

· 药学基础 ·

## 根际分泌物介导土壤微生物协同致害连作药用植物的 分析与探讨

鞠吉东<sup>1,2</sup>, 付心雨<sup>1,2</sup>, 焦焕然<sup>1,2</sup>, 孟缘<sup>1,2</sup>, 卢恒<sup>2</sup>, 王晓<sup>2</sup>, 郭兰萍<sup>3</sup>, 刘伟<sup>2\*</sup>

(1. 山东中医药大学, 济南 250355;

2. 齐鲁工业大学(山东省科学院)/山东省分析测试中心, 济南 250014;

3. 中国中医科学院中药资源中心, 北京 100700)

**[摘要]** 连作障碍是药用植物栽培过程中的瓶颈,严重影响药材的品质与产量。对于连作障碍的形成机制从20世纪70年代的土壤理化性质和化感作用逐渐深入到目前的根际微环境变化及植物响应机制研究。该文结合领域内研究及作者所在团队的相关工作与思考,系统分析了连作条件下药用植物根际分泌物介导土壤微生物群落重构的机制,即根际分泌物通过提供微生物生长所摄取的碳源和能量,作为诱导剂或驱避剂等信号物质刺激、诱导微生物生长或转移,改变根际土壤酸度等理化性质影响根际微生物群落重塑;全面探讨了根际分泌物与土壤微生物协同致害连作药用植物的方式和途径,即根际分泌物介导病原微生物侵染根际并增加下茬植物的易感性、抑制宿主植物防御并保障病原菌抢占优势生态位,二者协同互作导致根际病原菌释放更多真菌毒素等致病因子、根际化感物质的毒性增强及土壤理化性质劣变;总结了根际分泌物与土壤微生物的互作在连作障碍形成过程中的重要作用,以期揭示药用植物连作障碍的形成机制提供新的研究思路,为连作障碍的克服与消减提供理论支撑。

**[关键词]** 连作障碍; 根际分泌物; 根际微生物; 群落重构; 协同致害; 药用植物

**[中图分类号]** R284.2;R289;R22;R2-031;R33 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2022)20-0092-08

**[doi]** 10.13422/j.cnki.syfjx.20221317

**[网络出版地址]** <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.R.20220815.1731.002.html>

**[网络出版日期]** 2022-08-16 11:40

## Rhizosphere Exudate-mediated Synergistic Harm of Soil Microorganisms to Medicinal Plants in Continuous Cropping

JU Jidong<sup>1,2</sup>, FU Xinyu<sup>1,2</sup>, JIAO Huanran<sup>1,2</sup>, MENG Yuan<sup>1,2</sup>, LU Heng<sup>2</sup>,

WANG Xiao<sup>2</sup>, GUO Lanping<sup>3</sup>, LIU Wei<sup>2\*</sup>

(1. *Shandong University of Traditional Chinese Medicine, Jinan 250355, China;*

2. *Qilu University of Technology (Shandong Academy of Sciences) /Shandong Analysis and Test Center, Jinan 250014, China;*

3. *National Resource Center for Chinese Materia Medica, China Academy of Chinese Medical Sciences, Beijing 100700, China)*

**[Abstract]** Continuous cropping obstacle is the bottleneck of medicinal plant cultivation, which seriously affects the quality and yield of medicinal materials. The research on the mechanism of continuous cropping

**[收稿日期]** 2022-06-15

**[基金项目]** 国家自然科学基金面上项目(82173917);国家现代农业产业技术体系(CARS-21);“一带一路”国家传统草药品种本底整理及数据库建设项目(2018FY100702);中央本级重大增减支项目(2060302);齐鲁工业大学(山东省科学院)科教产融合创新试点工程项目(2022PX093)

**[第一作者]** 鞠吉东,在读硕士,从事中药资源与质量控制研究,E-mail:jujidadong2021@163.com

**[通信作者]** \*刘伟,博士,研究员,从事中药资源与质量控制研究,E-mail:liuwei0074@163.com

obstacle has evolved from soil physical and chemical properties and allelopathy in the 1970s to the changes of rhizosphere microenvironment and plant response mechanism at present. According to the available studies in this field and our previous research work, we systematically analyzed the mechanism of rhizosphere exudate-mediated microbial community reconstruction in the soil of the medicinal plants in continuous cropping. Specifically, rhizosphere exudates, providing the carbon source and energy for microbial growth, act as inducers or repellents to induce microbial growth or transfer, thereby changing the physicochemical properties (such as acidity) of rhizosphere soil and further altering the structure of rhizosphere microbial community. Further, we comprehensively discussed the ways of synergism between rhizosphere exudates and soil microorganisms in causing harm to the medicinal plants in continuous cropping. That is, rhizosphere exudates mediate the infection of the rhizosphere by pathogenic microorganisms, increase the susceptibility of the nearby plants, inhibit the defense of the host plants, and protect the pathogens to occupy the dominant niche. The synergistic interaction results in the release of more pathogenic factors such as mycotoxins by rhizosphere pathogens, enhanced toxicity of rhizosphere allelochemicals, and deterioration of soil physical and chemical properties. This paper summarizes the role of interaction between rhizosphere exudates and soil microorganisms in the formation of continuous cropping obstacles, aiming to provide a new research idea for revealing the formation mechanism as well as the theoretical support for overcoming continuous cropping obstacles of medicinal plants.

**[Keywords]** continuous cropping obstacle; root exudates; rhizosphere microorganism; community reconstruction; synergistic harm; medicinal plants

中医药是中华文明之瑰宝,在全民健康中发挥着重要作用。特别在新冠肺炎疫情期间,中医药全面参与防控救治,彰显了独特的效果和优势。近年来,《中医药发展战略规划纲要(2016—2030年)》与《“十四五”中医药发展规划》等文件相继发布,为中医药高质量发展谋划了新思路与新任务,而社会医疗需求的增长和大健康产业发展也推动了中药材产业的蓬勃发展<sup>[1]</sup>。据统计,2020年全国中药材种植总面积高达8 339.46万亩(1亩≈667 m<sup>2</sup>)<sup>[2]</sup>,常用的600多种中药材已有300多种实现人工种植<sup>[3]</sup>,但种植过程中连作障碍问题依然严峻<sup>[4]</sup>。约70%以根茎类入药的植物在连作之后都存在长势下降和土传病虫害加重等问题,严重影响药材产量与品质<sup>[4]</sup>,如丹参<sup>[5]</sup>、地黄<sup>[6]</sup>、三七<sup>[7]</sup>、太子参<sup>[8]</sup>、百合<sup>[9]</sup>、白术<sup>[10]</sup>及人参<sup>[11]</sup>等连作都会造成降质减产乃至绝收,有些甚至要等20~30年才能栽种。连作障碍已经严重制约了中医药现代化、产业化发展,连作障碍的有效解决对于推动中药资源可持续利用、助力健康中国建设意义重大。

目前,药用植物连作障碍的形成主要围绕着根际微生物群落结构失衡、植物化感自毒作用及土壤理化性质劣变3个方面开展研究<sup>[11-15]</sup>,其中根系分泌物与土壤微生物的协同致病机制及植物应激反馈过程是近年来研究的热点<sup>[16-17]</sup>。当下各种宏组学等技术的发展使研究人员对根际土壤的认知更加

深入,对根际分泌物与微生物及二者互作关系的研究也日益丰富。研究表明,植物可以利用根系分泌物调控土壤微生物群落,进而影响自身甚至下茬植物的生长<sup>[18-19]</sup>,且二者的协同互作可能是引起植物灾变的重要原因之一<sup>[20-21]</sup>。本课题组通过对连作丹参根际分泌物与土壤微生物的组成、变化规律及基本互作关系等研究发现,连作障碍很可能就是根系分泌物介导下的土壤微生物群落重构,进而协同致害所致<sup>[5,22-23]</sup>。有鉴于此,系统全面地探析根际分泌物驱动特异微生物群落构建过程及二者的协同致害机制将为阐明药用植物连作障碍成因、制定克服与消减策略提供理论依据和技术支撑,对促进我国中医药事业可持续发展具有重要意义。

## 1 根系分泌物介导土壤微生物重构

土壤微生物群落结构与植物营养物质代谢、土壤有机质周转及生长防御等各种关乎植物健康的生化过程都存在密不可分的联系<sup>[24-25]</sup>,而植物可以通过调控根系分泌物的组成塑造其根际微生物种群<sup>[26]</sup>,进而对植物健康生长及生物量的积累产生重大影响<sup>[27]</sup>。根系释放大量的糖、氨基酸等物质为根际微生物提供碳源和能量<sup>[28]</sup>,且根系分泌物会通过化学诱导与微生物底物偏好性招募促生菌或致病菌向根际定殖<sup>[17]</sup>,进而影响宿主的生长代谢。大量的根系分泌物还会改变根际土壤酸度、肥力及酶活性等理化因子,间接干预根际微生物的定殖过程与

植物健康<sup>[13,29]</sup>。根系分泌物介导的根际微生物区系重构是打破“植物-土壤-微生物”生态平衡,进而引起连作障碍的重要因素<sup>[20]</sup>,且连作模式下的根际环境更适宜病原菌的增殖<sup>[8]</sup>,一旦病原体增殖到某一阈值,植物则无法通过自身进化提升对病原菌的防御能力,土传植物病害就开始爆发,进而引发植物连作障碍。见图1。

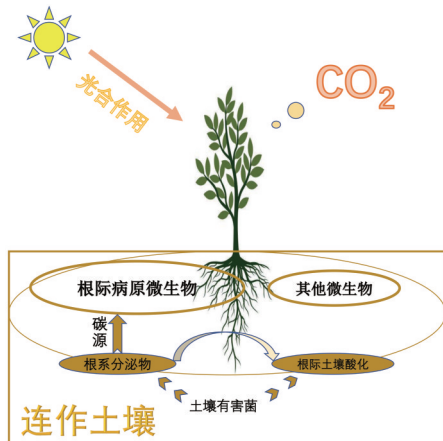


图1 根系分泌物驱动根际土壤微生物群落重构机制

Fig. 1 Mechanism of root exudates driving rhizosphere soil microbial community reconstruction

**1.1 根系分泌物为根际病原微生物重构提供碳源和能量** 植物通过改变土壤养分条件影响根际微生物群落结构和生态功能,这与植物根系释放大量的含碳物质以刺激根际微生物的生长有关<sup>[30]</sup>。基于稳定性同位素研究表明,植物通过光合作用固定的碳可以直接被根际的特定细菌吸收<sup>[31]</sup>,且地下碳的分配模式差异可以改变根际微生物的种群结构<sup>[32]</sup>。当根系分泌物的底物化学性质满足了根际病原菌的偏好时,便可以为其增殖定殖、菌丝生长与孢子萌发等一系列生理活动提供动力来源<sup>[18,33]</sup>,增强其致害能力以促进土传病虫害的发生。例如,地黄根际镰刀菌能降低阿魏酸毒性并将其作为营养物质加以利用,进而促进自身增殖、产毒等活动<sup>[34]</sup>;苯甲酸可作为碳源促进花生根腐病菌镰刀菌的菌丝生长、产孢能力和孢子萌发<sup>[35]</sup>;三七根系分泌的皂苷 $Rg_1$ 会诱导根系细胞壁降解,降解产物纤维二糖、D-半乳糖醛酸及皂苷 $Rg_1$ 均能作为专用碳源促进根腐病菌生长<sup>[36]</sup>。本课题组前期采用基质辅助激光解吸电离质谱成像(MALDI-MSI)方法对连作和正常丹参地下部进行了分析比较,发现连作丹参根部的低聚糖含量远低于正常丹参,推测减少的低聚糖类物质极有可能参与了含碳根系分泌物的合成与分泌<sup>[37]</sup>,进而驱动了某些特异微生物群落的构建。

由于根际微生物群落是一个平衡系统,某一种或几种病原真菌的增殖可能会导致整个根际微生物区系的失衡,进而导致植物的抗逆能力降低而发生连作障碍。

### 1.2 根系分泌物通过诱导作用招募土壤病原菌

作物种植的初始阶段,众多土壤微生物由于趋化作用与基质偏好性移动到根际,其中包含有益和有害微生物。例如类黄酮等物质不仅能吸引共生固氮根瘤菌和丛枝菌根真菌,还能吸引茄镰刀菌和大豆疫霉<sup>[38]</sup>。研究表明,土壤病原菌可以通过检测根系分泌物的存在感知根系的距离。例如,禾谷镰孢菌与宿主在物理接触前会感知根分泌物的衍生信号,随后通过蛋白易位产生一氧化氮(NO)并改变自身转录过程进而为定殖侵染做好准备<sup>[39]</sup>。根系分泌物也会作为化学诱导剂或信号物质驱动有害微生物向根部移动<sup>[40]</sup>。例如,连作太子参根际积累的有机酸显著促进了致病微生物相关趋化基因的表达与生物膜的形成<sup>[41]</sup>;番茄根系分泌的Ⅲ类过氧化物酶催化诱导尖孢镰刀菌向根部定向生长<sup>[16]</sup>;肉桂酸等物质作为化学信息素诱导青枯菌向烟草根际定殖<sup>[42]</sup>。这类具有趋化性的病原菌富集并定殖于根际,破坏了细胞膜的通透性与物质代谢过程,加快了宿主病虫害的发生进程。本课题组前期通过菌酸培养实验发现丹参根系分泌物邻苯二甲酸可能作为某种信号源,刺激了病原体立枯丝核菌的生长繁殖<sup>[23]</sup>,进一步的趋向性研究表明,立枯丝核菌能够感知邻苯二甲酸的刺激作用并表现出明显的正趋向响应。

**1.3 根系分泌物改变土壤理化性质间接影响根际微生物群** 根系分泌物对土壤pH、酶活性及肥力水平等具有显著影响。土壤理化性质的恶化是导致土壤微生物群落改变与植株连作障碍形成的重要原因<sup>[13-14]</sup>。植物根系簇生组织会分泌大量有机酸从而降低土壤pH,携带羧基基团的黏胶质也会释放 $H^+$ 促进土壤酸化,从而对某些微生物的增殖定殖造成影响。例如,连作地黄向根际土壤中分泌的对羟基苯甲酸与阿魏酸等化感物质为土传病原菌增殖营造了良好的酸性环境<sup>[29]</sup>;西洋参产生连作障碍的主要原因就是植物分泌的化感物质促使土壤性质劣变进而选择性的改变了根际微生物种群,且选择上更倾向于增殖病原菌<sup>[13]</sup>;烟草根系分泌的草酸通过其致酸性影响病原菌青枯菌和寄主之间的互作<sup>[43]</sup>。某些根系分泌物还会改变土壤酶的活性,加重作物的化感效应。此外,由于连作体系中土壤有

机质的消耗速度大于补充速度,造成了土壤肥力水平随年限增长而逐渐下降,根际微生物的多样性也因此而降低<sup>[44]</sup>。

## 2 根系分泌物驱动土壤微生物协同致害连作植物

越来越多的研究证实药用植物根系分泌物与根际病原菌的协同致害可能是导致连作植物病虫害增加、化感自毒加重及土壤环境恶化的主要驱动因素<sup>[8,45-46]</sup>。例如, GUO等<sup>[46]</sup>研究发现添加肉桂酸会使镰刀菌对蚕豆的损害作用以浓度依赖的方式显著增强,这种损害作用主要是通过抑制防御酶的活性进而降低蚕豆抵抗病原菌的能力。另外,土壤中丁香酸的含量也会使烟草根际微生物群落结构及功能由有益转向致害,从而引起烟草连作障碍<sup>[47]</sup>。本课题组针对邻苯二甲酸驱动立枯丝核菌协同致害连作丹参进行了初步研究,结果发现①协同致害外观症状与连作症状一致;②酸-菌共培养体系显著影响了丹参的代谢,转录组学分析明确了受影响最明显的植物病原菌互作信号通路及通路中的29个表达 Unigene。以上研究表明,植物根系分泌物与土壤微生物之间确实存在一定的协同致害关系,其机制可以从以下几个方面进行探讨。

### 2.1 根系分泌物介导病原菌感染并增加下茬植物的易感性

病原菌在根际定殖为进一步侵染宿主提供了基础,同时侵染能力会在根系分泌物的介导下进一步加强。例如,地黄根系分泌物阿魏酸等物质能增强病原菌 SH3 结构和 F-box 蛋白体系等信号转导系统,并调控相关基因的表达进而破坏植物防御,提高病原菌的侵染力<sup>[48]</sup>。三七根系分泌的化感物质可以增强致病相关基因的表达进而促进病原菌分泌更多致病因子以实现侵染<sup>[36,49]</sup>。黄瓜根系分泌的肉桂酸以浓度依赖的方式抑制宿主的光合作用、气孔导度及生长发育等功能,使枯萎病病原菌更易侵染<sup>[50]</sup>。根系分泌物介导的植物-土壤-微生物互作是长期的,甚至超出植物的生命周期并对下茬植物产生影响<sup>[51]</sup>。DEBRAY等<sup>[52]</sup>提出了植物根际“优先效应”的概念,即一个物种较早到达根际后通过改变资源或环境来影响晚到物种的定殖能力。例如,一些病原微生物会通过改变宿主组织导致营养物质外漏,或建立宿主免疫抑制从而促进其他病原体定殖。HALLIDAY等<sup>[53]</sup>也发现植物被病原菌预先侵染后会通过“优先效应”使植物更易感,进而推动病原菌聚集。以上研究表明,根系分泌物不仅能增强病原菌的侵染力,还能通过遗留效应为下茬土壤病原菌的定殖侵染奠定基础<sup>[51]</sup>,尤其是连作体

系会反复将相同的根系分泌物释放到土壤中,选择性的富集并放大有害微生物群落,加剧了根际灾变和土传病害的发生,在这样不断加重的恶性循环之下,连作年限越长,植物表现出的连作障碍越严重。

### 2.2 根系分泌物抑制植物防御,促进病原微生物占领优势生态位

土壤病原菌受到根系分泌物的诱导与供养并在根际大量增殖,这势必会触发植物强烈的免疫反应,然而植物最终仍有可能被侵染。这是由于病原菌自身已进化出多种逃避免疫的策略,同时某些根系分泌物也会抑制植物免疫功能,为病原微生物占据根际优势生态位提供保障。植物受到侵染后会释放几丁质酶和 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶降解病原体细胞壁,阻止菌丝生长,从而降低其致病性<sup>[54]</sup>。酚酸类物质能显著降低几丁质酶与 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶的活性<sup>[55]</sup>,一定程度上破坏宿主防御进而增加疾病易感性<sup>[54]</sup>。肉桂酸会降低黄瓜根系保护酶的活性,导致根系自由基含量升高,膜脂过氧化程度加剧进而更易感染枯萎病<sup>[56]</sup>。丁香酸和邻苯二甲酸能显著降低草莓根系过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性,使宿主抗病性下降<sup>[57]</sup>。本课题组以上研究表明,根系分泌物通过抵御植物免疫间接促进了根际病原菌的增殖。然而根际资源和空间有限,一种微生物相对丰度的增加必然意味着其他微生物相对丰度的减少<sup>[58]</sup>。例如,花生根系化感物质会以牺牲有益微生物为代价来增殖根际病原菌,进而引发土传病害,且该过程存在专属选择性<sup>[21]</sup>。WU等<sup>[6]</sup>在连作地黄的研究中报道了相同的结果。作者所在课题组前期对不同连作年限山地丹参根际微生物群落结构进行分析发现,随着连作年限的增加,炭疽菌属等致病菌成为优势菌属,一些根际有益菌的丰度逐渐下降,进而表现出根际微生态失衡,最终引起连作障碍现象<sup>[5]</sup>。综上所述,根系分泌物与微生物协同抵御了宿主的免疫攻击,并以抑制根际有益菌的方式占据更多空间和资源,促进连作障碍的发生。

### 2.3 根系分泌物与土壤微生物协同加剧化感物质释放进而增强致害作用

根系分泌物调控土壤微生物的群落结构、功能及活性,反之根际微生物群落重塑也会改变根系分泌物的种类与功能<sup>[59-60]</sup>。正常的根系微生物群可以促进植物生长、养分吸收与胁迫耐受能力<sup>[61-62]</sup>,然而连作条件下根际病原菌的生命活动会影响宿主植株的代谢过程,刺激特异根系分泌物的释放<sup>[33,63]</sup>,增加化感自毒物质的毒力与数量,引发更严重的化感自毒作用。QIN等<sup>[64]</sup>发现

尖孢镰刀菌感染改变了宿主植株内与酚酸合成相关基因的表达,进而促进了酚酸类自毒物质的合成与累积。太子参的病原微生物 *Kosakonia sacchari* 在利用香兰素时会生成3,4-二羟基苯甲酸,该物质对有益短小芽孢杆菌的生长具有显著的抑制作用<sup>[20]</sup>。根系分泌物亦能促进病原真菌的毒素释放,这类特异性致病因子会作用于寄主植物的细胞膜、线粒体和叶绿体等结构,对植株的生理生化过程产生影响并引起植株病变。例如,百合根系分泌的自毒物质可以显著刺激病原真菌毒素的产生,提高相关致病酶的活性并导致枯萎病<sup>[9]</sup>;蚕豆根系分泌物肉桂酸增加了尖孢镰刀菌247.12%的镰刀菌酸分泌量<sup>[46]</sup>,该物质会破坏宿主细胞膜并损害线粒体功能和代谢进而加剧病害发生<sup>[65]</sup>;酚酸与有机酸类物质能显著促进连作太子参根际致病菌毒素的产生与H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的分泌,抑制短双歧杆菌的生长进而增加宿主的易感性<sup>[20,41]</sup>。综上所述,植物根际是一个高度连接、密切互动的场所,根系分泌物会促进病原菌毒素的释放,根际病原菌对根分泌物的加工利用又会增强化感毒性,二者协同创造了更适宜病原菌增殖与侵染的根际环境,导致宿主植物的化感自毒作用加重并最终引起连作障碍。

**2.4 根系分泌物与土壤微生物协同加剧土壤性质劣变进而致害连作植物** 土壤是根系分泌物介导植物-微生物交流的重要场所,植物对土壤理化性质的影响既可以由根系活动直接产生,还能通过根系分泌物与根际微生物的协同作用而间接产生<sup>[13,17]</sup>。连作条件下,根系分泌物会介导特异微生物加剧土壤性质劣变,破坏根际生态平衡进而致害植物。研究表明,连作植物根系分泌物的累积不仅会直接导致土壤透气性下降、pH降低等现象,还会促进病原菌的H<sup>+</sup>外流进一步加剧根际土壤酸化。WU等<sup>[8]</sup>研究发现,根系分泌物增加了太子参根际病原真菌的H<sup>+</sup>外流和质膜H<sup>+</sup>-ATP酶活性,而有益真菌的H<sup>+</sup>外流和质膜H<sup>+</sup>-ATP酶活性则降低,这种变化为抑制有益细菌和积累特异病原菌创造了适宜的酸性环境。综上所述,根系分泌物与土壤病原菌共同作用并加剧了土壤酸化,而根际环境酸化使得病原菌得以更快增殖,反之根际有益菌数量骤减,根际微生物区系的平衡被打破,这种失衡状态会进一步加重土壤理化性质的劣变,尤其在连作体系下这种恶性循环会长久存在并愈发严重,久而久之便会加重作物土传病虫害,最终引发连作障碍<sup>[66]</sup>。

### 3 总结与展望

目前学术界对药用植物连作障碍机制的共性问题集中在根际微生物群落重构、化感自毒作用和土壤理化性质等方面,且这三因素在根际环境中必定存在相互关联,连接三者的关键就是根系分泌物。本文重点分析探讨了根系分泌物驱动土壤微生物群落重构进而协同致害连作植物可能的机制。即在连作条件下,根系分泌物伴随植物的生命活动被释放到根际并形成累积,通过改变根际土壤理化性质、提供碳源、诱导趋化等途径选择性驱动根际特异微生物群落重塑,进而协同互作导致原有的植物-土壤-微生物平衡系统被打破,不仅增强了根际病原菌的侵染能力,还加剧了植物化感自毒物质的释放和土壤理化性质劣变,这样的变化使得土壤环境无法再适应药用植物的连作,并最终引发了连作障碍。见图2。

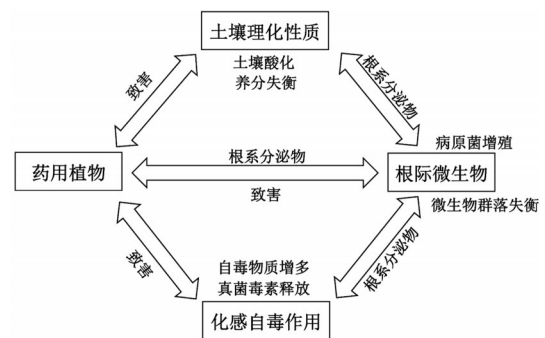


图2 根系分泌物介导根际土壤微生物协同致害连作药用植物的途径

Fig. 2 Root exudates mediate synergistic damage of rhizosphere soil microorganisms to continuous cropping plants

当前,中医药事业正处于高质量发展和走向世界的关键时刻,中药材在保健预防、疾病治疗与康复护理等各个环节中的服务能力和地位不断提升,与此同时,中药已传播至196个国家或地区。新形势下,国内国际市场对栽培药用植物的品质与产量提出了更高的要求,解决中药材集约化生产中面临的连作障碍问题刻不容缓。目前根系分泌物具备调控土壤微生物群落结构的功能已被广泛认可,但复杂根系分泌物中的特定化合物与根际特异微生物群落的驱动配伍机制、根系分泌物在植物体内的代谢过程及逆境下的调控机制等问题需要进一步研究,因此,连作药用植物根系分泌物与病原菌增殖的对应关系及植物应激调节机制将是本领域研究的新热点,而站在植物的角度通过“换位思考”阐明植物“大脑”在这些过程中的“决定”和“调控”将

成为研究的核心。与此同时,基于根际调控技术在减缓连作障碍领域的研究也逐渐兴起,未来有望结合多组学或生物技术等方法进一步揭示植物根系与根际微生态的奥秘。

[利益冲突] 本文不存在任何利益冲突。

[参考文献]

- [1] 万修福,王升,康传志,等."十四五"期间中药材产业趋势与发展建议[J]. 中国中药杂志,2022,47(5): 1144-1152.
- [2] 王慧,张小波,汪娟,等. 2020年全国中药材种植面积统计分析[J]. 中国食品药品监管,2022(1):4-9.
- [3] 李芮. 三部委联合印发《全国道地药材生产基地建设规划(2018-2025年)》[J]. 中医药管理杂志,2018,26(24):封3.
- [4] 郭兰萍,周良云,莫歌,等. 中药生态农业——中药材GAP的未来[J]. 中国中药杂志,2015,40(17):3360-3366.
- [5] 刘伟,周冰谦,王晓,等. 基于ITS序列的丹参连作根际土壤真菌群落组成及多样性分析[J]. 中国实验方剂学杂志,2019,25(9):130-135.
- [6] WU L, WANG J, HUANG W, et al. Corrigendum: Plant-microbe rhizosphere interactions mediated by *Rehmannia glutinosa* root exudates under consecutive monoculture[J]. Sci Rep, 2016, 6: 19101.
- [7] LI Y, DAI S, WANG B, et al. Autotoxic ginsenoside disrupts soil fungal microbiomes by stimulating potentially pathogenic microbes [J]. Appl Environ Microb, 2020, 86(9): e120-e130.
- [8] WU H, QIN X, WANG J, et al. Rhizosphere responses to environmental conditions in Radix Pseudostellariae under continuous monoculture regimes [J]. Agric Ecosyst Environ, 2019, 270/271: 19-31.
- [9] WU Z, YANG L, WANG R, et al. *In vitro* study of the growth, development and pathogenicity responses of *Fusarium oxysporum* to phthalic acid, an autotoxin from Lanzhou lily [J]. World J Microbiol Biotechnol, 2015, 31(8): 1227-1234.
- [10] YUAN X F, SONG T J, YANG J S, et al. Changes of microbial community in the rhizosphere soil of *Atractylodes macrocephala* when encountering replant disease [J]. S Afr J Bot, 2019, 127: 129-135.
- [11] DONG L, XU J, LI Y, et al. Manipulation of microbial community in the rhizosphere alleviates the replanting issues in *Panax ginseng* [J]. Soil Biol Biochem, 2018, 125: 64-74.
- [12] XIN A, LI X, JIN H, et al. The accumulation of reactive oxygen species in root tips caused by autotoxic allelochemicals-A significant factor for replant problem of *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels [J]. Ind Crop Prod, 2019, 138: 111432.
- [13] LIU S, WANG Z Y, NIU J F, et al. Changes in physicochemical properties, enzymatic activities, and the microbial community of soil significantly influence the continuous cropping of *Panax quinquefolius* L. (American ginseng) [J]. Plant Soil, 2021, 463 (1/2): 427-446.
- [14] NA X, MA S, MA C, et al. *Lycium barbarum* L. (goji berry) monocropping causes microbial diversity loss and induces *Fusarium* spp. enrichment at distinct soil layers [J]. Appl Soil Ecol, 2021, 168: 104107.
- [15] TAN G, LIU Y, PENG S, et al. Soil potentials to resist continuous cropping obstacle: Three field cases [J]. Environ Res, 2021, 200: 111319.
- [16] TURRÀ D, EL GHALID M, ROSSI F, et al. Fungal pathogen uses sex pheromone receptor for chemotropic sensing of host plant signals [J]. Nature, 2015, 527 (7579): 521-524.
- [17] HU L, ROBERT C, CADOT S, et al. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota [J]. Nat Commun, 2018, 9(1): 2738.
- [18] ZHALNINA K, LOUIE K B, HAO Z, et al. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly [J]. Nat Microbiol, 2018, 3(4): 470-480.
- [19] HUANG A C, JIANG T, LIU Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota [J]. Science, 2019, 364(6440): 1-9.
- [20] WU H, WU L, WANG J, et al. Mixed phenolic acids mediated proliferation of pathogens *Talaromyces helicus* and *Kosakonia sacchari* in continuously monocultured Radix Pseudostellariae rhizosphere soil [J]. Front Microbiol, 2016, 7: 335.
- [21] LI X, DING C, HUA K, et al. Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy [J]. Soil Biol Biochem, 2014, 78: 149-159.
- [22] 周冰谦,赵恒强,王晓,等. 不同连作年限山地丹参根际土壤细菌群落结构变化及其多样性分析[J]. 中华中医药杂志,2019,34(9):3980-3985.
- [23] 冯静,周冰谦,刘谦,等. 丹参植株邻苯二甲酸与立枯丝核菌菌丝生长互作研究[J]. 山东科学,2020,33(5):34-42.
- [24] KUYPERS M, MARCHANT H K, KARTAL B. The

- microbial nitrogen-cycling network [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2018, 16(5): 263-276.
- [25] BAKKER P, PIETERSE C, DE JONGE R, et al. The soil-borne legacy [J]. *Cell*, 2018, 172(6): 1178-1180.
- [26] SASSE J, MARTINOIA E, NORTHEN T. Feed your friends: Do plant exudates shape the root microbiome? [J]. *Trends Plant Sci*, 2018, 23(1): 25-41.
- [27] CHAI Y N, SCHACHTMAN D P. Root exudates impact plant performance under abiotic stress [J]. *Trends Plant Sci*, 2022, 27(1): 80-91.
- [28] CORDOVEZ V, DINI-ANDREOTE F, CARRIÓN V J, et al. Ecology and evolution of plant microbiomes [J]. *Annu Rev Microbiol*, 2019, 73: 69-88.
- [29] 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.
- [30] CASTRILLO G, TEIXEIRA P J, PAREDES S H, et al. Root microbiota drive direct integration of phosphate stress and immunity [J]. *Nature*, 2017, 543 (7646): 513-518.
- [31] HERNÁNDEZ M, DUMONT M G, YUAN Q, et al. Different bacterial populations associated with the roots and rhizosphere of rice incorporate plant-derived carbon [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2015, 81 (6): 2244-2253.
- [32] KELLY C, HADDIX M L, BYRNE P F, et al. Divergent belowground carbon allocation patterns of winter wheat shape rhizosphere microbial communities and nitrogen cycling activities [J]. *Soil Biol Biochem*, 2022, 165: 108518.
- [33] ZHAO Y, WU L, CHU L, et al. Interaction of *Pseudostellaria heterophylla* with *Fusarium oxysporum* f. sp. *heterophylla* mediated by its root exudates in a consecutive monoculture system [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 8197.
- [34] 舒阳. 地黄根系分泌物诱导病原镰刀菌增殖的机制研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2014.
- [35] LIU J, LI X, JIA Z, et al. Effect of benzoic acid on soil microbial communities associated with soilborne peanut diseases [J]. *Appl Soil Ecol*, 2017, 110: 34-42.
- [36] XU Y, YANG M, YIN R, et al. Autotoxin Rg<sub>(1)</sub> induces degradation of root cell walls and aggravates root rot by modifying the rhizospheric microbiome [J]. *Microbiol Spectr*, 2021, 9(3): e0167921.
- [37] SUN C, WANG F, WANG X, et al. The choice of tissue fixative is a key determinant for mass spectrometry imaging based tumor metabolic reprogramming characterization [J]. *Anal Bioanal Chem*, 2020, 412(13): 3123-3134.
- [38] CATFORD J G, STAEHELIN C, LAROSE G, et al. Systemically suppressed isoflavonoids and their stimulating effects on nodulation and mycorrhization in alfalfa split-root systems [J]. *Plant Soil*, 2006, 285(1): 257-266.
- [39] DING Y, GARDINER D M, XIAO D, et al. Regulators of nitric oxide signaling triggered by host perception in a plant pathogen [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117(20): 11147-11157.
- [40] NORDZIEKE D E, FERNANDES T R, EL GHALID M, et al. NADPH oxidase regulates chemotropic growth of the fungal pathogen *Fusarium oxysporum* towards the host plant [J]. *New Phytol*, 2019, 224(4): 1600-1612.
- [41] WU H, WU L, ZHU Q, et al. The role of organic acids on microbial deterioration in the *Radix Pseudostellariae* rhizosphere under continuous monoculture regimes [J]. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 3497.
- [42] LI S, XU C, WANG J, et al. Cinnamic, myristic and fumaric acids in tobacco root exudates induce the infection of plants by *Ralstonia solanacearum* [J]. *Plant Soil*, 2017, 412(1-2): 381-395.
- [43] 王姣. 草酸影响青枯雷尔氏菌与烟草互作的机制研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2019.
- [44] 张宝华. 药用植物与根际微生物互作研究进展 [J]. *化工设计通讯*, 2021, 47(5): 195-196.
- [45] WANG B Y, XIA Q, LI Y L, et al. Root rot-infected Sanqi ginseng rhizosphere harbors dynamically pathogenic microbiotas driven by the shift of phenolic acids [J]. *Plant Soil*, 2021, 465(1/2): 385-402.
- [46] GUO Y, LV J, ZHAO Q, et al. Cinnamic Acid Increased the incidence of *Fusarium* wilt by increasing the pathogenicity of *Fusarium oxysporum* and reducing the physiological and biochemical resistance of faba bean, which was alleviated by intercropping with wheat [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 608389.
- [47] CHEN D, ZHOU Y, WANG M, et al. Succession pattern in soil micro-ecology under tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) continuous cropping Circumstances in Yunnan province of southwest China [J]. *Front Microbiol*, 2021, 12: 785110.
- [48] 李振方. 自毒物质与病原真菌协同对连作地黄的致害作用研究 [D]. 福建: 福建农林大学, 2011.
- [49] YANG M, ZHANG X, XU Y, et al. Autotoxic ginsenosides in the rhizosphere contribute to the replant failure of *Panax notoginseng* [J]. *PLoS One*, 2015, 10(2): e118555.

- [50] YE S F, YU J Q, PENG Y H, et al. Incidence of *Fusarium* wilt in *Cucumis sativus* L. is promoted by cinnamic acid, an autotoxin in root exudates[J]. Plant Soil, 2004, 263(1/2): 143-150.
- [51] HANNULA S E, HEINEN R, HUBERTY M, et al. Persistence of plant-mediated microbial soil legacy effects in soil and inside roots[J]. Nat Commun, 2021, 12(1): 5686.
- [52] DEBRAY R, HERBERT R A, JAFFE A L, et al. Priority effects in microbiome assembly[J]. Nat Rev Microbiol, 2022, 20(2): 109-121.
- [53] HALLIDAY F W, PENCZYKOWSKI R M, BARRÈS B, et al. Facilitative priority effects drive parasite assembly under coinfection[J]. Nat Ecol Evol, 2020, 4(11): 1510-1521.
- [54] XU W H, LIU D, WU F Z, et al. Root exudates of wheat are involved in suppression of *Fusarium* wilt in watermelon in watermelon-wheat companion cropping [J]. Eur J Plant Pathol, 2015, 141(1): 209-216.
- [55] REN L, HUO H, ZHANG F, et al. The components of rice and watermelon root exudates and their effects on pathogenic fungus and watermelon defense [J]. Plant Signal Behav, 2016, 11(6): e1187357.
- [56] YE S F, ZHOU Y H, SUN Y, et al. Cinnamic acid causes oxidative stress in cucumber roots, and promotes incidence of *Fusarium* wilt[J]. Environ Exp Bot, 2006, 56(3): 255-262.
- [57] WANG X Q, DU G D, LU X F, et al. Characteristics of mitochondrial membrane functions and antioxidant enzyme activities in strawberry roots under exogenous phenolic acid stress[J]. Sci Hortic, 2019, 248: 89-97.
- [58] LI X, JOUSSET A, DE BOER W, et al. Legacy of land use history determines reprogramming of plant physiology by soil microbiome[J]. ISME J, 2019, 13(3): 738-751.
- [59] LU Y X, GAO P, WANG Y S, et al. Earthworm activity optimized the rhizosphere bacterial community structure and further alleviated the yield loss in continuous cropping lily (*Lilium lancifolium* Thunb.) [J]. Sci Rep, 2021, 11(1): 1-14.
- [60] PANG Z, CHEN J, WANG T, et al. Linking plant secondary metabolites and plant microbiomes: A review[J]. Front Plant Sci, 2021, 12: 621276.
- [61] LEBEIS S L, PAREDES S H, LUNDBERG D S, et al. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa [J]. Science, 2015, 349(6250): 860-864.
- [62] TRIVEDI P, LEACH J E, TRINGE S G, et al. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health [J]. Nat Rev Microbiol, 2020, 18(11): 607-621.
- [63] 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.
- [64] QIN X, WU H, CHEN J, et al. Transcriptome analysis of *Pseudostellaria heterophylla* in response to the infection of pathogenic *Fusarium oxysporum* [J]. BMC Plant Biol, 2017, 17(1): 155.
- [65] DONG X, LING N, WANG M, et al. Fusaric acid is a crucial factor in the disturbance of leaf water imbalance in *Fusarium*-infected banana plants [J]. Plant Physiol Biochem, 2012, 60: 171-179.
- [66] 任改弟, 王光飞, 马艳. 根系分泌物与土传病害的关系研究进展[J]. 土壤, 2021, 53(2): 229-235.

[责任编辑 顾雪竹]