

农药对根际微生物群落的影响及潜在风险

陆 涛¹, 李 燕¹, 傅正伟², 钱海丰^{*1}

(1. 浙江工业大学 环境学院, 杭州 310032; 2. 浙江工业大学 生物工程学院, 杭州 310032)

摘 要: 农药残留是全球面临的重大环境问题。残留于土壤中的农药不仅直接影响植物生长, 也会扰乱植物根际微生物群落, 除草剂、杀虫剂和杀菌剂等农药均能影响根际微生物群落的结构和功能。本文综述了农药对根际微生物的影响, 揭示了农药可通过改变根际微生物间接影响植物生长的风险: 农药能改变与碳、氮、硫、磷循环相关根际微生物的丰度, 影响植物的营养摄取; 也可能抑制部分根际生防菌的生长, 改变相关致病菌的丰度并影响植物的免疫功能。研究农药对根际微生物的影响及潜在风险, 将有助于更全面评估农药的生态安全, 为农药安全创制和使用提供理论依据。

关键词: 根际微生物; 根系分泌物; 植物营养; 农药残留; 风险评估

中图分类号: S48; X820.4 文献标志码: A 文章编号: 1008-7303(2019)5-6-0865-06

Effects of pesticides on the rhizosphere microbial community and potential risks

LU Tao¹, LI Yan¹, FU Zhengwei², QIAN Haifeng^{*1}

(1. College of Environment, Zhejiang University of Technology, Hangzhou 310032, China; 2. College of Biotechnology and Bioengineering, Zhejiang University of Technology, Hangzhou 310032, China)

Abstract: Pesticide residue is a major environmental problem worldwide. Pesticide residue in soil not only directly affects plant growth, but also disturbs plant rhizosphere microbial community. Pesticides, including herbicides, insecticides and fungicides, can affect the structure and function of rhizosphere microbial community. In this review, the effects of various pesticides on the rhizosphere microbial community and the risks of indirect effects of pesticides on plant growth by changing rhizosphere microorganisms were summerized. Pesticides can change the abundance of rhizosphere microorganisms, which are related to the soil circulation of carbon, nitrogen, sulfur and phosphorus, and affect the nutrient intake of plants. Pesticides may also inhibit the growth of rhizosphere biocontrol bacteria, which with results in the changes of the abundance of related pathogens and the plant immunity. Studies on the effects of pesticides on rhizosphere microorganisms and their potential risks will help us to assess the ecological risk of pesticides more comprehensively provide theoretical basis for the discovery and safely use of pesticides.

收稿日期: 2019-07-11; 录用日期: 2019-08-29.

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFD0200503).

作者简介: 陆涛, 男, 博士, 讲师, 主要从事环境微生物研究, **E-mail:** lutao@zjut.edu.cn; *钱海丰, 通信作者 (Author for correspondence), 男, 博士, 教授, 主要从事环境毒理学和环境微生物研究, **E-mail:** hfqian@zjut.edu.cn

Keywords: rhizosphere microorganism; root secretion; plant nutrition; pesticide residue; risk assessment

农药是农产品产量和质量的保证。中国作为农药生产和使用大国,每公顷农田中农药的平均使用量为世界平均水平的1.5~4倍^[1]。农药在使用过程中通过吸附、沉降等方式残留于土壤中,对作物生长产生不利影响,已成为中国及其他地区面临的重大环境问题。土壤微生物是土壤生物肥力的核心、是土壤生命的调控者^[2]。根际是指植物根部周围,受根部影响的一块狭小区域,寄居于植物根际周围的根际微生物,由细菌、真菌、古生菌和病毒等组成,是地球上最复杂的生态系统之一^[3],被誉为植物第二套基因组,对植物生长、免疫举足轻重^[4]。农药的使用和残留同时也严重扰乱根际微生物,进一步影响作物生长。

在过去的研究中,农药毒理和生态风险评价常以植物个体或土壤(非根际)微生物为对象,较少涉及对植物微生物组的研究,特别是农药通过根际微生物对植物的间接影响。研究农药对根际微生物的影响,有助于更全面地对农药的生态风险进行评估。本文拟就近年来农药(包括除草剂、杀虫剂、杀菌剂等)影响根际微生物群落结构和功能的主要研究进展进行总结与分析,以期对农药生态风险评估体系的拓展提供参考。

1 根际微生物对植物的重要作用

根际微生物的生命活动可增加土壤中氮、磷、钾等营养元素的流动性,帮助植物顺利吸收营养,协同植物生长^[5-7];根际微生物又是植物的重要防线,助其抵御来自土壤病原体的攻击^[8],帮助植物“解毒”和“保健”,提高作物品质,适应环境变化^[9-10]。大部分根际微生物能在植物初级感染前和感染早期对抗土壤病原体:微生物通过分泌抗生素^[11]、与病原菌竞争微量元素和养分^[12]、诱导植物产生系统性等手段^[13],保护植物免受病原菌感染。近年来,多项研究解析了根际微生物群通过诱导植物免疫系统以抑制疾病,抵抗胁迫等的分子机制^[6,14]。2018年11月,德国马普植物育种研究所 Stephane Hacquard 和 Paul Schulze-Lefert 团队报道了拟南芥根系微生物间的互作有利于植株生存^[15];同年12月,笔者证实,植物根际微生物通过改变氮循环和植物激素(如吲哚乙酸等)调控植物开花^[7];2019年5月,中国科学院遗传研究所

白洋团队揭示了拟南芥通过三萜化合物合成的基因网络,富集拟南芥特异性的根际微生物组的新机制^[16]。这些研究都证实根际微生物与植物之间存在复杂的互作关系:植物作为土壤微生物群落的重要营养来源,影响群落的组装过程;而根际微生物作为植物的共生体(holobiont)存在,在植物生长和抗病中具有重要作用^[17]。因此,农药对根际微生物群落功能的改变,必然会间接影响植物的生长发育,这一现象在传统风险评估中往往被忽视。

2 农药影响根际微生物的途径

2.1 农药对根际微生物的直接影响

农药在施用过程中,一部分被植物叶片或根系吸收,另一部分残留于土壤中,这两种途径均可对植物根际微生物产生影响。农药可以直接影响土壤微生物的群落结构与功能^[18-21],因此土壤中残留的农药会直接影响根际微生物。一些农药(如草甘膦)经喷洒施药后,会被叶片吸收进入植物组织内部,并在生长过程中通过根系持续释放至根际土壤中^[22-23],说明农药经叶片喷施也可通过多种途径影响根际微生物群落。

2.2 农药通过改变根系分泌物实现对根际微生物的间接影响

由于农药对植物的生理生化过程具有较大影响,可以通过改变植物的根系分泌物间接影响根际微生物的群落^[24-27]。根系分泌的各类化合物及小分子物质可调节土壤营养、pH值等,影响微生物间的竞争,改变根系微生物种群结构,是诱导特有根际核心微生物区系的关键。Chen等^[24]发现,水稻经除草剂禾草灵(diclofop-methyl, DM)处理后,28种根分泌物的浓度发生了显著变化,包括7种氨基酸、5种脂肪酸、7种糖或糖醇,其中6种氨基酸的浓度增加(4.7~13.8倍),1种氨基酸的浓度减少(99%以上),赤藓糖增加了12.7倍。氨基酸和糖类不仅是根际微生物的营养来源,也可以作为细菌的信号分子并介导趋化性,极大影响根际微生物的群落结构。Qian等^[25]通过16S rRNA基因测序技术,发现经DM处理的水稻其根际微生物群落多样性和组成发生了较大变化,其中 *Massilia* 和 *Andersenella* 细菌丰度上升显著,

说明根际微生物向一些优势菌群聚集, 但菌群的多样性下降, OTUs 数量和 Shannon 多样性指数下降; 此外, 低浓度 DM 对非根际土壤微生物群落结构的影响相对较小。以上研究结果表明, 除草剂类农药主要通过改变植物根系分泌物实现对根际微生物群落结构的间接影响。

3 农药改变根际微生物群落并反馈调控植物生长

3.1 农药影响根际微生物种类和多样性

在植物生长过程中, 根际微生物群落的物种组成和比例处于动态平衡, 而农药的施用会改变这一平衡, 造成根际微生物种类和多样性的改变。传统除草剂^[25-27]、杀菌剂^[28-29]、杀虫剂^[30-31]或新型微生物农药^[32-33]均会影响根际微生物群落的稳定性。例如, 除草剂草甘膦的靶标酶是 5-烯醇丙酮酰莽草酸-3-磷酸合成酶, 该酶在植物和微生物中都有存在, Arango 等^[23]发现, 施用草甘膦可造成大豆根际 *Burkholderia* sp. 的丰度显著提升, 但同时显著降低 *Gemmatimonadetes* 的丰度; Lupwayi 等^[28]研究发现, 经油菜叶面单施或混施杀虫剂三氟氯氰菊酯和杀菌剂乙烯菌核利, 均能造成其根际微生物群落结构的改变, 但对群落的多样性没有明显影响; 用农药处理种子也能改变其发芽后根际微生物群落组成, 如杀虫剂噻虫嗪和杀菌剂咯菌腈对大豆和玉米种子的预处理会显著改变其根际真菌、细菌的组成, 对叶际内生真菌的群落结构也有较大影响^[31]。以上研究说明, 农药对根际微生物有显而易见的影响, 这可能会改变根际微生物对植物的营养供给、免疫防护等功能, 给植物生长带来不利影响。

当然, 并不是所有研究都表明农药会对根际微生物的功能造成负面影响, Li 等^[34]研究发现, 用新烟碱类杀虫剂吡虫啉和噻虫胺处理小麦种子后, 表征小麦根际微生物丰度和多样性的 Chao1、ACE、Shannon 等指数均未发生显著变化, 表明吡虫啉和噻虫胺处理小麦种子对其根际微生物影响有限。这与农药的使用方式、残留量及其在环境中半衰期等存在较大的关系。

3.2 农药通过根际微生物影响植物的营养供给

协助植物吸收营养是根际微生物的主要作用之一^[3, 35]。农药的使用可改变根际部分功能细菌的种类、丰度和活性, 从而影响根际微生物群落的磷酸盐增溶^[36-38]、氮素矿化^[37]、固氮作用^[36]、硝化

作用^[39-40]、铁元素调控^[30]、硫代硫酸盐氧化^[37]等功能, 进而间接影响植物生长。以杀虫剂为例, 程娟^[30]发现, 在棉田每千克土壤中施用 15 mg 的毒死蜱 30 d 后, 其根际土壤微生物菌群多样性显著降低, 细菌和真菌的种类与对照组相比也存在显著差异, 严重影响了根际微生态平衡; 进一步分析根际微生物功能基因的丰度后发现, 毒死蜱通过调控参与编码链霉素合成和编码亚硝酸还原酶、氧化亚氮还原酶、铁氧还蛋白硝酸还原酶等氮循环, 以及参与抗生素合成和铁元素调控的重要基因, 对根际微生物相关功能造成较大影响, 对棉花的生长产生间接的抑制作用。土壤中残留的禾草灵会改变水稻根际微生物的丰度和多样性, 并增加其中反硝化基因的丰度, 增加土壤中的氮含量, 促进土壤的脱氮作用^[25]。

3.3 农药通过根际微生物影响植物抗病能力

生物互作是植物微生物组 (包括根际微生物、叶际微生物等) 内部生态关系的重要表现形式之一, 植物病原菌与其他生物产生互作的主要场所在植物的根际, 因此维护微生物间的平衡对增强植物抗病能力至关重要^[3]。由于病原菌和具有近似生态位的生防菌均以根系分泌物为主要碳源, 各种微生物在根际定殖过程中为获取有限的营养资源存在着十分激烈的生存竞争^[41]。例如, 在水稻根际, 绿粘帚霉 *Trichoderma virens* 在生长过程中会分泌倍半萜二烯醇^[42]以提高其生存竞争力, 而这一化合物可抑制水稻秧苗细菌性立枯病病原菌 *Burkholderia plantarii* 的生物膜形成及其产毒素能力^[43-44], 减少对水稻的危害, 因此 *T. virens* 可以看作是一种植物生防菌。

农药会打破根际微生物间的平衡, 部分农药对生防菌会产生抑制效果。Heydari 等^[45]从棉花根际分离出 5 种具有抗病作用的菌株 (2 种 *Burkholderia cepacia* 和 3 种 *Pseudomonas fluorescens*), 并将这些菌种添加至棉花幼苗的根际土壤中, 进行人工微宇宙试验, 发现二甲戊乐灵、扑草净、氟乐灵等除草剂在土壤中的残留 (1 ~ 4 mg/kg dry soil) 可显著抑制这些细菌的生长, 说明除草剂残留除了直接影响植物生理功能外, 还可以通过改变根际微生物中与植物抗病相关的细菌影响植物免疫, 最终对植物生长产生多重危害。在栽培抗草甘膦的转基因作物 (主要是玉米和大豆) 时, 草甘膦的使用量往往较大^[23], 这会促进植物致病真菌 *Fusarium* 的生长并对作物造成病害^[20]; 同时, 草

甘磷的过量使用会造成生防菌 *Pseudomonas fluorescens* 在根际中丰度的下降, 而该菌对 *Fusarium* 有抑制作用^[46], 因此会进一步提升 *Fusarium* 的生长优势, 造成微生态的失衡并威胁植物健康。

4 根际微生物影响植物对农药的降解效应

农药会对植物根际微生物群落的结构和功能产生影响, 反过来根际微生物也会影响植物对农药的降解。植物在受污染的土壤中可以联合根际微生物, 加速对农药的降解^[47-48]。Kidd 等^[49]发现, 根际微生物的存在可以增强金雀花 *Cytisus striatus* 根际土壤中六六六 (hexachlorocyclohexane, HCH) 的降解, 其中对 α -HCH 的降解效果尤为明显。

Ahmad 等^[50]发现, 在双草醚污染的土壤 (5 mg/kg dry soil) 中种植小麦和接种微生物可分别降解 90% 和 84% 的双草醚 (45d), 而在小麦根际加入微生物, 其联合降解效率能接近 100%, 这说明根际微生物与植物的联合作用对增加农药的降解速率有显著提升效应。然而, 现有研究主要集中在对植物联合根际微生物降解农药现象的描述方面, 对其作用机制尚不明确。因此, 加强对“植物-根际微生物互相作用”的基础研究, 将有利于其在联合降解农药方面的实际应用^[51]。

综上所述, 农药可以直接影响根际微生物, 也可通过改变植物根际分泌物组分, 间接影响根际微生物的群落与结构, 其示意图见图 1。

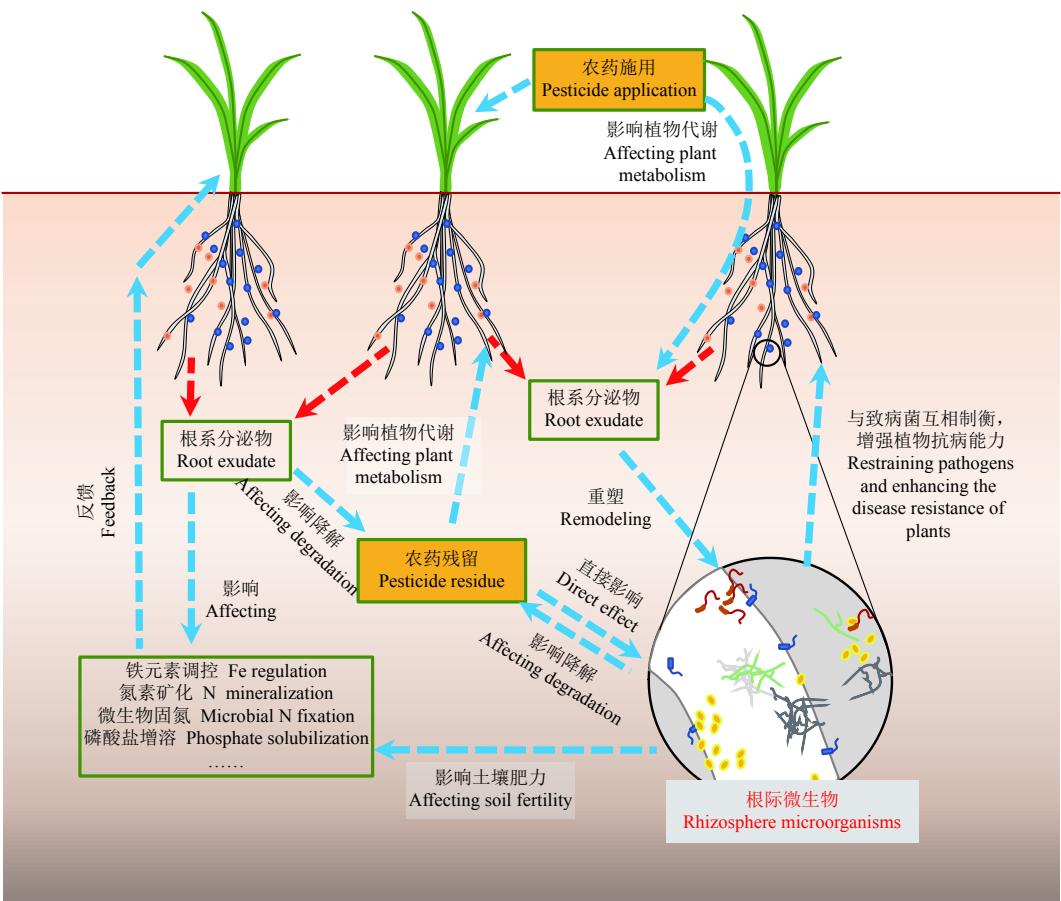


图 1 农药、根际微生物、植物生长三者之间的复杂交互关系

Fig. 1 Complex interactions among pesticide, rhizosphere microorganisms and plant growth

5 总结与展望

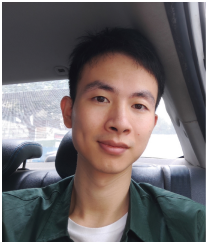
农药通过根际微生物对植物造成的安全风险主要有: 1) 与碳、氮、硫、磷循环相关根际微生物的丰度易被农药改变, 相关的基因丰度和酶的活力也受到影响, 间接影响了植物的营养摄取, 减

少农产品的产量; 2) 农药对根际微生物的影响也会改变相关致病菌的丰度, 影响植物的免疫功能。现有的农药安全评估体系主要以农药对动、植物个体和群落的毒理研究为主。由于根际微生物群落主宰着植物根际的碳、氮、硫和磷循环, 分泌各种维生素、植物激素, 还能影响植物的免

疫功能, 注定了它们的变化会引起植物-微生物这一微生态体系的平衡遭到破坏, 继而影响植物的生长, 甚至改变整个土壤生态系统的稳态。因此, 在研发和推广使用农药的过程中, 有必要针对根际微生物建立农药风险评价体系, 以便预测、评估该农药广泛使用对生态环境可能产生的不利影响及风险程度, 为制定农药生态质量基准、污染物环境控制标准提供基础依据, 这是对现有农药安全评价体系的一个重要补充。

组学技术的诞生使农药安全评估的研究进入新的时期, 然而这些技术主要应用于高等植物和动物的研究中, 现有关于农药影响根际微生物的研究主要以群落结构的变化 (通过 16S rRNA 基因测序) 为主, 对农药影响根际微生物功能的研究仍显不足。因此, 农药对根际微生物的生态安全评估体系仍需进一步完善, 同时借助于代谢组学、宏基因组学、宏转录组学等研究微生物群体功能的组学技术, 可为揭示农药影响根际微生物功能及其背后的机制提供重要信息, 有效预估根际微生物功能的变化对植物生长和农业产量带来的潜在风险。

作者简介:



陆涛, 男, 2016 年在浙江大学生物化工专业获得博士学位, 目前为浙江工业大学环境学院讲师, 主要从事环境微生物学、环境地球科学相关研究。致力于探索植物与其根际微生物的互作关系, 包括植物根系分泌物对微生物群落结构的调节规律以及根际微生物对植物生长、生殖和免疫的影响等。



钱海丰, 男, 2003 年在浙江大学作物育种专业获得博士学位, 2015 年入选中科院“百人计划”, 目前为浙江工业大学环境学院教授, 主要从事环境毒理学与环境生态学研究。应用目前主流的分子生物学手段并结合组学概念, 从基因、蛋白、个体及群落结构等多层次、系统性分析: 1) 农药等污染物对植物的毒理, 及其与土壤微生物之间的响应机制, 了解胁迫环境下根际微生物群反馈调控植物生长发育的作用网络, 阐述污染物-植物-环境微生物的三极关系; 2) 研究水华蓝藻诱发的水生态风险、水华蓝藻与水体微生物间的相互作用及信号传导途径, 以及农药、抗生素等污染物对水生微

生物群落结构和功能的安全评估。获“十一五”浙江省自然科学基金优秀论文奖 1 项、浙江省高校优秀科研成果奖一、二等奖各 1 项。

参考文献 (References):

[1] ZHANG C, HU R F, SHI G M, et al. Overuse or underuse? An observation of pesticide use in China[J]. *Sci Total Environ*, 2015, 538: 1-6.

[2] 宋长青, 吴金水, 陆雅海, 等. 中国土壤微生物学研究 10 年回顾[J]. *地球科学进展*, 2013, 28(10): 1087-1105.

SONG C Q, WU J S, LU Y H, et al. Advances of soil microbiology in the last decade in China[J]. *Adv Earth Sci*, 2013, 28(10): 1087-1105.

[3] PHILIPPOT L, RAAIJMAKERS J M, LEMANCEAU P, et al. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere[J]. *Nat Rev Microbiol*, 2013, 11(11): 789-799.

[4] SASSE J, MARTINOIA E, NORTEN T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome?[J]. *Trends Plant Sci*, 2018, 23(1): 25-41.

[5] HINSINGER P, BENGOUGH A G, VETTERLEIN D, et al. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance[J]. *Plant Soil*, 2009, 321(1-2): 117-152.

[6] HANEY C H, SAMUEL B S, BUSH J, et al. Associations with rhizosphere bacteria can confer an adaptive advantage to plants[J]. *Nat Plants*, 2015, 1(6): 1-9.

[7] LU T, KE M J, LAVOIE M, et al. Rhizosphere microorganisms can influence the timing of plant flowering[J]. *Microbiome*, 2018, 6: 231.

[8] COOK R J, THOMASHOW L S, WELLER D M, et al. Molecular mechanisms of defense by rhizobacteria against root disease[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1995, 92(10): 4197-4201.

[9] BERENDSEN R L, PIETERSE C M J, BAKKER P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. *Trends Plant Sci*, 2012, 17(8): 478-486.

[10] HASSANI M A, DURAN P, HACQUARD S. Microbial interactions within the plant holobiont[J]. *Microbiome*, 2018, 6: 58.

[11] RAAIJMAKERS J M, MAZZOLA M. Diversity and natural functions of antibiotics produced by beneficial and plant pathogenic bacteria[J]. *Annu Rev Phytopathol*, 2012, 50: 403-424.

[12] HEITEFUSS R, WILLIAMS P H. Physiological plant pathology: encyclopedia of plant physiology[M]. Milan, Italy: Scientia, 1977, 112(9-12): 885-887.

[13] YANG J, KLOEPPER J W, RYU C M. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress[J]. *Trends Plant Sci*, 2009, 14(1): 1-4.

[14] MENDES R, KRUIJT M, DE BRUIJN I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria[J]. *Science*, 2011, 332(6033): 1097-1100.

[15] DURAN P, THIERGART T, GARRIDO-OTER R, et al. Microbial interkingdom interactions in roots promote *Arabidopsis* survival[J]. *Cell*, 2018, 175(4): 973.

[16] HUANG A C C, JIANG T, LIU Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota[J]. *Science*, 2019, 364(6440): 546.

[17] LEMANCEAU P, BLOUIN M, MULLER D, et al. Let the core microbiota be functional[J]. *Trends Plant Sci*, 2017, 22(7): 583-595.

[18] DENNIS P G, KUKULIES T, FORSTNER C, et al. The effects of glyphosate, glufosinate, paraquat and paraquat-diquat on soil microbial activity and bacterial, archaeal and nematode diversity[J]. *Sci Rep*, 2018, 8: 2199.

[19] XU X H, ZARECKI R, MEDINA S, et al. Modeling microbial communities from atrazine contaminated soils promotes the development of biostimulation solutions[J]. *ISME J*, 2019, 13(2): 494-508.

- [20] KREMER R J, MEANS N E. Glyphosate and glyphosate-resistant crop interactions with rhizosphere microorganisms[J]. *Eur J Agron*, 2009, 31(3): 153-161.
- [21] PRASHARR P, KAPOOR N, SACHDEVA S. Rhizosphere: its structure, bacterial diversity and significance[J]. *Rev Environ Sci Bio/Technol*, 2014, 13(1): 63-77.
- [22] LAITINEN P, RAMO S, IIMES K. Glyphosate translocation from plants to soil - does this constitute a significant proportion of residues in soil?[J]. *Plant Soil*, 2007, 300(1-2): 51-60.
- [23] ARANGO L, BUDDRUS-SCHIEMANN K, OPELT K, et al. Effects of glyphosate on the bacterial community associated with roots of transgenic Roundup Ready[®] soybean[J]. *Eur J Soil Biol*, 2014, 63: 41-48.
- [24] CHEN S, LI X X, LAVOIE M, et al. Diclofop-methyl affects microbial rhizosphere community and induces systemic acquired resistance in rice[J]. *J Environ Sci*, 2017, 51: 352-360.
- [25] QIAN H F, ZHU Y C, CHEN S, et al. Interacting effect of diclofop-methyl on the rice rhizosphere microbiome and denitrification[J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2018, 146: 90-96.
- [26] QIAN H F, LU H P, DING H Y, et al. Analyzing *Arabidopsis thaliana* root proteome provides insights into the molecular bases of enantioselective imazethapyr toxicity[J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 11975.
- [27] KREMER R, MEANS N, KIM S. Glyphosate affects soybean root exudation and rhizosphere micro-organisms[J]. *Int J Environ Anal Chem*, 2005, 85(15): 1165-1174.
- [28] LUPWAYI N Z, HARKER K N, DOSDALL L M, et al. Changes in functional structure of soil bacterial communities due to fungicide and insecticide applications in canola[J]. *Agric Ecosyst Environ*, 2009, 130(3-4): 109-114.
- [29] BANERJEE M R, DEY B K. Effects of different pesticides on microbial-populations, nitrogen mineralization, and thiosulfate oxidation in the rhizosphere of jute (*Corchorus capsularis* L. cv)[J]. *Biol Fertil Soils*, 1992, 14(3): 213-218.
- [30] 程娟. 毒死蜱对棉花根际微生物群落结构和功能的影响[D]. 上海: 华东理工大学, 2016.
CHENG J. Structure and functional microbial community changes in cotton rhizosphere soil induced by chlorpyrifos[D]. Shanghai: East China University of Science and Technology, 2016.
- [31] NETTLES R, WATKINS J, RICKS K, et al. Influence of pesticide seed treatments on rhizosphere fungal and bacterial communities and leaf fungal endophyte communities in maize and soybean[J]. *Appl Soil Ecol*, 2016, 102: 61-69.
- [32] 王世强, 魏赛金, 杨陶陶, 等. 链霉菌 JD211 对水稻幼苗促生作用及土壤细菌多样性的影响[J]. *土壤学报*, 2015, 52(3): 673-681.
WANG S Q, WEI S J, YANG T T, et al. Effect of *Streptomyces* jd211 promoting growth of rice seedlings and diversity of soil bacteria[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2015, 52(3): 673-681.
- [33] 宫占元, 张国庆, 于文莹, 等. 哈茨木霉菌对水稻幼苗根际土壤微生物和酶活性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2013, 31(4): 167-171.
GONG Z Y, ZHANG G Q, YU W Y, et al. Effects of *Trichoderma harzianum* on microorganisms and enzymatic activities in rhizosphere soil during rice seedling stage[J]. *Agric Res Arid Areas*, 2013, 31(4): 167-171.
- [34] LI Y F, AN J J, DANG Z H, et al. Treating wheat seeds with neonicotinoid insecticides does not harm the rhizosphere microbial community[J]. *PLoS One*, 2018, 13(12): e0205200.
- [35] MENDES L W, KURAMAE E E, NAVARRETE A A, et al. Taxonomical and functional microbial community selection in soybean rhizosphere[J]. *ISME J*, 2014, 8(8): 1577-1587.
- [36] DAS A C, DEBNATH A. Effect of systemic herbicides on N-2-fixing and phosphate solubilizing microorganisms in relation to availability of nitrogen and phosphorus in paddy soils of West Bengal[J]. *Chemosphere*, 2006, 65(6): 1082-1086.
- [37] DAS A C, DEBNATH A, MUKHERJEE D. Effect of the herbicides oxadiazon and oxyfluorfen on phosphates solubilizing microorganisms and their persistence in rice fields[J]. *Chemosphere*, 2003, 53(3): 217-221.
- [38] TIRONI S P, REIS M R, GALON L, et al. Action of herbicides on the activity of phosphate-solubilizing bacteria isolated from sugarcane rhizosphere[J]. *Planta Daninha*, 2009, 27(4): 747-754.
- [39] WAN R, WANG Z, XIE S G. Dynamics of communities of bacteria and ammonia-oxidizing microorganisms in response to simazine attenuation in agricultural soil[J]. *Sci Total Environ*, 2014, 472: 502-508.
- [40] PARADA J, RUBILAR O, SOUSA D Z, et al. Short term changes in the abundance of nitrifying microorganisms in a soil-plant system simultaneously exposed to copper nanoparticles and atrazine[J]. *Sci Total Environ*, 2019, 670: 1068-1074.
- [41] BONFANTE P, ANCA I. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: a network of interactions[J]. *Annu Rev Microbiol*, 2009, 63(1): 363-383.
- [42] WANG M C, HASHIMOTO M, HASHIDOKO Y. Carot-4-en-9, 10-diol, a conidiation-inducing sesquiterpene diol produced by *Trichoderma virens* PS1-7 upon exposure to chemical stress from highly active iron chelators[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2013, 79(6): 1906-1914.
- [43] WANG M C, HASHIMOTO M, HASHIDOKO Y. Repression of tropolone production and induction of a *Burkholderia plantarii* pseudo-biofilm by carot-4-en-9, 10-diol, a cell-to-cell signaling disrupter produced by *Trichoderma virens*[J]. *PLoS One*, 2013, 8(11): e78024.
- [44] MATSUMOTO H, 王蒙岑, 桂文君, 等. 水稻病原菌 *Burkholderia plantarii* 群体感应和群体淬灭研究进展[J]. *农药学报*, 2016, 18(3): 273-281.
MATSUMOTO H, WANG M C, GUI W J, et al. Research progress in quorum sensing and quorum quenching of the rice pathogen *Burkholderia plantarii*[J]. *Chin J Pestic Sci*, 2016, 18(3): 273-281.
- [45] HEYDARI A, MISAGHI I, MCCLOSKEY W. Effects of three soil-applied herbicides on populations of plant disease suppressing bacteria in the cotton rhizosphere[J]. *Plant and Soil*, 1997, 195(1): 75-81.
- [46] POWELL J R, SWANTON C J. A critique of studies evaluating glyphosate effects on diseases associated with *Fusarium* spp[J]. *Weed Res*, 2008, 48(4): 307-318.
- [47] CHAUDHRY Q, BLOM-ZANDSTRA M, GUPTA S, et al. Utilising the synergy between plants and rhizosphere microorganisms to enhance breakdown of organic pollutants in the environment[J]. *Environ Sci Pollut Res*, 2005, 12(1): 34-48.
- [48] RANI R, KUMAR V, USMANI Z, et al. Influence of plant growth promoting rhizobacterial strains *Paenibacillus* sp. II TISM08, *Bacillus* sp. PRB77 and *Bacillus* sp. PRB101 using *Helianthus annuus* on degradation of endosulfan from contaminated soil[J]. *Chemosphere*, 2019, 225: 479-489.
- [49] KIDD P S, PRIETO-FERNANDEZ A, MONTERROSO C, et al. Rhizosphere microbial community and hexachlorocyclohexane degradative potential in contrasting plant species[J]. *Plant and Soil*, 2008, 302(1-2): 233-247.
- [50] AHMAD F, ASHRAF N, ZHOU R B, et al. Enhanced remediation of bispyribac sodium by wheat (*Triticum aestivum*) and a bispyribac sodium degrading bacterial consortium (BDAM)[J]. *J Environ Manage*, 2019, 244: 383-390.
- [51] EEVERS N, WHITE J C, VANGRONSVELD J, et al. Bio- and phytoremediation of pesticide-contaminated environments: a review[J]. *Phytoremediation*, 2017, 83: 277-318.

(责任编辑: 曲来娥)