

• 综 述 •

合成微生物群落构建技术在药用植物栽培领域的应用

穆 朋¹, 金 桥¹, 刘政波¹, 邓云泽², 刘 宁^{1*}

1. 中国农业科学院特产研究所 药用植物栽培实验室, 吉林 长春 130112

2. 吉林省科技创新平台管理中心, 吉林 长春 130112

摘 要: 合成微生物群落 (synthetic microbial communities, SynComs) 是人为地将多个种类、功能等明确的不同微生物, 在特定条件下以确定的比例进行混合, 获得稳定且功能明确的微生物群落, 在促进植物生长、养分吸收、抵御逆境胁迫等方面具有重要作用。对 SynComs 技术的发展历程、构建依据和方法, 以及 SynComs 技术在促进植物养分吸收、抵抗生物胁迫和缓解连作障碍中的作用进行综述, 以期对药用植物提质增效、产业可持续发展提供理论依据与技术支持。

关键词: 合成微生物群落; 药用植物; 构建依据; 养分吸收; 生物胁迫; 连作障碍

中图分类号: R282.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2022)08-2506-11

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2022.08.028

Application on construction technology of synthetic microbial communities in field of medicinal plant cultivation

MU Peng¹, JIN Qiao¹, LIU Zheng-bo¹, DENG Yun-ze², LIU Ning¹

1. Laboratory of Medical Plant Cultivation, Institute of Special Animal and Plant Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130112, China

2. Jilin Science and Technology Innovation Platform Management Center, Changchun 130112, China

Abstract: Synthetic microbial communities (SynComs) are artificial combinations of two or more different microorganisms with known categorical status and definite functional characteristics. The Synthesized microbial communities play an important role in promoting plant growth, nutrient absorption, and resistance to stress. Development history, construction basis and method of SynComs, and the effects on promoting plant nutrient absorption, resistance to biological stress and alleviating continuous cropping obstacles of SynComs were reviewed in this paper, in order to provide theoretical basis and technical support for the health of medicinal plant rhizosphere soil and green and sustainable development of agriculture.

Key words: synthetic microbial communities; medicinal plants; construction basis; nutrient absorption; biological stress; continuous cropping obstacles

“一带一路”倡议的提出, 加强了中医药在世界范围的影响力, 中药材是这一产业发展的物质基础^[1]。药用植物是中药材的重要组成部分, 约占总量的 90%, 而 80% 药用植物为野生资源^[2]。随着市场需求的不断扩大, 野生药用植物远远不能满足需求, 人工栽培药用植物迎来巨大机遇与挑战。然而, 我国药用植物栽培过程中仍存在诸多问题, 如生产技

术不规范, 过量施用化肥、农药以及生长调节剂等, 导致以块根类入药的药用植物品质下降^[3], 严重制约了药用植物栽培产业发展。

根际微生物是植物整个生命周期不可或缺的组成部分, 拥有的基因数量远多于植物基因组, 被誉为植物的“第二基因组”^[4], 其对植物生长和健康发挥重要作用^[5]。近年来, 随着微生物组学、计算生物

收稿日期: 2021-10-29

基金项目: 吉林省科技发展计划重点研发项目 (20200404013YY); 吉林省科技发展计划项目 (20191008001TC, 20200702106NC, 20210202095NC); 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP-ISAPS-2021-012, CAAS-ASTIP-ISAPS-2021-020)

作者简介: 穆 朋 (1995—), 男, 硕士研究生, 研究方向为药用植物与根际微生物互作研究。E-mail: mp15638835679@163.com

*通信作者: 刘 宁, 副研究员, 研究方向为药用植物与根际微生物互作研究。E-mail: liuning198219@163.com

学、合成生物学等研究的快速发展,利用合成生物学的方法,人工构建高效、稳定的合成微生物群落(synthetic microbial communities, SynComs),已逐渐成为新的研究领域^[6]。目前, SynComs 技术在拟南芥^[7]、水稻^[8]、玉米^[9]、番茄^[10]等植物生长、养分吸收和病害防控上已展开广泛的研究。SynComs 能实现比单一菌株更高效、更稳定的功能^[11-12],利用 SynComs 技术不仅能解析微生物与微生物间的相互作用,而且能阐明微生物群落与植物养分吸收、抵抗逆境胁迫等方面的互作机制。本文主要介绍 SynComs 技术的发展历程、构建依据和方法,以及 SynComs 技术在促进植物养分吸收、抵抗生物胁迫和缓解连作障碍中的作用,以期药用植物提质增效、产业可持续发展提供理论依据与技术支持。

1 发展历程

合成微生物群落的报道始见于 2007 年, Shou

等^[13]通过遗传杂交对酵母菌 *Saccharomyces cerevisiae* (Desm.) Meyen 进行基因改造,获得了 2 个代谢能力不同的非交配菌株 R 和 Y, R 合成赖氨酸但生长需要腺嘌呤, Y 合成腺嘌呤但生长需要赖氨酸,将两者共培养后形成稳定持续的合作关系,为以后合成群落的发展奠定了基础。合成菌群的研究证明了相互作用、空间结构、代谢产物以及外源因素等对合成菌群的稳定至关重要^[14-17]。2014 年, Grosskopf 等^[18]明确提出 SynComs 的概念,将 SynComs 定义为由 2 种或 2 种以上微生物在成分明确的基质中建立的共培养体系。随后,进一步揭示了宿主基因型以及核心微生物对于构建 SynComs 的重要性^[7-9]。以上研究成果极大地推动和促进了 SynComs 技术的发展,为利用 SynComs 技术揭示根际微生物群落功能及其与植物相互作用机制奠定了坚实的基础(图 1)。

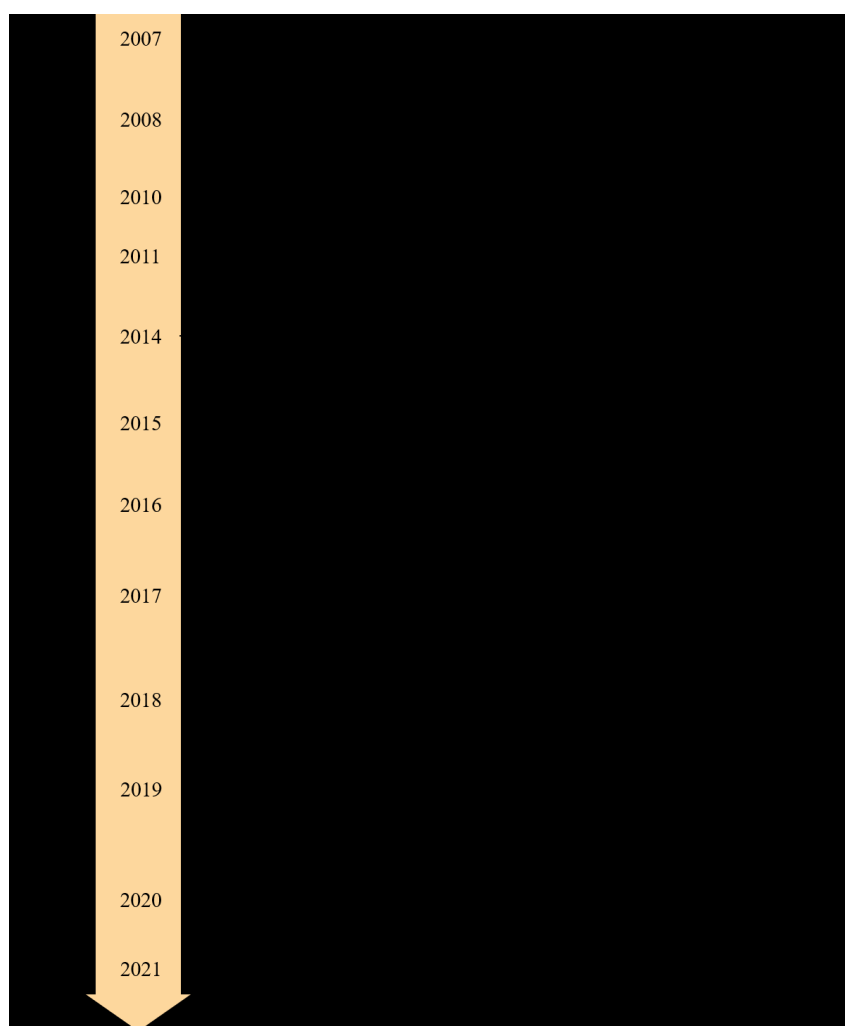


图 1 合成微生物群落的发展历程

Fig. 1 Development history of SynComs

2 构建依据和方法

SynComs 是已知的具有明确功能的微生物组成的群落系统,具有复杂性低、功能强、稳定性好等特点。SynComs 的构建并不是菌株之间简单的随机组合,而是需要考虑其内在联系。

2.1 构建依据

SynComs 构建过程受微生物自身、植物宿主以及环境等多因素调控,其中微生物自身的影响包括物种相互作用关系、代谢作用以及空间结构^[30]。乳酸乳球菌 *Lactococcus lactis* (Lister) Schleifer 经基因改造得到 3 个不同的菌株 C α 、C β 和 Ks,三者之间的作用关系和强弱与相对丰度值的变化有关:当 C α 与 C β 比值接近 1:1 时,C α 和 C β 共生作用最强,Ks 与 C α 和 C β 的竞争相对稳定;当 C α 与 C β 比值为 30:1 时,C α 和 C β 共生作用最弱,Ks 与 C α 和 C β 的竞争处于优势。这一研究证明了物种间相互作用关系影响 SynComs 构建的稳定性^[31]。物种通过不同的代谢作用如营养互补、代谢分工影响彼此之间的相互作用进而影响 SynComs 的功能^[32-33]。Mee 等^[34]将 14 种必需氨基酸的营养缺陷型大肠杆菌,进行两两配对混合培养,发现不同营养缺陷型物种之间可通过营养互补方式建立互利共生关系。物种之间也可通过代谢分工的方式影响 SynComs 的稳定性。斯特拉米梭菌 *Clostridium straminisolvens* Kato 菌株 CSK1 能在厌氧条件下将纤维素降解为糖,梭状菌属 *Clostridium Prazmowski* 菌株 FG4 消耗糖产生醋酸和乙醇,假黄单胞菌属 *Pseudoxanthomonas* Finkmann 菌株 M1-3、博德特菌属 *Brevibacillus* Shida 菌株 M1-6、短芽孢杆菌属 *Bordetella* Moreno-Lopez 菌株 M1-5 具备消耗氧气和醋酸等特性,由这 5 种不同特性的细菌组成的混合群落,菌株之间通过代谢分工维持群落稳定,提高纤维素降解功能^[35]。微生物细胞会分泌小分子物质如多肽、抗生素等,这些物质的扩散速度和距离不同,使微生物之间形成特定的时间和空间结构,影响物种之间局部作用的强弱^[36]。籼稻内生菌 [*Serendipita indica* (Sav. Verma, Aj. Varma, Rexer, G. Kost & P. Franken) M. Weiss, F. Waller, Zuccaro & Selosse] 为硫胺营养缺陷型,土壤枯草芽孢杆菌 *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn 可为其补充硫胺素,将两者直接混合培养时没有产生偏利共生的相互作用,而将籼稻内生菌孢子与枯草芽孢杆菌在空间上隔开培养,或先接种籼稻内生菌孢子一段时间

后再与枯草芽孢杆菌共培养,可产生明显的偏利共生作用,证明物种之间特定的时间和空间结构会影响 SynComs 的稳定性^[37]。

因此,SynComs 构建需综合考虑物种间的相互作用关系、代谢作用和空间结构,其是保障 SynComs 具有稳定性的前提。

2.2 组装

研究表明,围绕设计-构建-测试-学习 4 步为 1 个循环的方法可用于 SynComs 的组装^[6,38]。

2.2.1 设计 SynComs 可采用“自上而下”和“自下而上”的设计 (design)。“自上而下”通常是采用传统微生物工程的方法,利用可控的环境变量使微生物群落通过生态系统(物理、化学和生物等)选择过程获得所需特定功能^[39]。如大肠杆菌和恶臭假单胞菌 *Pseudomonas putida* (Trevisan) Migula 适应生存的温度范围不同,相对于恶臭假单胞菌,大肠杆菌可在更高的温度下实现最大生长速率,通过调节温度观测群落组成变化,当温度达到 35.5~39 °C 时可使大肠杆菌和恶臭假单胞菌共存,证明温度能有效地调控 SynComs 的组成^[40]。然而,此类方法忽略了微生物的原位代谢网络和物种之间的相互作用,很难在分子层面对 SynComs 功能进行解析。随着宏基因组学、宏转录组、宏蛋白组和宏代谢组等多组学的发展,微生物组功能、代谢网络和物种之间错综复杂的互作关系被进一步揭示,“自下而上”的方法得以建立,该方法通过多组学获取微生物组中物种成员的功能基因信息^[41]、RNA 和蛋白质丰度^[42-43]、代谢方式^[44]等相关信息,利用数学模型或网络分析等方法预测微生物群落的潜在功能、代谢网络和相互作用关系,进一步通过表型筛选构建某种特定功能的 SynComs^[45-46](图 2)。Moronta-Barrios 等^[47]利用“自下而上”的方法构建了一个结构稳定且能分泌生长素来促进水稻生长的简化 SynComs。

2.2.2 构建 微生物组可培养是构建 SynComs 最基本的要求和基础,传统的微生物分离培养技术仅能获得自然界中 1%~10% 的微生物^[48],制约了微生物组的发展。而高通量培养组学技术的出现使 SynComs 的组装成为可能。高通量培养组学常用的分离培养方法有微流控芯片培养技术和高通量培养技术。微流控芯片培养技术是指将微生物培养、分选等基本操作单元集成到芯片上,通过相互隔开的腔室或液滴分离微生物,控制微流体通道对微生物在不同营养因子下的生长条件、培养时间等进行精

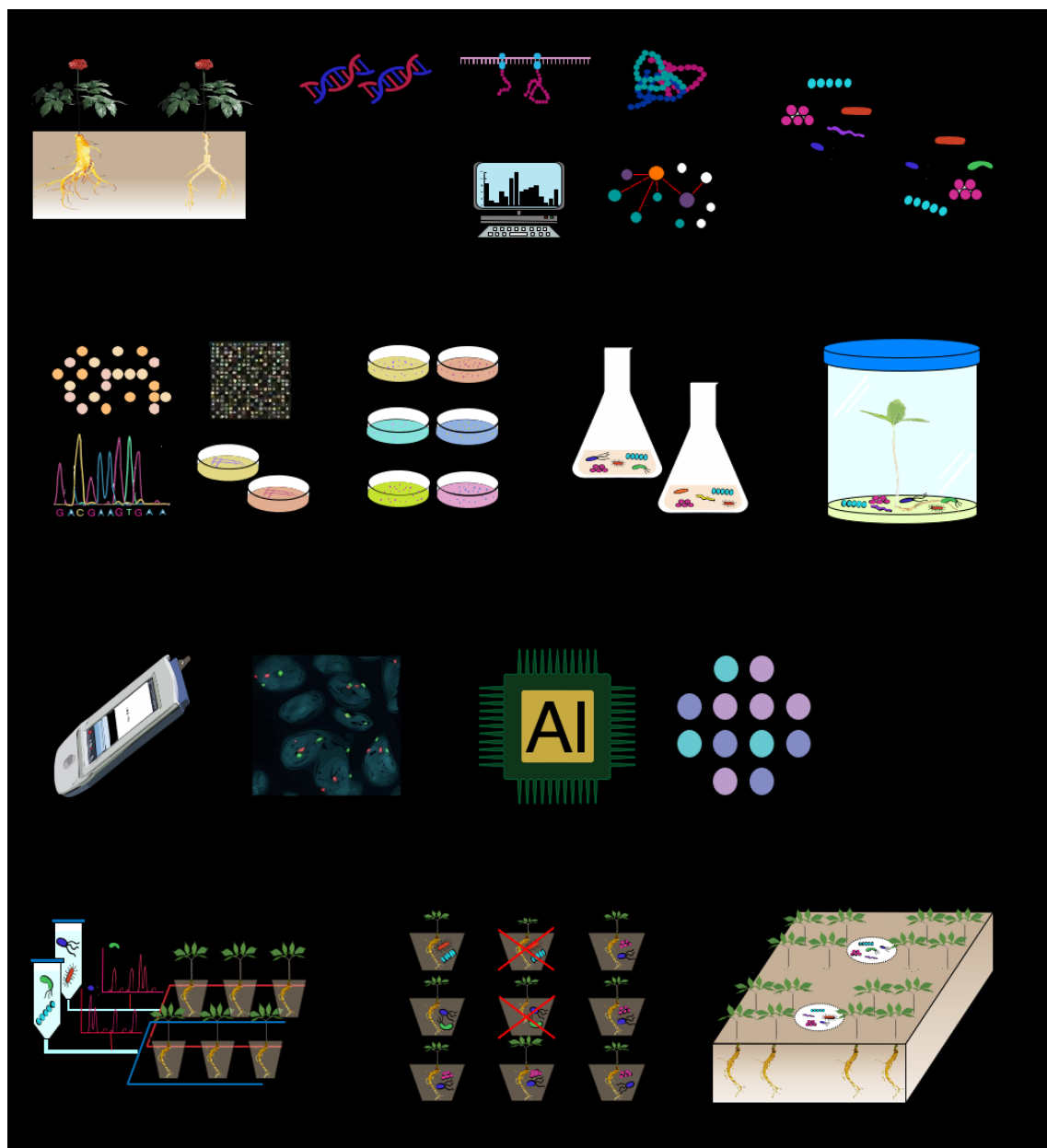


图 2 “自下而上”的方法构建合成微生物群落的技术流程图

Fig. 2 “Bottom-up” technical flowchart for building a synthetic microbial community

确调控，实时监测微生物的形态变化，最终完成微生物培养、鉴定等功能^[49]。该技术具有自动化、高通量、低消耗等优点，已被广泛应用于生命科学领域^[50]。高通量培养技术是建立在稀释培养法的基础上，将稀释后的样品置于 96 孔细胞培养板，利用细胞分选和菌落挑选对微生物进行筛选，结合双重条形码标记对微生物进行测序鉴定，在短时间内即可检测出大量微生物，极大提高微生物的培养效率和分离新物种的可能性^[51]。通过高通量培养技术可鉴定拟南芥 64% 根际微生物和 54% 叶际微生物^[19]。

2.2.3 测试 测试是指对 SynComs 的动态变化和

植物的表型特征进行监测和数据采集^[52]。该阶段需要采集的数据包括微生物组的动态特征如生长速度、代谢通量等；宿主植物表型特征如养分含量、生物量积累等^[38]；无菌系统的物理化学特性如 pH、化学成分浓度等。荧光成像技术可以实现对微生物的原位观察，主要包括通过化学修饰的方法对特定微生物进行代谢标记和基于 16S rRNA 的荧光原位杂交技术^[53-54]。对微生物进行标记的荧光蛋白和代谢成像，可以实时监测微生物在时空上的动态变化如生长速率、代谢通量^[53,55]。荧光原位杂交技术可定位微生物在微米尺度上的生物分布，有助于充分

理解微生物群落的定殖、生理生态和相互作用^[54]。植物表型特征是评估 SynComs 有效性的的重要因素, 由于微生物会影响宿主植物的生理状态如养分含量、激素含量等, 因此, 观测植物表型并采集相关数据是衡量 SynComs 功能是否稳定的重要手段^[56]。

2.2.4 学习

学习是对测试阶段所获得的微生物生长速率和代谢通量等数据进行信息整合的过程, 对 SynComs 的稳定性以及成员之间的代谢网络等进行数学建模分析, 评估 SynComs 是否可以达到预期标准。数学模型是 Learn 阶段验证测试结果的有效手段, 通过分析数学预测模型和试验数据判断 SynComs 的构建是否需要进一步优化。较为常用的数学模型分析主要有通量平衡分析 (flux balance analysis, FBA) 和动力学模型^[57]。FBA 通过识别和优化给定目标函数 (如生物量) 的可用代谢通量, 对细胞内的反应通量、代谢物消耗、生产速率以及细胞生长速率进行定量预测, 作用主要是重构微生物群落的代谢网络, 模拟微生物之间的代谢水平^[58]。动力学模型包括 Monod 方程、Lotka-Volterra 模型等可有效预测 SynComs 群落随时间发展的动态特征和稳定性, 其中 Lotka-Volterra 模型利用种群内物种的生长速率和不同物种的相对丰度等指标预测 SynComs 的稳定性^[59]。

通常, 根据植物表型特征需进行一轮或多轮“DBTL”循环来优化 SynComs 的设计和功能, 达到模拟生态系统的过程。目前, “自下而上”的设计方法都是基于简单群落, 而将具有数十至数百种不同物种的复杂群落应用到非模式植物上时, 应综合考虑“自上而下”与“自下而上”的设计方法。同时, 高通量测序技术的发展也有助于进一步深入了解不同生态环境下微生物群落的功能以及控制它们相互作用的原则, 构建稳定且具备特定功能的 SynComs, 揭示微生物组与植物之间的相互作用关系, 阐明微生物组在促进植物生长、养分吸收以及生物胁迫等方面发挥的重要作用。

3 应用

与其他作物不同, 大多数药用植物为多年生宿根植物, 生长周期达几年甚至几十年, 但在栽培过程中为了提高产量大量使用化肥、农药, 不仅造成土壤环境恶化, 而且严重影响了药用植物品质, 不利于药用植物栽培产业的可持续发展。根际微生物在促进植物养分吸收、抵御病虫害、缓解连作障碍等方面有着显著的效果, 且绿色环保。SynComs 有

利于从微生物群落水平上探讨微生物种群内部关系以及根际微生物群落与植物根系的互作机制。

3.1 促进养分吸收

利用根际微生物促进土壤养分转化是提高植物养分吸收的关键驱动因素^[60]。根际微生物通过分泌溶解酶、产生铁载体、分泌激素等直接或间接促进土壤养分活化^[61]。祝英等^[62]发现由苏云金芽孢杆菌 *Bacillus thuringiensis* Berliner、解淀粉芽孢杆菌 *B. amyloliquefaciens* (ex Fukumoto) Priest、蜡状芽孢杆菌 *B. cereus* Frankland & Frankland 等 8 种有益细菌混合而成的复合菌剂, 能够显著增加当归根际土壤有效磷和有效钾的含量。鹰嘴豆根际分离出的根际细菌如褐球固氮菌 *Azotobacter chroococcum* Beijerinck、枯草芽孢杆菌、铜绿假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* (Schroeter) Migula 和短小芽孢杆菌 *B. pumilus* Meyer & Gottheil 组成复合菌剂, 能显著增加土壤中有效磷含量^[63]。假单胞菌能通过分泌有机酸的形式溶解土壤中的难溶性无机磷^[64], 将 8 种假单胞菌根据成员数量组成不同的 SynComs, 发现随着 SynComs 物种多样性的提高, 假单胞菌的存活能力、铁载体的产生量、有效磷含量、番茄磷含量以及生物量的积累显著增加^[10]。根际微生物组能通过调控植物基因的转录水平, 影响植物对养分的吸收利用^[22]。Wang 等^[28]将大豆根际分离的 12 种菌株组成 SynComs, 发现其能上调氮转运相关基因 (*Glyma.15G073000*、*Glyma.17G117200*、*Glyma.12G22500* 等) 和磷酸盐转运相关基因 (*GmSPX1*、*GmPHR5*、*GmPT2* 等) 的转录水平, 增加大豆对氮、磷养分的协同吸收。Castrillo 等^[22]研究发现, 一个由 35 种细菌组成的 SynComs, 能激活植物磷饥饿反应途径中的关键转录因子 PHR1 的表达, 促进植物低磷胁迫下磷的吸收。拟南芥根系内皮层木栓化与根际微生物群落之间的协同作用对矿质营养内稳态的研究表明, 41 种不同细菌组成的 SynComs 抑制脱落酸转录信号通路关键基因 *6xABRE-A* 和 *6Xabre-R* 的表达, 下调脱落酸含量, 减轻内皮层木栓化, 增强植物对养分胁迫的适应性, 从而揭示了根部扩散屏障与根际微生物群落之间的协调作用能有效控制植物养分平衡^[27]。

在长期连续地种植过程中, 药用植物特定地吸收土壤中的矿质元素, 造成根际矿质养分下降, 影响药用植物的生长与有效成分累积^[65]。研究表明, 集约栽培的黄芩^[66]、西洋参^[67]根际土壤铵态氮、速效磷、速效钾等养分含量降低。瑞香狼毒^[68]、九味

一枝蒿^[69]等根际存在多种生理功能的细菌如固氮细菌、解磷细菌、解钾细菌以及铁载体细菌,它们分布于 α -变形菌门 (α -Proteobacteria)、 γ -变形菌门 (γ -Proteobacteria)、厚壁菌门 (Firmicutes) 以及放线菌门 (Actinobacteria), 这些高多样性的菌群有助于药用植物对矿质元素的协同吸收, 促进药用植物的生长^[70]。而集约栽培的药用植物随着种植年限增加, 土壤中细菌多样性降低, 有益细菌如放线菌、厚壁菌的种类和数量明显减少^[71], 降低了植物对土壤养分的利用效率。SynComs 技术可根据不同功能调节群落物种组成, 如利用固氮菌、溶磷菌、丛枝菌根真菌等构建 SynComs 实现不同物种之间的代谢分工, 在修复土壤微生物结构的同时促进药用植物对氮、磷、铁等多种养分的协同吸收和高效利用, 从而提高药用植物品质。

3.2 缓解生物胁迫

微生物群落的多样性与植物的抗病能力密切相关, 微生物多样性程度高的菌群更能有效抵御病原菌的入侵^[72]。白晓丽^[26]通过比较黄芪健康植株和患病植株根际微生物群落组成的差异, 发现患病根汇合杆菌属 *Confluentibacter* Park、细杆菌属 *Microbacterium* Orla-Jensen、土地杆菌属 *Pedobacter* Steyn 等 13 种细菌的丰度显著上调, 疣微菌属 *Verrucomicrobium* Schlesner、短杆菌属 *Brachy bacterium* Collins、柄杆菌属 *Caulobacter* Henrici & Johnson 等 12 种细菌显著下降, 利用 13 种上调细菌组成的 SynComs 能有效防治尖孢镰刀菌 HQ-16 引起的根腐病, 且防控效果比单一菌株贝莱斯芽孢杆菌 *Bacillus velezensis* Ruiz-Garcia 更好。吴林坤等^[73]发现由伯克氏菌属 *Burkholderia* Yabuuchi、芽孢杆菌属 *Bacillus* Cohn 等组成的复合菌剂能同时降低太子参根际病原菌尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum* Schltdl. 踝节霉菌 *Talaromyces helices* (Raper & Fennell) C. R. Benj. 科萨科尼亚氏菌 *Kosakonia sacchari* (Zhu) Gu 的绝对含量。假单胞菌能通过分泌抗生素如 2,4-二乙酰基间苯三酚、吩嗪-1-羧酸等抑制病原菌的生长^[64], Hu 等^[21]在田间生长的番茄根际加入由 8 种假单胞菌组成的 SynComs, 与单一假单胞菌相比, SynComs 抑制青枯雷尔氏菌 *Ralstonia solanacearum* (Smith) Yabuuchi 的效果更好。高度多样性菌群所表现出的这种能力可能是因为不同微生物之间形成相互作用共同抵御病原菌入侵^[74-75]。Santhanam 等^[24,76]将 5 种

细菌组成 SynComs, 发现在田间条件下, 只有当 SynComs 成员全部存在的情况下才能显著降低镰刀菌的发病率, 而单个分离株或其他较小组合的效果并不理想。SynComs 抵御病原菌的机制之一是其形成竞争, 抑制病原菌对植物的侵染。Wei 等^[20]发现由 5 种细菌组成的 SynComs 能够与青枯雷尔氏菌形成营养竞争, 进而抑制番茄青枯病的发生。Durán 等^[23]将拟南芥根际分离的 148 个细菌、34 个真菌和 8 个卵菌组成 SynComs, 发现不同界之间存在竞争作用, 细菌群落能保护拟南芥免受丝状真菌和卵菌的侵染。此外, 群落内部的相互作用也能影响病原菌对植物的侵染。Li 等^[25]利用 6 种不同属的细菌建立 SynComs, 研究不同菌群中菌株相互关系对青枯雷尔氏菌侵染的影响, 发现存在拮抗作用的菌群比存在协同作用的菌群能够更好地抵御青枯雷尔氏菌。根际微生物群落除了直接作用于土壤病原菌, 还可以调控植物免疫相关基因的表达, 诱导其免疫反应。Ma 等^[29]将拟南芥根际分离的细菌组成不同的 SynComs, 通过调控免疫相关基因 *PER5* 和 *FRK1* 的表达来抑制或诱导植物根际免疫反应, 进而调节宿主对病原菌假单胞菌属 *Pseudomonas* Migula 的抗性。

病虫害频发是药用植物集约化栽培过程中导致产量和品质下降的关键因素。具体表现为土壤有益微生物如芽孢杆菌^[77]、固氮菌^[78]、放线菌^[79]等大量减少, 病原菌如锈腐菌 *Ilyonectria destructans* (Zinssm.) Rossman, L. Lombard & Crous、根腐菌 *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. 以及病原生物线虫 *Pratylenchus coffeae* (Zimmernann) Filipjev & Schuurmans Stekhoven^[80-82]大量积累, 导致病虫害频发。本课题组研究发现, 人参锈腐病是由土赤壳属 *Ilyonectria* P. Chaverri & C. Salgado、类土赤壳属 *Ilyonectria*-like 和尾孢菌属 *Rhizoctonia* U. Braun 组成的复合真菌引起的^[83], 利用复合菌剂能很好控制病害的发生。木霉菌 *Trichoderma longibrachiatum* Rifai 和弗氏链霉菌 *Streptomyces fradiae* Waksman & Curtis 2 种拮抗菌组成的菌剂, 木霉菌产孢量大可以与锈腐病菌 *Cylindrocarpon destructans* (Zinssm.) Scholten、立枯病菌 *Rhizoctonia solani* J. G. Kühn 竞争生存空间, 弗氏链霉菌一方面分泌多种抗生素抑制病原菌生长, 另一方面分泌激素、有机酸等次生代谢产物促进植物根系生长, 两者协同作用能有效防治西洋参立枯病和锈腐病^[84]。未

来通过 SynComs 技术进行生物防治可提高药用植物对病原菌的抵抗能力,提升药用植物产量和品质。

3.3 缓解连作障碍

连作障碍是限制药用植物集约化栽培的重要科学问题。土壤微生物群落失衡是导致连作障碍的关键因素之一^[85]。人参连作会导致土壤中有益细菌如芽孢杆菌属 *Bacillus* Cohn、硝化螺菌属 *Nitrospira* Garrity & Holt、嗜热油菌属 *Thermoleophilia* Suzuki and Whitman 和有益真菌如被孢霉属 *Mortierella* E. Coemans、附球菌属 *Epicoccum* Link、青霉菌属 *Penicillium* Link 的丰度降低,而潜在的致病真菌土赤壳属 *Ilyonectria* P. Chaverri & C. Salgado、四枝孢属 *Tetracladium* De Wild.和细齿属 *Leptodontidium* de Hoog 的丰度上升^[86]。三七连作后,细菌、放线菌、亚硝化细菌、芳香族分解菌、固氮菌和钾细菌的数量减少^[87],土壤中的有益真菌粘头目属 *Myxocephala* G. Weber, Spaaij & Oberw.和曲霉菌属 *Aspergillus* P. Micheli ex Haller 的丰富度呈现下降趋势,而病原真菌链格孢属 *Alternaria* Nees、柱孢属 *Cylindrocarpum* Wollenw.、镰刀菌属 *Fusarium* Link 和拟盘多毛孢属 *Pestalotiopsis* Steyaert 呈上升趋势^[88]。地黄连作会引起根际、根围土壤细菌多样性降低,数量大幅降低,而长枝木霉 *Trichoderma longibrachiatum* Rifai、黄曲霉 *Aspergillus flavus* Link 等真菌数量显著增加^[89-90]。在不同的药用植物连作土壤中,都存在共同的现象即药用植物有益菌种数量下降或消失,而病原菌数量增加,土壤微生物群落组成逐渐转向不利于植物生长的方向,但群落产生这一变化的调控机制尚不完全清楚。通过 SynComs 技术中的微生物培养组学方法可以构建和还原正常土壤和连作土壤核心功能群落,将进一步揭示连作土壤群落失衡的成因。

微生物群落的多样性、结构与功能影响着植物的整体健康以及对不利环境的响应。丛枝菌根真菌可将菌丝延伸到植物根系外,一方面可帮助植物获取额外的养分和水分,另一方面可以富集根际土壤中的有益微生物假节杆菌属 *Pseudarthrobacter* Busse、链霉菌属 *Streptomyces* Waksman & Henrici 和细长孢霉 *Mortierella elongate* Linnem,抑制尖孢镰刀菌、腐皮镰刀菌 *Fusarium solani* (Mart.) Sacc 生长,在缓解药用植物连作障碍上起着重要的作用^[71]。从人参根际筛选出的醋酸钙不动杆菌 *Acinetobacter calcoaceticus* (Beijerinck) Baumann、鲍氏不动杆菌

Acinetobacter baumannii Bouvet & Grimont 等 5 种细菌能够有效降解苯甲酸、棕榈酸等化感物质,有利于缓解人参连作障碍^[91]。于彦琳等^[92]使用由 22 种菌种混合而成的菌剂处理连作兰州百合,发现土壤中细菌数量增多,真菌数量减少,有机质、碱解氮、速效磷、速效钾含量显著上升,有效缓解了百合连作障碍。以上研究表明,通过在土壤中加入特定菌株或菌群,能够明显改善连作问题,然而这些菌株往往只是复杂群落中承载单一功能的菌株,它们是否对整个群落的功能和群落中菌株的生存趋势有积极影响尚缺乏相应的研究。SynComs 技术通过构建群落中每个菌株的代谢通量数学模型,对种群的核心功能和发展趋势进行预测,从而为核心菌群的研究提供更快捷准确的分析、构建以及预测方法。

SynComs 技术的应用将有助于连作土壤微生物群落失衡过程的动态模拟,分析和预测核心群落的构成和演化趋势,进而揭示群落失衡的原因。同时,利用 SynComs 技术将功能明确(如固氮、溶磷、产生长素和铁载体等)且具有互补性、相容性和协调性的微生物构建成稳定菌群,使其发挥促进药用植物养分吸收、根系生长、抵抗病害等综合作用,进而缓解连作问题。SynComs 技术有助于明确药用植物土壤-根系-微生物群落之间的互作关系,从土壤微生物的角度诠释连作障碍成因、缓解连作障碍,对药用植物栽培产业可持续发展具有重要意义。

4 结语与展望

近年来,随着宏基因组学、微流控技术、高通量培养组学以及生物信息学等技术的结合,药用植物微生物群落组成、结构和功能的研究已取得了一些重要进展^[93-94],但对其功能特性的了解还相对较少。而 SynComs 技术在药用植物栽培领域的研究尚处于起步阶段,其在促进药用植物有效成分积累、提高抗逆性以及缓解连作障碍等方面的调控机制尚需深入研究。未来,除了需要探讨群落菌种的选择、构建方法和条件等技术手段,还应考虑更多实际应用问题。

4.1 SynComs 与药用植物次生代谢物的关系

次生代谢物是药用植物品质和药效的基础,植物根际土壤微生物群落与次生代谢物之间存在强耦合性。根际微生物群落可以诱导植物分泌次生代谢物来满足自身对底物的需求,而植物也可以通过分泌不同的次生代谢产物来招募自身需要的功能群落^[95],如拟南芥根系三萜化合物可调控根系微生物群落组成,同

时微生物群落可对三萜化合物进行特异性修饰^[96]。因此,阐明 SynComs 与药用植物次生代谢物的调控关系是必要的,既有助于提升药用植物品质,又可以促进 SynComs 稳定定殖,是实现药用植物野生环境与集约环境同质化栽培技术的关键。

4.2 SynComs 与土壤理化性状的关系

土壤是药用植物生长发育的根本,特定的土壤环境形成特定的土壤微生物群落,从而对药用植物品质产生特定的影响。随着土壤“微生物暗物质”被逐渐揭示,研究者获得了大量微生物信息,但由于无法大规模、精准还原这些土壤微生物,所以难以解答不同理化性质下微生物结构差异性的关键问题。因此,亟需对土壤微生物核心群落进行构建和还原。SynComs 技术提供了从功能设计到精准还原的有效途径,为理解不同土壤环境下的微生物系统提供了可能,从而揭示不同栽培环境下微生物群落和土壤理化性状之间的关联性,为药用植物拟境栽培提供理论支撑。

4.3 SynComs 推动新型生物肥料的研发

在药用植物栽培领域,由化肥农药不合理使用引发的土壤酸化、连作障碍等问题,严重阻碍了药用植物产业的可持续发展。因此,急需寻求一种高效环保的替代方案来保障药用植物的生长和健康。与植物根际微生物有关的功能菌如枯草芽孢杆菌、荧光假单胞菌 *Pseudomonas fluorescens* Migula、哈茨木霉 *Trichoderma harzianum* Rifai 等被广泛应用于微生物肥料和生物防治剂,而单一微生物菌剂在复杂田间土壤环境下的定殖效果不稳定。通过 SynComs 技术设计出来的微生物群落,天然就具备高适应性、高可靠性、高稳定性的特点,可以有效弥补单一生物菌剂在定殖方面的不足。因此,利用 SynComs 研发新型生物有机肥,挖掘出根际微生物的巨大潜力,为药用植物栽培产业在化肥农药减施背景下的绿色转型提供新思路与新策略。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 周艳, 赵黎明. 基于“一带一路”倡议的中药国际化路径选择 [J]. 中草药, 2020, 51(22): 5915-5920.
- [2] 郭明兴, 傅春升, 陈雅慧. 中药资源现状与可持续开发利用 [J]. 药学研究, 2019, 38(5): 295-298.
- [3] 吴红森, 林文雄. 药用植物连作障碍研究评述和发展透视 [J]. 中国生态农业学报, 2020, 28(6): 775-793.
- [4] 邵秋雨, 董醇波, 韩燕峰, 等. 植物根际微生物组的研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(1): 144-152.
- [5] Philippot L, Raaijmakers J M, Lemanceau P, et al. Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2013, 11(11): 789-799.
- [6] 曲泽鹏, 陈沫先, 曹朝辉, 等. 合成微生物群落研究进展 [J]. 合成生物学, 2020, 1(6): 621-634.
- [7] Bodenhausen N, Bortfeld-Miller M, Ackermann M, et al. A synthetic community approach reveals plant genotypes affecting the phyllosphere microbiota [J]. *PLoS Genet*, 2014, 10(4): e1004283.
- [8] 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]. *Nat Biotechnol*, 2019, 37(6): 676-684.
- [9] Niu B, Paulson J N, Zheng X, et al. Simplified and representative bacterial community of maize roots [J]. *PNAS*, 2017, 114(12): E2450-E2459.
- [10] Hu J, Wei Z, Weidner S, et al. Probiotic *Pseudomonas* communities enhance plant growth and nutrient assimilation via diversity-mediated ecosystem functioning [J]. *Soil Biol Biochem*, 2017, 113: 122-129.
- [11] Goyal G, Tsai S L, Madan B, et al. Simultaneous cell growth and ethanol production from cellulose by an engineered yeast consortium displaying a functional mini-cellulosome [J]. *Microb Cell Fact*, 2011, 10: 89.
- [12] McCarty N S, Ledesma-Amaro R. Synthetic biology tools to engineer microbial communities for biotechnology [J]. *Trends Biotechnol*, 2019, 37(2): 181-197.
- [13] Shou W, Ram S, Vilar J M. Synthetic cooperation in engineered yeast populations [J]. *PNAS*, 2007, 104(6): 1877-1882.
- [14] Balagaddé F K, Song H, Ozaki J, et al. A synthetic *Escherichia coli* predator-prey ecosystem [J]. *Mol Syst Biol*, 2008, 4: 187.
- [15] Kim H J, Boedicker J Q, Choi J W, et al. Defined spatial structure stabilizes a synthetic multispecies bacterial community [J]. *PNAS*, 2008, 105(47): 18188-18193.
- [16] Klitgord N, Segrè D. Environments that induce synthetic microbial ecosystems [J]. *PLoS Comput Biol*, 2010, 6(11): e1001002.
- [17] Faith J J, McNulty N P, Rey F E, et al. Predicting a human gut microbiota's response to diet in gnotobiotic mice [J]. *Science*, 2011, 333(6038): 101-104.
- [18] Grosskopf T, Soyer O S. Synthetic microbial communities [J]. *Curr Opin Microbiol*, 2014, 18: 72-77.
- [19] Bai Y, Müller D B, Srinivas G, et al. Functional overlap of the *Arabidopsis* leaf and root microbiota [J]. *Nature*, 2015, 528(7582): 364-369.

- [20] Wei Z, Yang T, Friman V P, *et al.* Trophic network architecture of root-associated bacterial communities determines pathogen invasion and plant health [J]. *Nat Commun*, 2015, 6: 8413.
- [21] Hu J, Wei Z, Friman V P, *et al.* Probiotic diversity enhances rhizosphere microbiome function and plant disease suppression [J]. *mBio*, 2016, 7(6): e01790-e01816.
- [22] Castrillo G, Teixeira P J, Paredes S H, *et al.* Root microbiota drive direct integration of phosphate stress and immunity [J]. *Nature*, 2017, 543(7646): 513-518.
- [23] Durán P, Thiergart T, Garrido-Oter R, *et al.* Microbial interkingdom interactions in roots promote *Arabidopsis* survival [J]. *Cell*, 2018, 175(4): 973-983.
- [24] Santhanam R, Menezes R C, Grabe V, *et al.* A suite of complementary biocontrol traits allows a native consortium of root-associated bacteria to protect their host plant from a fungal sudden-wilt disease [J]. *Mol Ecol*, 2019, 28(5): 1154-1169.
- [25] Li M, Wei Z, Wang J, *et al.* Facilitation promotes invasions in plant-associated microbial communities [J]. *Ecol Lett*, 2019, 22(1): 149-158.
- [26] 白晓丽. 黄芪根系人工菌群构建及其对根腐病的防治潜力初探 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [27] Salas G I, Rey T, Flis P, *et al.* Coordination between microbiota and root endodermis supports plant mineral nutrient homeostasis [J]. *Science*, 2020, 230(6): 2129-2147.
- [28] Wang C, Li Y, Li M, *et al.* Functional assembly of root-associated microbial consortia improves nutrient efficiency and yield in soybean [J]. *J Integr Plant Biol*, 2021, 63(6): 1021-1035.
- [29] Ma K W, Niu Y, Jia Y, *et al.* Coordination of microbe-host homeostasis by crosstalk with plant innate immunity [J]. *Nat Plants*, 2021, 7(6): 814-825.
- [30] Widder S, Allen R J, Allen R J, *et al.* Challenges in microbial ecology: Building predictive understanding of community function and dynamics [J]. *Isme J*, 2016, 10(11): 2557-2568.
- [31] Liu F, Mao J, Kong W, *et al.* Interaction variability shapes succession of synthetic microbial ecosystems [J]. *Nat Commun*, 2020, 11(1): 309.
- [32] Pacheco A R, Moel M, Segrè D. Costless metabolic secretions as drivers of interspecies interactions in microbial ecosystems [J]. *Nat Commun*, 2019, 10: 103.
- [33] Baldini F, Heinken A, Heirendt L, *et al.* The Microbiome Modeling Toolbox: From microbial interactions to personalized microbial communities [J]. *bioRxiv*, 2019, 35(13): 2332-2334.
- [34] Mee M T, Collins J J, Church G M, *et al.* Syntrophic exchange in synthetic microbial communities [J]. *PNAS*, 2014, 111(20): E2149-E2156.
- [35] Kato S, Haruta S, Cui Z J, *et al.* Stable coexistence of five bacterial strains as a cellulose-degrading community [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2005, 71(11): 7099-7106.
- [36] Johns N I, Blazejewski T, Gomes A L, *et al.* Principles for designing synthetic microbial communities [J]. *Curr Opin Microbiol*, 2016, 31: 146-153.
- [37] Jiang X, Zerfuß C, Feng S, *et al.* Impact of spatial organization on a novel auxotrophic interaction among soil microbes [J]. *Isme J*, 2018, 12(6): 1443-1456.
- [38] Lawson C E, Harcombe W R, Hatzenpichler R, *et al.* Common principles and best practices for engineering microbiomes [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2019, 17(12): 725-741.
- [39] Gilmore S P, Lankiewicz T S, Wilken S E, *et al.* Top-down enrichment guides in formation of synthetic microbial consortia for biomass degradation [J]. *ACS Synth Biol*, 2019, 8(9): 2174-2185.
- [40] Krieger A, Zhang J H, Lin X N. Temperature regulation as a tool to program synthetic microbial community composition [J]. *Biotechnol Bioeng*, 2021, 118(3): 1381-1392.
- [41] Jo J, Oh J, Park C. Microbial community analysis using high-throughput sequencing technology: A beginner's guide for microbiologists [J]. *J Microbiol*, 2020, 58(3): 176-192.
- [42] Zhang X, Deeke S A, Ning Z, *et al.* Metaproteomics reveals associations between microbiome and intestinal extracellular vesicle proteins in pediatric inflammatory bowel disease [J]. *Nat Commun*, 2018, 9(1): 2873.
- [43] Heyer R, Schallert K, Siewert C, *et al.* Metaproteome analysis reveals that syntrophy, competition, and phage-host interaction shape microbial communities in biogas plants [J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 69.
- [44] 凌茜文, 于洁琼, 彭思远, 等. 肠道微生物基因组学与代谢组学分析联合应用的研究进展 [J]. *微生物学通报*, 2021, 48(4): 1292-1301.
- [45] Herrera Paredes S, Gao T X, Law T F, *et al.* Design of synthetic bacterial communities for predictable plant phenotypes [J]. *PLoS Biol*, 2018, 16(2): e2003962.
- [46] Trivedi P, Mattupalli C, Eversole K, *et al.* Enabling sustainable agriculture through understanding and enhancement of microbiomes [J]. *New Phytol*, 2021, 230(6): 2129-2147.
- [47] Moronta-Barrios F, Gionechetti F, Pallavicini A, *et al.* Bacterial microbiota of rice roots: 16S-based taxonomic profiling of endophytic and rhizospheric diversity,

- endophytes isolation and simplified endophytic community [J]. *Microorganisms*, 2018, 6(1): 14.
- [48] 刘伟伟, 吴冰, 向梅春, 等. 从微生物组到合成功能菌群 [J]. 微生物学通报, 2017, 44(4): 881-889.
- [49] Sibbitts J, Sellens K A, Jia S, *et al.* Cellular analysis using microfluidics [J]. *Anal Chem*, 2018, 90(1): 65-85.
- [50] Ma L, Datta S S, Karymov M A, *et al.* Individually addressable arrays of replica microbial cultures enabled by splitting SlipChips [J]. *Integr Biol*, 2014, 6(8): 796-805.
- [51] Zhang J, Liu Y X, Guo X, *et al.* High-throughput cultivation and identification of bacteria from the plant root microbiota [J]. *Nat Protoc*, 2021, 16(2): 988-1012.
- [52] Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, *et al.* Plant-microbiome interactions: From community assembly to plant health [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2020, 18(11): 607-621.
- [53] Praveschotinunt P, Dorval Courchesne N M, den Hartog I, *et al.* Tracking of engineered bacteria *in vivo* using nonstandard amino acid incorporation [J]. *ACS Synth Biol*, 2018, 7(6): 1640-1650.
- [54] Mark Welch J L, Hasegawa Y, McNulty N P, *et al.* Spatial organization of a model 15-member human gut microbiota established in gnotobiotic mice [J]. *PNAS*, 2017, 114(43): E9105-E9114.
- [55] Geva-Zatorsky N, Alvarez D, Hudak J E, *et al.* *In vivo* imaging and tracking of host-microbiota interactions via metabolic labeling of gut anaerobic bacteria [J]. *Nat Med*, 2015, 21(9): 1091-1100.
- [56] de Souza R S C, Armanhi J S L, Arruda P. From microbiome to traits: Designing synthetic microbial communities for improved crop resiliency [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 1179.
- [57] 陈沫先, 韦中, 田亮, 等. 合成微生物群落的构建与应用 [J]. 科学通报, 2021, 66(3): 273-283.
- [58] Plaza J, Bogaerts P. Dynamic flux balance analysis for predicting biomass growth and ethanol production in yeast fed-batch cultures [J]. *IFAC-PapersOnLine*, 2018, 51(2): 631-636.
- [59] Xiao Y, Angulo M T, Friedman J, *et al.* Mapping the ecological networks of microbial communities [J]. *Nat Commun*, 2017, 8(1): 2042.
- [60] Schimel J P, Bennett J. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm [J]. *Ecology*, 2004, 85(3): 591-602.
- [61] 祝蕾, 严辉, 刘培, 等. 药用植物根际微生物对其品质形成的影响及其作用机制的研究进展 [J]. 中草药, 2021, 52(13): 4064-4073.
- [62] 祝英, 彭轶楠, 巩晓芳, 等. 不同微生物菌剂对当归苗生长及根际土微生物和养分的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2017, 23(3): 511-519.
- [63] Pandey S, Gupta S, Ramawat N. Unravelling the potential of microbes isolated from rhizospheric soil of chickpea (*Cicer arietinum*) as plant growth promoter [J]. *Biotech*, 2019, 9(7): 277.
- [64] 金杰人, 鲁凯珩, 肖明. 荧光假单胞菌的应用与展望 [J]. 上海师范大学学报: 自然科学版, 2019, 48(5): 526-535.
- [65] 苗中芹, 王信宏, 李国芳, 等. 丹参连作障碍机理及防控措施研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2020, 48(20): 20-22.
- [66] Li B Z, Zhang Q Q, Chen Y H, *et al.* Different crop rotation systems change the rhizosphere bacterial community structure of *Astragalus membranaceus* (Fisch) Bge. var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao [J]. *Appl Soil Ecol*, 2021, 166: 104003.
- [67] Li C, Chen G, Zhang J, *et al.* The comprehensive changes in soil properties are continuous cropping obstacles associated with American ginseng (*Panax quinquefolius*) cultivation [J]. *Sci Rep*, 2021, 11(1): 5068.
- [68] Cui H Y, Yang X Y, Lu D X, *et al.* Isolation and characterization of bacteria from the rhizosphere and bulk soil of *Stellera chamaejasme* L [J]. *Can J Microbiol*, 2015, 61(3): 171-181.
- [69] Kumar G, Kanaujia N, Bafana A. Functional and phylogenetic diversity of root-associated bacteria of *Ajuga bracteosa* in Kangra valley [J]. *Microbiol Res*, 2012, 167(4): 220-225.
- [70] 郭凤仙, 刘越, 唐丽, 等. 药用植物根际微生物研究现状与展望 [J]. 中国农业科技导报, 2017, 19(5): 12-21.
- [71] Liu N, Shao C, Sun H, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi biofertilizer improves American ginseng (*Panax quinquefolius* L.) growth under the continuous cropping regime [J]. *Geoderma*, 2020, 363: 114155.
- [72] van Elsas J D, Garbeva P, Salles J. Effects of agronomical measures on the microbial diversity of soils as related to the suppression of soil-borne plant pathogens [J]. *Biodegradation*, 2002, 13(1): 29-40.
- [73] 吴林坤, 吴红淼, 朱铨, 等. 不同改良措施对太子参根际土壤酚酸含量及特异菌群的影响 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(11): 3623-3630.
- [74] Eisenhauer N, Schulz W, Scheu S, *et al.* Niche dimensionality links biodiversity and invasibility of microbial communities [J]. *Funct Ecol*, 2013, 27(1): 282-288.
- [75] Lurgi M, Galiana N, López B C, *et al.* Network complexity and species traits mediate the effects of biological invasions on dynamic food webs [J]. *Front Ecol Evol*,

- 2014, 2: 36.
- [76] Santhanam R, Luu V T, Weinhold A, *et al.* Native root-associated bacteria rescue a plant from a sudden-wilt disease that emerged during continuous cropping [J]. *PNAS*, 2015, 112(36): E5013-E5020.
- [77] Li Y, Ying Y, Ding W. Dynamics of *Panax ginseng* rhizospheric soil microbial community and their metabolic function [J]. *Evid Based Complement Alternat Med*, 2014, 2014: 160373.
- [78] 寻路路. 三七种植不同土壤微生态研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- [79] 刘莹, 孙文松, 李玲, 等. 人参连作障碍及防治措施研究进展 [J]. 园艺与种苗, 2020, 40(7): 26-29.
- [80] Farh M E A, Kim Y J, Kim Y J, *et al.* *Cylindrocarpon destructans/Ilyonectria radicola*-species complex: Causative agent of ginseng root-rot disease and rusty symptoms [J]. *J Ginseng Res*, 2018, 42(1): 9-15.
- [81] 何宛晟, 卢广林, 赵权, 等. 不同年限对栽参土壤生物活性的影响 [J]. 基因组学与应用生物学, 2019, 38(3): 1256-1260.
- [82] 廖长宏, 陈军文, 吕婉婉, 等. 根和根茎类药用植物根腐病研究进展 [J]. 中药材, 2017, 40(2): 492-497.
- [83] Guan Y M, Ma Y Y, Jin Q, *et al.* Multi-locus phylogeny and taxonomy of the fungal complex associated with rusty root rot of *Panax ginseng* in China [J]. *Front Microbiol*, 2020, 11: 618942.
- [84] 张爱华, 雷锋杰, 强薇, 等. 2 株拮抗菌剂复配对西洋参立枯病和锈腐病的防治及促生长作用 [J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2014, 40(6): 611-614.
- [85] 吴红森, 张晟恺, 焦艳阳, 等. 微生物菌肥对太子参连作障碍和药理作用的改良效应 [J]. 中国生态农业学报, 2021, 29(8): 1315-1326.
- [86] Wang Q, Sun H, Li M, *et al.* Different age-induced changes in rhizosphere microbial composition and function of *Panax ginseng* in transplantation mode [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 563240.
- [87] 谭勇, 崔尹瞻, 季秀玲, 等. 三七连作的根际、根内微生物变化与生态学研究进展 [J]. 中草药, 2017, 48(2): 391-399.
- [88] 唐彬彬, 董姚君, 贺密密, 等. 云南文山健康三七种植年限对根际微生物群落的影响 [J]. 微生物学通报, 2020, 47(9): 2857-2866.
- [89] 李明杰, 冯法节, 张宝, 等. 多元组学背景下地黄连作障碍形成的分子机制研究进展 [J]. 中国中药杂志, 2017, 42(3): 413-419.
- [90] Zhang B, Li X Z, Wang F Q, *et al.* Assaying the potential autotoxins and microbial community associated with *Rehmannia glutinosa* replant problems based on its 'autotoxic circle' [J]. *Plant Soil*, 2016, 407(1/2): 307-322.
- [91] 赵东岳, 李勇, 丁万隆. 人参自毒物质降解细菌的筛选及其降解特性研究 [J]. 中国中药杂志, 2013, 38(11): 1703-1706.
- [92] 于彦琳, 师桂英, 张立彭, 等. 硅肥和微生物菌剂配施对连作兰州百合(*Lilium davidli* var. *unicolor*)生长及土壤生化性质的影响 [J]. 中国沙漠, 2021, 41(5): 157-165.
- [93] 孙海, 王秋霞, 张春阁, 等. 不同树叶凋落物对人参土壤理化性质及微生物群落结构的影响 [J]. 生态学报, 2018, 38(10): 3603-3615.
- [94] 刘珍珍, 谷萌萌, 张臣, 等. 基于高通量测序的三七微生物群落结构特征分析 [J]. 中草药, 2020, 51(1): 204-209.
- [95] 吴林坤, 林向民, 林文雄. 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望 [J]. 植物生态学报, 2014, 38(3): 298-310.
- [96] 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.

[责任编辑 崔艳丽]