中国生态农业学报(中英文)
Chinese Journal of Eco-Agriculture

根系分泌物介导植物抗逆性研究进展与展望

毛梦雪，朱　峰

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

MAO Mengxue and ZHU Feng

在线阅读 View online: https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.210328

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

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 ana–lyzed by rhizosphere metabonomics

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(6): 807–814

外源腐解微生物的物种组合对土壤微生物群落结构及代谢活性的影响

Effects of species–combined exogenous decomposing micro–organisms on soil microbial community structure and metabolic activity

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(7): 1056–1066

灰黄青霉对瓜列当的防效及对番茄根区土壤微生物的影响

Effect of *Penicillium griseofulvum* on control of *Orobanche aegyptiaca* and microorganisms in rhizosphere soils of tomato

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(5): 766–773

不同深度土壤控水对稻田土壤微生物区系及细菌群落多样性的影响

Influence of water controlling depth on soil microflora and bacterial community diversity in paddy soil

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(2): 277–285

牛粪和生物炭对苹果根系生长、土壤特性和氮素利用的影响

Effects of cow dung and biochar on root growth, soil properties and nitrogen utilization of apple

中国生态农业学报(中英文). 2018, 26(12): 1795–1801

关注微信公众号，获得更多资讯信息

中国生态农业学报(中英文) 2021 年 10 月 第 29 卷 第 10 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Oct. 2021, 29(10): 1649−1657

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.210328

毛梦雪, 朱峰. 根系分泌物介导植物抗逆性研究进展与展望 [J]. 中国生态农业学报 (中英文), 2021, 29(10): 1649−1657
MAO M X, ZHU F. Progress and perspective in research on plant resistance mediated by root exudates[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2021, 29(10): 1649−1657

根系分泌物介导植物抗逆性研究进展与展望*

毛梦雪[1,2], 朱 峰[1**]

(1. 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心/河北省土壤生态学重点实验室/中国科学院农业水资源重点实验室 石家庄 050022; 2. 中国科学院大学 北京 100049)

摘 要: 根系分泌物是由植物根系主动或被动分泌的多种生物化学物质, 在介导植物根际微环境间的物质交换、能量传递和信息交流中具有重要作用, 是植物响应外界胁迫的重要途径。生物和非生物胁迫会改变根系分泌物的组成和数量, 使植物根系分泌物中的防御性化合物含量增加。植物运用不同的根系分泌物模式抵御生物和非生物胁迫, 包括释放有毒物质直接防御、释放挥发性物质吸引天敌以及与微生物互作抵御生物胁迫; 释放具有渗透调节功能及抗氧化能力的根系分泌物以及协同激素信号抵抗非生物胁迫。此外, 根系分泌物的流动局部地提高了许多常见代谢物的浓度, 不仅可以改变土壤的理化性质及微生物活性, 还会影响土壤-植物界面的许多生理生化过程, 直接或间接地提高植物抗逆性。本文综述了生物与非生物胁迫对植物根系分泌物组成和数量的影响, 总结了根系分泌物介导植物防御生物与非生物胁迫的方式, 并对未来的研究方向进行了展望, 旨在为更深层次地研究植物在逆境胁迫下的适应性机制提供参考。

关键词: 根系分泌物; 生物胁迫; 非生物胁迫; 土壤微生物; 植物抗逆性

中图分类号: S181 **开放科学码(资源服务)标识码(OSID):**

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

MAO Mengxue[1,2], ZHU Feng[1**]

(1. Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences / Hebei Key Laboratory of Soil Ecology / Key Laboratory of Agricultural Water Resources, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Root exudates are a variety of biochemical substances actively or passively secreted by plant roots that play an important role in mediating material exchange, energy transfer and information exchange in plant rhizosphere microenvironments, as well as in plant responses to environmental stresses. Biotic and abiotic stresses can change the composition and quantity of root exudates and increase the content of defensive compounds in plant root exudates. Plants use different root exudates to resist biotic and abiotic stresses, including releasing toxic substances for direct defense, releasing volatile substances to attract natural enemies, interacting with microorganisms to resist biotic stresses, releasing root exudates with osmotic regulation and antioxidant capacity and coordinating hormone signals to resist abiotic stress. Additionally, root exudate flow increases the concentration of many common metabolites, changing the soil physical and chemical properties and microbial activities, and affecting the physiological and biochemical processes

* 中国科学院科技服务网络计划项目 (KFJ-STS-QYZD-160) 和中国科学院“百人计划”项目资助
** 通信作者: 朱峰, 主要从事植物介导地上地下互作机制研究。E-mail: zhufeng@sjziam.ac.cn
毛梦雪, 主要从事植物介导地上地下互作机制研究。E-mail: maomengxue18@mails.ucas.ac.cn
收稿日期: 2021-05-30 接受日期: 2021-07-16
* This study was supported by the Science and Technology Service Network Initiative of Chinese Academy of Sciences (KFJ-STS-QYZD-160) and the 100-Talent Project of Chinese Academy of Sciences.
** Corresponding author, E-mail: zhufeng@sjziam.ac.cn
Received May 30, 2021; accepted Jul. 16, 2021

at the soil-plant interface, thereby, directly or indirectly improving plant stress resistance. In this paper, the effects of biotic and abiotic stresses on the composition and quantity of plant root exudates were reviewed, the mechanisms of plant defense against biotic and abiotic stresses mediated by root exudates were summarized, and the aspects needed to be further studied were also suggested, to provide a reference for further research on the adaptive mechanism of plants under stress.

Keywords: Root exudates; Biotic stress; Abiotic stress; Soil microorganism; Plant resistance

在自然界中, 植物根系在生长过程中不断被动或主动地向根际释放多种生物化学物质, 这些化合物被称为根系分泌物[1]。根系分泌物包括低分子量的初级代谢产物 (如糖和氨基酸)、次级代谢产物 (如类黄酮) 以及高分子量化合物 (如黏液和蛋白质)[2]。当土壤溶液和根细胞之间存在渗透性差异时, 植物根系会通过扩散渗出低分子化合物、运用离子通道分泌碳水化合物以及利用囊泡转运高分子化合物等方式被动分泌根系分泌物[1]。同时, 植物也可以根据其自身营养状况, 通过控制有机营养物质的合成和利用过程或者通过表达和调节外流载体的方式主动分泌根系分泌物[3]。根系分泌物的种类和数量受多种因素影响和制约, 包括植物种类、基因型、生长发育阶段以及逆境胁迫、养分或水分的有效性、土壤盐分或温度等生物、非生物条件会改变根系分泌物的组成, 而根系分泌物也可以诱导植物与根际生物群 (包括细菌、真菌、线虫以及昆虫) 之间产生正向或负向的相互作用[4-7]。总之, 根系分泌物是植物根系与土壤之间进行信息交流和能量传递的主要媒介, 在调节与获取营养物质、吸引或排斥某些微生物物种以及缓解环境胁迫中起着关键作用[8-9]。

在整个生命周期中, 植物受到许多不同的生物与非生物胁迫挑战, 对其关键生理过程和生化机制产生不利影响, 导致全球农作物产量的严重损失。植物根系的分泌作用是其适应胁迫环境的一种重要方式, 植物通过分泌不同的生物活性化合物不断地响应和改变其周围环境, 防止病原微生物或无脊椎动物对根际产生负面作用, 并促进有益微生物与根际共生等积极的相互作用, 因此研究根系分泌物介导植物主动适应和抵御各种不良环境意义重大[10-11]。由于研究方法的局限性及根-土相互作用, 许多根系信号及其产生过程的内在机制仍有待进一步研究[3]。本文就生物与非生物胁迫对植物根系分泌物组成和含量的影响以及根系分泌物与植物根际微域的相互作用等进行了系统总结, 以期了解环境刺激下根系分泌物介导植物抗逆性的机制和影响, 为进一步了解植物根系-土壤界面进行的生理生化过程及其调控机制, 认识土壤生态系统功能以及农业生产可持续性提供参考。

1 环境胁迫改变根系分泌物组成和数量

1.1 生物胁迫改变植物根系分泌物

生物胁迫是指对植物生存与发育不利的各种生物因素, 如病害、虫害、杂草危害等。生物胁迫下植物启动各种各样的化学防御机制, 使得代谢产物发生显著变化。昆虫侵害植物地上组织会改变植物根系分泌物的组成和数量。研究发现甘蓝夜蛾 (*Mamestra brassicae*) 取食新疆千里光 (*Senecio jacobaea*) 叶片后, 降低了其根系中生物碱的含量[12]。桃蚜 (*Myzus persicae*) 侵染马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 植株后影响了其根系分泌物的组成, 并且使葡萄糖和果糖含量降低[13]。此外, 地上食草动物诱导的根系间接防御化合物的变化还可以进一步改变土壤微生物群落的组成[14]。如草地贪夜蛾 (*Spodoptera frugiperda*) 侵染玉米 (*Zae mays*) 叶片会诱导玉米根际分泌苯并恶嗪类化合物, 从而改变了土壤微生物群落组成[15]。然而, 也有部分研究表明与地下部食草动物取食相比, 地上生物侵染对植物地下部直接防御的影响不明显, 如具条叩甲 (*Agriotes lineatus*) 取食草棉 (*Gossypium herbaceum*) 根部后, 根组织产生了高水平的萜类和醛类化合物, 而甜菜夜蛾 (*Spodoptera exigua*) 取食草棉叶片后, 没有对草棉根部的代谢产物产生影响[16]。研究结果的不一致可能与植物品种有关。大多数可诱导产生的防御性化合物在食草动物或病原体攻击后含量增加[17]。如玉米根叶甲 (*Diabrotica virgifera*) 侵染玉米后, 玉米冠根分泌了大量的绿原酸以及茉莉酸诱导的 1,4-苯并恶嗪-3-酮化合物, 这两种化合物均与玉米抗性有关[18]。昆虫侵染会导致植物根系分泌物中产生挥发性化合物。如玉米根叶甲取食玉米会诱导玉米根系分泌积累 (E)-β-石竹烯, 吸引昆虫病原线虫[19]。根象甲幼虫 (*Diaprepes abbreviatus*) 侵染柑橘 (*Citrus reticulata*) 后, 诱导柑橘根系释放了 4 种主要的萜类挥发物, 吸引昆虫病原线虫 (*Steinernema diaprepesi*)[20]。此外, 生物胁迫还可以改变植物激素信号转导过程。桃蚜对辣椒 (*Capsicum annuum*) 的攻击通过水杨酸和茉莉酸

信号传导, 调节植物地下组织防御反应, 增加了有益枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) 的数量[21]。类似的研究发现, 烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 侵染接种根癌农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*) 的烟草 (*Nicotiana benthamiana*) 后, 植物根系分泌物中水杨酸浓度显著增加, 参与了植物对农杆菌的防御[22]。以上研究表明生物胁迫诱导植物根系分泌了大量的防御性化合物, 通过帮助植物募集有益微生物或吸引昆虫天敌, 提高植物抗性。到目前为止, 关于植食性昆虫对植物某一组织的取食如何影响其他组织的植物防御研究还较少, 现有的研究证据还不足以揭示地上植食性昆虫取食对植物根系防御水平的影响机制, 后续应加强相关研究的开展。

1.2　土壤微生物活动改变植物根系分泌物

众所周知, 根系分泌物与微生物多样性之间存在密切关系, 两者相互作用、相互影响[23]。微生物侵染会引起植物根系分泌物组成的变化, 如拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 受到番茄紫丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae* pv *tomato*) 侵染时, 根系分泌物中的氨基酸、核苷酸和长链有机酸分泌量显著增加, 糖、醇和短链有机酸分泌量显著降低[24]。研究发现根际微生物通过改变根际营养状况使植物内部的生理生化过程发生变化, 进而影响根系分泌物的种类和数量[3]。如常见的土壤微生物假单胞菌 (*Pseudomonas* spp.) 释放的次生代谢化合物 2,4-二乙酰氯葡萄糖醇与镰刀菌 (*Fusarium* spp.) 释放的玉米赤霉烯酮, 通过竞争性吸收氨基酸以获得植物碳资源, 显著增强了紫花苜蓿 (*Medicago sativa*)、蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula*)、玉米和小麦 (*Triticum aestivum*) 根系中氨基酸的分泌[25]。此外, 微生物还能分解代谢植物根系分泌的化合物, 改变植物根系分泌物模式。Ozan 等[26] 通过向石英砂和砂土等量混合的土壤中添加鹰嘴豆芽素 A 和芒柄花黄素两种异黄酮类化合物, 把玉米分别种植在高压灭菌和不灭菌的土壤中, 15 d 后发现未灭菌土壤中异黄酮含量呈时间依赖性下降, 并且鹰嘴豆芽素 A 的消失速度比芒柄花黄素快, 表明土壤微生物种群能够代谢异黄酮。菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 根际存在的巴氏黄杆菌 (*Chryseobacterium balustinum*) 改变了菜豆根系黄酮类化合物的种类, 接种了巴氏黄杆菌的菜豆根系分泌物中产生了芹菜素, 而槲皮素和异甘草素没有被分泌, 这可能是由于巴氏黄杆菌诱导了新的黄酮类化合物的生物合成途径, 也可能是因为巴氏黄杆菌通过促进植物生长从而增加了菜豆根表面积, 又或者是由于巴氏黄杆菌分解代谢了菜豆分泌的黄酮类化合物[27]。综上所述, 土壤微生物通过改变根际营养状况、分解代谢根系分泌物等方式引起植物根系分泌物种类和数量的变化, 改变植物的根系分泌物模式, 为植物和土壤微生物之间的反馈创造了可能性。植物代谢产物的分泌和植物-微生物的相互作用在植物养分吸收和群落动态中起着关键作用, 理解其作用机理对于建立营养效率更高的农业生态系统至关重要, 然而目前根系分泌物与微生物在何种程度上相互影响尚不清楚, 后续还需要做进一步研究。

1.3　非生物胁迫改变植物根系分泌物

不利于植物生存和生长发育甚至导致伤害、破坏和死亡的非生物的环境条件为非生物胁迫, 包括低温、高温、干旱、盐分等。根系分泌物通常是植物为应对胁迫环境而产生的, 非生物胁迫下根系分泌物组成和数量一般都明显增多, 非生物因素对植物根系分泌物含量的影响会随着植物状态的变化而改变。通过研究干旱、水分胁迫、低 K^+以及高 NH_4^+/NO_3^-比率对扁穗冰草 (*Agropyron cristatum*) 根系分泌物数量和组成的影响, 发现只有在干旱处理下根系分泌物中的有机酸浓度显著升高, 其中苹果酸是主要分泌的有机酸, 在所有处理下的分泌物中都检测到了反丁烯二酸、丙二酸、琥珀酸和草酸, 并且根系分泌物成分会随着时间发生变化, 可能是其应对植物生长时间或胁迫增加产生的反应[28]。在盐分和其他非生物胁迫下, 耐性强的植物产生的次生代谢产物中多酚化合物的合成和积累通常被诱导, 这与酚类化合物有较强抗氧化活性有关[29]。如在中度盐水灌溉下, 成熟状态的辣椒总酚含量增加[30]。在水分胁迫下, 巴西贯叶连翘 (*Hypericum brasiliense*) 中的酚类化合物含量明显增加[31]。非生物胁迫还会影响植物根系分泌物中的氨基酸和激素含量。如对盐和高温胁迫等非生物胁迫耐受的植物分泌物中脯氨酸的浓度较高, 并且植物激素水杨酸、吲哚乙酸、脱落酸和茉莉酸的根系分泌物普遍增加[5,32-33]。同时, 不同的胁迫条件会在数量和质量上显著地改变植物根分泌模式。在低或中等盐度水平下荆芥 (*Schizonepeta tenuifolia*) 中的抗氧化剂包括酚类化合物和黄酮类化合物的积累增强, 但在重盐度水平时则下降[34]。光照强度通过影响植物光合作用的变化进一步影响根系分泌物的种类及含量。如欧洲桤木 (*Alnus glutinosa*) 在 16 h 光周期的环境下生长 5 d 后, 根系分泌物中的黄酮类化合物 (槲皮素和山奈酚) 含量大幅度增加[35]。此外, 营养缺乏也会调节根系分泌过程, 促

进有利于植物根系吸收养分的代谢物的分泌[36]。这些研究表明, 非生物胁迫主要通过影响植物的生理变化改变了植物根系分泌物的组成和含量, 增加了有机酸、氨基酸、酚类以及黄酮类等化合物的分泌。

上述研究大多是在单一胁迫条件下进行的, 在自然生境中, 植物通常会受到更复杂的胁迫因子组合的影响。盐、干旱、高浓度 CO_2、极端温度等不同胁迫条件的组合在世界许多农业地区都很常见, 严重影响了作物的生产力。研究发现在正常温度下, 高浓度 CO_2 促进苜蓿生长, 促进生物固氮, 从而提高了叶片氨基酸含量, 而高温抑制了高浓度 CO_2 效应, 使叶片氨基酸浓度降低[37]。此外, 通过研究 CO_2 含量、干旱以及培育品种对大麦 (*Hordeum vulgare*) 根系分泌物组成的影响, 发现 CO_2 对大麦根系分泌物组成的影响大于干旱和培育品种因素的影响, 干旱对大麦根系分泌物的影响会被大气 CO_2 含量的变化所改变, 在低水分、环境 CO_2 和高 CO_2 浓度条件下, 大麦分别分泌出较低和较高的葡萄糖[6]。这些研究表明不同胁迫组合之间存在交互作用, 这种作用会改变植物的根系分泌模式。目前有关多重胁迫对植物释放根系分泌物影响的研究较少, 未来还需要更多地探究植物有效防御多种环境因素时, 根系中特殊化合物的存在和作用方式, 获得胁迫下植物响应方式的现实见解。

2 根系分泌物介导植物抗性的作用机制

2.1 根系分泌物介导植物防御生物胁迫

植物在自然环境中经常会受到各种病原微生物和食植动物的侵害, 包括病原真菌、卵菌、细菌、病毒、线虫和食根节肢动物等, 这些生物栖息在根际[1], 它们的生存依赖于自养植物所固定的能量, 因此会想尽一切办法利用植物作为食物来源。而植物作为固着的生物, 不可能逃脱其他生物的攻击, 因此它们必须采取其他策略来保护自己。为了抵抗感染并使植物组织具有特异性抗性, 植物向根际释放多种生物活性化合物, 包括生物碱、萜类、蛋白酶抑制剂等[38], 通过直接和间接的化学防御来抵御食草动物侵害。有毒的植物化学物质直接作用于食草动物, 另一些有机化合物通过吸引其他营养水平生物体 (植食性昆虫的天敌) 起到间接防御作用[39]。因此, 通常在受到食草动物攻击后植物释放的化合物浓度增加。如研究发现抗蓟马苜蓿品种和感蓟马苜蓿品种均可通过调节水杨酸和类黄酮生物合成途径中的基因表达, 诱导防御基因和蛋白 (如多酚氧化酶、蛋白酶抑制剂) 的表达, 提高植物的防御能力[40]。

由于许多诱导防御并不局限于攻击部位, 而是诱导整个植物的系统防御, 所以地上部取食可以改变根系防御水平。植物可以通过诱导防御化合物的合成和积累调控对地上植食性昆虫的抗性, 如甘蓝夜蛾取食千里光叶片后, 千里光根系产生组成性防御化合物吡咯烷生物碱, 保护根系抵抗植食性昆虫[12]。小麦和大豆 (*Glycine max*) 植株通过诱导积累某些苯并噁嗪类和黄酮类化合物调控其对蚜虫的系统抗性[41]。然而, 目前关于根系分泌物介导植物防御地上植食性昆虫的内在作用机制尚不清晰。地下植食性昆虫取食植物根部后, 会诱导植物根系释放化学物质, 吸引昆虫病原线虫向气味源方向移动, 通过间接防御保护植物根系免受幼虫侵害[14]。例如, 针叶植物北美香柏 (*Thuja occidentalis*) 的根在受到葡萄黑耳喙象 (*Otiorhynchus sulcatus*) 攻击时会释放化学物质吸引寄生线虫异小杆线虫 (*Heterorhabditis megidis*)[42]。这些化学物质大多属于挥发性物质, 它们可以显著提高植物抵御植食性昆虫的能力。如玉米根系释放的半萜类化合物 (E)-β-石竹烯强烈吸引线虫向根系移动, 应对玉米根叶甲对玉米根系的取食[19]。田间试验表明, 在产生植物地下信号的玉米品种上, 玉米根叶甲幼虫的线虫感染率比不产生植物信号的品种高 5 倍, 而在后一个品种附近的土壤中添加 (E)-β-石竹烯, 则可使根叶甲成虫的羽化率降低到一半以下[19]。除了间接防御, 植物还可以通过释放根系分泌物直接防御植食性昆虫, 提高植物抗虫性。如研究发现食根幼虫利用铁和苯并恶嗪类次生代谢物之间的复合物把玉米识别为寄主, 在玉米根系内觅食并促进其生长, 同时玉米植株又使用同样的苯并恶嗪类化合物来保护植物免受多食性食草动物的侵害, 并吸收铁, 这一过程形成了玉米和专食性昆虫之间的相互作用[43]。综上所述, 由植物根系分泌物介导的植物防御植食性昆虫主要通过直接防御 (改变防御化合物浓度) 和间接防御 (吸引天敌) 抵抗植食性昆虫侵害 (图 1B 和 D)。但是目前关于植物对地下植食性昆虫的间接防御过程主要是针对根系释放的挥发性化合物, 而挥发性化合物是否属于根系分泌物目前还没有明确界定。其次, 大部分研究认为是植物释放的挥发性物质吸引了昆虫天敌, 对于根系分泌的黏液所携带的物质中是否存在可溶性挥发物, 是否也参与了植物-昆虫互作机制, 尚不清楚, 后续可以针对根系分泌的非挥发性物质是否对植食性昆虫天敌具有吸引作用开展研究。

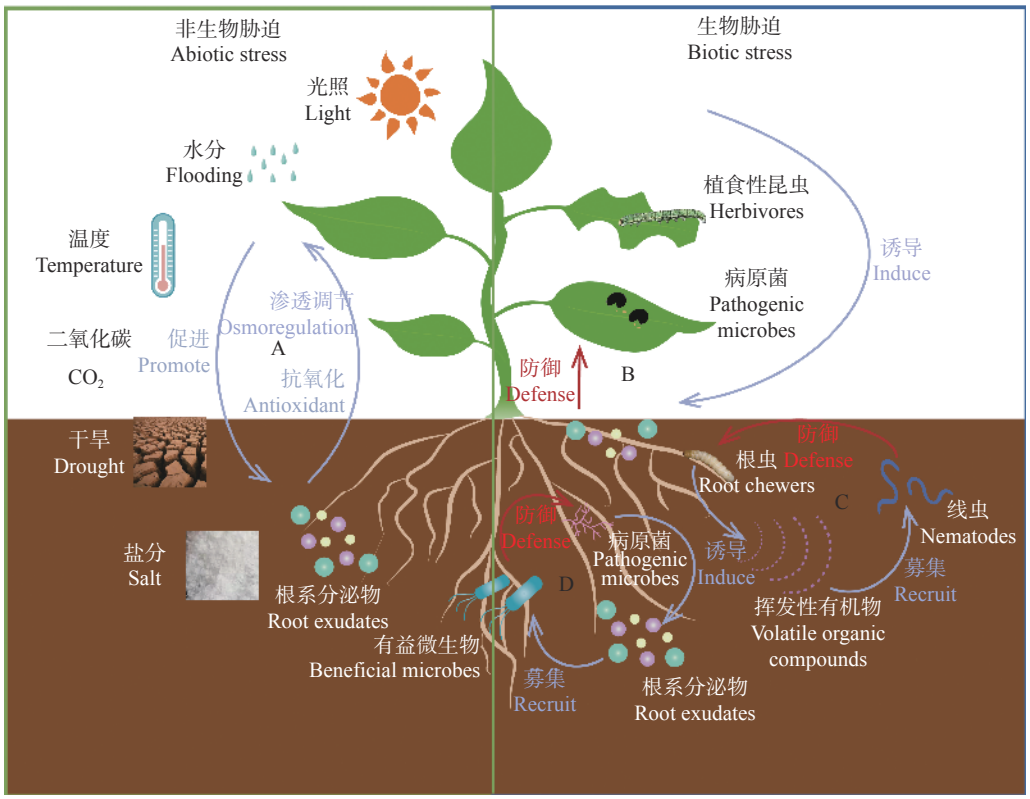

图 1　根系分泌物介导的植物对生物与非生物胁迫响应模型

Fig. 1　Model of root exudates-mediated plant responses to biotic and abiotic stresses

根系分泌物介导植物对环境胁迫的应答机制。A: 根系分泌物介导植物抵御非生物胁迫。B: 植物根系分泌物介导植物对地上植食性昆虫、病原菌的防御。C: 植物根系分泌物介导植物对地下植食性昆虫的防御。D: 植物根系分泌物介导植物对地下病原菌的防御。蓝色箭头表示诱导/促进作用, 红色箭头表示防御作用。Root exudates mediate the response mechanism of plants to environmental stress. A: root exudates-mediated plant resistance to abiotic stresses; B: root exudates-mediated plant defense against aboveground herbivores and pathogens; C: root exudates-mediated plant defense against underground herbivores; D: root exudates-mediated plant defense against underground pathogens. Blue arrows indicate induction/promotion, the red arrow indicates defense.

越来越多的证据表明, 根系分泌物启动和调节植物根系与土壤微生物之间的对话[10], 在建立植物与微生物益生关系的过程中具有重要作用。微生物可以诱导植物分泌提高自身抗性的化合物, 帮助植物抵抗植食性昆虫侵害。如在荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*) 菌株 SS101 诱导拟南芥对番茄紫丁香假单胞菌 DC3000 和甜菜夜蛾抗性反应中, 植物分泌的植保素和芥子苷显著提高了植物抗性, 并且拟南芥对番茄紫丁香假单胞菌的抗性反应依赖于水杨酸信号[44]。同时, 根系分泌物对植物促生菌生长有重要作用, 植物可以通过释放特定的根系分泌物促进促生菌的定殖, 发挥激发植物的作用[33]。此外, 根分泌物作为植物-微生物-土壤体系的信息物质, 可以改变土壤微生物群落的组成。研究发现拟南芥的根系分泌物中存在的植物化学物质的天然混合物 (糖、糖醇、氨基酸和酚类) 可以调节土壤微生物群, 不同种类的化合物对土壤微生物组成有不同程度的影响[45]。而被改变的根际微生物群落反过来又可以通过改变根系分泌物的组成和数量, 增强植物对各种病原体和昆虫的防御[46-47]。如甜菜夜蛾取食玉米后, 玉米根系释放的防御性次生代谢产物苯并噁嗪类化合物, 通过调节土壤, 改变了根际相关真菌和细菌群落, 这些变化增加了茉莉酸信号和植物的叶片防御能力, 抑制了甜菜夜蛾的生长, 降低了植物生长, 并且决定了下一代植物微生物群的形成, 抑制了取食下一代植物的昆虫生长[15]。此外, 植物可以通过主动分泌化合物吸引和募集有益微生物, 塑造根际微生物群落, 抵御生长过程中遭遇的逆境胁迫, 促进自身发展[45,48](图 1C)。Yuan 等[24] 在同一个土壤中种植了多代 (5 代) 叶片上接种了番茄紫丁香假单胞菌的拟南芥, 通过病原菌地上部的侵染, 调节地下部的土壤记忆, 通过测定下一代 (第 6 代) 根际微生物群落组成以及植物生长在病原菌条件土壤与对照条件土壤 (种植的 5 代拟南芥叶片注射消毒水) 中的表现, 结果发现当拟南芥受到番茄紫丁香假单胞菌的侵染时, 植株分泌物模式发生改变, 长链有机酸和氨基酸的

根系分泌物增加, 茉莉酸水平提高, 根系分泌物的这些变化帮助植物募集有益根际微生物群落, 提高了植物对病原菌抗性, 并为下一代植物带来益处。在番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 植株中, 灰霉菌 (*Botrytis cinerea*) 悬浮液诱导根系生物活性分子的产生和释放, 从而增加对有益土壤微生物哈茨木霉 (*Trichoderma harzianum*) 的化学吸引作用, 帮助番茄抵抗生物胁迫[8]。其中, 酚类化合物作为土壤中一大类微生物的特异底物或信号分子, 能有效地吸引土壤微生物, 在植物与根际微生物的交流中发挥关键作用[45]。如黄秋葵 (*Abelmoschus esculentus*) 根系分泌物中的酚类物质不仅能吸引内生的粪产碱菌 (*Alcaligenes faecalis*), 而且能促进其在寄主根表面的定殖, 这些微生物在定殖后, 通过使植物根系分泌物中的酚类物质和防御性酶上调, 进一步改善了寄主的内在防御机制, 增强了植物抵抗任何形式病原体攻击的能力[49]。叶面病原菌番茄紫丁香假单胞菌诱导了拟南芥根系中的三羧酸循环中间产物 L-苹果酸的分泌, 使植物可以募集有益的枯草芽孢杆菌 FB17, 与病原体拮抗[50]。这些研究表明, 植物根系分泌物通过改变根际微生物群落或募集有益微生物, 间接防御病原体或植食性昆虫侵害。

面对生物胁迫时, 植物还可以通过水杨酸、茉莉酸、乙烯和其他各种挥发性化合物等信号分子介导的内部和外部机制来协调防御机制。在辣椒中, 烟粉虱侵染叶片诱导了植物根系中的水杨酸、茉莉酸和乙烯信号, 调控了地下微生物群的组成, 增加了与根相关的革兰氏阳性细菌和真菌的数量, 增强了对叶片病原菌斑点病原菌 (*Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria*)、土传病原菌青枯菌 (*Ralstonia solanacearum*) 的抗性[51]。紫花苜蓿通过改变与水杨酸合成相关的苯丙酸生物合成, 及茉莉酸和类黄酮生物合成相关的亚油酸代谢途径, 提高苜蓿对苜蓿斑蚜 (*Therioaphis trifolii*) 抗性[52]。综上所述, 根系分泌物通过直接作用、提高植食性昆虫天敌的有效性以及与土壤微生物互作来介导植物对生物胁迫的防御。近年来, 植物根系分泌物混合物的调控过程和诱导变化的研究取得了很大进展, 证明了植物地下防御系统的复杂性和准确性[1]。根系分泌物在介导植物-微生物互作过程中发挥重要作用, 但其具体机制还知之甚少, 未来有望结合蛋白组学、代谢组学等多组学方法进一步揭示植物根际的奥秘。

2.2 根系分泌物介导植物防御非生物胁迫

土壤盐渍化、干旱及高温胁迫等非生物胁迫是限制农作物产量, 威胁粮食安全的主要环境因子, 植物发展出各种各样的策略来抵抗这些非生物胁迫。植物根系分泌物调控植物适应非生物胁迫是一个复杂的过程, 涉及一系列渗透调节物质的合成和积累[53]。脯氨酸作为一种渗透调节物质和信号分子, 主要通过维持渗透调节、活性氧清除、调节抗氧化代谢产物和抗氧化防御系统主要酶组分来提高植物耐受性, 脯氨酸的积累是植物应对盐胁迫和干旱胁迫的重要适应机制之一[54]。如高粱 (*Sorghum bicolor*) 通过积累脯氨酸提高水分利用效率和保护抗氧化活性以缓解盐胁迫[9]。在热、低温和 UV-B 辐射等其他多种非生物胁迫下, 植物体内脯氨酸水平升高也有报道[5]。除了氨基酸, 蔗糖对植物的非生物胁迫反应也有重要作用, 可以作为渗透保护剂直接提高植物耐受性[55], 也可以通过与激素系统的相互作用间接提高植物耐受性[56]。葡萄糖和果糖也通过在叶和根的渗透调节中发挥作用, 特别是在盐胁迫下, 增强植物耐受性[57]。此外, 非生物胁迫下植物细胞氧化损伤的程度是由抗氧化能力控制的, 耐盐性有利于提高抗氧化能力, 维持细胞的氧化还原状态。谷胱甘肽作为一种强大的抗氧化剂, 是植物提高氧化能力, 应对非生物胁迫的一种重要代谢物[58]。研究发现在高浓度 NaCl 下添加脯氨酸和谷胱甘肽成功地缓解了盐胁迫对水稻 (*Oryza sativa*) 茎尖生长的影响[59]。酚类化合物也会通过直接影响抗氧化活性提高植物耐盐性。以上研究表明, 植物通过释放具有渗透调节功能及抗氧化能力的根系分泌物来抵抗非生物胁迫, 包括氨基酸、糖类、肽类以及酚类化合物 (图 1A)。

越来越多的研究发现根系分泌物是植物-植物间重要的信号物质, 其中乙烯、水杨酸、茉莉酸等作为植物根际有效的信号物质, 能够在植物-植物互作中进行信息传递, 激发种内和种间特异性的地下响应[60]。植物激素可以调节植物适应不利环境, 提高植物胁迫耐受性[61]。如盐胁迫下一种依赖脱落酸的方式, 使番茄被辣椒疫霉菌 (*Phytophthora capsici*) 侵染后容易感染根腐病和冠腐病, 水杨酸和茉莉酸则可以抵抗这种作用, 提高番茄抗性[62]。紫花苜蓿通过改变与水杨酸合成相关的苯丙酸生物合成以及与茉莉酸和类黄酮生物合成相关的亚油酸代谢途径, 提高抗性[52]。此外, 有研究表明植物激素与脯氨酸的协同作用可以提高植物的抗逆性, 促进促生菌的定殖, 激发植物生长效益[63]。如通过研究盐胁迫和热胁迫下, 抗热盐敏感柑橘品种‘卡里佐枳橙’(Carrizo citrange) 和耐盐热敏感柑橘品种‘大叶柑橘’(Citrus macro-

phylla) 对恶臭假单胞菌 (*Pseudomonas putida*) KT2440 和新鞘氨醇杆菌 (*Novosphingobium*) HR1a 的影响, 发现对每种特定胁迫有抗性的基因型的根系分泌物中含有更多的脯氨酸和水杨酸。盐胁迫下耐盐品种‘大叶柑橘’根系分泌物诱导细菌生长的速率高于盐敏感品种‘卡里佐枳橙’。热胁迫下热敏感品种‘大叶柑橘’植物根系分泌物促进细菌的生长比抗热品种‘卡里佐枳橙’更为明显, 表明柑橘根系分泌物的存在增强了两种根际细菌的活性, 使其作为植物胁迫的生物传感器[33]。综上所述, 在非生物胁迫下, 植物根系分泌物与植物激素协同作用, 提高根际微生物活性, 改善植物生长和提高植物胁迫耐受水平。

3　结论和展望

自然界中, 生物和非生物胁迫往往对植物的生长与生产力带来负面影响, 而根系分泌物对于提高植物环境适应能力和抵御各种不良环境具有重要意义。在逆境中, 植物会通过改变根系分泌物组成和含量保护自身免受侵害。根系分泌物介导植物防御生物胁迫时, 主要通过植物根系释放有毒化学物质直接防御、特殊的挥发性化合物 (萜类、苯并噁嗪类化合物) 吸引植食性昆虫天敌以及与微生物互作 (氨基酸、有机酸、酚类化合物) 间接防御的方式提高植物抗性, 保护植物免受侵害。根系分泌物介导植物防御非生物胁迫时, 主要通过植物释放具有渗透调节和抗氧化能力的根系分泌物 (氨基酸、糖类、肽类以及酚类化合物) 以及与植物激素信号协同作用的方式 (氨基酸类化合物) 以提高抗逆性。后续研究生物与非生物胁迫下植物根系分泌物的作用时, 可以针对胁迫类型优先选择相应化合物测定和分析。根系作为植物个体与微生态环境相互作用的直接载体, 研究根系分泌物对于明确和协调植物和环境之间的关系有很大的理论和实践意义。

当今分析技术的快速发展使我们能够更好地识别根系分泌物的广泛多样性, 然而目前根系分泌物的研究主要是基于水培系统中生长和取样的植物, 如何将人工条件与土壤环境下获得的根系渗出结果进行比较, 尤其在渗出物驱动的根际过程中, 仍然是一个问题。其次, 由于受到土壤中微生物消耗、土壤吸附以及有机质分解等影响, 在真实的土壤环境中几乎不可能收集到纯净的根系分泌物, 土壤中根系分泌物的定量和定性测量存在许多问题, 从土壤植物中提取根系分泌物的最佳方法尚不清楚, 目前基于土壤的根系分泌物取样较合理的方法有土壤水培混合系统以及将根盒与根系分泌物收集工具 (SOIL-REC) 结合使用的创新方法[64-65]。而基于土壤的渗出物取样方法结合代谢组学分析是目前阐明驱动植物-微生物-土壤相互作用和根际格局的有效方法。此外, 目前有关胁迫条件下植物的调控机制研究大部分只针对单一胁迫条件, 而植物在自然生境中通常会同时受到多重胁迫因子的组合影响, 因此后续还应进一步探索多重胁迫对植物的影响。最后, 应基于多组学结合的方法, 如 (宏) 基因组学、蛋白质组学和代谢组学, 研究根系分泌物-微生物相互作用及其相关机制, 从而促进植物在恶劣环境中的适应能力。

参考文献　References

[1] BAETZ U, MARTINOIA E. Root exudates: the hidden part of plant defense[J]. Trends in Plant Science, 2014, 19(2): 90−98

[2] WEN F S, VANETTEN H D, TSAPRAILIS G, et al. Extracellular proteins in pea root tip and border cell exudates[J]. Plant Physiology, 2007, 143(2): 773−783

[3] CANARINI A, KAISER C, MERCHANT A, et al. Root exudation of primary metabolites: mechanisms and their roles in plant responses to environmental stimuli[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 157

[4] SANCHEZ-ARCOS C, KAI M, SVATOŠ A, et al. Untargeted metabolomics approach reveals differences in host plant chemistry before and after infestation with different pea aphid host races[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 188

[5] VIVES-PERIS V, GÓMEZ-CADENAS A, PÉREZ-CLEMENTE R M. Citrus plants exude proline and phytohormones under abiotic stress conditions[J]. Plant Cell Reports, 2017, 36(12): 1971−1984

[6] CALVO O C, FRANZARING J, SCHMID I, et al. Root exudation of carbohydrates and cations from barley in response to drought and elevated CO_2[J]. Plant and Soil, 2019, 438(1/2): 127−142

[7] 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

[8] LOMBARDI N, VITALE S, TURRÀ D, et al. Root exudates of stressed plants stimulate and attract *Trichoderma* soil fungi[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions®, 2018, 31(10): 982−994

[9] SURENDER REDDY P, JOGESWAR G, RASINENI G K, et al. Proline over-accumulation alleviates salt stress and protects photosynthetic and antioxidant enzyme activities in transgenic sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 94: 104−113

[10] BADRI D V, VIVANCO J M. Regulation and function of root exudates[J]. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(6): 666−681

[11] 吴彩霞, 傅华. 根系分泌物的作用及影响因素[J]. 草业科学, 2009, 26(9): 24−29

WU C X, FU H. Effects and roles of root exudates[J]. Pratacultural Science, 2009, 26(9): 24−29

[12] GERA HOL W H, MACEL M, VAN VEEN J A, et al. Root damage and aboveground herbivory change concentration and composition of pyrrolizidine alkaloids of *Senecio jacobaea*[J]. Basic and Applied Ecology, 2004, 5(3): 253−260

[13] HOYSTED G A, BELL C A, LILLEY C J, et al. Aphid colonization affects potato root exudate composition and the hatching of a soil borne pathogen[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1278

[14] BEZEMER T M, VAN DAM N M. Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2005, 20(11): 617−624

[15] HU L F, ROBERT C A M, CADOT S, et al. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota[J]. Nature Communications, 2018, 9: 2738

[16] BEZEMER T M, WAGENAAR R, VAN DAM N M, et al. Above- and below-ground terpenoid aldehyde induction in cotton, *Gossypium herbaceum*, following root and leaf injury[J]. Journal of Chemical Ecology, 2004, 30(1): 53−67

[17] MARAK H B, BIERE A, VAN DAMME J M M. Systemic, genotype-specific induction of two herbivore-deterrent iridoid glycosides in *Plantago lanceolata* L. in response to fungal infection by *Diaporthe adunca* (rob.) Niessel[J]. Journal of Chemical Ecology, 2002, 28(12): 2429−2448

[18] ROBERT C A M, VEYRAT N, GLAUSER G, et al. A specialist root herbivore exploits defensive metabolites to locate nutritious tissues[J]. Ecology Letters, 2012, 15(1): 55−64

[19] RASMANN S, KÖLLNER T G, DEGENHARDT J, et al. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots[J]. Nature, 2005, 434(7034): 732−737

[20] ALI J G, ALBORN H T, STELINSKI L L. Subterranean herbivore-induced volatiles released by *Citrus* roots upon feeding by *Diaprepes abbreviatus* recruit entomopathogenic nematodes[J]. Journal of Chemical Ecology, 2010, 36(4): 361−368

[21] LEE B, LEE S, RYU C M. Foliar aphid feeding recruits rhizosphere bacteria and primes plant immunity against pathogenic and non-pathogenic bacteria in pepper[J]. Annals of Botany, 2012, 110(2): 281−290

[22] SONG G C, LEE S, HONG J, et al. Aboveground insect infestation attenuates belowground *Agrobacterium*-mediated genetic transformation[J]. The New Phytologist, 2015, 207(1): 148−158

[23] EISENHAUER N, LANOUE A, STRECKER T, et al. Root biomass and exudates link plant diversity with soil bacterial and fungal biomass[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 1−8

[24] YUAN J, ZHAO J, WEN T, et al. Root exudates drive the soil-borne legacy of aboveground pathogen infection[J]. Microbiome, 2018, 6(1): 156

[25] PHILLIPS D A, FOX T C, KING M D, et al. Microbial products trigger amino acid exudation from plant roots[J]. Plant Physiology, 2004, 136(1): 2887−2894

[26] OZAN A, SAFIR G R, NAIR M G. Persistence of isoflavones formononetin and biochanin A in soil and their effects on soil microbe populations[J]. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23(2): 247−258

[27] DARDANELLI M S, DE CÓRDOBA F J F, ESTÉVEZ J, et al. Changes in flavonoids secreted by *Phaseolus vulgaris* roots in the presence of salt and the plant growth-promoting rhizobacterium *Chryseobacterium balustinum*[J]. Applied Soil Ecology, 2012, 57: 31−38

[28] HENRY A, DOUCETTE W, NORTON J, et al. Changes in crested wheatgrass root exudation caused by flood, drought, and nutrient stress[J]. Journal of Environmental Quality, 2007, 36(3): 904−912

[29] KSOURI R, MEGDICHE W, DEBEZ A, et al. Salinity effects on polyphenol content and antioxidant activities in leaves of the halophyte *Cakile maritima*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2007, 45(3/4): 244−249

[30] NAVARRO J M, FLORES P, GARRIDO C, et al. Changes in the contents of antioxidant compounds in pepper fruits at different ripening stages, as affected by salinity[J]. Food Chemistry, 2006, 96(1): 66−73

[31] DE ABREU I N, MAZZAFERA P. Effect of water and temperature stress on the content of active constituents of *Hypericum brasiliense* Choisy[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2005, 43(3): 241−248

[32] GOMEZ-CADENAS A, VIVES V, ZANDALINAS S I, et al. Abscisic acid: a versatile phytohormone in plant signaling and beyond[J]. Current Protein & Peptide Science, 2015, 16(5): 413−434

[33] VIVES-PERIS V, MOLINA L, SEGURA A, et al. Root exudates from citrus plants subjected to abiotic stress conditions have a positive effect on rhizobacteria[J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 228: 208−217

[34] ZHOU Y, TANG N Y, HUANG L J, et al. Effects of salt stress on plant growth, antioxidant capacity, glandular trichome density, and volatile exudates of *Schizonepeta tenuifolia* briq[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(1): E252

[35] HUGHES M, DONNELLY C, CROZIER A, et al. Effects of the exposure of roots of *Alnus glutinosa* to light on flavonoids and nodulation[J]. Canadian Journal of Botany, 1999, 77(9): 1311−1315

[36] JONES D L. Organic acids in the rhizosphere —a critical review[J]. Plant and Soil, 1998, 205(1): 25−44

[37] RYALLS J M W, MOORE B D, RIEGLER M, et al. Amino acid-mediated impacts of elevated carbon dioxide and simulated root herbivory on aphids are neutralized by increased air temperatures[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(2): 613−623

[38] MITHÖFER A, BOLAND W. Plant defense against herbivores: chemical aspects[J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63(1): 431−450

[39] MAFFEI M E, MITHÖFER A, BOLAND W. Insects feeding on plants: Rapid signals and responses preceding the induction of phytochemical release[J]. Phytochemistry, 2007, 68(22/23/24): 2946−2959

[40] TU X B, LIU Z K, ZHANG Z H. Comparative transcriptomic

analysis of resistant and susceptible alfalfa cultivars (*Medicago sativa* L.) after thrips infestation[J]. BMC Genomics, 2018, 19(1): 1−8

[41] RASOOL S, VIDKJAER N H, HOOSHMAND K, et al. Seed inoculations with entomopathogenic fungi affect aphid populations coinciding with modulation of plant secondary metabolite profiles across plant families[J]. The New Phytologist, 2021, 229(3): 1715−1727

[42] VAN TOL R W H M, VAN DER SOMMEN A T C, BOFF M I C, et al. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs[J]. Ecology Letters, 2001, 4(4): 292−294

[43] HU L, MATEO P, YE M, et al. Plant iron acquisition strategy exploited by an insect herbivore[J]. Science, 2018, 361(6403): 694−697

[44] VAN DE MORTEL J E, DE VOS R C H, DEKKERS E, et al. Metabolic and transcriptomic changes induced in Arabidopsis by the rhizobacterium *Pseudomonas fluorescens* SS101[J]. Plant Physiology, 2012, 160(4): 2173−2188

[45] BADRI D V, CHAPARRO J M, ZHANG R F, et al. Application of natural blends of phytochemicals derived from the root exudates of *Arabidopsis* to the soil reveal that phenolic-related compounds predominantly modulate the soil microbiome[J]. Journal of Biological Chemistry, 2013, 288(7): 4502−4512

[46] MATILLA M A, RAMOS J L, BAKKER P A, et al. *Pseudomonas putida* KT2440 causes induced systemic resistance and changes in *Arabidopsis* root exudation[J]. Environmental Microbiology Reports, 2010, 2(3): 381−388

[47] PIETERSE C M, ZAMIOUDIS C, BERENDSEN R L, et al. Induced systemic resistance by beneficial microbes[J]. Annual Review of Phytopathology, 2014, 52: 347−375

[48] BROECKLING C D, BROZ A K, BERGELSON J, et al. Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(3): 738−744

[49] RAY S, MISHRA S, BISEN K, et al. Modulation in phenolic root exudate profile of *Abelmoschus esculentus* expressing activation of defense pathway[J]. Microbiological Research, 2018, 207: 100−107

[50] RUDRAPPA T, CZYMMEK K J, PARÉ P W, et al. Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria[J]. Plant Physiology, 2008, 148(3): 1547−1556

[51] YANG J W, YI H S, KIM H, et al. Whitefly infestation of pepper plants elicits defence responses against bacterial pathogens in leaves and roots and changes the below-ground microflora[J]. Journal of Ecology, 2011, 99(1): 46−56

[52] TU X B, ZHAO H L, ZHANG Z H. Transcriptome approach to understand the potential mechanisms of resistant and susceptible alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars in response to aphid feeding[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2018, 17(11): 2518−2527

[53] ZHAO Y, WEI X H, JI X Z, et al. Endogenous NO-mediated transcripts involved in photosynthesis and carbohydrate metabolism in alfalfa (*Medicago sativa* L.) seedlings under drought stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 141: 456−465

[54] PER T S, KHAN N A, REDDY P S, et al. Approaches in modulating proline metabolism in plants for salt and drought stress tolerance: Phytohormones, mineral nutrients and transgenics[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 115: 126−140

[55] RUAN Y L. Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 33−67

[56] SAFTNER R A, WYSE R E. Effect of plant hormones on sucrose uptake by sugar beet root tissue discs[J]. Plant Physiology, 1984, 74(4): 951−955

[57] PARIDA A K, DAS A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2005, 60(3): 324−349

[58] OGAWA K. Glutathione-associated regulation of plant growth and stress responses[J]. Antioxidants & Redox Signaling, 2005, 7(7/8): 973−981

[59] TEH C Y, MAHMOOD M, SHAHARUDDIN N A, et al. *In vitro* rice shoot apices as simple model to study the effect of NaCl and the potential of exogenous proline and glutathione in mitigating salinity stress[J]. Plant Growth Regulation, 2015, 75(3): 771−781

[60] 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

[61] IQBAL N, UMAR S, KHAN N A, et al. A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: Regulation of proline metabolism[J]. Environmental and Experimental Botany, 2014, 100: 34−42

[62] PYE M F, DYE S M, RESENDE R S, et al. Abscisic acid as a dominant signal in tomato during salt stress predisposition to *Phytophthora* root and crown rot[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 525

[63] KHAN M I R, IQBAL N, MASOOD A, et al. Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation[J]. Plant Signaling & Behavior, 2013, 8(11): e26374

[64] CANARINI A, MERCHANT A, DIJKSTRA F A. Drought effects on *Helianthus annuus* and *Glycine max* metabolites: from phloem to root exudates[J]. Rhizosphere, 2016, 2: 85−97

[65] OBURGER E, GRUBER B, SCHINDLEGGER Y, et al. Root exudation of phytosiderophores from soil-grown wheat[J]. New Phytologist, 2014, 203(4): 1161−1174