

刘浩浩,李 黎,刘 巍,等. 植物微生物组群落构建及其病害防治应用进展[J]. 江苏农业科学,2024,52(14):7-14.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.14.002

植物微生物组群落构建及其病害防治应用进展

刘浩浩^{1,2}, 李 黎², 刘 巍¹, 黄丽丽¹, 钟彩虹²

(1. 西北农林科技大学植物保护学院, 陕西杨凌 712100; 2. 中国科学院武汉植物园/中国科学院植物种质创新与特色农业重点实验室/
中国科学院猕猴桃产业技术工程实验室, 湖北武汉 430074)

摘要:植物表面及内部定殖着种类丰富的微生物群落,这些微生物与植物经过长期进化形成了互利共生的功能整体,植物寄主为微生物提供生长空间和营养,而微生物则在植物生长发育、营养摄取及植物逆境抗性等方面发挥作用。微生物群落的变化受到各种生物和非生物因素影响,目前人们对于不同因素如何驱动微生物群落构建及如何利用功能微生物提高寄主植物抗逆性等的认识仍不深入,这严重阻碍了微生物群落应用的发展。明确微生物群落构建的机制和微生物群落之间的相互作用机制,有利于拓宽微生物群落应用的深度和广度。本文总结了不同植物寄主、同一寄主不同生态位及不同生长阶段下的微生物群落差异,阐述了生物因素(生态位、病原入侵等)及非生物因素(地理位置、季节变化等)对植物地上及地下微生物群落的影响及作用机制,解析了植物微生物间的相互作用以及微生物通过竞争和诱导植物系统抗性降低病害发生的机理,介绍了合成菌群在植物应用中的研究进展,最后对微生物组在未来发展过程中可能遇见的问题进行了展望,将有效助力微生物组在植物病害防治方面的绿色高效应用。

关键词:植物微生物组;群落构建;高通量测序;病害防治;研究进展

中图分类号:S182;S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)14-0007-08

植物微生物组(plant microbiomes)由生活在植物上的所有微生物和其遗传信息组成^[1-3],主要包括细菌、真菌、古菌和一些病毒等。植物微生物中

的益生菌与寄主植物经过长期的进化,发展出一种互利共生关系,寄主为微生物提供空间和营养,微生物在植物养分吸收、生长发育、对不良环境抵抗等方面发挥相应的功能^[4-5]。植物微生物组包括根际、叶际和内生微生物群落,植物不同生态位的微生物群落构成复杂,其多样性、偏好性和丰度受寄主植物和环境的共同影响^[6]。大量研究表明,微生物群落的构建受到多种环境因素的影响,其中不同生态位和外部病原物的入侵作为主要的选择压力影响着植物微生物群落的构建^[7]。解析微生物群落构建的驱动因素有助于人为干预微生物组,以提高植物抗逆性及产量、品质等性状。

近年来,在作物微生物组领域,众多科研工作者对于微生物-寄主植物-病害之间的相互关系

收稿日期:2024-03-13

基金项目:国家重点研发计划(编号:2022YFD1400200);湖北省重点研发计划(编号:2022BBA0076);国家现代农业产业技术体系建设专项(编号:CARS-26)。

作者简介:刘浩浩(1998—),男,河南焦作人,硕士,从事猕猴桃溃疡病的研究,E-mail:457055198@qq.com;共同第一作者:李 黎(1985—),女,湖北仙桃人,博士,从事猕猴桃重大病害研究,E-mail:lili@wbcas.cn。

通信作者:钟彩虹,博士,研究员,从事猕猴桃等果树的种质资源保护、遗传育种和产业技术研究,E-mail:zhongcaihong@wbcas.cn;黄丽丽,博士,教授,从事小麦、果树病害的病原学和综合防治研究,E-mail:huanglili@nwsuaf.edu.cn。

[56] 杨丽霞,潘剑君. 土壤活性有机碳库测定方法研究进展[J]. 土壤通报,2004,35(4):502-506.

[57] 张 青,王 辰,孙宗湜,等. 土壤微生物生物量及多样性影响因素研究进展[J]. 北方园艺,2022(8):116-121.

[58] Phillips R P, Meier I C, Bernhardt E S, et al. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂[J]. Ecology Letters,2012,15(9):1042-1049.

[59] Song J, Wan S Q, Piao S L, et al. A meta-analysis of 119 manipulative experiments on terrestrial carbon-cycling responses to

global change[J]. Nature Ecology & Evolution,2019,3(9):1309-1320.

[60] 于世勇,史绍林. 全球变化对森林的影响[J]. 温带林业研究,2021,4(2):8-12.

[61] Lajtha K, Bowden R D, Crow S, et al. The detrital input and removal treatment (DIRT) network: insights into soil carbon stabilization[J]. Science of the Total Environment,2018,640:1112-1120.

[62] 苏卓侠,苏冰倩,上官周平. 植物凋落物分解对土壤有机碳稳定性影响的研究进展[J]. 水土保持研究,2022,29(2):406-413.

进行了深入的研究,结果显示,在进行植物微生物群落研究过程中发现的由有益微生物群落组成的核心菌群在大田中对植物病害的控制比目前由单一或几种生防菌组成的生物制剂效果更加高效和稳定。合成菌群的技术已经较为成熟,由核心微生物合成的菌群对于植物病害的防治已经在水稻、大豆、葡萄和黄瓜上得到应用^[8]。本文对近年来植物微生物组的构建、关键影响因素、驱动机制及其在病害防御方面的应用进行总结论述,并对未来研究过程中需要解决的问题进行展望,以期促进微生物组在植物上进行更深层次的应用。

1 植物微生物群落结构差异

1.1 不同寄主植物的微生物群落差异

微生物群落的构建受到多种生物因素的影响,其中能显著影响微生物群落的生物因素为植物种类^[9]。张厉等通过对比黄瓜(*Cucumis sativus* L.)和番茄(*Solanum lycopersicum* L.)等 7 个不同种类蔬菜的根际微生物群落发现,不同植物的根际微生物群落存在差异,主要体现在微生物群落的种类和数量上^[10]。Cordovez 等进一步证实,微生物的种类和寄主植物共同进化,因而不同的寄主植物对应的微生物群落存在明显差异^[11]。

1.2 植物不同生态位的微生物群落差异

按照所处空间的不同,植物可被分为地上部分和地下部分。不同生态位宿主免疫和微环境的不同导致微生物群落存在明显的差异,在番茄^[12]、辣椒(*Capsicum annuum* L.)^[7]、水稻(*Oryza sativa* L.)^[13]、小麦(*Triticum aestivum* L.)^[14]、玉米(*Zea mays* L.)^[15]、葡萄(*Vitis vinifera* L.)^[16]等植物中,已有较为深入的研究。张婷等通过对番茄根、茎、叶等不同生态位的内生菌菌群进行研究发现,内生菌在根部多样性更丰富,且与茎部、叶部有明显的结构差异,放线菌门(Actinobacteria)特异性地存在于根部,厚壁菌门(Firmicutes)特异性地存在于根部和茎部^[17]。

同一生态位的微生物群落同样存在显著的差异。Edwards 等通过对比水稻根系的根际、根表和根内微生物群落发现,相较于根表和根际土,根内的变形菌门(Proteobacteria)和螺旋菌门(Spirochaetes)微生物的相对丰度显著高于酸杆菌门(Acidobacteria)和芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)^[13]。

1.3 植物不同生长阶段的微生物群落差异

微生物群落的结构同样受到寄主发育阶段的

影响。Xiong 等发现,玉米从苗期到成熟期,整体上细菌的丰富度呈下降趋势,而真菌丰富度的变化趋势相反^[18]。任春光等基于高通量测序发现,猕猴桃(*Actinidia chinensis* Planch.)苗在 3 个不同生长阶段根际土壤中真菌科和属的微生物数量出现先升高后下降趋势^[19]。此外,不同生长时期苹果、葡萄的微生物组也发现存显著差异^[20]。

2 植物微生物结构的关键影响因素

微生物群落的组成和变化受到多种因素的影响,包括生物因素和非生物因素,其中生物因素包括根际分泌物、病原菌入侵等,非生物因素包括人事操作及各种环境胁迫。

2.1 植物地上部分微生物群落的关键影响因素

关于地上部分微生物群落研究相对较多的为叶际微生物,其结构受到各种生物包括宿主植物本身和非生物因素的影响,这些因素共同驱动着叶际微生物群落构建^[21-23]。

2.1.1 生物因素 从植物本身来说,植物的种类和叶面营养的分布均会对叶际微生物产生影响^[24]。植物种类是造成叶际微生物群落差异的主要因素。Lambais 等对巴西森林中多种植物的微生物组进行研究,发现只有 0.5% 的细菌是所有植物共有的^[25]。此外,相较于土壤,植物叶面提供的营养较少。van der Wal 等发现,甲基杆菌属(*Methylobacterium*)菌株能够快速消耗叶片产生的甲醇,从而能够在叶面上定殖^[26]。鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)菌株对营养有更强的吸附作用,假单胞菌属(*Pseudomonas*)菌株能够快速移动到营养丰富的地方,这些菌属的微生物能够更加高效地利用叶面产生的营养物质,从而能够在叶面上更好地存活^[27]。

2.1.2 非生物因素 微生物群落的构建受到各种环境因素的影响。其中,地理位置和生长季节是影响叶际微生物群落构建的主要因素。Finkel 等发现,不同地理位置的柽柳属(*Tamarix* L.)植物叶际附生微生物群落存在显著差异,地理位置对于柽柳属植物叶际微生物群落的影响大于树种^[28]。Agler 等发现,地理位置和季节变化对于拟南芥叶片微生物群落结构差异的贡献度为 40%^[29]。在广玉兰(*Magnolia grandiflora*)叶际中,拜叶林克氏菌科(Beijerinckiaceae)的微生物含量下降,而甲基杆菌科(Methylobacteriaceae)的微生物含量增加,这些菌群随季节变化而变化^[30]。

此外,同一地理位置环境中的光照、温度、含水量也在不同程度上影响着叶际微生物的组成。Balint - Kurti 等发现,光照影响玉米叶际微生物和植物之间的相互作用^[31]。Rastogi 等发现,夏季生菜 (*Lactuca sativa* var. *ramosa*) 叶际微生物以肠杆菌科 (Enterobacteriaceae) 为主,到冬季肠杆菌丰度降低,而草酸杆菌科 (Oxalobacteraceae) 微生物数量增加^[21]。温度和水分在影响微生物组的构建过程中存在协同作用。Clotet 等发现,干旱能够显著影响微生物结构,酵母菌 (*Saccharomyces*) 可积累甘油等物质维持细胞内外水平衡,从而具有更强的抗旱能力,比细菌能更长时间地定殖在夏季植物的叶片上^[32]。

2.2 植物地下部分微生物群落的关键影响因素

植物地下部分的微生物受到的影响因素较多,包括土壤性质、寄主特性和人事操作等。

2.2.1 生物因素

植物根系分泌物中的营养物质、代谢产物和信号分子是影响根际微生物群落构建的主要驱动因素^[33-34],它们在不同程度上影响根际微生物群落的构建。碳源作为根系的主要代谢产物,主要包括大分子的果胶以及一些小分子的氨基酸和有机酸。细菌中的变形菌门 (Proteobacteria) 和拟杆菌门 (Bacteroidetes) 以及真菌中的肉座菌目 (Hypocreales) 和球囊霉属 (*Glomus*) 等能快速利用根际沉积物,从而在根际中显著富集^[35]。

其他代谢产物如 2,4 - 二乙酰氯葡萄糖醇、过氧化物酶和氧化脂质、苯丙烷类、类黄酮类、香豆素、三萜、*L* - 苹果酸及芳香类化合物等驱动着根际微生物群落的构建^[36]。Ahmad 等发现,苯并噁嗪类化合物的含量与细菌中变形菌门和真菌中球囊菌门的微生物含量呈正相关^[37-38]。Huang 等研究发现,三萜类化合物能够显著调节拟南芥根系细菌的生长,其中一些细菌能够将三萜类化合物分解,并利用分解产物中的棕榈酸作为增殖的碳源。此外,三萜类化合物中的拟南芥宁素 (*thalianin*) 和拟南芥啉素 (*arabidin*) 2 种化合物均可以通过调控拟南芥根系细菌群落的组成来提高植物的抗性^[39]。

植物根系分泌的一些信号物质如水杨酸 (*salicylic acid*, SA) 和茉莉酸 (*jasmonic acid*, JA), 不仅在限制植物毒性病原体的生长方面发挥着重要作用,而且在维持微生物成员的稳定性方面也起着关键性作用。Pieterse 等发现,SA 的生物合成和信号通路是组装正常根系微生物群所必需的,并且可

以调节特定细菌在根系的定殖;JA 在叶部微生物的调节过程中发挥重要作用^[40]。Kniskern 等发现,SA 和 JA 对拟南芥叶际微生物的影响存在差异;关于茉莉酸甲酯 (MeJA) 对植物微生物群落的调节作用也有相应的报道,它可以激活茉莉酸途径,从而改变根际微生物群落的组成^[41]。Carvalhais 等发现,外施茉莉酸甲酯在激活 JA 信号通路时,一些与拟南芥生长相关的烟酸芽孢杆菌 (*Bacillus niacini*) 和恶臭假单胞菌 (*Pseudomonas putida*) 的群落生长受到抑制,而一些与杀虫毒素和抗菌物质产生相关的细菌会显著富集^[42]。

病原菌的入侵也是改变寄主微生物组的重要因素之一。病原菌入侵寄主植物后,会随之扩繁到寄主植物的不同部位,从而对不同部位的微生物群落造成影响。立枯丝核菌 (*Rhizoctonia solani*) 侵染甜菜 (*Beta vulgaris* L.) 后,一些细菌科如噬几丁质菌科 (Chitinophagaceae) 和黄杆菌科 (Flavobacteriaceae) 微生物在甜菜根内的含量显著上升^[43]。小麦 (*Triticum aestivum* L.) 在受到立枯丝核菌 (*R. solani*) 的侵染后,一些益生菌属如噬几丁质菌属 (*Chitinophaga*)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 和黄杆菌属 (*Flavobacterium*) 的微生物含量与侵染年限呈正相关^[44]。假禾镰孢菌 (*Fusarium pseudograminearum*) 侵染小麦后,导致小麦根际和根内均有优势菌嗜根寡养单胞菌 (*Stenotrophomonas rhizophila*) 的明显富集,接种富集的优势菌株会促进植物生长,并抑制病害的发生^[45]。

2.2.2 非生物因素

不同的土壤源对于寄主植物根际群落的组装影响不同。Sun 等发现,不同类型的土壤经过相同的耕作方式后,熟化土壤的微生物变化趋势与母质的类型存在很大的相关性^[46]。Liu 等对比发现,在不同类型的土壤中,大豆根际微生物群落中细菌门的富集模式存在显著差异,厚壁菌门和拟杆菌门 (Bacteroidetes) 分别在农业土壤和森林土壤根际中显著富集^[47]。

此外,人事操作对于土壤微生物群落的组成也有较大的影响。研究表明,不同的施肥模式可以显著影响土壤微生物的群落组成^[48]。Hu 等通过 16S rRNA 估算不同施肥方式下土壤细菌丰度,结果表明,氮磷钾处理和未施肥对照之间没有显著差异,化肥及有机肥的施加均使细菌丰度显著提高^[38]。对于细菌群落而言,Xun 等发现,长期配施有机肥的红壤,其酶活性和细菌的多样性维持在较高水平,配

施无机肥的红壤的酶活性和细菌的多样性显著下降^[49]。对于真菌群落而言,Bei 等的研究显示,在短期无机肥和有机肥处理之间的真菌丰富度没有显著差异,但长期施用无机肥会导致真菌多样性下降、致病真菌类群丰度提高,而施用有机肥可在减轻该情况的同时,增加细菌群落的多样性,如变形菌门(Proteobacteria)和厚壁菌门的相对丰度提高^[50-51]。

适宜的种植模式不仅能够促进植物均衡利用土壤中的养分,还能在一定程度上改善土壤微生物结构,起到预防病虫害和草害的作用,如通过轮作和间作可打破植物寄主和病原体之间的联系,减轻病原体对作物生产的负面影响。Zhou 等发现,花生(*Arachis hypogaea* Linn.)与玉米、大豆(*Glycine max* Merr.)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)轮作,能够显著降低花生根部拮抗尖刀镰孢菌的微生物含量,减少根腐病的发生^[52]。番茄和洋葱的间作研究也证实,分蘖洋葱(*Allium cepa*)根际分泌的二氢槲皮素能改变番茄根际中芽孢杆菌的定殖,而芽孢杆菌能够保护番茄免于病原菌的侵染^[53]。Wang 等发现,玉米和花生间作能够使花生根际富集假单胞菌属(*Pseudomonas*)微生物,它们可分泌铁载体,通过铁竞争抑制土传病害的发生,促进花生对铁的吸收^[54]。

3 微生物组在植物病害防治中的作用

植物招募的有益微生物可作为植物微生物组的关键类群,通过多种直接和间接的作用机制来提高植物对病害的抵御能力,例如诱导植物防御系统^[55]、直接分泌抗真菌物质以及与病原菌竞争资源和生态位等^[56]。这些机制并非单独触发,有时可能多个机制共同发挥作用。

3.1 微生物组的相互作用

有益微生物与病原菌的竞争本质是资源竞争,在同一空间中,微生物可以竞争空间、营养物质等。有益微生物比病原微生物对空间和营养物质的争夺能力更强,可通过减少病原菌的生存空间以及可利用的营养,限制病原菌的生长,从而降低病害的发生程度。Ge 等发现,在西瓜(*Citrullus lanatus*)枯萎病病害严重暴发的土壤中,大量非致病性镰刀菌存在于健康西瓜的根际中,与致病性镰刀菌竞争有限的生存空间,降低致病性镰刀菌在西瓜植株上的定殖数量,从而显著降低西瓜枯萎病的发病程度^[57]。此外,植物根际和土壤中的枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)可通过与病原菌相互竞争达到生防效果^[58]。

营养物质的争夺也是有益微生物限制病原菌生长的主要方式之一。部分根际有益微生物能够产生嗜铁素,吸收环境中的可利用铁,限制病原菌正常生长发育,从而减轻病害的发生程度^[59]。番茄根际中的益生菌通过与青枯菌竞争铁营养,影响青枯菌的生长来降低番茄青枯病的发生程度^[60]。黑点病菌侵染柑橘时,柑橘叶部富集鞘脂单胞菌属(*Sphingomonas*)、泛菌属(*Pantoea*)和甲基杆菌属(*Methylobacterium*)微生物,这些微生物可以通过抑制病原菌的孢子萌发、裂解菌丝或对铁元素的竞争,抑制黑点病原菌的生长繁殖,降低病害发生^[61]。

益生菌可以通过改善环境来吸引有益微生物和降低病原菌的丰度。丛枝真菌(AMF)^[62]、木霉(*Trichoderma*)^[63]和珊瑚球菌属黏细菌^[64]通过改善土壤环境来增加土壤中放线菌的丰度,降低尖孢镰刀菌的丰度,抑制病害的发生^[65]。

3.2 诱导寄主植物抗性

有益微生物可以通过调节激素水平或者激活植物的免疫系统来提升寄主对于有害生物的抵抗能力,即诱导系统抗性(induced systemic resistance, ISR)。大多芽孢杆菌能促进棉花植株生长,同时可通过激活棉花植株的酶活性来提升防御能力,增强棉花的系统抗病性,有效预防棉花黄萎病的发生^[66]。当植物遭受有害微生物的侵染时,会通过改变自身代谢来吸引有益微生物,有益微生物可通过增强植物的免疫力来减轻发病程度。Berendsen 等发现,霜霉菌侵染拟南芥叶部时,在拟南芥根际会显著富集寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)、黄单胞菌属(*Xanthomonas*)、微杆菌属(*Microbacterium*)等,它们共同增强拟南芥系统抗性,同时促进拟南芥的生长^[67]。越来越多的研究表明,微生物在提升作物抗性中发挥着重要作用(表1)。

4 合成菌群的应用

近年来,从微生态层面对植物病害进行防治已成为生物防治研究的热点,通过微生物组学可发现更多对植物有益的功能菌群。Deyett 等发现,患中度皮尔斯病的葡萄藤蔓汁液微生物群落的多样性明显高于健康和患重度皮尔斯病的葡萄藤蔓汁液,患病后甲基杆菌(*Methylobacterium*)、放线菌(*Actinomyces*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)等多种益生菌特异性富集,从而提升病害的抵抗能力,提高产量^[77]。

表 1 植物微生物的主要生态功能及其作用机制

植物宿主	有益微生物	作用机制	主要表现	参考文献
拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	假单胞菌(<i>Pseudomonas simiae</i>) WCS417	促进营养吸收	产生铁胁迫,促进植物对铁元素的吸收	[68]
	印度梨形孢(<i>Piriformospora indica</i>)		通过磷转运蛋白促进寄主对磷元素的吸收	[69]
花生/玉米(<i>A. hypogaea</i> Linn.) /(<i>Z. mays</i> L.)	假单胞菌属(<i>Pseudomonas</i>)	促进营养吸收	假单胞菌属分泌的铁载体能够促进花生对于铁营养的吸收	[57]
西瓜(<i>Citrullus lanatus</i>)	轮枝镰刀菌(<i>Fusarium verticillioides</i>)、腐皮镰刀菌(<i>F. solani</i>)	竞争	与病原菌竞争生态位	[60]
番茄(<i>S. lycopersicum</i> L.)	枯草芽孢杆菌(<i>Bacillus subtilis</i>) FB17	竞争	在寄主根系形成生物膜阻碍病菌侵染	[70]
烟草(<i>Nicotiana tabacum</i> L.)	解淀粉芽孢杆菌(<i>B. amyloliquefaciens</i>) ZM9	竞争	通过生态位排斥机制有效控制烟草青枯病	[71]
	假单胞菌(<i>P. chlororaphis</i>) PCL1391	拮抗	产生吩吩类化合物抑制尖刀镰孢菌的生长	[72]
柑橘(<i>Citrus reticulata</i> Blanco.)	鞘脂单胞菌属(<i>Sphingobium</i>)	拮抗	分泌抑制性铁载体抑制病原菌对于铁的吸收	[64]
番茄(<i>S. lycopersicum</i> L.)	泛菌属(<i>Pantoea</i>)、甲基杆菌属(<i>Methylobacterium</i>)	拮抗	抑制病菌孢子萌发和和菌丝生长	[64]
	噬几丁质菌(<i>Chitinophaga eiseniae</i>)		直接拮抗病原菌,且有高度的专一性	[73]
小麦(<i>T. aestivum</i> L.)	雷夫松氏细菌(<i>Leifsonia aquatica</i>)	拮抗	降低青枯病病原菌毒力基因的表达	[74]
	荧光假单胞菌(<i>P. fluorescens</i>)		通过产生抗真菌物质	[74]
番茄(<i>S. lycopersicum</i> L.)	枯草芽孢杆菌(<i>B. subtilis</i>)、贝莱斯芽孢杆菌(<i>B. velezensis</i>)	拮抗	提高防御酶的活性和植物激素信号通路增强植物抗病性	[75]
拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	黄单胞菌属(<i>Xanthomonas</i>)、嗜麦芽窄食单胞菌(<i>Stenotrophomonas maltophilia</i>)、微杆菌(<i>Microbacterium</i>)	诱导系统抗性	系统性地诱导拟南芥产生对霜霉病原菌的抗性,促进拟南芥的生长	[69]
番茄(<i>S. lycopersicum</i> L.)	黄杆菌(<i>M. maritipicum</i>)	诱导系统抗性	分泌抑制性铁载体抑制病原菌对于铁的吸收	[62]
小麦(<i>T. aestivum</i> L.)	嗜根寡养单胞菌(SR80) (<i>S. rhizophila</i>) (SR80)	诱导系统抗性	正向诱导多个防御基因的表达	[45]
香蕉(<i>Musa nana</i> Lour.)	裂壳菌(<i>Schizothecium</i>)	诱导系统抗性	诱导寄主产生系列抗氧化保护酶	[76]

在此基础上,研究人员发现,将微生物组学研究中发现的有益微生物组成合成菌群(synthetic microbial community, SynCom),能够更显著地提高作物产量和质量,且在防治病害中发挥着越来越重要的作用。相比单一的益生菌剂,合成的微生物菌剂效果更加稳定。Zhang 等发现,籼稻的氮素利用率高于粳稻,是由于籼稻比粳稻有更高的微生物多样性,其中包括更多氮代谢相关的属^[78]。冀宇等将植物根际促生菌苍白杆菌(*Ochrobactrum*)、淡紫拟青

霉(*Purpureocillium lilacinum*)和红灰链霉(*Streptomyces rubrogriseus*)等3种功能菌复配成复合微生物菌剂,该菌剂对黄瓜根结线虫病害田间防效可达到56.5%^[79]。Chen 等通过研究大豆孢囊线虫土壤微生物组发现,将抑制土和感病土混合后可以增加子囊菌门微生物的数量,从而降低病害的发生程度^[80]。Niu 等构建了以阴沟肠杆菌(*Enterobacter cloacae*)为关键物种的合成微生物群,能够显著降低拟轮枝镰孢菌(*F. verticillioides*)在玉米上的定殖,

从而降低玉米苗枯病的发病率^[81]。

5 讨论与结论

综上所述,近年来国内外对植物微生物群落构建的驱动因素、微生物与寄主的相互作用机制和合成微生物的应用等方面均有了初步的了解,但仍存在一些问题亟待进一步探究:(1)基于调整单因素变量开展的植物微生物群落影响因素研究不足以还原植物所处的高度复杂环境。针对多因素影响微生物群落变化的机理展开深入研究,将为提高核心微生物应对逆境的能力奠定理论基础。随着测序技术的不断发展,宏基因组、转录组、蛋白组、代谢组、培养组等多组学手段日臻成熟,基于以上技术手段进行数据综合分析,有助于阐明微生物群落之间的相互作用机制,提升核心微生物在环境中的竞争力。(2)植物在遭受逆境时会招募有益微生物来降低受害程度,但具体哪些信号分子在招募有益微生物的过程中发挥作用,以及有益微生物提升寄主抗性的机制仍不清楚。例如,在抗感番茄的根际微生物组研究中,仅发现抗性品种招募了黄杆菌属菌株来提升寄主的抗病性,却未阐明其作用机理。(3)植物中大部分内生或寄生微生物无法分离培养,这阻碍了合成菌群的发展。在构建合成菌群时,对于土壤而言,微生物多样性越高越有助于在环境中存活并发挥相应的功能,但是合成菌群的数量并非越多越好,在有限的资源和空间中较高的微生物多样性会加剧微生物群落之间的竞争。因此,需要明确合成菌群中物种多样性、关键物种以及初始成员的比例。(4)针对合成菌群效果不稳定的问题,可尝试通过由卡拉胶、海藻酸盐、纤维素凝胶、聚丙烯酰胺等有机材料构建的载体来提升合成微生物菌群的田间稳定性。

参考文献:

- [1] Sriswasdi S, Yang C C, Iwasaki W. Generalist species drive microbial dispersion and evolution [J]. *Nature Communications*, 2017, 8 (1): 1162.
- [2] Müller D B, Vogel C, Bai Y, et al. The plant microbiota: systems – level insights and perspectives [J]. *Annual Review of Genetics*, 2016, 50: 211 – 234.
- [3] Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, et al. Plant – microbiome interactions: from community assembly to plant health [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18: 607 – 621.
- [4] Sánchez – Cañizares C, Jorrión B, Poole P S, et al. Understanding the holobiont: the interdependence of plants and their microbiome [J].

Current Opinion in Microbiology, 2017, 38: 188 – 196.

- [5] Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, et al. Fungal – bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning [J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 4841.
- [6] Hardoim P R, van Overbeek L S, Berg G, et al. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes [J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2015, 79 (3): 293 – 320.
- [7] Gao M, Xiong C, Gao C, et al. Disease – induced changes in plant microbiome assembly and functional adaptation [J]. *Microbiome*, 2021, 9 (1): 187.
- [8] 周芳芳, 李晓婷, 汤利. 合成菌群促生抗逆功能的研究进展 [J]. *土壤*, 2023, 55 (6): 1170 – 1175.
- [9] Peiffer J A, Spor A, Koren O, et al. Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110 (16): 6548 – 6553.
- [10] 张历, 杨森, 魏惠军, 等. 蔬菜根际微生物分析 [J]. *天津农业科学*, 1996, 4 (2): 17 – 19.
- [11] Cordovez V, Dini – Andreote F, Carrión V J, et al. Ecology and evolution of plant microbiomes [J]. *Annual Review of Microbiology*, 2019, 73: 69 – 88.
- [12] 马理, 刘文菊. 不同生育期施用微生物菌剂对设施番茄生产和土壤养分的影响 [J]. *蔬菜*, 2023 (10): 35 – 40.
- [13] Edwards J, Johnson C, Santos – Medellín C, et al. Structure, variation, and assembly of the root – associated microbiomes of rice [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112 (8): E911 – E920.
- [14] Fan K K, Cardona C, Li Y T, et al. Rhizosphere – associated bacterial network structure and spatial distribution differ significantly from bulk soil in wheat crop fields [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 113: 275 – 284.
- [15] Walters W A, Jin Z, Youngblut N, et al. Large – scale replicated field study of maize rhizosphere identifies heritable microbes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115 (28): 7368 – 7373.
- [16] 郭令紫, 李兴红, 张玮, 等. 微生物组学在葡萄枝干病害防治中的研究进展 [J]. *中国果树*, 2021 (5): 1 – 6.
- [17] 张婷, 黎烨, 熊娟, 等. 番茄不同生态位内生菌的菌群结构组成和差异性分析 [J]. *基因组学与应用生物学*, 2020, 39 (12): 5558 – 5566.
- [18] Xiong C, Singh B K, He J Z, et al. Plant developmental stage drives the differentiation in ecological role of the maize microbiome [J]. *Microbiome*, 2021, 9 (1): 171.
- [19] 任春光, 苏文文, 潘丽珊, 等. 基于高通量测序研究猕猴桃苗不同生育期根际真菌群落结构及多样性 [J]. *土壤*, 2021, 53 (3): 545 – 554.
- [20] Martins G, Miot – Sertier C, Lauga B, et al. Grape berry bacterial microbiota: impact of the ripening process and the farming system [J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2012, 158 (2): 93 – 100.

- [21] Rastogi G, Coaker G L, Leveau J H J. New insights into the structure and function of phyllosphere microbiota through high – throughput molecular approaches[J]. FEMS Microbiology Letters, 2013, 348(1): 1 – 10.
- [22] Vorholt J A. Microbial life in the phyllosphere[J]. Nature Reviews Microbiology, 2012, 10(12): 828 – 840.
- [23] Liu H W, Brettell L E, Singh B. Linking the phyllosphere microbiome to plant health[J]. Trends in Plant Science, 2020, 25(9): 841 – 844.
- [24] 李莹, 熊立瑰, 黄芳芳, 等. 园艺植物叶际微生物研究进展[J]. 植物生理学报, 2022, 58(10): 1829 – 1839.
- [25] Lambais M R, Crowley D E, Cury J C, et al. Bacterial diversity in tree canopies of the Atlantic forest[J]. Science, 2006, 312(5782): 1917.
- [26] van der Wal A, Leveau J H J. Modelling sugar diffusion across plant leaf cuticles: the effect of free water on substrate availability to phyllosphere bacteria[J]. Environmental Microbiology, 2011, 13(3): 792 – 797.
- [27] Remus – Emsermann M N P, Vorholt J A. Complexities of microbial life on leaf surfaces[J]. Microbe Magazine, 2014, 9(11): 448 – 452.
- [28] Finkel O M, Burch A Y, Elad T, et al. Distance – decay relationships partially determine diversity patterns of phyllosphere bacteria on *Tamarix* trees across the Sonoran Desert[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(17): 6187 – 6193.
- [29] Agler M T, Ruhe J, Kroll S, et al. Microbial hub taxa link host and abiotic factors to plant microbiome variation[J]. PLoS Biology, 2016, 14(1): e1002352.
- [30] Jackson C R, Denney W C. Annual and seasonal variation in the phyllosphere bacterial community associated with leaves of the southern *Magnolia* (*Magnolia grandiflora*) [J]. Microbial Ecology, 2011, 61(1): 113 – 122.
- [31] Balint – Kurti P, Simmons S J, Blum J E, et al. Maize leaf epiphytic bacteria diversity patterns are genetically correlated with resistance to fungal pathogen infection[J]. Molecular Plant – Microbe Interactions, 2010, 23(4): 473 – 484.
- [32] Clotet J, Posas F. Control of cell cycle in response to osmotic stress: lessons from yeast[J]. Methods Enzymol, 2007, 428: 63 – 76.
- [33] Sasse J, Martinoia E, Northen T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? [J]. Trends in Plant Science, 2018, 23(1): 25 – 41.
- [34] 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: 470 – 480.
- [35] Hannula S E, Boschker H T S, de Boer W, et al. ¹³C pulse – labeling assessment of the community structure of active fungi in the rhizosphere of a genetically starch – modified potato (*Solanum tuberosum*) cultivar and its parental isoline[J]. The New Phytologist, 2012, 194(3): 784 – 799.
- [36] 丁娜, 林华, 张学洪, 等. 植物根系分泌物与根际微生物交互作用机制研究进展[J]. 土壤通报, 2022, 53(5): 1212 – 1219.
- [37] Ahmad S, Veyrat N, Gordon – Weeks R, et al. Benzoxazinoid metabolites regulate innate immunity against aphids and fungi in maize[J]. Plant Physiology, 2011, 157(1): 317 – 327.
- [38] Hu L F, Robert C A M, Cadot S, et al. Root exudate metabolites drive plant – soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota[J]. Nature Communications, 2018, 9(1): 2738.
- [39] Huang A C, Jiang T, Liu Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota[J]. Science, 2019, 364(6440): eaau6389.
- [40] Pieterse C M J, van der Does D, Zamioudis C, et al. Hormonal modulation of plant immunity[J]. Annual Review of Cell and Developmental Biology, 2012, 28: 489 – 521.
- [41] Kniskern J M, Traw M B, Bergelson J. Salicylic acid and jasmonic acid signaling defense pathways reduce natural bacterial diversity on *Arabidopsis thaliana* [J]. Molecular Plant – Microbe Interactions, 2007, 20(12): 1512 – 1522.
- [42] Carvalhais L C, Dennis P G, Badri D V, et al. Linking jasmonic acid signaling, root exudates, and rhizosphere microbiomes[J]. Molecular Plant – Microbe Interactions, 2015, 28(9): 1049 – 1058.
- [43] Carrión V J, Perez – Jaramillo J, Cordovez V, et al. Pathogen – induced activation of disease – suppressive functions in the endophytic root microbiome[J]. Science, 2019, 366(6465): 606 – 612.
- [44] Yin C T, Casa Vargas J M, Schlatter D C, et al. Rhizosphere community selection reveals bacteria associated with reduced root disease[J]. Microbiome, 2021, 9(1): 86.
- [45] Liu H W, Li J Y, Carvalhais L C, et al. Evidence for the plant recruitment of beneficial microbes to suppress soil – borne pathogens[J]. The New Phytologist, 2021, 229(5): 2873 – 2885.
- [46] Sun L, Gao J S, Huang T, et al. Parental material and cultivation determine soil bacterial community structure and fertility[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2015, 91(1): 1 – 10.
- [47] Liu H W, Brettell L E. Plant defense by VOC – induced microbial priming[J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(3): 187 – 189.
- [48] 李馨宇, 姜宇, 米刚. 不同施肥模式对土壤微生物数量和酶活性及小麦产量的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2023(1): 13 – 17.
- [49] Xun W B, Xu Z H, Li W D, et al. Long – term organic – inorganic fertilization ensures great soil productivity and bacterial diversity after natural – to – agricultural ecosystem conversion[J]. Journal of Microbiology, 2016, 54(9): 611 – 617.
- [50] Bei S K, Zhang Y L, Li T T, et al. Response of the soil microbial community to different fertilizer inputs in a wheat – maize rotation on a calcareous soil[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2018, 260: 58 – 69.
- [51] Guo Z, Han J C, Li J, et al. Effects of long – term fertilization on soil organic carbon mineralization and microbial community structure[J]. PLoS One, 2019, 14(4): e0216006.

- [52] Zhou Y Y, Yang Z, Liu J G, et al. Crop rotation and native microbiome inoculation restore soil capacity to suppress a root disease[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 8126.
- [53] Zhou X G, Zhang J Y, Khashi U R M, et al. Interspecific plant interaction via root exudates structures the disease suppressiveness of rhizosphere microbiomes[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(5): 849 – 864.
- [54] 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.
- [55] Pieterse C M J, Zamioudis C, Berendsen R L, et al. Induced systemic resistance by beneficial microbes[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2014, 52: 347 – 375.
- [56] Saxena A K, Kumar M, Chakdar H, et al. *Bacillus* species in soil as a natural resource for plant health and nutrition[J]. *Journal of applied microbiology*, 2020, 128(6): 1583 – 1594.
- [57] Ge A H, Liang Z H, Xiao J L, et al. Microbial assembly and association network in watermelon rhizosphere after soil fumigation for *Fusarium* wilt control[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 312: 107336.
- [58] Shafi J, Tian H, Ji M. *Bacillus* species as versatile weapons for plant pathogens: a review [J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2017, 31: 446 – 459.
- [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): 1117.
- [60] 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.
- [61] Li P D, Zhu Z R, Zhang Y Z, et al. The phyllosphere microbiome shifts toward combating melanose pathogen[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 56.
- [62] 李梦飞, 陈晓霞, 廖礼彬, 等. 丛枝菌根真菌联合拮抗菌对花椒根腐病的防治作用[J]. *西南农业学报*, 2023, 36(11): 2391 – 2400.
- [63] 邹佳迅, 范晓旭, 宋福强. 木霉 (*Trichoderma* spp.) 对植物土传病害生防机制的研究进展[J]. *大豆科学*, 2017, 36(6): 970 – 977.
- [64] Wang M, Xiang L, Jiang W, et al. Soil arbuscular mycorrhizal fungal community structure and diversity in apple orchards with different replant disease severity around Bohai Bay, China[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 177: 104524.
- [65] 王瑞飞, 孔盈利, 魏艺璇, 等. 菌剂对鸡粪 – 生物炭堆肥理化性质和微生物群落结构的影响[J]. *江苏农业学报*, 2023, 39(4): 966 – 977.
- [66] 佐长庚, 王静怡, 牛新湘, 等. 内生菌与根际细菌对棉花的促生与诱导抗病作用[J]. *西南农业学报*, 2022, 35(4): 757 – 763.
- [67] Berendsen R L, Vismans G, Yu K, et al. Disease – induced assemblage of a plant – beneficial bacterial consortium[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(6): 1496 – 1507.
- [68] Zamioudis C, Korteland J, van Pelt J A, et al. Rhizobacterial volatiles and photosynthesis – related signals coordinate MYB72 expression in *Arabidopsis* roots during onset of induced systemic resistance and iron – deficiency responses[J]. *The Plant Journal*, 2015, 84(2): 309 – 322.
- [69] Yadav V, Kumar M, Deep D K, et al. Withdrawal: a phosphate transporter from the root endophytic fungus *Piriformospora indica* plays a role in phosphate transport to the host plant[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2021, 296: 100457.
- [70] Rudrappa T, Czymmek K J, Paré P W, et al. Root – secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(3): 1547 – 1556.
- [71] Wu B, Wang X, Yang L, et al. Effects of *Bacillus amyloliquefaciens* ZM9 on bacterial wilt and rhizosphere microbial communities of tobacco[J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, 103: 1 – 12.
- [72] Mazurier S, Corberand T, Lemanceau P, et al. Phenazine antibiotics produced by fluorescent pseudomonads contribute to natural soil suppressiveness to *Fusarium* wilt[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3(8): 977 – 991.
- [73] 尹家康. 利用微生物组防治番茄青枯病的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
- [74] Weller D M, Raaijmakers J M, Gardener B B, et al. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2002, 40: 309 – 348.
- [75] 李长印. 硒联合茉莉酸甲酯防治番茄灰霉病的微生物学机制[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
- [76] 农倩, 张雯龙, 蓝桃菊, 等. 一株抗香蕉枯萎病 DSE 菌株的筛选鉴定及抗病机理初探[J]. *热带作物学报*, 2017, 38(3): 559 – 564.
- [77] Deyett E, Rolshausen P E. Temporal dynamics of the sap microbiome of grapevine under high pierce's disease pressure[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1246.
- [78] Zhang J Y, Liu Y X, Zhang N, et al. NRT1.1B is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field – grown rice[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(6): 676 – 684.
- [79] 冀宇, 武云鹏, 王胤, 等. 功能型复合微生物菌剂防治黄瓜根结线虫的研究[J]. *中国生物防治学报*, 2016, 32(4): 493 – 502.
- [80] Chen S Y. Suppression of *Heterodera glycines* in soils from fields with long – term soybean monoculture[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2007, 17(2): 125 – 134.
- [81] Niu B, Paulson J N, Zheng X Q, et al. Simplified and representative bacterial community of maize roots[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(12): E2450 – E2459.