

# 植物根系分泌物的生态效应<sup>\*</sup>

史刚荣

(淮北煤炭师范学院生物科学系, 淮北 235000)

**摘要** 根系分泌物是在一定的生长条件下, 活的且未被扰动的根系释放到根际环境中的有机物质的总称, 在植物主动适应和抵御不良环境中具有重要作用: (1) 通过化感作用影响根际微生物和周围其它植物的生长, 并进一步改善植物的生态环境(生物因素); (2) 通过对土壤中矿质元素的溶解、螯合作用、迁移和活化等作用, 不仅在营养缺乏的情况下提高矿质营养元素的有效性, 而且在面临重金属胁迫时能降低根际中金属污染物的活性, 减少植物对金属的吸收。根系分泌物在植物与环境的相互作用中起着传递信息的作用。

**关键词** 根系分泌物, 根际微生物, 化感作用, 环境胁迫

中图分类号 Q944.54 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2004)01-0097-05

**Ecological effects of plant root exudates.** SHI Gangrong (Department of Biology, Huaibei Coal Industry Teachers' College, Huaibei 235000, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(1): 97~101.

Root exudates, which can be called as a joint name of organic chemicals in rhizospheric environment released by living and undisturbed root system in certain stage of growth of plants, play very important roles in plants to adapt and resistant to environment stresses actively: (1) By the way of allelopathy, root exudates could affect the growth of rhizospheric microorganisms and other plants, and improve the biological factors of ecological environment; (2) By dissolving, chelating, transferring, and activating mineral elements of the soil, root exudates could not only enhance the validity of the mineral elements under circumstances of inanition, but also depress the activity of mineral contaminations in rhizosphere to reduce ion absorption in face of heavy metal stresses. Root exudates act as the information transmitter in the interactions between plants and their environment.

**Key words** root exudates, rhizospheric microorganisms, allelopathy, environment, stresses.

## 1 引言

关于根系分泌物的研究, 始于 20 世纪初德国微生物学家 Hiltner 提出的“根际”概念, 随后这个概念被应用于土壤学、植物病理学和土壤微生物学等学科研究中。早期的研究偏重于根际环境对土壤微生物区系有效性的研究, 直到 50 年代, 有些研究者对根土界面根系分泌物进行了系统研究, 推动了土壤学、微生物学、植物营养学、植物病理学等交叉学科的发展。70 年代以来, 国际上关于根际微生物学的研究已相当活跃, 根土界面的化学过程已成为前沿领域<sup>[14]</sup>。根系分泌物的研究也成为根际微生态系统研究的重要组成部分。

一般来说, 植物不会无缘无故地产生根系分泌物, 因为植物的任何代谢功能都直接或间接地需要能量和碳源<sup>[25]</sup>。然而, 由于生境的异质性, 致使植物不得不时常面对各种逆境, 同时还要不时应付其它生物的侵扰。在这些胁迫条件下, 植物通过物理

手段与其它生物竞争有限资源的能力大为下降, 化学的方法就会上升为重要手段<sup>[11]</sup>。植物根系分泌物含有大量的生物活性物质, 在特定的土壤环境下不仅能影响同种或异种植物的种子萌发、植株生长等, 而且在微生物的分布、营养元素的活化以及增强植物对金属毒性的抗性等方面具有重要作用。

## 2 根系分泌物的化感作用

### 2.1 对根际微生物的影响

根系分泌物对根际微生物的影响, 是化学生态学研究的重要内容之一。植物的根系可以分泌各种对微生物有益的微生物素、酶、植物生长调节剂及氨基酸等物质, 吸引了微生物在根际的聚集并促进其生长发育, 进而对根际微生物的种类、数量和分布产生影响。

\*安徽省教育厅自然科学基金项目(2003kj189)资助。

\*\*通讯作者

收稿日期: 2002-05-31 改回日期: 2003-03-28

对根系分泌物与微生物种群的研究结果表明,根际和非根际微生物种群有明显的差异,且与土壤中可溶性碳的分布有密切关系,并发现微生物种群的生物产量与根系分泌物的分布有一定的相关性<sup>[22]</sup>。许多微生物的数量与根际分泌物的积累呈正相关。例如在小麦(*Triticum aestivum*)的生长发育过程中,随着根系分泌物的增加,根际环境中反硝化细菌数明显增加<sup>[7]</sup>,白三叶草(*Trifolium repens*)根际土壤中的微生物数量和活性与根的长度和密度高度相关<sup>[39]</sup>,而大豆(*Glycine max*)连作 3 年以上,土壤的微生物数量与组成发生变化,细菌数量减少,真菌数量增加。重茬较正茬增加 18.0%~35.5%,以青霉菌、镰刀菌和立枯丝核菌占多数<sup>[21]</sup>。

不同植物种类或同种植物在不同发育阶段,其根系分泌物在组分和量上均有一定差异,且不同组分对根际微生物的生态效应亦不同。玉米(*Zea mays*)根系分泌物在不同生育期蛋白质与总糖含量有明显差异,这些物质的种类和数量差异对土壤微生物种群的分布有直接影响<sup>[8]</sup>。凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)根系分泌物组分中的 Met、Gly、Ala、Asp、Ser、Val 和 Leu 均对根际杆菌属 *F*<sub>2</sub>(*Enterobacter* sp. *F*<sub>2</sub>) 有强烈的正趋化作用,而 Lys、Cus、Arg、Thr、Pro、Asn、Gln、Ile、Phe 和 Trp 则对该细菌产生负趋化作用,分泌物中的氨基酸作为根际微生态系统中的信息流,影响着该系统的降酚功能<sup>[6,13]</sup>。根际微生物的分布类群与酚酸的种类和浓度也有一定的关系<sup>[20]</sup>。阿魏酸在 5.15、2.58、0.26 mmol·L<sup>-1</sup> 浓度时均表现出对枯草杆菌(*Bacillus subtilis*)生物量的增加的抑制作用,对羟基苯甲酸在 0.36、3.62、7.24 mmol·L<sup>-1</sup> 浓度时对枯草杆菌生长没有明显影响而 8.19 和 4.09 mmol·L<sup>-1</sup> 的苯甲酸对枯草杆菌密度的增加则有一定的刺激作用<sup>[3]</sup>。Murray<sup>[34]</sup>证明酚酸物质能抑制微生物产生气体与挥发性脂肪酸的作用,并且减少微生物对其生长介质的消耗。另外,豆科植物根系分泌物黄酮和异黄酮对根瘤菌结瘤起着诱导作用<sup>[26,27]</sup>。

根系分泌物对病原微生物的抑制作用,可以是直接的,也可以是间接的。例如小麦根系分泌物能直接抑制小麦全蚀病原菌(*Gaeumannomyces graminis*)的菌丝发育<sup>[40]</sup>,荞麦(*Fagopyrum esculentum*)的根系分泌物对小麦全蚀病菌也有明显的抑制作用<sup>[11]</sup>,但豆类、棉花(*Gossypium arboreum*)和茄子(*Solanum melongena*)等的根系分泌物对 *Verticil-*

*ium* 的抑制则是通过吸引 *Talaromyces flowus* 而间接起作用的<sup>[17]</sup>。

## 2.2 植物的化感作用

植物根系分泌含有许多具有生物活性物质的化感物质,这些物质对植物的影响主要表现在对种子萌发和幼苗生长的促进和抑制作用。Tang 等<sup>[42]</sup>研究了 *Bigalita limpograss* 根系分泌物的化感作用,指出根系分泌物中植物生长抑制剂主要是酚类化合物,并采用气相色谱-质谱联用分离检测出了苯甲酸、苯乙酸、肉桂酸等 16 种酚类化合物。已从黄瓜(*Cucumis sativus*)根系分泌物中鉴定出对-羟基苯甲酸、苯甲酸等酚类化合物,并表明这些物质对黄瓜吸收养分有直接的阻碍作用<sup>[43]</sup>。Perez<sup>[36]</sup>在研究野燕麦(*Avena fatua*)根系分泌物的组成及其对春小麦化感作用时发现,根系分泌物中的对羟基苯甲酸、香草酸、香豆素等对春小麦胚根与胚芽生长有明显的抑制作用。大豆根系分泌物中的香豆酸、香豆醛和对羟基苯甲酸对大豆幼苗的生长同样具有抑制作用<sup>[10]</sup>,刺状刺竹(*Bambusa arundinacea*)根系分泌出的香豆酸、香草醛、绿原酸、阿魏酸、原儿茶酸,抑制了玉米、花生(*Arachis hypogaea*)的生长;高山牛鞭草(*Hemarthria altissima*)的根系分泌出的苯甲酸、苯乙酸、苯丙酸,抑制了莴苣(*Lactuca sativa*)种子的萌发<sup>[42]</sup>。此外,西方豚草(*Ambrosia psilostachya*)根际土壤对 *Amaranthus retroflexus* 等 7 种植物的生长都有较强的促进效应,其根系分泌物对一些其它植物有促进作用<sup>[42]</sup>。

## 3 根系分泌物在植物矿质营养中的作用

许多研究认为,植物在营养元素缺乏的情况下,能分泌有机酸以活化土壤中一些难溶性元素,以缓解植物的缺素症状,这是植物适应环境的一种表现。双子叶植物根系在缺铁时会分泌出柠檬酸、草酸和咖啡酸等有机物和一些酚类化合物,通过对土壤中难溶性铁的螯合作用来增加铁的有效性。研究发现,禾本科植物缺铁时,其根系能分泌一种麦根酸类的高铁载体(phytosiderophore, PS)对 Fe<sup>3+</sup> 具有极强的络合能力,而 PS 对 Fe<sup>3+</sup> 的络合不是专一的,它还可与其它的微量金属元素 Cu、Zn、Mn、Co、Ni 进行络合,提高了根际环境中这些元素的有效性<sup>[9]</sup>。Lipton 等<sup>[30]</sup>发现,来源于根系的苹果酸对土壤中微量元素的迁移作用远小于柠檬酸,柠檬酸对富含 Ca-P 的土壤中 P 的迁移有很大的作用,并认为柠檬

酸在 pH 高的土壤中对营养元素的活化所起的作用很小。木豆 (*Cajanus cajan*) 比高粱 (*Sorghum vulgare*)、大豆、玉米等植物对难溶性铁、磷化合物利用率高得多,更进一步的研究发现,木豆根系可分泌一种特殊的化合物——番石榴酸至根际中,它及其衍生物对根际中  $\text{FePO}_4$  中的 P 释放能力较强<sup>[18]</sup>。

根系分泌物对植物营养的影响还可通过影响微生物的分布来实现。枯草芽孢杆菌不仅能转化  $\text{NO}_3^-$  生成  $\text{NO}_2^-$ , 而且还能转化  $\text{NO}_2^-$  生成  $\text{N}_2\text{O}$ 。对羟基苯甲酸、苯甲酸和阿魏酸对枯草杆菌在厌氧条件下  $\text{NO}_3^-$  生成  $\text{NO}_2^-$  均有一定的抑制作用,其抑制作用的强弱依次是阿魏酸 > 对羟基苯甲酸 > 苯甲酸。3 种化感受物质均能抑制  $\text{N}_2\text{O}$  的生成<sup>[31]</sup>。另外,各种酚酸都能抑制土壤氮的硝化作用<sup>[37]</sup>。

#### 4 根系分泌物在植物抗金属性中的作用

植物对金属污染的抗性,多年来一直是污染生态研究的热点。根系是金属等土壤污染物进入植物的门户。根系分泌物是植物适应其生态环境的主要物质,在植物对金属毒性的抗性作用中影响很大。应用<sup>14</sup>C 示踪技术在不干扰根、土界面下收集玉米和小麦根系分泌物中的可溶性有机物质,加<sup>57</sup>Co,测定它们在有机组分中分布的结果表明,4 周内金属离子形成的高分子配合物所占的比例增加,6 周后玉米根际土壤中<sup>57</sup>Co 的络合量为 61%,小麦根际中 31%,而休闲地仅为 6.1%,说明根系分泌物的络合作用影响了<sup>57</sup>Co 的形态,也必然制约其毒性<sup>[33]</sup>。植物通过产生和释放根系分泌物改善其根际环境的 pH、Eh 等物理化学性质;通过螯合、络合、沉淀等作用将金属污染物滞留在根外;通过改变根际微生物的组成、活性和分泌作用而改变根际环境中金属的数量和活性等,降低金属的有效性,减少植物对金属的吸收<sup>[16]</sup>。这种体外建立起来的抗性作用比在体内的抗性更为积极主动。

根分泌的低分子量有机酸在土壤中金属离子的可溶性和有效性方面扮演着重要角色。根际游离金属离子如果与根系分泌物中所含的螯合剂结合,形成金属螯合复合体,其活度就会降低。同时,根系分泌物可以吸附、包埋金属污染物,使其在根外沉淀下来。根系分泌的粘胶状物质与  $\text{Pb}^{2+}$ 、 $\text{Cu}^{2+}$ 、 $\text{Cd}^{2+}$  等金属竞争性结合,使它们滞留于根外。Shuman 等<sup>[41]</sup>在研究水稻 (*Oryza sativa*) 对重金属形态的影响时发现耐重金属水稻在栽培期间,通过将土壤中

交换态锌转化为氧化态锌,从而降低 Zn 的毒性。在 Al 存在时玉米耐铝品种根系分泌物的柠檬酸含量比敏感品种高 7 倍,柠檬酸分泌的多少与植物的抗铝作用相关<sup>[35]</sup>。此外,根系分泌物中苹果酸是小麦抗铝的重要机制<sup>[38]</sup>,磷酸、多肽也都与植物的抗铝性有关<sup>[2]</sup>。

根系分泌物还可通过影响根际微生物的种类、数量以及生理活性等,间接地在植物抗金属毒性的过程中起作用。大多数微生物细胞壁都具有结合污染物的能力。如某些酵母菌的死菌和活菌对金属离子  $\text{Cu}^{2+}$ 、 $\text{Cd}^{2+}$ 、 $\text{Ni}^{2+}$  都有不同程度的吸附能力。微生物虽无法降解金属离子,但能改变它们在环境中的存在状态,从而改变它们的毒性。另外,微生物代谢活动的结果形成并分泌大量的各种产物,能对金属离子起沉淀、螯合等作用。菌根真菌是典型的根际微生物,它们在缓解金属污染物的毒害方面具有重要的作用。在含有 Al、Mn、Cu、Fe 等金属的露天煤矿废墟上,用彩色豆马勃接种弗吉利亚松树实生苗后,造林成活率普遍提高,而用其它菌种接种的幼苗,造林均不能成活<sup>[31]</sup>。同样,对植物进行 VA 菌根接种,可提高植物对 Al 的抗性<sup>[32]</sup>。接种 VAM 真菌,能促进棉花、玉米和大豆在盐渍土壤上的生长<sup>[5]</sup>。菌根环境对土壤中金属的交换态和有机结合态含量有较大影响。与非菌根相比,其必需元素 Cu、Zn 交换态含量增加,非必需元素 Cd 交换态含量减少<sup>[15]</sup>。同时,Cu、Zn、Pb 的有机结合态在菌根际中都高于非菌根际。可见,菌根对植物必需元素和非必需元素的影响是有差别的。

#### 5 环境胁迫对根系分泌物的影响

##### 5.1 水分胁迫和氧胁迫

水分胁迫将影响植物体内蛋白质的合成,影响核酸代谢,导致酶活性降低,根系将分泌较多的有机酸。在无菌培养条件下,豌豆 (*Pisum sativum*)、大豆、小麦和番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 在砂土或砂壤土中生长,使土壤水分达到萎蔫点后再灌水,结果根系释放氨基酸量较正常条件高<sup>[24]</sup>。在  $\text{CO}_2$  丰富条件下分泌作用加强,分泌物中的氨基酸种类和数量皆高于有氧条件<sup>[11]</sup>。

##### 5.2 营养元素胁迫

土壤中营养元素的丰缺直接影响根系分泌物的组成和数量。Koeppel 等<sup>[29]</sup>认为,在非生物因子的环境胁迫条件下,酚类化合物的积累在植物化感作

用中有着重要的意义。研究发现,P胁迫下向日葵(*Helianthus annuus*)根分泌物中酚类物质的含量显著增加。缺P胁迫下,P高效植物可通过增加有机酸的分泌,促进植物对难溶性P的活化与吸收。生长在石灰性土壤上的白羽扇豆(*Lupinus alba*),在缺P时形成特殊排根,并于排根处分泌大量的柠檬酸,其释放量可达总干物重的15%~20%,柠檬酸活化的P足以满足白羽扇豆自身生长对P的需要<sup>[23]</sup>。苜蓿(*Medicago sativa*)在缺P胁迫条件下根系分泌的有机酸有柠檬酸、苹果酸和丁二酸,其中柠檬酸的分泌量是正常供磷时的2倍<sup>[30]</sup>。油菜在缺P时其根系分泌物中含有大量的苹果酸和柠檬酸<sup>[28]</sup>。此外,其它营养元素胁迫都能导致根系分泌物的增加,如缺K导致玉米有机酸及糖类分泌的增加,缺Fe使双子叶和非禾本科单子叶植物有机酸、酚类化合物的分泌增多,缺Zn、Cu、Mn也有类似效果<sup>[4]</sup>。

### 5.3 金属污染物胁迫

很多研究表明,耐Al植物的根在Al胁迫下可分泌大量的有机酸,在植物根区与Al螯合,减少Al进入细胞的量,降低Al的毒性<sup>[2]</sup>。在铝胁迫下抗Al小麦能诱导合成或过量积累多肽,并分泌到根外。例如,当Al浓度为75 μmol时,电泳结果表明,抗性品种增加了12、22和33KD的电泳带,而敏感品种则无任何增加,并发现抗性小麦分泌的多肽中能与Al结合的成分较多<sup>[19]</sup>。小麦在Pb、Cd胁迫时,根系分泌物中糖类含量增高,且Pb、Cd交互作用对糖泌出的影响也达到了显著水平<sup>[12]</sup>。此外,根际微生物对根系分泌物也具有一定的影响。

## 6 结 语

植物由于不能自由运动,也就不能象动物那样通过运动方式来“逃避”不良环境。然而,植物并不是“坐以待毙”,而是通过各种机制来主动地抵御不良环境的侵害,并在这种植物-环境互动中获得了不良环境的适应性。根际受植物根系活动影响,在物理、化学和生物学特性上不同于原土壤的特殊土壤微区,是植物-土壤-微生物及其环境条件相互作用的场所和特殊的微生态系统。同时也是植物养分、水分和有益、有害物质进入根系参与生物链物质循环和能量流动的门户。根系作为植物个体与这个微生态环境相互作用的直接载体,其分泌物在这种相互作用中起着传递信息的作用,对植物主动适应

和抵御各种不良环境中意义重大。

当面临缺水、缺肥、高温等环境胁迫时,一方面,植物可以通过释放化感物质方式抑制周围其它植物的生长。从而增加其对养分、水分等的相对竞争能力;另一方面,有些化感物质(如酚类、酸类物质)有助于植物吸收N、P以及金属离子等营养物质,提高抗逆性等生理作用,从而增加了植物在逆境条件下的相对竞争能力,对其它植物就会造成间接的抑制作用。而后者更可能是环境胁迫下,化感物质增多、化感作用增强的主要原因<sup>[1]</sup>。而当植物遇到金属污染或盐胁迫时,植物又通过根系分泌物改变根际环境中金属的活性,降低其有效性,减少植物对金属的吸收。

面对来自种群内外的激烈竞争,植物一方面通过根系分泌物中的化感物质,直接作用于其它同种或异种植物,通过化感作用来影响它们的生长发育,调节种群密度和群落组成,减轻种内或种间的竞争压力,进而改善其生态条件;另一方面,植物通过根系分泌物来影响根际微生物的种类和数量,进而通过微生物的生理生化作用改善土壤的理化性质,并对其它植物的种子或根系产生影响,从而改善其营养条件。总之,根系分泌物在调节根际生态系统的动态平衡和提高植物对环境的适应性等方面具有重要的生态效应。对其作用机理的深入探讨,不仅有利于我们对根际微生态系统的进一步了解,而且在土壤学、植物化学生态学和植物抗性生理等方面都有一定的理论价值。

从进化生物学的观点讲,根系分泌物的产生是植物与其根际微生态环境中的各种生态因子在长期的相互作用的结果。植物与这些因子,特别是根际微生物和土壤动物的互作中,必然存在一定的互相适应、协同进化机制。由于不同物种所经历的根际微生态环境不同,同一物种不同种群的根际微生态环境也具有很大的差异,因此,它们的根系分泌物无论是组分还是各组分的含量,以及产生机制都可能不同。对不同物种或同一物种不同种群根系分泌物的组分进行分析,将有望为植物系统与进化生物学提供基础资料。

从农业生产上来讲,了解植物的这种体外抗性机制,对于人类寻找一种既有较高的抗性、又能保证生物产品具有较高安全性的种质资源,提供了一个广阔的前景。同时,植物根系分泌物的化感作用研究,也为作物栽培中克服连作障碍、合理的轮作倒

茬和间作套种等提供科学的理论指导。

### 参考文献

- [1] 孔垂华,徐涛,胡飞,等.2000.环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制[J].生态学报,20:849~854.
- [2] 孔繁翔,桑伟莲,蒋新,等.2000.铝对植物毒害及植物抗铝作用机理[J].生态学报,20:855~862.
- [3] 马瑞霞,冯怡,李萱.2000.化感物质对枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)在厌氧条件下的生长及反硝化作用的影响[J].生态学报,20:452~457.
- [4] 王建林,曹志洪.1993.根际营养环境与持续农业[J].植物生理学报,29:329~336.
- [5] 冯固,白灯莎,杨茂秋,等.1999.盐胁迫对VA菌根形成及接种VAM真菌对植物耐盐性的效应[J].应用生态学报,10(1):79~82.
- [6] 乐毅全,郑师章.1990.凤眼莲根际细菌的趋化性研究[J].复旦学报(自然科学版),29(3):314~319.
- [7] 李振高,潘映华,李良谟.1993.不同基因型小麦根际细菌及酶活性的动态研究[J].土壤学报,30(1):1~8.
- [8] 许艳丽,等.1995.重迎茬大豆土壤微生物分布特征研究.大豆重迎茬研究[M].哈尔滨:哈尔滨工程大学出版社,12~16.
- [9] 刘文菊,张西科,张福锁.2000.根际分泌物对难溶性镉的活化作用及对水稻吸收、运输镉的影响[J].生态学报,20:448~451.
- [10] 杜英君.1999.连作大豆化感作用的模拟研究[J].应用生态学报,10(2):209~212.
- [11] 张庆平.1994.荞麦根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,(1):8~9.
- [12] 林琦,陈英旭,陈怀满,等.2000.小麦根际铅、镉的生态效应[J].生态学报,20:634~638.
- [13] 赵大君,郑师章.1996.凤眼莲根分泌物氨基酸对根际肠杆菌属F<sub>2</sub>细菌降酚的影响[J].应用生态学报,7(4):435~438.
- [14] 高子勤,张淑香.1998.连作障碍与根际微生态环境:根分泌物及其生态效应[J].应用生态学报,9(5):549~554.
- [15] 黄芝,陈有键,陶澍.2000.菌根植物根际环境对污染金属中Cu、Zn、Pb、Cd形态的影响[J].应用生态学报,11(3):431~434.
- [16] 常秀秀,段昌群,王焕校.2000.根分泌物与植物对金属毒害的抗性[J].应用生态学报,11(2):315~320.
- [17] 熊明彪,何建平,宋光煜.2002.根分泌物对根际微生物生态分布的影响[J].土壤通报,33(2):145~148.
- [18] Ae N, Arihara J, Okada K, et al. 1990. Uptake mechanism of iron-associated phosphorus in pigeonpea growing in Indian alfisol and its significance to phosphorus availability in cropping systems[J]. *Transaction of 14th ICSS*, 2:164.
- [19] Basu U, Basu A, Taylor GJ. 1994. Differential exudation of polypeptides by roots of aluminum-resistant and sensitive cultivars of *Triticum aestivum* L. in response to aluminum stress[J]. *Plant Physiol.*, 106:151~158.
- [20] Blum U, Shafer SR. 1988. Microbial population and phenolic acids in soil[J]. *Soil Biol. Biochem.*, 20(6):793~800.
- [21] Chaboud A. 1983. Isolation, purification and chemical composition of maize root cap slime[J]. *Plant Soil*, 73:395~402.
- [22] Darrah PR. 1991. Models of the rhizosphere. A puasi three-dimensional simulation of the microbial population dynamics around a growing root releasing soluble exudates[J]. *Plant Soil*, 138:14~158.
- [23] Dinkelaker B, Romheld V, Marschner H. 1989. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.) [J]. *Plant, Cell and Environ.*, 12:285~292.
- [24] Elroy AC. 1986. The rhizosphere [M]. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- [25] Gershenzon J. 1994. Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants[J]. *J. Chem. Ecol.*, 20:1281~1328.
- [26] Graham TL. 1991. Flavonoid and isoflavonoid distribution in developing soybean seedling tissues and in seed and root exudates [J]. *Plant Physiol.*, 95:594~603.
- [27] Hartwig UA. 1990. Chrysoeriol and luteolin released from alfalfa seeds induce nod genes in rhizobium melilot [J]. *Plant Physiol.*, 92:116~122.
- [28] Hoffland E, Findenegg GR, Nelms JA. 1989. Solubilization of rock phosphate by rape. Evolution of the role of the nutrient uptake pattern [J]. *Plant Soil*, 113:155~160.
- [29] Koeppe EDE, Southwick LM, Bittell JE. 1976. The relationship of tissue chlorogenic acid concentrations and leaching of phenolics from sunflowers grown under varying phosphates nutrient conditions [J]. *Canad. J. Bot.*, 54:593~599.
- [30] Lipton DS, Blanchar RW, Blevins DG. 1987. Citrate, malate and succinate concentration in exudation from P-sufficient and P-stressed, *Medicago sativa* L. seedling [J]. *Plant Physiol.*, 85:315~317.
- [31] Marx DH. 1975. Mycorrhizae and establishment of trees on strip mined land [J]. *Ohio J. Sci.*, 75:288~297.
- [32] Maddox JJ, Soileau J. 1991. Effects of phosphate fertilization, lime amendments and inoculation with VA-mycorrhizal fungi on soybeans in acid soil [J]. *Plant Soil*, 134:83~93.
- [33] Merckx R, Van Ginckel JH, Sinnaeve J, et al. 1986. Plant induced changes in the rhizosphere of maize and wheat. Complexation of cobalt, zinc and manganese in the rhizosphere of maize and wheat [J]. *Plant Soil*, 96:95.
- [34] Murary AH. 1996. Effect of simple phenolic compounds of heather (*Calluna vulgaris*) on rumen microbial activity in vitro [J]. *J. Chem. Ecol.*, 22(8):1493~1505.
- [35] Pellet DM, Grunes DL, Kochian LV. 1995. Organic acid exudation as an aluminum tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Planta*, 196:788~795.
- [36] Perez PJ. 1991. Root exudates of wild oats: Allelopathic effect on spring wheat [J]. *Phytochemistry*, 30(7):2199~2202.
- [37] Rice EI, Panchoy SK. 1974. Inhibition of nitrification by climax ecosystems. Inhibitors other than tannins [J]. *Amer. J. Bot.*, 61:1095~1103.
- [38] Ryan PR, Delhaize E, Randal PJ. 1995. Malate efflux from root apices and tolerance to aluminum are highly correlated in wheat [J]. *Aust. J. Plant Physiol.*, 22:531~536.
- [39] Schortemeyer M, Santrečkova H, Sandowsky MJ. 1997. Relationship between root length density and soil microorganisms in the rhizospheres of white clover and perennial ryegrass [J]. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 28:1675~1682.
- [40] Smiley RW, Cook RJ. 1973. Relationship between take-off of wheat and rhizosphere pH in soils fertilized with ammonium vs. nitrate nitrogen [J]. *Phytopathol.*, 63:882~890.
- [41] Shuman LM, Wang J. 1997. Effect of rice variety on zinc, cadmium, iron, and manganese content in rhizosphere and non-rhizosphere soil fractions [J]. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 28:23~36.
- [42] Tang CS, Young CC. 1982. Collection and identification of allelopathic compounds from the undisturbed root system of *Bigalita limpograss* (*Hemarthria altissima*) [J]. *Plant Physiol.*, 69:155~160.
- [43] Yu JQ. 1997. Effect of root exudates of cucumber and allelochemicals on ion uptake by cucumber seedlings [J]. *J. Chem. Ecol.*, 23(3):817~827.

作者简介 史刚荣,男,1968年生,甘肃陇西人,硕士,副教授,研究方向为植物生态学与物种生物学,发表论文20余篇。  
责任编辑 王伟