中国生态农业学报(中英文)
Chinese Journal of Eco-Agriculture
中文核心期刊
中国科技核心期刊
中国精品科技期刊
百种中国杰出学术期刊
中国科学引文数据库源刊

药用植物连作障碍研究评述和发展透视

吴红淼， 林文雄

引用本文:
吴红淼, 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(中英文), 2020, 28(6): 775–793.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190760

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

马铃薯连作栽培对土壤微生物多样性的影响

Effect of potato continuous cropping on genetic diversity of soil microorganisms

中国生态农业学报. 2015(2): 225–232 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.140755

PLFA方法研究连作对加工番茄根际土壤微生物群落结构的影响

Microbial community structure in rhizosphere soils of long–term continuously cropped processing tomato based on PLFA method

中国生态农业学报. 2017, 25(4): 594–604 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.160844

连作番茄根区病土对番茄生长及土壤线虫与微生物的影响

Effect of sick rhizosphere soil under tomato continuous cropping on soil nematodes, microbes and tomato growth

中国生态农业学报. 2017, 25(5): 730–739 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.160792

马铃薯连作栽培对土壤微生物多样性的影响

Effects of continuous potato cropping on the diversity of soil microorganisms

中国生态农业学报. 2015(5): 589–596 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.140888

轮作方式对甘薯根际土壤线虫群落结构及甘薯产量的影响

Effect of rotation on nematode community diversity in rhizosphere soils and yield of sweet potato

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(1): 20–29 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.180524

中国生态农业学报(中英文) 2020 年 6 月 第 28 卷 第 6 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Jun. 2020, 28(6): 775−793

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.190760

吴红淼, 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(中英文), 2020, 28(6): 775−793
WU H M, LIN W X. A commentary and development perspective on the consecutive monoculture problems of medicinal plants[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(6): 775−793

药用植物连作障碍研究评述和发展透视*

吴红淼, 林文雄**

(福建农林大学农业生态研究所/福建省农业生态过程与安全监控重点实验室 福州 350002)

摘 要: 连作障碍作为现代农业生产中较普遍的问题, 在药用植物栽培生产中表现尤为严重, 据统计约 70%以块根类入药的药用植物在种植过程中都存在严重的连作障碍问题。连作障碍已经成为制约药用植物品质和发展的关键性因素。本研究从药用植物连作障碍问题研究现状出发, 分析了当前药用植物连作障碍形成的三大共性问题, 即根系分泌物诱导根际土壤酸化、根际微生物群落结构失衡和植株病毒病严重, 具体体现在: 根系分泌物诱导根际土壤微生物差异性演化、土传病原菌的化感互作、根际微生物区系的失衡加大土壤酸化、根际病原菌增多和有益菌减少导致的土存真菌病害加重、病毒病伴生和发展。并分析了土壤灭菌法、功能微生物调控、作物多样性栽培和生物质炭改良的根际调控策略在减缓药用植物连作障碍中的潜在作用。作者呼吁从事连作障碍研究的工作者应重视从根际生态学角度出发, 以土壤食物网为切入点, 应用现代系统生物学和化学生态学技术与方法, 全面系统探究根系分泌物介导下植物-土壤-微生物的相互作用过程与机制, 并着重关注土壤线虫和土壤病毒在连作障碍发生发展中的生态位关系, 以深入阐明连作介导土壤酸化的生态学机制和病原菌响应根系分泌物的协同进化机理, 在此基础上, 采用多种根际调控相结合的策略减缓连作障碍问题, 全面考虑经济、社会和生态效益, 做到“生态预防为主、综合治理为要”。

关键词: 药用植物; 连作障碍; 化感作用; 土传病害; 根际互作; 根际调控

中图分类号: S181 开放科学码(资源服务)标识码(OSID):

A commentary and development perspective on the consecutive monoculture problems of medicinal plants*

WU Hongmiao, LIN Wenxiong**

(Institute of Agroecology, Fujian Agriculture and Forestry University / Fujian Provincial Key Laboratory of Agroecological Processing and Safety Monitoring, Fuzhou 350002, China)

Abstract: The consecutive monoculture problem, also known as replant disease, is a common disorder from modern agricultural practices. It has been reported that more than 70% of medicinal plants, especially those tuberous roots, have been affected. This disease has become a key factor restricting the quality and development of medicinal plants. This study analyzed three common problems with the formation of continuous cropping obstacles in medicinal plants, which includes the acidification of rhizosphere soil induced by root exudates, microbial community structure imbalance in the rhizosphere, and the severity of plant virus disease. The primary factors include: differentiation and evolution of microorganisms mediated by root exudates in rhizosphere soil,

* 国家自然科学基金项目(81573530)、中国博士后科学基金项目(2019M650150)和福建农林大学优秀博士学位论文基金(324-1122YB031)资助

** 通信作者: 林文雄, 主要研究方向为植物生理与分子生态学、农业生态学。E-mail: wenxiong181@163.com
吴红淼, 主要研究方向为根际生态学过程与调控。E-mail: wuhongmiao2010@163.com

收稿日期: 2019-10-28 接受日期: 2020-02-18

* This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (81573530), China Postdoctoral Science Foundation (2019M650150), the Foundation of Graduate School of Fujian Agriculture and Forestry University (324-1122YB031).

** Corresponding author, E-mail: wenxiong181@163.com

Received Oct. 28, 2019; accepted Feb. 18, 2020

allelopathic interactions of soil-borne pathogens, soil acidification induced by rhizosphere bacterial community imbalance, increased rhizosphere soil-borne pathogens, decrease of beneficial microorganisms aggravating soil fungal diseases, and concomitant development of viral diseases. We analyzed the potential advantages of new rhizosphere management strategies on abating continuous cropping obstacles such as soil sterilization, microbial fertilizer application, diverse crop cultivation, and biochar management. This study recommended researchers to focus on rhizosphere ecological processes in continuous cropping obstacles by selecting the soil food web as the starting point, utilizing modern system biology and chemical ecology technology to analyze the interaction and mechanisms among plant-soil-microorganisms mediated by root exudates under continuous monoculture regimes. Therefore, we need to focus on the niche relationship between soil nematodes and viruses during the occurrence and development of continuous cropping obstacles, and elucidate the ecological mechanisms of soil acidification mediated by continuous cropping, as well as the co-evolution mechanism of pathogens responding to root exudates. Furthermore, several strategies can be combined to alleviate the continuous cropping obstacles. Overall, we should consider the economic, social, and ecological benefits to achieve "prevention-oriented" and "comprehensive management".

Keywords: Medicinal plants; Continuous cropping obstacle; Allelopathy; Soil-borne pathogens; Rhizosphere interactions; Rhizosphere management

中医是我国特有的传统产业，也是特有的传统文化。中药材则是支撑这一传统产业的重要要素。在强化我国文化自信的今天，中药资源的生态保护和可持续利用正引起国人的普遍重视。2019 年 10 月 26 日，习近平总书记和李克强总理对我国中医药工作均作出了重要指示，这对于广大中医药工作者来说无疑是一个巨大的鼓励和鞭策，对推动中医药事业和产业高质量发展，促进中医药走向世界有着极其重要的作用。中药是中医健康发展的根基。我国地域辽阔，气候和地理条件复杂，是世界中药资源最丰富的国家之一。在 2017 年进行的第 4 次全国中药资源普查和《2017 中药资源普查年度报告》中共收集 1.3 多万种野生药用资源和 736 种栽培药材，包括药用植物 383 科、2 309 属、11 146 种，药用动物 1 581 种，药用矿物 84 种。目前，我国常用中药材 600 多种，其中 300 多种已实现人工种养，种植面积达 220 多万 hm^2[1]，初步形成了一批产品质量好、美誉度高的道地药材优势产区，并已成为世界上规模最大、品种种类最多、生产体系最完整的中药材生产大国。然而，在药用植物集约化栽培中，普遍存在严重的连作障碍问题，导致了土传病害极为严重，药用植物生长发育不良，极大地降低了药材的产量与品质。同时，药用植物在适宜产区种植不规范，非适宜区盲目扩种，道地产区不断向非道地性产区转移，造成道地性失真、产品质量降低、药效下降，成为制约中医药可持续发展的重要瓶颈。在中医逐渐被大众认可的呼声中，国家制定下发了中医药相关法律法规，旨在重视保护中药资源，推进我国中医药事业的可持续健康发展。有鉴于此，本文在综述了当前我国药用植物资源发展现状的基础上，并结合作者多年来研究成果及其经验积累，总结了当前药用植物连作障碍形成的共性问题，并提出了连作障碍深入研究的主攻方向和政策建议，以期为促进我国中医药事业可持续发展提供决策参考。

1 我国栽培药用植物发展现状

近年来，随着我国农业供给侧结构性改革的推进，尤其是《中华人民共和国中医药法》的实施以及《中药材产业扶贫行动计划(2017—2020 年)》的发布，国家对中药材产业扶持力度不断增强，为中药材产业发展带来新机遇。在此背景下，农业农村部会同国家药品监督管理局和国家中医药管理局于 2018 年编制了《全国道地药材生产基地建设规划(2018—2025 年)》，以中药产品标准为源头，建立道地药材标准化生产体系，健全道地药材资源保护与监测体系，全面加强道地药材质量管理，实现绿色防控全覆盖。近年来，全国中药材供给规模继续扩大，集约化种植面积大幅增加。国家统计局数据显示，2017 年全国中药材种植面积较上年增长 3.5%，种植面积达 230 万 hm^2(不含林地和野生药材)，预计到 2020 年我国中药材种植面积将超过 440 万 hm^2，种植品种供应量或将进一步激增[2]。

然而，长期困扰我国农业生产的连作障碍(重茬)问题，在中药材栽培生产中表现尤为严重，统计表明约 70%以块根类入药的药用植物在种植过程中都存在严重的连作障碍问题，连作障碍导致药用植物栽培过程中植株生长发育不良，病虫害严重，造成产量、品质下降，严重制约了中药资源的可持续发展[3-4]。连作障碍问题还导致药用植物一系列其他问题，如道地产区和规模正逐年缩小，甚至出现产区外移，道地性失真等现象，还导致中药材价格逐年飙升。同时，在连

作障碍作用机理及成因尚不明确的情况下，大部分种植区农户主要采用滥用农药和增施肥料等来维持药用植物产量，但是效果往往不佳，却提高了生产成本，还导致环境污染、中药材农残超标和农田生态系统功能退化等[5]，使药用植物的生产陷入恶性循环。此外，我国中药资源可持续利用及相关产业体系的发展，正面临资源保护与利用不协调、中药质量不高、产业链短、现代中药农业如何健康发展的“多重压力”[6-7]。因此，阐明药用植物连作障碍形成的分子生态机制及其消减调控策略，对深化和拓展中药资源生态学研究，推动中药资源可持续利用及相关产业体系发展，均具有极其重要的理论与实践意义，连作障碍也逐渐成为国内外学者研究的热点问题[8]。与此同时，深入研究道地药材的产地环境保护与生态补偿等政策法规及其运行机制，不仅可以促进我国道地药材资源的保护和可持续利用，也是当前学界普遍重视的焦点问题。

2　药用植物连作障碍研究动态

早在公元 77 年，罗马科学家 Pliny 就描述过黑胡桃(*Juglans nigra* L.)对邻近植物的毒害作用现象；接着在 1937 年，德国科学家 Molisch 首次把这种现象称为化感作用(allelopathy)[9]；随后，Rice 于 1974 年在其著作中将化感作用定义为植物(包括微生物)通过向周围环境中释放化学物质影响邻近植物(包括微生物)所产生的直接或间接伤害作用，并在 1984 年的再版中将有益作用添加到化感定义中；10 年后《Allelopathy Journal》(化感杂志)创刊，国际植物化感作用学会(International Allelopathy Society, IAS)成立，这也标志着植物化感作用已形成独立的学科体系；接着在 2005 年和 2009 年分别成立了中国植物化感作用专业委员会和亚洲化感作用学会。随着研究的不断深入，化感作用的概念也在不断发展和完善，提出了化感作用是植物-土壤-微生物三者之间相互作用的结果，包括自毒作用(autotoxicity)、化感偏害作用(amensalism)、自促作用(stimulation)和互惠作用(facilitation)[10]。

2.1　药用植物连作障碍现象

连作障碍(consecutive monoculture problems)也有学者称之为重茬问题、自毒作用或土壤疾病，作为一种特殊的化感作用现象，在现代农业生产中越来越受到人们的关注。连作障碍是指在正常的栽培管理措施下，同一块地连续多年种植同种作物造成作物生长状况变差、品质变劣、病虫害发生加剧、产量降低的现象，国外学者称之为再植病害(replant disease)或再植问题(replant problem)，我国常称为“重茬问题”，是农作物、经济作物、园艺作物、药用植物和林木等栽培中的一种常见现象。生产实践中连作障碍问题，轻者减产减收，重者绝收。如花生(*Arachis hypogaea*)连作后，主茎变矮、结实率低、荚果变小，且随连作年限增加，病虫害加剧，减产幅度加大[11]；许多瓜果蔬菜，如黄瓜(*Cucumis sativus*)、辣椒(*Capsicum annuum*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)、茄子(*Solanum melongena*)等连作后，病虫害严重，导致产量降低。特别在中药材栽培生产中表现尤为严重，约 70%的块根类药用植物都存在不同程度的连作障碍问题[12]，如地黄(*Rehmannia glutinosa*)、太子参(*Pseudostellaria heterophylla*)、三七(*Panax notoginseng*)、西洋参(*Panax quiquefolium*)、当归(*Angelica sinensis*)、人参(*Panax ginseng*)等，影响着药用植物产业的可持续发展。连作障碍导致作物的产量、品质明显下降，严重制约了我国农业生产资源的可持续发展，是我国构建现代农业产业链亟待解决的重大课题，已引起我国政府相关部门和学术界的高度重视。

2.2　药用植物根际化感物质

药用植物在连作过程中，主要通过根系分泌物与土壤交流，其直接或间接影响土壤理化性质的变化。已有研究表明，忌连作的药用植物，如太子参、地黄、人参、丹参(*Salvia miltiorrhiza*)、白术(*Atractylodes macrocephala*)、附子(*Aconitum carmichaeli*)等在连作过程中会造成土壤不断酸化[13-15]。连作人参还会造成土壤容重变小、土壤通气和通水性变差、土壤中阳离子交换量下降、土壤盐基饱和度下降等问题[13]。本课题组前期研究表明，太子参和地黄在连作过程中并没有导致土壤营养元素(碱解氮、速效磷、速效钾和有机质)含量减少，反而部分含量有所增加[15-16]，这也进一步表明土壤养分下降可能并不是造成药用植物连作障碍的主要原因。

作为根际沉积的重要组成之一，植物根系分泌物包含氨基酸类、脂肪酸、有机酸、甾醇类、酚酸类、糖类、生长因子、蛋白质等(图 1)，其可为土壤微生物提供氮源、碳源，还介导植物对外界环境变化的适应和对矿质元素的吸收利用等[17]。在植物连作体系中，化感物质作为根系分泌物中一种特殊存在，其在进入环境后会影响其自身或其他生物体。早在 30 多年前，Hartung 等[18-19]报道了芦笋(*Asparagus officinalis*)的化感物质可能对芦笋产生

直接的生理和生化作用，也使芦笋更易遭受病原菌的侵害。近些年来，许多研究者在不同植物中分离和鉴定了各类化感物质，主要包括有机酸、酚酸、植物挥发物、萜类化合物、香豆素类化合物、黄酮类化合物和独脚金内酯[20-25]。然而，药用植物的化感物质研究相对较滞后。已有研究表明，常见药用植物如太子参、地黄、三七、西洋参、人参、半夏(*Pinellia ternata*)和白术中化感物质主要包含酚酸类、有机酸和皂苷等，这些物质可经植物根系分泌和植物残体进入土壤环境(表 1)。近年来，植物连作障碍研究主要集中在化感物质的分离、鉴定、生物测试等方面，以评估化感物质对受体植物生长的直接影响。然而，植物化感物质在发挥化感作用时，其有效浓度和成分仍然是受到争议的。国内外学者也逐渐认为化感自毒物质并非在供体与受体植物之间或前、后茬植物之间直接发挥作用，化感自毒物质只是诱因，释放到土壤后势必受到微生物的加工、分解、转化等，并同时对根际微生物区系产生影响，最后共同影响受体植物的生长发育[26-27]。植物供体与受体间的他感作用、植物对自身的化感自毒作用等都是一种间接的化感效应[28]，换句话说，是植物根系分泌物介导下植物与特异微生物相互作用的结果。植物可通过光合作用固定碳，以根系分泌物的形式释放到土壤，为微生物的生长提供源源不断的能源；反之，根际微生物群落组成和结构的变化又会影响植物的生长[29]。

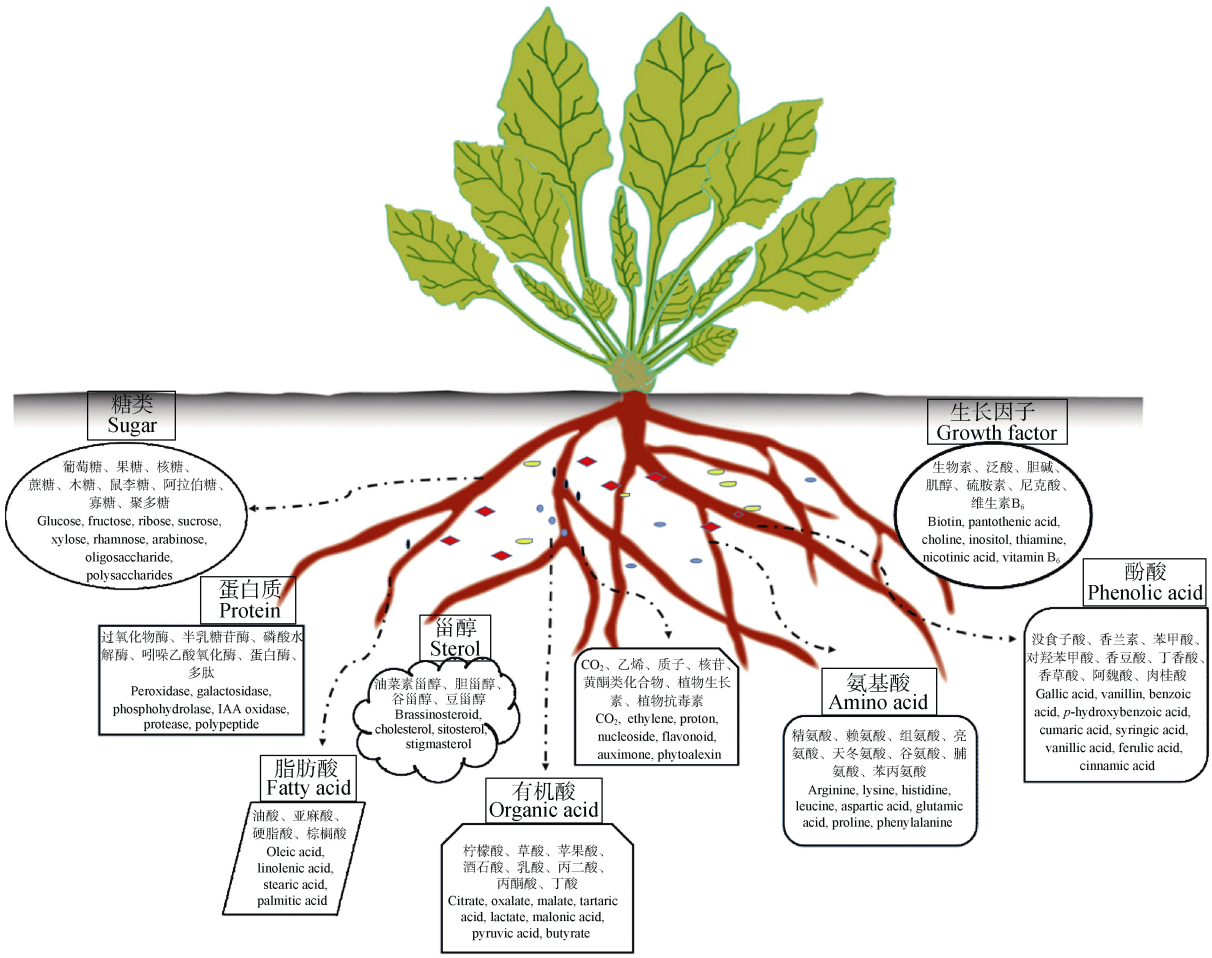

图 1　植物根系分泌物的组成

Fig. 1　The components of plant root exudates

2.3　根际微生物群落结构变化

近年来，随着分子生物学技术的不断发展，DGGE(变性梯度凝胶电泳)、T-RFLP(末端限制性片段长度多态性)、qRT-PCR(荧光定量)和高通量测序等技术逐步运用到土壤微生物群落结构的分析，进一步揭开了连作土壤“黑匣子”的面纱。大量研究结果表明，连作会显著改变药用植物根际微生物群落结构，造成根际土壤中真菌数量增多、细菌含量减少，土壤微生物类型由“细菌型”向“真菌型”过渡。

表 1　常见药用植物中的主要化感物质

Table 1　The primary allelochemicals of common medicinal plants

药用植物 Medicinal plant	主要化感物质 Primary allelochemicals
太子参 *Pseudostellaria heterophylla* (Miq.) Pax	酚酸类[30]: 没食子酸、香豆酸、3,4-二羟基苯甲酸、对羟基苯甲酸、香草酸、丁香酸、香兰素、阿魏酸、苯甲酸; 有机酸类[31]: 草酸、甲酸、苹果酸、乳酸、乙酸、柠檬酸、酒石酸、琥珀酸。 Phenolic acids[30]: gallic acid, coumaric acid, protocatechuic acid, 4-hydroxybenzoic acid, vanillic acid, syringic acid, vanillin, ferulic acid, benzoic acid; Organic acids[31]: oxalic acid, formic acid, malic acid, lactic acid, acetic acid, citric acid, tartaric acid, butanedioic acid.
地黄 *Rehmannia glutinosa* (Gaetn.) Libosch. ex Fisch. et Mey.	萜类[32]: 梓醇; 苷类[32-33]: 异麦角甾苷、地黄苷、毛蕊花糖苷、洋地黄叶甙 C; 酚酸类[34]: 香豆酸、原儿茶酸、邻苯二甲酸、对羟基苯甲酸、香草酸、丁香酸、香兰素、阿魏酸、苯甲酸、水杨酸。 Terpenes[32]: catalpol; Glycosides[32-33]: isoacteoside, rehmannioside, verbascoside, purpureaside C; Phenolic acids[34]: coumaric acid, protocatechuic acid, phthalic acid, 4-hydroxybenzoic acid, vanillic acid, syringic acid, vanillin, ferulic acid, benzoic acid, salicylic acid.
三七 *Panax notoginseng* (Burkill) F. H. Chen ex C. H.	人参皂苷[35-36]: Rh_1、Rb_1、Rb_2、Rc、Rd、Re、R_1、Rg_1、Rg_2; 黄酮类[35]: 槲皮素; 酚酸类[37]: 对羟基苯甲酸、香草酸、丁香酸、对香豆酸、阿魏酸、苯甲酸; 酯类[38]: 邻苯二甲酸二异丁酯。 Ginsenoside[35-36]: Rh_1, Rb_1, Rb_2, Rc, Rd, Re, R_1, Rg_1, Rg_2; Flavones[35]: quercetin; Phenolic acids[37]: 4-hydroxybenzoic acid, vanillic acid, syringic acid, 4-coumaric acid, ferulic acid, benzoic acid; Esters[38]: diisobutyl phthalate.
人参 *Panax ginseng* C. A. Mey.	酚酸类[39]: 水杨酸、没食子酸、苯甲酸、肉桂酸、香兰素、对羟基苯甲酸、3-苯基丙酸; 酯类[40]: 邻苯二甲酸二异丁酯; 脂肪酸[41]: 十六酸、己二酸; 有机酸[41]: 丁二酸、乳酸。 Phenolic acids[39]: salicylic acid, gallic acid, benzoic acid, cinnamic acid, vanillin, 4-hydroxybenzoic acid, 3-phenylpropanoic acid; Esters[40]: diisobutyl phthalate; Fatty acids[41]: palmitic acid, adipic acid; Organic acids[41]: succinic acid, lactic acid.
西洋参 *Panax quiquefolium* L.	人参皂苷[42]: Rg_1、Re、Rb_1、Rd; 酚酸类[43]: 香草酸、丁香酸、阿魏酸、香豆酸。 Ginsenoside[42]: Rg_1, Re, Rb_1, Rd; Phenolic acids[43]: vanillic acid, syringic acid, ferulic acid, coumaric acid.
半夏 *Pinellia ternata* (Thunb.) Breit.	酚酸类[44-45]: 没食子酸、原儿茶酸、香草酸、丁香酸、香兰素、阿魏酸; 醌类[44-45]: 大黄酚; 醛类[44-45]: 3,4-二羟基苯甲醛; 酮类[45]: 2,3-苯并呋喃、丁香醛; 酚类[44-45]: 绿原酸。 Phenolic acids[44-45]: gallic acid, protocatechuic acid, vanillic acid, syringic acid, vanillin, ferulic acid; Quinones[44-45]: chrysophanic acid; Aldehydes[44-45]: 3,4-dihydroxybenzaldehyde; Ketones[45]: coumarone, syringaldehyde; Phenols[44-45]: chlorogenic acid.
白术 *Atractylodes macrocephala* Koidz.	酚类[46]: 2,4-二叔丁基酚。 Phenols[46]: 2,4-Di-t-butylphenol.

常用的大宗道地药材, 如三七、地黄、西洋参、人参、太子参、丹参、半夏、白术等在种植过程中主要病害菌有镰刀菌属(*Fusarium*)、立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、腐霉菌(*Pythium*)等, 其中尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)致病范围最广, 而在连作土壤中这些致病菌会大量增殖(表 2)。在研究地黄连作障碍问题时发现, 地黄连作造成根际土壤细菌数量减少、土壤真菌增多, 土传病原镰刀菌属和丝核菌属(*Rhizoctonia*)含量随着连作年限的上升在根际土壤中不断增加, 有益假单胞菌属(*Pseudomonas*)和芽孢杆菌属(*Bacillus*)含量逐渐减少[47-48]。采用高通量测序方法对不同连作年限太子参根际土壤中真菌和细菌群落结构进行分析, 也发现镰刀属和踝节菌属(*Talaromyces*)病原真菌丰度随着连作年限的增加呈上升趋势, 在连作 2 年的太子参根际土壤中其丰度占比最大, 而潜在的有益青霉菌属(*Penicillium*)、假单胞菌目(Pseudomonadales)、伯克氏菌目(Burkholderiales)和链霉菌目(Streptomycetales)含量逐年减少[30,49]; 利用 DGGE 和 qRT-PCR 对菌群变化分析也发现, 致病尖孢镰刀菌、肠杆菌(*Kosakonia sacchari*)和踝节霉菌(*Talaromyces helicus*)随着连作年限的增加呈上升趋势, 同时也验证了太子参根际有益菌假单胞菌属、伯克氏菌属(*Burkholderia*)和短小芽孢杆菌(*B. pumilus*)确实在连作土壤中逐年减少的事实[30,49-50]。在药用植物连作体系中, 由植物根系分泌物介导下的植物–土壤间关系是一种典型的负反馈互作, 这改变了根际微环境的稳态, 造成植物根际土壤中致病菌增多、有益菌减少。在此过程中, 植物病害系统可能对病原菌群体遗传起着定向选择的作用, 这种选择和适应赋予了病原菌产生各种生理小种的能力, 也使得病原菌的致病性具有多种表现方式[51]。

2.4　化感物质-微生物的根际互作

2.4.1　根系分泌物诱导根际土壤微生物差异性演化和土传病原菌的化感互作是导致连作土壤环境恶化的主要驱动力

早在 1 个世纪以前, Lorenz Hiltner 就提出不同植物的根系分泌物可以影响不同微生物群落的生长

表 2 常见药用植物连作土壤中的主要致病菌

Table 2 Primary pathogens of common medicinal plant soils under continuous monoculture regimes

药用植物 Medicinal plant	主要致病菌 Primary pathogens
太子参 *Pseudostellaria heterophylla* (Miq.) Pax	肠杆菌、踝节霉菌、尖孢镰刀菌、串珠镰刀菌[30-31] *Kosakonia sacchari*, *Talaromyces helicus*, *Fusarium oxysporum*, *F. moniliforme*[30-31]
地黄 *Rehmannia glutinosa* (Gaetn.) Libosch. ex Fisch. et Mey.	尖孢镰刀菌、茄病镰刀菌[34,52] *F. oxysporum*, *F. solani*[34,52]
三七 *Panax notoginseng* (Burkill) F. H. Chen ex C. H.	尖孢镰刀菌、滕仓赤霉复合种、三线镰刀菌、串珠状赤霉、木贼镰刀菌[53] *F. oxysporum*, *Gibberella intermedia*, *F. tricinctum*, *G. moniliformis*, *F. equiseti*[53]
人参 *Panax ginseng* C. A. Mey.	畸雌腐霉、毁灭柱孢菌、立枯丝核菌、黑斑菌、疫病菌、菌病菌锈腐菌[39,54] *Pythium irregular*, *Cylindrocarpon destructans*, *Rhizoctonia solani*, *Alternaria panax*, *Phytophthora cactorum*, *Sclerotinia schinseng*, *C. destructans*[39,54]
西洋参 *Panax quiquefolium* L.	立枯丝核菌、茄病镰刀菌、尖孢镰刀菌、毁灭柱孢菌[42-43] *R. solani*, *F. solani*, *F. oxysporum*, *C. destructans*[42-43]
丹参 *Salvia miltiorrhiza* Bge.	茄病镰刀菌、尖孢镰刀菌、布雷正青霉、露湿漆斑菌、三线镰刀菌、焦曲霉[55] *F. solani*, *F. oxysporum*, *Penicillium brefeldianum*, *Myrothecium roridum*, *F. tricinctum*, *Aspergillus* spp. *calidoustus*[55]
半夏 *Pinellia ternata* (Thunb.) Breit	镰刀菌属、胡萝卜果胶杆菌、胡萝卜软腐果胶杆菌、产酸克雷伯氏杆菌、立枯丝核菌[56-57] *Fusarium* spp., *Pectobacterium carotovora*, *P. carotovorum*, *Klebsiella oxytoca*, *R. solani*[56-57]
白术 *Atractylodes macrocephala* Koidz.	茄病镰刀菌、立枯丝核菌、齐整小核菌、尖孢镰刀菌、细交链孢、半裸镰刀菌、长柄链格孢菌[58] *F. solani*, *R. solani*, *Sclerotium rolfsii*, *F. oxysporum*, *Alternaria alternate*, *F. incarnatum*, *A. longipes*[58]

和发育[59]。近年来，大量研究表明不同植物体其根际微生物群落结构具有其代表性和独特性，而这很大程度上归结于根系分泌物对根际微生物群落组成和结构的选择性塑造作用[60-61]。众所周知，根系分泌物包含多种次级代谢产物，对植物和微生物会产生不同的影响，其被认为是植物与微生物之间交流的信号物质，在微生物和植物之间的根际对话中起重要作用[62-63]。越来越多的研究表明，由根系分泌物介导的微生物区系的紊乱在连作障碍中起关键作用[34]。

在 30 多年前，Hartung 等[18-19]报道了芦笋的化感物质促使其更易遭受镰刀菌病的侵害。近年来，许多研究者在不同植物中分离和鉴定了各类化感物质，本课题组对太子参根系分泌酚酸、有机酸进行动态分析，结果表明太子参组培苗产生的酚酸类物质随组培时间的延长会呈现累积效应；然而，田间自然状态下，根际土壤中的酚酸类物质含量并未随连作年限的增加而增加，甚至有些酚酸在连作土壤中的含量还低于正茬土壤，而部分小分子量有机酸会随着太子参连作年限的增加呈现积累趋势[30-31]。同时，研究还发现不同浓度的混合酚酸均未对太子参组培苗的生长表现出明显的抑制作用，这也证明太子参连作障碍的产生并不是由土壤中化感类物质的积累而直接造成，更有可能是根系分泌物通过介导土壤微生物群落结构与功能多样性的变化而间接影响到宿主植物的生长发育[30]。已有研究发现，黄瓜连作到第 7 年其生物量下降到最低水平，而后生物量随连作年限的增加而增加，对黄瓜根际土壤酚酸(包括阿魏酸、对羟基苯甲酸、香豆酸等)含量的测定也显示相同的变化规律，即黄瓜连作 7 年时其长势最差，但其土壤酚酸含量也最低[64]，这也证明了黄瓜连作障碍的形成也并非由土壤酚酸类物质的积累而引起。

随着研究的不断深入，有关植物连作障碍形成机制研究逐渐转入地下部土壤以及植物-微生物的互作关系。近年来，根系分泌物的间接化感效应得到越来越多的关注。本课题组前期研究表明模拟太子参根际土壤中比例和含量的酚酸、有机酸能够显著促进太子参根际致病菌尖孢镰刀菌、串珠镰刀菌(*Fusarium moniliforme*)、踝节霉菌和肠杆菌的生长[30-31]。本课题组在研究地黄连作障碍时也发现，模拟根际土壤分泌的化感物质对根际不同微生物具有不同的选择性效应，即出现可选择性抑制有益微生物的生长而促进土存病原微生物增殖的有趣现象[34]。与此同时，类似的结果也在三七、西洋参和半夏等忌连作的药用植物中出现。本课题组前期将有机酸和酚酸添加到种植太子参的根际土壤中，结果表明其含量会立刻急剧下降；人工添加有机酸能减少根际土壤中的酚酸浓度，反之亦然[49]。与此同时，研究发现有机酸既能使土壤中真菌和细菌的数量增加，又能

使真菌/细菌的比例上升；酚酸能显著增加真菌和细菌的数量，但会使真菌与细菌的比例下降；有机酸和酚酸处理能够显著降低真菌和细菌的多样性(香农多样性指数)；这表明有机酸倾向于在太子参根际土壤中富集一些特异的真菌，而酚酸倾向于富集特异的细菌[49]。进一步研究表明，外源添加根系分泌物能够显著增加太子参根际土壤中致病菌镰刀菌属、尖孢镰刀菌、踝节霉菌和肠杆菌的相对丰度，但会减少有益木霉属(*Trichoderma* spp.)、青霉属、假单胞菌目、链霉菌目、假单胞菌属和伯克霍尔德菌属的相对丰度[49]。因此，在药用植物长期单一化栽培体系中，根系分泌物对有益菌和病原菌具有选择性抑制或促进的不同生态效应，这也促使根系分泌物能以降低有益微生物菌群为代价来聚集特异的致病菌，并使根际微生物群落结构恶化，从而造成土传病害严重发生，最终导致减产降质。

植物-微生物间的根际生物学过程被称为化感作用，参与并介导了连作障碍中的减产过程。事实上，这些植物间的化感抑制作用对根际生物群落结构的变化有着广泛的影响，可能影响微生物的协同进化和农业生态系统中的连作问题(包括杂草防治)[65]。丰富多样的微生物群落对植物的健康生长至关重要，而土壤中微生物活性受到植物根系分泌物的极大影响，进而增加或减少微生物生物量及其在根际周围活性。对大多数药用植物而言，连续单一化种植为植物病原菌创造了一个新的环境，在这个过程中植物的根系分泌物起着重要的作用。本课题组研究发现酚酸和有机酸都能显著促进致病菌尖孢镰刀菌、踝节霉菌产生 3A-DON 和 15A-DON 毒素，有趣的是，研究还发现 3A-DON 毒素能进一步促进其他病原菌如肠杆菌的生长，并抑制有益菌短小芽孢杆菌的生长；与此同时，致病菌肠杆菌在和其他微生物(尖孢镰刀菌、踝节霉菌)共培时，会明显促进其自身的生长[30,49]，进一步表明根际土壤中致病菌间有一定的相互协作，进而促进该群体的生长、增殖。

本课题组前期分析太子参致病肠杆菌对酚酸类物质的代谢利用情况时，发现肠杆菌在利用香兰素的同时会合成 3,4-二羟基苯甲酸，而且低浓度的 3,4-二羟基苯甲酸对有益短小芽孢杆菌的生长具有明显的抑制作用；而在此过程中，香兰素能促使肠杆菌增强其糖酵解/糖苷生成、促进磷酸戊糖和磷酸转移酶系统(PTS)途径，以获得高代谢水平且维持了碳氮平衡，与脂肪酸生物合成、鞭毛装配和细菌趋化性相关的基因也呈上调表达趋势[66]。然而，肠杆菌的代谢物(3,4-二羟基苯甲酸)对有益短小芽孢杆菌的三羧酸循环、新生霉素生物合成、苯丙氨酸以及酪氨酸和色氨酸生物合成具有抑制作用，促进了脂肪酸代谢以及抑制了短小芽孢杆菌生物被膜形成[66]。Wang 等[67]报道了台湾杜鹃(*Rhododendron formosanum*)根际微生物能利用和催化土壤中儿茶素，转化成强活性化感物质 3,4-二羟基苯甲酸。然而，已有研究报道微生物能将香草酸转化成香兰素，而研究也发现太子参根系分泌物中含有大量香草酸，在根际土壤中可能存在香草酸到香兰素间转化，这也表明根系分泌物的功能会随着植物种类和根际微生物的变化而变化。植物分泌到土壤中的分泌物势必会受到微生物的加工和利用，转化成新的代谢产物，这些代谢物间也存在一定的协同效应，在土壤中的不断转化势必会招募一些特异微生物，造成根际微生物群落结构的紊乱，而病原菌间的相互协作会促使其本身大量增殖，进而会改变土壤酶活性等根际生物学特性，进一步导致连作障碍发展和加剧。

2.4.2　根际微生物区系的失衡加大了土壤的酸化

土壤酸化是指土壤内部产生和外部输入氢离子，引起土壤 pH 降低和盐基饱和度减小的过程，土壤自然酸化过程十分缓慢，平均在 229 万年土壤 pH 下降 1 个单位。然而，人为活动加速了土壤酸化。研究表明 1980—2000 年，我国农田土壤 pH 平均下降 0.5 个单位[68]。酸化会促使土壤固相铝以交换性铝形态吸附于土壤胶体上或溶解在土壤溶液中，导致土壤毒性铝活性增加；金属元素(特别是重金属)在酸化土壤中会被溶解、释放或转化为植物可吸收利用的有效态，增加了这些元素的生物有效性；土壤酸化时，氮和磷等大量盐基离子被淋失，有效硅、有效硼、碱解氮随 pH 的下降呈直线下降，土壤固钾能力下降，钾素淋溶流失加剧，加之酸性土壤对硼的吸附力减弱，在高温多雨条件下，表现出较强的硼淋溶损失[69-70]。酸化给农业生产带来诸多不利影响，导致作物减产 10%以上，甚至颗粒无收，土壤保肥能力下降 60%以上，这严重威胁我国粮食安全和生态安全。大量研究表明，忌连作的药用植物在连作过程中会造成土壤不断酸化，这其中包括太子参、地黄、人参、丹参、白术、附子等。众所周知，土壤 pH 对微生物群落结构有很大的影响[71-72]。Rousk 等[72]比较了不同 pH 梯度对土壤微生物群落结构的影响，表明细菌适宜在较高的 pH 环境中生长，而真菌生长条件则相反。已有研究表明，酸化土壤中细

菌多样性下降、真菌增多，促使土传病原菌大量增殖，进而加剧病虫害发生；土壤 pH 每降低 1 个单位，发病率约增加 14~18 个百分点[73-74]。

本课题组前期研究发现，与正茬太子参根际土壤相比，重茬太子参根际土壤 pH 从 5.7 下降到 5.3。然而，能有效抑制病原真菌生长的太子参根际促生菌[短小芽孢杆菌、克霍尔德菌(*B. ambifaria*)和绿针假单胞菌(*P. chlororaphis*)]在 pH 低于或接近 5.3 时生长受阻，而致病菌(尖孢镰刀菌、踝节霉菌和肠杆菌)却能维持较好的生长状态[49]。运用非损伤微测技术分析真菌菌丝细胞膜 H^+流向，结果显示尖孢镰刀菌和踝节霉菌菌丝能恒定地向胞外排出 H^+。已有研究表明，真菌在高浓度培养基底物中能导致培养基的酸化[75]。本课题组前期采用模拟接近土壤环境的寡营养条件下，发现一定浓度有机酸和酚酸处理都能促进尖孢镰刀菌和踝节霉菌释放出 H^+，并证实其能显著降低培养环境中的 pH[49]。此外，在尖孢镰刀菌胁迫下太子参根系也持续稳定地向外释放出 H^+。H^+是化学和环境信号转导的重要标志，它对于真菌和植物细胞生长非常重要[76-77]。菌丝中 H^+流量的变化与真菌的新陈代谢和生理特性紧密相关[76]。Ramos 等[76]研究表明菌丝在缺少 H^+-ATP 酶抑制剂时生长最快，而添加抑制剂会使其生长速率降低将近 96%。本课题组研究发现有机酸和酚酸持续稳定的诱导会使尖孢镰刀菌和踝节霉菌中质膜 H^+-ATP 酶活性增强，哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)中质膜 H^+-ATP 酶活性减弱。然而，土壤中根系分泌物的浓度保持在一定范围内，而这种根系分泌物的稳定刺激对有益菌哈茨木霉新陈代谢和生长有负面影响，反而促进致病菌踝节霉菌代谢过程[49]。

总的来说，在连作体系中病原菌更能适应连作环境，并倾向于把环境改变为适宜其增殖的状态，这种复杂的植物与微生物互作能够增加环境酸度，并创造出改变太子参根际微生物群落结构的新环境，这也表明根系分泌物介导下的根际响应会对连作太子参抵御土传病害有重要影响。然而，根际土壤 pH 会影响植物根系分泌物的种类和数量，也会改变根际微生物群落结构，在根际微生物-植物互作过程中，pH 具体扮演何种角色还有待更深入的研究。

2.4.3 增施氮肥促使土传致病菌增多和有益菌减少

20 世纪 50 年代以来，以单一化种植、规模化生产、化学化促生、机械化操作、产业化经营为主要特征的“石油农业”，作为一项优胜劣汰的农业增产措施深受人们的青睐，但也给农业生产带来巨大的隐患和挑战[78]。随着农业生产的商品化和专业化的不断发展，以及农业内部的分工细化日益加强，导致农药、化肥和机械燃料等大量投入、农业产业链不断延伸，最终陷入环境污染加剧的封闭循环之中。研究表明土壤中农药残留会改变参与氮、碳、磷和硫循环的根际微生物丰度，抑制部分生防菌的生长，影响植物根系的营养吸收，促进了土传致病菌的生长，造成土壤微生态失衡并加重了植物病害[79]。与此同时，我国 2016 年化肥总使用量为 5 984.1 万 t，较 21 世纪初增长了 44.3%，占世界化肥总销量的 1/3，相当于美国、印度的总和，但我国耕地面积却只有全世界耕地面积的 10%。目前我国平均 1 000 hm^2 耕地化肥施用量大于 300 t，单位面积耕地施用量为 434 $kg·hm^{-2}$，是国际公认的化肥施用安全上限的两倍[78]。尤其是在集约化农业系统中，增施氮肥是获得高产的主要管理策略[68]。然而，1961—2009 年间，农业生态系统中的氮肥投入增加了 9 倍，但氮肥利用率从 68%下降到 47%[80]。在药用植物栽培过程中，大部分农户试图通过增施肥料、加大农药用量等措施来减缓连作障碍、维持产量，可是效果不佳，不但提高了生产成本，还导致环境污染、中药材农残超标和农田生态系统功能退化等一系列问题，使中药资源的栽培生产陷入了恶性循环。

已有研究表明土壤肥力直接影响植物-土壤微生物相互作用[81-82]，在农业生态系统中氮过量往往导致土传致病菌的增加[83-84]。长期施用化学肥料会显著改变土壤理化性质，造成根际有益菌木霉属含量减少、致病疫霉菌(*Phytophthora* spp.)和腐霉菌(*Pythium* spp.)含量增加，土壤微量元素含量减少，植株中重金属(Cd、Pb 和 As)含量不断累积[85-86]。相比于正常施氮[250 $kg(N)·hm^{-2}$]，高投入氮肥[450 $kg(N)·hm^{-2}$]会导致三七根际土壤 pH 和 C/N 值下降、土壤微生物多样性减少、有益菌芽孢杆菌和假单胞菌丰度降低、土传病菌尖孢镰刀菌含量显著增加、土壤由“细菌型”向“真菌型”转变[87]。研究表明当土壤养分有效性受限时，宿主特异性病原体易于增加[83-84]。因此，在土壤高氮胁迫下，病原菌致病性相关基因丰度会显著增加，这意味着土壤病原体分泌出更多的致病相关基因或酶，用以从环境中获取生长所需营养[87]。在药用植物连作体系中，因过量施肥会影响土壤理化性质，改变根际土壤微生物群落结构和功能，造成土传致病菌不断累积、根际有益菌逐年减少，进而加剧了连作障碍病害的发生。

2.4.4 连作加剧药用植物病毒病的发生和发展

植物病毒病堪称植物的“癌症”，其严重影响植物的生长发育。药用植物在连作过程中，病毒病的

危害也伴随着发生并严重蔓延[88-89]。药用植物受病毒侵染后，许多叶片出现花叶，并常伴随有皱缩、坏死现象，也有许多药用植物发病后植株矮缩、不长；特别是无性繁殖的药用植物，一旦感染病毒病，病毒寄存在种苗中，进而贯穿植物生长的整个时期，如太子参、地黄、白术、半夏、人参、三七等在主产区发病率可达 50%左右，有时高达 100%，严重影响了这些药用植物的产量和品质，给许多药用植物造成严重甚至是毁灭性的伤害[88-90]。

植物病毒在田间扩散主要依靠介体和非介体传播，介体传播主要包括昆虫(蚜虫、叶禅和飞虱等)、线虫、菌物[油壶菌属(*Olpidium*)、多黏菌属(*Polymyxa*)、粉痂菌属(*Spongospora*)等]、螨类等，而非介体传播主要有机械传播(汁液传播)、种子及花粉传播、营养繁殖材料传播[91]。然而，本课题组前期研究还发现，太子参病毒可以病毒粒体在病株块根中越冬，带毒的种苗和土壤是翌年发病的初侵染源，其病毒病爆发在每年的 5 月左右，其发病症状较为明显，正茬太子参发病较轻，而邻近的连作地块发病较为严重。虽然可以采用物理方法(热处理)和茎尖组织培养法获得太子参脱毒苗，但是脱毒种苗虽在生产上应用增产显著，但由于脱毒组培苗连续种植，特别是生长在重茬土壤中又很容易受到病毒的再次侵染，因而降低推广效益。诸多学者研究发现土壤中含有大量病毒，其数量远大于原核微生物与真核微生物的群体数量，据估计地球上原核生物的数量在 10^{30}[92]，而病毒丰度约为 10^{31}[93]。土壤中的不少病原微生物，特别是病原真菌是土存病毒的中间寄主，所以土壤也是病毒最主要的分布场所[94]。当前对于土存病毒迁移、侵染等传播路径及其机制还不清楚，特别对其中间寄主和转移媒介的研究方法与机制仍是一大空白和研究挑战。作者认为研究药用植物连作过程中植物病毒病–病原菌–土壤病毒间的互作关系是深入理解和有效控制连作植物病毒病发生和发展的关键。

3　连作障碍的消减策略

在药用植物连作体系中，根系分泌物介导的根际微生物区系紊乱，造成土传病原菌的大量增殖、有益菌含量锐减，打破了土壤缓冲体系的平衡，进一步导致了根际微生物群落失衡、营养封存、土壤酸化。随着现代生物技术的不断进步，作物根际生物学正逐渐成为全世界的研究热点问题，越来越多的研究正逐步向世人揭开神秘的根际生物学的面纱。在此基础上，根际调控作为一种新的农业调控模式应运而生，其运用现代生物技术和信息技术，对植物–土壤–微生物之间相互作用的根际过程进行调控，从而挖掘和利用生物的遗传潜力，减少外部资源消耗，有目的地调控作物的生长环境[95]。因此，从根际调控的角度探寻减缓药用植物连作障碍的策略尤为重要。

3.1　土壤灭菌法

作物连作导致土壤中致病菌大量增殖，土传病害发生率逐年上升。土传病害是由生活于土壤中的植物病原性真菌、细菌、病毒和线虫侵染植物根、茎部而发生的病害。作物是土传病原微生物的寄主，作物的生长促进土传病原微生物的繁殖。在传统的种植模式下，因作物产量相对较低，土壤中病原微生物的生长和繁殖缓慢；当作物收获后，土壤经过休闲期或非寄主作物生长期，病原微生物生长受抑制，其数量逐渐下降到最初的水平[96]。然而，在连续种植同一种作物时，因根际土壤中病原微生物没有自然衰减过程，在更短的种植时间内，土传病原微生物的数量即可达到使作物致病的临界水平，进而造成土传病害的大面积爆发(图 2)。在作物种植之前，通过对土壤进行灭菌，在一定程度上可将土传病原微生物数量降低到安全水平。目前，土壤灭菌方法主要包括物理法、化学法和强还原法。

物理方法主要包括高温闷棚、太阳能土壤消毒、蒸汽消毒法、深翻土壤、热水消毒技术和火焰消毒技术等。高温闷棚主要是将大棚中的土壤深耕，灌水后将大棚密封，利用外界高温促使棚内温度升高，从而达到闷棚处理。Sugimura 等[97]在研究连作草莓(*Fragaria* × *ananassa*)时发现，持续 7 d 的高温日晒，可有效减少 10%以上的草莓枯萎病病原菌数量，进而降低发病率。太阳能土壤消毒是指在高温季节通过较长时间覆盖塑料薄膜来提高土壤温度，藉以杀死土壤中包括病原菌在内的许多有害生物。深翻即将表土层翻入土壤深层，而将深土层翻于表土层，这是一种经济、有效的措施。蒸汽消毒法包含地表覆膜蒸汽消毒法和负压蒸汽消毒法，后者是将蒸汽与空气混合，使之冷却到需要温度，进而对土壤消毒，较为理想的温度是 70 ℃, 30 min。太阳辐射灭菌和高温闷棚的成本较低，但处理的持续时间长；蒸汽灭菌和火焰消毒技术较彻底，但同时也需要一定的设备支持。

化学修复剂作为一种传统的连作土壤修复剂，其具备低成本、成效高等特点，主要是在作物种植之前，采用修复剂对土壤进行处理，杀灭包括病原

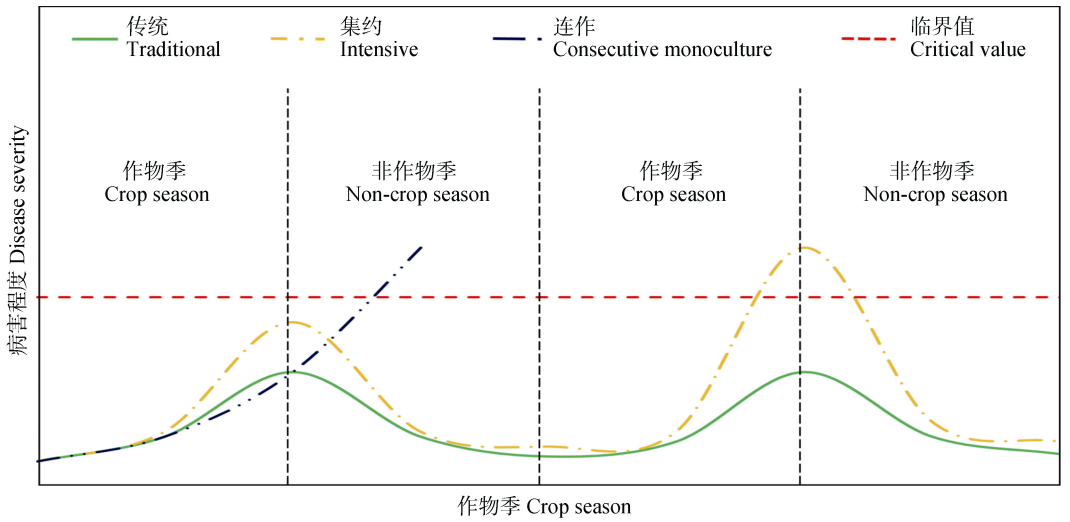

图 2 病害程度与作物栽培模式关系图[96]

Fig. 2 Relationship between disease severity and cultivation pattern[96]

真菌、细菌和线虫在内的土传病原微生物。目前土壤消毒剂主要有氯化苦、棉隆、1,3-二氯丙烯、黄腐酸钾、甲基碘、异硫氰酸甲酯、异硫氰酸烯丙酯、环氧丙烷、威百亩、二氧化硫、叠氮化钠、硫酰氟、石灰氮等，而施用方式又包含土壤熏蒸、胶囊施药、混土施药、分布带施药、滴灌施药、注射施药等技术。近年来，因土壤熏蒸可促使熏蒸剂在土壤中移动，易于分布均匀，能更有效地防治土传病害，而逐渐受到人们的重视。氯化苦作为一种普遍使用的熏蒸剂，其易挥发、残余物在水面不能久留、不会移动到地表水等特点，能有效地杀死土壤病虫害，美国环境保护局(USEPA)近期的评估一致认可接受继续注册使用氯化苦，但使用时需要个人防护设备。已有研究表明，采用氯化苦熏蒸土壤能显著缓解生姜(*Zingiber officinale*)青枯病的发生、保持作物高产，但显著影响土壤细菌群落多样性，改变优势菌群，对参与氮循环的微生物具有剧烈和短暂的干扰作用[98-99]。与此同时，研究还发现从天然腐植酸中提取的短碳链分子黄腐酸钾，具有高负载量及生理活性，能疏松土壤、改良土壤团粒结构，提高土壤的保肥能力，起到增根壮苗、抗病、改良作物品质的作用。

21 世纪初，日本科学家在研究水稻(*Oryza sativa*)可持续种植时，提出了强还原土壤灭菌方法，称为生物土壤灭菌(biological soil disinfestation, BSD)[100]。强还原土壤灭菌法是替代农药熏蒸灭菌而发展起来的方法，其核心是通过大量施用易分解的有机物料，灌溉、覆膜阻止空气扩散进入土壤，在短时间内创造强烈的土壤还原状况，达到杀灭土传病原菌的目的[101]。该方法不仅具有杀灭土传病原菌(病原真菌、细菌和线虫)的作用，还能有效抑制杂草生长、改善土壤理化性质，提高土壤肥力[100]。田间试验结果表明，强还原土壤灭菌方法是一种广谱的土传病原菌灭菌方法，对镰刀菌、腐霉菌、齐整小核菌(*Sclerotium rolfsii*)、丝核菌、轮枝菌(*Verticillium* spp.)、互隔交链孢霉(*Alternaria alternata*)、束状刺盘孢(*Colletotrichum dematium*)、青枯病茄科劳尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)和植物寄生根结线虫等均有很高的致死效果[101]，对真菌和细菌类病原菌的致死率可达 90%以上，有的甚至达 99%以上[102]。同时，该方法还能提高土壤有机质含量，改善土壤结构，修复酸化和次生盐渍化土壤。RSD 作为一种广谱性、环境友好性的土壤改良方法，其在应用和推广上受到诸如成本、可操作性和处理效果等因素限制，仍需要进行大量的研究和改良。

3.2 功能微生物调控

随着根际生物学研究的不断深入，根际促生微生物菌剂和菌肥在现代农业生产上也有了一定的应用。微生物菌肥是指以致病因子为靶标筛选高效促生防病抗逆有益微生物菌株，将获得的菌株制备成菌剂，添加到有机物料中进行发酵，并将其用于改善土壤环境的一种有机肥料。这种微生态制剂或肥料来源于自然，又回归于自然，在改良植物生长的同时又能达到绿色发展、减肥减药的效果。目前，功能微生物菌剂主要包含芽孢杆菌属、假单胞菌属、木霉菌和青霉菌等。已有研究表明外源添加解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*)能有效增加土壤中细菌丰度、减少真菌丰度，尤其是降低了土壤中致病

镰刀菌和青枯菌(*Ralstonia*)的含量[103]；生物菌肥(包含芽孢杆菌和木霉菌)在一定程度上能改变土壤环境，促使具有抗真菌活性的土著微生物丰度增加，改变土壤微生物群落结构，进而有效抑制土传致病菌的生长[104]。随着功能微生物在农业生产中的不断运用，施用微生物也由原来的单一菌种逐渐发展到含多种功能的微生物组。

近年来，有关专家学者对微生物菌肥进行改良，提出了“全元”复合微生物肥料的概念。顾名思义，“全元”复合微生物肥料是指以畜禽粪或作物秸秆等肥料型有机质为载体，加入根际促生菌菌剂(主体部分)，配以一定比例的无机养分，进而形成新的复合生物肥料[105]。这种复合生物肥料能将有机肥的稳效、长效作用，生物肥的增效、促效作用和无机肥的速效作用相互结合。田间试验表明，“全元”复合微生物肥料能明显增加番茄产量，与等养分有机无机复合肥、化肥处理和不施肥处理相比，在总养分 100 $g\cdot kg^{-1}$ 施肥水平下，番茄增产幅度分别达 8.23%、10.26%和 37.73%；在总养分 140 $g\cdot kg^{-1}$ 施肥水平下，番茄增产幅度分别达 7.36%、13.92%和 44.77%[105]。同时，研究者利用微生物发酵床作为发酵槽，将猪粪氮素连续流加中温好氧发酵，进而生产高含菌量整合微生物组菌剂，用于植物病害生防菌剂，对番茄青枯病的防治效果可达 79.41%[106]。本课题组将筛选到的多种有益促生菌假单胞菌和芽孢杆菌按一定比例配制成的功能微生物菌肥(发福 2 号)，在田间施用后能有效地改善重茬太子参长势、提高太子参产量，在重茬地上最高增产达 81.47%；同时，菌肥改良也显著改变了重茬太子参根际微生物群落结构，促使有益菌增多、致病菌减少[107-108]。近年来，国内外学者在细菌型病害防控领域做了大量尝试，发现采用噬菌体抑制细菌病害的方法行之有效，研究表明噬菌体能显著降低青枯病的发生，且防控青枯病的效果和土壤细菌群落多样性随着噬菌体组合丰度的增加而增加，这也表明噬菌体在土壤中可以“专性猎杀”病原菌、重新调整土壤微生物群落结构、增加土壤中有益菌丰度，可以作为一种生态安全的土传病害定向防控策略[109]。在真菌病害方面，研究者发现低毒力真菌病毒在侵染致病真菌后，会显著影响寄主真菌的生物学特性，造成寄主真菌不正常的色素积累、降低寄主真菌的生长速率和致病力等，研究证实核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)中分离的低毒病毒 SsHADV-1 可在寄主营养体不亲和型菌株间进行复制和扩散，并促使寄主真菌致病力衰退，进而能有效控制油菜(*Brassica napus*)茎腐病的发生[110]。因此，功能微生物调控作为一种有效改良土壤的方式，深受研究者的青睐，但菌种种类和稳定性、微生物有效定植、发酵工艺、底物选择、发酵成本和安全性等问题仍制约着生物菌肥的发展。微生物菌剂和菌肥在田间施用时包含滴灌、沟施、拌种、基施、穴施、喷施、灌根等，不同施用方式需结合何种农艺措施才能促使微生物有效定植、达到最佳促生效果等还需进一步的田间试验研究。

3.3　作物多样性栽培调控

近年来，国内外学者研究表明，农业生态系统内部功能的调节水平很大程度上依赖于系统内现存的动植物和微生物等微观栽培多样性水平，通过利用农业生物多样性来改善土壤、控制病虫害爆发方面取得了较好的进展。随着现代生物技术的快速发展，宏基因组学、宏转录组学和蛋白组学技术的问世，极大地推进了人们对未知生物世界的认知，尤其是对基因多样性和生物多样性的深层次剖析，人们不难认识到，采取同一作物不同品种或不同作物间的混作或间作的种植方式，不仅可以造成寄主和有害生物的多样化，使任何一种有害生物都达不到大规模流行的条件，从而达到有效持续控制病虫害的目的[51]，同时还可以通过多样性作物栽培所产生的多样性根系分泌物来恢复和修复由单一化种植导致的微生物群落结构破坏和生物互作恶化的根际生态系统。利用遗传多样性控制作物病害就是应用生物多样性与生态平衡的原理，进行农作物品种的优化布局和种植，增加农田的遗传多样性，保持农田生态系统的稳定性；创造出有利于作物生长，而不利于病害发生的田间微生态环境；有效地减轻植物病害的危害，大幅度减少化学农药的施用和环境污染，提高农产品的品质和质量，最终实现农业的可持续发展。

间作、混作、套作和轮作作为中国传统农艺的精华，有着悠久的历史，其可以有效地提高农业生态系统多样性、改善植株群体结构和植物对养分的吸收以及土壤微生物区系[111]。Zhu 等[112]利用不同水稻品种的混作栽培模式有效控制稻瘟病的爆发，减少农药和化肥的施量，提高水稻产量，改善了农业生态环境，为现代农业生态环境下如何实现可持续生产展示了光明前景。已有研究表明农业生物多样性的增加，能提供重要的生态系统服务，如授粉、病虫害防治和气候变化等，从而减少化学元素的投

入需求，农业生物多样性对现代农业生产中集约化种植和相关生态系统服务的可持续利用有着重要贡献[113]。研究将中药材苍术(*Atractylodes lancea*)与花生间作时，苍术根系分泌物能有效抑制尖孢镰刀菌生长，促使土壤中镰刀菌含量显著减少，进而有效减少连作花生土传病害、增加花生产量[114]。板栗(*Castanea mollissima*)//掌叶半夏(*Pinellia pedatisecta*)间作会形成适当的遮荫，能够有效提高掌叶半夏的产量，促进其总生物碱和多糖含量的积累[115]；而桔梗(*Platycodon grandiflorus*)//大葱(*Allium fistulosum*)间作能有效增加桔梗根系分泌物总含量，分泌物中的抑菌物质含量增加，根际土壤中放线菌门(Actinobacteria)、假单胞菌、硝化螺旋菌(Nitrospirae)、拟杆菌(*Bacteroides*)等有益菌丰度增加，有效减缓了桔梗的连作障碍问题，提高其产量和品质[116]。作者所在课题组前期采用不同品种太子参间作种植用以减缓太子参连作障碍问题，结果表明太子参品种间作能促进根系代谢物的变化，增加真菌和细菌群落的多样性，进一步提高了潜在有益亚硝化单胞菌目(Nitrosomonadales)、硝化螺旋菌纲(Nitrospirales)和假单胞菌目菌的相对丰度，降低了病原菌曲霉属(Aspergillus)和踝节菌属的数量，从而减少连作病害发生，显著增加太子参产量(未发表)。已有研究还发现大蒜(*Allium sativum*)、油菜、洋葱(*Allium cepa*)、蚕豆(*Vicia faba*)、燕麦(*Avena sativa*)分别与连作 2 年的当归套作，当归/大蒜套作对当归的增产最为显著，能提高当归产量和优等归出成率，并能有效减少当归麻口病[117]。不同作物多样性种植时，作物种类不同，所携带的病原菌种类也不同，就使得某种微生物可能是一种植物的致病菌，也可能是其他植物的非致病菌。同理，某种植物可能是一种微生物的寄主，同时成为另一种微生物的非寄主；非寄主植物不能为寄主生物提供任何营养，即不能被某些病原菌侵染。与此同时，多样性种植有助于增加根系分泌物的种类和含量，促使根际微生物群落多样性提升，稀释了致病微生物的相对含量，改善了植物根际微环境，进而减少植物病害发生。可见，通过合理间、混、套作或茬口的筛选，建立良性的耕作制度，是修复土壤微生物结构失衡和系统机能失调，有效控制连作障碍的新策略。

3.4 生物质炭改良

基于长期集约化农业带来的巨大弊端及公众需求和立法程度的不断提高，使得可持续农业实践的发展越来越受到重视。在这种背景下，生物质炭的潜在优势逐渐突出，受重视程度不断增加。生物质炭是由生物残体在缺氧的情况下，经高温热解或不完全燃烧产生的一类稳定的、难溶的、富含碳素、高度芳香化的、具有疏松多孔的固态物。作为一种良好的土壤改良剂，施用生物质炭能增加土壤水分和养分保持；减少土壤中 N_2O、CO_2 和 CH_4 的排放；释放可溶性碳和微营养素；提高酸性土壤的 pH[118]。近年来，生物质炭在改善土壤肥力、降低温室气体排放、钝化土壤中重金属、吸附水体和土壤中有机污染物、提高作物产量等方面发挥着重要作用[119]。采用农作物秸秆或林木废弃物制备的生物质炭具有良好结构且富含养分，可用于制造炭基肥用于替代农业化肥[120]；施用生物质炭还能够快速提高土壤有机碳含量，降低 N_2O 排放量[121]和污染土壤重金属生物有效性[122]，氮肥利用率提高 15%~30%[123]，达到固碳减排的效果；作为一种有效的重金属钝化剂，生物质炭对 Cd 的钝化效果高达 88%[120]，能将水稻籽粒中 Cd 降低 25%以上[124]；施用生物质炭能改善土壤结构，提高团聚体稳定性和土壤水容量[125]，促进微生物生长[126]，并最终有效提高土壤生产力。生物质炭在土壤生态系统中调节着土壤中有机质–养分–结构关系、环境中污染物的吸持–捕获–固定关系、土壤中微生物–根系–植物生长关系，从而控制土壤中生物化学反应和植物生长环境与营养条件，进而保障农业生产的优质、安全和低碳发展[120]。作为一种良好的土壤改良剂，施用生物质炭能改变植物根际微生物群落结构，招募有益菌，并干扰病原菌的生长，从而刺激植物生长和诱导植物抗病性，可抑制土传病害的发生，对连作和间作系统中作物产量有着积极的促进作用[127-129]。

大量研究报道，根系分泌物显著促进了连作条件下病原菌的生长，而对根系分泌小分子量化合物的吸附可有效阻止病原菌的增殖[130]。已有研究表明，根系分泌物被生物质炭吸附后，会有效减少其对枯萎病病菌的促进作用[131]。本课题组前期研究了生物质炭缓解连作障碍的潜在价值，发现生物质炭对太子参的直接促进作用并不明显，但会增加植物对 NO_3^- 和 NH_4^+ 的吸收，有助于提高养分利用效率。同时，施用生物质炭能显著改变不同连作年限土壤中微生物群落结构，尤其是减少耐酸性致病菌尖孢镰刀菌、踝节霉菌和肠杆菌的含量。进一步分析还发现，施用生物质炭会影响偏碱性有益菌(克霍尔德菌、绿针假单胞菌和短小芽孢杆菌)的生长，显著抑

制致病菌的生长。与此同时，施用生物质炭能影响尖孢镰刀菌和踝节霉菌的代谢过程，吸收和降低危害植物的毒性物质含量[132]。Egamberdieva 等[133]研究也表明添加生物质炭后大豆(*Glycine max*)潜在根际促生菌多样性显著提高。施用生物质炭能有效改变根际细菌和真菌的含量，降低病原菌的数量，影响致病真菌的生理代谢，改善植物生长的环境条件，进而能有效促进植物生长，可作为土壤改良剂用于减缓连作障碍问题。与此同时，生物质炭也会抑制部分有益菌生长[132,134]，其在田间试验中稳定性、持效性及其影响因素都认识不足[119]，未来研究应聚焦生物质炭–土壤–植物–微生物相互作用，并发掘这种积极和消影响背后的可能机制，尤其是在根际土壤和田间试验中进行长期定位观察。

4　展望与建议

自 21 世纪以来，我国药用植物需求在数量上不断增加，规模化和集约化种植面积与日俱增，带来的连作障碍问题日益突出，而公众对药材质量要求也在显著提高，新的形势对药用植物种植提出了新的要求，迫切需要开展绿色防控技术模式的集成和推广应用，形成符合药用植物生产实际需求的技术规程和标准。连作障碍是植物–土壤间的复杂生物学过程，此过程中植物病害的发生实质上可以理解为植物的根际微生态失去了平衡，在治理过程中应以生态学原理为基础，把有害生物作为一个生态因子，采用多种根际调控相结合的策略，但要强调各策略间的有机协调，最大限度地利用自然调控因素，全盘考虑经济、社会和生态效益，做到“预防为主、综合治理”。

规模化和集约化农业生产方式所带来的连作障碍问题已经势不可挡，在连作障碍体系中，土传病害主要包括真菌、细菌、地下害虫、病毒和线虫等，而近年仅有少数研究聚焦连作土壤中病毒和线虫。已有研究表明，土壤线虫数量占据陆地上所有动物的 4/5，在土壤食物网中占据重要位置；线虫可捕食真菌、细菌等，在控制土壤微生物数量方面发挥着重要作用，能调控真菌和细菌分布[135]。土壤是细菌、真菌、古菌、原生动物等的主要栖息地，而这些微生物均受到各种各样病毒的侵染，所以土壤也是病毒最主要的分布场所[136]；作者所在课题组前期也发现太子参根际土壤中包含大量病毒，而连作也会导致太子参病毒病爆发越发严重。因此，阐明土壤线虫和土壤病毒在连作体系中的生态地位对解析连作障碍发生机制有着至关重要作用。目前研究表明植物连作障碍中的共性问题主要包括 3 类，即土壤酸化、土传病害菌增多和根际促生菌减少、植株病毒病严重，这三者在根际环境中势必存在一定的互作关联。因此，连作障碍的形成机制研究还需要从根际微环境出发，在以下几方面进行突破：1)连作介导土壤酸化的生态学机制；2)病原菌响应根系分泌物的协同进化机制；3)根系分泌物差异调控根际有益菌群落的分子机制；4)根际土壤中占大多数的中性微生物在连作灾变过程中扮演何种角色；5)植株病毒病的发生与根际致病菌间的分子关联。

值得一提的是，药用植物只有在成为“栽培药用植物”情况下，才存在连作障碍，而野生药用植物在自然环境中具有较强的抗性，能与自然长期和谐共处，但其生物量要低于栽培品种。作者所在课题组前期分析了野生地黄和栽培地黄的根际微环境变化，结果发现野生地黄和正茬地黄根际富含芽孢杆菌、假单胞菌等有益生防菌，且二者根际土壤中假单胞菌数量显著高于重茬地黄土壤[15]。作者也连续多年对野生太子参生境进行调查，结果发现野生太子参能连续多年在同一地块生长，进一步分析发现：与栽培太子参根际相比，野生太子参根际微生物种类和丰富度更高、根系分泌化感物质含量较少、致病菌含量较少(未发表)。这也表明在自然生境中，野生药用植物占据生态位较广；因其根际生物量较低，其根系分泌的化感物质较少，不会引起土壤中特异偏好的微生物大量增殖，根际微生物群落结构不会造成偏移；再者野生药用植物多处于林下或人迹罕至地方，在这种生境中植物和微生物多样性较为丰富，这在增加土壤营养有效性的同时，也大大降低了致病菌含量。因此，从植物根际出发，分析不同生境下植物–土壤–微生物间互作关系有助于解析植物连作障碍的形成机制，可为针对不同病害研发和定向调控策略奠定理论基础。

近年来，作者所在研究团队研究发现连作土壤中大量的病原菌和有益菌都有群体感应(quorum sensing，QS)特性，它们能通过合成、释放自诱导物质(autoinducer)，感应控制自身细胞种群的发生发展。人们试图通过深入研究其趋化(chemotaxis)识别自诱导物质的结构与功能，探索定向淬灭(quorum quenching, QQ)技术和生态控制策略，从而实现有效控制土存病害的发生与发展的目的。最近，也有学者提出应用噬菌体和低毒病毒来“专性猎杀”或“精准靶标”病原菌，以降低土存病原菌的生存竞争能力，

同时寄望通过这些特异菌以重新调整根际土壤菌群结构，恢复微生物群落多样性，增加群落中拮抗有益菌的丰度，从而实现安全生态防控的目的。这些研究结果展示着诱人的发展前景。未来根际生态学研究，应聚焦根际土壤食物网，全盘研究复杂土壤生物功能群之间调控关系和直接捕食关系，以及这种关系在凋落物分解、养分和有机质循环、土壤生物群落结构稳定性方面的作用。与此同时，已有的根际调控策略还需经过大田试验的验证，并配合具体的农艺措施，将多种调控方式有机结合，发挥最大功效。然而，对药用植物而言，减缓连作障碍所带来的药用植物高产与药效、品质是否等价也是值得关注的问题。总之，根际调控在减缓连作障碍中的应用已经展现出大好的前景，对农业的发展产生巨大影响，势必引领新一轮的绿色革命[137]。

参考文献 References

[1] 李芮. 三部委联合印发《全国道地药材生产基地建设规划(2018–2025 年)》[J]. 中医药管理杂志, 2018, 26(24): 220
LI R. The Construction and Planning of the Production Base of Chinese Medicinal Materials in the Whole Country (2018–2025) issued by the three ministries and commissions[J]. Journal of Traditional Chinese Medicine Management, 2018, 26(24): 220

[2] 商务部市场秩序司. 2017 年度中药材流通市场分析报告[N]. 中国中医药报, 2018-06-28(05)
Ministry of Commerce of Market Supervision of China. Analysis Report on the Circulation Market of Traditional Chinese Medicine in 2017[N]. Newspaper of Traditional Chinese Medicine in China, 2018-06-28(05)

[3] 郭兰萍, 黄璐琦, 蒋有绪, 等. 药用植物栽培种植中的土壤环境恶化及防治策略[J]. 中国中药杂志, 2006, 31(9): 714–717
GUO L P, HUANG L Q, JIANG Y X, et al. Soil deterioration during cultivation of medicinal plants and ways to prevent it[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2006, 31(9): 714–717

[4] 孙跃春, 林淑芳, 黄璐琦, 等. 药用植物自毒作用及调控措施[J]. 中国中药杂志, 2011, 36(4): 387–390
SUN Y C, LIN S F, HUANG L Q, et al. Review: Autotoxicity in medicinal plants and means to overcome[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2011, 36(4): 387–390

[5] 杨婉珍, 康传志, 纪瑞锋, 等. 中药材残留农药情况分析及其标准研制的思考[J]. 中国中药杂志, 2017, 42(12): 2284–2290
YANG W Z, KANG C Z, JI R F, et al. Situation analysis and standard formulation of pesticide residues in traditional Chinese medicines[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2017, 42(12): 2284–2290

[6] 黄璐琦, 李军德, 李哲, 等. 我国现代大中药产业链发展趋势及对策[J]. 中国科技投资, 2010, (5): 67–69
HUANG L Q, LI J D, LI Z, et al. Development trend and countermeasures of modern Chinese medicine industry chain in China[J]. China Venture Capital, 2010, (5): 67–69

[7] 李军德, 黄璐琦, 李哲, 等. 我国现代大中药产业链发展现状与问题[J]. 中国科技投资, 2010, (3): 26–29
LI J D, HUANG L Q, LI Z, et al. Development status and problem of modern Chinese medicine industry chain in China[J]. China Venture Capital, 2010, (3): 26–29

[8] HUANG L F, SONG L X, XIA X J, et al. Plant-soil feedbacks and soil sickness: From mechanisms to application in agriculture[J]. Journal of Chemical Ecology, 2013, 39(2): 232–242

[9] LIN W Z, FANG C X, CHEN T, et al. Rice allelopathy and its properties of molecular ecology[J]. Frontiers in Biology, 2010, 5(3): 255–262

[10] 林文雄, 熊君, 周军建, 等. 化感植物根际生物学特性研究现状与展望[J]. 中国生态农业学报, 2007, 15(4): 1–8
LIN W X, XIONG J, ZHOU J J, et al. Research status and its perspective on the properties of rhizosphere biology mediated by allelopathic plants[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2007, 15(4): 1–8

[11] 孙秀山, 封海胜, 万书波, 等. 连作花生田主要微生物类群与土壤酶活性变化及其交互作用[J]. 作物学报, 2001, 27(5): 617–621
SUN X S, FENG H S, WAN S B, et al. Changes of main microbial strains and enzymes activities in peanut continuous cropping soil and their interactions[J]. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(5): 617–621

[12] 张重义, 林文雄. 药用植物的化感自毒作用与连作障碍[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(1): 189–196
ZHANG Z Y, LIN W X. Continuous cropping obstacle and allelopathic autotoxicity of medicinal plants[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2009, 17(1): 189–196

[13] 张一鸣. 人参根际土壤提取物对人参病原菌和拮抗菌的影响研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2014
ZHANG Y M. Effect of Ginseng rhizosphere soil extracts on pathogenic fungi and their antagonistic microorganisms[D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2014

[14] 喻敏, 余均沃, 曹培根, 等. 百合连作土壤养分及物理性状分析[J]. 土壤通报, 2004, 35(3): 377–379
YU M, YU J W, CAO P G, et al. Agrochemical characteristics of soil for continuous cropping lily[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2004, 35(3): 377–379

[15] 吴林坤, 黄伟民, 王娟英, 等. 不同连作年限野生地黄根际土壤微生物群落多样性分析[J]. 作物学报, 2015, 41(2): 308–317
WU L K, HUANG W M, WANG J Y, et al. Diversity analysis of rhizosphere microflora of wild *R. glutinosa* grown in monocropping for different years[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(2): 308–317

[16] WU L K, CHEN J, WU H M, et al. Effects of consecutive monoculture of *Pseudostellaria heterophylla* on soil fungal community as determined by pyrosequencing[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 26601

[17] 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
WU L K, LIN X M, LIN W X. Advances and perspective in research on plant-soil-microbe interactions mediated by root exudates[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(3): 298–310

[18] HARTUNG A C, STEPHENS C T. Effects of allelopathic substances produced by asparagus on incidence and severity of asparagus decline due to *Fusarium* crown rot[J]. Journal of Chemical Ecology, 1983, 9(8): 1163–1174

[19] HARTUNG A C, NAIR M G, PUTNAM A R. Isolation and characterization of phytotoxic compounds from asparagus (*Asparagus officinalis* L.) roots[J]. Journal of Chemical Ecology, 1990, 16(5): 1707–1718

[20] ZHOU X G, WU F Z. *p-Coumaric* acid influenced cucumber rhizosphere soil microbial communities and the growth of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* Owen[J]. PLoS One, 2012, 7(10): e48288

[21] ZHANG N, WANG D D, LIU Y P, et al. Effects of different plant root exudates and their organic acid components on chemotaxis, biofilm formation and colonization by beneficial rhizosphere-associated bacterial strains[J]. Plant and Soil, 2014, 374(1/2): 689–700

[22] SOLTYS D, KRASUSKA U, BOGATEK R, et al. Allelochemicals as bioherbicides — present and perspectives[M] // PRICE A J, KELTON J A. Herbicides-Current Research and Case Studies in Use. Rijeka, Croatia: IntechOpen, 2013

[23] LIU J G, LI X G, JIA Z J, et al. Effect of benzoic acid on soil microbial communities associated with soilborne peanut diseases[J]. Applied Soil Ecology, 2017, 110: 34–42

[24] LATIF S, CHIAPUSIO G, WESTON L A. Allelopathy and the role of allelochemicals in plant defence[J]. Advances in Botanical Research, 2017, 82: 19–54

[25] BALDWIN I T. Plant volatiles[J]. Current Biology, 2010, 20(9): R392–R397

[26] LI X G, DING C F, HUA K, et al. Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 78: 149–159

[27] KAUR H, KAUR R, KAUR S, et al. Taking ecological function seriously: Soil microbial communities can obviate allelopathic effects of released metabolites[J]. PLoS One, 2009, 4(3): e4700

[28] ZHOU X G, YU G B, WU F Z. Responses of soil microbial communities in the rhizosphere of cucumber (*Cucumis sativus* L.) to exogenously applied *p*-hydroxybenzoic acid[J]. Journal of Chemical Ecology, 2012, 38(8): 975–983

[29] WARDLE D A, BARDGETT R D, KLIRONOMOS J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. Science, 2004, 304(5677): 1629–1633

[30] WU H M, WU L K, WANG J Y, et al. Mixed phenolic acids mediated proliferation of pathogens *Talaromyces helicus* and *Kosakonia sacchari* in continuously monocultured *Radix pseudostellariae* rhizosphere soil[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 335

[31] WU H M, WU L K, ZHU Q, et al. The role of organic acids on microbial deterioration in the *Radix pseudostellariae* rhizosphere under continuous monoculture regimes[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 3497

[32] ZHANG B, WESTON P A, GU L, et al. Identification of phytotoxic metabolites released from *Rehmannia glutinosa* suggest their importance in the formation of its replant problem[J]. Plant and Soil, 2019, 441(1/2): 439–454

[33] 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 and Soil, 2016, 407(1/2): 307–322

[34] WU L K, WANG J Y, HUANG W M, et al. Plant-microbe rhizosphere interactions mediated by *Rehmannia glutinosa* root exudates under consecutive monoculture[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 15871

[35] 游佩进. 连作三七土壤中自毒物质的研究[D]. 北京: 北京中医药大学, 2009
YOU P J. Study on autotoxic allelochemicals in continuous cropping soil of *Panax notoginseng*[D]. Beijing: Beijing University of Chinese Medicine, 2009

[36] YANG M, ZHANG X D, XU Y G, et al. Autotoxic ginsenosides in the rhizosphere contribute to the replant failure of *Panax notoginseng*[J]. PLoS One, 2015, 10(2): e0118555

[37] 吴立洁. 三七根际土壤中酚酸类物质化感作用及其干预措施研究[D]. 北京: 北京中医药大学, 2014
WU L J. A study on the effects of phenolic acids in the rhizosphere of *Panax notoginseng* and its intervention[D]. Beijing: Beijing University of Chinese Medicine, 2014

[38] 赵静, 张晓东, 王连春, 等. 三七重茬根际土壤中化感物质的测定及其对三七根腐菌的生长作用[J]. 中国微生态学杂志, 2018, 30(2): 146–149
ZHAO J, ZHANG X D, WANG L C, et al. Detection and allelopathic effect of allelochemicals in the rhizosphere soil of continuously cropped *Panax notoginseng* (BurK.) F. H. Chen[J]. Chinese Journal of Microecology, 2018, 30(2): 146–149

[39] 李自博. 人参根系自毒物质在连作障碍中的化感作用及其缓解途径研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018
LI Z B. Allelopathy of autotoxic compounds and mitigation method for ginseng continuous cropping obstacle[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2018

[40] 王梓, 李勇, 丁万隆. 人参化感自毒作用与连作障碍机制研究进展[J]. 中国现代中药, 2017, 19(7): 1040–1044
WANG Z, LI Y, DING W L. Advances in allelopathic autotoxicity and continuous cropping obstacle of *Panax ginseng*[J]. Modern Chinese Medicine, 2017, 19(7): 1040–1044

[41] 任晶. 人参根际有机酸的化感活性及环境行为研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2016
REN J. The research of allelopathic activity and environmental behavior of organic acid of ginseng rhizosphere[D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2016

[42] 蒋景龙, 余妙, 李丽, 等. 西洋参根腐病与人参皂苷积累关系[J]. 中成药, 2019, 41(9): 2164–2169
JIANG J L, YU M, LI L, et al. Relationship between root rot

and accumulation of ginsenosides in *Panax quinquefolius*[J]. Chinese Traditional Patent Medicine, 2019, 41(9): 2164–2169

[43] 杨家学, 高微微. 酚酸类化感物质对两种西洋参病原真菌的作用[J]. 中国农学通报, 2009, 25(9): 207–211
YANG J X, GAO W W. Effects of phenolic allelochemicals on the pathogen of *Panax quiquefolium* L.[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25(9): 207–211

[44] 何志贵. 半夏连作障碍发生机制与轮作修复研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019
HE Z G. Mechanism of continuous cropping obstacles and crop rotation restoration in *Pinellia ternate*[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2019

[45] LIU J J, YAN Z Q, LI X Z, et al. Characterization of allelochemicals from the rhizosphere soil of *Pinellia ternate* (Thnub.) and their inhibition activity on protective enzymes[J]. Applied Soil Ecology, 2018, 125: 301–316

[46] ZHENG F, CHEN L, GAO J M, et al. Identification of autotoxic compounds from *Atractylodes macrocephala* Koidz and preliminary investigations of their influences on immune system[J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 230: 33–39

[47] WU L K, CHEN J, XIAO Z G, et al. Barcoded pyrosequencing reveals a shift in the bacterial community in the rhizosphere and rhizoplane of *Rehmannia glutinosa* under consecutive monoculture[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(3): 850

[48] WU L K, CHEN J, KHAN M U, et al. Rhizosphere fungal community dynamics associated with *Rehmannia glutinosa* replant disease in a consecutive monoculture regime[J]. Phytopathology, 2018, 108(12): 1493–1500

[49] WU H M, QIN X J, WANG J Y, et al. Rhizosphere responses to environmental conditions in *Radix pseudostellariae* under continuous monoculture regimes[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2019, 270/271: 19–31

[50] CHEN J, WU L K, XIAO Z G, et al. Assessment of the diversity of *Pseudomonas* spp. and *Fusarium* spp. in *Radix pseudostellariae* rhizosphere under monoculture by combining DGGE and quantitative PCR[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 1748

[51] 朱有勇. 农业生物多样性与作物病虫害控制[M]. 北京: 科学出版社, 2013
ZHU Y Y. Agrobiodiversity and Crop Pest Management[M]. Beijing: Science Press, 2013

[52] 王妍. 抗地黄根腐病微生态制剂的研发及抗病机制研究[D]. 新乡: 河南师范大学, 2018
WANG Y. Study on development of microorganism inoculant against root rot diseases on *Rehmanmia glutinosa* and antimicrobial mechanism of the probiotics[D]. Xinxiang: Henan Normal University, 2018

[53] 赵芝, 罗丽芬, 郑建芬, 等. 三七种子带菌检测及致病菌鉴定研究[J]. 云南农业大学学报: 自然科学版, 2017, 32(6): 1012–1021
ZHAO Z, LUO L F, ZHENG J F, et al. Testing of seed borne fungi of *Panax notoginseng* and identification of seed pathogens[J]. Journal of Yunnan Agricultural University: Natural Science, 2017, 32(6): 1012–1021

[54] 李勇, 刘时轮, 黄小芳, 等. 人参(*Panax ginseng*)根系分泌物成分对人参致病菌的化感效应[J]. 生态学报, 2009, 29(1): 161–168
LI Y, LIU S L, HUANG X F, et al. Allelopathy of ginseng root exudates on pathogens of ginseng[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 161–168

[55] 段佳丽. 丹参根部病害发生微生态机制与放线菌促生作用研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013
DUAN J L. Studies on microecological mechanism of *Salvia miltiorrhiza* Bge. root diseases and growth-promoting effect of antimicrobial Actinomycetes[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2013

[56] 黄旭. 半夏软腐病菌的分离鉴定及致病性研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2012
HUANG X. Isolation, identification and pathogenicity of bacterial diseases in *Pinellia ternate*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2012

[57] HU X F, FANG Q L, LI S X, et al. Isolation and characterization of endophytic and rhizosphere bacterial antagonists of soft rot pathogen from *Pinellia ternata*[J]. FEMS Microbiology Letters, 2009, 295(1): 10–16

[58] 檀国印. 白术真菌病害的分离鉴定及其根际促生菌的筛选[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013
TAN G Y. Isolation and identification of fungal pathogens in *Atractylodes macrocephala* and selection of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR)[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2013

[59] HARTMANN A, ROTHBALLER M, SCHMID M. Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research[J]. Plant and Soil, 2008, 312(1/2): 7–14

[60] PATERSON E, GEBBING T, ABEL C, et al. Rhizodeposition shapes rhizosphere microbial community structure in organic soil[J]. New Phytologist, 2007, 173(3): 600–610

[61] BERENDSEN R L, PIETERSE C M J, BAKKER P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. Trends in Plant Science, 2012, 17(8): 478–486

[62] VERGANI L, MAPELLI F, ZANARDINI E, et al. Phyto-rhizoremediation of polychlorinated biphenyl contaminated soils: An outlook on plant-microbe beneficial interactions[J]. Science of the Total Environment, 2017, 575: 1395–1406

[63] RUGOVA A, PUSCHENREITER M, KOELLENSPERGER G, et al. Elucidating rhizosphere processes by mass spectrometry — A review[J]. Analytica Chimica Acta, 2017, 956: 1–13

[64] ZHOU X, YU G, WU F. Soil phenolics in a continuously mono-cropped cucumber (*Cucumis sativus* L.) system and their effects on cucumber seedling growth and soil microbial communities[J]. European Journal of Soil Science, 2012, 63(3): 332–340

[65] INDERJIT, WARDLE D A, KARBAN R, et al. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26(12): 655–662

[66] WU H M, XU J J, WANG J Y, et al. Insights into the mechanism of proliferation on the special microbes mediated by

phenolic acids in the *Radix pseudostellariae* rhizosphere under continuous monoculture regimes[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 659

[67] WANG C M, LI T C, JHAN Y L, et al. The impact of microbial biotransformation of catechin in enhancing the allelopathic effects of *Rhododendron formosanum*[J]. PLoS One, 2013, 8(12): e85162

[68] GUO J H, LIU X J, ZHANG Y, et al. Significant acidification in major Chinese croplands[J]. Science, 2010, 327(5968): 1008–1010

[69] 张玲玉, 赵学强, 沈仁芳. 土壤酸化及其生态效应[J]. 生态学杂志, 2019, 38(6): 1900–1908
ZHANG L Y, ZHAO X Q, SHEN R F. Soil acidification and its ecological effects[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(6): 1900–1908

[70] 尹永强, 何明雄, 邓明军. 土壤酸化对土壤养分及烟叶品质的影响及改良措施[J]. 中国烟草科学, 2008, 29(1): 51–54
YIN Y Q, HE M X, DENG M J. Effects of soil acidification on soil nutrients and quality of flue-cured tobacco and its countermeasures[J]. Chinese Tobacco Science, 2008, 29(1): 51–54

[71] ROUSK J, BROOKES P C, BÅÅTH E. The microbial PLFA composition as affected by pH in an arable soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(3): 516–620

[72] ROUSK J, BROOKES P C, BÅÅTH E. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(6): 1589–1596

[73] KURTZWEIL N C, GRAU C R, MACGUIDWIN A E, et al. Soil pH in relation to brown stem rot and soybean cyst nematode[C]//Proceedings of the 2002 Wisconsin Fertilizer, Aglime and Pest Management Conference. Madison: University of Wisconsin Press, 2002: 177–185

[74] KIM J M, ROH A S, CHOI S C, et al. Soil pH and electrical conductivity are key edaphic factors shaping bacterial communities of greenhouse soils in Korea[J]. Journal of Microbiology, 2016, 54(12): 838–845

[75] DOMSCH K H, GAMS W, ANDERSON T H. Compendium of Soil Fungi[M]. Volume 1. London: Academic Press, 1980

[76] RAMOS A C, FAÇANHA A R, FEIJÓ J A. Proton (H^+) flux signature for the presymbiotic development of the arbuscular mycorrhizal fungi[J]. New Phytologist, 2008, 178(1): 177–188

[77] LI J, BAO S Q, ZHANG Y H, et al. *Paxillus involutus* strains MAJ and NAU mediate K^+/Na^+ homeostasis in ectomycorrhizal *Populus* × *canescens* under sodium chloride stress[J]. Plant Physiology, 2012, 159(4): 1771–1786

[78] 林文雄, 陈婷. 中国农业的生态化转型与发展生态农业新视野[J]. 中国生态农业学报, 2019, 27(2): 169–176
LIN W X, CHEN T. Transition of agricultural systems to ecologicalizaton and new vision of modern eco-agriculture development in China[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2019, 27(2): 169–176

[79] 陆涛, 李燕, 傅正伟, 等. 农药对根际微生物群落的影响及潜在风险[J]. 农药学学报, 2019, 21(5/6): 865–870
LU T, LI Y, FU Z W, et al. Effects of pesticides on the rhizosphere microbial community and potential risks[J]. Chinese Journal of Pesticide Science, 2019, 21(5/6): 865–870

[80] LASSALETTA L, BILLEN G, GRIZZETTI B, et al. 50 year trends in nitrogen use efficiency of world cropping systems: The relationship between yield and nitrogen input to cropland[J]. Environmental Research Letters, 2014, 9(10): 105011

[81] DE DEYN G, RAAIJMAKERS C E, VAN DER PUTTEN W H. Plant community development is affected by nutrients and soil biota[J]. Journal of Ecology, 2004, 92(5): 824–834

[82] KARDOL P, DE DEYN G B, LALIBERTÉ E, et al. Biotic plant–soil feedbacks across temporal scales[J]. Journal of Ecology, 2013, 101(2): 309–315

[83] SOLOMON P S, TAN K C, OLIVER R P. The nutrient supply of pathogenic fungi; a fertile field for study[J]. Molecular Plant Pathology, 2003, 4(3): 203–210

[84] WALTERS D R, BINGHAM I J. Influence of nutrition on disease development caused by fungal pathogens: Implications for plant disease control[J]. Annals of Applied Biology, 2007, 151(3): 307–324

[85] BULLUCK III L R, BROSIUS M, EVANYLO G K, et al. Organic and synthetic fertility amendments influence soil microbial, physical and chemical properties on organic and conventional farms[J]. Applied Soil Ecology, 2002, 19(2): 147–160

[86] LIN W W, LIN M H, ZHOU H Y, et al. The effects of chemical and organic fertilizer usage on rhizosphere soil in tea orchards[J]. PLoS One, 2019, 14(5): e0217018

[87] WEI W, YANG M, LIU Y X, et al. Fertilizer N application rate impacts plant-soil feedback in a sanqi production system[J]. Science of the Total Environment, 2018, 633: 796–807

[88] 吕娜. 辽宁药用植物病毒病调查研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016
LYU N. Studies on the medicinal plant virus diseases in Liaoning Province[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2016

[89] 马妮, 王勇, 刘云芝, 等. 三七病毒病对三七产量和质量的影响研究[J]. 现代农业科技, 2015, (14): 110–111
MA N, WANG Y, LIU Y Z, et al. Effects of Notoginseng virus disease on yield and quality[J]. Modern Agricultural Sciences and Technology, 2015, (14): 110–111

[90] 匡云波, 陈满足, 陆伊荣, 等. 太子参芜菁花叶病毒和蚕豆萎蔫病毒的双重 RT-PCR 检测[J]. 园艺学报, 2017, 44(4): 784–791
KUANG Y B, CHEN M Z, LU Y R, et al. Detection of *Turnip mosaic virus* and *Broad bean wilt virus* in *Pseudostellaria heterophylla* by duplex RT-PCR[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2017, 44(4): 784–791

[91] 谢联辉. 普通植物病理学[M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2013
XIE L H. General Plant Pathology[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2013

[92] WHITMAN W B, COLEMAN D C, WIEBE W J. Prokaryotes: The unseen majority[J]. Proceedings of the National Academy

of Sciences of the United States of America, 1998, 95(12): 6578–6583

[93] BREITBART M, ROHWER F. Here a virus, there a virus, everywhere the same virus?[J]. Trends in Microbiology, 2005, 13(6): 278–284

[94] HYMAN P, STEPHEN T A. Viruses of Microorganisms[M]. Norwich: Caister Academic Press, 2018

[95] 张福锁, 申建波, 冯固. 根际生态学——过程与调控[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2009
ZHANG F S, SHEN J B, FENG G. Rhizosphere Ecology: Processes & Management[M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2009

[96] 蔡祖聪, 黄新琦. 土壤学不应忽视对作物土传病原微生物的研究[J]. 土壤学报, 2016, 53(2): 305–310
CAI Z C, HUANG X Q. Soil-borne pathogens should not be ignored by soil science[J]. Acta Pedologica Sinica, 2016, 53(2): 305–310

[97] SUGIMURA T, NISHIZAKI M, HORIMOTO K. Control of *Fusarium* wilt of strawberry by soil solarization using mulching and tunnel-covering combining with irrigation of solar-heated water[J]. Bulletin of the Nara Prefectural Agricultural Experiment Station, 2001, 32: 1–7

[98] LI J, HUANG B, WANG Q X, et al. Effect of fumigation with chloropicrin on soil bacterial communities and genes encoding key enzymes involved in nitrogen cycling[J]. Environmental Pollution, 2017, 227: 534–542

[99] MAO L G, WANG Q X, YAN D D, et al. Evaluation of chloropicrin as a soil fumigant against *Ralstonia solanacarum* in ginger (*Zingiber officinale* Rosc.) production in China[J]. PLoS One, 2014, 9(3): e91767

[100] MOMMA N, KOBARA Y, UEMATSU S, et al. Development of biological soil disinfestations in Japan[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2013, 97(9): 3801–3809

[101] 蔡祖聪, 张金波, 黄新琦, 等. 强还原土壤灭菌防控作物土传病的应用研究[J]. 土壤学报, 2015, 52(3): 469–476
CAI Z C, ZHANG J B, HUANG X Q, et al. Application of reductive soil disinfestation to suppress soil-borne pathogens[J]. Acta Pedologica Sinica, 2015, 52(3): 469–476

[102] MESSIHA N A S, VAN DIEPENINGEN A D, WENNEKER M, et al. Biological soil disinfestation (BSD), a new control method for potato brown rot, caused by *Ralstonia solanacearum* race 3 biovar 2[J]. European Journal of Plant Pathology, 2007, 117(4): 403–415

[103] FU L, PENTON C R, RUAN Y Z, et al. Inducing the rhizosphere microbiome by biofertilizer application to suppress banana *Fusarium* wilt disease[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 104: 39–48

[104] XIONG W, GUO S, JOUSSET A, et al. Bio-fertilizer application induces soil suppressiveness against *Fusarium* wilt disease by reshaping the soil microbiome[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 114: 238–247

[105] 梁晓琳, 孙莉, 张娟, 等. 利用 *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 研制复合微生物肥料[J]. 土壤, 2015, 47(3): 558–563
LIANG X L, SUN L, ZHANG J, et al. Utilization of *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 for developing compound microbial fertilizer[J]. Soils, 2015, 47(3): 558–563

[106] 刘波, 陈倩倩, 王阶平, 等. 整合微生物组菌剂的提出、研发与应用[J]. 中国农业科学, 2019, 52(14): 2450–2467
LIU B, CHEN Q Q, WANG J P, et al. Proposition, development and application of the Integrated Microbiome Agent (IMA)[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52(14): 2450–2467

[107] WU L K, YANG B, LI M L, et al. Modification of rhizosphere bacterial community structure and functional potentials to control *Pseudostellaria heterophylla* replant disease[J]. Plant Disease, 2020, 104(1): 25–34

[108] WU L K, CHEN J, WU H M, et al. Insights into the regulation of rhizosphere bacterial communities by application of bio-organic fertilizer in *Pseudostellaria heterophylla* monoculture regime[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 1788

[109] WANG X F, WEI Z, YANG K M, et al. Phage combination therapies for bacterial wilt disease in tomato[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37(12): 1513–1520

[110] XIE J T, JIANG D H. New insights into mycoviruses and exploration for the biological control of crop fungal diseases[J]. Annual Review of Phytopathology, 2014, 52: 45–68

[111] ZHANG L, SPIERTZ J H J, ZHANG S, et al. Nitrogen economy in relay intercropping systems of wheat and cotton[J]. Plant and Soil, 2008, 303(1/2): 55–68

[112] ZHU Y Y, CHEN H R, FAN J H, et al. Genetic diversity and disease control in rice[J]. Nature, 2000, 406(6797): 718–722

[113] WAN N F, CAI Y M, SHEN Y J, et al. Increasing plant diversity with border crops reduces insecticide use and increases crop yield in urban agriculture[J]. eLife, 2018, 7: e35103

[114] LI X G, DE BOER W, ZHANG Y N, et al. Suppression of soil-borne *Fusarium* pathogens of peanut by intercropping with the medicinal herb *Atractylodes lancea*[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 116: 120–130

[115] 徐立军. 林药间作对掌叶半夏产量和质量的影响及生理生态机制研究[D]. 北京: 北京中医药大学, 2011
XU L J. Effects of forest and medicine intercropping on yield and quality of *Pinellia ternata* and its physiological and ecological mechanism[D]. Beijing: Beijing University of Chinese Medicine, 2011

[116] 孙文帅. 桔梗//大葱间作对桔梗根系及根际的调控研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2019
SUN W S. Regulation of *Platycodon grandiflorum* intercropped with *Allium fistulosum* on the root and its rhizosphere of *platycodon grandiflorum*[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2019

[117] 王田涛. 间套种植对当归连作障碍的修复机理[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2013
WANG T T. Remediation mechanisms of intercropping patterns on continuous cropping obstacle of *Angelica sinensis*[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2013

[118] WOOLF D, LEHMANN J, LEE D R. Optimal bioenergy power generation for climate change mitigation with or without carbon sequestration[J]. Nature Communications, 2016, 7: 13160

[119] 刘晓雨, 卞荣军, 陆海飞, 等. 生物质炭与土壤可持续管理: 从土壤问题到生物质产业[J]. 中国科学院院刊, 2018, 33(2):

184–190
LIU X Y, BIAN R J, LU H F, et al. Biochar for sustainable soil management: Biomass technology and industry from soil perspectives[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2018, 33(2): 184–190

[120] 潘根兴, 卞荣军, 程琨. 从废弃物处理到生物质制造业: 基于热裂解的生物质科技与工程[J]. 科技导报, 2017, 35(23): 82–93
PAN G X, BIAN R J, CHENG K. From biowaste treatment to novel bio-material manufacturing: Biomaterial science and technology based on biomass pyrolysis[J]. Science & Technology Review, 2017, 35(23): 82–93

[121] CAYUELA M L, VAN ZWIETEN L, SINGH B P, et al. Biochar's role in mitigating soil nitrous oxide emissions: A review and meta-analysis[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2014, 191: 5–16

[122] BIAN R J, JOSEPH S, CUI L Q, et al. A three-year experiment confirms continuous immobilization of cadmium and lead in contaminated paddy field with biochar amendment[J]. Journal of Hazardous Materials, 2014, 272: 121–128

[123] ZHANG D X, PAN G X, WU G, et al. Biochar helps enhance maize productivity and reduce greenhouse gas emissions under balanced fertilization in a rainfed low fertility inceptisol[J]. Chemosphere, 2016, 142: 106–113

[124] BIAN R J, CHEN D, LIU X Y, et al. Biochar soil amendment as a solution to prevent Cd-tainted rice from China: Results from a cross-site field experiment[J]. Ecological Engineering, 2013, 58: 378–383

[125] OMONDI M O, XIA X, NAHAYO A, et al. Quantification of biochar effects on soil hydrological properties using meta-analysis of literature data[J]. Geoderma, 2016, 274: 28–34

[126] ZHOU H M, ZHANG D X, WANG P, et al. Changes in microbial biomass and the metabolic quotient with biochar addition to agricultural soils: A Meta-analysis[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2017, 239: 80–89

[127] KOLTON M, GRABER E R, TSEHANSKY L, et al. Biochar-stimulated plant performance is strongly linked to microbial diversity and metabolic potential in the rhizosphere[J]. New Phytologist, 2017, 213(3): 1393–1404

[128] JEFFERY S, VERHEIJEN F G A, VAN DER VELDE M, et al. A quantitative review of the effects of biochar application to soils on crop productivity using meta-analysis[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2011, 144(1): 175–187

[129] HUANG W K, JI H L, GHEYSEN G, et al. Biochar-amended potting medium reduces the susceptibility of rice to root-knot nematode infections[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 267

[130] MASIELLO C A, CHEN Y, GAO X D, et al. Biochar and microbial signaling: Production conditions determine effects on microbial communication[J]. Environmental Science & Technology, 2013, 47(20): 11496–11503

[131] GU Y A, HOU Y G, HUANG D P, et al. Application of biochar reduces *Ralstonia solanacearum* infection via effects on pathogen chemotaxis, swarming motility, and root exudate adsorption[J]. Plant and Soil, 2017, 415(1/2): 269–281

[132] WU H, QIN X, WU H, et al. Biochar mediates microbial communities and their metabolic characteristics under continuous monoculture[J]. Chemosphere, 2020, 125835

[133] EGAMBERDIEVA D, WIRTH S, BEHRENDT U, et al. Biochar treatment resulted in a combined effect on soybean growth promotion and a shift in plant growth promoting rhizobacteria[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 209

[134] GEORGE C, WAGNER M, KUECKE M, et al. Divergent consequences of hydrochar in the plant-soil system: Arbuscular mycorrhiza, nodulation, plant growth and soil aggregation effects[J]. Applied Soil Ecology, 2012, 59: 68–72

[135] VAN DEN HOOGEN J, GEISEN S, ROUTH D, et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale[J]. Nature, 2019, 572(7768): 194–198

[136] 王光华. 掀开土壤生物"暗物质"——土壤病毒的神秘面纱[J]. 中国科学院院刊, 2017, 32(6): 575–584
WANG G H. Lift mysterious veil of soil virus: 'Dark Matter' of soil biota[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2017, 32(6): 575–584

[137] 吴红淼, 吴林坤, 王娟英, 等. 根际调控在缓解连作障碍和提高土壤质量中的作用和机理[J]. 生态科学, 2016, 35(5): 225–232
WU H M, WU L K, WANG J Y, et al. The mechanisms of the rhizosphere management on the remission in consecutive monoculture problem and the improvement of soil quality[J]. Ecological Science, 2016, 35(5): 225–232