

病原菌胁迫下植物“呼救”策略的研究进展

杨林桦^{1,2}, 杜晓雪^{1,2}, 张佳宁^{1,2}, 谢田朋^{*1,2}, 杨涛³

1 甘肃中医药大学 药学院, 甘肃 兰州 730000

2 陇药产业创新研究院, 甘肃 兰州 730030

3 甘肃省科学院生物研究所 甘肃省微生物资源开发重点实验室, 甘肃 兰州 730099

杨林桦, 杜晓雪, 张佳宁, 谢田朋, 杨涛. 病原菌胁迫下植物“呼救”策略的研究进展[J]. 微生物学通报, 2025, 52(1): 17-32.

YANG Linhua, DU Xiaoxue, ZHANG Jianing, XIE Tianpeng, YANG Tao. Research progress in the “cry for help” strategy of plants under pathogen stress[J]. Microbiology China, 2025, 52(1): 17-32.

摘要: 植物在生长过程中会受到生物与非生物性胁迫, 其中病原菌侵染是生物胁迫中的重要组成部分。由于植物微生物组与植物共同生长进化, 当植物受到病原菌胁迫时会通过特殊分泌物或招募有益菌对抗病原菌。本文从病原菌胁迫下植物微生物组变化、植物代谢产物变化、植物-微生物互作机制和植物“呼救”后形成的抑病土壤等方面阐述植物“呼救”策略研究进展, 为植物土传病害防控提供参考依据。

关键词: 病原菌; 微生物组; 代谢物; “呼救”策略

Research progress in the “cry for help” strategy of plants under pathogen stress

YANG Linhua^{1,2}, DU Xiaoxue^{1,2}, ZHANG Jianing^{1,2}, XIE Tianpeng^{*1,2}, YANG Tao³

1 College of Pharmacy, Gansu University of Chinese Medicine, Lanzhou 730000, Gansu, China

2 Gansu Pharmaceutical Industry Innovation Research Institute, Lanzhou 730030, Gansu, China

3 Key Laboratory of Microbial Resources Development of Gansu Province, Institute of Biology, Gansu Academy of Sciences, Lanzhou 730099, Gansu, China

Abstract: Plants are subjected to biotic and abiotic stresses during growth, of which pathogen infection is a major biotic stress. Since the plant microbiome co-evolves with plants, the plants

资助项目: 国家自然科学基金(82160714); 甘肃省科技重大专项(23ZDFA013-1); 甘肃省自然科学基金(23JRRA1711); 甘肃省产业支撑计划(2021CYZC-13); 兰州市指导性计划(2022-5-167)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (82160714), the Science and Technology Major Special Project of Gansu Province (23ZDFA013-1), the Natural Science Foundation of Gansu Province (23JRRA1711), the Industry Support Program of Gansu Province (2021CYZC-13), and the Lanzhou Municipal Guiding Program (2022-5-167).

*Corresponding author. E-mail: xietianpeng@163.com

Received: 2024-04-09; Accepted: 2024-05-22; Published online: 2024-06-11

exposed to pathogen stress will fight against pathogens by special secretions or recruitment of beneficial microorganisms. This paper reviews the research progress in the “cry for help” strategy of plants under pathogen stress from the changes in plant microbiome and metabolites, plant-microbe interactions, the disease-suppressive soil formed after the plant “cry for help”, with a view to providing a basis for the prevention and control of soil-borne diseases in plants.

Keywords: pathogen; microbiome; metabolites; “cry for help” strategy

植物在生长发育过程中经常会受到重金属、盐分、温度、水分等非生物胁迫的影响，同时，病虫害、动物干扰等生物胁迫也会改变植物的生长进程，影响植物的生长发育情况^[1]。因此，研究胁迫下植物的生长发育变化，对受胁迫植物及时进行人工干预，有助于降低植物的死亡率，提高粮食、中草药等经济作物的产量及品质^[2]。

植物为了抵御各种胁迫进化出了非常复杂的调控方式，目前植物内部调节机制受到了广泛关注，例如利用免疫激素抵御病原菌侵染^[3]；通过免疫受体增强植物体患病时的免疫应答^[4]；分泌特殊物质杀灭病原菌^[5-7]等。早在 20 世纪初，科研人员就发现了微生物对抗病原菌的能力^[8]，随后在小麦全蚀病的研究中又发现了抑病性土壤^[9]，这些研究为植物呼救假说奠定了基础。2019 年，荷兰瓦赫宁根生态研究所的研究人员发现，当病原菌侵染植物时，与植物共生的微生物群落就会产生抵抗病原菌的效应物，从而提高植物抗胁迫的能力^[10]。2021 年，德国马普植物育种所的科研人员进一步发现，那些能在植物受到病原菌胁迫时帮助植物抗病的微生物是由植物本身通过分泌特殊物质从土壤中招募而来的^[11]。这些报道都证明了植物在受到生物胁迫时可以通过发出“呼救”信号来招募有益菌帮助自身提高防御能力，这种现象被称为植物的“呼救”策略(strategy of cry for help)。

近年来，越来越多的学者开始关注植物“呼救”。例如，植物微生物组变化与植物呼救物质

的遗传^[12]，植物呼救物质在土壤中的存留时间及对后代的影响^[13]，不同患病时期植物产生的呼救信号变化等^[14-15]。本文将从病原菌胁迫下植物微生物组变化、植物代谢产物变化、植物-微生物互作机制、抑病土壤形成等方面阐述植物“呼救”策略的研究现状，以期为植物土传病害防控提供参考依据。

1 病原菌胁迫下植物微生物组的变化

在自然界中，植物与土壤相辅相成不可分割，而微生物发挥着极其重要的作用，其作用包括土壤矿物质转化、凋落物的分解、为植物提供营养、提高植物抗胁迫的能力、促进种子发芽、提高植物免疫力等^[16-18]。植物与微生物普遍存在共生关系，换句话说，植物就是大量微生物的宿主。富集在植物根际、茎轴、叶片以及植物内部的微生物形成了与植物体生长发育密切相关的微生物组^[19]。目前，对于根际、叶际微生物的研究已经有了相当的进展^[20-21]，研究普遍认为根际是微生物最为丰富的地方，相比之下，叶际的营养更匮乏，并且容易受到极端温度、湿度的影响^[22]，微生物组成也与根际有所不同。此外，微生物组就像植物基因组的延伸，当植物受到病原菌侵染后，其微生物组的变化可能也会影响到植物的基因表达，因此研究病原菌胁迫下植物的微生物组变化显得尤为重要。

研究表明,病原菌胁迫下植物的微生物组会出现明显变化,这是由于根系分泌物会吸引各种微生物,这些分泌物占植物光合作用有机碳的11%–40%^[23],尽管根际微生物变化最受关注,但植物微生物组的变化会发生在植物的花、叶片、茎、根、根际等各个生态位^[24-29]。例如,柑橘树叶受到柑橘间座壳菌(*Diaporthe citri*)感染后,叶际微生物组铁竞争能力显著增强,泛菌属(*Pantoea*)微生物相对丰度明显增高,并出现大量新微生物,其中具有较强抗菌能力的 *Pantoea asv90* 及甲基杆菌(*Methylobacterium*)

asv41 被鉴定为“招募”来的微生物^[24]。小麦(*Triticum aestivum* L.)根部受到尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)侵染后,其根际土壤微生物在门水平上发生明显的相对丰度变化,一些细菌门几乎消失^[25]。类似情况在马缨杜鹃^[26]、拟南芥^[27]、黄瓜^[28]、橄榄^[29]等的研究中均有发现(表1)。

此外,植物内生菌也会在病原菌胁迫下发生变化。内生菌是指在菌种生命周期中至少某段时间定殖在植物内部组织中,并且不会引起宿主损害或疾病的微生物^[30]。由于内生菌与病原

表1 病原菌胁迫下的植物微生物组变化

Table 1 Changes in plant microbiome under pathogen stress

植物 Plant	报道时间 Reporting time	病原菌 Pathogenic bacteria	患病部位 Diseased site	微生物组变化情况 Changes in the microbiome
柑橘树 ^[24] Citrus tree ^[24]	2022	柑橘间座壳菌 <i>Diaporthe citri</i>	叶片 Leaves	泛菌属相对丰度变高,新出现甲基杆菌、鞘氨醇单胞菌等 The relative abundance of <i>Pantoea</i> became higher, with the emergence of <i>Methylobacterium</i> , <i>Sphingomonas</i> and others
小麦 ^[25] Wheat ^[25]	2021	尖孢镰刀菌 <i>Fusarium oxysporum</i>	根 Root	变形菌门、放线菌门、拟杆菌门和厚壁菌门等微生物种类相对丰度增加,而酸杆菌门、出芽单胞菌门和古菌门几乎消失 The relative abundance of microbial species such as <i>Proteobacteria</i> , <i>Actinobacteria</i> , <i>Bacteroidetes</i> and <i>Firmicutes</i> increased, while <i>Acidobacteria</i> , <i>Gemmatimonadetes</i> and <i>Archaea</i> almost disappeared
马缨杜鹃 ^[26] <i>Rhododendron delavayi</i> Franch ^[26]	2023	镰刀菌 <i>Fusarium</i>	花瓣、叶片 Petals, leaves	新出现嗜酸菌、伯克霍尔德菌、类芽孢杆菌、短芽孢杆菌、假单胞菌等23种有益微生物 Emergence of 23 beneficial microorganisms including <i>Acidiphilium</i> , <i>Burkholderia</i> , <i>Paenibacillus</i> , <i>Brevibacillus</i> , <i>Pseudomonas</i> and others
拟南芥 ^[27] <i>Arabidopsis</i> ^[27]	2022	紫丁香假单胞菌 DC3000 <i>Pseudomonas syringae</i> DC3000	叶片 Leaves	假单胞菌、鞘氨醇单胞菌、伯克霍尔德菌、欧文氏菌、沙雷氏菌、根瘤菌等相对丰度升高 Increased relative abundance of <i>Pseudomonas</i> , <i>Sphingomonas</i> , <i>Burkholderia</i> , <i>Erwinia</i> , <i>Serratia</i> , <i>Rhizobium</i> and others
黄瓜 ^[28] Cucumber ^[28]	2017	尖孢镰刀菌 <i>F. oxysporum</i>	叶、茎、根 Leaves, stems, root	解淀粉芽孢杆菌定殖能力增强,挤压病原菌定殖空间,防止侵害 <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> has increased colonisation capacity, which squeezes the colonisation space of pathogenic bacteria and prevents infestation
橄榄 ^[29] Olive ^[29]	2020	大丽轮枝菌 <i>Verticillium dahliae</i>	根 Root	酸细菌属、放线菌属、纤维弧菌属相对丰度增加,罗河杆菌属相对丰度降低 Increased relative abundance of <i>Acidobacteria</i> , <i>Actinobacteria</i> , <i>Cellvibrio</i> , and decreased relative abundance of <i>Rhodanobacter</i>

微生物难以完全区分,有学者建议将所有生活在植物组织内部的微生物统称为内生菌^[31]。据报道,当病菌入侵后,几丁质菌科(*Chitinophagaceae*)和黄杆菌科(*Flavobacteriaceae*)的某些微生物在植物根内快速富集^[10],并且真菌细胞壁降解酶活性增强,目前对2种细菌属在植物根组织内部的位置及其作用机制尚不明确,但推测几丁质菌科微生物在几丁质酶作用下所产生的壳寡糖可以诱导细胞表达;而黄杆菌科微生物或许具有直接抗真菌的功能^[10]。

尽管有研究证明,一些微生物具有明显的抑制病害能力,如假单胞菌属(*Pseudomonas*)^[32-33]、放线菌属(*Actinobacteria*)^[34-35]、芽孢杆菌属(*Bacillus*)^[36-37]等,但由于自然界环境的复杂性,通过招募某些有益微生物来抑制病害的发生在实际农业生产中的效果并不十分理想。因此,越来越多的学者提出了植物在病害胁迫下重塑微生物组的观点^[38-41],即通过重组微生物组或调整微生物相对丰度来抑制病原菌对植物的侵染。目前,无论是植物招募个体微生物还是群体微生物,植物在病害胁迫下会发生微生物组改变已成为共识。

目前已有一些报道对植物“呼救”时产生的微生物组变化的机制进行了深入研究。研究表明,病原菌可以通过操纵植物微生物组的某些微生物成为其发病过程中的合作伙伴^[42-44],进而使植物微生物组发生变化,这可能是因为病原菌在分泌致病因子干扰植物免疫过程的同时,也分泌一些信号分子对潜在的病原体微生物进行了招募。对于植物来说,植物信号分子(如钙离子和一氧化氮等)、异三聚体G蛋白和非编码RNA等在调节植物抗病性及防御信号网络中起着重要作用^[45-46],但尚未找到这些信号分子与植物重塑微生物组间的直接证据。然而一些报道发现,水杨酸(*salicylic acid*, SA)和茉莉酸(*jasmonic acid*, JA)/乙烯(*ethylene*, ET)信号通路在植物“招募”有益微生物中起到重要作用^[47-49]。

例如, Yang 等^[50]在研究蜡状芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)对番茄青枯病的防御作用时,发现蜡状芽孢杆菌 AR156 可以通过调节植物体内的 SA 和 JA/ET 信号通路,激活植物防御病原菌有关基因的表达,促进植物根际有益微生物的富集,从而抵抗病原菌的侵害。嗜根寡养单胞菌(*Stenotrophomonas rhizophila*)在帮助植物抵御假禾谷镰孢菌(*F. pseudograminearum*)时也有类似情况发生,当嗜根寡养单胞菌存在于土壤中时, JA 和 SA 信号被明显激活,这不仅增强了植物的抗病性,也影响到了微生物组的组成^[25]。这些研究从分子信号层面上阐明了植物被病原菌侵染后微生物组变化的机理,但仍需更多深入研究揭示病害胁迫下植物微生物组变化的机制。

2 病原菌胁迫下植物的代谢产物

植物与微生物共生交流的桥梁就是植物分泌的各种代谢产物,这些代谢产物所组成的通讯网络可作为植物和微生物之间信息交流的信号。植物代谢产物包括初级代谢产物和次级代谢产物,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^[51-52],植物分泌的次级代谢产物是在初级代谢产物生物合成中产生的中间代谢物质,并可在植物细胞中大量积累,在植物组织培养或者信号分子处理后等特殊情况下可以通过体外诱导合成^[53],次级代谢产物主要分为酚酸类、萜烯类、类黄酮、类固醇和生物碱类等^[51-52]。目前普遍认为,次级代谢产物是植物与微生物相互作用的重要促进因素,有助于两者间的信号交流^[54]。

植物受到病害胁迫后可产生三类代谢物质进行自救(图 1)。第一类是在植物受侵染部位产

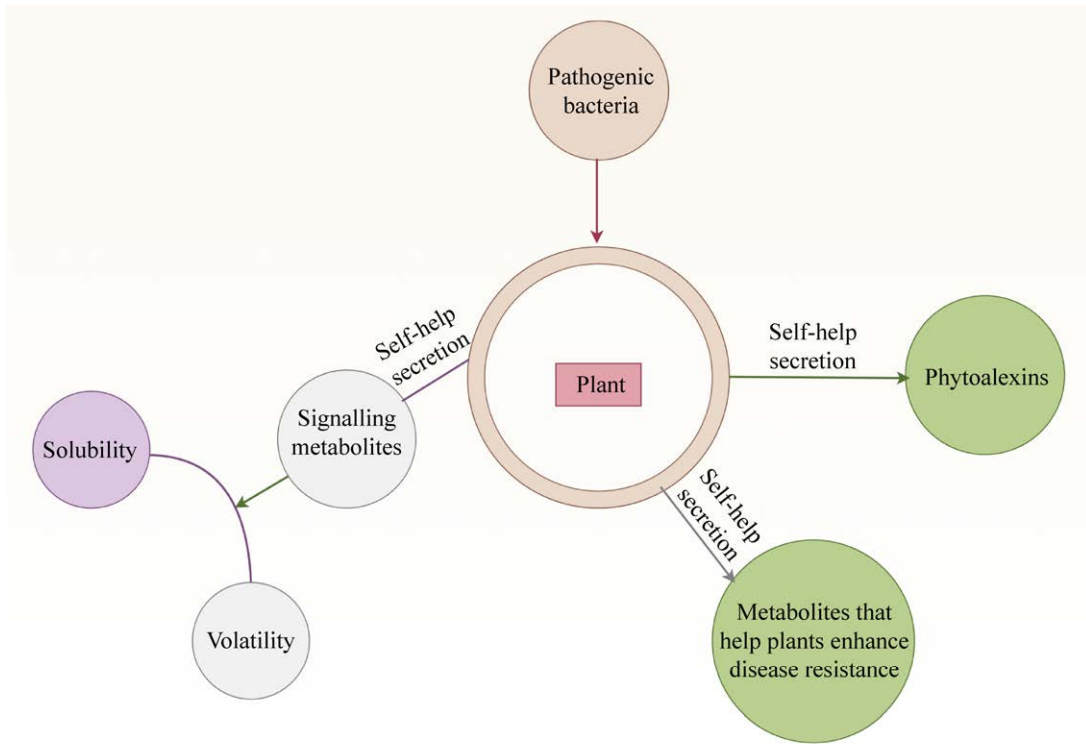


图 1 病原菌感染后植物分泌的三类自救代谢产物

Figure 1 Three types of self-rescue metabolites secreted by plants after infection by pathogenic bacteria.

生的具有直接抗菌作用的代谢产物，被称为植物保卫素^[55]。植保素在植物感染病原菌后反应迅速且积累量较多，尤其对真菌导致的病害有明显的抵抗能力^[6-7]。例如，苜蓿(*Medicago sativa* L.)叶感染茎点霉(一种真菌型病原体)后快速积累的异黄酮成分芒柄花素苷和苜蓿素^[56]；大麦(*Hordeum vulgare* L.)感染禾谷镰刀菌(*F. graminearum*)后分泌的酚类化合物 t-肉桂酸^[57]；以及甜罗勒(*Ocimum basilicum*)感染卵菌病原体霉菌后分泌的迷迭香酸^[58]。这些化合物均具有直接抵抗病原菌的功效。

第二类是可以帮助植物增强抗病性的代谢产物^[59-61]。植物受胁迫后的代谢产物与细胞内氧化还原系统发生相互作用，干扰正常的氧化还原平衡，从而激活酶促脱毒系统来清除体内积累的大量活性氧。例如，当归(*Angelica sinensis*

Oliv. Diels)受到镰刀菌侵染后体内的超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)活性均有所增强^[62]，这表明当归体内的抗氧化系统被激活，这种应激反应有利于活性氧的清除和增强抗病性。目前，病原菌胁迫下植物代谢物使宿主增强抗病性的方式有两种，一种是系统获得抗性(systemic acquired resistance, SAR)，一般表现为水杨酸含量明显升高，从而将植物体内大量抗病基因激活^[63]，以对抗生物营养病原体的侵染；另一种是诱导系统抗性(induced systemic resistance, ISR)，通常是经有益微生物诱导后，从而增强植物体对坏死营养病原体的抗病性，一般由茉莉酸和乙烯途径介导^[64]。两种方式的诱导因子、介导途径及抵抗的病原菌类型均不相同，并且ISR机制尚不明确。

第三类是具有招募有益微生物功能的信号

型代谢产物^[65-67], 这些信号物质对微生物组产生了极大的影响。例如, 当玉米受到绿菌门 (*Chlorobiota*) 细菌侵染后会分泌苯并噁嗪以招募恶臭假单胞菌 (*Pseudomonas putida*)^[68-70]。在对拟南芥的研究中发现, 其受到不同病原菌感染后产生的信号物质并不相同, 招募来的微生物种类也不尽相同。例如, 感染尖孢镰刀菌后分泌的东茛菪内酯可招募到假单胞菌 WCS417 和铜绿假单胞菌 (*P. aeruginosa*) WCS358^[71], 感染杆菌和真菌后分泌的三萜类化合物可招募到拟杆菌门的有益微生物^[72], 感染紫丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*) 后分泌的苹果酸可招募到枯草芽孢杆菌 (*B. subtilis*) FB17^[73]。自然界中除了可溶性代谢产物外, 还有约 1% 的植物次级代谢产物是挥发性化合物^[74], 这些挥发性物质也具有作为信号分子招募有益微生物的潜力。近期研究表明, 花生通过根部释放的具有挥发性的乙烯化合物可以影响放射菌属 (*Radiomycetes*) 的丰度, 改变微生物群落的组成, 从而提高花生的产量^[75]。受镰刀菌侵染后的苔草根际释放出主要由单萜和柠檬烯氧化物组成的挥发性有机混合物, 这些混合物能从距离根部大约 12 cm 的部位招募有益微生物, 从而抑制分枝杆菌的生长^[76]。这些研究为挥发性化合物作为信号分子招募有益微生物快速富集根际, 以形成对植物有利的局面提供了有力证据。

植物代谢产物的变化与植物自身的免疫功能是密不可分的, 目前植物受病原菌胁迫后次生代谢最具代表性的开启过程是: 当植物受到病原菌侵染时, 植物体内的蛋氨酸可以迅速形成逆境乙烯或伤害乙烯, 乙烯会将逆境信号传递给第二信使钙离子, 钙离子激活转录因子使抗逆基因表达, 从而启动植物次生代谢^[77-79], 使得植物代谢产物发生变化。此外, 当病原菌侵染植物后, 被侵染部位细胞会加速死亡, 这种

保护性细胞坏死叫作超敏反应 (hypersensitivity response, HR)^[80], HR 发生后, 植物细胞会从正常的初级代谢转变为多种途径的次级代谢^[81], 而水杨酸通路介导又是植物产生 HR 必不可少的条件^[82], 因此有理由相信水杨酸通路与植物代谢产物的变化有关^[83]。

3 病原菌胁迫下植物-微生物互作机制

植物代谢物作为植物与外界交流的重要“信号”, 在植物-微生物互作中意义重大。研究表明, 植物发育情况^[84-85]和植物基因型^[86-87]等因素均会影响到植物分泌物和根际微生物的动态变化。例如, 细茎野燕麦 (*Avena barbata*) 在早期发育阶段的蔗糖和高丝氨酸含量较高, 随着株龄增长, 氨基酸和羧酸含量明显增加^[88]; 拟南芥早期发育阶段的糖含量很高, 而在发育后期, 氨基酸和酚类物质的含量开始明显增高^[84-85]。此外, 一些代谢物只在特定植物基因型中存在, 如玉米和小麦等草种冠根所分泌的苯并噁嗪^[89]。这些代谢物的变化必然会影响到植物的微生物组成, 目前关于有益微生物如何响应植物招募主要有 3 种机制 (图 2)。

3.1 植物分泌营养物质招募微生物

植物根系分泌营养物质招募微生物是植物“呼救”的重要机制之一, 研究发现, 根系分泌的糖、氨基酸、有机酸等初级代谢物是微生物生长发育的重要碳源和氮源^[90-92], 通过这些营养物质能够吸引有益微生物来介导植物对病原菌的防御。例如, 将患有枯萎病的番茄根际潜在益生元代谢物 (核糖、乳酸、木糖、甘露糖、麦芽糖、葡萄糖酸内酯和核糖醇) 添加在土壤中, 微生物群表现出与碳代谢和自毒素降解相关途径的富集, 这些微生物群可以有效保护番茄和其他茄科作物免受青枯菌入侵^[93]。另有报道

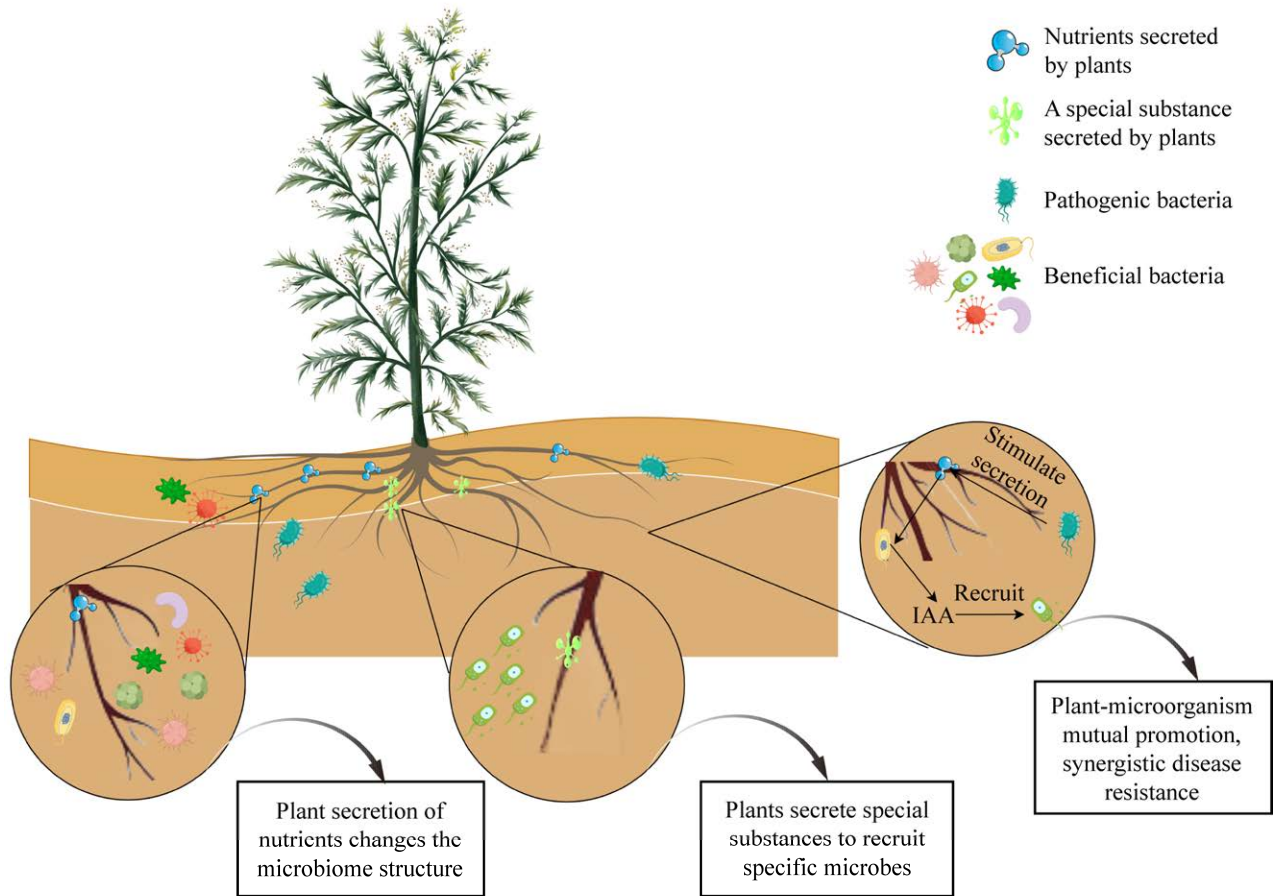


图 2 微生物响应植物招募的主要机制

Figure 2 Main mechanisms of microbial response to plant recruitment.

表明，长链脂肪酸和氨基酸可以吸引某些假单胞菌^[76]，而酚类物质有时候也会充当碳源吸引一些有益微生物^[94]。这些营养物质可以被有益微生物分解代谢为能量，或者构建微生物的蛋白质，吸引微生物并促进其生长。

3.2 植物分泌吸引物质招募微生物

除了营养物质以外，植物还会分泌一些吸引物质招募有益微生物，这些吸引物质与营养物质略有不同，它们可以招募特定的微生物。例如，通过对杨树和拟南芥组学大数据分析，发现肌醇是影响微生物的重要媒介，具有分解肌醇功能的微生物可以被广泛招募，并聚集在

根际对宿主形成保护^[95]。可以选择性代谢拟南芥根系分泌的三萜类物质(拟南芥宁素、拟南芥宁基脂肪酸酯、拟南芥啶素)的微生物在植物受到病原菌侵染后会快速定殖在根际，为植物提供保护^[72]。研究发现，伯克霍尔德菌属(*Burkholderia*)中的有益菌种可以被草酸盐吸引^[96]，而一些有害菌种则不能^[97]，这为植物分泌特定代谢物进行有益微生物的选择性招募提供了有力证据。同时，根系分泌的吸引物质也可以在植物间形成互助。例如，当分蘖洋葱(*Allium cepa* var. *agrogatum*)与番茄(*Solanum lycopersicum* L.)混作时，分蘖洋葱分泌的花旗松素可以增强芽孢杆菌 B56 在

番茄根际的定殖^[98],从而保证番茄的健康生长。

3.3 植物-微生物协同抗病

在植物抗病的过程中,植物和微生物间还可以通过相互合作完成协同抗病。例如,患病黄瓜通过增加色氨酸分泌量来招募有益菌芽孢杆菌 SQR9,而芽孢杆菌 SQR9 产生的吲哚-3-乙酸(indole acetic acid, IAA)又可以进一步帮助其在根际定殖,同时帮助植物招募到施氏假单胞菌(*P. stutzeri*)等其他有益菌,协同增强植物抗病能力^[28]。另有报道表明,植物分泌的氨基酸是微生物合成植物生长调节剂的底物,而微生物释放的 2,4-二乙酰基氯葡萄糖酚和玉米赤霉烯酮等化合物又可以刺激根系分泌氨基酸^[99],这种植物与微生物协同合作的方式保证了植物对疾病的有效防控。

4 植物“呼救”后形成的抑病土壤

植物被病原菌侵染后产生的抑病土壤,既是植物“呼救”假说的证明,也是植物“呼救”导致的结果。1974年, Baker 等提出了“抑病土壤”的概念:即由于土壤中微生物的组成和活性,病原体不会在其中出现或持续存在,或少量存在但不足以引起疾病,或最初存在并引起疾病,但随着易感宿主的连续种植,病原体虽然仍存在于土壤中,但植物鲜有患病^[100]。根据抑病机制的不同可分为普通抑病土壤和特异抑病土壤^[101],这些土壤会积累有益微生物群落以保护后代植物免受土传病菌的侵袭。例如,被紫丁香假单胞菌(*P. syringae*)侵染后的拟南芥,其第五代植物受到病原菌侵染后,根系分泌的长链有机酸和氨基酸增加,这与土壤中直接施加长链有机酸和氨基酸混合物产生的抑菌效果是一样的^[13]。连续八代接种尖孢镰刀菌的黄瓜体内活性氧含量升高,并将持续分泌的苏糖酸和赖氨酸留存在土壤中,从而使芽孢杆菌和鞘氨醇单胞菌在

根际富集^[102]。将甜菜种植在能够抑制立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)生长的土壤中,甜菜根际会快速富集鞘细菌(Sheathe bacteria)、草酸杆菌(*Oxalobacter Allison*)、洋葱伯克霍尔德菌(*Burkholderia cepacia*)、少动鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas paucimobilis*)等多种有益微生物,同时甜菜体内与细菌相关的抗真菌活性也得到上调^[103]。另有研究表明,无论是根际还是叶际疾病,植物在遭受到病原菌侵染时都会向根际呼救,使有益微生物快速向植物根际富集^[104-105],并选择性地遗留在土壤中形成土壤遗产,但形成这种选择的机制尚不明确。这种土壤遗产,或者说是土壤抑病记忆,有助于植物后代在同一片土壤中正常生长发育。

此外,目前对植物后代生长发育的研究常常提到连作障碍,当作物连作时会导致植物产生自毒效应,从而形成连作障碍,不利于植物后代在同一片土地中生存^[106],自毒效应是指植物通过地上部分淋溶、根系分泌和植株凋落物等途径来释放一些对同茬或下茬同种或同科植物有生长抑制的代谢物的现象^[107]。据报道,自毒物质大部分是酚酸类物质^[107],当土壤中酚酸类物质浓度达到一定程度后,会改变微生物群落的组成、丰富度及多样性来抑制植物生长,从而引发病害,甚至导致连作障碍^[108],而抑病土壤中的各种有益微生物会分泌代谢物促进植物生长,抑制病原菌生长^[109],假单胞菌属的部分有益菌会加速酚酸类物质的降解^[110],这从一定程度上证明了抑病土壤具有帮助植物缓解病害和减轻连作障碍的潜力。但在实际生产中,生物与非生物因素在很大程度上影响着土壤的抑病性^[111-112],因此在防治土传病害时并不能单一施用抑病土壤,而是与其他处理措施综合使用防治土传病害,如长时间施用生物有机肥可以为抑病土壤中的有益微生物提供养分,增强抑

病土壤的抑病性^[113]，当前需要深入研究抑病土壤中生物与非生物因素相互作用的复杂机制，加强与植物育种的联系，推动抑病土壤在缓解病害和连作障碍中的应用。

目前，多数研究更关注植物分泌物对根际微生物的选择和相互作用，对分泌物如何塑造并影响微生物组及抑病土壤的形成机制的了解还不够深入，今后可借助基因组、转录组和代谢组等多组学技术深入研究并改造土壤中的微生物遗产，让植物在恶劣环境下也能够最大限度地招募有益微生物以提高防御功能，减少对农药的依赖，提高植物的产量和品质。

5 源于植物“呼救”的生物防治

植物病害的发生源于植物-病原菌-环境之间的复杂相互作用。如今，利用有益微生物或者植物产生的特殊代谢产物进行病害的生物防治已在逐步发展，并有望替代化学杀虫剂或者农药。通过植物“呼救”行为发现的生物防治主要有 3 种类型。(1) 直接抑制病原菌，包括寄生、竞争、拮抗^[114]。例如，利用絮凝假单胞菌(*P. flocculosa*)产生的脂肪酸诱导病原菌细胞快速质壁分离而导致细胞崩溃来控制白粉病^[115]；利用绿萝卜假单胞菌(*P. chlororaphis*)产生的抗生素和挥发性有机混合物抑制多种植物病原菌的生长^[32]。(2) 通过诱导、引发或者加强植物的自身防御功能来抵抗病原菌。例如，利用哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)产生的丁烯酸内酯代谢物来诱导 SA 和 JA/ET 通路激活番茄中与抗病相关的基因表达，增强番茄的抗病性^[116]。(3) 通过调节微生态平衡以保护植物。例如，解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*) WS-10 可通过重塑烟草根际微生物群落结构达到抵抗番茄青枯菌(*Ralstonia solanacearum*)的效果^[117]。

目前国内已上市的源于植物“呼救”行为的

生防产品主要是微生物菌剂(表 2)。微生物菌剂包括防治细菌的芽孢杆菌属、短芽孢杆菌属(*Brevibacillus*)、假单胞菌属三类以及其他属的少量微生物，防治真菌的木霉属(*Trichoderma*)及其他属微生物共 26 种(数据来源于展鹏生物)。此外，还有一些源于植物“呼救”机理且亟待开发的生物防治剂^[36,118]。例如，添加非致病性的紫丁香假单胞菌 DC3000 可以激活植物“呼救”行为，减少植物后代的患病概率^[119]，这种非致病性的丁香假单胞菌激活植物“呼救”行为的机制有两方面，一方面该菌剂的非致病性衍生物可能诱导有益微生物的富集；另一方面诱导 SA 信号通路的基因表达，抑制 JA 信号通路的表达，这使得其也具有成为生物防治剂的潜力。通过植物“呼救”机理对生物防治进行深入研究，未来或许可以利用这些非致病性菌种，设计出类似于“植物疫苗”的产品，帮助植物在不接触病原菌的情况下，建立起强大的防御能力。

这类生物防治制剂主要源自植物或环境本身，因此具备以下主要优势：(1) 对植物生长发育的影响较小，对人体和自然环境健康无害，但考虑到生态平衡和可持续性发展，应用中也应重视生防菌的用量。(2) 由于土壤抑病记忆的存在，这些被招募的微生物或者土壤中的代谢产物往往能保存一段时间，具有可持续性，不需要反复施加，同时还具备分解自毒物质的潜力。(3) 由于植物招募的有益微生物的存在，可以减少植物被感染后的免疫应答，为植物腾出更多的能量和资源，用于正常的生长发育^[120-121]。此外，这类生物防治剂也存在一些劣势：(1) 对病害防治效果比较缓慢，不如化学药剂迅速^[122]。(2) 实际应用中，组合型生防菌剂的病害防治效果明显低于实验室结果^[10]，这可能源于微生物间的营养竞争，以及环境变化导致的微生物基因表达的改变^[123]。(3) 生物防治剂具有单一

表 2 源于植物“呼救”的微生物菌剂

Table 2 Microbial agents originating from plant “cry for help”

抗菌类型	类别	应用品种
Antibacterial type	Category	Application variety
细菌	芽孢杆菌属	海洋芽孢杆菌、坚强芽孢杆菌、球形芽孢杆菌、枯草芽孢杆菌、蜡样芽孢杆菌、地衣芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌 B7900、解淀粉芽孢杆菌 B1619、解淀粉芽孢杆菌 PQ21、解淀粉芽孢杆菌 LX-11、甲基营养芽孢杆菌 9912、甲基营养芽孢杆菌 LW-6、贝莱斯芽孢杆菌 14384
Bacteria	<i>Bacillus</i>	<i>B. marinus</i> , <i>B. firmus</i> , <i>B. sphaericus</i> , <i>B. subtilis</i> , <i>B. cereus</i> , <i>B. licheniformis</i> , <i>B. amyloliquefaciens</i> B7900, <i>B. amyloliquefaciens</i> B1619, <i>B. amyloliquefaciens</i> PQ21, <i>B. amyloliquefaciens</i> LX-11, <i>B. methylotrophicus</i> 9912, <i>B. methylotrophicus</i> LW-6, <i>B. velezensis</i> 14384
	假单胞菌属	荧光假单胞菌、沼泽红假单胞菌、洋葱假单胞菌
	<i>Pseudomonas</i>	<i>P. fluorescens</i> , <i>Rhodopseudomonas palustris</i> , <i>P. cepacia</i>
	短芽孢杆菌属	侧孢短芽孢杆菌 A60、短小芽孢杆菌
	<i>Brevibacillus</i>	<i>Brevibacillus laterosporus</i> A60, <i>Bacillus pumilus</i>
	其他	多黏类芽孢杆菌、多黏类芽孢杆菌 KN-03、嗜硫小红卵菌
	Others	<i>Paenibacillus polymyxa</i> , <i>Paenibacillus polymyxa</i> KN-03, <i>Rhodovulum sulfidophilum</i>
真菌	木霉	木霉、哈茨木霉
Fungus	<i>Trichoderma</i>	<i>Trichoderma</i> , <i>T. harzianum</i>
	其他	盾壳霉 ZS1SB、小盾壳霉 CGMCC8325、寡雄腐霉
	Others	<i>Coniothyrium minitans</i> ZS1SB, <i>Coniothyrium minitans</i> CGMCC8325, <i>Pythium oligandrum</i>

性，因此在应对某些突发病害时会显得较为被动^[124-125]。因此，如何在实际应用中最大程度上发挥生物防治剂的优势，规避其劣势是今后生物防治的重要研究方向。

6 结语与展望

目前，对植物“呼救”策略的研究还在稳步进行，但一些问题仍需要进一步研究：(1) 关于植物受到病原菌胁迫的研究多数围绕单一病原菌的侵害进行，但植物在自然界中受到的胁迫往往并不单一，一些植物疾病是由多种病原菌共同作用产生，有些植物的疾病是由生物和非生物因素共同胁迫产生，而每种胁迫都会导致特定的代谢反应。因此，通过生物分子网络，对植物-微生物-环境系统进行全面分析，考察生物与非生物胁迫对系统产生的综合影响，揭示多种胁迫因素作用下植物的呼救策略和机制是今后的重要研究方向。(2) 植物通过招募微生物

改变微生物组成是广泛意义上的“呼救”策略，但对其机制目前了解仍然有限，今后可以通过基因组学、代谢组学和蛋白组学等多组学手段加深对植物-微生物互作机制的了解，尤其是植物在基因层次改变微生物功能表达的机制。(3) 如何将植物的“呼救”行为效应最大化，延长抑病土壤记忆，减少自身消耗，提升防御能力是人工干预研究的重点。(4) 研究表明，非致病性微生物也可以引发植物“呼救”^[119]，因此，借助宏基因组和高通量测序等技术精准预测非致病性微生物对微生物组功能的影响是未来工作中重要的一环。

此外，病原菌胁迫下植物-微生物形成的交流合作是挖掘病害生物防治手段的天然宝库。利用植物“呼救”招募的有益微生物或者产生的特殊代谢产物进行病害的生物防治正在逐步发展，但由于实际应用时的复杂情况，有时合成菌群的使用效果不尽如人意，在此根据前人的

应用方法提出了一些解决方案:(1) 根据微生物的功能和生理活性, 从环境中筛选出抵抗病害的核心菌种, 利用核心菌种构建合成菌群, 验证菌群稳定性和有效性并对合成菌群进行优化, 以得到符合期望的合成菌群^[126]。(2) 挑选已知背景的有益微生物, 通过这些有益微生物的代谢情况、功能效应及它们之间的相互作用监测合成菌群的相容性^[126], 产生更稳定有效的合成菌群。通过上述方案, 相信未来可以开发出更具有经济效益的生物防治合成菌群。

REFERENCES

- [1] 翁凌胤, 栾冬冬, 周大朴, 郭庆港, 王光州, 张俊伶. 利用合成菌群促进作物健康: 进展与展望[J]. 应用生态学报, 2024, 35(3): 847-857.
WENG LY, LUAN DD, ZHOU DP, GUO QG, WANG GZ, ZHANG JL. Using synthetic flora to promote crop health: Progress and future[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(3): 847-857 (in Chinese).
- [2] 迟晓峰, 韩琳. 对植物逆境胁迫的研究[J]. 种子科技, 2019, 37(13): 122, 124.
CHI XF, HAN L. Study on plant adversity stress[J]. Seed Science & Technology, 2019, 37(13): 122, 124 (in Chinese).
- [3] PENG H, FENG HJ, ZHANG T, WANG Q. Editorial: plant defense mechanisms in plant-pathogen interactions[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1292294.
- [4] CHIA KS, CARELLA P. Taking the lead: NLR immune receptor N-terminal domains execute plant immune responses[J]. The New Phytologist, 2023, 240(2): 496-501.
- [5] 吴劲松. 植物对病原微生物的“化学防御”: 植保素的生物合成及其分子调控机制[J]. 应用生态学报, 2020, 31(7): 2161-2167.
WU JS. The “chemical defense” of plants against pathogenic microbes: phytoalexins biosynthesis and molecular regulations[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(7): 2161-2167 (in Chinese).
- [6] AHUJA I, KISSEN R, BONES AM. Phytoalexins in defense against pathogens[J]. Trends in Plant Science, 2012, 17(2): 73-90.
- [7] KUĆ J, RUSH JS. Phytoalexins[J]. Arch Biochem Biophys, 1985, 236(2): 455-472.
- [8] GARRARD EH, LOCHHEAD A. Relationships between soil micro-organisms and soil-borne plant pathogens. a review1[J]. Agricultural and Food Science, 2016. <https://www.semanticscholar.org/paper/Relationships-Between-Soil-Micro-Organisms-and-A-Garrard-Lochhead/68f80453dc0d192d928ba39d5287affea6851967>.
- [9] COOK RJ, ROVIRA AD. The role of bacteria in the biological control of *Gaeumannomyces graminis* by suppressive soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1976, 8(4): 269-273.
- [10] CARRIÓN VJ, PEREZ-JARAMILLO J, CORDOVEZ V, TRACANNA V, de HOLLANDER M, RUIZ-BUCK D, MENDES LW, van IJCKEN WFJ, GOMEZ-EXPOSITO R, ELSAYED SS, MOHANRAJU P, ARIFAH A, van der OOST J, PAULSON JN, MENDES R, van WEZEL GP, MEDEMA MH, RAAIJMAKERS JM. Pathogen-induced activation of disease-suppressive functions in the endophytic root microbiome[J]. Science, 2019, 366(6465): 606-612.
- [11] HOU SJ, THIERGART T, VANNIER N, MESNY F, ZIEGLER J, PICKEL B, HACQUARD S. A microbiota-root-shoot circuit favours *Arabidopsis* growth over defence under suboptimal light[J]. Nature Plants, 2021, 7: 1078-1092.
- [12] YIN CT, CASA VARGAS JM, SCHLATTER DC, HAGERTY CH, HULBERT SH, PAULITZ TC. Rhizosphere community selection reveals bacteria associated with reduced root disease[J]. Microbiome, 2021, 9(1): 86.
- [13] YUAN J, ZHAO J, WEN T, ZHAO ML, LI R, GOOSSENS P, HUANG QW, BAI Y, VIVANCO JM, KOWALCHUK GA, BERENDSEN RL, SHEN QR. Root exudates drive the soil-borne legacy of aboveground pathogen infection[J]. Microbiome, 2018, 6(1): 156.
- [14] 代宇佳, 罗晓峰, 周文冠, 陈锋, 帅海威, 杨文钰, 舒凯. 生物和非生物逆境胁迫下的植物系统信号[J]. 植物学报, 2019, 54(2): 255-264.
DAI YJ, LUO XF, ZHOU WG, CHEN F, SHUAI HW, YANG WY, SHU K. Plant systemic signaling under biotic and abiotic stresses conditions[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2019, 54(2): 255-264 (in Chinese).
- [15] CHOUDHARY DK. Microbial rescue to plant under habitat-imposed abiotic and biotic stresses[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2012, 96(5): 1137-1155.
- [16] 陈舒婷. 两种绿绒蒿属植物根系微生物多样性特征及可培养内生菌分离与抗菌活性研究[D]. 拉萨: 西藏大学硕士学位论文, 2023.
CHEN ST. Characteristics of root zone microbial diversity and isolation and antibacterial activity of culturable endophytes of two plants of *Meconopsis* species[D]. Lasa: Master's Thesis of Tibet University, 2023 (in Chinese).
- [17] SANTOYO G, GAMALERO E, GLICK BR. Mycorrhizal-bacterial amelioration of plant abiotic and biotic stress[J]. Frontiers in Sustainable Food Systems, 2021, 5: 672881.
- [18] ALI S, XIE LN. Plant growth promoting and stress mitigating abilities of soil born microorganisms[J]. Recent Patents on Food, Nutrition & Agriculture, 2020, 11(2): 96-104.
- [19] DEBRAY R, SOCOLAR Y, KAULBACH G,

- GUZMAN A, HERNANDEZ CA, CURLEY R, DHOND A, BOWLES T, KOSKELLA B. Water stress and disruption of mycorrhizas induce parallel shifts in phyllosphere microbiome composition[J]. *The New Phytologist*, 2022, 234(6): 2018-2031.
- [20] PÉREZ-JARAMILLO JE, MENDES R, RAAIJMAKERS JM. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions[J]. *Plant Molecular Biology*, 2016, 90(6): 635-644.
- [21] de MANDAL S, JEON J. Phyllosphere microbiome in plant health and disease[J]. *Plants*, 2023, 12(19): 3481.
- [22] VORHOLT JA. Microbial life in the phyllosphere[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2012, 10: 828-840.
- [23] LIU HW, BRETTELL LE, QIU ZG, SINGH BK. Microbiome-mediated stress resistance in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(8): 733-743.
- [24] LI PD, ZHU ZR, ZHANG YZ, XU JP, WANG HK, WANG ZY, LI HY. The phyllosphere microbiome shifts toward combating melanose pathogen[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 56.
- [25] LIU HW, LI JY, CARVALHAIS LC, PERCY CD, VERMA JP, SCHENK PM, SINGH BK. Evidence for the plant recruitment of beneficial microbes to suppress soil-borne pathogens[J]. *The New Phytologist*, 2021, 229(5): 2873-2885.
- [26] TANG J, XIAO YF, XU XR, TANG M, ZHANG XM, YI Y. Root microbiota alters response to root rot in *Rhododendron delavayi* Franch[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1236110.
- [27] VOGEL CM, POTTHOFF DB, SCHÄFER M, BARANDUN N, VORHOLT JA. Protective role of the *Arabidopsis* leaf microbiota against a bacterial pathogen[J]. *Nature Microbiology*, 2021, 6(12): 1537-1548.
- [28] LIU YP, CHEN L, WU GW, FENG HC, ZHANG GS, SHEN QR, ZHANG RF. Identification of root-secreted compounds involved in the communication between cucumber, the beneficial *Bacillus amyloliquefaciens*, and the soil-borne pathogen *Fusarium oxysporum*[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*®, 2017, 30(1): 53-62.
- [29] FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ AJ, CARDONI M, CABANÁS CGL, VALVERDE-CORREDOR A, VILLADAS PJ, FERNÁNDEZ-LÓPEZ M, MERCADO-BLANCO J. Linking belowground microbial network changes to different tolerance level towards *Verticillium* wilt of olive[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 11.
- [30] PETRINI O. Fungal endophytes of tree leaves. In *Microbial Ecology of Leaves*, J.H. Andrews, and S.S. Hirano (eds)[M]. New York, NY: Springer Verlag, 1991: 179-197.
- [31] HARDOIM PR, van OVERBEEK LS, BERG G, PIRTILÄ AM, COMPANT S, CAMPISANO A, DÖRING M, SESSITSCH A. 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.
- [32] RAIÓ A, PUOPOLO G. *Pseudomonas chlororaphis* metabolites as biocontrol promoters of plant health and improved crop yield[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2021, 37(6): 99.
- [33] 谢田朋, 柳娜, 刘越敏, 曲馨, 薄双琴, 景明. 化肥减量配施中药源植物生长调节剂对当归质量和根际土壤细菌群落的影响[J]. *生物技术通报*, 2022, 38(3): 79-91.
- XIE TP, LIU N, LIU YM, QU X, BO SQ, JING M. Effects of chemical fertilizer reduction and application of plant growth regulators from traditional Chinese medicine on the quality and its bacterial community in rhizosphere soil[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2022, 38(3): 79-91 (in Chinese).
- [34] JAKUBIEC-KRZESNIAK K, RAJNISZ-MATEUSIAK A, GUSPIEL A, ZIEMSKA J, SOLECKA J. Secondary metabolites of actinomycetes and their antibacterial, antifungal and antiviral properties[J]. *Polish Journal of Microbiology*, 2018, 67(3): 259-272.
- [35] WANG C, LU YY, CAO SG. Antimicrobial compounds from marine actinomycetes[J]. *Archives of Pharmacal Research*, 2020, 43(7): 677-704.
- [36] WANG N, WANG LY, ZHU K, HOU SS, CHEN L, MI DD, GUI Y, QI YJ, JIANG CH, GUO JH. Plant root exudates are involved in *Bacillus cereus* AR156 mediated biocontrol against *Ralstonia solanacearum*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 98.
- [37] HASHEM A, TABASSUM B, ALLAH EFA. *Bacillus subtilis*: a plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress[J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2019, 26(6): 1291-1297.
- [38] WANG ZH, SONG Y. Toward understanding the genetic bases underlying plant-mediated “cry for help” to the microbiota[J]. *iMeta*, 2022. DOI: 10.1002/imt2.8.
- [39] XIAO RH, HAN Q, LIU Y, ZHANG XH, HAO QN, CHAI QQ, HAO YF, DENG JB, LI X, JI HT. Melatonin attenuates the urea-induced yields improvement through remodeling transcriptome and rhizosphere microbial community structure in soybean[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 903467.
- [40] HU J, WEI Z, FRIMAN VP, GU SH, WANG XF, EISENHAUER N, YANG TJ, MA J, SHEN QR, XU YC, JOUSSET A. Probiotic diversity enhances rhizosphere microbiome function and plant disease suppression[J]. *mBio*, 2016, 7(6): e01790-16.
- [41] SONG H, CHEN F, WU X, HU M, GENG QL, YE M, ZHANG C, JIANG L, CAO SQ. *MNBI* gene is involved in regulating the iron-deficiency stress response in *Arabidopsis thaliana*[J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 151.
- [42] LV TF, ZHAN CF, PAN, QQ, XU, HR, FANG, HD, WANG MC, MATSUMOTO, HARUNA. Plant Pathogenesis: toward multidimensional understanding of the microbiome[J]. *iMeta*, 2023, 2(3): 1.

- [43] BASS D, STENTIFORD GD, WANG HC, KOSKELLA B, TYLER CR. The pathobiome in animal and plant diseases[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2019, 34(11): 996-1008.
- [44] LIBERTUCCI J, YOUNG VB. The role of the microbiota in infectious diseases[J]. Nature Microbiology, 2019, 4(1): 35-45.
- [45] DING LN, LI YT, WU YZ, LI T, GENG R, CAO J, ZHANG W, TAN XL. Plant disease resistance-related signaling pathways: recent progress and future prospects[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(24): 16200.
- [46] ECCLESTON L, BRAMBILLA A, VLOT AC. New molecules in plant defence against pathogens[J]. Essays in Biochemistry, 2022, 66(5): 683-693.
- [47] LEBEIS SL, PAREDES SH, LUNDBERG DS, BREAKFIELD N, GEHRING J, McDONALD M, MALFATTI S, GLAVINA del RIO T, JONES CD, TRINGE SG, DANGL JL. Salicylic acid modulates colonization of the root microbiome by specific bacterial taxa[J]. Science, 2015, 349(6250): 860-864.
- [48] RAMIREZ-PRADO JS, LATRASSE D, RODRIGUEZ-GRANADOS NY, HUANG Y, MANZA-MIANZA D, BRIK-CHAOUCHE R, JAOUANNET M, CITERNE S, BENDAHMANE A, HIRT H, RAYNAUD C, BENHAMED M. The polycomb protein LHP1 regulates *Arabidopsis thaliana* stress responses through the repression of the MYC₂-dependent branch of immunity[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2019, 100(6): 1118-1131.
- [49] MENG FW, YANG C, CAO JD, CHEN H, PANG JH, ZHAO QQ, WANG ZY, FU ZQ, LIU J. A bHLH transcription activator regulates defense signaling by nucleo-cytosolic trafficking in rice[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(10): 1552-1573.
- [50] YANG BY, ZHENG MZ, DONG WP, XU PL, ZHENG Y, YANG W, LUO YM, GUO JH, NIU DD, YU YY, JIANG CH. Plant disease resistance-related pathways recruit beneficial bacteria by remodeling root exudates upon *Bacillus cereus* AR156 treatment[J]. Microbiology Spectrum, 2023, 11(2): e0361122.
- [51] ERB M, KLIEBENSTEIN DJ. Plant secondary metabolites as defenses, regulators, and primary metabolites: the blurred functional trichotomy[J]. Plant Physiology, 2020, 184(1): 39-52.
- [52] 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[J]. 微生物学报, 2022, 62(9): 3318-3328.
- LI CX, WU XB, JIN YZ. Advances on plant-microbe interaction mediated by root metabolites[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2022, 62(9): 3318-3328 (in Chinese).
- [53] NARAYANI M, SRIVASTAVA S. Elicitation: a stimulation of stress in *in vitro* plant cell/tissue cultures for enhancement of secondary metabolite production[J]. Phytochemistry Reviews, 2017, 16(6): 1227-1252.
- [54] 覃瀚仪, 李魏, 戴良英. 植物代谢产物在抗病反应中的功能研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, 31(18): 256-259.
- QIN HY, LI W, DAI LY. Research progress of plant metabolites function on resistant response[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(18): 256-259 (in Chinese).
- [55] 李端, 周立刚, 王蓟花, 李健强, 张仲凯. 茄科植保素的研究进展[J]. 天然产物研究与开发, 2004, 16(1): 84-87, 79.
- LI D, ZHOU LG, WANG JH, LI JQ, ZHANG ZK. Progress on phytoalexin research of solanaceous plants[J]. Natural Product Research and Development, 2004, 16(1): 84-87, 79 (in Chinese).
- [56] DEAVOURS BE, DIXON RA. Metabolic engineering of isoflavonoid biosynthesis in alfalfa[J]. Plant Physiology, 2005, 138(4): 2245-2259.
- [57] BAKKER PAHM, PIETERSE CMJ, de JONGE R, BERENDSEN RL. The soil-borne legacy[J]. Cell, 2018, 172(6): 1178-1180.
- [58] ROLFE SA, GRIFFITHS J, TON J. Crying out for help with root exudates: adaptive mechanisms by which stressed plants assemble health-promoting soil microbiomes[J]. Current Opinion in Microbiology, 2019, 49: 73-82.
- [59] CAO Y, WANG YY, GUI CL, NGUVO KJ, MA L, WANG Q, SHEN QR, ZHANG RF, GAO XQ. Beneficial rhizobacterium triggers induced systemic resistance of maize to *Gibberella* stalk rot via calcium signaling[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions: MPMI, 2023, 36(8): 516-528.
- [60] ALMAGRO L, GÓMEZ ROS LV, BELCHINAVARRO S, BRU R, BARCELÓ AR, PEDREÑO MA. Class III peroxidases in plant defence reactions[J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(2): 377-390.
- [61] WASTERNAK C, SONG SS. Jasmonates: biosynthesis, metabolism, and signaling by proteins activating and repressing transcription[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(6): 1303-1321.
- [62] 赵庆芳, 张玉芳, 唐文菊, 彭民贵, 李巧峡. 当归感染根腐病菌后生理活性变化的研究[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 2014, 50(2): 82-86.
- ZHAO QF, ZHANG YF, TANG WJ, PENG MG, LI QX. Study on physiological activity of *Angelica sinensis* after infected with root rot fungus[J]. Journal of Northwest Normal University (Natural Science Edition), 2014, 50(2): 82-86 (in Chinese).
- [63] DURRANT WE, DONG X. Systemic acquired resistance[J]. Annual Review of Phytopathology, 2004, 42: 185-209.
- [64] CHOUDHARY DK, PRAKASH A, JOHRI BN. Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action[J]. Indian Journal of Microbiology, 2007, 47(4): 289-297.
- [65] YU P, HE XM, BAER M, BEIRINCKX S, TIAN T, MOYA YAT, ZHANG XC, DEICHMANN M, FREY FP, BRESGEN V, LI CJ, RAZAVI BS, SCHAAF G, von WIRÉN N, SU Z, BUCHER M, TSUDA K,

- GOORMACHTIG S, CHEN XP, HOCHHOLDINGER F. Plant flavones enrich rhizosphere *Oxalobacteraceae* to improve maize performance under nitrogen deprivation[J]. *Nature Plants*, 2021, 7: 481-499.
- [66] BAIS HP, WEIR TL, PERRY LG, GILROY S, VIVANCO JM. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 233-266.
- [67] BADRI DV, WEIR TL, van der LELIE D, VIVANCO JM. Rhizosphere chemical dialogues: plant-microbe interactions[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2009, 20(6): 642-650.
- [68] NEAL AL, AHMAD S, GORDON-WEEKS R, TON J. Benzoxazinoids in root exudates of maize attract *Pseudomonas putida* to the rhizosphere[J]. *PLoS One*, 2012, 7(4): e35498.
- [69] NIEMEYER HM. Hydroxamic acids derived from 2-hydroxy-2H-1, 4-benzoxazin-3(4H)-one: key defense chemicals of cereals[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2009, 57(5): 1677-1696.
- [70] ANNE COTTON TE, PÉTRIACQ P, CAMERON DD, AL MESELMANI M, SCHWARZENBACHER R, ROLFE SA, TON J. Metabolic regulation of the maize rhizobiome by benzoxazinoids[J]. *The ISME Journal*, 2019, 13(7): 1647-1658.
- [71] STRINGLIS IA, YU K, FEUSSNER K, 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[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(22): E5213-E5222.
- [72] HUANG AC, JIANG T, LIU YX, BAI YC, REED J, QU BY, GOOSSENS A, NÜTZMANN HW, BAI Y, OSBOURN A. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota[J]. *Science*, 2019, 364(6440): eaau6389.
- [73] RUDRAPPA T, CZYMMEK KJ, PARÉ PW, BAIS HP. Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(3): 1547-1556.
- [74] LIU HW, BRETTELL LE. Plant defense by VOC-induced microbial priming[J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(3): 187-189.
- [75] McBRIDE SG, CHOUDOIR M, FIERER N, STRICKLAND MS. Volatile organic compounds from leaf litter decomposition alter soil microbial communities and carbon dynamics[J]. *Ecology*, 2020, 101(10): e03130.
- [76] WEN T, ZHAO ML, YUAN J, KOWALCHUK GA, SHEN QR. Root exudates mediate plant defense against foliar pathogens by recruiting beneficial microbes[J]. *Soil Ecology Letters*, 2021, 3(1): 42-51.
- [77] 汪巧. 植物抗病机理研究进展综述[J]. *安徽农学通报*, 2015, 21(8): 24-30, 103.
WANG Q. Advances on the mechanism of plant disease resistance[J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2015, 21(8): 24-30, 103 (in Chinese).
- [78] SAIJO Y, LOO EPI, YASUDA S. Pattern recognition receptors and signaling in plant-microbe interactions[J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2018, 93(4): 592-613.
- [79] SOOD M, KAPOOR D, KUMAR V, KALIA N, BHARDWAJ R, SIDHU GPS, SHARMA A. Mechanisms of plant defense under pathogen stress: a review[J]. *Current Protein & Peptide Science*, 2021, 22(5): 376-395.
- [80] COLL NS, EPPLE P, DANGL JL. Programmed cell death in the plant immune system[J]. *Cell Death and Differentiation*, 2011, 18(8): 1247-1256.
- [81] PITSILI E, PHUKAN UJ, COLL NS. Cell death in plant immunity[J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2020, 12(6): a036483.
- [82] PENG YJ, YANG JF, LI X, ZHANG YL. Salicylic acid: biosynthesis and signaling[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2021, 72: 761-791.
- [83] SAHA B, NAYAK J, SRIVASTAVA R, SAMAL S, KUMAR D, CHANWALA J, DEY N, GIRI MK. Unraveling the involvement of WRKY TFs in regulating plant disease defense signaling[J]. *Planta*, 2023, 259(1): 7.
- [84] ZHAO ML, ZHAO J, YUAN J, HALE L, WEN T, HUANG QW, VIVANCO JM, ZHOU JZ, KOWALCHUK GA, SHEN QR. Root exudates drive soil-microbe-nutrient feedbacks in response to plant growth[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(2): 613-628.
- [85] CHAPARRO JM, BADRI DV, VIVANCO JM. Rhizosphere microbiome assemblage is affected by plant development[J]. *The ISME Journal*, 2014, 8(4): 790-803.
- [86] HANEY CH, SAMUEL BS, BUSH J, AUSUBEL FM. Associations with rhizosphere bacteria can confer an adaptive advantage to plants[J]. *Nature Plants*, 2015, 1(6): 15051.
- [87] REINHOLD-HUREK B, BÜNGER W, BURBANO CS, SABALE M, HUREK T. Roots shaping their microbiome: global hotspots for microbial activity[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2015, 53: 403-424.
- [88] ZHALNINA K, LOUIE KB, HAO Z, MANSOORI N, Da ROCHA UN, SHI SJ, CHO H, KARAOZ U, LOQUÉ D, BOWEN BP, FIRESTONE MK, NORTHEN TR, BRODIE EL. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3: 470-480.
- [89] 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[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 2738.
- [90] DARWENT MJ, PATERSON E, TOMOS AD.

- Biosensor reporting of root exudation from *Hordeum vulgare* in relation to shoot nitrate concentration[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(381): 325-334.
- [91] JONES DL, NGUYEN C, FINLAY RD. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface[J]. *Plant and Soil*, 2009, 321(1): 5-33.
- [92] EL ZAHAR HAICHAR F, SANTAELLA C, HEULIN T, ACHOUAK W. Root exudates mediated interactions belowground[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 77: 69-80.
- [93] WEN T, XIE PH, LIU HW, LIU T, ZHAO ML, YANG SD, NIU GQ, HALE L, SINGH BK, KOWALCHUK GA, SHEN QR, YUAN J. Tapping the rhizosphere metabolites for the prebiotic control of soil-borne bacterial wilt disease[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 4497.
- [94] LATTANZIO V, LATTANZIO V, CARDINALI A, IMPERATO F. Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects[J]. *Research Signpost*, 2006.
- [95] O'BANION BS, JONES P, DEMETROS AA, KELLEY BR, KNOOR LH, WAGNER AS, CHEN JG, MUCHERO W, REYNOLDS TB, JACOBSON D, LEBEIS SL. Plant *myo*-inositol transport influences bacterial colonization phenotypes[J]. *Current Biology: CB*, 2023, 33(15): 3111-3124.e5.
- [96] WEISSKOPF L, HELLER S, EBERL L. *Burkholderia* species are major inhabitants of white lupin cluster roots[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(21): 7715-7720.
- [97] KOST T, STOPNISEK N, AGNOLI K, EBERL L, WEISSKOPF L. Oxalotrophy, a widespread trait of plant-associated *Burkholderia* species, is involved in successful root colonization of lupin and maize by *Burkholderia phytofirmans*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 4: 421.
- [98] ZHOU XG, ZHANG JY, RAHMAN MKU, GAO DM, WEI Z, WU FZ, DINI-ANDREOTE F. Interspecific plant interaction via root exudates structures the disease suppressiveness of rhizosphere microbiomes[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(5): 849-864.
- [99] PHILLIPS DA, FOX TC, KING MD, BHUVANESWARI TV, TEUBER LR. Microbial products trigger amino acid exudation from plant roots[J]. *Plant Physiology*, 2004, 136(1): 2887-2894.
- [100] BAKER R. *Biological Control of Plant Pathogens: Definitions*[M]. Freeman, San Francisco, CA, 1985.
- [101] WELLER DM, RAAIJMAKERS JM, MCSPADDEN GARDENER BB, THOMASHOW LS. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2002, 40: 309-348.
- [102] WEN T, DING ZX, THOMASHOW LS, HALE L, YANG SD, XIE PH, LIU XY, WANG HQ, SHEN QR, YUAN J. Deciphering the mechanism of fungal pathogen-induced disease-suppressive soil[J]. *The New Phytologist*, 2023, 238(6): 2634-2650.
- [103] CHAPELLE E, MENDES R, BAKKER PAHM, RAAIJMAKERS JM. Fungal invasion of the rhizosphere microbiome[J]. *The ISME Journal*, 2016, 10(1): 265-268.
- [104] 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[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(6): 1496-1507.
- [105] VERBON EH, TRAPET PL, STRINGLIS IA, KRUIJS S, BAKKER PAHM, PIETERSE CMJ. Iron and immunity[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2017, 55: 355-375.
- [106] 陈福慧, 申乃坤, 姜明国, 王一兵. 作物重茬连作障碍中自毒物质的研究进展[J]. *中国农业科技导报*, 2022, 24(10): 125-132.
- CHEN FH, SHEN NK, JIANG MG, WANG YB. Research progress of autotoxic secretions in crops replant successive cropping obstacles[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2022, 24(10): 125-132 (in Chinese).
- [107] 施梦馨, 刘莹, 官会林, 王豪吉, 徐武美. 药用植物化感自毒作用及消减措施[J]. *中国现代中药*, 2023, 25(9): 2013-2019.
- SHI MX, LIU Y, GUAN HL, WANG HJ, XU WM. Allelopathic autotoxicity of medicinal plants and reduction measures[J]. *Modern Chinese Medicine*, 2023, 25(9): 2013-2019 (in Chinese).
- [108] 刘雨艳, 保丽美, 魏云林, 宇富庭, 谭勇. 连作三七根际土壤自毒物质与微生物互作研究进展[J]. *中药材*, 2022, 45(1): 242-247.
- LIU YY, BAO LM, WEI YL, ZI FT, TAN Y. Research progress on interaction between autotoxic substances and microorganisms in rhizosphere soil of continuous cropping *Panax notoginseng*[J]. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2022, 45(1): 242-247 (in Chinese).
- [109] 张博洋, 陈彦宏, 栗锦鹏, 原静静, 黄储, 何明月, 王惠珍. 自毒物质降解菌缓解药用植物连作障碍的作用及机制研究进展[J]. *中国野生植物资源*, 2023, 42(11): 7-14.
- ZHANG BY, CHEN YH, LI JP, YUAN JJ, HUANG C, HE MY, WANG HZ. Research progress on the role and mechanisms of autotoxicity-degrading bacteria in alleviating continuous cropping obstacles of medicinal plants[J]. *Chinese Wild Plant Resources*, 2023, 42(11): 7-14 (in Chinese).
- [110] 李敏, 张丽叶, 张艳江, 朱娟娟, 马海军. 酚酸类自毒物质微生物降解转化研究进展[J]. *生态毒理学报*, 2019, 14(3): 72-78.
- LI M, ZHANG LY, ZHANG YJ, ZHU JJ, MA HJ. Review on the microbial biodegradation and metabolism of autotoxic phenolic acids[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2019, 14(3): 72-78 (in Chinese).
- [111] TOYOTA K, SHIRAI S. Growing interest in

- microbiome research unraveling disease suppressive soils against plant pathogens[J]. *Microbes and Environments*, 2018, 33(4): 345-347.
- [112] JAYARAMAN S, NAOREM AK, LAL R, DALAL RC, SINHA NK, PATRA AK, CHAUDHARI SK. Disease-suppressive soils-beyond food production: a critical review[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2021, 21(2): 1437-1465.
- [113] DENG XH, ZHANG N, LI YC, ZHU CZ, QU BY, LIU HJ, LI R, BAI Y, SHEN QR, SALLES JF. Bio-organic soil amendment promotes the suppression of *Ralstonia solanacearum* by inducing changes in the functionality and composition of rhizosphere bacterial communities[J]. *The New Phytologist*, 2022, 235(4): 1558-1574.
- [114] ELLIS JG. Can plant microbiome studies lead to effective biocontrol of plant diseases?[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*[®], 2017, 30(3): 190-193.
- [115] BÉLANGER RR, LABBÉ C, LEFEBVRE F, TEICHMANN B. Mode of action of biocontrol agents: all that glitters is not gold[J]. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 2012, 34(4): 469-478.
- [116] CAI F, YU GH, WANG P, WEI Z, FU L, SHEN QR, CHEN W. Harzianolide, a novel plant growth regulator and systemic resistance elicitor from *Trichoderma harzianum*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 73: 106-113.
- [117] AHMED W, DAI ZL, ZHANG JH, LI SC, AHMED A, MUNIR S, LIU Q, TAN YJ, JI GH, ZHAO ZX. Plant-microbe interaction: mining the impact of native *Bacillus amyloliquefaciens* WS-10 on tobacco bacterial wilt disease and rhizosphere microbial communities[J]. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10(4): e0147122.
- [118] LI ZJ, TANG SY, GAO HS, REN JY, XU PL, DONG WP, ZHENG Y, YANG W, YU YY, GUO JH, LUO YM, NIU DD, JIANG CH. Plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus cereus* AR156 induced systemic resistance against multiple pathogens by priming of camalexin synthesis[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47(1): 337-353.
- [119] LIU YP, ZHANG HH, WANG J, GAO WT, SUN XT, XIONG Q, SHU X, MIAO YZ, SHEN QR, XUN WB, ZHANG RF. Nonpathogenic *Pseudomonas syringae* derivatives and its metabolites trigger the plant “cry for help” response to assemble disease suppressing and growth promoting rhizomicrobiome[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 1907.
- [120] DENG YW, ZHAI KR, XIE Z, YANG DY, ZHU XD, LIU JZ, WANG X, QIN P, YANG YZ, ZHANG GM, LI Q, ZHANG JF, WU SQ, MILAZZO J, MAO BZ, WANG ET, XIE HA, THARREAU D, HE ZH. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance[J]. *Science*, 2017, 355(6328): 962-965.
- [121] WANG J, ZHOU L, SHI H, CHERN M, YU H, YI H, HE M, YIN JJ, ZHU XB, LI Y, LI WT, LIU JL, WANG JC, CHEN XQ, QING H, WANG YP, LIU GF, WANG WM, LI P, WU XJ, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice[J]. *Science*, 2018, 361(6406): 1026-1028.
- [122] BONATERRA A, BADOSA E, DARANAS N, FRANCÉS J, ROSELLÓ G, MONTESINOS E. Bacteria as biological control agents of plant diseases[J]. *Microorganisms*, 2022, 10(9): 1759.
- [123] SHAYANTHAN A, ORDOÑEZ PAC, ORESNIK IJ. The role of synthetic microbial communities (SynCom) in sustainable agriculture[J]. *Frontiers in Agronomy*, 2022, 4: 896307.
- [124] HARTMANN A, PROENÇA DN. Biological control of phytopathogens: mechanisms and applications[J]. *Pathogens*, 2023, 12(6): 783.
- [125] MENG JX, ZHANG XY, HAN XS, FAN B. Application and development of biocontrol agents in China[J]. *Pathogens*, 2022, 11(10): 1120.
- [126] LAWSON CE, HARCOTBE WR, HATZENPICHLER R, LINDEMANN SR, LÖFFLER FE, O'MALLEY MA, GARCÍA MARTÍN H, PFLEGER BF, RASKIN L, VENTURELLI OS, WEISSBRODT DG, NOGUERA DR, McMAHON KD. Common principles and best practices for engineering microbiomes[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2019, 17: 725-741.