

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2022.03.002

# 根系分泌物介导的植物-微生物相互作用

皮静<sup>1</sup>, 周星月<sup>1</sup>, 滕凯<sup>2</sup>, 田明慧<sup>2</sup>, 李石力<sup>1</sup>

1. 西南大学 植物保护学院, 重庆 400715;

2. 湖南省烟草公司湘西土家族苗族自治州公司, 湖南 湘西 416000

**摘要:** 陆生植物所经历的一系列最复杂的化学、物理和生物相互作用是发生在根与其周围土壤环境(即根际)之间的。在特定环境下, 植物通过根系的不同部位释放到根际环境中的有机物质的总和被称为根系分泌物, 植物与土壤微生物之间的相互作用主要是由根系分泌物介导的。本文介绍了植物根系分泌物的主要成分、渗出方式, 以及其介导的植物-微生物的正负相互作用, 为未来开发和利用根系分泌物提高农作物的产量提供参考。

**关键词:** 根系分泌物; 植物-微生物相互作用;

菌根真菌; 植物根际促生菌(PGPR)

中图分类号: S154.4

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2022)03-0011-07

## Plant-Microbial Interaction Mediated by Root Exudates

PI Jing<sup>1</sup>, ZHOU Xingyue<sup>1</sup>, TENG Kai<sup>2</sup>,  
TIAN Minghui<sup>2</sup>, LI Shili<sup>1</sup>

1. College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China;

2. Xiangxi Tujia-Miao Autonomous Prefecture Company of Hunan Tobacco Company, Xiangxi Hunan 416000, China

**Abstract:** The series most complex chemical, physical and biological interactions experienced by terrestrial plants take place between roots and their surrounding soil environment (i.e., the rhizosphere). In a given environment, the sum of organic matter released by plants into the rhizosphere through different parts of the root system is called root exudates. The interactions between plants and soil microorganisms are mediated mainly by root exudates. In this paper, the main components and exudation modes of plant root exudates are introduced, as well as the positive and negative interactions between plant and microorganism mediated by root exudates, which provides a reference for the development and utilization of root exudates to improve crop yield in the future.

收稿日期: 2022-05-13

基金项目: 湖南湘西烟区主要烤烟品种抗性评价及根茎病害绿色防控技术集成应用(2020433100200183).

作者简介: 皮静, 硕士研究生, 主要从事根际信号分子研究.

通信作者: 李石力, 讲师.

**Key words:** root exudates; plant-microbial interaction; mycorrhizal fungi; plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR)

植物在整个生长发育过程中,根系不断暴露于各种有害生物,包括致病性真菌、卵菌、细菌、病毒、线虫和以根为食的节肢动物等<sup>[1]</sup>.根系是连接植物地上部分与土壤的关键纽带,它从土壤中摄取植物生长所需养分和水分等,同时向土壤周围释放大量有机物质,在根土界面形成一个物质、能量和信息交换最活跃的区域,即“根际”,通常是与植物根系相关的狭窄土壤区域( $<2\text{ mm}$ )(图 1).在特定环境下,植物通过根系的不同部位释放到根际环境中的有机物质的总和被称为根系分泌物<sup>[2]</sup>,它是土壤有机碳的重要来源,占据植物总光合产物的 20%~80%.陆生植物所经历的一系列最复杂的化学、物理和生物相互作用是发生在根与其周围土壤环境(即根际)之间的.在根际中,植物根系、土壤、病原微生物和有益微生物、线虫、无脊椎动物以及竞争性植物之间的根系存在着错综复杂的相互作用<sup>[3]</sup>,其中,由根系分泌物介导的植物与微生物之间的相互作用备受关注.

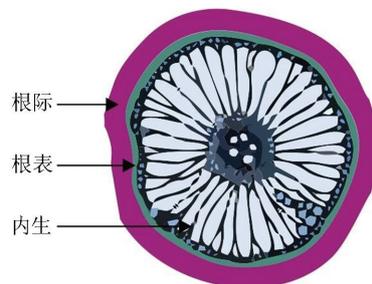


图 1 根部横截面示意图<sup>[4]</sup>

## 1 根系分泌物的主要成分

植物根系向根际分泌大量潜在有价值的化合物,主要包含水、离子、酶、氧气、黏液等初级和次级代谢产物.据估计,仅一种植物的分泌物就可能多达 200 多种有机化合物<sup>[5]</sup>,其组成和含量受到土壤类型、营养状况、微生物、气候因子、植物品种、年龄及植物生理状态等因素的影响<sup>[6]</sup>.根据分子量高低,植物根系分泌物可分为两类,一类是黏液、蛋白质等高分子量化合物,另一类是有机酸(例如乙酸、抗坏血酸、苯甲酸、阿魏酸、苹果酸),简单糖类(例如阿拉伯糖、果糖、葡萄糖、麦芽糖、甘露糖、低聚糖),氨基酸(例如精氨酸、天冬酰胺、天冬氨酸、半胱氨酸、胱氨酸、谷氨酰胺),维生素和酚类等低分子量化合物<sup>[7]</sup>.这些化合物中有许多被认为可以介导根际中植物-微生物间的相互作用,对植物的生长、健康和适应性起着至关重要的作用.根系将植物固定在土壤中,构成一个储存库,吸收水分和养分,并通过根系分泌物对邻近土壤产生影响;根际微生物积极参与根系与土壤的相互作用,同时,微生物与微生物间、土壤与微生物间的相互作用也受到根系分泌物的调节.

## 2 根系分泌物渗出方式

植物根系产生并向根际渗出化合物大致可分为 3 个活跃过程:(1)根系渗出,主要是植物根部细胞被动扩散的低分子量化合物;(2)根系分泌,主要是根部细胞主动释放的具有已知功能的高分子黏胶类化合物,例如润滑和防御功能<sup>[8]</sup>;(3)根系排泄,主要是植物根部代谢产生的分解产物.根据根系分泌物化学性质的不同,植物根系会通过多种方式将其分泌到根际中,包括被动运输和主动运输.

## 2.1 被动运输

传统上,根系分泌物的分泌被认为是一个被动过程,其通过不同途径介导。

### 2.1.1 被动扩散

主要是释放极性较小并且不带电荷的低分子量化合物,如糖类、氨基酸、羧酸和酚类。此过程是由于根细胞的细胞质和根际之间的浓度不同而产生的梯度所致,并且取决于根部膜的通透性,根细胞完整性、胞质 Ph 值和所渗出化合物极性的影响<sup>[9]</sup>。

### 2.1.2 离子通道

主要是碳水化合物和特定羧酸盐,如苹果酸和草酸盐。这些羧酸盐通过蛋白质介导的转运机制转运到整个膜上。目前已经发现了 2 个不同的阴离子通道,包括需要激活几秒的低速阴离子通道(SLACs)和可以在几毫秒内激活的快速阴离子通道(QUACs)<sup>[10]</sup>。其中,由  $Al^{3+}$  激活的苹果酸转运蛋白(ALMT)被广泛研究。当土壤中存在有毒  $Al^{3+}$  的情况下,ALMT 转运蛋白家族被高度活化,引起有机酸(主要是苹果酸)的分泌。此外, *AtALMT1* 的过表达在  $Al^{3+}$  毒害下不仅引起苹果酸分泌,也可以诱导有益的根际细菌聚集,从而诱导植物免疫<sup>[11]</sup>。

### 2.1.3 囊泡转运(或胞吐作用)

主要是储存在囊泡中的高分子量代谢物。囊泡介导的蛋白质运输已广为人知<sup>[12]</sup>,但囊泡介导的植物根系分泌物的运输机理尚未完全阐明。目前已知植物叶细胞中化学物质的囊泡介导转运,除了高尔基体介导的粘多糖穿过根冠的转运外,尚无明确证据证明根细胞有介导根系分泌物分泌的机制。

## 2.2 主动运输

主要是防御相关的化合物,由位于根质膜中的蛋白质介导<sup>[1]</sup>。膜转运蛋白有两个大家族,即 ABC 转运蛋白和 MATE 转运蛋白<sup>[13]</sup>。由蛋白质介导的根系分泌物的渗出可以根据其特异性分为 3 种情况:一是分泌不同代谢产物的转运蛋白,二是可以通过不同的膜转运蛋白释放到根际的代谢物,三是特定转运蛋白渗出的化合物。ABC 转运蛋白家族被认为是主要转运蛋白,通过 ATP 水解直接激发转运次级代谢产物、多糖和蛋白质,而 MATE 转运蛋白依赖  $H^+$  的电化学梯度转运生物碱、有毒化合物、抗生素、柠檬酸根阴离子和酚类化合物<sup>[14]</sup>。

## 3 根系分泌物介导植物-微生物的相互作用

当根系分泌物被释放到根际,对植物的作用主要有保护根系免受外界环境的胁迫、促进水分养分的吸收、重金属缓解作用、活化矿质养分、化感作用、改变土壤理化性质和作为信号分子、引诱剂、刺激剂或趋避剂影响根际微生物群落结构,提高与土壤微生物的互作能力从而影响植物生长等<sup>[15]</sup>。植物与土壤微生物之间的相互作用主要是由根系分泌物介导的,并通过多种机制对植物的生长产生中性、正面或者负面的相互影响。可以说,根系分泌物是根际微生物生态复杂系统中植物-微生物互作的重要桥梁和活化剂,在调控植物与有机生命体的相互关系及生态系统中起着重要作用<sup>[16]</sup>。

根部定植对于土壤传播的病原体感染以及与微生物的有益结合是重要的第一步。Hiltner 在 1904 年首次描述了“根际效应”,假设许多微生物被植物根系分泌的养分所吸引。希尔特纳观察到,植物根部附近的微生物数量和活性都在增加。但是,除了提供富含碳的环境外,植物根系还产生能被特定微生物识别的信号吸引其定殖。运动性是竞争性病原菌和有益微生物的重要特征,可以参与根部定殖过程<sup>[17-18]</sup>。植物根系分泌物对土壤微生物具有吸引或趋化性是引发植物根系与微生物之间相互作用的重要机制。本研究主要描述了根系分泌物在调节根际中植物与微生物相互作用中的正负作用。

### 3.1 根系分泌物介导的植物-微生物的正相互作用

根系分泌物的所有成分都扮演着不同的角色,但具有相同的目的,即改善植物的生长和健康.根系分泌物介导的植物-微生物的正相互作用主要包括不同细菌固定大气中的氮<sup>[19]</sup>、内生微生物提高植物生物和非生物胁迫耐受性<sup>[20]</sup>,以及根瘤菌促进植物生长<sup>[21]</sup>.细菌还可以通过产生保护性生物膜或抗生素来对抗植物中的潜在病原体,从而与植物产生积极的相互作用<sup>[22]</sup>,或降解土壤中植物和微生物产生的化合物,避免这些化合物具有化感作用,甚至具有自毒作用.其中,菌根真菌和植物根际促生菌(PGPR)被广泛研究.

#### 3.1.1 根系分泌物介导的植物-菌根真菌的相互作用

菌根真菌根据其定殖机制可以分为内生菌根(也称为丛枝菌根真菌,AMF),囊状丛枝菌根(VAM)和外生菌根(ECM).丛枝菌根真菌(AMF)和 80%以上的陆地植物根系有关联.菌根真菌与寄主植物相互作用有助于植物吸收养分,进而促进相关真菌从寄主植物根中提取脂质和碳水化合物.研究表明,AMF 可以提高植物抵抗植食性动物和病原体入侵的能力<sup>[23]</sup>.菌根的定殖在寄主植物中诱导了几种变化,其生长受到了积极影响.在这些变化中,有 500 多种蛋白质编码基因受到不同的调控,包括磷酸盐和铵盐转运蛋白的营养转运蛋白,改善了氮和磷的营养,寄主植物发生代谢变化,其中有些植物生长调节剂如乙烯、脱落酸、水杨酸或茉莉酸盐等在菌根定殖和植物生长促进中起重要作用<sup>[24]</sup>.菌根真菌会向菌丝际分泌糖类、有机酸、氨基酸等代谢产物吸引解磷菌在菌丝表面定殖,刺激其生长,提高其磷酸酶分泌能力,强化解磷酶解磷功能.此外,菌根还可以通过调节渗透势、提高光合速率、减轻化感物质的作用以及增加对不同生物和非生物胁迫的抗性来促进植物生长.在这种情况下,AMF 也被认为是根系结构修饰、增强酶促和非酶促抗氧化剂系统或提高水利用效率的原因<sup>[25]</sup>.

#### 3.1.2 根系分泌物介导的植物-植物根际促生菌(PGPR)的相互作用

植物的根系分泌物吸引有益微生物,以促进植物生长并保护植物免受病原体的侵害.香蕉根系分泌物中的有机酸尤其是草酸、苹果酸和富马酸在吸引解淀粉芽孢杆菌 NJN-6 和诱导其在宿主根上定殖方面发挥着重要作用<sup>[26]</sup>.Rudrappa 等<sup>[27]</sup>的研究结果表明,当植物受到病原菌(*Pseudomonas syringae*)侵染时,会分泌更多的苹果酸,吸引促进植物生长的根际细菌(PGPR)枯草芽孢杆菌 FB17 并诱导了番茄对病原菌(*Pseudomonas syringae*)的抗性,加强 FB17 在植物根部定植及生物膜的形成.当黄瓜受到病原菌尖孢镰刀菌侵染时,其根部选择性地分泌柠檬酸和富马酸以吸引解淀粉芽孢杆菌 SQR-9 在根部定殖<sup>[28]</sup>.

#### 3.1.3 抗菌作用

植物根系分泌物部分具有抗菌作用.张万萍等<sup>[29]</sup>研究表明紫皮蒜、白皮蒜的根系分泌物对辣椒疫霉病、草莓灰霉病和番茄青枯病等土传病害病原菌有抑制作用;刘娜等<sup>[30]</sup>指出嫁接茄子的根系分泌物能抑制茄子黄萎病菌生长;Hao 等<sup>[31]</sup>发现外源添加根系分泌物对香豆酸对西瓜枯萎病病原有抑制作用等.在旱作水稻西瓜间作、玉米大豆间作系统中,根系分泌物酚酸的种类和含量被改变,缓解了土传病害的发生<sup>[32]</sup>.此外,植物根系还能分泌一些毒素直接杀死病原微生物<sup>[33]</sup>.紫花罗勒根系会分泌迷迭香酸抵御腐霉菌的侵害,并杀灭多种土壤细菌和病原体,具有较强的抑菌活性<sup>[34]</sup>.

### 3.2 根系分泌物介导的植物-微生物的负相互作用

根际微生物可能通过病原菌或线虫侵入对植物健康和生存产生不利影响.根系分泌物介导的植物-微生物的负相互作用,存在不同类型的机制.

#### 3.2.1 化感作用

根系分泌物以不同的方式介导相同或不同物种的植物之间的相互作用,其中负相互作用则

包括化感作用和植物根系释放植物毒素到根际,从而形成优于其他竞争者的优势.化感作用是指植物、微生物、病毒和真菌产生的次生代谢物影响农业和生物系统生长发育的任何过程.化感物质主要由通过自然途径释放到环境中的次级代谢物组成,例如挥发、叶片浸出、残渣分解或根系分泌物.化感物质是植物次生代谢产物或微生物分解产物产生的非营养物质,是化感作用的活性介质.渗出到根际的大多数植物毒素具有相似的化学结构,具有芳香族成分和羟基或酮基团,包括代谢产物,如黄酮类、醌、喹啉和异羟肟酸<sup>[3]</sup>.化感物质可能通过诱导细胞结构变化,抑制细胞分裂和伸长,破坏抗氧化剂系统,增加膜通透性,影响植物生长调节剂和酶,并影响呼吸、光合作用、代谢以及水分和养分吸收从而对其他植物产生负面影响<sup>[35]</sup>.

### 3.2.2 根系分泌物介导的植物-病原菌的相互作用

根系分泌物一方面可以提供丰富的营养供病原菌生长繁殖,另一方面也会抑制一些有益微生物的生长和拮抗作用,在土壤中形成不平衡的微生态环境<sup>[36-37]</sup>.在连作条件下,植物根系分泌物不断累积,病原菌长期处于适宜的温度和环境,繁殖条件良好,使得病原微生物不断增加,土壤微生物群落多样性降低,有益微生物减少甚至灭亡,病害蔓延迅速<sup>[38-39]</sup>.张庆平等<sup>[40]</sup>研究发现,小麦根系分泌物能促进和刺激小麦全蚀病菌生长;吴凤芝等<sup>[41]</sup>指出,黄瓜连作土壤中根系分泌物能有效促进黄瓜枯萎菌菌丝的生长;贾新民等<sup>[42]</sup>提出,重迎茬大豆根系分泌物可以刺激或者引诱大豆根腐病的病原菌生长增殖,加剧大豆病害;韩丽梅等<sup>[43]</sup>、鞠会艳等<sup>[44]</sup>研究证实大豆连作条件下邻苯二甲酸和丙二酸等化感物质显著促进半裸镰孢菌的生长.结果表明,根系分泌物中的有机酸类与酚酸类物质与作物连作障碍密切相关,改变了连作土壤的理化特性,使根际土壤pH值降低,微生物种群结构发生变化<sup>[45]</sup>.根系分泌物在抑制病原菌的同时,也会抑制部分有益菌,使下一代植物因缺少有益菌的帮助而影响生长<sup>[46]</sup>.

### 3.2.3 对根际线虫的直接和间接影响

根际中微生物-线虫相互作用的大多数证据来自于对根瘤菌、菌根真菌和植物病原体的研究,线虫和微生物以竞争或协同的方式起作用,从而影响植物.一项新的研究重新定义了植物根、微生物和线虫三者之间相互作用,研究表明,土壤线虫(例如秀丽隐杆线虫)可能以积极的方式介导根与根瘤菌之间的相互作用,从而导致结瘤.Zhang等<sup>[47]</sup>发现,秀丽隐杆线虫能将中华根瘤菌(*Sinorhizobium meliloti*)转移到豆科植物紫花苜蓿的根部,以响应吸引线虫的植物根部释放的挥发物.因此,根系分泌物在植物、线虫和微生物相互作用中也可能起着重要作用.

## 4 展望

尽管根际是土壤或植物研究的热点,但在许多方面仍然有限.首先,根系分泌物的成分过于复杂,尚不清晰,目前,国内外学者对根系分泌物的研究主要集中在碳水化合物、氨基酸、有机酸、黄酮类、硫代葡萄糖苷、生长素等物质上,这些代谢物已在不同植物根系分泌物中被鉴定和量化,随着代谢组学的发展,越来越多物质被挖掘,其功能也在不断研究.然而,受限于植物根系分泌物的种类庞大且含量极低,筛选出关键的根系分泌物挑战较大.

其次,与根系分泌物的低分子量化合物相比,高分子量化合物在根际相互作用中的功能需要引起更多关注.氨基酸、有机酸、糖类、酚类和其他次生代谢物等低分子量化合物占根系分泌物多样性的大部分,而多糖和蛋白质等高分子量分泌物的多样性则较少,现有研究多集中于低分子量化合物,而高分子量化合物的功能研究较为匮乏.以往的研究表明,根系分泌的酸性磷酸酶和有机阴离子是植物在低磷条件下根际动员磷元素的主要参与者.近来,有学者研究发现,小麦根系分泌物黏液含有的蛋白质具有通过改变植物结构成分和生物相互作用改变土壤环境,促进磷吸收的功能潜力,而小麦酸性磷酸酶似乎在直接根表面以外的磷动员中起次要作

用<sup>[48]</sup>。因此,关注根系分泌物中的高分子量化合物,可能为植物健康生长打开新视野。

第三,从应用的角度出发,为了更好地实现现代农业的可持续发展,应该在不久的将来弄清根系分泌物介导植物-微生物正相互作用的重要内涵,为提高作物生产力和减少农用化学品的使用开辟新途径。一方面,根系分泌物作为一种有用的策略,当植物宿主受到病原体攻击时,根系分泌物可吸引各种功能性微生物或杀死病原菌,在宿主植物防御过程中发挥重要作用,造福植物健康;另一方面,筛选出介导植物-微生物正相互作用的根系分泌物并增加根系分泌物的含量,可以增强有益微生物在植物根部的定殖,提高植物生长和产量,减少肥料的使用。总而言之,深入研究根系分泌物的成分和根系分泌物介导的植物-微生物正相互作用,开发新技术以大规模获取植物代谢物,丰富植物根际有益微生物,提高植物对生物和非生物胁迫的抵抗力,是农业可持续发展的策略之一。

#### 参考文献:

- [1] BAETZ U, MARTINOIA E. Root Exudates: The Hidden Part of Plant Defense[J]. Trends in Plant Science, 2014, 19(2): 90-98.
- [2] CHOMEL M, GUITTONNY-LARCHEVÊQUE M, FERNANDEZ C, et al. Plant Secondary Metabolites: a Key Driver of Litter Decomposition and Soil Nutrient Cycling[J]. Journal of Ecology, 2016, 104(6): 1527-1541.
- [3] 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: 233-266.
- [4] EDWARDS J, JOHNSON C, SANTOS-MEDELLÍN C, et al. Structure, Variation, and Assembly of the Root-Associated Microbiomes of Rice[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(8): E911-E920.
- [5] 夏志超. 根系分泌物介导的植物种间地下化学作用[D]. 北京: 中国农业大学, 2017.
- [6] 吴凤芝, 赵凤艳. 根系分泌物与连作障碍[J]. 东北农业大学学报, 2003, 34(1): 114-118.
- [7] HU L F, ROBERT C A M, CADOT S, et al. Root Exudate Metabolites Drive Plant-Soil Feedbacks on Growth and Defense by Shaping the Rhizosphere Microbiota[J]. Nature Communications, 2018, 9: 2738.
- [8] BAIS H P, PARK S W, WEIR T L, et al. How Plants Communicate Using the Underground Information Superhighway[J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(1): 26-32.
- [9] BADRI D V, LOYOLA-VARGAS V M, BROECKLING C D, et al. Altered Profile of Secondary Metabolites in the Root Exudates of Arabidopsis ATP-Binding Cassette Transporter Mutants[J]. Plant Physiology, 2007, 146(2): 323-324.
- [10] DREYER I, GOMEZ-PORRAS J L, RIAÑO-PACHÓN D M, et al. Molecular Evolution of Slow and Quick Anion Channels (SLACs and QUACs/ALMTs)[J]. Frontiers in Plant Science, 2012, 3: 263.
- [11] KOBAYASHI Y, LAKSHMANAN V, KOBAYASHI Y, et al. Overexpression of *AtALMT1* in the Arabidopsis Thaliana Ecotype Columbia Results in Enhanced Al-Activated Malate Excretion and Beneficial Bacterium Recruitment[J]. Plant Signaling & Behavior, 2013, 8(9): e25565.
- [12] BADRI D V, VIVANCO J M. Regulation and Function of Root Exudates[J]. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(6): 666-681.
- [13] KANG J, PARK J, CHOI H, et al. Plant ABC Transporters[J]. The Arabidopsis Book, 2011, 9: e0153.
- [14] VIVES-PERIS V, DE OLLAS C, GÓMEZ-CADENAS A, et al. Root Exudates: From Plant to Rhizosphere and beyond[J]. Plant Cell Reports, 2020, 39(1): 3-17.
- [15] MOMMER L, KIRKEGAARD J, VAN RUIJVEN J. Root-Root Interactions: Towards a Rhizosphere Framework[J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(3): 209-217.
- [16] 李石力. 有机酸类根系分泌物影响烟草青枯病发生的机制研究[D]. 重庆: 西南大学, 2017.
- [17] DE WEERT S, VERMEIREN H, MULDER I H M, et al. Flagella-Driven Chemotaxis towards Exudate Components is an Important Trait for Tomato Root Colonization by *Pseudomonas Fluorescens*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions; MPMI, 2002, 15(11): 1173-1180.
- [18] LUGTENBERG B J, DEKKERS L, BLOEMBERG G V. Molecular Determinants of Rhizosphere Colonization by *Pseudomonas*[J]. Annual Review of Phytopathology, 2001, 39: 461-490.
- [19] MOULIN L, MUNIVE A, DREYFUS B, et al. Nodulation of Legumes by Members of the B-Subclass of Proteobacteria[J]. Nature, 2001, 411(6840): 948-950.
- [20] SCHARDL C L, LEUCHTMANN A, SPIERING M J. Symbioses of Grasses with Seedborne Fungal Endophytes[J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55: 315-340.

- [21] GRAY E J, SMITH D L. Intracellular and Extracellular PGPR: Commonalities and Distinctions in the Plant-Bacterium Signaling Processes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(3): 395-412.
- [22] BAIS H P, PRITHIVIRAJ B, JHA A K, et al. Mediation of Pathogen Resistance by Exudation of Antimicrobials from Roots[J]. *Nature*, 2005, 434(7030): 217-221.
- [23] VANNETTE R L, RASMANN S. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Mediate Below-Ground Plant-Herbivore Interactions: a Phylogenetic Study[J]. *Functional Ecology*, 2012, 26(5): 1033-1042.
- [24] BONFANTE P, ANCA I A. Plants, Mycorrhizal Fungi, and Bacteria: a Network of Interactions[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2009, 63: 363-383.
- [25] NEUMANN G, BOTT S, OHLER M A, et al. Root Exudation and Root Development of Lettuce (*Lactuca sativa* L. Cv. Tizian) as Affected by Different Soils[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 2.
- [26] YUAN J, ZHANG N, HUANG Qiwei, et al. Organic Acids from Root Exudates of Banana Help Root Colonization of PGPR Strain *Bacillus Amyloliquefaciens* NJN-6[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 13438.
- [27] RUDRAPPA T, CZYMMEK K J, PARÉP W, et al. Root-Secreted Malic Acid Recruits Beneficial Soil Bacteria[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(3): 1547-1556.
- [28] LIU Y P, ZHANG N, QIU M H, et al. Enhanced Rhizosphere Colonization of Beneficial *Bacillus Amyloliquefaciens* SQR9 by Pathogen Infection[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2014, 353(1): 49-56.
- [29] 张万萍, 赵丽. 大蒜提取物和根系分泌物对3种土传性病原菌的抑菌效果[J]. *中国蔬菜*, 2012(2): 66-71.
- [30] 刘娜, 周宝利, 李轶修, 等. 茄子/番茄嫁接植株根系分泌物对茄子黄萎病菌的化感作用[J]. *园艺学报*, 2008, 35(9): 1297-1304.
- [31] HAO W Y, REN L X, RAN W, et al. Allelopathic Effects of Root Exudates from Watermelon and Rice Plants on *Fusarium Oxysporum* F. SP. *Niveum*[J]. *Plant and Soil*, 2010, 336(1-2): 485-497.
- [32] GAO X, WU M, XU R N, et al. Root Interactions in a Maize/Soybean Intercropping System Control Soybean Soil-Borne Disease, Red Crown Rot[J]. *PLoS One*, 2014, 9(5): e95031.
- [33] 郑师章, 何敏. 水葫芦根分泌物对若干细菌作用的研究[J]. *生态学杂志*, 1990, 9(5): 56-57.
- [34] BAIS H P, WALKER T S, SCHWEIZER H P, et al. Root Specific Elicitation and Antimicrobial Activity of Rosmarinic Acid in Hairy Root Cultures of *Ocimum Basilicum*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2002, 40(11): 983-995.
- [35] CHENG F, CHENG Z H. Research Progress on the Use of Plant Allelopathy in Agriculture and the Physiological and Ecological Mechanisms of Allelopathy[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1020.
- [36] 阮维斌, 刘默涵, 潘洁, 等. 不同饼肥对连作黄瓜生长的影响及其机制初探[J]. *中国农业科学*, 2003, 36(12): 1519-1524.
- [37] 韩雪, 吴凤芝, 潘凯. 根系分泌物与土传病害关系之研究综述[J]. *中国农学通报*, 2006, 22(3): 316-318.
- [38] 杨仁斌, 曾清如, 周细红, 等. 植物根系分泌物对铅锌尾矿污染土壤中重金属的活化效应[J]. *农业环境保护*, 2000, 19(3): 152-155.
- [39] CHEN L H, YANG X M, RAZA W, et al. *Trichoderma Harzianum* SQR-T037 Rapidly Degrades Allelochemicals in Rhizospheres of Continuously Cropped Cucumbers[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 89(5): 1653-1663.
- [40] 张庆平, 刘中兴. 荞麦根系分泌物对小麦全蚀病菌的抑制及根际微生物种群数量观察[J]. *内蒙古农业科技*, 1994, 22(1): 8-9.
- [41] 吴凤芝, 孟立君, 文景芝. 黄瓜根系分泌物对枯萎病菌菌丝生长的影响[J]. *中国蔬菜*, 2002(5): 26-27.
- [42] 贾新民, 姜述君, 殷奎德, 等. 重茬条件下大豆根系分泌物对根腐病原菌的影响[J]. *黑龙江八一农垦大学学报*, 1997, 9(3): 12-15.
- [43] 韩丽梅, 鞠会艳, 王旭明. 大豆连作土壤有机化合物对大豆根腐病菌生长的影响[J]. *大豆科学*, 2004, 23(1): 36-40.
- [44] 鞠会艳, 韩丽梅, 王树起, 等. 连作大豆根分泌物对根腐病原菌的化感作用[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(6): 723-727.
- [45] 李琼芳. 不同连作年限麦冬根际微生物区系动态研究[J]. *土壤通报*, 2006, 37(3): 563-565.
- [46] 刘军, 温学森, 郎爱东. 植物根系分泌物成分及其作用的研究进展[J]. *食品与药品*, 2007, 9(3): 63-65.
- [47] ZHANG W, LI X G, SUN K, et al. Mycelial Network-Mediated Rhizobial Dispersal Enhances Legume Nodulation[J]. *The ISME Journal*, 2020, 14(4): 1015-1029.
- [48] STAUDINGER C, DISSANAYAKE B M, DUNCAN O, et al. The Wheat Secreted Root Proteome: Implications for Phosphorus Mobilisation and Biotic Interactions[J]. *Journal of Proteomics*, 2022, 252: 1044-1050.