

mVOCs在根际免疫中的研究进展及思考

王佳宁, 韦中, RAZA Waseem, 江高飞, 徐阳春, 沈其荣

引用本文:

王佳宁, 韦中, RAZA Waseem, 江高飞, 徐阳春, 沈其荣. mVOCs在根际免疫中的研究进展及思考[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(4): 691-699.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-1018>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

单壁碳纳米管对紫花苜蓿根际土壤中PAHs降解及微生物群落的影响

王慧敏, 陈莉荣, 任文杰, 郑春丽, 黄怡雯, 滕应, 张铁军

农业环境科学学报. 2021, 40(12): 2647-2659 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0332>

环丙沙星高低累积菜心根际土壤酶活性和微生物学特性差异研究

黄献培, 向垒, 尹倩, 赵海明, 喻乐意, 李彦文, 蔡全英, 莫测辉

农业环境科学学报. 2017, 36(6): 1102-1110 <https://doi.org/10.11654/jaes.2017-0557>

根际效应对狼尾草降解土壤中阿特拉津的强化作用

蔺中, 杨杰文, 蔡彬, 钟来元, 张倩, 李进, 李隆凡, 陈小丽, 甄珍

农业环境科学学报. 2017, 36(3): 531-538 <https://doi.org/10.11654/jaes.2016-1313>

兼具苯酚降解和禾谷镰刀菌生防功能菌的活性验证

王晨骄, 陈颖, 李蕾, 郭嘉航, 唐光美, 官会林, 黄晶心

农业环境科学学报. 2020, 39(11): 2548-2553 <https://doi.org/10.11654/jaes.2020-0409>

土壤-水稻系统砷的生物地球化学过程研究进展

吴川, 安文慧, 薛生国, 江星星, 崔梦倩, 钱子妍

农业环境科学学报. 2019, 38(7): 1429-1439 <https://doi.org/10.11654/jaes.2018-1302>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

王佳宁, 韦中, RAZA Waseem, 等. mVOCs在根际免疫中的研究进展及思考[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(4): 691–699.

WANG J N, WEI Z, RAZA Waseem, et al. Research progress and prospects on the role of mVOCs in rhizosphere immunity[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(4): 691–699.



开放科学 OSID

mVOCs在根际免疫中的研究进展及思考

王佳宁, 韦中*, RAZA Waseem, 江高飞, 徐阳春, 沈其荣

(江苏省固体有机废弃物资源化高技术研究重点实验室, 国家有机类肥料工程技术研究中心, 江苏省有机固体废弃物资源化协同创新中心, 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095)

摘要:由土传病原菌引起的作物病害频发制约着世界农业的可持续发展。以根际微生物群落这一生物屏障为核心的根际免疫在抵御土传病原菌入侵中发挥着至关重要的作用。除竞争营养、产生抗生物质等外,根际微生物还通过分泌易挥发性有机物(Microbial volatile organic compounds, mVOCs)与病原菌、其他土著微生物以及宿主植物互作,以更好地适应根际环境和发挥抑病功能。由于具有作用浓度低、可在水-土-气等多界面自由迁移和长距离传播等优势, mVOCs日益成为根际免疫领域机理研究和产品开发的热点。本文首先介绍mVOCs参与土壤抑菌性的发现过程,系统梳理抑制土传病原菌的mVOCs及分泌源——有益微生物。其次,从抑制土传病原菌生长和致病、调控微生物群落互作以及激发植物抗性3个方面阐述mVOCs提升根际免疫的作用机理。随后,总结mVOCs在防控土传病害中的应用现状,并分析影响mVOCs产生和作用效果的土壤生物和非生物因素。最后,提出与根际免疫相关的mVOCs研究思考,呼吁关注mVOCs在根际免疫领域的理论和实践价值。

关键词:微生物易挥发性有机物;土传病害;根际免疫;微生物生态

中图分类号: S432.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-2043(2022)04-0691-09 **doi:** 10.11654/jaes.2021-1018

Research progress and prospects on the role of mVOCs in rhizosphere immunity

WANG Jianing, WEI Zhong*, RAZA Waseem, JIANG Gaofei, XU Yangchun, SHEN Qirong

(Jiangsu Provincial Key Lab for Organic Solid Waste Utilization, National Engineering Research Center for Organic-based Fertilizers, Jiangsu Collaborative Innovation Center for Solid Organic Waste Resource Utilization, College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: Soil-borne diseases are a common impediment to the sustainable development of agriculture worldwide. The rhizosphere microbiome plays an important role in the development of immune barriers against the invasion of soil pathogens. Rhizosphere microbes not only compete for nutrition and produce diffusible antimicrobial compounds, but also interact with other microorganisms and plants by secreting microbial volatile organic compounds (mVOCs) that play a role in disease suppression. Owing to the low effective concentration and long-distance diffusion at the water-soil-air interface, mVOCs have become a hot spot not only for mechanistic research but also for product development in the prevention and control of soil-borne diseases. In this review, we briefly discuss the initial reports describing the involvement of mVOCs in soil disease inhibition, and then systematically discuss the current advances in mVOCs research, specifically: the production of microbes with disease inhibition ability from indoor and field evidence; the mechanism of mVOCs participating in rhizosphere immunity, including suppression of pathogen growth and virulence traits; the microbial interactions in the rhizosphere; and the induction of

收稿日期: 2021-09-05 录用日期: 2021-10-25

作者简介: 王佳宁(1993—), 女, 河北唐山人, 博士研究生, 研究方向为土壤微生物生态。E-mail: jianing93@qq.com

*通信作者: 韦中 E-mail: weizhong@njau.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金项目(42090060, 41922053, 42007038); 中央高校基本科研业务费专项基金项目(KJQN202117)

Project supported: The National Natural Science Foundation of China (42090060, 41922053, 42007038); The Fundamental Research Funds for the Central Universities(KJQN202117)

plant resistance. We also analyzed the biotic and abiotic factors of soil affecting the production of mVOCs and proposed future research directions and theoretical and practical prospects relating to how to improve rhizosphere immunity against soil-borne plant diseases.

Keywords: microbial volatile organic compound; soil-borne disease; rhizosphere immunity; microbial ecology

根际生态系统所具有的抵御土传病原菌入侵并维持植物健康的现象和能力被称为根际免疫,其核心是在植物根系周围形成抵御病原菌入侵、定殖和致病的第一道生物防线——根际有益微生物群落^[1-2]。根际有益菌产生的次生代谢产物是其提升根际免疫能力的重要物质基础。这些活性物质可以直接抑制土传病原菌在根际的增殖、扩散和致病能力^[3-4],还可以调节有益微生物群落互作关系进而影响微生物群落的抑病能力^[5-6]。此外根际有益菌产生的活性物质还可以诱导植物系统抗性,提高植物免疫能力^[7-9]。微生物分泌的活性物质可简单分为非挥发性有机物(Non-volatile organic compounds, NVOs)和易挥发性有机物(Microbial volatile organic compounds, mVOCs)两类,其中mVOCs是微生物在代谢过程中产生的一类分子量低(<300 Da)、蒸气压高、沸点低且通常具亲脂属性的化合物^[10]。mVOCs是微生物自身利用蛋白质、脂肪和碳水化合物等大分子物质生成葡萄糖、氨基酸和脂肪酸等小分子代谢产物,再通过初级代谢和次级代谢将这些物质转化形成的。目前发现的mVOCs种类多样,包括烷、烃、醇、醛、酮、酯、酚、杂环化合物和苯衍生物^[11]。部分mVOCs具有抑制病原菌的作用,且有长距离传播、低浓度可被感知的优点^[11],作为根际微生物产生的重要次生代谢产物,人们逐渐重视其在提升根际免疫能力中的重要性^[10,12]。目前关于mVOCs促进植物生长^[13-14]和控制采后果蔬病害^[15]的潜力已得到了较好的重视和归纳,但mVOCs在提升根际免疫中的作用效果和机制研究还比较匮乏,并且缺少系统梳理。

为此,本文首先介绍mVOCs参与土壤抑菌性的发现过程,系统梳理抑制土传病原菌的mVOCs及分泌源——有益微生物。其次,从抑制土传病原菌生长和致病能力,调控根际微生物群落结构、互作和功能,以及激发植物抗性等3个方面详细阐述mVOCs影响根际免疫的机理。随后,总结mVOCs在防控土传病害中的应用现状,分析影响mVOCs产生及作用效果的土壤生物和非生物因素。最后,从研究方法、作用机理和产业化瓶颈等方面提出一些mVOCs与根际免疫相关研究的思考和展望,呼吁有关科技工作者关注

mVOCs在根际免疫领域的理论和实践价值。

1 发现mVOCs具有抑制病原菌作用的过程及关键微生物

20世纪50年代人们注意到一些土壤具有抑制真菌萌发和生长的特性(Soil fungistasis)^[16]。随后发现灭菌后土壤的真菌抑制作用会显著降低^[17],人们逐渐认知到微生物在土壤抑真菌性过程中发挥重要作用。DOBBS等^[16]最先提出微生物产生抑菌物质是土壤表现出抑真菌性的关键原因,随后这一观点逐步被证实^[18-19]。有研究发现,在与真菌无直接物理接触的情况下,抑真菌性土壤仍可抑制真菌的生长^[18,20],表明这类土壤会产生具有抑制真菌生长的挥发性物质。结合此前ZOLLER等^[21]证实的细菌能够产生易挥发性物质,使得人们越来越多地关注和重视mVOCs在土壤抑菌性中发挥的作用。2004年,云南大学张克勤团队证明抑制真菌土壤与mVOCs密切相关,但未明确哪些微生物发挥了作用^[22];2007年,该团队对普遍抑制真菌孢子萌发和生长的土壤进行分析,发现Alcaligenaceae、Bacillales、Micrococcaceae、Rhizobiaceae和Xanthomonadaceae等细菌能产生显著抑制真菌Paecilomyces lilacinus和Pochonia chlamydosporia孢子萌发和菌丝生长的mVOCs,并通过质谱分析鉴定出了7种抑制真菌生长的关键mVOCs成分(acetamide、benzaldehyde、benzothiazole、1-butylamine、methanamine、phenylacetaldehyde和1-decene)^[23]。这些发现给人们一个重要启示:mVOCs可能是土壤抑菌性的重要来源,可以用于抑制土传病原菌^[24]。

自从了解到mVOCs具有抑制微生物生长的能力后,人们尝试分离筛选出能产生抑制植物土传致病菌mVOCs的有益微生物。目前已确定多种细菌或真菌可以产生抑制病原真菌的mVOCs(表1),其中Bacillus和Pseudomonas属细菌mVOCs的抑菌能力被研究得最为广泛。如B. amyloliquefaciens所产生的mVOCs既能抑制病原真菌Phytophthora capsici菌丝的生长^[25],也能抑制病原细菌Ralstonia solanacearum的生长和致病能力^[3,26];Bacillus subtilis产生的mVOCs能抑制病原真菌Curvularia lunata^[27]和病原细菌Clavibacter

表1 具有抑制土传病原真菌和细菌的mVOCs及其微生物分泌源
Table 1 Reports on mVOCs that could inhibit the growth of fungal or bacterial pathogens

病原菌 Pathogen	有益菌 Beneficial microbe	抑菌功能mVOCs的鉴定 mVOCs with antimicrobial function	文献 Reference
病原真菌			
<i>Aspergillus parasiticus</i> , <i>A. niger</i>	<i>Shewanella algae</i> YM8	Dimethyl trisulfide, 2,4-bis(1,1-dimethylethyl)-phenol	[26]
<i>Phytophthora capsici</i>	<i>B. amyloliquefaciens</i> UQ154, <i>B. velezensis</i> UQ156, <i>Acinetobacter</i> sp. UQ202	2-ethylhexanol, benzyl alcohol, 2-heptanone	[25]
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	<i>Bacillus</i> spp. USB2103	Acetic acid, 2-nonanone	[33]
<i>Rhizoctonia solani</i> Kühn	<i>Serratia plymuthica</i> 3Re4-18	β-Phenylethanol	[31]
<i>Alternaria alternata</i>	<i>Burkholderia ambifaria</i>	Dimethyl di-trisulfide, 4-octanone, methyl; methanethiosulphonate, 1-phenylpropan-1-one, 2-undecanone	[30]
<i>Phomopsis macrospora</i>	<i>Burkholderia pyrrocinia</i> JK-SH007	Dimethyl disulfide	[34]
<i>Curvularia lunata</i>	<i>Bacillus subtilis</i> DZSY21	2-heptanone, isopentyl acetate	[27]
<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp.niveu	<i>Paenibacillus polymyxa</i> WR-2	Benzothiazole, benzaldehyde, undecanal, dodecanal, hexadecanal, 2-tridecanone, phenol	[35]
<i>Pythium ultimum</i>	<i>Phomopsis</i> sp.	1-Butanol, 3-methyl, enzeneethanol, 1-propanol, 2-methyl, 2-propanone	[32]
病原细菌			
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	<i>Pseudomonas chlororaphis</i> 449, <i>P. fluorescens</i> B-4117, <i>Serratia plymuthica</i> IC1270, <i>S. proteamaculans</i> strain 94	2-Nonanone, 2-heptanone, 2-undecanone, dimethyl disulfide	[29]
<i>Ralstonia solanacearum</i>	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> T-5, <i>Pseudomonas fluorescens</i> WR-1	2-Nonane, butylated hydroxy toluene, heptadecane, 2-Undecanone; benzothiazole, 1-methoyl naphthalene, m-xylene, benzaldehyde	[3, 26]
<i>Clavibacter michiganensis</i> ssp. <i>sepedonicus</i>	<i>Bacillus subtilis</i> FA26	Benzaldehyde, nonanal, benzothiazole, acetophenone	[28]

michiganensis ssp. *Sepedonicu*^[28]; *Pseudomonas fluorescens*具备抑制病原细菌 *Agrobacterium tumefaciens*^[29]和 *R.solanacearum*^[30]的能力。此外 *Shewanella*^[26]、*Acinetobacter*^[25]、*Serratia*^[31]、*Burkholderia*^[30]属细菌均被发现可以产生抑制病原真菌和病原细菌的mVOCs。可产生抑制土传病原菌的mVOCs的真菌多发现于植物内生菌中^[14],如植物内生真菌 *Phomopsis* sp.的mVOCs具有抑制 *Rhizoctonia*、*Fusarium* 和 *Pythium* 等多种植物病原真菌的活性能力^[32]。以上研究表明大量有益微生物产生的mVOCs对各类土传植物致病菌均有抑制能力,这些微生物可以用于开发生防菌剂,提升根际免疫能力。

2 mVOCs在根际免疫中的抑菌机制

土传病原菌根际入侵主要有3个步骤:(1)从土体向根际迁移;(2)在根际大量定殖生长;(3)在根表形成生物膜,表达致病基因^[36]。mVOCs在这3个过程中均发挥重要作用:一是mVOCs直接作用于土传病原菌,二是通过影响其他微生物间接抑制病原菌,三是诱发植物免疫(图1)。

2.1 减弱土传病原菌入侵根际过程中的致病能力

感知寄主植物和向根际定向运动是土传病原菌根际入侵的第一步。由于具有易挥发性,mVOCs可以通过土壤颗粒之间的空隙进行扩散,因此mVOCs不

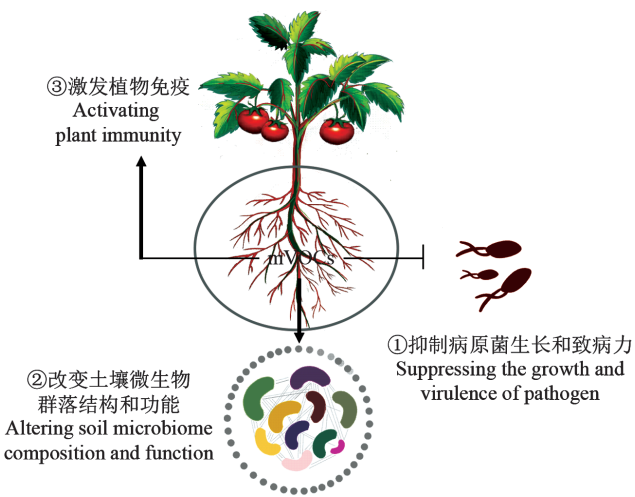


图1 mVOCs抑制土壤病原菌入侵植物根际的机制
Figure 1 The mechanisms of mVOCs inhibiting the rhizosphere invasion of soil pathogens

需要与目标病原菌直接物理接触就能发挥其抑制活性^[37]。一项测定 mVOCs 在土壤中扩散距离的实验中,发现 60 min 内多种 mVOCs 均可以扩散至距释放源 12 cm 的区域;尽管发现随扩散距离的延长, mVOCs 的浓度会呈现降低的趋势,但这种扩散能力取决于 mVOCs 化合物本身^[38]。结合 mVOCs 通常在较低浓度便能发挥作用的特点^[35,39],可以推断 mVOCs 抑制病原菌的范围可以从根际扩大至土体中。此外,一些 mVOCs 具有直接降低病原菌对寄主植物的感知或是抑制病原菌运动能力的功能,从而阻碍土传病原菌向根际迁移。例如 *B. subtilis* 产生的 glyoxylic acid 和 2,3-butanedione 等 mVOCs 可下调 *Escherichia coli* 与趋化和运动相关的 30 个基因^[40]。根际 *B. amyloliquefaciens* 所产生的 mVOCs 能显著抑制 *R. solanacearum* 趋化、泳动、颤搐等生理特征以及相关基因的表达^[39]。

向根际迁移之后,土传病原菌需要大量增殖,占据生态位,这是其根际入侵的第二步。根际有益微生物可通过 mVOCs 抑制土传病原菌的营养资源利用和竞争能力,从而抑制土传病原菌种群数量在根际的大量增长。例如,一些 mVOCs 可抑制病原真菌孢子形成和菌丝发育,阻碍病原真菌的营养吸收与繁殖^[41]。RAZA 等^[39]研究发现, *B. amyloliquefaciens* T-5 产生的 mVOCs 能显著降低 *R. solanacearum* 菌落直径的大小。*Bacillus* D13 菌株的 mVOCs 能显著降低 *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* 的生长和细胞活力^[42]。

群体感应是细菌根据种群内部释放的信号物质的浓度而启动特定基因表达的一类交流方式,许多病原菌生物膜形成依赖于群体感应^[43]。群体感应是土传病原菌毒性表达的重要信号,标志着土传病原菌的根际入侵进入第三个阶段。干扰或阻止病原菌种群内部群体感应,即群体感应淬灭,能起到抑制病原菌毒性表达的作用^[44]。CHERNIN 等^[45]发现 *P. fluorescens* B-4117 和 *Serratia plymuthica* IC1270 产生的 mVOCs 能抑制多种细菌群体感应信号分子的产生,这些细菌包括 *Agrobacterium*、*Chromobacterium*、*Pectobacterium* 和 *Pseudomonas*。PLYUTA 等^[29]在探究两株 *Pseudomonas* spp. 产生的 mVOCs 对土传病原菌 *A. tumefaciens* 生物膜形成影响的试验中,发现菌株 *P. chlororaphis* 449 和 *P. fluorescens* B-4117 产生的酮类 mVOCs (2-nonanone、2-heptanone 和 2-undecanone) 均能抑制 *A. tumefaciens* 生物膜的产生,并能杀死成熟细胞膜中的细菌。但值得注意的是,一些 mVOCs 也可能作为信号物质或胁迫因子诱导或激发细菌生物膜

的产生^[44-45],形成对某类抗生素的抗性^[46]。如果病原菌获得这一能力,可能会不利于土传病害的防治。因此,探明 mVOCs 不同成分对土传病原菌在根际入侵过程中生存和与毒性相关特征的影响非常重要。

2.2 mVOCs 通过影响菌群互作抑制病原菌根际入侵

土壤微生物与周围环境的作用是相互的,即微生物会通过调节代谢产物的分泌(包括 mVOCs)来适应所处微域的生物或非生物条件,其分泌的代谢物质也会反过来影响周围环境。因此 mVOCs 除了可以直接抑制病原菌,还有可能通过影响其他土壤微生物的生长和代谢,间接抑制土传病原菌的根际入侵。YUAN 等^[47]研究发现, *B. amyloliquefaciens* NJN-6 产生的 mVOCs 能显著增加 Proteobacteria、Bacteroidetes 和 Firmicutes 门细菌的相对丰度;其中 Proteobacteria 门 *Burholderia* 属细菌的丰度变化显著,该属细菌常被作为病原菌的拮抗菌,且其广泛存在于抑病型土壤中^[48],这说明 mVOCs 可能通过提高病原菌拮抗菌的丰度来增加微生物群落对病原菌的抑制作用。一些 mVOCs 可能作为信号物质诱导自身或其他微生物产生抗生素或其他抑菌类物质间接抑制土传病害的发生。*Collimonas partensis* 产生的 mVOCs 能增加 *P. fluorescens* 次级代谢产物的产生,这些次级代谢产物可以抑制 *Bacillus* sp. 的活性,表明微生物间可能通过释放 mVOCs 形成合作关系,从而增加群体战胜竞争对手或病原菌的机会^[49]。LUTZ 等^[50]发现, *Trichoderma atroviride* 释放的 mVOCs 会增加 *P. fluorescens* 合成抗菌物质 (2,4-diacetylphloroglucinol) 基因的表达。

2.3 mVOCs 诱导植物增强对病原菌根际入侵的防御

土传病原菌在根际成功定殖后,通过群体感应调控种群中个体启动毒性因子合成和分泌系统,这些毒性因子可以裂解植物细胞壁、干扰植物系统免疫,从而入侵并定殖于植物根内。因此,在土传病原菌成功入侵根际后,有益菌能否激发作物免疫能力对植物健康非常重要。有益菌 mVOCs 可以作为信号物质激发植物免疫系统,从而抵御土传病原菌的进一步入侵^[51]。RYU 等^[7]报道了有益菌释放的 mVOCs 可诱导拟南芥的系统抗性,发现 *B. subtilis* GB03 和 *B. amyloliquefaciens* IN937a 产生的 2,3-butanediol 可显著提高拟南芥对病原菌 *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* 的抵抗力。此外, *Paenibacillus polymyxa* E681 产生的 tridecane 能特异性提高拟南芥水杨酸和乙烯信号基因的转录和表达,从而诱导系统抗性^[52]。*B. subtilis* GB03 释放的 mVOCs 通过诱导拟南芥系统抗性而非

抑制病原菌 *Bacillus cinerea* 生长来保护拟南芥免受感染;实时定量PCR结果表明 *B. subtilis* 释放的mVOCs增强了拟南芥PR1和PDF1.2的表达,激发了植物系统抗性,从而抑制了病原菌的定殖^[53]。拟南芥预先接触 *Trichoderma asperellum* 产生的6-pentyl- α -pyrone,可以减轻 *Botrytis cinerea* 和 *Alternaria brassicicola* 感染时的发病症状,说明 *T. asperellum* 产生的mVOCs能提高拟南芥对病原菌的抵抗能力^[54]。TAHIR等^[55]研究发现, *Bacillus* spp. 产生的mVOCs能诱导EDS1和NPR1等与植物系统抗性中水杨酸途径相关的基因过表达,进而提升烟草抗 *R. solanacearum* 入侵能力。RAZA等^[39]在研究 *B. amyloliquefaciens* 产生的mVOCs抑制 *R. solanacearum* 入侵番茄根际的研究中发现,mVOCs能诱导番茄植株抗氧化酶如超氧化物歧化酶、多酚氧化酶和过氧化物酶的活性,植物免疫能力显著提高。目前关于mVOCs诱导植物抗性的研究主要聚焦在提高植物自身免疫系统上,但在mVOCs是否会诱导植物根系释放干扰土传病原菌趋化运动、抑制病原菌生长和定殖以及调控根际微生物组的物质方面尚缺乏系统研究。

3 mVOCs抑制土传病害的效果及影响因素

3.1 mVOCs抑制土传病害的应用效果

mVOCs表现出的抑制土传病原菌的能力,使其逐渐成为防控土传病害的一种新型武器^[12]。目前,一些田间试验结果也证实了mVOCs的生防效果。KONG等^[56]将番茄幼苗用土壤细菌产生的2,3-butanediol预处理后,移栽到病毒病障碍田块,发现植株病毒病的发病率显著降低。类似的应用发现,2,3-butanediol可以增强玉米植株对病原真菌 *Setosphaeria turcica* 的抗性^[57],3-pentanol和2-butanone可以减轻田间条件下黄瓜植株受 *Pseudomonas syringae* 感染的症状^[9]。另一种田间应用mVOCs的方式是将有抑菌功能的mVOCs成分作为熏蒸剂^[58]。目前,具有抑制土传病原菌和线虫功能的 *Bacillus cereus* 释放的dimethyl disulfide(DMDS)^[59]是温室条件和大田条件下最为常用的mVOCs熏蒸剂,目前已成功转化为商品化土壤熏蒸剂产品PALADIN(Paladin Technical EPA Reg. No. 55050-.3)^[41]。但是作为化学熏蒸剂使用有其弊端,如挥发性高、稳定性差以及可能对非目标菌产生“副作用”^[58-59]。一种替代直接施入熏蒸剂的方式是向土壤施入能促进抑菌mVOCs产生的有机肥^[60],该方法可以延长mVOCs的作用时间。

3.2 影响mVOCs产生和抑病效果的因素

土壤非生物条件会对mVOCs的产量、组成和功能产生重要的影响,如温度、pH、水分含量和土壤质地等^[60-63],因此mVOCs的抑菌功能也可能受到这些因素的影响。如JONES等^[64]发现,环境pH升高会诱导 *Streptomyces venezuelae* 提高有抑制土壤细菌 *B. subtilis* 和 *Micrococcus luteus* 活性的trimethylamine的释放。氧气含量也会通过改变土壤微生物的组成而影响土壤中发挥抑制病原菌作用的mVOCs的产生。如VAN AGTMAAL等^[65]发现在对土壤进行厌氧消毒处理后,土壤中Acidobacteria、Planctomycetes、Nitrospirae、Chloroflexi和Chlorobi门细菌的相对丰度显著降低,导致抑制植物病原菌Pythium的mVOCs产量降低、土壤的抑菌功能下降。此外,养分资源可利用性也对mVOCs的产生和功能有重要的影响。LAZAZZARA等^[66]发现,在蛋白质丰富的培养基中 *Lysobacter* 菌株会产生有抗线虫活性的mVOCs,而在糖分丰富的培养基中则不会产生。由于土壤的养分条件会影响土壤微生物的代谢方式,因此土壤养分的丰富度和多样性会通过影响土壤微生物的丰富度和多样性,从而影响mVOCs产生的丰富度和多样性^[67]。

除非生物因素外,产mVOCs的微生物本身的生长、微生物种内和种间的互作关系以及相关的植物也是影响mVOCs产生和抑菌能力的关键因素。分泌抑菌mVOCs的微生物的生长阶段会影响所产mVOCs的抑菌效果。如植物内生真菌 *Muscodora crispans* 在培养基中生长1d所产的mVOCs对 *P. ultimum* 的抑制率为49.2%,2~15d的抑制率达到100%,16~17d的抑制率出现下降的趋势^[35]。在拮抗关系为主导的芽孢杆菌群落中,种群多样性的增加会增加新型mVOCs的产生,包括可以抑制 *R. solanacearum* 的mVOCs^[68]。在处于竞争关系的真菌间, *Muscodora albus* 和 *Oxyphorus latemarginatus* 会产生能高效抑制病原真菌 *Botrytis cinerea* 和 *R. solani* 生长的mVOCs^[69]。在原生动物与真菌或细菌的捕食关系中,研究发现真菌^[70]和细菌^[10]产生的mVOCs不只具有指引原生动物捕食的作用,还具备抵御捕食者的作用。如KAI等^[71]发现 *B. subtilis*、*P. fluorescens* 等细菌产生的mVOCs可以抑制原生动物 *Acanthamoeba castellanii* 的生长,但原生动物的存在是否驱动了细菌或真菌特定的mVOCs的产生还有待进一步研究。此外,植物健康与根际微生物群落构成密切相关^[6,72],但植物是否会通过刺激根际有益菌释放抑菌型mVOCs来影响根际微生物群

落还缺乏关注。

4 总结与展望

土壤微生物在帮助植物应对各种逆境、促进其健康生长中发挥重要作用。土壤微生物产生的mVOCs作为生态友好的化学资源,可以作为合成农药的重要资源,以mVOCs为核心的产品和技术必定在绿色可持续农业发展中占据一席之地。值得强调的是,尽管mVOCs在根际免疫研究中已取得一些进展,但相关研究的证据链条的完整性还较为缺乏,其应用仍然面临着多方面的挑战。以下从mVOCs研究体系、mVOCs在根际免疫中的作用机制和产业化困境等方面列出一些思考(图2)。

(1) 土壤mVOCs研究体系的优化

目前研究mVOCs普遍采用的方式为通过分割平板实验确定菌株mVOCs的功能特性后,采用固相微萃取(Solid phase microextraction, SPME)收集mVOCs,再利用气相-质谱连用仪(GC-MS)、离子流动质谱法(SIFT-MS)或质子转移反应质谱法(PTR-MS)进行成分鉴定和分析。这种研究体系虽然可以为我们提供mVOCs的基本信息,但是忽略了真实环境特性的复杂性。mVOCs的特性和功能易受到各种生物和非生物因素的影响,因此未来研究mVOCs的平台应该尽量模拟真实的土壤环境,再结合更灵敏、更广谱的

检测设备,从而可更加全面地探究和理解土壤特性、物理条件、生物群落、植物根系等与mVOCs功能之间的关系。此外,缺乏对mVOCs产生机制的深入探究,结合分子生物学手段实时定量分析mVOCs的产生与基因表达之间的关系,有助于从分子水平上理解mVOCs的产生机制和规律。

(2) mVOCs在根际免疫中发挥作用的理论创新

土壤微生物组与植物健康密切相关,mVOCs作为信号物质可能介导了微生物-植物互作,如土传病原菌或有益微生物与植物互作是否会抑制或激发植物免疫,信号途径是什么?此外,mVOCs作为可长距离作用的物质,不仅能介导微域内微生物-微生物互作,还可能参与土体微生物与根际微生物之间,以及地下微生物与地上微生物之间的互作,进而影响根际免疫能力。因此,土壤mVOCs可能作为一种全局化的力量影响土体微生物组-根际微生物组-植物微生物组间的交流,从而影响作物健康。丰富和完善土壤mVOCs在根际免疫中发挥作用的机制是mVOCs研究领域的重要内容。

(3) 土壤mVOCs产业化面临的挑战

土壤mVOCs对作物健康具有潜在的重要影响,发展mVOCs相关产业有助于绿色农业的发展。由于应用mVOCs防控土传病害还在起步阶段,因此为推动mVOCs产业化发展,需要重点考虑以下问题:(a)

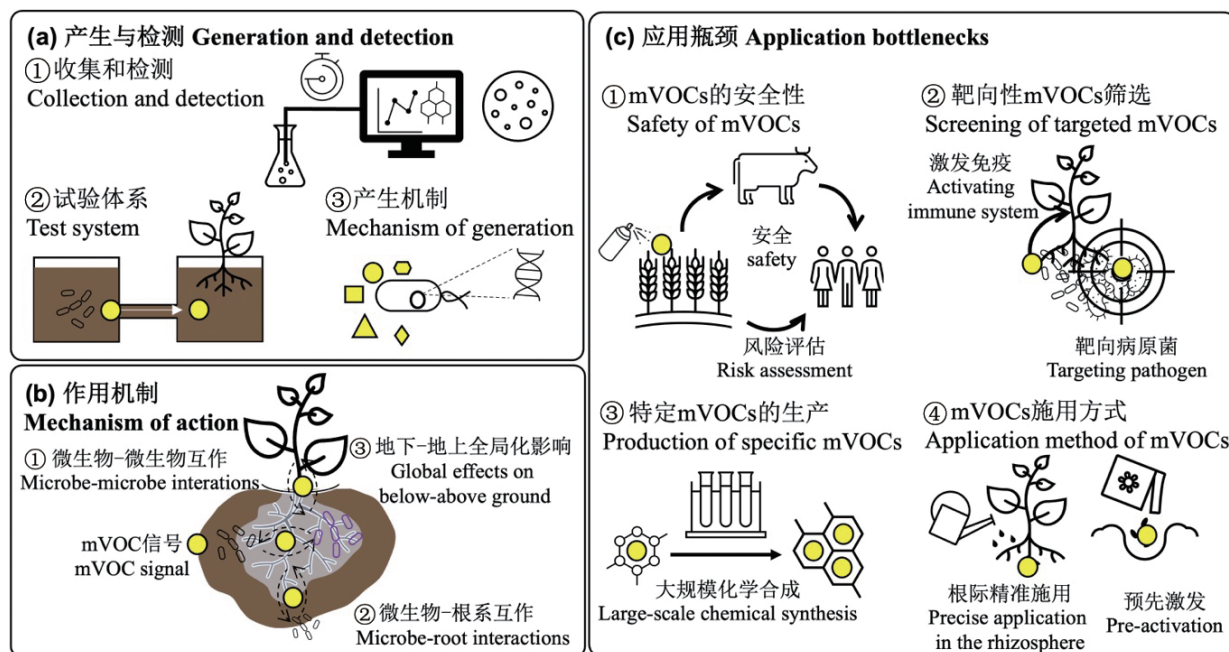


图2 关于mVOCs研究和应用的展望

Figure 2 Summary of future research and application directions of mVOCs

mVOCs成分的安全性。由于气体更容易泄露和扩散,因此需鉴定靶标mVOCs对植物、动物以及人类的毒害作用;(b)靶向mVOCs的筛选。应避免类似一般化学农药对环境微生物生态的破坏作用,重点筛选出能靶向提高植物免疫和/或削弱根际入侵过程中病原菌的mVOCs;(c)获得特定mVOCs的生产方式。微生物产生的mVOCs量一般较少,需要化学合成;(d)施用方式。目前已有将mVOCs作为土壤熏蒸剂应用的案例,但仍需要继续探索高效发挥mVOCs功能的使用方式,比如能否在根际精准喷施或者在苗期微量熏蒸以激发植物免疫。

参考文献:

- [1] WEI Z, FRIMAN V P, POMMIER T, et al. Rhizosphere immunity: Targeting the underground for sustainable plant health management[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2020, 7(3): 317–318.
- [2] 韦中, 沈宗专, 杨天杰, 等. 从抑病土壤到根际免疫: 概念提出与发展思考[J]. *土壤学报*, 2021, 58(4): 814–824. WEI Z, SHEN Z Z, YANG T J, et al. From suppressive soil to rhizosphere immunity: Towards an ecosystem thinking for soil-borne pathogen control[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58(4): 814–824.
- [3] YUAN J, RAZA W, SHEN Q R, et al. Antifungal activity of *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6 volatile compounds against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(16): 5942–5944.
- [4] ZHANG D, YU S, YANG Y, et al. Antifungal effects of volatiles produced by *Bacillus subtilis* against *Alternaria solani* in potato[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1196.
- [5] GU S H, YANG T J, SHAO Z Y, et al. Siderophore-mediated interactions determine the disease suppressiveness of microbial consortia[J]. *mSystems*, 2020, 5(3): e00811–19.
- [6] WEI Z, GU Y, FRIMAN V P, et al. Initial soil microbiome composition and functioning predetermine future plant health[J]. *Science Advances*, 2019, 5(9): eaaw0759.
- [7] RYU C M, FARAG M A, HU C H, et al. Bacterial volatiles induce systemic resistance in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(3): 1017–1026.
- [8] LIU H, BRETTELL L E. Plant defense by VOC-induced microbial priming[J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(3): 187–189.
- [9] SONG G C, RYU C M. Two volatile organic compounds trigger plant self-defense against a bacterial pathogen and a sucking insect in cucumber under open field conditions[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(5): 9803–9819.
- [10] SCHULZ-BOHM K, MARTÍN-SÁNCHEZ L, GARBEVA P. Microbial volatiles: Small molecules with an important role in intra- and inter-kingdom interactions[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 2484.
- [11] TILOCCA B, CAO A, MIGHELI Q. Scent of a killer: Microbial volatiles and its role in the biological control of plant pathogens[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 41.
- [12] KANCHISWAMY C N, MALNOY M, MAFFEI M E. Bioprospecting bacterial and fungal volatiles for sustainable agriculture[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(4): 206–211.
- [13] 张清华, 黄丽丽, 连鑫坤, 等. 微生物源挥发性物质及其生物防治作用研究进展[J]. *生物学杂志*, 2017, 36(7): 2036–2044. ZHANG Q H, HUANG L L, LIAN X K, et al. Research advances in microbial volatiles and their biocontrol potential[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(7): 2036–2044.
- [14] 周佳宇, 戴传超, 陈晏, 等. 植物促生微生物挥发性物质的生态功能研究进展[J]. *中国生态农业学报*, 2013, 21(2): 141–148. ZHOU J Y, DAI C C, CHEN Y, et al. Ecological functions of volatiles produced by plant growth-promoting micro-organisms[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, 21(2): 141–148.
- [15] 钟涛, 王智荣, 杜木英. 微生物源挥发性物质防治采后果蔬病害的研究进展[J]. *微生物学报*, 2020, 61(7): 1771–1785. ZHONG T, WANG Z R, DU M Y. Advances in research for controlling postharvest fruits and vegetables diseases via using volatile organic compounds produced by microorganisms[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2020, 61(7): 1771–1785.
- [16] DOBBS C G, HINSON W H. A widespread fungistasis in soils[J]. *Nature*, 1953, 172(4370): 197–199.
- [17] DOBBS C G, GASH M J. Microbial and residual mycostasis in soils[J]. *Nature*, 1965, 207(5004): 1354–1356.
- [18] HORA T S, BAKER R. Volatile factor in soil fungistasis[J]. *Nature*, 1970, 225(5237): 1071–1072.
- [19] WATSON A G, FORD E J. Soil fungistasis: A reappraisal[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1972, 10(1): 327–346.
- [20] BALIS C. Ethylene-induced volatile inhibitors causing soil fungistasis[J]. *Nature*, 1976, 259(5539): 112–114.
- [21] ZOLLER H F, CLARK W M. The production of volatile fatty acids by bacteria of the dysentery group[J]. *The Journal of General Physiology*, 1921, 3(3): 325–330.
- [22] XU C K, MINGHE M, LEMING Z, et al. Soil volatile fungistasis and volatile fungistatic compounds[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(12): 1997–2004.
- [23] ZOU C S, MO M H, ZHANG L M, et al. Possible contributions of volatile-producing bacteria to soil fungistasis[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(9): 2371–2379.
- [24] GARBEVA P, HOL W H G, TERMORSHUIZEN A J, et al. Fungistasis and general soil biostasis: A new synthesis[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(3): 469–477.
- [25] SYED-AB-RAHMAN S F, CARVALHAIS L C, CHUA E T, et al. Soil bacterial diffusible and volatile organic compounds inhibit *Phytophthora capsici* and promote plant growth[J]. *The Science of the Total Environment*, 2019, 692: 267–280.
- [26] GONG A D, LI H P, SHEN L, et al. The *Shewanella algae* strain YM8 produces volatiles with strong inhibition activity against *Aspergillus* pathogens and aflatoxins[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 1091.
- [27] XIE S S, LIU J, GU S Y, et al. Antifungal activity of volatile compounds produced by endophytic *Bacillus subtilis* DZSY21 against *Cur-*

- ularia lunata*[J]. *Annals of Microbiology*, 2020, 70:2.
- [28] RAJER F U, WU H J, XIE Y J, et al. Volatile organic compounds produced by a soil-isolate, *Bacillus subtilis* FA26 induce adverse ultra-structural changes to the cells of *Clavibacter michiganensis* ssp. *sepedonicus*, the causal agent of bacterial ring rot of potato[J]. *Microbiology*, 2017, 163(4):523–530.
- [29] PLYUTA V, LIPASOVA V, POPOVA A, et al. Influence of volatile organic compounds emitted by *Pseudomonas* and *Serratia* strains on *Agrobacterium tumefaciens* biofilms[J]. *APMIS*, 2016, 124(7):586–594.
- [30] GROENHAGEN U, BAUMGARTNER R, BAILLY A, et al. Production of bioactive volatiles by different *Burkholderia ambifaria* strains [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2013, 39(7):892–906.
- [31] KAI M, EFFMERT U, BERG G, et al. Volatiles of bacterial antagonists inhibit mycelial growth of the plant pathogen *Rhizoctonia solani* [J]. *Archives of Microbiology*, 2007, 187(5):351–360.
- [32] SINGH S K, STROBEL G A, KNIGHTON B, et al. An endophytic *Phomopsis* sp. possessing bioactivity and fuel potential with its volatile organic compounds[J]. *Microbial Ecology*, 2011, 61(4):729–739.
- [33] GIORGIO A, DE STRADIS A, LO CANTORE P, et al. Biocide effects of volatile organic compounds produced by potential biocontrol rhizobacteria on *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6:1056.
- [34] LIU A, ZHANG P F, BAI B X, et al. Volatile organic compounds of endophytic *Burkholderia pyrrocinia* strain JK-SH007 promote disease resistance in poplar[J]. *Plant Disease*, 2020, 104(6):1610–1620.
- [35] STROBEL G A, DIRKSE E, SEARS J, et al. Volatile antimicrobials from *Muscodora albus*, a novel endophytic fungus[J]. *Microbiology, Microbiology Society*, 2001, 147(11):2943–2950.
- [36] 韦中, 王佳宁, 江高飞, 等. 土传病原细菌的生存与致病权衡[J/OL]. 土壤学报: 1–11[2021–08–09]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20201230.1306.002.html>. WEI Z, WANG J N, JIANG G F, et al. Survival–virulence trade-off of soil-borne pathogenic bacteria[J/OL]. *Acta Pedologica Sinica*: 1–11[2021–08–09]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20201230.1306.002.html>.
- [37] MINERDI D, BOSSI S, GULLINO M L, et al. Volatile organic compounds: A potential direct long-distance mechanism for antagonistic action of *Fusarium oxysporum* strain MSA 35[J]. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(4):844–854.
- [38] SCHULZ-BOHM K, GERARDS S, HUNDSCHIED M, et al. Calling from distance: Attraction of soil bacteria by plant root volatiles[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(5):1252–1262.
- [39] RAZA W, WANG J C, WU Y C, et al. Effects of volatile organic compounds produced by *Bacillus amyloliquefaciens* on the growth and virulence traits of tomato bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum* [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2016, 100(17):7639–7650.
- [40] KIM K, LEE S, RYU C-M. Interspecific bacterial sensing through airborne signals modulates locomotion and drug resistance[J]. *Nature Communications*, 2013, 4:1809.
- [41] DE BOER W, LI X, MEISNER A, et al. Pathogen suppression by microbial volatile organic compounds in soils[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2019, 95(8):fiz105.
- [42] XIE S S, ZANG H Y, WU H J, et al. Antibacterial effects of volatiles produced by *Bacillus* strain D13 against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2018, 19(1):49–58.
- [43] GENIN S, DENNY T P. Pathogenomics of the *Ralstonia solanacearum* species complex[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2012, 50:67–89.
- [44] PAPENFORT K, BASSLER B L. Quorum sensing signal–response systems in Gram-negative bacteria[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(9):576–588.
- [45] CHERNIN L, TOKLIKISHVILI N, OVADIS M, et al. Quorum-sensing quenching by rhizobacterial volatiles[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2011, 3(6):698–704.
- [46] QUE Y A, HAZAN R, STROBEL B, et al. A quorum sensing small volatile molecule promotes antibiotic tolerance in bacteria[J]. *PLoS One*, 2013, 8(12):e80140.
- [47] YUAN J, ZHAO M, LI R, et al. Microbial volatile compounds alter the soil microbial community[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2017, 24(28):22485–22493.
- [48] MENDES R, KRUIJT M, DE BRUIJN I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria[J]. *Science*, 2011, 332(6033):1097–1100.
- [49] GARBEVA P, HORDIJK C, GERARDS S, et al. Volatile-mediated interactions between phylogenetically different soil bacteria[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5:289.
- [50] LUTZ M P, WENGER S, MAURHOFER M, et al. Signaling between bacterial and fungal biocontrol agents in a strain mixture[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 48(3):447–455.
- [51] CHOWDHURY S P, HARTMANN A, GAO X W, et al. Biocontrol mechanism by root-associated *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42: A review[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6:780.
- [52] LEE B, FARAG M A, PARK H B, et al. Induced resistance by a long-chain bacterial volatile: Elicitation of plant systemic defense by a C13 volatile produced by *Paenibacillus polymyxa*[J]. *PLoS One*, 2012, 7(11):e48744.
- [53] SHARIFI R, RYU C-M. Are bacterial volatile compounds poisonous odors to a fungal pathogen *Botrytis cinerea*, alarm signals to Arabidopsis seedlings for eliciting induced resistance, or both?[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7:196.
- [54] KOTTB M, GIGOLASHVILI T, GROBKINSKY D K, et al. Trichoderma volatiles effecting Arabidopsis: From inhibition to protection against phytopathogenic fungi[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6:995.
- [55] TAHIR H A S, GU Q, WU H J, et al. *Bacillus* volatiles adversely affect the physiology and ultra-structure of *Ralstonia solanacearum* and induce systemic resistance in tobacco against bacterial wilt[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7:40481.
- [56] KONG H G, SHIN T S, KIM T H, et al. Stereoisomers of the bacterial volatile compound 2, 3-butanediol differently elicit systemic defense responses of pepper against multiple viruses in the field[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:90.

- [57] D'ALESSANDRO M, ERB M, TON J, et al. Volatiles produced by soil-borne endophytic bacteria increase plant pathogen resistance and affect tritrophic interactions[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(4):813–826.
- [58] GÓMEZ-TENORIO M A, ZANÓN M J, DE CARA M, et al. Efficacy of dimethyl disulfide (DMDS) against *Meloidogyne* sp. and three formae speciales of *Fusarium oxysporum* under controlled conditions[J]. *Crop Protection*, 2015, 78:263–269.
- [59] HUANG C J, TSAY J F, CHANG S Y, et al. Dimethyl disulfide is an induced systemic resistance elicitor produced by *Bacillus cereus* C1L [J]. *Pest Management Science*, 2012, 68(9):1306–1310.
- [60] RAZA W, MEI X L, WEI Z, et al. Profiling of soil volatile organic compounds after long-term application of inorganic, organic and organic-inorganic mixed fertilizers and their effect on plant growth[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 607/608:326–338.
- [61] KANCHISWAMY C N, MALNOY M, MAFFEI M E. Chemical diversity of microbial volatiles and their potential for plant growth and productivity[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:151.
- [62] HAN D W, YAN D D, WANG Q X, et al. Effects of soil type, temperature, moisture, application dose, fertilizer, and organic amendments on chemical properties and biodegradation of dimethyl disulfide in soil [J]. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(12):4282–4290.
- [63] SOM S, WILLETT D S, ALBORN H T. Dynamics of belowground volatile diffusion and degradation[J]. *Rhizosphere*, 2017, 4:70–74.
- [64] JONES S E, HO L, REES C A, et al. *Streptomyces* exploration is triggered by fungal interactions and volatile signals[J]. *eLIFE*, 2017, 6:e21738.
- [65] VAN AGTMAAL M, VAN OS G J, HOL W H G, et al. Legacy effects of anaerobic soil disinfestation on soil bacterial community composition and production of pathogen-suppressing volatiles[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6:701.
- [66] LAZAZZARA V, PERAZZOLLI M, PERTOT I, et al. Growth media affect the volatilome and antimicrobial activity against *Phytophthora infestans* in four *Lysobacter* type strains[J]. *Microbiological Research*, 2017, 201:52–62.
- [67] LEFF J W, FIERER N. Volatile organic compound (VOC) emissions from soil and litter samples[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(7):1629–1636.
- [68] WANG J N, MEI X L, WEI Z, et al. Effect of bacterial intra-species community interactions on the production and activity of volatile organic compounds[J]. *Soil Ecology Letters*, 2021, 3(1):32–41.
- [69] STROBEL G A, DIRKSE E, SEARS J, et al. Volatile antimicrobials from *Muscador albus*, a novel endophytic fungus[J]. *Microbiology*, 2001, 147(11):2943–2950.
- [70] GEISEN S, KOLLER R, HÜNNINGHAUS M, et al. The soil food web revisited: Diverse and widespread mycophagous soil protists[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 94:10–18.
- [71] KAI M, HAUSTEIN M, MOLINA F, et al. Bacterial volatiles and their action potential[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2009, 81(6):1001–1012.
- [72] XIONG W, SONG Y Q, YANG K M, et al. Rhizosphere protists are key determinants of plant health[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1):27.

(责任编辑:李丹)