



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

尹晓童, 杨浩, 于瑞鹏, 李隆

Interspecific below-ground interactions driven by root exudates in agroecosystems with diverse crops

YIN Xiaotong, YANG Hao, YU Ruipeng, and LI Long

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12357/cjea.20220150>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

根系分泌物介导植物抗逆性研究进展与展望

Progress and perspective in research on plant resistance mediated by root exudates

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(10): 1649–1657

不同连作年限马铃薯根系分泌物的成分鉴定及其生物效应

Identification of chemicals in potato root exudates under different years of continuous cropping and their biologic effects

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(12): 1811–1818

氮肥减施对玉米幼苗根系分泌物影响的根际代谢组学分析

Effects of nitrogen fertilizer reduction on root exudates of maize seedling analyzed by rhizosphere metabonomics

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(6): 807–814

氯甲基吡啶对滴灌棉田土壤微生物群落功能多样性的影响

Effect of nitrapyrin on functional diversity of soil microbial community in drip-fertigated cotton field

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(7): 968–974

利用微生物防除根寄生杂草列当

Use of microorganisms in controlling parasitic root weed *Orobanche* spp.

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(1): 49–56

药用植物连作障碍研究评述和发展透视

A commentary and development perspective on the consecutive monoculture problems of medicinal plants

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(6): 775–793



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

DOI: 10.12357/cjea.20220150

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(中英文), 2022, 30(8): 1215–1227

YIN X T, YANG H, YU R P, LI L. Interspecific below-ground interactions driven by root exudates in agroecosystems with diverse crops[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(8): 1215–1227

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*

尹晓童, 杨浩, 于瑞鹏, 李隆**

(中国农业大学资源与环境学院/植物-土壤相互作用教育部重点实验室/生物多样性与有机农业北京市重点实验室 北京 100193)

摘要: 根系分泌物介导植物种间的地下部相互作用在生物多样性-生态系统功能关系中发挥着重要作用。本文综述了在作物多样性种植体系中, 根系分泌物介导的种间相互作用及其机制。具体包括: 作物的根系分泌物能够活化土壤难溶性养分, 有利于自身和相邻植物的养分吸收; 粮食作物与超累积植物间作, 根系分泌物中有机酸含量改变, 促进超富集作物对重金属的吸收, 降低粮食作物对重金属的吸收; 作物多样性通过改变根系分泌物的种类和组成, 调控微生物群落结构, 减少病原菌; 信号物质介导的物种间相互识别作用, 引起相邻植物一系列的表型可塑性和生理响应, 比如化感物质会抑制相邻植物, 抑制杂草的萌芽和生长。与此同时, 新方法的引入和学科间的交叉, 为未来根系分泌物在作物多样性体系中的研究和应用提供了新的手段、角度和方向。这些进展有助于通过利用不同物种根分泌物和信号物质, 实现种间促进作用来提高资源利用率, 降低病虫害和杂草发生危害, 减少化肥农药的投入, 为构建可持续的农业生态系统提供理论依据。

关键词: 根系分泌物; 生物多样性; 种间相互作用; 资源竞争; 土壤微生物; 重金属毒害; 土传病害

中图分类号: S181

开放科学码(资源服务)标识码(OSID):



Interspecific below-ground interactions driven by root exudates in agroecosystems with diverse crops*

YIN Xiaotong, YANG Hao, YU Ruipeng, LI Long**

(College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University / Key Laboratory of Plant Soil Interactions, Chinese Ministry of Education / Beijing Key Laboratory of Biodiversity and Organic Farming, Beijing 100193, China)

Abstract: Interspecific interactions mediated by root exudates play an important role in biodiversity-ecosystem functioning (BEF) relationships. We reviewed and explained the advances in interspecific root-root interactions mediated by root exudates in agroecosystems with crop diversification, and highlighted the following: root exudates mobilize insoluble nutrients in the soil, facilitating the uptake of nutrients by the crop and neighboring plants; the increased accumulation of heavy metals by hyperaccumulating plants can reduce the accumulation of heavy metals in associated food crops; alteration of soil microbial community mediated by root exudates from one species can reduce the pathogens in the other crop species; root exudates, as signal substances, also play important roles in

* 国家自然科学基金重点项目(32130067)和国家自然科学基金青年科学基金(32101297)资助

** 通信作者: 李隆, 主要研究方向为农田作物多样性与资源高效利用。E-mail: lilong@cau.edu.cn

尹晓童, 主要研究方向为农田作物多样性与资源高效利用。E-mail: 17863976055@163.com

收稿日期: 2022-03-07 接受日期: 2022-04-07

* This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (32130067, 32101297).

** Corresponding author, E-mail: lilong@cau.edu.cn
Received Mar. 7, 2022; accepted Apr. 7, 2022

mediating the root-root recognition and plasticity response between species; for example, field weeds can be suppressed by root exudates from intercropped allelopathy plants with field crops. In addition, we highlighted some perspectives on practical applications and new methods of research on root exudates in crop diversification systems. These advances provide a theoretical basis for building sustainable agricultural ecosystems by matching the root secretions and signaling substances of different crop species, improving resource utilization, reducing pests and diseases through enhanced interspecific facilitation, and reducing fertilizer and pesticide inputs owing to suppression of weeds through allelopathic effects.

Keywords: Root exudates; Biodiversity; Interspecific interaction; Resource competition; Soil microorganisms; Heavy metal toxicity; Soil borne diseases

生物多样性能够强化生态系统服务功能,包括增加生产力,提高资源利用率^[1-2],生物多样性的丧失会降低物质循环和能量流动等一系列生态过程的效率及其稳定性^[3]。在农田生态系统中,集约化单一种植体系依赖化肥、农药大量施用获得高产,但也造成了一系列的环境风险,诸如温室气体排放增加,土壤肥力退化以及生物多样性丧失等^[4]。可以通过间作、轮作、混作等方式增加生物多样性的同时提高生态系统的生产力和可持续性^[5-6]。作物多样性体系与单一作物体系最大的不同是作物多样性体系中会发生种间相互作用。植物间相互作用(竞争、促进)是生物多样性-生态系统功能关系的重要驱动力^[7]。植物间的竞争表现为不同植物在争夺有限的资源过程中直接或间接抑制对方生长、存活或者繁殖的现象^[8]。植物间的促进作用表现为一种植物能够改善生长环境,促进相邻植物生长、生存或者繁殖的现象^[9]。越来越多的研究表明,地下部的相互作用在植物生长和资源获取方面至关重要^[10]。推进作物多样性研究的关键是提高对地下相互作用过程和机制的理解^[11]。在间作体系中,作物地下部的相互作用驱动了地上部的生产力优势:Li等^[12]的研究发现,小麦(*Triticum aestivum* L.)和鹰嘴豆(*Cicer arietinum* L.)间作后,小麦的生物量在相互作用时比根系分隔时提高28%。根系分泌物在根际相互作用中发挥着至关重要的作用,它不仅为根际微生物提供碳源,也是根际动态过程的信息物质决定因素,在一定程度上决定根际过程的强度和方向^[13]。根系分泌物或者信号物质会直接或间接参与地下部相互作用,影响自身和邻近植物的表现,如促进自身和相邻作物对营养元素的吸收,提高作物产量,抑制竞争作物生长等^[14-15]。尽管许多研究都强调了地下相互作用过程在自然生态系统和农业生态系统的生物多样性-生态系统功能(BEF)关系中的重要性^[16],但根系分泌物在作物多样性体系中如何调控种间地下部相互作用,进而影响农田生态系统功能,鲜见系统的综述。本文首先

明确了根系分泌物在作物多样性种植体系中介导的促进作用,包括养分活化能力强的作物通过根系分泌物促进自身和相邻作物养分吸收和利用;其次,阐述了在污染土壤上,超累积植物通过根分泌物缓解重金属等有害物质对相邻粮食作物的影响;然后回顾了根系分泌物通过调控微生物群落缓解相邻植物病害的研究进展。进一步地,我们也总结了由根系分泌物介导的地下部种间干扰性竞争作用,并提出作物多样性体系中根系分泌物的研究方向,旨在为构建高效的作物多样性体系提供理论依据。

1 根系分泌物与植物种间相互作用

植物生长过程中根系不同部位向生长介质中分泌或释放到根际周围的初生和次生代谢物质统称为根系分泌物^[17]。根系分泌物包括低分子量有机物质(如糖、氨基酸和有机酸),高分子的黏胶物质(包括蛋白质、酶和多糖),根细胞脱落物及其分解产物以及气体、质子和养分离离子等。根系分泌物是调控一系列根际生物过程和非生物过程的重要物质^[18]。

依据根分泌物对相邻作物生存和生长的不同影响(图1),可以将根系分泌物在植物群落中的作用划分为种间促进作用和种间竞争作用。促进作用包括:一种作物的根系分泌物活化难溶性土壤磷和微量元素,促进作物对养分的吸收和利用^[19];超富集作物与粮食作物间作可以通过改变根系分泌物减缓重金属对粮食作物的毒害作用^[20];根系分泌物还可以调节根际微生物群落,抑制病害,改善土壤理化性质^[21-22],有利于相邻植物的营养吸收和生长。竞争作用包括:一种作物根系分泌物中的化感物质对相邻植物的根系生长、养分吸收而产生抑制,从而对其生长产生负效应,如化感作用通过化感物质的产生和释放后抑制相邻作物的生长^[14]。

2 根系分泌物介导的植物种间养分吸收促进作用

根系分泌物(如有机酸、酚酸、氨基酸、铁载

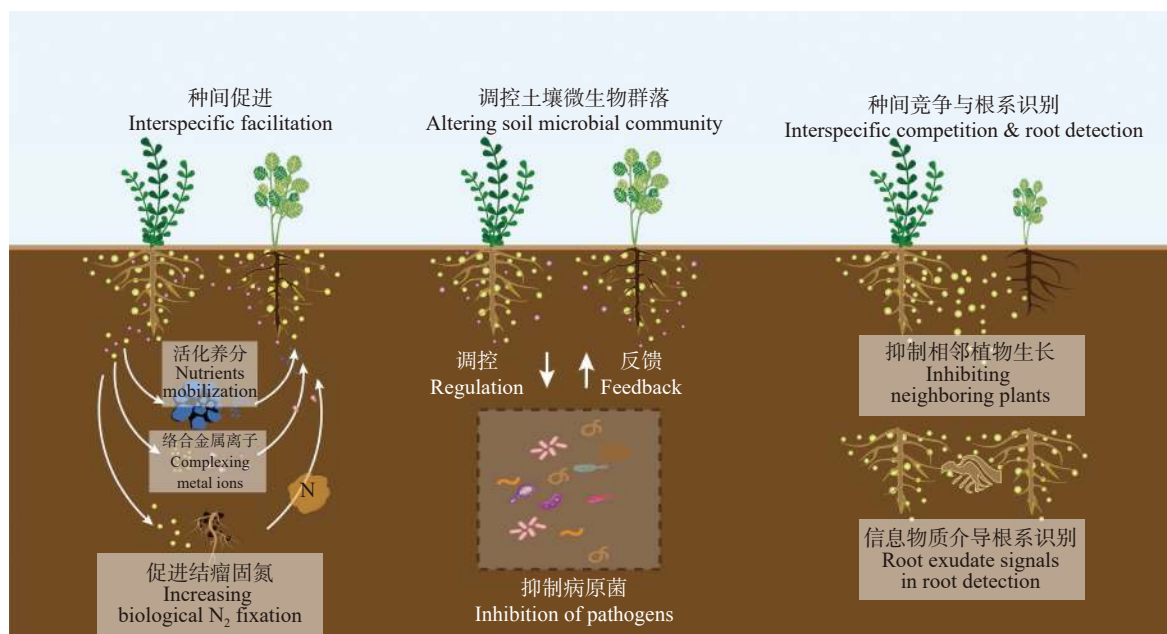


图 1 根系分泌物介导的种间相互作用

Fig. 1 Interspecific interactions mediated by root exudates

根系分泌物可以活化养分促进相邻作物的吸收, 促进豆科 (Leguminosae) 作物结瘤固氮; 根系分泌物可以调控微生物群落, 减少病害的发生; 根系分泌物中的信号物质介导根系间的相互识别作用, 从而引起响应机制; 根系分泌物中的化感物质抑制相邻植物的生长。Root exudates mobilize sparingly soluble nutrients in the soil, facilitating the uptake of nutrients by the plant itself and neighboring plants, improving the nodulation of legumes. The alteration of soil microbial community mediated by root exudates from one species can control the disease of the other crop species. Root exudates, as signal substances, also play some roles in mediating the root-root recognition between species, neighboring plants can be suppressed by root exudates from intercropped allelopathy plants.

体及酶等) 可以通过不同途径 (酸化、还原、络合、风化、酶反应等) 活化磷、铁、锰及锌等元素^[19], 黄酮类化合物可以增强豆科作物的生物固氮以缓解对氮素的竞争。

2.1 磷素促进作用

磷活化能力强的植物通过根系释放的有机酸、质子和酶活化磷元素, 促进了磷活化能力弱的植物的生长^[23]。田间试验中, 蚕豆 (*Vicia faba* L.) 根际释放质子、苹果酸和柠檬酸, 从而活化土壤中难溶性的无机磷, 提高了与蚕豆间作的玉米 (*Zea mays* L.) 的磷吸收量^[24]。鹰嘴豆是一种已知能有效获取有机磷的物种, 其根系能分泌酸性磷酸酶将有机磷水解为无机磷, 促进相邻作物获取磷, 试验发现与鹰嘴豆间作能够提高相邻小麦^[25]和玉米^[26]的磷吸收量。根系分泌物介导的磷活化作用, 是缺磷的生态系统中种间促进作用以及提高作物产量的一个重要机制。

2.2 氮素促进作用

以往研究发现具有豆科作物的体系由于生物固氮作用, 促进了多物种体系种间互动, 近来研究表明一些禾本科 (Gramineae) 作物能够分泌促进固氮的根系分泌物, 促进豆科作物结瘤固氮。在蚕豆/玉米间作体系中, 玉米根系分泌物中大量的黄酮类化合物

可以促进蚕豆黄酮类化合物合成, 提高染料木素浓度, 在该类激素信号的参与下强化结瘤过程, 并通过增强基因水平和生理水平上固氮相关蛋白的活性刺激固氮, 蚕豆根系的早期结瘤基因 *nodulin-like (NODL4)*、*early nodulin-like (ENODL2)*、查尔酮-黄烷酮异构酶 (*CFI*) 基因的表达比单作高 1.5~2.3 倍^[27]。Hu 等^[28]采用稳定同位素核酸探针 (¹³C-DNA-SIP) 技术, 观测到玉米根系分泌物激发蚕豆根际的 9 种关键菌属。其中, 壤霉菌属 (*Agromyces*)、节杆菌属 (*Arthrobacter*)、芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、溶杆菌属 (*Lysobacter*)、类芽孢杆菌属 (*Paenibacillus*) 可以直接参与豆科作物的生物固氮过程, 芽单胞菌属 (*Gemmatimonas*)、太阳杆状菌属 (*Heliobacillus*)、硝化球菌属 (*Natronocella*)、堆囊菌属 (*Sorangium*) 通过为微生物提供额外的碳源来增加氮固定 (图 2)。小麦和大麦 (*Hordeum vulgare* L.) 的根分泌物并不能促进相邻豆科作物的结瘤固氮, 证明这是一种物种特异性的种间促进作用^[7]。与此同时, 豆科作物可以通过生物固氮缓解对土壤中氮素的竞争, 促进相邻作物对氮的吸收和利用^[29]。由此可以看出, 根分泌物驱动的氮素促进作用存在双向性和特异性, 即豆科通过生物固氮提高土壤中氮素有效性, 促进相邻植物的生

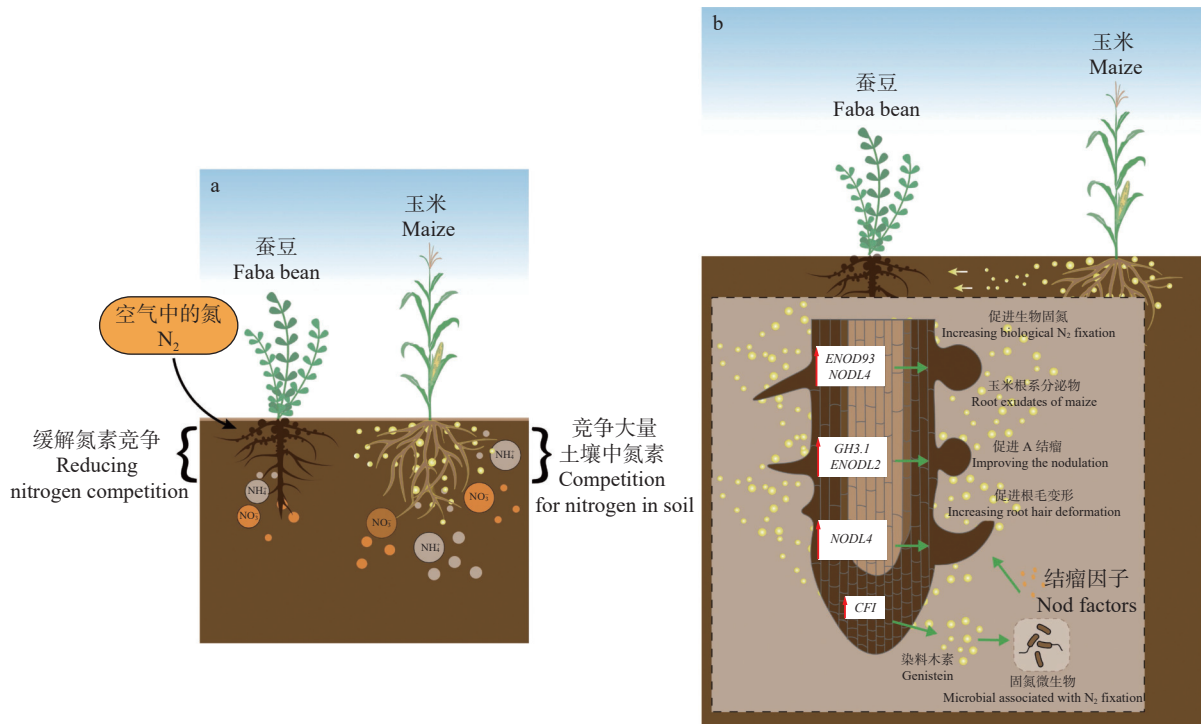


图 2 玉米/蚕豆间作体系中氮高效利用机制

Fig. 2 Mechanisms of efficient N utilization at maize/faba bean intercropping system

a: 玉米竞争土壤中氮素缓解氮阻遏现象, 促进蚕豆结瘤固氮; b: 玉米根系分泌物中的黄酮类化合物促进蚕豆染料木素的合成, 并通过增强基因水平和生理水平固氮相关蛋白的活性刺激固氮; 玉米根系分泌物促进了蚕豆固氮基因 *CFI*、*NODL4*、*GH3.1*、*ENODL2*、*ENOD93* 的表达, 强化了土壤中固氮微生物的功能, 促进了豆科作物的生物固氮。a: competition of maize for soil nitrogen alleviates nitrogen blockage to promote nodule nitrogen fixation in faba bean; b: Maize root exudates promote flavonoid synthesis in faba bean, increase nodulation, and stimulate nitrogen fixation after enhanced gene expression; maize root exudates significantly increase the expression of genes of *CFI*, *NODL4*, *GH3.1*, *ENODL2* and *ENOD93* in faba bean roots, and stimulate the key soil microorganisms, which enhances nitrogen fixation of faba bean.

长; 玉米的根系分泌物又可以通过调控豆科植物根系基因表达和根际微生物群落组成增强豆科作物的结瘤固氮作用, 从而提高体系生产力。

2.3 微量元素促进作用

铁在植物光合作用、呼吸作用、固氮、活性氧清除等生理过程中扮演重要角色, 并且是多种酶的组分^[30]。作物通过释放铁载体, 促进对铁吸收的同时, 也可以促进作物对锌的吸收, 提高相邻作物的铁锌含量^[31]。盆栽试验以及田间试验均证明了花生 (*Arachis hypogaea* L.) 与大麦、燕麦 (*Avena sativa* L.)、小麦或玉米间作后可提高花生幼叶中叶绿素、HCl-Fe 和总铁含量, 从而减轻石灰性土壤中花生的缺铁黄化现象^[32-33]。植物增加对土壤中难溶性铁、锌利用的机制分为“机理 I”和“机理 II”: 机理 I 是双子叶和非禾本科单子叶植物通过外排质子进入根际, 促进矿物质和有机复合物释放铁, 并通过根真皮质膜中膜结合的铁还原酶进行酶还原^[34]; 机理 II 是对缺铁有较强适应性的禾本科单子叶植物释放出麦根酸类铁载体 (phytosiderophores, PS), PS 螯合土壤中难溶

的 Fe(III), 形成稳定的螯合物 PS-Fe(III) 并帮助植物吸收^[35]。当花生 (机理 I 植物) 和玉米 (机理 II 植物) 间作时, 玉米根系分泌的 PS, 有助于形成稳定的螯合物 PS-Fe(III), PS-Fe(III) 可从玉米根表面扩散到花生根表面被还原成 Fe(II), 进一步被缺铁的花生吸收^[36]。与此同时, 玉米根系能够分泌脱氧麦根酸 (2'-deoxymugineic acid, DMA), 与土壤中难溶的 Fe(III) 形成 Fe(III)-DMA, 而被间作花生吸收^[37]。PS 不仅能够络合 Fe(III), 还可以络合其他微量金属元素 (铜、锌、锰、钴、镍), 提高这些元素在根际的有效性^[38]。根系分泌物通过活化难溶性养分 (磷、铁、锌等), 改善农田中作物的养分吸收并提高产品品质, 提高肥料特别是磷肥的利用率。在豆科/非豆科间作体系中, 根系分泌物介导的种间促进作用能够促进豆科作物结瘤固氮, 节约化学氮肥的用量, 为农业的可持续发展提供了有效的途径。

3 根系分泌物通过降低土壤重金属有效性促进相邻作物生长

根系分泌物可增强作物对毒害元素如铝、铅、

镉的耐受性,根系分泌物中的酚酸类化合物能够螯合金属离子来减轻其对植物的毒害作用,促进作物生长^[39]。植物长期暴露在铝环境中会损害根系,扰乱植物吸收水分和营养物质,植物根系通过释放柠檬酸、苹果酸、酚类化合物等物质来螯合游离的 Al^{3+} ,这样会降低 Al^{3+} 对于根系的毒害作用^[40]。有试验表明羧酸盐的分泌介导了大麦、小麦和水稻 (*Oryza sativa* L.) 等谷物的耐铝性^[40-42]。

重金属污染土壤上,重金属超富集植物和粮食作物间作可以通过改变根系分泌物种类和数量来降低粮食作物对毒害元素的吸收和积累,有利于粮食作物的生长,同时也是一种修复模式^[43]。与一些物理和化学方法相比,利用超富集植物进行修复具有效率高、成本低、无二次污染、就地修复等优点,是一种在不影响农业生产的情况下修复污染土壤的潜在方法^[20,44]。例如,龙葵 (*Solanum nigrum* L.) 是一种镉超富集植物,在镉污染土壤修复方面具有良好的应用前景。龙葵和玉米间作后,龙葵根系分泌大量的有机酸与 Cd^{2+} 形成螯合物,降低土壤的pH,提高镉的生物有效性,促进富集植物龙葵对镉的吸收和富集,降低玉米对镉的吸收,从而缓解间作玉米的镉吸收和富集,保障玉米稳产和食品安全,并显著提高了修复效率^[45-46](图3)。又如,续断菊 (*Sonchus asper* L. Hill) 和玉米间作改变了两种作物根系分泌物中有机酸的种类和数量,续断菊根系分泌物中柠檬酸和草酸的含量显著升高,提高了土壤镉的有效性,增加了续断菊对镉的吸收和积累;而玉米根系分泌物中柠檬酸和草酸的含量降低,苹果酸含量增加,降低了玉米对镉的吸收积累^[39];同时也有研究表明,玉米和续断菊间作后柠檬酸、草酸含量的改变使间作土壤中有效态铅含量在不同作物带发生改变,提高了续断菊植株铅的累积量,降低玉米地上部铅含量^[47]。

由此可见,超富集植物和粮食作物间作通过根系相互作用,改变根系分泌物中有机酸的组分,从而增强超富集植物对重金属的吸收和富集,降低农作物对重金属的吸收和富集,能够提高农作物的品质。这对于在重金属污染的土壤上种植安全的粮食作物以及重金属污染土壤的修复提供了有效途径。

4 根系分泌物通过调控根际微生物群落促进相邻作物生长

根系分泌物和根际微生物之间的相互作用是一个十分重要的过程,根系分泌物介导的植物-微生物互作关系影响土壤健康和植物生长发育并增强不同

植物群落的生态系统功能^[48-49]。

4.1 抑制土传病害

作物多样性通过改变根系分泌物的种类和组成,影响微生物群落结构组成,抑制作物土传病害。土壤微生物多样性越高,结构越稳定,拮抗作用的综合效果则越强^[50]。间作能够调节作物根际土壤细菌的群落结构组成,通过抑制病原微生物来提高植物的生产力以及免疫力,在作物生长旺盛期根际微生物群落的稳定性和优势更强^[51]。已有研究证实间作体系中种间根系的相互作用可以抑制土传病原菌。连续单作种植多茬的西瓜 [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum and Nakai] 易患枯萎病,研究发现西瓜/水稻间作可以显著抑制尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*) 的密度,抑制率可达10%,主要原因是间作改变了土壤微生物群落,增加了根际土壤革兰氏阳性菌和放线菌数量,有效防治了西瓜的枯萎病,在西瓜单作种植时,添加水稻根系分泌物也有相同作用,证明这种现象是水稻的根系分泌物引起的^[52]。茴香 (*Foeniculum vulgare* Mill.) 与烟草 (*Nicotiana tabacum* L.)、甜瓜 (*Cucumis melo* L.)、三七 [*Panax notoginseng* (Burkill) F. H. Chen ex C. H.] 轮作通过根系分泌物改变微生物群落的组成和数量抑制病菌,从而显著降低烟草黑胫病、甜瓜枯萎、三七根腐病等土传病原菌的发病率^[53]。玉米和辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 间作后连续3年土地当量比为1.81、1.45、1.42,辣椒疫病严重程度比单作显著降低33.5%、49.1%、46.0%。这是因为玉米和辣椒间作后玉米根系分泌物中苯并噻唑 (benzothiazole, BZO) 等物质抑制了游动孢子从孢子囊的释放、运动和萌发,从而有效地控制辣椒疫病在田间传播^[54]。

4.2 信号物质介导调控微生物群落

根系分泌物含有介导植物相互作用的化学信号物质,有些信号物质不仅在相邻植物感知、识别中发挥作用,还会改变土壤微生物群落结构。例如,由挥发性有机化合物 (volatile organic compounds, VOCs) 介导的植物间信号物质可以通过菌丝网络或特定微生物在植物间的传播帮助植物抵御病原菌或影响根系分布^[55]。苍术 [*Atractylodes lancea* (Thunb.) DC.] 和花生间作后,苍术释放的VOCs作为信号物质,可引起邻近植物花生的响应,苍术根茎和地上部释放的萜烯和芳香烃类物质能够通过调控花生生理活动和根系分泌物组分,使花生根系分泌更多的酚酸和有机酸,显著降低了花生中丙二醛的累积量,增加了花生根际的细菌和真菌种类,抑制间作花生根际的病

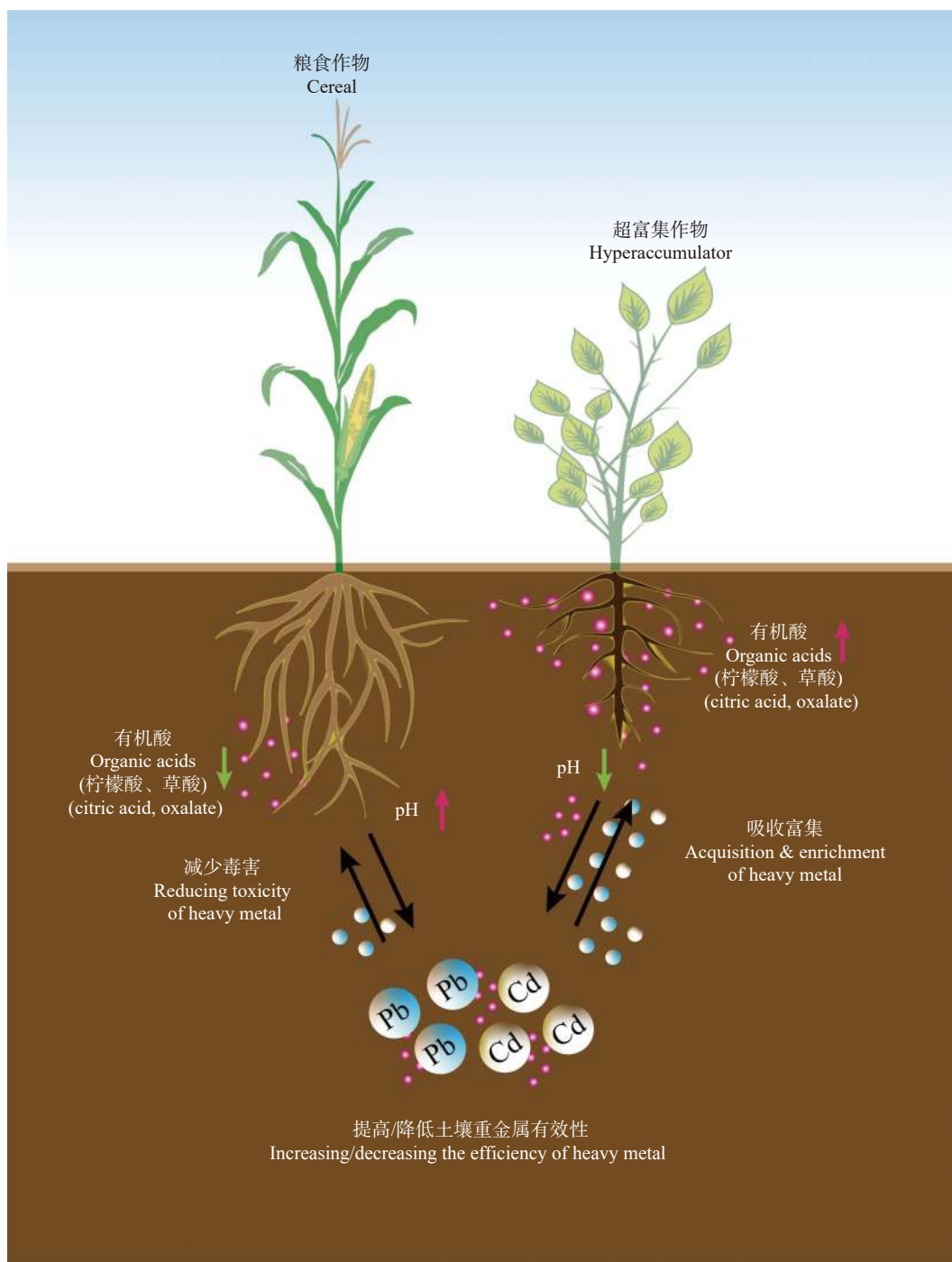


图 3 粮食作物和超富集植物间作缓解重金属毒害的作用机制 (修改于郭思宇等^[20])

Fig. 3 Mechanisms of reducing heavy metal toxicity of crops and hyperaccumulators intercropping (Modified from GUO S Y, et al^[20])

粮食作物和超富集作物间作, 根系分泌物中有机酸含量改变, 促进超富集作物对重金属的吸收, 降低粮食作物对重金属的吸收。In heavy metal hyperaccumulators/crops intercropping system, the content of organic acids in root exudates changes, the heavy metal uptake by hyperaccumulators is increased, the heavy metal uptake by crops is decreased.

原菌, 如镰刀菌 (*Fusarium spp.*) 和黄单胞菌 (*Xanthomonas campestris*), 抑制花生根腐病, 促进花生生长, 提高花生抗性^[56]。

乙烯作为化学信号物质, 也会使邻近植物、食草动物、病原体或其他攻击者做出反应^[57]。最近研

究发现, 乙烯也可以作为信号物质在植物种间的相互作用中发挥作用。例如, 在花生/木薯 (*Manihot esculenta* Crantz.) 间作系统中, 花生根系分泌的信号物质乙烯不仅能够感知相邻植物的存在, 也在调节根际微生物中发挥关键作用。木薯根系释放的氰化物

能够刺激花生根系产生乙烯, 并改变根系微生物的群落组成, 显著增加花生根际细菌 α 多样性以及根际放线菌的相对丰度, 改善土壤质量^[58], 以此改善花生根系的养分吸收并增加籽粒产量^[59]。

参与植物识别的特异性化学信号和植物激素会改变土壤微生物组成, 不同作物的根系分泌物也会改变土壤微生物群落结构, 有利于种间促进作用, 抑制病原菌, 改善土壤理化性质, 从而增强群落的生态系统功能。

5 根系分泌物介导的种间干扰竞争作用

植物种间典型的负相互作用包括: 资源竞争、化学干扰 (化感作用) 和寄生^[60]。化感作用是介导种间相互作用的主要化学生态学机制。国际化感学会把化感作用定义为: “一切通过植物、微生物和真菌产生的次级代谢物 (化感物质) 来影响农业和生物系统 (不包括动物) 生长发育的过程^[61]。” 化感作用是植物产生和释放防御性代谢产物 (即化感物质), 对同种和异种植物产生负面影响的一种干扰机制^[62]。目前已经确定的化感物质种类主要有酚类化合物 (简单酚类、黄酮类、香豆素类和醌类)、萜类化合物 (单萜类、倍半萜类、二萜类、三萜类和甾类)、生物碱和含氮化合物 (非蛋白氨基酸、苯并恶唑类、氰苷类) 等^[63]。早期对化感作用的研究发现, 胡桃树 (*Juglans nigra* L.) 的根系能够分泌化感物质萜醌及胡桃醌, 抑制相邻植物的生长^[64]。化感水稻通过根系分泌化感物质二萜内酯、环己烯酮和黄酮等抑制稻田杂草的生长^[65]。

根系分泌物中的丁布 (DIMBOA)、门布 (MBOA) 等化感物质会抑制相邻作物的生长。一些禾本科植物, 如小麦、玉米和黑麦 (*Secale cereale* L.) 根系能够分泌苯并恶唑啉酮类化合物 (benzoxazinoids, BXs), 帮助植物建立防御系统来抑制相邻植物的生长, 并控制与根系相关的真菌和细菌感染^[66]。苯并恶唑啉酮类化合物主要有异羟肟酸类 [4-benzoxazin-3(4H)-one, DIMBOA; 4-dihydroxy-2H-1,4-benzoxazin-3(4H)-one, DIBOA]、苯并恶唑啉酮类 [6-methoxy-benzoxazolin-2(3H)-one, MBOA; benzoxazolin-2(3H)-one, BOA]^[67]、内酰胺类 (2-hydroxy-1,4-benzoxazin-3-one, HBOA; 2-hydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one, HMBOA)、甲基衍生物类 [2-hydroxy-4,7-dimethoxy-(2H)-1,4-benzoxazin-3(4H)-one, HDMBOA] 等^[68]。苯并恶唑啉酮类化合物中研究较多的是丁布 (DIMBOA) 和门布 (MBOA), 它们会塑造根际微生物群抑制邻近植物生

长, 增强植物防御功能, 抑制食草动物的行为^[69]。试验表明小麦和邻近植物共生时, 会检测到小麦邻近植物分泌的黑麦草内酯和茉莉酸信号, 并通过根系释放 DIMBOA 抑制邻近植物生长^[70]。进一步研究发现, 当小麦与不同竞争植物共生时, 其根系分泌物及根际土中的 MBOA 含量具有显著差别, 当小麦感知到竞争杂草的存在时, 会分泌更多的化感物质来抑制杂草生长, 如小麦和马唐 [*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.] 或野燕麦 (*Avena fatua* L.) 等植物种在一起后, 小麦根际 MBOA 的浓度会显著增加^[69]。

植物首先是要通过对邻近植物化学识别, 然后才决定是否合成释放相应的化感物质抑制邻近植物^[71]。根系分泌的信号物质会触发一系列响应策略, 引起化感作用, 从而改变植物的适应性^[72]。黑麦草内酯作为化学信号物质在植物抵御杂草、病原体和食草动物中发挥着信号传递的重要作用^[73]。植物可以检测到相互作用的植物根中释放的黑麦草内酯, 然后通过增加自身根系化感物质的释放量来抑制邻近植物的生长, Li 等^[65]利用化感水稻与 5 种生物型稗草 [*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.] 相互作用的模拟试验, 证明黑麦草内酯作为一种化学信号物质, 可以让水稻识别到竞争对手的存在, 并促进化感物质的产生来抵御竞争对手。茉莉酸是一种常见的化学信号物质, 可以诱导植物产生防御性代谢物来抵御有害微生物、食草动物或竞争植物^[73]。Kong 等^[70]通过小麦和 100 种植物共存试验, 证明了黑麦草内酯和茉莉酸作为根系分泌物中的信号参与了小麦识别相邻植物的过程, 并刺激小麦分泌 DIMBOA, 并且随着相邻植物数量的增多, 小麦体内化感物质 DIMBOA 含量也会增多。尿囊素是一种从嘌呤中提取的富氮化合物, 不仅参与物种间的相互作用, 还是保护植物免受非生物胁迫的信号^[74]。化感水稻品种通过改变尿囊素的释放量, 对亲缘和非亲缘水稻产生不同的反应, 在远缘水稻品种存在时, 尿囊素释放更多, 从而引起化感作用, 这表明尿囊素是响应亲属识别, 识别亲缘关系的化学信号物质^[75]。亲缘关系识别使化感植物可以区分其相邻的合作者 (亲属) 或竞争对手, 并相应地调整其生长、竞争力和化学防御策略。在最近的一项研究中发现, 将亲缘关系近的水稻品种进行混作时, 水稻根系通过种内识别作用降低化感物质的分泌, 且发生躲避生长, 占据了相邻杂草根系的生长空间。该体系通过降低次生代谢物质的分泌, 在不降低水稻生物量的同时, 用更“经济”的方法抑制相邻杂草生长, 这为通过品种多样性混作的方式降

低除草剂的施用提供了科学依据^[75]。

作物多样性体系中一种植物根系分泌物可以缓解另一种植物的自毒作用。许多植物产生的化感物质会抑制同种植物的生长(即自毒作用),自毒现象广泛存在于自然生态系统和农田生态系统中。一些植物自身分泌的化感物质积累会导致生长的自我抑制现象。例如,在芦笋(*Asparagus officinalis* L.)、黄瓜(*Cucumis sativa* L.)、矢车菊(*Centaurea maculosa* L.)^[21]等植物都观察到了这种自毒作用。杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.] 连续单作会导致产量下降,主要原因是由杉木自身释放的一种化感物质环二肽(6-hydroxy-1,3-dimethyl-8-nonadecyl-[1,4]-diazocane-2,5-diketone)的浓度会随着杉木连作而增加,产生自毒作用;当杉木与其他树种[如含笑 *Michelia figo* (Lour.) Spreng.] 种植在一起时,会减少化感物质环二肽的释放,并促进其在土壤中的降解,减轻对杉木的抑制作用^[76]。桃树(*Prunus persica* L.) 连续单作也会导致后栽桃树生长受到抑制,产量降低,甚至死亡,这是因为果园内残留的桃树根系、种子以及叶片中含有大量的扁桃苷,经土壤根际微生物和相关酶分解生成有毒的氰根(CN⁻),不断累积释放到环境中,从而对桃树产生自毒作用^[77]。通过种间搭配,可以缓解桃树的连作障碍。例如,在果树行间种植适宜的农作物,如豌豆(*Pisum sativum* L.)、小葱(*Allium fistulosum* L.) 等可以缓解桃树的自毒作用,同时改善土壤结构,提高果树对养分的利用率,促进果树生长^[78]。因此,可以通过选择合适的作物进行间作或轮作,缓解作物因自毒作用产生的连作障碍,延长经济作物的种植年限。

通过对化感物质驱动的种间和种内竞争的理解,可以根据农业生产的首要目标进行作物品种的选择和物种搭配。如首要目标是提高体系产量,可通过选择化感作用弱的作物品种与其他作物间作,降低化感作用驱动的种间竞争;如首要目标是减少除草剂的施用,则可通过亲缘相近的作物品种混作,在降低化感作用驱动的种内竞争的同时,通过根系分布的改变,在不影响产量的情况下抑制杂草的生长。这为通过调控根分泌物的化感作用减少外部投入、提高农田生态系统功能、发展生态农业提供了科学依据,并有良好的应用前景。

6 研究与应用展望

我们回顾了近年来作物多样性研究的进展,总结了根系分泌物介导的作物多样性体系地下部种间

相互作用的证据和机制(表 1),大量研究也证实了根系分泌物在种间相互作用中的关键作用。在作物多样性体系中,根系分泌物介导的种间相互作用仍需要进一步深入系统的研究。

田间和原位条件下根系分泌物收集提取等研究手段需要进一步发展。目前根系分泌物研究大多在室内模拟条件下进行,田间原位条件下,影响因素多,根系分泌物和信号物质的收集、提取困难,研究方法对研究结果影响较大。虽然目前根系分泌物研究的方法在不断创新和完善,但是缺乏统一、权威、有效的方法。首先,根系分泌物的收集研究大都采用的是室内试验,试验环境和自然环境会有差别,忽略了自然因素的影响,比如土壤动物、土壤微生物以及土壤本身条件,导致试验结果理想化。其次,收集根系分泌物时,会对根系造成扰动和伤害,引起植物根系生理机制的变化甚至损伤根系,收集的根系分泌物可能会有根系损伤流出的渗出液,和实际分泌结果会有差异。虽然根系分泌物的鉴别方法利用了高效液相色谱、气相色谱以及和质谱联用,但是复杂的根系分泌物纯化后得到的组分只占根系分泌物总量的很小一部分,所以根系分泌物鉴定出的成分也很少,很多成分目前无法准确鉴定。即使鉴定出相关物质,作物的种植密度等外在因素也会影响根系分泌物含量,且多种作物的根系分泌物难以区分,研究因根系分泌物引起的相互作用比较困难。因此,根系分泌物的收集要设计更少扰动根系自然生长的原位收集方法,不断发展和完善根系分泌物的分离纯化与鉴定技术,鉴定出更多成分的根系分泌物。未来作物多样性体系中的地下作物过程研究应该集中在真实的土壤环境中以更加综合的视角和方式来研究根系间的相互作用。

根系分泌物的作用机理需要整合多种技术进行分析。采用宏基因组测序、实时荧光定量 PCR、基因定位、基因敲除等技术,根系分泌物中有些物质的生物合成和分子调控机制也有了突破性进展,如现在的研究已经揭示了小麦、水稻和高粱 [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] 等主要作物化感物质的作用过程与机制^[79]。但是在生物多样性较高的群落中,根系分泌物的作用机理十分复杂,若要促进或抑制某种特定根系分泌物的产生,必须从代谢水平上对其进行调控。现有的许多方法不能直接用于田间原位测定分析,并且根系分泌物的很多过程机制和土壤微生物、土壤动物、相邻作物相关联,过程复杂,植物间的种间和种内相互作用机理难以调控,分子试验

表 1 根系分泌物介导种间相互作用实例
Table 1 Examples of interspecific interactions mediated by root exudates

根系分泌物作用 Root exudates effects	举例 Example	参考文献 Reference
根系分泌物通过促进养分吸收和 利用驱动的种间促进作用 Interspecific facilitation via nutrient mobilization driven by root exudates	蚕豆/玉米间作, 蚕豆向根际释放质子, 苹果酸和柠檬酸促进蚕豆、玉米对磷的吸收 In faba bean/maize intercropping, the roots of faba bean released carboxylates or proton to promote P uptake of faba bean and maize 鹰嘴豆和小麦或玉米间作, 鹰嘴豆根分泌物磷酸酶促进作物对磷的获取 In maize/chickpea or wheat/chickpea intercropping, acid phosphatase released from chickpea roots promotes the P uptake of different crops 蚕豆/玉米间作, 玉米根分泌物黄酮类化合物促进蚕豆结瘤固氮 Root exudates from maize include flavonoids improving the nodulation and nitrogen fixation of faba bean in faba bean/maize intercropping	[24] [25-26] [27]
根系分泌物降低重金属毒害促进 相邻作物生长 Root exudates reducing heavy metal toxicity and promoting the neighbor plants	花生/玉米间作, 玉米根分泌的麦根酸类铁载体形成PS-Fe(III)溶解Fe(III), 被还原成花生吸收的Fe(II) In peanut/maize intercropping, phyto siderophores secreted by maize roots help to solubilize Fe(III) in the form of Fe(III)-PS complexes, which reduced to Fe(II) and taken up by the peanut 小麦、大麦、水稻根系通过释放柠檬酸、苹果酸、酚类化合物螯合游离的Al ³⁺ 降低Al ³⁺ 对于根系的毒害作用 Maize, citrate, and oxalate secretion has been demonstrated to chelate free Al ³⁺ and mediate the Al tolerance of cereals including wheat, barley and rice 龙葵和玉米间作, 龙葵根系分泌有机酸与Cd ²⁺ 形成螯合物, 促进龙葵对Cd的吸收和富集, 降低玉米对Cd的吸收 Intercropping generally enhances low molecular weight organic acid secretion from the roots of nightshade to construct chelation with Cd ²⁺ , the heavy metal uptake by hyperaccumulators is increased and the heavy metal uptake by crops is decreased under nightshade/maize intercropping	[36] [40-42] [45-46] [39]
根系分泌物通过调控微生物群落 促进相邻作物生长 Interspecific facilitation driven by root exudates regulating microbial community	连续菊和玉米间作, 改变两种作物的根系分泌物中有机酸的种类和含量, 增加了连续菊对Cd的吸收和积累, 抑制了玉米Cd的积累 Intercropping of <i>Sonchus asper</i> /maize changes the types and amount of organic acids in root exudation, which increases Cd uptake and accumulation in <i>S. asper</i> but inhibits Cd accumulation in maize 连续菊和玉米间作, 增加连续菊根系分泌物柠檬酸和草酸的数量, 影响了植物体内Pb的累积 Intercropping of <i>Sonchus asper</i> /maize resulted in increasing of the citric acid and oxalic acid secreted by <i>S. asper</i> , which increased the uptake and accumulation of Pb in <i>S. asper</i> 西瓜/水稻间作降低了尖孢镰刀菌的密度, 可防治西瓜枯萎病 Intercropping with aerobic rice suppressed <i>Fusarium wilt</i> in watermelon by reducing the density <i>Fusarium oxysporum</i> 茴香与烟草、甜瓜、三七轮作通过根系分泌物抑制病菌, 显著抑制烟草黑胫病、甜瓜枯萎、三七根腐病等土传病害 The rotation of fennel with tobacco, melon and radix pseudo-ginseng can significantly decrease the incidence of tobacco black shank, melon root rot and radix pseudo-ginseng root rot through root exudates of fennel 玉米/辣椒间作, 玉米根分泌物中的抗菌物质有效抑制了辣椒疫病的传播 Antimicrobe compounds secreted by maize resulted in the inhibition of <i>Phytophthora capsici</i> disease in maize and pepper intercropping systems	[47] [52] [53] [54]
根系分泌物介导的植物种间化感 作用 Plant interspecific allelopathy mediated by root exudates	胡桃树的根系能够分泌化感物质萜烯及胡桃醌, 抑制相邻植物的生长 The naphthoquinone and juglone are produced by root of black walnut, which can inhibit the growth of neighbouring plants 水稻通过根分泌化感物质二萜内酯、环己烯酮和黄酮等, 抑制稻田杂草的生长 Rice roots secrete diterpenoid lactones, cyclohexanone and flavonoids to suppress weeds 小麦通过根系释放丁布化感物质抑制杂草生长 DIMBOA allelochemicals released by wheat roots inhibit weeds 杉木连续单作种植, 释放的化感物质环二肽因浓度增高, 产生自毒作用; 杉木与含笑一起种植, 缓解抑制作用 In continuous Chinese fir monocultures, Chinese fir trees produce and release a novel allelochemical cyclic dipeptide into the soil, resulting in autotoxicity, if Chinese fir is planted with <i>Michelia figo</i> the inhibition will be alleviated 桃园内残留物含有大量的扁桃苷, 经土壤根际微生物和酶分解生成有毒的CN ⁻ , 对桃树产生自毒作用, 间作农作物可缓解自毒 The residues in the peach orchard contain a large amount of amygdalin, which is decomposed by soil rhizosphere microorganisms and related enzymes to produce toxic CN ⁻ , resulting in autotoxicity, the inhibition will be alleviated by intercropping with crops	[64] [65] [69] [76] [77]

操作过程复杂且价格昂贵,进行连续的测定困难,无法连续测定根系分泌物的机制过程,所以根系分泌物介导的植物-土壤、植物-微生物、植物-植物之间的相互作用机制研究比较困难,很多过程的生理机制还有待进一步挖掘。因此,需要进行化学、微生物学、数学、生态学等学科交叉,采取模型、试验、基因测序等多种试验方法结合,研究根系分泌物介导的相关过程的生理机制,来理解复杂的地下促进与竞争网络。植物物种间特定根系性状和土壤生物之间的匹配可能有利于提高物种养分的获取能力和对病原体的防御能力。因此,未来的研究可以整合微生物高通量培养、鉴定及多组学分析,来理解复杂的地下促进与竞争网络。

通过根-根相互作用以及根系分泌物介导的微生物过程促进磷等元素的吸收以及提高作物的固氮能力是作物多样化中普遍被认可的高产机制。地下部促进作用可能由根系分泌物介导的多种因素协同诱导,包括增加土壤养分的获取、增加土壤微生物组成的多样性和功能、减少根系竞争和化感作用等。目前,作物多样性体系中根系分泌物直接影响或根系分泌物影响微生物群落从而促进生物固氮作用的机制研究比较全面,但是对磷、铁等元素活化吸收过程中根系分泌物是否影响微生物组成和功能有待进一步研究。植物间的地下过程需要进一步的探索,更好地利用间作等作物多样性种植体系,确保农业生态系统中的微量营养素供应。

除了促进养分吸收外,不同的农业生态系统还通过根-根相互作用(根系分泌物直接作用)和植物-土壤-微生物群落相互作用(根系分泌物间接作用)促进水分获取,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。品种多样性和物种多样性相互结合是强化种内互补性和种间促进作用、减少种间竞争的有效办法。根系分泌物引起的植物间化感作用作为一种自然的生态现象,对其本质的探讨可以有助于加深对植物种间和种内相互作用关系的理解和认知,但最关键的是植物化感作用的研究理论与实践能否在作物多样性体系中发挥作用并且促进农林业的持续发展和达到对自然资源保护的日的。特定的品种混作或间作还可以减少病虫害,减轻自毒作用,提高生产力,减少农业化肥的需求。因此,在不影响产量的情况下,如何通过合理的作物组合降低农药和除草剂的投入,需要进一步的研究。单一作物连续种植,会由于化感物质的累积产生自毒作用,选择合理的作物进行多样性种植,会减缓植

物的自毒作用,提高产量和品质。全面系统了解根系分泌物介导下的根系相互作用机制有利于根际生态系统理论体系的完善与发展,为建立环境友好的农业生态系统提供理论依据。

根系-微生物相互作用的结果取决于根分泌物的时空分布、管理措施和基因型特征。因此,选择特定的物种或基因型组合来匹配表型、微生物功能和植物-土壤反馈是强化生态系统功能的可能途径。在农业生态系统中,可以通过间作、轮作、混作等方式在增加生物多样性的同时提高生态系统功能,并稳定粮食生产;同时多样性种植可以通过根系分泌物介导或微生物介导的养分富集来强化促进作用,提高粮食产量。总之,通过匹配物种/基因型间特定的根系性状、生理过程和土壤生物互作,可以最大限度地强化种间促进作用,从而构建可持续的农田(如间套作、轮作体系)和半自然(如人工林、人工草地)生态系统,并发展高产高效、环境友好的多样性种植体系。

参考文献 References

- [1] LOREAU M, NAEEM S, INCHAUSTI P, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges[J]. *Science*, 2001, 294(5543): 804-808
- [2] BROOKER R W, GEORGE T S, HOMULLE Z, et al. Facilitation and biodiversity-ecosystem function relationships in crop production systems and their role in sustainable farming[J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(5): 2054-2067
- [3] CARDINALE B J, DUFFY J E, GONZALEZ A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity[J]. *Nature*, 2012, 486(7401): 59-67
- [4] YANG H, ZHANG W P, LI L. Intercropping: feed more people and build more sustainable agroecosystems[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2021, 8(3): 373-386
- [5] RENARD D, TILMAN D. National food production stabilized by crop diversity[J]. *Nature*, 2019, 571(7764): 257-260
- [6] ALIGNIER A, SOLÉ SENAN X O, ROBLEÑO I, et al. Configurational crop heterogeneity increases within - field plant diversity[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2020, 57(4): 654-663
- [7] YU R P, LAMBERS H, CALLAWAY R M, et al. Belowground facilitation and trait matching: two or three to tango?[J]. *Trends in Plant Science*, 2021, 26(12): 1227-1235
- [8] BEGON M, HARPER J L, TOWNSEND C R. Ecology: individuals, populations and communities[J]. *Bioscience*, 1996, 38(6): 424
- [9] CALLAWAY R M, BROOKER R W, CHOLER P, et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress[J]. *Nature*, 2002, 417(6891): 844-848
- [10] SERAINA L, CAPPELLI L A, DOMEIGNOZ H, et al. Plant biodiversity promotes sustainable agriculture directly and via belowground effects[J]. *Trends in Plant Science*, 2022.

- <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.02.003>
- [11] MA L S, LI Y J, WU P T, et al. Effects of varied water regimes on root development and its relations with soil water under wheat/maize intercropping system[J]. *Plant and Soil*, 2019, 439(1/2): 113–130
- [12] LI L, TANG C X, RENGEL Z, et al. Chickpea facilitates phosphorus uptake by intercropped wheat from an organic phosphorus source[J]. *Plant and Soil*, 2003, 248(1/2): 297–303
- [13] 张福锁, 申建波, 冯固, 等. 根际生态学——过程与调控[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2008: 34–42
ZHANG F S, SHEN J B, FENG G et al. Rhizosphere Ecology: Processes & Management[M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2008: 34–42
- [14] 李隆. 间套作强化农田生态系统服务功能的研究进展与应用展望[J]. *中国生态农业学报*, 2016, 24(4): 403–415
LI L. Intercropping enhances agroecosystem services and functioning: Current knowledge and perspectives[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2016, 24(4): 403–415
- [15] 孔垂华. 植物种间和种内的化学作用[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(7): 2141–2150
KONG C H. Inter-specific and intra-specific chemical interactions among plants[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(7): 2141–2150
- [16] HOMULLE Z, GEORGE T S, KARLEY A J. Root traits with team benefits: understanding belowground interactions in intercropping systems[J]. *Plant and Soil*, 2021, 471(1/2): 1–26
- [17] WALKER T S, BAIS H P, GROTEWOLD E, et al. Root exudation and rhizosphere biology[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(1): 44–51
- [18] 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
- [19] XUE Y F, XIA H Y, CHRISTIE P, et al. Crop acquisition of phosphorus, iron and zinc from soil in cereal/legume intercropping systems: a critical review[J]. *Annals of Botany*, 2016, 117(3): 363–377
- [20] 郭思宇, 王海娟, 王宏宾. 重金属污染土壤间作修复的研究进展[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2021, 29(5): 890–902
GUO S Y, WANG H J, WANG H B. Advances in the intercropping remediation of heavy metal polluted soil[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2021, 29(5): 890–902
- [21] 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
- [22] ZHALNINA K, LOUIE K B, HAO Z, et al. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(4): 470–480
- [23] LI L, LI S M, SUN J H, et al. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(27): 11192–11196
- [24] EL DESSOUGI H, ZU DREELE A, CLAASSEN N. Growth and phosphorus uptake of maize cultivated alone, in mixed culture with other crops or after incorporation of their residues[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2003, 166(2): 254–261
- [25] BETENCOURT E, DUPUTEL M, COLOMB B, et al. Intercropping promotes the ability of durum wheat and chickpea to increase rhizosphere phosphorus availability in a low P soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 46: 181–190
- [26] LI S M, LI L, ZHANG F S, et al. Acid phosphatase role in chickpea/maize intercropping[J]. *Annals of Botany*, 2004, 94(2): 297–303
- [27] LI B, LI Y Y, WU H M, et al. Root exudates drive interspecific facilitation by enhancing nodulation and N₂ fixation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(23): 6496–6501
- [28] HU H Y, LI H, HAO M M, et al. Nitrogen fixation and crop productivity enhancements co-driven by intercrop root exudates and key rhizosphere bacteria[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2021, 58(10): 2243–2255
- [29] FAN F L, ZHANG F S, SONG Y N, et al. Nitrogen fixation of faba bean (*Vicia faba* L.) interacting with a non-legume in two contrasting intercropping systems[J]. *Plant and Soil*, 2006, 283(1/2): 275–286
- [30] KOBAYASHI T, NOZOYE T, NISHIZAWA N K. Iron transport and its regulation in plants[J]. *Free Radical Biology and Medicine*, 2019, 133: 11–20
- [31] GUNES A, INAL A, ADAK M S, et al. Mineral nutrition of wheat, chickpea and lentil as affected by mixed cropping and soil moisture[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2007, 78(1): 83–96
- [32] ZUO Y M, ZHANG F S, LI X L, et al. Studies on the improvement in iron nutrition of peanut by intercropping with maize on a calcareous soil[J]. *Plant and Soil*, 2000, 220(1/2): 13–25
- [33] ZUO Y M, ZHANG F S. Iron and zinc biofortification strategies in dicot plants by intercropping with gramineous species. A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2009, 29(1): 63–71
- [34] KRAEMER S M, CROWLEY D E, KRETZSCHMAR R. Geochemical aspects of phytosiderophore-promoted iron acquisition by plants[J]. *Advances in Agronomy*, 2006, 91: 1–46
- [35] MA J F. Plant root responses to three abundant soil minerals: Silicon, aluminum and iron[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2005, 24(4): 267–281
- [36] SHEN J B, LI C J, MI G H, et al. Maximizing root/rhizosphere efficiency to improve crop productivity and nutrient use efficiency in intensive agriculture of China[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(5): 1181–1192
- [37] 邱巍, 王男麒, 代晶, 等. 玉米/花生间作改善花生铁营养的生理及分子机制[J]. *科学通报*, 2019, 64(11): 1129–1136
QIU W, WANG N Q, DAI J, et al. Physiological and molecular mechanisms of improved iron nutrition of peanut intercropping with maize[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2019, 64(11): 1129–1136

- [38] 刘文菊, 张西科, 张福锁. 根分泌物对根际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*, 2000, 20(3): 448–451
LIU W J, ZHANG X K, ZHANG F S. The mobilization of root exudates on CdS in rice rhizosphere and their effect on Cd uptake and transport[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 448–451
- [39] QIN L, LI Z R, LI B, et al. Organic acid excretion in root exudates as a mechanism of cadmium uptake in a *Sonchus asper-Zea mays* intercropping system[J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2021, 107(6): 1059–1064
- [40] KOCHIAN L V, PIÑEROS M A, HOEKENGA O A. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity[J]. *Plant and Soil*, 2005, 274(1/2): 175–195
- [41] YOKOSHO K, YAMAJI N, MA J F. An Al-inducible MATE gene is involved in external detoxification of Al in rice[J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2011, 68(6): 1061–1069
- [42] CHAI Y N, SCHACHTMAN D P. Root exudates impact plant performance under abiotic stress[J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(1): 80–91
- [43] LI J R, XU Y M. Immobilization remediation of Cd-polluted soil with different water condition[J]. *Journal of Environmental Management*, 2017, 193: 607–612
- [44] 石圣杰, 莫良玉, 韦昌东, 等. 不同间种模式对作物富集重金属的效率及风险评估[J]. *中国土壤与肥料*, 2021(5): 223–231
SHI S J, MO L Y, WEI C D, et al. Efficiency and risk assessment of heavy metal uptake in crops by different intercropping patterns[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2021(5): 223–231
- [45] 熊婕, 朱奇宏, 黄道友, 等. 南方典型稻区稻米镉累积量的预测模型研究[J]. *农业环境科学学报*, 2019, 38(1): 22–28
XIONG J, ZHU Q H, HUANG D Y, et al. Prediction model for the accumulation of cadmium in rice in typical paddy fields of South China[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(1): 22–28
- [46] 闫仁俊, 韩磊, 赵亚萍, 等. 玉米与龙葵间作模式对植物生长及Cd富集特征的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2020, 39(10): 2162–2171
YAN R J, HAN L, ZHAO Y P, et al. Effects of intercropping modes of *Zea mays* L. and *Solanum nigrum* L. on plant growth and Cd enrichment characteristics[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2020, 39(10): 2162–2171
- [47] 秦丽, 何永美, 王吉秀, 等. 续断菊与玉米间作的铅累积及根系低分子量有机酸分泌特征研究[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2020, 28(6): 867–875
QIN L, HE Y M, WANG J X, et al. Lead accumulation and low-molecular-weight organic acids secreted by roots in *Sonchus asper* L.-*Zea mays* L. intercropping system[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2020, 28(6): 867–875
- [48] HUANG A C, JIANG T, LIU Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota[J]. *Science*, 2019, 364(6440): eaau6389
- [49] EPIHOV D Z, SALTONSTALL K, BATTERMAN S A, et al. Legume-microbiome interactions unlock mineral nutrients in regrowing tropical forests[J]. *PNAS*, 2021, 118(11): e2022241118
- [50] 邵梅, 杜魏甫, 许永超, 等. 魔芋玉米间作魔芋根际土壤尖孢镰孢菌和芽孢杆菌种群变化研究[J]. *云南农业大学学报*, 2014, 29(6): 828–833
SHAO M, DU W F, XU Y C, et al. The population change of konjac's rhizosphere soil *Fusarium oxysporum* and *Bacillus* spp. in intercropping of konjac and maize system[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 2014, 29(6): 828–833
- [51] 宋亚娜, Marschner Petra, 张福锁, 等. 小麦/蚕豆, 玉米/蚕豆和小麦/玉米间作对根际细菌群落结构的影响[J]. *生态学报*, 2006, 26(7): 2268–2274
SONG Y N, PETRA M, ZHANG F S, et al. Effect of intercropping on bacterial community composition in rhizosphere of wheat (*Triticum aestivum* L.), maize (*Zea mays* L.) and faba bean (*Vicia faba* L.)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2268–2274
- [52] REN L X, SU S M, YANG X M, et al. Intercropping with aerobic rice suppressed *Fusarium* wilt in watermelon[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(3): 834–844
- [53] YANG Y X, ZHANG H, FANG Y T, et al. Interference by non-host plant roots and root exudates in the infection processes of *Phytophthora nicotianae*[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2021, 8(3): 447–459
- [54] YANG M, ZHANG Y, QI L, et al. Plant-plant-microbe mechanisms involved in soil-borne disease suppression on a maize and pepper intercropping system[J]. *PLoS One*, 2014, 9(12): e115052
- [55] MHLONGO M I, PIATER L A, MADALA N E, et al. The chemistry of plant-microbe interactions in the rhizosphere and the potential for metabolomics to reveal signaling related to defense priming and induced systemic resistance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 112
- [56] LI X G, YANG Z, ZHANG Y N, et al. *Atractylodes lancea* volatiles induce physiological responses in neighboring peanut plant during intercropping[J]. *Plant and Soil*, 2020, 453(1/2): 409–422
- [57] KONG C H, XUAN T D, KHANH T D, et al. Allelochemicals and signaling chemicals in plants[J]. *Molecules (Basel, Switzerland)*, 2019, 24(15): 2737
- [58] TANG X M, ZHONG R C, JIANG J, et al. Cassava/peanut intercropping improves soil quality via rhizospheric microbes increased available nitrogen contents[J]. *BMC Biotechnology*, 2020, 20(1): 13
- [59] CHEN Y, BONKOWSKI M, SHEN Y, et al. Root ethylene mediates rhizosphere microbial community reconstruction when chemically detecting cyanide produced by neighbouring plants[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 4
- [60] BALDWIN I T, HALITSCHKE R, PASCHOLD A, et al. Volatile signaling in plant-plant interactions: “talking trees” in the genomics era[J]. *Science*, 2006, 311(5762): 812–815
- [61] FOMSGAARD I S, MORTENSEN A G, CARLSEN S C K. Microbial transformation products of benzoxazolinone and

- benzoxazinone allelochemicals — a review[J]. *Chemosphere*, 2004, 54(8): 1025–1038
- [62] MEINERS S J, KONG C H, LADWIG L M, et al. Developing an ecological context for allelopathy[J]. *Plant Ecology*, 2012, 213(8): 1221–1227
- [63] MACÍAS F A, MEJÍAS F J, MOLINILLO J M. Recent advances in allelopathy for weed control: from knowledge to applications[J]. *Pest Management Science*, 2019, 75(9): 2413–2436
- [64] 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
- [65] LI L L, ZHAO H H, KONG C H. (-)-Loliolide, the most ubiquitous lactone, is involved in barnyardgrass-induced rice allelopathy[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 71(4): 1540–1550
- [66] 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(1): 2738
- [67] KATO-NOGUCHI H. Effects of four benzoxazinoids on gibberellin-induced α -amylase activity in barley seeds[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(18): 1889–1894
- [68] HANHINEVA K, ROGACHEV I, AURA A M, et al. Qualitative characterization of benzoxazinoid derivatives in whole grain rye and wheat by LC-MS metabolite profiling[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2011, 59(3): 921–927
- [69] CHEN K J, ZHENG Y Q, KONG C H, et al. 2, 4-Dihydroxy-7-methoxy-1, 4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) and 6-methoxy-benzoxazolin-2-one (MBOA) levels in the wheat rhizosphere and their effect on the soil microbial community structure[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58(24): 12710–12716
- [70] KONG C H, ZHANG S Z, LI Y H, et al. Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3867
- [71] 孔垂华, 胡飞, 王朋. 植物化感(相生相克)作用[M]. 北京: 高等教育出版社, 2016: 5–14
- KONG C H, HU F, WANG P. Allelopathy[M]. Beijing: Higher Education Press, 2016: 5–14
- [72] WANG N Q, KONG C H, WANG P, et al. Root exudate signals in plant-plant interactions[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(4): 1044–1058
- [73] MURATA M, NAKAI Y, KAWAZU K, et al. Loliolide, a carotenoid metabolite, is a potential endogenous inducer of herbivore resistance[J]. *Plant Physiology*, 2019, 179(4): 1822–1833
- [74] WANG P, KONG C H, SUN B, et al. Distribution and function of allantoin (5-ureidohydantoin) in rice grains[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2012, 60(11): 2793–2798
- [75] XU Y, CHENG H F, KONG C H, et al. Intra-specific kin recognition contributes to inter-specific allelopathy: A case study of allelopathic rice interference with paddy weeds[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(12): 3479–3491
- [76] XIA Z C, KONG C H, CHEN L C, et al. Allelochemical-mediated soil microbial community in long-term monospecific Chinese fir forest plantations[J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, 96: 52–59
- [77] 董晓民, 高晓兰, 刘伟, 等. 桃连作障碍中自毒作用的研究进展[J]. *黑龙江农业科学*, 2021(2): 123–127
- DONG X M, GAO X L, LIU W, et al. Research progress of autotoxicity in continuous cropping obstacle of peach[J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2021(2): 123–127
- [78] 张立恒, 杨凤英, 马海峰, 等. 果树连作障碍研究进展[J]. *落叶果树*, 2019, 51(3): 28–31
- ZHANG L H, YANG F Y, MA H F, et al. Research progress of fruit tree continuous cropping obstacles[J]. *Deciduous Fruits*, 2019, 51(3): 28–31
- [79] WESTON L A, ALSAADAWI I S, BAERSON S R. *Sorghum* allelopathy—from ecosystem to molecule[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2013, 39(2): 142–153