

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2021.02.002

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. 土壤, 2021, 53(2): 229–235.

根系分泌物与土传病害的关系研究进展^①

任改弟^{1,2,3}, 王光飞^{1,2}, 马艳^{1,2,4*}

(1 江苏省农业科学院农业资源与环境研究所, 南京 210014; 2 农业部长江中下游平原农业环境重点实验室, 南京 210014; 3 江苏大学生命科学研究院, 江苏镇江 212013; 4 江苏大学环境与安全工程学院, 江苏镇江 212013)

摘要: 根系分泌物是植物–土壤–病原微生物相互作用的桥梁, 是决定病原菌–作物关系的关键生态因子, 影响着土传病害的发生与发展。本文阐述了根系分泌物的定义、分类及产生机理; 重点从根系分泌物的化感自毒效应, 根系分泌物诱导根际微生物群落, 根系分泌物影响病原菌丰度, 根系分泌物影响根际土壤环境 4 个方面阐述了根系分泌物与土传病害的关系; 并从研究方法和研究领域方面展望了今后研究的方向与重点。未来需要建立根系分泌物的原位收集、实时监测、量化方法技术体系, 耦合利用组学技术, 建立植物根系分泌物–根际微生物组成与功能–病害之间关系的数据库网络公用平台, 加强根际病原菌与其他微生物相互作用关系研究, 亟需根系分泌物作用下导致植物发病的病原菌浓度阈值研究, 以期为发展土传病害的产生原理和完善土传病害根际防控技术提供依据。

关键词: 根系分泌物; 病原菌; 土传病害; 根际微生物; 根际调控

中图分类号: S154 **文献标志码:** A

Research Progresses on Relationship Between Plant Root Exudates and Soil-borne Diseases

REN Gaidi^{1,2,3}, WANG Guangfei^{1,2}, MA Yan^{1,2,4*}

(1 *Institute of Agricultural Resources and Environment, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China;* 2 *Key Laboratory of Agro-Environment in Downstream of Yangtze Plain, Ministry of Agriculture, Nanjing 210014, China;* 3 *Institute of Life Sciences, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013, China;* 4 *School of the Environment and Safety Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013, China*)

Abstract: Root exudates act as the bridge between plant, soil and pathogen, and they are also the key ecological factors determining the relationship between pathogens and crops, thus, can influence the occurrence and development of soil-borne diseases. In this paper, the concept, components and generation mechanisms of root exudates were summarized. Then, the relationship between root exudates and soil-borne diseases was mainly reviewed from the following four aspects: 1) the relationship between allelochemicals in root exudates and soil-borne diseases; 2) the effects of root exudates on soil-borne diseases by attracting rhizosphere microorganisms; 3) the effects of root exudates on soil-borne diseases by affecting the abundance of pathogens; and 4) the effects of root exudates on soil-borne diseases by affecting rhizosphere soil environment. Next, the direction and emphases of the future research were prospected in terms of the study methods and areas, which included developing the methods of in-situ collecting, real-time monitoring and quantifying the root exudates, establishing an open database which shows the plant-root exudates-microbial community composition and function that the root exudates regulated-diseases relationships by using omics technology, the interaction between rhizosphere pathogens and other microbes, and the threshold of pathogen concentration in the rhizosphere that can cause plant diseases. These efforts will provide a basis for disclosing the occurrence principle and control technology of soil-borne diseases.

Key words: Root exudates; Pathogen; Soil borne diseases; Rhizosphere microbiome; Rhizosphere regulation

①基金项目: 国家自然科学基金项目(41601266)、江苏省自然科学基金面上项目(SBK2020023002)和院基本科研业务专项项目(重点人才配套)(ZX(2020)3011)资助。

* 通讯作者(myjaas@sina.com)

作者简介: 任改弟(1984—), 女, 河南安阳人, 博士, 副研究员, 主要从事微生物分子生态学研究。E-mail: gaidiren@163.com

土传病害是指生活于土壤中的植物病原性真菌、细菌、病毒和线虫在条件适宜时侵染植物根、茎部而引起的作物病害。土传病害极其普遍,常见的土传病害有水稻、玉米、小麦的纹枯病,棉花立枯病、黄萎病,大豆根腐病等。土壤中引起土传病害的重要病原菌有细菌类的欧文氏菌属和链霉菌属,真菌类的镰刀菌属、丝核菌属和轮枝菌属,以及卵菌中的疫霉属和腐霉属等^[1]。近年来,随着集约化种植制度的提高,管理不善、单一作物连续种植、秸秆还田等因素导致的土传病害日益严重,已经严重影响到作物的高产、稳产和农产品品质^[2],成为限制农业可持续发展的重要瓶颈。

在植物生长过程中,由于根系分泌物的分泌从而在根系周围形成了物理、化学、生物学性质不同于土体土的特殊微域, Hiltener 将其称之为“根际”,主要是指根表面 1~2 cm 的薄层区域。根系分泌物数量可观,是保持根际微生态系统活力的关键因素,也是根际对话的主要调控者以及植物-土壤-病原微生物相互作用的桥梁,是决定病原菌-作物关系的关键生态因子,对土传病害发生有重要作用。基于此,根系分泌物与土传病害关系研究正成为现代科学研究的一个热点话题。根系分泌物可以直接作用于病原菌,影响病原菌的生长繁殖,进而影响病原菌的侵染势以及病害发生,也可以通过影响根际的其他微生物而间接影响病原菌,还可以通过影响根际微域的环境条件(如理化因素)间接影响病原菌的生长与存活状态,进而影响病原菌的侵染势及病害发生。本研究着重从根系分泌物的种类及产生机理,根系分泌物对病原菌的直接作用方式,根系分泌物通过影响根际土壤环境条件、根际其他微生物而间接影响病原菌的作用方式方面,论述根系分泌物与土传病害关系的研究进展,并展望了今后研究的方向与重点,以期发展为土传病害的产生原理和完善土传病害根际防控技术提供依据。

1 根系分泌物

1.1 根系分泌物的定义与分类

植物的显著代谢特征就是其在生长过程中可以通过根系的不同部位向环境中分泌或溢泌大量的化合物^[3],这些化合物是一种复杂的非均一体系,统称为根系分泌物。据估计,植物光合作用固定的碳有高达 40%(或者更多)以根系分泌物的形式被转移到根际土壤中^[3-5]。根系分泌物成分众多,数量各异。广义的根系分泌物可以分为 4 种类型:①分泌物,根部细胞主动释放的一些具有一定生理功能的有机物质,

对营养元素迁移、植物解毒、信号传递、抵御胁迫等起重要作用;②渗出物,由根部细胞通过被动形式渗出的低分子量化合物,如糖类;③裂解物质,成熟的根段表皮细胞分解产物及脱落的根冠细胞、细胞碎片和根毛等;④黏胶质,根冠细胞、没有形成次生壁的表皮细胞和根毛分泌的黏胶状物质^[6]。根系分泌物的种类预计在 2 000 种以上,为了研究方便,一些学者按照根系分泌物组分的分子量将根系分泌物分为两类:①低分子量根系分泌物(分子量<1 000 Da),主要包括有机酸、酚酸、氨基酸、多肽、可溶性糖、可溶性蛋白、植物激素、维生素,以及 OH⁻、H⁺、Na⁺ 等离子;②高分子量根系分泌物(分子量□1 000 Da),主要包括黏胶物质、黏液、边缘细胞、根冠细胞、未形成细胞壁的表皮细胞、聚多糖、多糖醛酸、胞外酶等^[4, 7, 8]。狭义的根系分泌物主要包括植物通过溢泌作用释放到土壤中的低分子可溶性物质,这部分物质也是目前根系分泌物作用和功能研究主要关注的对象^[8]。

1.2 根系分泌物的产生机理

根系分泌现象是根系的一种正常的、积极的生理现象,是根系固有的生理功能,是植物长期适应外界环境而形成的一种适应机制^[9-10]。从代谢角度考虑,根系分泌物的产生主要有两条途径,即植物的代谢途径和非代谢途径。代谢途径又可分为基础代谢和次生代谢,基础代谢是指植物遇到环境胁迫时,根系主动或者被动释放多种化学物质,以维持正常的生长发育。如缺磷时,植物根系通过大量分泌有机酸、质子、酸性磷酸酶活化土壤中的难溶性磷,改善土壤有效磷水平,维持植物体正常的生命活动^[11-14];缺铁时,根系可以通过分泌对 Fe³⁺ 具有极强络合能力的铁载体来提高根系对铁的吸收^[15]。在金属污染物胁迫下,某些植物的根系分泌物能螯合土壤中的重金属,降低重金属的有效性,减少植物对有害金属的吸收^[16];在铝胁迫下,小麦可以分泌大量的苹果酸和柠檬酸来螯合铝阳离子,以降低铝对植物根系的毒害作用^[17];肉桂也可增加柠檬酸的分泌降低铝毒^[18]。次生代谢产物不参与植物生长繁殖,但是可以提高植物对不良环境的适应能力。例如,植物次生代谢产物中的化感物质(如肉桂酸、香草醛、对羟基苯甲酸等)对周围植物有抑制作用,甚至造成自毒作用^[6]。非代谢途径产生的根系分泌物是不受植物代谢调控释放的分泌物,主要有细胞间隙的渗透物、根细胞的分解产物和细胞释放的内含物^[19]。

植物根系分泌物的组成和含量受植物自身条件

的影响,也与周围的环境条件密切相关。物种差异、生育期^[20]、土壤的营养元素水平^[11-14]、根际微生物^[21]都影响着根系分泌物的组成和含量。

2 根系分泌物与土传病害的关系

2.1 根系分泌物中的化感自毒物质与土传病害发生的关系

现已发现,许多化感物质不仅对植物有作用,其对微生物、动物特别是昆虫也有作用。当受体和供体同属于一种植物时产生抑制作用的现象,称为植物的自毒作用(autotoxicity)。自毒作用是化感作用的一种特殊形式,是发生在种内植物间的抑制作用,是植物界“化学战争”的特例^[22]。

根系分泌是化感自毒物质进入土壤的主要途径之一,根的顶端区域是植物分泌化感物质的主要部位。多数研究表明,根系分泌的化感物质能够在土壤中积累并且对下季作物产生有害影响^[23],是引起土传病害而导致连作障碍的重要因素^[24]。凡是引起自毒作用的作物一般也容易引起土传病害^[25-26]。烟草根系分泌物中的化感自毒物质肉桂酸、肉豆蔻酸、富马酸加快了烟草枯萎病发生进程^[24]。甜瓜根系分泌物中化感自毒物质对病原菌菌丝生长和孢子萌发表现出刺激作用,增加了甜瓜枯萎病的发病率^[26]。黄瓜根系分泌物的自毒物质肉桂酸降低了黄瓜的光合作用、气孔导度,从而降低了黄瓜的生长能力,使黄瓜根系更容易感染病原菌,加重黄瓜枯萎病发病程度,随着肉桂酸浓度升高,黄瓜光合作用和气孔导度被抑制程度以及黄瓜枯萎病发病程度越大^[25]。

化感自毒物质通过多种方式影响土传病害。烟草根系分泌物中的化感自毒物质可以作为化学信息素吸引病原菌,诱导病原菌形成生物膜,提高病原菌在根部的定殖能力,加快烟草枯萎病发生进程^[24]。甜瓜根系分泌的化感自毒物质不仅促进了病原菌菌丝生长和孢子萌发,还增强了病原菌致病性基因的表达,促进了病原菌的侵染,加重了病害发病程度^[27]。百合根系分泌的主要自毒物质邻苯二甲酸虽然不抑制病原菌产孢,但是能显著刺激病原菌产真菌毒素,并提高了病原菌与致病相关水解酶的活性,从而促进了百合枯萎病的发生^[28]。病害发生是病原菌-植物相互作用的结果。根系分泌的化感自毒物质也可以通过影响植物的生理生化过程而影响植物抗性,影响土传病害的发生和发展^[29]。例如,黄瓜根系分泌物中的化感自毒物质肉桂酸对黄瓜根系造成了氧化胁迫,黄瓜的保护酶活性降低,根系活性氧自由基含量增加,

加速了膜脂过氧化物程度,从而使病原菌更容易侵染,导致枯萎病发病率提高,加重土传病害发生^[30]。自毒物质对羟基苯甲酸处理使草莓不同抗性品种根系分泌物的变化均有天冬氨酸等对枯萎病菌“抑制型”氨基酸含量减少、“促进型”氨基酸种类和含量增加的趋势,也导致同等条件下品种间枯萎病发生程度明显不同^[31]。根系分泌的自毒物质还可以与病原菌通过协同作用,加快病害发生进程。例如,地黄须根自毒物质特别是阿魏酸和对羟基苯甲酸不仅能诱导地黄专化型病原菌的菌丝生长和孢子增殖及萌发,还通过增强病原菌体内信号转导系统如SH3结构和F-box蛋白体系和分子伴侣等修饰原件,加强机体内结构基因表达等过程的调控,通过破坏宿主细胞壁和防御体系,增强病原菌对宿主的侵染能力,从而加剧对地黄的致害过程^[32]。

根系分泌化感自毒物质种类和浓度影响着其对土传病害的加剧程度。甜瓜根系分泌物中自毒物质阿魏酸、苯甲酸、肉桂酸不仅促进了尖孢镰刀菌菌丝生长和孢子萌发,而且对甜瓜枯萎病的病情指数有显著的促进作用,浓度越高,甜瓜枯萎病越严重;而丁香酸在低浓度(0.05 mmol/L)处理下对病原菌孢子萌发和菌丝生长,以及病情指数无影响,而高浓度处理则能显著促进病原菌孢子萌发和菌丝生长,增加了病害指数^[33]。黄瓜根系分泌物中的自毒物质肉桂酸加重了黄瓜枯萎病的发病程度,肉桂酸浓度越高,病害越严重^[25]。有学者认为,根系分泌物中化感自毒物质的种类与浓度能够决定镰刀菌、立枯丝核菌等土传病原真菌的数量和密度,是田间作物与病原菌之间的纽带^[34]。

2.2 根系分泌物通过诱导根际微生物影响土传病害

病原菌的大量生长繁殖和侵染是病原菌与其他微生物相互作用的结果。根系分泌物也可以通过影响根际微生物的群落组成而影响病原菌对植物的侵染以及病害发生。已有研究显示,植物根际环境中的微生物菌群与病原菌之间存在着强烈的资源竞争(resource competition),根际环境中的微生物多样性越高,植物对病原菌侵染的抵抗力越强^[35]。根系分泌物也可以通过调控微生物群落来间接抵御外界非生物因素^[36]和包括病原菌侵染^[37]在内的生物因素的压力。已有研究表明,根系分泌物可以吸引更多的有益微生物,影响根际微生物菌群的组装,从而增加植物对环境的适应能力^[36]。相反,也有研究发现,在发病土壤中,并不是因为根系分泌物的化感作用导致植物发病,而是因为根系分泌物减少了植物促生细菌

和菌根真菌等有益微生物而增加了病原真菌的积累,从而导致植物发病^[37]。已有研究还发现,植物叶片受到病原菌侵染后,可以刺激苹果酸转运蛋白含量增加,使更多的苹果酸进入根际,从而招募更多的有益菌向根际聚集,这些有益菌可进一步引发植物的诱导性系统抗性(induced systemic resistance)以对病原菌产生防御反应^[38]。可见,根系分泌物在植物-微生物相互作用中所扮演的重要角色。通过 PhyloChip 技术和可培养方法分析抑病型土壤(disease suppressive soil)和利病型土壤(disease conducive soil)中的微生物群落结构,发现生长于抑病型土壤的甜菜其根际的优势菌群多数为拮抗病原菌相关的微生物,如放线菌门、 β 变形菌纲、 γ 变形菌纲等,这是由根系分泌物介导下植物与根际特异微生物共同作用的结果^[39]。Ren 等^[40]通过分子生态网络方法研究发现,在糖类根系分泌物作用下,枯萎病病原菌之所以能够快速生长繁殖,主要是因为分子生态网络中的关键物种与病原菌存在着正相互作用,这些关键物种很可能作为枯萎病病原菌的“帮凶”,促进了病原菌的快速生长繁殖。

2.3 根系分泌物通过直接影响病原菌而影响土传病害

根际分泌物可以通过其本身的直接作用调节病原菌的生长。植物明显的代谢特点是其在生长过程中可以通过根系的不同部位向环境中分泌或溢泌大量的有机酸、氨基酸、糖类、 CO_2 等多种代谢产物,从而在植物根系周围形成物理、化学和生物性质不同于土体的独特区域。这一独特区域对根际微生物而言,相当于一个天然的选择性培养基。在同一种作物连续种植条件下,如果作物的某特定根系分泌物满足了病原菌的“嗜好”,则病原菌大量繁殖并逐年积累,减少其他微生物菌群的生态位,使病原菌和其他微生物之间形成此长彼消的状态,打破了微生物之间的平衡,从而加重土传病害。吴凤芝等^[41]研究发现,大棚土培与温室土培黄瓜幼苗的根系分泌物对病原菌菌丝的生长有促进作用,与露地相比均达到差异显著水平,说明连作土壤的黄瓜根系分泌物有促进黄瓜枯萎病病原菌菌丝生长的作用。鞠会艳等^[42]研究发现,大豆连作后,大豆根系分泌的糖类物质对根际土壤中的 3 种主要根腐病致病菌——尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)、半裸镰刀菌(*Fusarium semiteetum*)、粉红粘帚菌(*Clonostachys rosea*)的生长表现为低浓度促进、高浓度抑制的现象,而根系分泌的氨基酸则促进了这 3 种根腐病致病菌的生长。也有学者发现,人参根系分泌的糖和氨基酸还能使人参细菌性软腐病菌

对其表现出化学趋向性响应^[43]。化学趋向性是某些病原菌对寄主植物信号进行感应,并侵染植物、加速在侵染部位定殖的一种重要方式,而且这种化学趋向性会改变微生态环境,使菌体大量繁殖^[24, 44]。

植物可以通过分泌化感物质、抗真菌活性蛋白、植物抗毒素、信号阻断物等物质影响病原菌的生长或干扰病原菌正常的生理功能。根系分泌物能够抑制病原菌的一个重要原因就是根系分泌物中的化感物质(比如有机酸,特别是酚酸类物质)对病原菌的直接杀灭作用^[45-46]。已有研究表明,土豆^[47]和黄瓜^[41]的根系分泌物能够促进枯萎病病原菌的生长和萌发,而嫁接西瓜的根系分泌物则能抑制西瓜枯萎病菌^[48]。在一个西瓜/水稻轮作的体系中,西瓜枯萎病得到了很好的抑制,是因为水稻根系分泌物抑制了尖孢镰刀菌的生长^[49]。当罗勒(*Ocimum basilicum*)受到终极腐霉菌(*Pythium ultimum*)侵染后,罗勒的根系会分泌出大量的迷迭香酸,并杀灭多种根际细菌和病原菌,显示出巨大的抑菌活性,从而减轻该病菌的危害^[50]。此外,罗勒的根还可以向根际分泌大量的抗真菌活性蛋白,例如核糖体失活蛋白(RIP)、几丁质酶等^[51]。其中核糖体失活蛋白具有 N-糖苷酶活性,能从大 rRNA 中移除特定的腺嘌呤,从而在运输步骤上阻止蛋白质合成^[51]; 还具有抗真菌活性,能够抑制根腐病菌里氏木霉(*Trichoderma reesei*)和立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)的生长^[52]。某些植物还可以通过分泌 β -1,3-葡聚糖酶、植物抗毒素(phytoalexin)等生物活性物质来抑制病原菌的生长^[7]。一些植物通过长期的进化已经形成了防御病原微生物的机制,例如,可以通过产生信号分子类似物、信号分子阻断物、信号降解酶,或抑制产信号分子的活性来干扰某些病原菌的群体效应,抑制病原菌生长或干扰病原菌正常的生理活动^[3]。

2.4 根系分泌物通过影响根际土壤环境而影响土传病害

有机酸是植物根系分泌的一种重要的有机物质,是植物新陈代谢(三羧酸循环等)过程中的重要中间产物。植物根系分泌的有机酸主要有草酸、苹果酸、延胡索酸、柠檬酸、乙酸、乳酸、异柠檬酸、琥珀酸、乌头酸等^[7]。一方面,这些有机酸可以活化根际中的营养元素,增加营养元素的有效性^[11],螯合游离的铝阳离子,以降低铝对植物的毒害作用^[17]; 另一方面,这些有机酸以及以酸的形式出现的黏胶物质携带的羧基等酸性基团所释放的 H^+ 还会使土壤酸化^[44]。众所周知,土壤 pH 对土壤微生物群落结构影响很大。

已有研究表明,酸化土壤中,细菌多样性下降,真菌增多,促使土传病原菌大量增殖,进而加剧病虫害发生;土壤pH每降低1个单位,发病率约增加14~18个百分点^[53]。雷亦晨^[54]研究发现,土壤酸化是诱发山核桃干腐病的主要原因,当土壤pH<4.4时,山核桃干腐病发病率为100%;当pH 4.4~5.2时,发病率为88.9%;当pH>5.2时,发病率为45%,在此范围内,随着pH升高,植株发病情况减轻。也有作者从反面验证了土壤酸化和土传病害的关系,发现一方面碱性肥料通过有效地提高香蕉田土壤pH,从而显著降低香蕉发病率和病情指数,另一方面碱性肥料施入土壤后所创造的偏碱性环境能有效地抑制尖孢镰刀菌的萌发和致病,而且有利于其他有益微生物的生长,从而为香蕉健康生长营造良好的土壤环境^[55]。Wu等^[56]研究发现,太子参根系分泌的有机酸增加了病原真菌的H⁺流出量和质膜H⁺-ATP酶活性,降低了有益真菌的H⁺流出量和质膜H⁺-ATP酶活性,这些作用创造了一个酸性环境,以抑制有益细菌(假单胞菌)和积累专门的植物病原体(尖孢镰刀菌、踝节霉菌(*Talaromyces helicus*)、*Kosakonia sacchari*)。另外,有研究发现,烟草根系分泌物中的草酸主要是通过其致酸性影响青枯雷尔氏菌和寄主之间的互作,加重了烟草青枯病的发生^[57]。

总的来说,根系分泌的有机酸不仅能直接使根际环境酸化,还能促使病原菌释放H⁺进一步间接使根际环境酸化,而根际土壤的酸化更有利于病原菌的生长繁殖,使有益菌锐减,打破了微生物群落的平衡,加剧土传病害发生;根系分泌物所引起的酸性还可以影响病原菌与和寄主之间的互作,加重土传病害发生。在作物连作条件下,根系分泌物导致的土壤酸化进一步加剧,病原菌逐渐累积,有益菌逐步减少,微生物群落结构的失衡反过来进一步加剧土壤酸化,如此恶性循环,加重土传病害发生。

3 展望

目前在根系分泌物与土传病害关系研究方面,虽然取得了一定的进展,但可能由于该领域涉及到植物病理学、植物生理学、土壤学、微生物学和生态学等,是一项多学科交叉的错综复杂的工程,对于连作条件下土传病害导致的连作障碍成因的研究进展不大。

未来在研究根系分泌物-土传病害-连作障碍关系方面,建议应着重开展以下研究:

1)建立根系分泌物的原位收集、实时监测、量化方法技术体系。目前研究方法存在的主要问题是:①

许多研究是基于水培条件对根系分泌物情况进行研究,但是,水培植物一般根毛发育较少,生长时无机械阻力,水培与真实的土培条件下的通气情况、营养养分分布有较大区别;②收集根系分泌物时极易扰动根系,引起根系生理机制变化,影响根系分泌物的正常分泌;③根系分泌物的分离纯化方法过程繁琐,纯化得到的组分通常只占根系分泌物总量中的很小一部分,鉴定出的成分也受鉴定方法的特定性所限,大量的未知组分无法鉴定^[58]。因此,今后需要改进根系分泌物研究方法,设计既能反映植物根系在土壤系统中正常分泌,又可以排除微生物干扰的根系分泌物原位收集方法;简化根系分泌物纯化方法,结合分析化学研究方法,利用新型的现代检测仪器,完善根系分泌物的分离纯化与鉴定技术,最终建立根系分泌物实时监测方法体系。

2)耦合利用组学技术,建立植物-根系分泌物-所调控微生物组成与功能-病害之间关系的数据库网络公用平台。土壤种类、土壤物理化学性状、土壤生物学性状、农艺措施、施肥方式、植物生育期等因素均可以直接或间接影响植物根系分泌物的分泌,因此,耦合利用高通量测序、基因组学、转录组学和代谢组学技术,明确某一种(类)植物在某一生育期分泌了哪些根系分泌物,这些根系分泌物调控了哪些微生物类群,调控的微生物菌群的功能是什么,调控的微生物与病害发生有什么关系,建立植物-根系分泌物-所调控微生物组成与功能-病害四者之间关系的数据库,一方面有利于后续研究者开展植物根际研究,另一方面可以加快通过根际调控来控制病害发生的方法学的建立。

3)关于根系分泌物与根际病原菌互作机制研究方面,应该加强下面两方面的研究:①加强根际环境中病原菌与其他微生物相互作用关系研究。只有充分认识病原菌生存繁殖时周围的微生态环境,甄别出“核心致病微生物组”和“核心功能微生物组”,才能通过人为措施来打破或增强病原菌与其他微生物之间的关系,达到防控病害的目的。近年来,基于高通量测序的分子生态网络分析方法开始应用于微生物相互作用关系研究中,通过该方法,研究者可以推断病原菌和其他微生物的相互关系。但是由于土壤环境中微生物的多样性和土壤环境的复杂性,通过分子生态网络方法建立的微生物之间的相互关系,不能真实反映原位根际环境中微生物之间的相互关系。因此,需要建立在原位根际环境中证实病原菌和其他微生物相互作用的技术体系,使微生物相互作用的研究

取得实质性进展。②加强根系分泌物作用下导致植物发病的病原菌浓度阈值研究。解决土传病害的根本出路在于将土壤中的病原菌控制在对作物安全的范围内。病原菌浓度阈值是了解土传病害的基础数据和必需数据。但目前,导致植物发病的病原菌的浓度阈值,以及不同类型土壤、不同土壤环境条件下病原菌浓度阈值方面的研究尚属空白。今后可以以常见土传病害为导向,在全国范围开展不同土壤类型、不同环境条件下病原菌浓度与发病率关系调查,并结合室内试验验证,破解病原菌浓度的致病阈值。

参考文献:

- [1] 梁志怀,魏林,李世东,等. 植物病原性连作障碍研究进展[J]. 湖南农业科学, 2012(5): 73-77.
- [2] 蔡祖聪,黄新琦. 土壤学不应忽视对作物土传病原微生物的研究[J]. 土壤学报, 2016, 53(2): 305-310.
- [3] Haichar F E Z, Santaella C, Heulin T, et al. Root exudates mediated interactions belowground[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 77: 69-80.
- [4] Badri D V, Vivanco J M. Regulation and function of root exudates[J]. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(6): 666-681.
- [5] Lynch J M, Whipps J M. Substrate flow in the rhizosphere[J]. Plant and Soil, 1990, 129(1): 1-10.
- [6] 王会会,李前正,王川,等. 根系分泌物介导的根际效应及在水体生态修复中的应用潜力[J]. 水生生物学报, 2020, 44(2): 453-460.
- [7] 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.
- [8] 尹华军,张子良,刘庆. 森林根系分泌物生态学研究: 问题与展望[J]. 植物生态学报, 2018, 42(11): 1055-1070.
- [9] 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, 21(6): 57-62,28.
- [10] 张福锁. 根分泌物及其在植物营养中的作用 综述[J]. 北京农业大学学报, 1992(4): 353-356.
- [11] 兰忠明,林新坚,张伟光,等. 缺磷对紫云英根系分泌物产生及难溶性磷活化的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(8): 1521-1531.
- [12] Vance C P, Uhde-Stone C, Allan D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource[J]. New Phytologist, 2003, 157(3): 423-447.
- [13] Li L, Li S M, Sun J H, et al. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils[J]. PNAS, 2007, 104(27): 11192-11196.
- [14] 谢钰容,周志春,廖国华,等. 低磷胁迫下马尾松种源酸性磷酸酶活性差异[J]. 林业科学, 2005, 41(3): 58-62.
- [15] Takagi S I, Nomoto K, Takemoto T. Physiological aspect of mugineic acid, a possible phytosiderophore of graminaceous plants[J]. Journal of Plant Nutrition, 1984, 7(1/2/3/4/5): 469-477.
- [16] 徐炜杰,郭佳,赵敏,等. 重金属污染土壤植物根系分泌物研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 2017, 34(6): 1137-1148.
- [17] Rodrigues M, Ganança J F T, da Silva E M, et al. Evidences of organic acids exudation in aluminium stress responses of two Madeiran wheat (*Triticum aestivum* L.) landraces[J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2019, 66(4): 857-869.
- [18] Yang Z M, Wang J, Wang S H, et al. Salicylic acid-induced aluminum tolerance by modulation of citrate efflux from roots of *Cassia tora* L.[J]. Planta, 2003, 217(1): 168-174.
- [19] 吴凤芝,赵凤艳. 根系分泌物与连作障碍[J]. 东北农业大学学报, 2003, 34(1): 114-118.
- [20] Chen S M, Waghmode T R, Sun R B, et al. Root-associated microbiomes of wheat under the combined effect of plant development and nitrogen fertilization[J]. Microbiome, 2019, 7(1): 136.
- [21] 韩雪,吴凤芝,潘凯. 根系分泌物与土传病害关系之研究综述[J]. 中国农学通报, 2006, 22(3): 316-318.
- [22] 邱立友,戚元成,王明道,等. 植物次生代谢物的自毒作用及其与连作障碍的关系[J]. 土壤, 2010, 42(1): 1-7.
- [23] 田给林,毕艳孟,孙振钧,等. 酚酸类物质在作物连作障碍中的化感效应及其调控研究进展[J]. 中国科技论文, 2016, 11(6): 699-705.
- [24] Li S L, 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 and Soil, 2017, 412(1/2): 381-395.
- [25] 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 and Soil, 2004, 263(1): 143-150.
- [26] Yang R X, Gao Z G, Liu X, et al. Root exudates from muskmelon (*Cucumis melon* L.) induce autotoxicity and promote growth of *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis*[J]. Allelopathy Journal, 2014, 33(2): 175-187.
- [27] Yang R X, Gao Z G, Liu X, et al. Effects of phenolic compounds of muskmelon root exudates on growth and pathogenic gene expression of *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis*[J]. Allelopathy Journal, 2015, 35(2): 175-185.
- [28] Wu Z J, Yang L, Wang R Y, 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 Journal of Microbiology and Biotechnology, 2015, 31(8): 1227-1234.
- [29] 齐永志,苏媛,王宁,等. 对羟基苯甲酸胁迫下尖孢镰刀菌侵染草莓根系的组织结构观察[J]. 园艺学报, 2015, 42(10): 1909-1918.
- [30] 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]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 56(3): 255-262.

- [31] 马燕会, 齐永志, 赵绪生, 等. 自毒物质胁迫下不同草莓品种枯萎病抗性变化的研究[J]. 河北农业大学学报, 2012, 35(2): 93–97.
- [32] 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]. 福州: 福建农林大学, 2011.
- [33] 杨瑞秀, 高增贵, 姚远, 等. 甜瓜根系分泌物中酚酸物质对尖孢镰孢菌的化感效应[J]. 应用生态学报, 2014, 25(8): 2355–2360.
- [34] 王素娜. 轮作缓解甜瓜连作障碍的机理研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017.
- [35] Wei Z, Yang T J, Friman V P, et al. Trophic network architecture of root-associated bacterial communities determines pathogen invasion and plant health[J]. Nature Communications, 2015, 6(1): 1–9.
- [36] Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, et al. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2013, 64(1): 807–838.
- [37] Li X G, Ding C F, 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 Biology and Biochemistry, 2014, 78: 149–159.
- [38] Lakshmanan V, Kitto S L, Caplan J L, et al. Microbe-associated molecular patterns-triggered root responses mediate beneficial rhizobacterial recruitment in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2012, 160(3): 1642–1661.
- [39] Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria[J]. Science, 2011, 332(6033): 1097–1100.
- [40] Ren G D, Meng T Z, Ma Y. Sugars altered fungal community composition and caused high network complexity in a *Fusarium* wilt pathogen-infested soil[J]. Biology and Fertility of Soils, 2020, 56(3): 395–409.
- [41] 吴凤芝, 孟立君, 文景芝. 黄瓜根系分泌物对枯萎病菌菌丝生长的影响[J]. 中国蔬菜, 2002(5): 26–27.
- [42] 鞠会艳, 韩丽梅, 王树起, 等. 连作大豆根分泌物对根腐病原菌的化感作用[J]. 应用生态学报, 2002, 13(6): 723–727.
- [43] 张爱华, 安宁波, 雷锋杰, 等. 细菌性软腐菌对人参根系分泌物中糖类和氨基酸类的化学趋向性响应[J]. 中国中药杂志, 2016, 41(21): 3937–3941.
- [44] 李浩成, 左应梅, 杨绍兵, 等. 三七根系分泌物在连作障碍中的生态效应及缓解方法[J]. 中国农业科技导报, 2020, 22(8): 159–167.
- [45] Wu H S, Luo J, Raza W, et al. Effect of exogenously added ferulic acid on *in vitro* *Fusarium oxysporum* f.sp. *niveum*[J]. Scientia Horticulturae, 2010, 124(4): 448–453.
- [46] Liu Y X, Li X, Cai K, et al. Identification of benzoic acid and 3-phenylpropanoic acid in tobacco root exudates and their role in the growth of rhizosphere microorganisms[J]. Applied Soil Ecology, 2015, 93: 78–87.
- [47] Steinkellner S, Mammeler R, Vierheilig H. Microconidia germination of the tomato pathogen *Fusarium oxysporum* in the presence of root exudates[J]. Journal of Plant Interactions, 2005, 1(1): 23–30.
- [48] Ling N, Zhang W W, Wang D S, et al. Root exudates from grafted-root watermelon showed a certain contribution in inhibiting *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. PLoS One, 2013, 8(5): e63383.
- [49] Hao W Y, Ren L X, Ran W, et al. Allelopathic effects of root exudates from watermelon and rice plants on *Fusarium oxysporum* f.sp. *niveum*[J]. Plant and Soil, 2010, 336(1): 485–497.
- [50] Bais H P, Walker T S, Schweizer H P, et al. Root specific elicitation and antimicrobial activity of rosmarinic acid in hairy root cultures of *Ocimum basilicum*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2002, 40(11): 983–995.
- [51] Park S W, Lawrence C B, Linden J C, et al. Isolation and characterization of a novel ribosome-inactivating protein from root cultures of pokeweed and its mechanism of secretion from roots[J]. Plant Physiology, 2002, 130(1): 164–178.
- [52] Park S W, Stevens N M, Vivanco J M. Enzymatic specificity of three ribosome-inactivating proteins against fungal ribosomes, and correlation with antifungal activity[J]. Planta, 2002, 216(2): 227–234.
- [53] 吴红森, 林文雄. 药用植物连作障碍研究评述和发展透视[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(6): 775–793.
- [54] 雷亦晨. 土壤化学性质与山核桃生长及干腐病发生的关系[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2018.
- [55] 樊小林, 李进. 碱性肥料调节香蕉园土壤酸度及防控香蕉枯萎病的效果[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(4): 938–946.
- [56] Wu H M, Qin X J, Wang J Y, et al. Rhizosphere responses to environmental conditions in *Radix pseudostellariae* under continuous monoculture regimes[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2019, 270/271: 19–31.
- [57] 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.
- [58] 李汛, 段增强. 植物根系分泌物的研究方法[J]. 基因组学与应用生物学, 2013, 32(4): 540–547.