分泌的有机酸,影响土壤中有机酸的组成和含量,从而改变土壤有机酸的固碳增汇作用。另一方面,根系分泌的有机酸是微生物生长繁殖的重要碳源,它直接影响着土壤微生物的种类和数量,土壤微生物利用根系分泌的有机酸进行分解和再利用,合成他们所需的碳水化学物,从而直接影响土壤有机酸的碳汇。

在喀斯特地区土壤中,关于微生物和有机酸的研究报道不多,这是由于微生物的种类较多并且对实验条件的要求较高,因此关于微生物的研究报道较少,但也有一些研究,如 McKenzie 等的研究^[41]表明在滨海地区的沙质性石灰土中微生物生物量的活性与其中脂肪酸存在着一定的相关性;Bavaresco 等^[42]则在石灰性土壤的葡萄中注入不同的真菌,发现其对土壤环境影响不大,但对其中磷、钾的含量改变较大,进而改变土壤中有机酸的组成;大豆根分泌物可以显著促进根际细菌的生长,而细菌的存在也可以促进根系有机酸的分泌作用^[43];外源低分子量有机酸对大豆氮积累和结瘤固氮有显著作用,使根瘤数量、根瘤固氮酶活性和血红蛋白含量显著降低^[44],有机酸与微生

物间的关系是相互利用、相互促进的关系。

土壤中微生物的种类复杂繁多,普遍认为土壤微生物同时充当着低分子量有机酸的源和库,但其具体量度目前还不是很清楚,然而它对于研究根系分泌的有机酸与微生物分解的根系分泌有机酸的比例有重要作用,直接影响到土壤中根系分泌有机酸的碳汇。酚酸与土壤微生物活性关系密切,对土壤微生物量、种群分布及活性有一定影响。大部分酚酸被公认为化感物质,对石灰性土壤植物的生长具有抑制作用。研究表明^[45]酚酸能抑制微生物产生挥发性脂肪酸,减少微生物对其生长介质的消耗,对土壤微生物数量和土壤动物的生长有一定的刺激作用。因此减少酚酸的含量和增加低分子量有机酸的含量对喀斯特地区土壤中微生物量具有重要的影响。

4 小结和展望

根系分泌的有机酸是一种重要的土壤碳汇,但受喀斯特土壤特征的显著影响。与此同时,根系分泌的有机酸也是一种重要的植物碳汇,一方面,在营养元素 P、Fe 等缺乏的情况下,根系分泌的有机酸含量显著增加,直接影响碳汇(光合产物)的产生和流动;另一方面通过改变植物和土壤的养分有效性和养分循环,影响着植物的光合作用和呼吸作用,从而间接影响植物的固碳增汇能力。在脆弱的喀斯特生态系统中,由于岩溶干旱、低营养、高 pH 值、高重碳酸盐以及高钙镁浓度等逆境因子胁迫,植物根系大量分泌有机酸,喀斯特植物的这种适应性反应,在微观上直接调节植物碳汇,在宏观上间接调节土壤碳汇。

目前关于根系分泌的有机酸虽然已有较多的研究,然而大多数是在人工培养条件下进行的,少有原位研究,与实际情况有一定的差距。原位系统研究喀斯特土壤生长下植物根系分泌的有机酸的种类和数量动态,对准确评价喀斯特适生植物的碳流动具有重要意义;另外,某些有机酸能激发植物的抗性防卫反应,诱导植物形成抗逆能力,提高对不良环境的适应性,增强植物的光合固碳作用,但有关这方面的研究报道还很少见,这也是今后研究的一个重要方向。

参考文献

- [1] Jones D L. Organic acids in the rhizosphere—A critical review [J]. Plant and Soil, 1998, 205: 25—44.
- [2] 崔晓阳,宋金凤.凋落物源有机酸及其地下生态效应[M].科学

- 出版社,2008.
- [3] 苏维词,杨汉奎. 贵州岩溶区生态环境脆弱性类型的初步划分[J]. 环境科学研究,1994,7(6):35-41.
- [4] 苏维词,朱文孝. 贵州喀斯特山区生态环境脆弱性分析[J]. 山地学报,2000,18(5):429-434.
- [5] 周游游,蒋忠诚,韦珍莲. 广西中部喀斯特干旱农业区的干旱程度及干旱成因分析[J]. 中国岩溶,2003,22(2):144-149.
- [6] 王平,盛连喜,燕红,等. 植物功能性状与湿地生态系统土壤碳汇功能[J]. 生态学报,2010,30(24):6990-7000.
- [7] Neumann G. Root Exudates and Nutrient Cycling. In: Marschner P, Rengel Z (eds.) Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems[M]. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2007: 123-157.
- [8] 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.
- [9] 贾玲侠,李绍才,赵秀兰. 根系分泌物活化岩石养分[J]. 微量元素与健康研究,2006,23(3):52-54.
- [10] Jones D L, Darrah P R. Role of root derived organic-acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere[J]. Plant and Soil,1994,166:247-257.
- [11] Jones D L, Hodge A, Kuzyakov Y. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition [J]. New Phytologist,2004,163:459-480.
- [12] Kraficz I, Trollenier G, Beringer H. Soluble root exudates of maize: Influence of potassium supply and rhizosphere micro-organisms[J]. Soil Biology & Biochemistry,1984,16:315-322.
- [13] Reid C P P. Assimilation, distribution and root exudation of ^{14}C by ponderosa pine seedlings under induced water stress[J]. Plant Physiology,1974,54:44-49.
- [14] Henry A, Doucette W, Norton J, et al. Changes in crested wheatgrass root exudation caused by flood, drought, and nutrient stress[J]. Journal of Environment Quality,2007,36:904-912.
- [15] Darrah P R. Rhizodeposition under ambient and elevated CO_2 levels[J]. Plant and Soil,1996,187:265-275.
- [16] Lee J A. The calcicole-calcifuge problem revisited[J]. Advances in Botanical Research,1998,29:1-30.
- [17] Hajiboland R, Yang X E, Römheld V. Effects of bicarbonate and high pH on growth of Zn-efficient and Zn-inefficient genotypes of rice wheat and rye[J]. Plant and Soil,2003,250:349-357.
- [18] Yang X, Römheld V, Marschner H. Effect of bicarbonate on root growth and accumulation of organic acids in Zn-inefficient and Zn-efficient rice varieties (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant and Soil,1994,164:1-7.
- [19] 徐晓燕,杨肖娥,杨玉爱. 重碳酸氢根对水稻根区重要有机酸分布的影响与水稻品种耐缺 Zn 关系的研究[J]. 作物学报,2001,27(3):387-391.
- [20] Gardner W K, Barber D A, Parberry D G. The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. III. The probable mechanism by which phosphorus movement in the soil/root interface is enhanced[J]. Plant Soil,1983,70:107-124.
- [21] Hoffland E, Van Den Boogaard R, Nelemans J, et al. Biosynthesis and root exudation of citric and malic acids in phosphate-starved rape plants[J]. New Phytologist,1992,122:675-680.
- [22] Lipton D S, Blanchar R W, Blevins D G. Citrate, malate, and succinate concentration in exudates from P-sufficient and P stressed *Medicago sativa* L. Seedlings[J]. Plant Physiology,1987,85:315-317.
- [23] Treeby M, Marschner H, Römheld V. Mobilization of iron and other micronutrient cations from a calcareous soil by plant-borne, microbial, and synthetic metal chelators[J]. Plant and Soil 1989,114:217-226.
- [24] Mench M, Martin E. Mobilization of cadmium and other metals from two soils by root exudates of *Zea mays* L., *Nicotiana tabacum* L. and *Nicotiana rustica* L.[J]. Plant and Soil,1991,132:187-196.
- [25] Neumann G, Römheld V. The release of root exudates as affected by the plant physiological status[C]//Pinton R, Varanini Z, Nannipieri Z (eds) The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface. Dekker, New York, 2000:41-89.
- [26] David L. Jones, Peter R. Darrah. Influx and efflux of organic acids across the soil-root interface of *Zea mays* L. and its implications in rhizosphere C flow[J]. Plant and Soil,1995,173:103-109.
- [27] Ström L, Olsson T, Tyler G. Differences between calcifuge and acidifuge plants in root exudation of low molecular weight organic acids. Plant and Soil,1994,167:239-245.
- [28] 陆文龙,张福锁,曹一平,等. 低分子量有机酸对石灰性土壤磷吸附动力学影响[J]. 土壤学报,1999,36(2):189-197.
- [29] 介晓磊,李有田,庞荣丽,等. 低分子量有机酸对石灰性土壤磷素形态转化及有效性的影响[J]. 土壤通报,2005,36(6):856-860.
- [30] Strom L, Owen A G, Douglas L G, et al. Organic acid behaviour in a calcareous soil implications for rhizosphere nutrient cycling[J]. Soil Biology & Biochemistry,2005,37:2046-2054.
- [31] 张崇玉,关勤农. 柠檬酸对石灰性土壤磷的释放效应[J]. 干旱地区农业研究,2004,22(2):17-19.
- [32] Parker D R, Chaney R L, Norvell W A. Chemical equilibria models: Applications to plant research[J]. In Chemical Equilibria and Reaction Models, Special Publication 42. Eds. R HLoeppert, A P Schwab and S Goldberg. 1995:163-200. SSSA-ASA, Madison, WI.
- [33] Dinkelaker B, Römheld V, Marschner H. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. Plant, Cell and Environment,1989,12:285-292.
- [34] Khademi Z, Jones D L, Malakouti M J, et al. Organic acids

- differ in enhancing phosphorus uptake by *Triticum aestivum* L. —effects of rhizosphere concentration and counterion [J]. *Plant and Soil*, 2010, 334: 151–159.
- [35] 吴沿友, 刘丛强, 王世杰. 诸葛菜的喀斯特适生性[M]. 贵阳, 贵州科技出版社, 2004, 1–153.
- [36] Veneklaas E J, Stevens J, Cawthray G R, et al. Chickpea and white lupin rhizosphere carboxylates vary with soil properties and enhance phosphorus uptake[J]. *Plant and Soil*, 2003, 248: 187–197.
- [37] 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.
- [38] Dinkelaker B, Römheld V, Marschner H. Citric acids excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.)[J]. *Plant Cell Environment*, 1989, 12: 285–292.
- [39] Degryse F, Verma V K, Smolders E. Mobilization of Cu and Zn by root exudates of dicotyledonous plants in resin-buffered solutions and in soil[J]. *Plant and Soil*, 2008, 306: 69–84.
- [40] Dousset S, Morel J L, Bitton A G. Copper binding capacity of root exudates of cultivated plants and associated weeds[J]. *Biology and Fertile of Soils*, 2001, 34: 20–23.
- [41] McKenzie B M, Thorsen M K, Hopkins D W, et al. Resilience of microorganisms and aggregation of a sandy calcareous soil to amendment with organic and synthetic fertilizer[J]. *Soil Use and Management*, 2010, 26 (2): 149–157.
- [42] Bavaresco L, Colla R, Fogher C. Different responses to root infection with endophytic microorganisms of *Vitis vinifera* L. cv. Pinot blanc grown on calcareous soil[J]. *Journal of plant nutrition*, 2000, 23 (8): 1107–1116.
- [43] Saeki Y, Yamakawa T, Ikeda M, et al. Effects of root exudates of Rj2Rj3-and Rj4-genotype soybeans on growth and chemotaxis of bradyrhizobium japonicum [J]. *Soil Science Plant Nutrition*, 1996, 42 (2): 413–417.
- [44] 王树起, 韩晓增, 乔云发, 等. 缺磷条件下低分子量有机酸对大豆氮积累和结瘤固氮的影响[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(5): 1079–1084.
- [45] 张淑香, 高子勤. 连作障碍与根际微生态研究Ⅱ, 根系分泌物与酚酸物质应用[J]. *应用生态学报*, 2000, 11 (1): 152–156.

Influence of root-secreted organic acid on plant and soil carbon sequestration in karst ecosystem

ZHAO Kuan¹, WU Yan-you²

(1. Key Laboratory of Modern Agricultural Equipment and Technology, Ministry of Education, Institute of Agricultural Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013, China;

2. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang, Guizhou 550002, China)

Abstract: Root-secreted organic acid is an important dynamic source of soil organic acid, the carbon from photosynthetic fixation is the most active form in the soil carbon flow. Root-secreted organic acid is a kind of plant and soil carbon sequestration with regulating action. On one hand, plant roots increases the content of root-secreted organic acid which affected the production and flux of carbon sequestration under karst soil environment, directly regulating carbon sequestration of plant and soil. On the other hand, root-secreted organic acid has a profound impact on soil nutrient availability and nutrient cycle, and microbial activity by affecting a series of dynamic chemical and biological processes in the soil, which directly impacts on soil carbon sequestration, thereby, indirectly affecting carbon sequestration of the plants. Therefore, root-secreted organic acid plays an important role on carbon sequestration in karst ecosystem.

Key words: karst; soil; plant; microorganism; trace element; root-secreted organic acid; carbon sequestration