

DOI: 10.11766/trxb202007010354

李慧敏, 王瑞, 仲月明, 施卫明, 李奕林. 高投入蔬菜种植体系磷素高效利用的根际对话及效应研究进展[J]. 土壤学报, 2022, 59(4): 924–934.

LI Huimin, WANG Rui, ZHONG Yueming, SHI Weiming, LI Yilin. Rhizosphere Communication and Its Effects on Improving Phosphorus Utilization in High-input Vegetable Production System: A Review[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(4): 924–934.

## 高投入蔬菜种植体系磷素高效利用的根际对话及效应研究进展\*

李慧敏<sup>1, 2</sup>, 王 瑞<sup>1, 2</sup>, 仲月明<sup>1</sup>, 施卫明<sup>1</sup>, 李奕林<sup>1†</sup>

(1. 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘 要:** 蔬菜种植体系是一种高投入体系, 高量磷肥的投入会造成磷资源浪费和磷高积累带来的环境风险。通过根际调控增加磷有效性以及提高蔬菜对磷的吸收利用是菜地减磷增效行之有效的手段之一。基于该研究思路, 综述了根际对话三大模块, 植物-植物对话(蔬菜间套作根系互作)、植物-微生物对话(蔬菜根系与菌根真菌及根际促生菌互作)以及微生物-微生物对话(菜地解磷微生物与根际微生物互作)在促进蔬菜根系发育、活化土壤累积态磷从而增加蔬菜对磷的吸收利用方面的作用及其作用机制。同时阐述了人为调控不同模块, 如利用解磷微生物菌肥提高蔬菜磷吸收利用, 以及在缓解蔬菜连作障碍方面的应用效果及机理。最后探讨今后高投入体系根际对话的研究方向, 旨在为推动高投入蔬菜种植体系磷肥管理的绿色和可持续发展提供理论依据。

**关键词:** 根际对话; 蔬菜; 磷肥; 根系分泌物; 解磷微生物

**中图分类号:** S158.3; Q939.96; Q945.12 **文献标志码:** A

## Rhizosphere Communication and Its Effects on Improving Phosphorus Utilization in High-input Vegetable Production System: A Review

LI Huimin<sup>1, 2</sup>, WANG Rui<sup>1, 2</sup>, ZHONG Yueming<sup>1</sup>, SHI Weiming<sup>1</sup>, LI Yilin<sup>1†</sup>

(1. State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Intensive vegetable production system with a high amount of phosphate fertilizer will cause phosphorus (P) resources waste and environmental risks caused by high accumulation of P in the soil. One of the effective methods to reduce P input and increase P use efficiency in vegetable fields is rhizosphere regulation, which could also improve P absorption and utilization by vegetables. This paper summarizes the major modules of rhizosphere communication, including plant-plant communication (vegetables intercropping root interactions), plant-microorganism communication (vegetable root and mycorrhizal fungi and

\* 国家重点研发计划项目(2017YFD0200200/08)和国家自然科学基金项目(31872957)资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2017YFD0200200/08) and the National Natural Science Foundation of China (No. 31872957)

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

作者简介: 李慧敏(1996—), 女, 山东济宁人, 硕士研究生, 主要从事蔬菜根际磷转化与调控研究。E-mail: lihuimina@issas.ac.cn

收稿日期: 2020-07-01; 收到修改稿日期: 2021-09-01; 网络首发日期(www.cnki.net): 2021-10-25

rhizosphere bacteria interactions) and microorganism-microorganism communication (P solubilizing microorganism with rhizosphere microorganisms in vegetable fields) in promoting vegetable root development. Importantly, we discussed the mechanism (s) for activating soil accumulated P to increase the absorption and utilization of P by vegetables and its mechanism. In addition, different artificial regulation modules, such as increase P absorption and utilization of vegetables by applying P microbial fertilizer, and relieving the obstacles of continuous cropping of vegetables are discussed. Finally, the paper evaluated the direction of the rhizosphere communication in high-input systems to provided a theoretical basis for promoting the green and sustainable development of P fertilizer management in high-input vegetable planting systems.

**Key words:** Rhizosphere communication; Vegetable; Phosphate fertilizer; Root exudate; Phosphorus solubilizing microorganism

蔬菜作为一种高产作物，自身对磷素有比较高的需求。研究<sup>[1]</sup>表明，苗龄 21 d 苋菜 (*Amaranthus tricolor* L.) 根系吸收磷素的动力学参数  $C_{min}$  为  $1.6 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ，远高于其他粮食作物。并且蔬菜具有根系短小且分布浅、吸收能力弱、奢侈吸收、喜高肥大水等生理及营养学特性<sup>[2]</sup>，所以实际施入的磷肥可能并未被浅根系蔬菜吸收利用。最后，大部分磷肥施入土壤之后便与土壤中的  $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Fe}^{3+}$ 、 $\text{Fe}^{2+}$ 、 $\text{Al}^{3+}$  等离子结合，形成难于被植株有效吸收利用的难溶性磷酸盐<sup>[3]</sup>，极易在根际形成磷的亏缺区<sup>[4]</sup>。为了维持蔬菜根际相对较高的有效磷浓度，保证蔬菜高产稳产，农民持续高量施用磷肥，导致高投入蔬菜种植体系中土壤磷素的大量累积<sup>[5]</sup>。调查显示，全国土壤磷素年均盈余量为  $35 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$  (以 P 计，下同)<sup>[6]</sup>，其中，设施菜地及露天菜地每年的土壤磷素盈余量分别高达  $527 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$  及  $92 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ <sup>[7]</sup>，容易造成水体富营养化等环境问题。因此菜地减磷增效迫在眉睫，而通过根际调控增加土壤磷有效性以及提高蔬菜对磷的吸收利用是菜地减磷增效行之有效的有效的手段之一。2004 年在“第一届国际根际研究会议”上提出“根际对话”的概念：根际对话是指发生在根际土壤中各种生物（植物根系、真菌、

细菌、土壤动物）间的相互作用，根际中生物之间存在着频繁的物质和能量交换以及信息传递，根际生物间的这种“交流”就是根际对话，分泌物是这种“交流”的“语言”<sup>[8]</sup>。根际对话包括植物-植物对话、植物-微生物对话、微生物-微生物对话三大模块<sup>[9]</sup>。尽管根际对话的概念提出较晚，但与根际对话相关的机制及过程研究其实已有上百年的历史。例如，20 世纪 30 年代开始在对生物固氮研究中发现，固氮微生物能够侵染豆科植物根系形成根瘤，以及 20 世纪 50 年代发现丛枝菌根真菌侵染植物形成共生菌根，帮助植物根系吸收土壤中的磷等研究，均属于根际对话的研究范畴。之前的观点认为植物是根际对话中物质交换和养分循环的中心驱动力，即植物-土壤反馈机制 (plant-soil feedback, PSF)<sup>[10]</sup>；最新的研究提出以根际微生物为中心的根际对话，即植物-微生物-土壤反馈机制 (plant-microbe-soil feedback, PMSF)<sup>[11-12]</sup> (图 1)。根际对话影响养分利用率及作物生产力，并且调控营养物质及能量在根-土界面中的转化、迁移和利用<sup>[9]</sup>；从生态系统的角度而言，根际对话还会影响作物品质、土壤健康乃至整个自然界的物质循环 (图 2，参考文献[13])。

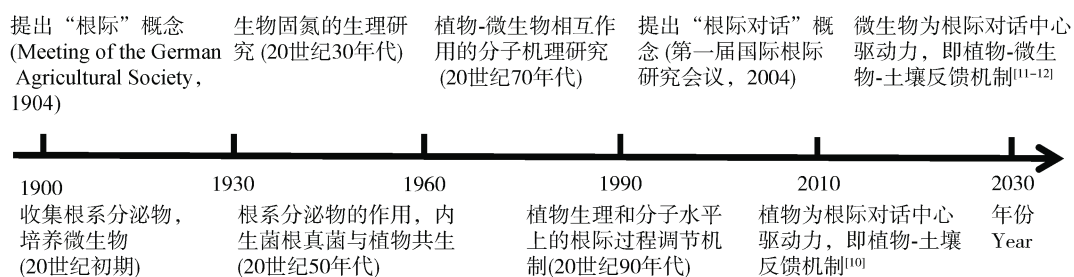


图 1 根际对话研究进展

Fig. 1 Schematic diagram of the advances in rhizosphere talk

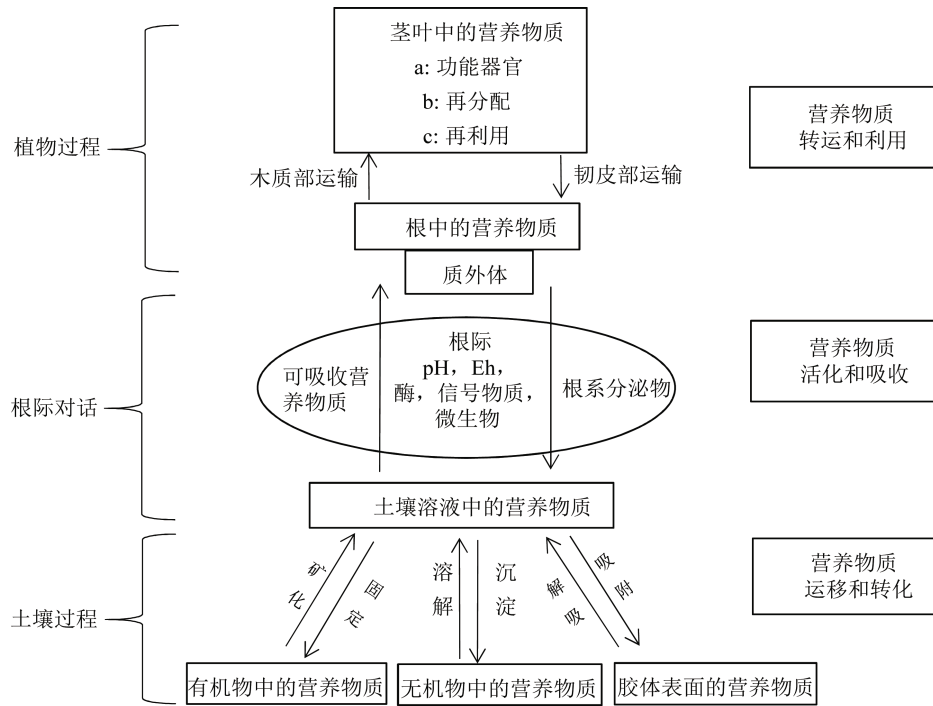


图 2 根际对话在调控营养物质活化和吸收中的作用<sup>[13]</sup>  
 Fig. 2 Role of rhizosphere talk in regulating the activation and absorption of nutrients<sup>[13]</sup>

现阶段根际对话的研究热点主要包括植物根系分泌物的成分及其分子结构，种内或种间植物根系间的竞争机制，根系与微生物之间的物质交换等。一些根际过程的研究方法及技术也在不断地开发应用，例如正电子发射断层成像技术、基于 DNA 区分不同植物根系等<sup>[14]</sup>。随着生物信息学的发展，利用高通量测序技术、宏基因组技术对根际微生物的研究更加深入<sup>[15]</sup>。本文阐明了间套作（植物-植物对话）、根系与土壤微生物互作（植物-微生物对话）

以及解磷微生物与根际其他微生物互作（微生物-微生物对话）对菜地磷素高效利用的影响及其作用机制，探讨了根际对话在蔬菜生产中对于缓解蔬菜连作障碍及通过施用解磷微生物菌肥提高磷利用率的效果（图 3）。旨在更加深入地了解土壤-根系-微生物之间的互作对菜地磷高效利用的影响，充分利用土壤中的累积态磷素，从而不仅能够源头上减施磷肥，而且可有效阻控磷肥的损失，降低环境风险，实现蔬菜产业的绿色可持续发展。

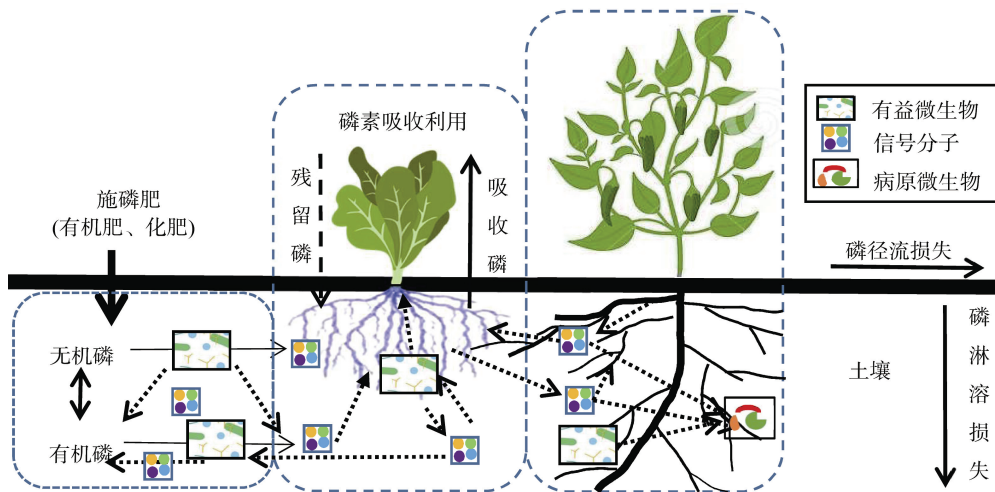


图 3 根际对话对菜地磷素高效利用的作用机制  
 Fig. 3 Mechanism of rhizosphere talk on the efficient utilization of phosphorus in a vegetable field

## 1 根系与根系对话对蔬菜磷素高效利用的影响

### 1.1 根系互作策略对间套作蔬菜磷高效利用的贡献

植物根系之间存在两种以上的识别模式，这些识别模式能够识别自我和非自我，通过感知及空间错位的方式来躲避邻近的根系<sup>[16]</sup>。例如，智利草莓通过根系错位的方法来避免同种基因型的植物对养分的竞争<sup>[17]</sup>。番茄与分蘖洋葱间作，在土壤磷素含量较低时，两种作物的根长均增加并且根系的分布范围也变得更大，分蘖洋葱的根系趋向于番茄根系生长；施加磷肥后，番茄根长变短，但根系的数量增多，并且表现出上层根系远离分蘖洋葱的根系，而下层根系靠近分蘖洋葱的根系<sup>[18]</sup>。因此，在不同磷养分供应条件下，不同根构型的蔬菜可通过不同的根系互作策略增加对磷素的吸收利用。实际生产中，农民通常将茄果类等深根系蔬菜与叶菜类、葱蒜类等浅根系蔬菜通过间套作以达到充分利用土壤磷养分资源的目的。尽管不同种类蔬菜根系获取磷素的策略不同，但这些策略均有利于其获取更多养分资源、促进自身生长发育，对整个蔬菜种植系统而言可提高磷养分利用率，同时提高产量。

### 1.2 根系分泌物与根际环境互作对间套作蔬菜磷高效利用的影响

根系分泌物是处在不同生长阶段的根系向根际微域中释放的不同种类的有机物质，其中主要包括分泌物、渗出物、裂解物质及黏胶质四类物质<sup>[19]</sup>，按其分子量可分为低分子量有机化合物（糖类、氨基酸、有机酸、酚类等）和高分子量有机化合物（黏液、蛋白质等）。根系可通过分泌有机酸改变根际 pH 或分泌螯合剂、离子交换剂等提高土壤中磷的有效性。研究<sup>[20]</sup>表明，低磷条件下油菜分泌的苹果酸和草酸的总量是正常供磷时的 9 倍。在间套作体系中，一种作物可能通过主动释放根系分泌物改变根际环境，活化周围的难溶性磷，从而促进另一作物对磷的吸收利用<sup>[18]</sup>。对玉米-蚕豆套作的研究发现，蚕豆能够分泌酸性根系分泌物活化土壤中难溶性磷，提高了玉米的磷吸收效率和产量<sup>[20]</sup>。研究<sup>[21]</sup>表明，木豆与高粱间作时高粱的吸磷量较单作时增加了 50% 左右，这是由于木豆的根系可分泌番石榴酸

及其衍生物，这些根系分泌物可螯合土壤中的 Fe-P，进而促进高粱对磷的吸收。某些根系分泌物不仅有利于作物生长而且可以增加作物对营养物质的吸收，但目前对高投入蔬菜间套作体系中根系分泌物的研究相对较少，这也将是今后的研究热点之一。

### 1.3 化感作用对间套作蔬菜磷吸收利用的影响

植物化感作用具体指活体植物产生并以多种方式（挥发、分泌、淋溶和分解等）向环境释放次生代谢物，从而影响邻近伴生植物的生长发育。具有化感作用的物质种类有限，不同蔬菜及同一蔬菜的不同部位分泌的化感物质也会不同，如：西芹分泌的化感物质主要为蓖麻油酸甲酯、14-甲基十五烷酸甲酯及六甲基环三硅氧烷<sup>[22]</sup>。黄瓜茎叶分泌的化感物质主要为拟刺茄素、9-羟基-4, 7-巨豆二烯-9-酮，而根系分泌的化感物质为肉桂酸、苯甲酸和脂肪酸等<sup>[23]</sup>。

蔬菜能感知周围植物及根系释放的信号，从而做出相应的反应<sup>[24]</sup>。研究<sup>[25]</sup>发现，化感作用强的分蘖洋葱与黄瓜套作时，提高了根际土壤的细菌丰度。与单作辣椒相比，辣椒与四季豆间作之后显著提高了对磷的吸收量<sup>[26]</sup>；茄子与大葱间作后，间作茄子的吸磷量和生物量分别较单作增加 20.6% 和 22.6%，而间作大葱的吸磷量及生物量分别较单作减少 14.53% 及 26.5%，表明茄子的化感作用强于大葱，间作后整体的经济产量有所提高<sup>[27]</sup>。以往对化感作用的认知局限于植物与植物之间的互作，但是现在更多的研究发现，化感物质会受到根际微生物的代谢分解、加工转化等的影响。因此，化感物质在影响植物生长发育的同时，还直接影响土壤的物理、化学和生物学性质，同时对微生物群落及土壤养分转化也会产生一定的影响。

## 2 根系与土壤微生物的根际对话对提高蔬菜磷利用的影响

土壤微生物可通过获取营养物质、产生生长激素和抵御入侵者而使植物受益，也可与植物竞争有限资源或作为病原菌侵染植物<sup>[28]</sup>。而微生物对根系的影响主要包括四个方面：根细胞的通透性、根系代谢、根系分泌物以及根际营养水平。研究<sup>[29]</sup>表明，番茄连作 10 年后土壤中与氮转化相关的细菌数量

均呈现减少趋势,且根际解无机磷细菌和解有机磷细菌数量与对照相比也分别降低了73.2%和68.8%。而在连作番茄的土壤中套作莴苣和芹菜,微生物数量均有所增加<sup>[30]</sup>。上述研究表明蔬菜连作与套作均会改变根际微生物的数量及群落结构,即蔬菜的根际过程可能会在一定程度上决定土壤微生物群落结构及丰度。

## 2.1 根系分泌物在根系与根际微生物互作中的关键作用

植物-微生物间的对话需要有“语言”,诸多证据表明根系分泌物扮演“语言”的角色。根际土壤中,根系分泌物是植物-土壤-微生物之间物质交换和信息传递的载体,通过影响植物根际微生态从而调控根际对话。根系分泌物能够塑造根际微生物群落:在纵向上,根际微生物的数量从根系成熟区到根冠呈现减少的趋势;在横向上,从土体、外根际、根面到内根际,不同区域的微生物数量及种类均存在差异。例如在内根际,沿皮层向根面方向微生物数量逐渐增多<sup>[31]</sup>。数学模型能够证明根际中可溶性碳的分布距离与根际微生物的分布相关,并且根系分泌物影响微生物生物量,不同类型植物的根际微生物群落也具有其独特性<sup>[31]</sup>。许多根系分泌物(糖类、氨基酸类及有机酸类等)还可作为化学引诱物吸引微生物在根际定殖,形成不同植物特定的根际微生物群落,这是由于微生物具有趋化感应,倾向于在根系分泌物丰富的根际生长与繁殖。研究<sup>[32]</sup>发现,黄瓜连作产生的根系分泌物使得根际土壤中好气性纤维素分解菌和自生固氮菌的数量减少。番茄根系分泌物中的柠檬酸和苹果酸可诱导荧光假单胞菌向根际聚集与定殖<sup>[33]</sup>。根际微生物的变化还会反过来影响植物根系分泌物的释放,进而影响植物的生长及发育。

## 2.2 根系与菌根真菌互作对蔬菜磷吸收的影响

针对磷素易无效化这一特点,植物也进化出了相应的能够捕获更多磷素的方式,其中与菌根真菌形成共生是高效吸收磷素的方式之一,其可能的机制包括:(1)菌根真菌可增大与土壤的接触面积,这是由于菌丝半径较根系半径小得多,能够进入更小的土壤孔隙中,从而扩大磷素吸收范围。研究<sup>[34]</sup>表明,被菌根真菌侵染的洋葱根系周围的磷亏缺区半径是未侵染洋葱的两倍。(2)菌根真菌可通过溶解无机磷或水解有机磷的方式提高根际的有效磷水

平,从而增加植物根系对磷元素的吸收。对蚕豆和玉米分别接种菌根真菌,与对照相比,二者根际土壤的酸性磷酸酶分别增加62%和76%,且接种后的吸磷量分别为对照的1.82倍和2.38倍<sup>[35]</sup>。(3)菌根真菌可与大多数陆生植物形成共生关系,并且根外菌丝在侵染一株植物后还可侵染另一植株,在两个植株间形成菌丝桥<sup>[35]</sup>。Chiariello等<sup>[36]</sup>研究表明,通过菌丝桥传递给花生的<sup>32</sup>P占供体玉米的0.02%左右。其中丛枝菌根真菌是土壤中分布广泛的有益内生真菌,能够促进蔬菜对磷素的吸收<sup>[37]</sup>。当然,菌根真菌与植物的关系不仅有共生这一种,受环境影响二者可能变成寄生关系,比如施入足量的化肥和有机肥后,植物就能够获得满足自身生长所需的磷素,不需要通过提供给菌根真菌碳源的方式来换取磷素,这时菌根真菌与植物之间就会变成完全寄生的关系。因此,在高投入、高累积的菜地体系下,菌根真菌和蔬菜根系之间的互作及其对磷高效利用的影响机制有待深入研究。

## 2.3 根系与根际促生菌互作对蔬菜磷吸收的影响

在植物根际定植,并且有利于植物生长的一类细菌被称为根际促生菌(PGPR),主要包括芽孢杆菌属、伯克氏菌属、假单胞菌属、农杆菌属、固氮螺菌属、黄杆菌属,以及沙雷氏菌属等<sup>[38]</sup>。蔬菜根系会产生分泌物(如氨基酸、糖类等)吸引PGPR在根际定殖,同时PGPR可与根系分泌的某些化合物结合,生成植物生长激素,促进蔬菜的生长发育。研究<sup>[39]</sup>表明,PGPR能够利用色氨酸合成吲哚乙酸,显著促进甜菜、芥菜等蔬菜的生长。PGPR还可增强蔬菜获得磷素的能力,主要是通过溶解土壤难溶性磷的方式提高蔬菜对磷的利用率,以及合成一定量的酶或小分子化合物,刺激根系生长等机制实现磷高效利用。

目前许多PGPR也已经被添加至肥料当中,外源施用该PGPR微生物肥料,能够改善蔬菜生长,提高养分利用率,降低化肥的施用量。研究<sup>[40]</sup>表明,外源添加的PGPR在蔬菜根系的的不同部位定殖密度有所不同,从上到下定殖密度逐渐减少,并随接种时间延长定殖密度逐渐减小。添加PGPR后会显著增加根际土壤的酸性磷酸酶、碱性磷酸酶及磷酸二酯酶的活性<sup>[36]</sup>。在有效磷缺乏的土壤中施用PGPR微生物肥料能够不同程度地增加油菜地上部的全磷含量、叶面积及产量<sup>[40]</sup>(表1)。

表 1 根系与土壤微生物的根际对话对蔬菜磷利用的影响及其机制

Table 1 Mechanisms of rhizosphere talk between roots and soil microorganisms for improving phosphorus utilization in vegetables

蔬菜类型 Vegetable type	物质 Substance	作用 Effect
黄瓜 Cucumber	总根系分泌物	减少根际好气性纤维素分解菌和自生固氮菌的数量 <sup>[32]</sup>
番茄 Tomato	柠檬酸、苹果酸	诱导荧光假单胞菌向根际聚集与定殖 <sup>[33]</sup>
洋葱 Onion	脂类物质	侵染根系后与根系共生，变相增大根系与土壤的接触面积，从而扩大磷素吸收范围 <sup>[34]</sup>
甜菜、芥菜 Sugar beet, mustard	色氨酸	根际促生菌利用根系分泌的色氨酸合成吲哚乙酸，显著促进甜菜、芥菜生长 <sup>[39]</sup>
油菜 Rapeseed	根际促生菌	低磷土壤施用根际促生菌微生物肥料能够增加油菜地上部全磷含量、叶面积及产量 <sup>[40]</sup>

### 3 解磷微生物与根际其他微生物对话

研究<sup>[41]</sup>表明，在小麦土壤中添加枯草芽孢杆菌（一种解磷菌）明显地增加了根际微生物的数量，其中细菌、真菌、放线菌的数量均有所提高。在种植香蕉的土壤中施加高效解磷菌肥，对照与处理的根际土壤中均存在食酸菌、噬胞菌、拟杆菌和慢生根瘤菌；而嗜线虫沙雷氏菌和嗜气芽孢杆菌仅存在于处理土壤中，说明施用解磷菌剂通过影响土壤中某些菌属的生存，从而改变其微生物优势种群<sup>[42]</sup>。同时解磷菌剂本身含有丰富的微生物，这对根际土壤微生物的均匀度、丰富度和优势度均会产生较大影响。

同样地，解磷微生物生活在土壤中，土壤微生物群落变化必然会影响到其数量和活性。有人研究了接种复合菌剂对解磷微生物数量和性能的影响，结果表明前后分两次接种复合菌剂明显增加胶质芽孢

杆菌、枯草芽孢杆菌等解磷微生物的数量，呈现先下降后上升的趋势；并且提高了土壤微生物群落的功能多样性、有效磷及水溶性磷的含量；时间尺度上，仅前期接种时解磷微生物数量锐减<sup>[43]</sup>，这可能是复合菌剂加入初期对土壤中原有微生物群落结构的干扰导致的。在菌根际定殖的解磷微生物可作为菌根真菌与根系相互识别的媒介提高植物根系对菌根真菌侵染的感受性，同时可促进真菌孢子的萌发及菌丝体的生长。而菌根真菌可通过改善土壤理化性状，促进解磷微生物在根际的生长和繁殖，使其在根际维持更长的存活时间。研究<sup>[44]</sup>表明，光密度（OD）值为 0.5，同时将解磷微生物菌液的浓度稀释至  $10^{-5}$  时对菌根真菌的促生作用最好，菌丝干物质量较对照增加 10.6%。因此，在菜地土壤中，可利用解磷微生物与微生物群落的互作来稳定根际微生物群落结构，使解磷微生物更好地发挥其功能，活化更多累积态磷，从而增加蔬菜对磷素的吸收利用（图 4）。

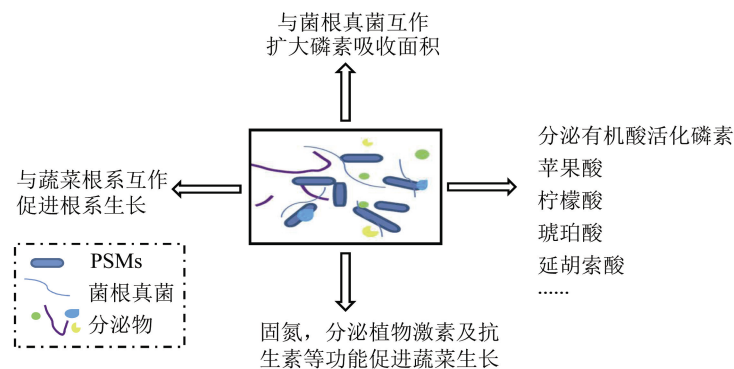


图 4 解磷微生物（PSMs）提高蔬菜磷利用的机制

Fig. 4 Improving mechanisms of PSMs (phosphorus solubilizing microorganisms) in phosphorus utilization by vegetables

## 4 解磷微生物菌肥在菜地磷素高效利用中的应用

解磷微生物能够将土壤中的难溶性或不溶性磷素释放成为有效磷,在植物根际形成一个有效磷供应较充足的微区从而缓解根际磷亏缺现象,因此,植物可获得较充足的磷营养来促进其生长发育。在生产中通过实验室条件下分离、筛选解磷能力强的微生物,在工业发酵条件下制成解磷微生物肥料。

### 4.1 解磷微生物菌肥在菜地磷素高效利用中的作用机制及磷肥增效的应用效果

当解磷微生物作为菌肥施入菜地后,解磷微生物与蔬菜根系相互作用,彼此影响,显著增加蔬菜根际的有效磷含量并促进根系的生长。解磷微生物菌肥促进蔬菜生长的可能机制主要分为两个方面:一是由于解磷微生物增加了根际的有效磷浓度从而增加根系可吸收的磷素;同时促进根系的伸长和生长,扩大其与土壤的接触面积,增加其对其他养分及水分的吸收能力(图4)。郜春花等<sup>[45]</sup>发现,解磷微生物菌肥处理的青菜根系较发达,主根长和根系鲜物质量平均较对照增加了23.1%和60.4%,根系生长良好从而促进青菜地上部的生长,其鲜物质量平均较对照增加32.3%。二是解磷微生物还具有固氮、分泌植物激素及抗生素等功能(图4)。由于蔬菜苗期尤其是移栽之后对外界环境很敏感,容易受到各种因素的干扰而造成减产。因此,在蔬菜苗期施用解磷微生物菌肥不仅能够更好地促进蔬菜生长,同时也增强其抵抗逆境及病害的能力。因此,施用解磷菌肥能够实现磷肥的减施增效,例如,对设施茄子根系附近穴施解磷菌肥,根际土壤的有效磷含量与不施解磷菌肥相比提高 $10\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,产量平均增加16.9%<sup>[46]</sup>。

### 4.2 解磷微生物菌肥未来的发展趋势

设施蔬菜体系的土壤微生物功能多样性高于露天蔬菜体系,露天菜地解磷微生物的种类较多,目前对设施蔬菜解磷微生物的筛选及鉴定的研究较少<sup>[47]</sup>。并且由于不同种属菌株之间具有很大的解磷差异,在分离筛选时要对一些解磷能力强的解磷微生物不断进行筛选和繁殖,未来解磷微生物菌肥的发展趋势是将多种解磷微生物混合发挥其互补优势。有人研究了4种解磷菌不同组合方式下的解磷

能力,结果表明其中两种菌株混合培养下的解磷量均高于单菌株培养,将该组合制成的解磷微生物复合肥施用于盆栽试验中也得到了良好的增产效果<sup>[48]</sup>。由于菜地是一个高磷的环境,筛选菜地高效解磷微生物及其在高投入体系中的活性与解磷效果优化措施尚需进一步的研究。因此,今后应继续开展筛选高效解磷菌株的诱变工作,同时在研制开发解磷微生物菌肥方面需增加有效菌的数量,加强菌株适应菜地高磷土壤环境的能力,使之能够推广应用至蔬菜生产中,并进一步探索菜地解磷微生物的生态学特征、分子生物学机理。

## 5 根际对话改善蔬菜连作障碍的作用

我国是蔬菜种植和消费大国,蔬菜栽培面积连年增长,但多年连续种植之后就会出现连作障碍现象。连作障碍是指正常的栽培管理下,在同一块土地中连续种植同种或同科作物几季后,植株的生长状况变差,品质及产量下降,土壤养分失衡、理化性状变劣,同时土传病害加重的现象<sup>[49]</sup>。连作障碍的原因主要是连续种植作物之后土壤的物理、化学及生物学性质发生了相应的改变,即土壤物理性状的恶化、植物的自毒作用及病原菌数量的增多。在蔬菜种植中连作障碍尤为明显,这是由于蔬菜栽培(尤其是设施菜地)通常缺少机械深耕,土壤的耕层比较固定,连续种植之后土壤耕作层变浅,并且菜地农事操作较多,频繁踩踏导致土壤通透性变差,不利于蔬菜根系的生长发育<sup>[50]</sup>。土壤中病原菌数量的增多是造成蔬菜连作障碍最主要的原因之一,这是由于蔬菜连作几季之后,其根系分泌物和枯枝落叶为病原菌生长和繁殖提供了大量的营养,从而病原菌的数量得以迅速增加<sup>[51]</sup>。病原菌不仅可直接抑制蔬菜生长,也可与其他微生物互作从而间接导致蔬菜染病。如番茄的青枯病、茄子的黄萎病、椒类的炭疽病、黄瓜的枯萎病、大白菜的根肿病等均是连作土壤中病原菌富集引起的蔬菜病害。

将根际对话中的基本理论应用到实际的蔬菜生产中,可预防或减轻连作障碍,从而改善土壤环境并最终达到蔬菜高产以及养分高效利用的目的:(1)合理的轮作和间套作是利用了植物-植物对话来解决蔬菜的连作障碍。根据蔬菜的不同科属、吸肥特

性、根系深浅及根系分泌物酸碱性等特点，制定合理的蔬菜轮作及间套作制度，可有效减弱连作障碍。大豆或小麦与黄瓜轮作显著增加了黄瓜的产量，并且改善了黄瓜的品质，维生素 C 和可溶性固形物的含量均有所提高，硝酸盐及亚硝酸盐的含量降低<sup>[52]</sup>。茄子与青蒜套作，茄子叶片的钾元素、钙元素、镁元素的含量均显著高于对照<sup>[53]</sup>。(2) 微生物-微生物对话则利用微生物之间的互作来控制病原菌的活性，促进蔬菜生长并提高产量。例如：有研究<sup>[54]</sup>表明，可以利用噬菌体的专一性和精准性来减少土壤中的病原菌数量，同时增加拮抗有益菌的种群和丰度，并能够利用它调整土壤菌群的结构，恢复群落多样性。有效措施为施用微生物肥料，黄瓜连作之后施用微生物菌肥显著降低了土壤病原菌的数量，明显促进其生长，同时叶片类胡萝卜素及总叶绿素的含量均有所提高<sup>[55]</sup>。研究<sup>[15]</sup>表明，施用微生物菌肥能够较好地防治番茄的茎基腐病和晚疫病，增产可达 25% 左右。除此之外，植物的健康水平也影响土壤微生物群落之间的互作。Wei 等<sup>[56]</sup>的研究表明，免疫型植物根际土壤中的微生物群落具有更高的多样性，微生物之间的关系网络更加复杂。并且有研究<sup>[57]</sup>发现，竞争性较强的植物，其根际的微生物群落可分泌更多的抑菌物质，抵御病原菌的入侵，从而能够有效防治连作障碍的发生。

## 6 展 望

针对高投入、高积累的蔬菜种植体系，可通过调节根际对话中的各个模块实现以减施增效为目标的绿色和可持续发展。但目前对于根际对话的机制研究由于研究技术及手段的限制导致大多不够深入，因此，需要开发和应用新的技术并从不同的尺度有针对性地进一步开展研究。

### 6.1 发展原位观测根系互作的先进技术

根系通常较植物的地上部更难研究，一方面由于土壤本身是一个黑箱，另一方面是同一块土地中生长着诸多植物，导致根系错综复杂。因此研究根际互作需要直观的观测与鉴定技术，特别是非破坏性的原位技术，只有获得足够多的根系互作时空动态信息，才能够更好地理解根系之间的相互作用及其生态学意义。在自然群落中，区分不同物种或个

体的根系是非常困难的，目前已有 DNA 标记技术、正电子发射断层扫描技术、荧光标记技术及核磁共振成像技术<sup>[14]</sup>。今后随着新的原位观测技术的研发可进一步实现根系二维或三维的动态可视化，进一步加深对根际对话的理解。

### 6.2 加强对根系分泌物的研究及其在蔬菜生产中的应用

目前对蔬菜根系分泌物的研究相对较少，今后要重点关注针对蔬菜根系不发达、分泌物量较少等特点的原位高效富集方法。大量的根系分泌物与周围的根系、微生物、土壤动物相互作用，影响着植株的生长进程。通过环境胁迫条件下特定根系分泌物的鉴定，将其中的有益组分分离出来，制成除草剂、杀菌剂或生物源杀虫剂；同时明确其在土壤中的迁移、转化、滞留过程等，从而增加其在土壤中的有效性及延长其作用时间。

### 6.3 应用微生物分子生态学研究微生物参与的根际对话过程

微生物分子生态学是研究微生物群体与生态环境相互关系的学科，是使用 DNA 指纹图谱、基因标记、宏基因组等分子生物学技术的一种新型研究手段。这些技术能够快速、准确地鉴定自然或人工引入的微生物（如解磷菌等），能够揭示根际微生物的活动规律、与病原菌的互作、与宿主植物的识别机制等。这终将提高微生物生态系统的稳定性，为改善植物根际微生物的促生和生防效果提供依据和指导，提高养分资源的利用效率，推动高投入蔬菜种植体系磷的高效利用及高投入体系的可持续发展。

## 参考文献 (References)

- [1] Liang L Z. Study on phosphorus status of vegetable garden soil and biological phosphorus reduction in high phosphorus soil in southern Jiangsu Province[D]. Nanjing: Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, 2009. [梁林洲. 苏南菜园土壤磷素状况及高磷土壤生物降磷研究[D]. 南京: 中国科学院南京土壤研究所, 2009.]
- [2] Li X L. Fertilizing for sustainable production of high quality vegetables [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2000: 177—184. [李晓林. 平衡施肥与可持续优质蔬菜生产[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 177—184.]
- [3] Zhao X R, Lin Q M. A review of phosphate-dissolving microorganisms[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China,



- 2001 (3): 7—11. [赵小蓉, 林启美. 微生物解磷的研究进展[J]. 中国土壤与肥料, 2001 (3): 7—11.]
- [ 4 ] Morgan J B, Connolly E L. Plant-soil interactions: Nutrient uptake[J]. Nature Education Knowledge, 2013, 4 (8): 2.
- [ 5 ] Wang R, Shi W M, Li Y L, et al. Effect of aeration on improving phosphorus absorption and utilization efficiency by vegetables[J]. Soils, 2019, 51(3): 419—424. [王瑞, 施卫明, 李奕林, 等. 增氧提高蔬菜磷素吸收利用的作用机制研究进展[J]. 土壤, 2019, 51 (3): 419—424.]
- [ 6 ] Du J X, Liu K L, Huang J, et al. Spatio-temporal evolution characteristics of soil available phosphorus and its response to phosphorus balance in paddy soil in China[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58(2): 476—486. [都江雪, 柳开楼, 黄晶, 等. 中国稻田土壤有效磷时空演变特征及其对磷平衡的响应[J]. 土壤学报, 2021, 58 (2): 476—486.]
- [ 7 ] Yan Z J, Liu P P, Li Y H, et al. Phosphorus in China's intensive vegetable production systems: overfertilization, soil enrichment, and environmental implications[J]. Journal of Environmental Quality, 2013, 42 (4): 982—989.
- [ 8 ] Li C J, Ma W, Zhang F S. Rhizosphere talk and its impacts on plant growth[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2008, 14 (1): 178—183. [李春俭, 马玮, 张福锁. 根际对话及其对植物生长的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2008, 14 (1): 178—183.]
- [ 9 ] Bais H P, Park S W, Weir T L, et al. How plants communicate using the underground information superhighway[J]. Trends in Plant Science, 2004, 9 (1): 26—32.
- [ 10 ] Kulmatiski A, Beard K H, Stevens J R, et al. Plant-soil feedbacks: A meta-analytical review[J]. Ecology Letters, 2008, 11: 980—992.
- [ 11 ] Miki T, Ushio M, Fukui S, et al. Functional diversity of microbial decomposers facilitates plant coexistence in a plant-microbe-soil feedback model[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107 (32): 14251—14256.
- [ 12 ] Ke P J, Miki T, Ding T S. The soil microbial community predicts the importance of plant traits in plant-soil feedback[J]. New Phytologist, 2015, 206(1): 329—341.
- [ 13 ] Zhang F S, Shen J B, Zhang J L, et al. Rhizosphere processes and management for improving nutrient use efficiency and crop productivity[J]. Advances in Agronomy, 2010, 107 (6): 1—32.
- [ 14 ] Faget M, Nagel K A, Walter A, et al. Root-root interactions: Extending our perspective to be more inclusive of the range of theories in ecology and agriculture using in-vivo analyses[J]. Annals of Botany, 2013, 112 (2): 253—266.
- [ 15 ] Zhu Y G, Peng J J, Wei Z, et al. Linking the soil microbiome to soil health[J]. Scientia Sinica Vitae, 2020, 50 (1): 1—11. [朱永官, 彭静静, 韦中, 等. 土壤微生物组与土壤健康[J]. 中国科学: 生命科学, 2020, 50 (1): 1—11.]
- [ 16 ] Kembel S W, Cahill J F. Plant phenotypic plasticity belowground: A phylogenetic perspective on root foraging trade-offs[J]. American Naturalist, 2005, 166 (2): 216—230.
- [ 17 ] Zhang F S, Li L, Sun J H. Contribution of above-and below-ground interactions to intercropping.// Horst WJ et al. Plant nutrition, developments in plant and soil sciences[M]. Dordrecht: Springer, 2001: 978—979.
- [ 18 ] Yu H J. Effect of phosphate application and intercropping on tomato and tillered-onion's root distribution and phosphorus uptake[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2016. [于洪杰. 施磷与间作对番茄和分蘖洋葱根系分布与磷吸收的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016.]
- [ 19 ] Wang H H, Li Q Z, Wang C, et al. Root exudates mediated rhizospheric effect and its potential application in waterbody ecological rehabilitation[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2020, 44 (2): 453—460. [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.]
- [ 20 ] Li L, Li S M, Sun J H, et al. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104 (27): 11192—11196.
- [ 21 ] Ae N, Arihara J, Okada K, et al. Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent[J]. Science, 1990, 248 (4954): 477—480.
- [ 22 ] Chen L, Li L, Xiang P Y, et al. Allelopathy of parsley volatiles on *Fusarium oxysporium* f. sp. Cucumeris[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31 (4): 877—881. [陈磊, 李蕾, 项鹏宇, 等. 西芹挥发物对黄瓜枯萎病菌的化感作用[J]. 生态学杂志, 2012, 31 (4): 877—881.]
- [ 23 ] Li X F, Wang J, Hu J, et al. Advances in allelopathy of ground vegetables[J]. Northern Horticulture, 2019 (16): 136—145. [李雪枫, 王坚, 胡坚, 等. 瓜类蔬菜化感作用研究进展[J]. 北方园艺, 2019 (16): 136—145.]
- [ 24 ] Delory B M, Delaplace P, Fauconnier M L, et al. Root-emitted volatile organic compounds: Can they mediate belowground plant-plant interactions? [J] Plant and Soil, 2016, 402 (1/2): 1—26.
- [ 25 ] Yang Y, Wu F Z. Effects of intercropping Chinese onion cultivars of different allelopathic potential on cucumber growth and soil micro-environment[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22 (10): 2627—2634. [杨

- 阳, 吴凤芝. 套作不同化感潜力分蘖洋葱对黄瓜生长及土壤微环境的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(10): 2627—2634.]
- [ 26 ] Anithal S, Geethakumariv L, Filial G R. Effect of intercrops on nutrient uptake and productivity of chilli-based cropping system[J]. Journal of Tropical Agriculture, 2001(39): 60—61.
- [ 27 ] Wu Q, Zhao T K, An Z Z, et al. Effect of intercropping and nitrogen regulation on nitrate accumulation and nutrient uptake of eggplant and green onion[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2010, 29(11): 2071—2075. [吴琼, 赵同科, 安志装, 等. 茄子/大葱间作及氮肥调控对植株硝酸盐含量及养分吸收的影响[J]. 农业环境科学学报, 2010, 29(11): 2071—2075.]
- [ 28 ] Fitzpatrick C R, Copeland J, Wang P W, et al. Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018: E1157—E1165.
- [ 29 ] Min H, Zhang D, Sheng J F, et al. Comprehensive evaluation of soil fertility and microorganisms factors for vegetables rotation and continuous systems in greenhouse[J]. Microbiology China, 2011, 38(11): 1673—1678. [闵红, 张丹, 绳金房, 等. 大棚蔬菜轮连作系统土壤肥力与微生物因子综合评价[J]. 微生物学通报, 2011, 38(11): 1673—1678.]
- [ 30 ] Zhang H, Li F Y, Xu Z R, et al. The compared experiment of coriander new varieties introduction[J]. Northern Horticulture, 2014(13): 46—49. [张浩, 李福云, 徐志然, 等. 不同套作模式对温室连作番茄生长产量及土壤微生物与酶活性的影响[J]. 北方园艺, 2014(13): 46—49.]
- [ 31 ] Liu F, Wen X S. Progress in relationship between root exudates and rhizospheric microorganism[J]. Food and Drug, 2006, 8(10A): 37—40. [刘峰, 温学森. 根系分泌物与根际微生物关系的研究进展[J]. 食品与药品, 2006, 8(10A): 37—40.]
- [ 32 ] Prikryl Z. Root exudates of plant[J]. Plant and Soil, 1980, 57: 69—83.
- [ 33 ] Sood S G. Chemotactic response of plant-growth-promoting bacteria towards roots of vesicular-arbuscular mycorrhizal tomato plants[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2003, 45(3): 219—227.
- [ 34 ] Bolan N S. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants[J]. Plant and Soil, 1991, 134(2): 189—207.
- [ 35 ] Li S M. Mechanism of interspecific facilitation on phosphorus uptake by crops in intercropping systems[D]. Beijing: China Agricultural University, 2004. [李淑敏. 间作物吸收磷的种间促进作用机制研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2004.]
- [ 36 ] Chiariello N R, Hickman J C, Mooney H A. Endomycorrhizal role for interspecific transfer of phosphorus in a community of annual plants[J]. Science, 1982, 217(4563): 941—943.
- [ 37 ] Li S J, Wang B S, Wang Y, et al. Mechanism of inoculation of watermelon seedlings with Arbuscular Mycorrhizae alleviating fusarium wilt disease[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58(3): 744—754. [李淑君, 王兵爽, 王媛, 等. 丛枝菌根育苗缓解西瓜枯萎病的机制[J]. 土壤学报, 2021, 58(3): 744—754.]
- [ 38 ] Wang D, Zhao X Q, Zheng C L, et al. Effects of two RGPRs on growth and nutrient uptake of rape under different nitrogen and phosphorus conditions[J]. Soils, 2017, 49(6): 1078—1083. [王丹, 赵学强, 郑春丽, 等. 两种根际促生菌在不同氮磷条件下对油菜生长和养分吸收的影响[J]. 土壤, 2017, 49(6): 1078—1083.]
- [ 39 ] Shen R F, Zhao X Q. Role of soil microbes in the acquisition of nutrients by plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(20): 6584—6591. [沈仁芳, 赵学强. 土壤微生物在植物获得养分中的作用[J]. 生态学报, 2015, 35(20): 6584—6591.]
- [ 40 ] Hu X J, Jiang M L, Zhang Y B. *Bacillus megaterium* A6 (gusA) colonization in roots and its growth promoting effect on rapeseed[J]. Acta Pedologica Sinica, 2004, 41(6): 945—948. [胡小加, 江木兰, 张银波. 巨大芽孢杆菌在油菜根部定殖和促生作用的研究[J]. 土壤学报, 2004, 41(6): 945—948.]
- [ 41 ] Zhang Y X, Lei P, Xu Z Q, et al. Screening of a high-efficiency phosphate solubilizing bacterium *Bacillus subtilis* JT-1 and its effects on soil microecology and wheat growth[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2016, 32(5): 1073—1080. [张云霞, 雷鹏, 许宗奇, 等. 一株高效解磷菌 *Bacillus subtilis* JT-1 的筛选及其对土壤微生态和小麦生长的影响[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(5): 1073—1080.]
- [ 42 ] Ke C L, Dai J X, Zhou D B, et al. Microbial community diversity in the soil fertilized with phosphate solubilizing bacteria by terminal restriction fragment length polymorphism analysis[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2017, 44(3): 471—477. [柯春亮, 戴嘉欣, 周登博, 等. 利用 T-RFLP 技术在施用解磷菌剂土壤中微生物群落多样性分析[J]. 安徽农业大学学报, 2017, 44(3): 471—477.]
- [ 43 ] Yan H Y, Liu K X, Mao J L, et al. Effects of different inoculation methods on the colonization of functional microorganisms during composting[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2012, 31(10): 2039—2045. [鄢海印, 刘可星, 毛敬麟, 等. 接种方式对堆肥过程中功能菌定殖的影响[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(10): 2039—2045.]
- [ 44 ] Cai H. Interaction between mycorrhizal fungi and phosphorus/potassium dissolved bacteria and effects of coinoculation on the seedlings growth of *Pinus sylvestris*

- var. mongolica Litv[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2013. [彩花. 菌根真菌与解磷钾细菌的相互作用及共接种对樟子松幼苗生长的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.]
- [ 45 ] Gao C H, Wang G, Dong Y Z, et al. Effect of phosphorus bacteria in the pot and the field[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2003, 31 ( 3 ): 40—43. [郜春花, 王岗, 董云中, 等. 解磷菌剂盆栽及大田施用效果[J]. 山西农业科学, 2003, 31 ( 3 ): 40—43.]
- [ 46 ] Jiang X M, Xia X H, Yu X H, et al. Effects of phosphorus-dissolving microbes fertilizer on growth of eggplant and utilization of available phosphorus in soil in the Vinyl tunnel[J]. Journal of Zhejiang University ( Science Edition ), 2012, 39 ( 6 ): 685—688. [蒋欣梅, 夏秀华, 于锡宏, 等. 微生物解磷菌肥对大棚茄子生长及土壤有效磷利用的影响[J]. 浙江大学学报(理学版), 2012, 39 ( 6 ): 685—688.]
- [ 47 ] Li H M, Wang R, Shi W M, et al. Characteristics of soil phosphorus-solubilizing microorganisms and their role in regulation of phosphorus morphological transformation in vegetable fields[J]. Soils, 2020, 52( 4 ): 668—675. [李慧敏, 王瑞, 施卫明, 等. 菜地土壤解磷微生物特征及其在磷形态转化调控中的作用[J]. 土壤, 2020, 52( 4 ): 668—675.]
- [ 48 ] L ü X B, Sun Y K, Zhang Y M. Comparative research on the influences of several high efficient phosphate-solubilizing strains on phosphate solubilizing activity[J]. Transactions of the Chinese Social Agricultural Engineering, 2007, 23 ( 5 ): 195—197. [吕学斌, 孙亚凯, 张毅民. 几株高效溶磷菌株对不同磷源溶磷活力的比较[J]. 农业工程学报, 2007, 23 ( 5 ): 195—197.]
- [ 49 ] Yu J Q, Du Y S. Soil-sickness problem in the sustainable for the protected production of vegetables[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2000, 31 ( 1 ): 124—126. [喻景权, 杜尧舜. 蔬菜设施栽培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.]
- [ 50 ] Wu Y E, Yao H L, Lin H L, et al. Review on continuous cropping obstacle in vegetables in protected cultivation[J]. Chinese Horticulture Abstracts, 2013, 29 ( 3 ): 46—48. [吴玉娥, 姚怀莲, 林惠莲, 等. 设施蔬菜作物连作障碍研究进展[J]. 中国园艺文摘, 2013, 29 ( 3 ): 46—48.]
- [ 51 ] Ma Y H, Wei M, Wang X F. Variation of microflora and enzyme activity in continuous cropping cucumber soil in solar greenhouse[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15 ( 6 ): 1005—1008. [马云华, 魏珉, 王秀峰. 日光温室连作黄瓜根区微生物区系及酶活性的变化[J]. 应用生态学报, 2004, 15 ( 6 ): 1005—1008.]
- [ 52 ] Zhuang Y. The study of cucumber soil microbial community diversity and quality of output by rotate and interplanting[D]. Haerbin: Northeast Agricultural University, 2007. [庄岩. 轮套作对黄瓜土壤微生物多样性及产量品质的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2007.]
- [ 53 ] Wang M Y. The biological and ecological effect of relay intercropped garlic on the continuous cropping eggplant growing in plastic tunnel[D]. Yangling, Shaanxi: Northwest Agriculture and Forestry University, 2016. [王梦怡. 连续套作大蒜对大棚连作茄子的生物效应和生态效应研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2016.]
- [ 54 ] Wang X, Wei Z, Yang K, et al. Phage combination therapies for bacterial wilt disease in tomato[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37: 1513—1520.
- [ 55 ] Wang T, Xin S J, Qiao W H, et al. Effects of different microbial fertilizers on continuous cropping cucumber growth and soil physiochemical properties[J]. Chinese Vegetables, 2011, 1 ( 18 ): 52—57. [王涛, 辛世杰, 乔卫花, 等. 几种微生物菌肥对连作黄瓜生长及土壤理化性状的影响[J]. 中国蔬菜, 2011, 1 ( 18 ): 52—57.]
- [ 56 ] Wei Z, Gu Y, Friman V P, et al. Initial soil microbiome composition and functioning predetermine future plant health[J]. Science Advances, 2019, 5 ( 9 ): eaaw0759.
- [ 57 ] Li M, Wei Z, Wang J N, et al. Facilitation promotes invasions in plant-associated microbial communities[J]. Ecology Letters, 2019, 22 ( 1 ): 149—158.

(责任编辑: 陈荣府)