

李月明, 杨帆, 韩沛霖, 周万里, 王竞红, 阎秀峰, 蔺吉祥. 植物根系分泌物响应非生物胁迫机理研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28 (5): 1384-1392

Li YM, Yang F, Han PL, Zhou WL, Wang JH, Yan QF, Lin JX. Research progress on the mechanism of root exudates in response to abiotic stresses [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2022, 28 (5): 1384-1392

植物根系分泌物响应非生物胁迫机理研究进展

李月明¹ 杨帆¹ 韩沛霖¹ 周万里¹ 王竞红¹ 阎秀峰^{1,2} 蔺吉祥¹✉

¹东北林业大学园林学院 哈尔滨 150040

²温州大学生命与环境科学学院 温州 325035

摘 要 根系分泌物是指植物在生长过程中, 根系的不同部位向其生长介质分泌或释放出种类繁多的一系列物质总称, 是植物与土壤进行“信息”交换的重要媒介, 也是植物在长期进化过程中形成的一种适应外界环境变化的重要机制。但一直以来, 人们对根系分泌物的认知还很有限, 缺乏深入的机理性问题解析。基于此, 本文从植物根系分泌物的组成与产生机理以及根系分泌物对非生物胁迫如盐碱与干旱胁迫、养分胁迫、金属胁迫、温室效应(CO₂和温度胁迫)的响应机理对国内外现有研究进行归纳与总结。研究进展表明, 各种非生物胁迫可以改变植物根系分泌物的组成和含量, 诱导植物分泌大量的物质进入到根际微环境中, 以抵御逆境胁迫。不同的胁迫类型会刺激植物分泌特定的物质, 主要有糖类、氨基酸、有机酸和黄酮类等, 其中有机酸对环境胁迫最为敏感。在同一环境因子胁迫下, 不同植物的响应不同。最后提出了研究展望, 重视实验方法的深入研究、根系分泌物在化感领域的研究及复合胁迫因子的协同作用对根系分泌物的影响等, 旨在为明确植物根系分泌物的生理功能、生态效应以及深入挖掘植物响应非生物胁迫机理提供一定的科学依据。

(图1 参77)

关键词 根系分泌物; 盐碱胁迫; 干旱胁迫; 养分胁迫; 温室效应

Research progress on the mechanism of root exudates in response to abiotic stresses

LI Yueming¹, YANG Fan¹, HAN Peilin¹, ZHOU Wanli¹, WANG Jinghong¹, YAN Xiufeng^{1,2} & LIN Jixiang¹✉

¹ College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

² School of Life & Environmental Sciences, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China

Abstract Root exudates are substances secreted or released by different parts of the root system into the surrounding media during plant growth. It is an important medium for information interchange between plants and the soil and is a mechanism by which plants adapt to external environmental changes during long-term evolution and growth. However, for a long time, our knowledge of root exudates is still very limited and lacks advanced mechanism-based analysis. This manuscript summarizes the existing research on the composition and production mechanism of root exudates and the progress in elucidating the mechanism underlying the response of root exudates to abiotic stresses such as salt-alkali and drought stress, nutrient starvation, metal stress, and greenhouse effects (CO₂ and temperature stress). Research has shown that various abiotic stresses can change the composition and content of root exudates and induce plants to secrete a large amount of substances into the rhizosphere microenvironment to resist stress. Different types of stress stimulate plants to secrete specific substances, including carbohydrates, amino acids, organic acids, and flavonoids. Among these, the organic acids in root exudates are particularly sensitive to environmental stress, and different plants respond differently to the same environmental stress factor. Finally, research prospects in this field include paying attention to the in-depth study of experimental methods, research on root exudates in the field of allelopathy, and the coordinate effect of compound stress factors on root exudates. This study aimed to provide a scientific basis to clarify the physiological functions and ecological effects of plant root exudates and to explore the mechanism of plant response to abiotic stresses.

Keywords root exudate; salt-alkali stress; drought stress; nutrient starvation; greenhouse effect

收稿日期 Received: 2021-03-05 接受日期 Accepted: 2021-07-20

黑龙江省自然科学基金项目(YQ2019C005)和黑龙江省博士后科研启动基金项目(LBH-Q19063)资助 Supported by the Heilongjiang Natural Science Foundation (YQ2019C005) and the Heilongjiang Postdoctoral Research Startup Fund Project (LBH-Q19063)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: linjixiang@nefu.edu.cn)

根系分泌物是指植物在生长过程中，根系的不同部位向其生长介质释放出种类繁多的一系列物质总称，其中包括一些低分子量有机物质、高分子的黏胶物质、根细胞脱落物，还有一些气体、质子和养分离离子等^[1]。人们最初对根系分泌物的研究可以追溯到18世纪末期，Plenk等人观察到植物的根系会向外分泌某些物质，从而对邻近的植株产生促进或抑制作用^[2]；之后Hiltner于1904年首次提出了根际（rhizosphere）的概念，同时指出，根系分泌物的产生是引起植物根际和非根际土壤理化性质发生改变的主要诱因^[3]。20世纪70年代以后，随着现代生物分析仪器和技术手段的迅猛发展，对于植物根系分泌物生理功能以及生态效应的研究愈发受到人们的关注。

植物的根系分泌物数量巨大，同时发挥着重要的生理功能^[4]。其通过不断改变自身组分与含量，一定程度改变根际微环境生态系统，从而积极地协助植物适应不同的生物与非生物胁迫环境因子^[5]。在这一过程中，根系的物质渗出模式会发生改变，具体机制包括根膜的直接扩散、离子通道的转运、囊泡转运等，这也与渗出代谢物质的化学性质密切相关^[6]。

近年来，随着城市化与工业化进程的加快，引起了一些如温室效应（温度与CO₂浓度增加）、土壤重金属污染、旱化与盐渍化的环境问题^[7-9]。据报道，我国约有超过2.0 × 10⁹ hm²的农田受到不同程度的金属污染（如镉、铝、铅和铊等）^[10]，同时也有4.5 × 10⁷ hm²的农田受到了盐渍化的影响^[11]。植物的生长发育与繁殖不断受到非生物（逆境胁迫）、生物环境因子（竞争和微生物）的作用，而这些因素均可以一定程度在“量”与“性”上改变植物的根系分泌物，诱发植物分泌大量物质至根际微环境中，以抵御逆境胁迫或生物胁迫。一直以来，由于技术手段的限制，人们对根系分泌物的认知往往集中于宏观生理生态学水平上的初步分析，缺乏细致、机理性的深入探讨。随着分子生物学以及生物技术的高速发展，利用气相色谱法（GC）、气质联用（GC-MS）、液质联用（LC-MS）、离

子色谱（IC）等以及“组学”思想可以更深入地从根系分泌物产生原因^[12]、组成与代谢途径的角度挖掘植物响应环境因子的机理，而现有研究对此往往有所忽视。基于此，本文从植物根系分泌物的组成与产生机理以及根系分泌物对非生物胁迫如盐碱与干旱胁迫、养分胁迫、金属胁迫、温室效应（CO₂和温度胁迫）的响应机理对国内外现有研究进行了归纳与总结，并提出研究展望，旨在为明确植物根系分泌物的生理功能与生态效应，以及深入挖掘植物响应非生物胁迫机理提供一定的科学依据。

1 根系分泌物的组成和产生机理

1.1 根系分泌物的组成

学术界关于根系分泌物的分类还没有统一的看法，广义的根系分泌物包括4种类型：（1）渗出物，即根系细胞通过主动扩散作用释放出的小分子化合物；（2）分泌物，即细胞代谢释放的物质；（3）黏胶质，包括根冠细胞、未形成次生壁的表皮细胞和根毛分泌的黏胶状物质；（4）裂解物，从破裂的或者已经死亡细胞中释放出来的化学物质。而狭义根系分泌物包括可溶性低分子量化合物、高分子量粘胶类物质以及无机化合物和离子^[13-14]。

目前已经鉴定出来的根系分泌有机化合物超过200种，主要有有机酸、糖类、氨基酸、甾醇类、脂肪酸、生长因子和维生素、黄酮类、酶类、核苷酸/嘌呤以及其他物质如甜菜碱、葡萄糖苷等^[15]；而无机化合物为一些常见的弱电解质，如H₂CO₃、NH₃·H₂O、H₂S等，无机离子主要包括H⁺、Na⁺、K⁺、Ca²⁺、SO₄²⁻、Mg²⁺、NH₄⁺、NO₃⁻、HPO₄²⁻等^[16]（图1）。

1.2 根系分泌物的产生机理

根系分泌物的产生机理主要分为代谢途径和非代谢途径两种。代谢途径由初级代谢与次级代谢组成，初级代谢产物是

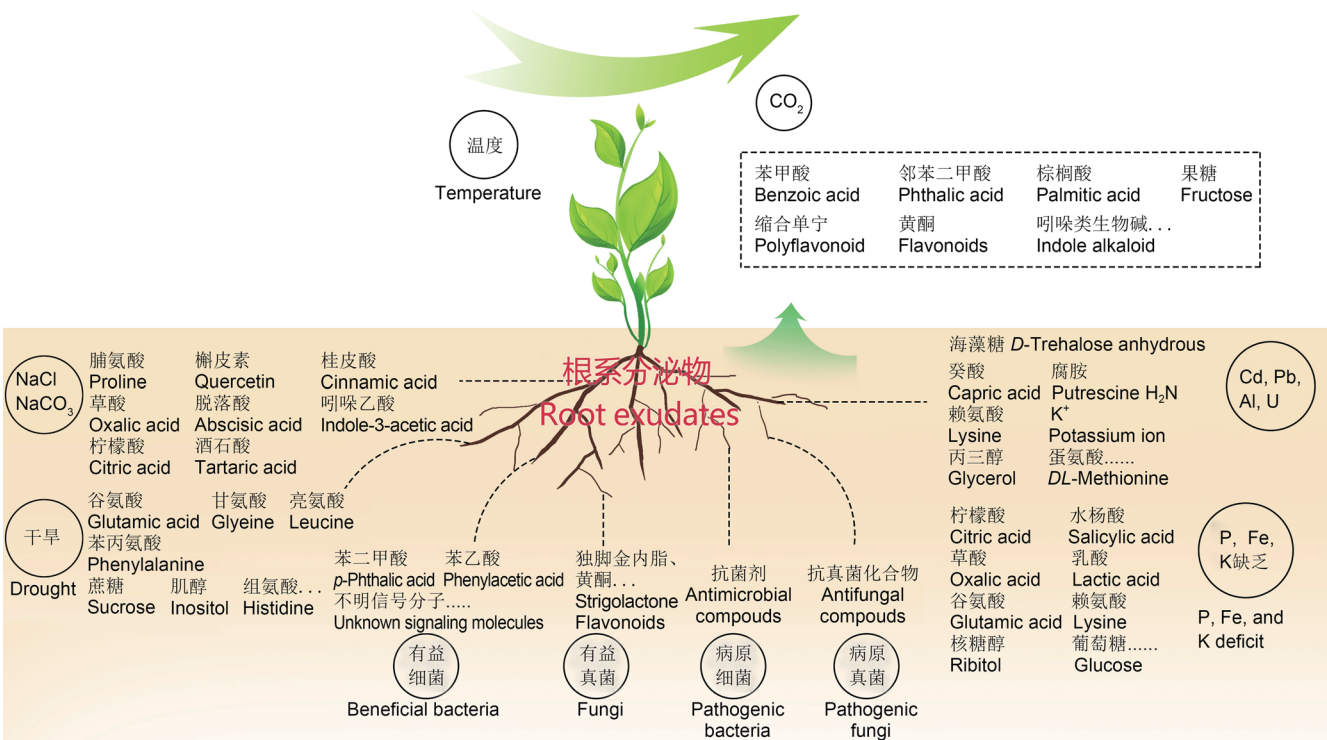


图1 植物根系分泌物对环境因子的响应。
Fig. 1 Root exudates in response to the environmental factors.

保持植物生长发育的必需物质, 次级代谢产物则并不直接参与植物生长, 但在植物抗病、抗逆等环境应答中发挥着极其重要的作用^[17]。非代谢性途径一般不受代谢过程的调节, 主要指来源于根表皮衰老细胞的分解和死亡细胞释放的物质。

植物根系分泌物的产生机制多种多样, 但总体来说主要有主动释放和被动释放两种类型。大多数的根系分泌物的分泌是一个被动过程, 包括扩散、离子通道和囊泡运输3种^[18]。如扩散释放低分子量化合物氨基酸、糖和羧酸等。离子通道释放碳水化合物和特定的羧酸苹果酸和草酸; 这是通过蛋白质介导的跨膜运输来进行的, 其中主要有两种阴离子通道, 分别为慢负离子通道 (SLACs) 和快速阴离子通道 (QUACs)。慢负离子通道又称s型, 需要几秒钟才能激活; 而快速阴离子通道又叫作r型, 可以在几毫秒内迅速被激活, 如ALMT转运蛋白可以参与多种不同生理过程, 其中AtALMT3主要参与缺磷条件下根系苹果酸的分泌^[19]。对于囊泡运输来说, 一般是指囊泡中高分子量化合物的分泌^[20], 因此这个过程也被称为胞吐作用, 释放的代谢物来自内质网或高尔基体, 有助于植物抵抗病原体的侵袭^[21]。

对于主动释放机制来说, 其分泌的代谢产物是由位于根质膜的蛋白质所介导的。膜转运蛋白有两大家族, 分别为ATP结合盒式蛋白 (ABC) 超家族和多药及毒性化合物外排蛋白 (MATE)^[22]。ABC转运体家族被认为是主要的转运体, 因为它们利用ATP (三磷酸腺苷) 水解的能量来转运多种溶质^[23]。Badri等人发现, 在拟南芥根系中25个ABC转运蛋白基因过度表达, 这些基因在根系分泌的过程中起着至关重要的作用^[24]。

2 植物根系分泌物对非生物胁迫的响应

2.1 盐碱与干旱胁迫

土壤产生的盐碱胁迫与干旱胁迫是全球范围内植物生长面临的最主要胁迫类型。一般来说, 盐碱胁迫会同时产生离子毒害和渗透胁迫, 碱胁迫由于独具高pH, 往往会对植物产生更强的抑制效应^[25-26], 也因此影响根系分泌物的组成和含量。当植物受到盐碱胁迫时, 体内会合成大量脯氨酸并释放到根际, 通常情况下盐碱耐受性较强的植物根系分泌物中脯氨酸成分含量较高, 与此同时分泌物中如草酸、水杨酸、吲哚乙酸和脱落酸的分泌量也普遍增加。有报道称, 在离体条件下培养杏树 (*Armeniaca vulgaris* L.) 的根在盐胁迫处理下会分泌出大量的脯氨酸, 这是植物应对盐胁迫的一种适应机制^[27]。也有研究结果表明, 在盐胁迫下, 柑橘 (*Citrus sinensis*) 根系脯氨酸分泌量为对照的8.55倍, 这可以一定程度上作为根际有益微生物的碳、氮来源, 促进其生长, 进而协助植物共同抵御胁迫逆境。同时植物激素的含量也会有所增加, 其中脱落酸 (ABA)、水杨酸 (SA) 和桂皮酸 (CIN) 分别比对照增加2.02倍、1.57倍和4.25倍, SA和CIN可以溶解养分, 而生长素则可以诱导根的生长^[28]。Dardanelli等人通过对大豆 (*Glycine max*) 和菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 的研究, 发现两种植物根系分泌物中都含有几种黄酮类化合物, 分别是芹黄、槲皮素和伞形酮等。当植物面临盐胁迫逆境时, 黄酮类化合物的生物合成途径发生改变, 黄豆苷元和染料木黄酮含量极低且不稳定; 其他黄酮类化合物的浓度均会大幅度增加, 比对照高4.68-7.23倍。植物类黄酮, 特别是异黄酮, 可以抑制微生物的生长而成为豆科植物对抗病原菌的关键成分^[29]。综上, 植物

根系分泌物会分泌大量脯氨酸、植物激素以及黄酮类化合物等来提高耐盐性。

较多报道已经证实, 有机酸是植物面对盐碱胁迫根系分泌物的主要物质。Soraya等人研究了盐胁迫对缺锌条件下玉米 (*Zea mays* L.) 根系分泌物中有机酸 (苹果酸、柠檬酸和乙酸) 释放的影响。结果表明随着盐浓度和营养液中锌浓度的增加, 玉米根系分泌物中苹果酸、柠檬酸和乙酸的分泌速率降低。在盐度 (60 mmol/L) 的条件下, 苹果酸和柠檬酸的分泌速率分别只有1.40和0.55 mg/g RDW, 其中苹果酸分泌速率显著高于柠檬酸 (3倍) 和乙酸 (15倍)。当盐度为60 mmol/L时, 锌的转运速率最高, 有机酸的分泌速率最低。综上所述, 锌浓度的增加对玉米根系有机酸分泌有一定的抑制作用。盐胁迫下具体的有机酸释放机制, 有待于进一步研究^[30]。杨慧等人研究发现菊芋 (*Helianthus tuberosus* L.) 根系分泌物也会受到土壤含盐量的影响, 在盐胁迫下根系分泌多种有机酸, 如戊酸、邻苯二甲酸、二十六烷基醋酸等, 它们可以激活和固定植物根际的营养成分, 提升有效养分在根际的含量, 其中硬脂酸和苯甲酸也是良好的植物生长调节剂^[31]。总之, 植物根系分泌物中的有机酸对盐胁迫较敏感, 通过分泌量以及速率的改变使植物更好地适应逆境条件。

另外, 植物也可以通过分泌有机酸来提高耐碱性。山葡萄 (*Vitis amurensis*) 根部在NaHCO₃胁迫下主要分泌草酸, 为对照的1.56倍, 也促进乙酸的合成和苹果酸的分泌。NaHCO₃胁迫增强了葡萄根系的H⁺外流速率, 这与质膜H⁺ ATP酶活性有关。乙烯和吲哚乙酸合成的抑制分别完全阻断和减少了NaHCO₃诱导的有机酸分泌, 说明草酸是碱胁迫下产生的主要有机酸, 同时也揭示了乙烯调节对有机酸分泌的必要性^[32]。聂颖等人发现抗盐碱转BADH基因大豆 (SRTS) 根系分泌物中有机酸的种类和数量都发生了明显改变。通过对转BADH基因大豆根系分泌物的检测, 发现转BADH基因大豆根系分泌物中柠檬酸、乙酸含量分别比正常大豆高22.62%和50%, 有机酸总量也比正常大豆高15.19%。综上所述, 正常大豆分泌的有机酸种类多, 但转BADH基因大豆的有机酸分泌总量较大, 关于二者的差异是否与转BADH基因大豆耐盐碱性机理存在内部的相关性, 有待后续进一步的试验验证^[33]。由此可知根系分泌物中的有机酸数量和种类的变化是植物在碱胁迫下的主要反应。

与盐碱胁迫类似, 干旱胁迫也是植物面临的主要非生物胁迫因子。多数报道已经证实, 干旱条件下的根系分泌物量与对照差异很大, 这表明根系分泌物是植物响应干旱的重要生理特征。干旱胁迫影响植物体内蛋白质的合成及核酸代谢, 导致酶活性降低, 一些次生代谢的化合物以及氨基酸等会显著分泌, 而干旱胁迫下有机酸分泌的变化往往不如盐碱胁迫下显著。例如: 白菜 (*Brassica pekinensis* Lour.) 在水分胁迫下会分泌出更多的氨基酸, 如谷氨酸、甘氨酸、亮氨酸和苯丙氨酸等可以达到对照的4倍^[34]。通常情况下, 植物面对干旱胁迫会将更多的碳分配到根系分泌物中, 而不是用于光合作用。这是由于干旱胁迫限制了碳的摄入和能量的储备, 抑制植物的光合作用。因此, 干旱胁迫对于根系分泌物的影响是显著加强的^[35]。有研究发现冰草 (*Agropyron cristatum*) 在干旱胁迫下根系分泌物中总有机碳 (TOC) 的含量普遍更高, 比对照增加了71%, 其中有机酸占TOC的1%, 尤以苹果酸最为显著, 达到总有机酸含量的93%, 干旱处理的分泌物中琥珀酸积累量显

著高于对照,说明苹果酸和琥珀酸在植物抗旱性提高方面发挥着重要作用^[36]。在干旱胁迫下,植物根系分泌物中的总有机碳的变化较为显著。

在干旱条件下除了碳分泌量有变化外,根系分泌物的组成也会发生变化。例如,在干旱恢复过程中,向日葵(*Helianthus annuus*)和大豆(*Glycine max*)在根系分泌物渗出速率和组成上存在差异,干旱对大豆总碳和氮的分泌量没有影响,但向日葵总碳和氮的分泌量均随干旱程度的增加而显著增加,其中N的增加幅度高于C;在干旱处理下大豆根系分泌物中会出现许多在对照中并没有的代谢物,如蔗糖、肌醇、苯丙氨酸和琥珀酸。向日葵代谢产物的浓度往往随着干旱而增加,尤其是糖、脯氨酸和色氨酸,以此缓解干旱给植物带来的伤害^[37]。Gargallo等对栎属冬青(*Quercus ilex*)的根系分泌物研究时发现,在干旱期间根系分泌物的组成主要是次级代谢产物,占总分泌物的71%;而在干旱恢复阶段,根系分泌物的组成则转变为初级代谢产物,占总分泌物的81%。这表明,干旱胁迫可以改变根系分泌物的组成,从而提高植物修复的效果^[38]。高艳等人对干旱胁迫下的3种植株柠檬桉(*Eucalyptus citriodora* Hook.f.)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和大叶相思(*Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth.)根系分泌物进行研究发现,刺槐根系分泌物中总的氨基酸含量增加,为对照的8倍;从氨基酸的种类来说,正常植株根系分泌物中为14种,干旱处理的植株中为16种,其中亮氨酸、组氨酸仅存在于干旱处理的植株根系分泌物中,说明Leu和His与植物的耐旱性密切相关。与此同时,正常生长的刺槐根系分泌物中可溶性糖含量最少,其次是柠檬桉,大叶相思最高;干旱胁迫下刺槐根系分泌物中可溶性糖含量最高,柠檬桉最少^[39]。这些研究结果均表明,干旱引起的根系分泌物数量或组成的变化可能与环境或物种有关。根系分泌物的变化可以通过增加干旱期间根际过氧化物酶的产量,诱发微生物关联,改善水分关系^[40],并消除根细胞内的活性氧(ROS)引起的氧化损伤^[41]。

2.2 养分胁迫

植物根系分泌物的分泌取决于根际环境营养物质数量的多少,营养物缺乏或过量均会对根系分泌物产生显著的影响。已有研究证实,当植物体内缺乏某种营养元素时,其根系会向周围环境分泌特定的物质,这些物质会活化根际中含有该元素的难溶化合物,从而提升植物对该营养元素的吸收能力,减轻营养缺失带来的危害^[42]。一般来说,发生养分胁迫时,植物地上部分的光合作用会被抑制,因此在正常情况下,植物根系分泌物中有机碳的含量占光合固定碳的20%左右,当发生养分胁迫时可达30%以上^[43]。缺磷会诱导甜菜(*Beta vulgaris*)植株分泌更多的有机酸,如柠檬酸和水杨酸浓度分别增加了2倍和6倍,这些有机酸通过酸化土壤pH进而有助于土壤磷的溶增^[44]。在缺磷情况下,如双子叶植物白羽扇豆(*Lupinus albus*)会向根际土壤分泌大量的柠檬酸、草酸等低分子量有机酸,这些有机酸根离子可与钙(Ca^{2+})、铁(Fe^{2+} , Fe^{3+})等金属离子通过络合作用形成金属阳离子-有机酸型络合物,活化难溶态含磷化合物,提高根际环境中磷的有效性^[45]。研究结果表明,不同水稻(*Oryza sativa*)品种在低磷胁迫下根系分泌有机酸具有显著差异,低磷处理能够促进耐低磷水稻根系分泌更多的有机酸,尤其是苹果酸,可以达到101.4 μg ,为对照的400倍^[46]。苜蓿(*Lotus corniculatus*)在缺磷胁迫条件下分泌苹果酸、柠檬酸和丁二酸,柠檬酸的分泌量是对照的2倍。这说明

在一定程度上磷胁迫能促进植物根系的生长,以充分吸收和利用生长介质中有限的磷资源^[47]。总之,植物根系分泌物中有机酸的种类和含量发生变化来响应缺磷胁迫。

另外,香蕉(*Musa nana* Lour.)在缺钾情况下,其根系会分泌大量的有机酸,其中柠檬酸含量最多可以达到86.12 mg/L,草酸含量达到29.14 mg/L,这些均有利于钾的活化,从而促进植物对钾的吸收利用^[48]。此外也有研究表明大豆(*Glycine max* (Linn.) Merr.)根系在高、低钾胁迫条件下分泌大量代谢物,包括脱氧肌苷、苹果酸和肌氨酸等。高钾条件下,‘Satonohohoemi’(耐低钾品种)和‘Tachinagaha’(低钾敏感品种)两个大豆品种根系分泌物向根际的释放量均增加了18%和42%。然而,低钾条件导致‘Tachinagaha’和‘Satonohohoemi’根系分泌物的释放量分别在第7和14天时增加1.2倍和减少2.5倍。在高钾和低钾条件下,长期暴露(14 d)的代谢物数量高于短期暴露(7 d)。综上所述,大豆通过改变特定代谢物的分泌以更好地适应高钾和低钾条件^[49]。禾本科植物芦苇(*Phragmites communis* (Cav.) Trin. ex Steud.)缺铁时,其根系能分泌一种麦根酸类的高铁载体,这种载体对 Fe^{3+} 有极强的络合能力,从而提高土壤中有效铁的含量^[50]。通常情况下,缺磷促进植物根系分泌物中糖的分泌,缺钾抑制其糖的分泌,缺铁则增加植物根系分泌物中葡萄糖、谷氨酸和核糖醇的分泌^[51],因此营养元素的丰缺直接影响到植物的生长发育,在调节植物体内物质代谢途径和生理生化反应强度方面起着显著作用。

2.3 金属胁迫

从国内外现有研究来看,根系分泌物响应逆境胁迫以金属离子胁迫的报道居多,涉及重金属离子胁迫以及一些非重金属胁迫如铝等。一般来说,在根际环境中,根系分泌物能够与金属发生一系列化学反应,从而改变金属的生物有效性和化学形态。根系分泌物对金属的影响有两种:固化和活化。固化是指植物根系分泌物通过与根际环境中的游离态金属发生络合和螯合反应,形成相对较为稳定的金属螯合物,降低金属向植物体内迁移的能力^[52]。活化是指根系分泌物中的有机酸、氨基酸和酚类物质与根际环境中的难溶金属发生活化反应,提高金属的生物有效性,利于植物对其进行吸收、转运和富集,从而降低环境中的金属含量^[53]。土壤中金属的种类很多,目前关注较为广泛的有镉、铝、铅和铊。

2.3.1 镉胁迫 镉(Cd)作为植物生长非必需金属元素,由于毒性强且可迁移,很容易被植物根系吸收并转运至籽粒,同时由于该元素不易降解,对人类危害极大。Luo等的研究表明Cd胁迫显著影响了超积累植物东南景天(*Sedum alfredii*)根系分泌物。气相色谱-质谱联合分析揭示了镉胁迫下东南景天根际释放的20种化合物草酸、癸酸和十八烯酸等对镉有一定的活化作用,与其有关的代谢途径包括糖代谢、氨基酸代谢、脂类代谢以及TCA循环;而磷酸、丙三醇和腐胺则对镉有一定的固化作用,与其有关的代谢途径有糖代谢、氨基酸代谢、脂类代谢以及能量代谢,这些物质的释放均在一定程度上有利于提高东南景天的耐镉性^[54]。有研究发现当在水培溶液中添加5.0 mg/L的Cd时,高粱(*Sorghum bicolor*)根系分泌的苹果酸盐较对照增加了4倍,而玉米根系分泌的柠檬酸盐也比对照高了2倍,根系分泌的有机酸能降低根际区域pH值,从而增加根际沉积物中重金属溶解性。另外,Cd水平的增加降低了玉米(*Zea mays*)根系分泌物中总碳、氨基酸和糖的含量,但蛋白

质分泌量不变. 上述结果表明植物根系释放的有机酸、氨基酸和糖等物质对高粱和玉米的Cd耐受机制起着重要作用^[55]. Fu等人发现Cd胁迫增加了水稻(*Oryza sativa*)根系分泌物中有机酸的含量. Cd处理下, Lu527-8(高镉富集水稻)根系分泌物中检出的有机酸含量比Lu527-4(正常水稻)高1.76-2.43倍. 两种水稻植株有机酸含量与Cd含量均呈显著正相关, 但苹果酸只在Lu527-8中与镉含量高度相关. 另外, Cd胁迫下水稻根系分泌物中氨基酸的组成和数量也发生了较大变化, 且不同品种间有所差异. Cd胁迫下, Lu527-8和Lu527-4分别检测到8种和7种氨基酸, 其中苯丙氨酸仅由Lu527-8分泌. 两种水稻在有机酸和氨基酸分泌方面的差异与它们不同的Cd吸收能力有关^[56]. 面对镉胁迫, 植物根系会释放特定的物质如草酸、丙三醇等, 同时总碳、氨基酸和糖的含量也会发生变化.

2.3.2 铝胁迫 诸多研究表明, 铝(Al)胁迫下根系分泌低分子量有机酸是植物耐铝毒害的主要机制. 这些有机酸主要由植物根尖离子通道蛋白分泌, 受到转运基因、有机酸代谢和相关转录因子影响^[57-59]. 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, Al毒害诱导苹果酸和柠檬酸大量分泌主要是由于AtALMT1和AtMATE1基因的激活, 而AtALMT1和AtMATE1负责Al³⁺的螯合和有益根际细菌(如枯草芽孢杆菌)的补充. 因此, 苹果酸和柠檬酸能够提高拟南芥耐受铝胁迫的能力^[60]. 另外也有研究发现, 铝浓度显著影响了马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)幼苗根系中有机酸的分泌, 其中草酸和苹果酸的含量在铝浓度为0-300 μmol/L时显著提高; 而当铝浓度高于300 μmol/L时, 草酸和苹果酸含量变化不显著, 这表明草酸和苹果酸能一定程度上提高植物的耐铝性^[61]. 有研究表明, Al³⁺可诱导玉米(*Zea mays*)根系分泌更多的有机酸, 主要为柠檬酸, 其含量比苹果酸高1-3倍, 表明柠檬酸更有利于植物耐铝性的提高^[62]. Elizabeth Olivares等研究发现, 草酸在肿柄菊(*Tithonia diversifolia* A. Gray)抗铝毒过程中是重要的螯合剂, 可以大幅度降低铝对肿柄菊的毒害^[63]. 另外, 龙眼(*Dimocarpus longgana* Lour.)幼苗Al胁迫耐受性试验结果表明, Al胁迫可以促进根系分泌更多的Ca²⁺、K⁺、Mg²⁺和可溶性糖, 其中单株K⁺、Ca²⁺和Mg²⁺渗漏分别增加13.7%-94.9%, 26.9%-208.5%和89.5%-871.1%; 可溶性糖增加了25.9%-855.6%. 因此, 铝胁迫下龙眼根系柠檬酸、苹果酸、草酸、可溶性糖分泌量的增加, 是龙眼根系对铝胁迫的一种自我保护的反应^[64]. 有研究发现, 决明(*Cassia tora*)根系在Al浓度为10-50 μmol/L时根尖柠檬酸分泌量增加, 这是由于柠檬酸合成酶活性增加, 使其与Al形成螯合物以缓解铝毒害^[65]. 综上, 根系分泌物中的可溶性糖以及有机酸如苹果酸、柠檬酸和草酸等能提高植物的耐铝性.

2.3.3 铅、铀胁迫 铅(Pb)胁迫也对植物根系分泌物具有重要影响. 罗庆等人研究了Pb胁迫对超积累植物景天(*Sedum alfredii*)根系分泌物的影响. 发现草酸、果糖和甲氧基苯酚等可能对铅有一定的活化作用, 相关代谢途径涉及氨基酸代谢、糖代谢、核苷酸代谢以及TCA循环; 而水杨酸、十八醇和二十二烷等可能对铅有一定的固化作用, 与其有关的代谢途径有脂代谢和氨基酸代谢. 综上, 对铅起主要活化作用的根系分泌物主要为小分子有机酸、糖类、氨基酸和酚类, 有助于提高植物在重金属胁迫下的耐受性^[66]. 水培试验中, 研究Pb胁迫对茶树(*Melaleuca alternifolia*)的影响发现, 铅胁迫显著改变根系分泌有机酸的含量, 但对其种类变化影响不显著, 在60

mg/kg铅处理下, 有机酸总量比对照增加2 μg^[67]. 另外, 鱼腥草(*Houttuynia cordata* Thun.)在Pb胁迫下, 根系分泌物中有机酸、氨基酸和可溶性糖种类、分泌量明显增加. 在铅浓度为600 mg/L时, 根系分泌物中氨基酸含量达到1.26 mg/g, 为对照3.92倍; 在铅浓度为200 mg/L时, 根系分泌物中可溶性糖含量达到2.22 mg/g, 为对照的2.88倍; 苹果酸是铅胁迫时才分泌的. 在铅胁迫下有机酸、氨基酸和可溶性糖成分和含量的变化是鱼腥草对于胁迫的一种适应机制^[68]. 因此, 植物根系会分泌果糖、水杨酸等特定的物质来提高耐铅性, 并且有机酸、氨基酸、酚类和可溶性糖的分泌量和种类会改变以应对铅胁迫.

此外, 在对铀(U)污染土壤的植物修复研究中发现, 芥菜(*Brassica juncea*)对铀的吸收量与根系分泌物中有机酸的含量呈线性相关, 这些有机酸可以增加铀在土壤颗粒中的解吸, 使铀易被植物吸收. 在分泌的3种有机酸(苹果酸、柠檬酸和乙酸)中, 柠檬酸含量比对照高200倍. 施用柠檬酸后, 铀在植株枝条中的积累迅速增加. 这为清除铀污染的土壤提供了一种环境友好的选择^[69].

2.4 温度与CO₂胁迫

以温度升高和CO₂浓度增加为主要特征的全球变化对生态系统具有重要的影响, 日益受到关注, 而针对根系分泌物开展的研究还相对较少. 温度变化由于可以影响植物的光合、呼吸以及酶活性等诸多生理代谢过程, 因此对根系分泌物的组成与含量也有显著影响. 有研究表明将水培黄瓜(*Cucumis sativus*)幼苗生长的昼夜温度分别从25/20 °C提高到30/25 °C, 可以显著提高根系分泌物中有机酸的含量, 如苯甲酸、邻苯二甲酸和棕榈酸等. 并且通常情况下, 高温较低温具有更高的有机酸数量和分泌速率, 且可导致植物更高的自毒作用^[70]. 另外, 草莓(*Fragaria × ananassa* Duch.)根系分泌物中氨基酸的含量在5-10 °C时比在20-30 °C时高约20%, 这是因为温度影响细胞的新陈代谢、通透性和营养吸收, 导致根系分泌物发生改变, 有利于提高草莓植株的耐寒性^[71]. 李煜嫻等人通过研究昼夜温差对番茄(*Solanum lycopersicum*)根系分泌物的影响时发现正昼夜温差处理的根系主要分泌草酸、丙二酸和乙酸, 负昼夜温差则主要分泌丙酸、苹果酸和柠檬酸; 且正温差处理有机酸分泌量较大. 正昼夜温差, 可以加强番茄的光合作用, 促进根系分泌低分子量有机酸, 活化根际中氮、磷、钾等养分, 进而促进植株生长^[72]. 刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的相关研究也发现温度显著增加了根系分泌物中有机碳的分泌, 渗出量增加了1.7倍. 这说明有机碳的分泌是一个活跃的代谢过程, 并容易受到高温胁迫的影响^[73]. 总之, 在温度升高的情况下, 植物根系分泌物会增加有机酸的分泌量以及分泌速率来使其适应逆境条件.

另外, 大气CO₂浓度升高也可以一定程度增加植物根系分泌物的含量, 提高植物对非生物胁迫的耐受性. 一般来说, CO₂浓度的升高并不影响总溶解有机碳的流出率, 但会增加每株根系系统的流出量, 这可能归因于根系生物量的增加; 通常情况下CO₂浓度升高会使植物根系分泌物中可溶性糖、羧酸和柠檬酸的外流速率分别增加47%、111%和16%, 但对氨基酸和苹果酸的外流速率没有影响^[74].

在高浓度CO₂处理下, 小麦(*Triticum aestivum*)根系分泌物中总可溶性糖、总游离氨基酸、总酚和总有机酸分别比对照高45.7%, 63.2%, 40.0%, 89.5%. 但对根系分泌物中总可溶性糖含量的影响却不显著. 总而言之, CO₂浓度的升高会影响

组织次生代谢产物并导致根系分泌物组成和含量发生改变,提高了小麦幼苗根系分泌物的量,来应对 CO_2 胁迫^[75]。也有研究指出, CO_2 对大麦(*Hordeum vulgare*)根系分泌物的影响随发育时期的不同而有所差异。在茎伸长阶段,根系分泌物中的 K^+/Na^+ 保持稳定,而在孕穗期, K^+/Na^+ 更高。同时大麦比正常 CO_2 条件下平均少释放39%的果糖和43%的葡萄糖。植物光合作用强度及其产物的分布受到 CO_2 浓度的影响,导致根系分泌物发生改变来提高植物的抗性^[76]。Johansson等研究表明,与常规浓度 CO_2 ($15.63 \times 10^{-6} \text{ mol/L}$)相比,高浓度的 CO_2 ($31.25 \times 10^{-6} \text{ mol/L}$)可提高欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)根系分泌物含量,其中小分子有机酸总量增加120%-160%,氨基酸增加250%,溶解性单糖增加130%-270%,这些分泌量的增加是由于在高浓度 CO_2 下植物-真菌系统中C的有效性增加,使植物更好地适应 CO_2 胁迫^[77]。综上,在高 CO_2 下,大多植物根系分泌物中有机酸、可溶性糖、氨基酸的含量会增加,也有部分可溶性糖的含量会下降。但是针对温度与 CO_2 耦合作用对植物根系分泌物影响的报道还很少,有待于进一步深入研究。

3 结论

综上所述,各种非生物胁迫可以改变植物根系分泌物的组成和含量,诱导植物分泌大量的物质进入根际微环境以抵御逆境胁迫。植物根系分泌物会分泌大量脯氨酸、激素以及黄酮类化合物等来提高耐盐碱性,同时有机酸的分泌量和分泌速率也会一定程度改变;在干旱胁迫下,植物根系分泌物中的总有机碳变化较为显著,也会分泌特定的代谢物如蔗糖、肌醇和亮氨酸等来提高抗旱性;通常情况下,缺铁会增加植物根系分泌物中葡萄糖、谷氨酸和核糖醇的分泌,缺钾抑制糖的分泌,缺磷则促进糖的分泌;植物根系分泌物中的有机酸、氨基酸、酚类、可溶性糖等物质均会发生种类和含量的变化来适应金属胁迫;高温胁迫会使植物根系分泌物中的有机酸分泌量和分泌速率增加;在高 CO_2 下,大多植物根系分泌物中有机酸、可溶性糖、氨基酸的含量会增加,也有部分可溶性糖的含量会下降。总而言之,在同一环境因子胁迫下,不同植物的响应不同;植物根系分泌物中尤以有机酸对环境胁迫最为敏感。

4 展望

植物根系分泌物在植物抵御逆境胁迫方面发挥着重要的作用,一方面它可以通过改变植物根际理化和生物学性质,改变微生态环境,提高根系吸收土壤养分的能力、促进植物生长;另一方面根系分泌物作为根系生理的重要组成部分,直接参与植株的生长发育,并对其起一定的调节作用。因此,对于

根系分泌物响应非生物胁迫因子的研究具有重要的理论与实际意义。可以在下述几个方面进行更深入研究。

4.1 实验方法的深入探究

近年来针对根系分泌物的原位与模拟实验逐步增多,但收集与深入的分析方法还很有限,对分析结果有较大影响,无法对根系分泌物整体进行准确鉴定,对于浓度低、转化快以及诸多未知组分物质有待于进一步挖掘,同时明确其潜在的生理功能,开发更准确、更完善、适用性更广的根系分泌物收集及鉴定方法,有利于对根系分泌物响应非生物胁迫进行更广泛而深入的研究。

4.2 根系分泌物在化感领域的研究

重视根系分泌物在化感领域的应用,尤其是基于化感效应在农学(杂草)与生态学(竞争、群落演变)上的重要生物学事件。不拘泥于仅仅从表象上分析分泌物对周围植物的促进或抑制效应,而是从分子机理水平上阐述真正的诱因。如研究根系分泌物的内在分子机制以及分泌位点,运用遗传育种学等方法培育出可以耐非生物胁迫、抗病虫害以及田间杂草的优质作物和牧草品种,对于陆地植物生态系统稳定健康发展有着重要意义。

4.3 植物根系分泌物特定组分对非生物胁迫响应机理

目前关于对根系分泌物的研究集中在有机酸、氨基酸等总量的分析,缺乏对于特定物质的分析。近年来,以代谢组学、基因组学、转录组学和蛋白组学为代表的系统生物学技术迅猛发展,运用新技术有助于了解根系分泌物中特定的物质对非生物胁迫的响应,从而更加精准地揭示植物响应胁迫因子的规律。

4.4 从根系分泌物的角度解析植物对土壤的反馈机制

根系分泌物是植物-土壤互作关联的“媒介”,不仅对植物生长发育与耐逆性起着重要的调节作用,同时也深刻影响着根际土壤理化性质和土壤微生物生态系统,今后可以综合利用生理学、分子生物学等技术从土壤学与微生物学领域入手,深入挖掘根系分泌物介导的土壤品质改变机理。

4.5 复合胁迫因子的协同作用对植物根系分泌物的影响研究

除非生物胁迫外,植物生长还会受到许多生物胁迫如微生物、病害、虫、草害等的影响,这些胁迫因子叠加作用会加剧对植物的危害风险。然而,目前对植物根系分泌物的研究涉及单因子的影响研究多,复合因素影响的研究少,而且多为个体层面的室内模拟实验,缺少自然环境下的尺度生态与生产风险研究。因此,今后需在多种胁迫因子协同作用下,加大野外和田间试验等方面的综合研究,并通过原位智能技术对田间农作物的根系分泌物组分和含量进行动态监测,从而更好地揭示不同胁迫组合下的综合影响,值得在该领域展开深入研究。

参考文献 [References]

- 1 肖蓉, 张春芬, 邓舒, 曹秋芬, 韩亚慧. 病害胁迫下植物根系分泌物的响应及作用研究进展[J]. 山西农业科学, 2021, 49 (1): 110-114 [Xiao R, Zhang CF, Deng S, Cao QF, Han YH. Research progress on the response and effect of plant root exudates under disease stress [J]. J Shanxi Agric Sci, 2021, 49 (1): 110-114]
- 2 Trollenier G, Curl EA, Truelove B. The rhizosphere [J]. J Plant Nutr Soil Sci, 1987, 150 (2): 124-125
- 3 Hiltner L. Über neuer Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache [J]. Soil Biol Biochem, 1904, 32 (11): 1405-1417
- 4 任改弟, 王光飞, 马艳. 根系分泌物与土传病害的关系研究进展[J]. 土

- 壤, 2021, **32** (6): 1-7 [Ren GD, Wang GF, Ma Y. Research progress on the relationship between root exudates and soil-borne diseases [J]. *Soils*, 2021, **32** (6): 1-7]
- 5 Zhang M, Cai Z, Zhang G, Zhang D, Pan X. Abiotic mechanism changing tetracycline resistance in root mucus layer of floating plant: The role of antibiotic-exudate complexation [J]. *J Hazard Mater*, 2021, **5** (23): 416-423
- 6 Vives-Peris V, de Ollas C, Gómez-Cadenas A, María Pérez-Clemente R. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond [J]. *Plant Cell Rep*, 2020, **39** (1): 3-17
- 7 Dharupaneedi SP, Nataraj SK, Nadagouda M, Reddy KR, Shukla SS, Aminabhavi TM. Membrane-based separation of potential emerging pollutants [J]. *Sep Purif Technol*, 2019, **210** (5): 850-866
- 8 Reddy KR, Reddy CHV, Nadagouda MN, Shetti NP, Jaesool S, Aminabhavi TM. Polymeric graphitic carbon nitride (g-C₃N₄)-based semiconducting nanostructured materials: synthesis methods, properties and photocatalytic applications [J]. *J Environ Manage*, 2019, **2** (38): 25-40
- 9 Tavangar T, Karimi M, Rezakazemi M, Reddy KR, Aminabhavi TM. Textile waste, dyes/inorganic salts separation of cerium oxide-loaded loose nanofiltration polyethersulfone membranes [J]. *Chem Eng J*, 2020, **385** (12): 123-147
- 10 Guo H, Zhu J, Zhou H, Sun YY, Yin Y, Pei DP, Ji R, Wu JC, Wang XR. Elevated CO₂ levels affects the concentrations of copper and cadmium in crops grown in soil contaminated with heavy metals under fully open-air field conditions [J]. *Environ Sci Technol*, 2011, **45** (16): 6997-7003
- 11 Shrivastava P, Kumar R. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation [J]. *Saudi J Biol Sci*, 2015, **22** (2): 123-131
- 12 李佳佳, 樊妙春, 上官周平. 植物根系分泌物主要生态功能研究进展[J]. 植物学报, 2020, **55** (6): 788-796 [Li JJ, Fan MC, Shangguan ZP. Research progress on the main ecological functions of plant root exudates [J]. *Chin Bull Bot*, 2020, **55** (6): 788-796]
- 13 Rovira AD, Foster RC, Martin JK. Note on terminology: origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere [J]. *Soil Root Interf*, 1979, **21** (2): 31-44
- 14 Warembourg FR, Billes G. Estimating carbon transfers in the plant rhizosphere [J]. *Soil Root Interf*, 1979, **21** (2): 183-196
- 15 张豆豆, 梁新华, 王俊. 植物根系分泌物研究综述[J]. 中国农学通报, 2014, **30** (35): 314-320 [Zhang DD, Liang XH, Wang J. Summary of research on plant root exudates [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2014, **30** (35): 314-320]
- 16 吴彩霞, 傅华. 根系分泌物的作用及其影响因素[J]. 草业科学, 2009, **26** (9): 24-29 [Wu CX, Fu H. The role of root exudates and their influencing factors [J]. *Pratac Sci*, 2009, **26** (9): 24-29]
- 17 杨富玲, 石杨, 李斌, 杜志辉, 汪梦婷, 廖恒毅, 陈稷, 黄进. 植物根系分泌物在污染及沙化土壤修复中的应用现状与前景 [J]. 应用生态学报, 2021, **35** (2): 1-11 [Yang FL, Shi Y, Li B, Du ZY, Wang MT, Liao HY, Huang J. Application status and prospects of plant root exudates in remediation of polluted and sandy soil [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2021, **35** (2): 1-11]
- 18 Baetz U, Martinoia E. Root exudates: the hidden part of plant defense [J]. *Trends Plant Sci*, 2014, **19** (2): 90-98
- 19 Maruyama H, Sasaki T, Yamamoto Y, Wasaki J. AtALMT3 is involved in malate efflux induced by phosphorus deficiency in *Arabidopsis thaliana* root hairs [J]. *Plant Cell Physiol*, 2019, **60** (1): 107-115
- 20 Badri DV, Vivanco JM. Regulation and function of root exudates [J]. *Plant Cell Environ*. 2009, **32** (6): 666-681
- 21 Weston LA, Ryan PR, Watt M. Mechanisms for cellular transport and release of allelochemicals from plant roots into the rhizosphere [J]. *J Exp Bot*, 2012, **63** (9): 3445-3454
- 22 Kang J, Park J, Choi H, Streb S. Plant ABC transporters [J]. *Arabidopsis Book*, 2011, **31** (1): 91-105
- 23 Jones PM, George AM. Mechanism of ABC transporters: a molecular dynamics simulation of a well characterized nucleotide-binding subunit [J]. *PNAS*, 2002, **99** (20): 12639-12644
- 24 Badri DV, Loyola-Vargas VM, Broeckling CD, De-la-Peña C, Jasinski M, Santelia D, Martinoia E, Sumner LW, Banta LM, Stermitz F, Vivanco JM. Altered profile of secondary metabolites in the root exudates of *Arabidopsis* ATP-binding cassette transporter mutants [J]. *Plant Physiol*, 2008, **146** (2): 762-771
- 25 Gong B, Wen D, Bloszies S, Li X, Wei M, Yang FJ, Shi QH, Wang XF. Comparative effects of NaCl and NaHCO₃ stresses on respiratory metabolism, antioxidant system, nutritional status, and organic acid metabolism in tomato roots [J]. *Acta Physiol Plant*. 2014, **36** (8): 2167-2181
- 26 Yang C, Shi D, Wang D. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge) [J]. *Plant Growth Regul*, 2008, **56** (2): 179-187
- 27 Marín Velázquez JA, Andreu PP, Carrasco A Arbeloa A, Marín JA. Determination of proline concentration, an abiotic stress marker, in root exudates of excised root cultures of fruit tree rootstocks under salt stress [J]. *Rev des Rég Arid*, 2010, **24** (1): 722-727
- 28 Vives-Peris V, Gómez-Cadenas A, Pérez-Clemente RM. Citrus plants exude proline and phytohormones under abiotic stress conditions [J]. *Plant Cell Rep*, 2017, **36** (12): 1971-1984
- 29 Dardanelli MS, Manyani H, González-Barroso S, Miguel A, Carvajal R, Antonio M, Serrano G, Espuny MR, Baena FJ, Bellogin RA, Megias M, Ollero FJ. Effect of the presence of the plant growth promoting rhizobacterium (PGPR) *Chryseobacterium balustinum* Aur9 and salt stress in the pattern of flavonoids exuded by soybean roots [J]. *Plant Soil*, 2010, **328** (1-2): 483-493
- 30 Taheri S, Ronaghi A, Fasaai RG, Shirazi SS. Co-ordination of root salinity and shoot zinc level with rhizosphere organic acid secretion in maize [J]. *Rhizosphere*, 2020, **21** (1-2): 100-127
- 31 杨慧. 盐胁迫对菊芋根系及根际土壤主要特征影响的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2016 [Yang H. Preliminary research on root distribution and rhizosphere soil properties of jerusalem artichoke under salt stress [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2016]
- 32 Xiang G, Ma W, Gao S, Jin ZX, Yue QY, Yao YX. Transcriptomic and phosphoproteomic profiling and metabolite analyses reveal the mechanism of NaHCO₃-induced organic acid secretion in grapevine roots [J]. *BMC Plant Biol*, 2019, **19** (1): 383-396
- 33 聂颖. 抗盐碱转BADH基因大豆对根系分泌物及土壤细菌群落结构的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2018 [Nie Y. Effects of alkali-tolerant BADH-transgenic soybean on root exudates and soil

- bacterial community structure [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2018]
- 34 Marschner H, Römheld V, Zhang FS. Mobilization of mineral nutrients in the rhizosphere by root exudates [C]. Transactions 14th International Congress Soil Science, 1990: 158-163
- 35 Zargar SM, Gupta N, Nazir M, Mahajan R, Malik FA, Sofi NR, Shikari AB, Salgotra RK. Impact of drought on photosynthesis: molecular perspective [J]. *Plant Genet Resour*, 2017, **11** (2): 154-159
- 36 Henry A, Doucette W, Norton J, Bugbee B. Changes in crested wheatgrass root exudation caused by flood, drought, and nutrient stress [J]. *J Environ Qual*, 2007, **36** (3): 904-912
- 37 Canarini A, Merchant A, Dijkstra FA. Drought effects on *Helianthus annuus* and *Glycine max* metabolites: from phloem to root exudates [J]. *Rhizosphere*, 2016, **2** (1): 85-97
- 38 Gargallo-Garriga A, Preece C, Sardans J, Oravec M, Urban O, Penuelas J. Root exudate metabolomes change under drought and show limited capacity for recovery [J]. *Sci Rep-UK*, 2018, **8** (1): 1-15
- 39 高艳. 不同干旱条件下的根系分泌物及其与根际微生物的关系[D]. 重庆: 西南大学, 2008 [Gao Y. The relationship between root exudates and rhizosphere microorganism in different drought conditions [D]. Chongqing: Southwest University, 2008]
- 40 Naylor D, Coleman-Derr D. Drought stress and root-associated bacterial communities [J]. *Front Plant Sci*, 2018, **8** (2): 1-16
- 41 Huang YM, Zou YN, Wu QS. Alleviation of drought stress by mycorrhizas is related to increased root H₂O₂ efflux in trifoliate orange [J]. *Sci Rep*, 2017, **7** (3): 1-9
- 42 罗晓蔓, 周书宇, 杨雪. 植物根系分泌物的分类和作用[J]. 安徽农业科学, 2019, **47** (4): 37-39+45 [Luo XM, Zhou SY, Yang X. Classification and function of plant root exudates [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2019, **47** (4): 37-39+45]
- 43 牟金明, 李万辉, 张凤霞, 姜. 根系分泌物及其作用[J]. 吉林农业大学学报, 1996, **11** (4): 117-121 [Mou JM, Li WH, Zhang FX, Jiang. Root exudates and their effects [J]. *J Jilin Agric Univ*, 1996, **11** (4): 117-121]
- 44 Khorassani R, Hettwer U, Ratzinger A, Steingrobe B, Karlovsky P, Claassen N. Citramalic acid and salicylic acid in sugar beet root exudates solubilize soil phosphorus [J]. *BMC Plant Biol*, 2011, **11** (1): 1-8
- 45 Hoffland E, Van den Boogaard R, Nelemans J, Findenegg G. Biosynthesis and root exudation of citric and malic acid in phosphate-starved rape plants [J]. *New Phytol*, 1992, **122** (4): 675-680
- 46 李德华, 向春雷, 姜益泉, 贺立源. 低磷胁迫下水稻不同品种根系有机酸分泌的差异[J]. 中国农学通报, 2005, **16** (11): 186-188+201 [Li DH, Xiang CL, Jiang YQ, He LY. Difference of organic acid secretion from roots of different rice varieties under low phosphorus stress [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2005, **16** (11): 186-188+201]
- 47 Lipton DS, Blanehar RW, Blevins DG. Citrate, malate and succinate concentration in exudation from P sufficient and P stressed *Medicago sativa* L. seedlings [J]. *Plant Physiol*, 1987, **85** (2): 315-317
- 48 吴宇佳, 张文, 肖彤斌, 符传良, 吉清妹, 谢良商. 缺钾对不同基因型香蕉根系分泌物产生及土壤钾活化的影响[J]. 西南农业学报, 2017, **30** (3): 624-628. [Wu YJ, Zhang W, Xiao TB, Fu CL, Ji QM, Xie LS. Effects of potassium deficiency on the production of root exudates and soil potassium activation of different genotypes of bananas [J]. *Southwest Chin J Agric Sci*, 2017, **30** (3): 624-628]
- 49 Shinano T, Cheng W, Saito K, Oikawa A, Purwanto BH, Tawarayama K. Metabolomic analysis of night-released soybean root exudates under high-and low-K conditions [J]. *Plant Soil*, 2020, **456** (1): 259-276
- 50 张福锁. 根分泌物及其在植物营养中的作用[J]. 北京农业大学学报, 1992, **23** (4): 353-356 [Zhang FS. Root exudates and their roles in plant nutrition [J]. *J Chin Agric Univ*, 1992, **23** (4): 353-356]
- 51 Carvalhais LC, Dennis PG, Fedoseyenko D, Hajirezaei MR, Borriess R, Wiren N. Root exudation of sugars, amino acids, and organic acids by maize as affected by nitrogen, phosphorus, potassium, and iron deficiency [J]. *J Plant Nutr Soil*, 2011, **174** (1): 3-11
- 52 徐炜杰, 郭佳, 赵敏, 王任远, 侯淑贞, 杨芸, 钟斌, 郭华, 刘晨, 沈颖, 柳丹. 重金属污染土壤植物根系分泌物研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 2017, **34** (6): 1137-1148. [Xu WJ, Guo J, Zhao M, Wang RY, Hou SZ, Yang Y, Zhong B, Guo H, Liu C, Shen Y, Liu D. Research progress of plant root exudates in soil contaminated by heavy metals [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2017, **34** (6): 1137-1148]
- 53 徐卫红, 黄河, 王爱华, 熊治廷, 王正银. 根系分泌物对土壤重金属活化及其机理研究进展[J]. 生态环境, 2006, **11** (1): 184-189 [Xu WH, Huang H, Wang AH, Xiong ZT, Wang ZY. Research progress on the activation of soil heavy metals by root exudates and its mechanism [J]. *Ecol Environ Sci*, 2006, **11** (1): 184-189]
- 54 Luo Q, Sun L, Hu X, Zhou R. The variation of root exudates from the hyperaccumulator *Sedum alfredii* under cadmium stress: metabonomics analysis [J]. *PLoS ONE*, 2014, **9** (12): 115-128
- 55 Pinto AP, Simoes I, Mota AM. Cadmium impact on root exudates of sorghum and maize plants: a speciation study [J]. *J Plant Nutr*, 2008, **31** (10): 1746-1755
- 56 Fu H, Yu H, Li T, Zhang XZ. Influence of cadmium stress on root exudates of high cadmium accumulating rice line (*Oryza sativa* L.) [J]. *Ecotox Environ Safe*, 2018, **150** (3): 168-175
- 57 Delhaize E, Ma JF, Ryan PR. Transcriptional of aluminium tolerance genes [J]. *Trends Plant Sci*, 2012, **17** (6): 342-348
- 58 陈荣府, 董晓英, 赵学强, 沈仁芳. 木本植物适应酸性土壤机理的研究进展——以胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和油茶(*Camellia oleifera*)为例[J]. 土壤, 2015, **47** (2): 252-258 [Chen RF, Dong XY, Zhao XQ, Shen RF. Research progress on the adaptation mechanism of woody plants to acidic soil [J]. *Soils*, 2015, **47** (2): 252-258]
- 59 孙清斌, 沈仁芳, 尹春芹, 赵学强. 铝毒胁迫下植物的响应机制[J]. 土壤, 2008, **34** (5): 691-697 [Sun QB, Shen RF, Yin CQ, Zhao XQ. Plant response mechanism under aluminum toxicity stress [J]. *Soils*, 2008, **34** (5): 691-697]
- 60 Liu J, Magalhaes JV, Shaff J, Kochian LV. Aluminum-activated citrate and malate transporters from the MATE and ALMT families function independently to confer *Arabidopsis* aluminum tolerance [J]. *Plant J*, 2009, **57** (3): 389-399
- 61 王水良, 王平, 王趁义. 铝胁迫下马尾松幼苗有机酸分泌和根际pH值的变化[J]. 生态与农村环境学报, 2010, **26** (1): 87-91 [Wang SL, Wang P, Wang CY. Changes of organic acid secretion and rhizosphere pH value of *Pinus massoniana* seedlings under aluminum stress [J]. *J Ecol Rur Environ*, 2010, **26** (1): 87-91]
- 62 Jorge RA, Arruda P. Aluminum-induced organic acids

- exudation by roots of an aluminum-tolerant tropical maize [J]. *Phytochemistry*, 1997, **45** (4): 675-681
- 63 Olivares E, Peña E, Marcano E, Mostacero J, Aguiar G, Benitez M, Rengifo E. Aluminum accumulation and its relationship with mineral plant nutrients in 12 pteridophytes from Venezuela [J]. *Environ Exp Bot*, 2009, **65** (1): 132-141
- 64 万泉. 铝胁迫对龙眼幼苗根区分泌物的影响[J]. 林业科学, 2007, **31** (11): 21-26 [Wan Q. Effect of aluminum stress on root exudates of longan seedlings [J]. *Sci Silv Sin*, 2007, **31** (11): 21-26]
- 65 Yang ZM, Yang H, Wang J, Wang YS. Aluminum regulation of citrate metabolism for Al-induced citrate efflux in the roots of *Cassia tora* L [J]. *Plant Sci*, 2004, **166** (6): 1589-1594
- 66 罗庆. 镉、铅胁迫下东南景天根系分泌物的代谢组学研究[D]. 沈阳: 东北大学, 2016 [Luo Q. Metabonomics study on root exudates of *Sedum alfredii* under cadmium and lead stress [D]. Shenyang: Northeastern University, 2016]
- 67 林海涛, 史衍玺. 铅、镉胁迫对茶树根系分泌有机酸的影响[J]. 山东农业科学, 2005, **26** (2): 32-34 [Lin HT, Shi YX. The effects of lead and cadmium stress on the secretion of organic acids from tea trees roots [J]. *Shandong Agric Sci*, 2005, **26** (2): 32-34]
- 68 曾宗梁. 铅对鱼腥草根系生理的影响与鱼腥草对铅的抗性机理研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2007 [Zeng ZL. The effect of lead on the root physiology of *Houttuynia cordata* and the study on the resistance mechanism of *Houttuynia cordata* to lead [D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2007]
- 69 Huang JW, Blaylock MJ, Kapulnik Y, Ensley BD. Phytoremediation of uranium-contaminated soils: role of organic acids in triggering uranium hyperaccumulation in plants [J]. *Environ Sci Technol*, 1998, **32** (13): 2004-2008
- 70 Pramanik MHR, Nagai M, Asao T, Matsui Y. Effects of temperature and photoperiod on phytotoxic root exudates of cucumber (*Cucumis sativus*) in hydroponic culture [J]. *J Chem Ecol*, 2000, **26** (8): 1953-1967
- 71 Yang ZM, Sivaguru M, Horst WJ, Matsumoto H. Aluminium tolerance is achieved by exudation of citric acid from roots of soybean (*Glycine max*) [J]. *Physiol Plantarum*, 2000, **110** (1): 72-77
- 72 李煜姗. 昼夜温差对番茄根系分泌有机酸及养分吸收的影响[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2017 [Li YS. Effects of temperature difference between day and night on organic acid secretion and nutrient absorption by tomato roots [D]. Nanjing: Nanjing University of Information Science and Technology, 2017]
- 73 Uselman SM, Qualls RG, Thomas RB. Effects of increased atmospheric CO₂, temperature, and soil N availability on root exudation of dissolved organic carbon by a N-fixing tree (*Robinia pseudoacacia* L.) [J]. *Plant soil*, 2000, **222** (1-2): 191-202
- 74 Dong J, Hunt J, Delhaize E, Zheng SJ, Jin CW, Tang CX. Impacts of elevated CO₂ on plant resistance to nutrient deficiency and toxic ions via root exudates: a review [J]. *Sci Total Environ*, 2020, **46** (1): 142-154
- 75 Jia X, Wang W, Chen Z, He YH, Liu JX. Concentrations of secondary metabolites in tissues and root exudates of wheat seedlings changed under elevated atmospheric CO₂ and cadmium-contaminated soils [J]. *Environ Exp Bot*, 2014, **107** (1): 134-143
- 76 Calvo OC, Franzaring J, Schmid I, Fangmeier A. Root exudation of carbohydrates and cations from barley in response to drought and elevated CO₂ [J]. *Plant Soil*, 2019, **438** (1-2): 127-142
- 77 Johansson EM, Fransson PMA, Finlay RD, Hees PAW. Quantitative analysis of soluble exudates produced by ectomycorrhizal roots as a response to ambient and elevated CO₂ [J]. *Soil Biol Biochem*, 2009, **41** (6): 1111-1116