

梁天豪, 杜旭龙, 刘源豪, 黄锦学, 熊德成. 干旱对植物根系分泌物速率和化学组成的影响研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2025, 31 (4): 670-682
Liang TH, Du XL, Liu YH, Huang JX, Xiong DC. Effects of drought on the rate and chemical composition characteristics of plant root exudates: a review [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2025, 31 (4): 670-682

干旱对植物根系分泌物速率和化学组成的影响研究进展

梁天豪^{1,2,3}, 杜旭龙^{1,2,3}, 刘源豪^{1,2,3}, 黄锦学^{1,2,3}, 熊德成^{1,2,3}✉

¹福建师范大学地理科学学院、碳中和未来技术学院, 福州 350007;

²湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350117;

³福建三明森林生态系统国家野外科学观测研究站, 三明 365002

摘要 干旱对地下生态过程的影响已成为全球变化背景下关注的热点, 可能会影响生态系统地下碳动态及循环过程。结合该领域国内外的前沿动态就干旱对植物根系分泌物特征的影响及其机制进行综述, 为深入研究根系分泌物及根系对全球变化的响应和适应机制提供参考。根系能够通过不断地调整分泌物数量和组成来积极响应干旱胁迫, 深刻地影响土壤有机质(SOM)分解和养分代谢等过程, 并在一定程度上决定根际微生态系统碳动态、能量流动以及矿质养分代谢过程。干旱条件下一系列复杂的外在因素(如根际土壤环境、不同土层)和内在因素(如植物种类、根系生理形态特征和菌根共生)会改变根系分泌物特征。而目前关于根系分泌物的组成和功能, 尤其是在干旱条件下的变化规律及对植物与土壤相互作用的影响机制尚不明确; 且大多研究集中在一些经济作物或模式植物上, 缺乏野外自然干旱条件下的观测数据。因此提出未来干旱情境下对根系分泌物需要深入研究的方向: (1) 加强对不同植物种类和不同干旱胁迫条件下根系分泌物的系统性研究; (2) 加强干旱与其他环境胁迫(如CO₂浓度增加、气温升高、UV-B辐射增强等)耦合对根系分泌物的影响机制研究; (3) 利用更加精准的技术手段, 全面深入地研究根系分泌物的组分和功能; (4) 从植物生理和代谢角度深入揭示干旱条件对根系分泌物的影响机理; (5) 深入开展根系分泌物在土壤生态过程中的作用研究。(图1 表2 参88)

关键词 干旱; 根系分泌物; 地下碳分配; 化学组成; 影响机理

Effects of drought on the rate and chemical composition characteristics of plant root exudates: a review

LIANG Tianhao^{1,2,3}, DU Xulong^{1,2,3}, LIU Yuanhao^{1,2,3}, HUANG Jinxue^{1,2,3} & XIONG Decheng^{1,2,3}✉

¹College of Geographical Sciences, Carbon Neutral Institute of Future Technology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China;

²Cultivation Base of State Key Laboratory for Humid Subtropical Mountain Ecology, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, China;

³Fujian Sanming Forest Ecosystem National Observation and Research Station, Sanming 365002, China

Abstract The impact of drought on belowground ecological processes has become a hot topic of concern in the context of global change, which may affect below-ground carbon dynamics and cycling processes in ecosystems. Root exudates can respond to drought stress by constantly adjusting their quantity and composition, profoundly affecting soil organic matter decomposition and nutrient metabolism, and determining inter-root microcosm carbon (C) dynamics, energy flow, and mineral nutrient metabolism to a certain extent. Under drought conditions, a series of complex external factors (e.g. rhizosphere soil environment, different soil layers) and intrinsic factors (e.g. plant species, root physiological and morphological characteristics, mycorrhizal symbiosis) can alter the characteristics of root exudates. At present, the composition and function of root exudates, especially under drought conditions, have not yet been fully elucidated, and most of the studies have been concentrated on some cash crops or model plants, lacking observation data under natural drought conditions in the field. In this study, we reviewed the characteristics of plant root exudates and its influence mechanism under drought, with a view to providing reference for the in-depth study of root exudates and the study of root response and adaptation mechanism to global change, and to look forward to the future direction of in-depth research on root exudate under drought conditions: (1) strengthening systematic research on root exudates under different plant species and drought stress conditions; (2) strengthening research on the effect mechanism of drought coupled with other environmental stresses (e.g., increase in CO₂ concentration and air temperature, enhancement of UV-B radiation) on root exudates. (3) using more precise technical means to

收稿日期 Received: 2024-03-29 接受日期 Accepted: 2024-07-16

国家自然科学基金重点项目(31930071)和面上项目(32071743)、福建省科技厅公益类项目(2022R1002004)和福建省自然科学基金面上项目(2021J01176)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31930071, 32071743), Public Welfare Project of Fujian Provincial Department of Science and Technology (2022R1002004), and Natural Science Foundation Project of Fujian Province (2021J01176)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: xdc104@163.com)

understand the components and functions of root exudates; (4) revealing the mechanism of root exudates under drought conditions from the perspective of plant physiology and metabolism; (5) further study on the role of root exudates in soil ecological processes.

Keywords drought; root exudate; below-ground carbon allocation; chemical composition; influence mechanism

据IPCC第六次评估报告, 大气温度上升、降雨分布格局变化和极端干旱等将加剧, 进而导致许多地区发生更频繁和更严重的干旱事件^[1]。这对于陆地生态系统的植物—土壤相互作用和地下生物地球化学过程可能构成威胁^[2]。根际是支持植物与其土壤环境之间资源交换的关键界面。在根际这一特殊区域中, 根系分泌物是植物适应外界环境胁迫与养分限制的重要调节机制。植物根系分泌物种类、数量的改变均可对根际微生物生物量、群落结构和多样性造成影响^[3]。同时, 植物根系微区域内根系—土壤—微生物界面之间的交互作用与机理已成为土壤学最活跃、最敏感的研究领域^[4], 而根系分泌物是联系植物根系与土壤界面能量、物质和信息传递的重要媒介, 在植物主动适应和被动防御外界环境变化中具有重要的作用与功能^[5]。由于根系分泌物是驱动森林生态系统碳(C)循环的主要有机碳源, 也是诱发产生根际激发效应最主要的方式^[6], 能够对有机碳矿化产生显著的激发或抑制作用。在干旱情境下, 根系分泌物的变化一定程度上影响着森林生态系统中林木的净初级生产力以及地下碳和水、养分循环, 故根系分泌物的变化是了解干旱胁迫对陆地生态系统碳循环影响的关键^[7]。

已有研究表明, 干旱条件下植物根系分泌物的数量和组成将发生变化, 可能对土壤中的水分和养分利用起到调节作用^[8]。近年来, 利用生物化学分析、分子生物学技术以及代谢组学等手段, 学者就干旱对根系分泌物特征的影响进行了深入探究, 揭示了根系分泌物在应对干旱胁迫中的调节和适应机制。但根系分泌物的成分和功能具有很高的复杂性, 目前对其组成和功能的了解还相对有限。尤其是在干旱胁迫条件下, 根系分泌物的变化规律及对植物与土壤相互作用的影响机制尚未完全阐明; 同时现有研究大多集中在一些经济作物或模式植物上^[9], 对不同物种、不同生境条件下根系分泌物的研究仍然较少; 而多数研究仍然依赖于人工控制的干旱试验, 缺乏野外自然干旱条件下的观测数据。在干旱情境下根系分泌物对地下碳循环过程的影响仍是未来研究的重点。为此, 我们基于国内外文献开展综述, 分析干旱对根系分泌物特征的影响规律, 揭示其潜在机制, 这对于预测地下碳循环与全球环境变化之间的反馈具有重要意义。

1 干旱对根系分泌物速率的影响

根系能够通过不断地调整分泌物产生速率和组成来积极响应周围环境的变化, 尤其是受到营养胁迫的条件下, 植物可能会增加向地下的投入以缓解土壤养分的胁迫^[10]。根系分泌物是植物响应干旱的重要组成部分, 虽然目前已有一些研究探讨了干旱对根系分泌物速率的影响, 但结果尚未统一(表1)。

已有研究发现, 植物在干旱胁迫下根系分泌物的含量会比正常条件含量高^[11]。干旱胁迫往往会导致根际土壤中的水分含量减少, 从而调节根系分泌物的产生。植物根系分泌物速率随着土壤含水量的减少而增加^[12-13]。Brunn等对欧洲云杉(*Picea abies*)研究发现, 当植物临近枯萎点时根系分泌物速率最快^[14]。也有研究发现, 干旱条件下植物根系分泌物速率也会显著降低。例如, Jiang等研究发现木荷(*Schima superba*)、米楮(*Castanopsis carlesii*)、苦楮(*Castanopsis sclerophylla*)在降雨明显减少的条件下, 这3种植物的根系分泌物速率显著降低^[15]。但在对大豆(*Glycine max*)、颤杨(*Populus tremuloides*)和欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的3项研究中却发现干旱条件下根系分泌物速率却未发生显著变化^[16-18]。同时根系分泌数量对干旱的响应是可变的, 并取决于干旱的强度和持续时间。例如, 高艳对干旱胁迫下大叶相思(*Acacia auriculiformis*)、柠檬桉(*Eucalyptus citriodora*)和刺槐(*Robinia pseudoacacia*)3种植物的根系分泌物研究发现, 这3种植物总根系分泌物含量(即可溶性糖、氨基酸、有机酸)随着干旱胁迫强度的增加而增加^[19]。此外, Preece等在对地中海树种进行研究时发现干旱条件下冬青栎(*Quercus ilex* L.)单位根表面积分泌物量随干旱持续时间增加而增加^[20]; 在中度干旱条件下, 植物可能会继续增加根系分泌量^[18]。然而迄今为止, 只有少数研究探讨了极端干旱对根系分泌速率的影响, 且结果仍存在争议。例如, 在一项温室研究中, 干旱使冬青栎(*Quercus ilex* L.)的根系分泌速率提高了21%, 对欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)没有明显影响, 但降低了石栎(*Quercus petraea*)的根系分泌速率^[20]。此外, 由于物种对水分限制的敏感性不同, 不同物种的根系分泌物对干旱的响应可能存在差异^[21]。例如, Liese等以4种丛枝菌根(AM)树种和4种外生菌根(ECM)树种为研究对

表1 有关干旱对根系分泌物数量影响的文献报道

Table 1 Literature reports on the effect of drought on the quantity of root exudates

研究区域 Study area	研究对象 Study object	研究类型 Study type	测定方法 Determine method	实验处理 Experiment treatment		速率变化 Rate variation	影响机理 Influence mechanism	参考文献 Reference
				干旱 Drought	对照 Control			
温带 Temperate zone	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	盆栽试验 Pot experiment	玻璃管原位收集 Glass tube In situ collection	减少75%的水量 Decreasing the water volume by 75%	最佳水量 The best water yield	35 d ↑ (0.680)	干旱下根系分泌物改变根际pH, 并可能增加微生物新陈代谢 Root exudates under drought alter pH in the rhizosphere and may increase microbial metabolism. 干旱下植物光合作用减弱, 可用溶质减少, 增加光合作用或土壤中的水分可用性会促进分泌 Under drought, plant photosynthesis is weakened, the available solutes are reduced, and increasing photosynthesis or water availability in the soil will promote secretion.	[12]
温带 Temperate zone	向日葵, 大豆 <i>Helianthus annuus</i> and <i>Glycine max</i>	盆栽试验 Pot experiment	水培收集 Hydroponics collection	40%田间持水量 40% field water-holding capacity	65%田间持水量 65% field water- holding capacity	14 d ↑ (2.207) = 0.495	根系分泌与根系形态呈正相关. 干旱下比根面积 (SRA) 和比根长 (SRL) 较低, 根系分泌减少 Root secretion is positively correlated with root morphology. Specific root area (SRA) and specific root length (SRL) are lower and root secretion is reduced under drought.	[16]
温带 Temperate zone	无梗花栎 <i>Quercus petraea</i>	盆栽试验 Pot experiment	玻璃管原位收集 Glass tube in situ collection	25%土壤含水量 25% soil moisture content	55%土壤含水量 55% soil moisture content	31 d ↓ (-0.665)	干旱下两个物种表现出不同的垂直分布模式, 表土层土壤的细根表面积减少, 根枝的细根表面积分泌速率增加 The two species showed different vertical distribution patterns under drought, with reduced fine root surface area and increased secretion rate in the root branches.	[13]
温带 Temperate zone	欧洲水青冈, 欧洲云杉 <i>Fagus sylvatica</i> and <i>Picea abies</i>	野外试验 Field experiment	玻璃管原位收集 Glass tube in situ collection	减少70%的降雨 Decreasing rainfall by 70%	正常70%的降雨 Normal 70% of rainfall	5年 5 years ↑ (0.308)	生长速率相对较低的树木相比生长速率相对较高的树木对于干旱的根系分泌速率更敏感 Trees with relatively low growth rates were more sensitive to root secretion rate under drought than trees with relatively high growth rates.	[14]
亚热带 Subtropical zone	木荷, 米槠, 苦槠, 柯 <i>Schima superba</i> , <i>Castanopsis carlesii</i> , <i>Castanopsis sclerophylla</i> , and <i>Lithocarpus glaber</i>	野外试验 Field experiment	玻璃管原位收集 Glass tube in situ collection	减少90%的水量 Decreasing the water volume by 90%	90%最佳水量 90% of the best amount of water	10年 10 years ↓ (-0.271) ↓ (-0.217) ↓ (-0.142) = -0.034	根系中非结构性碳水化合物 (NSC) 的浓度与有机碳的速率之间存在正相关关系 A positive correlation exists between the concentration of non-structural carbohydrate (NSC) in roots and the rate of organic carbon.	[15]
温带 Temperate zone	颤杨 <i>Populus tremuloides</i>	盆栽试验 Pot experiment	水培收集 Hydroponics collection	减少90%的水量 Decreasing the water volume by 90%	90%最佳水量 90% of the best amount of water	42 d = 0.930	干旱下根系分泌速率随土壤含水量的减少而增加 The rate of root secretion increased with decreasing soil water content under drought.	[17]
温带 Temperate zone	冬青栎 <i>Quercus ilex</i>	盆栽试验 Pot experiment	玻璃管原位收集 Glass tube in situ collection	0.3%-22.6% 土壤含水量 0.3%-22.6% soil water content	20%-24.7% 土壤含水量 20%-24.7% soil water content	21 d ↑ (0.213)	根系分泌物速率变化范围 = (干旱处理下的根系分泌物速率 - 对照处理下的根系分泌物速率) / 根系分泌物速率 Variation range of root exudation rate = (root exudation rate under drought - root exudation rate under control) / root exudation rate under control.	[20]

根系分泌物速率变化范围 = (干旱处理下的根系分泌物速率 - 对照处理下的根系分泌物速率) / 根系分泌物速率. ↑代表升高; ↓代表降低; =代表无显著变化.
Variation range of root exudation rate = (root exudation rate under drought - root exudation rate under control) / root exudation rate under control. ↑: Increase; ↓: Decrease; =: No significant change.

象,在大尺度生态系统中进行了干旱试验,研究发现干旱导致对干旱敏感的ECM树种根系分泌物的量减少更多^[22]。总之,干旱对根系分泌物数量的具体影响取决于干旱胁迫的严重程度和植物的适应能力,不同植物种类对干旱的响应也存在差异。因此,干旱对根系分泌物数量的影响仍需要考虑多种因素的相互作用。

2 干旱对根系分泌物化学组成的影响

根系可以通过合成与分泌多种化合物、细根周转与菌根共生等一系列生命活动来促进自身生长和调节土壤养分循环^[23]。根系分泌物的种类繁多,因物种、环境而异,据估计其中含有200种以上的化合物,这些化合物可为土壤微生物提供重要且丰富的碳源和能源,从而有效地改变土壤微生物的生物量和活性,深刻地影响土壤SOM分解和养分代谢等微生物过程^[24]。已有部分研究发现干旱胁迫除了会改变植物根系分泌物的数量,也会显著改变其组成(表2),从而提高植物修复的有效性,这是植物适应干旱胁迫的一种响应^[25]。

研究表明,干旱胁迫增加了高羊茅(*Festuca arundinacea*)根际土壤微生物生物量碳(MBC)含量,这可能与受旱植株根系分泌的水溶性化合物和黏液物质有关^[26],因为这些化合物作为土壤中不稳定碳的来源能被微生物迅速消耗,从而刺激微生物生物量的产生,在干旱胁迫下维护根系—土壤的交流起主要作用。例如,Ahmed等研究发现干旱会使根系分泌物中的黏液增加,黏液的组成以木糖、葡萄糖和醛酸为主,黏液的增加可以润滑根部,易于根系向水分充足的区域伸展延长,增加对土壤水分的吸收^[27]。土壤酶是植物根际环境最活跃的有机成分之一,根际土壤酶活性对干旱十分敏感。已有研究发现,干旱胁迫下根系分泌物中的胞外酶(如蛋白酶和过氧化氢酶等)含量会增加,这些有机物可以提供给植物可短期利用的养分,以保持植物正常生长^[28]。但研究发现土壤水分过低时植物体内蛋白质的合成受阻,进而影响核酸代谢,导致酶活性降低^[29],而根系会分泌更多的酚酸类物质来抵御干旱胁迫^[30]。由于土壤磷(P)的迁移率在干旱胁迫期间会降低,植物往往也会分泌更多的有机酸和磷酸酶来帮助调动无机磷^[31],从而在植物再生过程中增加植物对磷的吸收;而且有机酸有可能会解除物理过程对土壤有机质的保护,促进土壤有机碳(SOC)的分解^[32]。例如,赵宽等对干旱胁迫下构树(*Broussonetia papyrifera*)和桑树(*Morus alba*)根系分泌的有机酸研究发现,其分泌的有机酸(主要是草酸、苹果酸和马来酸)可以有效提高土壤磷的流动性^[33]。干旱胁迫会增加根中碳水化合物的储存量,因此也可能增加根系分泌物中单糖的含量,单糖作为一种非特异的、容易获

得的资源,可以刺激微生物群落的活性^[34]。干旱也会增加根系分泌物中次生代谢物的浓度,影响分泌物的代谢组成^[35]。在干旱胁迫下,氨基酸(如天冬氨酸、亮氨酸)的浓度显著增加,其典型影响是植物叶片和根系中氨基酸和糖类溶质的积累,这种积累被称为渗透调节,可能有助于维持细胞膨胀,减少细胞水分流失^[36]。例如,研究发现在干旱条件下向日葵(*Helianthus annuus*L)和大豆(*Glycine max*)的根系分泌速率和组成上存在差异,大豆根系分泌物中会出现许多在对照中并没有的分泌物,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时间而增加,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]。干旱条件下根系分泌物中次生代谢物的浓度增加,从而选择有益的土壤微生物群落并减少其他微生物的影响^[38],这可能会增加植物吸收氮(N)的功能^[39]。另外,干旱期间黄酮类化合物和同源物苷的含量也较高,黄酮类化合物是陆生植物具有抗氧化功能的次生代谢产物,在逆境条件下积累,以促进植物与土壤中抗旱细菌的相互作用^[40]。

此外,干旱程度也是影响根系分泌物化学组成的重要因素。但目前关于不同干旱程度如何影响根系分泌物化学组成仍未确定。Gargallo-Garriga等对栎属冬青(*Quercus ilex*)研究发现,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,根系分泌物的化学组成则转变为初级代谢产物,占总分泌物的81%;在极端干旱的条件下,根系分泌物发生了不可逆的变化,以致复水6周后其代谢组仍无法恢复到正常水平^[35]。而李敏等研究发现,根系分泌物种类会随着干旱程度的加剧有所增加^[41]。且根系分泌物化学组成也反映在不同干旱程度处理下的生理响应变化。例如,Ulrich等研究发现在对照和轻度干旱条件下的代谢化合物主要是1-十六烷醇、3-氨基丙腈和己二酸等,而在极端干旱条件下的代谢化合物主要是蔗糖、肌醇和甘露糖等^[42]。总之,干旱对根系分泌物的化学组成的具体影响取决于干旱程度、植物种类、生长阶段和根系对干旱信号的感知机制等多个因素的综合影响。植物根系分泌物的化学组成发生一系列调整,有助于植物在干旱环境中更好地完成生长和生存所需的功能。

3 干旱对根系分泌物数量和化学组成的影响机理

根系分泌物特征对干旱的响应机制是预测未来全球变化背景下陆地生态系统地下碳分配格局的重要基础。干旱条件下一系列复杂的外在因素(如不同气候条件、土层和土壤微生物)和内在因素(不同植物种类、根系生理形态特征和菌根共生等)可能影响植物

表2 有关干旱对根系分泌物化学组成影响的文献报道

Table 2 Literature reports on the effect of drought on the chemical composition of root exudates

研究区域 Study area	研究对象 Study object	研究类型 Study type	实验处理 Experiment treatment		化学组成特征 Chemical composition characteristic	可能功能 Possible function	参考文献 Reference
			测定方法 Determine method	干旱 Drought			
亚热带 Subtropical zone	构树, 桑树 Paper mulberry and Mulberry	盆栽试验 Pot experiment	溶液培养 The solution of culture collection	聚乙二醇 PEG (0, 10, 30, 50 g/L)	有机酸增加随PEG浓度增加, 桑树在30 g/L达到1倍以上, 构树在50 g/L达到1倍以上 The organic acid increased with increased PEG concentration, that of the mulberry tree was more than doubled at 30 g/L, and that of the structure tree was more than doubled at 50 g/L.	干旱胁迫下土壤磷的迁移率降低, 有机酸分泌增加有助于植物对磷的吸收; 解除物理过程对SOM的保护, 促进SOC的分解 Lower mobility of soil P under drought stress and increased organic acid secretion contribute to plant absorption of P; the protection of SOM is relieved and the decomposition of SOC is promoted.	[33]
					7 d		
温带 Temperate zone	苋欧鼠尾草 Salvia hispanica L.	盆栽试验 Pot experiment	水培收集 Hydroponics collection	干燥土壤, 且不混合黏液 Drying the soil without mixing the mucus	注射黏液后0、3、5、7、9、12、24 h的黏液物质增加。24 h后, 导电率提高了2倍 The mucus material increased. After 24 h, the water conductivity increased by 2-fold.	随着植物根系吸收水分和土壤干燥, 根际会发生水分枯竭。黏液分泌增加有助于润滑根部, 易于根系向水分充足的区域伸展延长, 增加对土壤水分的吸收 As plant roots take up water and the soil dries out, water depletion occurs in the rhizosphere. Increased mucus secretion helps to lubricate the roots, easily extending the roots to fully hydrated areas, and increasing the absorption of soil water.	[27]
				水培收集 Hydroponics collection			
温带 Temperate zone	玉米 Zea mays	盆栽试验 Pot experiment	水培收集 Hydroponics collection	45%田间持水量 45% field water-holding capacity	胞外酶含量增加 Extracellular enzyme content increased.	干旱下植物需要可短期利用的养分, 以维持正常生长。胞外酶含量增加有助于加速土壤中有有机物质的降解速率, 提高养分的释放速度, 提供给植物可短期利用的养分, 以保持植物正常生长 Plants need short-term nutrients to maintain normal growth. The increased content of extracellular enzymes helps to accelerate the degradation rate of organic substances in the soil, improve the release rate of nutrients, and provide plants with nutrients that can be used in the short term to maintain normal plant growth.	[28]
				6 d			
温带 Temperate zone	珍珠小米 pearl millet	盆栽试验 Pot experiment	溶液培养 The solution of culture collection	受控温室 (光照12 h, 白天最高30 °C, 夜间最高26 ± 2 °C) Controlled greenhouse (12 h light, 30 °C at day and 26 ± 2 °C at night)	酚酸类、木酚素浓度相比对照增加了0.06% The concentration of phenolic acids and lignans increased by 0.06% compared with the control.	干旱下土壤水分过低时植物体内蛋白质的合成受阻, 影响核酸代谢, 导致酶活性降低。酚酸类分泌物增加可以改变土壤化学性质, 促进土壤中的金属离子形成螯合物, 影响植物对养分的吸收和利用 When the soil water is too low under drought, the synthesis of proteins in plants is blocked, which affects the nucleic acid metabolism and leads to the decrease of enzyme activity. Increased secretion of phenolic acids can change soil chemical properties and promote the formation of chelates in soil to affect the nutrient absorption and utilization of plants.	[30]
				56 d			

续表2 Table 2 (continued)

Table 2 (continued)								
研究区域 Study area	研究对象 Study object	研究类型 Study type	测定方法 Determine method	实验处理 Experiment treatment		化学组成特征 Chemical composition characteristic	可能功能 Possible function	参考文献 Reference
				干旱 Drought	处理时间 Duration			
温带 Temperate zone	向日葵, 大豆 <i>Helianthus annuus</i> and <i>Glycine max</i>	盆栽试验 Pot experiment	水培收集 Hydroponics collection	土壤湿度由60%降到40% Soil humidity from 60% to 40%	14 d	氨基酸等代谢物的浓度随着干旱而增加 The concentration of metabolites such as amino acids increases with drought.	干旱下溶质积累, 细胞膨胀、水分流失. 氨基酸增加有助于维持细胞膨胀, 减少细胞水分流失; 抗氧化功能生物群落并减少其他微生物的影响, 促进植物与土壤中抗旱细菌的相互作用 Solute accumulates under drought, cell expansion, and water loss. The amino acid increase helps to maintain cell expansion and reduce cell water loss; the accumulation of secondary metabolites with antioxidant function helps to select beneficial soil microbial communities and reduce the influence of other microorganisms, and promote the interaction between plants and drought-resistant bacteria in the soil.	[37]
温带 Temperate zone	紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	盆栽实验 Pot experiment	水培收集 Hydroponics collection	将营养液倒去施加空气干旱 Pour the nutrient solution to apply air drought	处理1、2、4、6、8、10、12、24 h的不同时间测定 The different times of treatments for 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12 and 24 h	类黄酮化合物增加 Flavonoid compounds increase.	干旱下植物关闭气孔以控制蒸腾作用, 导致光合作用降低. 类黄酮通过调节土壤微生物群落的结构和功能, 改善土壤的生态环境, 提高土壤的水分保持能力和抗旱能力, 从而间接地促进植物对干旱的适应能力 Under drought, plants close the stomata to control transpiration, resulting in decreased photosynthesis. Flavonoids indirectly promote plant adaptation to drought resistance by regulating the structure and function of soil microbial communities, improving the ecological environment, and promoting water retention and drought resistance.	[40]

(图1). 因此了解干旱条件下根系分泌物的变化模式和机制, 有助于深入了解植物与土壤生态系统的相互作用机理.

3.1 外在因素

3.1.1 气候、土壤水分和pH 不同地理区域的气候条件不同, 进而造成土壤环境的差异. 在全球气候变化的情境下, 与温带相比, 热带和亚热带地区更容易受到气候变化的影响^[43]. 而在根际这一特殊区域中, 根际分泌物是植物适应外界环境胁迫与养分限制的重要调节机制. 虽然植物根系分泌物收集和分析的能力已有很大的提高^[44], 但有关植物根系分泌物的研究主要集中于温带地区, 亚热带和热带地区相对较少. 而大量研究表明, 在干旱条件下, 温带、亚热带及热带地区的植物根系均会受到不同程度的影响, 导致根系分泌物数量和成分发生变化^[15, 22, 45]. 同时, 干旱往往会导致土壤水分的减少, 使得根际土壤中的水分含量下降. 这会引发植物的干旱胁迫, 从而调节根系分泌物的产生. 植物通常会增加特定的保护性物质, 如黏性物质、脂质类物质、多糖类物质、渗透调节物质、抗氧化物质和植物激素等, 以保持根部的水分并减少水分蒸发. 干旱条件下, 土壤中的pH值通常也会发生变化. 这是因为水分的减少导致土壤中酸碱物质的浓度变化. 相较于温带地区, 热带和亚热带地区的有机物分解较快, 有机酸的产生会使土壤酸性更强^[46]. pH值的改变会直接影响根际土壤中微生物群落的组成和活性, 进而影响根系分泌物的形成^[47]. 一些植物可能通过调节根系分泌物的pH值来适应土壤pH的变化, 并影响向土壤释放的有机酸和氢离子等.

3.1.2 土壤养分 由于干旱条件下土壤水分减少, 营养元素的有效性和可利用性也会降低, 这将导致植物在根际土壤中无法充分吸收所需的营养元素, 进而影响根系分泌物的组成和含量^[48]. 相较于热带和亚热带地区, 温带的气候条件有利于氮(N)化合物沉降到土壤中, 且温带地区的SOM含量较为丰富, SOM的分解过程也会释放出氮元素, 进一步增加土壤中的氮含量^[49]. 而干

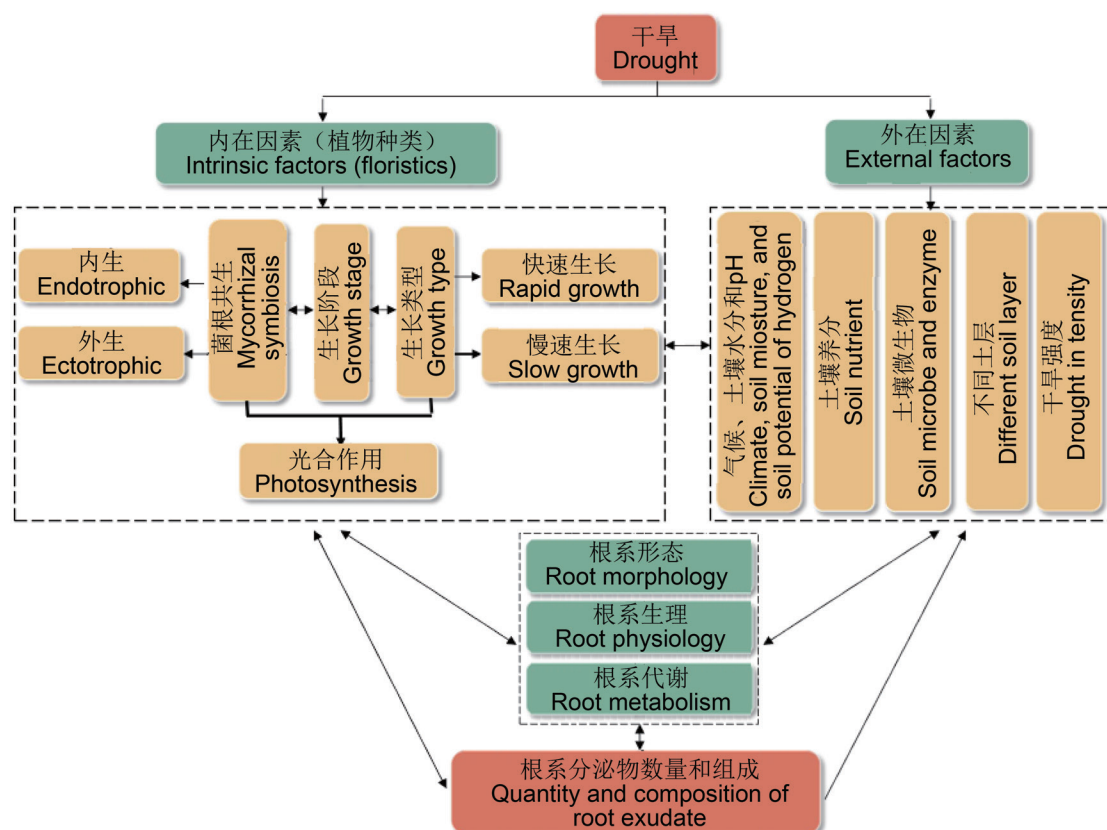


图1 干旱对根系分泌物特征的影响机理。

Fig. 1 Influence mechanism of drought on root exudate characteristics.

旱引起的土壤水分下降,会影响矿物营养物质(如无机氮)从土壤到吸收根表面的扩散速率^[50]。因此,植物可能通过生理调节来限制根系氮的分泌,从而提高干旱条件下的生产力和存活率。一些植物在干旱条件下可能会增加根系分泌有机酸或螯合物质以提高营养元素的溶解度和可利用性。在亚热带和热带生态系统中矿质养分通常有限,特别是土壤有效磷^[51]。干旱胁迫往往会降低土壤磷的流动性,植物会分泌更多的有机酸和磷酸酶,以帮助动员顽固性磷,从而提高土壤养分释放的潜力^[52]。

3.1.3 土壤微生物和土壤酶 根际微环境是构建植物与土壤交流沟通的桥梁,也是植物遭受环境胁迫和养分限制时作出响应的敏感区域^[26]。根际土壤中微生物数量和种类在干旱条件下会发生一定的变化。例如,Dao等在干旱条件下研究发现,甘蔗根际土壤抗旱细菌群落丰度增加,有助于提高根系对水分和养分的吸收^[53]。这些微生物也可以与植物根系相互作用,从而直接影响根系分泌物的数量和种类^[54]。一般来说,干旱条件下根际微生物对根分泌物的大量消耗势必会刺激根系分泌的数量增加^[55]。也有研究发现接种菌根会影响根分泌物数量,但对于干旱条件下不同菌根类型的植物根系分泌物数量的影响研究较少且不统一^[56]。此外,干旱下根际微生物还可以通过有选择地

利用根分泌物中的特定成分来改变根分泌物的组成成分及其占总量的比例^[57]。此外,土壤酶作为土壤生态系统中物质循环和能量转化的生物催化剂,对干旱胁迫的增加非常敏感。例如,干旱胁迫促进植物根际过氧化物酶的产生,引发改善水分关系的微生物组合和解除根细胞腐蚀活性氧物种的作用^[58]。Xiao等的一项Meta分析强调,在全球范围内,水分可用性减少,土壤酶活性会急剧下降^[59]。土壤酶活性的变化对植物根系分泌物的种类和成分产生显著影响。可见干旱胁迫使根际土壤微生物和土壤酶发生变化,进而引起根系分泌物特征也随之发生变化。

3.1.4 土层 不同土层的质地、孔隙度、水分、有机质含量和微生物群落等都可能影响根系分泌物的变化。干旱条件下,土壤中的水分状况是影响根系分泌物的一个重要因素。在干旱条件下,由于不同土层的水分状况不同,根系分泌物的产生和释放可能会因此而受到影响。尽管先前已经确定干旱条件下根系分泌速率的一般垂直变化,但未包括不同土壤深度的测量^[60]。然而,随着深度的变化,根系分布模式同样可能会影响根系的分泌,从而影响植物碳收支。稳定同位素标记研究允许整个生根区的碳通量整合,但这一般是通过微生物活动追踪地下碳分配来实现的^[61]。由于微生物呼吸在干旱条件下受到抑制^[62],通过微生物活动追

踪碳可能会忽略分泌物的潜在增加,特别是在垂直变化发生的情况下。为了将根系分泌物与碳分配动态联系起来,需要将垂直分离的原位分泌物收集与地下根系丰富度相结合。例如,在整个土壤剖面对冷杉和山毛榉进行研究发现,更干旱的表层土中的根系分泌物输入速率高于更湿润的底层土,根系分泌物速率与土壤含水量呈负相关,但分泌速率不会随着土壤含水量的减少而无限增加^[63]。土壤含水量在垂直剖面上具有较大的变化,所以需要考虑不同土层根系分泌物的分泌量以深入揭示干旱对植物的根系分泌物的影响。

3.1.5 干旱强度 干旱胁迫强度是影响根系分泌数量和种类变化的重要影响因素。研究发现植物根系分泌物数量往往随着干旱胁迫强度的增加而增加^[19]。在中度干旱条件下,植物可能会继续增加根系分泌量^[18]。然而迄今为止,只有少数研究探讨了极端干旱对根系分泌速率的影响,而结果仍存在争议。此外,目前关于不同干旱程度如何影响根系分泌物化学组成仍未确定。Gargallo-Garriga等研究发现,在干旱期间根系分泌物的组成主要是次级代谢产物;而在干旱恢复阶段,根系分泌物的化学组成则转变为初级代谢产物;在极端干旱的条件下,根系分泌物发生了不可逆的变化^[35]。而李敏等研究发现,根系分泌物种类会随着干旱程度的加剧有所增加^[41]。所以根系分泌物的变化对不同干旱胁迫强度的响应仍需进一步研究。

3.2 内在因素

3.2.1 植物种类 植物会表现出各种各样的生长策略,以加快在不同环境中的生存。这些策略反映在它们对根系分泌物的资源分配上。在干旱条件下,快速生长的物种比缓慢生长的物种根系分泌物的数量更多^[24]。例如,快速生长的草原物种水甜茅(*Glyceria maxima*)比缓慢生长的针叶苔草(*Carex acuta*)分泌更多的碳^[64]。研究发现在两种具有快速生长策略的草原物种——鸭茅(*Dactylis glomerata*)和羊茅(*Rumex acetosa*)中,干旱使其根系分泌物化学组成改变,并增加了土壤微生物群落的活性^[65]。并且初级代谢物的组成也随着植物生长策略的变化而变化,生长速度更快的物种的反硝化程度更高,其分泌物中有机酸的比例也更高^[66]。根系分泌物对干旱的响应也可能因物种对水分限制的敏感性不同而存在差异,比如浅根系的欧洲云杉(*Picea abies*)可能比深根系的欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)更易受到水分限制的影响^[45]。两个物种根系对干旱表现出不同的响应,欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)根系向深层分布,细根直径变细,比表面积增加,以提高水分吸收。相比之下,欧洲云杉(*Picea abies*)对土壤水分缺乏的反应主要通过延长现有细根的寿命。因此浅根系的云杉可能比深根系的山毛榉释放更多的根系分泌物。此外,植物生长阶段对根系分泌物的种类和分泌量都会产生影

响,进而影响植物对干旱的适应能力。在植物生长的初期阶段,根系分泌物可能主要包括植物生长所需的有机物质(如有机酸、植物激素等),这些物质有助于促进根系生长和发育,增加植物对干旱的适应能力^[67]。在植物生长的中期阶段,根系分泌物可能会逐渐增加(包括有机酸、多糖等),这些物质有助于改善土壤结构、提高土壤水分保持能力,从而增加植物对干旱的抵抗力^[34]。在植物生长的后期阶段,随着植物生长的逐渐停止,根系分泌物的分泌量可能会减少。但植物可能会调整根系分泌物的组成,增加一些与抗干旱相关的物质的分泌^[68]。

大多数的树种与菌根真菌相连,尤其是与AM或者ECM相连最为广泛。和菌根真菌相连会影响植物生长、养分循环以及土壤碳储存^[69]。研究表明根系分泌物的组成和数量主要取决于植物的种类,以及真菌感染根系的类型^[70]。ECM树种在干旱下分泌物速率和光合碳的消耗均增加,而AM树种则没有。ECM需要增加分泌物的投入以及土壤碳的输入。ECM树种对干旱的敏感性较高,光合碳增多和根系生长的下调更强,从而导致根系分泌碳损失的减少比AM树种更强^[71]。在干旱土壤中ECM树种根系分泌物的适应可从以下几个方面解释:(1)作为干旱土壤增加摩擦力的一种胁迫响应,这可能会破坏根系皮层和渗透^[72];(2)在低水分有效性情况下主动分泌黏液以增加根系的导水率或者伴随的液压^[73];(3)干旱土壤中在低养分有效性情况下增加根系分泌物作为一种响应可以产生激发效应。目前有关干旱对根系分泌物的影响研究结论还有许多矛盾:一些研究发现小麦草(wheatgrass)^[74]和ECM树种的松树(*Pinus*)幼苗会增加根系分泌物^[75],然而一些研究发现干旱对无菌根的山杨(*Populus davidiana* Dode)幼苗分泌物无影响^[76]。综合可以推测光合产物的数量在干旱下通常会降低,而光合产物投资到根系分泌物并没有固定的比例,通常会随菌根类型而变化。植物根系分泌对干旱的响应会因对水分限制的敏感性不同而存在差异,并且快速生长的物种相比缓慢生长的物种根系分泌更加显著。ECM树种在干旱情况下增加分泌物主要可以缓解干旱诱导的生产力的降低,也进一步表明分泌物的碳通量受到菌根类型的影响。干旱虽然不会显著影响AM树种的根系分泌物,但是对其生长相关的特征具有明显的负效应。所以不同生长策略与菌根类型的植物,其根系分泌物对干旱的响应也可能是不同的^[77]。

3.2.2 根系形态和生理特征变化 研究表明植物根系形态与抗旱性密切相关,且表现出一定程度的根系可塑性^[78]。因此耐旱植物往往具有更大的生根深度、密度、根体积和根重^[58],使植物有更多的机会吸收水分和养分。干旱胁迫下,根系分泌物分泌速率的变化与根功能性状密切相关^[17]。在极端干旱期间,光合作用固

定的碳将更密集地用于形态变化和根系生物量以确保供水,从而减少根系碳分泌^[61]。研究发现分配给细根生物量(FRB)的碳资源是恒定的,这可能归因于以下机制。首先,将限制性碳资源优先分配给新的根系形态结构(如比根长SRL),而不是新的根系生物量,是增强吸水能力的有效途径^[78]。其次,在干旱胁迫下,脱落老细根和产生新根的过程之间的平衡可以维持稳定的FRB^[79]。同时根毛是根系的重要组成部分,负责吸收土壤中的水分和养分。干旱条件下,植物根系的根毛密度和长度可能也会发生变化,通过增加根毛密度和延长根毛长度来增加水分和养分的吸收表面积^[80]。所以根系形态和根毛的变化直接影响根系分泌物的释放和分泌位置。

干旱条件下,植物内部的激素水平可能会发生变化,进而影响根系分泌物的产生。干旱胁迫刺激植物分泌植物激素(如脱落酸ABA和乙烯等),这些激素可以调节植物的生长和发育,促进根系的生长,提高水分吸收能力。例如,ABA作为一种普遍的植物胁迫激素,在干旱条件下植物根系中其浓度的增加是一种非常显著的生理变化,它会限制植物生长并导致气孔关闭^[81]。根系中的ABA还能促进渗透物的生物合成,如氨基酸、脯氨酸、保护蛋白^[67]。这些激素可以影响根系分泌物的组成和含量,以适应干旱环境中的生长需求。植物为了应对干旱条件下植物氧化损伤和维持正常的生理代谢,通常会增强抗氧化系统的活性,这包括增加抗氧化酶的产生和活性以及合成抗氧化物质(如类胡萝卜素、维生素C和E等)^[82]。这些抗氧化物质可能会被根系分泌,以保护根部免受干旱引起的氧化损伤。干旱往往造成植物叶绿素含量和气孔导度降低,光合作用减弱^[83]。由于光合作用的这些变化,植物代谢组学特征在干旱条件下会发生变化。例如,一项研究发现,在干旱胁迫下,大豆的163种代谢物的丰度会发生显著变化^[84]。此外在干旱条件下植物光合作用可能会受到抑制,也会限制碳的输入和潜在的能量储存,因此植物会通过根系分泌物的变化来响应环境变化,进而影响根际过程。干旱胁迫下植物根系通过调节根系生长以增加根系对水分的吸收能力,促进分泌植物激素调节生长发育,增加抗氧化物质的合成保护根系免受干旱导致的氧化应激和自由基损伤;并减少光合作用以降低水分蒸腾,避免过度水分流失等一系列生理过程变化优先保证植物根系关键生理功能的正常进行,帮助植物在干旱条件下维持生长和发育,并提高其对干旱的耐受能力。

4 小结与展望

在全球气候变化背景下,干旱对根系分泌物将产生显著影响,直接或间接影响地下生态过程,从而改

变地下生态系统碳平衡^[85]。目前有关根系分泌物特征对干旱的响应在国内外已开展一定的研究,但根系分泌物的变化可能是诸多因素综合作用的结果,有关干旱对根系分泌物特征的影响还存在较多不确定性。因此,要揭示干旱对根系分泌物特征的影响,进一步探求其变化机理及其生态效应,还有待从以下几方面开展深入研究。

4.1 加强对不同植物种类和不同干旱胁迫条件下根系分泌物的系统性研究

不同植物种类的根系分泌物不尽相同,这是由植物的物种特性决定的。干旱胁迫下不同植物的根系分泌物响应不同,且根系分泌物的数量和组成会随干旱程度发生变化。即使在一个物种内,根系分泌物变化也会随着干旱胁迫的程度而有很大的不同。鉴于不同植物种类和不同程度的干旱胁迫对植物根际环境的影响具有较大的差异,未来仍需加强该方面研究,着重研究干旱胁迫下特定植物根系分泌物的变化,及其在植物体内的合成、运转、分泌途径和机理。针对干旱恢复和连续干旱事件中长期研究的不足,今后应在更大的时间尺度上量化根系分泌物的作用^[35]。

4.2 加强干旱与其他环境胁迫耦合对根系分泌物的影响机制研究

根系分泌物的变化并非只受干旱胁迫的影响,其他环境胁迫如养分胁迫条件下所分泌的有机物与正常条件下分泌的有机物不论是在种类或数量上都有明显的不同,这也是植物对养分胁迫逆境下的一种适应性机制^[10]。然而目前的试验中少有将其他环境变量综合考虑进行动态研究。未来应加强干旱与其他环境胁迫(如CO₂浓度增加、气温升高、UV-B辐射增强等)耦合对植物根际环境的影响机制研究。并且由于部分植物根系可能会扎根于土壤深层,全球变化背景下其生产和周转必将改变深层土壤的有机碳动态,影响土壤碳库和碳循环过程^[85]。因此,干旱与其他环境因子作用下根系分泌物介导的生态系统功能变化(如碳汇、养分循环等)的研究也有待加强。

4.3 利用更加精准的技术手段全面深入地研究根系分泌物的组分和功能

根系分泌物组分繁多,且许多组分含量较低,极易被微生物吸收和降解,这对根系分泌物化学组分定性和定量精准分析提出了较大的挑战。现代实践采用混合采样技术(水培和气培分泌物收集方法),再加上高分辨率质谱分析来评估植物分泌物代谢组学^[56]。水培收集方法虽然直接,但受人工生长环境的限制,影响根系生理和形态^[83]。另外,从天然土壤中采集的样品可能会受到高度化学复杂性的不利影响,从而混淆衍生代谢物来源的鉴定。在选择根系分泌物收集方法时还应考虑如采样环境(土壤或水培)、采样位置(单个根段、整个根系或整株植物)、植物年龄(幼苗或成

树)、采样时间等因素^[86]。未来应加强技术创新,引进高技术研究手段,研发可操作性强且能尽可能准确真实反映植物根系分泌物状况的原位、动态、实时收集方法与技术。

4.4 从植物生理和代谢角度深入揭示干旱条件下对根系分泌物的影响机理

干旱是植物生长和发育过程中常见的环境胁迫之一。根系分泌物在干旱条件下可能发挥重要的生理和代谢调节作用,促进根际土壤与根系之间的相互作用。植物在干旱胁迫下会经历一系列生理过程的变化(如关闭气孔、调节根系的生长和分布等),从而提高植物对干旱的抵抗能力。未来应加强开展干旱胁迫下植物根系分泌物变化的主要生理机制(如水分维持、光合降低、根系保护等)的研究。此外,目前根系分泌物在分子水平上的分泌机制及分泌位点的研究还比较少^[87]。未来应注重使用转录组学、蛋白组学和代谢组学等技术,对干旱胁迫下植物根系分泌物的组成和表达进行全面分析。通过比较正常和干旱胁迫条件下的差异,可以鉴定出与根系分泌物合成和调控相关的关键基因、蛋白质以及代谢途径,进一步揭示干旱响应

的分子机制。对根系分泌物中的各种化学物质进行定性和定量分析,包括有机物质、酶活性、营养元素和激素等。通过研究根系分泌物组分的变化和功能及其背后的生理机制,有助于深入了解根系分泌物在干旱胁迫下的水分利用、营养吸收和生长发育等的调节作用。

4.5 深入开展根系分泌物在土壤生态过程的作用研究

干旱条件下根系分泌物通过改善土壤水分状况、调节土壤养分循环、影响土壤微生物群落以及形成根际生态环境等,对土壤生态系统具有重要的影响^[88]。这些影响可以促进土壤的健康和生态稳定性,提高土壤的抗旱能力和农作物的产量和质量。未来可以通过分离和鉴定与植物根系密切关联的根际微生物,研究它们对根系分泌物的利用和代谢过程。同时,探究根际微生物与根系分泌物之间的信号通信机制,以及微生物对干旱胁迫下植物根系分泌物响应的调节作用。通过调控相关基因的表达水平,可以模拟或提高植物对干旱胁迫的适应能力,进而影响根系分泌物的组成和释放,也可深入探究根系分泌物对土壤生态系统的影响机制。

参考文献 [References]

- 1 IPCC. Climate Change 2021: The Physical Science [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2021
- 2 Zhang PP, Zhou XH, Fu YL, Shao JJ, Zhou LY, Li SS, Zhou GY, Hu ZH, Hu JQ, Bai SH, McDowell NG. Differential effects of drought on nonstructural carbohydrate storage in seedlings and mature trees of four species in a subtropical forest [J]. *For Ecol Manag*, 2020, **469**: 118159
- 3 Zhalnina K, Louie KB, Hao Z, Mansoori N, da Rocha UN, Shi SH, Cho HJ, Karaoz U, Loqué D, Bowen BP, Firestone MK, Northen TR, Brodie EL. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2018, **3**: 470-480
- 4 Mueller CW, Baumert V, Carminati A, Germon A, Holz M, Kögel-Knabner I, Peth S, Schlüter S, Uteau D, Vetterlein D, Teixeira P, Vidal A. From rhizosphere to detritosphere-Soil structure formation driven by plant roots and the interactions with soil biota [J]. *Soil Biol Biochem*, 2024, **193**: 109396
- 5 吴林坤, 林向民, 林文雄. 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 [Wu LK, Lin XM, Lin WX. Advances and perspective in research on plant-soil-microbe interactions mediated by root exudates [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, **38** (3): 298-310]
- 6 尹晓童, 杨浩, 于瑞鹏, 李隆. 根系分泌物在作物多样性体系中对种间地下部互作的介导作用[J]. *中国生态农业学报*, 2022, **30** (8): 1215-1227 [Yi XT, Yang H, Yu RP, Li L. Interspecific below-ground interactions driven by root exudates in agroecosystems with diverse crops [J]. *Chin J Eco-Agric*, 2022, **30** (8): 1215-1227]
- 7 周贵尧, 周灵燕, 邵钧炯, 周旭辉. 极端干旱对陆地生态系统的影响: 进展与展望[J]. *植物生态学报*, 2020, **44** (5): 515-525 [Zhou GY, Zhou LY, Shao YJ, Zhou YH. Effects of extreme drought on terrestrial ecosystems: review and prospects [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2020, **44** (5): 515-525]
- 8 Lü CH, Wang CK, Li YL, Zhou ZH. Coordination among root exudation C, mycorrhizal colonization, and functional traits and their responses to drought in five temperate tree species [J]. *For Ecol Manag*, 2023, **546**: 121316
- 9 de Vries FT, Williams A, Stringer F, Willcocks R, McEwing R, Langridge H, Straathof A L. Changes in root-exudate-induced respiration reveal a novel mechanism through which drought affects ecosystem carbon cycling [J]. *New Phytol*, 2019, **224** (1): 132-145
- 10 Degryse F, Verma V K, Smolders E. Mobilization of Cu and Zn by root exudates of dicotyledonous plants in resin-buffered solutions and in soil [J]. *Plant Soil*, 2007, **306**: 69-84
- 11 樊利华, 周星梅, 吴淑兰, 向君, 钟晓燕, 唐雪滋, 王彦杰. 干旱胁迫对植物根际环境影响的研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, **25** (5): 1244-1251 [Fan LH, Zhou XM, Wu SL, Xiang J, Zhong XY, Tang XZ, Wang YJ. Research advances on the effects of drought stress in plant rhizosphere environments [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25** (5): 1244-1251]

- 12 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**: 904-912
- 13 Staszek K, Lasota J, Błońska E. Effect of drought on root exudates from *Quercus petraea* and enzymatic activity of soil [J]. *Sci Rep*, 2022, **12**: 763
- 14 Brunn M, Hafner BD, Zwetsloot MJ, Weikl F, Pritsch K, Hikino K, Ruehr NK, Sayer EJ, Bauerle TL. Carbon allocation to root exudates is maintained in mature temperate tree species under drought [J]. *New Phytol*, 2022, **235**: 965-977
- 15 Jiang Z, Fu Y L, Zhou LY, He YH, Zhou GY, Dietrich P, Long JL, Wang XX, Jia SX, Ji YH, Jia Z, Song BQ, Liu RQ, Zhou XH. Plant growth strategy determines the magnitude and direction of drought-induced changes in root exudates in subtropical forests [J]. *Glob Chang Biol*, 2023, **29**: 3476-3488
- 16 Wang XY, Li XM, Dong SK. Biochemical characterization and metabolic reprogramming of amino acids in soybean roots under drought stress [J]. *Physiol Plant*, 2024, **176** (3): e14319
- 17 Karst J, Gaster J, Wiley E, Landhäusser SM. Stress differentially causes roots of tree seedlings to exude carbon [J]. *Tree Physiol*, 2017, **37** (2): 154-164
- 18 Preece C, Farré-Armengol G, Verbruggen E, Peñuelas J. Interactive effects of soil water content and nutrients on root exudation in two Mediterranean tree species [J]. *Soil Biol Biochem*, 2021, **163**: 108453
- 19 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]
- 20 Preece C, Farré-Armengol G, Llusià J, Peñuelas J. Thirsty tree roots exude more carbon [J]. *Tree Physiol*, 2018, **38**: 690-695
- 21 罗丹丹, 王传宽, 金鹰. 木本植物水力系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 植物生态学报, 2021, **45**: 925-941 [Luo DD, Wang CK, Jin Y. Response mechanisms of hydraulic systems of woody plants to drought stress [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2021, **45**: 925-941]
- 22 Liese R, Lübke T, Albers N W, Meier IC. The mycorrhizal type governs root exudation and nitrogen uptake of temperate tree species [J]. *Tree Physiol*, 2017, **38** (1): 83-95
- 23 Moore JAM, Jiang J, Patterson CM, Mayes MA, Wang G, Classen AT. Interactions among roots, mycorrhizas and free-living microbial communities differentially impact soil carbon processes [J]. *J Ecol*, 2015, **103** (6): 1442-1453
- 24 Henry C, John GP, Pan RH, Bartlett MK, Fletcher LR, Scoffoni C, Sack L. A stomatal safety-efficiency trade-off constrains responses to leaf dehydration [J]. *Nat Commun*, 2019, **10**: 3398
- 25 蔡瑛莹. 土壤增温和氮沉降对杉木幼树细根分泌物通量和化学组成的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2018 [Cai YY. Effects of soil warming and nitrogen deposition on the fluxes and composition of root exudates in *Cunninghamia lanceolata* seedlings [D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2018]
- 26 Jones DL, Nguyen C, Finlay RD. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface [J]. *Plant Soil*, 2009, **321**: 5-33
- 27 Ahmed MA, Kroener E, Holz M, Zarebanadkouki M, Carminati A. Mucilage exudation facilitates root water uptake in dry soils [J]. *Funct Ecol*, 2014, **41** (11): 1129-1137
- 28 Song FB, Han XY, Zhu XC, Herbert SJ. Response to water stress of soil enzymes and root exudates from drought and non-drought tolerant corn hybrids at different growth stages [J]. *Can J Soil Sci*, 2012, **92**: 3
- 29 Subramanian S, Graham MY, Yu O, Graham TL. RNA interference of soybean isoflavone synthase genes leads to silencing in tissues distal to the transformation site and to enhanced susceptibility to *Phytophthora sojae* [J]. *Plant Physiol*, 2005, **137** (4): 1345-1353
- 30 Ghatak A, Schindler F, Bachmann G, Engelmeier D, Bajaj P, Brenner M, Fagner L, Varshney RK, Subbarao GV, Chaturvedi P, Weckwerth W. Root exudation of contrasting drought-stressed pearl millet genotypes conveys varying biological nitrification inhibition (BNI) activity [J]. *Biol Fert Soils*, 2022, **58**: 291-306
- 31 Gagné-Bourque F, Bertrand A, Claessens A, Aliferis K A, Jabaji S. Alleviation of drought stress and metabolic changes in timothy (*Phleum pratense* L.) colonized with *Bacillus subtilis* B26 [J]. *Front Plant Sci*, 2016, **7**: 00584
- 32 赵宽, 万昕, 赵文瑞, 胡睿鑫, 汪瑜, 周葆华. 低分子量有机酸对湖泊湿地湖滨带土壤磷释放的影响[J]. 环境化学, 2022, **41** (12): 4145-4153 [Zhao K, Wan X, Zhao WR, Hu RX, Wang Y, Zhou BH. Effect of low molecular weight organic acids on soil phosphorus release of inner lakeside belt in lake wetlands [J]. *Environ Chem*, 2022, **41** (12): 4145-4153]
- 33 赵宽. 不同磷、干旱水平对植物根系有机酸分泌的影响[D]. 镇江: 江苏大学, 2011 [Zhao K. Effect of different phosphorus and drought levels to secretion of organic acids in plants root system [D]. Zhenjiang: Jiangsu University, 2011]
- 34 Karlowsky S, Augusti A, Ingrisch J, Akanda MKU, Bahn M, Gleixner G. Drought-induced accumulation of root exudates supports post-drought recovery of microbes in mountain grassland [J]. *Front Plant Sci*, 2018, **9**: 01593
- 35 Gargallo-Garriga A, Preece C, Sardans J, Oravec M, Urban O, Peñuelas J. Root exudate metabolomes change under drought and show limited capacity for recovery [J]. *Sci Rep*, 2018, **8** (1): 1-15
- 36 Zhou N, Zhao S, Tian CY. Effect of halotolerant rhizobacteria isolated from halophytes on the growth of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) under salt stress [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2017, **364** (11): fnx091

- 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**: 85-97
- 38 Williams A, de Vries FT. Plant root exudation under drought: implications for ecosystem functioning [J]. *New Phytol*, 2019, **225** (5): 1899-1905
- 39 Subramanian S, Graham MY, Yu O, Graham TL. RNA interference of soybean isoflavone synthase genes leads to silencing in tissues distal to the transformation site and to enhanced susceptibility to *Phytophthora sojae* [J]. *Plant Physiol*, 2005, **137** (4): 1345-1353
- 40 Ghatak A, Schindler F, Bachmann G, Engelmeier D, Bajaj P, Brenner M, Fragner L, Varshney R K, Subbara G V, Chaturvedi P, Weckwerth W. Root exudation of contrasting drought-stressed pearl millet genotypes conveys varying biological nitrification inhibition (BNI) activity [J]. *Biol Fert Soils*, 2022, **58** (3): 291-306
- 41 李敏, 赵熙州, 王好运, 卢中科, 丁贵杰. 干旱胁迫及外生菌根菌对马尾松幼苗根系形态及分泌物的影响[J]. 林业科学, 2021, **58**: 63-72 [Li M, Zhao XZ, Wang HY, Lu ZK, Ding GJ. Effects of drought stress and ectomycorrhizal fungi on the root morphology and exudates of *Pinus massoniana* seedlings [J]. *Sci Silv Sin*, 2022, **58**: 63-72]
- 42 Ulrich DEM, Clendinen CS, Alongi F, Mueller RC, Chu RK, Toyoda J, Gallegos-Graves LV, Goemann HM, Peyton B, Sevanto S, Dunbar J. Root exudate composition reflects drought severity gradient in blue grama (*Bouteloua gracilis*) [J]. *Sci Rep*, 2022, **12**: 12581
- 43 Yu L, Dong TF, Lu YB, Song MY, Duan BL. Ecophysiological responses of *Cunninghamia lanceolata* to nongrowing-season warming, nitrogen deposition, and their combination [J]. *Photosynthetica*, 2016, **54**: 598-610
- 44 Vranova V, Rejsek K, Skene KR, Janous D, Formanek P. Methods of collection of plant root exudates in relation to plant metabolism and purpose: a review [J]. *J Plant Nutr Soil Sci*, 2013, **176**: 175-199
- 45 Brunn M, Hafner BD, Zwetsloot MJ, Zwetsloot, Weikl F, Pritsch K, Hikino K, Ruehr NK, Sayer EJ, Bauerle TL. Carbon allocation to root exudates is maintained in mature temperate tree species under drought [J]. *New Phytol*, 2022, **235** (3): 965-977
- 46 Liu S, Zhang XY, Pan JX, Ma ZQ. Differences in available phosphorus in temperate and subtropical forest soils [J]. *Appl Soil Ecol*, 2023, **187**: 104849
- 47 Wan WJ, Tan JD, Wang Y, Qin Y, He HM, Wu HQ, Zuo WL, He DL. Responses of the rhizosphere bacterial community in acidic crop soil to pH: Changes in diversity, composition, interaction, and function [J]. *Sci Tot Environ*, 2020, **700**: 134418
- 48 Jones DL, Nguyen C, Finlay RD. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface [J]. *Plant Soil*, 2009, **321**: 5-33
- 49 Kumwimba MN, Huang JL, Dzakupasu M, De Silva K, Ohore OE, Ajibade FO, Li XY, Su JJ, Muyembe DK, Huang KX. An updated review of the efficacy of buffer zones in warm/temperate and cold climates: insights into processes and drivers of nutrient retention [J]. *J Environ Manag*, 2023, **336**: 117646
- 50 Dijkstra FA, Cheng W. Moisture modulates rhizosphere effects on C decomposition in two different soil types [J]. *Soil Biol Biochem*, 2007, **39** (9): 2264-2274
- 51 Ma Z, Guo D, Xu X, Lu M, Bardgett RD, Eissenstat DM, McCormack ML, Hedin LO. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits [J]. *Nature*, 2018, **555**: 94-97
- 52 Han M, Chen Y, Li R, Yu M, Fu L, Li S, Su J, Zhu B. Root phosphatase activity aligns with the collaboration gradient of the root economics space [J]. *New Phytol*, 2022, **234**: 837-849
- 53 Dao J, Xing Y, Chen C, Chen M, Wang Z. Adaptation of rhizosphere bacterial communities of drought-resistant sugarcane varieties under different degrees of drought stress [J]. *Microbiol Spectr*, 2023, **11** (5): 01184-23
- 54 Naylor D, Coleman-Derr D. Drought stress and root-associated bacterial communities [J]. *Front Plant Sci*, 2018, **8**: 02223
- 55 Cao YH, Zhao XW, Nie G, Wang ZY, Song X, Zhang MX, Hu JP, Zhao Q, Jiang YW, Zhang JL. The salt-tolerance of perennial ryegrass is linked with root exudate profiles and microflora recruitment [J]. *Sci Tot Environ*, 2024, **916**: 170205
- 56 Oburger E, Jones DL. Sampling root exudates-Mission impossible? [J]. *Rhizosphere*, 2018, **6**: 116-133
- 57 Xu Y, Chen Z., Li X, Tan J, Liu F, Wu J. Mycorrhizal fungi alter root exudation to cultivate a beneficial microbiome for plant growth [J]. *Funct Ecol*, 2023, **37** (3): 664-675
- 58 Fang Y, Xiong L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants [J]. *Cell Mol Life Sci*, 2015, **72**: 673-689
- 59 Xiao Z, Zhang X, Gregg DJ, Saddler JN. Effects of sugar inhibition on cellulases and beta-glucosidase during enzymatic hydrolysis of softwood substrates [J]. *Appl Biochem Biotechnol*, 2004, **113-116**: 1115-1126
- 60 Tückmantel T, Leuschner C, Preusser S, Kandeler E, Angst G, Mueller CW, Meier IC. Root exudation patterns in a beech forest: dependence on soil depth, root morphology, and environment [J]. *Soil Biol Biochem*, 2017, **107**: 188-197
- 61 Gao D, Joseph J, Werner RA, Brunner I, Zürcher A, Hug C, Wang A, Zhao CH, Bai E, Meusburger K, Gessler A, Hagedorn F. Drought alters the carbon footprint of trees in soils—tracking the spatio-temporal fate of ¹³C-labelled assimilates in the soil of an old-growth pine forest [J]. *Glob Chang Biol*, 2021, **27** (11): 2491-2506
- 62 Meier IC, Tückmantel T, Heitkötter J, Müller K, Preusser S, Wrobel TJ, Kandeler E, Marschner B, Leuschner C. Root exudation of mature beech forests across a nutrient availability gradient: the role of root

- morphology and fungal activity [J]. *New Phytol*, 2020, **226** (2): 583-594
- 63 Brunn M, Hafner BD, Zwetsloot MJ, Zwetsloot, Weikl F, Pritsch K, Hikino K, Ruehr NK, Sayer EJ, Bauerle TL. Carbon allocation to root exudates is maintained in mature temperate tree species under drought [J]. *New Phytol*, 2022, **235** (3): 965-977
 - 64 Kaštovská E, Edwards K, Picek T, Šantrůčková H. A larger investment into exudation by competitive versus conservative plants is connected to more coupled plant-microbe N cycling [J]. *Biogeochemistry*, 2015, **122**: 47-59
 - 65 de Vries FT, Williams A, Stringer F, Willcocks R, McEwing R, Langridge H, Straathof AL. Changes in root-exudate-induced respiration reveal a novel mechanism through which drought affects ecosystem carbon cycling [J]. *New Phytol*, 2019, **224** (1): 132-145
 - 66 Guyonnet JP, Vautrin F, Meiffren G, Labois C, Cantarel AAM, Michalet S, Comte G, Haichar FZ. The effects of plant nutritional strategy on soil microbial denitrification activity through rhizosphere primary metabolites [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2017, **93** (4): fix022
 - 67 Abd U, Akash T, Zeng FJ, Muhammad AA, Jordi S, Corina G, Josep P. Drought priming improves tolerance of *Alhagi sparsifolia* to subsequent drought: a coordinated interplay of phytohormones, osmolytes, and antioxidant potential [J]. *Plant Stress*, 2024, **12**: 100469
 - 68 Zhang XQ, Zhang YX, Li M, Jia HF, Wei FJ, Xia ZL, Zhang XL, Chang JB, Wang ZJ. Overexpression of the WRKY transcription factor gene NtWRKY65 enhances salt tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum*) [J]. *BMC Plant Biol*, 2024, **24**: 326
 - 69 Johnson NC, Angelard C, Sanders IR, Kiers T. Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change [J]. *Ecol Lett*, 2013, **16**: 140-153
 - 70 Meier IC, Avis PG, Phillips RP. Fungal communities influence root exudation rates in pine seedlings [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2013, **83** (3): 585-595
 - 71 Walker TS, Bais HP, Grotewold E, Vivanco JM. Root exudation and rhizosphere biology [J]. *Plant Physiol*, 2003, **132** (1): 44-51
 - 72 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
 - 73 Reid CPP, Mexal JG. Water stress effects on root exudation by lodgepole pine [J]. *Soil Biol Biochem*, 1977, **9** (6): 417-421
 - 74 Karst J, Gaster J, Wiley E, Landhäusser SM. Stress differentially causes roots of tree seedlings to exude carbon [J]. *Tree Physiol*, 2017, **37** (2): 154-164
 - 75 Williams A, de Vries FT. Plant root exudation under drought: implications for ecosystem functioning [J]. *New Phytol*, 2020, **225** (5): 1899-1905
 - 76 罗丹丹, 王传宽, 金鹰. 木本植物水力系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 植物生态学报, 2021. **45**: 925-941 [Luo DD, Wang CK, Jin Y. Response mechanisms of hydraulic systems of woody plants to drought stress [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2021, **45** (9): 925]
 - 77 Gargallo-Garriga A, Sardans J, Pérez-Trujillo M, Oravec M, Urban O, Jentsch A, Kreyling J, Beierkuhnlein C, Parella T, Peñuelas J. Warming differentially influences the effects of drought on stoichiometry and metabolomics in shoots and roots [J]. *New Phytol*, 2015, **207** (3): 591-603
 - 78 Brunner I, Herzog C, Dawes MA, Arend M, Sperisen C. How tree roots respond to drought [J]. *Front Plant Sci*, 2015, **6**: 152207
 - 79 Zhou G, Zhou X, Nie Y, Bai SH, Zhou LY, Shao JJ, Cheng W, Wang JW, Hu FQ, Fu YL. Drought-induced changes in root biomass largely result from altered root morphological traits: evidence from a synthesis of global field trials [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, **41** (11): 2589-2599
 - 80 Basirat M, Mousavi SM, Abbaszadeh S, Zarebanadkouki M. The rhizosheath: a potential root trait helping plants to tolerate drought stress [J]. *Plant Soil*, 2019, **445**: 565-575
 - 81 Mukherjee A, Dwivedi S, Bhagavatula L, Datta S. Integration of light and ABA signaling pathways to combat drought stress in plants [J]. *Plant Cell Rep*, 2023, **42** (5): 829-841
 - 82 Gill SS, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2010, **48** (12): 909-930
 - 83 Albert KR, Ro-Poulsen H, Mikkelsen TN, Michelsen L, Linden VD, Beier C. Effects of elevated CO₂, warming and drought episodes on plant carbon uptake in a temperate heath ecosystem are controlled by soil water status [J]. *Plant Cell Environ*, 2011, **34** (7): 1207-1222
 - 84 Tripathi P, Rabara RC, Reese RN, Miller MA, Rohila JS, Subramanian S, Shen QJ, Morandi D, Bücking H, Shulaev V, Rushton PJ. A toolbox of genes, proteins, metabolites and promoters for improving drought tolerance in soybean includes the metabolite coumestrol and stomatal development genes [J]. *BMC Genomics*, 2016, **17**: 1-22
 - 85 Allison SD, Treseder KK. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils [J]. *Glob Chang Biol*, 2008, **14** (12): 2898-2909
 - 86 尹华军, 张子良, 刘庆. 森林根系分泌物生态学研究: 问题与展望[J]. 植物生态学报, 2018, **42**: 1055-1070 [Yin H, Zhang Z, Liu Q. Root exudates and their ecological consequences in forest ecosystems: Problems and perspective [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2018, **42**: 1055-1070]
 - 87 Canarini A, Kaiser C, Merchant A, Richter A, Wanek W. Root exudation of primary metabolites: mechanisms and their roles in plant responses to environmental stimuli [J]. *Front Plant Sci*, 2019, **10**: 157
 - 88 Zhang L, Chang JX, Guo AJ, Wang YM, Yang GB, Zhou K. Unraveling the dynamics of soil drought and its controlling factors across diverse ecosystems [J]. *Catena*, 2024, **238**: 107849