

根际微生物介导药用植物-土壤负反馈形成连作障碍的作用机制

孟缘^{1,2}, 付心雨³, 鞠吉东³, 周冰谦^{1,2}, 卢恒^{1,2}, 王晓^{1,2}, 郭兰萍⁴, 刘伟^{1,2*}

1. 齐鲁工业大学(山东省科学院)山东省分析测试中心, 山东省大型精密分析仪器应用技术重点实验室, 济南 250014
2. 齐鲁工业大学(山东省科学院)药学院, 山东省高等学校天然药物活性成分研究重点实验室, 济南 250014
3. 山东中医药大学药学院, 济南 250355
4. 中国中医科学院中药资源中心, 北京 100700

摘要 连作障碍等植物-土壤负反馈现象会造成药用植物病害频发、品质下降等问题, 根际微生物是药用植物-土壤负反馈过程中的重要参与者。讨论了连作条件下药用植物根系分泌物代谢对根际微生物区系的调控机制, 以及根际微生物介导药用植物-土壤负反馈的连作障碍形成机制, 明确了根际微生物在药用植物-土壤反馈中的核心调控作用以及与连作障碍形成的相关性, 并以植物-土壤反馈为切入点, 进一步系统探讨植物-土壤-微生物互作体系, 提出从改进种植模式、探明分子机制、生物防治等方面减缓植物-土壤负反馈作用。

关键词 药用植物; 根际微生物; 根系分泌物; 植物-土壤负反馈; 连作障碍

植物在生长过程中会改变根际土壤的生物组成与非生物属性, 土壤环境的总体变化会反作用于植物后期生长与种内关系, 被称为植物-土壤反馈 (plant-soil feedback, PSF)^[1]。多种因素的共同调节决定了植物-土壤反馈的强度与方向, 其中土壤环境的变化促进植物生长的现象为正反馈, 不利于

同种植物生长的现象为负反馈^[2-3]。负反馈发生的原因可能是土壤养分耗竭, 化感、自毒物质累积或者根际有害生物的泛滥^[4-5], 这些因素使健康土壤向导病型土壤转化, 易引发植物营养不良、生长势降低、抗病能力差以及大规模发病, 目前普遍认为根际有害微生物是引起植物-土壤负反馈的主要

收稿日期: 2023-01-11; 修回日期: 2023-07-28

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(82173917); 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-21); 中央本级重大增减支项目(2060302); 山东省重点研发计划项目(2021ZDSYS12); 齐鲁工业大学(山东省科学院)科教产融合创新试点工程项目(2022PX093, 2023PYI004); 济南市高校20条项目(202228020)

作者简介: 孟缘, 硕士研究生, 研究方向为中药资源与质量控制, 电子信箱: mengyuan626mm@163.com; 刘伟(通信作者), 研究员, 研究方向为中药资源与质量控制, 电子信箱: liuwei0074@163.com

引用格式: 孟缘, 付心雨, 鞠吉东, 等. 根际微生物介导药用植物-土壤负反馈形成连作障碍的作用机制[J]. 科技导报, 2023, 41(16): 82-88; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2023.16.007

影响因子^[6]。

中药材的道地性要求其生产过程要具有一定的区划适宜性,这种范围的限制导致药用植物的复种指数增加,而长期连续单作种植模式下土壤的理化性质会逐渐发生改变,进而刺激土壤中休眠的病原菌抗性繁殖体(如孢子等)萌发生长,诱导病原微生物在根际定殖^[7]。定殖于土壤中的病原菌丰度随连作年限的增加而增大,最终引起植物发病与死亡,表现出明显的连作障碍现象,而连作障碍发生的整个过程便是一种典型的植物-土壤负反馈现象^[8]。周冰谦等^[9-11]研究发现,连作丹参根际土壤中的邻苯二甲酸等酚酸类化感物质的含量与立枯丝核菌、炭疽菌属等真菌的丰度均出现不同程度的增加,因此推测连作丹参根际分泌物中的成分可能会驱动某些特异性微生物的生长,进一步引发丹参-土壤负反馈从而导致连作障碍的发生。本文从药用植物代谢与土壤微生物生态2个角度概述药用植物-土壤负反馈对连作障碍形成的影响,探讨药用植物、根际土壤以及根际微生物三者的互作关系。

1 药用植物根系分泌物的失调引起根际微生物失控

正常种植条件下,根际微生物群落构建主要受宿主植物的影响^[12],这种影响不仅体现在宿主的基因型差异上^[13],而且根系分泌物也会直接影响根际微生物次生代谢、趋化效应、种群丰度与群落组成,具体表现在植物与微生物信息交流、能量循环、物质交换等方面^[14]。这类影响主要有2方面的原因:首先,植物中与养分吸收相关的基因可以调节受体蛋白活性,并通过配体信号促进有机酸、维生素、黄酮类、三萜类等根系分泌物的分泌,进而作为能量来源招募根际有益微生物^[15-16],如三七、人参根际分泌的苯甲酸、氨基酸等常作为碳源吸引木霉菌等有益拮抗菌的定殖^[17-19]。此外,植物受到生物与非生物胁迫时可以激活抗病抗逆基因,通过防御机制的响应改变根部形态,同时分泌代谢产物影响根际微生物群落的组成,如香豆素、苯并噻唑、丹参酮、萜烯类成分可分别抑制假单胞杆菌、疫霉菌、芽孢

杆菌、镰刀菌的定殖^[20-23];研究表明,干旱与淹涝胁迫下的西洋参差异基因增加到1101~12285个,且水淹胁迫下差异基因富集于植物激素信号转导途径^[24]。

连作在药用植物种植过程中十分普遍,植物的单一栽培忽略了生物多样性的重要性,打破了植物与土壤的动态平衡,造成植物根系化合物的分泌紊乱,如多年种植广藿香、半夏的土壤会出现板结、酸化以及有机质含量降低等现象^[25-26]。一方面,土壤通气性降低会直接造成植物根部缺氧进而导致根系分泌物数量增多;另一方面,连作土壤养分比例的失衡会导致植物产生应激性生理代谢,进一步引发根系分泌物变化,如Mn、Cu元素的缺少会增加植物酚酸与氨基酸的分泌^[27];低磷胁迫会使植物体内MYB、BZIP等与次生代谢相关的转录因子上调,进而导致苹果酸、草酸、柠檬酸和琥珀酸等有机酸的分泌量增多^[28-29]。

同时,酸性根系分泌物会随着连作年限的增加而不断累积,首先这种变化会引起根际土壤的理化性质改变,导致微生物群落组成因对根际环境的适应性差异而发生变化。其次,根系分泌物中简单的酚酸类物质可作为碳源优先被有害微生物分解利用,而复杂有机物因缺少消费者的分解不能参与植物-土壤-微生物互作体系的物质循环,不断累积并为有害微生物提供适宜的生存环境,从而间接影响药用植物的生长代谢活动^[30]。第三,植物根系分泌的氨基酸、有机酸等代谢产物可作为趋化因子招募有害微生物向根际聚集,从而大大增加根际病原菌的生物量^[31-32]。冯静等^[33]也发现丹参根系分泌的邻苯二甲酸对立枯丝核菌具有正向趋化作用,且两者共培养可促进立枯丝核菌的增殖,因此推测丹参根系分泌的邻苯二甲酸等酚酸类成分促进了某些特异性真菌的大量聚集,从而引发土传病害。基于以上研究,可以发现植物借助根系分泌物完成对根际微生物群落构建的调控,正常条件下植物根际微生物组成维持一定的平衡,而连作后根系分泌物的选择机制被破坏,土传病原菌在根际大量定殖,造成根际微生态多方面失衡,进而危及植物本身。

2 根际微生物失控引发药用植物-土壤负反馈

药用植物的生长与其根际微生物的种类组成具有一定的相关性。功能性微生物与病原真菌在根系分泌物的介导下激烈竞争根际生态位点,其丰度比例在打破一个平衡点之后会负反馈于药用植物的生长代谢。土壤中的功能性微生物以细菌为主^[34],这些细菌可以分泌促生活性物质、诱导植物抗性系统以及释放具有拮抗溶菌作用的次生代谢产物,进而提高植物的抗逆与抗病能力,其活性受土壤环境与化感自毒物质的双重影响^[35-37]。一方面,连作土壤板结、pH值降低等劣变不利于根际功能性微生物的存活,进而影响植物的正常生理代谢过程,如辽细辛^[38]、苕麻^[39]、西洋参^[40]等药用植物的根际功能性微生物丰度与连作年限呈负相关趋势,其丰度的降低影响植物根系对营养物质的吸收,引起发育不良等负反馈现象。另一方面,连作条件下植物分泌的自毒物质持续累积会抑制根际功能性微生物的活性,如地黄重茬种植后根系分泌的梓醇含量升高,抑制生防微生物假单胞菌的生长,进而减弱地黄的抗病能力^[23];西洋参、黄连连作后参地酸化严重,鞘氨醇单胞菌属、橄榄色链霉菌、枯草芽孢杆菌等降解菌的含量也随之降低,阿魏酸、原儿茶酸等多种酚酸成分因缺少降解在根际土壤中日益增多,直接影响到西洋参/黄连-土壤负反馈的强度^[41-44]。

土传病原菌多为真菌,传染致害作用强,丰度较高时易引发大规模植物病害^[45]。药用植物长期单一栽培使酸性根系分泌物不断累积,其中酚酸、香豆素等趋化因子会吸引病原真菌向根际聚集,目前已证实三七、人参根系分泌的香豆酸、苯甲酸、皂苷等成分对病原菌有强趋化作用,致使根际土壤中的病原菌丰度随连作年限的增加不断上升^[46-47]。其次,酸化的土壤环境更有利于真菌群落的定殖发育,连作土壤由细菌型逐渐向真菌型转化,这种微生物区系的不断失调负反馈于宿主植物,使之出现生长发育异常现象^[48-49]。如传统药材“浙八味”之一的延胡索,在短期连作后病原菌诺卡氏菌含量增

加,引起土壤中酮类等毒性因子的浓度升高,抑制延胡索的生长发育并明显降低盐酸黄连碱等有效成分含量^[50];半夏连续种植后镰孢霉属、胡萝卜软腐果胶杆菌等致害病菌丰度增加,其中半夏被胡萝卜软腐果胶杆菌侵染后生长发育相关通路受到明显抑制,转录分析发现其与次级代谢物合成、植物信号转导等相关的差异基因上调,增加了根系酚类化合物的分泌;镰孢霉属导致的土壤肥力退化负作用于后期半夏的养分吸收情况,成为半夏连作后产量下降的原因之一^[51-53]。周冰谦等^[9-10]也发现连作第二年丹参根际土壤中立枯丝核菌、炭疽菌属等致病真菌成为优势菌属,其丰度的增加逐渐引发根枯病、叶斑病等连作病害,因此推测丹参连作后细菌优势菌群的减少与致害真菌的聚集导致了丹参-土壤负反馈,这种变化与丹参连作障碍的出现有着一定的关联。

3 药用植物-土壤负反馈进一步加重导致连作障碍

根际功能性微生物与病原真菌比例的失衡会使植物的养分吸收能力降低、抗病抗逆能力减弱以及土传病害感染率上升,当药用植物出现此类负反馈现象后,如果不及时改变种植方式继续单一栽培,会进一步打破根际微生物区系的平衡,加深药用植物-土壤负反馈程度,严重影响药用植物的产量,如连作2年后半夏的整体产量会降低80%;连作4年后参类作物亩产量下降70%^[54-56]。其次,病原菌侵染植物后繁殖孢子存活于土壤中,随连作年限的增加含量不断上升,连作土壤理化性质的变化会刺激病原孢子繁殖,进而引发更大规模的土传病害^[51],因此药用植物土传病害患病率与连作年限呈正相关趋势。太子参连作5年后根际尖孢镰刀菌丰度增加,根腐病发病率由2%上升至46%,同时发病后出现的萎蔫、根部腐烂等症状,与太子参连作障碍表现出的根系受损、大量减产具有高相似性^[57];刘伟等^[10]也发现连作丹参根际丰度增加的立枯丝核菌和尖孢镰刀菌,易引起丹参常见连作病害——根腐病与枯萎病。如果药用植物发育不良、根

系受损与易发病等负反馈现象不及时处理,任由其程度加重^[58],后期往往会造成与药用植物连作障碍症状相似的大规模死苗、降质减产等现象,因此连作障碍的程度与药用植物-土壤负反馈的强度有一定的关系。

药用植物在连作后期受病原菌、化感自毒物质、土壤养分短缺等多个因素交叉影响,负反馈程度进一步加重,最终导致植物发育迟缓、病虫害频发甚至绝收等连作障碍现象。以地黄为例,连作初期地黄块根产生的酚酸类分泌物促进了尖孢镰刀菌的生长,并协同致害造成地黄氧化损伤,此时地黄会开启自身防御机制,与根部抗氧化能力相关的LncRNA-RgAGT2基因表达上调,增加体内超氧化物歧化酶数量以增强地黄的抗逆能力;但长期连作使地黄-土壤负反馈程度进一步加重,尖孢镰刀菌等病原菌的大量侵染打破了地黄免疫系统的防御引发大规模土传病害,地黄出现地上部分枯萎、块根发黑腐烂等连作障碍现象^[59-61],天麻^[62]、人参^[55]等根茎类药用植物连作障碍发生的过程也与此相似。基于植物-土壤反馈理论,我们更深入的了解药用植物连作障碍的形成机制,发现了多种药用植物出现连作障碍时的共性,从减缓药用植物-土壤负反馈的角度出发,为今后积极探索解决连作障碍问题提供了新的思路。

4 结论

自国务院办公厅发布《“十四五”中医药发展规划》以来,传承创新与高质量发展成为中医药发展的重点。中医药产业影响力的提高在带来新机遇的同时对中药材的质量标准提出了更高的要求,为实现中药材生产安全、有序、有效的目标,阐明药用植物的连作障碍形成机理及其与生态环境的关系成为重要课题。基于药用植物-土壤反馈理论与本课题组前期的大量研究,发现连作条件下药用植物根系分泌物的失调引发根际微生物区系的恶化,进一步造成土传病害的爆发,植物发病萎蔫、大规模减产的负反馈现象与其连作症状具有高度相似性,因此推测植物根系分泌物与根际微生物存在

“驱动配伍”关系,一组甚至多组化感物质与微生物互作的叠加是造成药用植物连作障碍发生的主要原因之一,但目前对根系分泌物与微生物间的互作机制仍不明确,这成为此领域今后的研究重点。

为改变药用植物的连作障碍现状,需从减缓药用植物-土壤负反馈角度出发,对植物-土壤-微生物互作体系进行系统性研究。一是发展药用植物多样性、高效性的种植模式,结合当地土壤、气候条件筛选有利于药用植物-土壤正反馈的种植组合,在减缓连作效应的基础上追求作物组合的经济价值;二是利用新兴发展技术明确药用植物、土壤与微生物三者的相互关系,阐明药用植物连作障碍形成的分子机制,突破连续种植的瓶颈,保证产量和品质;三是在药用植物根际分离筛选特异微生物,充分了解其作用机制,针对其生理弱点选择有拮抗作用的根际微生物,减少土传病害对植物的影响;四是目前多种生防菌组成的生防菌群常用于防治植物常见病害,其中复合微生物肥的开发与利用前景广阔,更有利于帮助我们探寻高效能、低污染的新型药用植物种植模式。

参考文献 (References)

- [1] Bennett J A, Klironomos J. Mechanisms of plant-soil feedback: Interactions among biotic and abiotic drivers[J]. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 91-96.
- [2] 周阳, 姜丽丽, 李博文, 等. 植物-土壤反馈研究进展[J]. *广西植物*, 2017, 37(11): 1480-1488.
- [3] 张利, 邱松, 刘建霞, 等. 植物根际土壤生态研究进展[J]. *四川农业科技*, 2021(7): 39-40.
- [4] 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.
- [5] 罗文泊, 王雪. 植物-土壤反馈影响植物生长机理研究进展[J]. *环境生态学*, 2022, 4(9): 25-31.
- [6] Semchenko M, Leff J W, Lozano Y M, et al. Fungal diversity regulates plant-soil feedbacks in temperate grassland[J]. *Science Advances*, 2018, 4(11): eaau4578.
- [7] 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.

- [8] 杨珍, 戴传超, 王兴祥, 等. 作物土传真菌病害发生的根际微生物机制研究进展[J]. 土壤学报, 2019(1): 117.
- [9] 周冰谦, 赵恒强, 王晓, 等. 不同连作年限山地丹参根际土壤细菌群落结构变化及其多样性分析[J]. 中华中医药杂志, 2019, 34(9): 3980-3985.
- [10] 刘伟, 周冰谦, 王晓, 等. 基于 ITS 序列的丹参连作根际土壤真菌群落组成及多样性分析[J]. 中国实验方剂学杂志, 2019, 25(9): 130-135.
- [11] 焦焕然, 孟缘, 周冰谦, 等. 连作丹参根际土壤化感物质鉴定及化感效应研究[J]. 中药材, 2022, 45(7): 1538-1544.
- [12] Liu Q, Cheng L, Nian H, et al. Linking plant functional genes to rhizosphere microbes: A review[J]. Plant Biotechnol Journal, 2023, 21(5): 902-917.
- [13] 葛艺, 徐绍辉, 徐艳. 根际微生物组构建的影响因素研究进展[J]. 浙江农业学报, 2019, 31(12): 2120-2130.
- [14] 王小平, 肖肖, 唐天文, 等. 连香树人工林根系分泌物输入季节性变化及其驱动根际微生物特性研究[J]. 植物研究, 2018, 38(1): 47-55.
- [15] Lebeis S L, Paredes S H, Lundberg D S, et al. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa[J]. American Association for the Advancement of Science, 2015, 349(6250): 860-864.
- [16] Huang A C, Jiang T, Liu Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates Arabidopsis root microbiota[J]. Science, 2019, 364(6440): 546-546.
- [17] 孙海航, 李建宁, 李蕾, 等. 生物炭对三七连作地土壤微生物碳源代谢功能的影响[J]. 中成药, 2022, 44(8): 2559-2563.
- [18] 李翟, 姜大成, 肖春萍, 等. 木霉菌的分离、鉴定及对人参根系分泌物的趋化性响应[J]. 中药材, 2022, 45(1): 32-36.
- [19] 安宁波. 人参根系分泌物中糖和氨基酸对其主要病害趋化性研究[D]. 吉林: 吉林农业大学, 2017.
- [20] Voges M, Yang B, Schulze-Lefert P, et al. Plant-derived coumarins shape the composition of an Arabidopsis synthetic root microbiome[J]. National Academy of Sciences, 2019, 116(25): 12558.
- [21] 张贺, 何依依, 吴家庆, 等. 玉米根系分泌物中关键抑菌物质对大豆疫霉的抑菌活性[J]. 植物保护, 2019, 45(6): 124-130.
- [22] 包丽琼. 丹参酮类化合物调控丹参根际微生物组的研究[D]. 南京: 南京中医药大学, 2021.
- [23] Zhang B, Weaton L A, Li M J, et al. Rehmannia glutinosa replant issues: Root exudate-rhizobiome interactions clearly influence replant success[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 1413.
- [24] 鲁燕妮. 土壤水分胁迫对西洋参生理指标影响及转录组分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- [25] 刘晓凤, 严武平, 曹诗佳, 等. 连作对广藿香根际土壤理化性状和土壤酶活性的影响[J/OL]. 分子植物育种, 2022, 1-14[2023-01-06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20221008.1835.022.html>.
- [26] 王礼科, 罗夫来, 王华磊, 等. 半夏不同连作年限土壤酶活性、微生物及化感物质的分析[J]. 中药材, 2021, 44(4): 798-801.
- [27] 孙海, 梁浩, 张亚玉. 药用植物根形态建成低磷响应策略及其分子机制[J]. 中国中药杂志, 2022, 47(24): 6573-6580.
- [28] 蔡银美, 赵庆霞, 张成富. 低磷下植物根系分泌物对土壤磷转化的影响研究进展[J]. 东北农业大学学报, 2021, 52(2): 79-86.
- [29] Shukla D, Waigel S, Rouchka E C, et al. Genome-wide expression analysis reveals contrasting regulation of phosphate starvation response (PSR) in root and shoot of Arabidopsis and its association with biotic stress[J]. Environmental and experimental botany, 2021, 188: 104483.
- [30] Na X F, Ma S L, Ma C X, et al. Lycium barbarum L(goji berry) monocropping causes microbial diversity loss and induces Fusarium spp. enrichment at distinct soil layers[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 168: 104107.
- [31] 李艳鹏. 铜绿假单胞菌 DN1 参与石油烃降解基因功能及趋化性研究[D]. 西安: 西北大学, 2019.
- [32] 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.
- [33] 冯静. 连作丹参根际土壤邻苯二甲酸与立枯丝核菌相互作用及其协同致害机理研究[D]. 济南: 山东中医药大学, 2020.
- [34] Castrillo G, Teixeira P J P L, Paredes S H, et al. Root microbiota drive direct integration of phosphate stress and immunity[J]. Nature, 2017, 543(7646): 513-518.
- [35] Wang Y, Xu X, Liu T, et al. Analysis of bacterial and fungal communities in continuous-cropping ramie(*Boehmeria nivea* L.Gaud) fields in different areas in China[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 3264..
- [36] 袁仁文, 刘琳, 张蕊, 等. 植物根际分泌物与土壤微生物互作关系的机制研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(2): 26-35.
- [37] 邢起铭, 金文杰, 周利斌, 等. 植物根际促生菌提高植

- 物耐盐性的研究进展[J]. 中国农学通报, 2022, 38(11): 46-52.
- [38] 于春雷, 高嵩, 孙文松. 连作对辽细辛土壤理化性质和根际微生物群落特征的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(14): 250-258.
- [39] Zhu S Y, Wang Y Z, Xu X M, et al. Potential use of high-throughput sequencing of soil microbial communities for estimating the adverse effects of continuous cropping on ramie (*Boehmeria nivea* L. Gaud) [J]. Plos One, 2018, 13(5): e0197095.
- [40] Zhang J G, Fan S H, Qin J, et al. Changes in the microbiome in the soil of an american ginseng continuous plantation[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 572199.
- [41] 李崇玮. 不同恢复年限西洋参老参地土壤微生态环境变化及连作障碍机制探究[D]. 烟台: 鲁东大学, 2021.
- [42] 周涛. 黄连连作障碍修复菌剂的制备与应用研究[D]. 重庆: 西南大学, 2021.
- [43] 刘云露. 黄连土壤微生物多样性及其酚酸降解菌筛选与降解机制[D]. 重庆: 西南大学, 2019.
- [44] 杨焱. 微生物肥料对黄芩连作障碍的缓解作用[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [45] 董林林, 牛玮浩, 王瑞, 等. 人参根际真菌群落多样性及组成的变化[J]. 中国中药杂志, 2017, 42(3): 443-449.
- [46] Wang B Y, Xia Q, Li Y L, et al. Root rot-infected Sanqi ginseng rhizosphere harbors dynamically pathogenic microbiotas driven by the shift of phenolic acids[J]. Plant and Soil, 2021, 465: 385-402.
- [47] 徐周洋. 人参根系分泌物对其病原菌的化学趋向性的影响及人参属植物种子种苗的化感作用研究[D]. 吉林: 吉林农业大学药学院, 2021.
- [48] Jin X, Wu F F, Zhou X G. 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: 125-136.
- [49] Hontoria C, Garcia-Gonzalez I, Quemada M, et al. The cover crop determines the AMF community composition in soil and in roots of maize after a ten-year continuous crop rotation[J]. Science of the Total Environment, 2019, 660(10): 913-922.
- [50] 崔建波. 土壤微环境对延胡索连作障碍发生机制研究[D]. 重庆: 重庆三峡学院, 2022.
- [51] Shu F X, Han J, Ndayambaje J P, et al. Transcriptomic analysis of *Pinellia ternata* (Thunb.) Breit T₂ plus line provides insights in host responses resist *Pectobacterium carotovorum* infection[J]. Bioengineered, 2021, 12(1): 1173-1188.
- [52] He Z, Chen H, Liang L, et al. Alteration of crop rotation in continuous *Pinellia ternata* cropping soils profiled via fungal ITS amplicon sequencing[J]. Letter Apply Microbiology, 2019, 68(6): 522-529.
- [53] 赵源, 邓蓉, 黄钧. 半夏连作障碍成因及防治研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28(4): 1102-1108.
- [54] He Z G, Mao R J, Dong J E, et al. Remediation of deterioration in microbial structure in continuous *Pinellia ternata* cropping soil by crop rotation[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2018, 65(4): 282-295.
- [55] 张一鸣, 刘芳君, 杨莉, 等. 人参根际土壤甲醇提取物对人参病原真菌和拮抗菌的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2014, 36(4): 436-441.
- [56] 刘垠霖. 连作年限对党参生长、土壤理化性状及酶活性的影响研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021.
- [57] 李安优. 太子参连作根腐病发病生理生化及微生态机制[D]. 贵阳: 贵州大学, 2017.
- [58] Wu H M, Wu H M, Qin X J, et al. Replanting disease alters the faunal community composition and diversity in the rhizosphere soil of *Radix pseudostellariae*[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2021, 310: 107304.
- [59] Wu L K, Wang J Y, Huang W M, et al. Plant-microbe rhizosphere interactions mediated by *Rehmannia glutinosa* root exudates under consecutive monoculture[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 15871.
- [60] Li Z F, He C L, Wang Y, et al. Enhancement of trichothecene mycotoxins of *Fusarium oxysporum* by ferulic acid aggravates oxidative damage in *Rehmannia glutinosa* Libosch[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 33962.
- [61] 王潇然, 王玉红, 李炜玺, 等. 响应地黄连作障碍 LncRNA-RgAGT2 的克隆及表达分析[J]. 中国中药杂志, 2019, 44(4): 703-711.
- [62] 张进强, 唐鑫, 郭兰萍, 等. 天麻连作障碍与土赤壳属真菌的关联分析及改善措施[J]. 中国中药杂志, 2022, 47(9): 2296-2303.

Mechanism of rhizosphere microorganisms mediating the negative feedback formation of continuous cropping barrier between medicinal plants and soil

MENG Yuan^{1,2}, FU Xinyu³, JU Jidong³, ZHOU Bingqian^{1,2}, LU Heng^{1,2}, WANG Xiao^{1,2}, GUO Lanping⁴, LIU Wei^{1,2*}

1. Key Laboratory for Applied Technology of Sophisticated Analytical Instruments of Shandong Province, Shandong Analysis and Test Center, Qilu University of Technology (Shandong Academy of Sciences), Jinan 250014, China
2. Key Laboratory for Natural Active Pharmaceutical Constituents Research in Universities of Shandong Province, School of Pharmaceutical Sciences, Qilu University of Technology (Shandong Academy of Sciences), Jinan 250014, China
3. School of Pharmacy, Shandong University of Traditional Chinese Medicine, Jinan 250355, China
4. Traditional Chinese Medicine Resource Center of Chinese Academy of Traditional Chinese Medicine, Beijing 100700, China

Abstract Plant soil negative feedback phenomena, such as continuous cropping obstacles, can lead to frequent diseases and decreased quality of medicinal plants. Rhizosphere microorganisms are important participants in the process of negative feedback between medicinal plants and soil. Therefore, elucidating the relationship between microorganisms and plants is crucial for clarifying the mechanism of negative feedback between medicinal plants and soil and solving continuous cropping obstacles. This article discusses the regulatory mechanism of the metabolism of root exudates of medicinal plants under continuous cropping conditions on the rhizosphere microbiota, as well as the formation mechanism of continuous cropping obstacles mediated by rhizosphere microbiota in the negative feedback between medicinal plants and soil. It clarifies the core regulatory role of rhizosphere microbiota in the feedback between medicinal plants and soil, as well as its correlation with the formation of continuous cropping obstacles. Taking plant soil feedback as the starting point, it further explores the plant soil microbial interaction system. It is proposed to slow down the negative feedback effect of plant soil from the aspects of improving planting mode, exploring molecular mechanism, biological pest control, etc., in order to provide theoretical support for solving the obstacles of continuous cultivation of medicinal plants.

Keywords medicinal plants; rhizosphere microorganisms; root exudates; plant-soil negative feedback; continuous cropping obstacle ●



(责任编辑 徐丽娇)