

植物-土壤反馈理论及其在连作障碍管理中的应用

周新刚¹, 马海鲲², 郭辉³, 韦中^{3*}, 徐阳春³, 吴凤芝¹, 沈其荣³

1. 东北农业大学园艺园林学院, 哈尔滨 150030

2. 南开大学生命科学学院, 天津 300071

3. 南京农业大学资源与环境科学学院, 国家有机类肥料工程技术研究中心, 江苏省固体有机废弃物资源化高技术研究重点实验室, 江苏省有机固体废弃物资源化协同创新中心, 南京 210095

摘要 作为植物-土壤负反馈的典型现象, 作物连作障碍严重制约了农业的可持续发展。概述了植物-土壤反馈理论的发展过程和作用原理, 以连作障碍为例总结了该理论在农业生产中应用和发展现状, 建议参照自然生态系统中的植物-土壤反馈作用理论, 进一步解析农田植物多样性提高作物健康和产量的机制。通过构建多样性种植模式、发展强化根际微生物组功能等手段来促进农田中的正反馈作用, 缓解或消除作物连作障碍因子, 增强土壤-植物系统健康, 促进农业可持续发展。

关键词 植物-土壤反馈; 土壤生物; 多样性种植; 作物健康; 土传病害

作物生长和健康与植物-土壤系统密切相关, 农业系统的生产力在很大程度上依赖于土壤微生物的作用^[1-3]。植物与土壤微生物之间的作用与反馈是陆地生态系统地上和地下结合的重要纽带。植物可以通过向土壤中投入各种化合物、影响土壤水文过程及土表温度、为土壤生物提供生境及资源等方式而改变土壤生物和非生物学性状。某一植

物对土壤性状的改变可以对植物自身, 以及后来生长在相同土壤上的同种或异种植物产生影响, 这一过程被称为植物-土壤反馈(plant-soil feedback)^[1,4]。

连作障碍(soil sickness)是指在同一土壤中连续栽培同一作物或近缘作物时, 用正常的栽培管理措施也会发生长势变弱、产量和品质下降的现象^[5]。连作障碍是一种典型的植物-土壤负反馈作用^[4,6],

收稿日期: 2021-07-05; 修回日期: 2021-12-03

作者简介: 周新刚, 研究员, 研究方向为设施蔬菜生理生态, 电子信箱: xgzhou@neau.edu.cn; 韦中(通信作者), 教授, 研究方向为微生态与根际健康, 电子信箱: weizhong@njau.edu.cn

引用格式: 周新刚, 马海鲲, 郭辉, 等. 植物-土壤反馈理论及其在连作障碍管理中的应用[J]. 科技导报, 2022, 40(3): 32-40; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2022.03.003

主要是长期单一连作、高复种指数及不合理的集约化管理方式导致的。养分利用率降低、根系生长受限、作物病虫害爆发等是连作障碍的典型特征^[5,7-8]。由于对连作障碍发生的本质不够了解,施用化肥和农药等农用化学品是解决障碍问题的常见方式。尽管短期内有一定效果,但持续施用农用化学品往往加剧连作障碍问题,不仅威胁粮食安全,还危害生态环境安全和人类健康^[5,8-9]。进一步深入认识植物-土壤反馈的作用原理以及与连作障碍发生的关系,对有效消减连作障碍、促进农业可持续发展具有十分重要的意义。

1 植物-土壤反馈理论

1.1 植物-土壤反馈理论提出及发展

在 2000 多年前的传统农业发展初期,人们就发现了作物的连作障碍问题,同时也发展出了一些作物轮作及间套作体系以减缓该障碍。例如,希腊植物学家 Theophrastus(约公元前 371—公元前 287 年)观察到鹰嘴豆能消耗地力^[7]。中国北魏时期贾思勰所著的《齐民要术》(大约成书于公元 533—544 年)中描述了轮套作在提高作物产量中的重要性^[6]。在 20 世纪初,研究者发现植物根系分泌物和凋落物可以释放对植物有毒害作用的物质^[10]。20 世纪中期,人们发现通过土壤灭菌可以避免连作障碍,从而了解到土壤生物(尤其是土壤有害微生物)是造成作物减产的重要因子^[7]。20 世纪 90 年代,植物生态学家开始认识到植物-土壤反馈在自然生态系统中具有重要功能,明确了植物-土壤反馈的概念^[9]。此后,植物-土壤反馈逐渐成为了生态学研究领域的热点之一,相关理论也得到了快速发展^[1,4,11-12]。

关于土壤生物在植物-土壤反馈中作用的研究始于 20 世纪 90 年代。Bever 等^[13]在理论上将土壤生物群落纳入了植物-土壤反馈的研究框架中,认为植物-土壤反馈过程包括 2 步:首先,植物个体或植物群体通过地上凋落物或根系分泌物等方式改变了土壤生物群落组成;其次,这种改变影响了该植物个体或群体的生长率。植物与土壤生物群

落之间的互动也称为狭义上的植物-土壤反馈作用。如果植物引起的土壤环境的改变能促进同种植物的生长,这种现象称为正反馈;如果对同种植物的生存不利,则称为负反馈。van der Putten 等^[4]将植物-土壤反馈作用分为直接反馈(direct feedback effects)和间接反馈(indirect feedback effects) 2 种。直接反馈作用是指某一植物物种的个体对其自身或同一物种的其他个体的作用,也称为种内或者同种反馈;而不同物种之间的反馈为间接反馈,也称为种间或者异种反馈。

1.2 植物-土壤反馈的作用原理

植物-土壤反馈主要受土壤养分、土壤生物(病原物和有益微生物)和次生化合物等因子驱动(图 1)。以下分别论述各因子对正负反馈的影响机制。

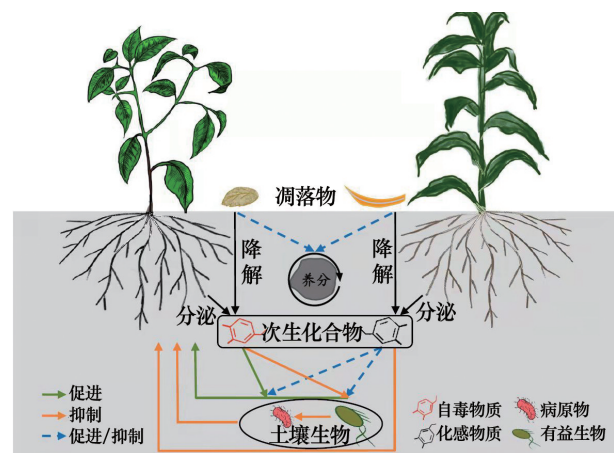


图 1 植物-土壤反馈作用的主要驱动因子

1) 土壤养分。植物可以通过吸收土壤养分、改变凋落物质量和养分循环等方式而改变土壤养分状况。土壤养分的消耗可直接抑制植物生长而产生负反馈作用,同时也会通过降低植物凋落物质量、减少投入土壤中的养分而加剧负反馈^[14]。然而,凋落物质量对植物-土壤反馈的影响是复杂的。低生长速率物种具有较低的营养需求,能产生低质量凋落物、使土壤养分水平降至高生长速率物种的需求以下,最终形成种内正反馈。相反,高生长速率物种产生易降解凋落物,从而增加土壤养分、增强其对低生长速率物种的竞争优势,最终形

成种内正反馈^[15-17]。

2) 土壤生物。土传植物病原物是负反馈的重要驱动因子。受天敌侵害后,能够将资源优先分配到防御功能而非生长的植物物种更不易受病原物形成的负反馈的影响^[18]。土壤有益生物通常能缓解土壤养分消耗和病原物导致的负反馈,从而形成正反馈。例如,根瘤菌和链霉菌属能驱动种内正反馈^[19-20]。不同类型菌根真菌驱动的植物-土壤反馈作用不同,反馈的方向和强度取决于植物和菌根真菌的特异性匹配。某些外生菌根真菌比丛枝菌根真菌具有更强的获取有机结合态养分的能力,外生菌根型植物通过产生难降解凋落物而抑制非外生菌根型植物对氮素的吸收,从而产生种内正反馈;另外,外生菌根真菌比丛枝菌根真菌对植物病原物具有更强的抑制作用,因此能驱动外生菌根型植物产生种内正反馈^[21]。对某些特定的植物与真菌组合,丛枝菌根真菌也能驱动种内正反馈^[22]。

3) 次生化合物。许多植物次生化合物具有抑制植物和微生物的功能。某一植物物种产生的次生化合物对异种植物的抑制作用(化感作用)能引起种内正反馈,而对同种植物的抑制作用(自毒作用)能引起种内负反馈^[23-24]。次生化合物还可以通过影响土壤生物而产生反馈作用。例如,次生化合物能抑制异种植物的有益共生菌或促进其病原菌而产生种内正反馈作用^[12,25]。自毒物质可以通过抑制土壤有益微生物、促进土壤病原菌从而加剧种内负反馈作用^[26-27]。

4) 综合作用。植物-土壤反馈通常由多个因子共同驱动,各因子间也存在互作关系^[17,28]。例如,凋落物在植物-土壤反馈中的作用依赖于植物病原菌和菌根真菌,当存在植物病原菌时,凋落物仅起较小的作用;但是当菌根真菌大量存在时,凋落物降解性对植物-土壤反馈强度的促进作用增强^[29]。土壤生物介导的反馈作用的方向和强度会依赖于土壤养分水平^[17]。亲缘关系近的植物间具有更相似的资源需求、土壤共生生物、病原菌以及根际微生物群落^[30-31]。为此,在探究连作障碍系统中植物-土壤反馈作用机制时应全面地进行评估。

2 单一连作的反馈效应和形成机制

2.1 单一连作的负反馈作用

与自然生态系统相比,农业生态系统中的种内负反馈作用往往更强。连作障碍是典型的植物-土壤负反馈作用,在农业生产中非常普遍^[7]。在长期的驯化过程中人们往往只关注农作物产量性状,但忽略了农作物与环境有益生物的联系^[32-35]。因而,农作物品种与其野生种相比,更易积累病原菌,产生种内负反馈。研究发现生长速率快的植物抗病能力较弱,容易产生种内负反馈^[17]。连作障碍负反馈形成原因是多样性的,并具有较高的物种特异性。其他作物对某一作物形成的连作土壤的敏感度随与该作物系统发育距离的增加而降低。所以,一般认为自毒作用和物种特异性土传病虫害是连作障碍形成主要的因子^[5,24,36-37]。另外,植物长期连作会导致作物根际微生物区系恶化,尤其是有益微生物减少,这种负反馈的形成可能与自毒物质的积累有关^[26-27]。值得注意的是,尽管现代农业中有大量肥料的投入,但由于难以做到平衡施肥,某些土壤营养元素的消耗及离子拮抗所造成的微量元素不足也可能是连作障碍形成的主要因子。

2.2 单一连作的正反馈作用

某些情况下单一连作也能形成正反馈作用。例如,长期连作一些作物后,土壤能达到稳态,获得免疫特定土传病害的能力,即形成抑病型土壤(disease-suppressive soil)^[3,38]。在抑病型土壤中即使存在相当数量的病原菌,作物因受到土壤微生物的保护,依然不发病或者发病不严重^[38]。目前已报道了小麦全蚀病、甜菜立枯病、草莓枯萎病等作物土传病害的抑病型土壤,但抑病型土壤不是农业生产中的普遍现象^[39-40]。连作抑病型土壤的形成一般要经历一个长期的高发病阶段,可能需要经过植物-病原菌-土壤-微生物长期互作才能形成^[41]。此外,现代农业系统中高强度的人类干扰可能破坏了土壤-植物系统这种应对土传病害的长期策略,从而难以形成抑病型土壤。目前尚不清楚具体在何种气候、土壤条件等外部环境下有利于抑病型土壤的形成,

回答这一问题对抑病型土壤的形成有重要意义。

3 植物-土壤反馈原理在解决连作障碍中的实践

3.1 土壤养分调控

在传统农业时期,人们就已经主动通过施肥补充作物从土壤中吸收、带走的养分,从而减轻土壤养分消耗而产生的负反馈作用^[6-7]。不同作物对不同营养元素的需求往往不同,因此长期连作会造成土壤中各种营养元素的不均衡,特别是微量元素的缺乏。例如,在水稻中发现,增施氮肥对缓解水稻连作障碍效果较好,而增施磷、钾肥效果不明显;同时,施用硫酸铵比尿素、氯化铵、硝酸铵和硝酸钾的效果更好^[42-43]。另外,许多研究表明施用有机肥更能有效地防治作物连作障碍^[44-45]。但目前集约化农业生产中盲目大量施肥的现象十分普遍,所以科学合理施肥、提高施肥技术能有效地促进作物生长,缓解作物连作障碍^[37,46]。

3.2 自毒物质消除

植物自毒物质累积引起的植物-土壤反馈负作用在农业系统中比自然系统中报道更多^[11]。许多一年生和多年生作物,如黄瓜、番茄、草莓、苹果、柠檬、人参和玫瑰等具有典型的自毒物质累积引起的负反馈作用^[24]。消除土壤中自毒物质的措施有以下3种:(1) 施加自毒物质降解菌。土壤及作物根际中存在许多能降解植物自毒物质的微生物,通过外源施加这些微生物(如木霉菌、丛枝菌根真菌和克雷伯氏菌)可以降低土壤中已有的自毒物质含量^[47-49]。(2) 施用生物炭。生物炭可以直接吸附的自毒物质,从而减轻自毒物质的危害,该措施在生产中已取得了较好成效^[36,50-51]。(3) 嫁接。除可以提高作物抗逆性外,嫁接也可以改变作物根系分泌物和根茬的化学成分,从而减少自毒物质的积累^[52]。

3.3 微生物调控

通过化学(如杀虫杀菌剂)和物理(如高温闷棚、蒸汽消毒)灭菌手段直接消除、抑制土壤中的植物病原物可以有效缓解病原物形成的负反馈作用^[9]。另外,外源施加有益菌来调控土壤微生物、促

进作物生长也是解决连作障碍的重要手段。目前,生物有机肥在农业生产中已有广泛应用。但是,由于与本地土壤微生物的竞争施加的单种有益菌有时很难在土壤中存活、繁殖、发挥作用^[38]。近年来,人们提出了土壤生物移植的方法,即将整个有益土壤微生物群落移植到退化土壤中^[53-54]。移植的土壤生物资源可来源于:(1) 自然生态系统中的野生植物。如黑麦草、黄花茅的根系菌落含有大量的抑病细菌和丛枝菌根真菌^[55]。(2) 农作物的野生同源种。相比于经农业生产驯化的农作物,其野生同源种的根际菌落含有更多的有益菌^[2]。目前,现有实验已经成功地利用土壤移植技术对退耕农业土壤进行了生态恢复^[54]、防控了植物的地上和地下害虫^[56-59]。因此,通过该技术将自然生态系统中的土壤生物资源用于农业生产在防控作物连作障碍中具有非常好的前景。

3.4 多样性种植

植物-土壤反馈作用是植物多样性提高系统生产力的重要机理之一^[60-61]。大量研究证明,通过间套作、伴生、轮作、填闲等栽培措施增加农田中植物的种内或种间多样性可以有效促进作物生长、缓解连作障碍^[2,62]。例如,豆科植物与禾本科植物间作或轮作(如蚕豆/玉米间作)^[63-64],葱蒜类植物与其他蔬菜作物间作、伴生或轮作(如分蘖洋葱伴生番茄、黄瓜-大蒜轮作)^[65-66],水旱轮作^[67],十字花科、禾本科和豆科植物填闲(如芥菜、小麦、毛苕子填闲)^[68-69]等许多多样性种植模式在克服连作障碍、保障农业可持续发展中发挥了重要作用。

多样性种植是一种综合调控措施,可以通过多种途径缓解连作障碍:(1) 改善土壤养分状况、促进作物营养吸收。例如,豆科植物与禾本科植物间作体系中,豆科植物能够通过根际酸化作用、分泌酸性磷酸酶等方式活化土壤中的难溶性无机磷和有机磷,从而促进禾本科植物对磷的吸收^[62-63]。(2) 非寄主植物能通过释放次生化合物抑制植物土传病虫害。例如,十字花科作物释放的异硫氰酸酯可以直接抑制其他植物的土传病原菌^[70]。(3) 增强土壤微生物组功能。植物多样性可以通过增加土壤生物可利用碳源的量和多样性而增强土壤生物活

性、增加土壤生物多样性^[2],进而促进作物健康生长。例如,填闲芝麻菜及芥菜种植黄瓜、小麦伴生西瓜体系中的土壤微生物可以通过诱导黄瓜和西瓜产生系统抗性而抑制枯萎病发生^[68,71];与单作相比,花生轮作(花生-玉米-花生-马铃薯)、黄瓜轮作(番茄-芹菜-黄瓜-大白菜)、蚕豆与玉米间作体系中的土壤生物更能促进作物生长^[64,72-74]。(4) 减少自毒物质的积累与释放。由于降低了某一作物的种植密度(间套作)或频率(轮作),多样性种植体系土壤中的自毒物质含量往往低于作物连作体系,如黄瓜轮作体系(番茄-芹菜-黄瓜-大白菜)^[73]。另外,植物种间互作会改变作物根系分泌物组分、减少自毒物质分泌。例如,醉香含笑间作能降低杉木根系分泌的自毒物质环二肽类化合物的含量^[75]。

4 结论

植物-土壤反馈作用是农田生态系统功能与服务的重要驱动力,植物与土壤之间有各种各样广泛的反馈作用机制,这种反馈作用会对农作物生长和健康产生重要影响。近年来人们从自然生态系统中获得的植物-土壤反馈作用理论成果及建立的研究方法,为进一步阐述农作物与土壤互作原理、发展可持续生态农业提供了基础。因此,强化农田生态系统中正反馈作用、减弱负反馈作用对于缓解作物连作障碍具有重要意义,今后相关的研究可以从以下几方面考虑。

1) 发展多样性种植模式。结合植物-土壤反馈理论筛选出能有效缓解连作障碍的多样性种植模式。比如,植物功能群及植物性状在一定程度上可以预测植物-土壤反馈的方向和强度^[15-16,18,28,56]。针对特定的土壤及气候环境,根据种间植物-土壤反馈预测能够形成种间正反馈的植物功能群组合,并据此在农业生产中设计有效的多样性种植模式。另外,基于植物-土壤反馈理论优化已有的多样性种植模式中的农业管理措施(如耕作、施肥、灌溉等),以增强正反馈作用。

2) 发挥野生植物功能。大量研究表明种植不以收获为目的的伴生植物可以缓解连作障碍^[65,71,76]。

因此,在设计多样性种植体系时,非主栽作物(如填闲和伴生作物)可以不局限于栽培作物,考虑将功能性状丰富的野生植物资源纳入到农业种植体系中。此外,杂草是农田生态系统的重要构成,其在促进养分循环等方面起到重要功能^[77]。在不影响作物产量的前提下,合理控制田间杂草密度是否会对主栽作物产生种间正反馈,是一个值得关注的问题。

3) 促进作物残茬降解。作物残茬是自毒物质的重要来源,也是土传病原菌的主要附着物。凋落物混合可以改变凋落物的降解速率,凋落物多样性增加往往能够加速凋落物降解^[78]。因此,可以通过多样性种植、外源施加有机物及优化农田非种植期土壤环境(如土壤湿度和养分含量)等途径,调节作物残茬降解,以降低负反馈作用。

4) 增强根际微生物组功能。植物表型性状(如根系分泌物组成)是影响根际微生物组装配的重要因子^[1,79]。因此,可以通过植物育种手段强化作物与其根际微生物组间的正反馈作用^[33-34]。例如增强作物根系对特异有益微生物的招募能力,从而促进植物营养吸收、提高植物对病原菌的防御能力。

参考文献(References)

- [1] Bever J D, Platt T G, Morton E R. Microbial population and community dynamics on plant roots and their feedbacks on plant communities[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2012, 66: 265-283.
- [2] Kleijn D, Bommarco R, Fijen T P M, et al. Ecological intensification: Bridging the gap between science and practice[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, 34(2): 154-166.
- [3] 韦中, 沈宗专, 杨天杰, 等. 从抑病土壤到根际免疫: 概念提出与发展思考[J]. *土壤学报*, 2021, 58(4): 814-824.
- [4] van der Putten W H, Bardgett R D, Bever J D, et al. Plant-soil feedbacks: The past, the present and future challenges[J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101(2): 265-276.
- [5] 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.
- [6] Huang L, Song L, Xia X, et al. Plant-soil feedbacks and soil sickness: From mechanisms to application in agriculture[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2013, 39(2): 232-

- 242.
- [7] Cesarano G, Zotti M, Antignani V, et al. Soil sickness and negative plant–soil feedback: A reappraisal of hypotheses[J]. *Journal of Plant Pathology*, 2017, 99(3): 545–570.
- [8] 张俊伶, 张江周, 申建波, 等. 土壤健康与农业绿色发展: 机遇与对策[J]. *土壤学报*, 2020, 57(4): 783–796.
- [9] 蔡祖聪, 黄新琦. 土壤学不应忽视对作物土传病原微生物的研究[J]. *土壤学报*, 2016, 53(2): 305–310.
- [10] Patrick Z A. Phytotoxic substances associated with the decomposition in soil of plant residues[J]. *Soil Science*, 1971, 111(1): 13–18.
- [11] Bennett J A, Klironomos J. Mechanisms of plant–soil feedback: Interactions among biotic and abiotic drivers [J]. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 91–96.
- [12] Inderjit, van der Putten W H. Impacts of soil microbial communities on exotic plant invasions[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(9): 512–519.
- [13] Bever J D, Westover K M, Antonovics J. Incorporating the soil community into plant population dynamics: The utility of the feedback approach[J]. *Journal of Ecology*, 1997, 85(5): 561–573.
- [14] Fujii K, Shibata M, Kitajima K, et al. Plant–soil interactions maintain biodiversity and functions of tropical forest ecosystems[J]. *Ecological Research*, 2018, 33(1): 149–160.
- [15] Baxendale C, Orwin K H, Poly F, et al. Are plant–soil feedback responses explained by plant traits? [J]. *New Phytologist*, 2014, 204(2): 408–423.
- [16] Hobbie S E. Plant species effects on nutrient cycling: Revisiting litter feedbacks[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(6): 357–363.
- [17] Castle S C, Lekberg Y, Affleck D, et al. Soil abiotic and biotic controls on plant performance during primary succession in a glacial landscape[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(6): 1555–1565.
- [18] Cortois R, Schroeder–Georgi T, Weigelt A, et al. Plant–soil feedbacks: Role of plant functional group and plant traits[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(6): 1608–1617.
- [19] Revillini D, Gehring C A, Johnson N C. The role of locally adapted mycorrhizas and rhizobacteria in plant–soil feedback systems[J]. *Functional Ecology*, 2016, 30(7): 1086–1098.
- [20] 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, 115(6): 1157–1165.
- [21] Bennett J A, Maherali H, Reinhart K O, et al. Plant–soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics[J]. *Science*, 2017, 355(6321): 181–184.
- [22] Teste F P, Kardol P, Turner B L, et al. Plant–soil feedback and the maintenance of diversity in Mediterranean–climate shrublands[J]. *Science*, 2017, 355(6321): 173–176.
- [23] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2(8): 436–443.
- [24] Singh H P, Batish D R, Kohli R K. Autotoxicity: Concept, organisms and ecological significance[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 1999, 18: 757–772.
- [25] Stinson K A, Campbell S A, Powell J R, et al. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms[J]. *PLoS Biology*, 2006, 4(5): 727–731.
- [26] Zhou X, Zhang J, Pan D, et al. *p*-Coumaric can alter the composition of cucumber rhizosphere microbial communities and induce negative plant–microbial interactions [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(3): 363–372.
- [27] Jin X, Wu F, Zhou X. Different toxic effects of ferulic and *p*-hydroxybenzoic acids on cucumber seedling growth were related to their different influences on rhizosphere microbial composition[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2020, 56(1): 125–136.
- [28] Bezemer T M, Lawson C S, Hedlund K, et al. Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant–soil feedback responses in two grasslands[J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(5): 893–904.
- [29] 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.
- [30] Gilbert G S, Webb C O. Phylogenetic signal in plant pathogen–host range[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(12): 4979–4983.
- [31] Tedersoo L, Mett M, Ishida T A, et al. Phylogenetic relationships among host plants explain differences in fungal species richness and community composition in ectomycorrhizal symbiosis[J]. *New Phytologist*, 2013, 199(3): 822–831.

- [32] Sawers R J H, Ramirez-Flores M R, Olalde-Portugal V, et al. The impact of domestication and crop improvement on arbuscular mycorrhizal symbiosis in cereals: Insights from genetics and genomics[J]. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1135–1140.
- [33] Mariotte P, Mehrabi Z, Bezemer T M, et al. Plant-soil feedback: Bridging natural and agricultural sciences[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2018, 33(2): 129–142.
- [34] Wei Z, Jousset A. Plant breeding goes microbial[J]. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(7): 555–558.
- [35] Mazzoleni S, Bonanomi G, Incerti G, et al. Inhibitory and toxic effects of extracellular self-DNA in litter: A mechanism for negative plant-soil feedbacks[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(3): 1195–1210.
- [36] Yu J Q, Matsui Y. Phytotoxic substances in the root exudates of *Cucumis sativus* L.[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20: 21–31.
- [37] Bennett A J, Bending G D, Chandler D, et al. Meeting the demand for crop production: The challenge of yield decline in crops grown in short rotations[J]. *Biological Reviews*, 2012, 87(1): 52–71.
- [38] Raaijmakers J M, Mazzola M. Soil immune responses: Soil microbiomes may be harnessed for plant health[J]. *Science*, 2016, 352(6292): 1392–1393.
- [39] Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria [J]. *Science*, 2011, 332(6033): 1097–1100.
- [40] Cha J Y, Han S, Hong H J, et al. Microbial and biochemical basis of a *Fusarium* wilt-suppressive soil[J]. *ISME Journal*, 2016, 10(1): 119–129.
- [41] Berendsen R L, Vismans G, Yu K, et al. Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium[J]. *ISME Journal*, 2018, 12(6): 1496–1507.
- [42] Nie L, Peng S, Bouman B A, et al. Alleviating soil sickness caused by aerobic monocropping: Responses of aerobic rice to various nitrogen sources[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2009, 55: 150–159.
- [43] Nie L X, Peng S B, Bouman B A M, et al. Alleviating soil sickness caused by aerobic monocropping: Responses of aerobic rice to nutrient supply[J]. *Field Crops Research*, 2008, 107(2): 129–136.
- [44] Bonanomi G, De Filippis F, Zotti M, et al. Repeated applications of organic amendments promote beneficial microbiota, improve soil fertility and increase crop yield[J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 156: 103714.
- [45] Braun P G, Fuller K D, McRae K, et al. Response of ‘honeycrisp’ apple trees to combinations of pre-plant fumigation, deep ripping, and hog manure compost incorporation in a soil with replant disease[J]. *Hortscience*, 2010, 45(11): 1702–1707.
- [46] 朱兆良, 金继运. 保障我国粮食安全的肥料问题[J]. *植物营养与肥料学报*, 2013, 19(2): 259–273.
- [47] Chen L, Yang X, Raza W, et al. *Trichoderma harzianum* SQR-T037 rapidly degrades allelochemicals in rhizospheres of continuously cropped cucumbers[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 89(5): 1653–1663.
- [48] Dzafic E, Pongrac P, Likar M, et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* alleviates autotoxic effects in maize (*Zea mays* L.)[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2013, 58: 59–65.
- [49] Wu F, Ding Y, Nie Y, et al. Plant metabolomics integrated with transcriptomics and rhizospheric bacterial community indicates the mitigation effects of *Klebsiella oxytoca* P620 on *p*-hydroxybenzoic acid stress in cucumber [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 415: 125756.
- [50] Atucha A, Litus G. Effect of biochar amendments peach replant disease[J]. *Hortscience*, 2015, 50(6): 863–868.
- [51] Elmer W H, Pignatello J J. Effect of biochar amendments on mycorrhizal associations and fusarium crown and root rot of asparagus in replant soils[J]. *Plant Disease*, 2011, 95(8): 960–966.
- [52] Ling N, Zhang W W, Wang D S, et al. Root exudates from grafted-root watermelon showed a certain contribution in inhibiting *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e63383.
- [53] Jiang G, Zhang Y, Gan G, et al. Exploring rhizo-microbiome transplants as a tool for protective plant-microbiome manipulation[J]. *ISME Communications*, 2022, 2: 10.
- [54] Wubs E R J, van der Putten W H, Bosch M, et al. Soil inoculation steers restoration of terrestrial ecosystems[J]. *Nature Plants*, 2016, 2(8): 16107.
- [55] Latz E, Eisenhauer N, Scheu S, et al. Plant identity drives the expression of biocontrol factors in a rhizosphere bacterium across a plant diversity gradient[J]. *Functional Ecology*, 2015, 29(9): 1225–1234.
- [56] Ma H K, Pineda A, van der Wurff A W G, et al. Plant-soil feedback effects on growth, defense and susceptibility to a soil-borne disease in a cut flower crop: Species and functional group effects[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 2127.

- [57] Pineda A, Kaplan I, Hannula S E, et al. Conditioning the soil microbiome through plant–soil feedbacks suppresses an aboveground insect pest[J]. *New Phytologist*, 2020, 226(2): 595–608.
- [58] Choi K, Choi J, Lee P A, et al. Alteration of bacterial wilt resistance in tomato plant by microbiota transplant [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1186.
- [59] Kwak M J, Kong H G, Choi K, et al. Rhizosphere microbiome structure alters to enable wilt resistance in tomato [J]. *Nature Biotechnology*, 2018, 36(11): 1100–1109.
- [60] Hendriks M, Mommer L, de Caluwe H, et al. Independent variations of plant and soil mixtures reveal soil feedback effects on plant community overyielding[J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101(2): 287–297.
- [61] Mommer L, Cotton T E A, Raaijmakers J M, et al. Lost in diversity: The interactions between soil–borne fungi, biodiversity and plant productivity[J]. *New Phytologist*, 2018, 218(2): 542–553.
- [62] 李隆. 间套作强化农田生态系统服务功能的研究进展与应用展望[J]. *中国生态农业学报*, 2016, 24(4): 403–415.
- [63] 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.
- [64] Wang G Z, Li H G, Christie P, et al. Plant–soil feedback contributes to intercropping overyielding by reducing the negative effect of take–all on wheat and compensating the growth of faba bean[J]. *Plant and Soil*, 2017, 415(1/2): 1–12.
- [65] 吴凤芝, 潘凯, 刘守伟. 设施土壤修复及连作障碍克服技术[J]. *中国蔬菜*, 2013(13): 39.
- [66] Ding H Y, Ali A, Cheng Z H. Effect of green garlic/cucumber crop rotation for 3 years on the dynamics of soil properties and cucumber yield in Chinese anthrosol[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2020, 100(1): 362–370.
- [67] Zheng H B, Huang H, Zhang C M, et al. National–scale paddy–upland rotation in Northern China promotes sustainable development of cultivated land[J]. *Agricultural Water Management*, 2016, 170: 20–25.
- [68] Jin X, Zhang J H, Shi Y J, et al. Green manures of Indian mustard and wild rocket enhance cucumber resistance to *Fusarium* wilt through modulating rhizosphere bacterial community composition[J]. *Plant and Soil*, 2019, 441(1/2): 283–300.
- [69] Manici L M, Caputo F, Nicoletti F, et al. The impact of legume and cereal cover crops on rhizosphere microbial communities of subsequent vegetable crops for contrasting crop decline[J]. *Biological Control*, 2018, 120: 17–25.
- [70] Bonanomi G, Antignani V, Pane C, et al. Suppression of soilborne fungal diseases with organic amendments[J]. *Journal of Plant Pathology*, 2007, 89(3): 311–324.
- [71] Li C X, Fu X P, Zhou X G, et al. Treatment with wheat root exudates and soil microorganisms from wheat/watermelon companion cropping can induce watermelon disease resistance against *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. *Plant Disease*, 2019, 103(7): 1693–1702.
- [72] Li X, Jousset A, de Boer W, et al. Legacy of land use history determines reprogramming of plant physiology by soil microbiome[J]. *ISME Journal*, 2019, 13(3): 738–751.
- [73] Zhou X, Liu J, Wu F. Soil microbial communities in cucumber monoculture and rotation systems and their feedback effects on cucumber seedling growth[J]. *Plant and Soil*, 2017, 415(1/2): 507–520.
- [74] Li X G, Panke–Buisse K, Yao X D, et al. Peanut plant growth was altered by monocropping–associated microbial enrichment of rhizosphere microbiome[J]. *Plant and Soil*, 2020, 446(1/2): 655–669.
- [75] Xia Z, Kong C, Chen L, et al. A broadleaf species enhances an autotoxic conifers growth through below-ground chemical interactions[J]. *Ecology*, 2016, 97(9): 2283–2292.
- [76] Yu H, Chen S, Zhang X, et al. Rhizosphere bacterial community in watermelon–wheat intercropping was more stable than in watermelon monoculture system under *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* invasion[J]. *Plant and Soil*, 2019, 445(1/2): 369–381.
- [77] 陈欣, 王兆骞, 唐建军. 农业生态系统杂草多样性保持的生态学功能[J]. *生态学杂志*, 2000, 19(4): 50–52.
- [78] Hättenschwiler S, Tiunov A V, Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems[J]. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2005, 36: 191–218.
- [79] Steinauer K, Chatzinotas A, Eisenhauer N. Root exudate cocktails: The link between plant diversity and soil microorganisms[J]. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(20): 7387–7396.

Plant–soil feedback: A key theory for management of soil sickness

ZHOU Xingang¹, MA Haikun², GUO Hui³, WEI Zhong^{3*}, XU Yangchun³, WU Fengzhi¹, SHEN Qirong³

1. Department of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China
2. College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China
3. College of Resources and Environmental Science, Nanjing Agricultural University, National Engineering Research Center for Organic-based Fertilizers, Jiangsu Provincial Key Lab of Organic Solid Waste Utilization, Jiangsu Collaborative Innovation Center for Solid Waste Resource Utilization, Nanjing 210095, China

Abstract Being a typical negative plant–soil feedback effect, soil sickness severely constrains the sustainable development of agriculture. This article reviews the brief history and main mechanism of plant–soil feedback and the relationship between plant–soil feedback and agricultural production. We propose that more efforts should be made to elucidate the mechanism for plant diversity to enhance crop health and increase yield by referring to the mechanisms of plant–soil feedback in natural ecosystems. Moreover, positive feedback in agricultural fields can be promoted by designing diversified cropping systems and enhancing the functioning of rhizosphere microbiota, so as to enhance crop health, alleviate soil sickness and promote sustainable agriculture.

Keywords plant–soil feedback; soil biota; diversified cropping; crop health; soil-borne diseases ●



(责任编辑 徐丽娇)