

杜思垚,方娅婷,鲁剑巍.根系分泌物对作物养分吸收利用的影响研究进展[J].华中农业大学学报,2023,42(2):147-157.  
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2023.02.019

# 根系分泌物对作物养分吸收利用的影响研究进展

杜思垚,方娅婷,鲁剑巍

华中农业大学资源与环境学院/微量元素研究中心/农业农村部长江中下游耕地保育重点实验室,武汉 430070

**摘要** 根系分泌物是作物与土壤交流的主要媒介,对于土壤养分活化、作物养分吸收、作物生长等均有重要作用。为探究根系分泌物与作物、土壤和微生物之间的关系,利用不同的根系分泌物来实现种间促进、提高自然资源利用率和农业生产力,本文归纳总结了根系分泌物的分类、功能及对土壤养分(氮、磷、钾和铁)的活化、作物养分吸收和作物生长的影响,讨论了有关作物应对养分胁迫的不同机制,并提出研究展望:一是加强根系分泌物的鉴定手段,实现根系分泌物组分的原位无损鉴定和分析;二是运用多学科交叉知识进一步揭示根系分泌物所介导的作物养分高效利用的根土界面生物互作过程;三是加强验证根系分泌物影响植物应对生物和非生物胁迫的目标基因和微生物的功能定位研究,利用基因工程手段达到有效改善植物健康的目的;四是推进研究成果向科技应用转化的进程,利用仿生学原理将有益的根系分泌物应用到实际生产中。

**关键词** 根系分泌物; 养分活化; 养分吸收; 作物养分高效利用; 生物互作; 养分胁迫

**中图分类号** Q945.12 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2023)02-0147-11

根系分泌物是指在作物生长过程中,根系向外界环境分泌的各种无机离子和有机化合物,根据种类的不同可以分为糖、氨基酸、有机酸、脂肪酸和生长因子等几类。根系分泌物是决定作物与土壤环境相互作用的重要因素,是作物与土壤交流的主要媒介,在作物生长发育中也起着关键作用。

近年来,随着新兴技术和方法的出现,根系分泌物的研究得以丰富和发展,多数学者围绕作物-土壤-微生物的根际互作过程与调控机制进行了大量研究,表明根系分泌物具有多种重要功能,例如改变土壤结构<sup>[1]</sup>、减轻土壤重金属污染<sup>[2]</sup>、活化土壤养分<sup>[3-8]</sup>、调控作物养分吸收<sup>[9-11]</sup>、影响根际微生物菌群的分布和活性<sup>[12-13]</sup>和作为化学信号或化感物质直接或间接地影响自身或相邻作物的生长<sup>[14-15]</sup>等。其中,根系分泌物对土壤养分活化和作物养分吸收所起的作用尤为重要,能够调控土壤养分(氮、磷、钾、铁、锌等元素)高效吸收利用,对于减少化肥的投入和提高农业生产力具有重要意义。

根系分泌物介导的作物-土壤-微生物间的相互作用是当前植物营养学科的研究热点之一,尤其是根系分泌物所影响的土壤养分有效性,以及作物吸

收、转运和利用养分更是重要研究内容。近年来有不少关于根系分泌物对土壤养分活化和作物养分吸收的研究,但由于技术手段的限制,多数关于根系分泌物的认识往往集中于宏观层面上的初步分析,缺乏机制层面的深入讨论,同时也缺少对根系分泌物介导作物养分高效利用研究系统的梳理总结。因此,本文围绕根系分泌物对养分的影响来进行综述,归纳总结了根系分泌物的分类及功能、对土壤养分活化、作物养分吸收和作物生长的影响,讨论了有关作物应对养分胁迫的不同机制,并提出研究展望,以期对养分资源高效利用领域的研究和根系分泌物的应用提供参考。

## 1 根系分泌物的种类

根系分泌物种类繁多且成分较为复杂,大体上可以分为三大类:一类为大分子有机物,如酶、糖、氨基酸等;第二类为小分子酸、酚、酮等物质;第三类为甾醇类、生长因子、核苷酸等。目前鉴定出的各种根系分泌物见表1。根系分泌物具有多种作用,例如糖类、酶类、氨基酸和核苷酸能为根际微生物提供营养源,增强微生物活性<sup>[14]</sup>;多糖类能够黏结土壤颗粒有

收稿日期: 2022-12-06

基金项目:财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系(CARS-12);中央高校基本科研业务费专项(2662021ZH001)

杜思垚, E-mail: dusiyao@webmail.hzau.edu.cn

通信作者:鲁剑巍, E-mail: lunm@mail.hzau.edu.cn

表1 根系分泌物种类及有机化合物  
Table 1 Types and organic compounds of root exudates

种类 Type	有机化合物 Organic compounds	参考文献 References
酶类 Enzymes	转化酶、淀粉酶、蛋白酶、磷酸酯酶、硝酸还原酶、脲酶、硫酸酶、木聚糖酶、吡啶乙酸氧化酶 Invertase, amylase, protease, phosphatase, nitrate reductase, urease, sulfatase, xylanase, indoleacetic acid oxidase	[14]
糖类 Carbohydrates	阿拉伯糖、果糖、麦芽糖、半乳糖、核糖、木糖、葡萄糖、鼠李糖、蔗糖、岩藻糖、乙酰葡萄糖胺、己糖、戊糖 Arabinose, fructose, maltose, galactose, ribose, xylose, glucose, rhamnase, sucrose, fucose, acetylglucosamine, hexose, pentose	[7,17]
氨基酸类 Amino acids	谷氨酸、苏氨酸、丙氨酸、异亮氨酸、胱氨酸、天冬氨酸、天冬酰胺、丝氨酸、脯氨酸、精氨酸、甲硫氨酸、半胱氨酸、色氨酸、亮氨酸、甘氨酸、 $\gamma$ -氨基丁酸、阿凡酸、麦根酸 Glutamic acid, threonine, alanine, isoleucine, cystine, aspartic acid, asparagine, serine, proline, arginine, methionine, cysteine, tryptophan, leucine, glycine, $\gamma$ -aminobutyric acid, avanic acid, ergic acid	[9-10]
有机酸 Organic acids	柠檬酸、苹果酸、丙酸、丁酸、反丁烯二酸、羟基乙酸、乳酸、顺丁烯二酸、戊二酸、乙酸、己二酸、琥珀酸、乌头酸、马来酸、2-羟基丙酸、丁二酸 Citric acid, malic acid, propionic acid, butyric acid, fumaric acid, hydroxyacetic acid, lactic acid, maleic acid, glutaric acid, acetic acid, adipic acid, succinic acid, aconitic acid, maleic acid, 2-hydroxypropionic acid, succinic acid	[18-19]
脂肪酸 Fatty acids	亚油酸、硬脂酸、棕榈酸、亚麻酸、花生酸、十八烯酸、软脂酸、豆蔻酸 Linoleic acid, stearic acid, palmitic acid, linolenic acid, arachidic acid, octadecenoic acid, palmitic acid, myristic acid	[20]
酚酸类 Phenolic acids	邻羟基香豆酸、对羟基香豆酸、4-羟基苯乙酸、杏仁酸、阿魏酸、对羟基苯甲酸、丁香酸、原儿茶酸、水杨酸、3,4-二羟基苯甲酸、咖啡酸、肉桂酸、香豆素、4-羟基-3-甲氧基苯甲酸、肉桂酸、藜芦酸 o-Hydroxycoumaric acid, <i>p</i> -hydroxycoumaric acid, 4-hydroxyphenylacetic acid, almond acid, ferulic acid, <i>p</i> -hydroxybenzoic acid, eugenolic acid, protocatechuic acid, salicylic acid, 3,4-dihydroxyformic acid, caffeic acid, cinnamic acid, coumarin, 4-hydroxy-3-methoxybenzoic acid, cinnamic acid, veramarin acid	[17,21]
黄酮类 Flavonoids	芹黄、槲皮素、伞形酮、异黄酮、山奈酚、木犀草素、芹菜素 Celery yellow, quercetin, umbellone, isoflavone, kaempferol, luteolin, apigenin	[22-23]
甾醇类 Sterols	豆甾醇、油菜甾醇、谷甾醇、胆甾醇、1,9-癸二醇、2-十四醇 Stigmasterol, brassinol, sitosterol, cholesterol, 1,9-decane-diol, 2-tetradecanol	[24-25]
生长因子 Growth factor	对氨基苯甲酸、生长激素、胆碱、肌醇、烟酸、泛酸 <i>p</i> -Aminobenzoic acid, growth hormone, choline, inositol, nicotinic acid, pantothenic acid	[14,26]
核苷酸 Nucleotide	腺嘌呤、鸟嘌呤、尿嘧啶 Adenine, guanine, uracil	[14]

助于促进土壤团聚体的形成及稳定<sup>[1]</sup>;有机酸、酚酸和非蛋白组分氨基酸(植物铁载体类)在活化养分方面的作用尤为突出,能够通过螯合作用和还原作用来活化土壤养分(磷、铁、锌),进而促进作物对养分的吸收利用<sup>[3-8]</sup>;酚酸和黄酮常作为化感物质调控自身或相邻作物的生长发育<sup>[12,15-16,20]</sup>。

## 2 根系分泌物对土壤养分的活化作用

### 2.1 根系分泌物对土壤氮的活化作用

低分子质量根系分泌物(如碳水化合物、有机酸和氨基酸)能够为土壤氮转化提供碳源,参与土壤有机质的分解并增强根际土壤氮素的利用率,称为根际激发效应。早期的研究表明,来自根际激发效应的有效氮含量占非根际土壤总有效氮的6%~100%<sup>[27]</sup>。根系分泌物组分的C/N比是影响土壤氮激发效应的关键,当根系分泌物中的氮冗余时,会促进微生物生长并通过“共代谢”产生正激发效应,促

进有机氮的矿化。Morris等<sup>[28]</sup>研究表明,旱雀麦草的根系分泌物中含有较高的有效氮,能激发根际土壤有机氮的矿化。Meier等<sup>[29]</sup>研究发现根系分泌物增加了施肥和未施肥土壤中的总氮矿化。根系分泌物通过提供可利用碳源诱导根际微生物(细菌和真菌)生长,根际微生物的生长反过来又刺激微生物氮矿化以保持恒定的C/N比。生长缓慢的真菌具有分解顽固有机质的能力,根系分泌物通过刺激真菌的生长来加速有机质分解,此外,真菌和细菌基因具有不同的C/N比,因此,真菌与细菌的比率也会影响根际土壤氮的矿化(图1)。当氮缺乏时,微生物可以通过产生胞外酶来分解有机质以获取氮<sup>[30]</sup>,N-降解酶(NAG)的活性随着微生物生物量N的增加而增大,研究表明,根系分泌物的渗出率与氮矿化率和N-降解酶的活性呈正相关<sup>[31]</sup>,细菌和真菌群2个微生物群落可以产生不同的胞外酶来降解有机质<sup>[32]</sup>。

此外,根系分泌物还可以通过调节土壤环境促

进土壤氮的矿化,例如具有强黏结力的多糖可以通过改善土壤微团聚体的稳定性及大小分布来影响土壤氮矿化<sup>[2-3]</sup>。Liu等<sup>[3]</sup>通过室内培养实验来探究外源添加不同的根系分泌物(碳水化合物和有机酸)对低肥力土壤氮矿化的影响,发现根系分泌物所引起根际pH值变化与土壤氮矿化密切相关,pH升高引起土壤氮矿化的增加与有机质在土壤中的溶解度增

加有关<sup>[33]</sup>。根系分泌物诱导的微生物氮矿化作用能够提高土壤氮素的利用率,并最终使植物受益。在未来的研究中,应该探索作物能否在整个生长季节维持根系分泌量,这是作物碳分配策略用于养分获取的重要研究内容,对于低肥力土壤满足植物对氮的需求有很大贡献,并有助于实现种植系统长期可持续发展的目标。

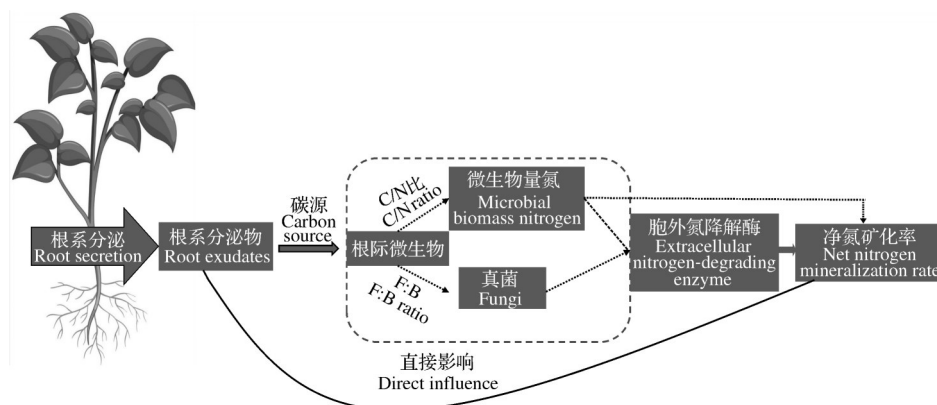


图1 根系分泌物对土壤氮矿化的影响(改自Sun等<sup>[34]</sup>)

Fig.1 Effects of root exudates on soil nitrogen mineralization(modified from the reference [34])

## 2.2 根系分泌物对土壤磷的活化作用

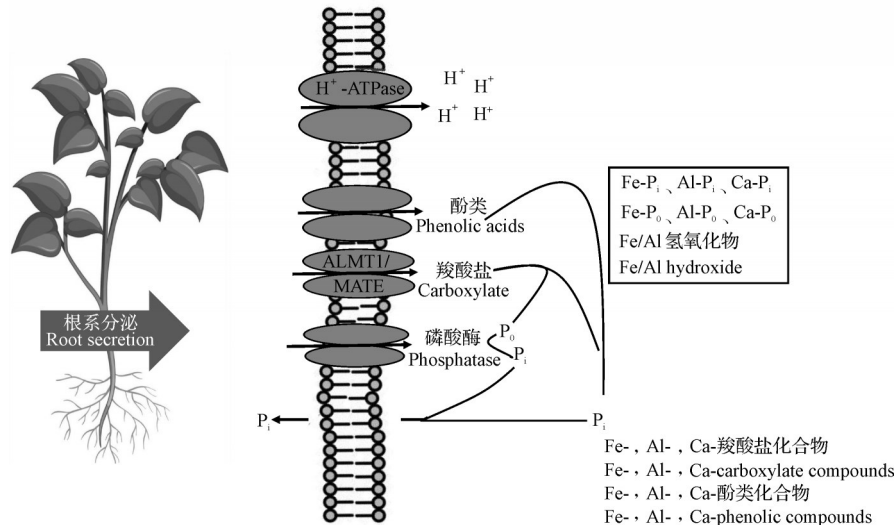
磷在植物生长发育中是必不可少的,尽管许多土壤含有大量的磷,但磷的移动性差,易被吸附固定,难以被植物吸收利用。此时,根系分泌物调节土壤磷养分的有效性就尤为重要,作物在磷缺乏时会产生相应的机制来应对,主要包括分泌质子、有机酸、磷酸酶、酚类物质以及调控根际促生菌如PGPR等(图2)。其中,根系分泌有机酸占主导地位,豆科、禾本科和十字花科等作物在受到磷胁迫时,根系分泌有机酸数量显著增加,主要为柠檬酸、苹果酸、草酸、酒石酸、琥珀酸和 $\gamma$ -氨基丁酸等<sup>[9,35]</sup>。目前,已鉴定出2个有机酸转运蛋白家族:铝激活的苹果酸转运蛋白(ALMT)和多药和有毒化合物外排转运蛋白(MATE)。质膜上的转运蛋白有助于有机酸的运输,但不同作物间释放有机酸的速率不同。研究发现,豆科新鲜根系的有机酸散发速率可高达3 000 nmol/(g·h),而玉米和水稻新鲜根系的散发速率只有0.15和216 nmol/(g·h)<sup>[10]</sup>。因此,有机酸在豆科作物的磷获取中更为重要,与依靠根尖分泌有机酸的玉米和水稻相比,豆科有机酸的分泌主要依赖密集发达的簇状根,散发量和散发速率远高于玉米和水稻,能够有效活化土壤中的固定磷,利于植物吸收利用。此外,有机酸活化土壤磷的能力与其分泌浓度和羧基的数量成正比,其中三羧酸盐(柠檬酸盐、乌头酸

盐等)置换磷的能力最强,而单羧酸盐(乙酸盐、丙酮酸等)置换磷的能力最弱。

酸性磷酸酶和碱性磷酸酶是根系分泌物中普遍存在的酶,能够水解有机磷酸盐(P<sub>o</sub>)以释放无机磷(P<sub>i</sub>)。不同作物间分泌酸性磷酸酶的数量差异很大,以往研究表明番茄和白羽扇豆分泌酸性磷酸酶数量较多,高于禾本科作物(如小麦、玉米和水稻等)<sup>[36]</sup>。然而,为什么各种作物分泌不同类型和数量的有机酸和磷酸酶?目前并没有明确的证据表明土壤环境可能起到一定的决定作用。例如,所分泌的有机酸类型可能取决于作物已经适应的土壤类型,在酸性土壤中生长的作物分泌溶解Al-P<sub>i</sub>化合物的有机酸,而在钙质土壤中生长的作物分泌溶解Ca-P<sub>i</sub>化合物的有机酸。大量研究表明,磷缺乏可诱导根系分泌磷酸酶。Aslam等<sup>[37]</sup>通过鉴定接种过芽孢杆菌的白羽扇豆和水稻中的紫色酸性磷酸酶基因LaPAP12,发现该基因在缺磷下被诱导,能够增加磷酸酶的分泌,提高根茎叶的磷含量。Wang等<sup>[38]</sup>研究表明草酸能够通过影响假单胞菌属和芽孢杆菌属的丰度来间接控制有机磷的转化,当草酸浓度增加时,假单胞菌和芽孢杆菌的丰度也增加,并释放碱性磷酸酶以降低稳定性有机磷(HCl-P<sub>o</sub>、O-P)的含量;当草酸浓度降低时,黄单胞菌的phoC基因丰度增加,并释放酸性磷酸酶以降低HCl-P<sub>o</sub>的含量。前人的研究表明,有益细菌如芽孢杆菌、葡萄球菌和短杆菌,能够促进

磷酸盐溶解和生长素(IAA)的产生,且土壤磷的有效性与芽孢杆菌、假单胞菌和木霉属的丰度呈正相关<sup>[39]</sup>。因此,根系分泌有机酸和根际酸化在溶解磷

和间接提高溶磷细菌的丰度方面都起着重要作用,这些复杂的根际相互作用过程直接和间接地增强了土壤有机磷的转化。



$H^+$ -ATPase:载体蛋白,水解ATP跨膜转运 $H^+$ ;ALMT:铝激活的苹果酸转运蛋白;MATE:多药和有毒化合物外排转运蛋白;PHT:质子磷酸盐共转运蛋白。 $H^+$ -ATPase: Carrier protein, hydrolyzing ATP to transport  $H^+$ ; ALMT: Aluminum-activated malate transporter; MATE: Multidrug and toxic compound extrusion; PHT: Proton-phosphate cotransporter.

图2 根系分泌物对土壤磷活化及作物磷吸收的影响(改自Chai等<sup>[40]</sup>)

Fig.2 Effects of root exudates on soil phosphorus activation and crop phosphorus uptake modified from the reference [40]

### 2.3 根系分泌物对土壤钾的活化作用

作物生长所吸收利用的钾主要来自含钾矿物的风化,石灰性土壤的钾储量丰富,但多数易被固定为无效态钾,影响作物对土壤钾素的吸收利用。在土壤钾素缺乏条件下,根系分泌的低分子质量有机酸(如柠檬酸、苹果酸等)能够活化土壤中的部分矿物钾和非交换性钾,使之成为植物可利用的钾<sup>[7]</sup>。前人通过不同方法来探究有机酸对土壤含钾矿物钾素释放的影响,包括利用化学模型<sup>[41]</sup>、振荡平衡法<sup>[42]</sup>、连续振荡法<sup>[43]</sup>、连续流动浸提法<sup>[44]</sup>等,得到如下结论:土壤钾的活化包含2个过程(有机酸络合溶解和酸化水解),钾的活化类型取决于有机酸浓度,有机酸浓度高时,钾活化主要依赖酸化过程;有机酸浓度低时,钾活化主要依赖络合过程<sup>[41]</sup>;有机酸能够有效促进含钾矿物的分解释放<sup>[42-43]</sup>;低分子质量有机酸(酒石酸和草酸)可显著提高不同含钾矿物(黑云母、白云母和微斜长石)的钾素释放量,有机酸种类和矿物类型的不同会导致钾矿物释钾能力的差异<sup>[44]</sup>。关于根系分泌物对土壤含钾矿物的释钾机制研究尚不明确,例如根系分泌物-微生物(硅酸盐细菌等)-钾矿物之间的作用机制还尚未有定论,且研究内容、数量和

深度都远远不及根系分泌物与土壤氮、磷、铁元素的研究。因此,深入研究根系分泌物对土壤含钾矿物的释钾特性,对于提高土壤供钾潜力、合理利用有限的钾肥资源等都有重要意义。

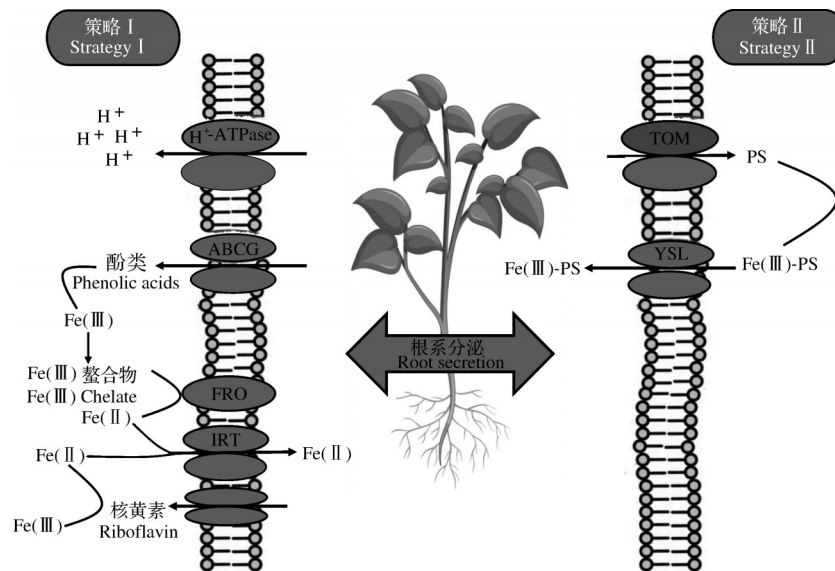
### 2.4 根系分泌物对土壤铁的活化作用

铁在土壤含量丰富,但常以不溶的氧化物和氢氧化物形式存在,难以被作物直接吸收利用,作物有2种策略来调节体内铁的营养状况。策略I是双子叶植物和非禾本科单子叶植物通过外排质子以及通过质膜结合的铁螯合物还原酶将Fe(III)还原为Fe(II),同时根系响应酸化环境释放还原物质(例如酚类),策略I的效率主要取决于铁螯合物还原酶的活性,根际中的高浓度 $HCO_3^-$ 会降低策略I的效率<sup>[45]</sup>(图3)。酚类分泌受缺铁的调控,铁胁迫诱导水稻根系分泌酚类物质,增强铁从水稻根系向地上部的转移,促进水稻对铁的吸收<sup>[33]</sup>。在碱性土壤条件下,酚类物质在策略I作物获取Fe中起主要作用,研究表明较高的pH会显著增加拟南芥中香豆素的分泌量,并且pH 7.5下香豆素还原Fe(III)的速率大于pH 5.5。香豆素对Fe(III)螯合还原能力强弱存在结构差异,含有邻苯二酚结构的香豆素(如亚麻素、铁

黄素等)在螯合Fe方面比不含邻苯二酚的香豆素(如东茛菪素和异秦皮啶)更有效,香豆素的分泌还需要功能性ABCG37转运蛋白的介导。除香豆素外,一些策略I植物(如紫云英和甜菜)还可以通过分泌核黄素来还原Fe(III),核黄素的作用是充当氧化还原桥,以促进铁螯合还原酶活性或通过络合细胞外的铁还原介导低溶Fe(III)氧化物的溶解(图3)。利用转录组和蛋白质组学的研究表明,核黄素的合成受体内铁状态的调节,在铁充足时,作物体内不存在核黄素生物合成所需的2种关键酶(dimethyl-8 ribityl-lumazine(DMRL)和GTP cyclohydro-lase II(GTPc II)),但是在缺铁时能在作物体内检测到DMRL和GTPc II的存在,并且在铁缺乏下上调表达<sup>[46]</sup>。

策略II是在缺铁诱导禾本科单子叶植物释放植物铁载体(phytosiderophore, PS)。植物铁载体的分

泌是由TOM1转运蛋白所介导,植物铁载体通过螯合Fe(III)形成稳定的无机Fe(III)化合物,所得Fe(III)-植物铁载体化合物通过YS/YSL转运蛋白转运到根中,供植物吸收利用,策略II的效率取决于螯合物的稳定性,高底物pH值会减少禾本科植物铁载体的释放<sup>[45]</sup>(图3)。植物铁载体不仅能够螯合Fe(III)还可以螯合铜、锌、锰、钴、镍等微量元素,供作物吸收利用,在作物中已经发现多种铁载体,包括脱氧麦根酸、燕麦酸和双水胆酸等。植物铁载体的存在也能够缓解其他作物的缺铁症状,例如在石灰性土壤中花生与禾本科作物(大麦、燕麦、小麦和玉米)间作后,提高花生的叶绿素和铁含量,缓解花生的缺铁黄化现象<sup>[10]</sup>。以上结果表明,作物获取铁存在2种机制,策略I和策略II间的效率差异要系统考虑,使不同物种的植物能够更加高效地利用铁养分。



H<sup>+</sup>-ATPase:载体蛋白,水解ATP跨膜转运H<sup>+</sup>;ABCG:ABCG转运蛋白(ATP-binding cassette G subfamily);FRO:铁螯合物还原酶;IRT:铁调节转运蛋白;PS:植物铁载体;TOM:线粒体外膜上的转运蛋白;YS/YSL:黄色条纹或黄色条纹状转运蛋白。H<sup>+</sup>-ATPase: Carrier protein, hydrolyzing ATP to transport H<sup>+</sup>; ABCG: ATP-binding cassette G subfamily; FRO: Ferric chelate reductase; IRT: Iron-regulated transporter; PS: Phytosiderophores; TOM: Transport proteins on the outer membrane of mitochondria; YS/YSL: Yellow stripe or yellow stripe-like transporter.

图3 根系分泌物对土壤铁活化及植物铁吸收的影响(改自Chai等<sup>[40]</sup>)

Fig.3 Effects of root exudates on soil iron activation and plant iron absorption(modified from the reference [40])

### 3 根系分泌物对作物养分吸收的影响

不同种类作物的根系分泌物对不同作物养分吸收的影响不同,主要表现在两个方面:根系分泌物促进或抑制作物对土壤养分的吸收(表2)。

#### 3.1 促进作用

基于根系分泌物对土壤氮、磷、钾、铁等元素的

活化作用,被活化出的养分可供作物吸收利用。有机酸在豆科作物吸收磷养分中发挥着重要作用,木豆、白羽扇豆、蚕豆和大豆通过分泌不同类型的有机酸促进自身或相邻作物对土壤磷的吸收<sup>[47-51]</sup>;氨基酸、糖和黄酮根系分泌物通过影响土壤环境介导土壤氮矿化,促进作物对氮素的吸收利用<sup>[8,52]</sup>;非蛋白组分氨基酸(植物铁载体)在策略II植物获取铁养分

中发挥重要作用,如小麦、燕麦、大麦和玉米根系可分泌植物铁载体促进花生对铁和锌的吸收<sup>[10,16]</sup>,策略 I 植物如红三叶草可分泌酚类物质香豆素,促进自身对铁的吸收<sup>[53]</sup>(表2)。

表2 不同根系分泌物对作物养分吸收的影响

Table 2 Effects of different root exudates on plant nutrient uptake

根系分泌物种类 Root exudates type	有机化合物 Organic compounds	供体作物 Donor plant	受体作物 Recipient plant	作用 Effect	养分 Nutrient	参考文献 Reference
有机酸类 Organic acids	柠檬酸 Citric acid	木豆、白羽扇豆 Pigeon bean, white feather fan bean	小麦 Wheat	促进 Promote 50.0%	P	[47-48]
	苹果酸、柠檬酸 Malic acid, citric acid	蚕豆 Broad bean	玉米 Corn	促进 Promote	P	[49-50]
	苹果酸、柠檬酸 Malic acid, citric acid	大豆 Soybean	玉米 Corn	促进 Promote (35.0%~75.0%)	P	[51]
	苹果酸 Malic acid	烤烟 Flue-cured tobacco	烤烟 Flue-cured tobacco	促进 Promote	P	[54]
	草酸、柠檬酸 Oxalic acid, citric acid	黑麦豆 Rye bean	黑麦豆 Rye bean	促进 Promote	Zn	[55]
	2-羟基丙酸、丁二酸 2-Hydroxypropionic acid, succinic acid	烤烟 Flue-cured tobacco	烤烟 Flue-cured tobacco	抑制 Inhibit	N,P,K	[56]
	甾醇类 Sterols	1,9-癸二醇 1,9-Decanediol	水稻 Rice	水稻 Rice	促进 Promote	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N
氨基酸类 Amino acids	麦根酸类铁载体 Malonic acid iron carrier	小麦、燕麦、大麦 Wheat, oats, barley	花生 Peanut	促进 Promote	Zn,Fe	[10]
	脱氧麦根酸 Deoxymarginic acid	玉米 Corn	花生 Peanut	促进 Promote	Fe	[47]
生长因子 Growth factor	谷氨酸、精氨酸 Glutamic acid, arginine	甜菜 Beet	甜菜 Beet	促进 Promote	N	[8]
糖类 Carbohydrates	乙烯 Ethylene	木薯 Cassava	花生 Peanut	促进 Promote	N,P	[26]
酚酸类 Phenolic acids	葡萄糖 Glucose	甜菜 Beet	甜菜 Beet	促进 Promote	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N	[8]
	香豆素 Coumarin	红三叶草 Red clover	红三叶草 Red clover	促进 Promote	Fe	[54]
	N-苯基-2-萘胺、邻苯二甲酸 N-phenyl-2-naphthylamine, Phthalic acid	辣椒 Pepper	生菜 Romaine lettuce	抑制 Inhibit (22.3%~51.0%)	N	[57]
				抑制 Inhibit (20.1%~38.1%)	P	
促进 Promote (4.9%~11.1%)				K		
对羟基苯甲酸 <i>p</i> -Hydroxybenzoic acid	花生 Peanut	花生 Peanut	促进 Promote (15.5%~38.6%)	Ca		
脂肪酸类 Fatty acids	抑制 Inhibit	N,P,K	[58]			
黄酮类 Flavonoids	棕酮酸 Palmyruvic acid	马铃薯 Potato	马铃薯 Potato	抑制 Inhibit	N,P,K	[59]
	大豆异黄酮 Soybean isoflavone	蚕豆 Broad bean	小麦 Wheat	促进 Promote	N	[52]

### 3.2 抑制作用

根系分泌的酸类物质(有机酸、酚酸、脂肪酸等)含量过多时,会在土壤中积累,降低土壤养分的有效性,从而抑制作物的养分吸收(表2)。例如烤烟、辣

椒、马铃薯和花生等,烤烟根系所分泌的有机酸会抑制自身对氮、磷、钾养分的吸收<sup>[56]</sup>;辣椒分泌的N-苯基-2-萘胺和邻苯二甲酸会抑制生菜对氮、磷养分的吸收<sup>[57]</sup>;花生和马铃薯所分泌的对羟基苯甲酸和棕

酮酸会抑制自身对氮、磷、钾养分的吸收<sup>[58-59]</sup>。由此可见,有机酸、酚酸等物质虽能活化土壤养分,但浓度过高会产生不利影响,在外源添加有机酸类物质时需要注意不能盲目提高添加量,否则会影响土壤养分的有效性。

## 4 根系分泌物对作物生长的影响

根系分泌物可以作为化学信号或解毒物质来提高作物抗逆性和抗病性以及减轻金属毒害等间接地调控作物生长,或作为化感物质直接地对受体作物生长产生影响,包括异种和同种作物间的化感作用。

### 4.1 促进作用

在作物多样性种植体系中,根系分泌物对作物生长发育起到重要的调控作用。在间作体系中,与花生连作相比,玉米花生间作具有明显的增产增收优势;蚕豆、玉米间作体系的产量较单作产量更高。桃树的连作障碍能够通过合理的种间搭配来缓解,在其行间种植豌豆和小葱等可以起到缓解桃树自毒的作用,还能够提高果树对养分的吸收利用,促进其生长。根系分泌物介导的植物-微生物互作关系也影响着植物的生长发育,对于提高植物抗逆性和抗病性起着重要作用。例如,受到病菌侵染的拟南芥可通过分泌苹果酸和水杨酸来调控根际微生物群落组成,促进枯草芽孢杆菌FB17在根际定殖,增强自身的抗病能力<sup>[60]</sup>;大麦在受到病原体腐霉的侵染下,会分泌更多的香草酸、富马酸和香豆酸,其可以诱导荧光假单胞菌CHA0定殖并合成抗生素2,4-二乙酰间苯三酚(DAPG)来提高植物的抗病能力<sup>[61]</sup>;香豆素可抑制土传真菌尖孢镰刀菌和黄萎病菌病害的发生<sup>[62]</sup>。综上,根系分泌物通过吸引有益微生物群来提高植物抗病性,从而对植物生长产生有益影响。此外,在农业实践中应用植物种间根际互惠效应是植物间套种系统增产和养分等资源高效利用的重要机制。

在酸性土壤中,作物易受到铝毒害,而有机酸能够与 $Al^{3+}$ 形成稳定的无害复合物,从而在根际对 $Al^{3+}$ 进行解毒。研究表明,在作物受到铝毒时,体内多个柠檬酸盐和苹果酸的转运蛋白基因上调,根系有机酸的分泌增强。铝诱导有机酸的分泌类型因物种而异,如小麦分泌苹果酸盐,玉米和大豆主要分泌柠檬酸盐,而小麦和荞麦分泌草酸盐,其中柠檬酸盐因其具有较强的 $Al^{3+}$ 螯合能力,被认为是最有效的解毒物质。目前,在不同作物(小麦、油菜、大豆、黑

麦、大麦和水稻)中已经鉴定出多种能充当功能性苹果酸或柠檬酸盐的转运蛋白(TaALMT1、BnALMT1、GmALMT1、ScFRDL2、HvAACT1、OsFRDL2)<sup>[63-65]</sup>,这些蛋白的异源表达增强了苹果酸和柠檬酸的外排,提高了作物对 $Al^{3+}$ 的耐受性。

### 4.2 抑制作用

1)自毒作用。在连作体系中,一些忌连作植物的连作障碍与根系分泌物密切相关,如黄瓜、大豆、烟草等。目前,许多学者提出发生连作障碍的植物根系分泌物中都存在酚酸类化感物质(主要是阿魏酸、对羟基苯甲酸、肉桂酸和香草醛等)<sup>[66]</sup>。导致作物发生连作障碍的酚酸种类因物种间差异而不同,如蚕豆根系分泌物中含有羟基苯甲酸、香草酸和丁香酸等自毒物质,棉花根系分泌物含有绿原酸、香草酸和香豆酸,芝麻根系分泌物含有油酸、肉豆蔻酸和13-二十二碳烯酸<sup>[14]</sup>。酚酸类自毒物质会抑制种子的萌发,破坏根系或其他分生组织,从而阻碍幼苗生长。作物发生连作障碍主要受其根系分泌物自毒作用的影响,随着自毒物质浓度的升高对作物生长的抑制作用越强,表现出浓度效应<sup>[50]</sup>。

2)异毒作用。野燕麦根系分泌物中含有对羟基苯甲酸、香草酸、香豆素等酚酸类物质,对春小麦胚根和胚芽的生长有明显的抑制作用。胡桃树的根系分泌物中含有化感物质萘醌和胡桃醌,能够抑制相邻植物的生长<sup>[67]</sup>。水稻根系分泌物中含有化感物质(二萜内酯、环己烯酮和黄酮等)能够有效抑制稻田杂草的生长<sup>[68]</sup>。根系分泌物活性大小由其浓度决定,一般来说,低浓度的根系分泌物对植物生长表现出促进作用,而高浓度的则表现为抑制作用。

## 5 展望

综上所述,近年来根系分泌物研究取得了长足的进展,基本明确了不同种类的根系分泌物对土壤养分的作用不同,根系分泌物通过活化土壤养分,促进作物对土壤养分的吸收,对于提高贫瘠土壤的农业生产力具有重要意义。同时,根系分泌物通过直接和间接作用来影响自身或相邻作物的生长发育,根据这一特性来进行种植体系中的作物种类选择很有必要,对于减缓作物的自毒作用、减少病害和提高产量尤为关键。目前根系分泌物及其化感作用已成为作物-土壤-微生物互作的研究热点,相关研究结果对于改良土壤和维持作物健康具有重要作用。但还存在很多值得关注的问题,现提出以下几点展望:

1)充分利用高科技手段精确鉴定根系分泌物及其功能。由于根际过程的复杂性和研究技术手段的限制,目前很多根系分泌物无法准确鉴定,根系分泌物的分泌不仅取决于土壤条件和植物生长状况,采样条件的差异也会影响根系分泌物的渗出。若收集到根系损伤情况下的根系渗出液,将会和实际分泌结果有很大的差异,导致难以区分根系分泌物复杂体系中物质的精确种类和数量。未来需要加强根系分泌物的鉴定手段研究,研发高效的分子探针技术,优化利用代谢组学来实现根系分泌物组分的原位无损鉴定和分析<sup>[69]</sup>,进而鉴定出各组分的特异功能。

2)进一步加强根系分泌物对土壤养分活化和作物养分吸收的机制研究。根系分泌物对养分的影响是复杂的综合作用,根系分泌物对土壤环境(养分、酶、微生物等)产生作用,土壤环境又会影响植物根系的生长发育,进而影响根系分泌物的释放和养分吸收,在这些过程中根系分泌物、土壤微生物、土壤养分和根系状态相互关联。这些复杂的相互作用过程共同改善了植物养分状况,植物往往有多种机制来应对养分胁迫,例如在低磷胁迫下植物会分泌有机酸和磷酸酶等,在铁胁迫下,禾本科作物和非禾本科作物有着不同的缓解铁胁迫机制,但这些机制之间是如何协调、相互作用并不明确。尽管大量研究已证明了根系分泌物能够促进植物获取养分,但这其中具体复杂的相互作用生理生化过程并不明确。因此,需要利用学科交叉知识及研究来系统地揭示植物养分高效利用的根土界面生物互作过程机制,尤其需要重点关注根系分泌物作为信号物质所参与的养分周转与利用过程和各种生物互作过程。

3)加强验证根系分泌物影响植物应对生物和非生物胁迫的目标基因和微生物的功能定位研究。大量研究表明根系分泌物能够保护植物免受有害物质(如重金属和化感物质)、病原菌的侵害,但不同种类植物在受到胁迫时所分泌的根系分泌物的数量和组成有所不同,转运蛋白和有益微生物的功能多样性所诱导植物产生的抗病和抗逆能力也存在差异。所以,使用基因工程增强植物合成某些根系分泌物或表达转运蛋白的能力具有挑战性,若能明确不同类型根系分泌物应对胁迫的潜在机制以及所匹配的植物品种或基因型,则有利于基因工程对物种进行改良,能够有效改善植物健康,提高农业生产力。

4)加快科技研究成果转化进程。不同的植物及环境条件可以诱导根系分泌物的产生,在阐明诱导

根系分泌物种类和含量的条件及机制基础上,就有可能根据需求去配置植物类型和环境条件,定向诱导根系分泌物的产生去活化土壤中的必需营养元素(如土壤中大量存在而有效性较低的磷、钾、铁等),解决植物的隐性养分缺乏问题。此外,在明确土壤养分活化的根系分泌物种类及剂量的基础上,就有可能利用仿生学原理将有益根系分泌物应用到实际生产中去,例如开发相应的化合物创制新型肥料增效剂或植物生长调节剂类产品,以达到充分利用土壤养分减少化肥投入和提高植物产量的目的。

## 参考文献 References

- [1] MOREL J L, HABIB L, PLANTUREUX S, et al. Influence of maize root mucilage on soil aggregate stability [J]. *Plant and soil*, 1991, 136(1): 111-119.
- [2] CHEN J, SHAFI M, WANG Y, et al. Organic acid compounds in root exudation of Moso Bamboo (*Phyllostachys pubescens*) and its bioactivity as affected by heavy metals [J]. *Environmental science and pollution research*, 2016, 23(20): 20977-20984.
- [3] LIU Y, EVANS S E, FRIESEN M L, et al. Root exudates shift how N mineralization and N fixation contribute to the plant-available N supply in low fertility soils [J/OL]. *Soil biology and biochemistry*, 2022, 165: 108541 [2022-12-06]. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108541>.
- [4] YUAN Y S, ZHAO W Q, ZHANG Z L, et al. Impacts of oxalic acid and glucose additions on N transformation in microcosms via artificial roots [J]. *Soil biology and biochemistry*, 2018, 121: 16-23.
- [5] LO PRESTI E, BADAGLIACCA G, ROMEO M, et al. Does legume root exudation facilitate itself P uptake in intercropped wheat? [J]. *Journal of soil science and plant nutrition*, 2021, 21(4): 3269-3283.
- [6] WEN Z H, LI H B, SHEN J B, et al. Trade-offs among root morphology, exudation and mycorrhizal symbioses for phosphorus-acquisition strategies of 16 crop species [J]. *New phytologist*, 2019, 223: 882-895.
- [7] ADNANE B, NOYCE G L, CARLSSON G, et al. Species interactions enhance root allocation, microbial diversity and P acquisition in intercropped wheat and soybean under P deficiency [J]. *Applied soil ecology*, 2017, 120: 179-188.
- [8] 胡露, 陈奇, 李云霞, 等. 柠檬酸对纳米氧化铁诱导水稻根表铁膜形成及对水稻铁吸收转运的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2017, 36(11): 2185-2191. HU L, CHEN Q, LI Y X, et al. The effect of citric acid on iron plaque formation on root surface and iron uptake/translocation in rice after Fe<sub>3</sub>O<sub>4</sub> NPs exposure [J]. *Journal of agro-environment science*, 2017, 36(11): 2185-2191 (in Chinese with English abstract).
- [9] 潘恒艳, 崔晶晶, 韩卓君, 等. 甜菜根系对根际土壤化学性质的影响 [J]. *中国糖料*, 2022, 44(2): 37-43. PAN H Y, CUI J J, HAN Z J, et al. Effect of sugar beet root system on the chemical properties of rhizosphere soil [J]. *Sugar crops of China*, 2022, 44(2): 37-43 (in Chinese with English abstract).



- [10] ZHOU T, DU Y L, AHMED S, et al. Genotypic differences in phosphorus efficiency and the performance of physiological characteristics in response to low phosphorus stress of soybean in southwest of China [J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2016, 7: 1776 [2022-12-06]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01776>.
- [11] LI B, LI Y Y, WU H M, et al. Root exudates drive interspecific facilitation by enhancing nodulation and N<sub>2</sub> fixation [J]. *PNAS*, 2016, 113(23): 6496-6501.
- [12] MOMMER L, KIRKEGAARD J, VAN RUIJVEN J. Root-root interactions: towards a rhizosphere framework [J]. *Trends in plant science*, 2016, 21(3): 209-217.
- [13] LAKSHMANAN V, SELVARAJ G, BAIS H P. Functional soil microbiome: belowground solutions to an aboveground problem [J]. *Plant physiology*, 2014, 166(2): 689-700.
- [14] 吕丰娟, 张志华, 汪瑞清, 等. 不同生育期芝麻根系分泌物对连作障碍的响应及其自毒作用 [J]. *中国油料作物学报*, 2021, 43(6): 1087-1098. LÜ F J, ZHANG Z H, WANG R Q, et al. Response of sesame root exudates at different growing stages to continuous cropping and its autotoxicity [J]. *Chinese journal of oil crop sciences*, 2021, 43(6): 1087-1098 (in Chinese with English abstract).
- [15] BAKKER P A H M, DOORNBOOS R F, ZAMIOUDIS C, et al. Induced systemic resistance and the rhizosphere microbiome [J]. *The plant pathology journal*, 2013, 29(2): 136-143.
- [16] LI L L, ZHAO H H, KONG C H. (-)-Lololide, the most ubiquitous lactone, is involved in barnyardgrass-induced rice allelopathy [J]. *Journal of experimental botany*, 2020, 71(4): 1540-1550.
- [17] 宋日, 刘利, 马丽艳, 等. 作物根系分泌物对土壤团聚体大小及其稳定性的影响 [J]. *南京农业大学学报*, 2009, 32(3): 93-97. SONG R, LIU L, MA L Y, et al. Effect of crop root exudates on the size and stability of soil aggregate [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2009, 32(3): 93-97 (in Chinese with English abstract).
- [18] SAO EMANI C, GALLANT J L, WIID I J, et al. The role of low molecular weight thiols in *Mycobacterium tuberculosis* [J]. *Tuberculosis (Edinburgh, Scotland)*, 2019, 116: 44-55.
- [19] COSKUND, BRITTO D T, SHI W M, et al. How plant root exudates shape the nitrogen cycle [J]. *Trends in plant science*, 2017, 22(8): 661-673.
- [20] 李晶, 阮维斌, 陈永智, 等. 天然脂肪酸类物质对温室连作黄瓜和番茄幼苗生长的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2008, 27(3): 1022-1028. LI J, RUAN W B, CHEN Y Z, et al. Effects of natural fatty acids on the growth of cucumber (*Cucumis sativus* L.) and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seedlings in the continuously mono-cropped soil in greenhouse [J]. *Journal of agro-environment science*, 2008, 27(3): 1022-1028 (in Chinese with English abstract).
- [21] 徐国伟, 李帅, 赵永芳, 等. 秸秆还田与施氮对水稻根系分泌物及氮素利用的影响研究 [J]. *草业学报*, 2014, 23(2): 140-146. XU G W, LI S, ZHAO Y F, et al. Effects of straw returning and nitrogen fertilizer application on root secretion and nitrogen utilization of rice [J]. *Acta praeagriculturae sinica*, 2014, 23(2): 140-146 (in Chinese with English abstract).
- [22] HUGHES M, DONNELLY C, CROZIER A, et al. Effects of the exposure of roots of *Abnus glutinosa* to light on flavonoids and nodulation [J]. *Canadian journal of botany*, 1999, 77(9): 1311-1315.
- [23] MOSCATIELLO R, SQUARTINI A, MARIANI P, et al. Flavonoid-induced calcium signalling in *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* [J]. *The new phytologist*, 2010, 188(3): 814-823.
- [24] SUN L, LU Y F, YU F W, et al. Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use efficiency [J]. *The new phytologist*, 2016, 212(3): 646-656.
- [25] 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(3): 100-106, 99. LIU X Y, HUO S S, CHEN X, et al. Research progress on composition and analysis methods of plant root exudates [J]. *China tropical agriculture*, 2015(3): 100-106, 99 (in Chinese with English abstract).
- [26] CHEN Y, BONKOWSKI M, SHEN Y, et al. Root ethylene mediates rhizosphere microbial community reconstruction when chemically detecting cyanide produced by neighbouring plants [J/OL]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 4 [2022-12-06]. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0775-6>.
- [27] FRANK D A, GROFFMAN P M. Plant rhizospheric N processes: what we don't know and why we should care [J]. *Ecology*, 2009, 90(6): 1512-1519.
- [28] MORRIS K A, STARK J M, BUGBEE B, et al. The invasive annual cheatgrass releases more nitrogen than crested wheatgrass through root exudation and senescence [J]. *Oecologia*, 2016, 181(4): 971-983.
- [29] MEIER I C, FINZI A C, PHILLIPS R P. Root exudates increase N availability by stimulating microbial turnover of fast-cycling N pools [J]. *Soil biology and biochemistry*, 2017, 106: 119-128.
- [30] AVERILL C. Divergence in plant and microbial allocation strategies explains continental patterns in microbial allocation and biogeochemical fluxes [J]. *Ecology letters*, 2014, 17(10): 1202-1210.
- [31] YIN H, WHEELER E, PHILLIPS R P. Root-induced changes in nutrient cycling in forests depend on exudation rates [J]. *Soil biology and biochemistry*, 2014, 78: 213-221.
- [32] DE GRAAFF M A, CLASSEN A T, CASTRO H F, et al. Labile soil carbon inputs mediate the soil microbial community composition and plant residue decomposition rates [J]. *The new phytologist*, 2010, 188(4): 1055-1064.
- [33] CHENG Y, WANG J, MARY B, et al. Soil pH has contrasting effects on gross and net nitrogen mineralizations in adjacent forest and grassland soils in central Alberta, Canada [J]. *Soil biology and biochemistry*, 2013, 57: 848-857.
- [34] SUN L, ATAKA M, KOMINAMI Y, et al. A constant microbial C/N ratio mediates the microbial nitrogen mineralization induced by root exudation among four co-existing canopy species [J/OL]. *Rhizosphere*, 2021, 17: 100317 [2022-12-06]. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100317>.
- [35] CARVALHAIS L C, DENNIS P G, FEDOSEYENKO D, et al. Root exudation of sugars, amino acids, and organic acids by maize as affected by nitrogen, phosphorus, potassium, and iron deficiency [J]. *Journal of plant nutrition and soil science*, 2011, 174(1): 3-11.
- [36] NURUZZAMAN M, LAMBERS H, BOLLAND M D A, et al. Distribution of carboxylates and acid phosphatase and depletion of different phosphorus fractions in the rhizosphere of a cereal and

- three grain legumes[J]. Plant and soil, 2006, 281(1): 109-120.
- [37] ASLAM M M, PUEYO J J, PANG J Y, et al. Root acid phosphatases and rhizobacteria synergistically enhance white lupin and rice phosphorus acquisition[J]. Plant physiology, 2022, 190(4): 2449-2465.
- [38] WANG Y, LUO D, XIONG Z, et al. Changes in rhizosphere phosphorus fractions and phosphate-mineralizing microbial populations in acid soil as influenced by organic acid exudation[J/OL]. Soil and tillage research, 2023, 225: 105543[2022-12-06]. <https://doi.org/10.1016/j.still.2022.105543>.
- [39] RAHMAN M K U, WANG X X, GAO D M, et al. Root exudates increase phosphorus availability in the tomato/potato onion intercropping system[J]. Plant and soil, 2021, 464(1): 45-62.
- [40] CHAI Y N, SCHACHTMAN D P. Root exudates impact plant performance under abiotic stress[J]. Trends in plant science, 2022, 27(1): 80-91.
- [41] 何冰, 薛刚, 张小全, 等. 有机酸对土壤钾素活化过程的化学分析[J]. 土壤, 2015, 47(1): 74-79. HE B, XUE G, ZHANG X Q, et al. Analysis on chemical mechanism of potassium release process from soil as influenced by organic acids[J]. Soils, 2015, 47(1): 74-79 (in Chinese with English abstract).
- [42] 王东升, 王君. 低分子量有机酸作用下土壤矿物钾释放机制[J]. 辽宁工程技术大学学报(自然科学版), 2009, 28(S2): 259-261. WANG D S, WANG J. Mechanism of soil mineral potassium release extracted by low-molecular-weight organic acids[J]. Journal of Liaoning Technical University (natural science), 2009, 28(S2): 259-261 (in Chinese with English abstract).
- [43] 王瑾, 李小坤, 鲁剑巍, 等. 不同酸提取条件下几种含钾矿物中钾释放动力学研究[J]. 中国农业科学, 2012, 45(22): 4643-4650. WANG J, LI X K, LU J W, et al. Study on potassium release kinetics of several K-bearing minerals by sequential extraction of different acid solution[J]. Scientia agricultura sinica, 2012, 45(22): 4643-4650 (in Chinese with English abstract).
- [44] 朱丹丹, 王瑾, 丛日环, 等. 低分子量有机酸对含钾矿物钾素释放及其动力学模型的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(10): 2910-2916. ZHU D D, WANG J, CONG R H, et al. Effects of low-molecular-weight organic acids on potassium release from different K-bearing minerals using kinetic models[J]. Chinese journal of ecology, 2017, 36(10): 2910-2916 (in Chinese with English abstract).
- [45] MARSCHNER H, RÖMHELD V. Strategies of plants for acquisition of iron[J]. Plant and soil, 1994, 165(2): 261-274.
- [46] HSIEH E J, WATERS B M. Alkaline stress and iron deficiency regulate iron uptake and riboflavin synthesis gene expression differently in root and leaf tissue: implications for iron deficiency chlorosis[J]. Journal of experimental botany, 2016, 67(19): 5671-5685.
- [47] AE N, ARIHARA J, OKADA K, et al. Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent[J]. Science, 1990, 248(4954): 477-480.
- [48] CU S T T, HUTSON J, SCHULLER K A. Mixed culture of wheat (*Triticum aestivum* L.) with white lupin (*Lupinus albus* L.) improves the growth and phosphorus nutrition of the wheat[J]. Plant and soil, 2005, 272(1): 143-151.
- [49] LI L, LI S M, SUN J H, et al. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils[J]. PNAS, 2007, 104(27): 11192-11196.
- [50] ZHANG D S, ZHANG C C, TANG X Y, et al. Increased soil phosphorus availability induced by faba bean root exudation stimulates root growth and phosphorus uptake in neighbouring maize[J]. The new phytologist, 2016, 209(2): 823-831.
- [51] 农玉琴, 陆金梅, 骆妍妃, 等. 不同磷水平下玉米-大豆间作对根系有机酸分泌特征及磷吸收的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2022(7): 41-48. NONG Y Q, LU J M, LUO Y F, et al. Effects of maize and soybean intercropping on root exudation of organic acids and phosphorus uptake under different phosphorus rates[J]. Soil and fertilizer sciences in China, 2022(7): 41-48 (in Chinese with English abstract).
- [52] 刘英超, 肖靖秀, 汤利, 等. 施氮量对间作小麦蚕豆根系分泌大豆异黄酮的影响[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(6): 799-806. LIU Y C, XIAO J X, TANG L, et al. Effect of nitrogen application rate on root soy isoflavone exudate of wheat/faba bean intercropping system[J]. Chinese journal of eco-agriculture, 2018, 26(6): 799-806 (in Chinese with English abstract).
- [53] JIN C W, HE Y F, TANG C X, et al. Mechanisms of microbially enhanced Fe acquisition in red clover (*Trifolium pratense* L.)[J]. Plant, cell & environment, 2006, 29(5): 888-897.
- [54] 肖如武, 黄楚龙, 宗钊辉, 等. 低磷胁迫对烤烟根系有机酸含量及土壤磷酸酶活性的影响[J]. 广东农业科学, 2021, 48(8): 74-82. XIAO R W, HUANG C L, ZONG Z H, et al. Effects of low phosphorus stress on root organic acid content and soil phosphatase activity of flue-cured tobacco[J]. Guangdong agricultural sciences, 2021, 48(8): 74-82 (in Chinese with English abstract).
- [55] 李欣雨, 刘函亦, 薛少琪, 等. 几种绿肥的根系分泌物对土壤锌的活化效应[J]. 中国土壤与肥料, 2022(1): 81-89. LI X Y, LIU H Y, XUE S Q, et al. Zinc mobilization effect by root exudates of different green manure[J]. Soil and fertilizer sciences in China, 2022(1): 81-89 (in Chinese with English abstract).
- [56] 李廷轩, 马国瑞, 张锡洲, 等. 籽粒苋不同富钾基因型根系分泌物中有机酸和氨基酸的变化特点[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(5): 647-653. LI T X, MA G R, ZHANG X Z, et al. Change characteristics of organic acid and amino acid in root exudates in different grain amaranth genotypes[J]. Plant nutrition and fertilizing science, 2005, 11(5): 647-653 (in Chinese with English abstract).
- [57] 郭伟, 孙海燕, 王炎. N-苯基-2-萘胺和邻苯二甲酸对生菜抗氧化系统及矿质养分吸收的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(1): 71-78. GUO W, SUN H Y, WANG Y. Effect of N-phenyl-2-naphthylamine and phthalic acid on antioxidant system and mineral nutrient uptake of lettuce[J]. Plant physiology journal, 2017, 53(1): 71-78 (in Chinese with English abstract).
- [58] 李庆凯, 刘苹, 赵海军, 等. 玉米根系分泌物缓解连作花生土壤酚酸类物质的化感抑制作用[J]. 中国油料作物学报, 2019, 41(6): 921-931. LI Q K, LIU P, ZHAO H J, et al. Maize root exudates alleviated allelopathic inhibition of phenolic acids in soil of continuous cropping peanut[J]. Chinese journal of oil crop sciences, 2019, 41(6): 921-931 (in Chinese with English abstract).
- [59] 谭雪莲, 郭天文, 马明生, 等. 马铃薯根系分泌物组分对不同种植模式的响应[J]. 干旱地区农业研究, 2018, 36(4): 80-87. TAN X L, GUO T W, MA M S, et al. Response of potato root exudate components to different planting patterns[J]. Agricultural research in the arid areas, 2018, 36(4): 80-87 (in Chinese

- with English abstract).
- [60] LEBEIS S L, PAREDES S H, LUNDBERG D S, et al. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa[J]. *Science*, 2015, 349(6250): 860-864.
- [61] JOUSSET A, ROCHAT L, LANOUE A, et al. Plants respond to pathogen infection by enhancing the antifungal gene expression of root-associated bacteria[J]. *Molecular plant-microbe interactions: MPMI*, 2011, 24(3): 352-358.
- [62] STRINGLIS I A, YU K, FEUSSNER K, et al. MYB72-dependent coumarin exudation shapes root microbiome assembly to promote plant health[J]. *PNAS*, 2018, 115(22): E5213-E5222.
- [63] LIGABA A, KATSUHARA M, RYAN P R, et al. The *BnALMT1* and *BnALMT2* genes from rape encode aluminum-activated malate transporters that enhance the aluminum resistance of plant cells[J]. *Plant physiology*, 2006, 142(3): 1294-1303.
- [64] LIANG C Y, PIÑEROS M A, TIAN J, et al. Low pH, aluminum, and phosphorus coordinately regulate malate exudation through *GmALMT1* to improve soybean adaptation to acid soils [J]. *Plant physiology*, 2013, 161(3): 1347-1361.
- [65] YOKOSHO K, YAMAJI N, FUJII-KASHINO M, et al. Retrotransposon-mediated aluminum tolerance through enhanced expression of the citrate transporter *OsFRDL4* [J]. *Plant physiology*, 2016, 172(4): 2327-2336.
- [66] HUANG L F, SONG L X, XIA X J, et al. Plant-soil feedbacks and soil sickness: from mechanisms to application in agriculture [J]. *Journal of chemical ecology*, 2013, 39(2): 232-242.
- [67] VAN DE VOORDE T F J, RUIJTEN M, VAN DER PUTTEN W H, et al. Can the negative plant-soil feedback of *Jacobaea vulgaris* be explained by autotoxicity? [J]. *Basic and applied ecology*, 2012, 13(6): 533-541.
- [68] BERTIN C, YANG X H, WESTON L A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere [J]. *Plant and soil*, 2003, 256(1): 67-83.
- [69] LUNDBERG D S, TEIXEIRA P J P L. Root-exuded coumarin shapes the root microbiome [J]. *PNAS*, 2018, 115(22): 5629-5631.

## Progress on effects of root exudates on nutrient uptake and utilization of crops

DU Siyao, FANG Yating, LU Jianwei

*College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University/  
Microelement Research Center/Ministry of Agriculture  
and Rural Affairs Key Laboratory of Arable Land Conservation (Middle and Lower Reaches  
of Yangtze River), Wuhan 430070, China*

**Abstract** Root exudates are the main medium of communication between crops and soil, play important roles in the activation of nutrients in soil, the nutrient uptake and growth of crops. This article summarized the classification and function of root exudates, and their effects on the activation of nutrients including nitrogen, phosphorus, potassium and iron in soil, the nutrient absorption and growth of crops to study the relationship between root exudates, crops, soil and microorganisms, and to use different root exudates to achieve interspecific promotion, improve the utilization rate of natural resources and agricultural productivity. The different mechanisms of crop response to nutrient stress were discussed. The prospects including strengthening the identification means of root exudates to realize the *in-situ* damage-free identification and analysis of root exudate components, using interdisciplinary knowledge to further reveal the root-soil interface biological interaction process of efficient utilization of crop nutrients mediated by root exudates, focusing on functional localization of target genes and microorganisms that verify that root exudates affect plant response to biotic and abiotic stresses, using genetic engineering to effectively improve plant health, promoting the process of transforming research results into scientific and technological applications, and applying beneficial root exudates to practical production via using bionics principle were put forward.

**Keywords** root exudates; nutrient activation; nutrient uptake; efficient utilization of crop nutrients; biological interaction; nutrient stress

(责任编辑:赵琳琳)