DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2015.02.011

花生连作土壤障碍机制研究进展^①

李孝刚1,张桃林1,王兴祥1,2*

(1 中国科学院土壤环境与污染修复重点实验室(南京土壤研究所),南京 210008;

2 江西省红壤生态研究重点实验室,中国科学院红壤生态实验站,江西鹰潭 335211)

摘 要:花生是我国主要经济作物和油料作物,连作障碍问题严重影响花生的产量与品质,制约着我国花生产业可持续发展。已有研究认为自毒物质积累、病菌增加、土壤微生物群落失衡及土壤理化性质恶化是花生连作障碍的主要因子,但大多停留在单因子水平上,有的认识缺乏直接的证据。本文简要综述了花生连作障碍的危害、机制及调控措施,结合作者近几年来相关研究,主要从花生根系分泌物效应、化感物质存留特征、土壤生物群落演变等方面介绍了花生连作障碍机制研究进展,最后对花生连作障碍的进一步研究及防控技术发展方向提出展望。

关键词:花生;连作障碍;根系分泌物;化感物质;土壤微生物

中图分类号: S154.4

连作障碍是许多作物普遍发生的现象,是指同一 种作物或者近缘作物连作后,即使采用正常的栽培管 理措施也会发生作物生长不良、病虫害发生、产量下 降的现象。在日本称为忌地现象、连作障害或连作障 碍,欧美国家称之为再植病害(replant disease)或再植 问题(replant problem),我国常称"重茬问题"[1-2]。早 在公元前 300 年 ,植物学家先驱 Theophrastus 在植物 学研究中就记录了鹰嘴豆如何耗尽土地和损害杂草。 我国古典书籍《齐民要术》(公元540年)详细描述了 保证高产的作物种植秩序的重要性。后来,一些农学 家和生物学家研究了自毒物质在连作中的作用。然 而,真正关于这方面的科学研究始于 20 世纪初,主 要揭示出自毒物质和有害微生物在连作障碍中的作 用。随后,很多学者试图从植物残体、根系分泌物和 土壤中分离出自毒物质,这部分研究主要集中在 20 世纪 50-60 年代以及 20 世纪末至本世纪初。

尽管人们很早就在农业生产中认识到连作障碍问题,采用轮作倒茬的耕作方式来避免或减轻这一现象的发生,然而由于地质特点、气候条件、种植习惯及经济利益的驱动等因素的影响,经济作物的连作仍有加剧的趋势^[2-3]。加深连作障碍生态过程的认识、探索有效缓解连作障碍的调控技术,成为一个现实的有潜力的研究目标。

发达国家由于农业耕作制度的不同,虽对连作问题有所涉及,但在研究水平和研究投入上均不及国内。我国由于人多地少、高集约化利用,连作现象更为普遍^[2-4]。目前,国内学者对黄瓜、大豆、花生等经济作物的连作问题进行多种深入的研究,从酚酸等自毒物质积累及效应、土传病原菌增加、微生物群落失衡及土壤养分失衡等不同层面对连作障碍的原因及其调控技术进行了大量有益的探索。本文根据近年来国内外学者在连作障碍方面的研究进展,结合作者近几年的工作,就花生连作障碍的危害、机制、面临的问题及未来研究方向作简要概述,以期为推动我国花生产业的可持续发展提供理论和实践指导。

1 花生连作障碍的危害

花生是我国重要的油料作物和经济作物,2013年播种面积约471万hm²以上,约占油料作物播种面积的35%^[5]。我国花生产区相对集中,很多地方已经形成传统的优势花生种植产业,常常多年连片、大规模种植。其中南方红壤丘陵区是我国的花生主产区之一,与华北主产区相比,南方红壤区花生产量较低(平均产量仅为华北产区的60%左右)。这既与花生品种、气候条件、土壤肥力等有关,也与花生连作障碍严重有一定关系。轮作换茬是克服花生连作障碍的最经济

基金项目:国家自然科学基金项目(41371290,41201281)、江苏省自然科学基金项目(BK2012498)、中国科学院南京土壤研究所知识创新工程领域前沿项目(ISSASIP1107)和赣鄱英才 555 工程项目资助。

^{*} 通讯作者(xxwang@issas.ac.cn)

有效的措施之一。然而,在面积集中的花生主产区,由于地方传统优势产业发展的需要、农民种植习惯和技术水平的影响,特别是土壤肥力较低、季节性干旱严重的红壤丘陵旱坡地,花生连作不可避免,有的甚至已连续种植 $10\sim20$ 年,且秋季抛荒严重 $^{[6-7]}$ 。随着种植年限增加,逐渐出现了花生产量降低、品质变劣、生育状况变差以及病虫害严重等诸多生产问题,严重制约着花生产业发展 $^{[8-9]}$ 。有调查表明随连作年限增加,花生根腐病、叶斑病、锈病的发病率成倍上升,青枯病和白绢病也从无到有,花生减产 50%以上 $^{[6]}$ 。

2 作物连作障碍机制的主要认识

近几十年来,很多学者从土壤学、作物营养学、肥料学、微生物学、栽培学等多个学科入手,对大豆、花生、黄瓜等多种作物的连作障碍问题进行了多方面研究,取得阶段性进展,但目前对于连作障碍的产生机制仍存在很大分歧,主要有以下几种观点: 日本学者泷岛^[10]将连作障碍归结为五大因素,即土壤养分非均衡性消耗、土壤化学反应异常、土壤物理性质恶化、植物分泌毒素积累和土壤微生物失衡; 目前很多认为"自毒说"或"化感说"是引起作物连作障碍主要原因^[3,11]; 近年来,有学者认为根际微生态失衡可能是连作障碍发生的主要原因,连作引起的土壤理化性状的改变及作物根系分泌物和残茬在土壤中的长期存留均可导致土壤微生态的变化,从而导致连作障碍^[4,12]。

3 花生连作障碍机制主要研究进展

3.1 花生根系分泌物的特征及效应

植物生长过程中,由根系的不同部位分泌或溢泌的一些无机离子和有机化合物统称为根系分泌物,是植物长期适应外界环境而形成的一种机制[13]。不同作物之间,甚至同种作物不同品系之间,其根系分泌物的种类和特征都有明显差异[14]。采用高效液相色谱对南方红壤区普遍种植的花生品种(赣花和泉花)的根系分泌物进行测定,发现花生根系分泌物中含有大量的糖类、氨基酸类及酚酸类物质,但不同品种之间各成份的含量差异显著,因而根系分泌物组成差异可以作为判断不同抗性品种花生的重要生化指标[15]。对多种土传病害的研究表明,根系分泌物直接影响着土壤病原菌的活性,兼性腐生型的病原真菌在寄主作物分泌物的长期趋化诱导下大量定殖于连作土中[16]。我们的研究结果证实花生根系分泌物显著促进了土壤病原真菌的孢子萌发、产孢力,并且随

着其浓度的增加促进作用增加,表明在大田里长期连作会不断诱导花生相关土传病害的定殖和增加。此外,花生根系分泌物中苯乙醛对花生青枯病原菌生长有明显的促进作用^[17]。花生根系分泌物中一些成份也会对花生发芽、生长起到抑制甚至毒害作用,如酚醛酸类物质在一定浓度条件下会对作物造成毒害作用,影响作物自身防卫反应的基因表达及其正常生理代谢活动^[18-19]。花生根系分泌物中的中性、酸性和碱性组分显著抑制了胚根和幼苗生长,抑制作用随浓度的增大呈上升趋势^[20-21]。

3.2 花生根系分泌物中化感物质的存留特征及生物学效应

很多作物根系分泌物确实能够表现出自毒作 用[3],其中酚酸类物质常被认为根系分泌物中主要化 感自毒物质[2]。许多学者在西瓜、黄瓜、大豆以及花 生等作物上证实出这些化感物质可能会通过影响光 合作用、呼吸作用以及植物生理代谢等多种方式影响 作物生长[2,22-23]。但是,这些研究仅仅在离体培养模 式下研究了根系分泌物及化感物质对作物的影响,排 除了微生物的参与过程,并且采用较高浓度的根系分 泌物或者相应的化感物质。通常大田条件下长期连作 地检测到的化感物质的浓度是远远低于室内离体培 养下表现出化感生物学效应的浓度[18,24]。土壤中丰富 而多样的微生物群落组成对化感物质存留的影响是 不容低估的[24-26]。Blum 等[27]先前报道多种酚酸,如 苯甲酸、肉桂酸在添加到土壤中几天后就已检测不 到;Weidenhamer等[28]也发现化感物质或自毒物质很 快被土壤微生物降解而不再表现出原有的化感作用。 我们最新研究结果发现,花生根系分泌物中主要酚酸 物质,如苯甲酸、香草酸在添加到未灭菌红壤中,放 置 14 天后其残留率低于 0.5%, 而添加到灭菌土壤 中酚酸没有明显的降解[29],对此,可以推断出酚酸 物质是土壤微生物群落演变的重要推动者。因此,可 以得知在持续连作的情况下,根系分泌物的持续分泌 不会引起自毒物质积累到产生毒害的浓度,但会主导 着微生物群落的演变方向。

近来,一些研究证实了酚酸物质,如香草酸、香豆酸对土壤微生物群落的影响^[30]。例如,Zhou和Wu^[2]就发现对香豆酸显著增加黄瓜根际细菌和真菌的丰度,影响微生物群落结构。但是,有关作物根系分泌物对土壤微生物群落的影响还鲜有报道。我们采用根系分泌物收集装置,收集花生根系分泌物并定期添加到土壤中,测定了土壤微生物群落演变。结果发现,一些微生物种群对花生根系分泌物具有明显特异性响应;随着花生根系分泌物的逐渐添加,土壤中有

关花生病原真菌如 Fusarium oxysporum, Bionectria ochroleuca 明显增加,而一些有益菌群如根际促生细菌、菌根真菌显著降低,并且假单胞菌(pseudomonads) 群落组成发生显著变化^[29]。

多数研究常把在离体培养下根系分泌物或酚酸物质对植物生长影响作为化感效应的直接证据^[20-23],这些排除土壤微生物群落在化感物质代谢中作用条件下,研究化感自毒作用在作物连作障碍机理中的作用还不充分。对此,我们设计了一组实验,首先对土壤做灭菌和未灭菌处理,然后添加不同浓度酚酸物质放置培养箱中,半个月后开始播种花生。结果发现由于酚酸物质的大量存留,灭菌土壤处理对花生生长和生理代谢具有显著毒害作用,而在未灭菌处理中虽然酚酸物质已经完全降解,但同样对花生生长和生理代谢表现出一定抑制作用^[29]。由此,可以推断出酚酸物质在土壤中表现出的化感作用是通过改变土壤微生物群落变化而表现出的。

3.3 土壤生物群落对花生连作的响应

土壤中居住着丰富而多样的微生物,对驱动土壤 生态系统的生物、化学及物理过程至关重要[31]。真 菌生物量远远高于土壤中其他生物种群,并且包含着 多种生物功能团体,如分解者、菌根真菌或植物病原 菌[32]。过去,土壤微生物常通过传统培养方法进行 测定。十几年来,非培养方法,如磷脂脂肪酸分析 (FAME, PLFA)和核酸分析(PCR-DGGE)被用于微生 物群落多样性研究[4,8,30,33]。研究发现随着花生连作 年限的增加,土壤及根际的真菌数量显著增加,而 细菌和放线菌数量明显减少[4,8]。温室条件下, Chen 等[34-35]采用克隆文库的方法测定了土壤细菌和真菌 群落从花生种植 1 年到连作 3 年的演变过程,研究结 果发现花生连作定向选择根际微生物群落组成。最近 出现的高通量测序技术为系统和深入探索连作条件 下土壤微生物群落的变化提供了重要机遇。对此,我 们选择不同花生种植历史的地块,在花生生长的几个 关键生育期采集土壤样品,采用454高通量测序技术 研究了花生连作对土壤真菌群落组成的影响。结果发 现红壤旱地中真菌组成丰富、多样性高,花生长期连 作显著增加了土壤病原菌的丰度,如 F. oxysporum, Leptosphaerulina australis, Phoma sp.和 B. ochroleuca, 而这些增加是以牺牲土壤中一些有益真菌为代价,如 Trichoderma sp., Glomeromycotan 真菌和 Mortierella elongata, 然而花生连作并没有增加土壤真菌的丰度 和多样性[36]。

土壤线虫作为土壤中最为丰富的无脊椎动物,对土壤有机物的分解、养分循环和土壤肥力的保持等具

有重要作用,因其形态特殊性、食物专一性、分离鉴定相对简单以及对环境的各种变化反应迅速等特点,被看作评价土壤环境变化的敏感性指示生物^[37]。根结线虫二龄幼虫数量随大豆连作年限增加而增多,而土壤中自由生活线虫数量呈相反的趋势^[38]。在大田条件下,我们监测了土壤线虫群落对花生连作的响应,结果发现花生长期连作对土壤线虫丰度和营养团体组成有显著不利影响,随着连作年限的增加,土壤食细菌和食真菌线虫的数量逐渐降低,而植物寄生线虫显著增加,并且土壤线虫的功能指数发生了显著变化,同时筛选出对花生连作响应敏感的指示性线虫,如食细菌线虫 Mesorhabditis、食真菌线虫 Doryllium和植物寄生线虫 Tylenchus^[39]。

4 花生连作障碍机制分析

很多研究认为土壤板结酸化、养分失衡、次生盐渍化、自毒物质积累、微生物区系失衡均可能导致连作障碍发生。泷岛[10]强调土壤微生物变化是产生连作障碍的主要因子。喻景权和杜尧舜[40]将蔬菜连作障碍的主要因子概括为土壤理化性状劣化、土壤传染性病虫害以及自毒作用等。上述原因在真正解释连作障碍机制时会遇到"窘境",如为何休耕或轮作一段时间后,作物的连作障碍问题就消失了,而在这个时间里自毒物质、病原菌以及土壤养分是不会完全恢复的。因此很多学者认为产生连作障碍的原因错综复杂,是作物—土壤两个系统内部诸多因素综合作用的外观表现。另外,有关连作障碍的研究仍停留在单因子水平上,对其内在相互关系和本质的了解还有待深入研究。

植物-土壤之间的反馈作用一般会通过土壤微生 物进行调节[3]。胡桃连作问题是由于土壤微生物把一 些物质分解成自毒物质——胡桃醌而引起的[41]。然 而,在多数情况下,很多化感物质或自毒物质很容易 被土壤微生物降解[25-28]。如一些苯甲酸类、肉桂酸 添加到土壤几天后就会被完全分解[27]。我们的研究 发现虽然花生根系分泌物中含有酚酸类物质,但这些 物质在红壤中很快被土壤微生物降解,不会在土壤中 积累到能够产生植物毒性的水平。实际上,很多研究 中检测到所谓自毒物质的土壤残留水平是远远低于 报道的具有植物毒性浓度[18,22,24,28]。然而,添加酚酸 的土壤中虽然没有酚酸物质的积累,但仍表现出对花 生生长和生理代谢的抑制作用[29]。因此,酚酸类物 质在土壤中的化感作用是间接通过土壤微生物群落 组成变化而引起的,而非自身的直接毒害作用。实际 上,把花生根系分泌物持续添加到土壤中,会导致一

李孝刚等:花生连作土壤障碍机制研究进展

些有益菌群的弱化,如根际促生细菌、菌根真菌和假单胞菌群落,同样也会引起与花生有关的一些病原菌增多^[29]。同样,大田试验也发现花生的长期连作会显著改变土壤生物群落的组成,病原真菌的增加是以牺牲土壤中一些拮抗性有益菌群为代价^[36]。检测到这些变化的微生物种群能够参与植物生长、营养吸收等过程来影响植物状态^[3,26]。因此,可以推测:连作花生分泌的化感物质是花生连作障碍的前提条件,相同的特定根系分泌物持续进入土壤而引起土壤生物区系变化,而非化感物质的直接毒害作用,而这种特定的土壤生物区系变化对其他作物可能没有显著影响,却会引起花生的生长不良和抗病性能下降,而大田表现出的连作障碍现象是对上述因果关系的表征。

5 花生连作障碍的调控

有关作物连作障碍的调控已成为一个世界性的 热点问题。目前,所尝试的各种调控措施有间套作、 化学处理、培育抗病品种以及施用生防菌剂和生物有 机肥等被用于改善植株生长和控制病害发生[42-44]。轮 作换茬是克服作物连作障碍最经济有效的措施之一, 但由于地方传统优势产业发展的需要 ,特别在只适合 少数作物生长的丘陵旱坡地,花生连作不可避免。采 用土壤化学消毒的方法对控制连作地病害发生是非 常有效的,但是也会进一步恶化土壤微生物环境、削 弱土壤生物转化功能和养分协调供应能力[45]。目前, 针对根际促生菌、菌根真菌和拮抗性微生物等生物防 治开展了大量研究[46-47]。室内条件下,一些生防菌 剂表现出较好的抑制病害效果,但是在大田条件下表 现效果较差,并易受外界环境因素的影响[42]。同个 物种的不同品系之间抗病性差异较大,因此筛选出对 土传病害抗性较好的花生品种可以有效缓解花生连 作障碍,我们前期的大田小区试验就发现泉花7号花 生对土传病害的抗性显著高于当地普遍种植品种,并 且产量较高。玉米+花生、药材+花生间作在部分地 区取得了一定的增产效果。田间试验结果表明,茅苍 术间作显著提高了花生的抗病能力和花生产量,间作 茅苍术后花生褐斑病和卷叶病分别从单作的 87.4% 和 85.9% 下降到 80.2%、73.4%;与对应密度单作花 生相比,间作后单行花生产量增产 30% 以上[7]。研 制出针对花生连作障碍的生物专用有机肥对克服花 生连作障碍是较为行之有效的方式,通过生防菌剂与 有机物料混合,放大有益生物的生防和促生功能,依 据连作土壤生物群落特征和花生生长需肥特点,探索 不同物料调配有机肥,通过有机物料培育土壤生物群 落,提高花生抗性水平。

6 结论及展望

花生连作障碍是一个普遍发生的现象和问题,严 重制约着我国花生产业的可持续发展。很多学者开展 了大量有益的探索和研究,为探究花生连作障碍机制 提供了理论依据,对缓解花生连作障碍提供了有益参 考。然而由于其复杂性,花生连作障碍的详细机制还 未完全揭示。近几年来,作者针对红壤地区花生连作 障碍机理开展了一些探索性研究,认为在田间条件下 花生分泌的化感物质不会大量积累到能对植物产生 直接毒害的水平,然而由于土壤微生物对其专一性降 解而引起的土壤微生物区系变化及其相应生态功能 的改变或弱化是导致连作下花生生长不良的主要因 素。花生长期连作显著增加了与一些花生有关的病原 真菌丰度,而这种增加是以牺牲土壤中的一些拮抗性 有益菌群为代价,然而对土壤真菌种群的丰度和多样 性没有显著性影响。同时,我们也发现花生长期连作 会显著改变土壤线虫群落结构和生态功能,降低了土 壤食微线虫的数量,进而减少土壤扰动和养分循环。

虽然花生根系分泌物中的化感物质引起土壤微生物群落变化可能是连作障碍的主要机制。花生根系分泌物分泌特征及其与土壤微生物种群的相互关系、花生根系分泌物是如何定向选择土壤微生物还需进一步研究。大田条件下花生根系分泌物中化感物质在根际环境和非根际土壤中的行为和特点需进一步探究。

根际是根系分泌物、化感物质以及土壤微生物强烈交互作用区域,对植物的生长及病害发生兼具有益和有害作用。化感物质会直接或间接影响根际土传病原菌及其他有害微生物。同样,根系分泌物也含有一些有益或抗菌成分,然而发挥这些物质在连作障碍调控中作用的研究很少。不同农业系统下的土壤生物多样性保护将是农业可持续发展的重要发展方向,需加强改善花生连作土壤生物群落功能的调控技术探索,在研制拮抗菌生物有机肥时,应注重土著有益菌群培育。

参考文献:

- [1] Mazzola M, Manici LM. Apple replant disease: Role of microbial ecology in cause and control[J]. Annual Review of Phytopathology, 2012, 50: 45–65
- [2] Zhou XG, Wu FZ. p-Coumaric acid influenced cucumber rhizosphere soil microbial communities and the growth of Fusarium oxysporum f. sp. cucumerinum Owen[J]. PLoS ONE, 2012, 7(10): e48288
- [3] Huang LF, Song LX, Xia XJ, Mao WH, Shi K, Zhou YH, Yu JQ. Plant-soil feedbacks and soil sickness: From

- mechanisms to application in agriculture[J]. Journal of Chemical Ecology, 2013, 39: 232–242
- [4] Li CG, Li XM, Kong WD, Wu Y, Wang JG. Effect of monoculture soybean on soil microbial community in the Northeast China[J]. Plant and Soil, 2010, 330: 423–433
- [5] 中国农业年鉴编辑委员会. 中国农业年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2013
- [6] 王明珠, 陈学南. 低丘红壤区花生持续高产的障碍及对策[J]. 花生学报, 2005, 34(2): 17-22
- [7] 王兴祥,张桃林,戴传超.连作花生土壤障碍原因及消除技术研究进展[J].土壤,2010,42(4):505-512
- [8] Li PD, Dai CC, Wang XX, Zhang TL, Chen Y. Variation of soil enzyme activities and microbial community structure in peanut monocropping system in subtropical China[J]. African Journal of Agricultural Research, 2012, 7(12): 1 870–1 879
- [9] 王小兵, 骆永明, 刘五星, 李振高. 红壤连作花生青枯病发病规律及病原菌分离[J]. 花生学报, 2010, 39(2): 6-10
- [10] 泷岛. 防治连作障碍的措施[J]. 日本土壤肥料学杂志, 1983(2): 170-178
- [11] 喻景权, 松井佳久. 豌豆根系分泌物自毒作用的研究[J]. 园艺学报, 1999, 26: 175-179
- [12] 薛泉宏,同延安. 土壤生物退化及其修复技术研究进展[J]. 中国农业科技导报,2008,10(4):28-35
- [13] Badri DV, Vivanco JM. Regulation and function of root exudates[J]. Plant Cell and Environment, 2009, 32: 666–681
- [14] Li XG, Liu B, Heia S, Liu DD, Han ZM, Zhou KX, Zheng YP. The effect of root exudates from two transgenic insect-resistant cotton lines on the growth of *Fusarium oxysporum*[J]. Transgenic Research, 2009, 18: 757–767
- [15] Li XG, Zhang TL, Wang XX, Hua K, Zhao L, Han ZM. The composition of root exudates from two different resistant peanut cultivars and their effects on the growth of soil-borne pathogen[J]. International Journal of Biological Sciences, 2013, 9(2): 164–173
- [16] Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms[J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57: 233–266
- [17] 王小兵, 骆永明, 刘五星, 李振高. 花生根分泌物的鉴定及其化感作用[J]. 生态学杂志, 2011, 30(12): 2 803-2 808
- [18] 李培栋,王兴祥,李奕林,王宏伟,梁飞燕,戴传超. 连作花生土壤中酚酸类物质的检测及其对花生的化感 作用[J]. 生态学报,2010,30(8):2128-2134
- [19] Yu JQ, Shou SY, Qian YR, Hu WH. Autotoxic potential in cucurbit crops[J]. Plant and Soil, 2000, 223: 147–151
- [20] 刘苹,高新昊,孙明,张英鹏,仲子文,万书波,李彦. 3 种酚酸类物质对花生发芽和土壤微生物的互作效应研究[J]. 江西农业学报, 2012, 24(8): 85-87
- [21] 袁云云,咸洪泉,洪永聪,辛伟,崔德杰.花生根系分泌物的鉴定及其化感效应分析[J].花生学报,2011,40(3):24-29

- [22] Yu JQ, Ye SF, Zhang MF, Hu WH. Effects of root exudates and aqueous root extracts of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals, on photosynthesis and antioxidant enzymes in cucumber[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2003, 31: 129–139
- [23] Zhang Y, Gu M, Xia XJ, Shi K, Zhou YH, Yu JQ. Alleviation of autotoxin-induced growth inhibition and respiration by sucrose in *Cucumis sativus* (L.) [J]. Allelopathy Journal, 2010, 25: 147–154
- [24] Perry LG, Thelen GC, Ridenour WM, Callaway RM, Paschke MW, Vivanco JM. Concentrations of the allelochemical (±)-catechin in *Centaurea maculosa* soils[J]. Journal of Chemical Ecology, 2007, 133: 2 337–2 344
- [25] Blum U. Effects of microbial utilization of phenolic acids and their phenolic acid break down products on allelopathic interactions[J]. Journal of Chemical Ecology, 1998, 24: 685–708
- [26] Cipollini D, Rigsby CM, Barto EK. Microbes as targets and mediators of allelopathy in plants[J]. Journal of Chemical Ecology, 2012, 38: 714–727
- [27] Blum U, Staman KL, Flint LJ, Shafer SR. Induction and/or selection of phenolic acid-utilizing bulk-soil and rhizosphere bacteria and their influence on phenolic acid phytotoxicity[J]. Journal of Chemical Ecology, 2000, 26: 2 059–2 078
- [28] Weidenhamer JD, Li M, Allman J, Bergosh RG, Posner M. Evidence does not support a role for gallic acid in *Phragmites australis* invasion success[J]. Journal of Chemical Ecology, 2013, 39: 323–332
- [29] Li XG, Ding CF, Hua K, Zhang TL, Zhang YN, Zhao L, Yang YR, Liu JG, Wang XX. Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2014, 78: 149–159
- [30] Qu XH, Wang JG. Effect of amendments with different phenolic acids on soil microbial biomass, activity, and community diversity[J]. Applied Soil Ecology, 2008, 39: 172–179
- [31] Brussaard L, De Ruiter PC, Brown GG. Soil biodiversity for agricultural sustainability[J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 2007, 121: 233–244
- [32] Hibbett DS, Ohman A, Glotzer D, Nuhn M, Kirk P, Nilsson RH. Progress in molecular and morphological taxon discovery in fungi and options for formal classification of environmental sequences[J]. Fungal Biology Reviews, 2011, 25: 38–47
- [33] Larkin RP. Characterization of soil microbial communities under different potato cropping systems by microbial population dynamics, substrate utilization, and fatty acid profiles[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35: 1 451-1 466
- [34] Chen MN, Li X, Yang QL, Chi XY, Pan LJ, Chen N, Yang Z, Wang T, Wang M, Yu SL. Dynamic succession of soil bacterial community during continuous cropping of peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. PLoS One, 2014, 9(7): e101355

- [35] Chen MN, Li X, Yang QL, Chi XY, Pan LJ, Chen N, Yang Z, Wang T, Wang M, Yu SL. Soil eukaryotic microorganism succession as affected by continuous us cropping of peanut-pathogenic and beneficial fungi were selected[J]. Plos One, 2012, 7: e40659
- [36] Li XG, Ding CF, Zhang TL, Wang XX. Fungal pathogen accumulation at the expense of plant-beneficial fungi as a consequence of consecutive peanut monoculturing[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2014, 72: 11–18
- [37] 李琪, 梁文举, 姜勇. 农田土壤线虫多样性研究现状及 展望[J]. 生物多样性, 2007, 15(2): 134-141
- [38] 时立波, 王振华, 吴海燕, 刘静. 连作年限对番茄根围 土壤根结线虫二龄幼虫与自由生活线虫数量的影响[J]. 植物病理学报, 2010, 40(1): 81-89
- [39] Li XG, Ding CF, Liu JG, Zhang TL, Wang XX. Evident response of the soil nematode community to consecutive peanut monoculturing[J]. Agronomy Journal, 2015, 107: 195–203
- [40] 喻景权, 杜尧舜. 蔬菜设施可持续发展中的连作障碍问题[J]. 沈阳农业大学学报, 2000, 31(1): 124-126
- [41] Thevathasan NV, Gordon AM, Voroney RP. Juglone (5-hydroxy-1,4 napthoquinone) and soil nitrogen transformation interactions under a walnut plantation in southern Ontario, Canada[J]. Agroforestry systems, 1998, 44(2–3): 151–162
- [42] Gil VS, Haro R, Oddino C, Kearney M, Zuzac M,

- Marinellic A, Marcha GJ. Crop management practices in the control of peanut diseases caused by soilborne fungi[J]. Crop Protection, 2008, 27(1): 1–9
- [43] Mbarga JB, Martijn Ten Hoopen G, Kuaté J, Adiobo A, Ngonkeu MEL, Ambang Z, Akoa A, Tondje PR, Begoude BAD. *Trichoderma asperellum*: A potential biocontrol agent for *Pythium myriotylum*, causal agent of cocoyam (*Xanthosoma sagittifolium*) root rot disease in Cameroon[J]. Crop Protection, 2012, 36: 18–22
- [44] Qin JH, He HZ, Luo SM, Li HS. Effects of rice-water chestnut intercropping on rice sheath blight and rice blast diseases[J]. Crop Protection, 2013, 43: 89–93
- [45] Minuto A, Davide S, Garibaldi A, Gullino ML. Control of soil-borne pathogens of tomato using a commercial formulation of *Streptomyces griseoviridis* and solarization[J]. Crop Protection, 2006, 25: 468–475
- [46] Zhao QY, Dong CX, Yang XM, Mei XL, Ran W, Shen QR, Xu YC. Biocontrol of *Fusarium wilt* disease for *Cucumis melo* melon using bio-organic fertilizer[J]. Applied Soil Ecology, 2011, 47(1): 67–75
- [47] Latha P, Anand T, Prakasam V, Jonathan EI, Paramathma M, Samiyappan R. Combining Pseudomonas, Bacillus and Trichoderma strains with organic amendments and micronutrient to enhance suppression of collar and root rot disease in physic nut[J]. Applied Soil Ecology, 2011, 49: 215–223

Advances in Mechanism of Peanut Continuous Cropping Obstacle

LI Xiao-gang¹, ZHANG Tao-lin¹, WANG Xing-xiang^{1, 2*}

(1 Key Laboratory of Soil Environment and Pollution Remediation, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2 Jiangxi Key Laboratory of Ecological Research of Red Soil, Experimental Station of Red Soil, Chinese Academy of Sciences, Yingtan, Jiangxi 335211, China)

Abstract: Peanut is an important oil and cash crop in China, and its continuous cropping obstacle seriously influences the quality and yield of peanut, and confines the sustainable development of peanut industry. Various factors, including the accumulation of autotoxins, increase of soil pathogens, unbalance of soil microbial community, and disorder of physico-chemical properties were proposed to be mechanisms of continuous cropping obstacle by previous studies. However, investigations mostly focused on single factor of causing continuous cropping obstacle, and lacked the direct evidence to some extent. The paper reviewed the influences, mechanism and controlling measures of peanut continuous cropping obstacle, and presented the research advances in the mechanism focused on the effect of peanut root exudates, remaining characteristics of allelochemicals and the development of soil biological community. The future challenges and possible approaches to alleviate replanted obstacle are also discussed.

Key words: Peanut, Replanted obstacle; Root exudates; Allelochemicals; Soil microorganism