

DOI: 10.5846/stxb202008122101

张敏, 马森. 甘草根际土壤微生物群落对长期连作的响应. 生态学报, 2022, 42(22): 9017-9025.

Zhang M, Ma M. Response of rhizosphere soil microbial community to long-term continuous cropping of *Glycyrrhiza glabra* L. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(22): 9017-9025.

甘草根际土壤微生物群落对长期连作的响应

张 敏, 马 森 *

新疆植物药资源利用教育部重点实验室, 石河子大学生命科学学院, 石河子 832003

摘要: 光果甘草连年种植所引起的甘草产量下降、植株发育不良、根腐病频发严重影响甘草产业的持续发展, 造成了重大的经济损失。然而, 其机制却并不清楚。应用下一代测序技术, 对未种植过光果甘草的土壤 (Control), 生长 1a (Gg1) 和生长 5a (Gg5) 光果甘草的根际土壤行 16S rDNA 和 18S rDNA ITS 测序, 并对比分析了甘草根际土壤和对照组之间, 以及不同种植年限甘草根际土壤之间的微生物群落结构差异, 以期探究光果甘草连作障碍的原因。结果表明, 光果甘草连作增加了根际土壤细菌群落的丰富度, 降低了真菌群落的丰富度 ($P > 0.05$)。主坐标分析显示, 光果甘草的根际土壤微生物组成与对照组之间存在显著差异, 并且光果甘草的种植年限显著地影响了根际土壤微生物的群落组成。在门水平上, 光果甘草连作显著地增加了真菌 Blastocladiomycota 和 Mortierellomycota 的相对多度 ($P < 0.05$)。在属水平上, 光果甘草连作显著地降低了有益细菌 *Arthrobacter* 和 *Pseudomonas* 及有益真菌 *Naganishia* 的相对多度, 而增加了病原真菌 *Fusarium* 和 *Thanatephorus* 的相对多度。由此推测, 光果甘草根际土壤微生物群落结构的改变, 以及有益微生物相对多度的降低和病原微生物相对多度的增加可能是导致光果甘草发生连作障碍的重要原因之一。

关键词: 连作障碍; 光果甘草; 下一代测序技术; 18S rDNA; 16S rRNA; 根际促生菌; 病原菌

Response of rhizosphere soil microbial community to long-term continuous cropping of *Glycyrrhiza glabra* L.

ZHANG Min, MA Miao *

Ministry of Education Key Laboratory of Xinjiang Phytomedicine Resource Utilization, College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi 832003, China

Abstract: The continuous cropping of *Glycyrrhiza glabra* L. caused the decline of *G. glabra* yield, poor plant development and frequent root rot, which seriously affected the development of *G. glabra* industry and caused serious economic losses. However, their mechanisms were unknown. The 16S rDNA and 18S rDNA internal transcribed spacer sequences of soil without plant cover (Control) and rhizosphere soil of 1- (Gg1) and 5-year-old *G. glabra* (Gg5) in fields were determined by next generation sequencing technology. Differences in microbial community structures among the three soil types were analyzed to explain obstacles associated with continuous *G. glabra* cropping. The results show that monoculture of *G. glabra* respectively increased and reduced bacterial and fungal community richness in rhizosphere soil over time ($P > 0.05$). Principal co-ordinates analysis illustrated that there were obvious differences between the rhizosphere soil microbial composition of *G. glabra* and the control group, and the planting years of *G. glabra* observably affected the microbial community composition in rhizosphere soil. At the phyla level, monoculture of *G. glabra* observably enhanced the relative abundance of Blastocladiomycota and Mortierellomycota. At the genus level, monoculture of *G. glabra* observably decreased the relative abundance of beneficial microbes *Arthrobacter*, *Pseudomonas* and *Naganishia*, and enhanced the relative

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31360047); 科技基础性工作专项 (2015FY111200)

收稿日期: 2020-08-12; **网络出版日期:** 2022-07-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mamiaogg@126.com

abundance of pathogenic fungi *Fusarium* and *Thanatophorus*. Therefore, variances in the microbial community structures in the rhizosphere soil of *G. glabra*, especially the respectively decreased and increased beneficial and pathogenic microbes, might explain obstacles with continuously cropped *G. glabra*.

Key Words: monoculture; *Glycyrrhiza glabra* L.; Next generation sequencing technology; 18S rDNA; 16S rDNA; rhizosphere growth promoting microbes; pathogenic microbes

集约化和大规模的连年种植是现代农业生产管理的主要栽培模式,即同一作物在同一地块上连续种植多年。而这种栽培模式通常会导致连作障碍,造成植物生长发育缓慢,生产力和活力降低。事实上,连作问题在三七(*Panax notoginseng*)^[1]、半夏(*Pinellia ternate*)^[2]和太子参(*Pseudostellaria heterophylla*)^[3]等药用植物的集约化栽培中普遍存在。光果甘草(*Glycyrrhiza glabra* L.)为豆科甘草属的多年生草本植物,其根及根状茎是一味极其重要的中药材,对肺炎、肺通道炎症和肺结核等疾病具有很好的疗效^[4]。然而农业生产实践发现,光果甘草患有严重的连作障碍,具体表现为:植株生长发育不良,根腐现象频繁发生,药材品质下降,产量降低^[5]。

土壤微生物是影响植物生长发育的重要因素,其群落结构的改变是造成植物连作障碍的主要原因之一^[6]。一方面,微生物可将土壤中的有机物质分解为植物生长所需的营养元素,相比于非根际土壤,根际土壤微生物的分解效率更高^[7]。另一方面,微生物分泌的某些次生代谢产物,如赤霉素、黄酮类物质等均会影响植物的生长发育^[8-9]。因此,越来越多的研究试图从植物根际土壤微生物群落结构和多样性的角度评估其对连作障碍的影响。然而,不同种类的植物发生连作障碍的机制不尽相同^[10-12]。近几年关于光果甘草的生产调研发现,农田生产系统中常采用轮作的模式缓解连作障碍,而有关光果甘草连作障碍发生原因及作用机制的研究尚未见报道。本研究利用高通量测序技术,对比分析了不同种植年限的光果甘草根际土壤微生物群落的变化,尝试从微生态系统变化的角度阐明光果甘草连作障碍的发生原因,以期缓解和消除连作障碍,保障光果甘草的可持续发展提供科学依据。

1 材料及方法

1.1 样品采集

采样点位于新疆塔城地区甘草种植基地,土壤类型为沙质土。在种植本轮甘草之前,该样地长期种植玉米,且样地水肥管理方式一致。

本研究采集生长了 1a(Gg1)和 5a(Gg5)的光果甘草根际土壤,以及同一地块中未生长任何植物的土壤(Control),每种处理重复取样三次。试验期间样地的田间管理措施,如水肥管理等,均保持一致。根际土采集参照张敏^[13]的方法。

1.2 土壤微生物 DNA 的提取及生物信息学分析

土壤样品中微生物 DNA 的提取,物种注释和生物信息学分析参照张敏等^[13-14]的方法进行。

1.3 统计分析

土壤样品数据的统计分析参照张敏^[13]的方法进行。

2 结果与分析

2.1 测序数据分析

通过分析土壤样品的测序数据,可分别得到细菌和真菌有效序列 645813 条和 716706 条。细菌和真菌的平均长度分别为 419 bp 和 237 bp。以 97% 的一致性进行聚类分析,共获得 4261 个细菌 OTUs (Operational taxonomic units) 和 2127 个真菌 OTUs,每一个样品 OTUs 的覆盖度均在 98% 以上,该结果说明本研究测序深度

合理,检测结果包含了土壤中绝大部分的细菌及真菌,具有良好的代表性。

2.2 Alpha 多样性分析

由图 1 和图 2 可知,Gg5 的细菌 Chao1 指数是 Control 和 Gg1 的 1.07 倍,真菌的 Chao1 指数分别是 Control 和 Gg1 的 90.47%和 87.69%,该结果表明光果甘草的连续种植增加了细菌群落的丰富度,降低了真菌群落的丰富度($P>0.05$)。

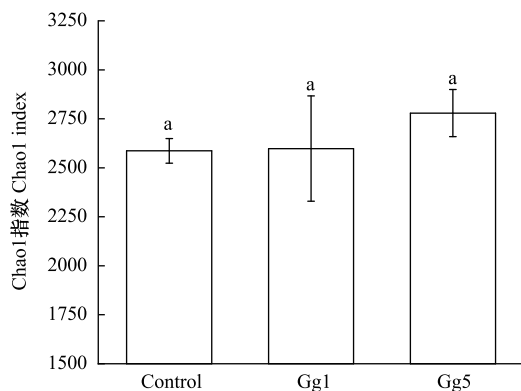


图 1 土壤细菌群落 Chao 1 指数分析

Fig.1 Chao 1 index for bacterial community in three soil samples

Control:同一地块未种植甘草的土壤;Gg1:生长 1a 光果甘草的根际土壤;Gg5:生长 5a 光果甘草的根际土壤;每个处理三个重复;同一图中标注不同小写字母的数据表示处理间存在显著差异($P<0.05$);图中数据为平均值 $\pm$ 标准差($n=3$)

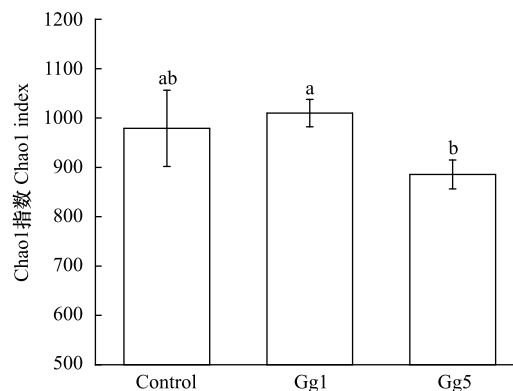


图 2 土壤真菌群落 Chao 1 指数分析

Fig.2 Chao 1 index for fungal community in three soil samples

2.3 Beta 多样性分析

PCoA(principal co-ordinates analysis,PCoA)分析结果可解释光果甘草根际土壤细菌(图 3)和真菌(图 4)群落总变化的 91.93%和 87.18%。如图所示,Control、Gg1 和 Gg5 在 PC2 轴上存在明显间隔,该结果表明,甘草的连续种植可显著改变其根际土壤微生物的群落结构。

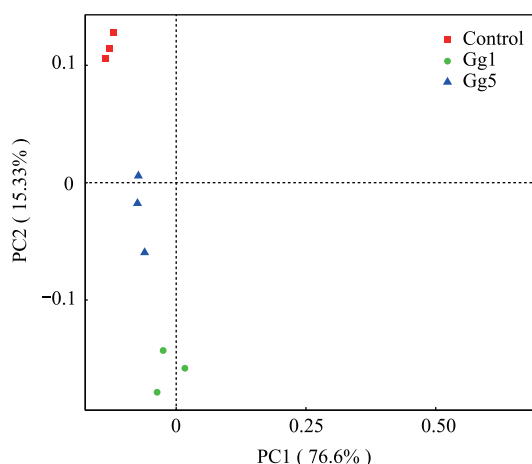


图 3 基于 weighted Unifrac 算法的细菌主成分分析

Fig.3 Principal coordinate analysis (PCoA) plot of bacteria according to weighted Unifrac arithmetic

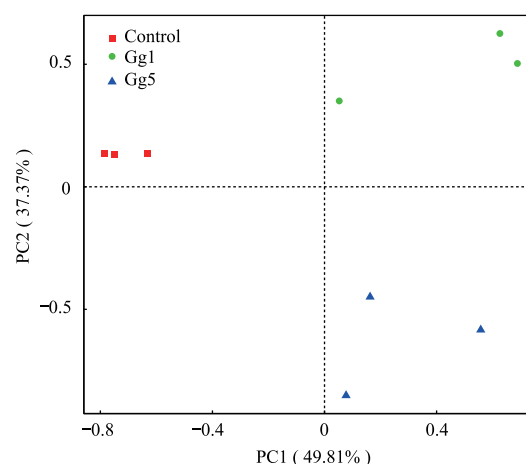


图 4 基于 weighted Unifrac 算法的真菌主成分分析

Fig.4 Principal coordinate analysis (PCoA) plot of fungi according to weighted Unifrac arithmetic

2.4 土壤微生物群落差异性分析

LEfSe 分析可判断各处理组中有显著差异的群落。如图所示,光果甘草连作系统中有 63 个细菌(图 5)和 57 个真菌群落(图 6)表现出显著差异(Biomarker)。在属水平上,Gg5 中有 3 个属的细菌存在显著差异,分别为 *Amycolatopsis*、*Buchnera* 和 *Subdoligranulum*,在所有属中,*Amycolatopsis* 的 LDA score 最高;Gg5 中有 4 个属的真菌存在显著,分别为 *Psathyrella*、*Nematoctonus*、*Coprinopsis* 和 *Rhizophagus*,其中 *Psathyrella* 的 LDA score 最高;Gg1 中有 9 个属的细菌存在显著差异,分别为 *Arthrobacter*、*Methylophilus*、*Hymenobacter*、*Romboutsia*、*Dyadobacter*、*Arcticibacter*、*Verrucomicrobium*、*Rubritepida* 和 *Modestobacter*,其中 *Arthrobacter* 的 LDA score 最高,在 Gg1 中起着重要的作用;Gg1 中差异显著的真菌属有 5 个,分别为 *Dothiora*、*Rosellinia*、*Arthrobotrys* 和 *Podospora*,其中 *Dothiora* 的 LDA score 最高;在未种植甘草的对照中差异显著的细菌属有 4 个,分别为 *Polycyclovorans*、*Silvanigrella*、*Candidatus Solibacter* 和 *Sorangium*,真菌属有 6 个,别为 *Collarina*、*Preussia*、*Chrysosporium*、*Pseudeurotium*、*Suillus* 和 *Kodamaea*,其中 *Collarina* 的 LDA score 最高。

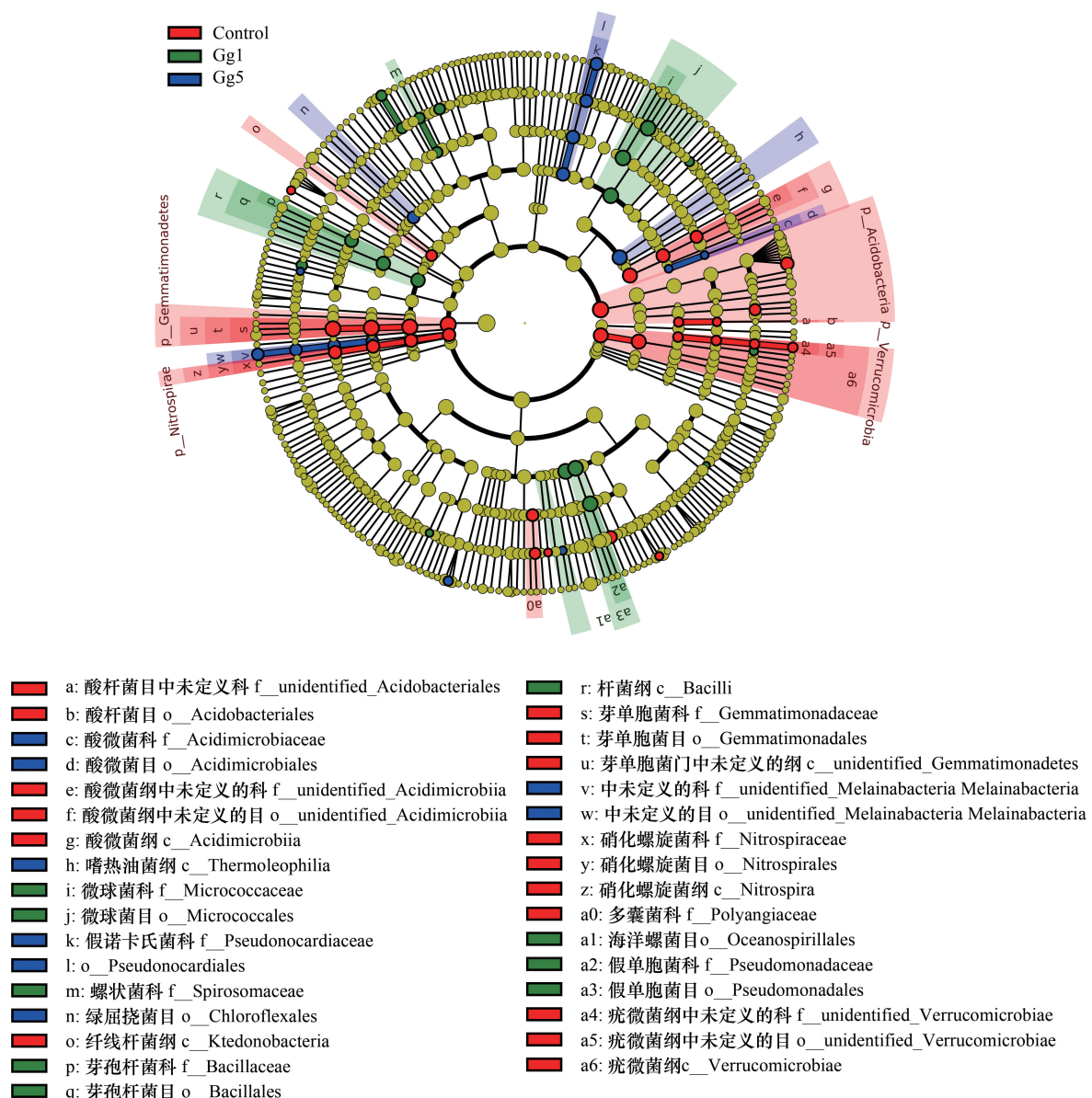


图 5 土壤样品中细菌群落 LEfSe 分析

Fig.5 LEfSe analysis of bacterial community in soil samples

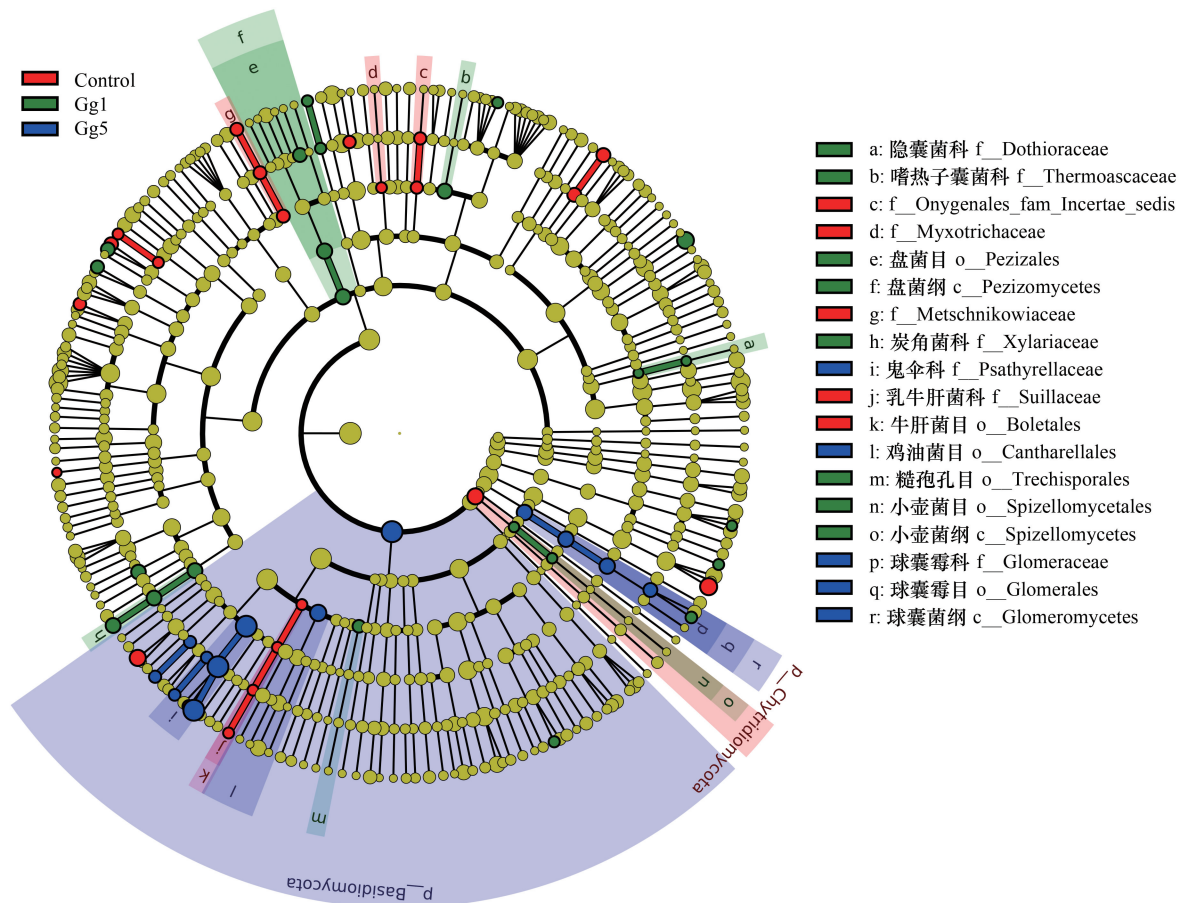


图 6 土壤样品中真菌群落 LefSe 分析

Fig.6 LefSe analysis of fungal community in soil samples

2.5 土壤微生物门水平相对多度

在门水平上, Gg1 和 Gg5 及 Control 的微生物群落组成具有一定的相似性。三者优势度相对较大的细菌门均为 Proteobacteria、Actinobacteria、Acidobacteria、Gemmatimonadetes、Bacteroidetes、Chloroflexi 和 Verrucomicrobia, 平均相对多度分别为 36.24%, 18.34%, 13.52%, 9.28%, 8.33%, 4.82% 和 2.76% (图 7)。优势度相对较大的真菌门均为 Ascomycota、Basidiomycota 和 Mortierellomycota, 平均相对多度分别为 24.67%、17.99% 和 4.49% (图 8)。

但 Control、Gg1 和 Gg5 的微生物群落组成也存在一定的差异。Control 中 Gemmatimonadetes 的相对多度显著高于 Gg5 和 Gg1 ($P < 0.05$), Acidobacteria 的相对多度显著高于 Gg5, 而 Actinobacteria 的相对多度显著低于 Gg5。Gg5 中 Blastocladiomycota 及 Mortierellomycota 的相对多度显著高于 Gg1。

2.6 土壤微生物属水平相对多度

在所有土壤样品中相对多度排名前 10 的细菌属为 *Arthrobacter*、*Sphingomonas*、*Thiopsedomonas*、*Marinobacterium*、*Pseudomonas*、*Haliangium*、*Halomonas*、*Blastococcus*、*Steroidobacter* 和 *Terrimonas*, 平均相对多度分别为 4.42%、2.52%、2.45%、2.19%、1.30%、1.15%、1.06%、0.95%、1.30 和 0.80%。相对多度排名前 10 的真菌属为 *Psathyrella*、*Fusarium*、*Mortierella*、*Pseudogymnoascus*、*Polythrincium*、*Naganishia*、*Leptosphaeria*、*Thielavia*、*Plectosphaerella* 和 *Myrothecium*, 平均相对多度分别为 13.54%、5.78%、3.90%、3.68%、3.30%、2.63%、1.31%、0.81%、0.42% 和 0.38%。

统计学分析表明, 在所有检测到的 550 个细菌属和 260 个真菌属中, 分别有 28 个细菌属和 7 个真菌属的

相对多度在各处理间发生显著变化(表 1)。其中大部分物种相对多度的变化均发生在 Control 和 Gg1 之间以及 Control 和 Gg5 之间,如 *Caenimonas*、*Blastococcus*、*Iamia*、*Reyranelia* 等。该结果表明,光果甘草的种植显著影响其根际土壤微生物群落的组成。而在光果甘草连作系统中,Gg5 中细菌属 *Brevundimonas*、*Arthrobacter*、*Pseudomonas*、*Sorangium* 以及真菌属 *Rhizopus*、*Naganishia*、*Polythrincium* 的相对多度显著低于 Gg1,细菌属 *Kribbella* 和 *Pseudolabrys* 以及真菌属 *Psathyrella*、*Fusarium* 和 *Thanatephorus* 的相对多度显著高于 Gg1。

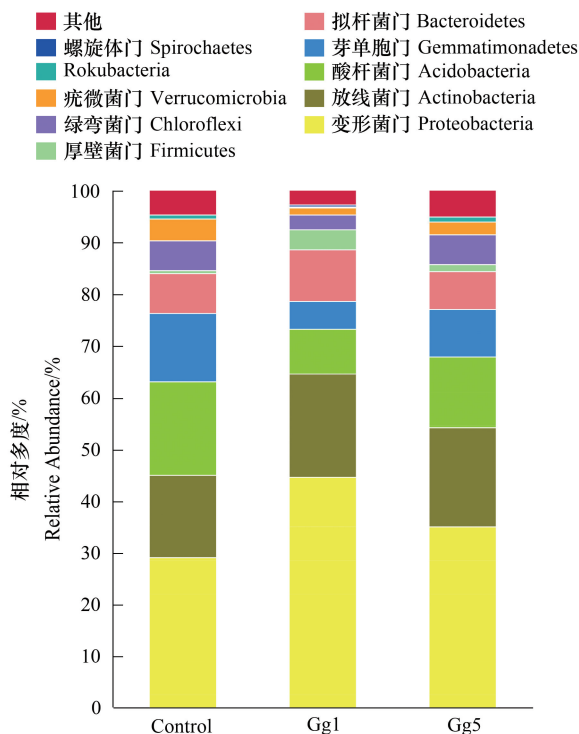


图 7 土壤样品中细菌门水平下群落结构组成

Fig. 7 Composition of soil samples bacterial community at phylum level

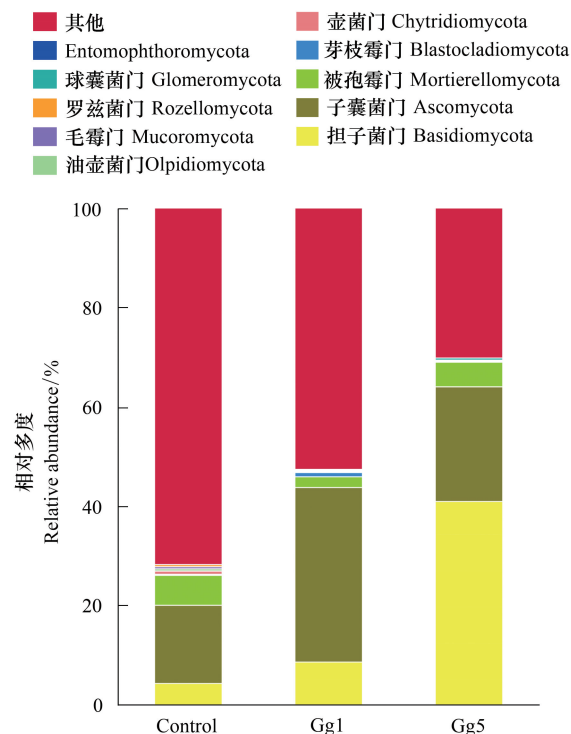


图 8 土壤样品中真菌门水平下群落结构组成

Fig. 8 Composition of soil samples fungal community at phylum level

3 讨论

根际土壤微生物群落的改变是造成作物连作障碍的重要原因之一,而植物的次生代谢产物,如来自根系分泌物、凋落物、植物残茬等,在土壤中的常年积累是诱导土壤微生物群落变化的关键因子^[15–17]。因此,以生长 5a 光果甘草的根际土壤作为试验材料,其本质与连作 5a 甘草的根际土壤是一致的。

土壤微生物的多样性被认为是评价土壤生态功能的重要指标^[18–19]。在本研究中,随着光果甘草种植年限的增加,其根际土壤细菌多样性增加,而真菌多样性降低,这与 Wang 等^[20]关于西瓜 (*Citrullus lanatus*) 连作的研究结果相似。在连作系统中,单一作物连年种植会造成农田中化感物质种类单一化,这一方面影响了植株正常的生长发育,另一方面破坏了土壤微生态平衡,造成群生物群落失调,导致土壤中部分功能丧失,影响土壤生态功能^[21]。

有关大豆 (*Glycine max*)^[22]、茶 (*Camellia sinensis* L.)^[23]、洋姜 (*Jerusalem artichoke*)^[24] 等作物连作障碍的研究表明,连作障碍的主要因为:作物连作抑制了土壤中有益微生物的生长与繁殖,促进了病原微生物的生长与繁殖。如茶连作增加了植物病原菌 *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, 和 *Microidium phyllanthi* 的相对多度,大豆连作增加了植物病原菌 *F. oxysporum* 和 *Lectera longa* 的相对多度。实际上这种现象在光果甘草的连作过程中也同样存在。PCoA 分析发现,光果甘草连作改变了土壤微生物的群落结构组成。在门水平上,光果甘草

连作显著地增加了根际土壤中 Blastocladiomycota 及 Mortierellomycota 的相对多度。这与 Chen 等^[25]的研究结果具有一定的相似性,该研究结果表明苍术 (*Atractylodes lancea*) 连作显著增加了 Mortierellomycota 的相对多度。在属水平上,光果甘草连作显著地降低了根际土壤中有益菌 *Arthrobacter*、*Pseudomonas* 和 *Naganishia* 的相对多度,增加了病原菌 *Fusarium* 和 *Thanatephorus* 的相对多度,该现象在棉花^[26] (*Gossypium sp.*)、烟草^[27] (*Nicotiana tabacum* L.)、太子参^[28] 等植物的连作中也曾被发现。

表 1 光果甘草根际土壤微生物群落相对多度在属水平上的变化

Table 1 Relative abundance of soil microbial communities in rhizosphere of *G. glabra* at genus level

分类 Taxonomy		Control	Gg1	Gg5
细菌属 Bacteria genera	<i>Polycyclovorans</i>	0.56±0.05a	0.15±0.13b	0.32±0.08b
	<i>Amycolatopsis</i> 拟无枝酸菌	0.00±0.00b	0.28±0.06a	0.70±0.23a
	<i>Candidatus Udaeobacter</i>	0.41±0.12a	0.10±0.08b	0.33±0.13ab
	<i>Candidatus Solibacter</i>	0.20±0.04a	0.07±0.05b	0.14±0.03ab
	<i>Brevundimonas</i> 短波单胞菌	0.04±0.01b	0.20±0.03a	0.03±0.01b
	<i>Sorangium</i> 堆囊菌属	0.16±0.02a	0.04±0.02b	0.11±0.02ab
	<i>Arthrobacter</i> 节杆菌	1.47±0.32 c	6.37±1.06a	3.12±0.63b
	<i>Pseudomonas</i> 假单胞菌	0.59±0.22 c	2.62±0.42a	1.35±0.13b
	<i>Caenimonas</i>	0.17±0.04b	0.40±0.26ab	0.34±0.02a
	<i>Blastococcus</i> 芽球菌属	0.50±0.16b	1.19±0.74ab	1.16±0.09a
	<i>Iamia</i>	0.76±0.08a	0.44±0.27ab	0.58±0.06b
	<i>Reyranella</i>	0.45±0.06b	0.44±0.22ab	0.68±0.07a
	<i>Stenotrophobacter</i> 寡养单胞菌属	0.61±0.06a	0.52±0.30ab	0.39±0.05b
	<i>Solirubrobacter</i> 土壤红杆菌属	0.49±0.04b	0.40±0.24ab	0.62±0.05a
	<i>Gemmatimonas</i> 芽单胞菌属	0.40±0.04a	0.51±0.39ab	0.24±0.04b
	<i>Adhaeribacter</i> 水黏结杆菌	0.15±0.02a	0.44±0.37ab	0.04±0.02b
	<i>Nocardioides</i> 诺卡氏菌属	0.40±0.09b	0.57±0.35ab	0.63±0.07a
	<i>Bradyrhizobium</i> 慢生根瘤菌属	0.14±0.01b	0.30±0.15ab	0.43±0.11a
	<i>Pseudonocardia</i> 假诺卡菌属	0.16±0.04b	0.17±0.10ab	0.35±0.03a
	<i>Kribbella</i>	0.08±0.01b	0.10±0.05b	0.20±0.03a
	<i>Streptomyces</i> 链霉菌属	0.10±0.02b	0.22±0.14ab	0.21±0.01a
	<i>Aeromicrobium</i> 气微杆菌属	0.36±0.02a	0.18±0.10ab	0.24±0.03b
	<i>Paenibacillus</i> 类芽胞杆菌属	0.06±0.02b	0.13±0.09ab	0.13±0.01a
	<i>Pseudaminobacter</i>	0.07±0.01b	0.16±0.12ab	0.16±0.02a
	<i>Novosphingobium</i> 新鞘脂菌属	0.03±0.01b	0.12±0.10ab	0.16±0.01a
	<i>Pseudolabrys</i>	0.07±0.03b	0.06±0.03b	0.13±0.03a
	<i>Pajaroellobacter</i>	0.12±0.00a	0.06±0.02ab	0.07±0.02b
真菌属 Fungi genera	<i>Psathyrella</i> 小脆柄菇属	0.28±0.08 c	2.75±2.65b	37.60±10.82a
	<i>Fusarium</i> 镰刀菌属	3.87±1.67 b	3.84±1.33b	11.68±3.53a
	<i>Polythrincium</i> 浪梗霉属	0.13±0.20b	8.78±3.18a	0.99±1.55b
	<i>Naganishia</i>	1.65±1.07b	4.57±0.81a	1.66±0.84b
	<i>Thielavia</i> 梭孢壳属	1.22±0.27a	0.73±0.19ab	0.48±0.09b
	<i>Thanatephorus</i> 亡草菌属	0.02±0.01b	0.03±0.02b	0.63±0.18a
	<i>Rhizopus</i> 根霉属	0.28±0.29a	0.02±0.02a	0.05±0.03b

Control:同一地块未种植甘草的土壤;Gg1:生长 1a 光果甘草的根际土壤;Gg5:生长 5a 光果甘草的根际土壤;同一行中标注不同字母的数据表示处理间存在显著差异 ($P < 0.05$);表中数据为平均值±标准差 ($n = 3$)

根腐病是造成甘草产量降低和品质下降的主要疾病,其多发于生长 3—5a 甘草的根及根状茎上,病情严重时,农田中甘草的根腐发病率可高达 80%以上,其主要致病菌为 *Fusarium*^[13,29]。*Fusarium* 除了是甘草根腐病的主要致病菌以外,其还可以引起多种植物茎腐、茎基腐和花腐等,是一类常见的植物病原菌^[30—31]。

Arthrobacter 和 *Pseudomonas* 是环境中常见的植物根际促生菌,二者均可通过固氮、溶解磷酸盐、产生植物生长激素等方式促进植物生长^[32-33]。值得注意的是,*Pseudomonas chlororaphis* 可抑制甘草根腐病的致病菌 *F. solani* 和 *F. oxysporum* 的生长与繁殖^[34]。Tapia-Vázquez 等^[35] 的研究发现,*Naganishia* sp. 也可以抑制 *Fusarium* 的生长与繁殖。本研究中,5a 生光果甘草根际土壤中 *Fusarium* 的相对多度分别比 Control 和 Gg1 增加了 76.68% 和 78.08%,而 *Pseudomonas* 和 *Naganishia* 的相对多度分别比 Gg1 降低了 31.31% 和 63.57%。因此,我们推测 *Fusarium* 相对多度的增加可能与其潜在的拮抗菌株 *Pseudomonas* 和 *Naganishia* 相对多度的降低相关。*Thanatephorus* 是水稻纹枯病的主要病原菌,其相对多度在甘草连作期间也显著增加,然而它是否会抑制光果甘草的生长还有待进一步的研究^[36]。综上所述,推测土壤微生物群落丰富度的变化,尤其是有益微生物相对多度的降低和病原微生物相对多度的增加,可能是导致光果甘草连作障碍的重要原因。

参考文献 (References):

- [1] Tan Y, Cui Y S, Li H Y, Kuang A X, Li X R, Wei Y L, Ji X L. Rhizospheric soil and root endogenous fungal diversity and composition in response to continuous *Panax notoginseng* cropping practices. *Microbiological Research*, 2017, 194: 10-19.
- [2] 杭烨, 罗夫来, 赵致, 唐成林, 林洁, 李前卫, 邓超. 半夏间作不同作物对土壤微生物、养分及酶活性的影响研究. *中药材*, 2018, 41(7): 1522-1528.
- [3] Zhao Y P, Wu L K, Chu L X, Yang Y Q, Li Z F, Azeem S, Zhang Z X, Fang C X, Lin W X. Interaction of *Pseudostellaria heterophylla* with *Fusarium oxysporum* f.sp. *heterophylla* mediated by its root exudates in a consecutive monoculture system. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 8197.
- [4] Batiha G E S, Beshbishy A M, El-Mleeh A, Abdel-Daim M M, Devkota H P. Traditional uses, bioactive chemical constituents, and pharmacological and toxicological activities of *Glycyrrhiza glabra* L. (Fabaceae). *Biomolecules*, 2020, 10(3): 352.
- [5] 祖勒胡玛尔·乌斯满江. 甘草连作、轮作不同种植模式对土壤理化性质与微生物数量的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2016.
- [6] 刘株秀, 刘俊杰, 徐艳霞, 张武, 米刚, 姚钦, 王光华. 不同大豆连作年限对黑土细菌群落结构的影响. *生态学报*, 2019, 39(12): 4337-4346.
- [7] Gouda S, Kerry R G, Das G, Paramithiotis S, Shin H S, Patra J K. Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. *Microbiological Research*, 2018, 206: 131-140.
- [8] Xiao Z X, Zou T, Lu S G, Xu Z H. Soil microorganisms interacting with residue-derived allelochemicals effects on seed germination. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2020, 27(4): 1057-1065.
- [9] Chamkhi I, Benali T, Aanniz T, Menyiy N E, Guaougaou F E, Omari N E, Shazly M E, Zengin G, Bouyahya A. Plant-microbial interaction: The mechanism and the application of microbial elicitor induced secondary metabolites biosynthesis in medicinal plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 167: 269-295.
- [10] Wang J L, Li X L, Zhang J L, Yao T, Wei D, Wang Y F, Wang J G. Effect of root exudates on beneficial microorganisms—evidence from a continuous soybean monoculture. *Plant Ecology*, 2012, 213(12): 1883-1892.
- [11] Li X G, Ding C F, Hua K, Zhang T L, Zhang Y N, Zhao L, Yang Y R, Liu J G, Wang X X. Soil sickness of peanuts is attributable to modifications in soil microbes induced by peanut root exudates rather than to direct allelopathy. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 78: 149-159.
- [12] Wu H M, Qin X J, Wang J Y, Wu L K, Chen J, Fan J K, Zheng L, Tangtai H P, Arafat Y, Lin W W, Luo X M, Lin S, Lin W X. Rhizosphere responses to environmental conditions in *Radix pseudostellariae* under continuous monoculture regimes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2019, 270-271: 19-31.
- [13] 张敏. 光果甘草连作对土壤微生物群落结构及根腐病病原菌影响的研究[D]. 石河子大学, 2021.
- [14] 安然, 马风云, 崔浩然, 秦光华, 黄雅丽, 田琪. 黄河三角洲刺槐臭椿混交林与纯林土壤细菌群落结构和多样性特征分析. *生态学报*, 2019, 39(21): 7960-7967.
- [15] 徐娇, 欧小宏, 江维克, 袁青松, 王艳红, 杨杰, 刘大会, 王晓, 张光文, 潘成, 周涛. 天麻-冬荪轮种模式对土壤微生物群落结构的影响. *中国中药杂志*, 2020, 45(3): 463-471.
- [16] Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, Sa T M, Singh B K. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607-621.
- [17] Wei Z, Yu D. Analysis of the succession of structure of the bacteria community in soil from long-term continuous cotton cropping in Xinjiang using high-throughput sequencing. *Archives of Microbiology*, 2018, 200(4): 653-662.
- [18] Chen S, Qi G F, Luo T, Zhang H C, Jiang Q K, Wang R, Zhao X Y. Continuous-cropping tobacco caused variance of chemical properties and structure of bacterial network in soils. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(11): 4106-4120.

- [19] Bender S F, Wagg C, Van Der Heijden M G A. An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(6): 440-452.
- [20] Wang T T, Hao Y W, Zhu M Z, Yu S T, Ran W, Xue C, Ling N, Shen Q R. Characterizing differences in microbial community composition and function between *Fusarium* wilt diseased and healthy soils under watermelon cultivation. *Plant and Soil*, 2019, 438 (1/2): 421-433.
- [21] Arafat Y, Din I U, Tayyab M, Jiang Y H, Chen T, Cai Z Y, Zhao H Y, Lin X M, Lin W X, Lin S. Soil sickness in aged tea plantation is associated with a shift in microbial communities as a result of plant polyphenol accumulation in the tea gardens. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 601.
- [22] Liu J J, Yao Q, Li Y S, Zhang W, Mi G, Chen X L, Yu Z H, Wang G H. Continuous cropping of soybean alters the bulk and rhizospheric soil fungal communities in a Mollisol of Northeast PR China. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(14): 1725-1738.
- [23] Arafat Y, Tayyab M, Khan M U, Chen T, Amjad H, Awais S, Lin X M, Lin W X, Lin S. Long-term monoculture negatively regulates fungal community composition and Abundance of Tea Orchards. *Agronomy*, 2019, 9(8): 466.
- [24] Zhou X G, Wang Z L, Jia H T, Li L, Wu F Z. Continuously monocropped Jerusalem artichoke changed soil bacterial community composition and ammonia-oxidizing and denitrifying bacteria abundances. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 705.
- [25] Chen L J, Wu X Q, Xu Y, Wang B L, Liu S, Niu J F, Wang Z Z. Microbial diversity and community structure changes in the rhizosphere soils of *Atractylodes lancea* from different planting years. *Plant Signaling & Behavior*, 2021, 16(2): 1854507.
- [26] Han G M, Lan J Y, Chen Q Q, Yu C, Bie S. Response of soil microbial community to application of biochar in cotton soils with different continuous cropping years. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 10184.
- [27] She S Y, Niu J J, Zhang C, Xiao Y H, Chen W, Dai L J, Liu X D, Yin H Q. Significant relationship between soil bacterial community structure and incidence of bacterial wilt disease under continuous cropping system. *Archives of Microbiology*, 2017, 199(2): 267-275.
- [28] Zhao Y P, Lin S, Chu L X, Gao J T, Azeem S, Lin W X. Insight into structure dynamics of soil microbiota mediated by the richness of replanted *Pseudostellaria heterophylla*. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 26175.
- [29] 曹雪梅, 李生兵, 张惠玲, 胡小平. 甘草根腐病原菌鉴定. *植物病理学报*, 2014, 44(2): 213-216.
- [30] 何丽, 郭开发, 艾尼古丽·依明, 赵思峰. 新疆红枣缩果病和枣果黑斑病病原鉴定. *石河子大学学报: 自然科学版*, 2017, 35(3): 312-318.
- [31] 杨剑锋, 张园园, 王娜, 刘欢, 李昊宇, 张键, 刘爱萍, 赵君. 苜蓿根腐病原菌的分离鉴定及苜蓿品种的抗性评价. *中国草地学报*, 2020, 42(3): 52-60.
- [32] Safdarian M, Askari H, Shariati V, Nematzadeh G. Transcriptional responses of wheat roots inoculated with *Arthrobacter nitroguajacolicus* to salt stress. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 1792.
- [33] Sandheep A R, Asok A K, Jisha M S. Combined inoculation of *Pseudomonas fluorescens* and *Trichoderma harzianum* for enhancing plant growth of vanilla (*Vanilla planifolia*). *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 2013, 16(12): 580-584.
- [34] Hernández A G, De Moura G D, Binati R L, Nascimento F X I, Londoño D M, Mamede A C P, Da Silva E P, De Armas R D, Giachini A J, Rossi M J, Soares C R F S. Selection and characterization of coal mine autochthonous rhizobia for the inoculation of herbaceous legumes. *Archives of Microbiology*, 2017, 199(7): 991-1001.
- [35] Tapia-Vázquez I, Sánchez-Cruz R, Arroyo-Domínguez M, Lira-Ruan V, Sánchez-Reyes A, Del Rayo Sánchez-Carbente M, Padilla-Chacón D, Batista-García R A, Folch-Mallol J L. Isolation and characterization of psychrophilic and psychrotolerant plant-growth promoting microorganisms from a high-altitude volcano crater in Mexico. *Microbiological Research*, 2020, 232: 126394.
- [36] Rao T B, Chopperla R, Prathi N B, Balakrishnan M, Prakasam V, Laha G S, Balachandran S M, Mangrauthia S K. A comprehensive gene expression profile of pectin degradation enzymes reveals the molecular events during cell wall degradation and pathogenesis of rice sheath blight pathogen *Rhizoctonia solani* AG1-IA. *Journal of Fungi*, 2020, 6(2): 71.