



根际微生物与植物再植病的发生发展关系

张蕾^{1,2}, 徐慧敏¹, 朱宝利^{2*}

¹ 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875

² 中国科学院微生物研究所, 北京 100101

摘要: 植物再植病严重危害农作物的生长发育, 形成原因复杂, 最新的研究显示它与根际微生态的变化相关, 其中主要涉及根际微生物菌群结构的变化。现代高通量测序技术的迅速推广使得根际微生物和再植病间关系成为新的研究热点; 本文根据国内外植物再植病病因、根际土壤微生物多样性以及它们与植物生长发育关系等多方面的研究成果, 综合分析植物再植病与根际微生物间的关系, 以期从根际微生物种群动态变化的角度认识植物再植病的病因并为防治提供新的思路。

关键词: 植物再植病, 根际微生物, 高通量测序

植物生长发育与根际微生物的关系十分密切。一般而言, 植物正常的生长发育离不开土壤微生物的协助, 而土壤微生物也从植物根系获取营养物质以维持自身的生长与繁殖。正常条件下, 植物根系、土壤及根际微生物所形成的根际微生态维持着一个动态平衡。然而, 当某一耕地长时间连作后, 这一平衡会被打破, 导致土壤理化性质及根际微生物群落发生一系列变化。若土壤有害微生物种群逐渐发展成为优势菌群, 那么将导致再植病的发生, 从而严重地危害着植物的生长发育和产量。

1 根际微生物

根际(Rhizosphere)是指植物根系周围, 受到

根系分泌物影响的狭小土壤区域, 理化特性以及生物学活性明显不同于原土体。生活在该区域的微生物比根际外土壤微生物更易受到植物根系的影响, 丰度和多样性也有很大差异, 因此被称为根际微生物(Rhizosphere microbiome)或根际土壤微生物(Rhizosphere soil microbiome)。由于根际的范围大小受土壤类型、植物种类、植物生长时期、生长年限等多方面因素的影响, 根际的具体范围及与根际外的分界线仍没有统一定论。

根际微生物数量巨大, 且种类繁多, 据统计每克根际土壤所含的微生物数量高达 10^{11} 个^[1], 微生物种类超过3万种^[2]。根际微生物的基因组综合称为元基因组(或宏基因组), 其大小远远大于宿主植物基因组, 因此又被称为植物的第二基因组。

基金项目: 国家“973计划”(2015CB554200)

*通信作者。Tel/Fax: +86-10-64807362; E-mail: zhubaoli@im.ac.cn

收稿日期: 2015-11-11; 修回日期: 2016-02-23; 网络出版日期: 2016-03-11

随着微生物研究体系与技术方法的不断成熟,对根际微生物的研究已从传统的细菌与放线菌等基础研究,深入到微生物与农业、环境和生态等多个应用性研究领域。其中根际微生物与植物生长发育及植物病虫害的研究已成为近年来的热点问题,如Mendes等比较了分别种植在抑病型土壤和利病型土壤中的甜菜根际微生物群落的差异,发现假单胞菌科和乳杆菌科在不同土壤中相对丰度的差异是影响土壤抗病性的主要因素^[2]。本课题组以不施肥以及施以生防菌肥的西瓜重茬土壤为研究对象,利用高通量测序技术比较土壤微生物结构组成以及真菌、细菌的菌群结构差异,发现生防菌肥处理会导致土壤中细菌和真菌的相对丰度值发生变化,土壤中的优势菌属也发生变化,由包含多种土传病原菌的镰刀菌属转向以拮抗菌为主的芽孢杆菌属(本结果尚未发表)。

2 根际微生物与植物的相互作用

2.1 植物对根际微生物群落的调控

植物可影响其根际微生物群落的组成,尤其对植物个体根际所特有的微生物群落的生物量和结构影响深远。Bressan等对同种拟南芥野生型和转基因型的根际微生物进行研究,发现相同物种在基因表达上的微小差异也会导致根际微生物群落的显著差异^[3]。Alekklett等对桔黄山柳菊(Orange hawkweed-*Pilosella aurantiaca*)以及相近物种滨菊(Oxeye daisy-*Leucanthemum vulgare*)和阿尔色三叶草(Alsike clover-*Trifolium hybridum*)的根际微生物进行研究,发现这些物种即使生长在相同的环境下,彼此间距离相互靠近,其根际微生物也截然不同^[4]。这些研究都证明了宿主基因型是影响根际微生物群落结构的主要原因。此外,也有实验证明土壤类型也会影响根际微生物的群落结构^[5]。

现有研究表明,植物根际微生物群落的形成

是一个连续的过程。首先,土壤的理化性质以及土壤形成进程决定了该土壤所具有的全部微生物种类——“微生物种子库”^[6]。根际微生物即从这个“种子库”中产生。由于土壤的高度异质性,植物地下部分在土壤中的空间位置不同将决定其接触不同种类的微生物;最后,通过植物根系分泌物或次生代谢产物,植物种类和基因型将选择和决定根际中的优势微生物,并形成该物种所具有的独特根际微生物群落结构^[7]。在此过程中,植物根系的形态、根系分泌物及次生代谢产物的种类和产量都会对微生物在根际的定殖和繁殖产生影响。

2.2 根际微生物对植物生长发育的影响

大量的研究表明,根际微生物与植物的生长发育状态密切相关。根据根际微生物对植物的影响可将其分为3类:(1)有益根际微生物,包括根系内生菌、丛枝菌根真菌(AMF)和根际促生菌(PGPR)等。这些土壤微生物在植物生长发育过程中发挥着积极作用,包括促进植物生长发育,调节植物免疫系统、协助植物抵抗病原菌的入侵等等^[8-10]。(2)包括各类病原菌在内的有害微生物。如引起西瓜连坐障碍的主要病原菌茄病镰刀菌(*Fusarium solani*)和尖孢镰刀菌(*F. oxysporum*)。这些病原菌除了直接影响植物外,有些还会对拮抗微生物产生负面影响^[11]。(3)包括共生菌在内的中性根际微生物。这些微生物不会直接作用于植物,但其增长繁殖等生命活动会对其他微生物群落产生影响,从而间接影响植物的生长发育过程。

根际微生物与植物的相互作用在很大程度上影响植物自身的生长和发育。尽管植物根系对根际微生物菌群的选择机制仍然未知,但根际微生物对维持植物健康和土壤肥力具有重要的生态学意义^[12]。

3 再植病与根际微生物间的关系

一直以来,研究人员致力于探究再植病发病

的根本原因。Bever等提出植物和土壤间可能存在着相互作用的机制, 植物种群会影响土壤生物群落构成及一些非生物因素, 而土壤中生物群落的变化也会影响所种植植物的生长发育, 即所谓的植物—土壤反馈机制, 根据反馈对植物及其后代的影响, 可以分为正反馈、负反馈和中性反馈^[13]。而再植病的发生就是由于单一作物多年连续种植导致植物—土壤负反馈作用的结果。这种负反馈作用可以归纳为如图1所示的过程。单一作物多年连续种植导致土壤中某些营养元素的过度累积或消耗, 土壤的理化性状及生物学活性发生改变。而这一改变反过来又刺激根系分泌物及次生代谢产物的不正常分泌, 使得土壤微环境进一步朝着利于病原菌增殖的方向劣变, 导致病害发生严重, 植株生长发育受到抑制, 最终形成再植病。

3.1 再植导致根际微生物生态失衡

再植会导致土壤理化性状、根际微生物群落结构朝着不利于植物生长发育的方向发展。在不考虑化感作用的情况下, 再植病实际上是由于根际微生物生态失衡所导致的土传病害的严重发生^[14-15]。其中主要涉及到: (1) 病原微生物的大量增殖。多种土传病害的研究结果表明根系分泌物

(Root exudates)及植株残体为病原菌的生长和繁殖提供了充足的营养和寄主的同时, 根系分泌物还直接影响病原菌的活性, 促进病原真菌孢子萌发并诱导其大量定殖在连作土壤中, 最后形成以病原菌大量增殖、微生物多样性显著降低为特征的连作土壤微生物群落^[16-17]。Santhanam等研究发现, 作物连作时相对稳定的微生态环境定向影响着根际微生物的增殖, 再植病的发生就是病原微生物在土壤中大量增殖的结果^[18]。(2) 有益微生物受到抑制。根系分泌物促进病原微生物大量增殖的同时, 还会导致根际促生菌、菌根真菌等有益菌群丰度的显著下降, 并影响包含很多拮抗菌的假单胞菌(*Pseudomonas*)的群落组成^[19]。Notz等发现病原菌亦可抑制拮抗微生物的拮抗作用, 尖孢镰刀菌通过产生镰刀菌酸(Fusaric acid)抑制DAPG的生成, 从而直接抑制荧光假单胞菌CHA0 (*Pseudomonas fluorescens* CHA0)抵制病原菌的过程^[11]。此外, 还有研究表明土壤中病原真菌数量的增加会以有益真菌数量的减少为代价^[20]。(3) 微生物群落结构和功能受到影响。连作会导致微量元素(铁、锰、钙、镁等)以及酚酸类物质在根际大量积累, 使得根际朝着包含有更多病原菌的革兰氏阴性菌方向发展, 革兰氏阳性菌和AM

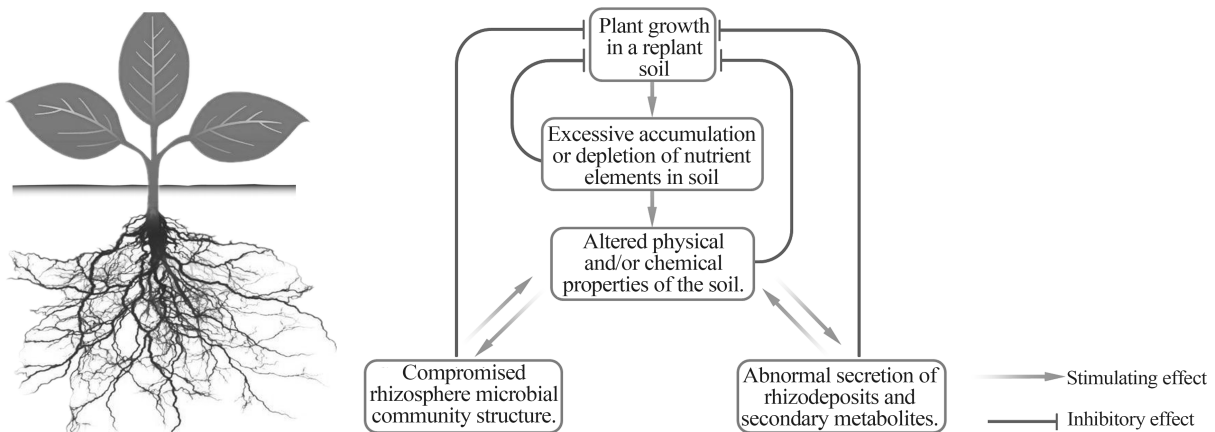


图 1. 植物再植导致植物-土壤负反馈

Figure 1. Illustration of the negative feedback loops in relation to the alterations in rhizosphere properties for plant growth in a replant soil.

菌根真菌(AM fungi)丰度下降, 根际微生物生物量和功能多样性受到很大影响, 菌群结构也发生变化^[21-23]。

3.2 抑病型土壤及其抗病机制

抑病型土壤(Disease suppressive soil)是指病原菌不能定殖或可以定殖, 但是没有危害或是危害较小、发病较轻的土壤^[24]。抑病型土壤的抗病能力主要来自于土壤中微生物的作用, 大量的灭菌实验也证明了这一点^[2]。根据抑病范围的不同, 抑病型土壤可进一步分为两类: (1) 普通型抑病土壤(Generally disease suppressive soil)。这种抑病性是土壤中所有微生物共同作用的结果, 具有广谱抗菌性, 但不可传递^[25]。(2) 专化型抑病土壤(Specifically disease suppressive soil)。这种抗性来源于对某一特定病原菌具有拮抗作用的土壤微生物或微生物群落, 具有可传递性, 需要单一作物长期连作并爆发严重的植物病害后才会形成^[2]。荷兰弗莱福兰省的小麦试验田中, 小麦全蚀病原菌*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*存在时, 单一种植小麦的试验田全蚀病发病率很高, 但连续种植小麦4-6轮后出现“全蚀下降”现象, 即土壤产生抗病性, 而小麦和其他作物轮作的试验田发病率则一直处于波动状态^[26]。

抑病型土壤的抗病机制可以归结为以下3个方面: (1) 竞争营养。如枯萎病抗性土壤中的恶臭假单胞菌WCS358r(*Pseudomonas putida* WCS358r)可分泌与铁离子形成螯合物的假单胞菌素-358(Pseudobactin-358), 垄断其他微生物对铁离子的吸收, 尤其是在铁离子帮助下才可萌发的各种尖刀镰孢专化型厚垣孢子^[27]。(2) 抗菌类物质的合成。荧光假单胞菌CHA0可产生1种具有广谱抗真菌作用的次生代谢产物2,4-DAPG, 小麦“全蚀下降”现象即与该类化合物在小麦根际的积累有关^[26]。此外, 荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens* spp.)还可以产生吡咯啉菌素(Pyrrrolnitrin)、1-羧基

吩嗪(1-Carboxylic Acid)、膝黄绿脓菌素(Pyoluteorin)等多种抗生素^[28]。(3) 调节植物免疫系统, 协助植物抵抗病原菌的入侵。促生菌荧光假单胞菌和非致病性尖孢镰刀菌Fo47 (*Fusarium oxysporum* Fo47)是番茄枯萎病抗性土壤中的拮抗菌, 其可诱导宿主植物产生对逆境的系统抗性, 即所谓的ISR^[29]。

3.3 栽培管理模式对根际微生物的影响

传统栽培管理对再植病的防治方法是使用熏蒸剂(多为溴甲烷)和人造杀虫剂。这类方法在消灭植物病原菌和害虫的同时, 还会广谱性的杀死其他土壤微生物, 造成原有的根际微生物群落结构紊乱, 导致根际土壤微生态失调。此外, 人工合成剂的大量使用会污染周围环境, 使植物长期处于一种亚健康状态, 反过来又会影响根际微生物群落造成恶性循环。Reeve等指出, 大多数实验中只进行1次熏蒸对微生物群落造成的影响可在数周或数月后恢复, 但是实际农业生产中熏蒸剂的长期重复使用将会对微生物群落造成长远而显著的影响^[15]。有机栽培管理主要是利用有机肥料和有机杀虫剂来防治再植病^[15], 如向土壤中添加病原菌的拮抗菌、AMF以及这些菌的生物制剂或肥料。这些微生物一方面与植物根系互惠互利, 如形成菌根提高植物成活率; 另一方面又能通过与病原菌的活力竞争, 提高植物的抗病性, 对植物根系健康以及根际微生态平衡的维持起到积极促进作用。

4 根际微生物研究现状和展望

4.1 新的研究方法和技术

研究显示, 环境样品中只有1%-5%的微生物可以在实验室进行分离和培养^[30]。分子生态学技术的发展打破了不可培养微生物研究的局限性, 研究人员能从环境样品中发现了大量不可培养的

微生物, 获得土壤微生物更全面的信息。最初是采用基于16S/18S rRNA的变性/温度梯度凝胶电泳(DGGE/TGGE)技术, 但该技术由于过程繁琐、分辨率低等原因使用已越来越少。随后的荧光原位杂交技术(FISH)以及在此基础上改良形成CARD-FISH技术实现了对微生物的空间定位和定性分析, 该技术具有的分子生物学精确性以及显微可视性进一步加深了研究人员对微生物群落了解^[5]。20世纪兴起的元基因组学通过高通量测序技术直接从环境样品中获得总DNA, 解决不可培养微生物问题的同时, 还克服了16S/18S rRNA PCR技术中引物专一性以及扩增特异性等问题。该技术已逐步成为研究根际微生物群落结构及其动态变化最普遍、高效的方法, 并推动了一系列新兴学科的建立和发展。(1) 宏转录组学(Meta-transcriptomics)。研究环境样品中所有微生物在某一特定状态下转录产生的所有RNA类型及拷贝数, 有助于将微生物群落及其功能联系在一起, 尤其是了解微生物应对环境变化所做出的快速反应^[31]。(2) 宏蛋白质组学(Meta-proteomics)。利用蛋白质组学技术在基因表达层面上研究环境中高表达基因, 并从蛋白质功能的角度推测可能的代谢途径以及信号转导途径, 从而认识环境样品中微生物的特定活性^[32]。(3) 功能宏基因组学(Functional metagenomics)。在宏基因组的基础上构建宏基因组文库, 筛选克隆表达产物并利用高通量测序等方法探索这些产物的基因信息。中国学者通过检测土壤中抗生素相关酶活性验证了该技术在发现新的抗性基因、探索抗性机制方面的潜力^[33]。

4.2 目前研究中存在的不足

连作土壤根际微生态的变化已成为土壤生态学领域的研究热点, 但现有研究中仍存在一些问题。(1) 病原微生物方面, 大多数研究更关注于病原细菌, 但真菌和线虫往往才是大多数再植病虫害的主要原因, 例如以镰刀菌属病原菌为主的真

菌病害, 以孢囊线虫和根结线虫感染引起的线虫病害等^[34-37]。(2) 元基因组研究更关注于系统发生方面, 导致现存的关于分类单元的信息有限。此外, 有些罕见的分类单元可能低于检测限度, 这将导致检测结果不准确。(3) 直接从环境样品提取的元基因组DNA中可能会存在一些死亡的或破碎的DNA片段, 这将导致测序结果不准确。因此, 有研究人员提出将研究方法扩展到功能宏基因组学和转录组学方面将会带来对根际微生物更全面、更深度的认识^[38]。

4.3 前景及展望

抑病型土壤的出现增强了研究人员从根际微生物方面解决再植病问题的信心。研究人员已从抑病型土壤中分离出抗性微生物, 对其理化特性及抗病机制进行研究, 并制成可投入于实际生产中的生物菌剂。然而, 研究表明这类生物制剂的保存期限较短, 且运用在不同类型的土壤上功效也不尽相同^[39]。因此尚需要研究人员进一步的探索和尝试。

为了进一步预防、减少甚至根治再植病的发生, 可在植物种植前检测土壤微生物元基因组, 了解是否有病原菌的存在, 并针对不同病原菌采取不同的治疗手段, 以期对再植病起到预防效果, 这尤其对于名贵、珍稀物种具有重大意义。种植植物后及时了解植物健康状况, 病害出现后立刻确定病原菌, 并施以专一抗性的拮抗微生物, 做到预防、治疗双管齐下, 可从最大限度上解决植物再植病的发生。

此外, 根际微生物中所含的微生物种类极多, 将研究领域仅仅局限在病原菌和生防菌方面是短浅狭隘的。因此, 需要充分利用高通量测序技术, 并积极创新研究方法, 以求全面地、深度地了解根际微生物群落结构, 同时大量开发目前还未知的微生物资源, 以期在生态工程、可持续农业和生物能源发展等方面提供积极的借鉴意义。

参考文献

- [1] Egamberdieva D, Kamilova F, Validov S, Gafurova L, Kucharova Z, Lugtenberg B. High incidence of plant growth-stimulating bacteria associated with the rhizosphere of wheat grown on salinated soil in Uzbekistan. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(1): 1–9.
- [2] Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, Dekkers E, van der Voort M, Schneider JH, Piceno YM, DeSantis TZ, Andersen GL, Bakker PA, Raaijmakers JM. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science*, 2011, 332(6033): 1097–1100.
- [3] Bressan M, Roncato MA, Bellvert F, Comte G, Haichar FZ, Achouak W, Berge O. Exogenous glucosinolate produced by *Arabidopsis thaliana* has an impact on microbes in the rhizosphere and plant roots. *The ISME Journal*, 2009, 3(11): 1243–1257.
- [4] Aleklett K, Leff J, Fierer N, Hart M. Wild plant species growing closely connected in a subalpine meadow host distinct root-associated bacterial communities. *PeerJ*, 2015, 3(8): e804.
- [5] Bulgarelli D, Rott M, Schlaeppi K, van Themaat EVL, Ahmadinejad N, Assenza F, Rauf P, Huettel B, Reinhardt R, Schmelzer E, Peplies J, Gloeckner FO, Amann R, Eickhorst T, Schulze-Lefert P. Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature*, 2012, 488(7409): 91–95.
- [6] Lennon JT, Jones SE. Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(2): 119–130.
- [7] Philippot L, Raaijmakers JM, Lemanceau P, van der Putten WH. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(11): 789–799.
- [8] Pineda A, Zheng SJ, van Loon JJA, Pieterse CM, Dicke M. Helping plants to deal with insects: the role of beneficial soil-borne microbes. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(9): 507–514.
- [9] Surette MA, Sturz AV, Lada RR, Nowak J. Bacterial endophytes in processing carrots (*Daucus carota* L. var. *sativus*): their localization, population density, biodiversity and their effects on plant growth. *Plant and Soil*, 2003, 253(2): 381–390.
- [10] Van der Ent S, Van Wees SCM, Pieterse CMJ. Jasmonate signaling in plant interactions with resistance-inducing beneficial microbes. *Phytochemistry*, 2009, 70(13/14): 1581–1588.
- [11] Notz R, Maurhofer M, Dubach H, Haas D, Défago G. Fusaric acid-producing strains of *Fusarium oxysporum* alter 2,4-diacetylphloroglucinol biosynthetic gene expression in *Pseudomonas fluorescens* CHA0 *in vitro* and in the rhizosphere of wheat. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(5): 2229–2235.
- [12] Wu ZX, Hao ZP, Zeng Y, Guo LP, Huang LQ, Chen BD. Molecular characterization of microbial communities in the rhizosphere soils and roots of diseased and healthy *Panax notoginseng*. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2015, 108(5): 1059–1074.
- [13] Bever JD, Westover KM, Antonovics J. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, 1997, 85(5): 561–573.
- [14] Lundberg DS, Lebeis SL, Paredes SH, Yourstone S, Gehring J, Malfatti S, Tremblay J, Engelbrekton A, Kunin V, del Rio TG, Edgar RC, Eickhorst T, Ley RE, Hugenholtz P, Tringe SG, Dangl JL. Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome. *Nature*, 2012, 488(7409): 86–90.
- [15] Reeve JR, Schadt CW, Carpenter-Boggs L, Kang S, Zhou JZ, Reganold JP. Effects of soil type and farm management on soil ecological functional genes and microbial activities. *The ISME Journal*, 2010, 4(9): 1099–1107.
- [16] Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57(1): 233–266.
- [17] Kessler D, Bhattacharya S, Diezel C, Rothe E, Gase K, Schöttner M, Baldwin IT. Unpredictability of nectar nicotine promotes outcrossing by hummingbirds in *Nicotiana attenuata*. *The Plant Journal*, 2012, 71(4): 529–538.
- [18] Santhanam R, Luu VT, Weinhold A, Goldberg J, Oh Y, Baldwin IT. Native root-associated bacteria rescue a plant from a sudden-wilt disease that emerged during continuous cropping. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(36): E5013–E5020.
- [19] Li XG, Ding CF, Hua K, Zhang TL, Zhang YN, Zhao L, Yang YR, Liu JG, Wang XX. Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 78: 149–159.

- [20] Li XG, Ding CF, Zhang TL, Wang XX. Fungal pathogen accumulation at the expense of plant-beneficial fungi as a consequence of consecutive peanut monoculturing. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 72: 11–18.
- [21] Figuerola ELM, Guerrero LD, Türkowsky D, Wall LG, Erijman L. Crop monoculture rather than agriculture reduces the spatial turnover of soil bacterial communities at a regional scale. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(3): 678–688.
- [22] Nayyar A, Hamel C, Lafond G, Gossen BD, Hanson K, Germida J. Soil microbial quality associated with yield reduction in continuous-pea. *Applied Soil Ecology*, 2009, 43(1): 115–121.
- [23] Sun J, Zhang Q, Zhou J, Wei QP. Illumina amplicon sequencing of 16S rRNA tag reveals bacterial community development in the rhizosphere of apple nurseries at a replant disease site and a new planting site. *PLoS One*, 2014, 9(10): e111744.
- [24] Kwak YS, Weller DM. Take-all of wheat and natural disease suppression: a review. *The Plant Pathology Journal*, 2013, 29(2): 125–135.
- [25] Deacon JW. Managing disease. *Nature*, 1984, 309(5970): 732.
- [26] Weller DM, Raaijmakers JM, Gardener BBM, Thomashow LS. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 2002, 40(1): 309–348.
- [27] Raaijmakers JM, van der Sluis L, Bakker PAHM, Schippers B, Koster M, Weisbeek PJ. Utilization of heterologous siderophores and rhizosphere competence of fluorescent *Pseudomonas* spp.. *Canadian Journal of Microbiology*, 1995, 41(2): 126–135.
- [28] Mazzola M. Mechanisms of natural soil suppressiveness to soilborne diseases. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2002, 81(1/4): 557–564.
- [29] Duijff BJ, Pouhair D, Olivain C, Alabouvette C, Lemanceau P. Implication of systemic induced resistance in the suppression of fusarium wilt of tomato by *Pseudomonas fluorescens* WCS417r and by nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47. *European Journal of Plant Pathology*, 1998, 104(9): 903–910.
- [30] Pace NR. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science*, 1997, 276(5313): 734–740.
- [31] Carvalhais LC, Dennis PG, Tyson GW, Schenk PM. Application of metatranscriptomics to soil environments. *Journal of Microbiological Methods*, 2012, 91(2): 246–251.
- [32] Wang HB, Zhang ZX, Li H, He HB, Fang CX, Zhang AJ, Li QS, Chen RS, Guo XK, Lin HF, Wu LK, Lin S, Chen T, Lin RY, Peng XX, Lin WX. Characterization of metaproteomics in crop rhizospheric soil. *Journal of Proteome Research*, 2011, 10(3): 932–940.
- [33] Su JQ, Wei B, Xu CY, Qiao M, Zhu YG. Functional metagenomic characterization of antibiotic resistance genes in agricultural soils from China. *Environment International*, 2014, 65: 9–15.
- [34] Lopez-Lima D, Sánchez-Nava P, Carrion G, de los Monteros AE, Villain L. Corky-root symptoms for coffee in central Veracruz are linked to the root-knot nematode *Meloidogyne paranaensis*, a new report for Mexico. *European Journal of Plant Pathology*, 2015, 141(3): 623–629.
- [35] Reid A, Evans F, Mulholland V, Cole Y, Pickup J. High-throughput diagnosis of potato cyst nematodes in soil samples. *Methods in Molecular Biology*, 2015, 1302: 137–148.
- [36] Wang Y, Lu BH, Yang LN, Gao J. First report of *Fusarium armeniacum* causing stem and root rot on *Platycodon grandiflorus* in Jilin province, China. *Plant Disease*, 2015, 99(11): 1644.
- [37] Zhao YP, Wu LK, Chu LX, Yang YQ, Li ZF, Azeem S, Zhang ZX, Fang CX, Lin WX. Interaction of *Pseudostellaria heterophylla* with *Fusarium oxysporum* f. sp. *heterophylla* mediated by its root exudates in a consecutive monoculture system. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8197.
- [38] Hjort K, Presti I, Elväng A, Marinelli F, Sjöling S. Bacterial chitinase with phytopathogen control capacity from suppressive soil revealed by functional metagenomics. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2014, 98(6): 2819–2828.
- [39] Neeraja C, Anil K, Purushotham P, Suma K, Sarma PVS RN, Moerschbacher BM, Podile AR. Biotechnological approaches to develop bacterial chitinases as a bioshield against fungal diseases of plants. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2010, 30(3): 231–241.

Association of rhizosphere soil microbiome with the occurrence and development of replant disease - A review

Lei Zhang^{1,2}, Huimin Xu¹, Baoli Zhu^{2*}

¹ The Department of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

² Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Replant disease devastates crop growth, and its disease etiology has not been fully elucidated. The latest research revealed its close association with the changes of rhizosphere microecology, especially the changes in rhizosphere microbial community structure. With the advance of modern high-throughput DNA sequencing technology, the relationship between rhizosphere microbiome and replant diseases has become a popular research focus. This review comprehensively analyzes the currently available literatures regarding to the relationship between rhizosphere microbiome, crop growth and replant diseases. In summary, a new perspective for the disease etiology and possible prevention regimen has been arisen from better understanding the association between replant disease and the dynamic changes of rhizosphere soil microbial population.

Keywords: replant disease, rhizosphere microbiome, high-throughput sequencing

(本文责编: 张晓丽)

Supported by the National Program on Key Basic Research Project of China (973 Program) (2015CB554200)

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-10-64807362; E-mail: zhubaoli@im.ac.cn

Received: 11 November 2015; Revised: 23 February 2016; Published online: 11 March 2016