

文章编号: 1001-8166(2005)03-0330-08

根分泌的化感物质及其对土壤生物产生的影响*

梁文举, 张晓珂, 姜 勇, 孔垂华

(中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳生态实验站, 辽宁 沈阳 110016)

摘 要:植物根系分泌物包含多种功能次生物质, 其中化感物质是具有重要生理生化功能的一类物质, 这些化感物质释放到根际, 能够对土壤生物产生影响。现已发现, 根系是化感物质进入环境的重要通道。因此, 研究根分泌的化感物质具有重要的理论和实践意义。总结了根分泌化感物质的种类及其化感效应, 论述了化感物质在土壤中的迁移、转化及影响因素, 分析了生物和非生物因素与根系分泌化感物质之间的关系。此外, 根系分泌化感物质的研究手段对于所取得的研究结果至关重要, 其中根分泌物收集系统 (CRETS) 是收集根分泌化感物质的常用而且可行的方法之一。对于根分泌化感物质的分离鉴定技术有多种, 可根据需要选择适宜的分离方法。还重点列举了一些作物根分泌的化感物质对土壤生物产生的直接和间接影响, 阐明了根分泌的化感物质在土壤中所起的重要化感作用。根分泌物化感作用的研究已成为土壤生态学领域的热点与前沿课题, 自然条件下原位收集鉴定植物根系分泌物中的化感物质等诸多问题是该领域今后的研究重点。

关 键 词:根分泌物; 化感物质; 土壤生物; 土壤生态学

中图分类号: Q948.1; S154.1 **文献标识码:** A

0 前 言

人们早就了解到植物的根部可以分泌化学物质, 根释放分泌物是根系最重要的特性之一。对于根分泌物 (root exudate) 的研究也由来已久, 最早关于根系分泌物的研究始于 1904 年德国微生物学家 Hilten 所提出的根际 (rhizosphere) 概念^[1]。此后有关根系分泌物的研究也逐渐展开, 并在近一二十年成为世界的研究热点^[2]。

根分泌物是指那些健康完整的活体植物根系由根组织向土壤中释放的化学物质^[3]。广义的根分泌物包括活性的植物根组织直接释放及衰老组织或植物残根分解的产物; 狭义的概念指根细胞代谢产物。根分泌物具有各种各样的功能, 如通过生物合成所固定碳的 5% ~ 21% 是通过根分泌物转移到根

际的^[4]。在各种根分泌物中, 有一部分或其进一步的分解产物具有化感作用 (allelopathy), 成为土壤中有化感潜力的化学物质。Birkett 等^[5]对一些化感物质 (allelochemicals) 从植物体进入根际的途径进行了详细的描述。根际土壤 (rhizospheric soil) 是根分泌物及其转化分解产物的储存库, 通过根分泌释放的化感物质直接进入土壤中。有些植物为了释放植物毒素并对其他植物种产生影响, 其化学物质就必须通过土壤媒介移动到目标植物的根部。由根分泌到土壤中的这些化感物质经历了不同类型的迁移和生物降解 (biodegradation)^[6], 在此过程中能够直接或间接地对土壤生物 (soil biota) 产生影响。植物与土壤生物之间的生物化学相互作用一直是土壤生态学 (soil ecology) 领域重要的科学问题, 近年来也发现植物产生和释放到土壤中的化感物质能够对土壤

* 收稿日期: 2004-02-16; 修回日期: 2004-08-16

* 基金项目: 国家自然科学基金项目“免耕农田杂草群落特征及其生态防治研究”(编号: 30270271); 中国科学院“百人计划”项目“作物次生功能物质及其对土壤生物的影响”(编号: BR0401) 资助。

作者简介: 梁文举 (1964-), 男, 黑龙江兰西人, 研究员, 博士, 主要从事土壤生态学、土壤动物和植物化感研究。

E-mail: liangwj@iae.ac.cn

生物产生重要的影响。目前对化感作用的研究多集中在植物残体 (residues) 特别是秸秆分解所产生的化感物质向土壤中的释放^[7-9], 而往往土壤中活的植物根分泌的化感物质是研究的难点。此外, 根分泌物与土壤生物之间存在着微妙的化学通讯关系, 这种关系无论是从理论还是从应用角度说都具有积极的意义, 所以必将受到关注。因此, 本文对根分泌的化感物质及其对土壤生物的影响进行了综述, 阐明了根分泌物中的化感物质与土壤生物之间的关系, 为有效利用化感物质对土壤生物进行生态管理提供科学依据。

1 根分泌的化感物质

1.1 根分泌化感物质的种类

根分泌的化学物质种类很多, 常见的可以分为 3 大类: 一类为大分子有机物, 包括糖、蛋白质、酶和凝胶等; 另一类为小分子酸、酚和酮等; 第三类为生长激素、黄酮和甾类等^[10]。但其中具有化感作用或其他功能的物质种类是有限的。表 1 归纳了一些作物由根分泌的化感物质, 它们分别具有不同的化感效应, 在土壤生态系统中起到了重要的调控作用。

从表 1 中可以看出在已有的化感作用研究中,

表 1 作物根分泌的化感物质

Table 1 Allelochemicals from crop root exudates

作物	根分泌的化感物质	化感效应	参考文献
水稻 (<i>Oryza sativa</i>)	糖甙类黄酮、长链烯基间苯二烯、激动素	抑制稗草等伴生杂草	[11]
	对香豆酸、1H-吡啶—3-羟酸、壬酸、1H-吡啶—5-羟酸、1H-吡啶—3-羟醛、1,2-苯二羧基—二乙基己酯、羟基脂肪酸、二萜内酯、糖甙间羟基苯二酚	高浓度的对—香豆酸抑制稗草根的生长	[12]
			[13]
玉米 (<i>Zea mays</i>)	异羟脂肪酸	通过分泌物入侵影响周围植物生长	[14]
大豆 (<i>Glycine max</i>)	异黄酮和黄豆甙原	抑制植物生长, 对豆科根瘤菌的结瘤基因起诱导作用	[15]
	酚酸类化感物质		[16]
	邻苯二甲酸、丙二酸	对下茬大豆苗生长及某些生理活性产生抑制作用	[17, 18]
小麦 (<i>Triticum aestivum</i>)	异羟脂肪酸、酚类物质 (阿魏酸、对香豆酸、丁香酸、香草酸、对羟基苯甲酸)	高浓度化感物质对土壤病原真菌具有抑制作用	[19~22]
	有机酸和芳香类物质	抑制白茅生长	[19~22]
大麦 (<i>Hordeum sativum</i>)	有机酸和芳香类物质	对其他根系的生长发育及根际微生物产生显著的影响	[3]
高粱 (<i>Sorghum bicolor</i>)	高粱酮内酯 (Sorgoleone)、5-乙氧基高粱酮内酯	对二色高粱、石茅两种杂草具有化感抑制作用	[23]
苜蓿 (<i>Medicago sativa</i>)	2,5-二甲基高粱酮内酯		
苜蓿 (<i>Medicago sativa</i>)	皂甙、酚类物质	自毒作用, 抑制后茬作物生长	[24, 25]

作物和杂草之间的化感作用研究尤为突出。作物和杂草之间由根分泌的化感物质建立起来的化学通讯关系对土壤生态系统产生重要影响, 并受到研究者的关注。不同作物和杂草的分泌物不同, 其产生化感物质种类也不尽相同。Qasem 等^[26]列举出了 240 种对作物具有化感抑制活性的杂草, 从根分泌化感物质的杂草是其中较重要的一部分。从生态学的角度对作物和杂草间的这种化学通讯关系进一步的分析可以将其分为 2 类, 即寄生关系和伴生关系, 这 2 种关系是普遍存在的生态现象, 而化感物质成为维系这两种关系的主要化学物质。

1.2 寄生关系中产生的化感物质

寄生植物是指依靠寄主植物的营养维持自己生命的一类植物, 已有研究表明寄生杂草和寄主植物之间存在着较复杂的化学关系, 表现为寄生杂草只

有通过寄主发出的化学信号对寄主进行识别后才能完成种子萌发以及随后的异氧生长等生理过程^[27]。杂草独脚金 (*Striga asiatica*) 是寄生在禾本科作物上的典型的寄生杂草, 当有寄主根分泌物存在的时候, 其种子在距离寄主植物根 3~4 mm 以内便开始萌发。高粱、玉米、水稻、甘蔗、棉花等作物根分泌物均可以刺激独脚金的萌发^[28]。但促进萌发并不是最终的目的, 根分泌物在土壤中并不会维持原有状态, 而是能够发生转化。它转变为生长抑制物质, 抑制了独脚金的生长。其中高粱酮内酯是发挥这种抑制作用的主要物质之一, 而其前体物质是一种促进萌发的信息物质, 二者的结构式见图 1^[29]。由此可见, 具有促进或抑制作用的化感物质在寄生杂草与寄主植物间的相互作用中起着主导作用。



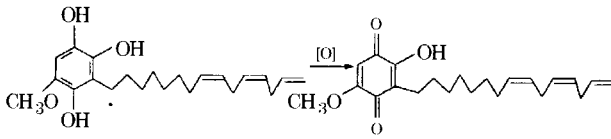


图 1 寄主植物根分泌的化感物质——高粱酮内酯及其转化过程

Fig. 1 Allelochemicals (Sorgolenone) from root exudates of crop host and its transformation

1.3 伴生关系中产生的化感物质

伴生种 (companion species) 为群落的常见种, 其通常与优势种相伴存在^[30]。以水稻为例, 稻田中常常存在一些伴生杂草对水稻产生危害, 如常见的稗草和异性莎草。孔垂华等^[11]对水稻化感品种根分泌物中的化感物质进行鉴定得出水稻 PB12777 幼苗根系能分泌释放 7-甲氧基羟基脂肪酸、羟基脂肪酸、3-异丙基-5-乙酰氧基环己烯酮-1, 5, 7, 4'-三羟基-3'-5'-二甲氧基黄酮、二萜内酯 A 和二萜内酯 B 6 个非酚酸类化合物^[11, 13, 31]。这些化合物在其释放的浓度范围对稗草和异性莎草有抑制活性, 特别是这些化合物的混合物抑制活性更强^[31]。而在水稻分泌物中经常被检测到的酚酸物质并不能解释水稻的化感作用, 因为它们在水稻中的浓度从未达到对植物体产生毒性的含量。然而, 水稻植株中这些化合物的出现并不意味着它们在水稻自然生长条件下可以释放到环境中去。但上述研究却证实了这些化合物能通过活体水稻的根组织被释放到环境中去, 确定了这些化合物在相应浓度下对相关杂草的抑制活性。

2 根分泌化感物质的研究方法

2.1 根分泌的化感物质的收集

根分泌化感物质的研究方法对研究结果至关重要。由于土壤媒介本身很复杂而且从根分泌出的化感物质的浓度也很低, 受干扰很大, 所以目前缺乏从根分泌物中收集化感物质的合适方法, 目前多采用水培、基质培、吸附剂薄膜、连续性根分泌物等收集方法^[10]。

(1) 水培收集法: 将植物种在水中, 从水中提取根分泌物的方法。此法操作方便, 但存在一些问题。水培条件与自然生长状况有一定差异, 部分根分泌物进入水相后发生变化, 难以收集。

(2) 基质培收集法: 将植物种植在固体基质 (包括土壤、砂、玻璃珠、琼脂等) 上, 从中提取根分泌物的方法。优点是对植物根分泌物影响较小, 如

土壤作为基质比接近自然状况。缺点是收集较困难, 植物释放的根分泌物经砂或土壤基质的作用往往会发生变化, 难以保证根分泌物的稳定性。

(3) 吸附剂薄膜收集法: 这种方法是将琼脂板或吸附剂薄膜夹在植物生长的土壤基质中, 根分泌物会进入琼脂或吸附材料中。这种方法的优点是具有直接性 (根系和琼脂板或吸附薄膜直接接触) 和即时性 (根分泌的有机物质会立即进入吸附材料中)。

(4) 连续性根分泌物收集系统法 (CRETS): 这种方法最早由 Tang 等^[32]提出, 他们利用连续性根分泌物收集系统从无干扰的根系统中收集并有效地提取了热带牧草牛鞭草根分泌的化感物质。该方法是在施用培养液的条件下将植物种植在固体基质上, 根分泌物和营养液在动力作用下循环。在循环过程中, 培养基下方填充固体吸附剂的柱子吸附根分泌的有机物, 而无机离子和营养液则继续循环。这种方法是经过改进的根分泌物收集法, 克服了以上几种方法的不足, 具有以下几个优点: 即时性, 植物根部释放的有机物会立即被固体吸附剂吸附; 稳定性, 有机物被吸附剂固定后不再参加循环, 稳定性大大提高; 选择性, 可根据需要选择合适的固体吸附剂 (XAD-4 树脂、活性炭、分子筛) 用于根系分泌物收集。孔垂华等^[31]采用连续性根分泌物收集系统和树脂吸附方法证明了水稻幼苗根系分泌物中含有抑制稗草和异型莎草的多种化感物质, 而且还证明水稻幼苗的根不是化感物质积累的主要场所, 但却是它们释放到环境中去的主要路径。

(5) 微透析技术 (microdialysis): 目前对于一些有效的收集技术仍处在探索阶段, 如将广泛应用在医学上的微透析技术用于收集根系分泌物将是根分泌物收集的一个重大突破。微透析技术是将膜探针 (由纤维素、聚丙烯腈和聚碳酸酯等膜制成) 直接插到生物活体部位进行采样, 不影响和损害生物的生长。如果该方法可行的话, 将达到在非伤害条件下对活体进行多部分多组分取样, 这也正是根分泌物收集所需要的最理想的方法。此外, 微透析技术也可以和色谱等仪器联用, 使采集和分离鉴定一体化得以实现。

2.2 根分泌化感物质的分离鉴定

除了收集技术外, 根系分泌的化感物质的分离鉴定技术以及生物测定对于根分泌的化感物质对土壤生物影响的研究也是十分重要的, 它们是确定关键化感物质的重要步骤。利用化学方法对根分泌物

中的化感物质进行确证是十分必要的。目前常被采用的分离鉴定方法包括萃取法、树脂法、层析法、分子膜及超滤技术、仪器分析技术(气相色谱、液相色谱、高效液相色谱、气相色谱/质谱联用技术以及核磁共振等)^[10]。生物测定技术常常被用于鉴定分离出的物质是否具有化感作用。对于化感物质的生物测定多采用主体植物根分泌物,观察受体(土壤生物或其他植物体)对根分泌物中化感物质的不同程度的反应,从而判断根分泌物中化感物质生物活性的大小。目前这些技术也被大多数研究者所采用,但还存在一定的局限性。因此,改进现有这些技术以及开发根系分泌化感物质原位技术的研究是今后一个重要的研究方向。

3 化感物质在土壤中迁移、转化及影响因素

根分泌的化感物质在进入土壤后经历一些动态变化过程诸如滞留、迁移和转化,而这些过程能够影响根分泌物的化感作用^[3]。土壤的非生物(物理化学)和生物(微生物)因素对引起化感作用所需物质的数量和质量产生影响,限制了化感作用的产生。土壤环境中的有机质、活性矿物表面、离子交换能力、无机离子等非生物因素以及生物因素都能够对化感物质的活性产生显著的影响。土壤生物和非生物因素能够使化感物质发生转化,如能将酚类转变为无毒性的酚类聚合物。小麦中的异羟肟酸的存在形式是变化的,它在根分泌物中以多糖甙配基(aglucones)的形式出现,而在根提取物中则以单葡萄糖甙(glucones)的形式存在,这表明异羟肟酸在从根部释放之前发生了转化^[33]。根分泌化感物质的转化产物在转化后有的结构变得更复杂,更具毒性;而有的则结构更简单,毒性变小^[34]。有关自然土壤和人工土壤的对比研究可以帮助我们理解这种特殊的化感机制,但这种研究在讨论自然界中化感作用的发生时当然是有限的。对于决定化感物质的因素来说,化学物质积累达到对植物产生化感作用的浓度以及在土壤中的去向和持续性是十分重要的。

对根分泌化感物质中酚类化合物的研究表明,土壤质地不同,水溶性酚的含量有所不同。不同的矿物组成是造成土壤结构不同的主要原因之一,原生矿物的无机催化能力对酚类化合物迁移转化的影响较大,它们的催化能力的大小顺序如下:锰橄榄石 > 阳起石 > 角闪石 > 铁橄榄石 > 辉石 > 黑云母 > 白云母 > 钠长石 > 正长石 > 微斜长石 > 石英^[35]。因

此,粘土矿物对提高化感物质活性起了至关重要的作用。

土壤有机质可以包裹在矿物表面,阻止酚酸直接接触矿物离子(如 Mn^{2+} 和 Fe^{2+}),因此阻止了酚酸的氧化^[36]。有机化合物的氧化与土壤中 Mn^{2+} 、 Fe^{2+} 的含量没有直接的相关性,但是取决于无机离子接触有机化学物质的程度^[37]。通过 Mn、Fe、Al 和 Si 的氧化物可有效地将酚类化合物聚合成腐殖酸,其中 Mn 氧化物是最有力的催化剂^[35]。

此外,当遭受土壤逆境如土壤养分缺乏时根分泌物会发生变化。土壤中磷素缺乏影响根分泌物的构成,有研究表明磷素缺乏可造成豆科植物(*Trifolium* spp.)和某些树木根分泌物中酚类化合物的增加^[38]。根分泌化感物质的根际效应还取决于根分泌物从根部向周围的扩散、它们的扩散特性及土壤湿度条件等^[39]。

B lum 等^[39]评述了土壤中非生物和生物因素对化感物质中的植物性毒素含量的影响。一些有关化感作用的研究已经证实,pH 值、湿度、电导率、无机离子、土壤逆境对根分泌物产生的重要影响^[37,41]。

4 根分泌的化感物质对土壤生物的影响

4.1 根分泌的化感物质对土壤生物的直接影响

不同植物根分泌物能够对根际微生物种类、种属、品种以及其生理特性产生影响^[42]。表 2 列出了一些作物根分泌的化感物质对土壤生物的影响。有研究表明化感物质阿魏酸、4-叔丁基苯甲酸及苯甲醛进入土壤后,对微生物区系变化产生影响,导致土壤微生物胞内酶与胞外酶比例失调或改变酶的构象,增强脲酶活性^[9]。黄益宗^[43]的研究结果表明,

表 2 作物根分泌的化感物质对土壤生物的直接影响
Table 2 Effect of allelochemicals from root on soil biota

作物	化感物质	化感效应	参考文献
大豆	香草酸、对(间)羟基苯乙酸	对大豆胞囊线虫的密度产生显著影响,促进胞囊线虫的繁殖;青霉菌、镰刀菌和立枯丝核菌增加	[44, 45]
水稻	黄酮、双萜、异羟肟酸	影响甲烷菌的活性及排放	[31, 46]
小麦	酚酸、异羟肟酸	促进了好气性纤维素粘菌和木霉的繁殖;通过对微生物的作用抑制土壤硝化	[47]
苜蓿	皂苷	对木霉具有抑制作用	[48]
白菜	糖甙硫氰酸酯	对泡囊丛枝菌根(VAM)萌发产生显著的抑制作用	[3]
韭菜	根分泌物提取液	抑制番茄青枯假单胞菌	[49]

化感物质对土壤硝化作用产生抑制。推测化感物质可能通过对土壤微生物的影响抑制了土壤硝化作用,这为筛选新型土壤硝化抑制剂提供了参考。

根分泌的化感物质对土壤生物的影响是近些年来土壤生态学研究的一个新方向,它将植物和土壤生物联系起来,反映出植物体调节内部代谢过程和防御土壤生物侵害的机制,推动了土壤生态学的研究工作。

4.2 根分泌的化感物质对土壤生物的间接影响

根分泌的化感物质对土壤生物的间接影响是指根分泌的化感物质对群落组成和土壤环境产生的影响,使其不可避免地产生一些变化。群落组成和土壤环境的改变势必使土壤生物群落的结构和组成相应的发生一些变化,因此称其为间接影响。

根分泌的化感物质在生物群落中起着至关重要的作用。一些杂草(如阔苞菊属杂草 *Pluchea lanceolata*)具有改变土壤化学性质使下层土壤不适合有关物种生长的能力。根分泌的化感物质对于土壤生态的影响应当在有关植物化学研究领域给予关注^[37]。北方岩高兰是一种矮状欧石楠型灌木,通过产生 batatasin- (一种具有相对抗性的酚,和腐殖质混在一起)入侵了瑞典北部的北方森林。Batatasin和其他酚类物质的积累改变了土壤的碳氮比,影响土壤养分的有效性,因此长期以来对生态系统功能的发挥起着至关重要的作用^[50]。该项研究揭示了化感活性物质在土壤中所发挥的作用。

根分泌的化感物质对土壤微生态环境产生的影响。有根系分泌物存在的根际常被称作“沙漠中的绿洲”。这是因为植物根系周围的土壤由于受到根系活动及其分泌物的影响,其物理、化学、生物学性质不同于原土体^[51]。如根际土壤的酸度比非根际土大 10 倍,这与根际的根分泌密切相关^[52]。对于经主体植物根分泌的化感物质改良后的土壤,其土壤中无机离子的状态也同样发生变化,现已证明无机离子的变化是由于外施有机质、分泌物中的养分或由于分泌物中不稳定性碳引起的微生物将养分固定的结果^[36]。由此可见,根分泌物是影响无机离子有效性的主要因素之一。

5 展 望

植物在生长期不断地通过根系释放出分泌物影响其周围的土壤生物,从而达到抵御侵害、维持有益的寄生关系、改变土壤理化性质及抑制竞争植物生长的目的。根系分泌物中的化感物质是植物与其

他生物进行化学通讯的信息物质,具有多种功能,如除草、杀虫,改良土壤并抑制土壤硝化作用,固氮、增强氮肥有效性等。因此,从理论方面研究根分泌的化感物质有助于理解植物与其他生物之间的化感作用关系,有助于分析其化感作用产生的机理;从实践角度讲,如果将根分泌的化感物质中有益的成分分离出来,可以作为生物源杀虫剂、除草剂或杀菌剂加以应用。现已研究表明,化感作用是由多基因控制的,表现为数量性状^[53]。因此,可以利用现代的分子生物学手段对其进行基因定位,这将有利于对根分泌的化感物质进行调控,但这方面的内容还有待进一步研究。

综上所述,根分泌物化感作用的研究已成为土壤生态学领域的热点与前沿课题。未来一段时间内,根分泌的化感物质及其对土壤生物影响的研究重点有以下几个方面:

- (1) 根分泌的化感物质的在线捕获及鉴定技术。
- (2) 根分泌的化感物质与土壤病原生物的相互作用机理。
- (3) 根分泌的化感物质合成释放机制及相应的分子生物学基础。
- (4) 根分泌的化感物质在土壤中滞留、迁移、转化过程研究。

参考文献 (References):

- [1] Hao Hongjian, Chang Jiang, Zhang Zili, *et al* Methods for investigation root exudates of plants [J]. *Plant Physiology Letters*, 2003, 39(1): 56-60. [郝红建, 常江, 张自立, 等. 研究植物根分泌物的方法 [J]. *植物生理学通讯*, 2003, 39(1): 56-60.]
- [2] Shen Hong, Yan Xiaolong Status of the study on root exudates and its application to agriculture and environment [J]. *Rural Eco-Environment*, 2000, 16(3): 51-54. [沈宏, 严小龙. 根分泌物研究现状及其在农业与环境领域的应用 [J]. *农村生态环境*, 2000, 16(3): 51-54.]
- [3] Kong Chuihua, Hu Fei Plant Allelopathy and Its Application [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2001. [孔垂华, 胡飞. 植物化感(相生相克)作用及其应用 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.]
- [4] Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants (2nd) [M]. London: Academic Press, 1995.
- [5] Birkett M A, Chamberlain K, Hooper A M, *et al* Does allelopathy offer real promise for practical weed management and for explaining rhizosphere interactions involving higher plants? [J]. *Plant and Soil*, 2001, 232: 31-39.
- [6] Lin Wenxiang, He Huaqin, Guo Yuchun, *et al* Rice allelopathy and its physiobiochemical characteristics [J]. *Chinese Journal of*

- Applied Ecology*, 2001, 12(6): 871-875. [林文雄, 何华勤, 郭玉春, 等. 水稻化感作用及其生理生化特性的研究 [J]. 应用生态学报, 2001, 12(6): 871-875.]
- [7] Ma Ruixia Study on influence of allelochemicals on activity of nitrate reductases [J]. *Environmental Science*, 1999, 20(1): 80-83. [马瑞霞. 化感物质对硝酸还原酶活性影响的研究 [J]. 环境科学, 1999, 20(1): 80-83.]
- [8] Huang Yizong, Feng Zongwei, Zhang Fuzhu Effect of allelochemicals on nitrification in soil [J]. *Soil and Environmental Sciences*, 1999, 8(3): 203-207. [黄益宗, 冯宗伟, 张福珠. 化感物质对土壤硝化反应影响的研究 [J]. 土壤与环境, 1999, 8(3): 203-207.]
- [9] Yuan Guanglin, Ma Ruixia, Liu Xiufen, *et al* Effects of allelochemicals on urease activity [J]. *Environmental Science*, 1998, 19(2): 55-57. [袁光林, 马瑞霞, 刘秀芬, 等. 化感物质对土壤脲酶活性的影响 [J]. 环境科学, 1998, 19(2): 55-57.]
- [10] Kong Chuihua, Xu Xiaohua Separation and Identification of Organic Compound [M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2003. [孔垂华, 徐效华. 有机物的分离和结构鉴定 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2003.]
- [11] Kong Chuihua, Xu Xiaohua, Liang Wenju, *et al* Non-phenolic allelochemicals in root exudates of an allelopathic rice variety and their identification and weed-suppressive activity [J]. *Acta Ecological Sinica*, 2004, 24(7): 1 317-1 322. [孔垂华, 徐效华, 梁文举, 等. 水稻化感品种根分泌物中非酚酸类化感物质的鉴定与抑草活性 [J]. 生态学报, 2004, 24(7): 1 317-1 322.]
- [12] Rimando A M, Olofsdotter M, Dayan F E, *et al* Searching for rice allelochemicals: An example of bioassay-guided isolation [J]. *Agronomy Journal*, 2001, 93: 16-20.
- [13] Kong Chuihua, Xu Xiaohua Evaluation on allelopathic potentials of rice varieties and their plant by specific secondary metabolite maker [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47(3): 203-206. [孔垂华, 徐效华. 以特征次生物质为标记评价水稻品种及单植株的化感潜力 [J]. 科学通报, 2002, 47(3): 203-206.]
- [14] Yoder J I Host-plant recognition by parasitic Scrophulariaceae [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, 4: 359-365.
- [15] Gao Ziqin, Zhang Shuxiang Continuous cropping obstacle and rhizospheric microecology. Root exudates and their ecological effects [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1998, 9(5): 549-554. [高子勤, 张淑香. 连作障碍与根际微生态研究. 根分泌物及其生态效应 [J]. 应用生态学报, 1998, 9(5): 549-554.]
- [16] Du Yingjun, Jin Yuehua Simulations of allelopathy in continuous cropping of soybean [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(2): 209-212. [杜英君, 靳月华. 连作大豆植株化感作用的模拟研究 [J]. 应用生态学报, 1999, 10(2): 209-212.]
- [17] Han Limei, Wang Shuqi, Ju Huiyan, *et al* Identification and study on allelopathy of soybean root exudates [J]. *Soybean Science*, 2000, 19(2): 119-125. [韩丽梅, 王树起, 鞠会艳, 等. 大豆根分泌物的鉴定及其化感作用的初步研究 [J]. 大豆科学, 2000, 19(2): 119-125.]
- [18] Ju Huiyan, Han Limei, Wang Shuqi, *et al* Allelopathic effect of root exudates on pathogenic fungi of root rot in continuous cropping soybean [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(6): 723-727. [鞠会艳, 韩丽梅, 王树起, 等. 连作大豆根分泌的对根腐病原菌的化感作用 [J]. 应用生态学报, 2002, 13(6): 723-727.]
- [19] Yang Shichao, Lin Sunrong, Yang Xuejun Allelopathic effect of winter wheat on *Imperata cylindrical* L. [J]. *Journal of Weed Science*, 1992, 6(2): 23-27. [杨世超, 李孙荣, 杨学君. 小麦对白茅化感作用影响研究 [J]. 杂草科学, 1992, 6(2): 23-27.]
- [20] Waller G R, Krenzer E G, McPherson J K, *et al* Allelopathic compounds in soil from no tillage vs conventional tillage in wheat production [J]. *Plant and Soil*, 1987, 98: 5-15.
- [21] Cast K G, Mcpherson J K, Pollard A J, *et al* Allelochemicals in soil from no-tillage versus conventional-tillage wheat (*Triticum aestivum*) fields [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16: 2 277-2 289.
- [22] Blum U, Gerig T M, Worsham A D, *et al* Allelopathic activity in wheat-conventional and wheat-no-till soils: Development of soil extract bioassays [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1992, 18: 2 191-2 221.
- [23] Czamota M A, Rimando A M, Weston L A. Evaluation of root exudates of seven sorghum accessions [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2003, 29: 2 073-2 083.
- [24] Oleszek W, Jurzysta M. The allelopathic potential of alfalfa root medicagenic acid glycosides and their fate in soil environments [J]. *Plant and Soil*, 1987, 98: 67-80.
- [25] Jennings J A, Nelson C J. Influence of soil texture on alfalfa autotoxicity [J]. *Agronomy Journal*, 1998, 90: 54-58.
- [26] Qasen J R, Foy C L. Weed allelopathy, its ecological impacts and future prospects: A review [J]. *Journal of Crop Production*, 2001, 4(2): 43-119.
- [27] Hu Fei, Kong Chuihua Parasite plants chemical recognition to host [J]. *Acta Ecology Sinica*, 2003, 23(5): 965-971. [胡飞, 孔垂华. 寄生植物对寄主植物的化学识别 [J]. 生态学报, 2003, 23(5): 965-971.]
- [28] Bulter L G Chemical communication between the parasitic weed *Striga* and its crop host: A new dimension in allelochemistry [J]. *ACS Symposium Series*, 1995, 582: 156-168.
- [29] Kong Chuihua, Hu Fei Advance in research on chemical communication between plants [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(4): 561-566. [孔垂华, 胡飞. 植物化学通讯研究进展 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 561-566.]
- [30] Li Ba Ecology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000. [李博. 生态学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.]
- [31] Kong Chuihua, Liang Wenju, Xu Xiaohua, *et al* Release and activity of allelochemicals from allelopathic rice seedlings [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2004, 52: 2 861-2 865.
- [32] Tang C S, Yong C C. Collection and identification of allelopathic

- compounds from the undisturbed root system of bigalta limpgrass (*Hanarthria altissima*) [J]. *Plant Physiology*, 1982, 69: 155-160.
- [33] Kruse M, Strandberg M, Strandberg B. Ecological Effects of Allelopathic Plants—A Review [R]. NERI Technical Report No. 315. Ministry of Environment and Energy, National Environmental Research Institute, Silkeborg Bogtryk, Denmark, 2000. 27-29.
- [34] Anaya A L. Allelopathy as a tool in the management of biotic resources in agroecosystems [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1999, 18: 697-739.
- [35] Huang P M, Wang M C, Wang M K. Catalytic transformation of phenolic compounds in the soil [A]. In: Inderjit, Dakshini K M M, Foy C L, eds. *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions* [C]. Boca Raton: CRC Press, 1999. 287-306.
- [36] Inderjit, Dakshini K M M. Bioassays for allelopathy: Interactions of soil organic and inorganic constituents [A]. In: Inderjit, Dakshini K M M, Foy C L, eds. *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions* [C]. Boca Raton: CRC Press, 1999. 35-44.
- [37] Inderjit. Soil: environmental effects on allelochemical activity [J]. *Agronomy Journal*, 2001, 93: 79-84.
- [38] Chishaki N, Horiguchi T. Responses of secondary metabolism in plants to nutrient deficiency [J]. *Soil and Plant Nutrition*, 1997, 43: 987-991.
- [39] Bowen G D, Rovira A D. The rhizosphere and its management to improve plant growth [J]. *Advances in Agronomy*, 1999, 66: 1-10.
- [40] Blum U. Designing laboratory plant debris-soil bioassays: Some reflections [A]. In: Inderjit, Dakshini K M M, Foy C L eds. *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions* [C]. Boca Raton: CRC Press, 1999. 17-23.
- [41] Brady N C, Weil R R. *The Nature and Property of Soils* [M]. Upper Saddle Hall: Prentice Hall, 1999.
- [42] Tu Shuxin, Sun Jinhe, Guo Zhifen, *et al*. On relationship between root exudates and plant nutrition in rhizosphere [J]. *Soil and Environmental Sciences*, 2000, 9(1): 64-67. [涂书新, 孙锦荷, 郭智芬, 等. 植物根系分泌物与根际土壤营养关系评述 [J]. *土壤与环境*, 2000, 9(1): 64-67.]
- [43] Huang Yizong, Zhang Fuzhu, Liu Shuqin, *et al*. Effect of allelochemicals on N₂O emission from soil [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 1999, 19(5): 478-482. [黄益宗, 张福珠, 刘淑琴, 等. 化感物质对土壤 N₂O 释放影响的研究 [J]. *环境科学学报*, 1999, 19(5): 478-482.]
- [44] Meyer S L F, Huettel R N. Application of a sex pheromone, pheromone analogs, and *vertillium lecanii* for management of *Herodera glycines* [J]. *Journal of Nematology*, 1996, 28(1): 36-42.
- [45] Saeki Y, Yamakawa T, Ikeda M, *et al*. Effects of root exudates of R₂R₃- and R₄-genotype soybean on growth and chemotaxis of *B Bradyrhizobium japonicum* [J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1996, 42: 413-417.
- [46] Wang Dali. CO₂ enrichment and allelopathy [J]. *Acta Ecology Sinica*, 1999, 19(1): 122-127. [王大力. 全球 CO₂ 浓度变化与植物化感作用 [J]. *生态学报*, 1999, 19(1): 122-127.]
- [47] Zhao Lanpo. The effect of employing crop straw on soil fertility [J]. *Chinese Journal Soil Science*, 1996, 27(2): 76-78. [赵兰坡. 施用作物秸秆对土壤的培肥作用 [J]. *土壤通报*, 1996, 27(2): 76-78.]
- [48] Hoagland R E, Zablotowicz R M, Oleszek W A. Effects of alfalfa saponins on *In Vitro* physiological activity of soil and rhizosphere bacteria [J]. *Journal of Crop Production*, 2001, 4: 349-361.
- [49] Yu Jingquan. Allelopathic suppression of *Pseudomonas solanacearum* infection of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in a tomato-chinese chive (*Allium tuberosum*) intercropping system [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1999, 25(11): 2409-2417.
- [50] Nilsson M C. Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hemaphroditum* Hagerup [J]. *Oecologia*, 1994, 98: 1-7.
- [51] Wang Jianlin, Liu Zhiyu. Rhizospheric chemistry [J]. *Advances in Earth Science*, 1993, 8(2): 88-90. [王建林, 刘芷宇. 根圈化学 [J]. *地球科学进展*, 1993, 8(2): 88-90.]
- [52] Bertin C, Yang X, Weston L A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere [J]. *Plant and Soil*, 2003, 256: 67-83.
- [53] Jensen L B, Courtois B, Shen L, *et al*. Locating genes controlling allelopathic effects against banyardgrass in upland rice [J]. *Agronomy Journal*, 2001, 93: 21-26.

ALLELOCHEMICALS FROM ROOT EXUDATES AND THEIR EFFECTS ON SOIL BIOTA

LIANG Wen-ju, ZHANG Xiao-ke, JIANG Yong, KONG Chui-hua

(*Shenyang Experimental Station of Ecology, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*)

Abstract: Allelochemicals are the predominant constituents identified from root exudates, which have physiological and biochemical functions and take effect on soil biota. Root system is the important passage for allelochemicals release into environment, and hence, researches on the allelochemicals excreted from it are of academic and practical significance. This paper summarized the varieties of allelochemicals from crop root exudates and their allelopathic effects, highlighted their transportation, transformation and affecting factors, and analyzed their relationships with biotic and abiotic factors. This review also described the methodologies in studying allelochemicals from root exudates. There are many chemical methods used for the separation and identification of allelochemicals. One of the common used techniques for collecting root exudates in large amount is CRETS (continual root exudates trapping system). From the standpoint of soil ecology, the direct effects of allelochemicals from crop root exudates on soil biota (bacteria, fungi, nematode *etc.*) were specifically discussed, and the key function of allelochemicals from root exudates in soil was presented. As allelochemicals from plant root exudates are becoming a hotspot in the field of soil ecology, such problems as the nondestructive techniques for collecting in-situ and the identification of allelochemicals from plant root exudates should be emphasized in the future.

Key words: Root exudates; Allelochemicals; Soil biota; Soil ecology.