

# 植物根系分泌物的分类和作用

罗晓蔓, 周书宇, 杨雪 (贵州省林业调查规划院, 贵州贵阳 550003)

**摘要** 简要介绍了根系分泌物的定义和种类;从基因、环境、物种综合论述了植物基因型、外界环境和植物年龄对根系分泌物的影响;阐述了根系分泌物对植物生长的化感作用,即影响植物种子萌发和幼苗的生长、植物养分吸收利用及土壤微生态环境;讨论了根系分泌物研究方法的准确性和科学性。

**关键词** 植物;根系分泌物;分类;化感作用;研究方法

中图分类号 S 312 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)04-0037-03

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2019.04.009



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

## Classification and Function of Plant Roots Exudates

LUO Xiao-man, ZHOU Shu-yu, YANG Xue (Forestry Survey and Planning Institute of Guizhou Province, Guiyang, Guizhou 550003)

**Abstract** The definition and species of root exudates were briefly introduced, the effects of plant genotype, external environment and the age of plant on root exudates were discussed; the root secretions had allelopathic effects on plant growth, including seed germination and seedling growth, plant nutrient uptake and utilization, and the environment of soil microecological; the accuracy and scientificity of the method of root secretion study was discussed.

**Key words** Plants; Root exudates; Classification; Allelopathy; Research methods

根系分泌物是植物生长过程中由根系的不同部位溢出或分泌的一些无机离子、质子和有机化合物的统称,是根系固有的生理功能<sup>[1]</sup>。根系分泌物的主要成分包括由含碳化合物构成的有机物、无机离子、H<sup>+</sup>和水等物质<sup>[2]</sup>。根系分泌物能够对植物种子萌发和幼苗的生长产生抑制或促进作用,部分植物的根系分泌物还能对自身种子萌发和生长产生自毒作用,如百合根系分泌物对菖菖和满天星根的长度和侧根数目具有显著的抑制作用,对金鱼草的发芽率和根鲜重的抑制作用达到显著水平<sup>[3]</sup>;杨树人工林多代连栽后,随着连续栽植代数的增加,杨树林木的树高、胸径、蓄积呈明显的下降趋势,说明杨树的根系分泌物能产生自毒作用<sup>[4]</sup>。

根系分泌物在改善土壤理化性质、植物养分吸收和转化利用、化感作用、环境胁迫缓解等方面具有重要的作用,但根系分泌的物质受根际环境因素和微生物的影响和制约,尤其微生物对根系分泌物的影响非常大,占有极为重要的地位<sup>[5]</sup>。因此笔者对根系分泌物的分类及作用进行综述,为研究植物化感作用提供理论依据和科学指导。

## 1 根系分泌物的定义和分类

**1.1 定义** 根系分泌物的产生是植物长期适应外界环境的一种机制,对植物的生长具有两重性,一是促进植物的生长,二是抑制植物的生长。广义的根系分泌物包括植物根系直接释放的化学物质、植物残根分解的产物。狭义的概念是指植物根细胞代谢的产物,这些代谢产物的物质成分主要有分泌物、渗出物、分解物和黏胶质<sup>[6]</sup>。

**1.2 分类** 根系分泌物的种类繁多,成分复杂,根据 Rovira<sup>[7]</sup>和 Warwm bour 对化感物质的定义,将根系分泌物大体分为三大类:一类为大分子有机物,如糖、蛋白质、酶和凝胶等;第二类为小分子酸、酚、酮等物质;第三类为生长激素、黄酮、

甾类等<sup>[8-10]</sup>。周艳丽等<sup>[11]</sup>研究发现大蒜的根系分泌物中含有有机酸、酚酸类、氨基酸和酚类等有机化合物;巨桉根系中存在的化感物质成分包含烷烃、烯烃、芳香烃、醇、芳香酸酯等由有机碳构成的化合物<sup>[12]</sup>;马尾松根中的化感物质包含 $\alpha$ -杜松醇、棕榈酸、叶绿醇、十七烷等烃类物质<sup>[13]</sup>。除高等植物具有活力的根部组织能分泌化感物质外,徐国伟等<sup>[14]</sup>研究发现水稻秸秆和根系可向环境中释放对羟基苯甲酸、丁香酸、香草酸、阿魏酸和杏仁酸等大量酚酸类化感物质。

## 2 影响根系分泌物的因素

根系分泌物是植物对环境条件本能反应的一种特征物质,是植物与土壤进行物质交换和信息传递的载体通道,根系分泌物的分泌成分主要受物种的基因控制,但植物的表现型是由基因和环境 2 个因素共同决定,因此,根系分泌物的种类和数量受植物自身的生长状况和环境条件的影响。

**2.1 植物基因型对根系分泌物的影响** 从禾本科植物到灌木植物到乔木,不同植物根系分泌物种类差异较大。食用油菜的根系分泌物主要包含柠檬酸和苹果酸等有机酸化合物<sup>[15]</sup>。油菜和荞麦的根系分泌物中含有 2-十四醇等醇类物质,而小麦的根系分泌物中未发现这种醇类物质<sup>[16]</sup>。大量研究表明,核桃的化感作用最强,核桃醌是最早发现的化感物质之一,崔翠等<sup>[17]</sup>利用活体收集方法收到的核桃根系分泌物在不同萃取环境条件下化感物质种类不同,酸性组分中相对百分含量较高的有氯苯、棕榈酸、9,12-十八烷二烯酸等化合物,中性组分中相对含量较高的有氯苯、8-十八烯酸、2,2'-亚甲基双(4-甲基-6-叔丁基苯酚)等化合物,碱性组分中相对含量较高的有氯苯、二十六烷烃等化合物。马尾松根系分泌物中共鉴定出 44 种有机物,其中相对百分含量较高的有机酸类化合物分别是棕榈酸、硬脂酸、脱氢松香酸等<sup>[18]</sup>。不同植物根系分泌物的种类繁多,成分复杂,目前研究主要集中在不同植物种类所分泌物的有机酸类化合物种类和含量的差异。

**作者简介** 罗晓蔓(1992—),女,贵州毕节人,助理工程师,硕士,从事森林资源调查研究。

**收稿日期** 2018-09-29

**2.2 外界环境胁迫对根系分泌物的影响** 土壤中矿物质元素的富集直接或间接影响根系分泌物的组成和数量<sup>[19]</sup>。研究表明,铜环境胁迫下,白茅根系能分泌特殊物质促进植物体形成排除机制,提高植物的耐胁迫性<sup>[20]</sup>;锌胁迫环境下,植物分泌酸性磷酸氨基酸、酚类化合物和碳水化合物的含量存在显著差异<sup>[21]</sup>。同样,植物在养分缺乏的条件下,植物根部组织所分泌的有机物在化学组成成分和相对含量方面与植物正常生长环境条件下根分泌物的有机物明显不同。研究表明,植物在缺磷条件时,对磷元素需求量高的植物可通过增加根际土壤中有机的分泌量,促进植物对难溶性磷的转化与吸收<sup>[22]</sup>。除了缺乏磷元素能引起植物根系分泌变化,缺乏其他营养元素的胁迫也能导致根系分泌物的增加或者减少。双子叶植物在缺 Fe 环境时,可以通过土壤中难溶性铁和植物根系分泌出的有机酸如柠檬酸、草酸和咖啡酸等发生螯合作用,增加 Fe 的有效性<sup>[23]</sup>。

根际土壤是植物生长的微环境,其中土壤的含水量、土壤的机械组成、土壤的肥力状况和土壤的透气性影响土壤中微生物的数量和种类,从而对根系分泌物产生影响<sup>[24]</sup>。Neumann 等<sup>[25]</sup>研究指出,土壤的机械组成和土壤的松紧程度可以增加根系分泌物中可溶性的含量,从而改变根系分泌物的总量。除土壤的理化性质和化学性质对根系分泌物有影响外,光、温、水分对根系分泌物也有一定的影响。研究表明,植物在适应的生长温度范围内,受到高温的胁迫,植物根系为适应环境的变化根系会分泌有机酸或者其他能抗高温的氨基酸、酶类等物质<sup>[26]</sup>。

**2.3 植物不同年龄阶段对根系分泌物的影响** 研究表明,不同年龄阶段的植物分泌的化感物质不同,培养 30 d 的玉米根系分泌物要比培养 7 d 的玉米对固氮菌产生的正效应多<sup>[27]</sup>;王英等<sup>[28]</sup>研究发现不同苗龄伊贝母根系分泌物在含量上存在较大的差异,但是种类和组成上是相似的,其中以醛酮类化合物的相对含量所占比重较大;李娇等<sup>[29]</sup>在研究不同林龄云杉人工林的根系分泌与土壤微生物中发现,9 年生云杉林的根系分泌物速率显著大于 13 年生和 31 年生云杉林根系的分泌速率,原因可能是不同林龄的植物所处的生理状态和对环境条件中所需要的营养元素的需求不同,说明植物种类的不同生长阶段显著影响根系分泌物化学组成成分和种类。

### 3 根系分泌物对植物的化感作用

**3.1 根系分泌物影响植物种子萌发和幼苗的生长** 植物将根分泌的化学物质直接流入到根际环境中,但化感物质具有一定的专一性和选择性,一种化感物质仅影响一种或几种植物的生长。何宗明等<sup>[30]</sup>研究发现红栲、刺楸、樟树和火力楠等树种的根系水提取液能促进杉木细根的生长,杉木和青冈根系水提取液能抑制杉木的细根生长;马尾松根际土壤浸提物对白三叶、巴哈雀稗和早熟禾 3 种受体植物的化感效应表现为随浓度的升高抑制效应增强<sup>[31]</sup>。根系分泌物的化感作用除抑制植物的生长,还能促进植物的生长,如杨树叶的水提溶液在低浓度水平处理时能促进小麦叶绿素的合成,增强

小麦的光合作用,促进小麦的生长<sup>[32]</sup>。在较高浓度水平处理时,根分泌的一些分泌物如酚酸类物质会对其他植物甚至自身造成毒害作用,抑制根系正常的生理代谢活动,阻碍植物叶片的伸展,影响植物正常生长<sup>[33]</sup>。研究表明,草莓连栽后会导致植株生长不良、根部腐烂、植株死亡、产量和品质严重降低的主要原因是由于草莓根系分泌过多的苯甲酸和对羟基苯甲酸等物质的累积<sup>[34]</sup>。苯甲酸、水杨酸和对羟基苯甲酸对莴笋的根和茎的生长均表现出低浓度促进、高浓度抑制的化感效应模式<sup>[35]</sup>。不同的有机酸对植物的化感作用不同,如丙二酸、乙酸对大豆种子萌发具有促进作用,苯甲酸对大豆种子的萌发具有显著的抑制作用,且对大豆幼苗生长表现出明显的抑制作用<sup>[36]</sup>。

**3.2 根系分泌物影响植物对养分的吸收利用** 林木与植物的生长主要通过根系实现养分的吸收和利用,根分泌分泌物的种类和数量以及分泌、转化和迁移过程都会对养分的吸收产生不同程度的影响,从而影响种子的萌发及幼苗的生长。根系分泌物在与外界进行物质和能量交换的过程中,无机离子、小分子物质、糖类物质通过主动或被动方式在根系内部和根系土壤周围相互传递和转化,甚至无机离子通过所带电荷改变根际土壤中的氧化还原电位的变化直接或间接地影响植物对养分和水分的吸收和利用<sup>[37]</sup>。章爱群等<sup>[38]</sup>研究发现白羽扇豆、水稻、大豆的根系分泌物都具有提高土壤 P 元素的有效性。沈宏等<sup>[39]</sup>对大豆根系分泌物研究发现其分泌的番石榴酸可以使其在低磷旱地土壤中正常生长且能大量利用铁、磷元素。Degryse 等<sup>[40]</sup>研究表明 C<sub>4</sub> 植物的根分泌物可以促进 Cu 和 Zn 元素的吸收。土壤中缺乏钾时,植物根系分泌的草酸能够与土壤中某种难溶性物质发生置换反应,提高可利用钾的含量<sup>[41]</sup>。周冀衡等<sup>[42]</sup>研究发现在 P 和 K 缺少时,根系分泌物能够提高土壤中 P 和 K 的转化能力。

**3.3 根系分泌物对植物土壤微生态环境的影响** 土壤中的微生物种类繁多、数量大,主要包括细菌、放线菌、真菌、原生动物和病毒等。由于根系是一个特殊生态环境,根系可以分泌各种微生物生长所需要的碳源和能源等充足的营养条件,如维生素、酶、生长调节剂和氨基酸等物质<sup>[43]</sup>。因此,根系微生物的空间分布、种类和数量受根系释放有机物的种类和数量的影响。植物根系分泌黏性多糖类物质能和土壤产生很强的黏着力,增加土壤微团聚体的形成,从而改变土壤的理化特性<sup>[44]</sup>。根系分泌物除直接影响植物生长外,还可间接作用于植物。根分泌物不断进入土壤,改变了根系微生态环境,使根系微生态系统中的微生物群体结构发生改变,改变微生物的优势种群,这些微生物的代谢产物累积有可能抑制作物的生长,产生自毒作用。有研究表明,土壤中的糖类物质对半裸镰刀菌、粉红粘帚菌、尖孢镰刀菌等病菌的生殖生长多表现为低浓度促进、高浓度抑制,而氨基酸和有机酸等酸类物质对这 3 种病菌的生殖生长则表现为显著的促进作用<sup>[45]</sup>。胡开辉等<sup>[46]</sup>研究表明化感水稻明显影响土壤根系微生物类群及相关酶活性,化感水稻对绝大多数细菌、放线菌、固氮菌生长有促进作用,对一些真菌生长有抑制作用,其

根系分泌物对脲酶、磷酸酶、蔗糖酶的活性具有促进作用,对过氧化氢酶活性表现为抑制作用。

#### 4 讨论

根系分泌物的收集过程麻烦,受干扰因素较多,且研究方法不统一,不同的条件有不同的划分标准,因此如何真实、有效、全面地收集植物的根系分泌物是正确研究根系分泌物化学组成成分的重要关键。根据收集方法时采用的介质不一样,根系分泌物收集分为溶液培养收集法<sup>[47]</sup>、基质培养收集法<sup>[48]</sup>、土壤培养收集法<sup>[49]</sup>、同位素标记法<sup>[50]</sup>,每种收集方法都有其相应的优势性和局限性。目前研究根系分泌物常用的收集方法主要为溶液培养法和土培收集法,用这2种方法收集的根系分泌溶液成分复杂,掺杂多种混合物,需进一步的分离纯化,才能进行根系分泌物化感物质的鉴定,根系分泌物的分离纯化直接决定根系分泌物物质鉴定的准确性。最常用的方法是萃取衍生法,仪器简单,方便操作,根系分泌物的组成成分损失不多,其原理是根据物质在2个不相溶或部分互溶的溶剂中溶解度的不同而达到分层,从而进行分离纯化。进行分离纯化后的根系分泌才能进行物质鉴定,而根系分泌物物质鉴定最常见的方法有仪器分析法和生物活性测定法。仪器分析方法是利用气相色谱质谱仪等仪器的高鉴别能力,根据根系分泌物的物理化学反应特性确定其化学组成成分和各组分的相对含量<sup>[5]</sup>。

研究表明,有机提取剂极性的不同直接影响根系分泌物的萃取成分<sup>[51]</sup>,目前对根系分泌物的研究方法比较多,缺乏比较统一的标准,造成研究结果的可比性不强,甚至无法直接进行比较。韩旭等<sup>[52]</sup>采用石油醚、乙酸乙酯、氯仿和甲醇等有机溶剂浸提甜椒根系分泌物研究中发现,甲醇浸提物中出现化学物质的种类最多,乙酸乙酯、氯仿次之,石油醚最少。程智慧等<sup>[47]</sup>分别用石油醚、乙醚、乙酸乙酯、氯仿和甲醇分离百合根系分泌物,利用GC-MS进行化学成分鉴定,研究结果显示,氯仿浸提物中有物质种类最多,共检测出19种化合物,甲醇、石油醚次之。因此,根据不同的研究树种,在同一试验条件下,增加不同极性且毒性较弱的有机溶剂(正己烷、乙酸乙酯等)和不同根系分泌物的检测方法,如超临界流体萃取法、红外光谱仪(IR)、液相色谱仪法(HPCE)、离子色谱法(HPIC)、核磁共振仪(NMR)进行根系分泌物的研究更加准确和科学。

#### 参考文献

[1] 吴林坤,林向民,林文雄.根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望[J].植物生态学报,2014,38(3):298-310.  
 [2] PINTON R, VARANINI Z, NANNIPIERI P, et al. The rhizosphere. Biochemistry and organic substances at the soil-plant interface[J]. Soil science society of America journal, 2008, 72(6): 339-353.  
 [3] 董小艳,程智慧,张亮.百合根系分泌物对4种观赏植物的化感作用[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2008,36(9):113-117.  
 [4] 刘福德,姜岳忠,王华田,等.杨树人工林连作效应的研究[J].水土保持学报,2005,19(2):102-105.  
 [5] 涂书新,吴佳.植物根系分泌物研究方法评述[J].生态环境学报,2010,19(10):2493-2500.  
 [6] 陈龙池,廖利平,汪思龙,等.根系分泌物生态学研究[J].生态学杂志,2002(6):57-62.  
 [7] ROVIRA A D. Plant root exudates[J]. The botanical review, 1969, 35(1): 35-57.

[8] RICE E L. Allelopathy [N]. 2nd ed. Orlando: Academic Press, 1984: 292-293.  
 [9] 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,2005.  
 [10] 刘军,温学森,郎爱东.植物根系分泌物成分及其作用的研究进展[J].食品与药品,2007,9(3):63-65.  
 [11] 周艳丽,程智慧,孟焕文.大蒜根系分泌物对不同受体蔬菜的化感作用[J].应用生态学报,2007,18(1):81-86.  
 [12] 王哈光.巨桉化感物质的成分分析及其化感作用的初步研究[D].雅安:四川农业大学,2006.  
 [13] 曹光球,林思祖,王爱萍,等.马尾松根化感物质的生物活性评价与物质鉴定[J].应用与环境生物学报,2005,11(6):686-689.  
 [14] 徐国伟,李帅,赵永芳,等.秸秆还田与施氮对水稻根系分泌物及氮素利用的影响研究[J].草业学报,2014,23(2):140-146.  
 [15] 张红,高亚军,安蓉.油菜根系分泌物的GC-MS检测方法研究[J].农业资源与环境学报,2014,31(3):290-295.  
 [16] 张晓珂,姜勇,梁文举,等.小麦化感作用研究进展[J].应用生态学报,2004,15(10):1967-1972.  
 [17] 崔翠,蔡靖,张硕新.核桃根系分泌物化感物质的分离与鉴定[J].林业科学,2013,49(2):54-60.  
 [18] 段剑,汤崇军,王凌云,等.马尾松根际土壤有机酸类物质的化感作用[J].江西农业大学学报,2016,38(6):1092-1099.  
 [19] 旷远文,温达志,钟传文,等.根系分泌物及其在植物修复中的作用[J].植物生态学报,2003,27(5):709-717.  
 [20] MEIER S, ALVEAR M, BORIE F, et al. Influence of copper on root exudate patterns in some metallophytes and agricultural plants[J]. Ecotoxicology & environmental safety, 2012, 75:8-15.  
 [21] 周济铭,刘文国,赵强,等.铅逆境下植物根系有机酸的分泌及其解铅毒机理[J].安徽农学通报,2008,14(1):120-122.  
 [22] 沈宏.根际难溶性磷的活化与特定根分泌物的分离、鉴定[D].南京:中国科学院南京土壤研究所,1999.  
 [23] 郝乾坤.植物根分泌物及其效应[J].杨凌职业技术学院学报,2004,3(1):53-56.  
 [24] 涂书新,孙锦荷,郭智芬,等.植物根系分泌物与根际营养关系评述[J].土壤与环境,2000,9(1):64-67.  
 [25] NEUMANN G. Root exudates and nutrient cycling[M]. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2006: 123-157.  
 [26] BRESSAN M, RONCATO M A, BELLVERT F, et al. Exogenous glucosinolate produced by transgenic *Arabidopsis thaliana* has an impact on microbes in the rhizosphere and plant roots[M]//DE BRUIJN F J. Molecular microbial ecology of the rhizosphere: Volume 1 & 2. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2013: 1173-1179.  
 [27] 柴强,冯福学.玉米根系分泌物的分离鉴定及典型分泌物的化感效应[J].甘肃农业大学学报,2007,42(5):43-48.  
 [28] 王英,凯撒·苏来曼,李进,等.不同苗龄伊贝母根系分泌物GC-MS分析[J].西北植物学报,2009,29(2):384-389.  
 [29] 李娇,蒋先敏,尹华军,等.不同林龄云杉人工林的根系分泌物与土壤微生物[J].应用生态学报,2014,25(2):325-332.  
 [30] 何宗明,俞新妥,林思祖,等.几种伴生植物水浸液对杉木生长的影响研究[J].中国生态农业学报,2003,11(3):32-35.  
 [31] 段剑,王凌云,杨洁,等.马尾松与枫香根际土壤浸提物的化学成分[J].林业科学,2015,51(8):8-15.  
 [32] 郑曦,魏磊,朱峰.杨树叶水提物对3种农作物种子萌发和幼苗生长的影响[J].安徽农业科学,2006,34(9):1822-1823.  
 [33] 甄文超,曹克强,代丽,等.连作草莓根系分泌物自毒作用的模拟研究[J].植物生态学报,2004,28(6):828-832.  
 [34] BAI R, MA F W, LIANG D, et al. Phthalic acid induces oxidative stress and alters the activity of some antioxidant enzymes in roots of *Malus prunifolia* [J]. Journal of chemical ecology, 2009, 35(4): 488-494.  
 [35] 陈斌,张等宏,王丹丹,等.三种酚酸类化合物对莴苣幼苗的化感作用及机理初探[J].农药学报,2016,18(3):317-322.  
 [36] 焦浩.三种外源酸类物质对大豆种子萌发及幼苗生长的影响[D].哈尔滨:哈尔滨师范大学,2015.  
 [37] 李勇,黄小芳,丁万隆.营养元素亏缺对人参根分泌物主成分的影响[J].应用生态学报,2008,19(8):1688-1693.  
 [38] 章爱群,贺立源,门玉英,等.磷水平对不同耐低磷玉米基因型幼苗生长和养分吸收的影响[J].应用与环境生物学报,2008,14(3):347-350.  
 [39] 沈宏,施卫明,王校常,等.不同作物对低磷胁迫的适应机理研究[J].植物营养与肥料学报,2001,7(2):172-177.

- 累与分配[J].应用与环境生物学报,2007,13(2):192-195.
- [40] 王凯,尹金来,周春霖,等.耐盐蔬菜三角叶滨藜的引种和栽培研究[J].江苏农业科学,2001(4):57-59.
- [41] 柏新富,朱建军,张萍,等.不同光照强度下三角叶滨藜光合作用对盐胁迫的响应[J].西北植物学报,2008,28(9):1823-1829.
- [42] 王艳华,王爱云,柏新富.盐胁迫对三角叶滨藜种子萌发和幼苗生长的影响[J].烟台师范学院学报(自然科学版),2005,21(4):290-292.
- [43] 杨佳,李锡成,王趁义,等.利用海蓬子和碱蓬修复滨海湿地污染研究进展[J].湿地科学,2015,13(4):518-522.
- [44] KANNAN P R, SWARNA V K, CHANDRASEKARAN B, et al. Phytoremediation of tannery waste water treated lands: Part 1: Accumulation of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> in *Salicornia brachiata* [J]. Journal of the society of leather technologists and chemists, 2009, 93(6): 233-239.
- [45] SONG J, WANG B S. Using euhalophytes to understand salt tolerance and to develop saline agriculture: *Suaeda salsa* as a promising model [J]. Annals of botany, 2015, 115(3): 541-553.
- [46] 杨亚洲.碱蓬和滨藜对镉吸收分配及其模型拟合研究[D].南京:南京农业大学,2015.
- [47] 张大栋,周春霖,任丽娟,等.海蓬子 *DnaJ-like* 基因片段的表达和生物信息学分析[J].江苏农业学报,2006,22(3):222-224.
- [48] 何晓兰.三角叶滨藜甜菜碱脱氢酶(*BADH*)基因的克隆[D].南京:南京农业大学,2003.
- [49] 朱仲佳,曾兴,刘勋蔚,等.转基因滨藜 *BADH* 基因玉米高世代株系苗期外源基因表达及耐盐性功能分析[J].玉米科学,2016,24(3):36-41.
- [50] 化焯,才华,柏锡,等.植物耐盐基因工程研究进展[J].东北农业大学学报,2010,41(10):150-156.
- [51] ASKARI H, EDQVIST J, HAJHEIDARI M, et al. Effects of salinity levels on proteome of *Suaeda aegyptiaca* leaves [J]. Proteomics, 2010, 6(8): 2542-2554.
- [52] QI C H, MIN C, JIE S, et al. Increase in aquaporin activity is involved in leaf succulence of the euhalophyte *Suaeda salsa*, under salinity [J]. Plant science, 2009, 176(2): 200-205.
- [53] WANG B S, LÜTTGE U, RATAJCZA R. Effects of salt treatment and osmotic stress on V-ATPase and V-PPase in leaves of the halophyte *Suaeda salsa* [J]. Journal of experimental botany, 2001, 52(365): 2355-2365.
- [54] QIU N W, CHEN M, GUO J R, et al. Coordinate up-regulation of V-H<sup>+</sup>-ATPase and vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter as a response to NaCl treatment in a C<sub>3</sub> halophyte *Suaeda salsa* [J]. Plant science, 2007, 172(6): 1218-1225.
- [55] 李平华,王增兰,张慧,等.盐地碱蓬叶片液泡膜 H<sup>+</sup>-ATPase B 亚基的克隆及盐胁迫下表达分析[J].植物学报,2004,46(1):93-99.
- [56] WU H F, LIU X L, YOU L P, et al. Effects of salinity on metabolic profiles, gene expressions, and antioxidant enzymes in halophyte *Suaeda salsa* [J]. Journal of plant growth regulation, 2012, 31(3): 332-341.
- [57] YANG C W, SHI D C, WANG D L. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.) [J]. Plant growth regulation, 2008, 56(2): 179-190.
- [58] 金杭霞,董德坤,杨清华,等.碱蓬 *PEAMT* 基因的克隆及表达分析[J].中国农学通报,2015,31(9):178-183.
- [59] GUAN B, YU J B, WANG X H, et al. Physiological responses of halophyte *Suaeda salsa*, to water table and salt stresses in coastal wetland of Yellow River Delta [J]. Acta hydrochimica et hydrobiologica, 2011, 39(12): 1029-1035.
- [60] MALLIK S, NAYAK M, SAHU B B, et al. Response of antioxidant enzymes to high NaCl concentration in different salt-tolerant plants [J]. Biologia plantarum, 2011, 55(1): 191-195.
- [61] WANG F, ZHONG N Q, GAO P, et al. SsTypA1, a chloroplast-specific TypA/BipA-type GTPase from the halophytic plant *Suaeda salsa*, plays a role in oxidative stress tolerance [J]. Plant cell & environment, 2010, 31(7): 982-994.
- [62] 杨少辉,季静,王罡.盐胁迫对植物的影响及植物的抗盐机理[J].世界科技研究与发展,2006,28(4):70-76.
- [63] 王丽燕,赵可夫. NaCl 胁迫对海蓬子 (*Salicornia bigelovii* Torr.) 离子区室化、光合作用和生长的影响[J].植物生理与分子生物学学报,2004,30(1):94-98.
- [64] 赵可夫,李法曾.中国盐生植物[M].北京:科学出版社,1999.
- [65] 葛翠华,韩宁,王宝山.不同盐处理对盐地碱蓬幼苗肉质化的影响[J].植物学报,2005,22(2):175-182.
- [66] 叶妙水.北美海蓬子耐盐相关基因的克隆与分析[D].儋州:华南热带农业大学,2006.
- [67] 高媛媛,张保龙,杨郁文,等.海蓬子中高亲和钾离子转运体 *SbHKT1* 基因的克隆、表达及生物信息学分析[J].基因组学与应用生物学,2010,29(4):646-652.
- [68] 朱天艺,龚一富,刘增美,等.转北美海蓬子胆碱单加氧酶基因(*cmo*)烟草的获得及耐盐性鉴定[J].农业生物技术学报,2015,23(10):1310-1317.
- [69] HAN H P, LI Y X, ZHOU S F. Overexpression of phytoene synthase gene from *Salicornia europaea* alters response to reactive oxygen species under salt stress in transgenic *Arabidopsis* [J]. Biotechnology letters, 2008, 30(8): 1501-1507.
- [70] AGHALEH M, NIKNAM V, EBRAHIMZADEH H, et al. Effect of salt stress on physiological and antioxidative responses in two species of *Salicornia* (*S. persica* and *S. europaea*) [J]. Acta physiologiae plantarum, 2011, 33(4): 1261-1270.

(上接第 39 页)

- [40] DEGRYSE F, VERMA V K, SMOLDERS E. Mobilization of Cu and Zn by root exudates of dicotyledonous plants in resin-buffered solutions and in soil [J]. Plant & soil, 2007, 306(1): 69-84.
- [41] 刘立军,常二华,范苗苗,等.结实期钾、钙对水稻根系分泌物与稻米品质的影响[J].作物学报,2011,37(4):661-669.
- [42] 周冀衡,李永平,杨虹琦,等.不同基因型烟草根系分泌物对难溶性磷钾的活化效应[J].湖南农业大学学报(自然科学版),2005,31(3):276-280.
- [43] 杨程,徐程扬.根系分泌物及根际效应研究综述[C]//侯元兆.森林可持续经营与生态文明学术研讨会论文集.北京:《世界林业研究》编辑部,2008.
- [44] 王韵秋,郝绍卿,于得荣,等.老参地土壤理化性状的变化[J].特产科学实验,1979(3):1-9.
- [45] 韩丽梅,鞠会艳,王旭明.大豆连作土壤有机化合物对大豆根腐病菌生长的影响[J].大豆科学,2004,23(1):36-40.
- [46] 胡开辉,罗庆国,汪世华,等.化感水稻根际微生物类群及酶活性变化[J].应用生态学报,2006,17(6):1060-1064.
- [47] 程智慧,徐鹏.百合根系分泌物的 GC-MS 鉴定[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2012,40(9):202-208.
- [48] 税军峰,张玉琳,马永清.白三叶草对黑麦草、弯叶画眉草的化感作用初探[C]//中国第二届植物化感作用学术研讨会暨中国植物保护学会植物化感作用专业委员会成立大会论文摘要集.杭州:中国植物保护学会,中国科学院沈阳应用生态研究所,2005.
- [49] 段剑.马尾松根系分泌物的化学组成及其化感作用研究[D].南昌:江西农业大学,2014.
- [50] 姜培坤,徐秋芳.利用<sup>14</sup>C 研究檫木根分泌物[J].福建林学院学报,2000,20(4):313-316.
- [51] 杨先国,刘塔斯,陈斌,等.丹参根际土壤浸提物的 GC-MS 分析[J].中国农学通报,2013,29(10):173-177.
- [52] 韩旭,牛玉,杜公福,等.甜根根分泌物化学成分鉴定[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2016,44(9):158-165,173.