

DOI: 10.16861/j.cnki.zggc.2024.0167

魔芋软腐病病株与健株根系分泌物比较分析

周洁¹, 赵清华², 张杰³, 杨朝柱², 齐传东¹, 郭凤领¹, 吴金平¹

(1. 农业农村部高山蔬菜生态栽培重点实验室·湖北省蔬菜种质创新与遗传改良重点实验室·湖北省农业科学院经济作物研究所 武汉 430064; 2. 恩施州农业科学院 湖北恩施 445000; 3. 襄阳市农业科学院 湖北襄阳 441000)

摘要: 软腐病是魔芋栽培中危害最严重的病害之一, 目前无有效防控药剂。为了解软腐病病害发生与魔芋根系分泌物变化之间的关系, 利用超高效液相色谱串联傅里叶变换质谱(UHPLC-Q Exactive HF-X)分析魔芋健康植株(HK)与软腐病病株(DK)根系分泌物的差异。结果表明, 健康与发病植株根系分泌物显著不同, 鉴定到的差异代谢物有340种。HK中特有的代谢物有9种, 其中苯丙烷和聚酮化合物有助于提高植物自身抗病性; DK中特有的代谢物有7种, 其中麦芽六糖、乳糖-N-岩藻糖III有助于软腐病病菌识别、侵染魔芋根系。差异代谢通路聚类分析结果表明, 与代谢途径相关的代谢物有212种, 其中参与柠檬酸循环的柠檬酸含量在HK中上调, 高于DK。研究结果为利用根系次生代谢物进行软腐病防控研究提供理论依据。

关键词: 魔芋; 根系分泌物; 软腐病

中图分类号: S632.3

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2024)11-145-08

Comparative analysis of root exudates between healthy and soft rot diseased *Amorphophallus konjac*

ZHOU Jie¹, ZHAO Qinghua², ZHANG Jie³, YANG Chaozhu², QI Chuandong¹, GUO Fengling¹, WU Jinping¹

(1. Key Laboratory of Ecological Cultivation on Alpine Vegetables, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Hubei Key Laboratory of Vegetable Germplasm Enhancement and Genetic Improvement/Institute of Economic Crops, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430064, Hubei, China; 2. Enshi Academy of Agricultural Sciences, Enshi 445000, Hubei, China; 3. Xiangyang Academy of Agricultural Sciences, Xiangyang 441000, Hubei, China)

Abstract: Soft rot is one of the most serious diseases in konjac cultivation, and there is currently no effective chemical agents. In order to understand the relationship between the changes of konjac root exudates induced by soft rot disease, the differences of root exudates between healthy (HK) and soft rot diseased konjac (DK) were analyzed by high-performance liquid chromatography tandem mass Fourier transform (UHPLC-q Exactive HF-X). The results showed that the root exudates of healthy and diseased konjac were significantly different, and 340 different metabolites were identified. There were 9 special metabolites in HK, among which phenylpropane and polyketone compounds were helpful to improve the disease resistance of plants. There were 7 special metabolites in DK, among which maltohexaose and lacto-N-fucopentaose III contributed to the recognition and infection of soft rot bacteria in konjac roots. Cluster analysis of differential metabolic pathways revealed that there were 212 metabolites related to metabolic pathways, among which the tricarboxylic acid cycle of citric acid was up-regulated in HK, higher than in DK. The research results provide a theoretical basis for the use of secondary metabolites in root for soft rot prevention and control.

Key words: Konjac; Root exudates; Soft rot diseased

魔芋(*Amorphophallus konjac*)是天南星科多年生草本植物, 在栽培学上属于薯芋类作物, 是目前发现的唯一高含葡甘聚糖的植物^[1]。魔芋葡甘聚糖

可广泛应用于食品、化工、医药、环保、造纸、石油等行业, 具有较高的应用价值^[2]。我国魔芋主要种植区域为云南、贵州、四川、陕西、湖北等的贫困山区,

收稿日期: 2024-03-14; 修回日期: 2024-04-25

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32072558); 湖北省种业高质量发展专项; 湖北省农业科技创新中心创新团队项目(2021-620-000-001-01)

作者简介: 周洁, 女, 助理研究员, 研究方向为特色薯芋类蔬菜种质资源挖掘与利用。E-mail: 384881257@qq.com

通信作者: 吴金平, 女, 研究员, 研究方向为特色薯芋类蔬菜种质资源挖掘与利用。E-mail: 274184394@qq.com

由于产值较高,已成为脱贫致富和乡村振兴的支柱产业。据中国魔芋协会统计,2022年我国魔芋种植面积约14.6万 hm^2 ,总产值150多亿元,但在种植过程中,软腐病频发,轻则减产20%~30%,重则绝收,是目前魔芋种植的最大障碍。因此,如何有效降低该病害的发病率,是魔芋种植业急待解决的关键问题。

土壤与根系相关的微生物是植物健康状况的重要组成部分^[1]。前期研究表明,软腐病菌侵染显著改变魔芋根系内生和根际土壤细菌的群落结构,同时降低细菌群落丰度和多样性^[4-5]。植物通过向根际分泌低分子质量的有机化合物来形成周围的微生物群落^[6]。根系分泌物可作为引发植物与根瘤菌和菌根真菌共生的信号^[7];番茄青枯菌的入侵导致番茄根系分泌物中酚类物质增加^[8],番茄叶片受到病原菌侵染后,可增加根系苹果酸释放量,更多苹果酸进入根际后可以招募更多的有益菌向根际聚集,从而使番茄植株对病害产生防御反应^[9]。因此,植物可以通过修改根系分泌物的模式来招募有益的根际群落,从而有利于自身生长^[7]。然而魔芋在受到软腐病菌侵染后根系分泌物如何受到影响的研究尚未见报道。笔者通过利用LC-MS技术分析魔芋软腐病病株、健康植株根系分泌物的差异,进一步明确软腐病与魔芋根系分泌物的关系,为下一步药剂施用、土壤养分调控、轮间作植物选择等病害防控提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 材料

魔芋品种为清江花魔芋,由恩施州农业科学院魔芋研究所提供,种芋质量约100 g。2023年4月15日,芋种植于湖北省恩施土家族苗族自治州农业高新区1号露地,面积约300 m^2 ,魔芋株距40 cm,行距60 cm。日常田间栽培管理。

1.2 收集根系分泌物

2023年7月28日,调查发现魔芋软腐病发病率在20%左右,按照五点取样法每点分别随机选取长势均匀的健康植株(HK)、软腐病病株(DK)各1株,小心挖出魔芋。使用短期水培养收集法^[10],用自来水冲洗附着在根系表面的土壤,用蒸馏水冲洗根3次。将5株魔芋放入一个500 mL圆锥形烧瓶中,根部浸泡在300 mL蒸馏水中。在通风条件下繁育6 h后,将培养液冷冻干燥后储存在-80 $^{\circ}\text{C}$ 冰箱,备用。

1.3 样本制备

取50 mg固体样本于2 mL离心管中,加入一颗直径6 mm的研磨珠。通过含0.02 $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 内标(L-2-氯苯丙氨酸)的400 μL 提取液(甲醇与水体积比4:1)进行代谢产物提取。样本溶液于冷冻组织研磨仪研磨6 min(-10 $^{\circ}\text{C}$, 50 Hz),然后低温超声提取30 min(5 $^{\circ}\text{C}$, 40 kHz)。将样品静置于-20 $^{\circ}\text{C}$, 30 min后,离心15 min(4 $^{\circ}\text{C}$, 13 000 $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$),吸取上清液至带内插管的进样小瓶中上机分析。

1.4 定性分析根系分泌物

委托上海美吉生物医药科技有限公司进行根系分泌物的代谢组提取、测定和分析。LC-MS原始数据导入代谢组学处理软件Progenesis Q1(Waters Corporation, Milford, USA)进行基线过滤、峰识别、积分、保留时间校正、峰对齐,最终得到一个保留时间、质荷比和峰强度的数据矩阵,同时将MS质谱信息与代谢公共数据库HMDB(<http://www.hmdb.ca/>)和Metlin(<https://metlin.scripps.edu/>)以及美吉自建库进行匹配,得到代谢物信息。搜库后的矩阵数据上传美吉生物云平台(<https://cloud.majorbio.com>)进行数据分析。首先进行数据预处理,数据矩阵用80%规则来去除缺失值,即保留至少一组样品中非零值80%以上的变量,再进行填补空缺值(原始矩阵中最小值填补空缺值),为减小样品制备及仪器不稳定带来的误差,用总和归一化法对样本质谱峰的响应强度进行归一化处理,得到归一化后的数据矩阵。同时删除QC样本相对标准偏差(RSD)>30%的变量,并进行log₁₀对数化处理,得到最终用于后续分析的数据矩阵。

1.5 数据分析

采用R软件包ropls(Version1.6.2)进行主成分分析(PCA)和正交最小偏二乘判别分析(OPLS-DA),使用7次循环交互验证来评估模型的稳定性,并进行student's *t*检验和差异倍数分析。差异代谢物的选择基于OPLS-DA模型得到的变量权重值(VIP)和student's *t*检验*p*值来确定,设置VIP>1、*p*<0.05的代谢物为差异代谢物。

差异代谢物通过KEGG数据库(<https://www.kegg.jp/kegg/pathway.html>)进行代谢通路注释,获得差异代谢物参与的代谢通路。采用Python软件包scipy.stats进行通路富集分析,并通过Fisher进行精确检验,获得与试验处理最相关的生物学途径。

2 结果与分析

2.1 主成分分析

由图1可知,健康与发病植株阴阳离子分离程度明显,说明健康与发病植株根系分泌物显著不同。由OPLS-DA模型参数可知,阳离子、阴离子模型参数值分别为0.90~1.00,0.85~1.00,其数值大于0.5接近1,均满足此次OPLS-DA模型稳定可靠的要求。

2.2 健康与发病植株根系分泌物中差异代谢物筛选与鉴定

差异代谢物的筛选条件在设置为 $p < 0.05$ 、VIP >

1、上调/下调差异倍数>1的情况下,全部满足差异筛选条件的阳离子峰是4273个,鉴定到的有名称的差异代谢物是149个,其中上调75个,下调74个(图2-a);全部满足差异筛选条件的阴离子峰是5799个,鉴定到的有名称的差异代谢物是191个,其中上调111个,下调80个(图2-b)。

根据HMDB Superclass分类规则,检测的代谢物中含量最多的为脂质和类脂分子(lipids and lipid-like molecules),有108种,占比40.15%;苯丙烷和聚酮化合物(phenylpropanoids and polyketides)40种,占比14.87%;有机杂环化合物(organoheterocyclic compounds)31种,占比11.52%;有机氧化合物

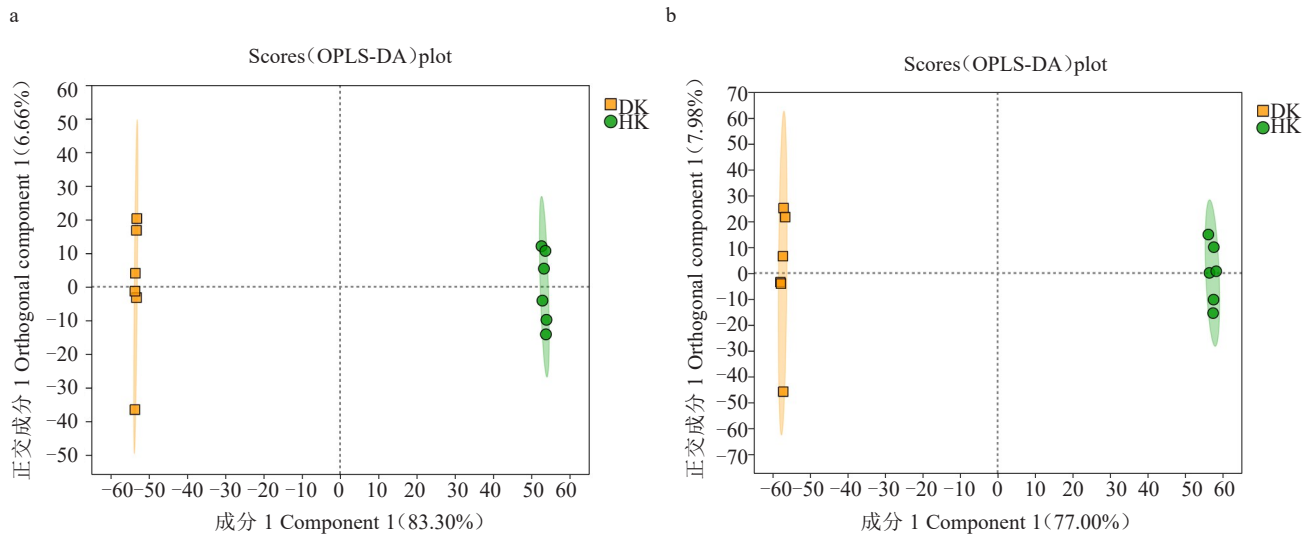


图1 不同样本阳离子(a)和阴离子(b)OPLS-DA得分图
Fig. 1 OPLS-DA analysis plots of cations(a)and anions(b)of different samples

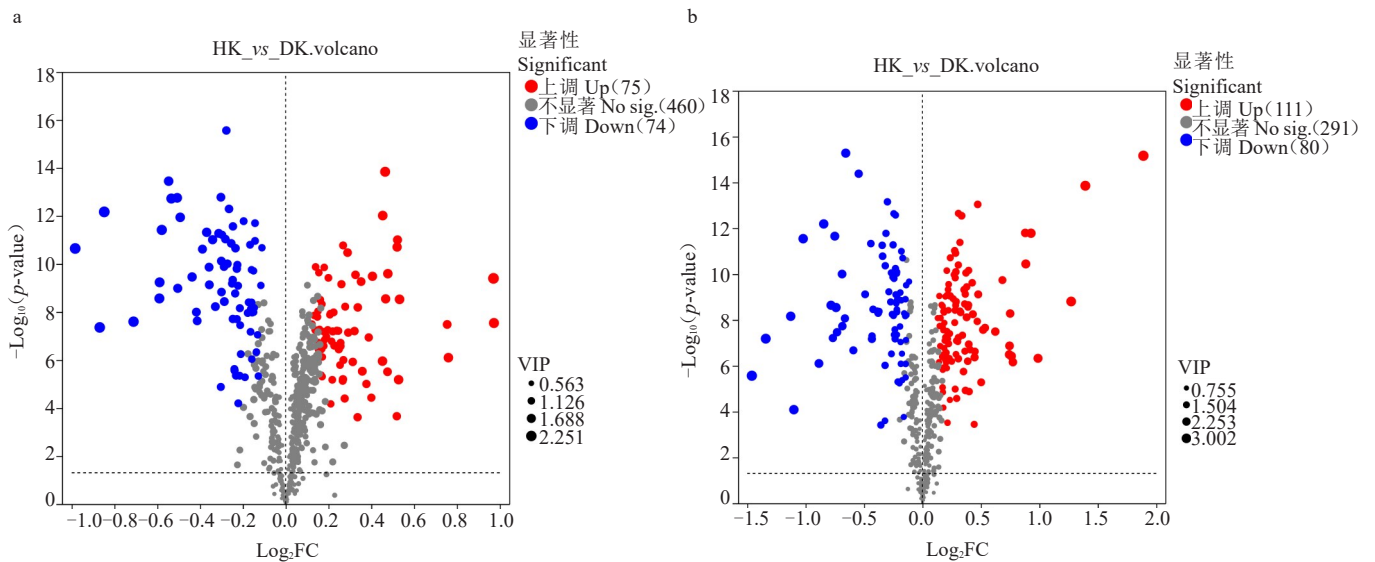


图2 健康和软腐病魔芋根系相关的差异代谢物阳离子(a)和阴离子(b)火山图
Fig. 2 The volcanic plots of differential metabolites under cation(a)and anion(b) modes between healthy and soft rot diseased konjac roots

(organic oxygen compounds)28种,占比10.41%;有机酸及其衍生物(organic acids and derivatives)27种,占比10.04%;苯环类化合物(benzenoids)14种,占比5.20%;核苷、核苷酸和类似物(nucleosides, nucleotides and analogue)13种,占比4.83%;有机氮化合物(organic nitrogen compounds)7种,占比

2.60%;生物碱及其衍生物(alkaloids and derivatives)1种,占比0.37%(图3)。在 $p<0.05$ 、VIP>1、上调/下调差异倍数>1.5的情况下,比较健康魔芋与发病魔芋根系物,发现代谢物下调特有的脂质和类脂分子,上调特有的有机酸及其衍生物,核苷、核苷酸和类似物(表1)。

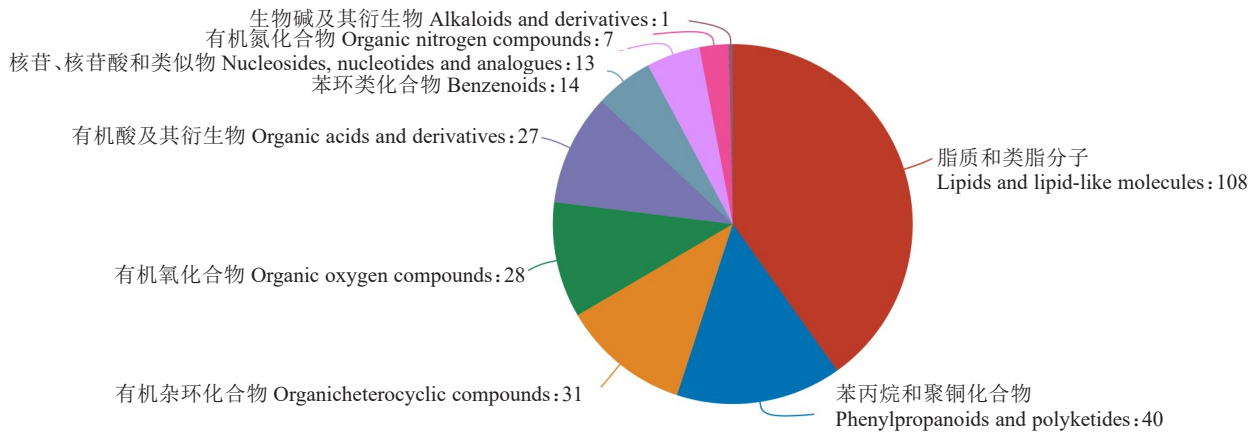


图3 HMDB 化合物分类统计

Fig. 3 Classification statistics of HMDB compounds

韦恩图可以直观表示代谢组中的共有差异代谢物以及特有差异代谢物。由图4-a可知, HK与DK共同拥有的阳离子差异代谢物有619种; HK特有的代谢物有5种, 分别为6-[(1Z)-2-羟基-3-氧代-1-烯基-1-基]-7-甲氧基-2H-色胺-2-酮{6-[(1Z)-2-hydroxy-3-oxobut-1-en-1-yl]-7-methoxy-2H-chromen-2-ketone}、荷包牡丹黄酮(budleoflavanoloside)、4-O-去甲基-13-二氢阿霉素(4-O-Demethyl-13-dihydroadriamycinone)、粗皂甙L(tuberoside L)和3'-氨基-3'-脱氧亚胺葡萄糖苷酸(3'-amino-3'-deoxythimidine glucuronide); DK特有的代谢物有2种, 分别为二酰甘油[18:0/20:4(8Z, 11Z, 14Z, 17Z)/0:0]{DG[18:0/20:4(8Z, 11Z, 14Z, 17Z)/0:0]}和35-氨基-30, 31, 32, 33, 34-戊醇(35-aminobacteriohopane-30, 31, 32, 33, 34-pentol)。由图4-b可知, HK与DK共同拥有的阴离子代谢物有484种; DK特有的代谢物有5种, 分别为麦芽六糖(maltohexaose)、溶血磷脂酰胆碱(16:0)[lysoPC(16:0)]、溶血磷脂酰胆碱[18:2(9Z, 12Z)]{lysoPC[18:2(9Z, 12Z)]}、7, 8-二氢呕吐叶酚9-[鼠李糖基-(1->6)-葡萄糖苷]{7, 8-dihydrovomifoliol 9-[rhamnosyl-(1->6)-glucoside]}、乳糖-N-岩藻糖III(lacto-N-fucopentaose III); HK特有的代谢物有4

种, 分别为二磷酸腺苷(ADP)、鸟苷二磷酸腺苷(guanosine diphosphate adenosine)、雌马酚(equol)、二磷酸胞苷(cytidine diphosphate)。HK特有代谢物分类为苯丙烷和聚酮化合物, 核苷、核苷酸和类似物; DK特有代谢物分类为有机氧化合物(表2)。

2.3 健康与发病植株根系分泌物的差异代谢物相关通路分析

对健康与发病植株根系分泌物的差异代谢物进行功能通路的统计, 共匹配到3条功能通路, 分别是代谢(metabolism)、遗传信息处理(genetic information processing)、环境信息处理(environmental information processing), 与代谢途径相关的代谢物有212种(表3)。对本研究鉴定到的差异代谢物的代谢通路进行统计, 代谢物显著富集的功能通路有2条, 分别是代谢通路中的玉米素生物合成(zeatin biosynthesis)、柠檬酸循环(citrate cycle)和嘌呤代谢(purine metabolism)及环境信息处理通路中的ABC转运蛋白(ABC transporters)。HK与DK相比, 上调的代谢物有ADP、柠檬酸、2-羟基腺嘌呤、L-天(门)冬氨酸, 下调的代谢物有S-腺苷甲硫氨酸、尿酸和脱氧胞苷, 其中只有柠檬酸参与的柠檬酸循环为上调(表4)。

表1 魔芋根系分泌物的LC-MS鉴定结果

Table 1 LC-MS identification results of konjac root exudates

代谢物 Metabolite	FC(HK/DK)	二级分类 Superclass
麦芽六糖 Maltohexaose	0.395	有机氧化合物
麦芽糖 Maltopentaose	0.581	Organic oxygen compound
2, 2, 6, 7-四甲基双环[4.3.0] nona-1(9), 4-dien-8-one 2, 2, 6, 7-Tetramethylbicyclo[4.3.0]nona-1(9), 4-dien-8-one	0.557	
甘露三糖 Manninotriose	0.634	
麦芽四糖 Maltotetraose	0.364	
乳糖-N-岩藻糖 III Lacto-N-fucopentaose III	0.493	
扁豆甾醇内酯 Dolicholide	0.506	
麦芽三糖 Maltotriose	0.611	
3, 4, 5-三羟基-6-[4-羟基-3-(3-氧代丙烯-1-烯基)苯氧基]氧烷-2-羧酸 3, 4, 5-trihydroxy-6-[4-hydroxy-3-(3-oxoprop-1-en-1-yl)phenoxy]oxane-2-carboxylic acid	1.676	
6-(1-苯并呋喃-4-氧基)-3, 4, 5-三羟基氧烷-2-羧酸 6-(1-benzofuran-4-yloxy)-3, 4, 5-trihydroxyoxane-2-carboxylic acid	1.673	
溶血磷脂酸(0:0/16:0) LysoPA(0:0/16:0)	0.594	脂类和类脂分子
茄碱 Solacauline	0.622	Lipid and lipid-like molecule
鼠李糖苷 Neryl rhamnosyl-glucoside	0.541	
PE (P-16:0/16:1(9Z))	0.466	
溶血磷脂酰胆碱 [18:2(9Z, 12Z)] LysoPC [18:2(9Z, 12Z)]	0.458	
沙门菌素 Sarmentosin	0.631	
1-亚油酰甘油磷酸胆碱 1-Linoleoylglycerophosphocholine	0.664	
溶血磷脂酰胆碱 [16:1(9Z)] LysoPC [16:1(9Z)]	0.665	
(2-萘氧基)乙酸 (2-Naphthalenyloxy)acetic acid	0.588	苯系物
2-甲氧基-9-苯基-1H-苯基-1-酮 2-Methoxy-9-phenyl-1H-phenalen-1-ketone	0.664	Benzenoid
舒林达砒 Sulindac sulfone	1.710	
3,4,5-三羟基-6-[[5-羟基-14-甲氧基-6-(3-甲基但-2-烯-1-基)-8,17-二氧四环[8.7.0.0? , ? . 0? , ?]十七烷-2(7),3,5,11,13,15-六烯-13-基]氧基]氧烷-2-羧酸 3, 4, 5-trihydroxy-6-[[5-hydroxy-14-methoxy-6-(3-methylbut-2-en-1-yl)-8,17-dioxatetracyclo[8.7.0.0? , ? . 0? , ?]heptadeca-2(7),3,5,11,13,15-hexaen-13-yl]oxy]oxane-2-carboxylic acid	0.621	苯丙素和聚酮 Phenylpropanoid and polyketide
玉米赤霉烯酮 4-硫酸盐 Zearalenone 4-sulfate	0.603	
6-{4-[3-(4,5-二羟基-7-甲氧基-2,2-二甲基-3,4-二氢-2H-1-苯并吡喃-6-基)-3-氧丙基]苯氧基}-3,4,5-三羟基氧烷-2-羧酸 6-{4-[3-(4,5-dihydroxy-7-methoxy-2,2-dimethyl-3,4-dihydro-2H-1-benzopyran-6-yl)-3-oxopropyl]phenoxy}-3,4,5-trihydroxyoxane-2-carboxylic acid	0.548	
2-(2,4-二羟基-5-甲氧基苯基)-3-(3,7-二甲基-2,6-二烯-1-基)-7-羟基-8-(3-甲基但-2-烯-1-基)-4H-色素-4-酮 2-(2,4-dihydroxy-5-methoxyphenyl)-3-(3,7-dimethylocta-2,6-dien-1-yl)-7-hydroxy-8-(3-methylbut-2-en-1-yl)-4H-chromen-4-ketone	1.682	
3,4,5-三羟基-6-({15-甲氧基-13-氧代-6,8,20-三氧五环[10.8.0.0? , ? . 0? , ? . 0? , ? ?]二氯-1,9,11,14,16,18-六烯-11-基}氧)氧烷-2-羧酸 3, 4, 5-trihydroxy-6-({15-methoxy-13-oxo-6,8,20-trioxapentacyclo[10.8.0.0? , ? . 0? , ? . 0? , ? ?]jicosa-1,9,11,14,16,18-hexaen-11-yl}oxy)oxane-2-carboxylic acid	1.540	
二磷酸鸟苷腺苷 Guanosine diphosphate adenosine	1.903	核苷、核苷酸及类似物
二磷酸腺苷 ADP	3.706	Nucleoside, nucleotide, and analogue
尿苷二磷酸-N-乙酰氨基葡萄糖 Uridine diphosphate-N-acetylglucosamine	1.694	
N2-乙酰基-L-鸟氨酸 N2-Acetyl-L-ornithine	1.606	有机酸及其衍生物
苯甲酰甘氨酸 Behenoylglycine	1.960	Organic acids and derivative
同亚精胺 Homospermidine	1.694	有机氮化合物
N,N'-双(3-氨基丙基)腐胺 N,N'-bis(3-aminopropyl)butane-1,4-diamine	1.687	Organic nitrogen compound

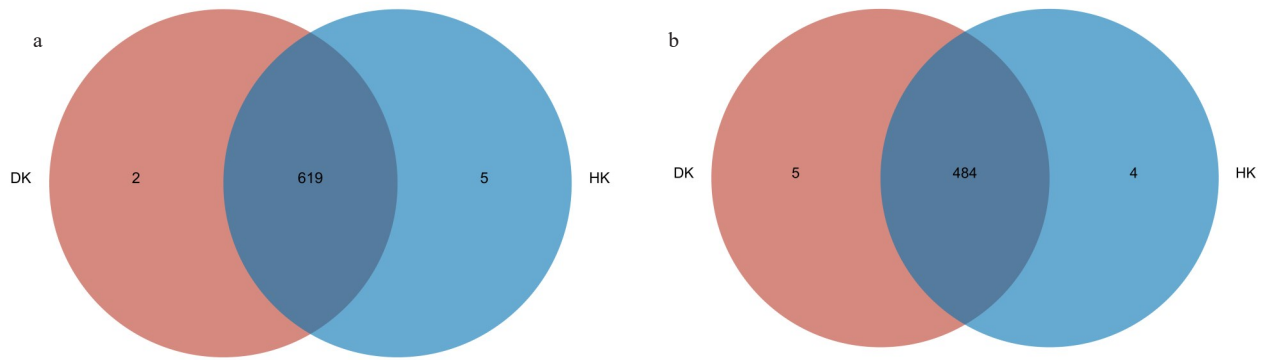


图4 健康魔芋与发病魔芋根系代谢物阳离子(a)和阴离子(b)韦恩图

Fig. 4 Venn diagram of cations(a) and anions(b) of healthy and soft rot diseased konjac root metabolites

表2 健康与软腐病魔芋植株差异根系分泌物在HMDB中的层级分类

Table 2 Hierarchical classification of differential root exudates for healthy and soft rot diseased konjac in HMDB

代谢物 Metabolite	HMDB 二级分类 HMDB superclass
粗皂甙 L Tuberoside L	脂类和类脂分子 Lipid and lipid-like molecule
6-[(1Z)-2-羟基-3-氧代-1-烯基-1-基]-7-甲氧基-2H-色胺-2-酮 6-[(1Z)-2-hydroxy-3-oxobut-1-en-1-yl]-7-methoxy-2H-chromen-2-ketone	苯丙素和聚酮 Phenylpropanoid and polyketide
雌马酚 Equol	
3'-氨基-3'-脱氧亚胺葡萄糖苷酸 3'-Amino-3'-deoxythimidine glucuronide	核苷、核苷酸及类似物 Nucleoside, nucleotide, and analogue
二磷酸腺苷 ADP	
鸟苷二磷酸腺苷 Guanosine diphosphate adenosine	
荷包牡丹黄酮 Buddleoflavonolioside	-
4-O-去甲基-13-二氢阿霉素 4-O-Demethyl-13-dihydroadriamycinone	-
二磷酸胞苷 Cytidine diphosphate (CDP)	-
35-氨基-30, 31, 32, 33, 34-戊醇 35-aminobacteriohopane-30, 31, 32, 33, 34-pentol	-
二酰甘油 (18:0/20:4(8Z, 11Z, 14Z, 17Z)/0:0)DG(18:0/20:4(8Z, 11Z, 14Z, 17Z)/0:0)	-
溶血磷脂酰胆碱(16:0) LysoPC(16:0)	-
7,8-二氢呕吐叶酚 9-[鼠李糖基-(1->6))-葡萄糖苷] 7, 8-Dihydrovomifoliol 9-[rhamnosyl-(1->6)-glucoside]	-
麦芽六糖 Maltohexaose	有机氧化合物 Organic oxygen compound
乳糖-N-岩藻糖 III Lacto-N-fucopentaose III	
溶血磷脂酰胆碱[18:2(9Z, 12Z)] LysoPC[18:2(9Z, 12Z)]	脂类和类脂分子 Lipid and lipid-like molecule

注：-代表该代谢物没有二级分类。

Note: - indicates that there is no superclass about the metabolite.

表3 健康魔芋与软腐病魔芋根系代谢通路注释表

Table 3 Annotated metabolic pathways of root exudates for healthy and soft rot diseased konjac

第一类 First category	第二类 Second category	数目 Number
环境信息处理 Environmental information processing	膜运输 Membrane transport	13
	信号转导 Signal transduction	4
遗传信息处理 Genetic information processing	折叠、分类和降解 Folding, sorting and degradation	1
	翻译 Translation	7
代谢 Metabolism	氨基酸代谢 Amino acid metabolism	48
	其他次生代谢物的生物合成 Biosynthesis of other secondary metabolites	28
	糖代谢 Carbohydrate metabolism	17
	能量代谢 Energy metabolism	7
	脂质代谢 Lipid metabolism	34
	辅助因子和维生素代谢 Metabolism of cofactors and vitamins	16
	其他氨基酸的代谢 Metabolism of other amino acids	14
	萜类和多酮类化合物的代谢 Metabolism of terpenoids and polyketides	8
	核苷酸代谢 Nucleotide metabolism	15
Total 合计		212

表4 差异代谢物参与的代谢通路

Table 4 Metabolic pathways involved in differential metabolites

分子式 Formula	代谢物 Metabolite	FC (HK/DK)	第一类 First category	第二类 Second category	通路描述 Pathway description	通路编号 Pathway_ID
C ₁₅ H ₂₃ N ₆ O ₅ S	S-腺苷甲硫氨酸 S-adenosine methionine	0.878	代谢 Metabolism	萜类和多酮类化合物的代谢 Metabolism of terpenoids and polyketides	玉米素生物合成 Zeatin biosynthesis	map00908
C ₁₀ H ₁₅ N ₅ O ₁₀ P ₂	二磷酸腺苷 ADP	3.706				
C ₆ H ₈ O ₇	柠檬酸 Citric acid	1.433	代谢 Metabolism	糖代谢 Carbohydrate metabolism	柠檬酸循环 Citrate cycle (TCA cycle)	map00020
C ₅ H ₄ N ₄ O ₃	尿酸 Uric acid	0.801	代谢 Metabolism	核苷酸代谢 Nucleotide metabolism	嘌呤代谢 Purine metabolism	map00230
C ₅ H ₅ N ₅ O	2-羟基腺嘌呤 2-hydroxyadenine	1.090				
C ₉ H ₁₃ N ₃ O ₄	脱氧胞苷 Deoxycytidine	0.780	环境信息处理 Environmental information processing	膜运输 Membrane transport	ABC 转运蛋白 ABC transporters	map02010
C ₄ H ₇ NO ₄	L-天(门)冬氨酸 L-aspartate	1.157				

3 讨论与结论

已有研究表明,根系分泌物是植物与土壤及土传病菌相互作用的桥梁,而化学趋向性是许多病原菌感受寄主植物信号并成功侵入寄主的重要方式^[11-13]。Chen 等^[14]研究表明,抗病黄瓜的根系分泌物中糖类物质较少,对尖孢镰刀菌产生抑制作用;而感病、中抗黄瓜的根系分泌物中糖类物质较多,从而促进病原菌的生长。在本研究中,笔者发现在软腐病病株(DK)根系分泌物中特有代谢物麦芽六糖、乳糖-N-岩藻糖 III,这可能是糖类物质有助于软腐病病菌在魔芋根际及根表面定殖与繁殖,从而导致魔芋发病的原因,这与张爱华等^[15]研究发现糖类对人参细菌性软腐病病菌有明显的趋化作用观点相一致。

根系分泌物是调控土壤微生物群落的关键因素,不仅可以作为碳源为土壤中的微生物提供营养和能量,而且可以作为信号物质吸引或排斥特异的微生物^[16-17]。Hao 等^[18]研究表明,在水稻和西瓜间作系统中,水稻根系分泌物中的香豆酸可以抑制西瓜枯萎病病原菌的孢子萌发,从而降低西瓜枯萎病的发病率;De 等^[19]研究表明,生防菌荧光假单胞菌对番茄分泌物中的苹果酸、柠檬酸表现出明显的趋化性;Rudrappa 等^[20]研究表明,拟南芥受病原菌侵染后根系会分泌苹果酸,而苹果酸可以特异地吸引有益的枯草芽孢杆菌并诱导其定殖,从而达到自卫的目的。本研究通过对健康魔芋与软腐病魔芋根系分泌物代谢进行比较,发现在健康魔芋中柠檬酸参与的柠檬酸代谢上调,这可能是柠檬酸诱导拮抗菌

的趋化反应和生物膜形成,通过与病原菌进行生态位的竞争而发挥生防作用^[21]。

苯丙烷化合物是衍生自肉桂酸的天然产物,可以预先形成或诱导针对病原体感染的物理和化学屏障,并分泌最终可以诱导植物防御相关基因表达的信号分子^[22]。而聚酮化合物是次级代谢产物中最大的一类,包括大环内酯、四环类、萜醌类和聚醚类在内的许多化合物,这些化合物能有效提高作物抗病性^[23]。笔者在本研究中发现,健康魔芋特有的代谢物分类为苯丙烷和聚酮化合物,而这些物质有助于诱导植物免疫应答^[24],从而有助于增强魔芋对软腐病病菌侵染的抗性,最终植株呈现出健康状态。

综上所述,根系分泌物是影响植物与微生物互动的重要因素,植物通过调控微生物群落结构,微生物也通过改变植物根系分泌物的组分达到利于自身生存的目的^[25]。笔者通过健康、发病魔芋根系分泌物差异的研究,发现发病魔芋根系分泌物中糖代谢物增多,而健康魔芋根系的柠檬酸、苯丙烷和聚酮化合物上调,那么在软腐病防控中是否可以通过增施柠檬酸、苯丙烷或聚酮化合物,从而提高魔芋抗病性,还需要进一步研究。

参考文献

- [1] 王红岩,杨殿林,郭邦利,等.魔芋绿色防病高效栽培技术[J].中国生物防治学报,2019,35(6):987-991
- [2] LI T, WEI W G, SHAO W, et al. Lead and other elemental content of normal and *Erwinia carotovora* infected *Amorphallus konjac* corms[J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2010, 84, 744-748.
- [3] PAREDES S H, LEBEIS S L. Giving back to the community: Microbial mechanisms of plant-soil interactions[J]. Functional Ecology, 2016, 30(7), 1043-1052.

- [4] WU J P, JIAO Z B, ZHOU J, et al. Analysis of bacterial communities in rhizosphere soil of continuously cropped healthy and diseased konjac[J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2017, 33(7): 134.
- [5] HE F. Response of root-associated bacterial communities to different degrees of soft rot damage in *Amorphophallus konjac* under a *Robinia pseudoacacia* plantation[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 652758.
- [6] CARVALHAIS L C, DENNIS P G, BADRI D V, et al. Linking jasmonic acid signaling, root exudates, and rhizosphere microbiomes[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2015, 28(9): 1049-1058.
- [7] YUAN J, ZHAO J, WEN T, et al. Root exudates drive the soil-borne legacy of aboveground pathogen infection[J]. Microbiome, 2018, 6: 156.
- [8] GU Y A, WANG X F, YANG T J, et al. Chemical structure predicts the effect of plant-derived low-molecular weight compounds on soil microbiome structure and pathogen suppression[J]. Functional Ecology, 2020, 34(10): 2158-2169.
- [9] BERENDSEN R L, VISMANS G, YU K, et al. Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium[J]. Isme Journal, 2018, 12(6): 1496-1507.
- [10] VALENTINUZZI F, PII Y, VIGANI G, et al. Phosphorus and iron deficiencies induce a metabolic reprogramming and affect the exudation traits of the woody plant *Fragaria* × *ananassa*[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(20): 6483-6495.
- [11] LUO Z, YANG X S, LI J, et al. Divergent effects of fertilizer regimes on taxonomic and functional compositions of rhizosphere bacteria and fungi in *Phoebe bournei* young plantations are associated with root exudates[J]. Forests, 2023, 14(1): 126.
- [12] XU Y J, CHEN Z, LI X Y, et al. Mycorrhizal fungi alter root exudation to cultivate a beneficial microbiome for plant growth[J]. Functional Ecology, 2023, 37(3): 664-675.
- [13] 任改弟, 王光飞, 马艳. 根系分泌物与土传病害的关系研究进展[J]. 土壤, 2021, 53(2): 229-235.
- [14] CHEN S C, REN J J, ZHAO H J, et al. *Trichoderma harzianum* improves defense against *Fusarium oxysporum* by regulating ROS and RNS metabolism, redox balance, and energy flow in cucumber roots[J]. Phytopathology, 2019, 109(6): 972-982.
- [15] 张爱华, 安宁波, 雷锋杰, 等. 细菌性软腐菌对人参根系分泌物中糖类和氨基酸类的化学趋向性响应[J]. 中国中药杂志, 2016, 41(21): 3937-3941.
- [16] WETR T L, PERRY L G, GILROY S, et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms[J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57: 233-266.
- [17] BADRI D V, VIVANCO J M. Regulation and function of root exudates[J]. Plant Cell and Environment, 2009, 32(6): 666-681.
- [18] HAO W Y, REN L X, RAN W, et al. Allelopathic effects of root exudates from watermelon and rice plants on *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. Plant and Soil, 2010, 336(1/2): 485-497.
- [19] DE W S, VERMEIREN H, MULDER I H M, et al. Flagella-driven chemotaxis towards exudate components is an important trait for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2002, 15(11): 1173-1180.
- [20] RUDRAPPA T, CZYMMEK K J, PARE P W, et al. Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria[J]. Plant Physiology, 2008, 148(3): 1547-1556.
- [21] 张楠. 根际有益芽孢杆菌 N11 及 SQR9 与植物根系的互作研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [22] ZHANG W, YAN J Y, LI X H, et al. Transcriptional response of grapevine to infection with the fungal pathogen *Lasioidiplodia theobromae*[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 5387.
- [23] 冯健飞, 周日成, 郭兴庭, 等. 聚酮类化合物及其应用[J]. 现代农业科技, 2011(3): 24-26.
- [24] 游双梅. 应答顶枯病菌胁迫的葡萄微管蛋白变化及组学分析[D]. 重庆: 西南大学, 2022.
- [25] 张立猛, 计思贵, 焦永鸽, 等. 玉米根系分泌物对烟草黑胫病菌的抑制活性及其抑菌物质分析[J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(1): 115-122.