

植烟土壤微生态调控技术途径及发展趋势

阎海涛¹,殷全玉¹,任天宝¹,许家来²,高卫锴³,刘国顺^{1*}

(1. 河南农业大学 烟草学院,河南 郑州 450002; 2. 山东省烟草研究院,山东 济南 250101;
3. 广东中烟工业有限责任公司,广东 广州 510000)

摘要: 土壤微生态环境变劣已成为烟叶生产中主要的制约因素之一,生产上亟需有效的调控方法。综述了土壤微生态与烟草生产的关系,分析了影响烟田土壤微生态环境的主要因素,提出了施用有机肥及生物有机肥、施用土壤改良剂、秸秆还田、作物多样性栽培等调控措施,展望了植烟土壤微生态调控的研究和应用,为土壤微生态改良及优质烟叶生产提供参考。

关键词: 植烟土壤; 微生态环境; 调控措施; 发展趋势

中图分类号: S572;S154.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004 - 3268(2017)10 - 0001 - 07

Status and Prospect of Micro-ecology Regulating Approaches of Tobacco-planted Soil

YAN Haitao¹, YIN Quanyu¹, REN Tianbao¹, XU Jialai², GAO Weikai³, LIU Guoshun^{1*}

(1. College of Tobacco Science, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;
2. Tobacco Research Institute of Shandong, Jinan 250101, China;
3. China Tobacco Guangdong Industrial Co., Ltd., Guangzhou 510000, China)

Abstract: The deterioration of soil micro-ecosystems is one of the most crucial problems in tobacco production, and the effective regulation measures were urgently needed. The relationship between soil micro-ecosystems and the production of tobacco was described briefly, and the major factors which did harm to the soil micro-ecological environment were analyzed. The regulation measures of soil micro-ecosystems were proposed such as applying organic fertilizers, bio-organic fertilizers, soil modifiers, straw returning, as well as crop diversification. The further research and application of soil micro-ecological regulation were discussed for the soil micro-ecology remediation and high-quality tobacco production.

Key words: tobacco-planted soil; micro-ecological environment; regulation measures; development trend

烟草是我国重要的经济作物,烟草产业为农民增产增收和国民经济的发展做出了突出的贡献。然而,近年来由于烟田多年连作,过量施用化肥、农药,导致土壤质量下降、碳氮失衡、肥力下降、土壤微生物多样性变差、土传病害趋势加重,严重地威胁着烤烟产业的可持续发展^[1-3]。土壤健康是指在生态系统界限内维持生物生产力、环境质量和促进植物及动物健康的土壤功能的运行能力^[4]。土壤系统不

健康主要体现在土传病害的发生与流行,它是由土壤微生物群落结构失衡和微生态环境恶化造成的^[5]。我国植烟区常受到土传病害如烟草黑胫病、青枯病及根黑腐病的危害,烟草黑胫病和青枯病受危害植株茎、叶均可发病,造成叶片枯死、茎秆腐烂,烟草根黑腐病则主要是根部受病菌侵染后逐渐变黑腐烂。烟草黑胫病和青枯病常混合发生,加重危害程度^[6-7]。保持土壤健康尤其是土壤微生态环境良

收稿日期: 2017 - 04 - 21
基金项目: 中国烟叶公司技改项目(3401302); 烟田微生态改良技术研究与推广项目(鲁烟科[2013]11号); 中国烟草总公司项目[粤烟工15XM-QK(2013)-01]
作者简介: 阎海涛(1984-),男,河南荥阳人,博士,主要从事烟草栽培生理生化及土壤微生态研究。
E-mail: yht5657@163.com
* 通讯作者: 刘国顺(1954-),男,河南叶县人,教授,博士,主要从事烟草栽培生理生化研究。E-mail: liugsh1851@163.com

好是生产优质烟叶的重要保障,随着人们对烟叶质量的要求和对土壤微生态重要性的认识不断提高,与植烟土壤微生态调控有关的研究愈加受到重视。鉴于此,对近年来植烟土壤微生态调控技术途径相关的研究进展进行了梳理,分析土壤微生态健康的主要影响因素及相应的调控技术措施,以期为植烟土壤微生态环境修复及烟草的可持续发展提供科学依据。

1 土壤微生态环境与烟叶生产

1.1 土壤微生物的生态功能

土壤微生态系统是土壤生态系统的一部分,是连接土壤、土壤微生物和植物的纽带,是联系大气圈、生物圈、土壤圈物质循环和能量流动的核心区域^[8]。土壤微生物是土壤微生态的重要组成部分,对土壤肥力的形成、作物营养的吸收、抗逆性的提高及土壤微生态系统平衡的维持起着积极的作用^[9]。土壤微生物可以分解土壤有机质,促进根系周围有机质形成腐植酸,加快土壤物质转化过程。菌丝体可以缠绕土壤颗粒及有机质颗粒,有利于土壤团粒结构形成,改善土壤孔隙结构^[10]。

土壤微生物以固氮、溶磷、解钾,分泌各种代谢物,与根系形成共生体等方式促进植物对矿质养分的吸收利用。目前发现的土壤固氮微生物有 50 多个属,包含 100 多个种,这些固氮菌每年的固氮量占全球所有途径固氮总量的 70%;硅酸盐细菌具有解钾功能,它可以把土壤矿物中的钾素释放出来;解磷菌主要包括芽孢杆菌属(*Bacillus*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、埃希氏菌属(*Escherichia*)、欧文氏菌属(*Erwinia*)和多硫杆菌属(*Thiobacillus*),这些微生物可以矿化土壤养分供作物吸收利用^[11]。泡囊-丛枝菌根(VA 菌根)真菌可以与植物根系形成一种共生体,扩大根系的吸收面积,促进对养分的吸收,其分泌的生长素、有机酸等多种有益物质可以促进作物生长^[12-13]。

植物根际促生菌(PGPR)可通过抗生、竞争、寄生等作用抵御土壤病原菌的侵害,如解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)菌株 SQR9 可在根系分泌物作用下趋化和移动到根系表面定殖,在根系表面形成生物膜并产生功能物质,一方面促进根系发育,另一方面利用抗生素引起根系免疫^[14-15];木霉属(*Trichoderma*)微生物可产生抗生化合物来抑制病原菌生长^[16];荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、洋葱伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia cepacia*)可产生挥发性有

机物抑制病原菌菌丝生长^[17]。此外,根际益生菌可通过茉莉酸、乙烯等途径引起植物系统防御反应,提高作物抗病能力^[18]。

土壤微生物在维持土壤生态平衡中起到重要作用。微生物-作物根系形成的微域环境是土壤物质交换最活跃的区域。微生物在分解土壤有机物质释放养分供给作物的同时,也以作物残体分解物、根系分泌物等为碳、氮源维持自身生长繁殖,二者构成互惠共存的关系,更好地维持了土壤生态系统的平衡^[10]。

1.2 土壤微生态与烟叶生产

土壤微生物与优质烤烟生产关系密切,研究表明,丛枝菌根(AM)真菌能够改善植物根际微环境,克服烟草连作障碍^[19];细菌直接影响烟株生长并促进土壤脲酶、磷酸酶、蔗糖酶活性提高,促进烤烟叶片生长^[20];植烟土壤微生物多样性的提高可以加速土壤养分转化,增加烤后烟叶香气物质含量^[21]。此外,研究发现烟叶香韵风格的形成与土壤微生物有关,皖南烟区土壤微生物量碳含量在 350~380 mg/kg 时,烟叶焦甜香风格得到彰显^[22]。然而,当土壤因为连作、过量施用化肥农药等因素的影响失去自身的调节能力,微生物生态平衡遭破坏,无法抑制某些病原菌的大量滋生,就会引起土传病害频繁发生,导致烟草产质量下降,这已经成为烟草安全生产的重要限制性因素。丰富的微生物群落不仅能缓解连作障碍,也是维持土壤健康稳定的保证^[23]。近年来,研究者们逐渐认识到生态控病的重要性,郭森森^[24]通过秸秆覆盖、增施钙肥、根域活化技术等措施改善土壤微生物多样性,达到了生态修复层面防治烟草青枯病的目的。

土壤养分的平衡是保证作物健康生长的前提条件。在连作障碍较重的地块,保证土壤的养分平衡是促进作物抗病、抗逆表达,控制土传病害发生流行,提高作物产量和品质的关键^[25]。研究发现,矿质养分进入植物体后,可参与抗氧化剂、植保素等抗性物质的合成,增强作物天然防御机制^[26]。此外,通过施用富含矿质养分的肥料可以直接或间接地优化土壤微生物区系结构,提高土壤抑病作用^[27]。郑世燕等^[28]研究结果表明,适当补充钼、钙、钾、硼等营养元素以及合理调控钙镁比(发病田块钙镁比为 4.04,健康田块为 9.86)将有助于提高烟草对青枯病的抗病性。李小龙等^[29]研究也发现,钙、镁、磷肥的施用提高了烟草根际微生物数量和多样性,对青枯病有一定抑制作用。此外,土壤碳氮平衡影响微生物的活性,进而影响土壤养分的矿化与作物吸

收^[30]。杨双剑等^[31]研究发现,烟草的碳氮代谢协调和矿质元素的吸收累积与土壤肥力及养分循环关系密切,尤其受到土壤有机碳氮组分及土壤碳氮平衡的影响。李雪利等^[1]的研究结果也表明,调节土壤碳氮比为 24~28 有利于烟株碳氮代谢的协调,烤后烟叶化学成分协调,质量较好。我国除了东北和西北土壤有机碳含量相对较高外,50% 以上国土面积土壤中有机碳含量偏低,耕地土壤有机碳含量水平比欧洲等国家低约 30%,这包含了我国大部分植烟区^[32]。随着近年我国农田化肥氮素投入量的增加,土壤碳氮比降低,严重影响了烟叶产质量的提高。针对我国植烟土壤有机碳含量及碳氮比偏低的现状,应积极采取调控措施改善植烟土壤微生态环境,严格按照用地、养地相结合的原则,培肥地力,为烟株生长创造健康的土壤环境。

2 当前生产措施对土壤微生态健康的影响

2.1 长期连作

据统计,我国烤烟连作面积占总种植面积的 40%~60%,每年因连作造成的经济损失高达数十亿元^[33-34]。烟草连作破坏了土壤原有的微生态平衡,导致连作障碍,制约着烟叶生产的可持续发展。连作作物根系分泌物及地上部的淋洗物不断进入土壤,导致土壤微生物多样性降低,有益微生物减少,某些病原菌数量增加^[35-36],根系分泌物还会刺激线虫等害虫卵孵化,导致病虫害加重^[37]。焦永吉等^[38]研究发现,连作 3 a 以上的烟田土壤中淀粉酶、蔗糖酶、纤维素酶等土壤酶活性均显著下降。此外,连作时作物对土壤养分的选择性吸收会导致部分元素的持续性亏缺或累积,土壤养分状况趋于失衡^[39]。何琳等^[40]分析了连作 1、3、5、7 a 的烟田土壤养分状况,发现随着连作年限的增加,土壤中速效氮含量升高,而速效磷、速效钾含量相对亏缺,速效养分比例严重失衡。

此外,作物根系分泌物中的酚类、萜类、炔类、生物碱等物质随连作年限的增加在土壤中逐渐累积,并可通过化感作用对土壤微生态健康产生较大影响,其中部分化感物质对作物自身具有毒害作用,导致连作障碍的产生^[41]。研究发现,植烟土壤中存在香草酸、苯甲酸、香草醛、3-苯丙酸和对羟基苯甲酸等自毒物质,这些自毒物质会造成斯氏小梨形菌(*Pirellula staleyi*)、普氏立克次氏体(*Rickettsia prowazekii*)等土壤病原菌增加,与营养循环相关的微生物如产卟吩杆菌(*Porphyrobacter tepidarius*)和欧

洲亚硝化单胞菌(*Nitrosomonas europaea*)减少,土壤微生态失衡进而抑制烟草生长^[42-43]。

2.2 过量施用化肥

调查发现,我国化肥施用量已超过田间最优用量^[44],肥料利用率降低的同时土壤板结酸化,长期施用化肥导致微生物群落多样性及丰度下降,土壤贫营养细菌类群如酸杆菌门及绿弯菌门细菌富集,生物活性下降,微生态环境变劣,严重制约着土壤的健康和土地的可持续利用^[45-46]。尽管烟草测土配方及平衡施肥技术已经在全国范围内推广,但仍有部分植烟农户盲目追求烟叶产量,化肥实际施用量远超推荐施肥量。氮肥的大量施用降低了土壤的碳氮比,土壤微生物的数量、多样性及活性受到抑制^[47];烟田大量施用磷肥可造成磷素在土壤中积累,致使磷肥加工原料中的镉、汞、铬等多种重金属进入土壤导致土壤污染^[48-49];硫酸钾过量施用,SO₄²⁻在土壤中的积累促进土壤中 Ca²⁺、Mg²⁺等离子交换作用,导致土壤养分淋失、板结和酸化,微生态平衡遭破坏进而影响烟叶生产^[50]。

2.3 施用化学农药

全球每年化学农药使用量超过 600 万 t,其中仅 1% 发挥实际作用,80% 以上最终进入土壤。农药进入土壤后通过物理和化学吸附等形式与土壤颗粒结合,进而发生一系列反应,造成严重的土壤污染,对作物根际土壤微生物产生威胁。研究发现,经农药熏蒸后的土壤中根际微生物的群落结构受到严重影响,部分有益菌被杀灭^[51];剂量 125 mg/kg 以上的阿维菌素和高浓度的代森猛锌喷施对土壤细菌、真菌和放线菌有明显的抑制作用^[52-53]。同时,农药的施用还会影响土壤病原菌的敏感性^[54],研究发现,烟草黑胫病菌继代培养 7 次后,甲霜灵对其抑制率降低 12.82%^[55]。

3 土壤微生态环境的调控措施

3.1 有机肥及生物有机肥的施用

有机肥的施用可以降低土壤容重,增加土壤的透气性,提高土壤酶的活性,为土壤微生物的生长繁殖创造良好条件,改善烟草根系生长的微生态环境^[56-57]。有机肥还可以增加土壤有机碳含量,提高活性有机碳的比例,这一方面有利于土壤碳氮及其他养分元素的转化与循环,促进根系对营养的吸收,另一方面有机碳含量的增加也非常有利于土壤的长期培肥^[32,58]。近年来,研究者在增加有机肥投入的同时,也越来越重视土壤碳氮营养的均衡,杨双剑^[59]通过有机物料添加来调节肥料的碳氮比,结果

发现,肥料的碳氮比为 20~25 时能够提高植烟土壤微生物多样性及酶活性,促进烟株生长发育,提高上等烟比例。王军等^[56]研究了不同碳氮比的花生饼肥和猪粪配施有机肥对沙泥田植烟土壤微生态的影响,结果表明,有机肥碳氮比为 25~36 时能提高烤烟生育前期土壤脲酶的活性,增大后期土壤微生物量氮的含量,促进烟株前期生长的同时抑制了烤烟后期对氮素的过量吸收,有利于协调烟株碳氮代谢和烟叶后期的品质建成。不同研究者对调节肥料碳氮比的结论有差异,可能与土壤类型、施肥种类及特定土壤条件下微生物区系结构差异有关^[60],关于施用量目前还需要做进一步研究以明确阈值范围,为今后施肥提供参考。

生物有机肥可以通过微生物在根表形成生物膜机制改善土壤微生物区系,达到作物促生抗病的效果^[14]。研究发现,施用烟草青枯病拮抗菌制成的生物有机肥对土壤细菌和放线菌数量提高效果显著,且生物有机肥处理的土壤微生物功能多样性提高,多样性指数和均匀度指数均显著高于对照,土壤微生物区系结构得到改善,细菌种类数增加,真菌种类数减少^[61]。利用多种益生菌与不同有机物料复合创造土壤高效益生菌团是生物有机肥研发的新理念,Wei 等^[62]采用 5 株同属细菌构建的菌群结构具有资源利用谱广、内部竞争小、高效抵抗病原菌的特点。苏婷婷等^[63]利用高通量测序技术研究了多菌剂复合的生物有机肥与磷肥配施对黄壤烟田土壤细菌群落结构的影响,结果表明,复合生物有机肥可以改善细菌群落结构、增加土壤细菌种类数,绿弯菌门、硝化螺旋菌门、变形菌门及 50% 以上的菌属相对丰度高于传统施肥。某些硅酸盐细菌、固氮菌、AM 真菌及生防菌常被开发为生物有机肥应用于烟草种植中,这些微生物常具有特殊功能,如硅酸盐细菌能够将土壤中难溶性钾和磷释放到土壤中供作物利用;AM 真菌可与作物根系形成共生体,促进根系对土壤养分的吸收;木霉菌(*Trichoderma* spp.)、芽孢杆菌(*Bacillus* spp.)和链霉菌(*Streptomyces* spp.)可以拮抗病原菌,提高烟草抗病性^[7,64-65]。生物有机肥对微生物在土壤中的定殖能力有一定要求,而土壤类型及气候环境因素对其影响较大,因此微生物肥料效果不稳定的现象时有发生^[66]。

3.2 土壤改良剂的施用

生物炭作为一种新兴的土壤改良剂,近年来越来越受到科研工作者的重视。研究发现,生物炭可以降低土壤容重,增加土壤有机碳含量和阳离子交换量,影响植物对营养元素的吸收^[67-68]。生物炭多

孔隙结构及对水肥的固持不仅为土壤微生物栖息提供了良好环境,同时影响土壤微生物的生长、发育和代谢,进而改善土壤肥力^[69-70]。研究表明,经生物炭改良的土壤,细菌多样性增加了 25%,并且这种增加在属、种和科的水平上均有体现^[71];在生物炭施用 2 a 后,丛枝菌根菌在小麦根系的定殖增加了 20%~40%^[72]。陈懿等^[73]研究表明,烟田撒施烟秆生物炭 1~10 t/hm² 可以显著提高土壤微生物数量,施用生物炭的土壤细菌、真菌和放线菌数量均为不施用生物炭的 2 倍以上。此外,生物炭由于具有较强的离子吸附功能,一方面可以通过吸附和缓释土壤中养分离离子而减少养分流失,提高肥料利用率^[74],另一方面还可以吸附土壤重金属从而减轻作物受土壤污染影响的程度^[75]。目前,生物炭对植烟土壤作用的研究还处在起步阶段,其对不同类型土壤的改良效果及适宜用量等还不明确,需进一步研究。

此外,近年来的研究发现,土壤中来源于植物根系分泌物、施肥和微生物转化的部分小分子有机物在养分供给、土壤质地改善、提高作物对土壤养分的吸收、信号转导等方面有一定作用^[76-77],这为添加小分子有机物改善土壤微环境提供了新思路。

3.3 秸秆还田

我国每年的作物秸秆产量达到 7 亿 t,将其还田利用一直是传统农业土壤培肥的主要措施。大量研究表明,秸秆还田一方面可以促进土壤团粒结构的形成,提高土壤通透性,增加土壤中微生物数量,另一方面由于秸秆本身含有较多有机碳和营养元素,施入土壤中可以增加土壤养分和活性有机碳的含量^[78-80]。为加快还田秸秆的腐解,更有效地改善土壤养分状况,增加作物产量,近年来一些学者针对秸秆促腐还田培肥模式进行了研究,结果表明,腐熟秸秆还田可以提高土壤微生物活性、改善土壤养分状况进而增加作物产量^[81],Chen 等^[82]利用腐熟秸秆还田来改良烟区土壤的研究表明,土壤总有机碳和微生物量碳含量显著增加,在烤烟移栽后 75 d 时土壤微生物量碳含量可增加 80% 以上。

3.4 作物多样性栽培

在农田生态系统中,多样性栽培是指不同作物或者同一作物的不同基因型在空间和时间上的合理有序布局^[83]。多样性栽培可以调节土壤有害微生物累积所致的微生态失衡,是克服作物连作障碍的有效措施之一。对烟草种植来说,一方面可在不改变以烟为主耕作制度的前提下提高烟田复种指数,在非植烟季节种植其他作物,另一方面可在烟草大

田生育期实行烟薯间作、套作以丰富农田作物多样性。研究发现,水稻、烟草轮作及年际间更换烟草品种类型的种植模式均显著增加了土壤中微生物的多样性,降低了致病菌数量^[83]。轮作烟田土壤细菌香农多样性指数和丰富度指数均高于连作烟田土壤^[84]。

覆盖作物被认作是作物多样性栽培的另外一种方式,覆盖作物又被称作绿肥作物^[85]。种植覆盖作物有助于保持土壤、防止水土流失,覆盖作物本身进入土壤后可以被微生物降解给作物提供养分,增加土壤微生物的种类和数量,改善土壤微生态环境。李正等^[86]研究发现,烟田黑麦草翻压量为 22 500 kg/hm² 时,烟株不同生育时期土壤微生物量碳、氮提高 66% 以上,土壤脲酶、酸性磷酸酶、蔗糖酶、过氧化氢酶活性均提高 11% 以上。倡国涵等^[87]研究发现,绿肥翻压量为 15 000 kg/hm² 并常规施肥,土壤中细菌、AM 真菌及微生物总磷酸脂肪酸含量分别比常规施肥处理高 9.2%、7.4% 和 12.4%。

4 展望

土壤微生态环境的平衡是土壤健康和作物可持续生产的重要保障,将土壤微生态环境作为一个整体,应用生态平衡的理论分析生产中存在的问题,并提出相应改良措施,具有重要的现实意义。今后需要加强以下 3 个方面研究。

(1) 土壤微生态的研究涉及微生物的物种、生理、功能和遗传多样性等多个层面,不同层面的研究侧重点不同^[88],多层面研究方法如分离培养法、单一碳源利用法、生物标志物法及高通量测序法的优选组合和综合运用有望更深入全面地揭示土壤微生物的多样性特征,有利于进一步定向调控土壤微生态环境。

(2) 我国植烟区地域较广,土壤微生物资源丰富,继续开展烟田土著有益菌的筛选应用研究,通过不同益生菌与不同有机物料组合应用,定向构建土壤高效益生菌团,有利于烟草土传病害的绿色防控及烟叶产质量的提高。

(3) 针对我国植烟土壤碳氮比失衡、微生态环境变劣的问题,研究不同高碳物料如生物炭、腐熟秸秆、绿肥等输入对植烟土壤微生态的改良效果;同时重视土壤碳氮营养的调节,开展不同碳氮配比有机物料在植烟土壤微生态改良中的应用效果及相关机制研究,为我国植烟区合理高效施肥提供更多参考。

参考文献:

[1] 李雪利,叶协锋,顾建国,等. 土壤碳氮比对烤烟碳氮

代谢关键酶活性和烟叶品质影响的研究[J]. 中国烟草学报,2011,17(3):32-36.

[2] 张继光,申国明,张久权,等. 烟草连作障碍研究进展[J]. 中国烟草科学,2011,32(3):95-99.

[3] 曹毅,陆宁,陈兴江,等. 烟草青枯病病圃土壤细菌组成的高通量测序分析[J]. 河南农业科学,2017,46(3):81-85.

[4] Welbanm G E, Sturz A V, Dong Z M, et al. Managing soil microorganisms to improve productivity of agro-ecosystems[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2004, 23(2): 175-193.

[5] Van B C, Semenov A M. In search of biological indicators for soil health and disease suppression[J]. Applied Soil Ecology, 2000, 15(1):13-24.

[6] 谈文,吴元华. 烟草病理学[M]. 北京:中国农业出版社,2003:180-247.

[7] 邱睿,王海涛,李成军,等. 烟草病虫害绿色防控技术研究进展[J]. 河南农业科学,2016,45(11):8-13.

[8] 张福锁,申建波. 根际微生态系统理论框架的初步构建[J]. 中国农业科技导报,1999,1(4):15-20.

[9] 罗文遂,姚政. 促进根系健康的土壤微生态研究[J]. 中国生态农业学报,2002,10(1):44-46.

[10] 杨家新. 微生物生态学[M]. 北京:化学工业出版社,2004:188-191.

[11] 吴建峰,林先贵. 土壤微生物在促进植物生长方面的作用[J]. 土壤,2003,35(1):18-21.

[12] 王曙光,林先贵,施亚琴. 丛枝菌根(AM)与植物的抗逆性[J]. 生态学杂志,2001,20(3):56-59.

[13] Govindarajulu M, Pfeffer P E, Jin H R. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Nature, 2005, 435(743):819-823.

[14] Zhang N, Yang D Q, Wang D D, et al. Whole transcriptomic analysis of the plant-beneficial rhizobacterium *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 during enhanced biofilm formation regulated by maize root exudates[J]. BMC Genomics, 2015, 16(1):685-704.

[15] Xu Z H, Shao J H, Li B, et al. Contribution of bacillomycin D in *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 to antifungal activity and biofilm formation[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2013, 79(3):808-815.

[16] Druzhinina I S, Seidl-Seiboth V, Herrera-Estrella A, et al. Trichoderma: The genomics of opportunistic success[J]. Nature Reviews Microbiology, 2011, 9(10):749-759.

[17] Mendes R, Garbeva P, Raaijmakers J M. The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2013, 37(5):634-663.

[18] Zamioudis C, Pieterse C M. Modulation of host immunity by beneficial microbes[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2012, 25(2):139-150.

[19] 邱萍,常凯,曹廷茂,等. 丛枝菌根真菌克服烤烟连作障碍的研究进展[J]. 贵州农业科学,2012,40(3):96-100.

- [20] 陈若星,苏加坤,王建兵,等. 土壤酶与微生物对烤烟生长和品质的影响[J]. 中国烟草学报,2014,20(3): 73-78.
- [21] 武雪萍,刘增俊,赵跃华,等. 施用芝麻饼肥对植烟根际土壤酶活性和微生物碳、氮的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2005,11(4):541-546.
- [22] 邱立友,祖朝龙,杨超,等. 皖南烤烟根际微生物与焦甜香特色风格形成的关系[J]. 土壤,2010,42(1): 45-52.
- [23] Cardinale B J, Srivastava D S, Duffy J E, *et al.* Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems[J]. *Nature*, 2006, 443(7114): 989-992.
- [24] 郭森森. 连作烟田烟草青枯病的生态控制技术及其微生态机制[D]. 郑州:河南农业大学,2011.
- [25] Ghorbani R, Wilcockson S, Koocheki A, *et al.* Soil management for sustainable crop disease control: A review[J]. *Environmental Chemistry Letters*, 2008, 6(3): 149-162.
- [26] Garcia-Mina J M. Plant nutrition and defense mechanism: frontier knowledge[M]//Srivastava A K. *Advances in citrus nutrition*. Berlin:Springer Netherlands,2012:1-12.
- [27] Noble R, Coventry E. Suppression of soil-borne plant diseases with composts: A review[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2005, 15(1): 3-20.
- [28] 郑世燕,陈弟军,丁伟,等. 烟草青枯病发病烟株根际土壤营养状况分析[J]. 中国烟草学报,2014,20(4): 57-64.
- [29] 李小龙,李红丽,曾强,等. 钙镁磷肥对青枯病发病烟株根际土壤微生物区系的影响[J]. 中国烟草学报, 2016,22(1): 71-75.
- [30] 齐雁冰,黄标,顾志权,等. 长江三角洲典型区农田土壤碳氮比值的演变趋势及其环境意义[J]. 矿物岩石地球化学通报,2008,27(1): 50-56.
- [31] 杨双剑,吕强,熊瑛,等. 不同栽培模式对烟草耕层土壤碳氮组分含量及其比值的影响[J]. 西南农业学报,2014,27(6):2624-2628.
- [32] 代晓燕,张芊,刘国顺,等. 植烟土壤有机碳库修复的研究进展[J]. 中国烟草科学,2014,35(3):109-116.
- [33] 尤垂淮,高峰,王峰吉,等. 连作对云南烤烟根际微生态及烟叶产质量的影响[J]. 中国烟草学报,2015,21(1): 60-67.
- [34] 陈继峰,孙会,夏阳,等. 不同连作年限烟田土壤酶活性及养分含量变化[J]. 河南农业科学,2016,45(10): 60-64.
- [35] 赵松辉,蔡凯旋,刘洪源,等. 烤烟连作障碍调控措施研究进展[J]. 现代农业科技,2014(8): 199-201.
- [36] Janvier C, Villeneuve F, Alabouvette C, *et al.* Soil health through soil disease suppression: Which strategy from descriptors to indicators? [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(1): 1-23.
- [37] 阮维斌,王敬国,张福锁,等. 根际微生态系统理论在连作障碍中的应用[J]. 中国农业科技导报,1999, 1(4):53-58.
- [38] 焦永吉,程功,马永健,等. 烟草连作对土壤微生物多样性及酶活性的影响[J]. 土壤与作物,2014,3(2): 56-62.
- [39] 李天来,杨丽娟. 作物连作障碍的克服—难解的问题[J]. 中国农业科学,2016,49(5):916-918.
- [40] 何琳,姜翼来,王玲莉,等. 烤烟连作对土壤养分状况的影响[J]. 现代农业科技,2008(8): 115-116.
- [41] Bertin C, Yang X, Weston L A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere[J]. *Plant Soil*, 2003, 256(1): 67-83.
- [42] 吴文祥. 烟草自毒物质及其对根际土壤微生物影响的研究[D]. 福州:福建农林大学,2010.
- [43] 刘艳霞,李想,蔡刘体,等. 烟草根系分泌物酚酸类物质的鉴定及其对根际微生物的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2016,22(2): 418-428.
- [44] Huang J K, Hu R F, Cao J M, *et al.* Training programs and in-the-field guidance to reduce China's over use of fertilizer without hurting profitability[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2008, 63(5): 163-165.
- [45] Xun W B, Zhao J, Xue C, *et al.* Significant alteration of soil bacterial communities and organic carbon decomposition by different long-term fertilization management conditions of extremely low-productivity arable soil in South China[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(6): 1907-1917.
- [46] 张福锁,王激清,张卫峰,等. 中国主要粮食作物肥料利用率现状与提高途径[J]. 土壤学报,2008,45(5): 915-924.
- [47] Ju X T, Xing G X, Chen X P, *et al.* Reducing environmental risk by improving N management in intensive Chinese agricultural systems[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(9): 3041-3046.
- [48] Othman I, Al-Masri M S. Impact of phosphate industry on the environment: A case study[J]. *Applied Radiation and Isotopes*, 2007, 65(1): 131-141.
- [49] Oteor N, Vitoria L, Soler A, *et al.* Fertilizer characterization: Major, trace and rare earth elements[J]. *Applied Geochemistry*, 2005, 20(8): 1473-1488.
- [50] Li S F, Ji Y F. A summary of study on the fertilizer applying and its environmental effects[J]. *Journal of Nanjing Agricultural Technology College*, 2003, 19(2): 59-67.
- [51] De Cal A, Martinez-Treceno A, Salto T, *et al.* Effect of chemical fumigation on soil fungal communities in Spanish strawberry nurseries[J]. *Applied Soil Ecology*, 2005, 28(1): 47-56.
- [52] 张跃华,罗志文,赵永勋. 阿维菌素对土壤微生物活性的影响[J]. 佳木斯大学学报,2002,20(1): 49-51.
- [53] 唐美珍,郭正元. 68%代森锰锌对土壤微生物种群及呼吸作用的影响[J]. 土壤通报,2010,41(6): 1365-1369.
- [54] Shew H D. Response of *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* to metalaxyl exposure[J]. *Plant Disease*, 1985,

- 69(7):559-562.
- [55] 袁宗胜,张广民,刘廷荣,等.烟草黑胫病菌对甲霜灵的敏感性测定[J].中国烟草科学,2001,22(4):9-12.
- [56] 王军,丁效东,张士荣,等.不同碳氮比有机肥对沙泥田烤烟根际土壤碳氮转化及酶活性的影响[J].生态环境学报,2015,24(8):1280-1286.
- [57] 李艳平,刘国顺,丁松爽,等.混合有机肥用量对烤烟根系活力及根际土壤生物特性的影响[J].中国烟草科学,2016,37(1):32-36,44.
- [58] 潘根兴,赵其国.我国农田土壤碳库演变研究:全球变化和国家粮食安全[J].地球科学进展,2005,20(4):384-393.
- [59] 杨双剑.有机施肥模式对植烟土壤微生物生态的调控研究[D].北京:中国农业大学,2014.
- [60] 吴金水,林启美,黄巧云,等.土壤微生物生物量测定方法及其应用[M].北京:气象出版社,2006:74-75.
- [61] 刘艳霞,李想,曹毅,等.抑制烟草青枯病型生物有机肥的田间防效研究[J].植物营养与肥料学报,2014,20(5):1203-1211.
- [62] Wei Z, Yang T J, Friman V P, *et al.* Trophic network architecture of root-associated bacterial communities determines pathogen invasion and plant health [J]. *Nature Communications*, 2015, 6(6):8413-8421.
- [63] 苏婷婷,周鑫斌,张跃强,等.生物有机肥和磷肥配施对新整理黄壤烟田细菌群落组成的影响[J].烟草科技,2016,49(5):8-15.
- [64] 常换换,张立猛,崔永和,等.微生物肥料在中国烤烟生产中的应用研究进展[J].中国农学通报,2015,31(10):214-220.
- [65] 雷丽萍,郭荣君,缪作清,等.微生物在烟草生产中的应用研究进展[J].中国烟草学报,2006,12(4):47-51.
- [66] 沈德龙,李俊,姜昕.我国微生物肥料产业现状及发展方向[J].微生物学杂志,2013,33(3):1-4.
- [67] Laird D, Fleming P, Wang B, *et al.* Biochar impact on nutrient leaching from a Midwestern agricultural soil [J]. *Geoderma*, 2010, 158(3):436-442.
- [68] Kimetu J M, Lehmann J. Stability and stabilisation of biochar and green manure in soil with different organic carbon contents [J]. *Soil Research*, 2010, 48(7):577-585.
- [69] Kolb S E, Fermanich K J, Dornbush M E. Effect of charcoal quantity on microbial biomass and activity in temperate soils [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2009, 73(4):1173-1181.
- [70] Knicker H. How does fire affect the nature and stability of soil organic nitrogen and carbon? A review [J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85(1):91-118.
- [71] Solaiman Z M, Blackwell P, Abbott L K, *et al.* Direct and residual effect of biochar application on mycorrhizal root colonization, growth and nutrition of wheat [J]. *Soil Research*, 2010, 48(7):546-554.
- [72] Otsuka S, Sudiana I, Komori A, *et al.* Community structure of soil bacteria in a tropical rainforest several years after fire [J]. *Microbes and Environments*, 2008, 23(1):49-56.
- [73] 陈懿,陈伟,林叶春,等.生物炭对植烟土壤微生物和烤烟生理的影响[J].应用生态学报,2015,26(12):3781-3787.
- [74] 李力,刘娅,陆宇超,等.生物炭的环境效应及其应用的研究进展[J].环境化学,2011,30(8):1411-1421.
- [75] Cao X, Harris W. Properties of dairy-manure-derived biochar pertinent to its potential use in remediation [J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101(14):5222-5228.
- [76] Singh G, Mukerji K G. Root exudates as determinant of rhizospheric microbial biodiversity [M] // Mukerji K G, Manoharachary C, Singh J. *Microbial Activity in the Rhizosphere*. Berlin: Springer, 2006:39-53.
- [77] 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.
- [78] 田慎重,王瑜,李娜,等.耕作方式和秸秆还田对华北地区农田土壤水稳性团聚体分布及稳定性的影响[J].生态学报,2013,33(22):7116-7124.
- [79] 顾美英,唐光木,葛春辉,等.不同秸秆还田方式对和田风沙土土壤微生物多样性的影响[J].中国生态农业学报,2016,24(4):489-498.
- [80] 张继旭,张继光,申国明,等.不同类型秸秆还田对烟田土壤碳氮矿化的影响[J].烟草科技,2016,49(3):10-16.
- [81] 张电学,韩志卿,刘微,等.不同促腐条件下玉米秸秆直接还田的生物学效应研究[J].植物营养与肥料学报,2005,11(6):742-749.
- [82] Chen H L, Liu G S, Yang Y F, *et al.* Effects of rotten wheat straw on organic carbon and microbial biomass carbon of tobacco-planted soil [J]. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 2013, 11(1):1017-1021.
- [83] 陈冬梅.作物多样性栽培对烟草连作障碍的生态调控机制[D].福州:福建农林大学,2010.
- [84] 段玉琪,晋艳,陈泽斌,等.烤烟轮作与连作土壤细菌群落多样性比较[J].中国烟草学报,2012,18(6):53-59.
- [85] 杨静,施竹凤,高东,等.生物多样性控制作物病害研究进展[J].遗传,2012,34(11):1390-1398.
- [86] 李正,刘国顺,敬海霞,等.翻压绿肥对植烟土壤微生物量及酶活性的影响[J].植物营养与肥料学报,2010,16(6):1472-1478.
- [87] 倡国涵,王瑞,袁家富,等.绿肥与化肥配施对植烟土壤微生物群落的影响[J].土壤,2013,45(6):1070-1075.
- [88] 陈敏玲,李伟华,陈章和.不同层面上微生物多样性研究方法[J].生态学报,2008,28(12):6264-6217.