

顾少华, 王坤光, 马静, 崔冬明, 张福锁, 左元梅. 从根际生命共同体调控到绿色智能肥料——根系分泌物驱动的线虫病害绿色防控产品创新与应用[J]. 土壤学报, 2026,

GU Shaohua, WANG Kunguang, MA Jing, CUI Dongming, ZHANG Fusuo, ZUO Yuanmei. From Regulating Rhizobiont to Green Intelligent Fertilizer: Innovation and Application of Green Nematode Disease Control Products Driven by Root Exudates[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

从根际生命共同体调控到绿色智能肥料——根系分泌物驱动的线虫病害绿色防控产品创新与应用*

顾少华, 王坤光, 马静, 崔冬明, 张福锁, 左元梅[†]

(中国农业大学资源与环境学院, 国家农业绿色发展研究院, 养分资源高效利用全国重点实验室, 北京 100193)

摘要: 根际生命共同体可通过植物-微生物-土壤互作的级联反应提升养分利用效率和消减土传病害, 从而维持土壤-植物系统健康。基于该理论研发靶向调控根际过程的绿色智能肥料, 是实现农业可持续发展的重要突破。面对该挑战, 本文聚焦线虫病害造成的农业损失及化学防治带来的生态环境问题, 从根际生命共同体的全新视角出发, 系统探讨由根系分泌物驱动的绿色防控新途径。首先, 文章阐述了根际生命共同体的理论内涵, 重点论述了根系分泌物在塑造根际微生物群落、介导多物种协同互作及维持土壤-植物健康中的核心驱动作用。在此基础上, 系统阐明了植物源功能活性物质招募有益微生物及靶向抑制植物寄生线虫的分子生理机制。最后, 进一步探讨了将这些前沿的生物学原理向绿色智能肥料转化的技术构想、产品研发和效果验证, 并展望了该领域未来的重点研究方向, 从而为以根际生命共同体理论为依据实现绿色智能肥料产品的研发提供了切实可行的范例, 更为农业绿色可持续发展和粮食安全提供了创新的理论和技术依据。

关键词: 根际生命共同体; 绿色智能肥料; 根系分泌物; 有益微生物; 线虫病害防控

中图分类号: S476

文献标志码: A

From Regulating Rhizobiont to Green Intelligent Fertilizer: Innovation and Application of Green Nematode Disease Control Products Driven by Root Exudates

GU Shaohua, WANG Kunguang, MA Jing, CUI Dongming, ZHANG Fusuo, ZUO Yuanmei[†]

(College of Resources and Environmental Sciences, State Key Laboratory of Nutrient Use and Management (SKL-NUM), National Academy of Agriculture Green Development, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: The rhizobiont can improve nutrient utilization efficiency and reduce soil-borne diseases through a cascade of plant-microbe-soil interactions, thereby maintaining the health of the soil-plant system. Developing green intelligent fertilizers based on this theory that target and regulate rhizosphere processes is a key breakthrough in achieving sustainable agricultural development. In the face of this challenge, this article focuses on the agricultural losses caused by nematode

*国家重点研发计划项目(2023YFD1700203, 2022YFD1901501)和国家自然科学基金项目(42577142, 32372810)资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (Nos. 2023YFD1700203 and 2022YFD1901501) and the National Natural Science Foundation of China (Nos. 42577142 and 32372810)

[†]通讯作者 Corresponding author, E-mail: zuoym@cau.edu.cn

作者简介: 顾少华(1991—), 男, 江西上饶人, 博士, 青年研究员, 主要从事根际生命共同体与土壤-作物健康研究。E-mail: gsh2025@cau.edu.cn

收稿日期: 2025-09-02; 收到修改稿日期: 2026-01-13; 网络首发日期 (www.cnki.net):

diseases and the ecological and environmental problems caused by chemical control. From a new perspective of the rhizobiont, it systematically explores new green control methods for soil-borne diseases driven by root exudates. The article first provided a detailed theoretical explanation of the rhizobiont, focusing on the key role of plant root exudates as a core driving force in shaping rhizosphere microbial communities, mediating multispecies synergistic interactions, and maintaining soil-plant health. Furthermore, it analyzed the molecular mechanisms by which different plant-derived functional substances recruit beneficial microorganisms and target the regulation of plant parasitic nematodes. Finally, the technical conception, product development, and effect verification of transforming these basic ecological principles into green intelligent fertilizer were further discussed. The key future research directions in this field in the future were prospected, thereby providing a practical example for the development of green intelligent fertilizer products based on the theory of rhizobiont, and providing an innovative theoretical and technical basis for the development of sustainable agriculture and food security.

Key words: Rhizobiont; Green intelligent fertilizer; Root exudates; Beneficial microorganisms; Nematode disease control

在农业生产中, 各类生物及非生物胁迫严重制约作物产量和品质, 其中, 植物寄生线虫 (Plant-parasitic nematodes, PPNs) 作为一类广泛存在的土传病原物, 对农业生产造成巨大的经济损失^[1]。植物寄生线虫侵染植物的根系, 不仅破坏根系结构, 影响植物对水分和养分的吸收, 还常常与其他土传病原菌复合侵染, 加剧病害发生^[2]。传统的化学防治方法虽能暂时控制线虫危害, 但其引发的环境污染、农药残留、生态环境破坏以及线虫抗药性增强等问题日益突出^[3]。因此, 寻求环境友好、高效、经济的线虫病害防控新策略已成为当前农业研究的迫切需求。在此背景下, “根际生命共同体 (Rhizobiont)”^[4]和“绿色智能肥料 (Green intelligent fertilizer)”^[5-6]两个新兴农业科学概念的提出, 为解决植物寄生线虫等多种土传病害提供了新思路。

根际生命共同体是一个以植物根际为核心, 由“植物-根系-根际-菌丝际-土体及其微生物”连接而成的复杂互作系统^[4]。该理论强调根际多界面协同互作在植物养分高效、植株健康及逆境适应中的核心作用^[4]。绿色智能肥料则是根据作物-土壤-环境相匹配的植物营养调控原理生产的新型肥料^[5-6]。将根际调控原理与绿色智能肥料的产品创新相结合, 利用根系分泌物驱动的生物互作机制, 为植物寄生线虫的绿色智能防控提供了新策略。通过设计能够模拟或诱导特定根系分泌物释放的绿色智能肥料产品, 有望实现对根际微生物组的定向调控, 增强有益微生物的拮抗功能, 或直接影响线虫侵染行为, 从而达到生态、环保、高效的防控效果。值得注意的是, “绿色智能肥料”并非泛指所有能影响根际过程的物质投入。例如, 施用尿素虽然能促进根系生长并改变其分泌物, 从而间接影响根际微生物, 但这种影响是被动的、非特异性的代谢过程。相比之下, 基于根际生命共同体理论的绿色智能肥料, 其“智能”体现在“信号驱动”与“靶向调控”, 即在肥料中科学复配特定的根系分泌物活性成分 (信号分子), 这些分子如同精确的化学指令, 能够直接被根际特定的有益微生物识别 (招募) 或被病原线虫感知 (趋避/抑制), 从而在微观尺度上实现对根际生物群落结构和功能的定向诱导。这种变“被动代谢”为“主动调控”的技术思想, 是绿色智能肥料的核心特征。本文旨在聚焦植物寄生线虫病害这一农业生产中的痛点问题, 依托根际生命共同体的理论基础, 探索以根系分泌物为核心驱动力的新型绿色智能肥料在防控植物寄生线虫方面的潜力, 以期对相关研究和产业发展提供参考。

1 根系分泌物是塑造根际生命共同体的“驱动器”

根系作为连接植物与土壤环境的桥梁, 并非仅仅是被动吸收水分和养分的器官, 它更是积极的参与者, 通过向根际释放化学性质各异的根系分泌物, 与土壤环境进行复杂的物质和信息交流^[7]。作为根际生命共同体理论的核心要素, 根系分泌物通过自上而下的碳流, 为根际微生物的生存和繁衍提供了物质基础, 进而塑造了根际微生物群落结构与功能多样性, 为植物提供了更利于生长的根

际环境^[4]。研究表明, 高达 11%~40%的植物光合作用固定的碳以根系分泌物的形式释放至根际^[8]。这些分泌物不仅包含了糖类、氨基酸、有机酸等初级代谢物, 也涵盖了酚类、黄酮类、萜类、生物碱等具有生物活性的次级代谢物(表 1)。其释放过程也并非简单的被动分泌, 而是植物在不同生长发育阶段、营养状况及环境胁迫下, 主动调控根际微生态系统、影响微生物群落结构与功能的策略性手段, 该过程不仅决定了土壤养分的生物有效性, 更深刻地影响着植物的生长发育、营养获取以及对病原微生物的抗性^[7, 9]。因此, 深入理解并利用根系分泌物对根际生命共同体的调控机制, 是开发能够精准防控植物寄生线虫等土传病害的新型绿色智能肥料的理论基础。

表 1 根系分泌物调控土壤生物群落及其功能

Table 1 Root exudates regulate soil biomes and their functions

分类 Class	组分 Compounds	植物 Plants	功能 Function	参考文献 References
有机酸 Organic acids	月桂酸	茼蒿 <i>Glebionis coronaria</i>	致死有害线虫, 但不影响有益线虫	[10-12]
	棕榈酸, 亚油酸	蓖麻 <i>Ricinus communis</i>	致死有害线虫, 但不影响有益线虫	[12-13]
	柠檬酸	水稻 <i>Oryza sativa</i>	增强芽胞杆菌在根际定殖, 促进植物生长	[14]
	柠檬酸, 苹果酸, 草酸	花生 <i>Arachis hypogaea</i>	促进根际有益微生物生物膜形成	[15]
	富马酸, 酒石酸, L-苹果酸	玉米 <i>Zea mays</i>	促进根际有益微生物生物膜形成	[16]
	麦根酸	玉米 <i>Zea mays</i>	活化根际难溶性铁, 改善作物铁营养	[17]
	酚酸	香蕉 <i>Musa×paradisiaca</i>	招募解淀粉芽胞杆菌, 抗枯萎病	[18]
	色氨酸	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	促进有益微生物根际定殖和产生生长素能力	[19]
氨基酸 Amino acids	组氨酸, 精氨酸, 天冬氨酸	长喙田菁 <i>Sesbania rostrata</i>	增强固氮菌向根趋化性迁移	[20]
	脂肽	玉米 <i>Zea mays</i>	招募解淀粉芽胞杆菌, 抑制禾谷镰刀菌侵染	[21]
	蔗糖	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	调节益生菌运动性, 促进根际定殖	[22]
糖类 Sugars	多糖	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	益生菌碳源促进生物膜形成	[23]
	葡萄糖	玉米 <i>Zea mays</i>	促进益生菌根际定殖和抗病代谢产物分泌	[24]
黄酮类 Flavonoids	柚皮素, 槲皮素, 山奈酚	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	通过转录调节富马酸还原酶和鞭毛蛋白触发趋化作用, 并增强生物膜形成	[25]
	芹菜素	水稻 <i>Oryza sativa</i>	增强根际微生物生物膜形成和固氮	[26]
	木犀草素	玉米 <i>Zea mays</i>	提高根际草酸杆菌生物量, 改善玉米氮营养	[27]
	异黄酮	菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i>	参与调节菜豆对疫霉菌的抗性	[28]
	香豆素	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	调控根际微生物群落, 促进植物对铁的吸收	[29-31]
酚类 Phenolics	香草醛	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	抗根结线虫番茄品种 Xianke-8 分泌香草醛, 抑制根结线虫侵染	[32]
	萜烯, 酮类	沙生苔草 <i>Carex praeclara</i>	长距离吸引细菌在根际定殖	[33]
挥发性物质 Volatiles	氢气	多种豆科作物	提高根际细菌丰度	[34]
	乙烯	大豆 <i>Glycine max</i> , 拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	乙烯信号降低线虫对植物侵染	[35]
	苯并唑啉酮	玉米 <i>Zea mays</i>	增强植物免疫并建立健康根际微生物群落	[36-37]
其他次生代谢物 Other secondary metabolites	黑麦草内脂, DIMBOA	小麦 <i>Triticum</i>	小麦通过感应其他植物根系分泌物(黑麦草内脂和茉莉酸), 进而分泌 DIMBOA, 诱导化感作用	[38]
	亚麻芥素	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	提高根际微生物促生效果, 并抑制病原菌	[39-40]

独脚金内脂	水稻 <i>Oryza sativa</i>	不仅被确定为调节植物生长的植物激素，还是响应植物氮磷胁迫的重要信号分子，磷胁迫下协调植物营养吸收与菌根共生	[41-42]
阿魏酸甲酯	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	招募有益微生物，提高烟草抗病能力	[43]
肌醇	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	调控鞭毛生长，增强根际微生物运动、生物膜形成和生长能力	[44-46]

注：DIMBOA，2,4-二羟基-7-甲氧基-2H-1,4-苯并噁嗪-3(4H)-酮。Note: DIMBOA, 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one.

1.1 根际生命共同体维系土壤-植物健康

根际生命共同体理论强调以系统性思维解析根际过程，通过复杂的反馈机制维持系统稳定^[4]。这对于理解土壤-植物健康至关重要。其对土壤-植物健康的驱动作用主要体现在如下方面（图 1）：

（1）养分活化与获取：根际中的有益微生物活化土壤养分，改善作物营养。例如，根际中的解磷细菌和菌根真菌能够通过分泌有机酸、磷酸酶等物质，将难溶性磷酸盐转化为有效磷^[47]。类似地，某些根际微生物能够产生铁载体活化土壤中难溶性铁，供植物吸收利用^[48]。（2）促进植物生长：植物根际促生菌（PGPR）能产生多种植物激素，如生长素、细胞分裂素和赤霉素等，这些激素直接调控植物的生长发育过程^[49]。（3）缓解生物胁迫，抑制病虫害：根际微生物构成植物抵御土传病原菌和植食性线虫的第一道防线，根际有益微生物可通过与病原物竞争生态位、产生拮抗物质、寄生病原物、诱导植物系统抗性等方式，增强植物对病原菌的抗性^[50-52]。（4）增强植物对非生物胁迫的耐受性：一个结构合理、功能多样的根际环境能够显著提升植物对干旱、盐渍、重金属等逆境的适应能力^[51, 53]。例如，一些根际微生物能够产生渗透调节物质（如甜菜碱等），帮助植物细胞维持膨压，提高植物对干旱的适应^[54]。植物在盐胁迫下通过根系分泌物招募特定的耐盐微生物，协同缓解盐胁迫对植物的伤害^[55]。在上述过程中，植物积极塑造根际环境，维持根际生命共同体的健康和稳定，而根系分泌物是植物完成该过程的重要“驱动器”，具有核心调控作用。

1.2 根系分泌物对有益和有害微生物的核心调控作用

根系分泌物通过多种复杂机制，对根际微生物的种类、数量、空间分布及其生理活性进行精细调控，这些调控机制是植物与微生物长期协同进化的结果，并构成了根际微生态系统功能发挥的基础。根系分泌物对根际微生物的调控作用主要体现在趋化作用、根际定殖、信号传导和生物膜形成（图 1）。

趋化作用是根系分泌物影响微生物空间分布的直接方式。根系不断向土壤中释放各种化合物，形成特定的化学浓度梯度。许多根际微生物，特别是具有运动能力的细菌，能够感知这些化学信号，并表现出趋向或避开根表或特定根区的行为。例如，糖类、氨基酸、有机酸等初级代谢产物通常作为广谱的引诱剂，吸引有益微生物向根系聚集，为后续的定殖和互作奠定基础^[56]。相反，一些次级代谢产物或特定浓度的化合物如香草醛、月桂酸等对病原菌或寄生线虫具有驱避作用^[10, 32]。

根际定殖是根系分泌物维持根际微生物群落的基础。根系分泌物中富含的糖类、氨基酸、有机酸等是根际异养微生物主要的碳源和氮源，为它们的生长、繁殖和代谢活动提供了物质保障^[56]。通过提供这些营养物质，植物在贫瘠的土壤环境中为有益微生物创造了适宜的生存条件，促进了特定微生物种群的富集，从而构建了独特的根际微生物生态位。

信号传导与基因表达调控是根系分泌物实现对微生物功能精细调控的核心机制^[57-58]。许多根系分泌物，特别是次级代谢产物如黄酮类、独脚金内酯、香豆素等，能够作为特异性的信号分子被微生物识别和感知，进而激活或抑制微生物体内特定的信号通路和基因表达，调控其生理功能和行为模式^[57]。例如，豆科植物分泌的黄酮类化合物是根瘤菌识别寄主并启动结瘤固氮过程的关键信号^[27]。植物寄生线虫在侵染过程中，其体内与寄生相关的基因（如编码细胞壁降解酶的基因）表达也受到寄主根系分泌物中特定成分（如效应子刺激素）的诱导或调控^[59]。

此外,根系分泌物还通过促进生物膜形成来影响微生物的定殖和互作。许多有益细菌在根表定殖时会形成生物膜,这是一种由细菌自身产生的胞外多聚物(EPS)包裹形成的结构化群落^[60]。生物膜不仅能保护细菌免受环境胁迫(如干燥、pH波动、捕食等),还能增强其在根表的附着,促进细菌间的群体感应和协同互作,提高养分获取效率^[60],并能作为生物屏障阻止病原菌的入侵^[61]。糖类等根系分泌物是细菌合成EPS的重要前体物质,能够促进生物膜的形成^[22-24]。

总之,植物释放的化合物种类繁多,从提供基础营养的糖类、氨基酸,到具有高度特异性信号功能的黄酮类、独脚金内酯,再到直接用于防御的酚类、萜类等。这种化学多样性使得植物能够根据自身的生理状态、环境条件以及周围微生物的种类和密度,动态地调整其分泌物,从而实现对根际微生物群落的精细塑造和功能调控。基于化学信号的复杂互作网络,是根际生命共同体维持其结构稳定和功能高效的基础,也是植物在长期进化过程中形成的适应和改造其生存环境的智慧体现。

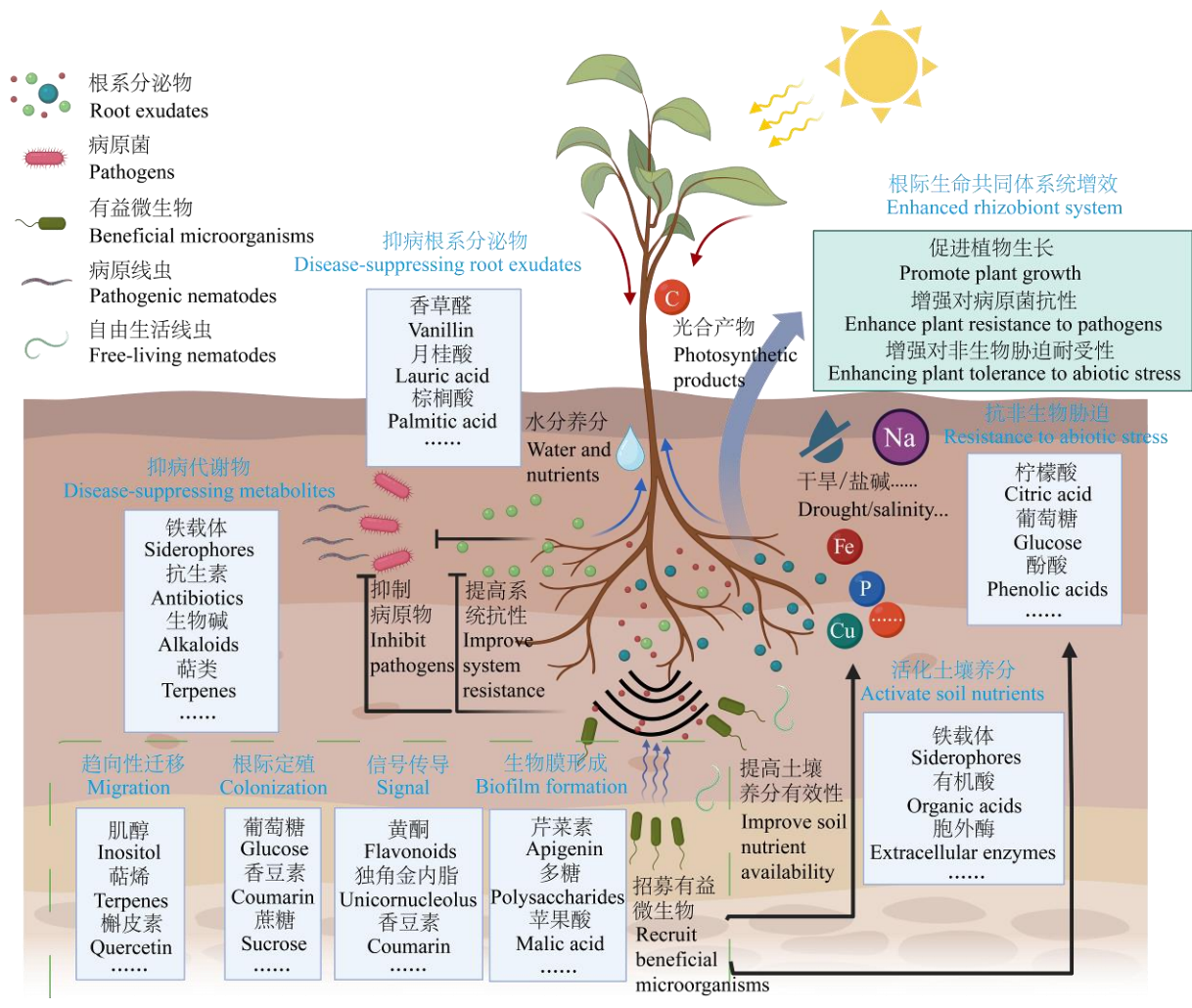


图1 根系分泌物对根际微生物的核心调控作用(本图使用 BioRender 绘制)

Fig. 1 The core regulatory role of root exudates on rhizosphere microorganisms (drew by BioRender)

2 土壤线虫是促进根际生命共同体功能级联放大的重要执行者

土壤线虫广泛分布于各陆地生态系统^[62]。它们不仅种类繁多,而且存在于从初级消费者到高级消费者的土壤食物网的各个层级,在土壤食物网中占据着核心生态位。土壤线虫的生命活动与根际

生命共同体的结构和功能紧密相连^[62]。在根际复杂的互作网络中，土壤线虫凭借其多样的食性分化和生态功能，成为驱动根际生命共同体功能级联放大的重要执行者，对土壤养分循环和土壤-植物健康产生深远影响（图2）。

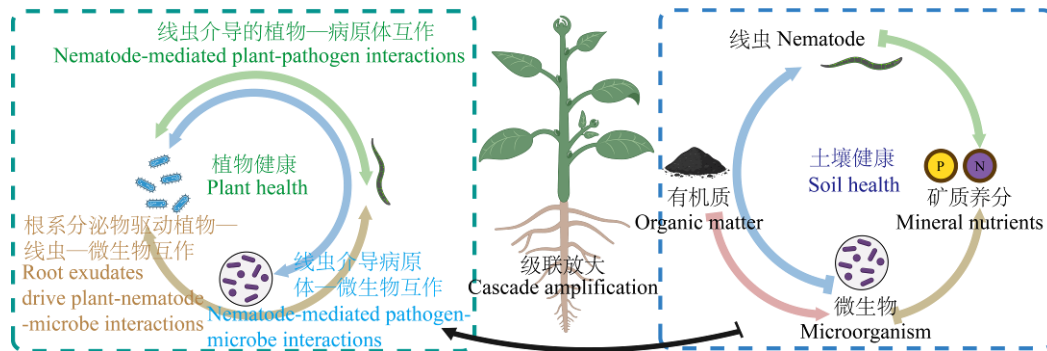


图2 土壤线虫促进根际生命共同体功能级联放大（本图使用 BioRender 绘制）

Fig. 2 Soil nematodes promote the cascade amplification of rhizobiont functions (drew by BioRender)

2.1 土壤线虫群落与养分高效

土壤线虫可划分为多个营养类群，主要包括食细菌线虫(Bacterivores)、食真菌线虫(Fungivores)、植物寄生线虫(Herbivores)、捕食性线虫(Predators)和杂食性线虫(Omnivores)^[62]。不同线虫营养类群间的相互依存关系可引发功能的级联放大效应^[63]。例如，植物寄生线虫通过取食植物根系，导致根系损伤并改变根系分泌物的组分与数量，这些变化了的根系分泌物（如糖类、氨基酸等）可作为碳源，刺激根际细菌和真菌等微生物的生长与繁殖，继而为食细菌线虫和食真菌线虫提供更丰富的食物来源，促进这些食微线虫种群的增长^[64]。食微线虫数量的增加则会进一步加速其对养分矿化的贡献（图2）。因此，植物寄生线虫的活动虽然对植物有害，但其在根际微食物网中间接触发一系列连锁反应，影响其他线虫类群的动态，并最终对养分循环产生复杂的影响^[63]。这充分体现了根际生命共同体内部各组间相互作用的复杂性和联动性。食微线虫通过捕食微生物，不仅调控了微生物的数量，防止其过度繁殖及对养分过度固持，更能够将微生物体内的有机态养分转化为植物可直接吸收利用的无机态形式，如将有机氮转化为铵态氮，有机磷转化为磷酸盐并释放至土壤中（图2），该过程提高了养分矿化速率，研究表明，线虫的存在能显著提高土壤中有效氮和有效磷的含量，确保了土壤有效养分的持续稳定供给^[65-66]。

2.2 土壤线虫群落与土壤-植物健康

土壤线虫群落不仅影响土壤养分有效性，而且因其高度的多样性、广泛的分布、庞大的数量以及对环境变化敏感响应特性，被公认为评估土壤健康和生态系统状态的有效生物指示器^[67-68]。通过分析线虫群落的各指数，可获得关于土壤食物网结构、功能稳定性以及受干扰程度信息。常用的线虫群落生态指数包括成熟度指数(MI)、植物寄生线虫指数(PPI)、富集指数(EI)、结构指数(SI)和通道指数(CI)等，通过长期监测线虫群落指数的动态变化，可对农业管理措施的长期效果及其对土壤健康演变趋势和生态系统功能的影响进行评估^[69]。线虫除能反映土壤健康外还能直接或间接促进植物健康，例如，捕食性线虫能调控植物寄生线虫的种群数量，从而减轻线虫引起的植物病害；食微线虫通过选择性的捕食行为，抑制特定微生物类群的生长，有助于维持一个更为活跃和多样化的微生态系统，间接地促进植物健康^[64]。线虫在捕食时，通常会优先选择数量丰富和易于获取的微生物。这种选择性捕食能够有效控制特定微生物的过度繁殖，为其他竞争力相对较弱但可能具有重要生态功能的微生物腾出生态位^[64]。因此，线虫的捕食作用不仅仅是简单的养分释放过程，更是一个主动塑造根际微生物群落结构的过程。这种捕食效应能够促进形成一个对植物更有利的微生物组，从而对土壤-植物健康产生一系列级联放大的积极影响（图2）。

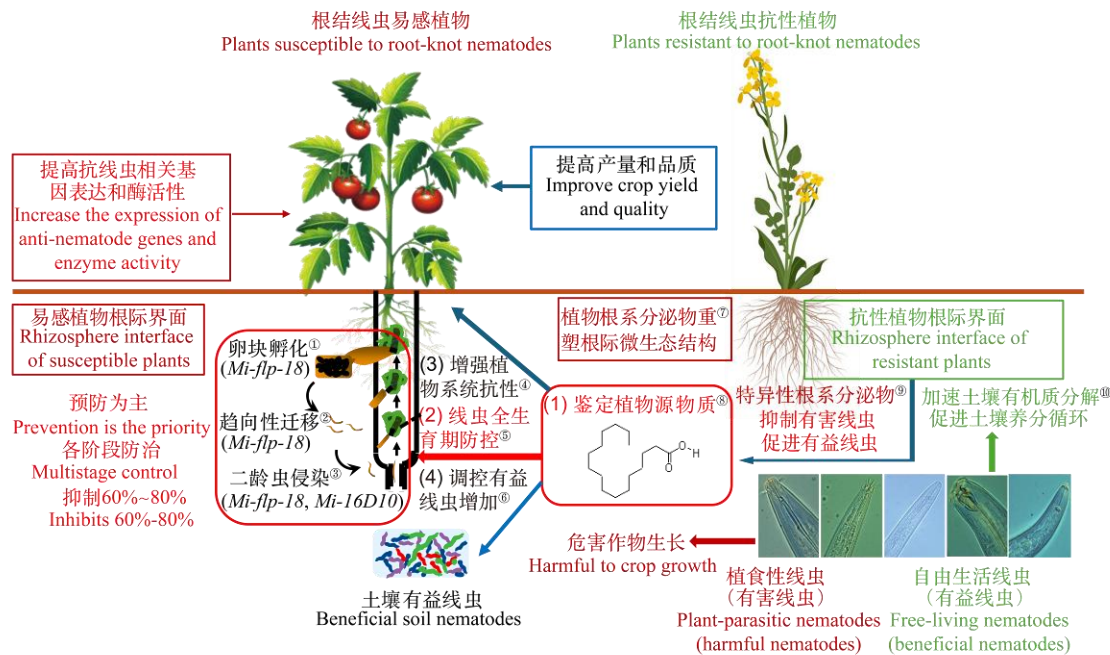
3 不同植物根系分泌物靶向调控植物寄生线虫的侵染

3.1 根系分泌物调控寄生线虫对植物的识别

植物寄生线虫（以根结线虫为例）从卵孵化为二龄幼虫后开始向根迁移，最后在根系维管束定殖，该过程严重破坏植物根系结构（图3）。在发育过程中，植物寄生线虫进化出了高度特异化的化学感应系统，使其能够精准识别并响应来自植物根系分泌物的化学信号^[70]。植物根系分泌物中的化学信号可分为远距离引诱剂和近距离引诱剂。远距离引诱剂通常是挥发性有机化合物（Volatile organic compounds, VOCs），它们在土壤孔隙中扩散较快，能够引导线虫从较远距离向寄主根系大致区域转移^[71]。而近距离引诱剂多为水溶性化合物，在根表形成较强的浓度梯度，帮助线虫精确定位至根系的特定部位，如根尖或其他侵染位点^[72]。根系分泌物中的多种化合物已被证明对植物寄生线虫有引诱作用^[73]。例如，CO₂作为根系呼吸产物，是一种广谱线虫引诱剂^[74]；番茄、辣椒中的水杨酸甲酯能引诱根结线虫^[74-76]；菠菜根系分泌的2-异丙基-3-甲氧基吡嗪和十三烷也能引诱南方根结线虫^[75, 77]。

3.2 抗性植物根系分泌物抑制根结线虫侵染

并非所有根系分泌物均能为植物寄生线虫所用。某些植物进化出了特殊的线虫防御手段，其根系分泌物中的特定化合物能作为化学信息素，直接抑制线虫向根系迁移、侵染和繁殖，甚至有的化合物能渗透至线虫体内，调控其基因表达，进而影响其生理状态和致病性（图3）。与引诱剂相反，部分根系分泌物表现出驱避效应。值得注意的是，某些化合物对线虫的趋化效应表现出显著的浓度依赖性，这揭示了植物调控策略的复杂性和精准性。以茼蒿根系分泌物中的月桂酸为例，低浓度（0.5~2.0 mmol·L⁻¹）的月桂酸对南方根结线虫表现为引诱剂，吸引并致死线虫；而高浓度（4.0 mmol·L⁻¹）的月桂酸则表现为驱避剂，阻止线虫靠近根系^[10-11]。这种浓度依赖性的调控机制表明，植物并非简单地释放有毒物质，而是能够通过精确调控根际特定化合物的浓度梯度，精细操纵线虫的行为。在根表附近维持高浓度的驱避性/致死性化合物，而在稍远区域形成低浓度的引诱性化合物，这可能是一种高效的“诱捕-杀灭”策略。植物根系分泌物调控线虫行为的机制与线虫化学感受器中神经递质的表达有关。研究表明，酰胺样肽（FMRFamide-like peptides, FLPs）是线虫神经系统中的重要神经递质，参与调控其多种生理行为，包括趋向性迁移和寄主识别^[1, 78]。多种线虫抗性植物的根系分泌物已被证实能够显著影响 *Mi-flp-18* 的表达，例如，茼蒿根系分泌的月桂酸和抗性番茄品种（Xianke-8）分泌的香草醛均能显著下调南方根结线虫体内 *Mi-flp-18* 基因的表达，从而抑制线虫的趋向性迁移和侵染，类似地，蓖麻根系分泌的棕榈酸和亚油酸也能下调南方根结线虫的 *Mi-flp-18* 和 *Mi-mpk-1* 表达，削弱其侵染力^[10-11, 13]。上述研究结果综合表明，抗性植物根系分泌物对线虫的抑制具有高度的特异性和智能识别特征，这些活性功能物质具有靶向明确的抑制植物致病线虫卵孵化、让幼虫瘫痪或死亡，使其失去对植物的侵染能力，其智能调控机制主要体现在两个层面：一是“分子诱捕与趋避”，利用浓度梯度的化学信号（如低浓度月桂酸引诱，高浓度驱避）干扰线虫对根系的识别，进而操纵线虫行为；二是“基因靶向干扰”，特定化合物（如香草醛）能靶向抑制线虫关键致病基因（如 *Mi-flp-18*）的转录表达。这种基于特定信号分子/基因靶点的互作兼具靶向性、信号响应与多功能性，协同构成了智能肥料防控线虫的生物学指标，使其区别于传统化学杀线剂的广谱致死作用。对于这种复杂和精准的生物化学调控机制的解析，为开发基于植物源功能物质防治根结线虫、替代高危害性的化学杀线剂、减少对环境 and 人体危害的新型产品研发提供了重要的理论和技术依据，也将为调控土壤-微生物-作物互惠互作、提升土壤和作物健康及推动农业绿色发展开辟新的技术途径。



①Egg hatching; ②Migration to the root; ③Second instar larvae infect; ④Enhance plant resistance; ⑤Nematode control throughout the entire life cycle; ⑥Increase beneficial nematodes; ⑦Plant root exudates reshape the rhizosphere microbial community structure; ⑧Identification of plant-derived functional substances; ⑨Specific root exudates inhibit harmful nematodes and promote beneficial nematodes; ⑩Accelerating the decomposition of soil organic matter promotes soil nutrient cycling.

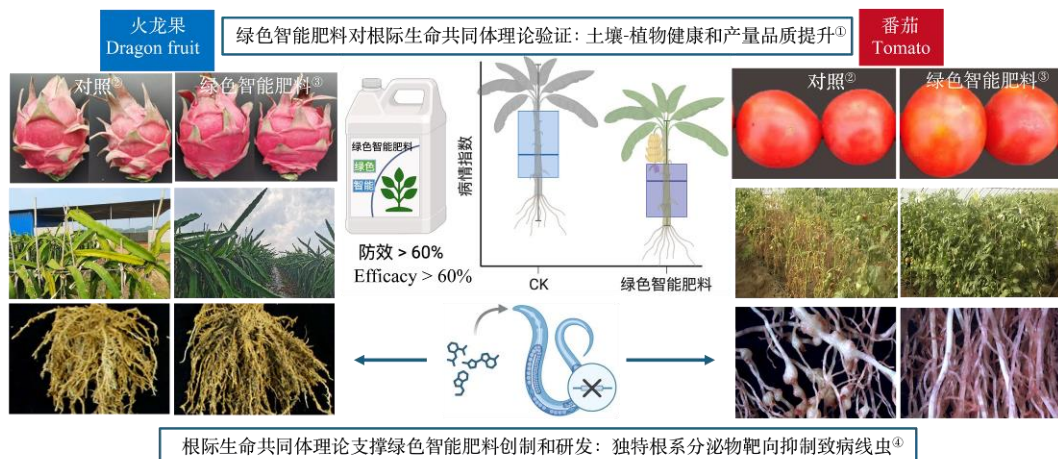
图3 抗性植物根系分泌物对植物寄生线虫的抑制机制

Fig. 3 Inhibitory mechanism of plant parasitic nematodes by root exudates of resistant plants

4 基于根际生命共同体理论实现绿色智能肥料研发与应用

根际生命共同体理论不仅为揭示土壤-植物系统互作的深层机制提供了全新的理论框架,更为解决农业生产实际问题,特别是土传病害的绿色防控,指明了技术创新的方向。将根际生命共同体的调控原理转化为实际生产力,核心在于研发能够靶向调控根际微生态、兼具营养供给和功能诱导的新型肥料产品,即“绿色智能肥料”。“绿色智能肥料”与传统肥料存在本质区别。传统肥料(如尿素)虽能通过改善植物营养间接影响根际过程,但其作用路径是被动且非特异的营养驱动。而基于根际生命共同体理论的“智能肥料”,其核心在于“信号驱动与靶向调控”。这类产品通过模拟或激发植物与土壤生物间的有益互作,实现“药肥合一”,以生态友好的方式保障作物健康、提升产量与品质。在此背景下,针对作物生产中根结线虫病害频发的问题,基于根系分泌物在植物-微生物-线虫互作中的关键作用,课题组将线虫抗性植物根系分泌物中具有线虫调控功能的关键成分与腐植酸肥料进行科学复配,成功研发出一款防控线虫病害的功能性液体肥料,成为根际生命共同体理论向绿色智能肥料转化的典型范例(图4)。该功能性水溶肥利用植物源活性物质模拟植物-微生物-线虫间的化学通讯语言,主动干预生物互作过程(如干扰线虫趋化性、定向招募有益菌),实现对土壤生物健康的精准调控。该功能性水溶肥对多种作物的线虫病害均表现出良好的防效(表2)。就“绿色”层面而言,该肥料的核心活性成分为植物源有机酸,这使得功能性液体肥相较于传统的化学合成线虫防控产品,具有显著的环境友好特性。其“安全无毒”的属性,不仅降低了农业生产对生态环境

的负面影响，减少了土壤和水体污染的风险，还有助于生产出化学农药残留更低的农产品，满足了消费者对食品安全日益增长的需求。这种以生物源物质替代高风险化学品的策略是推动农业绿色转型的重要途径。就“智能”层面而言，该产品设计充分体现了根际生态系统生物互作的功能再现：利用这些活性物质功能的特异性和靶向性，模拟植物天然的根系分泌物，实现对有害生物的靶向调控，并非简单地杀灭所有土壤线虫，这种具备“分子识别”与“生态调控”双重属性的肥料产品，体现了生物学意义上的“智能”。同时，它兼顾了作物营养供给、土壤健康改良以及对根际微生物群落的潜在有益调节，实现了病害防控、营养增效和生境优化的多重目标。这种“水肥药一体化”的设计，提高了资源利用效率，简化了田间管理，代表了肥料产品智能化发展的一个方向。这种基于生物学原理的“智能”，使得农业投入品能够更好地融入农业生态系统，并积极影响其功能。



①Green intelligent fertilizer verifies rhizobiont theory: soil-plant health and improvement of yield and quality; ②Control; ③Green intelligent fertilizer; ④The rhizobiont theory supports the creation and development of green intelligent fertilizer: unique root exudates target and inhibit pathogenic nematodes.

图4 绿色智能肥料防控多种作物线虫病害

Fig. 4 Green intelligent fertilizer for controlling nematode diseases of various crops

表2 绿色智能肥料对多种作物线虫病害的防效

Table 2 Effects of green intelligent fertilizer on nematode diseases in various crops

作物 Crops	根结抑制率 Gall inhibition rate/%	根寄生线虫抑制率 Root nematode inhibition rate/%
黄瓜 Cucumber	38.7 ~ 60.8	42.3 ~ 52.8
番茄 Tomato	52.5 ~ 62.5	55.4 ~ 71.5
香蕉 Banana	32.2 ~ 49.2	36.9 ~ 63.2
火龙果 Pitaya	68.2 ~ 77.3	52.3 ~ 65.2

5 展望

基于“根际生命共同体”理论的绿色智能肥料研发为解决植物寄生线虫等土传病害提供了生态友好的解决方案，展现了巨大的应用前景。然而，从理论突破、产品创制到大规模产业化应用，仍面临诸多挑战。

(1) 深化根系分泌物介导的根际互作的机制解析。目前的研究多集中于少数几种植物和特定化合物对线虫的直接作用。未来需利用代谢组学、宏基因组学等多组学联合技术，系统性地发掘更多植物在响应线虫侵染时分泌的关键活性物质，并绘制出这些物质在根际复杂的化学通讯网络中的作用图谱。不仅要关注其对植物寄生线虫的直接调控，更要深入研究其如何通过重塑整个根际微生物

群落（如招募有益细菌、拮抗真菌）来间接构建抑病土壤微生态。同时揭示这些活性物质调控线虫行为和生理功能（如靶向特定基因或神经通路）的分子机制，将为高效活性分子的筛选和人工合成提供理论依据。

（2）推动绿色智能肥料的精准化与多功能化创制与研发。在现有功能性液体肥料的基础上，未来产品研发应向更加精准和高效的方向发展。例如，探索不同活性化合物（如多种有机酸、酚类、生物碱）以及活性物质与有益微生物（如芽孢杆菌、木霉菌）的协同增效配方，开发出兼具防线虫、抗真菌、促生长、改善营养等多功能的绿色智能肥料，以应对田间复杂的生物与非生物胁迫。

（3）加强田间应用验证与技术集成。该类绿色智能肥料在设施农业和经济作物生产中展现出广阔的应用前景，其核心优势在于协同病害防控与土壤健康培育，减少化学农药投入，是实现高产高效与环境友好的重要路径之一。然而，其田间应用的局限性同样不容忽视。首先，活性物质在复杂的土壤环境中面临降解、吸附等风险，其生防效果易受土壤类型、理化性质、温湿度及土著微生物群落等多种因素影响，导致应用效果的稳定性与普适性有待提升。其次，产品的成本效益与配套施用技术是制约其大规模推广的关键。如何优化生产工艺以降低成本，并建立针对不同作物和土壤条件的精准施用规程（如最佳施用时期、剂量和方式），是实现产业化必须攻克的难关。因此，未来的研究需加强田间多点、多年的应用效果验证，并将其与水肥一体化、绿色防控等现代农业技术体系深度融合，为该类新型肥料实现从理论到应用的转化提供科学支撑。

总之，通过以根系分泌物为驱动，开发绿色智能肥料，实现防控植物寄生线虫而促进产量和品质提升，验证了以根际生命共同体理论为指导创新研发绿色智能肥料的科学性和可行性，这不仅为绿色农业可持续发展和促进粮食安全提供创新的思路 and 方向，同时也为土壤-微生物-植物互作的基础研究和成果应用提供理论和技术依据，具有广阔的应用潜力和前景。

参考文献 (References)

- [1] Cao Y Q, Huang Q L, Huang C H, et al. Advances in susceptibility genes and potential control strategy for plant nematodes[J]. *Plant Protection*, 2024, 50(6): 2-9, 41. [曹雨晴, 黄秋玲, 黄春晖, 等. 植物线虫病感病基因研究进展及在线虫防控中的应用潜力[J]. *植物保护*, 2024, 50(6): 2-9, 41.]
- [2] Pulavarty A, Egan A, Karpinska A, et al. Plant parasitic nematodes: A review on their behaviour, host interaction, management approaches and their occurrence in two sites in the republic of Ireland[J]. *Plants*, 2021, 10(11): 2352.
- [3] Mao M, Wang L, Xi Y G, et al. Survey on ecological characteristics of soil nematodes in organic agriculture in China[J]. *Soils*, 2016, 48(3): 492-502. [毛妙, 王磊, 席运官, 等. 有机种植业土壤线虫群落特征的调查研究[J]. *土壤*, 2016, 48(3): 492-502.]
- [4] Shen J B, Bai Y, Wei Z, et al. Rhizobiont: An interdisciplinary innovation and perspective for harmonizing resources, environment, and food security[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58(4): 805-813. [申建波, 白洋, 韦中, 等. 根际生命共同体: 协调资源、环境和粮食安全的学术思路与交叉创新[J]. *土壤学报*, 2021, 58(4): 805-813.]
- [5] Zhang F S, Huang C D, Shen J B, et al. Green intelligent fertilizer: New insight into making full use of mineral nutrient resources and industrial approach[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2023, 60(5): 1203-1212. [张福锁, 黄成东, 申建波, 等. 绿色智能肥料: 矿产资源养分全量利用的创新思路与产业化途径[J]. *土壤学报*, 2023, 60(5): 1203-1212.]
- [6] Zhang F S, Shen J B, Wei C Z, et al. Green intelligent fertilizer: From interdisciplinary innovation to industrialization realization[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(4): 873-887. [张福锁, 申建波, 危常州, 等. 绿色智能肥料: 从原理创新到产业化实现[J]. *土壤学报*, 2022, 59(4): 873-887.]
- [7] Chai Y N, Schachtman D P. Root exudates impact plant performance under abiotic stress[J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(1): 80-91.
- [8] 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.
- [9] Chen H, Tang H Y, Guo J H, et al. Root exudates' roles and analytical techniques progress[J]. *Soils*, 2023, 55(2): 225-233. [陈虹, 唐昊治, 郭家欢, 等. 根系分泌物主要作用及解析技术进展[J]. *土壤*, 2023, 55(2): 225-233.]
- [10] Dong L L, Li X L, Huang L, et al. Lauric acid in crown daisy root exudate potentially regulates root-knot nematode chemotaxis and

- disrupts Mi-flp-18 expression to block infection[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(1): 131-141.
- [11] Dong L L, Xu J, Chen S L, et al. *Mi-flp-18* and *mi-mpk-1* genes are potential targets for *Meloidogyne incognita* control[J]. The Journal of Parasitology, 2016, 102(2): 208-213.
- [12] Lu Q F. The occurrence regularity and the control mechanism of root-knot nematode in intensive banana orchard[D]. Beijing: China Agricultural University, 2020. [卢巧芳. 集约化香蕉园根结线虫病发生规律及其防治机制研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2020.]
- [13] Dong L L, Li X L, Huang C D, et al. Reduced *Meloidogyne incognita* infection of tomato in the presence of *Castor* and the involvement of fatty acids[J]. Scientia Horticulturae, 2018, 237: 169-175.
- [14] Jiao H W, Xu W H, Hu Y L, et al. Citric acid in rice root exudates enhanced the colonization and plant growth-promoting ability of *Bacillus altitudinis* LZP02[J]. Microbiology Spectrum, 2022, 10(6): e01002-e01022.
- [15] Han L Z, Zhang H, Bai X, et al. The peanut root exudate increases the transport and metabolism of nutrients and enhances the plant growth-promoting effects of *Burkholderia pyrrocinia* strain P10[J]. BMC Microbiology, 2023, 23(1): 85.
- [16] Zhang H, Qian Y Y, Fan D D, et al. Biofilm formed by *Hansschlegelia zhihuaiae* S113 on root surface mitigates the toxicity of bensulfuron-methyl residues to maize[J]. Environmental Pollution, 2022, 292: 118366.
- [17] Xiong H C, Kakei Y, Kobayashi T, et al. Molecular evidence for phytosiderophore-induced improvement of iron nutrition of peanut intercropped with maize in calcareous soil[J]. Plant, Cell & Environment, 2013, 36(10): 1888-1902.
- [18] Yuan J, Wu Y C, Zhao M L, et al. Effect of phenolic acids from banana root exudates on root colonization and pathogen suppressive properties of *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6[J]. Biological Control, 2018, 125: 131-137.
- [19] Liu Y P, Chen L, Wu G W, et al. Identification of root-secreted compounds involved in the communication between cucumber, the beneficial *Bacillus amyloliquefaciens*, and the soil-borne pathogen *Fusarium oxysporum*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2017, 30(1): 53-62.
- [20] Liu X L, Xie Z H, Wang Y X, et al. A dual role of amino acids from *Sesbania rostrata* seed exudates in the chemotaxis response of *Azorhizobium caulinodans* ORS571[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2019, 32(9): 1134-1147.
- [21] Xie S S, Jiang L, Wu Q, et al. Maize root exudates recruit *Bacillus amyloliquefaciens* OR2-30 to inhibit *Fusarium graminearum* infection[J]. Phytopathology, 2022, 112(9): 1886-1893.
- [22] Tian T, Sun B B, Shi H W, et al. Sucrose triggers a novel signaling cascade promoting *Bacillus subtilis* rhizosphere colonization[J]. The ISME Journal, 2021, 15(9): 2723-2737.
- [23] Beauregard P B, Chai Y R, Vlamakis H, et al. *Bacillus subtilis* biofilm induction by plant polysaccharides[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(17): E1621-E1630.
- [24] Lin C H, Lu C Y, Tseng A T, et al. The ptsG gene encoding the major glucose transporter of *Bacillus cereus* C1L participates in root colonization and beneficial metabolite production to induce plant systemic disease resistance[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2020, 33(2): 256-271.
- [25] He D X, Singh S K, Peng L, et al. Flavonoid-attracted *Aeromonas* sp. from the *Arabidopsis* root microbiome enhances plant dehydration resistance[J]. The ISME Journal, 2022, 16(11): 2622-2632.
- [26] Yan D W, Tajima H, Cline L C, et al. Genetic modification of flavone biosynthesis in rice enhances biofilm formation of soil diazotrophic bacteria and biological nitrogen fixation[J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(11): 2135-2148.
- [27] Yu P, He X M, Baer M, et al. Plant flavones enrich rhizosphere Oxalobacteraceae to improve maize performance under nitrogen deprivation[J]. Nature Plants, 2021, 7(4): 481-499.
- [28] Bi X Q, Zhang Z Q, Du X M, et al. Isoflavone phytoalexins in root exudates participate in mediating the resistance of common bean *Phaseolus vulgaris* to *Phytophthora sojae*[J]. Plant Pathology, 2023, 72(1): 120-129.
- [29] Stassen M J J, Hsu S H, Pieterse C M J, et al. Coumarin communication along the microbiome-root-shoot axis[J]. Trends in Plant Science, 2021, 26(2): 169-183.
- [30] Voges M J E E, Bai Y, Schulze-Lefert P, et al. Plant-derived coumarins shape the composition of an *Arabidopsis* synthetic root microbiome[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116(25): 12558-12565.
- [31] Stringlis I A, Yu K, Feussner K, et al. MYB72-dependent coumarin exudation shapes root microbiome assembly to promote plant

- health[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(22): E5213-E5222.
- [32] Lu Q F, Wang K G, Dou Z C, et al. Vanillin in resistant tomato plant root exudate suppresses *Meloidogyne incognita* parasitism[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2023, 71(27): 10269-10276.
- [33] Schulz-Bohm K, Gerards S, Hundscheid M, et al. Calling from distance: Attraction of soil bacteria by plant root volatiles[J]. The ISME Journal, 2018, 12(5): 1252-1262.
- [34] Wang X B, Schmidt R, Yergeau É, et al. Field H₂ infusion alters bacterial and archaeal communities but not fungal communities nor nitrogen cycle gene abundance[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2020, 151: 108018.
- [35] Hu Y F, You J, Li C J, et al. Ethylene response pathway modulates attractiveness of plant roots to soybean cyst nematode *Heterodera glycines*[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 41282.
- [36] Handrick V, Robert C A M, Ahern K R, et al. Biosynthesis of 8-O-methylated benzoxazinoid defense compounds in maize[J]. The Plant Cell, 2016, 28(7): 1682-1700.
- [37] Cadot S, Guan H, Bigalke M, et al. Specific and conserved patterns of microbiota-structuring by maize benzoxazinoids in the field[J]. Microbiome, 2021, 9(1): 103.
- [38] Kong C H, Zhang S Z, Li Y H, et al. Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals[J]. Nature Communications, 2018, 9: 3867.
- [39] Korenblum E, Massalha H, Aharoni A. Plant-microbe interactions in the rhizosphere *via* a circular metabolic economy[J]. The Plant Cell, 2022, 34(9): 3168-3182.
- [40] Koprivova A, Schuck S, Jacoby R P, et al. Root-specific camalexin biosynthesis controls the plant growth-promoting effects of multiple bacterial strains[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116(31): 15735-15744.
- [41] Hu Q L, Liu H H, He Y J, et al. Regulatory mechanisms of strigolactone perception in rice[J]. Cell, 2024, 187(26): 7551-7567.e17.
- [42] Shi J C, Zhao B Y, Zheng S, et al. A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis[J]. Cell, 2021, 184(22): 5527-5540.e18.
- [43] Ma S Q, Chen Q R, Zheng Y F, et al. A tale for two roles: Root-secreted methyl ferulate inhibits *P. nicotianae* and enriches the rhizosphere *Bacillus* against black shank disease in tobacco[J]. Microbiome, 2025, 13(1): 33.
- [44] Vilchez J I, Yang Y, He D X, et al. DNA demethylases are required for myo-inositol-mediated mutualism between plants and beneficial rhizobacteria[J]. Nature Plants, 2020, 6(8): 983-995.
- [45] Sánchez-Gil J J, Poppeliers S W M, Vacheron J, et al. The conserved *iol* gene cluster in *Pseudomonas* is involved in rhizosphere competence[J]. Current Biology, 2023, 33(15): 3097-3110.e6.
- [46] O'Banion B S, Jones P, Demetros A A, et al. Plant myo-inositol transport influences bacterial colonization phenotypes[J]. Current Biology, 2023, 33(15): 3111-3124.e5.
- [47] Shi J C, Wang X L, Wang E T. Mycorrhizal symbiosis in plant growth and stress adaptation: From genes to ecosystems[J]. Annual Review of Plant Biology, 2023, 74: 569-607.
- [48] Wang N Q, Wang T Q, Chen Y, et al. Microbiome convergence enables siderophore-secreting-rhizobacteria to improve iron nutrition and yield of peanut intercropped with maize[J]. Nature Communications, 2024, 15: 839.
- [49] Upadhyay S K, Srivastava A K, Rajput V D, et al. Root exudates: Mechanistic insight of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable crop production[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 916488.
- [50] Forghani F, Hajihassani A. Recent advances in the development of environmentally benign treatments to control root-knot nematodes[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1125.
- [51] Yang C X, Chen S J, Hong X Y, et al. Plant exudates-driven microbiome recruitment and assembly facilitates plant health management[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2025, 49: fuaf008.
- [52] Gu S H, Wei Z, Shao Z Y, et al. Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes[J]. Nature Microbiology, 2020, 5(8): 1002-1010.
- [53] Cai Z D, Yu T B, Tan W Y, et al. GmAMT2.1/2.2-dependent ammonium nitrogen and metabolites shape rhizosphere microbiome assembly to mitigate cadmium toxicity[J]. npj Biofilms and Microbiomes, 2024, 10: 60.

- [54] Pantigoso H A, Ossowicki A, Stringlis I A, et al. Hub metabolites at the root-microbiome interface: Unlocking plant drought resilience[J]. Trends in Plant Science, 2025, 30(9): 1046-1059.
- [55] Qin Y, Druzhinina I S, Pan X Y, et al. Microbially mediated plant salt tolerance and microbiome-based solutions for saline agriculture[J]. Biotechnology Advances, 2016, 34(7): 1245-1259.
- [56] Chen L, Liu Y P. The function of root exudates in the root colonization by beneficial soil rhizobacteria[J]. Biology, 2024, 13(2): 95.
- [57] Fan X Y, Ge A H, Qi S S, et al. Root exudates and microbial metabolites: Signals and nutrients in plant-microbe interactions[J]. Science China Life Sciences, 2025, 68(8): 2290-2302.
- [58] Li Y C, Chen Y, Fu Y S, et al. Signal communication during microbial modulation of root system architecture[J]. Journal of Experimental Botany, 2024, 75(2): 526-537.
- [59] Pellegrin C, Damm A, Sperling A L, et al. The SUBventral-gland regulator (SUGR-1) of nematode virulence[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2025, 122(11): e2415861122.
- [60] Brokate O, Papenbrock J, Turcios A E. Biofilm-forming microorganisms in the rhizosphere to improve plant growth: Coping with abiotic stress and environmental pollution[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 202: 105591.
- [61] Berlanga-Clavero M V, Molina-Santiago C, Caraballo-Rodríguez A M, et al. *Bacillus subtilis* biofilm matrix components target seed oil bodies to promote growth and anti-fungal resistance in melon[J]. Nature Microbiology, 2022, 7(7): 1001-1015.
- [62] van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale[J]. Nature, 2019, 572(7768): 194-198.
- [63] Wilschut R A, Geisen S. Nematodes as drivers of plant performance in natural systems[J]. Trends in Plant Science, 2021, 26(3): 237-247.
- [64] Li G, Liu T, Whalen J K, et al. Nematodes: An overlooked tiny engineer of plant health[J]. Trends in Plant Science, 2024, 29(1): 52-63.
- [65] Hu J W, Hassi U, Gebremikael M T, et al. Root traits explain multitrophic interactions of belowground microfauna on soil nitrogen mineralization and plant productivity[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2023, 184: 109093.
- [66] Jiang Y J, Luan L, Hu K J, et al. Trophic interactions as determinants of the arbuscular mycorrhizal fungal community with cascading plant-promoting consequences[J]. Microbiome, 2020, 8(1): 142.
- [67] Zhang C Z, Wright I J, Nielsen U N, et al. Linking nematodes and ecosystem function: A trait-based framework[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2024, 39(7): 644-653.
- [68] Lu Q F, Liu T T, Wang N Q, et al. A review of soil nematodes as biological indicators for the assessment of soil health[J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2020, 7(3): 275.
- [69] Du Preez G, Daneel M, De Goede R, et al. Nematode-based indices in soil ecology: Application, utility, and future directions[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2022, 169: 108640.
- [70] Siddique S, Coomer A, Baum T, et al. Recognition and response in plant-nematode interactions[J]. Annual Review of Phytopathology, 2022, 60: 143-162.
- [71] Arce C C, Theepan V, Schimmel B C, et al. Plant-associated CO₂ mediates long-distance host location and foraging behaviour of a root herbivore[J]. eLife, 2021, 10: e65575.
- [72] Oota M, Tsai A Y, Aoki D, et al. Identification of naturally occurring polyamines as root-knot nematode attractants[J]. Molecular Plant, 2020, 13(4): 658-665.
- [73] Sikder M M, Vestergård M. Impacts of root metabolites on soil nematodes[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 10: 1792.
- [74] Kihika R, Murungi L K, Coyne D, et al. Parasitic nematode *Meloidogyne incognita* interactions with different *Capsicum* annum cultivars reveal the chemical constituents modulating root herbivory[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 2903.
- [75] Murungi L K, Kirwa H, Coyne D, et al. Identification of key root volatiles signaling preference of tomato over spinach by the root knot nematode *Meloidogyne incognita*[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(28): 7328-7336.
- [76] Kuang M S, Liu T T, Wu H B, et al. Constituents leached by tomato seeds regulate the behavior of root-knot nematodes and their antifungal effects against seed-borne fungi[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2020, 68(34): 9061-9069.
- [77] Wang J X, Ding Z J, Bian J, et al. Chemotaxis response of *Meloidogyne incognita* to volatiles and organic acids from root exudates[J].

Rhizosphere, 2021, 17: 100320.

- [78] Wang Y Z, Peng D L, Liu C, et al. Overview of the molecular function of *Meloidogyne incognita* effectors[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2020, 32(4): 403-412. [王远征, 彭德良, 刘晨, 等. 南方根结线虫效应因子功能的研究进展[J]. 生命科学, 2020, 32(4): 403-412.]

（责任编辑：陈荣府）