网络出版时间:2026-02-04 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.08.011

林木根系分泌物与根际微生物交互作用研究进展

陈悦,王海燕

(林木资源高效生产全国重点实验室/森林培育与保护教育部重点实验室/北京林业大学 林学院,北京 100083)

[摘 要] 根系分泌物作为植物与根际微生物互作的核心媒介,通过信号传递与能量供给双重机制决定了根际微生态系统的结构与功能。研究林木根系分泌物和根际微生物间的相互作用机制,对促进林木健康、提升森林生态系统功能具有重要意义。近30年来林木根系分泌物和根际微生物相互作用机制的研究表明,林木根系分泌物通过提供营养、引发微生物趋化和改变土壤性质等方式调控根际有益微生物的数量、结构及其生化功能;面对病原微生物入侵,根系分泌物通过建立特异的微生物群落或分泌特定物质进行抵御,但同时根际微生物也通过形成菌根等方法调节林木根系的分泌作用;氮、磷和重金属胁迫以及人为干预可通过调节林木根系分泌物代谢通路,实现植物-微生物关系的重构。未来研究应运用新技术,以更全面、深入地揭示林木根系分泌物与根际微生物的复杂关系与互作机理。

[关键词] 根系分泌物;林木;根际微生物;植物-微生物交互作用;微生物群落

[中图分类号] S714.3 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)08-0102-09

Interactions between forest tree root exudates and rhizosphere microorganisms: a review

CHEN Yue, WANG Haiyan

(*State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Key Laboratory of Forest Cultivation and Protection, Ministry of Education, College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing* 100083, *China*)

Abstract: Root exudates, as the primary mediators of interactions between plants and rhizosphere microorganisms, determine the structure and function of the rhizosphere microorganisms through dual mechanisms of signaling and energy provision. It is of great significance to study the interaction mechanisms between forest tree root exudates and rhizosphere microorganisms for promoting the health of forest trees and enhancing forest ecosystem functions. The article summarizes the interaction mechanisms between root exudates and rhizosphere microorganisms in forest trees over nearly three decades. The results reveal that forest tree root exudates regulate the abundance, structure, and biochemical functions of beneficial rhizosphere microorganisms by providing nutrients, acting as chemoattractants, and modifying soil properties. In response to pathogenic microbial invasion, root exudates contribute to defense by establishing specific microbial communities or secreting particular substances. At the same time, rhizosphere microorganisms can also modulate forest root exudation through processes such as mycorrhizal formation. Nitrogen, phosphorus, and heavy metal stresses, as well as anthropogenic interventions can function to restructure the plant-microbe relationship by regulating the metabolic pathways of forest root exudates. New technologies should be utilized in future research to reveal the complex relationships and interactions between root exudates and rhizosphere microorganisms in forest trees.

[收稿日期] 2025-06-16 [修回日期] 2025-07-26
[基金项目] 国家"十四五"重点研发计划项目(2024YFD2201001);国家科技基础资源调查专项基金项目(2021FY100801)
[作者简介] 陈悦(2000—),女,黑龙江泰来人,在读硕士,主要从事土壤生态学研究。E-mail:18810762021@163.com
[通信作者] 王海燕(1972—),女,湖北浠水人,教授,博士,博士生导师,主要从事土壤学、植物营养学研究。
E-mail:haiyanwang72@aliyun.com, Wanghaiyan72@bjfu.edu.cn

Key words: root exudate; forest tree; rhizosphere microorganism; plant-microbe interaction; microbial community

根际是由植物根系、土壤以及多种生物和非生物成分相互作用而形成的复杂微环境，是地球上最活跃且不断变化的环境之一[1]。根系分泌物作为植物与土壤交流的主要媒介，与包括细菌、古细菌、真菌、原生生物和病毒在内的根际微生物群落构成了一个紧密交织的互作体系[2]。根系分泌物种类繁多，目前主流观点是根据分子量将其分为低分子量化合物和高分子量化合物。大多数根系分泌物是低分子量化合物，包括氨基酸、小分子糖类、有机酸、脂肪酸等；小部分则以多糖和生物酶等高分子量化合物存在。除此以外，还有无机离子成分。根系分泌物的分类见表1。

表1　根系分泌物的分类

Table 1　Classification of root exudates

类别 Category		根系分泌物成分 Composition of the root exudates
低分子量化合物 Low molecular weight compound	氨基酸 Amino acid	甘氨酸、丙氨酸、缬氨酸、亮氨酸、脯氨酸、色氨酸、酪氨酸、苏氨酸、精氨酸、组氨酸、鸟氨酸、蛋氨酸、胱氨酸、赖氨酸、谷氨酸、异亮氨酸、半胱氨酸、苯丙氨酸、天冬氨酸、天冬酰胺、谷氨酰胺、γ-氨基丁酸、脱氧麦根酸、麦根酸 Glycine, alanine, valine, leucine, proline, tryptophan, tyrosine, threonine, arginine, histidine, ornithine, methionine, cystine, lysine, glutamic acid, isoleucine, cysteine, phenylalanine, aspartic acid, asparagine, glutamine, γ-aminobutyric acid, deoxymugineic acid, mugineic acid
	小分子糖 Small molecule sugar	核糖、阿拉伯糖、葡萄糖、半乳糖、果糖、木糖、甘露糖、鼠李糖、麦芽糖、蔗糖、棉子糖、乙酰葡萄糖胺、乙酰半乳糖胺 Ribose, arabinose, glucose, galactose, fructose, xylose, mannose, rhamnose, maltose, sucrose, raffinose, *n*-acetylglucosamine, *n*-acetylgalactosamine
	酚酸 Phenolic acid	对香豆酸、阿魏酸、儿茶酚、原儿茶酸、咖啡酸、水杨酸、丁香酸、香草酸、异香兰酸、藜芦酸、龙胆酸、肉桂酸、没食子酸、对羟基苯甲酸、对羟基苯乙酸 *p*-coumaric acid, ferulic acid, catechol, protocatechuic acid, caffeic acid, salicylic acid, syringic acid, vanillic acid, isovanillic acid, veratric acid, gentisic acid, cinnamic acid, gallic acid, 4-hydroxybenzoic acid, 4-hydroxyphenylacetic acid
	有机酸 Organic acid	柠檬酸、苹果酸、琥珀酸、乌头酸、肉桂酸、*L*-酒石酸、马来酸、草酸、乳酸、甲酸、乙酸、丙酸、丁酸、戊酸、丙二酸、戊二酸、己二酸、丙酮酸、乙醇酸、乙醛酸、苯甲酸、苯乙酸、延胡索酸 Citric acid, malic acid, succinic acid, aconitic acid, cinnamic acid, *L*-tartaric acid, maleic acid, oxalic acid, lactic acid, formic acid, acetic acid, propionic acid, butyric acid, valeric acid, malonic acid, glutaric acid, adipic acid, pyruvic acid, glycolic acid, glyoxylic acid, benzoic acid, phenylacetic acid, fumaric acid
	脂肪酸 Fatty acid	油酸、亚油酸、亚麻酸、硬脂酸、豆蔻酸、棕榈酸、花生酸 Oleic acid, linoleic acid, linolenic acid, stearic acid, myristic acid, palmitic acid, arachidic acid
	类固醇 Steroid	豆甾醇、油菜甾醇、谷甾醇 Stigmasterol, campesterol, sitosterol
	类黄酮 Flavonoid	柚皮素、儿茶素、花青素、山柰酚、芦丁、槲皮素、槲皮苷、白杨素 Naringenin, catechin, anthocyanidin, kaempferol, rutin, quercetin, quercitrin, chrysin
	生长因子 Growth factor	生物素、泛酸、硫胺素、胆碱、肌醇、烟酸、对氨基苯甲酸 Biotin, pantothenic acid, thiamine, choline, inositol, niacin, 4-aminobenzoic acid
	植物激素 Phytohormone	生长素、赤霉素、细胞分裂素、乙烯、稻壳酮B Auxin, gibberellin, cytokinin, ethylene, momilactone B
	其他 Others	萜类、核苷酸类、二十八醇、三十烷醇、香兰素、尿囊素、多肽、糖苷、皂角苷 Terpenoids, nucleotides, octacosanol, triacontanol, vanillin, allantoin, polypeptides, glycosides, saponins
高分子量化合物 High molecular weight compound	多糖 Polysaccharide	多聚半乳糖醛酸 Polygalacturonic acid
	生物酶 Enzyme	脲酶、磷酸酶、硫酸酶、蛋白酶、淀粉酶、蔗糖酶、转化酶、磷酸酯酶、木聚糖酶、硝酸还原酶、吲哚乙酸氧化酶、多聚半乳糖醛酸酶 Urease, phosphatase, sulfatase, protease, amylase, sucrase, invertase, phosphoesterase, xylanase, nitrate reductase, indole-3-acetic acid oxidase, polygalacturonase
无机离子 Inorganic ion		H^+, K^+, Ca^{2+}, Na^+, Mg^{2+}, NH_4^+, SO_4^{2-}, Cl^-, NO_3^-, HPO_4^{2-}, CN^-

注：表1参考文献[3]制作。

Note: Table 1 is based on the reference [3].

根系分泌物成分及其含量是调控根际微生态功能的重要因素，但微生物也可以通过改变植物根系活力、促进共生关系或调控基因表达等方式影响植物的代谢过程，从而影响根系分泌物的成分及含量。目前，根系分泌物与根际微生物的交互作用机制已成为国内外的研究热点，但现有的研究并未针对林木根系分泌物与根际微生物的关系进行深入探讨。为此，本研究以林木为对象，从根系分泌物

对根际微生物群落结构及生化功能的调控、微生物群落对根系分泌物的改变以及分泌物-微生物互作关系的影响因素等方面进行综述,探讨林木根系分泌物与根际微生物的互作机制,以期为天然林或人工林根际微生态的管理和改良提供参考。

1 林木根系分泌物对根际有益微生物的调控作用

1.1 根系分泌物对根际有益微生物生物量(数量)及群落结构的影响

根际有益微生物(plant growth-promoting microorganisms,PGPM)主要包括土壤中大部分细菌、部分真菌、古细菌、放线菌以及其他有益原生生物,其通过促进植物养分吸收、产生抗菌物质、诱导抗性和与病原菌竞争营养等方式促进植物生长及提高植物抗性[4]。根系分泌物对有益微生物生物量(数量)的影响主要通过两种方式,第一种方式是其作为能量来源直接供给微生物,促进微生物生长与繁殖。有报道发现,植物从光合作用中固定的碳有5%~25%以根系分泌物的形式释放到根际土壤中,其中糖类、有机酸、氨基酸等是根际微生物易于利用的能量来源[5-6]。但最新研究也表明,微生物对有机酸的偏好可能优于糖类,这对"糖是土壤微生物最容易获得和快速消耗的基质"的普遍假设带来了挑战[7]。根系分泌物对有益微生物生物量(数量)影响的第二种方式源于土壤微生物的趋化性,即微生物利用趋化受体感应环境中的化学浓度梯度,向根际区域移动并定殖的特性[5]。目前,关于土壤微生物趋化性的研究在木本植物领域严重缺乏,而对于非木本植物的研究则较为深入,例如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)分泌的三萜物质会引诱土壤变形菌门(Proteobacteria)富集;假单胞菌属(*Pseudomonas*)和类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)细菌对香蕉(*Musa acuminata*)根系分泌物中1-溴十二烷、2,6-二叔丁基-4-甲基苯酚等物质的趋化反应比对照高1.76~7.75倍[8-9]。

根系分泌物对根际有益微生物群落结构的影响主要源于其化学成分的差异,这种差异会导致微生物种群产生特异性响应。欧洲榛子(*Corylus avellana*)根际释放的碳较多,因此吸引并富集了更多变形菌门、放线菌门(Actinobacteriota)等依赖易降解碳源的土壤微生物,并促进了土壤真菌的生长[10]。樟子松(*Pinus sylvestris*)根系分泌物会增加与硝化和固氮有关的土壤微生物的丰度,但降低了土壤反硝化微生物群落的丰度[11]。另有研究发现,白梭梭(*Haloxylon persicum*)与梭梭(*Haloxylon ammodendron*)的根际土壤微生物群落结构存在差异,这主要是由于其根系分泌物中的类固醇、萜类化合物以及其他次生代谢成分有所不同[12]。杨属(*Populus*)植物根际土壤中优势和关键菌群明显不同,这是由于根系分泌物中香豆素、水杨酸、龙胆酸、橄榄苦苷、独脚金内酯等含量存在差异[13-14]。以上研究显示,林木通过其特有的根系分泌物及其代谢特性影响有益微生物,从而形成了特异的根际微生物群落[15]。

不同浓度根系分泌物可能对有益微生物的数量或结构产生不同影响。研究表明,较低浓度杨树根系分泌物对土壤微生物多样性指数产生了显著影响,而高浓度分泌物的影响则不显著;夹竹桃(*Nerium oleander* L.)根系分泌物浓度越高,其根际土壤微生物多样性指数也越高,这种差异可能源于杨树和夹竹桃根系分泌物的化学组分不同,导致其对微生物的抑制或富集效应表现出种间特异性[16-17]。

根系分泌的化感物质可能会抑制根际有益微生物的生长。火炬树(*Rhus typhina* L.)根系分泌物会使臭椿(*Ailanthus altissima*)根际土壤假单胞菌属等关键微生物类群的丰度减小,表明林木根系分泌物可能作为化学信号,干扰其他植物与有益微生物的互作[18]。

1.2 根系分泌物对根际有益微生物形态与定殖的影响

林木根系分泌物可改变根际微生物形态,影响菌体的分支模式,并调控微生物的定殖过程。例如欧洲云杉(*Picea abies*)分泌的水杨酸和脱落酸以低促高抑的模式影响真菌*Tricholoma vaccinum*的菌丝分支,紫穗槐(*Amorpha fruticosa* L.)的根系分泌物能诱导根瘤细菌(*Mesorhizbium amorphae*)产生更多的结瘤因子,促进其定殖[19-20]。

芦丁、槲皮素等类黄酮物质是真菌定殖过程中的重要化学信号,能诱导*Laccaria bicolor*等共生真菌关键效应蛋白基因*MiSSP7*的表达,该基因表达的蛋白能与植物细胞膜磷脂结合,从而使真菌菌丝能穿透杨树根部进入共质体空间[21];在真菌向乌桕(*Triadica sebifera*)根际定殖过程中,槲皮素也具有化学介导作用,表明类黄酮物质促进微生物定殖机制可能普遍存在于植物-微生物互作中[22]。此外,

脱硫生物素、烟酸等化合物的促进定殖功能也在马尾松（*Pinus massoniana*）中被发现；但对 *Allocasuarina nana* 的研究则显示，酚类或萜类化合物可能会抑制外生菌根（ECM）真菌孢子萌发[23-24]。

林木根系分泌物中特定的某些物质或其浓度会激活根际土壤微生物特定基因，调控菌丝分支、细菌代谢等共生过程。例如，落叶松（*Larix gmelinii*）根系分泌物中的松内酯激活了 ECM 真菌 *Pisolithus tinctorius* 编码组氨酸激酶的基因 *Pthik*1，而该基因及其下游基因可能负责启动菌丝分支[25]。沙枣（*Elaeagnus angustifoli*）分泌的类黄酮、糖类、有机酸等化合物不仅能诱导 *Parafrankia soli* 等共生细菌的代谢，还能上调细菌的 Type Ⅱ 和 Type Ⅳ 分泌系统表达，而这些分泌系统可能参与效应分子 EF-Tu 的分泌，从而促进细菌抑制植物的免疫反应，最终实现细菌在宿主根部的定殖[26]。

1.3　根系分泌物对根际有益微生物生化功能活性的影响

微生物通过其细胞内外的生化反应对土壤中的物质进行利用、分解或转化。研究发现，根系分泌物能增强或减弱微生物的呼吸作用。例如，林木根系分泌物中的草酸增加了针阔混交林中微生物对天然有机碳的分解；糖枫（*Acer saccharum* L.）和美国水青冈（*Fagus grandifolia* Ehrh.）等树种的酚类或类黄酮物质对微生物呼吸有明显影响，其中苯甲酸和柚皮素会增加微生物呼吸，而紫杉醇、咖啡酸、儿茶酚和儿茶素会抑制微生物呼吸[27-28]。

微生物对氮、磷的转化以及对难降解有机质的分解等受根系分泌物的调控。云杉（*Picea asperata*）幼苗根系分泌物显著促进了枯草芽孢杆菌（*Bacillus subtilis*）、硝化杆菌（*Nitrobacter hamburgensis*）和反硝化短枝单胞菌（*Brachymonas denitrificans*）3 种土壤氮转化细菌的生长，从而加快土壤氮循环过程[29]。山核桃（*Carya cathayensis* Sarg.）根系分泌物使多粘类芽孢杆菌（*Paenibacillus polymyxa* QP22）和产酶溶杆菌（*Lysobacter enzymogenes* CQ18）培养液中酸性、中性和碱性磷酸酶活性显著增强，提高了磷生化反应速率[30]。在糖槭（*Acer saccharum*）森林土壤中，苯甲酸和葡萄糖能提高微生物分泌的 β-1,4-葡萄糖苷酶、酸性磷酸酶等胞外酶活性，加速难降解有机质的分解[31]。还有研究发现，根系分泌物能激活根际土壤微生物的特定基因，相较于非根际土壤，红皮柳（*Salix sinopurpurea*）根际土壤中放线菌、红螺菌、伯克霍尔德菌等加氧酶基因表达明显增强[32]。

1.4　根系分泌物通过改变土壤环境影响根际有益微生物

根系分泌物通过调控土壤理化性质影响微生物代谢，间接改变根际有益微生物的活性。研究发现，槟榔（*Areca catechu* L.）根系分泌的氨基酸、植物激素、有机酸、酚酸、类黄酮等物质提高了土壤中钾和有机质含量，促进了槟榔与微生物协同作用[33]。欧洲榛子分泌物加速了土壤有机碳、氮和磷的矿化，通过释放无机养分刺激了微生物活动[10]。根系分泌的草酸能破坏矿物-有机结合体，将碳释放出来以供云冷杉林土壤微生物利用，显著增加了变形菌门和放线菌门的丰度[34]。还有研究发现，闽楠（*Phoebe bournei*）幼林根系分泌的单萜、倍半萜及含氧萜类衍生物与土壤全氮、全磷、全钾、有效氮含量呈显著相关，细菌群落主要受根系分泌物调控，而真菌群落同时受土壤理化性质和根系分泌物的共同影响[35]。以上现象在槟榔根系分泌物添加试验中也有发现，氨基酸、有机酸、类黄酮和糖会显著影响土壤 pH 值、有机质、速效钾和碱解氮含量，而土壤 pH 值和速效钾是影响真菌群落结构的主要决定因素[33]。由此可见，根系分泌物通过有机质矿化及环境因子调节，间接影响了微生物的代谢或活性。

2　林木根系分泌物对根际非有益微生物的调控作用

2.1　根系分泌物促进病原微生物的侵染

在植物病害中，大部分病害由真菌、线虫或细菌侵染引起。根系分泌物对病原微生物的生态适应性和致病力具有双向调控作用。在促进侵染方面，根系分泌物能为病原体提供外源碳源或激活其休眠结构。厚荚相思（*Acacia crassicarpa* Benth.）根系分泌物中的糖类和有机酸作为易分解的碳源，通过食物链使线虫丰度提高 35.3%[36]。橄榄（*Canarium album*）品种‘Arbequina’和‘Picual’的根系分泌物能显著诱导大丽轮枝菌（*Verticillium dahliae*）分生孢子和微菌核的发芽[37]。还有研究发现，槟榔根分泌物中的类黄酮和有机酸添加进咖啡园土壤后，潜在病原真菌镰刀菌属（*Fusarium*）的丰度明显提高；咖啡品种‘Liberica’根系分泌的芥子酸、香草酸等酚酸类物质易诱发土传病害[33,38]。

2.2　根系分泌物抑制病原微生物的侵染

植物根系分泌物可以通过破坏病原体细胞形

态、生物膜形成等关键生理过程,直接抑制土传病原体。抗性橄榄品种'Frantoio'分泌的橄榄苦苷和羟基酪醇能破坏病原菌孢子萌发阶段细胞壁的完整性,直接抑制病原菌萌发[37]。高抗性番石榴(*Psidium eugeniaefolia*)根系分泌物中含有9-吖啶酮、二美吖啶等驱除线虫的特异性化合物,这些化合物通过多种途径增强宿主免疫力,例如直接与幼虫表皮胶原蛋白结合,杀死幼虫[39]。水培银杏幼苗根系分泌物中类黄酮和萜类化合物能破坏尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)和立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)的细胞结构,从而达到抗菌效果[40]。

相较于其他树种,桑树(*Morus alba* L.)在抗病机制研究领域展现出显著优势。桑根系分泌物中的芥酸酰胺、油酰胺和樟脑溴等活性物质通过影响细菌的细胞形态和胞外多糖含量,抑制细菌性枯萎病的病原体生长活性;也有研究发现,以上活性物质能显著抑制桑树青枯菌(*Ralstonia pseudosolanacearum* MRS-5)的生物膜形成和运动能力[41-42]。

2.3 根系分泌物通过拮抗菌群落间接抑制病原微生物的侵染

在应对病原微生物侵染过程中,植物通过动态调控根系分泌物组分,实现对根际微生物群落的双向调控:一方面抑制病原微生物的增殖,另一方面招募具有拮抗功能的有益微生物类群。茶树(*Camellia sinensis*)感染茶灰枯病后,根际土壤中的木霉菌(*Trichoderma*)、青霉菌(*Penicillium*)、假单胞菌、链霉菌(*Streptomyces*)和芽孢杆菌(*Bacillus*)的丰度显著增加,而这些微生物多数可抑制茶灰枯病病原菌生长[43]。也有研究发现,槟榔根分泌物中类黄酮、有机酸和植物激素等物质增加了芽孢杆菌属有益细菌的相对丰度,降低了伯克霍尔德氏菌属(*Burkholderia*)病原菌的丰度[33]。研究发现,有益共生菌通过竞争营养、产生抗菌物质或诱导植物抗性,提高了林木对病原微生物的抗性[37]。

3 根际微生物对林木根系分泌物的影响

3.1 有益细菌与共生菌根真菌对根系分泌物的影响

植物-细菌构成了一个复杂的互作体系,接种有益细菌可能改变宿主根系分泌物的分泌量和分泌速率。将多噬伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia multivorans* WS-FJ9)接种到杨树根系上后,总体可以增加根系葡萄糖酸的分泌量[44]。接种枯草芽孢杆菌后,地中海柏木(*Cupressus sempervirens* L.)的根系分泌速率增加了2.3倍[45]。施用生物防治细菌后,不同橄榄品种根系分泌物的组分有明显差异[46]。研究发现,相较于种植在无菌土壤中的杨树幼苗,种植在天然土壤中的杨树幼苗根系分泌的代谢物含量更少,推测微生物可能通过代谢或信号调控抑制了杨树根系分泌物产生,可能是因为树种或研究方法存在差异所致[14]。

根际真菌与林木共生后会改变根系分泌物含量。接种摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*)后,柑橘(*Citrus reticulata*)根际的酚酸和萜类化合物相对含量显著增加,烷烃、酯和酰胺的相对含量显著降低[47]。在干旱胁迫下接种橙黄硬皮马勃(*Scleroderma citrinum*)或琥珀乳牛肝菌(*Scleroderma citrinum*)后,马尾松根系各类分泌物相对含量发生了变化,其中萜类、有机酸类相对含量下降,醛类含量增加[48]。在CO_2和镉浓度升高的情况下,接种丛枝菌根(AM)真菌降低了刺槐(*Robinia pseudoacacia*)根际土壤中糖类、总黄酮、总酚酸、对羟基苯甲酸等物质的浓度,但增加了香豆酸浓度[49]。与马尾松非菌根苗相比,红汁乳菇-马尾松菌根苗根系分泌物组分明显不同,这些差异代谢物广泛分布在代谢途径、抗生素生物合成、赖氨酸降解、次生代谢产物合成等28条通路中[23]。

3.2 非有益微生物对根系分泌物的影响

真菌、线虫或细菌侵染林木后,林木根系分泌物成分可能会发生改变,这可能会削弱植物对其他病原体的防御能力。例如,象耳豆根结线虫(*Meloidogyne enterolobii*)寄生番石榴后,番石榴根系分泌物成分发生了变化,导致其对镰刀菌的抗病性下降[50]。但根系分泌物成分的改变也可能是植物面对外源侵染的防御策略。火炬松(*Pinus taeda* L.)幼苗被病原体和腐生菌定殖后,其根系分泌的碳增加,从而促进根际有益细菌生长或刺激ECM真菌产生防御物质[51]。还有报道发现,在再植病发病土壤上生长的苹果植株会分泌更多二苯并呋喃等植物抗毒素,以抑制病原菌生长[52]。差异转录组分析结果显示,桑树对青枯病病原菌侵染的分子响应机制为:侵染后,桑树根部水通道蛋白基因*MnPIP1*;1、*MnTIP4*;1表达显著下调,糖运输相关基因*SWEET2*、*SWEET6b*以及Ⅲ型分泌系统主要调控基因*hrpB*表达上调,以上基因可能与根系分泌物的产生及组分调控存在间接但密切的关联,但目前尚

无研究阐明其中的机制[53]。

4　林木根系分泌物与微生物互作关系的影响因素

4.1　非生物因素

林木根系分泌物与根际微生物的互作是一个动态过程，受多种非生物因素的调控，如CO_2浓度、温度、重金属和干旱胁迫等。

CO_2升高会增加碳源向刺槐根系的分配，促进AM真菌定殖[49]。但也有研究发现，CO_2升高显著增加黑荆（*Acacia mearnsii*）和尾叶桉（*Eucalyptus urophylla*）根际的抗菌物质，进而遏制土壤微生物生物量的增加[54]。温度升高会影响云杉、冷杉（*Abies fabri*）根系碳通量，改变根际C∶N，进而影响土壤氮转化细菌的生长和繁殖[29,55]。研究发现，增温减少了ECM树种对菌根真菌的碳输入，但AM树种却未受影响[56]。在15或20 ℃下，根系分泌物与细菌-真菌的网络节点较少，但在25 ℃下显著增多，这可能由于有机酸在高温下更易溶解土壤矿物，间接促进了与微生物的共生[57]。

作为植物生长过程中的基本元素，氮、磷会影响植物-微生物共生系统。添加氮后，油松（*Pinus tabuliformis*）的根系分泌物减少，抑制了根际微生物数量[58]。氮限制导致桉树（*Eucalyptus* spp.）根系柠檬酸盐分泌增加，却不会影响土壤微生物生物量[59]。在多噬伯克霍尔德氏菌WS-FJ9-杨树体系中，葡萄糖酸的分泌受磷的影响，磷胁迫时该物质由杨树根系分泌，无磷胁迫时则由菌株分泌[44]。橡胶树（*Hevea brasiliensis*）的磷获取策略随土壤磷含量高低而异，低磷环境下磷主要由根系自主吸收，而高磷环境下则由菌株与根系协作分泌[60]。

重金属胁迫可激活菌根真菌与植物的协同防御网络。在Cu和Cd胁迫下，油松ECM共生体通过分泌耐热蛋白强化物理屏障，以抵御重金属胁迫；而AM真菌一方面通过调节根际pH，形成Cd-磷酸盐沉淀，另一方面激活脂类合成相关通路，构建化学防护体系[49,61]。另有研究表明，干旱降低了根际细菌网络的连通性和复杂性，但迫使马尾松增加对ECM真菌的碳输入，以促进菌根定殖，扩大植物根系吸收面积，抵御干旱[48]。以上研究表明林木在面对重金属污染和干旱胁迫时，通过加强与根际微生物的共生关系以提升其抗逆性。

4.2　生物因素与人类干预

林木与微生物的互作关系可能随林龄增加而发生改变。20年生油松主要依赖根系形态的扩展以吸收土壤养分，但50年生油松通过提升根系分泌速率，影响了外生菌根定殖率，对菌根真菌的依赖性有所增强[62]。修剪和嫁接等人为干预措施可影响林木根系分泌物组分，从而影响有益菌群与病原菌群。与未修剪的茶树相比，修剪后的茶树根系分泌物增加，根际的革兰氏细菌、真菌、放线菌数量增加，而反硝化细菌数量则减少[63]。咖啡（*Coffea canephora*）‘Robusta’的根分泌物易诱发土传病害和自毒，但将其作为接穗与‘Liberica’砧木嫁接后，苯丙烷类代谢、几丁质酶等生物合成通路显著上调，根际有益菌丰度提升，病原真菌丰度降低；在樱桃（*Prunus spinosa*）嫁接上也有相似效果[38,64]。

混交种植通过抑制化感物质释放，会产生更高效的微生物功能群。与巨桉（*Eucalyptus grandis*）人工纯林相比，桤木与巨桉混交林中的桉树根系酚酸、类黄酮、不饱和内酯和糖苷等化感物质的释放量减少，从而影响了根际硝化、固氮和纤维素分解细菌的数量[65]。杉木（*Cunninghamia lanceolata*）与浙江楠（*Phoebe chekiangensis*）混交后，改变了根际土壤化感物质含量，其中邻苯二甲酸二丁酯含量显著降低，而油酸甲酯、棕榈酸和硬脂酸含量提高，混交林土壤丛枝菌根真菌群落多样性和丰富度显著高于杉木纯林[66]。

5　研究展望

林木根系分泌物与微生物互作研究仍面临一些关键挑战，需在以下方面深化：

1）过去对分泌物-微生物交互作用的研究大多集中在拟南芥、番茄（*Solanum lycopersicum*）等非木本植物上，林业领域相关研究较少。但木本植物根系构型较草本植物复杂，关于草本植物的结论外推至森林场景存在不确定性，因此必须加强针对林木根际互作机制的专门研究，尤其要深入探究木本植物根系分泌物中不同化学组分对土壤微生物的影响。建议研究对象优先选择具有生态代表性及经济价值的乔木树种，并设计涵盖不同林木发育阶段和生境类型的研究。

2）总体来看，目前研究方法上多为模拟添加或盆栽试验，缺少林地田间试验，同时大部分研究仍集中在表观性状，对机理的研究还不够深入。今后，可利用蛋白质组学、转录组学以及代谢组学等方法，基于高通量测序、宏基因组测序，开展代谢组

分析、菌株分离回接验证,探明宿主林木对根际微生物特异性的影响因素与调控机理,从分子水平揭示林木根系分泌物与微生物之间的互作机制。

3)在对林木根系分泌物的研究中,除了关注其组分外,还需利用电子显微镜、核磁共振等技术,探索不同种类分泌物在林木根际中的空间位置,全面解析根系分泌物与根际微生物的复杂种间互作关系。

[参考文献]

[1] PARK I, SEO Y S, MANNAA M. Recruitment of the rhizomicrobiome army: assembly determinants and engineering of the rhizosphere microbiome as a key to unlocking plant potential [J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1163832.

[2] MARTIN F M, UROZ S, BARKER D G. Ancestral alliances: plant mutualistic symbioses with fungi and bacteria[J]. Science, 2017, 356(6340): eaad4501.

[3] 付小彤,李楠楠,张一涵,等. ABC转运蛋白调控植物根系分泌物外排的研究进展[J]. 沈阳农业大学学报, 2024, 55(6): 779-787.
FU X T, LI N N, ZHANG Y H, et al. Research progress of ABC transporter in regulating plant root exudation efflux[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2024, 55(6): 779-787.

[4] 丁娜,林华,张学洪,等. 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 N, LIN H, ZHANG X H, et al. Interaction mechanism between root secretion and rhizosphere microorganisms: a review[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2022, 53(5): 1212-1219.

[5] LAMICHHANE J R, BARBETTI M J, CHILVERS M I, et al. Exploiting root exudates to manage soil-borne disease complexes in a changing climate[J]. Trends in Microbiology, 2024, 32(1): 27-37.

[6] LI H, BÖLSCHER T, WINNICK M, et al. Simple plant and microbial exudates destabilize mineral-associated organic matter via multiple pathways[J]. Environmental Science & Technology, 2021, 55(5): 3389-3398.

[7] WIESENBAUER J, GORKA S, JENAB K, et al. Preferential use of organic acids over sugars by soil microbes in simulated root exudation[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2025, 203: 109738.

[8] LIN H, LAI C X, YU G, et al. Root exudate-driven rhizospheric recruitment of plant growth-promoting rhizobacteria[J]. Pedosphere, 2025, 35(1): 216-228.

[9] YANG L H, ZHOU Y, GUO L J, et al. The effect of banana rhizosphere chemotaxis and chemoattractants on *Bacillus velezensis* LG14-3 root colonization and suppression of banana *Fusarium* wilt disease[J]. Sustainability, 2023, 15(1): 351.

[10] LASOTA J, KAŹMIERCZAK M, BŁOŃSKA E. Understory shrub root systems and their exudates improve soil biochemistry in pine stands in temperate climate[J]. Rhizosphere, 2024, 29: 100868.

[11] BI B Y, HAN F P. *Pinus sylvestris* root exudates indirectly facilitate *Amorpha fruticosa* growth performance by altering the nitrogen cycle[J]. Plant and Soil, 2024, 504(1): 799-815.

[12] WU D Y, HE X M, JIANG L M, et al. Root exudates facilitate the regulation of soil microbial community function in the genus *Haloxylon*[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1461893.

[13] LI M J, SONG Z, LI Z B, et al. *Populus* root exudates are associated with rhizosphere microbial communities and symbiotic patterns[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 1042944.

[14] FRACCHIA F, GUINET F, ENGLE N L, et al. Microbial colonisation rewires the composition and content of poplar root exudates, root and shoot metabolomes[J]. Microbiome, 2024, 12(1): 173.

[15] YU L, ZI H Y, ZHU H G, et al. Rhizosphere microbiome of forest trees is connected to their resistance to soil-borne pathogens[J]. Plant and Soil, 2022, 479(1): 143-158.

[16] 沈凤英,吴伟刚,李亚宁,等. 不同浓度植物根系分泌物微生态效应研究[J]. 生态环境学报, 2021, 30(2): 313-319.
SHEN F Y, WU W G, LI Y N, et al. Study on microecological effects of root exudates of garden plants with different concentrations[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2021, 30(2): 313-319.

[17] 王宜军,刘训金. 杨树根系分泌物对土壤养分和微生物的调控作用[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2023, 54(4): 562-569.
WANG Y J, LIU X J. The regulating roles of root exudates of poplars on soil nutrients and microorganisms[J]. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition), 2023, 54(4): 562-569.

[18] XU Z W, GUO X, ALLEN W J, et al. Native tree root exudates promote tolerance of simulated herbivory of an invasive tree via altered functional traits[J]. Plant and Soil, 2022, 479(1): 389-404.

[19] ABDULSALAM O, WAGNER K, WIRTH S, et al. Phytohormones and volatile organic compounds, like geosmin, in the ectomycorrhiza of *Tricholoma vaccinum* and Norway spruce (*Picea abies*)[J]. Mycorrhiza, 2021, 31(2): 173-188.

[20] 庄倩,赵晓娟,宋福强. 紫穗槐丛枝菌根(AM)系分泌物诱导根瘤菌结瘤因子及作用研究[J]. 西北林学院学报, 2018, 33(3): 164-168.
ZHUANG Q, ZHAO X J, SONG F Q. *Amorpha fruticosa* arbuscular mycorrhizal (AM) root exudates induced nodulation factors of rhizobia and their interactions[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018, 33(3): 164-168.

[21] PLETT J M, MARTIN F. Poplar root exudates contain compounds that induce the expression of *MiSSP7* in *Laccaria bicolor*[J]. Plant Signaling & Behavior, 2012, 7(1): 12-15.

[22] TIAN B L, PEI Y C, HUANG W, et al. Increasing flavonoid concentrations in root exudates enhance associations between

arbuscular mycorrhizal fungi and an invasive plant[J]. The ISME Journal, 2021, 15(7): 1919-1930.

[23] 申爱荣，谭著明，谭云，等. 利用代谢组学分析红汁乳菇-马尾松菌根苗根系分泌物[J]. 食用菌学报，2024，31(4)：101-118.
SHEN A R, TAN Z M, TAN Y, et al. Metabolomic analysis of root exudates of *Lactarius hatsudake-Pinus massoniana* mycorrhizal seedlings[J]. Acta Edulis Fungi, 2024, 31(4): 101-118.

[24] PLETT K L, MONK M, CARNEGIE A J, et al. Reduced growth of *Pinus radiata* in the presence of the Australian native *Allocasuarina nana* via direct allelopathy and inhibition of the pine-supporting mycorrhizal community[J]. Applied Soil Ecology, 2023, 187: 104852.

[25] HERRERA-MARTÍNEZA, RUIZ-MEDRANO R, GALVÁN-GORDILLO S V, et al. A 2-component system is involved in the early stages of the *Pisolithus tinctorius-Pinus greggii* symbiosis[J]. Plant Signaling & Behavior, 2014, 9(3): e28604.

[26] KAMMOUN I, MIOTELLO G, BEN SLAMA K, et al. The impact of *Elaeagnus angustifolia* root exudates on *Parafrankia soli* NRRL B-16219 exoproteome[J]. Journal of Genomics, 2024, 12: 58-70.

[27] LIAO C, BAO Y, CHENG X L. Shifts in microbial mechanism regulate carbon priming effect under two simulated root exudate and nitrogen addition in coniferous and broad-leaved forest soils[J]. Plant and Soil, 2025, 509(1): 701-713.

[28] ZWETSLOOT M J, KESSLER A, BAUERLE T L. Phenolic root exudate and tissue compounds vary widely among temperate forest tree species and have contrasting effects on soil microbial respiration[J]. New Phytologist, 2018, 218(2): 530-541.

[29] ZHANG Z L, QIAO M F, LI D D, et al. Do warming-induced changes in quantity and stoichiometry of root exudation promote soil N transformations via stimulation of soil nitrifiers, denitrifiers and ammonifiers[J]. European Journal of Soil Biology, 2016, 74: 60-68.

[30] 郑梦杰，谢炜，马行聪，等. 山核桃根系分泌物对溶磷菌生长及活化土壤磷的影响[J]. 林业科学，2024，60(6)：60-70.
ZHENG M J, XIE W, MA X C, et al. Effects of root exudation from *Carya cathayensis* on the growth and phosphorus activation ability of phosphorus-mobilization bacteria[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2024, 60(6): 60-70.

[31] ZWETSLOOT M J, UCROS J M, WICKINGS K, et al. Prevalent root-derived phenolics drive shifts in microbial community composition and prime decomposition in forest soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 145: 107797.

[32] PAGÉ A P, YERGEAU É, GREER C W. *Salix purpurea* stimulates the expression of specific bacterial xenobiotic degradation genes in a soil contaminated with hydrocarbons[J]. PLoS One, 2015, 10(7): e0132062.

[33] ZHAO S G, ZHANG A, ZHAO Q Y, et al. The impact of main *Areca catechu* root exudates on soil microbial community structure and function in coffee plantation soils[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1257164.

[34] WANG Q T, YUAN Y S, ZHANG Z L, et al. Exudate components mediate soil C dynamic through different priming mechanisms in forest soils[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 160: 103855.

[35] LUO Z, YANG X S, LI J, et al. Divergent effects of fertilizer regimes on taxonomic and functional compositions of rhizosphere bacteria and fungi in *Phoebe bournei* young plantations are associated with root exudates[J]. Forests, 2023, 14(1): 126.

[36] ZHAO C C, LI Y, ZHANG C L, et al. Considerable impacts of litter inputs on soil nematode community composition in a young *Acacia crassicapa* plantation[J]. Soil Ecology Letters, 2021, 3(2): 145-155.

[37] LÓPEZ-MORAL A, SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ A R, TRAPERO A, et al. Establishment of a method to collect root exudates from olive plants and its validation by determining the effect of root exudates against *Verticillium dahliae*[J]. Plant and Soil, 2023, 483(1): 625-642.

[38] SUN Y, YAN LI, ZHANG A, et al. Effects of grafting on the structure and function of coffee rhizosphere microbiome[J]. Agricultural-Basel, 2024, 14(10): 1854.

[39] NAGACHANDRABOSE S, RAJENDRAN P, GANESHAN S, et al. Resistance to *Meloidogyne enterolobii* in guava: screening of cultivated and wild types, resistance principles, and graft compatibility[J]. Scientia Horticulturae, 2024, 338: 113825.

[40] WANG Y W, JIANG Y B, LIU X M, et al. Analysis of *Ginkgo biloba* root exudates and inhibition of soil fungi by flavonoids and terpene lactones[J]. Plants, 2024, 13(15): 2122.

[41] LI P, WANG S Y, LIU M Y, et al. Antibacterial activity and mechanism of three root exudates from mulberry seedlings against *Ralstonia pseudosolanacearum*[J]. Plants, 2024, 13(4): 482.

[42] 史惠聪，王思怡，刘梦圆，等. 桑树根系分泌物鉴定及其主要活性物质对桑树青枯菌生长的影响研究[J]. 植物生理学报，2024，60(9)：1475-1485.
SHI H C, WANG S Y, LIU M Y, et al. Identification of mulberry root exudates and effects of main active compounds on the growth of *Ralstonia pseudosolanacearum*[J]. Plant Physiology Journal, 2024, 60(9): 1475-1485.

[43] WANG Q M, YANG R J, PENG W S, et al. Tea plants with gray blight have altered root exudates that recruit a beneficial rhizosphere microbiome to prime immunity against aboveground pathogen infection[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 774438.

[44] LI G X, WU X Q, YE J R, et al. Characteristics of organic acid secretion associated with the interaction between *Burkholderia multivorans* WS-FJ9 and poplar root system[J]. BioMed Research International, 2018, 2018(1): 9619724.

[45] OPPENHEIMER-SHAANAN Y, JAKOBY G, STARR M L, et al. A dynamic rhizosphere interplay between tree roots and soil bacteria under drought stress[J]. eLife, 2022, 11: e79679.

[46] LLORENS E,LÓPEZ-MORAL A,AGUSTÍ-BRISACH C. Root exudates metabolic profiling confirms distinct defense mechanisms between cultivars and treatments with beneficial microorganisms and phosphonate salts against *Verticillium* wilt in olive trees[J]. Phytopathology,2024,114(6):1393-1400.

[47] CHENG H Q,GIRI B,WU Q S,et al. Arbuscular mycorrhizal fungi mitigate drought stress in *Citrus* by modulating root microenvironment[J]. Archives of Agronomy and Soil Science,2022,68(9):1217-1228.

[48] 李敏,赵熙州,王好运,等. 干旱胁迫及外生菌根菌对马尾松幼苗根系形态及分泌物的影响[J]. 林业科学,2022,58(7):63-72.
LI M,ZHAO X Z,WANG H Y,et al. Effects of drought stress and ectomycorrhizal fungi on the root morphology and exudates of *Pinus massoniana* seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae,2022,58(7):63-72.

[49] WANG Y J,ZHANG C Y,WANG L,et al. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on low molecular weight soluble compounds in the rhizosphere soil of black locust seedlings grown in cadmium-contaminated soils under elevated CO_2 scenarios[J]. Plant and Soil,2023,486(1):469-486.

[50] GOMES V M,SOUZA R M,DA SILVEIRA S F,et al. Guava decline:effect of root exudates from *Meloidogyne enterolobii*-parasitized plants on *Fusarium solani in vitro* and on growth and development of guava seedlings under controlled conditions[J]. European Journal of Plant Pathology,2013,137(2):393-401.

[51] MEIER I C,AVIS P G,PHILLIPS R P. Fungal communities influence root exudation rates in pine seedlings[J]. FEMS Microbiology Ecology,2013,83(3):585-595.

[52] BUSNENA B A,BEERHUES L,LIU B Y. Biphenyl and dibenzofuran phytoalexins differentially inhibit root-associated microbiota in apple,including fungal and oomycetal replant disease pathogens[J]. Phytopathology,2025,115(2):181-191.

[53] 刘梦圆,王思怡,代薛,等. 桑树响应青枯病菌侵染的转录组学研究[J]. 蚕业科学,2024,50(5):398-408.
LIU M Y,WANG S Y,DAI X,et al. Transcriptome analysis of mulberry in response to the infection by *Ralstonia pseudosolanacearum*[J]. Acta Sericologica Sinica,2024,50(5):398-408.

[54] WU J H,YU S X. Effect of root exudates of *Eucalyptus urophylla* and *Acacia mearnsii* on soil microbes under simulated warming climate conditions[J]. BMC Microbiology,2019,19(1):224.

[55] LIU W L,JIANG Y L,SU Y,et al. Warming affects soil nitrogen mineralization via changes in root exudation and associated soil microbial communities in a subalpine tree species *Abies fabri*[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition,2022,22(1):406-415.

[56] CHARI N R,MURATORE T J,FREY S D,et al. Long-term soil warming drives different belowground responses in arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal trees[J]. Global Change Biology,2024,30(11):e17550.

[57] FANG K,KOU Y P,TANG N,et al. Differential responses of soil bacteria,fungi and protists to root exudates and temperature[J]. Microbiological Research,2024,286:127829.

[58] JING H,WANG H L,WANG G L,et al. The mechanism effects of root exudate on microbial community of rhizosphere soil of tree,shrub,and grass in forest ecosystem under N deposition[J]. ISME Communications,2023,3(1):120.

[59] HURTARTE L C C,SOUZA I F,ÁVILA R T,et al. Nitrogen limitation in eucalypt roots:a cascading influence on the mobilization of soil organic matter[J]. Biology and Fertility of Soils,2024,60(5):713-726.

[60] BI B Y,LI G C,GOLL D S,et al. Enhanced rock weathering increased soil phosphorus availability and altered root phosphorus-acquisition strategies[J]. Global Change Biology,2024,30(5):e17310.

[61] 张英伟,柴立伟,王东伟,等. Cu和Cd胁迫下接种外生菌根真菌对油松根际耐热蛋白固持重金属能力的影响[J]. 环境科学,2014,35(3):1169-1175.
ZHANG Y W,CHAI L W,WANG D W,et al. Effect of ectomycorrhizae on heavy metals sequestration by thermostable protein in rhizosphere of *Pinus tabulaeformis* under Cu and Cd stress[J]. Environmental Science,2014,35(3):1169-1175.

[62] WANG G R,LIN G G,ZHANG Y S,et al. Shifts from an extensive to an intensive root nutrient-acquisition mode with stand development of three *Pinus* species[J]. Journal of Ecology,2024,112(4):886-900.

[63] PRAMANIK P,PHUKAN M,GHOSH S,et al. Pruned tea bushes secrete more root exudates to influence microbiological properties in soil[J]. Archives of Agronomy and Soil Science,2018,64(8):1172-1180.

[64] CHEN L,BIAN L S,MA Q H,et al. Defensive alteration of root exudate composition by grafting *Prunus* sp. onto resistant rootstock contributes to reducing crown gall disease[J]. Horticulture Research,2024,11(4):uhae049.

[65] ZHANG D J,LI J J,HUANG Y M,et al. Root-soil facilitation in mixed *Eucalyptus grandis* plantations including nitrogen-fixing species[J]. Forest Ecology and Management,2022,516:120215.

[66] 杨淑雅,王镜如,朱滢滢,等. 杉木与浙江楠混交对根系分泌物和丛枝菌根真菌群落结构的影响[J]. 林业科学,2024,60:59-68.
YANG S Y,WANG J R,ZHU Y Y,et al. Effects of mixed plantation of *Cunninghamia lanceolata* and *Phoebe chekiangensis* on root exudates and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Scientia Silvae Sinicae,2024,60(9):59-68.

(责任编辑:李小平)