

DOI: 10.11766/trxb201803260058

作物土传真菌病害发生的根际微生物机制研究进展*

杨 珍^{1, 2} 戴传超¹ 王兴祥² 李孝刚^{2†}

(1 南京师范大学生命科学学院, 南京 210023)

(2 中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008)

摘 要 土传病害是制约我国农业生产可持续发展的重要瓶颈。根际是作物养分高效利用的窗口, 是植物-土壤-微生物相互作用的关键微域, 也是土传病害发生发展的主要场所。在宏基因组学快速发展的今天, 了解根际微生物与土传病害互作关系, 有利于从微生物种群、功能代谢和抑病物质等研究找出防控土传病害的有效方法。本文综述了根际微生物与土传真菌病害的发生机制关系, 探讨了土传病原真菌致病机理, 并提出目前研究的不足和未来研究的重点。目前, 我国农业生产中土传真菌病害发生严重, 很多是由不同病原菌复合侵染的结果, 其致病机理较为复杂。定向优化根际微生物群落结构提升植物根际微生态抗性, 是防控土传病害途径之一, 应加以重视。现有研究多偏向根际促生微生物, 而忽视了根际有害细菌与病害发生和作物生长的关系。今后的研究应系统评估土传真菌病害的发生及危害程度、归类土传真菌病原菌类型、深入研究土传真菌病害发生的根际微生态机理以及研发土传真菌病害综合防控技术。

关键词 土传真菌病害; 根际微生物; 微生物多样性; 防控技术; 作物抗性

中图分类号 S182 **文献标识码** A

近年来我国农作物的土传病害日趋严重, 对农作物产量和品质造成严重影响, 已成为限制我国农业可持续发展的重要瓶颈。土传病害是指由生活史中一部分或大部分存在于土壤中的病原物在条件适宜时侵染植物根部或茎部而发生的病害。与空气、水及种苗等传播途径的病害相比, 土传病害的致病菌栖息于土壤中, 难以根治, 甚至被称为植物癌症^[1]。土传病原体的类型包括真菌、细菌和线虫等, 引发包括纹枯、枯萎、立枯、猝倒、根腐、软腐、根肿和丛根等类型病害^[2]。近几十年来, 随着农业现代化水平的提高, 我国农业生产模式呈现出高投入与高产出、作物类型单一化种植以及复种指数高等为特点的集约化生产, 导致土传病害频

发问题突出^[3]。而发达国家更注重土地合理化运用, 多采用轮作和休耕制度, 因此大田农作物的土传病害发生较轻。但集约化生产的经济作物, 如棉花、大豆等土传病害发生严重^[4-5]。

值得注意的是, 近年土传病害的加重和蔓延与作物单一连续种植密切相关, 生产上称为连作障碍^[6]。连作条件下, 作物根系分泌物持续诱导土壤病原菌增殖, 导致病原菌侵染势增加。病原真菌趋化生长附着根表面, 穿过根部细胞壁并定居于根皮层, 通过堵塞作物维管束组织或分泌毒素等导致植物发病。因此, 病原菌的成功侵染必然经过“根际”, Hiltner将其定义为受根系影响的土壤微域, 主要指根表面1~2 cm的薄层区域。其中, 根际微生物是参与根际微域活动

* 国家重点研发计划项目(2017YFD0200604), 国家自然科学基金项目(41671306)和中国科学院南京土壤研究所“一三五”计划和领域前沿项目(ISSASIP1632)资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2017YFD0200604), the National Natural Science Foundation of China (No. 41671306) and the Knowledge Innovation Program of the Chinese Academy of Sciences (ISSASIP1632)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: xgli@issas.ac.cn

作者简介: 杨 珍(1992—), 女, 安徽阜阳人, 硕士研究生, 主要从事根际微生物研究。E-mail: 13625543935@163.com

收稿日期: 2018-03-26; 收到修改稿日期: 2018-06-06; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2018-10-08

的主要成员, 其组成复杂、活性高, 与植物生长和健康紧密相关, 也被称为植物的第二基因组^[7-8]。对此, 根际微生物与植物病害发生的关系相应地成为近年来研究热点之一。与细菌、线虫等类型引起的土传病害相比, 土传真菌病害更易于流行传播, 涉及作物类型广泛, 对作物产量危害极大^[9], 本文将着重从土传真菌病害的发生及危害、根际微生物与病原真菌互作以及防治措施等方面探讨土传真菌性病害发生的根际微生物机制的研究进展, 以期深化土传真菌病害研究和防治提供参考。

1 土传真菌病害的发生及危害

据估计, 植物病害引起全球主要农作物总产量10%~15%的损失, 每年直接经济损失高达数千亿美元。其中, 70%~80%的病害是病原真菌感染所引起的, 对作物生长及产量的影响破坏力强^[10]。表1概况了小麦、玉米、水稻等粮食作物、以及棉

花、花生、大豆等经济作物发生的主要土传真菌病害及其影响。相对于大田粮食作物, 经济作物集约化生产现象突出, 土传真菌病害的发生更为严重(表1)。由大丽轮枝菌引起的棉花黄萎病是种植区发生最为严重的土传病害, 一般减产10%~30%, 严重时可达80%以上^[5]。由茄腐镰刀菌、尖孢镰刀菌和丝核菌等多种真菌混合侵染导致大豆根腐病严重发生, 是制约大豆产区的主要病害, 一般减产5%~10%, 严重时减产达到60%^[22]。

此外, 一些病原真菌(如 *Aspergillus flavus*, *Fusarium culmorum*) 还会产生霉菌毒素, 对人和动物具有潜在健康危害。面对土传病害的危害, 农民采取一系列不合理用药措施进一步加剧了环境破坏、生态失衡、食品污染和公众健康水平等问题。一般土传真菌病害发生早期症状不易察觉, 导致其防控滞后, 现有的科技手段还不能准确预报一些重大真菌病害的发生及危害, 这也是农业防控难以进行的原因之一。

表1 常见粮食作物和经济作物主要土传真菌病害及危害

Table 1 Major soil-borne fungal diseases and their hazards common with grain and economic crops

作物类型 Crop type	病害 Disease	病原菌 Pathogen	发病症状 Symptom	危害 Damage	参考文献 Reference
粮食作物 Grain crop	水稻 Rice	镰刀菌属 <i>Fusarium</i> spp.	病苗心叶枯黄, 叶片不展开, 基部变褐, 病根变为黄褐色	一般发病率达10%, 严重地区达到80%以上	[11]
		立枯丝核属 <i>Rhizoctonia</i> spp. 腐霉属 <i>Pythium</i> spp.			
	小麦 Wheat	全蚀病	禾顶囊壳小麦变种 <i>Gaeumannomyces. graminis</i> var. <i>tritici</i> J. Walker	病株矮小、下部黄叶多、根茎部变灰黑色	一般减产10%~20%, 重至50%以上
玉米 Maize	全蚀病	禾顶囊壳玉米变种 <i>G. graminis</i> var. <i>maydis</i> Yao	病株茎秆松软, 根系呈栗褐色腐烂, 须根和根毛明显减少	部分玉米产区全蚀病年发生面积占总量51%, 危害达2 887 hm ²	[13]
经济作物 Economic crop	棉花 Cotton	尖孢镰刀菌萎蔫专化型 <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>Vasinfectum</i>	典型的维管束病害, 病株表现矮生枯萎或凋萎等; 纵剖病茎可见木质部有深褐色条纹	全国每年因枯、黄萎病棉花损失6~10万t, 其中黄萎病所造成的损失惨重	[14]
		大丽轮枝菌 <i>Verticillium dahliae</i> Kleb	后期发病, 导致病株枯死或萎蔫; 纵剖病茎, 木质部有浅褐色条纹		[4]
	花生 Peanut	根腐病	镰刀菌属 <i>Fusarium</i> spp.	苗期易发生根腐、苗枯; 后期易导致根腐、茎基腐和荚腐	一般减产5%~8%, 重则影响产量20%以上

续表

作物类型 Crop type	病害 Disease	病原菌 Pathogen	发病症状 Symptom	危害 Damage	参考文献 Reference
经济作物 Economic crop	大豆 Soybean	镰刀菌属 <i>Fusarium</i> spp. 立枯丝核菌属 <i>Rhizoctonia</i> spp.	染病初期叶片由下向上 逐渐变黄至黄褐色萎 焉, 根及茎部维管束变 为褐色	一般年份减10%, 严重时损失可达 60%	[16]
	黄瓜 Cucumber	黄瓜专化型尖孢镰刀菌 <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i>	部分叶片萎焉, 数天后 引起植株萎焉枯死	部分产区发病率高 达70%, 产量损失 10%~50%, 甚至 绝收	[17]
	番茄 Tomato	番茄专化型尖孢镰刀菌 <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i>	维管束病害, 常与青枯 病并发, 病株叶片自下 而上逐渐变黄, 呈萎焉 症状	连茬多年地块发病 率高20%~40%, 减产率为 10%~80%	[18]
	西瓜 Watermelon	西瓜专化型尖孢镰刀菌 <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>niveum</i>	幼苗发病呈立枯状; 定 植后, 下部叶片枯萎, 接着整株枯死	中国南、北西瓜种 植区年枯萎病发生 面积约25万hm ² , 严重地区发病率达 80%以上	[19]
	香蕉 Banana	香蕉专化型尖孢镰刀菌 <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>cubense</i>	叶片及叶鞘呈黄色, 逐 渐向中肋扩展, 发病后 由黄色变褐色而干枯	部分香蕉产区感染 枯萎病后, 导致 1991—2000年香蕉 田面积减少30%	[20]
	三七 <i>Panax notoginseng</i>	镰刀菌属 <i>Fusarium</i> spp.	植株维管束变褐、叶片 萎焉下垂	一般减产在30%左 右, 严重的可达 70%~80%	[21]

2 土传真菌病害发生的根际微生物机制

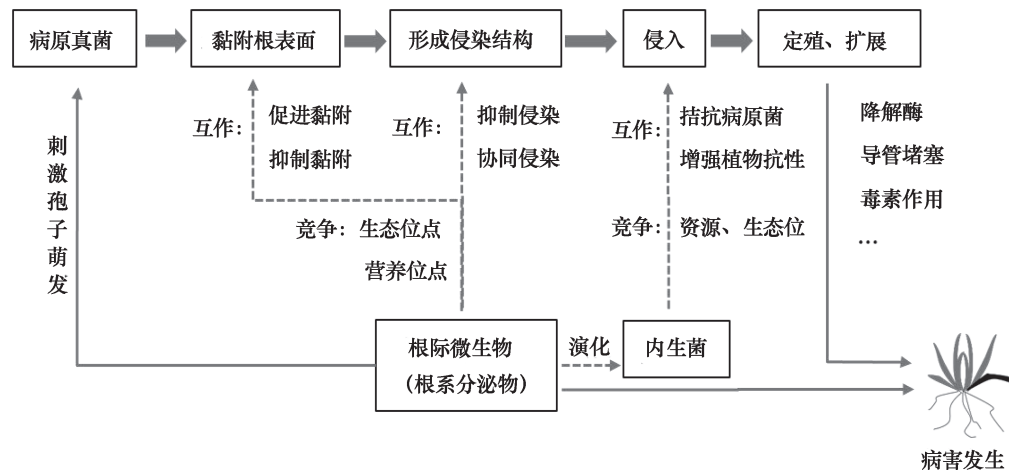
2.1 土传病原真菌的致病机理

与细菌、线虫等病原体相比, 土壤理化环境一般不利于病原真菌生长, 因此病原真菌通常以一些抗性繁殖体(如菌核、厚壁分生孢子)存在于土壤中, 或腐生于植物根部和作物残余物。病原真菌侵入植物主要包括4个步骤: 附着寄主表面—形成侵染结构—侵入—寄主体中定殖、扩展(图1)。其致病因子主要包括分泌降解酶、导管堵塞或毒素作用等^[23]。它分泌的细胞降解酶可以降解寄主植物细胞壁和角质层, 有利于病原真菌侵入、定殖与扩展^[24]。当病原真菌侵入植株维管束后, 产生大量的菌丝和菌核会诱导植物体内形成胼胝质、侵填体和胶质等物质抵制病原菌侵染, 但妨碍了水分的运输, 引起植株萎焉^[25]。但也有研究发现病原菌会通过分泌毒素干扰植株代谢活动, 改变细胞膜透

性, 进而破坏水分平衡, 导致植株萎焉。由于植物与病原真菌在相互作用的进化过程中, 形成了高度专化又相互选择、协同进化的格局^[26]。因此, 种类繁多的土传病原真菌, 很多具有专化型。如, 镰刀菌属, 可引发棉花、黄瓜和西瓜等作物发病。然而, 有些土传病害不是单一病原菌形成, 而是多种病原菌复合侵染的结果, 这也使得病原真菌的致病机理更为复杂^[27]。

根际作为病原菌侵染作物根部的必经途径, 微生物之间的互作决定着病原菌是否成功侵染植物^[26]。病原菌与根际其他微生物类群的互作机制之一在于竞争有限的资源, 如营养物质、生态位等^[8]。根际微生物对根表面定殖位点的竞争也是控制病原菌增殖的机制之一^[28]。不可否认的是, 目前研究发现病原真菌并没有固定且准确的致病机理, 但作为根际微生物的一员, 了解病原菌与其他根际微生物的互作机制有助于进一步深化土传病害

发生机理研究，进而揭示一些未被大家所认识或重视的病原菌致病机理（图1）。



注：虚线表示本文推测途径 Note: The dotted line represents the predicted path in this paper.

图1 土传病原真菌侵染植物根际致病机理

Fig. 1 Pathogenesis of soil-borne pathogenic fungi infecting plants in rhizosphere

2.2 真菌病害对根际拮抗微生物的影响

拮抗微生物在其生命活动中，会产生某种代谢产物或改变周围环境条件，从而抑制病原菌的生长繁殖，其与病原菌的互动方式分为直接和间接作用（表2）。单一的拮抗性细菌种群通常需要达到一定的数量，才能有效地拮抗病原菌侵染^[8]。但在根际微域中，由于多样的微生物类群相互作用，一种拮抗性细菌种群很难任意增殖。研究发现一些拮抗性微生物只能抑制特定的土传病原菌^[34]。同时，在营养丰富条件下（如根际区域），土传病原真菌容易获取营养物质和能量，有利于对抗一些拮抗性根际微生物，以致侵染作物根部^[35]。因此，这些因素均在一定程度上限制了拮抗性微生物的生效效果和广谱性。

2.3 真菌病害对根际微生物多样性的影响

很多学者从生态学角度研究了根际微生物多样性与土传病害发生的关系，通过离体培养对峙实验发现根际细菌种群多样性越高，其抑制病原菌生长的能力就越强^[38]，说明抑病土壤微生物多样性是控制土传病害发生的重要机制之一（表2）。有意思的是，不同菌群混合培养时呈现出强烈的抑菌特性高于单个菌群，说明不同细菌种群互动有助于抑菌物质的产生，进而提升对病原菌的抑制作用^[39]。因此，根际微生物通过群体或多样性控制土传病害发生要优于单个特定微生物

种群的拮抗功能，是维持作物根部健康的普遍机制^[8]。

根际微生物种群多样性将强化物种间相互作用的网状构型，形成更为稳定的生态，同时也有助于产生更多抑菌物质。例如，近年来挥发性抑菌物质（volatile organic compounds）成为研究的热点，其主要通过水和空气近距离传递抑制病原菌增殖^[36]。据估计，土壤中30%~60%的细菌种群可产生抑菌挥发性物质。并且，研究发现土壤微生物产生的挥发性物质与抑菌（土传病原菌）性能显著相关；抑菌性能较高的土壤产生的挥发性物质更为多样，其中一些物质（如三甲胺、安息香醛）对病原菌生长具有很强的抑制作用^[37]。

2.4 真菌病害对根际促生菌的影响

植物根际栖息着许多具有潜力的微生物资源，在促进植物生长、参与营养转化及抑制病害的发生等方面发挥重要作用。根际有益性微生物种类众多、功能多样，如细菌中固氮螺菌属（*Azospirillum*）、根瘤菌属（*Rhizobium*）、芽孢杆菌属（*Bacillus*），真菌中木霉属（*Trichoderma*）、菌根真菌等，被证实对植物生长具有明显的促进作用^[9]。表3归类了根际促生菌对植物生长影响的作用方式^[44]。这些根际有益菌对植物健康而言是一个巨大的宝藏，目前其开发潜力只是冰山一角。在农业生产中，充分利用这些有益

表2 根际微生物对抗土传病原菌侵染植物根部的作用方式

Table 2 Ways of rhizosphere microorganisms suppressing soil-borne pathogen infection of plant roots

根际微生物类型 Type of rhizosphere microorganisms	作用方式 Way of action	参考文献 Reference
拮抗微生物 Antagonistic microbe	产生细胞壁降解酶（如蛋白酶、几丁质酶和 β -1,3葡聚糖酶等）	[29]
	产生抗生素或杀菌物质（如链霉素和藤黄绿脓菌素等）	[30]
	直接作用 寄生作用	[31]
	消弱病原菌水解酶活性（如细胞壁水解酶、纤维素酶等）	[26]
	竞争根际营养、生态位点以及氧气等方式	[32]
间接作用	诱导植物产生系统抗性	[33]
群落多样性 Community diversity	直接作用 产生多样抑菌物质：吩嗪-1-羧酸、抗生素氨基多肽、氰化氢	[36-37]
	竞争有限的资源，如营养物质、生态位等	[8, 28]

菌的价值将有助于减少化肥和农药投入，促进作物增产和控制病害发生（图2）。

2.5 真菌病害对根际有害菌的影响

除了病原菌外，根际还存在一些对植物生长具有抑制作用，但又不会导致植物发病的一类微生物，统称为根际有害菌。Agrios^[45]认为，根际细菌作为有害菌和促生菌的分类并不明确，应根据其对植物净生长而定。近年来关于有害真菌研究较多，而对有害细菌研究偏少。这些有害菌对植物的危害一般是隐蔽的，通常只抑制根和茎的生长，导致根部和叶的变形等，可见症状不明显，因而不易

发觉其危害^[46]。

根际有害菌可通过产生植物毒素、竞争营养物质、降低菌根形成等方式抑制植物生长，间接促进病原菌增殖（表3）。也有研究发现根际有害细菌可以利用或分解植物铁载体，造成植物缺铁现象，进而影响植物生长。根际有害菌的存在也常与农业生产方式密切相关^[51]。当然不同农作物连作引起的有害菌的种类不同，危害程度也各不相同。因此，有害菌在根际发挥的作用不容忽视，明确根际有害菌种类和致害机理对作物生长尤为重要（图2）。

表3 根际微生物种类对植物生长影响的作用方式

Table 3 Effects of rhizosphere microorganisms on plant growth and their pathways

根际微生物类型 Type of rhizosphere microorganisms	作用方式 Way of action	参考文献 Reference
根际促生菌 Plant growth promoting microbe	产生植物生长激素，如吲哚-3-乙酸（IAA），赤霉素，细胞分裂素等	[40]
	直接作用 促进根际养分转化（如氮、磷等大量元素，以及铁、锰、锌、铜等微量元素）吸收	[41]
	诱导植物系统抗性，激活植物抗性基因	[42]
间接作用	降解病原体产生的不利产物	[43-44]
有害微生物 Harmful microorganism	直接作用 产生植物毒素和刺激性代谢物，如氢化物等	[47, 49]
	竞争营养物质、光合产物等	[48]
	间接作用 降低菌根的形成等	[50]

3 土传病害的防控技术

由于土传病害具有很强的隐蔽性和危害性，一般难以根治，因此应以“预防为主，防治为辅”的原则对其进行防控。常见的防控土传病害技术主要包括农业、物理、化学、生物等方法^[3]（图2）。

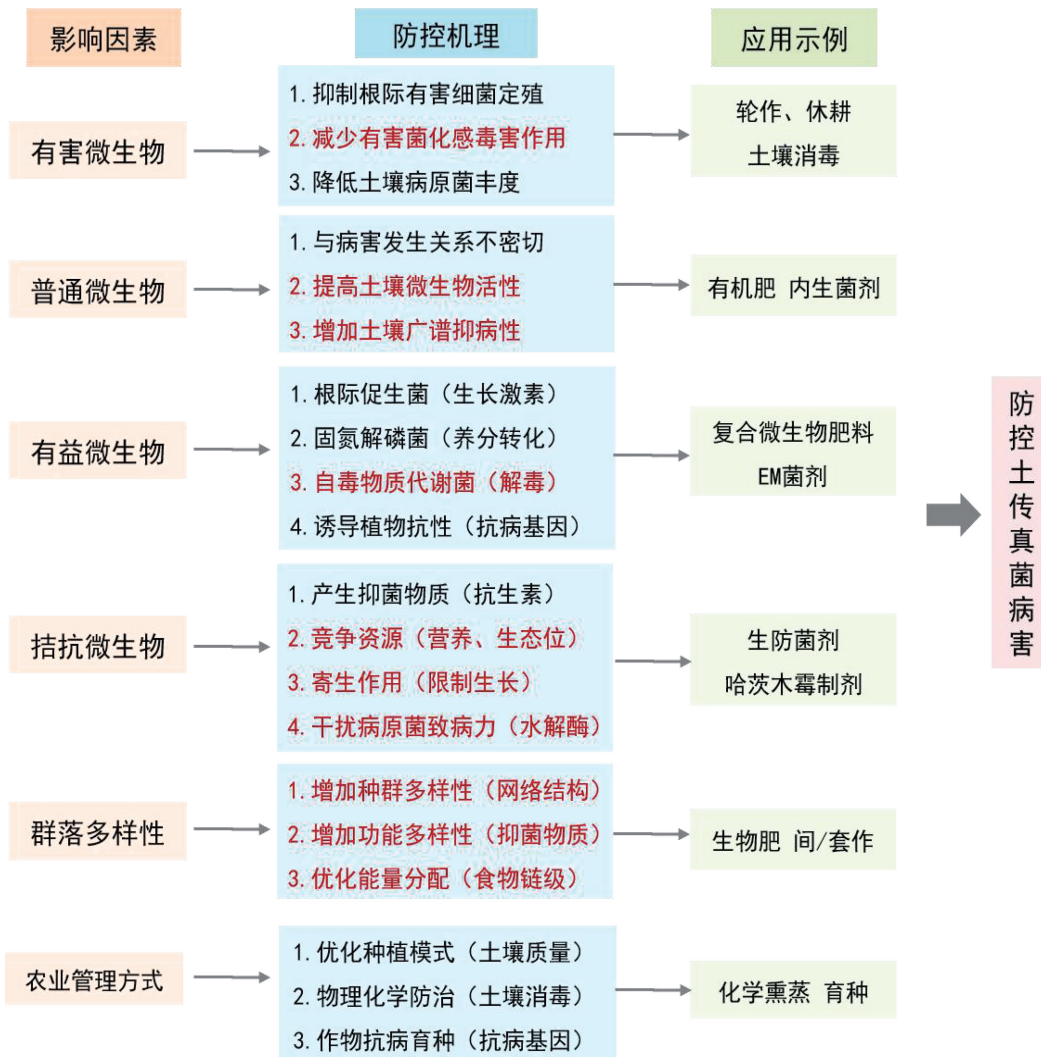
3.1 植物抗病育种

利用植物育种来开发作物的抗病性是农业生产中传统的方法。目前，科学界的明星基因编辑技术对作物内源基因的定向改造为作物的抗性遗传改良提供了新的途径^[52]。然而，要培育抵抗多种病原甚至多种病害的品种实非易事。研究发现通过育种方式会招募作物特定的微生物类群，来提升自身根

际微生态抗性，克服单一抗性遗传改良的缺点，成为未来防治土传病害的潜在手段之一^[53]。因此，结合最新发展的生物技术手段，开展植物抗病和避病品种的选育及应用，应予以重视。

3.2 种植模式防治

近年来，现代农业向集约化方向发展，忽视了传统耕作措施如轮作、间作或混作等在农业生产中防控病害发生的作用。轮作模式主要通过改善土壤微生物群落结构，提升土壤自身抑病性能。但是，其对一些专一性不强的土传病原菌，并不能达到有效防控土效果^[54]。实行间作、套作或混作，既有利于提高光能和土地利用效率，又能避免病、虫、草对单一栽培的危害^[55]。与此同时，常见的嫁接



注：有害菌和有益菌是根据对植物净生长而定。红色字体表示可能发生的机理 Note: Harmful and beneficial bacteria varying with net growth of the plants. Red letters indicate mechanisms of possible incidence

图2 根际微生物调控为核心的作物真菌病害综合防控机理

Fig. 2 Mechanism of the comprehensive control and prevention of crop fungal diseases based on regulation of rhizosphere microorganism

和伴生栽培方法也常用于防治瓜果蔬菜土传病害。但这些方法大都来自经验,为使其在现代综合治理病害中发挥更大作用,必须充分运用现代科学技术,深入研究其机理^[56]。

3.3 化学防治

目前集约化农业生产中较多使用土壤熏蒸消毒技术防治土传病害。主要利用熏蒸剂挥发产生的蒸气毒杀土壤有害生物。常用熏蒸剂有氯化苦、棉隆、二甲基二硫、威百亩等^[57]。其优点是高效、易操作,但其毒性和环保问题限制其广泛应用。因此,许多学者正致力于研发高效、低毒以及化学熏蒸替代方法,如强还原土壤消毒等。它是通过创造厌氧环境使土壤好氧病原菌无法生存,进而利用有机物料发酵产生有害物质消灭土传病原菌^[58]。然而,费用、可操作性和处理效果仍然是制约强还原土壤消毒广泛应用的限制因素,因此未来生产实践中趋向选择低毒、高效、绿色环保的消毒剂,来控制土传病害发生。

3.4 微生物菌剂防治

近些年来,微生物防治作为防控植物土传病害的方法一直是研究热点。多数生防菌主要是通过大量观察和实验获得,以接种或浇灌的方式引入到植物根际,使其定向发挥抑菌作用^[26]。但相比于单个优势菌,混合菌群的优势更大,因而目前部分学者认为采用类型多样的组合菌群一方面可以提高微生物的根际定殖能力,还会扩大抑制病原菌的范围,对防控土传病害发生的效果可能更佳^[28,59]。另外,采用拮抗微生物发酵而制成的生物有机肥也成为近年来研究热点,通过调节土壤微生态环境、抑制病原菌的生长或提高植物自身抗性,达到防控土传病害的目的^[60]。但是,目前多数生防菌剂和生物有机肥都存在稳定性差、针对性不强及见效慢等问题,未来不仅要寻找简洁、高效的微生物,还要结合作物类型共同防治土传病害。

4 结论与展望

种类多样的土传病害一直困扰着农业可持续发展,寻找解决土传病害的方法迫在眉睫。土传病害成因复杂,但土传病原菌与根际微生物之间相互作用是决定着作物能否在农田持续健康生长的关键因素。本综述以此为切入点,总结了根际微生物与土

传病害发生关系的研究进展,并进一步讨论了土传病害的防控措施。

目前,通过筛选单一的拮抗菌群防治土传病害受到生态适应性、土著微生物竞争及病原菌免疫等因素的影响。然而,根际微生物通过群体或多样性控制土传病害发生要优于特定微生物的拮抗功能,不同类型的根际细菌种群互作将产生多样的抑菌物质,强化根际微生态稳定性,有助于抵御土传病原菌的侵害。宿主植物健康与否是由根际有益菌与有害菌共同互作的结果,相比于根际促生菌,忽视了根际有害细菌对病害发生和作物生长的关系。土传病害治理在努力采用新技术的同时,也要注意各单项技术有机配合,取长补短,并尽可能与现有的栽培措施相结合。

综上所述,为了有效地控制土传病害的发生及危害,相关研究还需继续从以下方面开展:一是系统评估土传病害的危害及其病原菌类型,探究其田间流行性规律;二是揭示土传病原菌侵染植物的根际微生态机理,并加大土传病害的自然衰退和抑病土壤等现象与土壤微生物群落关系的研究;三是土传病害治理的综合技术体系研发,尤其是连作病土的快速生态转换技术研究^[61]。

参考文献

- [1] 李兴龙,李彦忠.土传病害生物防治研究进展.草业学报,2015,24(3):204—212
Li X L, Li Y Z. Research advances in biological control of soil-borne disease (In Chinese). Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(3): 204—212
- [2] 李世东,缪作清,高卫东.我国农林园艺作物土传病害发生和防治现状及对策分析.中国生物防治学报,2011,27(4):433—440
Li S D, Miao Z Q, Gao W D. Challenges, opportunities and obligations in management of soil-borne plant diseases in China (In Chinese). Chinese Journal of Biological Control, 2011, 27(4): 433—440
- [3] 黄新琦,蔡祖聪.土壤微生物与作物土传病害控制.中国科学院院刊,2017,32(6):593—600
Huang X Q, Cai Z C. Soil microbes and control of soil-borne diseases (In Chinese). Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2017, 32(6): 593—600
- [4] Bejaranoalcazar J, Blanco Lopez M A, Melerovara J M, et al. The influence of *Verticillium* wilt epidemics on cotton yield in southern Spain. Plant Pathology,

- 2010, 46 (2): 168—178
- [5] Xue A G, Cober E, Morrison M J, et al. Effect of seed treatments on emergence, yield, and root rot severity of soybean under *Rhizoctonia solani* inoculated field conditions in Ontario. *Canadian Journal of Plant Science*, 2007, 87: 167—174
- [6] 李孝刚, 张桃林, 王兴祥. 花生连作土壤障碍机制研究进展. *土壤*, 2015, 47 (2): 266—271
Li X G, Zhang T L, Wang X X. Advances in mechanism of peanut continuous cropping obstacle (In Chinese). *Soils*, 2015, 47 (2): 266—271
- [7] 陆雅海, 张福锁. 根际微生物研究进展. *土壤*, 2006, 38 (2): 113—121
Lu Y H, Zhang F S. The advances in rhizosphere microbiology (In Chinese). *Soils*, 2006, 38 (2): 113—121
- [8] Berendsen R L, Pieterse C M J, Bakker P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 2012, 17 (8): 478—486
- [9] 周文杰, 吕德国, 秦嗣军, 等. 植物与根际微生物相互作用关系研究进展. *吉林农业大学学报*, 2016, 38 (3): 253—260
Zhou W J, Lü D G, Qin S J, et al. Research progress in interaction between plant and rhizosphere microorganism (In Chinese). *Journal of Jilin Agricultural University*, 2016, 38 (3): 253—260
- [10] 康振生. 我国植物真菌病害的研究现状及发展策略. *植物保护*, 2010, 36 (3): 9—12
Kang Z S. Current status and development strategy for research on plant fungal diseases in China (In Chinese). *Plant Protection*, 2010, 36 (3): 9—12
- [11] 刘峰, 慕卫, 张文吉, 等. 钙对水稻旱育秧立枯病的控制作用. *植物营养与肥料学报*, 2003, 9 (3): 369—372
Liu F, Mu W, Zhang W J, et al. Control effect on rice dry seeding damping-off by calcium (In Chinese). *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2003, 9 (3): 369—372
- [12] 刘常宏, 商鸿生. 禾顶囊壳小麦变种对小麦种子根的侵染过程. *植物病理学报*, 2000, 30 (1): 19—24
Liu C H, Shang H S. The infection process of wheat seminal root by *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* (In Chinese). *Acta Phytopathologica Sinica*, 2000, 30 (1): 19—24
- [13] 王玺仁, 陈吉霞, 毕君, 等. 玉米全蚀病为害损失测定及防治指标. *植物保护学报*, 1997, 24 (2): 107—112
Wang X R, Chen J X, Bi J, et al. Preliminary studies on the yield losses of take-all disease of corn and its controlling threshold (In Chinese). *Acta Phytopathologica Sinica*, 1997, 24 (2): 107—112
- [14] 沈其益, 陈其焜. 我国棉花枯萎病和黄萎病研究工作的进展. *中国农业科学*, 1982, 15 (1): 1—7
Shen Q Y, Chen Q Y. Advances in research works of cotton with diseases in China (In Chinese). *Scientia Agricultura Sinica*, 1982, 15 (1): 1—7
- [15] Xu M L, Yang J G, Wu J X, et al. First report of *Aspergillus niger* causing root rot of peanut in China. *Plant Disease*, 2015, 99 (2): 284—284
- [16] 王健生, 李潇, 张海峰, 等. 大豆枯萎病菌尖孢镰孢遗传多样性及大豆品种抗性. *植物病理学报*, 2015, 45 (2): 167—174
Wang J S, Li X, Zhang H F, et al. Genetic diversity of *Fusarium oxysporum* and identification of resistance to soybean Fusarium wilt on soybean lines (In Chinese). *Acta Phytopathologica Sinica*, 2015, 45 (2): 167—174
- [17] 梁银, 张谷月, 王辰, 等. 一株拮抗放线菌的鉴定及其对黄瓜枯萎病的生防效应研究. *土壤学报*, 2013, 50 (4): 810—817
Liang Y, Zhang G Y, Wang C, et al. Identification and biocontrol effect of a strain of actinomycete antagonistic to wilt disease of cucumber (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2013, 50 (4): 810—817
- [18] 闫敏, 庞金梅, 焦晓燕, 等. 番茄枯萎病对植株维管束危害及抗氧化系统影响的研究. *中国生态农业学报*, 2013, 21 (5): 615—620
Yan M, Pang J M, Jiao X Y, et al. Response of antioxidant system and vascular bundle browning to tomato Fusarium wilt (In Chinese). *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, 21 (5): 615—620
- [19] 赵爽, 罗佳, 凌宁, 等. 基因宏阵列和荧光定量PCR方法对西瓜枯萎病土壤尖孢镰刀菌的快速检测和定量. *土壤学报*, 2010, 47 (4): 703—708
Zhao S, Luo J, Lin N, et al. Quick check and quantification of *Fusarium oxysporum* in soil with macroarray and real-time PCR method (In Chinese). *Acta Pedologica Sinica*, 2010, 47 (4): 703—708
- [20] Viljoen A. The status of Fusarium wilt (Panama disease) of banana in South Africa. *South African Journal of Science*, 2002, 98 (7): 341—344
- [21] 缪作清, 李世东, 刘杏忠, 等. 三七根腐病原研究. *中国农业科学*, 2006, 39 (7): 1371—1378
Miao Z Q, Li S D, Liu X Z, et al. The causal microorganisms of *Panax notoginseng* root rot disease (In Chinese). *Scientia Agricultura Sinica*, 2006,

- 39 (7) : 1371—1378
- [22] 成榕, 董铮, 李魏, 等. 大豆根腐病研究进展. 中国农学通报, 2016, 32 (8) : 58—62
Cheng R, Dong Z, Li W, et al. Research progress of soybean root rot (In Chinese). Chinese Agricultural Science Bulletin, 2016, 32 (8) : 58—62
- [23] 高芬, 褚建梅, 李静虹, 等. 植物病原真菌致病机理研究进展. 江苏农业学报, 2014, 30 (5) : 1174—1179
Gao F, Chu J M, Li J H, et al. Research progress in the pathogenesis of plant pathogenic fungi (In Chinese). Jiangsu Journal of Agricultural Science, 2014, 30 (5) : 1174—1179
- [24] 康振生, 黄丽丽, 韩青梅, 等. 禾谷镰刀菌侵染引致小麦穗组织细胞壁成分变化的细胞化学研究. 植物病理学报, 2007, 37 (6) : 623—628
Kang Z S, Huang L L, Han Q M, et al. Cytochemistry of cell wall component alterations in wheat spikes infected by *Fusarium graminearum* (In Chinese). Acta Phytopathologica Sinica, 2007, 37 (6) : 623—628
- [25] 徐理, 朱龙付, 张献龙. 棉花抗黄萎病机制研究进展. 作物学报, 2012, 38 (9) : 1553—1560
Xu L, Zhu L F, Zhang X L. Research on resistance mechanism of cotton to *Verticillium* wilt (In Chinese). Acta Agronomica Sinica, 2012, 38 (9) : 1553—1560
- [26] Schroth M N, Hildebrand D C. Influence of plant exudates on root infecting fungi. Annual Review of Phytopathology, 1964, 2 (2) : 101—132
- [27] Santhanam R, Luu V T, Weinhold A, et al. Native root-associated bacteria rescue a plant from a sudden-wilt disease that emerged during continuous cropping. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112 (36) : 5013—5020
- [28] 柳少燕, 陈捷胤, 李蕾, 等. 拮抗菌与病原菌碳水化合物酶类比较分析. 基因组学与应用生物学, 2013, 32 (1) : 97—104
Liu S Y, Chen J Y, Li L, et al. Comparative analysis of the carbohydrate-active enzymes between antagonistic microorganism and plant pathogen (In Chinese). Genomics & Applied Biology, 2013, 32 (1) : 97—104
- [29] 葛宜和, 赵彦宏, 陈丽娟, 等. 藤黄绿脓菌素的自诱导及假单胞菌M18抗生物质代谢相关性初步分析. 微生物学报, 2007, 47 (3) : 441—446
Ge Y H, Zhao Y H, Chen L J, et al. Autoinduction of pyoluteorin and correlation between phenazine-1-carboxylic acid and pyoluteorin in *Pseudomonas* sp. M18 (In Chinese). Acta Microbiologica Sinica, 2007, 47 (3) : 441—446
- [30] 王艳红, 吴晓民, 朱艳萍, 等. 温郁金内生真菌 *Chaetomium globosum* L18对植物病原菌的抑菌谱及拮抗机理. 生态学报, 2012, 32 (7) : 2040—2046
Wang Y H, Wu X M, Zhu Y P, et al. Inhibition effects and mechanisms of the endophytic fungus *Chaetomium globosum* L18 from *Curcuma wenyujin* (In Chinese). Acta Ecologica Sinica, 2012, 32 (7) : 2040—2046
- [31] 万亚坤, 田世平. 拮抗菌 *Pichia membranefaciens* 与病原菌 *Rhizopus stolonifer* 在桃果实伤口处的拮抗作用. 植物学报, 2002, 44 (11) : 1384—1386
Wan Y K, Tian S P. Antagonistical mode of *Pichia membranefaciens* to *Rhizopus stolonifer* in wounds of peach fruit (In Chinese). Acta Botanica Sinica, 2002, 44 (11) : 1384—1386
- [32] Monte E. Understanding *Trichoderma*: Between biotechnology and microbial ecology. International Microbiology, 2001, 4: 1—4
- [33] Arras G. Mode of action of an isolate of *Candida famata* in biological control of *Penicillium digitatum* in orange fruits. Postharvest Biology and Technology, 1996, 8 (3) : 191—198
- [34] Milner J L, Silosuh L, Lee J C, et al. Production of kanosamine by *Bacillus cereus* UW85. Applied and Environmental Microbiology, 1996, 62 (8) : 3061—3065
- [35] Garbeva P, Whg H, Termorshuizen A J, et al. Fungistasis and general soil biostasis—A new synthesis. Soil Biology & Biochemistry, 2011, 43 (3) : 469—477
- [36] Effmert U, Kalderás J, Warnke R, et al. Volatile mediated interactions between bacteria and fungi in the soil. Journal of Chemical Ecology, 2012, 38 (6) : 665—703
- [37] Xu C, Mo M, Zhang L, et al. Soil volatile fungistasis and volatile fungistatic compounds. Soil Biology & Biochemistry, 2004, 36 (12) : 1997—2004
- [38] Shen Z, Ruan Y, Xue C, et al. Soils naturally suppressive to banana *Fusarium* wilt disease harbor unique bacterial communities. Plant and Soil, 2015, 393 (1-2) : 21—33
- [39] Boer W D, Wagenaar A M, Gunnewiek P J A K, et al. *In vitro*, suppression of fungi caused by combinations of apparently non-antagonistic soil bacteria. FEMS Microbiology Ecology, 2007, 59

- (1): 177—185
- [40] Yuttavanichakul W, Lawongsa P, Wongkaew S, et al. Improvement of peanut rhizobial inoculant by incorporation of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) as biocontrol against the seed borne fungus, *Aspergillus niger*. *Biological Control*, 2012, 63 (2): 87—97
- [41] Bhattacharyya P N, Jha D K. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Emergence in agriculture. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2012, 28 (4): 1327—1350
- [42] Mendes R, Garbeva P, Raaijmakers J M. The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37 (5): 634—663
- [43] 张驰, 宫婷, 杨超, 等. 假单胞菌合成聚合物和复杂化合物的种类及机理研究进展. *微生物学通报*, 2015, 42 (3): 559—567
Zhang C, Gong T, Yang C, et al. Progress in biosynthesis of polymers and complex compounds in *Pseudomonas* species – A review (In Chinese). *Microbiology China*, 2015, 42 (3): 559—567
- [44] Nagarajkumar M, Jayaraj J, Muthukrishnan S, et al. Detoxification of oxalic acid by *Pseudomonas fluorescens* strain pfMDU2: Implications for the biological control of rice sheath blight caused by *Rhizoctonia solani*. *Microbiological Research*, 2005, 160 (3): 291—298
- [45] Agrios G N. Chapter seven—Environmental effects on the development of infectious plant disease. *Plant Pathology*, 2005: 249—263
- [46] 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. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 78: 149—159
- [47] Alström S, Burns R G. Cyanide production by rhizobacteria as a possible mechanism of plant growth inhibition. *Biology and Fertility of Soils*, 1989, 7 (3): 232—238
- [48] Baas R, Beusichem M L V. Effects of *Glomus fasciculatum* and isolated rhizosphere microorganisms on growth and phosphate uptake of *Plantago major* ssp. *pleiosperma*. *Plant and Soil*, 1990, 124 (2): 187—193
- [49] Linderman R G. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil microbial interactions. *Maisson Wisconsin: American Society Agronomy Special Publication*, 1992: 45—70
- [50] Bradow J M, Connick W J J. Inhibition of cotton seedling root growth by rhizosphere volatiles. *Proceedings of the Beltwide Cotton Production Conferences*, 1988: 90—91
- [51] Hilton S, Bennett A J, Keane G, et al. Impact of shortened crop rotation of oilseed rape on soil and rhizosphere microbial diversity in relation to yield decline. *PLoS One*, 2013, 8 (4): 1—12
- [52] 高莹梅, 胡靖康, 赵婷婷, 等. 番茄抗根结线虫 *Mi-1* 基因研究进展. *分子植物育种*, 2017, 15 (8): 3010—3015
Gao Y M, Hu J K, Zhao T T, et al. The progress of studies on *Mi-1* gene with resistance to root-knot nematode in tomato (*Solanum lycopersicum*) (In Chinese). *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15 (8): 3010—3015
- [53] Zakharchenko N S, Kochetkov V V, Buryanov Y I, et al. Effect of rhizosphere bacteria *Pseudomonas aureofaciens* on the resistance of micropropagated plants to phytopathogens. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2011, 47 (7): 661—666
- [54] Elzik K M. Integrated control of *Verticillium* wilt of cotton. *Plant Disease*, 1986, 69 (12): 1025—1032
- [55] Mazzola M, Freilich S. Prospects for biological soilborne disease control: Application of indigenous versus synthetic microbiomes. *Phytopathology*, 2017, 107: 256—263
- [56] Li X G, Boer W D, Zhang Y N, et al. Suppression of soil-borne *Fusarium* pathogens of peanut by intercropping with the medicinal herb *Atractylodes lancea*. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 116: 120—130
- [57] 王秋霞, 颜冬冬, 王献礼, 等. 土壤熏蒸剂研究进展. *植物保护学报*, 2017, 44 (4): 529—543
Wang Q X, Yan D D, Wang X L, et al. Research advances in soil fumigants (In Chinese). *Journal of Plant Protection*, 2017, 44 (4): 529—543
- [58] 黄新琦, 刘亮亮, 朱睿, 等. 土壤强还原消毒过程中产生气体对土传病原菌的抑制作用. *植物保护学报*, 2016, 43 (4): 627—633
Huang X Q, Liu L L, Zhu R, et al. The inhibitory effect of volatile gases produced in reductive soil disinfection on soil-borne plant pathogens (In Chinese). *Journal of Plant Protection*, 2016, 43 (4): 627—633
- [59] Niu B, Paulson J N, Zheng X, et al. Simplified and representative bacterial community of maize roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of*

- the United States of America, 2017, 114 (12): 2450—2459
- [60] 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. 土壤学报, 2016, 53 (2): 305—310
Cai Z C, Huang X Q. Soil-borne pathogens should not be ignored by soil science (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 2016, 53 (2): 305—310
- [61] 郎娇娇, 王丽丽, 胡江, 等. 微生物有机肥防治棉花黄萎病机制研究. 土壤学报, 2011, 48 (6): 1298—1305
Lang J J, Wang L L, Hu J, et al. Mechanism of bio-manure controlling cotton *Verticillium* wilt (In Chinese). Acta Pedologica Sinica, 2011, 48 (6): 1298—1305

Advance in Research on Rhizosphere Microbial Mechanisms of Crop Soil-borne Fungal Diseases

YANG Zhen^{1,2} DAI Chuanchao¹ WANG Xingxiang² LI Xiaogang^{2†}

(1 College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)

(2 Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract Soil-borne diseases have become a major bottleneck restraining sustainable development of the agriculture in China. Rhizosphere is a window displaying how efficiently a crop uses soil nutrients, a key micro-domain of plant-soil-microbe interactions, as well as a major scene where soil-borne diseases develop. Today when metagenomics is developing so rapidly, any knowledge about interactions between rhizosphere microorganisms and soil-borne fungal diseases is conducive to exploration for effective ways to prevent and control soil-borne diseases from the aspects of microbial community, metabolic function, and disease suppressants. With reference to the databases of Scopus, Web of Science and China National Knowledge Infrastructure, a review is presented in this paper summarizing relationships between soil-borne fungal diseases and rhizosphere microorganisms, discussing pathogenesis of soil-borne disease fungi, and pointing out shortages of the current researches and focal points for future researches. Currently, the incidence of soil-borne fungal diseases is very high in agricultural production of the country, and incidence of most soil-borne fungal diseases is the result of complex infections of a variety of pathogens. Oriented optimization of the structure of rhizospheric microbial communities is an effective way to enhance their antagonism to soil-borne fungal diseases for control of incidence of the diseases. So it is a noteworthy method. So far, quite a number of papers are found in the literature addressing relationships between rhizosphere probiotic microorganisms and health and growth of plants, but few are exploring impacts of harmful bacteria in the rhizosphere on incidence of soil-borne diseases and crop growth. Studies in future should be oriented to systematically assess the incidence and damage of soil-borne fungal diseases, classify soil-borne pathogens by type, explore in depth micro-ecological mechanism of rhizosphere in incidence of soil-borne diseases, and develop a comprehensive technological system for management of soil-borne diseases.

Key words Soil-borne fungal diseases; Rhizosphere microorganisms; Microbial diversity; Control technologies; Crop resistance

(责任编辑: 卢 萍)