



根系代谢物介导的植物-微生物互作的研究进展

李春霞, 吴兴彪, 靳亚忠*

黑龙江八一农垦大学园艺园林学院, 黑龙江 大庆 163319

李春霞, 吴兴彪, 靳亚忠. 根系代谢物介导的植物-微生物互作的研究进展. 微生物学报, 2022, 62(9): 3318–3328.

Li Chunxia, Wu Xingbiao, Jin Yazhong. Advances on plant-microbe interaction mediated by root metabolites. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(9): 3318–3328.

摘要: 植物根系代谢物是植物-微生物互作的桥梁纽带, 作为信号物质和微生物营养源调控着微生物的群落结构和多样性, 而根区微生物区系的改变则反作用于植物的生长、发育和抗性。本文聚焦植物根系代谢物介导的植物-微生物互作, 梳理了植物-微生物互作研究中次级代谢物的种类、作用及其检测手段; 探讨了植物通过调节自身代谢物以适应品种进化及繁衍后代过程中发挥的功能作用; 阐述了逆境胁迫下植物利用根系代谢物招募特异微生物(解磷、溶磷)或者有益微生物促进自身生长以缓解胁迫压力的机制; 分析了根系代谢物作为信号物质诱导植物抗病的方式“求救假说”, 为可持续农业发展提供思路 and 理论依据。

关键词: 根系代谢物; 根际微生物; 群落结构; 互作; 植物-土壤反馈

Advances on plant-microbe interaction mediated by root metabolites

LI Chunxia, WU Xingbiao, JIN Yazhong*

College of Horticulture and Landscape Architecture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, Heilongjiang, China

Abstract: Plant metabolites exuded from roots have been identified as a bridge in plant-microbe interaction, and as a signal player in regulating the structure and diversity of soil microbial community.

基金项目: 省博士后面上项目(LBH-Z21225); 博士科研启动基金(XYB201924); 三横三纵项目(ZRCPY202116)

Supported by the Heilongjiang Postdoctoral Science Foundation (LBH-Z21225), by the Doctoral Research Start-Up Foundation (XYB201924) and by the Fund of Three Horizontal and Three Vertical Items (ZRCPY202116)

*Corresponding author. E-mail: jyz_hsp@126.com

Received: 26 January 2022; Revised: 22 March 2022; Published online: 30 May 2022

The altered soil microbial community served as feedback to the plant, resulting in promotion of plant growth, development and resistance. In this article, we reviewed recent advances on plant-microbe interaction mediated by plant metabolites, and sketched the category, function and testing method of the secondary metabolites in the above interaction process. Additionally, we investigated how plants developed themselves in order to adapt to the cultivar evolution and the reproduction by regulating their root metabolites, and illuminated the mechanisms of plants recruiting specific or beneficial microorganisms to the rhizosphere to improve their development and therefore alleviate the biotic and abiotic stresses. Furthermore, the “cry for help” strategy that plants recruit beneficial microbes or traits from the environment using a range of chemical stimuli to enhance their resistance was analyzed. This paper provided ideas and theoretical support for the sustainable agricultural development.

Keywords: root metabolites; rhizosphere microbiome; community structure; interaction; plant-soil feedback

植物体内蕴含着丰富的次级代谢物, 约 20 多万种, 这些代谢物在植物生长和发育中起着重要的作用, 尤其在植物与微生物的互作中扮演着重要的角色。植物生长在土壤中, 植物根系除了固着植物并作为吸收水分和营养的器官外, 还是微生物聚集栖息和繁衍的场所, 而植物根系代谢物作为植物体内核心物质, 可以通过根系在土壤中的分布影响植物的根际微生物组来达到优化土壤条件、吸收养分和提高抗性的功能^[1]。因此探索植物根系代谢物在植物-微生物-病原菌三者互作中的调控作用, 明确在其介导下植物-植物、植物-微生物以及植物-病原菌的互作机理, 为揭示地上-地下这个“黑匣子”提供了理论依据。

1 植物根系代谢物

植物根系代谢物分为初级代谢物和次级代谢物; 植物初级代谢物指参与植物生长代谢、维持生命活动的主要能源物质, 包括糖类、脂类、氨基酸、核酸等大分子化合物; 植物次级代谢途径产生的物质统称为次级代谢产物, 它与初级代谢产物不同, 它并不是植物生长和发

育所必需的小分子物质, 且根据次级代谢途径不同, 可以将其分为酚酸类、萜烯类、类黄酮、类固醇和生物碱类等^[2]。不同的植物代谢产物对植物的作用也存在差异, 包括调控植物生长发育、诱导信号防御途径、先天免疫功能和响应环境胁迫等方面, 同时它还以挥发物的形式驱赶害虫和防治病害^[3]。植物产生的一些次级代谢物质用于生物防治和提高耐胁迫性, 同时还是用于治疗人类疾病的药物^[4], 但是有些防御代谢物质对植物的细胞具有毒害作用, 抑制植物的生长和发育, 因此植物通过体内复杂的调控网络来平衡这些有毒物质的合成与积累, 例如植物体内的蛋白激酶可作为分子开关参与到代谢中, 调节代谢物的合成与积累^[5]。此外, 植物代谢物质作为信号交流的“使者”, 在植物-微生物互作中扮演着中重要的角色。尽管很多植物次级代谢物已经被鉴定出来, 但是之前研究集中在逆境或生物胁迫对植物代谢中某一类物质的影响, 而根系代谢物介导的植物-微生物互作相关的系统网络研究较少, 因此从代谢组变化系统地揭示代谢物介导的植物-微生物互作模型是未来关注的焦点。

2 植物根系代谢物的检测技术

目前,植物次级代谢在植物-微生物的互作中起着重要的作用^[6],因此如何有效检测其变化和分析其代谢途径,成为其相关科学研究关注的焦点。目前常用的检测手段有气相质谱(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)、液相质谱(liquid chromatograph-mass spectrometry, LC-MS)、超高压液相色谱质谱(ultra performance liquid chromatography-quadrupole-time of flight-mass spectrometry, UPLC-Q-TOF)和核磁(nuclear magnetic resonance, NMR)等先进的检测技术,但对于非靶向代谢物质的检测技术还不完善,且质谱的数据分析也存在技术难点。探索代谢物中有限的活性物质是研究植物-微生物的互作的关键,因此研究者越来越倾向于追踪代谢物质,并把其代谢合成空间范围精确到单细胞的水平,这就要求精确的检测技术和创新的单个细胞取样技术来追溯单个细胞的代谢物^[7],但是这一研究领域仍处于初级阶段,需要更深入的研究。

代谢组学的发展为根际微生物的研究提供了新思路,且着重于研究根系代谢物作为碳源为特定微生物群体提供营养,从而鉴定出特异微生物对代谢物基质的偏好。但是,在广阔的空间中追踪植物-微生物互作的活性物质还是受到技术的限制,目前仅有跟踪根际微生物互作系统(track root interactions system, TRIS)^[8]和根系-微生物互作芯片(root-microbe interactions chip, RMI-Chip)^[9]技术应用比较多,并能实现根系微生物群落相互作用的实时成像,且提供原位样品的时空无损分析。随着代谢组学的发展,不仅仅限于对植物次级代谢物质进行单纯的检测,而是利用分子手段结合代谢产物阐释植物体内代谢和品种遗传变异的机理,为作物

育种提供新的思路,例如拟南芥不同品系的根系代谢物遗传差异显著,利用差异根系代谢物形成的微生物群落结构作为表型,通过全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS)技术鉴定其基因型^[10];还有研究利用不同拟南芥品种叶际微生物分类操作单元(operational taxonomic units, OTU)的差异,通过单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)技术阐明控制其叶际微生物基因的相关通路^[11]。由此可见,利用代谢组学研究植物-微生物互作的机理变得简单可行^[12]。

3 根系代谢物通过调控微生物区系响应外界的生物和非生物胁迫

据统计,植物中 25%以上的光合作用产物以糖、氨基酸、有机酸、根际沉积物等各种各样的碳源化合物形式通过植物根系在植物根际沉积下来^[13],这些碳源为微生物提供了丰富的营养,同时富集了大量的特异微生物群体,例如豌豆黏液作为某些根际微生物的唯一碳源,包括 *Rhizobium*、*Burkholderia* 与 *Pseudomonas* 等^[14],这就会造成特殊微生物的相对丰度的提高和聚集。

3.1 植物通过根系代谢物富集微生物响应品种进化的选择压力

植物根系在土壤中除了固着植物并作为吸收水分和营养的器官外,还是微生物聚集栖息和繁衍的场所,植物代谢物作为碳源调控地下根际微生物群落结构来响应生物和非生物胁迫,例如当拟南芥植物受到外界环境的影响时,通过改变根系特异代谢物(二萜化合物)的合成能力,使自身特异的代谢物在根际积累来调控根际微生物组^[15]。在自然选择的压力下,植物是否能自主调节自身代谢物以响应外界环境

变化决定着其繁衍的长久, 例如野生拟南芥通过调控自身的代谢能力影响根际有益微生物 *Pseudomonas* 的丰度, 从而影响寄主的健康^[16]; 同时发现拟南芥向着根际有利于假单胞菌生长的方向发展, 有趣的是抑制假单胞菌生长的拟南芥品种不能与促进假单胞菌生长的品种互惠, 而兼容的品种则代表了进化的压力, 可以通过根系代谢物限制某些菌株在其根际定殖生长^[16], 因此拟南芥的基因型可以通过调控微生物群落结构来促进自身健康发展。当有益微生物假单胞菌和病原菌-尖孢镰刀菌同时存在时, 拟南芥的不同基因型品种通过根系代谢物招募假单胞菌在根际定殖从而表现出选择的优势^[16]。最近研究发现一些抗病的植物品种(番茄和普通大豆)在其根际富集了大量的、一系列特定的细菌来抑制病原菌^[17-18], 这表明特殊的土壤微生物可以保护植物免受病原菌入侵, 甚至发病植株会在根际相关微生物中筛选出某一类促进植物生长的有益菌在植物根际富集, 这些特定的有益菌可以作为植物的防御保护层和“遗产”留给后代, 以促进它们的生长^[19], 但是植物根际和根内生菌是否能相应地调控植物-病原菌的互作和植物的生长特性还不清楚。

3.2 植物通过根系代谢物调控根际微生物区系响应干旱胁迫

根系代谢物是土壤微生物的重要碳源, 为筛选土壤的微生物菌群提供了天然培养基, 因此根系代谢物是根际微生物的调控者, 可以通过改变根系代谢物的分泌种类或者模式来选择一个良好的根际微生物群落, 这可能为提高植物抗性开辟新的机会, 从而促进作物生长^[1]。在胁迫条件下, 植物通常会利用自身代谢物选择具有促进抵御胁迫能力的微生物组来缓解逆境胁迫; 例如干旱条件下, 植物(大豆、高粱) 3-磷酸甘油合成相关基因被激活, 这个基因可

以促进植物根系的 3-磷酸甘油代谢物产生, 同时使假单胞菌在根际优先定殖, 提高植物耐旱性, 同时发现高粱根际铁元素的相关代谢受到干旱胁迫的干扰, 增加了根际放线菌的富集丰度^[20-21]; 在干旱前期阶段, 小麦类植物常常通过分泌 β -蒎烯等萜萜类代谢物质招募细菌到根际来抵御干旱, 促进自身生长, 这类物质的含量也作为评估小麦是否耐旱的指标^[22]。从已有的研究发现, 植物向根际释放的这些初级和次级代谢物, 包括挥发物质, 对于缓解干旱胁迫有着至关重要的作用, 且为针对根际微生物组调节干旱胁迫提供了有力的基础。

植物体内一些代谢物质作为信号物质发生转化以响应干旱的胁迫, 例如 β -环柠檬醛(beta-cyclocitral, BCC)是 β -胡萝卜素的氧化产物, 可以诱导拟南芥、水稻、番茄主根和须根细胞的分裂速度来调节根系的生长^[23]; 在干旱的条件下, 植物叶片中 β -环柠檬醛转变成水溶性的 β -环柠檬酸(beta-cyclocitric acid, BCA)^[24], 这个物质的转化是植物提高耐干旱胁迫的信号响应^[24]。橡皮树在干旱早期, 次级代谢物在信号传导中发挥重要作用, 而初级代谢物在橡皮树恢复期起着调节作用^[25]。更有趣的是, 很多响应干旱的微生物可以诱导植物产生次级代谢物以合成免疫激素的前体(像苯丙氨酸, 它是水杨酸合成和其他胁迫响应的次级代谢物), 例如脱落酸(abscisic acid, ABA)常常在干旱时被诱导, 修复中则会降低^[26]。事实上, ABA 引起的糖积累是苔藓类抵御干旱胁迫的基本原理, 这也是干旱响应的一种途径。此外, 干旱是调控植物糖相关品质的重要手段。研究报道, 干旱胁迫会改变植物体内糖代谢, 促使糖在植物体内积累, 从而诱发微生物关联, 促使有益微生物在根际定殖, 例如葡萄、向日葵等^[27-28]。可见明确水分调控-代谢-微生物的互作关系, 合理

利用栽培模式和灌溉措施等手段实现植物根系代谢物对根际微生物的调控来调节作物糖相关的品质是可持续发展农业的必由之路。

3.3 植物根系代谢物介导营养胁迫下的植物-微生物互作

众所周知, 矿质元素是植物生长必需的营养元素, 面对低磷、低钾等胁迫时, 植株是否会调整自身代谢物质来调控根际微生物来响应胁迫呢? 有研究报道, 缺铁可以诱导拟南芥分泌香豆素, 这种代谢物不仅可以增强固定铁源的可移动性从而满足植物对铁的需求^[29], 而且使植物根际的微生物群落丰度和结构发生变化, 最终拟南芥通过分泌香豆素来激活微生物介导的铁活化过程, 从而缓解铁缺乏的胁迫^[30]; 植物可以改变其根系分泌物的分泌模式和成分, 以选择性地招募有益的耐胁迫微生物群落, 例如缺磷或缺铁的胁迫条件下, 转录因子 MYB72 和 BGLU42 (β -葡萄糖苷酶) 诱导具有抗菌活性的东茛菪素的合成和分泌, 以选择耐铁或磷胁迫的有益微生物^[31]。

磷是植物生长必需的三大要素之一, 土壤缺磷是世界范围内普遍存在的问题, 会严重制约植株的生长^[32]。低磷条件下, 往往植物会分泌大量的有机酸, 这类代谢物为土壤微生物提供了质子和有机酸促使其活化难溶性的磷^[33]。首先, 有机酸的阴离子可以和无机磷及有机磷竞争土壤的吸附位点而释放土壤吸附的磷酸根; 其次, 通过与阳离子形成络合物来改变矿物溶解速率; 再次, 促进土壤微生物(细菌和菌根真菌)的增殖和定殖, 使其在土壤中富集; 这些微生物可能会分泌活化磷的化合物(如有机酸阴离子和磷酸酶/植酸酶)来提高土壤磷的有效性^[34]。磷胁迫的条件下, 根系代谢物(尤其有机酸的分泌)的变化会为微生物的聚集等提供碳源, 从而缓解胁迫压力以适应胁迫环境。

禾本科植物在营养胁迫条件下会分泌一种非蛋白质组分的氨基酸—麦根酸类植物高铁载体, 它对微量元素螯合效率极高, 它的合成、分泌、螯合和吸收是禾本科作物适应缺铁环境的反应^[35], 而且大量的研究也表明, 营养胁迫条件下, 植物通过调节自身代谢物来调控根际微生物的群落结构, 包括微生物丰度变化、招募特异微生物和富集有益微生物。低磷胁迫下, 分蘖洋葱/番茄间作通过根系代谢物改变了番茄根际丛枝菌根真菌的丰度, 在菌根真菌的调节下改善了磷营养, 从而促进番茄生长^[36]。招募特异微生物是植物缓解营养胁迫的独特手段, 例如营养胁迫下, 植株会通过代谢物招募解磷菌、解钾菌到根际, 溶解土壤中不易被吸收的营养来缓解胁迫; 低氮条件下, 玉米通过气生根会产生富含糖的黏液, 从而富集了大量的固氮微生物, 获取空气中的氮, 提高了玉米通过固氮微生物获取氮素的能力^[37]。此外, 营养胁迫下, 植物会激发自身代谢物质诱导抑菌物质合成以选择耐胁迫的有益微生物^[31]; 间作系统中作物种类的多样性会富集有益功能微生物来活化土壤中有限的营养源来满足植物生长的需求^[38]。最近协同进化的理论框架结构也说明在非生物胁迫作用下, 召集有益微生物似乎是一种生存策略, 应用于植物中, 但是理论证据还不足, 机理途径还不清楚^[39]。

3.4 根系代谢物作为信号物质响应病原菌

3.4.1 植物根系代谢物作为信号调节根际微生物区系

根际微生物群落中有些微生物是有益的, 但有些微生物却严重影响着植物的健康, 例如尖孢镰刀菌。尖孢镰刀菌趋向于宿主植物与根系释放出的代谢物质有关, 这种趋化型反应需要保守的信号传导成分, 包括 Ste2, NADPH 氧化酶 B (NotB) 复合物^[40-41], 以及细胞壁完整性

促分裂原活化蛋白激酶途径的组成成分^[42], 这些物质作为化学物质信号将菌丝生长引向植物^[30]。同时植物的代谢物质还可以改变植物根际的微生物区系, 使其负反馈于植物的生长, 例如 p-香豆酸是黄瓜的代谢物质, 它可以提高黄瓜根际专化型尖孢镰刀菌的菌群丰度, 降低与病原菌拮抗的有益微生物的菌群丰度^[43], 从而增加黄瓜病害的发病率, 这也很好地诠释了连作土壤中土传病害发生严重的问题。病原菌的入侵必将引起作物代谢物的改变, 例如长链脂肪酸和氨基酸等物质, 同时招募诱导植物抗性的假单胞菌到根际, 从而提高植物抗性^[44], 这被称为植物的“求救假说”。根际细菌的局部定殖, 如芽孢杆菌和假单胞菌, 可诱发植物系统分泌酰基糖和糖基化壬二酸, 作为信号诱导植物代谢组和转录组的改变^[45]; 还有根瘤菌这类有益微生物在猪屎豆等豆科植物根际定殖触发了植物吡咯里西啶生物碱的合成, 该防御物质通过植物体内运输至叶片以抵御病虫害的侵蚀^[46]。还有一些有益微生物通过代谢物产生 pH 值的差异, 对代谢物质产生趋化性, 从而有效地在植物根际定殖形成生物膜, 从而保护宿主免受感染^[47]。

3.4.2 植物通过根系代谢物富集有益微生物缓解土传病害的发生

大量的试验表明, 植物根际、叶际、花际是植物与微生物互作的共同体, 不仅仅是一种简单的“租客”关系, 更多的是关系到植物的互作和植物的免疫系统, 进而影响植物的生长和发展^[48], 尤其是植物根际。稳定的、有益微生物聚集的植物根际有利于植物生长, 预防病原菌的入侵^[49], 例如小麦/西瓜间作会使保护性的微生物群落在根际富集形成更稳定的菌群结构, 相反稳定的根际微生物群落结构遭到破坏, 病害加重; 例如, 破坏番茄根际的革兰氏阳性细菌就

会增加番茄细菌性枯萎病的发生^[50]。植物-微生物互作的过程中产生的根系代谢物往往抑制病原菌的生长, 促进有益微生物的定殖、趋化和聚集, 从而形成有利于缓解病害的微环境。例如根尖不仅含有大量的细菌^[51], 而且还形成大量的表皮细胞和黏液, 这对植物微生物的互作起着重要的调控作用^[37]。根系边界细胞与土壤紧密接触, 直接影响土壤微生物的环境, 且边界细胞次级代谢物能够帮助植物根系防御病原菌的入侵^[52]; 当病原菌侵染植物根系的表面时, 会刺激边界细胞产生更多的黏液, 这些黏液中含有大量的具有抗菌功能的蛋白质^[53-54], 并且对真菌和细菌均有防御功能。更让人惊奇的是, 在非致病性病原菌也能促使边界细胞产生黏液, 抑制病原菌的同时还可以作为根际环境的润滑剂来改善土壤颗粒结构, 进而影响根际微生物群落的组成。

3.4.3 植物通过根系代谢物调控微生物诱导植物抗性以响应病原菌的入侵

国内外研究表明, 植物可以招募有益微生物到植物根际以抵抗病原菌的入侵, 例如拟南芥可以招募 3 种细菌到植物根际, 促进植物叶部免受病原菌侵染^[19]; 番茄可以招募有益菌 *Flavobacterium* 来缓解病害的发生等^[55]。植物通过根系代谢物招募有益微生物(PGPR)除了可以抑制病原菌外, 还能增强植物的防御能力; 通过诱导茉莉酸等防御信号的传达使植物产生诱导系统抗性(induced systemic resistance, ISR)^[56-57], 例如苯丙恶唑啉酮类化合物(benzoxazinoids)^[58], 这可能是病原菌的侵染引起了植物根系分泌物质的变化从而对 ISR 诱导的微生物群落进行了选择性招募^[55]。同时 PGPR 对植物 ISR 的诱导作用也推动了香豆素和苯丙噁啉类化合物等抗菌化合物的分泌来抑制病原菌的侵染^[59], 这表明特殊的土壤微生物/微生物互作可以保护

植物免受病原菌入侵, 甚至发病植株会在它根际相关微生物中筛选出某一类促进植物生长的有益菌在植物根际富集^[60], 这些特定的有益菌可以作为植物的防御保护层和“遗产”留给后代, 以促进它们的生长^[19]。

4 土壤微生物区系变化对植物的反馈作用

植物通过改变周围土壤环境影响自身或在该土壤中生长的下一代植物的生长、发育、新陈代谢、对生物和非生物胁迫的防御或耐受性等性能被称为植物-土壤反馈(plant-soil feedbacks)。根系代谢物可以通过塑造根际微生物驱动土壤对植物生长和防御的反馈^[61-62], 例如植物通过这类苯丙恶唑啉酮类次级代谢物的中间产物在土壤中积累来调控根际微生物菌群, 从而影响植株后代的生长^[59]。土壤微生物是植物与土壤之间联系的重要枢纽, 地下微生物多样性影响着植物生长和生产力^[62-63]、营养可利用性^[64]和生态系统的功能^[65], 因此植物-土壤反馈机制也越来越受到关注。生态系统中合理应用植物-土壤反馈机制、限制植物病害和提高植物健康发展是目前研究的趋向。土壤微生物在降解、利用和代谢不同代谢物的潜力方面存在差异^[33]。国内外学者通过高通量测序技术阐释了生物和非生物胁迫条件下土壤微生物群落变化趋势, 同时发现这些微生物中存在一个核心微生物, 它是环境与宿主互作的桥梁和纽带, 因此很多学者在微生物的研究中发现了这个核心微生物; 基于二者之间的相关性, 利用互作网络和代谢模型预测功能性的菌种, 同时体外利用合成微生物群落(SynComs)的手段来验证这些微生物的功能^[66]。因此, 设计合理的、具有广泛、持久和持续的促进植物生长、抑制病原菌特性的

微生物合成群落, 将会取代一些植物生长调节剂和农药而应用于生产中^[67]。

5 展望

目前植物-土壤-微生物互作是目前研究的热点, 尤其微生物组和代谢组的研究, 这为解密地下和地上植株互作的“黑匣子”奠定了基础, 但是目前研究尚处于初级阶段, 缺乏深入分析互作关系的机理研究, 尤其微生物的功能预测更需要进一步研究。

大量的研究专注于植物-微生物的互作中微生物的变化趋势, 缺乏更深层次的挖掘, 例如植物-植物互作中, 根系代谢物介导的微生物改变会导致植物基因型的改变和防御响应, 而这反应会引起后代在时间和空间上更大尺度的级联效应, 从而达到防御效果。这些不仅为以后育种提供了新思路, 还为绿色农业发展提供了新思想。

植物代谢物作为信号物质承载着植物与土壤微生物互作的桥梁和纽带, 因此根系代谢物介导的植物-根际微生物互作研究较多, 对以后有效的预测微生物对植株健康生长的指数提供了理论支撑。但是, 如何阐明根系代谢物质介导的微生物区系-植物表征的偶联机制是目前研究的瓶颈问题, 因此综合利用代谢组学和宏基因组学结合合成微生物(SynComs), 系统认识植物物种的微生物群, 以确定核心和枢纽微生物区系以及其提供宿主的功能才是解决瓶颈问题的关键。

建立植物代谢与土壤微生物功能的诊断体系。植物根系代谢物为根际微生物提供了碳源, 形成了不同的微生物区系结构, 这些微生物区系的变化可能会影响微生物群落的稳定性和对未来恢复能力的干扰。因此, 要重点关注微生物群落的特定功能特征, 如快速增长、

环境特性等等, 建立植物代谢与土壤微生物功能的诊断体系可以帮助预测土壤微生物群落将如何应对不同气候环境的胁迫和对病原菌的抵御能力。

综上所述, 综合解析植物-微生物互作体系, 利用植物微生物组和代谢组研究植物-微生物互作为植物病害的控制提供了切入点, 为未来某一或某些菌的生防功能预测和生物防治提供了着力点, 也为作物种植中土壤微生物功能预测提供了新方法和新思路。

参考文献

- [1] Williams A, De Vries FT. Plant root exudation under drought: implications for ecosystem functioning. *The New Phytologist*, 2020, 225(5): 1899–1905.
- [2] Kessler A, Kalske A. Plant secondary metabolite diversity and species interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2018, 49: 115–138.
- [3] Guerrieri A, Dong LM, Bouwmeester HJ. Role and exploitation of underground chemical signaling in plants. *Pest Management Science*, 2019, 75(9): 2455–2463.
- [4] Fakhri S, Moradi SZ, Farzaei MH, Bishayee A. Modulation of dysregulated cancer metabolism by plant secondary metabolites: a mechanistic review. *Seminars in Cancer Biology*, 2022, 80: 276–305.
- [5] Lyu RQ, Singh SK, Liu YL, Patra B, Zhou Y, Wang BW, Pattanaik S, Yuan L. Reprogramming plant specialized metabolism by manipulating protein kinases. *aBIOTECH*, 2021, 2(3): 226–239.
- [6] Pang ZQ, Chen J, Wang TH, Gao CS, Li ZM, Guo LT, Xu JP, Cheng Y. Linking plant secondary metabolites and plant microbiomes: a review. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 621276.
- [7] Masuda K, Abouleila Y, Ali A, Yanagida T, Masujima T. Live single-cell mass spectrometry (LSC-MS) for plant metabolomics. In: António. *Plant Metabolomics. Methods in Molecular Biology*, 2018, 1778: 269–282.
- [8] Massalha H, Korenblum E, Malitsky S, Shapiro OH, Aharoni A. Live imaging of root-bacteria interactions in a microfluidics setup. *PNAS*, 2017, 114(17): 4549–4554.
- [9] Noirot-Gros MF, Shinde SV, Akins C, Johnson JL, Zerbs S, Wilton R, Kemner KM, Noirot P, Babnigg G. Functional imaging of microbial interactions with tree roots using a microfluidics setup. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 408.
- [10] Mönchgesang S, Strehmel N, Schmidt S, Westphal L, Taruttis F, Müller E, Herklotz S, Neumann S, Scheel D. Natural variation of root exudates in *Arabidopsis thaliana*-linking metabolomic and genomic data. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 29033.
- [11] Horton MW, Bodenhausen N, Beilsmith K, Meng DZ, Muegge BD, Subramanian S, Vetter MM, Vilhjálmsson BJ, Nordborg M, Gordon JI, Bergelson J. Genome-wide association study of *Arabidopsis thaliana* leaf microbial community. *Nature Communications*, 2014, 5: 5320.
- [12] Zha Y, Westerhuis JA, Muilwijk B, Overkamp KM, Nijmeijer BM, Coulier L, Smilde AK, Punt PJ. Identifying inhibitory compounds in lignocellulosic biomass hydrolysates using an exometabolomics approach. *BMC Biotechnology*, 2014, 14: 22.
- [13] Massalha H, Korenblum E, Tholl D, Aharoni A. Small molecules below-ground: the role of specialized metabolites in the rhizosphere. *The Plant Journal*, 2017, 90(4): 788–807.
- [14] Knee EM, Gong FC, Gao M, Teplitski M, Jones AR, Foxworthy A, Mort AJ, Bauer WD. Root mucilage from pea and its utilization by rhizosphere bacteria as a sole carbon source. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2001, 14(6): 775–784.
- [15] Chen QW, Jiang T, Liu YX, Liu HL, Zhao T, Liu ZX, Gan XC, Hallab A, Wang XM, He J, Ma YH, Zhang FX, Jin T, Schranz ME, Wang Y, Bai Y, Wang GD. Recently duplicated sesterterpene (C25) gene clusters in *Arabidopsis thaliana* modulate root microbiota. *Science China Life Sciences*, 2019, 62(7): 947–958.
- [16] Haney CH, Samuel BS, Bush J, Ausubel FM. Associations with rhizosphere bacteria can confer an adaptive advantage to plants. *Nature Plants*, 2015, 1(6): 15051.
- [17] Kwak MJ, Kong HG, Choi K, Kwon SK, Song JY, Lee J, Lee PA, Choi SY, Seo M, Lee HJ, Jung EJ, Park H, Roy N, Kim H, Lee MM, Rubin EM, Lee SW, Kim JF. Rhizosphere microbiome structure alters to enable wilt resistance in tomato. *Nature Biotechnology*, 2018, 36: 1100–1109.
- [18] Mendes LW, Raaijmakers JM, De Hollander M, Mendes R, Tsai SM. Influence of resistance breeding in common bean on rhizosphere microbiome composition and function. *The ISME Journal*, 2018, 12(1): 212–224.

- [19] Berendsen RL, Vismans G, Yu K, Song Y, De Jonge R, Burgman WP, Burmølle M, Herschend J, Bakker PAHM, Pieterse CMJ. Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium. *The ISME Journal*, 2018, 12(6): 1496–1507.
- [20] Xu L, Naylor D, Dong ZB, Simmons T, Pierroz G, Hixson KK, Kim YM, Zink EM, Engbrecht KM, Wang Y, Gao C, DeGraaf S, Madera MA, Sievert JA, Hollingsworth J, Birdseye D, Scheller HV, Hutmacher R, Dahlberg J, Jansson C, Taylor JW, Lemaux PG, Coleman-Derr D. Drought delays development of the *Sorghum* root microbiome and enriches for monoderm bacteria. *PNAS*, 2018, 115(18): E4284–E4293.
- [21] Xu L, Coleman-Derr D. Causes and consequences of a conserved bacterial root microbiome response to drought stress. *Current Opinion in Microbiology*, 2019, 49: 1–6.
- [22] Timmusk S, Abd El-Daim IA, Copolovici L, Tanilas T, Kännaste A, Behers L, Nevo E, Seisenbaeva G, Stenström E, Niinemets Ü. Drought-tolerance of wheat improved by rhizosphere bacteria from harsh environments: enhanced biomass production and reduced emissions of stress volatiles. *PLoS One*, 2014, 9: e96086.
- [23] Dickinson AJ, Lehner K, Mi J, Jia KP, Mijar M, Dinneny J, Al-Babili S, Benfey PN. Beta-cyclocitral is a conserved root growth regulator. *PNAS*, 2019, 116(21): 10563–10567.
- [24] Alessandro S, Mizokami Y, Legeret B, Havaux M. The apocarotenoid beta-cyclocitric acid elicits drought tolerance in plants. *iScience*, 2019, 19: 461–473.
- [25] Gargallo-Garriga A, Preece C, Sardans J, Oravec M, Urban O, Peñuelas J. Root exudate metabolomes change under drought and show limited capacity for recovery. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 12696.
- [26] Jahan A, Komatsu K, Wakida-Sekiya M, Hiraide M, Tanaka K, Ohtake R, Umezawa T, Toriyama T, Shinozawa A, Yotsui I, Sakata Y, Takezawa D. Archetypal roles of an abscisic acid receptor in drought and sugar responses in liverworts. *Plant Physiology*, 2018, 179(1): 317–328.
- [27] 唐瑞萍, 张芮, 高彦婷. 滴灌条件下不同生育期水分胁迫对设施葡萄根际土壤微生物影响. *甘肃水利水电技术*, 2020, 56(5): 29–34, 39.
Tang RP, Zhang R, Gao YT. Effect of different stage water stress on the soil rhizosphere microbiome under trickle irrigation condition. *Gansu Water Resources and Hydropower Technology*, 2020, 56(5): 29–34, 39. (in Chinese)
- [28] Alberto C, Andrew M, Dijkstra FA. Drought effects on *Helianthus annuus* and glycine max metabolites: from phloem to root exudates. *Rhizosphere*, 2016, 2: 85–97.
- [29] Fourcroy P, Sisã³-Terraza P, Sudre D, Savirón M, Reyt G, Gaymard F, Abadía A, Abadia J, Álvarez-Fernández A, Briat JF. Involvement of the ABCG37 transporter in secretion of scopoletin and derivatives by *Arabidopsis* roots in response to iron deficiency. *New Phytologist*, 2013, 201(1): 155–167.
- [30] Harbort CJ, Hashimoto M, Inoue H, Niu YL, Guan R, Rombolà AD, Kopriva S, Voges MJEEE, Sattely ES, Garrido-Oter R, Schulze-Lefert P. Root-secreted coumarins and the microbiota interact to improve iron nutrition in *Arabidopsis*. *Cell Host & Microbe*, 2020, 28(6): 825–837.e6.
- [31] Stringlis, IA, Yu H, Feussner, De Jonge R, Van Bentum S, Van Verk MC, Berendsen RL, Bakker PAHM, Feussner I, Pieterse CMJ. MYB72-dependent coumarin exudation shapes root microbiome assembly to promote plant health. *PNAS*, 2018, 115(22): 5213–5222.
- [32] Cordell D, White S. Life's bottleneck: sustaining the world's phosphorus for a food secure future. *Annual Review of Environment and Resources*, 2014, 39: 161–188.
- [33] Trivedi P, Leach JE, Tringe SG, Sa TM, Singh BK. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607–621.
- [34] Wang YL, Lambers H. Root-released organic anions in response to low phosphorus availability: recent progress, challenges and future perspectives. *Plant and Soil*, 2020, 447(1/2): 135–156.
- [35] Oburger E, Gruber B, Schindlegger Y, Schenkeveld WDC, Hann S, Kraemer SM, Wenzel WW, Puschenreiter M. Root exudation of phytosiderophores from soil-grown wheat. *New Phytologist*, 2014, 4(203): 1161–1174.
- [36] Gao DM, Pan XJ, Zhou XG, Wei Z, Li NH, Wu FZ. Phosphorus fertilization and intercropping interactively affect tomato and potato onion growth and rhizosphere arbuscular mycorrhizal fungal community. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2021, 67(7): 919–933.
- [37] Van Deynze A, Zamora P, Delaux PM, Heitmann C, Jayaraman D, Rajasekar S, Graham D, Maeda J, Gibson D, Schwartz KD, Berry AM, Bhatnagar S, Jospin G, Darling A, Jeannotte R, Lopez J, Weimer BC,

- Eisen JA, Shapiro HY, Ané JM, Bennett AB. Nitrogen fixation in a landrace of maize is supported by a mucilage-associated diazotrophic microbiota. *PLoS Biology*, 2018, 16(8): e2006352.
- [38] He Y, Ding N, Shi J, Wu M, Liao H, Xu JM. Profiling of microbial PLFAs: implications for interspecific interactions due to intercropping which increase phosphorus uptake in phosphorus limited acidic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 625–634.
- [39] Liu HW, Brettell LE, Qiu ZG, Singh BK. Microbiome-mediated stress resistance in plants. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(8): 733–743.
- [40] Nordzicke DE, Fernandes TR, El Ghalid M, Turrà D, Di Pietro A. NADPH oxidase regulates chemotropic growth of the fungal pathogen *Fusarium oxysporum* towards the host plant. *The New Phytologist*, 2019, 224(4): 1600–1612.
- [41] Vitale S, Di Pietro A, Turrà D. Autocrine pheromone signalling regulates community behaviour in the fungal pathogen *Fusarium oxysporum*. *Nature Microbiology*, 2019, 4(9): 1443–1449.
- [42] Bentham A, De La Concepcion J, Mukhi N, Zdrzałek R, Draeger M, Gorenkin D, Hughes RK, Banfield MJ. A molecular roadmap to the plant immune system. *Journal of Biological Chemistry*, 2020, 295(44): 1–42.
- [43] Zhou XG, Zhang JH, Pan DD, Ge X, Jin X, Chen SC, Wu FZ. P-coumaric can alter the composition of cucumber rhizosphere microbial communities and induce negative plant-microbial interactions. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(3): 363–372.
- [44] Wen T, Zhao ML, Yuan J, Kowalchuk GA, Shen QR. Root exudates mediate plant defense against foliar pathogens by recruiting beneficial microbes. *Soil Ecology Letters*, 2021, 3(1): 42–51.
- [45] Korenblum E, Dong YH, Szymanski J, Panda S, Jozwiak A, Massalha H, Meir S, Rogachev I, Aharoni A. Rhizosphere microbiome mediates systemic root metabolite exudation by root-to-root signaling. *PNAS*, 2020, 117(7): 3874–3883.
- [46] Irmer S, Podzun N, Langel D, Heidemann F, Kaltenecker E, Schemmerling B, Geilfus CM, Zöhr C, Ober D. New aspect of plant-rhizobia interaction: alkaloid biosynthesis in *Crotalaria* depends on nodulation. *PNAS*, 2015, 112(13): 4164–4169.
- [47] Yu K, Liu Y, Tichelaar R, Savant N, Lagendijk E, Van Kuijk SJJ, Stringlis IA, van Dijken AJH, Pieterse CMJ, Bakker PAHM, Haney CH, Berendsen RL. Rhizosphere-associated *Pseudomonas* suppress local root immune responses by gluconic acid-mediated lowering of environmental pH. *Current Biology*, 2019, 29(22): 3913–3920.e4.
- [48] Liu HW, Macdonald CA, Cook J, Anderson IC, Singh BK. An ecological loop: host microbiomes across multitrophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, 34(12): 1118–1130.
- [49] Yu HJ, Chen SC, Zhang XX, Zhou XG, Wu FZ. Rhizosphere bacterial community in watermelon-wheat intercropping was more stable than in watermelon monoculture system under *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* invasion. *Plant and Soil*, 2019, 445(1/2): 369–381.
- [50] Lee SM, Kong HG, Song GC, Ryu CM. Disruption of *Firmicutes* and *Actinobacteria* abundance in tomato rhizosphere causes the incidence of bacterial wilt disease. *The ISME Journal*, 2021, 15(1): 330–347.
- [51] De Angelis KM, Brodie EL, DeSantis, TZ, Andersen GL, Lindow SE, Firestone MK. Selective progressive response of soil microbial community to wild oat roots. *Isme Journal Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 2009, 3(2): 168–178.
- [52] Curlango-Rivera G, Duclos DV, Eboho JJ, Hawes MC. Transient exposure of root tips to primary and secondary metabolites: impact on root growth and production of border cells. *Plant and Soil*, 2010, 332(1/2): 267–275.
- [53] Koroney AS, Plasson C, Pawlak B, Sidikou R, Driouich A, Menu-Bouaouiche L, Vicré-Gibouin M. Root exudate of *Solanum tuberosum* is enriched in galactose-containing molecules and impacts the growth of *Pectobacterium atrosepticum*. *Annals of Botany*, 2016, 118(4): 797–808.
- [54] Weiller F, Moore JP, Young P, Driouich A, Vivier MA. The *Brassicaceae* species *Heliophila coronopifolia* produces root border-like cells that protect the root tip and secrete defensin peptides. *Annals of Botany*, 2016, 119(5): 803–813.
- [55] Yuan J, Zhao J, Wen T. Root exudates drive the soil-borne legacy of aboveground pathogen infection. *Microbiome*, 2018, 6(1): 156.
- [56] Shine MB, Xiao XQ, Kachroo P, Kachroo A. Signaling mechanisms underlying systemic acquired resistance to microbial pathogens. *Plant Science*, 2019, 279: 81–86.
- [57] Hassan MK, McInroy JA, Kloepper JW. The interactions of rhizodeposits with plant growth-promoting rhizobacteria in the rhizosphere: a review. *Agriculture*, 2019, 9(7): 142.

- [58] Kong CH, Zhang SZ, Li YH, Xia ZC, Yang XF, Meiners SJ, Wang P. Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 3867.
- [59] Cotton TEA, Pétriacq P, Cameron DD, Meselmani MA, Schwarzenbacher R, Rolfé SA, Ton J. Metabolic regulation of the maize rhizobiome by benzoxazinoids. *The ISME Journal*, 2019, 13(7): 1647–1658.
- [60] Liu HW, Li JY, Carvalhais LC, Percy CD, Prakash Verma J, Schenk PM, Singh BK. Evidence for the plant recruitment of beneficial microbes to suppress soil-borne pathogens. *New Phytologist*, 2021, 229(5): 2873–2885.
- [61] Hu LF, Robert CAM, Cadot S, Zhang X, Ye M, Li BB, Manzo D, Chervet N, Steinger T, Van Der Heijden MGA, Schlaeppi K, Erb M. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 2738.
- [62] Li CX, Fu XP, Zhou XG, Liu SW, Xia Y, Li NH, Zhang XX, Wu FZ. Treatment with wheat root exudates and soil microorganisms from wheat/watermelon companion cropping can induce watermelon disease resistance against *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*. *Plant Disease*, 2019, 103(7): 1693–1702.
- [63] Hol WHG, de Boer W, Termorshuizen AJ, Meyer KM, Schneider JHM, Dam NMV, Van Veen JA, Van Der Putten WH. Reduction of rare soil microbes modifies plant-herbivore interactions. *Ecology Letters*, 2010, 13(3): 292–301.
- [64] Bonkowski M, Roy J. Soil microbial diversity and soil functioning affect competition among grasses in experimental microcosms. *Oecologia*, 2005, 143(2): 232–240.
- [65] Bell T, Newman JA, Silverman BW, Turner SL, Lilley AK. The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature*, 2005, 436(7054): 1157–1160.
- [66] Durán P, Thiergart T, Garrido-Oter R, Agler M, Kemen E, Schulze-Lefert P, Hacquard S. Microbial interkingdom interactions in roots promote *Arabidopsis* survival. *Cell*, 2018, 175(4): 973–983.
- [67] 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. *PNAS*, 2015, 112(36): E5013–E5020.