

植物根系分泌物与根际微生物交互作用 机制研究进展

丁娜¹, 林华^{1,2}, 张学洪^{1,2}, 贺瑶¹, 俞果^{1,2,3*}

(1. 桂林理工大学广西环境污染控制理论与技术重点实验室, 桂林 541004; 2. 桂林理工大学岩溶地区水污染控制与利用安全保障协同创新中心, 广西桂林, 541004; 3. 广西环境污染控制理论与技术重点实验室科教结合科技创新基地, 广西桂林, 541004)

摘要: 根际是受植物根系影响最为强烈的微域环境, 是植物和土壤交流的桥梁。根系能通过调控根系分泌物的种类和数量影响根际微生物的种群结构和多样性, 根际微生物通过改变根际土壤特性影响根系的分泌作用, 进而影响植物的生长发育过程。因此, 很有必要对这些研究进展进行梳理, 提出未来该领域的研究重点。本文以 1999~2022 年中国知网 (CNKI) 和 Web of Science 核心数据库为文献来源, 对根系分泌物与根际微生物互作相关的 64 篇论文进行分析。总结了近年来根系分泌物和根际微生物互作的最新研究成果, 重点介绍了根系分泌物对根际微生物种类、数量和分布的影响, 环境胁迫对根系分泌物和根际微生物的影响, 以及根际微生物对植物生长的影响。基于此, 我们对该领域未来的研究方向进行了展望。深入理解根系分泌物和根际微生物之间复杂的互作关系及其机理, 对揭示根际微生态调控过程、土壤微生物组功能、促进农作物增产等方面具有重要的意义。

关键词: 根际; 根系分泌物; 根际微生物; 交互作用; 微生物群落

中图分类号: S154.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 0564-3945(2022)05-1212-08

DOI: [10.19336/j.cnki.trtb.2022010201](https://doi.org/10.19336/j.cnki.trtb.2022010201)

丁娜, 林华, 张学洪, 贺瑶, 俞果. 植物根系分泌物与根际微生物交互作用机制研究进展 [J]. 土壤通报, 2022, 53(5): 1212-1219

DING Na, LIN Hua, ZHANG Xue-hong, HE Yao, YU Guo. Interaction Mechanism Between Root Secretion and Rhizosphere Microorganisms: a Review[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2022, 53(5): 1212-1219

1904 年德国微生物学家 Lorenz Hiltner 首次提出了植物根际这一概念, 他指出根际是受植物根系影响最为强烈的微域环境, 其理化性质和生物特性与原土体有显著的区别^[1]。根际作为植物根系与土壤间能量流动和物质交换的直接界面, 是微生物和无脊椎动物栖息的主要区域, 被认为是地球上最活跃的界面之一^[2]。根系分泌物是调控根际微生态功能的重要因素, 也是植物与土壤交流的主要媒介, 对于根际元素循环、植物养料吸收、根际微生物群落塑造等均有重要作用。根系分泌物是植物在生长发育过程中通过根部向生长介质释放的有机化合物的总称, 一般可占到植物光合固碳量的 10% 以上^[3]。根系分泌物的种类繁多, 学界对于其分类方式一直存在争论。一种分类方式是根据其来源分为渗出物、黏胶质、分泌物和裂解物质。另一种方式受到更多学者的认可, 是根据其分子量大小分为小分子分泌物和

大分子分泌物, 其中小分子分泌物主要有糖类、有机酸、脂肪酸、氨基酸 (包括植物铁载体等非蛋白氨基酸) 等, 大分子分泌物主要有黏胶物质和胞外酶^[4-7], 其具体分类见表 1。植物通过光合作用固定的碳可以作为根系分泌物释放到根际, 并与根系分泌物中的各种次生代谢物质一起为根际微生物提供碳源、氮源和其他养分, 对根际微生物的种类、数量和土壤中的分布产生重要影响^[8]。同时, 根际微生物可以产生植物生长调节剂和植物抗生素来改变植物的代谢过程, 从而影响根系分泌物的种类和数量^[9]。植物在面对生物和非生物胁迫时, 可以释放不同种类的根系分泌物来减轻外界环境对植物本身的影响, 根际微生物中的有益微生物 (Plant Growth-Promoting Microorganisms, 简称 PGPM) 能通过产生抗菌素、诱导抗性、与病原菌竞争营养等方式提高植物的抗逆性和抗病性^[10]。近年来根系分泌物和根

收稿日期: 2022-01-20; 修订日期: 2022-02-16

基金项目: 国家自然科学基金 (52070051, 52170154, 51868010)、广西科技计划项目 (2020GXNSFAA297256; 2021GXNSFBA220055; 2021GXNSFBA196023)、广西科技基地和人才专项 (桂科 AD19110156) 和桂林市科技计划项目 (20190219-3) 资助

作者简介: 丁娜 (1996-), 女, 江西丰城人, 硕士研究生, 研究方向为污染土壤的生态修复, E-mail: 485697901@qq.com

*通讯作者: E-mail: yuguo@glut.edu.cn

表 1 根系分泌物的分类
Table 1 Classification of root exudates

组成 Component	分泌物组成 Secretion composition
糖类	葡萄糖、果糖、蔗糖、阿拉伯糖、木糖、甘露糖、麦芽糖、核糖、半乳糖、棉子糖、鼠李糖、寡糖
有机酸	琥珀酸、苹果酸、酒石酸、乳酸、甲酸、丁酸、乙酸、丙酸、草酸、柠檬酸、丙酮酸、己二酸、戊二酸、丙二酸、丁二酸
氨基酸	谷氨酸、天冬氨酸、丙氨酸、苏氨酸、丝氨酸、缬氨酸、甘氨酸、异亮氨酸、高丝氨酸、组氨酸、赖氨酸、精氨酸、亮氨酸、脯氨酸、苯丙氨酸、 γ -氨基丁酸、蛋氨酸、鸟氨酸、色氨酸、酪氨酸
脂肪酸	亚油酸、亚麻酸、棕榈酸、油酸、软脂酸、硬脂酸、花生酸
酚酸类	丁香酸、香草酸、肉桂酸、香豆酸、香草酸、咖啡酸、水杨酸
生长因子	生物素、泛酸、硫胺素、胆碱、肌醇、尼克酸、烟酸、维生素H、维生素B ₆ 、对氨基苯甲酸
胞外酶	淀粉酶、蛋白酶、转化酶、RNA酶、DNA酶、硫酸酶
其他	糖苷、皂角苷、黄酮类化合物、多肽、荧光物质、有机磷化物、乙烯

际微生物的交互作用机制已成为国内外的研究热点之一^[11]。本文将从植物根系分泌物对根际微生物群落结构的影响、生物和非生物胁迫对根系分泌物和微生物的影响以及根际微生物群落对植物生长的影响等几个方面进行综述,探讨植物根系分泌物与根际微生物的互作机制,以期对相关领域研究提供参考。

1 根系分泌物对微生物种类、数量和分布的影响

研究表明,根系能通过分泌各种次生代谢物调控根际微生物的种类、数量和土壤中的分布,塑造具有特异性的根际微生物群落结构^[12]。由于根系分泌物能为微生物提供丰富的营养,土壤中的微生物通过趋化感应向富含根系分泌物的区域靠近并进行繁殖,从而导致根际的微生物数量远远高于非根际^[13-14]。不同的植物品种和同一植物品种的不同生长期可以释放出不同的根系分泌物,这将导致根际微生物种类和数量的差异。Chaparro 等^[15]对拟南芥

幼苗期、营养期、抽薹期和开花期的根系分泌物进行了研究,发现酸杆菌门 (*Acidobacteria*)、放线菌门 (*Actinobacteria*)、拟杆菌门 (*Bacteroidetes*) 和蓝藻门 (*Cyanobacteria*) 的丰度在不同的发育时间点存在显著差异,这四个门类别与根系分泌物(氨基酸、酚类、糖或糖醇)有显著的相关性。Zhang 等^[16]认为趋化性和定殖是植物-微生物相互作用的两个主要因素,对根系分泌物的趋化性被认为是细菌定殖的第一步。黄瓜根系分泌物中的有机酸对根际细菌趋化作用产生明显影响,其中柠檬酸对黄瓜根际吸引解淀粉芽孢杆菌 SQR9 具有明显的正趋化作用,且解淀粉芽孢杆菌可以保护黄瓜免受尖孢镰刀菌入侵^[17]。拟南芥根系分泌物中的氨基酸可以吸引枯草芽孢杆菌在特定根段中定殖^[18]。番茄根系分泌物中的有机酸和糖类能够吸引抗真菌假单胞菌定殖^[19]。Jog 等^[20]从小麦中分离出五种根际放线菌,它们可以通过生产苹果酸、植酸酶和几丁质酶直接溶解磷酸盐,从而促进小麦生长。更多关于根系分泌物塑造根际微生物群落的相关研究成果见表 2。

表 2 不同植物种类的不同根系分泌物对根际微生物群落的塑造
Table 2 The influence of different root exudates of plant species on the rhizosphere microbial community

植物种类 Plant species	根系分泌物 Root exudate	特异性微生物 Specific microbe	参考文献 Reference
拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	三萜 (triterpenes)	变形菌门 (<i>Proteobacteria</i>)	[21]
香蕉 (<i>Musa nana</i> Lour.)	富马酸 (fumaric acid)	枯草芽孢杆菌N11 (<i>Bacillus subtilis</i> . N11)	[16]
玉米 (<i>Zea mays</i> Linn.)	苯并恶唑类化合物 (benzoxazinoids)	恶臭假单胞菌 (<i>Pseudomonas putida</i>)	[22]
西瓜 (<i>Citrullus lanatus</i>)	苹果酸和柠檬酸 (malic acid and citric acid)	多粘类芽孢杆菌SQR21 (<i>Paenibacillus polymyxa</i> .SQR21)	[23]
花生 (<i>Arachis hypogaea</i> Linn.)	酚酸 (phenolic acids)	假单胞菌 (<i>pseudomonads</i>)	[24]
大豆 (<i>Glycine max</i> (Linn.) Merr.)	异黄酮 (isoflavones)	慢生根瘤菌和中华根瘤菌 (<i>Bradyrhizobium</i> and <i>Sinorhizobium</i>)	[25]

2 生物和非生物胁迫对根系分泌物和根际微生物的影响

2.1 营养物质对土壤微生物的调控

磷是植物生长过程中最基本的矿质元素之一，不仅是核酸、蛋白质、磷脂等许多重要化合物的组成部分，而且在光合作用、呼吸作用和许多酶促反应中都起着重要作用。因此，植物体内的磷对于正常的生理和生化功能是必不可少的^[26]。土壤中能够被植物直接吸收的磷一般都以无机磷酸盐的形式存在，容易被土壤中的铁、铝等固定从而导致移动性很差。为了适应土壤环境，植物可以利用根际微生物来提高植物对磷元素的吸收利用，以应对常见的低磷胁迫环境。例如，菌根真菌会形成根外菌丝来增加与土壤的接触面积，提高磷的获取效率，同时诱导表达磷转运子、分泌大量有机酸来促进磷的活化，从而促进有机磷或无机磷直接溶解^[27]。在低磷土壤条件下，番茄根系分泌物中的小分子有机酸能提高土壤中磷的有效性，促进根系对磷的吸收，同时根际土壤中的细菌、真菌、放线菌数量显著低于平衡施肥处理根际土壤中细菌、真菌、放线菌的数量^[28]。

2.2 农药残留和其他污染物改变根际微生物群落

为了提高农产品的质量和产量，喷洒农药在农业生产过程中是十分常见的，但残留于土壤中的农药不仅直接影响植物生长，也可能会扰乱植物根际微生物群落^[29]。研究表明，玉米可以将喷洒在叶片表面的草甘膦转移到土壤中，从而显著增加玉米根际上镰刀菌的数量，寄生于根际的镰刀菌可以代谢草甘膦作为磷来源，也作为碳和能量来源^[30]。此外，农药还可以调节植物根系分泌物来改变根际微生物群落。例如用甲基双氯芬酸处理水稻幼苗后，其根系分泌物中的氨基酸、有机酸和脂肪酸含量显著增加，从而造成马西利亚菌属和安德森氏菌属的相对丰度升高，改变了根际微生物的丰富度和多样性^[31-32]。与此同时，其他环境污染物也会调节土壤微生物群落，例如土壤中的微塑料会抑制土壤微生物的呼吸作用，土壤中 b-葡萄糖苷酶、脲酶和磷酸酶的浓度随着微塑料含量的增加而变化^[33]。

2.3 植物感染病原体改变根际微生物群落

在植物的生长阶段，可能受到微生物病原体攻击，引起各种疾病。然而，一些土壤即使在有毒病原体和有利于病害发展的气候条件下，也有抑制植

物病害的能力，这种抑制作用与土壤中特定微生物的丰度有关^[34]。有研究表明，黄龙病菌侵染柑桔后，柑桔根际群落组成会发生明显的变化，这可能是根系分泌抗菌物质的原因^[35]。Yuan 等^[36]研究发现当丁香假单胞菌侵染拟南芥叶片时，可诱导植物根系分泌苹果酸，从而促进枯草芽孢杆菌 FB17 在拟南芥根际定殖，减小拟南芥病害的发生。近年来，挥发性有机化合物（Volatile Organic Compounds，简称 VOCs）逐渐走入人们的视野，这类物质分子量小且易扩散，虽然 VOCs 只占植物根际代谢产物的一小部分，但在根际和土壤生态系统中发挥重要作用^[37-38]。Schulz 等发现^[39]沙苔草根系感染镰刀菌后，根际微生物会产生一系列 VOCs，这类物质能够抑制病原真菌菌丝的生长。除此之外，在受病原体攻击时，有益微生物（PGPM）也可以通过刺激植物的免疫系统间接抑制病原体，这种现象称为诱导系统抗性（Induced Systemic Resistance，简称 ISR）^[40-41]，例如在拟南芥中，由荧光假单胞菌 WCS417r 触发的 ISR 受茉莉酸（Jasmonic acid，简称 JA）和乙烯（Ethylene，简称 ET）信号通路的调节^[42]。另外，还有部分根际微生物受水杨酸（Salicylic acid，简称 SA）途径调节，研究表明，镰刀菌侵染拟南芥后，水杨酸大量增加，诱导相关蛋白的表达，抵御病原体的攻击^[43-44]。目前，研究指出除了促进植物生长的根际细菌外，有益的真菌如菌根真菌^[45]、木霉属^[46]也已被发现可诱发 ISR。总的来说，根系分泌物与微生物群落之间的生物化学介导关系在根际微生物群落组装中是必不可少的，但根际微生物群落的组成方式仍然不清楚，未来需要大量的研究来揭示植物如何控制微生物群落的组成，同时，我们不能忽视根际微生物群落的有益作用（图 1）。

3 微生物群落对植物生长的影响

3.1 有益微生物对植物生长的影响

由于植物根系活动的不同，根际微生物群落与非根际微生物群落有很大区别，对植物生长起显著促进作用的微生物称为有益微生物（PGPM）^[47]。土壤根际有益微生物主要包括固氮细菌、菌根真菌、植物生长促进根际细菌（Plant Growth-Promoting Rhizobacteria，简称 PGPR）、生防微生物、支原体真菌和原生动植物^[42]。根际有益微生物可以调节不同植物的生理活动，促进矿质营养的吸收，从而促进植

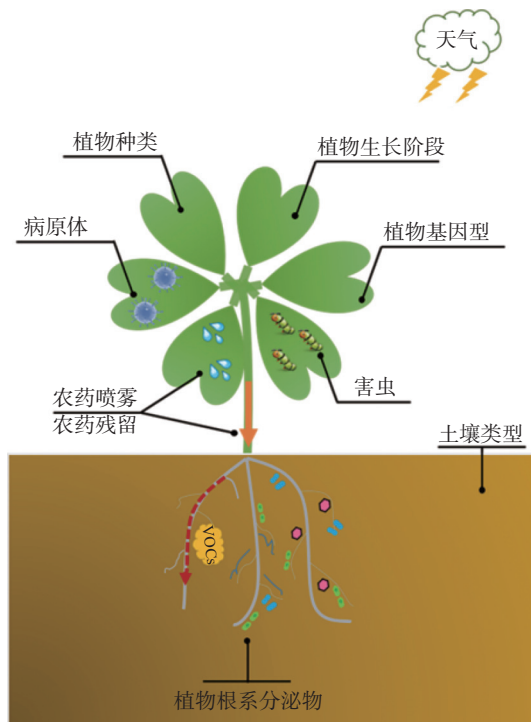


图 1 根际微生物群落组成的决定因素

Fig.1 Key factors influencing the composition of rhizosphere microbial community

物生长, 目前研究比较深入的是根际有益微生物的固氮作用。在植物养分吸收方面, 根瘤菌^[48]和菌根真菌^[49]是促进植物氮吸收的典型例子。研究表明, 菌根真菌不仅能增加根系对营养物质的吸收利用, 还可以吸收不同形式的氮素, 并且将同化的氮运输至宿主植物的根系^[50]。

植物的生长发育也离不开另一种必需元素铁, 它是光合作用和叶绿素合成的关键元素。铁在土壤中含量丰富, 但铁氧化物才能被植物吸收, 铁氧化物在中性或碱性的好氧条件下会形成不可溶的复合物, 因此植物对铁氧化物利用率很低^[51]。根际有益微生物可以通过合成和释放铁载体来促进铁离子的吸收, 例如荧光假单胞菌可以产生绿脓菌素来吸收铁并抑制尖孢镰刀菌的生长, 从而间接促进植物生长^[52]。此外, 在低铁胁迫下, 植物会降低根际 pH 值来提高铁的有效性, Del 等^[53]发现苜蓿根瘤菌可以释放挥发性有机化合物来酸化根际土壤, 同时增加铁还原酶活性来促进苜蓿对铁的吸收。此外, 研究发现洋葱伯克霍尔德菌株能够通过产生铁载体来刺激玉米在缺铁条件下的生长, 同时对镰刀菌属的细菌有生物防治功能^[54]。

3.2 非有益微生物对植物生长的影响

微生物在土壤环境中是必不可少的, 是土壤中

物质和能量交换的重要一环。土壤微生物群落结构一定程度上体现了土壤健康情况, 是土壤质量评价的关键指标^[55-56]。例如, 对土壤微生物群落结构的破坏经常会引起土传病害, 改变土壤理化性质、酶活等, 严重影响着土壤微生态环境的健康^[57]。土壤根际非有益微生物主要包括病原真菌、病毒、细菌和线虫, 一些致病病毒可以利用线虫和真菌作为运输工具进入植物根际^[58]。在植物病害中, 大部分病害是由真菌侵染引起的, 其分泌的高毒性次级代谢物会降低农作物的产量, 对农业产生巨大影响, 但并不是所有的真菌都是有害的, 有些真菌长期依靠宿主提供的营养物质生存, 不会产生毒素^[59]。例如, 苜蓿在生长的各个时期均可被镰刀菌侵染引起根腐病导致苜蓿植株枯黄、叶片萎蔫, 最后整株枯死^[60]。而丛枝菌根真菌可以与 80% 的植物建立共生关系, 这种共生关系有利于双方的养分交换^[61]。目前人们常使用施肥和合成根际促生细菌等方法来控制根际真菌病害, 促使植物产生抗性, 同时增加根际土壤中微生物的生物多样性。

继病原真菌病害之后, 根结线虫、孢囊线虫等作物病原线虫导致的病害成为了破坏作物种植和生产的第二大病害。根结线虫寄主广泛, 能够侵染 3000 多种植物, 根结线虫可以侵入植物创口形成瘤状的根结, 影响根系对水分和无机盐的吸收, 干扰寄主植物中氨基酸和有机酸的水平, 导致叶绿素含量下降, 还可以和其他土壤病原体(如立枯丝核菌、烟草根黑腐病菌和镰刀菌)引起复合侵染, 造成植物生长减弱甚至死亡^[62-63]。孢囊线虫是一种内寄生线虫, 可寄生于禾本科、豆科等植物根系。孢囊线虫能够从根尖侵入根部, 造成植物根组织代谢失调, 使植物根系短粗、植株矮小、叶片变黄、产量降低^[64]。目前采取化学防治、农业防治、物理防治、生物防治等措施应对根结线虫病害。

4 结论与展望

4.1 结论

根系分泌物是植物与土壤进行信息传递和能量交换的重要载体, 研究植物根系分泌物与根际微生物交互作用机制已经成为国内外的热点之一。本文对根系分泌物的定义和分类, 根系分泌物对根际微生物种类、数量和分布的影响, 环境胁迫对根系分

泌物和根际微生物的影响, 以及根际微生物对植物生长的影响进行了综述。总的来说, 植物根系能通过调控根系分泌物的种类和数量影响根际微生物的种群结构和多样性, 根际微生物通过改变根际土壤特性影响根系的分泌作用, 进而影响植物的生长发育过程。研究植物根系分泌物与根际微生物相互作用的机制对土壤生态系统的功能、生物入侵防治和改善农业生态功能都有着十分重要的意义; 从农业角度来说, 不仅能够减少农药化肥的使用, 还可以使农作物向高产、优质、健康的目标发展, 为解决粮食危机做出贡献。

4.2 展望

虽然近年来对于植物—微生物互作的研究已经取得了长足的进步, 但还可以从以下几个方面开展进一步研究: ①加强对根系分泌物中未知组分分离和鉴定技术的研发, 目前原位收集和检测技术(生物传感器)的改进与发展为根系分泌物的鉴定提供新思路。②加强特性微生物对植物根系分泌物影响的研究。对根系分泌物及相关转运体有进一步的了解, 对其机制的进一步探索将为有益微生物在实际农业发展中的应用带来重大突破。③综合利用基因组学、蛋白组学、转录组学、代谢组学等组学技术在分子水平上揭示根系分泌物和根际微生物的互作机理, 如蛋白质组学能够在蛋白质水平上揭示土壤环境的生物化学过程, 转录组学能够反映某一条件下生物细胞内所有转录产物的变化情况, 利用这些新技术对根际微生物的结构和功能进行挖掘将是未来研究的重要方向。

参考文献:

- [1] Qu Q, Zhang Z Y, Liu W Y, et al. Rhizosphere Microbiome Assembly and Its Impact on Plant Growth[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68: 5024 – 5038.
- [2] 邵秋雨, 董醇波, 韩燕峰, 等. 植物根际微生物组的研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27(1): 144 – 152.
- [3] Haichar F E Z, Heulin T, Guyonnet J P, et al. Stable isotope probing of carbon flow in the plant holobiont[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2016, 41: 9 – 13.
- [4] Doidy J, Grace E, Kühn C, et al. Sugar transporters in plants and their interactions with fungi[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(7): 413 – 422.
- [5] Snowden C J, Thomas B, Baxter C J, et al. A tonoplast Glu/Asp/GABA exchanger that affects tomato fruit amino acid composition[J]. *Plant Journal*, 2015, 81(5): 651 – 660.
- [6] Sharma T, Dreyer I, Kochian L, et al. The ALMT family of organic acid transporters in plants and their involvement in detoxification and nutrient security[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1488.
- [7] 袁仁文, 刘琳, 张蕊, 等. 植物根际分泌物与土壤微生物互作关系的机制研究进展[J]. *中国农业通报*, 2020, 36(2): 26 – 35.
- [8] Carla D L F C, Simonin M, King E, et al. An extended root phenotype: the rhizosphere, its formation and impacts on plant fitness[J]. *Plant Journal*, 2020, 103(3): 951 – 964.
- [9] Olanrewaju O S, Ayangbenro A S, Glick B R, et al. Plant health: feedback effect of root exudates-rhizobiome interactions[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2019, 103(3): 1155 – 1166.
- [10] Bakker P A, Doornbos R F, Zamioudis C, et al. Induced systemic resistance and the rhizosphere microbiome[J]. *Plant Pathology Journal*, 2013, 29(2): 136 – 143.
- [11] Santhanam R, Luu V T, Weinhold A, et al. Native root-associated bacteria rescue a plant from a sudden-wilt disease that emerged during continuous cropping[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(36): E5013 – E5020.
- [12] Moe L A. Amino acids in the rhizosphere: from plants to microbes[J]. *American Journal Botany*, 2013, 100(9): 1692 – 1705.
- [13] Mommer L, Kirkegaard J, van Ruijven J. Root–root interactions: towards a rhizosphere framework[J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(3): 209 – 217.
- [14] Lakshmanan V, Selvaraj G, Bais H P. Functional soil microbiome: belowground solutions to an aboveground problem[J]. *Plant Physiology*, 2014, 166(2): 689 – 700.
- [15] Chaparro J M, Badri D V, Vivanco J M. Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development[J]. *ISME Journal*, 2014, 8(4): 790 – 803.
- [16] Zhang N, Wang D D, Liu Y P, et al. Effects of different plant root exudates and their organic acid components on chemotaxis, biofilm formation and colonization by beneficial rhizosphere-associated bacterial strains[J]. *Plant and Soil*, 2014, 374(1–2): 689 – 700.
- [17] Li S Q, Zhang N, Zhang Z H, et al. Antagonist *Bacillus subtilis* HJ5 controls *Verticillium* wilt of cotton by root colonization and biofilm formation[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(3): 295 – 303.
- [18] Massalha H, Korenblum E, Malitsky S, et al. Live imaging of root-bacteria interactions in a microfluidics setup[J]. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America*, 2017, 114(17): 4549 – 4554.
- [19] Viviane C, Cristina R, Francisco D A, et al. Successive plant

- growth amplifies genotype-specific assembly of the tomato rhizosphere microbiome[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 772: 144825.
- [20] Jog R, Pandya M, Nareshkumar G, et al. Mechanism of phosphate solubilization and antifungal activity of *Streptomyces* spp. isolated from wheat roots and rhizosphere and their application in improving plant growth[J]. *Microbiology-SGM*, 2014, 160(4): 778 – 788.
- [21] Huang A C, Jiang T, Liu Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota[J]. *Science*, 2019, 364(6440): 546.
- [22] Neal A L, Ahmad S, Gordon-Weeks R, et al. Benzoxazinoids in root exudates of maize attract *pseudomonas putida* to the rhizosphere[J]. *Plos One*, 2012, 7(4).
- [23] Ling N, Raza W, Ma J H, et al. Identification and role of organic acids in watermelon root exudates for recruiting *Paenibacillus polymyxa* SQR-21 in the rhizosphere[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2011, 47(6): 374 – 379.
- [24] Li X G, Ding C F, Ke H, et al. Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 78: 149 – 159.
- [25] Han Q, Ma Q, Chen Y, et al. Variation in rhizosphere microbial communities and its association with the symbiotic efficiency of rhizobia in soybean[J]. *ISME Journal*, 2020, 14(8): 1915 – 1928.
- [26] Hu A Y, Xu S N, Qin D N, et al. Role of silicon in mediating phosphorus imbalance in plants[J]. *Plants-Basel*, 2021, 10(1): 51.
- [27] Castrillo G, Teixeira P J P L, Paredes S H, et al. Root microbiota drive direct integration of phosphate stress and immunity[J]. *Nature*, 2017, 543(7646): 513 – 518.
- [28] 李荣坦, 姚华开, 刘岳飞, 等. 低磷胁迫对番茄根系生长及根际土壤细菌多样性的影响[J]. *园艺学报*, 2016, 43(03): 473 – 484.
- [29] 陆 涛, 李 燕, 傅正伟, 等. 农药对根际微生物群落的影响及潜在风险[J]. *农药学报*, 2019, 21(5): 865 – 870.
- [30] Kremer R J, Means N E. Glyphosate and glyphosate-resistant crop interactions with rhizosphere microorganisms[J]. *European Journal of Agronomy*, 2009, 31(3): 153 – 161.
- [31] Chen S, Li X X, Lavoie M, et al. Diclofop-methyl affects microbial rhizosphere community and induces systemic acquired resistance in rice[J]. *Journal of Environmental Science*, 2017, 51: 352 – 360.
- [32] Qian H F, Zhu Y C, Chen S, et al. Interacting effect of diclofop-methyl on the rice rhizosphere microbiome and denitrification[J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2018, 146: 90 – 96.
- [33] Yang X M, Bento C P M, Chen H, et al. Influence of microplastic addition on glyphosate decay and soil microbial activities in Chinese loess soil[J]. *Environmental Pollution*, 2018, 242: 338 – 347.
- [34] Amanda J B, Gary D B, David C, et al. Meeting the demand for crop production: the challenge of yield decline in crops grown in short rotations[J]. *Biological Reviews*, 2012, 87(1): 52 – 71.
- [35] John V G, Greg W D, Susan E H, et al. Huanglongbing: An overview of a complex pathosystem ravaging the world's citrus[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, 58(4): 373 – 387.
- [36] Yuan J, Zhao J, Wen T, et al. Root exudates drive the soil-borne legacy of aboveground pathogen infection[J]. *Microbiome*, 2018, 6: 156.
- [37] Effmert U, Kalderás J, Warnke R, et al. Volatile Mediated Interactions Between Bacteria and Fungi in the Soil[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2012, 38: 665 – 703.
- [38] Werner S, Polle A, Brinkmann N. Belowground communication: impacts of volatile organic compounds (VOCs) from soil fungi on other soil-inhabiting organisms[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2016, 100: 8651 – 8665.
- [39] Schulz-Bohm K, Gerards S, Hundscheid M, et al. Calling from distance: attraction of soil bacteria by plant root volatiles[J]. *ISME Journal*, 2018, 12(5): 1252 – 1262.
- [40] Jones J D G, Dangl J L. The plant immune system[J]. *Nature*, 2006, 444(7117): 323 – 329.
- [41] Han G Z. Origin and evolution of the plant immune system[J]. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 70 – 83.
- [42] Rodrigo M, Paolina G, Jos M, et al. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37(5): 634 – 663.
- [43] 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.
- [44] Carvalhais L C, Dennis P G, Badri D V, et al. Linking jasmonic acid signaling, root exudates, and rhizosphere microbiomes[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2015, 28(9): 1049 – 1058.
- [45] Hao Z P, Xie W, Chen B D. Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis Affects Plant Immunity to Viral Infection and Accumulation[J]. *Viruses*, 2019, 11: 534.
- [46] Pescador L, Fernandez I, María J P, et al. Nitric oxide signalling in roots is required for MYB72-dependent systemic resistance induced by *Trichoderma* volatile compounds in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(2): 584 – 595.
- [47] 周文杰, 吕德国, 秦嗣军. 植物与根际微生物相互作用关系研究进展[J]. *吉林农业大学学报*, 2016, 38(3): 253 – 260.
- [48] 孙建光, 胡海燕, 刘 君, 等. 农田环境中固氮菌的促生潜能与分布特点[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(8): 1532 – 1544.
- [49] 秦子娴, 朱 敏, 郭 涛. 干旱胁迫下丛枝菌根真菌对玉米生理生化特性的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2013, 19(2): 510 –

- 516.
- [50] Jin H, Liu J, Liu J, et al. Forms of nitrogen uptake, translocation, and transfer via arbuscular mycorrhizal fungi: a review[J]. *Science China-Life Sciences*, 2012, 55(6): 474 – 482.
- [51] Leonor R, Marcela S, Irene M, et al. Nitric oxide, nitrosyl iron complexes, ferritin and frataxin: A well equipped team to preserve plant iron homeostasis[J]. *Plant Science*, 2011, 181(5): 582 – 592.
- [52] Duijff B J, Recorbet G, Bakker P A H M, et al. Microbial antagonism at the root level is involved in the suppression of Fusarium wilt by the combination of non-pathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47 and *Pseudomonas putida* WCS358[J]. *Phytopathology*, 1999, 89(11): 1073 – 1079.
- [53] Del C O M, Macias R L, Santoyo G, et al. *Medicago truncatula* increases its iron-uptake mechanisms in response to volatile organic compounds produced by *Sinorhizobium meliloti*[J]. *Folia Microbiologica*, 2013, 58(6): 579 – 585.
- [54] Basharat H, Muzafar Z, Shabeena F, et al. Bacterial Plant Biostimulants: A Sustainable Way towards Improving Growth, Productivity, and Health of Crops[J]. *Sustainability*, 2021, 13(5): 2856.
- [55] Yang Y F, Wu L W, Lin Q Y, et al. Responses of the functional structure of soil microbial community to livestock grazing in the Tibetan alpine grassland[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(2): 637 – 648.
- [56] Edwards J, Johnson C, Santos M 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.
- [57] 李雪萍. 青藏高原青稞根腐类病害及其对根际土壤微生态的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017.
- [58] James E S, Lucy R S. The Role of Viruses in the Phytobiome[J]. *Annual Review of Virology*, 2018, 5: 93 – 111.
- [59] Horbach R, Navarro Q A R, Knogge W, et al. When and how to kill a plant cell: Infection strategies of plant pathogenic fungi[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(1): 51 – 62.
- [60] 张贞明, 柏玉晶, 阿不满, 等. 甘肃省武威市苜蓿镰孢根腐病菌的鉴定[J]. *草业科学*, 2018, 35(12): 2998 – 3003.
- [61] Antoine S, Hériché M, Bousageon R, et al. A historical perspective on mycorrhizal mutualism emphasizing arbuscular mycorrhizas and their emerging challenges[J]. *Mycorrhiza*, 2021, 31: 637 – 653.
- [62] 胡玉金, 冯 敏, 郭文秀, 等. 作物根结线虫病综合防治技术概述[J]. *山东农业科学*, 2019, 51(4): 149 – 156.
- [63] Xiong Y, Guo Y C, Raja A A K, et al. Understanding the pathogenicity of *Pochonia chlamyosporia* to root knot nematode through omics approaches and action mechanism[J]. *Biological Control*, 2021, 162: 104726.
- [64] 张 洁, 杨丽荣, 夏明聪, 等. 小麦孢囊线虫病综合防治研究进展[J]. *河南农业科学*, 2017, 46(5): 8 – 14.

Interaction Mechanism Between Root Secretion and Rhizosphere Microorganisms: a Review

DING Na¹, LIN Hua^{1,2}, ZHANG Xue-hong^{1,2}, HE Yao¹, YU Guo^{1,2,3*}

(1. *Guangxi Key Laboratory of Environmental Pollution Control Theory and Technology, Guilin University of Technology, Guilin 541004, China*; 2. *Collaborative Innovation Center for Water Pollution Control and Utilization in Karst Areas, Guilin University of Technology, Guilin 541004, China*; 3. *Guangxi Environmental Pollution Control Theory and Technology Priorities Laboratory Science and Education Integration Technology Innovation Base, Guilin 541004, China*)

Abstract: The rhizosphere is a micro-environment that is dramatically affected by roots. It is also a bridge between plant and soil. The roots can affect the structure and diversity of rhizosphere microorganisms by regulating the species and quantity of root exudates. The rhizosphere microorganisms can affect root exudates by changing the soil properties, which influences the growth of plants. All of the research progresses were needed to be reviewed and some key points should be pointed out. In this paper, 64 references related to the interaction between root exudates and rhizosphere microorganisms from 1999 to 2020 were analyzed. All the references were selected from the CNKI database and Web of Science database. The latest research results on the interaction between root exudates and rhizosphere microorganisms were reviewed, including the effects of root exudates on the species, quantity and distribution of rhizosphere microorganisms, the effects of environmental stress on root exudates and rhizosphere microorganisms, and the effects of rhizosphere microorganisms on plant growth. Besides, the prospects for further research are given in this field. Understanding the complex interaction between root exudates and rhizosphere microorganisms has important theoretical and practical meaning for revealing the regulation of rhizosphere microecology and the function of soil microbiome.

Key words: Rhizosphere; Root exudates; Rhizosphere microorganisms; Interaction; Microbial community

[责任编辑: 刘轶飞]