

根系分泌物抑制连作障碍线虫病的根际调控机制及其应用

刘彤彤, 卢巧芳, 王男麒, 王天琪, 刘环环, 左元梅*

(中国农业大学资源环境学院/国家农业绿色发展研究院/教育部植物-土壤互作重点实验室, 北京 100193)

摘要: 作物长期连作极易出现连作障碍(再生病害), 本文围绕因传统耕作模式和种植习惯而诱发的新疆棉花、黑龙江大豆、河南花生、山东设施蔬菜、两广香蕉等连作障碍问题, 对全国连作现象进行系统分析, 发现全国连作现象普遍。按照耕地面积将连作障碍划分为五个等级, 其中华北三省和东北的黑龙江省连作障碍等级最高, 且各省连作现象均以大田经济作物为主。以香蕉、大豆(大田经济作物)、黄瓜(设施园艺作物)和三七(中草药)为代表, 比对最低产量和正常产量在连作年份的变化, 表明连作障碍发生规律成抛物线式, 防控连作障碍需找到问题关键时期。单一根系分泌物介导的微生物多样性降低、病原菌富集, 植物寄生线虫危害和土壤弱化是导致连作障碍的主要原因, 其中线虫对植物的侵染危害作为土传病害是防治连作障碍中最难解决的问题之一, 尤其是在设施蔬菜上。线虫在长期进化过程中形成了具有识别、寻找和侵染寄主的生物学功能, 而不同植物根系分泌物对线虫发育和对宿主的识别侵染能力有不同的调控作用。针对根系分泌物-线虫互作为诱因的线虫病害, 深入探讨易感作物和抗性/非寄主植物根系分泌物对线虫发育和对植物侵染的生物学机制, 提出根际调控措施。在 J2 时期利用抗性/非寄主植物根系分泌物, 调控根结线虫 *Mi-16D10*、*Mi-flp-18* 等基因和孢囊线虫的 *Hg-rbp-2* 等基因的表达控制线虫的发育、侵染和迁移, 通过生物源功能物质定向防控线虫侵染作物。这些结果加深了我们对生物活性物质调控植物寄生线虫机制的认识。未来, 以筛选和鉴定抗性或非寄主作物特异根系分泌物对线虫侵染的调控为依据, 配置生物功能型肥料, 利用植物源活性物质替代传统农药控制线虫病害的根际调控措施, 定向调控植物根际生物学过程将成为国内外研究热点。此文将为未来深入系统地研究根系分泌物-线虫的相互作用及克服连作障碍提供理论基础, 进而促进土壤健康和作物优质高产高效, 对实现绿色农业和可持续发展具有重要的理论和实践指导意义。

关键词: 连作障碍(再生病害); 线虫病; 根系分泌物; 根际调控

The rhizosphere regulation mechanism and use of root exudates to inhibit continuous monocropping barrier by nematode disease

LIU Tong-tong, LU Qiao-fang, WANG Nan-qi, WANG Tian-qi, LIU Huan-huan, ZUO Yuan-mei*

(College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University/National Academy of Agriculture Green Development/Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, Ministry of Education, Beijing 100193, China)

Abstract: Long term continuous monocropping easily results in the continuous monocropping barrier (replant disease) to most crops. The continuous monocropping barrier phenomenon, such as Xinjiang cotton, Heilongjiang soybean, Henan peanut, Shandong horticultural vegetables and Guangdong and Guangxi bananas caused by traditional farming patterns and farmer habit happened all over China. Continuous monocropping barrier was dominated by economic crops in each province and classified into five levels according to the agricultural area, among which three provinces in North China and Heilongjiang Province in Northeast China had the highest level. Based on the minimum and normal yields comparison of bananas, soybeans (economic crops), cucumbers (horticultural vegetables) and pseudo-ginseng (traditional Chinese medicine) in continuous cropping years, the continuous monocropping barrier occurrence regularity was drawn as parabola. The accumulation of single root

收稿日期: 2018-07-13 接受日期: 2019-04-19

基金项目: “十三五”国家重点研发计划(2017YFD0202102, 2016YFD0200405)。

联系方式: 刘彤彤 E-mail: liuttcau@foxmail.com; * 通信作者 左元梅 E-mail: zuoym@cau.edu.cn

exudate of replant crops could significantly not only decrease soil microbial diversity but also promote pathogen and nematode damage and soil salinization which led to crop development and yield losses. More importantly, the plant parasitic nematode disease was a global pest that affected many crops, particularly in greenhouse. The interaction between plants and nematodes, was typically regulated by exudate compounds released from different roots in rhizospheres during evolution process. For the nematode diseases induced by root exudates-nematodes interaction, the rhizosphere regulation was put forward on the biological mechanisms of susceptible crops and resistant/non-host plants root exudates to nematode hatching and infection. Regulate *Mi-16D10*, *Mi-flp-18* gene of root knot nematode and *Hg-rbp-2* gene of cyst nematode expression in root rhizosphere by using root exudates of resistant/non-host plants to control the hatching, infection and chemistry of nematode in J2 period. These results enhanced our understanding of the regulatory mechanism of bioactive compounds from against plant parasitic nematodes. In the future, biofunctional fertilizers will be deployed on the basis of screening and identification of the resistant/non-host plant specific root exudates regulation on nematode infection. Novel ecofriendly biofunctional fertilizers directionally regulate plant rhizosphere biological process and promote sustainable production in greenhouse environments based on bioactive compounds from plant would be a hot research topic. This paper will provide a theoretical basis for further study of root exudate-nematode interaction and overcoming continuous monocropping barrier, so as to promote soil health and high-yield and high-efficiency of crops. It has important theoretical and practical guiding significance for achieving green agriculture and sustainable development.

Key words: continuous monocropping barrier (replant disease); nematode disease; root exudates; rhizosphere regulation

1 我国农业生产中连作障碍问题突出

连作障碍是指即使在正常的栽培管理措施下, 同一块土地连续种植两茬及以上同种同属作物而出现病害、缺素, 进而大幅减产甚至绝产的现象。连作障碍广泛存在于大田经济作物及设施蔬菜、观赏花卉、果树等植物生产过程中。连作栽培条件下, 根系分泌物在根部连续积累, 引起土壤理化性质发生变化^[1], 土壤微生物群落结构紊乱^[2], 土壤线虫群落多样性程度降低^[3]。

1.1 连作障碍种植面积和作物比例较高

国外将连作障碍称为再植病害 (replant disease)。国外地多人少, 成熟的现代化耕作技术使国外农场主从源头主动避免连作障碍^[4], 而中国是地少人多型农业大国, 耕种模式传统, 各区域有传统耕种作物, 例如新疆的棉花、黑龙江的大豆和马铃薯、河南的花生、山东的设施蔬菜、广东和广西的香蕉、云南的三七和烤烟, 这些特色农产品因当地种植习惯、经济利益驱使而常年单一种植。

将出现连作障碍的作物分为三大类, 包括大田经济作物 (水稻、大豆和玉米等)、设施园艺作物 (瓜果蔬菜和观赏花卉) 和中草药。据中国统计局 (2014 年) 统计, 黑龙江省的大田经济作物输出量为

全国第一, 河南和山东分别居第二和第三位。设施园艺作物因大棚自动化越来越高而逐年扩大种植面积, 山东、河南、江苏的蔬菜产量分别居全国的前三位。中草药的种植面积以湖南省最多, 其次为贵州、甘肃。根据各地传统作物分布和作物输出量统计分析, 发现各省传统作物有最高输出量的基本规律。

按照各省耕地面积将各省份连作障碍出现概率分级, 根据连作障碍分级情况和三类作物耕地面积所占比例绘制图 1。由图 1 可见, 黑龙江省、山东省、河南省成为易患且已患连作障碍重灾区, 其它省份也遭受不同程度的连作障碍, 同时大田经济作物最易患连作障碍。

1.2 连作障碍发生规律呈“抛物线”状

对比不同作物, 发现传统中药最易遭受连作障碍, 大田经济作物较耐受连作障碍 (图 2)。根茎类中药 (三七) 连作 2 年, 重茬幼苗死亡率达 100%^[5]; 香蕉连作 10 年左右, 产量可恢复与非连作蕉园一致^[6]; 大豆连作 15 年与连作 2 年产量无显著差异^[7]; 棉田连作 20 年病情指数最高^[8]。分析以上作物在连作条件下, 产量开始降低年份、产量最低年份及产量恢复至等同正茬年份的规律 (图 2), 发现连作障碍规律

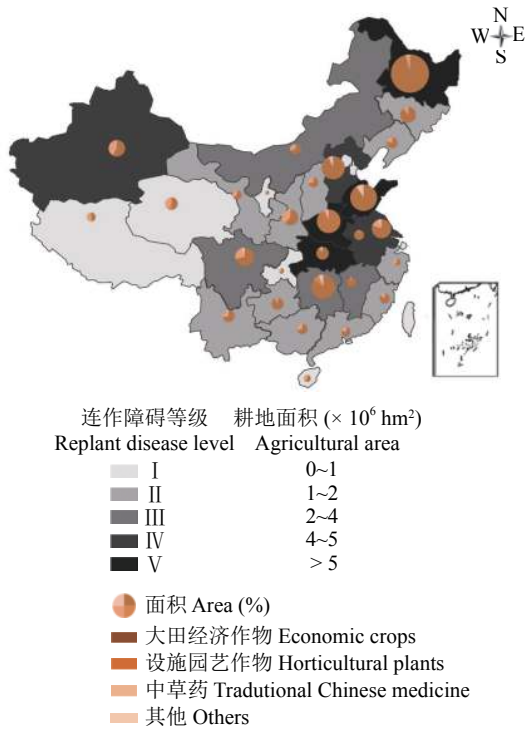


图1 中国连作障碍出现概率等级划分和不同种类作物耕种面积分布示意图

Fig. 1 Replant disease levels and percentage of cropping areas of different crops in China

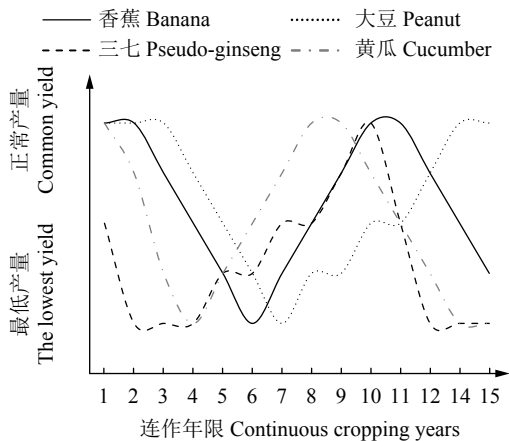


图2 不同作物长期连作后产量随连作年限变化规律

Fig. 2 Regulation of different crop yields with long term continuous cropping years

呈“抛物线”状。作物产量随连作年限延长而降低，低至最低产量后，作物产量出现回升趋势，出现自我调节现象。这种连作障碍的自我调节能力受土壤类型、耕种作物、人为施肥等因素的影响而不同。因此，在恰当时机针对性地选择合理方式解决连作障碍需要大量的研究成果作为理论支持，利用作物连作障碍规律调控作物种植年限是控制连作障

碍最直观的方式。

2 根系分泌物对连作线虫病具有重要的根际调控作用

2.1 连作作物单一根系分泌物积累易导致连作障碍

连作栽培情况下，单一根系分泌物积累在作物根际，土壤酸化，土壤内线虫和微生物多样性均降低，根际生态平衡被打乱，根际有害微生物在酸性条件下大量繁殖，土壤由“细菌型”转变成“真菌型”，由“健康型”转变成“致病型”，土壤微生物新陈代谢的整体活性降低，造成土壤酶活性降低，元素发生“木桶效应”；植物寄生线虫丰度在土壤内大幅上升，广泛引发线虫病，且导致复合真菌/细菌病害发生，并连同植物根系分泌的自毒物质一起影响植株代谢，对植物生长有很大的影响，最后导致作物患病，产量降低(表1)。

2.2 连作造成植物寄生线虫病害严重

连作引起的线虫病在全国有不同程度地发生。山东寿光是中国蔬菜基地，番茄、黄瓜等设施蔬菜极易感染南方根结线虫^[28]，且于新疆地区发现南方根结线虫在设施蔬菜土壤中为优势种^[29]。云南三七易遭受北方根结线虫侵染，导致三七品质和产量降低^[30]。南方根结线虫 (*Meloidogyne incognita*)、爪哇根结线虫 (*Meloidogyne javanica*)、花生根结线虫 (*Meloidogyne arenaria*) 和北方根结线虫 (*Meloidogyne hapla*) 占根结线虫属的 95%，其中南方根结线虫 *M. incognita* 占比最多，分布最为广泛^[31]。孢囊线虫可毁灭性危害甜菜、大豆及水稻等。在大豆生产国均有大豆孢囊线虫病发生，使大豆减产 5%~20%，甚至绝产，我国每年受害面积达 $2.67 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ，危害程度和面积逐年发展。

植物寄生线虫是最具破坏性的植物病原之一，宿主范围大于 3000 种作物，线虫侵染加重作物根腐病、枯萎病、立枯病等，致使全球每年损失达 157 亿美元^[32]，因此防治线虫病任务日益加重。

2.3 防控线虫病的关键方法和措施

防治线虫病的方法包括化学、物理、农业和生物方法(图3)。使用化学杀线剂污染环境易残留，采用热、电消毒的物理方法繁琐不持续，间作、轮作等不适用于所有农作物，而间作、轮作体系中所发现的特殊根系分泌物，配置成生物源功能肥料的生物方法才是发展可持续农业的最佳选择。未来开发

表 1 不同作物连作障碍因素、自毒物质、严重年限及表现

Table 1 Factors, autotoxic substance, serious years and performance of different crops of caught replant diseases

因素 Factors	作物 Crop	自毒物质 Allelochemical	严重年限及表现 Serious years and performance	文献 Source
线虫 Nematode	香蕉 Banana	草酸、鹅肌肽 Oxalic acid, anserine	7 年, 土壤内植物寄生线虫数量最多 7 years, most parasitic nematodes occurred	[9-10]
	大豆 Soybean	大豆苷元、染料木因 Daidzein, genistein	9 年, 线虫丰富度最低 9 years, nematodes with the lowest richness	[3]
	番茄 Tomato	邻苯二甲酸二甲酯 Dimethyl phthalate	12 年, 根结线虫二龄幼虫含量最多 12 years, the most content of root knot J2	[11-12]
	微生物 Microbe	三七 Pseudo-ginseng	人参皂苷-Rh、三七皂苷-G2 Ginsenoside-Rh, saponins-G2	2 年, 易患黑斑病、根腐病, 存活率低 2 years, liable to black spot disease, root rot disease with low survival rate
土壤弱化 Thin soil	人参 Ginseng	苯甲酸、酚酸酯 Benzoic acid, phenolic acid ester	3 年, 根际土壤微生物活性最低 3 years, the lowest activity of rhizosphere microorganism	[13-14]
	花生 Peanut	苯乙酮 Acetophenone	5 年, 土壤真菌含量最高 5 years, the most number of fungi in soil	[15-16]
	棉花 Cotton	对-羟基苯甲酸、阿魏酸 p-hydroxybenzoic acid, ferulaic acid	15 年, 土壤微生物多样性下降 52.4% 15 years, soil microbial diversity decreased by 52.4%	[17-18]
	大蒜 Garlic	2,6-二叔丁基对甲酚、 2,6-二异丙基苯酚 2,6-Di-tert-butyl-p-cresol, 2,6-Diisopropyl phenol	20 年, 根际土壤微生物数量最少 20 years, the least number of rhizosphere microbes	[19]
土壤弱化 Thin soil	茄子 Eggplant	香草醛、肉桂酸 Vanillin, cinnamic acid	5 年, 土壤酶活性最低 5 years, the lowest soil enzyme activity	[20-21]
	辣椒 Pepper	邻苯二甲酸二丁酯 Dibutyl phthalate	6 年, 土壤酸化、次生盐渍化严重 6 years, serious soil acidification and secondary salinization	[22-23]
	玉米 Maize	苯甲酸 Benzoic acid	13 年, 土壤有机质含量大幅下降 13 years, soil organic matter content decreased substantially	[24-25]
	烟草 Tobacco	苯甲酸、3-羟基苯甲酸 Benzoic acid, 3-hydroxy benzoic acid	20 年, 土壤全氮、缓效钾、速效钾含量降低 20 years, contents of total N, slow available K and readily available K decreased	[26-27]

植物源杀线虫功能物质进行根际调控是研究的热点之一, 根际调控作为一种新的农业技术手段^[33], 对农业生产起着日益重要的作用, 利用抗性植物和非寄主植物根系分泌物或特殊作物残茬提取物, 结合有益微生物配制生物功能肥料 (bio-fertilizer), 进行根际调控可高效缓解连作障碍。

3 利用根系分泌物介导实现对线虫识别和侵染的抑制

3.1 根系分泌物在植物根际的生理生态调控作用

根系分泌物是根系在生命活动过程中由根组织向土壤中持续释放化合物的总称。根系分泌物包括: 离子、氨基酸、酰胺类、糖类、有机酸、酚酸类, 及多种次级代谢物^[34]。在根际土壤中, 根系分泌物与土壤生物互作, 植物既可调节其根际化学组成

来促进微生物的生长, 从而提高其在特定生态系统中的适应性^[35]; 也可因微生物代谢对底物的偏好改变植物根系分泌物组成^[36]。长期连作, 单一根系分泌物积累于根际, 造成特异微生物、线虫富集, 从而引起连作微生物病害、线虫病害, 甚至复合病害。但抗性植物和非寄主植物的根系分泌物在抵御病原菌和植物寄生线虫方面表现出较好的前景。

通过 GC-MS (气相色谱-质谱联用仪)、X 射线 CT (电脑断层扫描) 和 MRI (磁共振成像) 可视化技术鉴定根系分泌物^[37], 利用特殊根系分泌物对根结线虫进行根际调控能够为线虫防治提供理论依据, 还可土壤生物-植物间互作提供新的认知。结合分子手段对土壤微生物测序, 通过基因功能预测了解微生物对代谢物底物偏好, 进而调控根际微生物群落组装模式, 可改善作物根际微生态环境。同时了解线虫

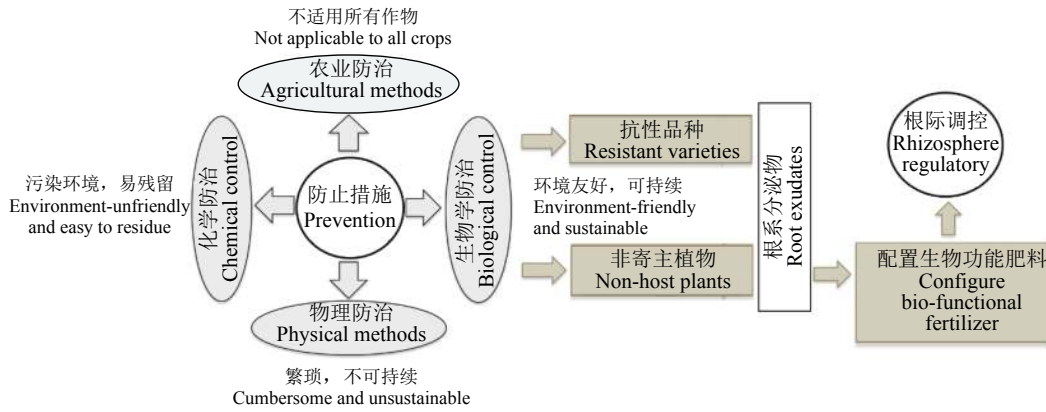


图 3 防治连作障碍线虫病的关键方法和措施

Fig. 3 Selection of methods for controlling replant nematode disease

如何识别寄主，掌握不同根系分泌物对线虫的根际调控效果及其机制将有效防治线虫病害；线虫群落结构及多样性分析也已进入分子分析阶段，为连作线虫病害的分析和治理提供了科学的理论基础^[38]。

3.2 线虫依靠根系分泌物识别寄主

线虫生命周期有 6 个阶段：卵—幼虫 (J1、J2、J3 和 J4)—成虫。线虫从卵发育到 J1、J2 时期寻找合适的根系寄生，仅在 J2 时期通过头部两侧对称的

化感器及侧腹尾感器^[39]受寄主根系分泌物的刺激^[40]具备侵染能力 (图 4)。

当根结属 J2 幼虫靠近寄主植物时，线虫食道腺分泌蛋白降解根细胞细胞壁，线虫进入根内，食道腺分泌分泌物使导管细胞膨胀并加快周围细胞分裂，从而形成巨型细胞，最终形成根结。南方根结线虫在温度 20~30℃ 和湿度 40%~70% 时完成一个世代约需 30~60 天，在适宜的环境条件下，根结线虫每年可形成 5~10 世代。南方根结线虫以幼虫在

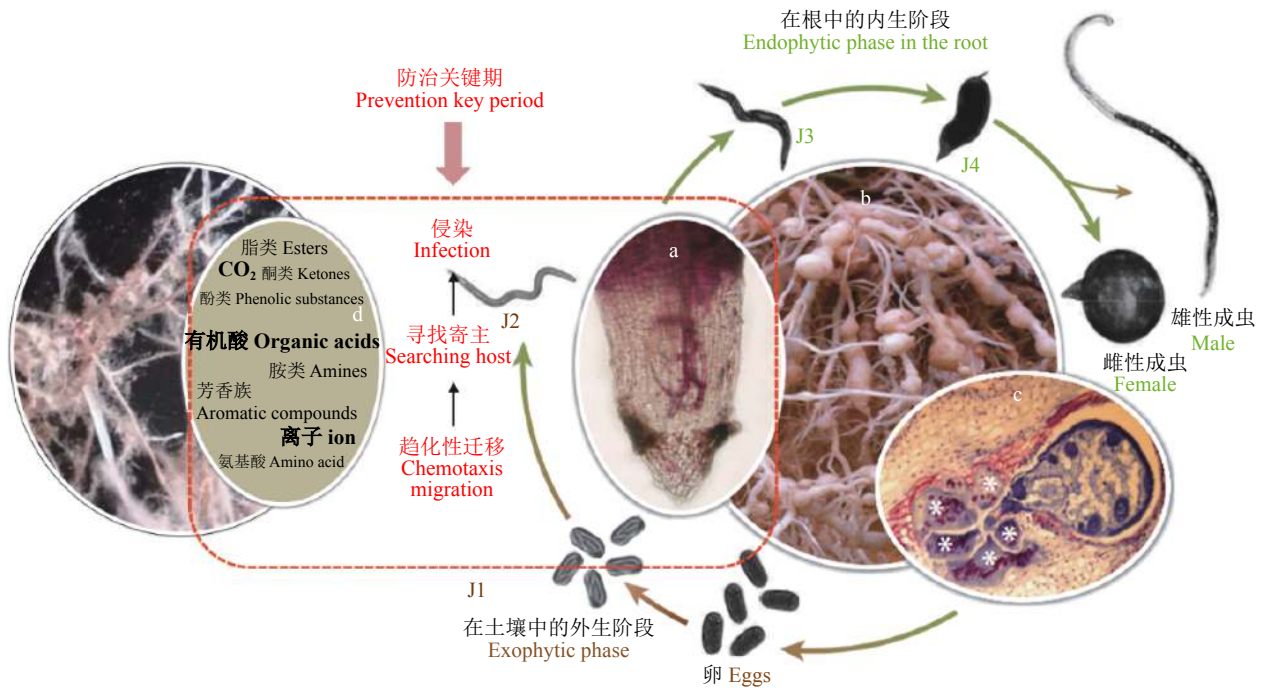


图 4 利用根系分泌物结合根结线虫发育关键时期控制线虫病害机理图

Fig. 4 Mechanism of root exudates-mediated root knot nematode disease

[注 (Note) : 图片在 Castagnone-Sereno 等^[46]绘制基础上修改。a 图为线虫在根系结构中电镜图；b 图为根结图 Root knot picture；c 图为巨型细胞；d 图为根系分泌物种类，其中 CO₂、有机酸和离子元素对线虫趋化性迁移所起作用较大。The picture drawn by Castagnone-Sereno et al. was modified. Fig. a shows the electron microscope of nematodes in root structure；fig. b shows root knot picture；fig. c shows giant cells；fig. d shows sorts of root exudates. CO₂, organic acids and ions play greater role in chemotaxis migration.]

土中和卵在病根根结内休眠越冬, 次年气温升到 10℃ 左右时, 越冬卵开始孵化成为幼虫进入土壤, 进入土壤的 J2 幼虫寻找寄主植物, 完成侵染。

孢囊属 J2 幼虫穿刺进入根中, 从寄主根系幼嫩组织侵入皮层直到中柱, 18 天后雌成虫身体膨大, 卵巢中充满卵^[41]。当寄主根系衰老, 卵囊中的卵不再孵化, 雌虫死亡, 体壁硬化, 转变成孢囊, 成熟孢囊脱落于土中而成为再侵染源。有报道称, 大豆孢囊线虫雌雄交配会发生基因交换, 即使种植单一抗性品种, 也可能造成同一群体中弱势小种变异为优势小种, 即引起生理小种致病性变异, 从而使该作物抗性丧失^[42]。因此, 选择持续长久的防治方法非常重要。

有大量研究证明, 易感作物根系分泌物使线虫产生趋向性, 促进虫卵孵化。易感大豆根系分泌的谷氨酸、甘氨酸、丙氨酸、亮氨酸、赖氨酸和苯丙氨酸可吸引大豆孢囊线虫^[43]; 柑橘根系分泌的 α -松萜、柠檬烯和 β -松萜等萜类物质可吸引柑橘根结线虫^[44-45]。

3.3 根系分泌物调控线虫识别、侵染的生物学机制

植物根际与线虫互作, 具有侵染能力的 J2 幼虫具有一系列可以响应根系分泌物活性物质的嗅觉神经元。因此, 通过破坏 J2 幼虫向寄主植物的趋向性及运动, 是减轻线虫病害的有效措施之一, 线虫的二龄期成为化学信号调控的重要时期。

南方根结线虫中 42.1% 基因与秀丽线虫是直系同源基因, 这些基因与根结线虫的生育相关, 成为药物防治的靶基因^[46]。FMRFamide-like peptides (FLPs) 是根结线虫最大神经递质之一, “FLP 作为重要的信号传导途径之一”已在植物与线虫的互作过程中取得巨大进展。FLP 信号途径与 G-蛋白偶联受体 (G-protein coupled receptors GPCR 亚类型 X1-X5) 相关, 启动下游第二信使, 控制根结线虫运动、取食、肌肉组织的再生及神经调节^[47]。

孢囊线虫的 *Ror* 毒力基因可控制线虫产生纤维素酶和果胶裂解酶裂解植物根系细胞壁, 进而通过 *Hg-rbp-2* 控制线虫的发育和寄生能力^[48], 但孢囊线虫雌雄交配产生后代会发生基因交换使线虫生理小种发生变化^[49], 因此针对孢囊线虫越来越需要寻找新的抗性基因或扩展抗性背景。

3.4 植物根系分泌物通过根际调控抑制线虫侵染的实践应用

易感作物根系分泌物促进线虫趋向运动和孵化, 大豆根系分泌物促进孢囊线虫的孵化, 且连作

时间越长, 大豆患孢囊线虫病越严重^[50]; 花生根系分泌物影响土壤线虫丰度, 分泌物浓度越高, 土壤线虫多样性越低^[51]。然而, 非寄主作物根系分泌物可调控线虫趋向性, 抑制卵孵化或致死线虫。董林林等在茼蒿、蓖麻与番茄间作体系中发现茼蒿根系分泌物中月桂酸, 蓖麻根系分泌物中棕榈酸和亚油酸对根结线虫有致死效应、抑制线虫孵化, 并且在低浓度下吸引线虫杀死线虫, 高浓度下趋避线虫^[52]。掌握月桂酸、亚油酸和棕榈酸调控 *Mi-16D10* 和 *Mi-flp-18* 基因表达来抑制线虫侵染与繁殖, 从而减轻作物根结线虫病害。钟丽娜发现仙客系列抗性品种番茄的特异根系分泌物浓度大于 4 mmol/L 时能将 25.9% 以上的线虫致死, 且浓度越高致死能力越强, 在低浓度时可抑制线虫的运动能力^[53]。选择抗性品种间套作即是利用根系分泌物进行根际调控的原理, 调动根际有益微生物, 抑制寄生线虫防治连作障碍。同时, 特殊植物残渣再利用也可实现根际调控, 青蒿、万寿菊、薄荷、紫花苜蓿等几种植物提取物能够有效防治根结线虫^[54-55]。但直接施用植物残渣使作物产量降低^[56], 可将残渣提取物添加至腐熟堆肥, 既可抑制线虫病又可实现作物增产^[57]。

利用根系分泌物和特殊作物残渣提取物作为生物源功能物质, 配置成生物功能肥料 (bio-fertilizer) 进行根际调控, 是高效控制连作障碍线虫病害和发展可持续农业的重要手段 (图 5)。

4 展望

我国连作障碍现象普遍, 单一作物长期耕种, 根系分泌物在根际单一积累, 扰乱根际微生物群落结构, 富集植物寄生线虫。在我国广泛引起线虫病是作物连作中最难治理的土传病害之一。

基于近年来最新的国内外研究进展, 针对植物根系分泌物在控制寄生线虫识别侵染植物过程中具有重要的生物学调控作用, 面对我国农业生产中作物连作障碍突出的问题, 应该在以下几个方面引起重视和突破: 1) 针对重要和特定的作物, 掌握作物连作发病规律, 找到防治连作障碍的关键时期。2) 围绕根系分泌物与线虫互作关系探索克服连作线虫病害的方法, 为实际生产应用提供最有效的理论依据和技术支撑。3) 筛选抗性植物和非寄主植物特异根系分泌物作为生物源功能物质, 为创建无公害植物源杀线剂提供重要依据。同时发挥生态位优势功能微生物、营养调控和土壤外源添加物的根际综合调控, 致力于改善土壤微生态环境, 克服线虫引起

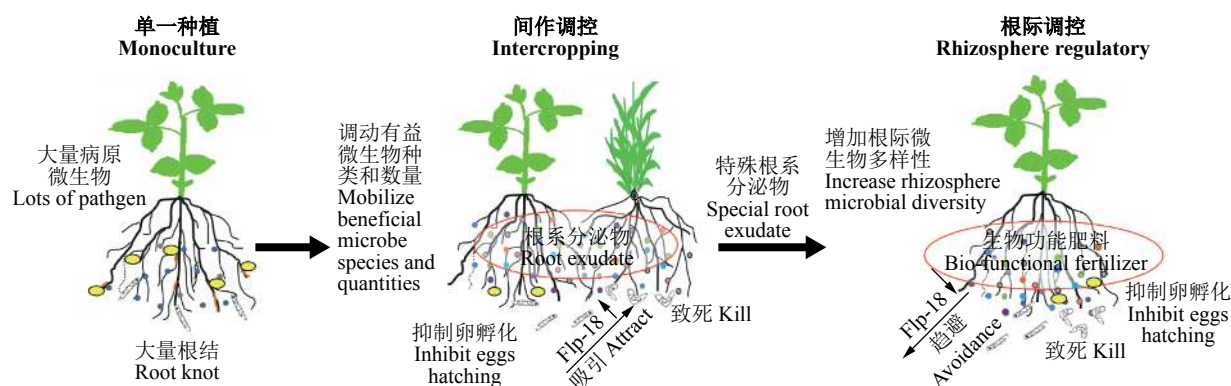


图 5 根系分泌物介导的根际调控克服连作障碍线虫病的生物学机制及其应用

Fig. 5 Rhizosphere regulatory mechanism of bio-fertilizer reducing replant nematode disease

的连作障碍；也可通过分子生物学技术手段监测线虫多样性变化，科学评价不同生态系统的土壤质量。最终，在控制线虫方面揭示植物和线虫在根际间信号传递的分子和生理机制的新信息，发展有效且可持续的控制策略，实现一套全面集成和优化的方法来提高作物产量和营养品质的同时降低作物线虫病；在土壤质量指示生物中实现植物-寄生虫相互作用的整体表达分析，完整评估基于改变土壤线虫群落结构多样性和土壤质量之间的关系。

总之，在理论层面明确以根系分泌物为主导，调控连作障碍的生物学机制的基础上，进一步科学定向调控植物根际的生物学过程，发挥植物-土壤-微生物体系优势互补的生物学潜力，这将对提升土壤健康和促进作物优质高产高效并实现绿色农业和可持续发展具有重要的理论和实践意义，应用前景广阔。

参考文献：

- [1] Weston L A, Mathesius U. Root exudation: the role of secondary metabolites, their localisation in roots and transport into the rhizosphere[A]. Morte A, Varma A. Root engineering[C]. Springer, 2014. 221-247.
- [2] 陶波, 赵微, 韩玉军, 等. 假苍耳根系分泌物对土壤中微生物的影响[J]. 东北农业大学学报, 2010, (2): 15-19.
Tao B, Zhao W, Han Y J, et al. Effect of *Iva xanthifolia* root secretion on soil microorganisms amount[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2010, (2): 15-19.
- [3] 王进闯, 王敬国. 大豆连作土壤线虫群落结构的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(4): 1022-1031.
Wang J C, Wang J G. Effects of continuous soybean monocropping on nematode community[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2015, 21(4): 1022-1031.
- [4] 马守义, 景尚友. 美国农业保护性耕作技术的启示[J]. 黑龙江农业科学, 2016, (12): 138-140.
Ma S Y, Jing S Y. Enlightenment of American agricultural conservation tillage technology[J]. *Heilongjiang Agricultural Science*, 2016, (12): 138-140.
- [5] 游佩进, 王文全, 张媛, 等. 三七根区土壤提取物对三七幼苗的化感作用[J]. 西南农业学报, 2009, (2): 308-310.
You P J, Wang W Q, Zhang Y, et al. Allelopathic effect of soil extracts from *Panax notoginseng* root region on its seedlings[J]. *Journal of Southwest Agriculture*, 2009, (2): 308-310.
- [6] Shen Z Z, Penton C R, Lü N, et al. Banana fusarium wilt disease incidence is influenced by shifts of soil microbial communities under different monoculture spans[J]. *Microbial Ecology*, 2017, (1): 1-12.
- [7] 李伟群. 不同年限连作大豆根际微生物群落及生物量的动态变化研究[D]. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文, 2011.
Li W Q. Dynamic changes of microbial community and biomass in rhizosphere of different continuous cropping years soybean[D]. Beijing: MS Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011.
- [8] 芒来希汗·阿克瓦伊, 谭文君, 艾依提·依布拉音, 等. 尉犁县不同连作年限棉田棉花苗期病害调查[J]. 农村科技, 2016, (11): 35-38.
Manglaixihan-akewayi, Tan W J, Aiyiti-yibulayin, et al. Investigation on cotton seedling disease in different continuous cropping years at Yuli county[J]. *Rural Science and Technology*, 2016, (11): 35-38.
- [9] Zhong S, Zeng H, Jin Z. Soil microbiological and biochemical properties as affected by different long-term banana-based rotations in the tropics[J]. *Pedosphere*, 2015, 25(6): 868-877.
- [10] Zhong S, Zeng H, Jin Z. Influences of different tillage and residue management systems on soil nematode community composition and diversity in the tropics[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 107: 234-243.
- [11] 时立波. 连作年限及杀线剂对番茄根围土壤线虫及微生物影响的研究[D]. 山东泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2009.
Shi L B. Studies on the effects of continuous cropping years and pesticides on nematodes and soil microorganisms beside tomato root[D]. Tai'an, Shandong: MS Thesis of Shandong Agricultural University, 2009.
- [12] 杨国栋. 番茄砧木抗根结线虫特性及其根系分泌物的化感作用研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学博士学位论文, 2016.
Yang G D. Characteristics of tomato rootstocks resistance to *M. incognita* and allelopathic effect of root exudates[D]. Shenyang:

- PhD Dissertation of Shenyang Agricultural University, 2016.
- [13] Xiao C, Yang L, Zhang L, *et al.* Effects of cultivation ages and modes on microbial diversity in the rhizosphere soil of *Panax ginseng*[J]. *Journal of Ginseng Research*, 2016, 40(1): 28–37.
- [14] 李勇, 刘时轮, 黄小芳, 等. 人参(*Panax ginseng*)根系分泌物成分对人参致病菌的化感效应[J]. *生态学报*, 2009, 29(1): 161–168.
Li Y, Liu S L, Huang X F, *et al.* Allelopathy of ginseng root exudates on pathogens of ginseng[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(1): 161–168.
- [15] 黄玉茜, 韩晓日, 杨劲峰, 等. 花生根系分泌物对土壤微生物学特性及群落功能多样性的影响[J]. *沈阳农业大学学报*, 2015, 46(1): 48–54.
Huang Y X, Han X R, Yang J F, *et al.* Effect of peanut root exudates on soil microbial characteristics and community functional diversity[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2015, 46(1): 48–54.
- [16] 黄玉茜, 韩立思, 杨劲峰, 等. 花生植株和土壤水浸液自毒作用研究及土壤中自毒物质检测[J]. *生态学报*, 2012, 32(19): 6023–6032.
Huang Y X, Han L S, Yang J F, *et al.* Autotoxicity of aqueous extracts from plant, soil of peanut and identification of autotoxic substances in rhizospheric soil[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(19): 6023–6032.
- [17] 徐文修, 罗明, 李银平, 等. 作物茬口对连作棉田土壤环境及棉花产量的影响[J]. *农业工程学报*, 2011, 27(3): 271–275.
Xu W X, Luo M, Li Y P, *et al.* Effects of crop stubbles on cotton yield and soil environment in continuously cropped cotton field[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2011, 27(3): 271–275.
- [18] Jiang G Y, Liu J G, Li Y B. Allelochemicals from cotton (*Gossypium hirsutum*) rhizosphere soil: inhibitory effects on cotton seedlings[J]. *Allelopathy Journal*, 2015, 35(2): 153–162.
- [19] Zhou Y L, Yan W, Li J Y, *et al.* Allelopathy of garlic root exudates[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(5): 1368–1372.
- [20] Chen S, Zhou B, Lin S, *et al.* Accumulation of cinnamic acid and vanillin in eggplant root exudates and the relationship with continuous cropping obstacle[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2011, 10(14): 2659–2665.
- [21] 周宝利, 徐妍, 尹玉玲, 等. 不同连作年限土壤对茄子土壤生物学活性的影响及其嫁接调节[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(2): 290–294.
Zhou B L, Xu Y, Yin Y L, *et al.* Effects of different years continuous cropping and grafting on the biological activities of eggplant soil[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(2): 290–294.
- [22] 郭红伟. 连作对土壤性状和辣椒生育、生理代谢的影响[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2011.
Guo H W. Effect of continuous cropping on physicochemical properties of soil and growth, physiological metabolism of pepper[D]. Nanjing: MS Thesis of Nanjing Agricultural University, 2011.
- [23] 耿广东, 张素勤, 程智慧. 辣椒根系分泌物的化感作用及其化感物质分析[J]. *园艺学报*, 2009, 36(6): 873–878.
Geng G D, Zhang S Q, Cheng Z H. Allelopathy and allelochemicals of root exudates in hot pepper[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36(6): 873–878.
- [24] 许瑞琳, 鲁志宏, 王兰, 等. 关于不同连作年限玉米制种田土壤理化性质变化规律的研究[J]. *种子科技*, 2013, (11): 63–66.
Xu R L, Lu Z H, Wang L, *et al.* Study on the changes of soil physical and chemical properties in maize field with different continuous cropping years[J]. *Seed Science and Technology*, 2013, (11): 63–66.
- [25] 李永刚, 王丽艳, 张思奇, 等. 玉米连作障碍主要因子对苗期玉米生长影响的初步分析[J]. *东北农业科学*, 2017, (2): 27–31.
Li Y G, Wang L Y, Zhang S Q, *et al.* A preliminary analysis of main influencing factors on maize seedling growth under long term continuous maize cropping obstacle[J]. *Journal of Northeast Agricultural Sciences*, 2017, (2): 27–31.
- [26] 陈冬梅, 黄锦文, 柯文辉, 等. 连作烟草根际土壤化感潜力评价及其化感物质鉴定[J]. *中国烟草学报*, 2012, 18(1): 46–52.
Chen D M, Huang J W, Ke W H, *et al.* Allelopathic evaluation of continuous cropping tobacco rhizospheric soil and allelochemical identification[J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2012, 18(1): 46–52.
- [27] 彭友, 陈代荣, 阳显斌, 等. 不同连作年限植烟土壤养分含量分析[J]. *天津农业科学*, 2017, 23(5): 31–34.
Peng Y, Chen D R, Yang X F, *et al.* Analysis of nutrient content of tobacco planting soil in different continuous cropping years[J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2017, 23(5): 31–34.
- [28] 李文超. 根结线虫对日光温室黄瓜生理生化特性的影响[D]. 山东泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2005.
Li W C. Effects of root-knot nematodes on physiological and biochemical characteristics of greenhouse cucumber[D]. Tai'an, Shandong: MS Thesis of Shandong Agricultural University, 2005.
- [29] 李克梅, 董艳秋, 曹雪松, 等. 新疆设施蔬菜根结线虫病发生调查及病原鉴定[J]. *植物保护*, 2015, (6): 191–194.
Li K M, Dong Y Q, Cao X S, *et al.* Investigation and identification of root-knot nematode disease in Xinjiang greenhouse vegetables[J]. *Plant Protection*, 2015, (6): 191–194.
- [30] 邓人可. 植物源杀线虫制剂“线敌1号”在防治三七根腐病中的应用[J]. *云南农业大学学报(自然科学版)*, 2016, 31(S1): 57–62.
Deng R K. Application of botanical nematicides "Xiandi-1" on controlling *Panax notoginseng* root rot[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2016, 31(S1): 57–62.
- [31] 廖金铃, 蒋寒, 孙龙华, 等. 中国南方地区作物根结线虫种和小种的鉴定[J]. *华中农业大学学报*, 2003, (6): 544–548.
Liao J L, Jiang H, Sun L H, *et al.* Identification of root-knot nematode species and races in southern China[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2003, (6): 544–548.
- [32] Wesemael W M L, Viaene N, Moens M. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Europe[J]. *Nematology*, 2011, 13(1): 3–16.
- [33] 吴红森, 吴林坤, 王娟英, 等. 根际调控在缓解连作障碍和提高土壤质量中的作用和机理[J]. *生态科学*, 2016, (5): 225–232.
Wu H M, Wu L K, Wang J Y, *et al.* The mechanisms of the rhizosphere management on the remission in consecutive monoculture problem and the improvement of soil quality[J]. *Ecological Science*, 2016, (5): 225–232.
- [34] Bertin C, Yang X, Weston L A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere[J]. *Plant & Soil*, 2003, 256(1): 67–83.
- [35] Bais H P, Weir T L, Perry L G, *et al.* The role of root exudates in

- rhizosphere interactions with plants and other organisms[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57(1): 233–266.
- [36] 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]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(4): 470–480.
- [37] Van V A, Tourell M C, Koebnick N, *et al.* Correlative visualization of root mucilage degradation using X-ray CT and MRI[J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2018, 6.
- [38] Treonis A M, Unangst S K, Kepler R M, *et al.* Characterization of soil nematode communities in three cropping systems through morphological and DNA metabarcoding approaches[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1).
- [39] Hilliard M A, Bargmann C I, Bazzicalupo P. *C. elegans* responds to chemical repellents by integrating sensory inputs from the head and the tail[J]. *Current Biology*, 2002, 12(9): 730–734.
- [40] Tefft P M, Bone L W. Plant induced hatching of eggs of the soybean cyst nematode *Heterodera glycines*[J]. *Journal of Nematology*, 1985, 17(3): 275–279.
- [41] 彭德良, 彭焕, 刘慧. 国外甜菜孢囊线虫发生危害、生物学和控制技术研究进展[J]. *植物保护*, 2015, (5): 1–7.
Peng D L, Peng H, Liu H. Research progress in occurrence, biology and management of the sugarbeet cyst nematode *Heterodera schachtii* chmidt[J]. *Plant Protection*, 2015, (5): 1–7.
- [42] Chen S Y, Porter P M, Orf J H, *et al.* Soybean cyst nematode population development and associated soybean yields of resistant and susceptible cultivars in Minnesota[J]. *Plant Disease*, 2001, 85(7): 760–766.
- [43] 王雪, 段玉玺, 陈立杰, 王媛媛. 大豆根系分泌物中氨基酸组分与抗大豆胞囊线虫的相关性研究[J]. *沈阳农业大学学报*, 2008, (6): 677–681.
Wang X, Duan Y X, Chen L J, Wang Y Y. Study on the correlation between amino acid components of soybean root exudates and resistance to soybean cyst nematode[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2008, (6): 677–681.
- [44] Ali J G, Stelinski L L. Constitutive and induced subterranean plant volatiles attract both entomopathogenic and plant parasitic nematodes[J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1): 26–35.
- [45] Castagnone S P, Mulet K, Iachia C. Tracking changes in life-history traits related to unnecessary virulence in a plant-parasitic nematode[J]. *Ecology & Evolution*, 2015, 5(17): 3677–3686.
- [46] Holden D L, Walker R J. Neurobiology of plant parasitic nematodes[J]. *Invertebrate Neuroscience*, 2011, 11(1): 9–19.
- [47] Johnston M J, Mcveigh P, McMaster S, *et al.* FMRFamide-like peptides in root knot nematodes and their potential role in nematode physiology[J]. *Journal of Helminthology*, 2010, 84(3): 253–265.
- [48] Yan G, Baidoo R. Current research status of *Heterodera glycines* resistance and its implication on soybean breeding[J]. *Engineering*, 2018, 4(4): 534–541.
- [49] Dong K, Opperman C H. Genetic analysis of parasitism in the soybean cyst nematode *Heterodera glycines*[J]. *Genetics*, 1997, 146(4): 1311–1318.
- [50] 汪立刚, 沈阿林, 孙克刚, 等. 大豆连作障碍及调控技术研究进展[J]. *土壤肥料*, 2001, (5): 3–8.
Wang L G, Shen A L, Sun K G, *et al.* Progress in the study of soybean replant disease and regulation techniques[J]. *Soil and Fertilizer*, 2001, (5): 3–8.
- [51] 李孝刚, 王兴祥. 花生根系分泌物对红壤线虫群落结构的影响[A]. 中国土壤学会. 第八次全国土壤生物与生物化学学术研讨会暨第三次全国土壤健康学术研讨会论文集摘要集[M]. 广东河源, 2015.
Li X G, Wang X X. Effects of peanut root exudates on the nematode community structure in red soil[A]. Chinese Soil Society. Summary of the eighth national symposium on soil biology and biochemistry and the third national symposium on soil health[M]. Heyuan, Guangdong, 2015.
- [52] Dong L L, Li X, Li H, *et al.* Lauric acid in crown daisy root exudate potently regulates root-knot nematode chemotaxis and disrupts Mi-f1p-18 expression to block infection[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(1): 131–141.
- [53] 钟丽娜. 不同抗性品种番茄根系分泌物防治南方根结线虫的效应及机制[D]. 北京: 中国农业大学硕士学位论文, 2013.
Zhong L N. Effects and mechanism of different resistant tomato root exudates on controlling root-knot nematodes[D]. Beijing: MS Thesis of Agricultural University of China, 2013.
- [54] Caboni P, Saba M, Tocco G, *et al.* Nematicidal activity of mint aqueous extracts against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*[J]. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, 2013, 61(41): 9784.
- [55] Addabbo T, Argentieri M P, Radicci V, *et al.* Artemisia annua compounds have potential to manage root-knot and potato cyst nematodes[J]. *Industrial Crops & Products*, 2017, 108: 195–200.
- [56] Dong L L, Huang C, Huang L, *et al.* Screening plants resistant against *Meloidogyne incognita* and integrated management of plant resources for nematode control[J]. *Crop Protection*, 2012, 33: 34–39.
- [57] 陈飞, 杜龙龙, 常瑞雪, 等. 添加烟草废弃物对堆肥腐熟度及抑制线虫作用的影响[J]. *中国农业大学学报*, 2014, (6): 102–106.
Chen F, Du L L, Chang R X, *et al.* Effects of tobacco waste on compost maturity and nematode inhibition[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2014, (6): 102–106.