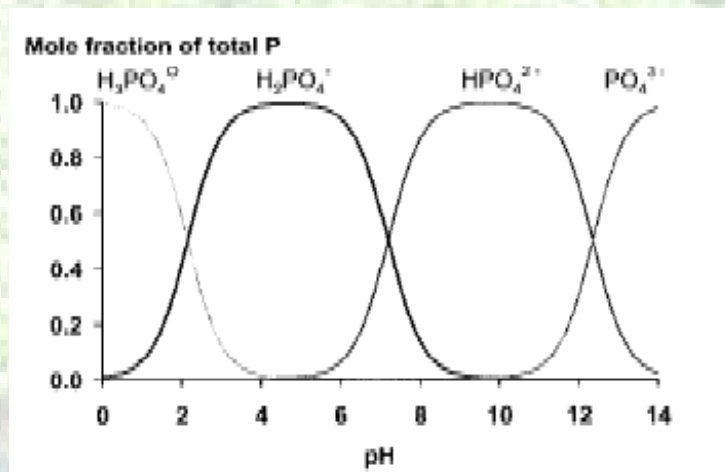




شرکت دخانیات ایران
مجتمع دخانیات استان آذربایجانغربی
ایستگاه تحقیقات توتون ارومیه

تأثیر تغییرات شیمیایی ناشی از ریشه بر قابلیت دسترسی فسفر در ریزوسفر



تالیف: Philippe Hinsinger

ترجمه: رحمت اله رنجبر

بهمن ۱۳۸۶

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

به نام خدا

عناصر غذایی پرمصرف از قبیل ازت، فسفر، پتاسیم، کلسیم، منیزیم و گوگرد به مقدار زیاد مورد نیاز گیاه هستند. غلظت مناسب یون فسفات در محلول خاک برای رشد بهینه گیاهان پرتوقع از قبیل گونه های زراعی لوبیا، کتان، نخود، سیب زمینی، پیاز، اسفناج و گوجه فرنگی در حدود چندین تا دهها میکرومول یون فسفات در لیتر عصاره اشباع است. تحرک و قابلیت دسترسی فسفر خاک در مقایسه با سایر عناصر غذایی اصلی کمتر است. بنابراین، کمبود فسفر در خاکهای نواحی مدیترانه ای تحت عنوان خاکهای آهکی و قلیایی و خاکهای اسیدی اغلب به عنوان یک عامل اصلی و حتی گاهی اولین عامل محدودکننده رشد گیاه محسوب میشود. بخش اعظم فسفر روی ذرات خاک شدیداً "جذب و تنها بخش کمتری از آن به صورت یونهای فسفات در محلول خاک باقی می ماند. در خاکهای آهکی نظیر خاکهای خوزستان فسفر کل خاک گاهی بیش از یک درصد بوده در حالی که فسفر قابل استفاده آنها برای گیاه از چند میلی گرم در کیلوگرم خاک تجاوز نمی نماید. علیرغم تحقیقات زیادی که فسفر در قرن بیستم به خود اختصاص داده است هنوز به علت عدم وجود روشهای مناسب جهت مطالعه گونه های مختلف شیمیایی فسفر در محلول خاک و رفتار بیوژئوشیمیایی فسفر در خاک، قابلیت تحرک فسفر معدنی در اغلب خاکها کمتر درک شده است. با این حال توسعه روشهای جدید حاصل از زیست شناسی مولکولی و ژئوشیمیایی خاک، به معلوم ساختن اثرات متقابل بین گیاه و خاک کمک خواهد کرد. در این مقاله، فرایندهای اصلی شیمیایی ناشی از ریشه و بعضی از تغییرات فسفر (از لحاظ تحرک و قابلیت دسترسی) در ریزوسفر مورد بحث واقع شده است.

مقاله حاضر به عنوان یک رفرنس معتبر علمی عصاره کلیه تحقیقاتی است که تا سال ۲۰۰۱ میلادی در زمینه تحرک شیمیایی فسفر خاک و تاثیر ریشه بر افزایش قابلیت دسترسی فسفر صورت گرفته است. امید است مقاله حاضر به عنوان یک منبع علمی تخصصی در کارهای تحقیقاتی شرکت مورد استفاده قرار گیرد. لازم میدانم از جناب آقای مهندس فجری معاونت محترم کشاورزی مجتمع دخانیات استان به خاطر ترغیب کارشناسان در نشر آثار علمی و آقای مهندس موید زاده به خاطر پیگیری نشر ترجمه مقاله نهایت قدردانی را بنمایم و اجر ایشان را به خدای منان می سپارم.

رحمت اله رنجبر

(کارشناس خاک و آب ایستگاه تحقیقات توتون ارومیه)

صفحه	فهرست مطالب
۱	خلاصه
۲	۱- مقدمه
۳	۲- عوامل خاکی و فرآیندهای موثر در قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک
۳	۲- گونه های شیمیایی فسفر در خاک
۵	۲-۱- رسوب و حالیت کانیهای حاوی فسفر
۸	۲-۲- جذب و دفع یونهای فسفات بر سطوح کانیهای فسفر خاک
۱۳	۳- تاثیر تخلیه و تجمع فسفر در ریزوسفر بر قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک
۱۳	۳-۱- اساس فیزیوشیمیایی تخلیه و تجمع فسفر توسط ریشه
۱۳	۳-۲- اساس فیزیولوژیکی تخلیه فسفر در ریزوسفر
۱۴	۳-۳- تاثیر ریشه بر فرآیند تخلیه - تجمع فرمهای مختلف فسفر خاک
۱۷	۴- تاثیر تغییر pH ریزوسفر بر قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک
۱۷	۴-۱- جنبه های فیزیولوژیکی تغییرات pH ناشی از ریشه در ریزوسفر
۲۰	۴-۲- تاثیر ریشه بر اسیدیته ریزوسفر
۲۵	۴-۳- تاثیر ریشه بر اسیدیته ریزوسفر در موارد خاص خاکهای غرقاب
۲۵	۴-۴- تاثیر ریشه بر اسیدی-قلیایی شدن ریزوسفر در خاکهای اسیدی
۲۷	۵- تاثیر ترشح اسیدها و آنیونهای آلی از ریشه بر قابلیت دسترسی فسفر
۲۷	۵-۱- جنبه های فیزیولوژیکی ترشح اسیدها- آنیونهای آلی از ریشه
۳۲	۵-۲- اهمیت اکولوژیکی ترشح اسیدها/ آنیونهای آلی در ریزوسفر
۳۵	۵-۳- موارد دیگر ترشحات ریشه
۳۷	۶- نتایج
۳۸	۷- منابع مورد استفاده

صفحه	فهرست اشکال
۳	شکل ۱- توزیع گونه های مختلف شیمیایی فسفر در pH مختلف محلول خاک
۶	شکل ۲- منحنی حلالیت انواع کانی های حاوی فسفر
۹	شکل ۳- رابطه بین pH و غلظت یون های فسفات در محلول دو نوع خاک
۱۰	شکل ۴- مقدار جذب آنیونهای فسفات و کربوکسیلیک بر سطح اکسید آهن
۲۰	شکل ۵- مقدار جذب فسفر توسط سویا در مقادیر مختلف pH ریزوسفر و با دو نوع ...
۲۲	شکل ۶- پروفیل و فسفر قابل عصاره گیری با HCl در ریزوسفر تلخه در خاک Lovisol و ...
۲۳	شکل ۷- مقدار حلالیت سنگ فسفات کارولینای شمالی در مقادیر مختلف pH خاک
۳۱	شکل ۸- تاثیر غلظت فسفر محلول خاک بر: (a) میزان ریشه پروتئید باقلای سفید ...
۳۴	شکل ۹- تاثیر مقدار سیترات جذب شده روی ذرات خاک بر: (a) غلظت فسفر محلول ...

صفحه	فهرست جداول
۱۲	جدول ۱- میزان فسفر و آهن و آلومینیم محلول در تیمارهای مختلف کربوکسیلات ها
۱۶	جدول ۲- تغییرات غلظت فسفر قابل حل در آب، فسفر ایزوتوپیکی قابل تبادل و ...
۲۴	جدول ۳- تاثیر ظرفیت بافری خاک بر تغییر pH ریزوسفر در دوره رشد لوبیا

خلاصه

غلظت فسفر معدنی در محلول اغلب خاکها نسبتاً پایین است درحالی که بخش عمده فسفر خاک با نیروهای ضعیف و قوی بر سطوح کانی های مختلف خاک جذب و نگهداری میشود. در واقع، یونهای فسفات روی مکانهای مثبت بار کانیهای مانند اکسیدهای آهن و آلومینیم جذب میشوند. همچنین یونهای فسفات با یونهایی از قبیل کلسیم، آهن و آلومینیم ترکیب شده و کانی های مختلفی را تشکیل میدهند. غلظت فسفر در محلول خاک با تعادل موجود در فرآیند جذب- دفع یونهای فسفات روی ذرات خاک و فرایند رسوب - حلالت ترکیبات فسفر کنترل میشود و این فرایندها تحرک شیمیایی و قابلیت دسترسی فسفر را در محلول خاک تعیین میکنند. عوامل اصلی به غیر از غلظت یون فسفات، که روند این تعادلها و نیز نسبت گونه های مختلف شیمیایی (Speciation) فسفر را در محلول خاک را تعیین میکنند عبارتند از:

(۱) - pH

۲- غلظت آنیونهای رقیب با یون فسفات در محلول خاک جهت تشکیل واکنشهای تبادل لیگاندی

۳- غلظت فلزاتی مانند کلسیم، آهن و آلومینیم که با یون فسفات رسوب تشکیل میدهند.

شرایط شیمیایی ریزوسفر با توده خاک به طور قابل ملاحظه فرق میکند که این شرایط برآیندی از فرآیندها است که از فعالیت ریشه و نیز فعالیت میکروفلور ریزوسفر ناشی میشود. هدف این مقاله ارائه دیدگاهی از این فرآیندهای شیمیایی است که مستقیماً از فعالیت ریشه های گیاه ناشی شده و غلظت فسفر را در محلول خاک و نتیجتاً قابلیت دسترسی آن را تحت تاثیر قرار میدهند. در این راستا، فعالیتهای جذبی ریشه گیاه در درجه اول اهمیت قرار دارند. دومین گروه از فعالیت های ریشه در رابطه با افزایش قابلیت دسترسی فسفر، ایجاد فرآیندهایی است که pH خاک را تحت تاثیر قرار میدهند. pH خاک با آزاد شدن یون هیدروژن و یون بیکربنات از ریشه (تعادل آنیون - کاتیون) و نیز با تغییر فشار نسبی گازها (اکسیژن و کربن دی اکسید) در ریزوسفر تغییر می یابد. سومین گروه از فعالیت های ریشه در این راستا، ایجاد ترشحاتی از قبیل لیگاندهای آلی است که غلظت فسفر را در محلول خاک تحت تاثیر قرار میدهند. این فرآیندها و نقش نسبی آنها در افزایش قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک در ریزوسفر عمدتاً به نوع گیاه، وضعیت تغذیه گیاه و شرایط خاک بستگی دارد که در این مقاله به این موضوع پرداخته میشود و تاثیر احتمالی این فرآیندها در راستای درک و مدیریت تغذیه فسفری گیاه به طور مختصر بررسی خواهد شد.

۱- مقدمه

تحرک و قابلیت دسترسی فسفر خاک در مقایسه با سایر عناصر غذایی اصلی کمتر است. بنابراین، کمبود فسفر اغلب به عنوان یک عامل اصلی و حتی گاهی اولین عامل محدودکننده رشد گیاه محسوب میشود. برآوردها نشان میدهد که میزان فسفر قابل دسترس در ۵/۷ بیلیون هکتار از خاکهای جهان جهت کسب عملکرد رضایت بخش محصول بسیار پایین است (Gaume, ۲۰۰۰، به نقل از Batjes, ۱۹۹۷). تحرک پایین فسفر در خاک به واکنش پذیری زیاد یونهای فسفات با ذرات متعدد خاک مربوط است که موجب می شود بخش اعظم فسفر روی ذرات خاک شدیداً "جذب و تنها بخش کمتری از آن به صورت یونهای فسفات در محلول خاک باقی بماند. با این حال در خاکهایی که مقدار زیادی کود فسفوری مصرف میشود، غلظت یونهای فسفات در محلول خاک می تواند به مقدار بیشتری افزایش یابد. در واقع، غلظت یون فسفات در محلول اغلب خاکها در مقادیر ۰/۱ تا ۱۰ میکرو مول در لیتر است (Ozanne, ۱۹۸۰; Mengel و Kirkby, ۱۹۸۷; Raghothama, ۱۹۹۹; Frossard و همکاران, ۲۰۰۰). در حالی که غلظت مناسب یون فسفات در محلول خاک (External P Requirement) برای رشد بهینه گیاهان پرتوقع از قبیل گونه های زراعی لوبیا، کتان، نخود، سیب زمینی، پیاز، اسفناج و گوجه فرنگی در حدود چندین تا دهها میکرومول یون فسفات در لیتر است (Asher و Loneragan, ۱۹۶۷; Fohse و همکاران, ۱۹۹۸). غلظت پایین یون فسفات مشکلی خاص و معمول در محلول خاکهای بسیار هوادیده نواحی نیمه گرمسیری و گرمسیری است (Ae و همکاران, ۱۹۹۰; Batjes, ۱۹۹۷). همچنین این مشکل در خاکهای نواحی مدیترانه ای تحت عنوان خاکهای آهکی و قلیایی وجود دارد (Matar و همکاران, ۱۹۹۲). غلظت پایین یون فسفات در محلول خاک عمدتاً به مینرالوژی ویژه ذرات خاک و به ژئوشیمیایی محیط این نوع خاکها مربوط است که شرایط را برای نگهداری شدید یونهای فسفات در فاز جامد خاک مهیا کرده و در نتیجه میزان یون فسفات را در محلول این خاکها کاهش میدهد.

علیرغم تحقیقات زیادی که فسفر در قرن بیستم به خود اختصاص داده است هنوز به علت عدم وجود روشهای مناسب جهت مطالعه گونه های مختلف شیمیایی فسفر در محلول خاک (Speciation) و رفتار بیوژئوشیمیایی فسفر در خاک، قابلیت تحرک فسفر معدنی در اغلب خاکها کمتر درک شده است و به سختی قابل پیش بینی است. این موضوع با لحاظ نمودن قابلیت دسترسی فسفر و خیم تر هم میشود چون در این صورت لازم است بسیاری از اثرات متقابل موجود در ریزوسفر در نظر گرفته شود. هرچند داده های بحث انگیز فراوانی در این مورد انباشته است.

در این مقاله، فرایندهای اصلی شیمیایی ناشی از ریشه و بعضی از تغییرات فسفر (از لحاظ تحرک و قابلیت دسترسی) در ریزوسفر مورد بحث واقع شده است که این فرآیندها و تغییرات ریشه عبارتند از:

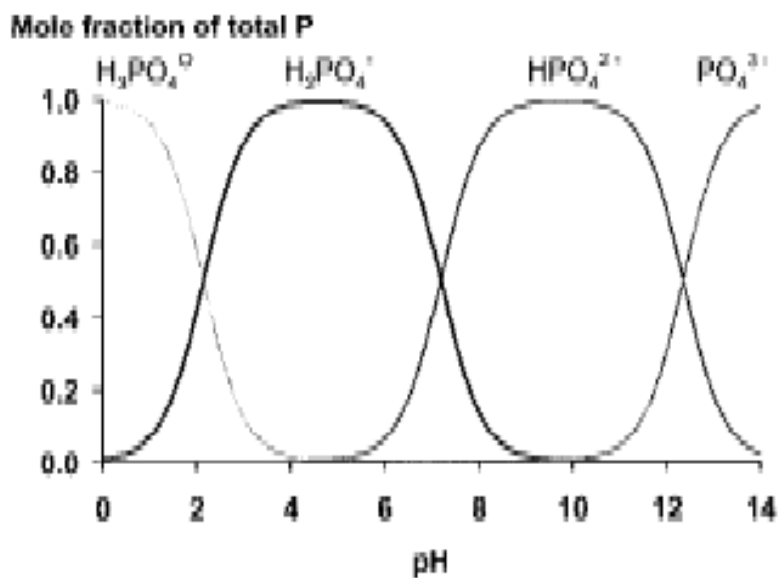
- فرآیند تجمع و تخلیه یونهای فسفات
- اسیدی و قلیایی نمودن ریزوسفر
- ترشح اسیدهای آلی و آنیونها توسط ریشه گیاه.

پس از اینکه عوامل اصلی و فرایندهای موثر در تحرک یونهای فسفات در خاک به طور خلاصه بیان گردید، این عوامل به تفصیل مورد بحث قرار خواهند گرفت.

۲- عوامل خاکی و فرآیندهای موثر در قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک

۲-۱- گونه های شیمیایی فسفر در خاک

نوع گونه شیمیایی فسفر و توزیع نسبی آن در محلول خاک عمدتاً به pH محلول خاک بستگی دارد. در واقع یونهای فسفات از تفکیک شیمیایی ارتوفسفریک اسید حاصل میشوند که هر کدام با ثابت تفکیک اسیدی (pk) خاصی مشخص میشوند (شکل ۱).



شکل ۱- توزیع گونه های مختلف شیمیایی فسفر در pH مختلف محلول خاک

(محور عمودی نمودار بر حسب جزء مولی گونه شیمیایی نسبت به کل فسفر است)

یونهای ارتوفسفات اولیه ($H_2PO_4^-$) و ارتوفسفات ثانویه (HPO_4^{2-}) یونهای غالب ارتوفسفات در دامنه pH اغلب خاکها هستند و یونهای ارتوفسفات ثانویه گونه شیمیایی غالب در pH بالای ۸/۲ است (Lindsay, ۱۹۷۹). واکنشهای پروتون گیری و پروتون زایی و نتیجتاً غلظت گونه های مختلف شیمیایی فسفر با pH خاک تعیین میشود. علاوه بر این، یونهای فسفات لیگاندهای معدنی مهمی در محلول خاک هستند و گرایش شدیدی برای تشکیل جفت یونی و یا کمپلکس با کاتیونهای فلزی نظیر کلسیم و منیزیم و نیز با آهن و آلومینیم دارند (Lindsay, ۱۹۷۹). وجود و فراوانی این کاتیونها در محلول خاک عمدتاً به pH محلول خاک بستگی دارد. غلظت کاتیونهای سه ظرفیتی آهن و آلومینیم در محلول خاکهای اسیدی به دلیل حالیت زیاد اکسیدهای آهن و آلومینیم ممکن است بالا باشد در حالی که غلظت این کاتیونهای فلزی در خاکهایی با pH قلیایی یا خنثی ناچیز خواهد بود (Lindsay, ۱۹۷۹). در حالی که یونهای کلسیم و تا حدی منیزیم کاتیون غالب در محلول خاکهای قلیایی و خنثی است.

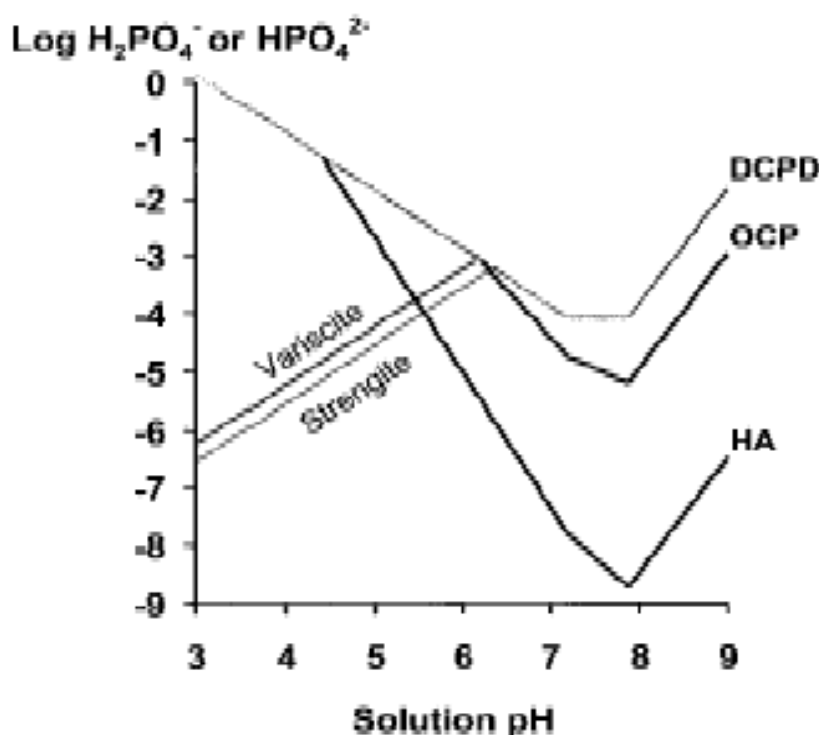
Ruiz (۱۹۹۲) یک محلول غذایی ساده (محلولی با ۲ میکرومولار نیترات آمونیم، ۳/۵ میکرومولار نیترات پتاسیم و ۰/۵ میکرومولار سولفات منیزیم) را در تعادل با هیدروکسی آپاتیت در نظر گرفته و نشان داد که میزان فسفر قابل حل از قبیل کمپلکس های فسفر- منیزیم و فسفر- کلسیم در pH ۷ و ۸/۵ به ترتیب ۹ و ۲۰ درصد است. البته نوع گونه های شیمیایی محلول فسفر (Speciation) به حضور آنیونهای آلی، بخصوص لیگاندهای آلی مانند سیترات یا اگزالات بستگی دارد که کمپلکس های پایداری را با کلسیم، آهن و آلومینیم تشکیل میدهند. بنابراین فسفر محلول در خاک علاوه بر شکل ارتوفسفات آن، ممکن است به صورت گونه های شیمیایی دارای بار منفی، مثبت و غیر باردار باشد که توزیع نسبی این گونه ها در محلول خاک عمدتاً به pH و غلظت کاتیونهای فلزی از قبیل کلسیم، آهن و آلومینیم و لیگاندهای آلی و معدنی در محلول خاک بستگی دارد. استفاده از کدهای شیمیایی گونه های مختلف فسفر در محلول خاک مانند Geochem-PC به دلیل وجود تعداد زیاد گونه های شیمیایی فسفر توصیه میشود که در آن گونه های شیمیایی مختلف فسفر در محلول خاک مشخص میشود (Parker و همکاران، ۱۹۹۵a). در محلولهای غذایی که غلظت فسفر بالاست، یون فسفات گرایش شدیدی در تشکیل رسوب با کاتیونهای کلسیم و یا آهن موجود در این محلولها دارد لذا توصیه بر این است ترکیب شیمیایی محلول غذایی با مدل های گونه بندی شیمیایی فسفر مانند Geochem-PC کنترل شود (Parker و همکاران، ۱۹۹۵b).

۱-۲- رسوب و حلالیت کانیهای حاوی فسفر

یونهای فسفات موجود در محلول خاک با کاتیونهای فلزی رسوب تشکیل داده و تعدادی کانی حاوی فسفر را تشکیل میدهند که نوع کانیهای متشکله عمدتاً" به pH خاک بستگی دارد چون توزیع نسبی کاتیونهای مختلف فلزی از قبیل کلسیم، آهن و آلومینیم در محلول خاک با pH آن تعیین میشود که این کاتیونها با یون فسفات موجود در محلول خاک رسوب یافته و کانی های مختلف را تشکیل میدهند. بنابراین یونهای فسفات موجود در محلول خاکهای قلیایی بیشتر به صورت فسفاتهای کلسیم از قبیل دی کلسیم فسفات یا اکتا کلسیم فسفات، هیدروکسی آپاتیت و آپاتیت های با حلالیت کمتر رسوب می کنند (Lindsay و همکاران، ۱۹۸۹). تحت شرایط خاک اسیدی، یونهای فسفات در محلول خاک به صورت فسفاتهای آهن و آلومینیم از قبیل استرانگیت (Strengite)، ویویانیت (Vivianite)، وریسایت (Variscite) و کانی های مختلف گروه Plumbogummite رسوب می یابند (Rosser و Norrish، ۱۹۸۳؛ Lindsay و همکاران، ۱۹۸۹). حلالیت فسفاتهای آهن و آلومینیم با افزایش pH، ارتقاء می یابد در حالی که حلالیت فسفاتهای کلسیم با افزایش pH، تنزل می یابد (شکل ۲).

شواهد زیادی مبنی بر تشکیل انواع فسفاتهای کلسیم در حضور کانی کلسیت و نیز در خاکهای خنثی و آهکی وجود دارد که یکی از آنها مشاهده مستقیم با میکروسکوپ الکترونی است (Bouvier و Arvieu، ۱۹۷۴؛ Arvieu؛ ۱۹۸۰، Rowell و Freeman؛ ۱۹۸۱، Wang و Tzou، ۱۹۹۵). بر عکس، وجود و اهمیت فسفاتهای آهن و آلومینیم در خاکهای اسیدی کمتر بررسی شده است و شواهد مستقیم در این رابطه کمتر است (Rosser و Norrish، ۱۹۸۳). Martin و همکاران (۱۹۸۸) بعضی ذرات مجزای فسفات آهن را در واکنش یونهای فسفات با اکسید آهن (Goethite) مشاهده نمودند. Robert و Rodier (۱۹۹۵) در بررسی سیستماتیک ذرات غنی از فسفر در خاکهای حاصلخیز (با سابقه کوددهی زیاد) با استفاده از میکروسکوپ الکترونی نشان دادند که بخش اعظم این ذرات از فسفر، آهن، آلومینیم و کلسیم تشکیل شده است. این آنالیز سیستماتیک بر روی تعداد زیادی از ذرات نمونه خاک انجام گردید که در آن ذرات ابتدا در میکروسکوپ الکترونی انتقالی مورد مشاهده واقع شدند و سپس ذرات توسط میکروآنالیز جفت اشعه X آنالیز شدند. این کار در صورت وجود مقدار قابل شناسایی فسفر در یک ذره قابل اجرا است. این شواهدی است که کانیهای حاوی فسفر بخش مهمی از فسفر خاک را حداقل در خاکهای حاصلخیز تشکیل میدهند. شواهد مستقیم برای وجود چنین کانیهای حاوی فسفر به ندرت گزارش شده است چون این کانیها که در شرایط موجود خاک تشکیل میشوند، احتمالاً" دارای ساختار ضعیف (فاقد ساختمان بلوری) بوده و این

کانی ها، ذرات کوچک بدون مورفولوژی خاصی می باشند. علاوه بر آن، کاتیونهای مختلف فلزی و لیگاندهای آلی و معدنی می توانند هسته سازی کانی های فسفر را در خاک جایگزین کرده و از تبلور طبیعی کانیهای حاوی فسفر خاک جلوگیری کنند (Arvieu و Bouvier, ۱۹۷۴; Arvieu, ۱۹۸۰). این کاتیونها و لیگاندها منجر به تشکیل رسوباتی میشوند که شباهت کمتری به کانی های سینیتیک فسفر دارند (کانیهای سینیتیک به صورت مصنوعی بدست می آیند). این موضوع به طور مفصل مورد بحث و مطالعه واقع شده است (Lindsay و همکاران، ۱۹۸۹).



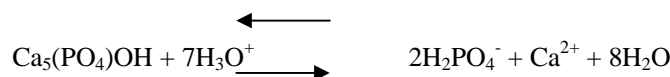
شکل ۲- منحنی حلالیت انواع کانی های حاوی فسفر

(برگرفته از ثابت ها و معادلات Lindsay, ۱۹۷۹).

کانی ها در شکل شامل دی کلسیم فسفات دهیدرات (DCPD با فرمول شیمیایی $(CaHPO_4 \cdot 2H_2O)$ ، اکتا کلسیم فسفات (OCP با فرمول شیمیایی $(Ca_4H(PO_4)_3 \cdot 2.5H_2O)$ ، هیدروکسی آپاتیت (HA با فرمول شیمیایی $(Ca_5(PO_4)_3OH)$ ، وریسیت (با فرمول شیمیایی $(AlPO_4 \cdot 2H_2O)$ و استرنگیت (با فرمول شیمیایی $(FePO_4 \cdot 2H_2O)$. فعالیت یون های ارتوفسفات بر حسب مولار (M) بیان می شود.

علاوه بر آن اخیراً " Li و Stanforth (۲۰۰۰) حین اندازه گیری بار سطحی اکسید آهن (گوتیتها) نشان دادند حتی زمانی که غلظت تعادلی فسفر در محلول پایین است و با آنکه هنوز مکانهای جذب اکسید آهن اشباع نشده است، فسفر بر سطح اکسید آهن رسوب می کند. این محققان همچنین نشان دادند با افزایش pH، رسوب سطحی فسفات آهن در سطوح پایین تثبیت فسفر شروع میشود. فرآیند جذب و رسوب کانی های فسفر هنوز یک موضوع قابل بحث میباشد.

چنانچه قبلاً" اشاره گردید، تعادل موجود بین فرآیند رسوب و حلالیت تابع مستقیمی از pH، غلظت فسفر محلول و کاتیونهای قابل ملاحظه فلزی در محلول خاک است که سرنوشت حلالیت کانی های فسفر را تعیین میکنند. به عنوان مثال حلالیت - رسوب هیدروکسی آپاتیت با فرمول زیر نشان داده میشود:



این معادله نشان میدهد عوامل و فرآیندهایی که میتوانند غلظت هر کدام از کاتیونها و یون فسفات و یون هیدرونیوم را در محلول تحت تاثیر قرار دهند، بر حلالیت کانی فسفر مانند هیدروکسی آپاتیت نیز تاثیر خواهند گذاشت. همچنین این معادله نشان میدهد هرگاه پروتونها (یون هیدرونیوم) در محلول خاک افزایش و یا یونهای فسفات و کلسیم از محلول خاک به طریقی خارج شوند، حلالیت کانی هیدروکسی آپاتیت افزایش خواهد یافت. همچنین جذب یونهای فسفات توسط اجزای دیگر خاک و نیز جذب کلسیم توسط فاز تبادل خاک (Khasawneh و Doll، ۱۹۷۸؛ Bolan و همکاران، ۱۹۹۰؛ Rajan و همکاران، ۱۹۹۶) و یا تشکیل کمپلکس کلسیم با لیگاندهای آلی مانند سیترات و اگزالات میتوانند حلالیت هیدروکسی آپاتیت را افزایش دهد. همچنین حلالیت فسفاتهای کلسیم مانند آپاتیت با انتقال یا جذب یونهای فسفات و کلسیم توسط گیاه و نیز با تامین پروتونها (Bolan و همکاران، ۱۹۹۰؛ Kirk و Nye، ۱۹۸۶؛ Hinsinger، ۱۹۹۸) و فراهم شدن لیگاندهای آلی (Jurinals و همکاران، ۱۹۸۶) افزایش می یابد. این مورد با جزئیات بیشتری در زیر مورد بحث واقع شده است.

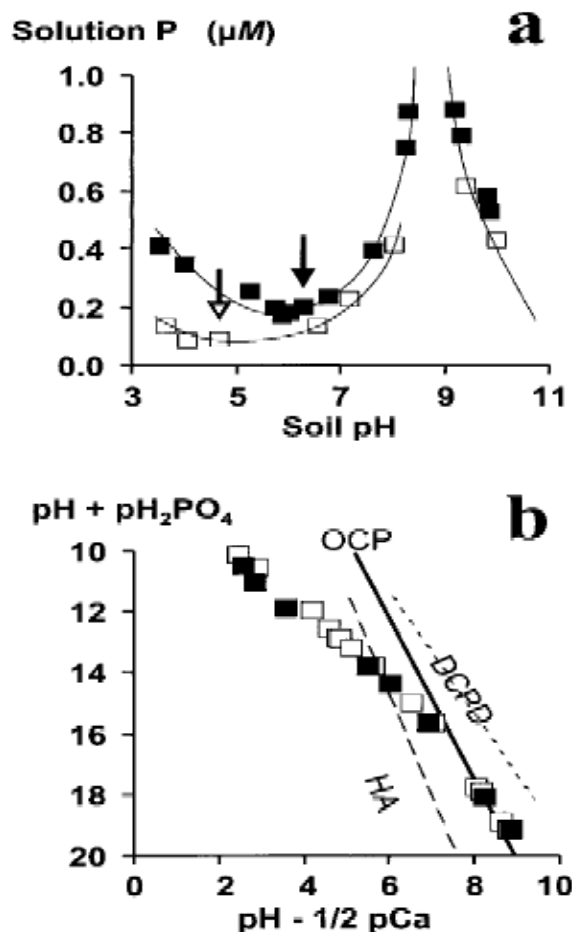
با این حال، تاثیر عوامل نامبرده بر تحرک فسفر خاک بر اساس تعادل رسوب و حلالیت به سختی قابل پیش بینی است. در شکل (۳) تاثیر pH بر حلالیت فسفر نشان داده شده است که از کار قدیمی Murrmann و Peech (۱۹۶۹) گرفته شده است. این محققان وقتی داده های آزمایشگاهی را در یک دیاگرام حلالیت برای انواع فسفات های کلسیم فیت کردند، نشان دادند که با تغییر مقدار معین pH،

حلالیت فسفر در هر دو خاک افزایش می یابد (شکل ۳a). علاوه بر این آنها دیاگرام حلالیت را برای انواع فسفات های کلسیم تعیین کردند این محققان موقع تطابق داده ها در یک دیاگرام حلالیت برای انواع فسفاتهای کلسیم نشان دادند که فقط نقاط مطابق با pH بالا با یک تعادل رسوب- تجزیه مطابقت می کنند (شکل ۳b). این نشان میدهد که در pH های قلیایی، غلظت یونهای فسفات در محلول خاک در تعادل با اکتا کلسیم فسفات OCP تعیین میشود. فرآیندهای دیگر یا واکنشهای غیر تعادلی بر رابطه بین pH و تحرک فسفر خاک وارد میشوند. واکنشهای جذب- دفع شاید قسمتی از این فرآیندها باشد که در بخش بعدی نشان داده شده است.

۱-۲- جذب و دفع یونهای فسفات بر سطوح کانیهای فسفر خاک (اکسیدها، کانیهای رسی، کربناتها و ماده آلی)

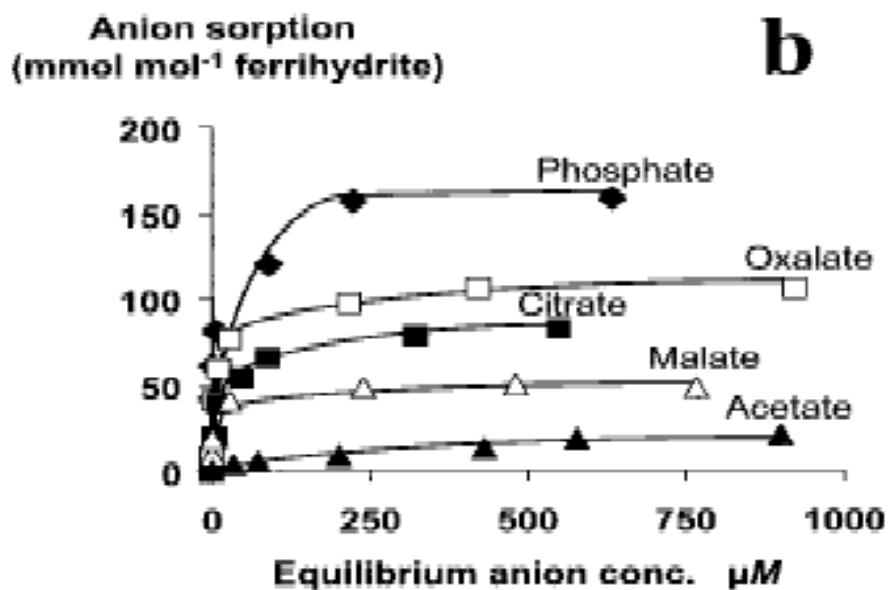
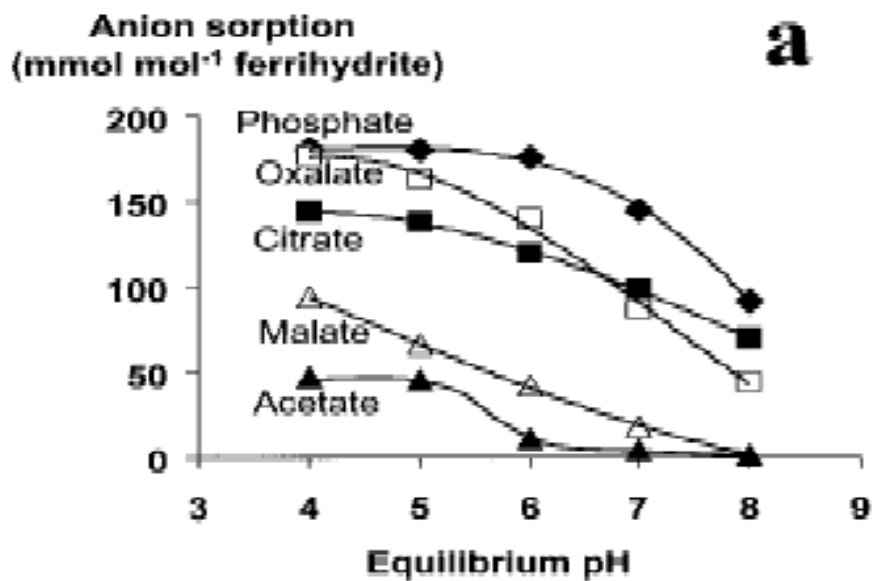
غلظت یونهای فسفات در محلول خاک به این سادگی با تعادل رسوب- تجزیه کنترل نمیشود. علاوه بر این، فرآیند جذب و دفع یونهای فسفات بر سطح انواع اجزای خاک عامل اصلی کنترل غلظت یونهای فسفات در محلول خاک است. با این وجود، اکثر گونه های شیمیایی موجود فسفر در محلول خاک دارای بار منفی است (یونهای یک یا دو ظرفیتی ارتوفسفات، شکل ۱) و جاذب های اصلی فسفر اجزایی از خاک هستند که حاوی بارهای مثبت می باشند. این اجزاء شامل ترکیبات متنوع دارای بارهای متغیر هستند که دارای گروههای عامل هیدروکسیل (اکسیدهای آهن و آلومینیم)، کربوکسیل (ماده آلی) و یا سیلانول (رسها) هستند. به دلیل نقطه بار صفر نسبتاً بالای آنها (معمولاً بین pH ۷ و ۱۰)، اکسیدهای فلزی (این کلمه که در مقاله حاضر برای معرفی اکسیدها، اکسی هیدروکسیدها و هیدروکسیدها که توسط Schwertmann و Taylor، ۱۹۸۹ پیشنهاد شده است، به کار میرود) در بالاتر از نقطه بار صفر دارای مثبت بار میشوند. علاوه بر این، آنها بیشتر به صورت کریستالهای کوچک و کانی هایی با نظم و آرایش قوی یا ضعیف بوده که سطح ویژه قابل ملاحظه ای دارند، و در نتیجه به عنوان جاذب، واکنش پذیری بیشتری دارند (Parfitt، ۱۹۷۸؛ Taylor و Schwertmann، ۱۹۸۹؛ Norrish و Rosser، ۱۹۸۳). بنابراین اکسیدهای فلزی، نه تنها در Ferralsol های مناطق گرمسیری، بلکه در خاکهایی مانند خاکهای آهکی نقش اصلی را در جذب یونهای فسفات بازی میکنند (Matar و همکاران، ۱۹۹۲؛ Samadi و Gilkes، ۱۹۹۸؛ Rahmatullah و Torrent، ۲۰۰۰). با کاهش pH، ظرفیت کانی های دارای بار متغیر در جذب آنیونهایی مانند یون فسفات افزایش خواهد یافت چون در pH پایین، بار مثبت چنین کانی هایی در نتیجه پروتونه

شدن افزایش می یابد (Parfitt, ۱۹۷۸; Barrow, ۱۹۸۴; Quang و همکاران, ۱۹۹۶; Strauss و همکاران, ۱۹۹۷). بنابراین تنها با در نظر گرفتن فرآیندهای جذب یونهای فسفات بر روی اکسیدهای آهن و آلومینیم، کاهش pH بایستی منجر به نگهداری قوی و نتیجتاً منجر به کاهش تحرک فسفر معدنی خاک بشود (شکل ۴).



شکل ۳- رابطه بین pH و غلظت یونهای فسفات در محلول دو نوع خاک.

در هر کدام از خاکها pH با استفاده از HCl یا $\text{Ca}(\text{OH})_2$ در یک محدوده تعدیل شده است (با توافق Peech و Murrmann, ۱۹۶۹، و با کسب اجازه از انجمن علوم خاک آمریکا). علائم پیکان در نمودار (a) مقادیر اولیه pH را در دو خاک مورد مطالعه نشان می‌دهد. خطوط پر و خط چین در دیاگرام حلالیت در نمودار (b) نشانگر تعادل بین فرآیند رسوب و حل شدن انواع فسفات‌های کلسیم است که شامل هیدروکسی آپاتیت (HA با فرمول شیمیایی $(\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH})$ ، دی کلسیم فسفات دهیدرات (DCPD با فرمول شیمیایی $(\text{Ca}_2\text{H}(\text{PO}_4)_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O})$ ، اکتا کلسیم فسفات (OCP با فرمول شیمیایی $(\text{Ca}_8(\text{PO}_4)_6 \cdot 2\text{H}_2\text{O})$ ، $(\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH})$).



شکل ۴- مقدار جذب آنیونهای فسفات و کربوکسیلیک بر سطح اکسید آهن سینیتیک (فری هیدرات) در مقادیر مختلف pH تعادلی (a) و غلظت تعادلی آنیون (b):

(با توافق Jones و Brassington، ۱۹۹۸، با کسب اجازه از Blackwell Science).

جایگزینی فسفر از سطح ذرات خاک بیشتر با یک واکنش تبادل لیگاندی صورت می گیرد. با این وجود، تعدادی از تحقیقات ثابت کرده اند که سطوح اکسید فلزی و جاذب های دیگر خاک مانند کانیه های رسی، یونهای فسفات را در مقایسه با بسیاری از لیگاندهای معدنی رقابتی (مانند سولفات یا بی کربنات) یا لیگاندهای آلی (مانند کربوکسیلات) با نیروی جاذبه قویتری جذب می کنند. Nagarajah و همکاران (۱۹۶۸) نشان دادند که تمایل سطوح کائولینایت در جذب آنیونها به ترتیب زیر کاهش می یابد:

افزایش جذب
→
فسفات- سیترات - بی کربنات

این محققان نشان دادند که لیگاندهای بعدی یون فسفات را در بعضی موارد دفع میکنند. Kafkafi و همکاران (۱۹۸۸) در بررسی تاثیر چنین لیگاندهایی در مقادیر میلی مولار نشان دادند که یون بی کربنات حتی میتواند یون فسفات را به میزان سیترات از مونت موریلونایت دفع کند در حالی که تاثیر آن در مقایسه با یون سیترات برای دفع یون فسفات از سطح کانی کائولینایت کمتر است. غلظت یون بی کربنات در خاکهای قلیایی میتواند به طور طبیعی در نتیجه تجزیه قابل ملاحظه اسید کربنیک در چنین مقادیر pH (pk اسید کربنیک برابر ۶/۳۲ است) تا مقدار میلی مولار افزایش یابد. غلظت یون بی کربنات در خاکهای آهکی در مقادیر ۱ تا ۱۰ میلی مول در لیتر گزارش شده است (Suarez, ۱۹۷۷; Durand, ۱۹۸۰; Bloom و Inskeep, ۱۹۸۶). مقدار غلظت یون بی کربنات با افزایش غلظت CO₂ در خاک افزایش می یابد که CO₂ اغلب از تنفس ریشه ای و میکروبی در خاک ناشی میشود. به عنوان نمونه، Durand (۱۹۸۰) نشان داد که غلظت یون بی کربنات در محلول خاک افق سطحی خاک راندزین، از ۱ تا ۲ میلی مول در لیتر در خاک لخت تا ۶ میلی مول در لیتر در خاک تحت پوشش گیاهی گراس افزایش می یابد. البته افزایش تدریجی CO₂ و غلظت یون بی کربنات به خصوصیات فیزیکی خاک از قبیل درجه اشباع آب در خاک و یا تراکم خاک بستگی دارد که در صورت افزایش آنها، تهویه ضعیف و نفوذپذیری برای گازهای خاک کاهش می یابد (Asady و Smucker, ۱۹۸۹; Marschner, ۱۹۹۵). علاوه بر این، غلظت یون بی کربنات در ریزوسفر در مقایسه با توده خاک بالاتر می باشد که آن به واسطه غلظت بالای CO₂ ناشی از تنفس ریشه ای و میکروبی در ریزوسفر است (Gollany و همکاران, ۱۹۹۳). از این لحاظ، استفاده از یونهای بی کربنات در عصاره گیری فسفر خاک در روشهای اندازه گیری فسفر خاک (روش اولسن و مشتقات آن) بخصوص در خاکهای آهکی معقول است که این روشها اولین بار برای خاکهای قلیایی توسعه یافت. Jones و Brassington (۱۹۹۸) در بررسی لیگاندهای آلی نشان دادند که هر چند اگزالات و سیترات بین

کربوکسیلات های معمول جذب قویتر و در نتیجه تمایل زیادی در جذب روی سطح ذرات اکسید آهن سینیتیک (فری هیدرات Ferrihydrite) نشان میدهند با این حال، یونهای فسفات همواره با انرژی زیادتر از آنها جذب میشوند (شکل ۴). بنابراین، برای دفع یونهای فسفات از فاز جذبی خاک لازم است غلظت چنین لیگاندهای رقابتی تا حد قابل ملاحظه در سیستم بالا باشد. Staunton و Leptince (۱۹۹۶) نشان دادند که غلظت بیش از مقادیر میلی مولار آنیونهای آلی (سیترات، اگزالات، فومارات و استات) در سیستم، منجر به افزایش حدود ۲/۵ برابر میزان فسفر محلول به فسفر جذب شده گردید. Kirk (۱۹۹۹) این مقدار را برای سیترات با غلظت ۰/۱ تا ۲ میلی مولار روی خاک دیگر گزارش داد که اثر سیترات در دفع یونهای فسفات از فاز جامد خاک بیشتر است. با این حال طبق تحقیقات دیگر، اثر سیترات و دیگر ترکیبات شبیهه این ترکیب و آنیون آلی بر تحرک فسفر معدنی خاک علاوه بر دفع یونهای فسفات از فاز جذبی خاک، شامل چندین مکانیسم است که یکی از آنها تبادل لیگاندی است (کمپلکس شدن کاتیونهای فلزی که در بالا شرح داده شده است و نیز مطالعه Earl و همکاران ۱۹۷۹ را مطالعه کنید).

جدول ۱- میزان فسفر و آهن و آلومینیم محلول در تیمارهای مختلف کربوکسیلات ها

آهن + آلومینیم	میزان فسفر	آنیون آلی	رده خاک
۹۴۲۰	۱۹۸	سیترات	Ferralsol
۱۳۱۴	۲۸	اگزالات	
۲۸۱۰	۲۵	مالات	
۷۲	۷	اگزالواستات	
۲۳۴۱	۸۶	سیترات	Luvisol
۱۲۳۴	۷۰	اگزالات	
۸۱۲	۳۶	مالات	
۹۷۲	۳۲	اگزالواستات	

کربوکسیلاتهای مورد مصرف ۸۰ میکرو مول کربوکسیلات در هر گرم خاک می باشد. داده ها بر حسب میکرومولار در محلول

خاک بیان شده است. (با توافق Gerke و همکاران، ۲۰۰۰a، با کسب اجازه از Wiley-VCH Verlag و دکتر J. Gerke)

اخیراً Gerke و همکاران (۲۰۰۰a) نشان دادند که غلظت کاتیونهای فلزی (یونهای آهن و آلومینیوم) و یونهای فسفات در محلول خاک توسط تیمار سیترات و احتمالاً "اگزالات و یا مالات در مقایسه با اگزالواتات افزایش یافت (جدول ۱).

۳- تاثیر تخلیه و تجمع فسفر در ریزوسفر بر قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک

۳-۱- اساس فیزیکیوشیمیایی تخلیه و تجمع فسفر توسط ریشه: پخشیدگی مکانیسم انتقال در ریزوسفر

تغییرات غلظت یونی در محلول خاک اطراف ریشه‌های جاذب یا تارهای کشنده از تفاوت بین تقاضای گیاه و تامین یون از محلول توده خاک ایجاد میشود (Jungk, ۱۹۹۶; Hinsinger, ۱۹۹۸). فقط حدود ۵ درصد یونهای فسفات مورد نیاز گیاه با جریان توده ای انتقال می‌یابد که این مقدار در مزرعه ذرت (Barber, ۱۹۹۵) و آزمایش گلدانی برآورد شده است (Hamon, ۱۹۹۵; Mc Laughlin و همکاران, ۱۹۹۸). بنابراین باید انتظار داشت غلظت یونهای فسفات در ریزوسفر در بیشتر موارد شدیداً کاهش یافته و شیب غلظت یون فسفات بوجود می‌آید که نیروی لازم را برای پخشیدگی یونهای فسفات از محلول توده خاک به سمت ریشه فراهم میکند.

بیشتر مدل‌های جذب عناصر غذایی مانند فسفر توسط گیاهان بر اساس دو فرآیند انتقال، یعنی جریان توده ای و پخشیدگی در ریزوسفر میباشد (Darrah, ۱۹۹۳; Rengel, ۱۹۹۳; Jaillard و همکاران, ۲۰۰۰). فرآیند پخشیدگی نقش اصلی را در انتقال فسفر در محلول خاک دارد (Barber, ۱۹۹۵). این مدلها توانایی پیش بینی مقدار فسفر جذب شده را، بخصوص اغلب در خاکهای غنی از فسفر دارند (Schenk و Barber, ۱۹۷۹). با این حال تفاوت بین مقدار جذب واقعی و مقدار جذب محاسبه ای (Darrah, ۱۹۹۳)، بخصوص بیشتر در خاکهای فقیر از فسفر زیاد است (Jungk و Claassen, ۱۹۹۷; Claassen و Romer, ارتباط شخصی). یکی از محدودیتهای اصلی اغلب مدلها این است که در آنها اثرات متقابل شیمیایی ریزوسفر در نظر گرفته نشده است. اثرات متقابل از تغییرات غلظت یون فسفات در محلول خاک و ظرفیت بافری فسفر خاک ناشی می شوند (Darrah, ۱۹۹۳).

۲-۳- اساس فیزیولوژیکی تخلیه فسفر در ریزوسفر

توانایی و کارایی ریشه های گیاه در رقابت با فازهای جامد جهت تغییر غلظت یونهای فسفات ریزوسفر احتمالاً در درجه اول اهمیت قرار میگیرد که خاک عامل نگهداری قوی یونهای فسفات است (Parfitt, ۱۹۷۹; Gilkes و Hinsinger, ۱۹۹۶). گیاهانی که توانایی زیادی در جذب فسفر از غلظت‌های بسیار پایین فسفر محلول خاک دارند، در کسب فسفر کافی به بقیه گیاهان برتری دارند. بدین طریق این گیاهان با جذب فسفر از ریزوسفر و ایجاد شیب غلظت زیاد و سرانجام نیروی محرکه زیاد موجب می شوند فسفر کافی از محلول توده خاک به سمت محلول خاک ریزوسفر انتقال یابد. Asher و Loneragan (۱۹۶۷) نشان دادند که گونه های گیاهی تفاوت زیادی در رابطه با نیاز فسفری از خود نشان میدهند. حداقل غلظت فسفر در محلول خاک جهت نیل به حداکثر رشد برای گیاهان مختلف فرق می کند آن از ۱ تا ۵ میلی مولار برای گراس‌ها و ۵ تا ۶۰ میلی مولار برای گونه‌هایی با کمترین راندمان جذب فسفر مانند گوجه فرنگی، سیب زمینی، نخود و کتان تغییر می کند. Breeze و همکاران (۱۹۸۴) با یک روش متفاوت نشان دادند که گونه‌هایی مانند چچم چمنی چند ساله در غلظت پایین فسفر محلول خاک (تا حدود ۰/۱ میلی مولار) توانایی کسب کافی فسفر را دارد که آنها را در رقابت با سایر گیاهان جهت کسب فسفر کافی حتی در خاکهای فقیر از فسفر توانمندتر می سازد. به عبارت دیگر، قابلیت دسترسی فسفر خاک احتمالاً برای این گیاهان خیلی بیشتر است.

۲-۳- تخلیه و تجمع اجزای فسفر خاک توسط ریشه

به دلیل غلظت پایین یون فسفات در محلول خاک و سهم محدود جریان توده ای در انتقال فسفر در خاک، در بیشتر موارد می توان تخلیه فسفر را در ریزوسفر انتظار داشت. تحقیقات زیادی این گفته را تایید میکنند که توسط Jungk (۱۹۹۶) و Hinsinger (۱۹۹۸) شرح داده شده است. اتورادیوگرافی فسفر نشاندار اولین مدرک مستقیم تخلیه فسفر در مجاورت ریشه های گندم است (Lewis و Quirk, ۱۹۶۷). محققان دیگر نیز با به کار بردن تکنیک مشابه، تخلیه فسفر را در ریزوسفر گونه های مختلف گیاهی به اثبات رسانده اند (Bhat, e.g. و Nye, ۱۹۷۳; Owusu-Bennoah و Wild, ۱۹۷۹; Hendriks و همکاران, ۱۹۸۱; Kraus و همکاران, ۱۹۸۷; Jungk, ۱۹۹۶). همچنین روشهای دیگر از قبیل روشهای مختلف mat root یا rhizobox حاصل کار اخیر Farr و همکاران (۱۹۶۹) مدرک کافی را در رابطه با تخلیه فرمهای مختلف فسفر قابل عصاره‌گیر در ریزوسفر نشان می دهد که این فرم های فسفر عبارت از فسفر قابل حل در آب

(Morel و Hinsinger, ۱۹۹۹)، فسفر قابل عصاره‌گیر با روش Olsen (Gahoonia و Nielsen, ۱۹۹۲)؛ Pecqueux و همکاران، ۱۹۹۸)، فسفر قابل عصاره‌گیر با رزین (Zoysa و همکاران، ۱۹۹۷، ۱۹۹۸ a,b)؛ ۱۹۹۹)، فسفر قابل عصاره‌گیر با NaOH (Saleque و Kirk, ۱۹۹۵)؛ Hinsinger و Gilkes, ۱۹۹۶)؛ Bertrand و همکاران، ۱۹۹۹)؛ Zoysa و همکاران، ۱۹۹۷، ۱۹۹۸ a,b)؛ و فسفر قابل حل در اسید (Gahoonia و همکاران، ۱۹۹۲)؛ Hedley و همکاران، ۱۹۹۴)؛ Saleque و Kirk, ۱۹۹۵)؛ Jungk و Claassen, ۱۹۸۶، ۱۹۸۹)؛ Bertrand و همکاران، ۱۹۹۹)؛ Pecqueux و همکاران، ۱۹۹۸)؛ Trolove و همکاران، ۱۹۹۶)؛ Zoysa و همکاران، ۱۹۹۷، ۱۹۹۸ a,b)؛ Morle و Hinsinger (۱۹۹۹) دریافتند عواملی که کینیتیک تبادل یونهای P^{31} و P^{32} را در یک خاک غنی از فسفر و تا حدودی در خاک آهکی توصیف میکنند، اندکی در ریزوسفر ذرت و شلغم روغنی تغییر میکند (جدول ۲).

این محققان همچنین نشان دادند شلغم روغنی در مقایسه با ذرت مقدار بیشتری فسفر از خاک جذب میکند و علیرغم بیوماس کم ریشه و ساقه، منجر به تخلیه زیاد فسفر قابل حل در آب و تبادل ایزوتوپیکی فسفر در ریزوسفر می‌شود (جدول ۲). تخلیه زیاد فسفر در ریزوسفر شلغم روغنی احتمالاً به واسطه وجود تارهای کشنده طویل تر در مقایسه با تارهای کشنده ذرت باشد (Hendriks و همکاران، ۱۹۸۱)؛ Jungk, ۱۹۹۶). Hinsinger و Morle (۱۹۹۹) نتیجه‌گیری کردند که در چنین خاکی، ریزوسفر نقش اصلی را در تخلیه ساده فسفر محلول خاک ایفا می‌کند و طبق کینیتیک‌های تبدالی، فسفر از فاز جامد خاک به فاز محلول خاک وارد می‌شود. با این حال جالب توجه است که مقدار فسفر جذب شده توسط هر دو گونه با کاهش فسفر ایزوتوپی قابل تبادل در ریزوسفر ذرت و حتی تقریباً در ریزوسفر شلغم روغنی به مقدار قابل ملاحظه افزایش یافت. علاوه بر این، شلغم روغنی بخش عمده‌ای از فسفر مورد نیاز خود را از فسفر اولیه خاک غنی از فسفر جذب می‌کند (جدول ۲). تخلیه اجزای بسیار قابل تحرک فسفر معدنی خاک بیشتر در ریزوسفر صورت می‌گیرد که نتیجه تاثیر ریشه‌های گیاه است. با این حال، مقدار جذب اجزای بسیار قابل تحرک فسفر معدنی خاک ممکن است فقط بخشی از جذب واقعی گیاه باشد که نشان می‌دهد گیاهان از اجزای کم تحرک فسفر معدنی خاک بیشتر استفاده می‌کنند. اما توانایی گونه‌های مختلف گیاهی در تخلیه و استفاده از فسفر معدنی خاک متفاوت است (Hendriks و همکاران، ۱۹۸۱)؛ Jungk و Classen, ۱۹۸۹)؛ Hinsinger و Gilkes, ۱۹۹۶)؛ Bertrand و همکاران، ۱۹۹۹)؛ Pecqueux و همکاران، ۱۹۹۸)؛ Trolove و همکاران، ۱۹۹۶)؛ Zoysa و همکاران، ۱۹۹۷، ۱۹۹۸ b). البته، تفاوت بین ژنوتیپهای داخل یک گونه معین

در تخلیه فسفر معدنی خاک کمتر به اثبات رسیده است (Trolove و همکاران، ۱۹۹۶؛ Gahoonia و همکاران، ۱۹۹۷؛ Jungk و Classen، ۱۹۸۹؛ Zoysa و همکاران، ۱۹۹۹).

جدول ۲- تغییرات غلظت فسفر قابل حل در آب، فسفر ایزوتوپیکی قابل تبادل و پارامترهای توصیفی کینتیک تبادل ایزوتوپیکی P31 و P32 در ریزوسفر ذرت و شلغم روغنی در یک خاک غنی از فسفر و مقایسه مقدار فسفر جذب شده توسط دو گیاه طی مدت ۷ روز رشد (فسفر قابل عصاره گیری خاک با روش Olsen برابر ۳۹ میکروگرم فسفر در گرم خاک بود).

(با توافق Morle و Hinsinger، ۱۹۹۹ با کسب اجازه از انتشارات Publishers Kluwer Academic)

ریزوسفر شلغم روغنی	ریزوسفر ذرت	توده خاک		
۰/۰۸۱	۰/۱۱۱	۰/۱۶۵	میلی گرم بر دسی متر مکعب	(P) ^a
۲۸/۲	۲۸/۰	۲۹/۸	میکروگرم بر گرم خاک میکروگرم بر گرم خاک	A ^b
۰/۷۰	۰/۷۳	۰/۶۸		B ^b
۵/۱	۵/۸	۸/۷		E1min
۵۸	۶۹	۸۰		c E7 _{days} ^d
۴۹	۲۱	-	فسفر جذب شده (میکروگرم بر گرم خاک)	

^a(P) نشانگر فسفر قابل حل در آب است که از عصاره ۱ به ۱۰ خاک به آب بدست آمده است. ^b

پارامترهای a و b مربوط به معادله زیر می باشد که تغییرات ایزوتوپیکی P31 و P32:

$$E1min = a(P)^b \cdot E1min$$

E1mi مقدار فسفری است که بطور ایزوتوپیکی در هر دقیقه قابل تبادل است. E7_{day} مقدار فسفری است که بطور ایزوتوپیکی در ۷

روز (تمام مدت آزمایش) قابل تبادل است.

Gahoonia و همکاران (۱۹۹۷) دریافتند ژنوتیپهای جو و گندم که بیشترین مقدار فسفر قابل عصاره‌گیری با روش Olsen را از ریزوسفر جذب می‌کنند، دارای تارهای کشنده طویل می‌باشند. این در مورد سایر گونه‌های گیاهی و تعداد زیادی از ژنوتیپها به بررسی بیشتری نیاز دارد. علاوه بر این، گزارش شده است بعضی از اجزای قابل عصاره‌گیر فسفر ممکن است در مجاورت ریشه‌های جاذب به جای اینکه تخلیه و کاهش یابند، افزایش می‌یابند. Grinsted و همکاران (۱۹۸۲) و Kirk و همکاران (۱۹۹۹a,b) افزایش فسفر قابل حل در ریزوسفر را طی دوره رشد گیاه به ترتیب برای شلغم و برنج اندازه‌گیری کردند. Hisinger و Gilkes (۱۹۹۵، ۱۹۹۷) با مصرف سنگ فسفات، مدام افزایش فسفر قابل عصاره‌گیر با NaOH را در ریزوسفر گونه‌های مختلف گیاهی گزارش دادند. با روشی مشابه و با یک مقیاس دقیق بررسی، Hisinger و Gilkes (۱۹۹۶) با مطالعه نیمرخ فسفر قابل عصاره‌گیر با NaOH در ریزوسفر چچم گزارش دادند تخلیه فسفر در مجاورت نزدیک ریشه‌ها (در کمتر از ۰/۵ میلی‌متر) و تجمع زیاد آن در فواصل دورتر از ریشه‌ها رخ می‌دهد. با این حال در این مطالعه اثری غیرقابل پیش‌بینی در فاصله بیش از ۲/۵ میلی‌متر از سطح ریشه ایجاد شد. وجود چنین نیمرخ پیچیده فسفر خاک در ریزوسفر تحقق می‌یابد که این نیمرخ توسط اتورادیوگرافی فسفر نشاندار در تحقیق Hubel و Beck (۱۹۹۳) بدست آمده است. آن همچنین در بعضی موارد با مدل‌های ریاضی Nye (۱۹۸۳) و Kirk (۱۹۹۹) و Geelhoed و همکاران (۱۹۹۹) مطابقت دارد که این مدل‌ها برای تخمین اثرات متقابل احتمالی بین یونهای فسفات و یونهای دیگر (پروتونها یا آنیونهای آلی مانند سیترات) بکار می‌رود که این اثرات متقابل می‌تواند حلالیت فسفر را تحت تاثیر قرار دهد. اگر ریشه‌ها چنین ترشحاتی را آزاد کنند (متن زیر را نگاه کنید)، آنها از سطح ریشه پخشیده میشوند و احتمالاً "منجر به تجزیه بعضی از گونه‌های شیمیایی فسفر خاک میشوند سرانجام این منجر به افزایش غلظت یونهای فسفات در ریزوسفر می‌شود. به تناسب دخالت نسبی هر کدام از فرآیندهای مختلف دخیل در بروز اثرات متقابل، ممکن است در نهایت یک نیمرخ پیچیده غلظت فسفر ایجاد شود که ماکزیمم غلظت فسفر در فاصله زیاد از سطح ریشه (بیش از ۲/۵ میلی‌متر از سطح ریشه) و کاهش غلظت را در مجاورت بسیار نزدیک ریشه‌ها (در کمتر از ۰/۵ میلی‌متر) نشان می‌دهد. همچنین این بدین مفهوم است که یونهای فسفات در منطقه تجمع نه تنها تا حدی به سمت ریشه بلکه به پیرامون آن نیز پخشیده میشود (Nye, ۱۹۸۳; Kirk, ۱۹۹۹).

ریشه‌های گیاه میتواند منجر به تخلیه و تجمع فسفر معدنی در ریزوسفر شود و در نتیجه قابلیت دسترسی آن را برای گیاه تغییر دهد. کاهش غلظت یونهای فسفات در محلول خاک مجاورت ریشه‌ها منجر

به ایجاد نیروی محرکه فرآیند پخشیدگی یون فسفات به سمت ریشه‌ها می‌شود و بر تعادل بین جذب - دفع و یا رسوب - تجزیه فسفر تاثیر می‌گذارد و سرانجام گیاه را در کسب فسفر مورد نیاز خود از فسفر کم دسترس خاک توانمند می‌سازد. با این حال، با عنایت به حلالیت کم اکثر مینرالهای فسفر و نیز کینیتیک آرام دفع یونهای فسفات (که موجب برگشت‌پذیری ضعیف جذب فسفر می‌شود)، شاید این اثر ریشه در تمامی خاکها به غیر از خاکهای غنی از فسفر به طور قابل ملاحظه محدود شود. افزایش غلظت یونهای فسفات در ریزوسفر ممکن است روشی فرعی برای ریشه‌های گیاه در جهت افزایش قابلیت دسترسی فسفر معدنی باشد. این مورد در بخشهای بعدی بیشتر مورد بررسی قرار خواهد گرفت. اگر بخشی از فسفر معدنی خاک در ریزوسفر تجمع یابد طبق گزارش چندین محقق، ممکن است الزاما" قابلیت دسترسی فسفر افزایش نیابد آن موقعی است که جزء مخصوص فسفر دارای قابلیت دسترسی ضعیف باشد. بنابراین آن برای پیش بینی چگونگی و میزان فرآیندهای تخلیه و تجمع فسفر توسط ریشه خیلی مشکل است.

۴- تاثیر تغییر pH ریزوسفر بر قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک

۴-۱- جنبه های فیزیولوژیکی تغییر pH ریزوسفر توسط ریشه

ریشه‌های گیاه میتواند منجر به تغییر قابل ملاحظه pH ریزوسفر منجر شود (Smiley ; e.g., ۱۹۷۴; Romheld, ۱۹۸۶; Hinsinger ; ۱۹۹۸, Jaillard و همکاران, ۲۰۰۱). تغییرات pH بیشتر در اثر آزاد شدن H^+ و HCO_3^-/OH^- از ریشه جهت ایجاد تعادل کاتیون و آنیون در داخل گیاه ناشی می‌شود که به ترتیب با جذب کاتیونها و آنیونها توسط ریشه آزاد می‌شوند (Nye, ۱۹۸۱; Haynes ; ۱۹۹۰, Hinsinger ; ۱۹۹۸). از این جهت نیتروژن نقشی اصلی را بازی میکند چون:

۱- عنصر غذایی است که به میزان بیشتری توسط بیشتر گونه‌های گیاهی جذب میشود (Mengel و Kirkby, ۱۹۸۷; Marschner ; ۱۹۹۵).

۲- ازت در خاک به شکل‌های مختلفی دارای بارهای مثبت یا منفی بوده و میتواند به صورت یک کاتیون (یون NH_4^+) و یا یک آنیون (یون NO_3^-) جذب گیاهان شده و یا حتی به صورت گونه غیر باردار (گاز N_2) توسط گیاهان تثبیت کننده ازت مانند لگومها (هوزیستهای همیار) و یا باکتری‌های تثبیت کننده ازت در خاک جذب شود. همچنین انتظار میرود گیاهان متکی به نیترات حین جذب نیترات، بیشتر OH^- یا HCO_3^- آزاد کرده و موجب قلیایی شدن ریزوسفر شوند. در حالی که گیاهان متکی به ازت آمونیمی H^+ آزاد خواهند کرده و ریزوسفر خود را شدیداً اسیدی میکنند (Smiley ; e.g., ۱۹۷۴; Romheld ; ۱۹۸۶).

Gahoonia و همکاران، ۱۹۹۲). همچنین انتظار می رود ریزوسفر لگومهای تثبیت کننده ازت اسیدی شود چون میزان خالص کاتیونهای اضافی را نسبت به آنیونها از خاک جذب کرده و منجر به آزاد نمودن H^+ ریزوسفر می شود (Robson ; Jarvis, ۱۹۸۳; Romheld, ۱۹۸۶; Tang و همکاران، ۱۹۹۷; McLay و همکاران، ۱۹۹۷).

تغییر pH ریزوسفر در اثر ریشه میتواند از منشاء دیگر باشد. سهم ترشح اسید آلی در اسیدی کردن ریزوسفر یک موضوع بسیار بحث انگیز است. اسیده‌های معروف در سیتوپلاسم سلولی گیاه تفکیک شده و آنیونهای ناشی از این تفکیک به ریزوسفر ترشح می‌شوند که این آنیونها به طور جدی توسط محققان زیادی مورد اشاره واقع شده است (Haynes, ۱۹۹۰; Jones و Darrah, ۱۹۹۴; Hinsinger, ۱۹۹۸; Jones, ۱۹۹۸). گیاه جهت حفظ و ایجاد تعادل آنیون-کاتیون در داخل خود (Dinkelaker و همکاران، ۱۹۸۹; Hinsinger, ۱۹۹۸)، آنیون آلی را به ریزوسفر ترشح کرده و آنیونی را از ریزوسفر جذب می‌کند که به عنوان خالص H^+ به حساب آورده می‌شود که برای جریان بارهای منفی صورت می‌گیرد. Ryan و همکاران (۱۹۹۵a) نشان دادند که در اثر سمیت آلومینیمی گیاه، K^+ به جای H^+ همراه با ترشحات مالات از ریشه های گندم آزاد می‌شود. با در نظر گرفتن لزوم تعادل کلی آنیون - کاتیون، هنوز این مورد بیانگر این است که آزاد شدن آنیون آلی منجر به اسیدی شدن ریزوسفر میشود. با این وجود در بیشتر گونه‌های گیاهی، میزان ترشح آنیونهای آلی (Jones, ۱۹۹۸) در مقایسه با جذب عناصر غذایی اصلی آنها بسیار کمتر است و بنابراین تاثیر این آنیونها با در نظر گرفتن سهم بالقوه آنها در ایجاد تغییرات pH ریزوسفر میتواند نادیده گرفته شود که این موضوع برای ذرت توسط Petersen و Bottger (۱۹۹۱) نشان داده شد. تاثیر احتمالی دیگر ریشه در تغییر pH ریزوسفر از رابطه بین پتانسیل رداکس و pH ناشی میشود (Van Breemen, ۱۹۸۷; Ahmad و Nye, ۱۹۹۰). همچنین، تغییر پتانسیل رداکس ریزوسفر توسط ریشه‌های گیاه میتواند منجر به تغییرات pH در ریزوسفر شود (Fischer و همکاران، ۱۹۸۹; Hinsinger, ۱۹۹۸, ۲۰۰۱). به طور آشکار این مورد توسط Begg و همکاران (۱۹۹۴) و Kirk و Le Van Du (۱۹۹۷) برای برنج زمین پست به اثبات رسیده است که آنها برآورد کردند ترشحات ریشه در ریزوسفر نقش اصلی را در اسیدی کردن ریزوسفر دارد. علاوه بر این، ریشه‌ها و میکروارگانیسیمهای ریزوسفر به تناسب مقدار ترشحات ریشه تنفس میکنند و در نتیجه CO_2 و نتیجتاً "کربنیک اسید" در ریزوسفر تولید میکنند (Gollany و همکاران، ۱۹۹۳). در خاکهایی که در آن فشار نسبی CO_2 در اثر نفوذپذیری محدود گازها افزایش می‌یابد و نیز تفکیک کربنیک اسید در محلول خاکهایی قلیایی (اولین pk اسیدی کربنیک اسید ۶/۳۶ است)

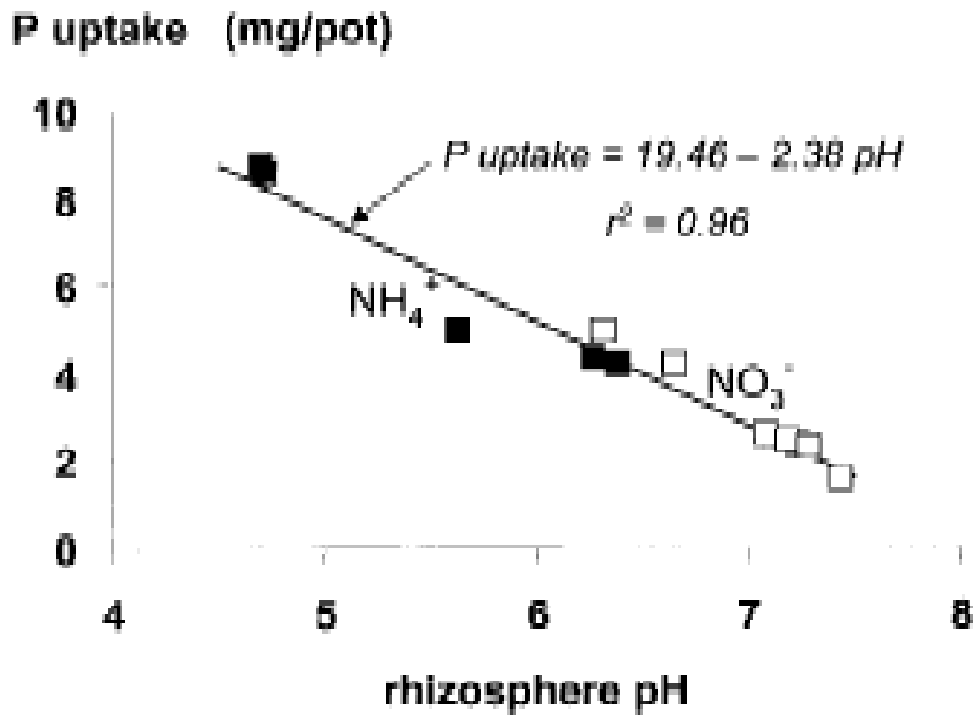
افزایش می یابد، تنفس ریشه میتواند سهم قابل ملاحظه‌ای در اسیدی کردن ریزوسفر داشته باشد هر چند این مورد کمتر مورد بررسی قرار گرفته است.

در روشی که اخیراً برای کمبود آهن گزارش شده (Romheld و همکاران، ۱۹۸۴؛ Marschner، ۱۹۹۵)، آزاد شدن زیاد H^+ میتواند به عنوان پاسخی به کمبود فسفر باشد (Grinsted و همکاران، ۱۹۸۲؛ Moorby و همکاران، ۱۹۸۸؛ Ruiz؛ ۱۹۹۲؛ Imas و همکاران، ۱۹۹۷ a؛ Bertrand و همکاران، ۱۹۹۹؛ Neumann و Romheld، ۱۹۹۹؛ Tang و Drevon و Jaillard و Hinsinger و تحقیقات منتشر نشده). چنین پدیده‌ای بیشتر در موضع پشت نوک ریشه‌ها صورت می‌گیرد (Ruiz، ۱۹۹۲؛ Gregory و Hinsinger، ۱۹۹۹؛ Jaillard و Hinsinger و Souche و Rengel و تحقیقات منتشر نشده)، که به طور مفصل برای آهن تشریح شده است (Romheld و Marschner، ۱۹۸۱؛ Marschner و همکاران، ۱۹۸۲). استفاده از تکنیک ویدئودانسیتومتری (Videodensitometry) توسط Jaillard و همکاران (۱۹۹۶) و اخیراً توسط Ruiz و Arvieu (۱۹۹۰) و Ruiz (۱۹۹۲)، جریانی ۱۸ میکرومول H^+ در هر ساعت از هر گرم پشت نوک ریشه‌های اولیه تازه شلغم (*Brassica napus L.*) و یک جریان ۹ میکرومول OH^- در هر ساعت از هر گرم بخش‌های پایه همان ریشه‌ها اندازه‌گیری شد که در آن گیاه دچار کمبود فسفر بوده است. در مقایسه، تغییری در اسیدیته ریزوسفر شلغم با تیمار فسفر کافی صورت نگرفت و یک جریان ۱۲ میکرومول OH^- در هر ساعت از هر گرم طول ریشه اولیه کشف شد. چنین اسیدی شدن افزایشی ریزوسفر ممکن است جذب یون نیترات (NO_3^-) را در پاسخ به کمبود فسفر متوقف کند و بدین ترتیب جذب کاتیون نسبت به آنیون افزایش یابد که توسط Bot Le و همکاران (۱۹۹۰)، Kirk و Le Van Du (۱۹۹۷) و Neumann و Romheld (۱۹۹۹) مورد اشاره واقع شده است.

۴-۲- تاثیر ریشه بر اسیدیته ریزوسفر

همانطوریکه در کار پیشین Riley و Barber (۱۹۷۱) نشان داده شد، pH ریزوسفر تاثیر شدیدی بر قابلیت دسترسی فسفر خاک دارد. این محققان مقادیر مختلفی آهک را برای بدست آوردن محدوده‌ای از pH در خاک به کار بردند و ازت را به صورت یون آمونیم (NH_4^+) و یا بصورت یون نیترات (NO_3^-) تامین کردند. آنها یک محدوده از pH را در ریزوسفر سویا بدست آوردند. چنانکه انتظار میرفت، محدوده pH پایینی (محدوده pH ۴/۷ و ۷/۲) با یون آمونیم در مقایسه با یون نیترات (محدوده pH ۶/۳ و ۷/۴) بدست می‌آید که منجر به افزایش نسبت آنیون به کاتیون در گیاهانی می‌شود که با یون آمونیم تغذیه می‌گردند.

بسیار جالب اینکه، آنها دریافته‌اند که مقادیر جذب فسفر توسط سویا با کاهش pH ریزوسفر به طور خطی افزایش می‌یابد (شکل ۵).



شکل ۵- مقدار جذب فسفر توسط سویا در مقادیر مختلف pH ریزوسفر و با دو نوع ازت نیتراتی (مربعات سفید) و ازت آمونیمی (مربعات پر).

(با توافق Barber و Riley، ۱۹۷۱، با اجازه از انجمن علوم خاک آمریکا).

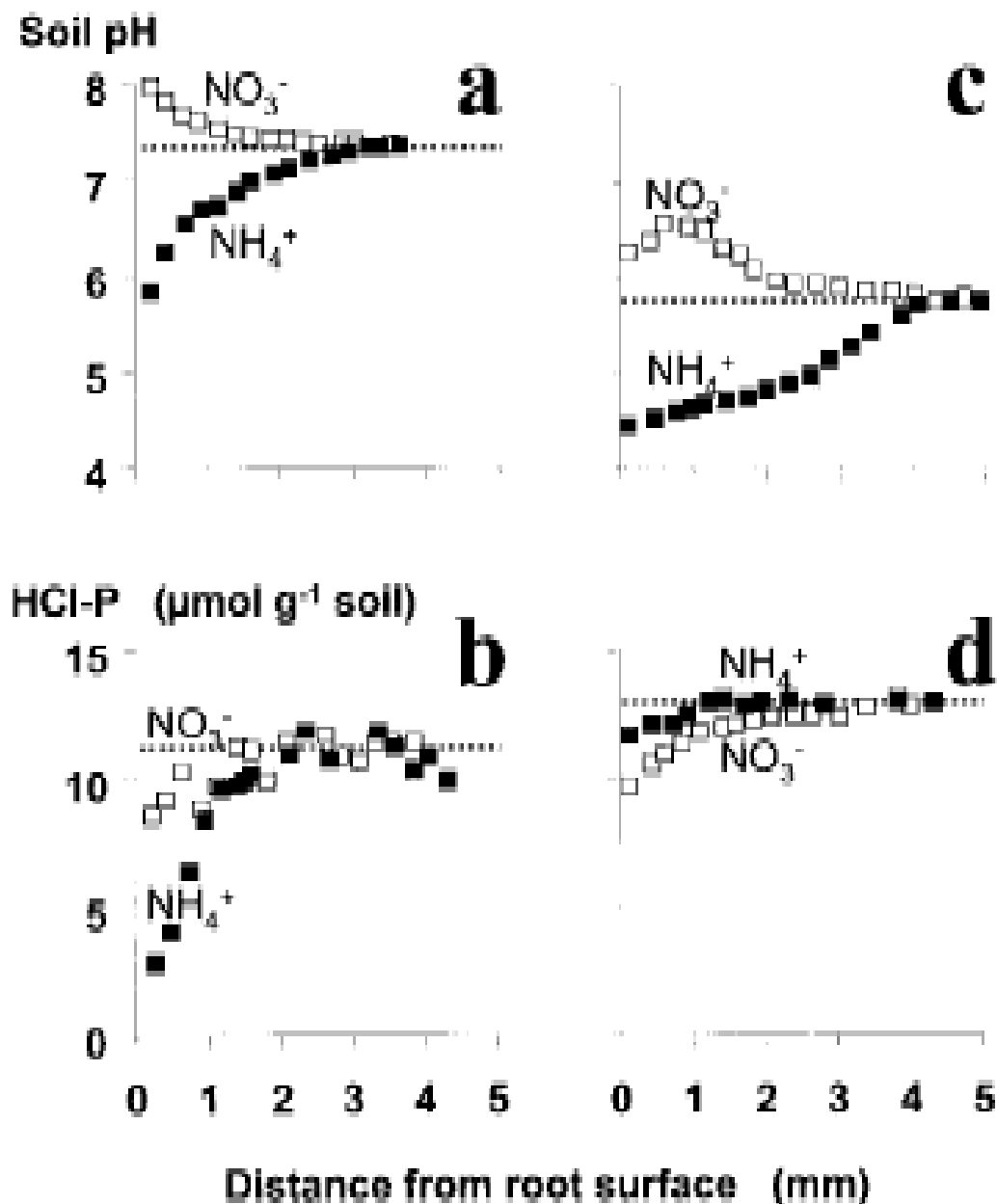
همچنین Barber و Riley (۱۹۷۱) دریافته‌اند که طبق رابطه رگرسیونی زیر، غلظت فسفر در ساقه با کاهش pH به صورت خطی افزایش می‌یابد:

$$\%p(\text{Stem}) = 0.368 - 0.034\text{pH}, \quad r^2 = 0.94$$

ایشان نشان دادند که ریزوسفر با مصرف یون آمونیوم توسط ریشه اسیدی می شود و قابلیت دسترسی فسفر خاک مورد مطالعه افزایش می یابد. همچنین، Gahoonia و همکاران (۱۹۹۲) گزارش دادند با مصرف یون آمونیم به جای نیترات، گیاه چچم فسفر بیشتری را در یک خاک Luvisol جذب میکند. آنها نشان دادند ریشه گیاهانی که با یون آمونیم تغذیه می شوند منجر به اسیدی شدن ریزوسفر و تخلیه زیاد فسفر قابل عصاره گیری با HCl میشود در حالی که با مصرف یون نیترات، ریشه گیاه ریزوسفر خود را قلیایی میکند (شکل ۶a,b).

بنابراین آزاد شدن یون H^+ و کاهش pH توسط ریشه های گیاه به احتمال زیاد دلیل افزایش حلالیت فسفاتهای کلسیم و نتیجتاً افزایش قابلیت دسترسی فسفر خاک می باشد که به طور جدی توسط Grinsted و همکاران (۱۹۸۲) و Hedley و همکاران (۱۹۸۲) مورد اشاره واقع شده است (معادله ۱ و شکل ۲). علاوه بر این مطالعه، مدلی توسط Bertrand و همکاران (۱۹۹۹) ارائه شده است که در آن فسفر را با کربنات کلسیم واکنش داده تا فسفر با کلسیم پیوند شیمیایی تشکیل دهد، با این توصیف، فسفات های کلسیم تنها منبع یونهای فسفات برای ذرت و شلغم روغنی در این تحقیق بودند، نتایج نشان داد تخلیه فسفر قابل عصاره گیر با HCl در ریزوسفر با اسیدی شدن ریزوسفر افزایش می یابد.

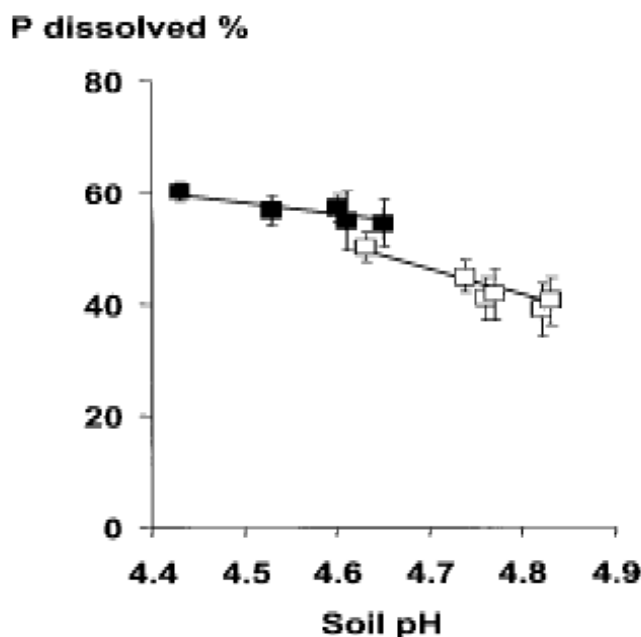
تعدادی از مطالعات که روی سنگهای فسفات انجام شده شواهدی بر آزاد شدن یون H^+ توسط ریشه های گیاه است که میتواند به طور قابل ملاحظه حلالیت سنگهای فسفات و در نتیجه قابلیت دسترسی فسفر را در ریزوسفر افزایش دهد (طبق مرورهای Bolan و همکاران، ۱۹۹۰، ۱۹۹۷، Hinsinger، ۱۹۹۸ و منابع زیاد دیگر در این مورد). طبق چندین گزارش، بعضی گونه های گیاهی مانند گندم سیاه، شلغم روغنی و لگومها به واسطه توانایی خاص و یا آزاد کردن H^+ در آزادسازی فسفر از سنگهای فسفات کارایی بالایی دارند (Aguilar و Van Diest، ۱۹۸۱؛ Bekele و همکاران، ۱۹۸۳؛ Ruiz، ۱۹۹۲؛ Arvieu و Ruiz، ۱۹۹۲؛ Hinsinger و Gilkes، ۱۹۹۵؛ Zoysa و همکاران، ۱۹۹۸a). با این حال، شواهد کمی از چنین تفاوت هایی بین ژنوتیپ های یک گونه معین گزارش شده است. اخیراً، Zoysa و همکاران (۱۹۹۹) تفاوت هایی را بین کلونی های چای از لحاظ کارایی آنها در استفاده از فسفر سنگهای فسفات گزارش داده اند که احتمالاً این تفاوت کارایی مربوط به میزان توانایی آنها در اسیدی کردن ریزوسفر خودشان باشد. بیشتر سنگ فسفات ها از سنگ فسفات های کلسیم آپاتیت تشکیل شده اند و بنابراین با کاهش pH، حلالیت آنها افزایش می یابد (معادله ۱ و شکل ۲).



شکل ۶- پروفیل‌های pH (نمودار a و c) و فسفر قابل عصاره‌گیری با HCl (نمودار b و d) در ریزوسفر تلخه (Ryegrass) در یک خاک Lovisol (نمودار a و b) و اکسی‌سول (نمودار c و d). مربعات خالی و پر به ترتیب نشانگر استفاده از منبع ازت نیتراتی و ازت آمونیمی است.

(با توافق Gahoonia و همکاران، ۱۹۹۲، با کسب اجازه از انتشارات Kluwer Academic Publishers).

Hinsinger و Gilkes (۱۹۹۶) نشان دادند هرگاه گیاه چچم با یون نیترات تغذیه شود ریشه گیاه ریزوسفر خود را به میزان کمی اسیدی می کند و منجر به حل شدن حدود ۲ درصد از سنگ فسفات در ریزوسفر میشود در حالی که وقتی چچم علاوه بر یون نیترات با یون آمونیم نیز تغذیه شود، pH ریزوسفر به میزان زیادی کاهش یافته و آن منجر به حل شدن حدود نصف سنگ فسفات (۳۸ درصد) میگردد. Zoysa و همکاران (۱۹۹۸a) و Ruan و همکاران (۲۰۰۰) این نتایج را برای چای در خاک اسیدی تایید کردند. Zoysa و همکاران (۱۹۹۸a) نشان دادند که حلالیت سنگ فسفات با کاهش pH ریزوسفر گیاه کاملیا (*Camellia*) در آزمایشات گلدانی و مزرعه‌ای افزایش می یابد (شکل ۷).



شکل ۷- مقادیر حلالیت سنگ فسفات کارولینای شمالی در مقادیر مختلف pH خاک و در فواصل مختلف سطح ریشه کاملیا (*Camellia japonica L.*) در شرایط گلخانه‌ای (مربعات خالی) و مزرعه (مربعات پر).

زمانی که ریزوسفر اسیدی می شود مقدار pH به کمترین مقدار در نزدیکی سطح ریشه کاهش می یابد. خطوط پر رگزیون حلالیت سنگ فسفات را نشان می دهند که با کاهش pH (i.e. با افزایش فاصله از سطح ریشه) و نتیجتاً اسیدی شدن ریزوسفر افزایش می یابد.

(با توافق Zoysa و همکاران، ۱۹۹۷، با کسب اجازه از انتشارات Kluwer Academic Publishers).

باید توجه داشت که تغییر pH ریزوسفر، بخصوص بیشتر در خاکهای طبیعی و قلیایی همواره نشاندهنده آزاد شدن H^+ و یا OH^-/HCO_3^- از ریشه نیست که این خاکها شدیداً در برابر تغییرات pH بصورت بافری عمل می کنند (Hinsinger, ۱۹۹۸). علاوه بر این، Schubert و همکاران (۱۹۹۰) با مقایسه ۸ نوع خاک مختلف نشان دادند کاهش pH ریزوسفر سه نوع خاک که محتوی ۲ تا ۶ درصد کربنات کلسیم بودند و ظرفیت بافری بیشتری داشتند، ناچیز بوده و یا حتی تغییر نیافت. در حالی که کاهش pH به میزان ۰/۷۳ تا ۱/۴۹ در ریزوسفر خاکهایی با ظرفیت بافری کم مشاهده شد و بیشترین تغییر pH در دو خاک با حداقل ظرفیت بافری مشاهده گردید (جدول ۳).

جدول ۳- تاثیر ظرفیت بافری خاک بر تغییر pH ریزوسفر در دوره رشد لوبیا (Faba bean)

در آزمایش گلدانی

نوع خاک	درصد کربنات کلسیم	ظرفیت بافری	pH اولیه	نهایی pH	H^+ آزاد شده
Calcaric regosol	۶۹/۰	۱۵۴۳۰	۷/۶۰	۷/۵۶	-
Calcaric fluvisol	۴۲/۹	۷۶۴۴	۷/۵۰	۷/۵۰	-
Fluvial colluvisol	۲۱/۰	۵۴۷۷	۷/۴۵	۷/۴۵	-
Calcaric cambisol	۹/۸	۳۷	۷/۲۵	۶/۵۲	۱/۰۹
Rhodic acrisol	۰/۰	۳۸	۷/۲۰	۶/۳۵	۱/۱۲
Eroded orthic lovisol	۱۳/۰	۲۳	۷/۰۰	۶/۲۵	۰/۹۲
Orthic lovisol	۴/۷	۱۲	۷/۳۵	۶/۲۵	۰/۹۲
Dystric cambisol	۲/۹	۶	۷/۳۰	۵/۸۱	۱/۱۴

(برداشت از مقاله Schubert و همکاران، ۱۹۹۰، با کسب اجازه از انتشارات Kluwer Academic Publishers)

با این حال آنها نمی‌توانند چنین محاسباتی را برای سه نوع خاک با ظرفیت بافری زیاد انجام دهند چون در این خاکها تغییر pH قابل ملاحظه ای مشاهده نمی‌شود و این بدان معنی نیست که یون H^+ در این نوع خاک آزاد نمی‌شود بلکه می‌توان گفت یون H^+ آزاد شده از ریشه در واکنش با کربنات کلسیم مصرف می‌شود و نقش قابل توجهی در کاهش pH ریزوسفر ندارند. بعبارت دیگر، H^+ آزاد شده توسط

ریشه‌ها که جهت حل نمودن فسفات کلسیم مصرف می‌شود، در کاهش pH ریزوسفر نقشی نخواهد داشت. بنابراین فردی که تنها اندازه‌گیری تغییرات pH را مورد بررسی قرار می‌دهد، باید خیلی دقت کند که تغییر pH در واقع نشانگر آزاد شدن بسیار ضعیف H^+ توسط ریشه است. Hinsinger و Gilks (۱۹۹۷) نشان دادند در pH ریزوسفر چچم در یک مخلوط اسیدی شن آلومین و سنگ فسفات (در pH حدود ۴) تغییر قابل ملاحظه‌ای صورت نگرفت. با این حال، حل شدن سنگ فسفات توسط ریشه در نتیجه آزاد شدن H^+ از ریشه است به عبارت دیگر، حل شدن این مقدار سنگ فسفات منجر به افزایش بیش از یک واحد pH خواهد بود که این افزایش با آزاد شدن یونهای H^+ تعدیل شده است. موقع مطالعه اثرات متقابل بین آزاد شدن H^+ از ریشه و حلالیت سنگ فسفات شدیداً توصیه می‌شود که مقدار مصرف H^+ در چنین واکنشی برآورد شود که این برآورد توسط Hinsinger و Gilks (۱۹۹۶، ۱۹۹۷) و Zoysa و همکاران (۱۹۹۷ a، ۱۹۹۸) بدست آمده است. چنین قاعده‌ای باید برای هر کدام از سنگ فسفات کلسیم دیگر خاک به کار گیرد، با این حال، در صورت نا معلوم بودن استیوکیومتری حلالیت هر کدام از سنگ فسفات‌ها ممکن است برآورد مقدار مصرف H^+ بسیار مشکل باشد.

۳-۴- تاثیر ریشه بر اسیدیته ریزوسفر در موارد خاصی از خاکهای غرقاب

۴-۴- تاثیر ریشه بر اسیدی-قلیایی شدن ریزوسفر در خاکهای اسیدی

همچنین در صورت وجود فسفاتهای کلسیم در خاک، اسیدی شدن ریزوسفر در اثر آزاد شدن H^+ از ریشه‌ها می‌تواند قابلیت دسترسی فسفر معدنی را، بخصوص بیشتر در خاکهای قلیایی تا اسیدی متوسط به طور شگرف افزایش دهد. اثر آن در خاکهای اسیدی در مرحله اول بسیار سؤال برانگیز است مگر اینکه که یک منبع فسفات کلسیم مانند سنگ فسفات به خاک اضافه شود (Hinsinger و Gilks، ۱۹۹۷؛ Zoysa و همکاران ۱۹۹۷ b، ۱۹۹۸). علاوه بر این، حلالیت فسفاتهای آهن و آلومینیم که فرم‌های اصلی مینرالهای فسفر در خاکهای اسیدی هستند (Norrish و Rosser، ۱۹۸۳؛ Lindsay و همکاران، ۱۹۸۹)، با نزول pH کاهش می‌یابد (شکل ۲). همچنین بارهای مثبت سطحی اکسیدهای آهن و آلومینیم و در نتیجه ظرفیت آنها در جذب فسفر با تنزل pH افزایش می‌یابد. هر چند مدرک آزمایشگاهی مبهمی برای اثبات این مورد وجود دارد، بنابراین انتظار می‌رود افزایش pH ریزوسفر در خاکهای اسیدی منجر به افزایش قابلیت دسترسی فسفر معدنی شود.

Gahoonia و همکاران (۱۹۹۲) گزارش دادند با مصرف یون آمونیم به جای نیترات، گیاه چچم فسفر بیشتری را در یک خاک Luvisol جذب میکند. آنها نشان دادند گیاهانی که با یون آمونیم تغذیه می شوند ریشه آنها منجر به اسیدی شدن ریزوسفر و تخلیه زیاد فسفر قابل عصاره گیری با HCl میشود در حالی که با مصرف یون نیترات، ریشه گیاه ریزوسفر خود را قلیایی میکند (شکل ۶a,b). در آزمایش مشابه با شلغم روغنی در یک خاک بسیار طبیعی، Gahonia و Nielsen (۱۹۹۲) گزارش دادند که قلیایی شدن ریزوسفر منجر به تخلیه کم فسفر کل و فسفر قابل عصاره گیر با روش Olsen می شود و اسیدی شدن ریزوسفر منجر به تخلیه زیاد فسفر قابل عصاره گیر با NaOH می شود (i.e. فسفر احتمالاً به اکسیدهای آهن و آلومینیم پیوند می یابد). توجیح ممکنه برای افزایش قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک در اثر قلیایی شدن ریزوسفر این است که یونهای $\text{OH}^-/\text{HCO}_3^-$ توسط ریشه های گیاه آزاد می شود که این گیاه با یون نیترات تغذیه شده و یونهای فسفات را از سطح اکسیدهای فلزی به واسطه واکنش های تبادل لیگاندی جذب میکند (Gahoonia و همکاران، ۱۹۹۲). قبلاً این مورد توسط Larfitt (۱۹۷۹) برای چچم پیشنهاد شد. با این وجود تحقیق بیشتری برای اثبات میزان آزاد شدن یونهای $\text{OH}^-/\text{HCO}_3^-$ توسط ریشه های گیاه لازم است که می توانند سهم زیادی در تامین فسفر معدنی گیاه داشته باشند. در خاکهای بسیار اسیدی، این مورد به دلیل pK اسیدی بسیار بالای کربنیک اسید (۶/۳۶) بسیار بعید است که صورت بگیرد. با این وجود، افزایش بسیار زیاد pH ریزوسفر به وجود غلظتی زیادی از یون بی کربنات در محلول خاک نیاز دارد که برای دفع یونهای فسفات لازم هستند.

همچنین بعضی از تحقیقات نشان دادند که کاهش pH خاک در خاکهای اسیدی می تواند منجر به افزایش حلالیت فسفر خاک شود (Murrmann و Peech، ۱۹۶۹). در تحقیق اخیر و با مدلی ساده Geelhoed و همکاران (۱۹۹۷a, b) دریافتند که کاهش pH خاک متشکل از کوارتز پوشیده با گوتیت (Goethite) به طور شگفت انگیز منجر به جذب کم فسفر روی سطح گوتیت می شود و در نتیجه منجر به افزایش غلظت تعادلی یونهای فسفات در محلول خاک می گردد. این توجیح خوبی به افزایش قابلیت دسترسی زیاد و شگفت انگیز فسفر بود که Geelhoed همکاران (۱۹۹۷a, c) برای ذرت در pH اسیدی مشاهده کردند. این نتایج متضاد با آن چیزی است که در مرحله اول انتظار می رفت با کاهش pH، ظرفیت جذب فسفر توسط اکسیدهای آهن مانند گوتیت افزایش یابد (Parfitt، ۱۹۷۸). توجیح پیشنهادی برای این تضاد این بود که با کاهش pH، یونهای سولفات در محلول خاک و جذب آنها توسط اکسیدهای آهن به طور قابل ملاحظه افزایش یافته و آن منجر به غلظت تعادلی بالای فسفر محلول خاک در pH اسیدی حدود ۴ تا

۵ در مقایسه با pH ۶ تا ۷ میشود (Geelhoed و همکاران، ۱۹۹۷b). چنین نتایجی اشاره دارند که آزاد شدن H^+ در ریزوسفر ممکن است قابلیت دسترسی فسفر جذب شده روی سطح اکسیدهای فلزات مانند گوتیت را افزایش دهد که آن موافق با آن چیزی است که برای ذرت توسط Bertraud و همکاران (۱۹۹۹) گزارش شد، که در آن با گوتیت حاوی فسفات به عنوان تنها منبع فسفر برای ذرت مصرف شده بود این محققان مشاهده کردند فسفر قابل عصاره‌گیری با NaOH در ریزوسفر ذرت با مصرف ازت آمونیومی بطور قابل ملاحظه تخلیه می‌شود در صورتی که با مصرف ازت نیتراتی به عنوان تنها منبع ازت گیاه این مقدار تخلیه صورت نگرفت و قابلیت دسترسی فسفر با کاهش pH ریزوسفر افزایش یافت.

با در نظر گرفتن تعداد زیادی از فرآیندها و واکنش‌های موجود در خاک، پیش‌بینی دامنه و حتی عکس‌العمل قابلیت دسترسی فسفر خاک به تغییر pH خاک بسیار مشکل است که اغلب این فرآیندها از یک محدوده کلی از فرم‌های معدنی فسفر با رفتارهای ژئوشیمیایی ضد و نقیض ناشی می‌شود. بنابراین واضح است که pH یک فاکتور بحرانی به حساب می‌آید که می‌تواند اثری شگرف بر قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک داشته باشد. تغییر pH در ریزوسفر در اثر آزاد شدن H^+ و یا OH^-/HCO_3^- از ریشه بطور مطلق نیاز به درک خوب قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک دارد.

۵- تاثیر ترشح اسیدها و آنیونهای آلی از ریشه بر قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک

۵-۱- جنبه‌های فیزیولوژیکی ترشح اسیدها- آنیونهای آلی از ریشه

ترشح مقادیر زیادی از ترکیبات متنوع کربنی توسط ریشه‌ها دارای اهمیت اکولوژیکی است که وجود آنها در کمک به فعالیت میکروبی خاک تایید شده است. در واقع این ترکیبات برای اولین بار توسط Hiltner در سال ۱۹۰۴ جهت توجیح تحریک میکروفلورای خاک در مجاورت ریشه‌های گیاه تشریح شد (Curl و Truelove، ۱۹۸۶؛ Bowen و Rovira، ۱۹۹۹). این تحریک بدلیل ترشحات ریشه است که منبع اصلی انرژی را برای رشد میکروبی خاک فراهم می‌سازد (مقالات مروری Uren و Reisenauer، ۱۹۸۸؛ Bowen و Rovira، ۱۹۹۹؛ Dakora و Philips، ۲۰۰۰؛ و تعدادی از منابع دیگر در این مورد). این ترکیبات متنوع کربنی همواره اسیدهای آلی بوده با این حال مقدار آنها در بیشتر موارد کمتر از قندها است (Krafczyk و همکاران، ۱۹۸۴؛ Mench و همکاران، ۱۹۸۸؛ Jones، ۱۹۹۸). کمیت و کیفیت اسیدهای آلی مترشح ریشه به تناسب گونه‌های گیاهی و عوامل محیطی در معرض تغییرات زیادی است (Jones و Darrah، ۱۹۹۴؛ Jones و Brassington، ۱۹۹۸؛ Jones، ۱۹۹۸؛ Dakora و Philips، ۲۰۰۰).

اسیدهای آلی معروف شامل تنوع گسترده‌ای از مولکولهای ساده هستند که یک یا تعداد زیادی گروههای کربوکسیلیک دارند. اغلب اسیدها از چرخه کربس (Krebs cycle) و از مسیرهای بیوشیمیایی همیار ناشی می‌شود که متابولیت های مهم داخل سلولهای گیاهی هستند و شامل اسیدهای دی و تری کربوکسیلیک از قبیل اگزالیک، اگزالواستیک، مالیک، فوماریک، سوسینیک، آلفا ستوگلو تاریک، ایزوسیتریک و سیتریک هستند. علاوه بر اینها، تعداد دیگری از اسیدها مانند اکونیتیک، فرمیک، لاکتیک، پیسیدیک (Piscidic)، شیکیمیک (Shikimic) و غیره در سلولهای ریشه و ترشحات آن گزارش شده است (Curl و Truelove, ۱۹۸۶; Jones; ۱۹۹۸, Philips و Dakora; ۲۰۰۰). هر چند که این ترکیبات به عنوان اسیدهای آلی در نوشتجاتی مانند مقاله حاضر مورد اشاره واقع می‌شوند، به جای اسید آلی، آنیون آلی از نظر واژگان در بیشتر موارد بسیار مناسب است. چون بدلیل وجود pK اسیدی پایین اغلب اسیدهای آلی در مقایسه با pH خنثی سیتوسول (سیتوپلاسم)، واضح است که اسیدهای آلی در سیتوسول سلولهای ریشه تفکیک میشوند (Hedley و همکاران، ۱۹۸۲; Nye; ۱۹۸۶, Haynes; ۱۹۹۰, Jones و Darrah, ۱۹۹۴; Hinsinger, ۱۹۹۸). بنابراین انتظار نمی‌رود که آنها به صورت اسیدها آزاد شوند بلکه بیشتر به صورت باز جفت این اسیدها یعنی بصورت آنیون آلی آزاد می‌شوند که آنیونهای آلی در pH حدود ۷/۳ (pH سیتوپلاسمی) عبارتند از:

- سیترات که اغلب به صورت آنیون سه ظرفیتی سیترات وجود دارد (pK اسیدی برای Citrate²⁻ - Citrate³⁻ برابر ۶/۴۰ و برای Citrate⁻/Citrate²⁻ برابر ۴/۷۶ است)،
 - مالات به صورت Malate²⁻ (pK اسیدی برای Malate⁻/ Malate²⁻ برابر ۵/۱۱ است)
 - اگزالات به صورت Oxalate²⁻ (pK اسیدی برای Oxalate⁻/Oxalate²⁻ برابر ۴/۱۹ است).
- این آنیونها باید در اسیدی شدن ریزوسفر و جبران بارهای خالص منفی نقش داشته باشند. به همین دلیل فرد ممکن است قبول کند که این ترکیبات بصورت اسیدهای آلی ترشح می‌شوند که متأسفانه اکثر محققان آن را قبول دارند. در حالی که مطمئناً اشاره به ترشح آنیونهای آلی بسیار مناسب است.
- الگوی ترشح این ترکیبات متنوع بین گونه‌های گیاهی فرق می‌کند (e.g. Neumann و Romheld, ۱۹۹۹). برای مثال، سیتریک اسید عمده اسید آلی است که توسط گونه‌هایی مانند باقلای سفید (White lupin) (Johnson و همکاران، ۱۹۹۴; Keerthisinghe و همکاران، ۱۹۹۸; Neumann و Romheld, ۱۹۹۹; Evans و Watt, ۱۹۹۹) و یونجه (Lipton و همکاران، ۱۹۸۷)، بخصوص در شرایط کمبود فسفر ترشح می‌شود. در گیاهان دیگر مانند ذرت، گندم، شلغم روغنی و یا گوجه فرنگی اسید مالیک به عنوان اسید آلی

اصلی بین ترشحات ریشه گیاهان، بخصوص در شرایط کمبود انواع عناصر غذایی گزارش شده است (Hoffland و همکاران، ۱۹۸۹، ۱۹۹۲; Hoffland, ۱۹۹۲; Jones و Darrah, ۱۹۹۵; Jones, ۱۹۹۸; Neumann و Romheld, ۱۹۹۹). در حالی که اگزالیک اسید به نظر می رسد اهمیت اصلی برای گیاهانی مانند چغندر قند (Beissner, ۱۹۹۷; Ggerke و همکاران, ۲۰۰۰a) و یا ذرت (همراه با اسید فرمیک، Krafczyk و همکاران, ۱۹۸۴) داشته باشد. علاوه بر این، تغییرات قابل ملاحظه ای در ترکیب ترشحات ریشه و بخصوص اسیدهای آلی بین ژنوتیپ های مختلف یک گونه معین گیاهی وجود دارد (Delhaize و همکاران, ۱۹۹۳; Pellet و همکاران, ۱۹۹۵; Ryan و همکاران, ۱۹۹۵b; Cieslinki و همکاران, ۱۹۹۸; Kirk و همکاران, ۱۹۹۹b; Gaume, ۲۰۰۰). با این حال محدوده این ارتباطات بین تفاوت های ژنوتیپیک در کارایی جذب فسفر کمتر ثابت شده است. اخیراً "Gaume (۲۰۰۰) با بررسی دو ژنوتیپ متفاوت ذرت نشان داد ژنوتیپی که جهت تامین فسفر مورد نیاز خود در مقادیر کم فسفر خاک مقاوم است، اسیدهای آلی بیشتری (بخصوص اسید ترانس-اکونیتیک، اسیدهای مالیک و سیتریک) را در مقایسه با ژنوتیپ حساس تحت شرایط کمبود فسفر ترشح می کند.

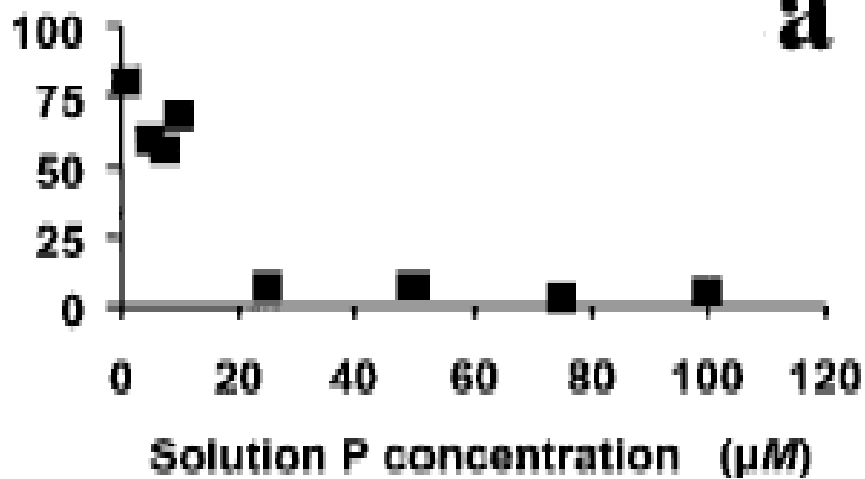
شواهد زیادی در رابطه با الگوی ترشح اسیدهای آلی از ریشه طی دهه های اخیر تجمع یافته است که ترشح آنها پاسخی به تنش های محیطی است. اغلب واکنش ها با در نظر گرفتن ترشح اسیدها و آنیونهای آلی به طور مکرر گزارش شده که در موارد سمیت آلومینیم و کمبود فسفر (طبق بیشتر منابع زیر) و یا کمبود آهن (Ohwaki و Sughara, ۱۹۹۷) مشاهده می شوند. تحقیقات زیادی در این نواحی بر ترشح زیاد آنیونهای آلی مانند ملات در گندم و سیترات در ذرت در پاسخ به سمیت آلومینیم انجام یافته است (Delhaize و همکاران, ۱۹۹۳; Kochian, ۱۹۹۵; Pellet و همکاران, ۱۹۹۵a, b; Ryan و همکاران, ۱۹۹۵b; Cieslinki و همکاران, ۱۹۹۸; Gaume, ۲۰۰۰). چنین فرآیند بالقوه ای روشی کارآمد برای ریشه است که در جهت کاهش سمیت آلومینیم عمل نموده تا قابلیت دسترسی آلومینیم قابل حل را در اثر تشکیل کمپلکس آلومینیم - ملات و آلومینیوم - سیترات کاهش دهد و به نظر می رسد این مکانیسم سم زدایی (Detoxification) آلومینیم در ریزوسفر به طور گسترده در سال های اخیر مورد مطالعه واقع شده است چون آن فرصتی را برای انتخاب ژنوتیپ های مقاوم به آلومینیم با یک معیار بسیار ساده مهیا می کند.

همچنین ترشح اسیدها و آنیونهای آلی در پاسخ به کمبود فسفر در بسیاری از گونه ها مانند شلغم روغنی (Hoffland و همکاران, ۱۹۸۹, ۱۹۹۲; Zhang و همکاران, ۱۹۹۷)، باقلای سفید (Johnson و

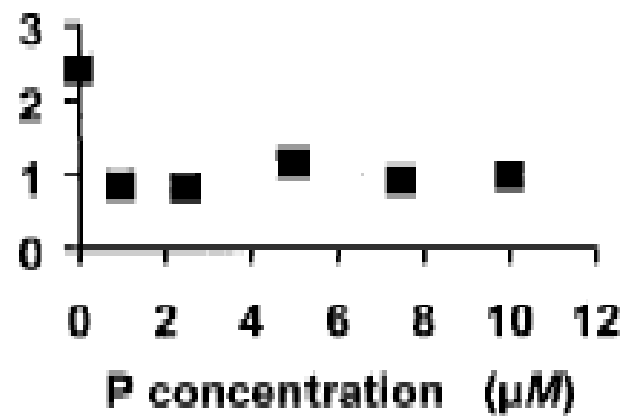
همکاران، ۱۹۹۴، ۱۹۹۶؛ Keerthisinghe و همکاران، ۱۹۹۸؛ Neumann و Romheld، ۱۹۹۹؛ Neumann و همکاران، ۱۹۹۹؛ Watt و Evans، ۱۹۹۹) و یونجه (Lipton و همکاران، ۱۹۸۷) و گونه های متنوع دیگر (Ohwaki و Hirata، ۱۹۹۲؛ Imas و همکاران، ۱۹۹۷a؛ Zhang و همکاران، ۱۹۹۷؛ Egle و همکاران، ۱۹۹۹؛ Neumann و Romheld، ۱۹۹۹؛ Gaume، ۲۰۰۰) افزایش می یابد و به طور مداوم گزارش شده است. این تحقیقات مختلف گزارش داده اند که ترشحات ریشه، اسیدهای سیتریک و مالیک همواره در پاسخ ریشه های گیاه به گرسنگی فسفر ترشح می شوند در این رابطه، مورد بسیار استثنایی باقلای سفید توجه خاصی را به خود اختصاص داده است. در واقع، برآورد شده است که ترشح سیترات توسط باقلای سفید قابل ملاحظه بوده و میزان آن حدود ۱۲ درصد بیوماس گیاهان ۳ هفته ای (Johnson و همکاران، ۱۹۹۶) و بیش از ۲۳ درصد بیوماس گیاهان ۱۳ هفته ای در یک خاک آهکی با فسفر پایین بود (Dinkelaker و همکاران، ۱۹۸۹). در مورد اخیر میزان ترشح سیترات آن قدر زیاد بود که کریستال های مجزا و سفید سیترات کلسیم در مجاورت بسیار نزدیک ریشه های پروتئید تشکیل گردید. این ریشه ها که بطری برس مانند بوده و دارای دسته های مشخصی از ریشه چه های فشرده نزدیک هستند، در پاسخ به کمبود فسفر در باقلای سفید توسعه می یابند (Johnson و همکاران، ۱۹۹۶؛ Keerthisinghe و همکاران، ۱۹۹۸) (شکل ۸a). همچنین Keerthisinghe و همکاران (۱۹۹۸) و Neumann و Romheld (۱۹۹۹) نشان دادند که میزان ترشح سیترات از ریشه های پروتئید باقلای سفید (i) به طور قابل ملاحظه بیشتر از آن مقداری است که در قسمت های دیگر سیستم ریشه ای دیده می شود و میزان آن در شرایط کمبود فسفر خاک افزایش می یابد (شکل ۸b).

همچنین سنتز اسیدهای آلی در ریشه ها توسط عوامل محیطی دیگری از قبیل تامین نوع ازت (آمونومی و یا نیتراتی) تحت تاثیر قرار می گیرد (Haynes، ۱۹۹۰؛ Marschner، ۱۹۹۵؛ Imas و همکاران (۱۹۹۷b) ترشح زیاد کربوکسیلات ها مانند سیترات، مالات و فومارات را در بوته های گوجه فرنگی نشان دادند که بوته ها بجای یون آمونیم با یون نیترات تغذیه شده بودند. علاوه بر این غلظت فزاینده CO_2 یا HCO_3^- در ریزوسفر می تواند متابولیسم کربن سلولهای ریشه (Cramer و همکاران، ۱۹۹۹)، بخصوص فعالیت آنزیم PEP کربوکسیلاز را تحت تاثیر قرار داده و نتیجتاً منجر به افزایش غلظت کربوکسیلات هایی مانند مالات در ریشه گیاهان شود (Gout و همکاران، ۱۹۹۳). حدود این تاثیرات روی ترشح اسیدهای آلی در مطالعه حاضر مورد مطالعه واقع نشده است.

% proteoid roots



**Citrate efflux
($\mu mol h^{-1} g^{-1}$)**



شکل ۸- تاثیر غلظت فسفر محلول بر:

(a) میزان ریشه پروتئید باقلای سفید بر حسب درصد از کل توده ریشه

(b) میزان ترشح یون سیترات از ریشه های پروتئید در غلظت های پایین فسفر محلول

(با توافق Keerthisinghe و همکاران، ۱۹۹۸، با کسب اجازه از Blackwell Science).

۲-۵- اهمیت اکولوژیکی ترشح اسیدها / آنیونهای آلی در ریزوسفر

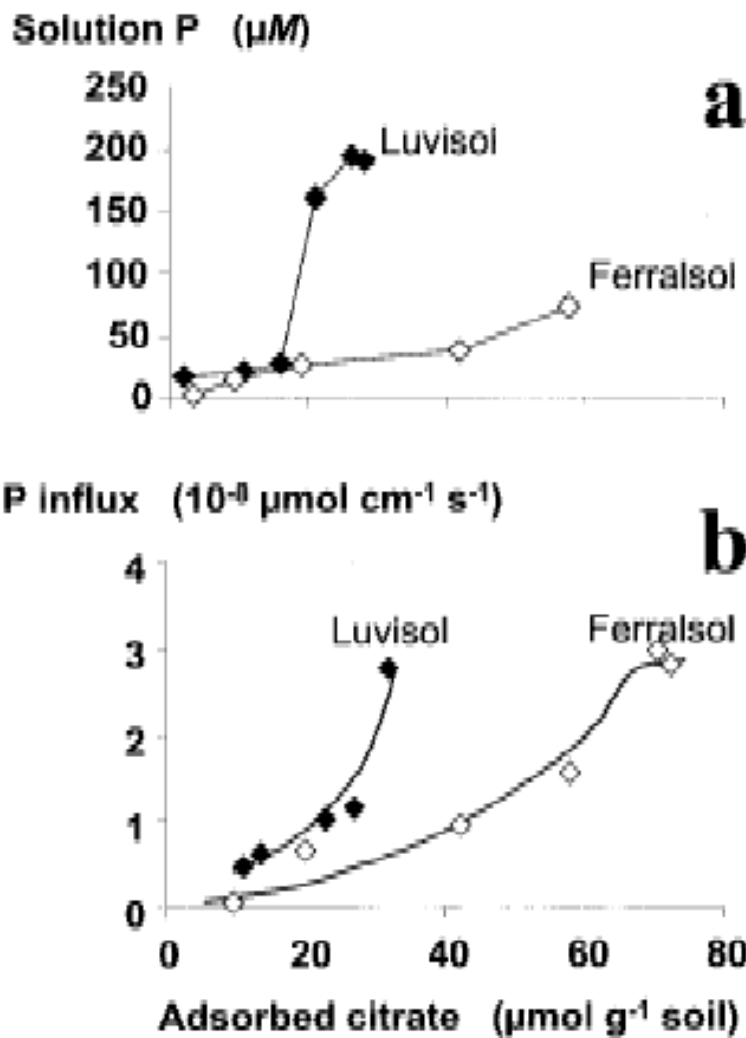
به استثنای بعضی موارد، شدت جریان آنیونهای آلی که از ریشه‌های گیاه ترشح می‌شوند بسیار کمتر از شدت جریان H^+ و یا OH^-/HCO_3^- از ریشه‌ها است (Bottger و Petersen, ۱۹۹۱; Neumann و Romheld, ۱۹۹۹) و در نتیجه اهمیت اکولوژیکی آنها بحث انگیز می‌ماند، که توسط Jones و همکاران وی (Jones و Darrah, ۱۹۹۴; Jones و Brassington, ۱۹۹۸; Jones, ۱۹۹۸) مورد تاکید واقع شده است. در واقع آنیونهای آلی بدلیل وجود مولکولهای ساده و منابع بالقوه انرژی سریعا" توسط میکروفلورای خاک متابولیزه می‌شوند و نیمه عمر آنها در خاک در حدود ۲ تا ۱۲ ساعت است (Jones و Darrah, ۱۹۹۴; Jones و Edward, ۱۹۹۸; Jones, ۱۹۹۸; Kirk و همکاران, ۱۹۹۹a). همچنین، هر گاه اسیدهای آلی تفکیک می‌شوند، آنیونهای حاصله مانند یونهای فسفات با قدرت جذب پایین روی ذراتی مانند اکسیدهای آهن و آلومینیم جذب می‌شوند (Violante و Gianfreda, ۱۹۹۳; Staunton و Leprince, ۱۹۹۴; Jones و Brassington, ۱۹۹۸) (شکل ۴). جذب آنیونهای آلی ممکن است از طریق واکنش تبادل لیگاندی منجر به دفع یونهای فسفات از سطح ذرات خاک و نتیجتا" افزایش قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک شود (Geelhoed و همکاران, ۱۹۹۹). با این حال، اگر آنیونهای آلی به شدت روی اجزای خاک جذب شوند پخشیدگی آنها به سمت ریشه و حد منطقه تاثیر آنها در نزدیکی ریشه‌ها محدود می‌شود (Kirk, ۱۹۹۹).

به دلایل زیادی که در بالا شرح داده شد، آنیونهای آلی مترشحه از ریشه به طور قابل ملاحظه قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک را افزایش می‌دهند و به همین جهت تاثیر این یونها بر بهبود کسب فسفر توسط گیاه هنوز یک موضوع بحث انگیز است که توسط Jones (۱۹۹۸) مورد تاکید واقع شده است. شواهد آزمایشگاهی نسبتا" کمی جهت تایید افزایش جذب فسفر در اثر ترشح آنیونهای آلی در ریزوسفر وجود دارد (Gardner و همکاران, ۱۹۸۳; Haffland و همکاران, ۱۹۸۹). هر چند مدلسازی ریاضی از این موضوع بیشتر حمایت می‌کند (Haffland, ۱۹۹۲; Kirk, ۱۹۹۹; Geelhoed و همکاران, ۱۹۹۹; Gerke و همکاران, ۲۰۰۰a, b). با این وجود، اکثر این محاسبات برای گونه‌های گیاهی مانند باقلای سفید و شلغم روغنی بدست آمده است که مثالهای نسبتا" افراطی هستند، چون این گیاهان بیشترین مقادیر ترشحات را در ریزوسفر آزاد می‌کنند. استنتاج چنین نتایجی برای اکثر گونه‌های گیاهی دیگر که مقادیر کمتری از اسیدهای آلی را ترشح می‌کنند، قابل بحث است.

Gardner و همکاران (۱۹۸۳) در تحقیق اولیه با باقلای سفید نتیجه‌گیری کردند که آنیون آلی سترات نقش اصلی را در کمک به کسب فسفر و آهن از ریزوسفر دارد و مکانیسمی را پیشنهاد کردند که مستلزم

تشکیل کمپلکس Fe-P بود. با این حال آنها نشان داده بودند ریشه های پروتئید باقلای سفید منجر به تغییرات شیمیایی شامل تغییر pH و پتانسیل ردکس می شود که می تواند در قابلیت دسترسی فسفر و آهن دخیل باشد (Gardner و همکاران، ۱۹۸۲). همچنین این نتایج با نتایج Dinkelaker و همکاران (۱۹۸۹) صدق می کند که به بطور واضح اظهار کردند که نمی توانند بین تاثیر سیترات و H^+ آزاد شده از ریشه در افزایش قابلیت دسترسی فسفر فرق بگذارند که اینها نقش اصلی را در تغییر دینامیک های فسفر، آهن، روی و منگنز در ریزوسفر ریشه های پروتئید باقلای سفید بازی می کنند. با این وجود، Dinkelaker و همکاران (۱۹۸۹) نشان دادند که غلظت یونهای فسفات در محلول خاک و نتیجتاً قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک با ترشح این اسیدها بهبود خواهد یافت. این موضوع را می توان از تحقیق Gerke و همکاران (۲۰۰۰a) با سه نوع خاک بسیار متنوع (Ferralsol, Humic podzol و Luvisol) نتیجه گیری کرد که در حضور غلظت بالای سیترات (حدود ۵۰ میکرومول در گرم خاک)، غلظت یونهای فسفات در محلول خاک چند برابر افزایش یافت که در شکل (۹a) نشان داده شده است. Gerke و همکاران (۲۰۰۰b) از این نتایج آزمایشگاهی به عنوان داده های یک مدل جذب عنصر غذایی، نتیجه گیری کردند که جریان فسفر را به داخل ریشه های گیاه می توان با این مدل پیش بینی کرد (شکل ۹b). با این حال، این نتایج بیانگر تاثیر کم یا عدم تاثیر ترشحات بر حلالیت و قابلیت دسترسی فسفر در خاک است که مقدار آن کمتر از مقداری است که توسط شبدر قرمز و باقلای سفید ترشح می شود که این گیاهان به ترتیب غلظت سیترات را حدود ۱۰ و ۵۰ میکرومول در هر گرم خاک موجب می شوند (شکل ۹a). لذا لازمه تاثیر قابل ملاحظه ترشح سیترات بر افزایش قابلیت دسترسی فسفر این است که میزان ترشح آن بیشتر از مقادیر گزارش شده باشد. در مدل ایشان که اثرات بالقوه سیترات نیز اعمال می شود، Kirk (۱۹۹۹) با بکار بردن مقدار نسبتاً متعادل ترشح سیترات نتیجه گیری کرد که بین پروفیل های تخلیه فسفر برآوردی و مشاهده ای در ریزوسفر برنج زمین پست همبستگی خوبی وجود دارد. این مقدار سیترات که توسط Kirk و همکاران (۱۹۹۹a) محاسبه شده است، با مقداری که Kirk و همکاران (۱۹۹۹a) در آزمایش قبلی با برنج زمین پست با فسفر پایین در محلول غذایی اندازه گیری کردند، مقدار آن نسبتاً خوب است. هر چند مقدار ترشح آن بالغ بر ۲ تا ۳ درصد ماده خشک گیاهی می باشد، ولی کمتر از مقداری است که برای باقلای سفید گزارش شده است (قسمت بالا را ملاحظه فرمایید). ایشان بیان می دارند که آن دقیقاً به اندازه ای نیست که من آن را مقدار نسبتاً متعادل نامیده ام. با این وجود اشاره می کند که هر چند ترشح مقدار زیادی اسید آلی توسط گیاهان دو لپه ای، بخصوص بعضی گونه های لگوم (Jones, ۱۹۹۸) به وفور گزارش شده است، بعضی گراس

ها نیز توانایی ترشح قابل ملاحظه اسیدهای کربوکسیلیک را دارند که برای برنج در اینجا نشان داده شده است.



شکل ۹- تاثیر مقدار سیترات جذب شده روی ذرات خاک بر:

(a) غلظت فسفر محلول دو نوع خاک (با توافق Wiley-VCH Verlag، و دکتر J. Gerk، ۲۰۰۰a)

(b) شدت جریان فسفر یک ریشه در دو نوع خاک (با توافق Wiley-VCH Verlag، و دکتر J. Gerk، ۲۰۰۰a)

خاک Ferralsol در تعادل با pH ۴/۲ تا ۴/۶ (مربعات خالی) و خاک Luvisol در تعادل با pH ۶/۶

تا ۶/۸ (مربعات پر).

نتایج جالب توجه دیگر از مدل Kirk (۱۹۹۹) بدست می‌آید که آن دفع فسفر از مکانهای جذب توسط یون‌های سیترات است که می‌تواند نقش دیگر سیترات را در افزایش حلالیت فسفر معدنی نشان دهد. با این وجود، مقادیر سیتراتی که در ریزوسفر برنج جذب گردید بسیار کمتر از مقدار فسفری است که جذب ذرات خاک می‌شود و لذا این مقدار سیترات نمی‌تواند چنین مقادیر بالای فسفر را از سطح ذرات خاک با واکنش تبادل لیگاندی ساده جایگزین کند. بدین ترتیب Kirk (۱۹۹۹) نتیجه‌گیری کرد که مکانیسم افزایش حلالیت فسفر خاک توسط سیترات بیشتر عبارت است از:

۱- کلاته کردن فلزاتی که موجب رسوب یونهای فسفات می‌شوند. که مطابق با نتایج Kirk و همکاران (۲۰۰۰a) است (جدول ۱ را نگاه کنید).

تشکیل کمپلکس سیترات-فلز-فسفر که قبلاً توسط Gardner و همکاران (۱۹۸۳) گزارش شده است. در بیشتر گزارشات سابق سیترات بیشتر مورد توجه قرار گرفت و جالب توجه است که مطالعات سابق در مقایسه توانایی اسیدهای آلی در حل فسفر معدنی خاک همگی به سیتریک اسید و اگزالیک اسید اشاره داشتند که در حل فسفر معدنی خاک بسیار کارآمد هستند (Bolan و همکاران، ۱۹۹۴؛ Staunton و Leprince، ۱۹۹۶؛ Jones، ۱۹۹۸). Bolan و همکاران (۱۹۹۴) و Lan و همکاران (۱۹۹۵) نشان دادند که توانایی اسیدهای آلی در حل فسفر خاک مطابق با پایداری کمپلکس آنها با آلومینیم بوده در نگاه اول، این مورد بیشتر نتایج Kirk (۱۹۹۹) را درباره مکانیسم حلالیت فسفر خاک در پاسخ به ترشح آنیون سیترات در ریزوسفر برنج تایید می‌کند. هر چند، نقش آنیونهای سیترات و اگزالات با در نظر گرفتن جذب آنیونهای آلی روی ذرات خاک به عنوان عامل اصلی به نظر می‌رسد (Jones و Brassington، ۱۹۹۸) (شکل ۴). همچنین توانایی ویژه این دو آنیون در حل فسفر معدنی خاک، احتمالاً از توانایی زیاد آنها در جایگزینی یونهای فسفات سطح ذرات خاک از طریق تبادل لیگاندی باشد. برای مثال، اثر بسیار شگرف سیترات توسط Geelhoed و همکاران (۱۹۹۹) در مورد جذب فسفر بر روی گوتیت پیش بینی شد که موقع مقدار ترشح این اسید از ریشه شلغم روغنی در شرایط کمبود فسفر محاسبه گردید (Hoffland و همکاران، ۱۹۸۹) که حداقل برای گوتیت با تخلیه کم فسفر با یک غلظت تعادلی یونهای فسفات در حدود ۰/۱ میکرو مولار (در عدم حضور یون سیترات) صورت گرفت.

۳-۵- موارد دیگر ترشحات ریشه

در مقایسه با سیترات، وجود مقادیر زیادی اگزالات در ترشحات خیلی کمتر مورد تایید واقع شده است. با این حال طبق گزارشات، مقدار یون اگزالات در بین ترشحات ریشه گونه‌هایی مانند چغندر قند (Beissner, ۱۹۹۷)، اسفناج (Gerke و همکاران، ۲۰۰۰a) و ذرت (Krafczyk و همکاران، ۱۹۸۴) ممکن است در غالبیت باشد. اگزالات تقریباً می‌تواند مانند سیترات در افزایش حلالیت فسفر خاک (Fax و همکاران، ۱۹۹۰؛ Bolan و همکاران، ۱۹۹۴؛ Gerke و همکاران، ۲۰۰۰a) و نتیجتاً در بهبود کسب یونهای فسفات از محلول خاک موثر باشد (Gerke و همکاران، ۲۰۰۰b). با این حال، اهمیت اکولوژیکی اگزالات برای اکثر گیاهان زراعی قابل بحث باقی است. یون اگزالات شاید برای درختان جنگلی اهمیت حیاتی دارد که در آن بسیاری از قارچهای ساپروفیتیک (Connolly و Jellison، ۱۹۹۵)، قارچ‌های اکتینومیکوریزال (Lapeyrie و همکاران، ۱۹۸۷؛ Lapeyrie، ۱۹۹۸؛ Paris و همکاران، ۱۹۹۶) یا ریشه‌های اکتینومیکوریزال (Casarin، ۱۹۹۹) مقادیر زیادی اگزالات ترشح می‌کنند. سرانجام اگزالات به صورت کریستال‌های مجزای کلسیم اگزالات در محیط آهکی رسوب می‌کند (Verrechia، ۱۹۹۰؛ Verrechia و Dumont، ۱۹۹۹). Casarin (۱۹۹۹) نشان داد که مقدار ترشح اگزالات توسط بعضی از همیارهای اکتینومیکوریزال با کاج (*Pinus pinaster*) با افزایش همزمان قابلیت دسترسی فسفر (فسفر قابل عصاره گیری با روش Olsen) در ریزوسفر همبستگی زیادی داشت و بنابراین دلیل بهبود قابلیت دسترسی فسفر برای گیاه میزبان میکوریزال را در مقایسه با گیاهان شاهد بدون میکوریزال می‌توان توجیه کرد. با این حال، این تحقیق اشاره داشت که ترشح اگزالات توسط ریشه‌های میکوریزال عمدتاً از هیف قارچ‌های اکتینومیکوریزال منشاء می‌گیرد.

ترشحات دیگر ریشه ممکن است نقش قابل ملاحظه‌ای در کسب فسفر معدنی خاک بازی کند. Ae و همکاران (۱۹۹۰) نشان دادند که توانایی ویژه نخود (*Pigeon*) در استفاده از فسفات آهن با حلالیت پایین مربوط به ترشح اسید پیسیدیک (*Piscidi acid*) و بعضی مشتقات آن بود. این محققان اشاره کردند که حلالیت فسفر از طریق کلاته کردن آهن توسط این آنیونها افزایش یافت. آنها نشان دادند که جزء فعال این اسید آلی مربوط به گروه‌های فعال کربوکسیل و هیدروکسیل بخش تارتاریک است. فنلیک‌ها همچنین به عنوان ترشحات مهم ریشه گزارش شده‌اند که ممکن است اجزای مختلف آهن (Marschner و Romheld، ۱۹۹۴) و آلومینیم (Heim و همکاران، ۱۹۹۹) را از طریق واکنش‌های کمپلکسی تحت تاثیر قرار دهند. دلالت احتمالی آنها در دینامیک یونهای فسفات در ریزوسفر بدین طریق ممکن است، هر چند هیچ مدرک

مستقیمی به عقیده نویسنده در این مورد گزارش نشده است. علاوه بر اینها ترشحات دیگر ریشه مانند فیتوسیدروفرها در جذب فلزات دو و سه ظرفیتی و بخصوص آهن شناخته شده هستند (Murakami و همکاران، ۱۹۸۹). به دلیل کلاته شدن قوی آهن توسط چنین ترکیباتی، انتظار می‌رود که ترشح آنها توسط ریشه‌های گیاه می‌تواند منجر به افزایش حلالیت آهن متصل به فسفات‌ها باشد که نتیجتاً منجر به افزایش قابلیت دسترسی فسفر معدنی در ریزوسفر می‌شود که توسط Jayachandran و همکاران (۱۹۸۹) مورد بحث قرار گرفته است. هر چند مدرک مستقیمی برای این وجود ندارد.

۶- نتایج

هدف مقاله حاضر مرور عوامل و فرآیندهایی بود که با آن ریشه گیاه می‌تواند تحرک شیمیایی و در نتیجه قابلیت دسترسی فسفر معدنی را در ریزوسفر تغییر دهند. غلظت یونهای فسفات در محلول خاک توسط گونه‌های مختلف شیمیایی فسفر و تعدادی از فرآیندهای ناشی از فاز جامد خاک (واکنش‌های جذب - دفع و یا رسوب - حل شدن) تحت تاثیر قرار می‌گیرد که همه آنها تحت تاثیر فاکتورهای اصلی مانند pH و غلظت کاتیونهای فلزی مانند کلسیم، آهن و آلومینیم و غلظت آنیونهای معدنی رقیب (بخصوص یون بی‌کربنات و احتمالاً یون سولفات) و لیگاند‌های آلی مانند آنیونهای کربوکسیلیک می‌باشد. با تعدیل این فاکتورها و با در نظر گرفتن فعالیت‌های جذب و دفع، در واقع ریشه‌های گیاه می‌تواند تعادلهای شیمیایی و نتیجتاً تحرک و قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک را تغییر دهد. با این حال، با توجه به اهمیت نسبی فرآیندهای مختلف در چنین تعدیلهایی به نظر می‌رسد تغییر قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک توسط ریشه هنوز خیلی ناشناخته است. تعداد زیادی تحقیق روی ترشح آنیونهای آلی و پروتونها و اثرات آنها بر قابلیت دسترسی فسفر انجام شده است. در حالی که تحقیق کمتری روی تاثیر آزاد لیگاندهای معدنی مانند یونهای بی‌کربنات بر قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک صورت گرفته است. تمامی این فرآیندها احتمالاً منجر به افزایش غلظت فسفر در محلول خاک و نتیجتاً منجر به افزایش قابلیت دسترسی فسفر می‌شود. روش دیگر ریشه گیاهی برای افزایش جذب فسفر داشتن کارایی زیاد آن در تخلیه فسفر محلول خاک است، که توانایی جذب مقادیر زیادی فسفر را در غلظت‌های پایین فسفر خاک دارند. بنابراین تحقیقی لازم است صورت گیرد که به جای تمرکز روی یک فرآیند، سهم نسبی فرآیندهای گوناگون ریشه را بررسی کند که این فرآیندها قابلیت دسترسی فسفر معدنی خاک را تغییر میدهند. تحقیق حاضر به شناسایی اولویت‌ها در تحقیقات بعدی کمک خواهد کرد. همچنین علاوه بر مدلسازی

ریاضی، توسعه روشهای جدید حاصل از زیست شناسی مولکولی و ژئوشیمیایی خاک، به معلوم ساختن اثرات متقابل بین گیاه و خاک کمک خواهد کرد. حتی فرآیندهای ریزوسفر با در نظر گرفتن اثرات متقابل ناشی از میکروفلورای ریزوسفر بسیار پیچیده تر خواهد شد. بنابراین تعجب آور نیست که پژوهش جهت جستجوی روشی عمومی برای آزمون خاک (اندازه گیری فسفر) و پیش بینی قابلیت دسترسی فسفر خاک برای محدوده‌ای از گونه‌های گیاهی و برای محدوده گسترده‌ای از تیپ‌های خاک غیر موفقیت آمیز است و به مدت زیادی بیهوده خواهد ماند.

بسیاری از فرآیندهای مذکور تحت تاثیر مراحل مختلف تغذیه‌ای گیاهان قرار می‌گیرند. علاوه بر این، فرآیندهای مذکور بین گونه‌ها و حتی بین ژنوتیپ‌های مختلف گونه معین گیاهی (هر چند کمتر قابل استناد است) فرق می‌کند. این موضوع به منظور درک بهتر سازگاری گیاه در شرایط فسفر پایین خاک و پیامدهای این سازش در رقابت دینامیک گیاه در داخل جامعه‌های مختلف گیاهی اکوسیستم و اگر اکوسیستم (گیاهان یکساله علفی، محصولات همیار، علف‌های هرز در مقابل محصولات) لازم است بیشتر مورد مطالعه قرار گیرد. علاوه بر این، این موضوع لازم است در برنامه‌های اصلاحی ژنتیک به خوبی مورد استفاده و بهره‌برداری قرار گیرد تا ژنوتیپ‌هایی با کارایی بالای جذب فسفر (P-efficient) ایجاد شود. در واقع بسیاری از فرآیندهای مذکور در کارایی کسب فسفر توسط گیاه دخیل هستند، با این حال کارایی جذب فسفر توسط گیاه به تعدادی از صفات و عوامل دیگر بستگی دارد که عبارت از رشد و ساختار ریشه، توسعه تارهای کشنده ریشه و همیارهای همزیست و میکوریزال است که این ویژگی‌ها برای کسب کافی عناصر غذایی بسیار کم تحرک مانند فسفر حیاتی است. بنابراین ارزیابی فرآیندهای ریزوسفر دخیل در کارایی جذب فسفر برای آینده اولویت تحقیقی محسوب می‌شود. تحقیقات بیشتری به منظور مقابله با چالش مدیریت خوب تغذیه فسفر گیاهان در نواحی مختلف هموسفرهای شمالی و جنوبی لازم است تا ضمن افزایش میزان تولید جهانی محصول، منابع محدود کودهای فسفوری برای آینده ذخیره شده و به کیفیت زیست محیطی لطمه‌ای وارد نشود.

منابع مورد استفاده:

- Ae N, Arihara J, Okada K, Yoshihara T and Johansen C 1990 Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent. *Science* 248, 477–480.
- Aguilar S A and van Diest A 1981 Rock phosphate mobilization induced by the alkaline pattern of legumes utilizing symbiotically fixed nitrogen. *Plant Soil* 61, 27–42.
- Ahmad A R and Nye P H 1990 Coupled diffusion and oxidation of ferrous iron in soils. I. Kinetics of oxygenation of ferrous iron in soil suspension. *J. Soil Sci.* 41, 395–409.
- Arvieu J C 1980 Réactions des phosphates minéraux en milieu calcaire: conséquences sur l'état et la solubilité du phosphore. *Sci. Sol* 3, 179–190.
- Arvieu J C and Bouvier O 1974 Les processus chimiques de l'évolution des phosphates en sols calcaires. *Sci. Sol* 4, 207–224.
- Asady G H and Smucker A J M 1989 Compaction and root modifications of soil aeration. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 53, 251–254.
- Asher C J and Loneragan J F 1967 Response of plants to phosphate concentration in solution culture: I. Growth and phosphorus content. *Soil Sci.* 103, 225–233.
- Barber S A 1995 Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach. 2nd Ed. John Wiley, New York, USA, 414 p.
- Barrow N J 1984 Modelling effects of pH on phosphate sorption by soils. *J. Soil Sci.* 35, 283–297.
- Batjes N H 1997 A world data set of derived soil properties by FAO-UNESCO soil unit for global modelling. *Soil Use Manage.* 13, 9–16.

- Begg C B M, Kirk G J D, MacKenzie A F and Neue H-U 1994 Root-induced iron oxidation and pH changes in the lowland rice rhizosphere. *New Phytol.* 128, 469–477.
- Bekele T, Cino B J, Ehlert P A I, Van der Maas A A and van Diest A 1983 An evaluation of plant-borne factors promoting the solubilization of alkaline rock phosphates. *Plant Soil* 75, 361–78.
- Beissner L 1997 Mobilisierung von Phosphor aus organischen und anorganischen P-Verbindungen durch Zuckerrübenwurzeln. PhD Dissertation, Cuvillier Verlag Göttingen, Germany.
- Bertrand I, Hinsinger P, Jaillard B and Arvieu J C 1999 Dynamics of phosphorus in the rhizosphere of maize and rape grown on synthetic, phosphated calcite and goethite. *Plant Soil* 211, 111–119.
- Bhat K K S and Nye P H 1973 Diffusion of phosphate to plant roots in soil. I. Quantitative autoradiography of the depletion zone. *Plant Soil* 38, 161–175.
- Bolan N S, White R E and Hedley M J 1990 A review of the use of phosphate rocks as fertilisers for direct application in Australia and New Zealand. *Aust. J. Exp. Agric.* 30, 297–313.
- Bolan N S, Naidu R, Mahimairaja S and Baskaran S 1994 Influence of low-molecular-weight organic acids on the solubilization of phosphates. *Biol. Fert. Soils* 18, 311–319.
- Bolan N S, Elliot J and Gregg P E H 1997 Enhanced dissolution of phosphate rocks in the rhizosphere. *Biol. Fert. Soils* 24, 169–174.
- Bowen G D and Rovira A D 1999 The rhizosphere and its management to improve plant growth. *Adv. Agron.* 66, 1–102.
- Breeze V G, Wild A, Hopper M J and Jones L H P 1984 The uptake of phosphate by plants from flowing nutrient solution. II. Growth of *Lolium perenne* L. at constant phosphate concentrations. *J. Exp. Bot.* 35, 1210–1221.
- Casarin V 1999 Actions chimiques exercées par des champignons ectomycorhiziens sur la rhizosphère. Conséquences sur la biodisponibilité du phosphore. PhD Thesis, ENSA.M, Montpellier, 112 p.
- Cieslinski G, Rees K C J, van. Szmigielska A M, Krishnamurti G S R and Huang P m 1998 Low-molecular-weight organic acids in rhizosphere soils of durum wheat and their effect on cadmium bioaccumulation. *Plant Soil* 203, 109–117.
- Clarkson D T and Scattergood C B 1982 Growth and phosphate transport in barley and tomato plants during the development of, and recovery from, phosphate-stress. *J. Exp. Bot.* 33, 865–875.
- Connolly J H and Jellison J 1995 Calcium translocation, calcium oxalate accumulation, and hyphal sheath morphology in the white-rot fungus *Resinicium bicolor*. *Can. J. Bot.* 73, 927–936.
- Cramer M D, Gao Z F and Lips S H 1999 The influence of dissolved inorganic carbon in the rhizosphere on carbon and nitrogen metabolism in salinity-treated tomato plants. *New Phytol.* 142, 441–450.
- Curl E A and Truelove B 1986 *The rhizosphere*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany, 288 p.
- Dakora F D and Phillips D A 2000 Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *In Food security in nutrient-stressed environments: exploring plants' genetic capabilities*. Ed. J J Adu-Gyamfi. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands (in press).
- Darrah P R 1993 The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach. *Plant Soil* 155/156, 1–20.
- Delhaize E, Ryan P R and Randall P J 1993 Aluminium tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) 2. Aluminium stimulated excretion of malic acid from root apices. *Plant Physiol.* 103, 695–702.
- Dinkelaker B, Römheld V and Marschner H 1989 Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Cell Environ.* 12, 285–292.

- Dong B, Ryan P R, Rengel Z and Delhaize E 1999 Phosphate uptake in *Arabidopsis thaliana*: dependence of uptake on the expression of transporter genes and internal phosphate concentrations. *Plant Cell Environ.* 22, 1455–1561.
- Durand R 1980 Variations saisonnières de la concentration des solutions et des gaz du sol en milieu crayeux. *Sci. Sol* 3, 217–229.
- Earl K D, Syers J K and McLaughlin J R 1979 Origin of citrate, tartrate, and acetate on phosphate sorption by soils and synthetic gels. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 43, 674–678.
- Egle K, Römer W, Gerke J and Keller H 1999 The influence of phosphorus nutrition on the organic acid exudation of the roots of three lupin species. In Proceedings of the 9th International Lupin Conference, 20–24th June 1999, Klink/Müritz, Germany (in press).
- Farr L E, Vaidyanathan L V and Nye P H 1969 Measurement of ionic concentration gradients in soil near roots. *Soil Sci.* 107, 385–91.
- Fischer W R, Flessa H and Schaller G 1989 pH values and redox potentials in microsites of the rhizosphere. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.* 152, 191–195.
- Föhse D, Claassen N and Jungk A 1988 Phosphorus efficiency of plants. I. External and internal requirement and P uptake efficiency of different plant species. *Plant Soil* 110, 101–109.
- Fox T R, Comerford N B and McFee W W 1990 Phosphorus and aluminum release from a spodic horizon mediated by organic acids. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54, 1763–1767.
- Freeman J S and Rowell D L 1981 The adsorption and precipitation of phosphate onto calcite. *J. Soil Sci.* 32, 75–84.
- Frossard E, Condron L M, Oberson A, Sinaj S and Fardeau J C 2000 Processes governing phosphorus availability in temperate soils. *J. Environ. Qual.* 29, 12–53.
- Gahoonia T S and Nielsen N E 1992 The effect of root-induced pH change on the depletion of inorganic and organic phosphorus in the rhizosphere. *Plant Soil* 143, 183–189.
- Gahoonia T S, Claassen N and Jungk A 1992 Mobilization of phosphate in different soils by ryegrass supplied with ammonium or nitrate. *Plant Soil* 140, 241–248.
- Gahoonia T S, Care D and Nielsen N E 1997 Root hairs and phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. *Plant Soil* 191, 181–188.
- Gardner W K, Parberry D G and Barber D A 1982 The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. I. Some characteristics of the soil/root interface. *Plant Soil* 68, 19–32.
- Gardner W K, Barber D A and Parberry D G 1983 The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. III. The probable mechanism by which phosphorus movement in the soil/root interface is enhanced. *Plant Soil* 70, 107–124.
- Gaume A 2000 Low-P tolerance of various maize cultivars: the contribution of the root exudation. PhD Dissertation, Swiss Federal Institute of Technology, Zürich, Switzerland.
- Geelhoed, J S, Findenegg G R and Van Riemsdijk W H 1997a Availability to plants of phosphate adsorbed on goethite: experiment and simulation. *Eur. J. Soil Sci.* 48, 473–481.
- Geelhoed, J S, Hiemstra T and Van Riemsdijk W H 1997b Phosphate and sulfate adsorption on goethite: single anion and competitive adsorption. *Geochim. Cosmochim. Acta* 61, 2389–2396.
- Geelhoed J S, Van Riemsdijk W H and Findenegg G R 1997c Effects of sulphate and pH on the plant-availability of phosphate adsorbed on goethite. *Plant Soil* 197, 241–249.
- Geelhoed J S, Van Riemsdijk W H and Findenegg G R 1999 Simulation of the effect of citrate exudation from roots on the plant availability of phosphate adsorbed on goethite. *Eur. J. Soil Sci.* 50, 379–390.

- Gerke J, Beissner L and Römer W 2000a The quantitative effect of chemical phosphate mobilization by carboxylate anions on P uptake by a single root. I. The basic concept and determination of soil parameters. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 163, 207–212.
- Gerke J, Beissner L and Römer W 2000b The quantitative effect of chemical phosphate mobilization by carboxylate anions on P uptake by a single root. II. The importance of soil and plant parameters for uptake of mobilized P. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 163, 213–219.
- Gollany H T, Schumacher T E, Rue R R and Liu S-Y 1993 A carbon dioxide microelectrode for in situ pCO₂ measurement. *Microchem. J.* 48, 42–49.
- Gout E, Bligny R, Pascal N and Douce R 1993 ¹³C nuclear magnetic resonance studies of malate and citrate synthesis and compartmentation in higher plant cells. *J. Biol. Chem.* 268, 3986–3992.
- Gregory P J and Hinsinger P 1999 New approaches to studying chemical and physical changes in the rhizosphere: an overview. *Plant Soil* 211, 1–9.
- Grinstead M J, Hedley M J, White R E and Nye P H 1982 Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald). I. pH changes and the increase in P concentration in the soil solution. *New Phytol.* 91, 19–29.
- Hamon R E 1995 Identification of factors governing cadmium and zinc bioavailability in polluted soils. PhD Thesis, Univ. of Nottingham, UK.
- Haynes R J 1990 Active ion uptake and maintenance of cation-anion balance: a critical examination of their role in regulating rhizosphere pH. *Plant Soil* 126, 247–264.
- Hedley M J, Nye P H and 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.* 91, 31–44.
- Hedley M J, Kirk G J D and Santos M B 1994 Phosphorus efficiency and the form of soil phosphorus utilized by upland rice cultivars. *Plant Soil* 158, 53–62.
- Heim A, Luster J, Brunner I, Frey B and Frossard E 1999 Effects of aluminium treatment on Norway spruce roots: aluminium binding forms, element distribution, and release of organic substances. *Plant Soil* 216, 103–116.
- Hendriks L, Claassen N and Jungk A 1981 Phosphatverarmung des wurzelnahen Bodens und Phosphataufnahme von Mais und Raps. *Z. Pflanzenern. Bodenkd.* 144, 486–499.
- Hiltner L 1904 Über neuere Ehrfahrungen und Problem auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Grundüngung und Brache. *Arb. Dtsch. Landwirt. Ges.* 98, 59–78.
- Hinsinger P 1998 How do plant roots acquire mineral nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere. *Adv. Agron.* 64, 225–265.
- Hinsinger P 2001 Bioavailability of trace elements as related to root-induced chemical changes in the rhizosphere. *In* Trace elements in the rhizosphere. Eds G R Gobran, W W Wenzel and E Lombi. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Hinsinger P and Gilkes R J 1995 Root-induced dissolution of phosphate rock in the rhizosphere of lupins grown in alkaline soil. *Aust. J. Soil Res.* 33, 477–489.
- Hinsinger P and Gilkes R J 1996 Mobilization of phosphate from phosphate rock and alumina-sorbed phosphate by the roots of ryegrass and clover as related to rhizosphere pH. *Eur. J. Soil Sci.* 47, 533–544.
- Hinsinger P and Gilkes R J 1997 Dissolution of phosphate rock in the rhizosphere of five plant species grown in an acid, P-fixing mineral substrate. *Geoderma* 75, 231–249.

- Hoffland E 1992 Quantitative evaluation of the role of organic acid exudation in the mobilization of rock phosphate by rape. *Plant Soil* 140, 279–289.
- Hoffland E, Findenegg G R and Nelemans J A 1989 Solubilization of rock phosphate by rape. II. Local root exudation of organic acids as a response to P-starvation. *Plant Soil* 113, 161–165.
- Hoffland E, Van den Boogaard R, Nelemans J A and Findenegg G R 1992 Biosynthesis and root exudation of citric and malic acids in phosphate-starved rape plants. *New Phytol.* 122, 675–680.
- Huang C, Barker S J, Langridge P, Smith F W and Graham R D 2000 Zinc deficiency up-regulates expression of high-affinity phosphate transporter genes in both phosphate-sufficient and -deficient barley roots. *Plant Physiol.* 124, 415–422.
- Hübel F and Beck E 1993 In-situ determination of the P-relations around the primary root of maize with respect to inorganic and phytate-P. *Plant Soil* 157, 1–9.
- Imas, Bar-Yosef B, Kafkafi U and Ganmore-Neumann R 1997a Phosphate induced carboxylate and proton release by tomato roots. *Plant Soil* 191, 35–39.
- Imas, Bar-Yosef B, Kafkafi U and Ganmore-Neumann R 1997b Release of carboxylic anions and protons by tomato roots in response to ammonium nitrate ratio and pH in nutrient solution. *Plant Soil* 191, 27–34.
- Inskip W P and Bloom P R 1986 Calcium carbonate supersaturation in soil solutions of calciquolls. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50, 1431–1437.
- Jaillard B, Ruiz L and Arvieu J C 1996 pH mapping in transparent gel using color indicator videodensitometry. *Plant Soil* 183, 85–95.
- Jaillard B, Schneider A, Mollier A and Pellerin S 2000 Modelling the mineral uptake by plants based on the bio-physical-chemical functioning of the rhizosphere. *In Fonctionnement des Peuplements Végétaux Sous Contraintes Environnementales*. Eds P Maillard and R Bonhomme. pp. 253–287. INRA, Paris, France.
- Jaillard B, Plassard C and Hinsinger P 2001 Measurements of H⁺ fluxes and concentrations in the rhizosphere. *In Soil acidity handbook*. Ed. Z Rengel. Marcel Dekker Inc., New York, USA (in press).
- Jarvis S C and Robson A D 1983 The effects of nitrogen nutrition of plants on the development of acidity in Western Australian soils. I. Effects with subterranean clover grown under leaching conditions. *Aust. J. Agric. Res.* 34, 341–353.
- Jayachandran K, Schwab A P and Hetrick B A D 1989 Mycorrhizal mediation of phosphorus availability: synthetic iron chelate effects on phosphorus solubilization. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 53, 1701–1706.
- Johnson J F, Allan D L and Vance C P 1994 Phosphorus stress induced proteoid roots show altered metabolism in *Lupinus albus*. *Plant Physiol.* 104, 657–665.
- Johnson J F, Allan D L, Vance C P and Weiblen G 1996 Root carbon dioxide fixation by phosphorus-deficient *Lupinus albus*: contribution to organic acid exudation by proteoid roots. *Plant Physiol.* 112, 19–30.
- Jones D L 1998 Organic acids in the rhizosphere — a critical review. *Plant Soil* 205, 25–44.
- Jones D L and Brassington D S 1998 Sorption of organic acids in acid soils and its implications in the rhizosphere. *Eur. J. Soil Sci.* 49, 447–455.
- Jones D L and Darrah P R 1994 Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. *Plant Soil* 166, 247–257.
- Jones D L and Darrah P R 1995 Influx and efflux of organic acids across the soil-root interface of *Zea mays* L. and its implications in rhizosphere C flow. *Plant Soil* 173, 103–109.

- Lapeyrie F, Chilvers G A and Bhem C. A 1987 Oxalic acid synthesis by the mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* (Batsch. Ex Fr.) Fr. *New Phytol.* 106, 139–146.
- Le Bot J, Alloush G A, Kirkby E A and Sanders F E 1990 Mineral nutrition of chickpea plants supplied with NO_3 or $\text{NH}_4\text{-N}$. II. Ionic balance in relation to phosphorus stress. *J. Plant Nutr.* 13, 1591–1605.
- Lewis D G and Quirk J P 1967 Phosphate diffusion in soil and uptake by plants. III. P^{31} -movement and uptake by plants as indicated by P^{32} -autoradiography. *Plant Soil* 27, 445–453.
- Li L and Stanforth R 2000 Distinguishing adsorption and surface precipitation of phosphate on goethite ($\alpha\text{-FeOOH}$). *J. Colloid Interface Sci.* 230, 12–21.
- Lindsay W L 1979 *Chemical equilibria in soils*. John Wiley & Sons, New York, USA, 449 p.
- Lindsay W L, Vlek P L G and Chien S H 1989 Phosphate minerals. *In Minerals in soil environment*, 2nd edn. Eds J B Dixon and S B Weed. pp. 1089–1130. Soil Science Society of America, Madison, WI, USA.
- Lipton D S, Blanchar R W and Blevins D G 1987 Citrate, malate, and succinate concentration in exudates from P-sufficient and P-stressed *Medicago sativa* L. seedlings. *Plant Physiol.* 85, 315–317.
- Marschner H 1995 *Mineral nutrition of higher plants*. 2nd edn. Academic Press, London, UK. 889 p.
- Marschner H and Römheld V 1994 Strategies of plants for acquisition of iron. *Plant Soil* 165, 261–274.
- Marschner H, Römheld V and Ossenberg-Neuhaus H 1982 Rapid method for measuring changes in pH and reducing processes along roots of intact plants. *Z. Pflanzenphysiol.* 105, 407–416.
- Martin R R, Smart R St C and Tazaki K 1988 Direct observation of phosphate precipitation in the goethite/phosphate system. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52, 1492–1500.
- Matar A, Torrent J and Ryan J 1992 Soil and fertilizer phosphorus and crop responses in the dryland mediterranean zone. *Adv. Soil Sci.* 18, 81–146.
- McLaughlin M J, Smolders E and Merckx R 1998 Soil–root interface: Physicochemical processes. *In Soil Chemistry and Ecosystem Health*, Special Publication no 52. pp. 233–277. Soil Science Society of America, Madison, WI, USA.
- McLay C D A, Barton L and Tang C 1997 Acidification potential of ten grain legume species grown in nutrient solution. *Aust. J. Agric. Res.* 48, 1025–1032.
- Mench M, Morel J L, Guckert A and Guillet B 1987 Metal binding with root exudates of low molecular weight. *J. Soil Sci.* 39, 521–527.
- Mengel K and Kirkby E A 1987 *Principles of Plant Nutrition*. 4th edn. International Potash Institute, Bern, Switzerland, 687 p.
- Moorby H, White R E and Nye P H 1988 The influence of phosphate nutrition on H ion efflux from the roots of young rape plants. *Plant Soil* 105, 247–256.
- Morel C and Hinsinger P 1999 Root-induced modifications of the exchange of phosphate ion between soil solution and soil solid phase. *Plant Soil* 211, 103–110.
- Murakami T, Ise K, Hayakawa M, Kamei S and Takagi S 1989 Stabilities of metal complexes of mugineic acids and their specific affinities for iron(III). *Chem. Lett.*, 2137–2140.
- Murmann R P and Peech M 1969 Effect of pH on labile and soluble phosphate in soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 33, 205–210.
- Nagarajah S, Posner A M and Quirk J P 1968 Desorption of phosphate from kaolinite by citrate and bicarbonate. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 32, 507–510.

- Neumann G and Römheld V 1999 Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants. *Plant Soil* 211, 121–130.
- Neumann G, Massonneau A, Martinoia E and Römheld V 1999 Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development in white lupin. *Planta* 208, 373–382.
- Norrish K and Rosser H 1983 Mineral phosphate. *In* *Soils: an Australian viewpoint*, pp. 335–361. Academic Press, Melbourne, CSIRO/London, UK, Australia.
- Nye P H 1981 Changes of pH across the rhizosphere induced by roots. *Plant Soil* 61, 7–26.
- Nye P H 1983 The diffusion of two interacting solutes in soil. *J. Soil Sci.* 34, 677–691.
- Nye P H 1986 Acid–base changes in the rhizosphere. *Adv Plant Nutr* 2, 129–153.
- Ohwaki Y and Hirata H 1992 Differences in carboxylic acid exudation among P-starved leguminous crops in relation to carboxylic acid contents in plant tissues and phospholipid level in roots. *Soil Sci. Plant Nutr.* 38, 235–243.
- Ohwaki Y and Sugahara K 1997 Active extrusion of protons and exudation of carboxylic acids in response to iron deficiency by roots of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Plant Soil* 189, 49–55.
- Owusu-Bennoah E and Wild A 1979 Autoradiography of the depletion zone of phosphate around onion roots in the presence of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytol.* 82, 133–140.
- Ozanne P G 1980 Phosphate nutrition of plants — general treatise. *In* *The role of phosphorus in agriculture*. Eds. F E Khasawneh, E C Sample and E J Kamprath. pp. 559–589. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison, WI, USA.
- Parfitt R L 1978 Anion adsorption by soils and soil materials. *Adv. Agron.* 30, 1–50.
- Parfitt R L 1979 The availability of P from phosphate–goethite bridging complexes. desorption and uptake by ryegrass. *Plant Soil* 53, 55–65.
- Paris F, Botton B and Lapeyrie F 1996 In vitro weathering of phlogopite by ectomycorrhizal fungi. II. Effect of K⁺ and Mg²⁺ deficiency and N sources on accumulation of oxalate and H⁺. *Plant Soil* 179, 141–150.
- Parker D R, Norvell W A and Chaney R L 1995a GEOCHEM-PC – A chemical speciation program for IBM and compatible personal computers. *In* *Chemical equilibrium and reaction models*, Special Publication no 42. Eds R H Loeppert, P Schwab and S Goldberg. pp. 253–269. Soil Science Society of America, Madison, WI, USA.
- Parker D R, Chaney R L and Norvell W A 1995b Chemical equilibrium models: Applications to plant nutrition research. *In* *Chemical equilibrium and reaction models*, Special Publication no 42. Eds R H Loeppert, P Schwab and S Goldberg. pp. 163–200. Soil Science Society of America, Madison, WI, USA.
- Pecqueux H, Hinsinger P and Ambrosi J P 1998 Bioavailability of P, Zn and Cu in two heat-treated sewage sludges as evaluated by chemical extractants and pot experiments. *In* *CD-Rom Proc. 16th World Congress of Soil Science (Symposium 20)*, 20–26th August 1998, Montpellier.
- Pellet D M, Grunes D L and Kochian L V 1995 Organic acid exudation as an aluminium-tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.). *Planta* 196, 788–795.
- Petersen W and Böttger M 1991 Contribution of organic acids to the acidification of the rhizosphere of maize seedlings. *Plant Soil* 132, 159–163.
- Quang V D, Thai V C, Linh T T T and Dufey J E 1996 Phosphorus sorption in soils of the Mekong Delta (Vietnam) as described by the binary Langmuir equation. *Eur. J. Soil Sci.* 47, 113–123.

- Raghothama K G 1999 Phosphate acquisition. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 50, 665–693.
- Rahmatullah and Torrent J 2000 Phosphorus dynamics and uptake by wheat in a model calcite-ferrihydrite system. *Soil Sci.* (in press).
- Rajan S S S, Watkinson J H and Sinclair A G 1996 The use of phosphate rock for direct application to soils. *Adv. Agron.* 30, 159–206.
- Rengel Z 1993 Mechanistic simulation models of nutrient uptake: a review. *Plant Soil* 152, 161–173.
- Riley D and Barber S A 1971 Effect of ammonium and nitrate fertilization on phosphorus uptake as related to root-induced pH changes at the root-soil interface. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 35, 301–306.
- Rodier C and Robert M 1995 Une approche au niveau particulaire, de la spéciation du phosphore dans les sols. *C.R. Acad. Sci. Paris* 321, IIA, 769–774.
- Römheld V 1986 pH-Veränderungen in der Rhizosphäre verschiedener Kulturpflanzenarten in Abhängigkeit vom Nährstoffangebot. *Potash Rev.* 55, 1–8.
- Römheld V and Marschner H 1981 Iron deficiency stress induced morphological and physiological changes in root tips on sunflower. *Physiol. Plant.* 53, 354–360.
- Römheld V, Müller C and Marschner H 1984 Localization and capacity of proton pumps in roots of intact sunflower plants. *Plant Physiol.* 76, 603–606.
- Ruan J, Zhang F and Wong M H 2000 Effect of nitrogen form and phosphorus source on the growth, nutrient uptake and rhizosphere soil property of *Camellia sinensis* L. *Plant Soil* 223, 65–73.
- Ruiz L 1992 Mobilisation du phosphore des apatites dans la rhizosphère. Rôle de l'excrétion de protons par les racines. PhD Thesis, Montpellier II University, 125 p.
- Ruiz L and Arvieu J C 1990 Measurement of pH gradients in the rhizosphere. *Symbiosis* 9, 71–75.
- Ruiz L and Arvieu J C 1992 Solubilization of phosphate minerals by plant roots. *In Proceedings of the 4th International IMPHOS Conference.* Ghent, Belgium.
- Ryan P R, Delhaize E and Randall P J 1995a Characterisation of Al-stimulated efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots. *Planta* 196, 103–110.
- Ryan P R, Delhaize E and Randall P J 1995b Malate efflux from root apices and tolerance to aluminum are highly correlated in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 122, 531–536.
- Saleque M A and Kirk G J D 1995 Root-induced solubilization of phosphate in the rhizosphere of lowland rice. *New Phytol.* 129, 325–336.
- Samadi A and Gilkes R J 1998 Forms of phosphorus in virgin and fertilised calcareous soils of Western Australia. *Aust. J. Soil Res.* 36, 585–601.
- Schenk M K and Barber S A 1979 Phosphate uptake by corn as affected by soil characteristics and root morphology. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 43, 880–883.
- Schubert S, Schubert E and Mengel K 1990 Effect of low pH of the root medium on proton release, growth, and nutrient uptake of field beans (*Vicia faba*). *Plant Soil* 124, 239–244.
- Schwertmann U and Taylor R M 1989 Iron Oxides. *In Minerals in soil environment*, 2nd edn. Eds J B Dixon and S B Weed. pp. 379–438. Soil Science Society of America, Madison, WI, USA.

- Smiley R W 1974 Rhizosphere pH as influenced by plants, soils and nitrogen fertilizers. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 38, 795–799.
- Smith F W, Rae A L and Hawkesford M J 2000 Molecular mechanisms of phosphate and sulphate transport in plants. *Biochim. Biophys. Acta* 1465, 236–245.
- Staunton S and Leprince F 1996 Effect of pH and some organic anions on the solubility of soil phosphate: implications for P bioavailability. *Eur. J. Soil Sci.* 47, 231–239.
- Strauss R, Brümmer G W and Barrow N J 1997 Effects of cristallinity of goethite: II. Rates of sorption and desorption of phosphate. *Eur. J. Soil Sci.* 48, 101–114.
- Suarez D L 1977 Ion activity products of calcium carbonate in waters below the root zone. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41, 310–315.
- Tang C, McLay C D A and Barton L 1997 A comparison of proton excretion of twelve pasture legumes grown in nutrient solution. *Aust. J. Exp. Agric.* 37: 563–570.
- Trolove S N, Hedley M J, Caradus J R and Mackay A D 1996 Uptake of phosphorus from different sources by *Lotus pedunculatus* and three genotypes of *Trifolium repens*. II Forms of phosphate utilised and acidification of the rhizosphere. *Aust. J. Soil Res.* 34, 1027–1040.
- Uren N C and Reisenauer H M 1988 The role of root exudates in nutrient acquisition. *Adv. Plant Nutr.* 3, 79–114.
- Van Breemen N 1987 Effects of redox processes on soil acidity. *Neth. J. Agric. Sci.* 35, 271–279.
- Verrecchia E P 1990 Litho-diagenetic implications of the calcium oxalate-carbonate biogeochemical cycle in semiarid calcretes, Nazareth, Israel. *Geomicrobiology J.* 8, 87–99.
- Verrecchia E P and Dumont J L 1996 A biogeochemical model for chalk alteration by fungi in semiarid environments. *Biogeochemistry* 35, 447–470.
- Violante A and Gianfreda L 1993 Competition in adsorption between phosphate and oxalate on an aluminum hydroxide montmorillonite complex. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 57, 1235–1241.
- Wang M K and Tzou Y M 1995 Phosphate sorption by calcite, and iron-rich calcareous soils. *Geoderma* 65, 249–261.
- Watt M and Evans J R 1999 Proteoid roots. *Physiology and development.* *Plant Physiol.* 121, 317–323.
- Zhang F S, Ma J and Cao Y P 1997 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. *Plant Soil* 196, 261–264.
- Zoysa A K N, Loganathan P and Hedley M J 1997 A technique for studying rhizosphere processes in tree crops: soil phosphorus depletion around camellia (*Camellia japonica* L.) roots. *Plant Soil* 190, 253–265.
- Zoysa A K N, Loganathan P and Hedley M J 1998a Effect of forms of nitrogen supply on mobilisation of phosphorus from a phosphate rock and acidification in the rhizosphere of tea. *Aust. J. Soil Res.* 36, 373–387.
- Zoysa A K N, Loganathan P and Hedley M J 1998b Phosphate rock dissolution and transformation in the rhizosphere of tea (*Camellia sinensis* L.) compared with other species. *Eur. J. Soil Sci.* 49, 477–486.
- Zoysa A K N, Loganathan P and Hedley M J 1999 Phosphorus utilisation efficiency and depletion of phosphate fractions in the rhizosphere of three tea (*Camellia sinensis* L.) clones. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 53, 189–201.



Iranian Tobacco Company

Tobacco Complex of West Azerbaijan Province

Tobacco Research Center of Orumieh

**Bioavailability of Soil Inorganic P in the Rhizosphere as Affected by
Root-Induced Chemical Changes: **A review****

Philippe Hinsinger

Plant and Soil **237**: 173–195, 2001.

© 2001 *Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands.*

173

Translated by:

Rahmatollah Ranjbar

2007