

根系分泌物介导的根际效应及在水体生态修复中的应用潜力

王会会^{1,2} 李前正^{1,2} 王川¹ 周巧红¹ 吴振斌¹

(1. 中国科学院水生生物研究所淡水生态和生物技术国家重点实验室, 武汉 430072; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 文章主要以根系分泌物为核心, 综述了根系分泌物的分类、发生机理及影响因素; 围绕着植物-土壤-微生物三者的关系, 阐述了根系分泌物介导的植物与植物之间的化感作用、植物与根际微生物之间的协同作用以及植物微生物相互作用对土壤物质循环的影响。水生植物以其生境的特殊性和功能的不可替代性, 对沉积物污染物去除和水体生态修复产生显著的影响。在水体生态问题较为严峻的今天, 充分认识水生植物根系分泌物介导的根际过程将为水生植物生态学和生态修复领域的发展提供基础, 并为学科应用潜力的开发提供依据。

关键词: 根系分泌物; 植物-微生物; 水生植物; 水体生态修复

中图分类号: Q178.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2020)02-0453-08

早在200多年前, 人们已经展开对植物根系分泌物的有关研究。1768年, Syrennius发现根系可以分泌某种物质; 1795年和1830年, Plenk和Decardolle均观察到根系分泌物会促进或抑制邻近植株的生长^[1]; 到1904年, “根际”的概念被德国微生物学家Hiltner提出, 且广泛应用于多种学科的研究, 包括微生物学、土壤学等^[2]。根际是指受植物根系活动的影响, 在物理、化学和生物学性质上与原土体不同的微域环境, 是植物与土壤进行物质交换的重要场所, 同时是聚集微生物的一个区域。根系分泌物在保持根际生态系统活力及根际微生态系统中物质迁移和调控方面发挥重要作用^[3]。目前根系分泌物研究的对象植物大多是陆生植物, 根系分泌物介导下的植物-微生物-土壤的相互作用关系研究, 对于指导农业生产、林地保护和植物污染修复等发挥了重要的作用^[4-6]。水生植物以其生境的特殊性和功能的不可替代性, 其根系通过分泌物与水体底质环境发生着交换作用, 充分认识这一过程将为水生植物生态学和生态修复领域的发展提供基础, 并为学科应用潜力的开发提供依据。

1 根系分泌物

1.1 根系分泌物的定义与分类

根系分泌物指植物生长过程中由根部作用释放到介质中的所有有机物质。大致可以分为4种类型: (1)分泌物: 细胞代谢过程自主释放的物质, 如激素等。(2)渗出物: 细胞渗出的低分子量化合物, 如糖类等。(3)裂解物质: 成熟的根段表皮细胞分解产物, 脱落的根冠细胞, 细胞碎片和根毛等。(4)黏胶质: 根冠细胞, 没有形成次生壁的表皮细胞和根毛分泌的黏胶状物质^[7]。根系分泌物的种类据估计在2000种以上, 按其分子量可以分为低分子量和高分子量有机化合物, 其中低分子量有机化合物包括氨基酸、有机酸、糖类、酚类和次生代谢产物, 高分子量有机化合物包括粘液、蛋白质等^[8]。

1.2 根系分泌作用的发生机理

植物根系分泌作用主要有两条途径, 即代谢途径和非代谢途径。代谢途径又可分基础代谢和次生代谢。基础代谢是指植物遇到环境威胁时, 为维持正常的生长发育, 根系主动或被动的释放各种化学物质的过程^[9]。如缺P, 白羽扇豆会分泌柠檬酸^[10]; 缺Al, 玉米根系会分泌苹果酸和硫酸盐等^[11]。

收稿日期: 2019-03-22; 修订日期: 2019-08-17

基金项目: 国家自然科学基金(51809257); 中国博士后科学基金(2018M630891和2019T120705)资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (51809257); China Postdoctoral Science Foundation (2018M630891, 2019T120705)]

作者简介: 王会会(1994—), 女, 河北沧州人; 硕士研究生; 研究方向为根际微生态。E-mail: 1954127533@qq.com

通信作者: 王川(1988—), 女, 湖北十堰人; 博士; 研究方向为微生物生态学。E-mail: wangchuan@ihb.ac.cn

此外,植物根系也会分泌种类繁多的次生代谢产物。次生代谢产物可提高植物对不良环境的适应能力,但不直接参与植物生长和繁殖。植物根系可以分泌化感物质,如肉桂酸、香草醛、对羟基苯甲酸等。这些物质对周围植物有抑制作用,甚至造成自毒作用^[12]。非代谢途径产生的分泌物不受代谢控制,主要有根表皮衰老细胞的分解产物,细胞间隙的渗透物及细胞内含物的释放。通常以酚类化合物和咖啡酸等形式存在^[7]。

1.3 影响植物根系分泌作用的因素

植物根系分泌物的组成和含量不仅会受到自身条件的影响,还与周围的环境条件密切相关。物种差异、生长阶段、影响光合作用的环境因素以及土壤的营养元素水平都影响着根系分泌物的组成与含量。

植物物种差异及生长发育阶段 植物根系分泌物的组成和含量会受到物种、生长阶段等自身条件的影响。不同植物物种的根系分泌能力差异较大,例如大白菜和花生的根系分泌物存在显著差异,大白菜根系分泌物主要有烃类、酯类、羧酸和含有卤素及硫的化合物等^[13],而花生主要含有丙三醇、苯甲酸等^[14]。植物所处的发育阶段也会影响根系分泌物,红辣椒在结实期间根系会分泌赤霉素类物质,酪氨酸也仅在结实期出现^[15]。

光、温度及CO₂等环境条件 光合作用是维持植物生长所必须的反应过程。光、温度及CO₂是进行光合作用的重要因素,这些条件的改变会使植物生长受到影响,从而进一步影响根系分泌作用。研究表明,改变光照和温度条件,茄子的根系分泌物含量有明显不同。根系分泌量随温度的升高而逐渐增加,30℃时,分泌量减少;根系分泌量随光照强度的增加而增加,与不同温度条件下规律相类似。当在25℃,300 μmol/(m²·s)的光照条件下,茄子的根系分泌物量最大。环境中CO₂浓度升高,水稻中总碳和糖的含量会显著增加^[16]。彭松等^[17]发现在高温胁迫下,1年生花楸树幼苗抗坏血酸过氧化物酶(APX)、超氧化物歧化酶(SOD)的含量先增加后降低。

营养元素水平 根系所处的土壤矿物质营养水平影响着根系分泌物的组成与含量。植物可通过自身生命活动来适应土壤逆境胁迫,最先感受这一环境变化的器官为根系。矿物质胁迫可诱导根系特异性的分泌有机酸,来维持正常生命活动。有机酸可与土壤中铁、铝、钙等离子络合,再通过自身相关酶的作用,使其满足正常生长。如在缺铁环境中生长,花生与大豆等作物柠檬酸分泌量为正

常量的5—10倍;在低磷条件下,杉木根系主要分泌酒石酸和草酸,且随着低磷胁迫程度的加重分泌的有机酸量增多^[18]。也有研究表明,添加K⁺、Ca²⁺、NH₄⁺及草酸的含量升高,且水稻产量与草酸含量呈显著的正相关,与柠檬酸含量为负相关^[19]。

重金属 重金属胁迫下的根际环境与原土体存在差异,因此会造成植物根系分泌更多不同的物质。白茅(*Imperata condensata*)等在Cu刺激下会产生特殊组成的分泌物。这些分泌物在植物体形成高浓度铜有效排除机制过程中有重要作用,能够提高植物耐胁迫性^[20]。Guo等^[21]研究表明,在两种大麦(Shang70—119和Gebeina)根系分泌物中添加100 μmol/L铝,可显著提高苹果酸、柠檬酸和琥珀酸含量。

2 根系分泌物介导的植物-微生物-土壤相互关系

植物根区的研究始于一个世纪前Lorentz Hiltner对于根区概念和范围的界定^[2],植物将5%—21%的光合作用固定的碳从根系分泌输出^[22],这些根系分泌物介导植物根系和微生物之间的相互关系,因而根系分泌物作为植物根区研究的核心而不断被探索。

2.1 植物-植物相互关系

根系分泌物对种子萌发的影响研究主要集中在连作障碍和轮作前茬作物选择等农业应用研究领域,其对种子萌发的促进或抑制作用因物种和分泌物浓度的不同而产生较大差异。6种栽培种及9种野生种土豆的根系分泌物对分枝列当(*Orobanchae aegyptiaca*)种子萌发实验的研究发现,栽培种Ferum、Tresor和Momor比野生种*L. hirsutum* PI247087和*L. pennellii* LA 716能诱导分枝列当种子产生更高的萌发率^[23]。进一步研究发现,根系分泌物浓度亦会对种子萌发产生不同的作用效果,如大蒜根系分泌物对莴苣种子萌发具有低促进、高抑制的特征^[24]。

此外,根系分泌物对植物生理状况也具有一定影响。研究发现人参的根系分泌物可以抑制人参和西洋参种子的萌发和α-淀粉酶活性^[25]。根系分泌物通过化感作用对周围植物的生长起着不同的作用。在植物种间竞争中,植物根系可以产生或者释放某些化合物来干扰周围植物的生长,从而赢得竞争中的优势。黑胡桃根系能够分泌一种毒素-胡桃醌,可以抑制周围植物^[26]。当植物遇到病虫害时,

其根系分泌物可以作为信号使周围植物做出防御反应, 从而降低感染率。

2.2 植物-根际微生物相互关系

趋化吸引物 越来越多研究发现, 根系分泌物在植物根际与微生物之间具有关键作用。许多分泌物可以作为微生物的化学引诱物, 能够使微生物借助趋化感应(Chemotaxis response), 游向富含根系分泌物的根际及根表面进行定殖与繁殖, 形成特定的根际微生物群落。细菌(如假单胞菌, 根瘤菌和农杆菌属)的趋化反应提高了它们在根际的根系定殖效率^[27]。研究发现, 荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)可被番茄根系分泌物中的苹果酸和柠檬酸诱导, 且向根际聚集; 圆褐固氮菌(*Azotobacter chroococcum*)则被根系分泌中的糖类和氨基酸类诱导^[28]。

共生作用与植物防御 特定信号分子的产生, 促进了植物与共生体之间的分子相互作用。豆科植物在缺氮时会分泌黄酮类和异黄酮类物质, 使启动根瘤菌结瘤基因(nodD)表达, 根瘤菌感染根系最终形成根瘤^[4]。根系分泌氨基酸、糖类化合物作为化学引诱剂吸引植物促生菌(PGPR)的定殖, 这些PGPR中的某些物种可以利用根系分泌的特定化合物, 合成植物生长激素, 促进植物生长。如PGPR可以利用色氨酸合成植物激素吲哚乙酸(IAA), 能够显著促进甜菜、芥菜、小麦等植物的生长^[29]。

植物通过分泌特异性抗菌物质、抑制微生物群体感应和分泌具有保护作用的边界细胞, 抵抗病原体的入侵。水稻、玉米、大豆、拟南芥和蒺藜苜蓿都能够分泌吲哚类、萜类和黄酮类抗菌物质^[30]。Halkier等^[31]研究发现, 细菌、真菌或是寄生虫入侵根系时, 十字花科的植物会将储存在细胞液泡中的硫代葡萄糖甙释放用以抵抗。植物通过根冠分泌具有代谢活性的边界细胞, 这些细胞能够攻击线虫和游动孢子、结合病原菌^[32]。这些具有特殊功能的分泌物可以进一步通过塑造根际微生物群落来驱动植物对生长和防御的反馈^[33]。

根系微生物影响植物根系分泌能力 通过根系分泌作用, 植物会在根际形成并维持一个特殊的根际细菌群落结构。这些细菌能够产生多种次级代谢物, 它们可促进植物生长, 提高矿物质和氮素利用率, 降低冻害敏感性, 最终使植物对病原体产生抗体, 从而促进植物正常生长, 发育和繁殖^[34]。微生物影响根系分泌作用主要有四条途径: (1)影响根细胞通透性; (2)影响根的代谢; (3)修饰根的分泌; (4)改变根际营养组分。如小麦根际细菌*Pseudomonas putida*可使小麦根系分泌物中的糖等有机物转

化, 刺激根系分泌物的分泌^[35]。

2.3 植物-根际微生物互作对土壤的影响

植物根际区域是植物与土壤相互作用最为活跃的区域, 植物要依靠土壤中的营养物质完成生长发育的各个生命周期, 同时植物生长过程中向根际释放的各种化学物质, 又进一步改善着土壤肥力和土壤元素的生物有效性。

改变土壤物理性质 植物根系分泌物在改变土壤结构及物理状态, 促进微团聚体形成等方面发挥着重要作用。土壤团聚体是优良的土壤结构体, 具有水稳性和多孔性的特点, 使得土壤中固液气三相相互协调。根系分泌物还可以改变土壤pH。根系分泌物中含有H⁺和大量低分子量的有机酸, 如甲酸、乳酸、苹果酸等, 从而使土壤中H⁺浓度增加, 土壤酸化, 使得根际土壤pH降低。黏胶物质有时也以酸的形式出现, 它携带的羧基等酸性基团释放出的H⁺离子对于土壤也具有明显的酸化作用^[15]。

影响土壤物质周转 植物根部可以释放大量的, 不同类型的含碳化合物来刺激根际微生物的生长^[36]。Haichar等^[37]利用自制的根际模拟装置, 研究了葡萄糖、草酸和甘氨酸三种能量特性具有明显差异的根系分泌物组分对亚高山人工林土壤碳循环的影响。结果发现, 三种分泌物组分通过诱导不同的微生物机制而驱动差异化的土壤C发效应。如草酸通过促进微生物与胞外酶活性, 从而增强土壤有机质矿化过程而表现出正激发效应(即降低土壤C含量)。植物根系释放的有机化合物可以通过改变根系微生物的活性促进土壤原有机质的分解, 这一过程被称为“激发效应”^[38], 正向的激发效应可以将土壤有机质的周转速率平均提高59%^[39], 有机质分解矿化所释放的有机和无机态的小分子化合物, 可以进一步被植物和微生物所利用。

某些植物根系还可释放化合物来抑制或者减缓土壤硝化作用。硝化作用即通过微生物活动产生硝酸盐的过程, 它是全球氮循环的关键过程。如水稻根系分泌物具有显著的生物硝化抑制效应, 其中1, 9-癸二醇已经被鉴定, 作为一种新型生物硝化抑制剂, 其主要通过抑制氨单加氧酶来抑制硝化作用^[40]。

改善土壤元素的生物有效性 植物可以通过根系分泌物影响土壤物质周转。特定分泌物可以和难溶矿物质发生反应, 使其变得相对易溶解。植物还能分泌部分具有还原性的物质, 可以与土壤中金属离子发生置换反应, 提高土壤生物有效性。Nardi等^[41]研究发现, 玉米种子中所含根系分泌物

对土壤氮素由无机态向有机态转化有促进作用。棉花根系分泌物能显著促进速效磷和速效钾含量的增加,同时可以提高土壤中转化酶活性,而且土壤转化酶活性随根系分泌物浓度增加而显著增强^[42]。

根系分泌物对重金属污染的植物生长有促进作用,也可促进植物对重金属的富集作用。如一些高等植物在Al胁迫下可分泌大量苹果酸、柠檬酸、酚类化合物及黏液、蛋白质复合物等来螯合游离Al³⁺离子,使Al对植物根系的毒害作用降低^[43]。根系分泌物不仅能协助植物应对高浓度胁迫,对低营养胁迫也有协助作用。根系分泌物对根际土壤中一些惰性离子有活化作用。如西瓜嫁接到南瓜根上,研究根系分泌物对西瓜抗性的影响发现,有机酸的产生使植物对P、Fe、Mn等营养元素的吸收有促进作用^[44]。

目前,开展根系分泌物研究的植物类型多集中于陆生植物,以农作物最多,包括水稻、小麦、玉米、大麦、高粱等谷物,大豆、豌豆、苜蓿等豆科植物,烟草、人参等经济作物,以及模式生物拟南芥^[45]。所属的生态系统类型涵盖森林、草原、农田等多种陆地生态系统^[45]。然而以水生植物为对象的分泌物的研究相对缺乏。水生植物是一类与水环境关系密切的生态类群,在维持生物多样性及湖泊清水稳态等方面均有重要作用。湖泊水生植被的恢复是湖泊环境和生态综合治理的一个重要环节,是支撑国家《水污染防治行动计划》中长期目标有关水生态系统功能初步恢复和生态系统实现良性循环的生态措施之一。然而湖泊植被的恢复常常因底泥条件不佳而面临根系定植困难、繁殖体萌发障碍等问题,这些问题的发生都是以根际区域为核心。因而,阐明水生植物根际区域分泌物介导的根系-沉积物-微生物之间的动态过程,将为湖泊水生植被的恢复策略及内源污染的控制方法提供更有力的科学支持。

3 水生植物根系分泌物研究在水体生态修复中的应用潜力

水生植物依其生活型分为挺水植物、浮叶植物、漂浮植物和沉水植物,这四类生活型植物在湖泊中由陆域逐渐向水体过渡。水质恶化和生态结构退化是当下我们面临着的水体生态系统问题,系统的修复和重建离不开水生植物的正常生长和群落稳定化。已有研究表明,水生植物对受污染水体和沉积物具有较好的修复效果,利用陆生植物根系分泌物介导下的植物-微生物关系的研究成果,有

望进一步提升水生植物的污染修复潜力。

3.1 水体污染和水生态退化现状

我国湖泊数量众多且分布广泛,约有2万个湖泊,为全世界天然湖泊的1/10。但是,随着经济的高速发展和城市化进程的加速,我国流域水污染也日趋严重。目前,湖泊亟待解决的问题有水质恶化与富营养化、生态功能退化、资源急剧减少及河湖连通受阻等。《2017年中国生态环境状况公报》显示,在国控重点湖泊(水库)中,富营养、中营养和贫营养的湖泊(水库)比例分别为30%、61%和8%^[46]。20世纪60—90年代间,太湖水生植物物种由66种缩减至17种,苦草代替马来眼子菜成为沉水植物优势种,五里湖已无天然水生植被,竺山湖沉水植物也几近消失^[47]。

3.2 水生植物对沉积物污染修复的能力

目前,针对水生植物根区的研究主要在以下两个方面:沉积物污染物去除和沉积物修复以及对沉积物微生物群落结构的影响。水生植物对于沉积物N、P、重金属、特殊有机污染物都有明显的去除效果。利用苦草去除沉积物N、P负荷的研究表明,苦草生物量达最高时,底泥中NH₄⁺-N和NO₃⁻-N的含量可降低一半左右^[48]。与无植物组对比,茭白和宽叶香蒲对TP的去除率分别提高10.8%和11.2%^[49]。沉水植物根区对水体中的酚类酯类化合物具有显著的富集作用,对邻苯二甲酸二异辛酯的富集比非根区高出61%;对沉积物中多环芳烃类化合物菲(Phenanthrene)的去除率最高达到88.3%,并且根区微生物群落响应显著^[50-52]。

以上研究结果表明水生植物的恢复对沉积物污染物去除和沉积物修复产生显著的影响,以根系分泌物为核心的水生植物根区效应研究逐渐受到学者们的关注。挺水植物根系可以分泌氨基酸、有机酸、糖类及脂肪酸、酚酸、芳香酸、酚类、酯类、胺类等物质^[53]。水生植物在生长过程中能够分泌大量的有机酸和氨基酸等,在体外将抗生素降解为毒性极小甚至无害的小分子物质^[54]。沉水植物穗荇狐尾藻能够分泌酚类物质来抑制藻类及异养细菌的生长^[55]。此外,3种水生植物伊乐藻、狐尾藻和半边莲的根系分泌物研究表明,它们均可通过根系分泌有机碳源,从而增加微生物生物量(ATP)和微生物的活性(leucine uptake)^[56]。

3.3 利用根系分泌物的研究成果解决水体生态修复若干问题的潜力

国内外诸多研究均报道了湖泊植被随水体恶化而消亡以及随水质改善而恢复的现象^[57,58],最长的时间尺度跨越一个世纪^[59]。水体内源污染和水

生植被的恢复是解决湖泊生态修复的两大重要问题。对于湖泊生态系统而言, 底泥中过高的营养盐水平会胁迫植物种子萌发, 对幼苗生长甚至有毒害作用, 从而影响整个湖泊生态恢复进程。为了加快这一恢复进程, 常常使用人工辅助的方式进行植物恢复。对于人工辅助植物恢复, 其首要问题是根系的成功定植和生物量的扩大, 其次是植物复合群落的建立和越冬之后的植物繁殖体的自然萌发。

水生植物人工恢复的需求与陆生植物类似, 例如根的定植与生物量扩大类似于农作物高产的需求, 沉积物条件改善以利植物群落多样化类似于土壤微环境改善以利植物生长。目前, 针对陆生植物根系分泌物的研究我们可以知道: (1)根系分泌某些化合物(氨基酸、糖类等)可以作为化学引诱剂吸引植物促生菌(PGPR)的定殖, 这些PGPR中的某些物种可以利用根系分泌的化合物, 合成植物生长激素; (2)根系分泌某些化合物还可以促进植物对营养物质的吸收, 增强植物对病原微生物的抵抗以及根系对土壤微环境的改善。

根据水生植物与陆生植物的相似性及陆生植物已有的研究基础, 水生植物根系分泌物介导的植物-微生物-沉积物的相互关系研究在水体生态修复过程中具有较大潜力。例如具有IAA产生能力和ACC-脱氨酶活性的PGPR, 可以通过降低植物在污染胁迫下乙烯的产生量, 增强植物应对胁迫的能力, 并促进植物细胞的增殖与根系伸长。这些研究将为湖泊内源污染和水生植被的恢复提供新思路, 拓展植物-微生物关系的理论成果并在湖泊生态恢复中应用。

4 展望

目前, 根系分泌物虽已成为热点被许多人研究, 但多集中于陆生植物, 水生植物因其特殊的水域生长环境, 其在分泌物的收集、分离、鉴定方面仍有许多困难, 需进一步的研究和完善。尽管陆生植物根系分泌物的研究前沿已经进入了植物根系分泌物生物合成网络在特异性根系微生物群落中的作用^[60], 水生植物根系分泌物介导的根际研究仍在起步阶段, 对根系介导的植物-根际-微生物及周围土壤环境的相互关系及内在联系需要进一步的研究和探索。沉水植物恢复初期的群落演替过程中, 根系分泌物与根际微生物如何驱动着植物群落的演替方向? 这种驱动力与湖泊理化水文条件的驱动如何相互作用? 水生植物根区对污染物的降解是否具有分泌物类型与污染物类型的内在相关性? 这种相关性是源自于植物的基因型差异还是环境

诱导作用? 系统而深入的研究并回答这些问题将更好地服务于水污染治理和水生态系统恢复的应用实践。在水体生态问题较为严峻的今天, 充分认识水生植物根系分泌物介导的根际过程将为水生植物生态学和水体生态修复领域的发展提供基础, 并为学科应用潜力的开发提供依据。

参考文献:

- [1] Curl E A, Truelove B. The Rhizosphere [M]. New York: Springer Werlag, 1986: 55-91.
- [2] Hartmann A, Rothballer M, Schmid M. Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research [J]. *Plant and Soil*, 2008, **312**(1-2): 7-14.
- [3] Gan L. The effect of different microorganisms on crop root exudate [D]. Wuhan: Hubei University, 2017: 1-2. [干露. 不同微生物对作物根系分泌物的影响 [D]. 武汉: 湖北大学, 2017: 1-2.]
- [4] Wu L K, Lin X M, Lin W X. Advances and perspective in research on plant-soil-microbe interactions mediated by root exudates [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(3): 298-310. [吴林坤, 林向民, 林文熊. 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望 [J]. *植物生态学报*, 2014, **38**(3): 298-310.]
- [5] Cai Q. Advances in studies on root exudates of forest trees [J]. *Journal of Yangtze University*, 2013, **10**(11): 55-58. [蔡琼. 林木根系分泌物研究进展 [J]. *长江大学学报*, 2013, **10**(11): 55-58.]
- [6] Mei P, Li S J, Li Z B, et al. Root exudates and their role in phytoremediation of contaminated soils [J]. *Environmental Protection of Oil & Gas Field*, 2017, **27**(4): 1-5. [梅平, 李升锦, 李中宝, 等. 根系分泌物及其在植物修复污染土壤中的作用 [J]. *油气田环境保护*, 2017, **27**(4): 1-5.]
- [7] Yang C, Xu C Y. Research on root exudation and effects of rhizosphere [A]//Seminar on Sustainable Forest Management and Ecological Civilization, 2008: 6. [杨程, 徐程杨. 根系分泌物及根际效应研究综述 [A]. 森林可持续经营与生态文明学术研讨会. 2008: 6.]
- [8] Liu X Y, Huo S S, Chen X, et al. Advances in composition and analysis of plant root exudates [J]. *China Tropical Agriculture*, 2015, **64**(3): 100-106. [刘欣宇, 霍姗姗, 陈歆, 等. 植物根系分泌物的组成及分析方法研究进展 [J]. *中国热带农业*, 2015, **64**(3): 100-106.]
- [9] He Y H, Shen D S, Zhu Y M. Root exudates and their rhizospheric effects [J]. *Bulletin of Science and Technology*, 2006, **22**(6): 761-766. [贺永华, 沈东升, 朱荫湄. 根系分泌物及其根际效应 [J]. *科技通报*, 2006, **22**(6): 761-766.]

- [10] Neumann G, Massonneau A, Martinoia E, *et al.* Physiological adaptations to phosphorus deficiency during proteoid root development on white lupin [J]. *Planta*, 1999(208): 373-382.
- [11] Pellet D M, Grunes D L, Kochian L V. Organic acid exudation as an aluminum-tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Planta*, 1995(196): 788-795.
- [12] Zhang W M, Qiu H Z, Zhang C H, *et al.* Identification of chemicals in potato root exudates under different years of continuous cropping and their biologic effects [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2018, **26**(12): 53-60. [张文明, 邱慧珍, 张春红, 等. 不同连作年限马铃薯根系分泌物的成分鉴定及其生物效应 [J]. 中国生态农业学报, 2018, **26**(12): 53-60.]
- [13] Zhang Z R, Fan L M, Wu Y X, *et al.* GC-MS analysis for root exudates of Chinese cabbage [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2013, **25**(9): 75-77. [张照然, 范黎明, 吴毅歆, 等. 大白菜根系分泌物的GC-MS分析 [J]. 江西农业学报, 2013, **25**(9): 75-77.]
- [14] Wang X B, Luo Y M, Liu W X, *et al.* Identification of peanut root exudates and their allelopathic effects [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(12): 2803-2808. [王小兵, 骆永明, 刘五星, 等. 花生根分泌物的鉴定及其化感作用 [J]. 生态学报, 2011, **30**(12): 2803-2808.]
- [15] Zhang X Z, Li T X, Wang Y D. Relationship between growth environment and root exudates of plants: a review [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2007, **38**(4): 785-789. [张锡洲, 李廷轩, 王永东. 植物生长环境与根系分泌物的关系 [J]. 土壤通报, 2007, **38**(4): 785-789.]
- [16] Luo R, He G. Present situation of study on root exudates and its application in agriculture and environment [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2011, **39**(4): 52-54. [罗睿, 何刚. 根系分泌物的研究现状及其在农业和环境中的应用 [J]. 贵州农业科学, 2011, **39**(4): 52-54.]
- [17] Peng S, Zheng Y Q, Ma M, *et al.* Physiological adaptation of *Sorbus pohuashanensis* seedlings to heat stress [J]. *Forest Research*, 2011, **24**(5): 602-608. [彭松, 郑勇奇, 马淼, 等. 高温胁迫下花楸树幼苗的生理响应 [J]. 林业科学研究, 2011, **24**(5): 602-608.]
- [18] Yu J D, Yin D Y, Wu J M, *et al.* A review of adaptation mechanism of trees under low phosphorus stress [J]. *World Forestry Research*, 2017, **30**(1): 18-23. [于姣姣, 殷丹阳, 吴佳美, 等. 林木低磷胁迫适应机制研究进展 [J]. 世界林业研究, 2017, **30**(1): 18-23.]
- [19] Liu L J, Chang E H, Fan M M, *et al.* Effects of potassium and calcium on root exudates and grain quality during grain filling [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, **37**(4): 661-669. [刘立军, 常二华, 范苗苗, 等. 结实期钾、钙对水稻根系分泌物与稻米品质的影响 [J]. 作物学报, 2011, **37**(4): 661-669.]
- [20] Meier S, Alvear M, Borie F, *et al.* Influence of copper on root exudate patterns in some metallophytes and agricultural plants [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2012(75): 8-15.
- [21] Guo T, Zhang G, Zhou M, *et al.* Influence of aluminum and cadmium stresses on mineral nutrition and root exudates in two barley cultivars [J]. *Pedosphere*, 2007(17): 505-512.
- [22] Huang X F, Chaparrojacqueline M, Reardonkenneth F, *et al.* Rhizosphere interactions: root exudates, microbes, and microbial commu [J]. *Botany-botanique*, 2014, **92**(4): 281-289.
- [23] El-halmouch Y, Benharrat H, Thalouarn P. Effect of root exudates from different tomato genotypes on broomrape (*O. aegyptiaca*) seed germination and tubercle development [J]. *Crop Protection*, 2006(25): 501-507.
- [24] Zhou Y L, Wang Y, Li J Y, *et al.* Allelopathy of garlic root exudates [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**(5): 1368-1372. [周艳丽, 王艳, 李金英, 等. 大蒜根系分泌物的化感作用 [J]. 应用生态学报, 2011, **22**(5): 1368-1372.]
- [25] Lei F J. Allelopathic effect of ginseng root exudates on ginseng [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2011: 26-29. [雷锋杰. 人参根系分泌物的化感作用研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2011: 26-29.]
- [26] Zhai Z G, Huang S Q, Li G Z, *et al.* Research progress of plant root system exudates [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2012, **24**(12): 28-32. [翟争光, 黄松青, 栗广增, 等. 植物根系分泌物研究进展 [J]. 江西农业学报, 2012, **24**(12): 28-32.]
- [27] Haichar E, Santaella C, Heulin T, *et al.* Root exudates mediated interactions belowground [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014(77): 69-80.
- [28] Sood S G. Chemotactic response of plant-growth-promoting bacteria towards roots of vesicular-arbuscular mycorrhizal tomato plants [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, **45**(3): 219-227.
- [29] Asari S, Tarkowská D, Rolčik J, *et al.* Analysis of plant growth-promoting properties of *Bacillus amyloliquefaciens* UCMB5113 using *Arabidopsis thaliana* as host plant [J]. *Planta*, 2016, **245**(1): 15-30.
- [30] Bais H P, Weir T L, Perry L G, *et al.* The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, **57**(1): 233-266.
- [31] Halkier B A, Gershenzon J. Biology and Biochemistry of Glucosinolates [M]. Amsterdam: Academic Press, 2006, 303.

- [32] Hawes M C, Bengough G G, Ponce G. Root caps and rhizosphere [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2002, **21**(4): 352-367.
- [33] Hu L F, Christelle A M R, Selma C, *et al.* Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota [J]. *nature Communications*, 2018, **9**(2738): 1-13.
- [34] Sturz A V, Christie B R. Beneficial microbial allelopathies in the root zone: The management of soil quality and plant disease with rhizobacteria [J]. *Soil and Tillage Research*, 2003(72): 107-123.
- [35] Zhu L X, Zhang J E, Liu W G. Review of studies on interactions between root exudates and rhizospheric microorganisms [J]. *Ecology and Environment*, 2003, **12**(1): 102-105. [朱丽霞, 章家恩, 刘文高. 根系分泌物与根际微生物相互作用研究综述 [J]. 生态环境, 2003, **12**(1): 102-105.]
- [36] Sun H, Zhang H, Powlson D, *et al.* Rice production, nitrous oxide emission and ammonia volatilization as impacted by the nitrification inhibitor 2-chloro-6-(trichloromethyl)-pyridine [J]. *Field Crops Research*, 2015(173): 1-7.
- [37] Haichar F Z, Roncato M A, Achouak W. Stable isotope probing of bacterial community structure and gene expression in the rhizosphere of *Arabidopsis thaliana* [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012(81): 291-302.
- [38] Yuan Y S, Zhao W Q, Xiao J, *et al.* Exudate components exert different influences on microbially mediated C losses in simulated rhizosphere soils of a spruce plantation [J]. *Plant Soil*, 2017(419): 127-140.
- [39] Huo C, Luo Y, Cheng W. Rhizosphere priming effect: A meta-analysis [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017(111): 78-84.
- [40] Zhu B, Cheng W. Rhizosphere priming effect increases the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition [J]. *Global Change Biology*, 2011, **17**(6): 2172-2183.
- [41] Nardi S, Sessie E, Pizzeghello D, *et al.* Biological activity of soil organic matter mobilized by root exudates [J]. *Chemosphere*, 2002(46): 1075-1081.
- [42] Zhao X L, Liu X H, He J Z, *et al.* Effects of cotton root exudates on available soil nutrition [J]. *Enzyme Activity and Microorganism Quantity*, 2009, **29**(7): 1426-1431. [赵小亮, 刘新虎, 贺江舟, 等. 棉花根系分泌物对土壤速效养分和酶活性及微生物数量的影响 [J]. 西北植物学报, 2009, **29**(7): 1426-1431.]
- [43] Neumann G. Root Exudates and Nutrient Cycling [M]//Marschner P, Rengel Z (Eds.), *Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag, Heidelberg, 2007: 123-157.
- [44] Colla G, Rouphael Y, Cardarelli M, *et al.* The effectiveness of grafting to improve alkalinity tolerance in watermelon [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010(68): 283-291.
- [45] Haichar F E Z, Santaella C, Heulin T, *et al.* Root exudates mediated interactions belowground [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, **77**(7): 69-80.
- [46] SEPA. China Environmental Status Bulletin 2017 [R]. SEPA, 2017, 46(12): 67-74. [国家环境保护总局. 2017年中国环境状况公报 [R]. 国家环境保护总局, 2017, 46(12): 67-74.]
- [47] Nian Y. Research on the degradation mechanisms and restoration of the freshwater ecosystems [D]. Shanghai: Donghua University, 2010: 1-2. [念宇. 淡水生态系统退化机制与恢复研究 [D]. 上海: 东华大学, 2010: 1-2.]
- [48] Ye B, Wu L, Li C H, *et al.* Effect of different life stage *Vallisneria natans* (Lour.) hara on migration and transformation of nitrogen in water and sediment [J]. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2015, **5**(6): 485-491. [叶斌, 吴蕾, 李春华, 等. 苦草不同生命阶段对水体、底泥中氮迁移转化的影响 [J]. 环境工程技术学报, 2015, **5**(6): 485-491.]
- [49] Sun R L, Zhang J, Wang W X. Effect on polluted water purification by eight emergent plants [J]. *Journal of Shandong University (Natural Science)*, 2009, **44**(1): 12-17. [孙瑞莲, 张建, 王文兴. 8种挺水植物对污染水体的净化效果比较 [J]. 山东大学学报, 2009, **44**(1): 12-17.]
- [50] Meng F, Chi J. Interactions between *Potamogeton crispus* L. and phenanthrene and pyrene in sediments [J]. *Journal of Soils & Sediments*, 2015, **15**(5): 1256-1264.
- [51] He Y, Chi J, Qi Y. Response of bacterial community structure to disappearance of phenanthrene and pyrene from sediment with different submerged macrophytes [J]. *Ecological Engineering*, 2016(91): 207-211.
- [52] Chi J, Yang Q. Effects of *Potamogeton crispus* L. on the fate of phthalic acid esters in an aquatic microcosm [J]. *Water Research*, 2012, **46**(8): 2570-2578.
- [53] Yang R. The studies on microbial ecology of the rhizosphere of emergent plants [D]. Tianjin: Tianjin University, 2012: 25-36. [杨瑞. 挺水植物根际微生物生态研究 [D]. 天津: 天津大学, 2012: 25-36.]
- [54] Tang B B, Zhang Z H, Lu X, *et al.* Advances in Phytoremediation of antibiotics in breeding wastewater [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2017, **33**(1): 224-232. [汤贝贝, 张振华, 卢信, 等. 养殖废水中抗生素的植物修复研究进展 [J]. 江苏农业学报, 2017, **33**(1): 224-232.]
- [55] Hempel M, Grossart H P, Gross E M. Community composition of bacterial biofilms on two submerged macro-

- phytes and an artificial substrate in a pre-alpine lake [J]. *Aquatic Microbiology Ecology*, 2009(58): 79-94.
- [56] Lü X Y, Zhang S H, Liu K H, *et al.* Advances in ecological function and interaction mechanism of aquatic macrophyte-biofilm system [J]. *Water Resources Protection*, 2015, **31**(2): 20-25. [吕小央, 张松贺, 刘凯辉, 等. 水生植物-生物膜体系的生态功能与互作机制研究进展 [J]. *水资源保护*, 2015, **31**(2): 20-25.]
- [57] Li W. Theory and methodology of aquatic plant community restoration in eutrophicated lakes [J]. *Journal of Hydroecology*, 2008, **1**(5): 8-13. [李伟. 富营养化湖泊水生植物群落恢复重建的理论与方法 [J]. *水生态学杂志*, 2008, **1**(5): 8-13.]
- [58] Körner S. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in North-Eastern Germany [J]. *International Review of Hydrobiology*, 2015, **87**(4): 375-384.
- [59] Sand-Jensen K, Pedersen N L, Thorsgaard I, *et al.* 100 years of vegetation decline and recovery in Lake Fure, Denmark [J]. *Journal of Ecology*, 2008, **96**(2): 260-271.
- [60] Ancheng C, Huang T J, Liu Y X, *et al.* A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota [J]. *Science*, 2019, **364**(546): 1-9.

ROOT EXUDATES MEDIATED RHIZOSPHERIC EFFECT AND ITS POTENTIAL APPLICATION IN WATERBODY ECOLOGICAL REHABILITATION

WANG Hui-Hui^{1,2}, LI Qian-Zheng^{1,2}, WANG Chuan¹, ZHOU Qiao-Hong¹ and WU Zhen-Bin¹

(1. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The categories, secretion mechanisms and influencing factors of root exudates were reviewed. Allelopathy between different plant species, synergy between plant and rhizosphere microorganisms and the effect of plant-microorganism interaction on soil material cycle were described based on the interaction among plants, soil and microbes. Aquatic plants have a significant impact on sediment remediation and water ecological restoration due to their distinctive habitat and the irreplaceable functions. Due to the severe water ecological problems, a full understanding of the rhizosphere process mediated by aquatic plant root exudates provided a basis for the development of aquatic plant ecology and water ecological restoration, which promote the development potential of disciplinary application.

Key words: Root exudates; Plant-microbial; Aquatic plant; Ecological restoration of waterbody