

根茎病害研究通讯

Communications in Plant Root and Stem Diseases Research

（2018 年第 6 期，总第 64 期）

主办：西南大学植物保护学院，重庆烟草科学研究所

主编：丁伟

2018 年 6 月 31 日

工作动态

研究团队积极深入产区进行根茎病害绿色防控技术培训

正值农业生产季节，也是作物根茎病害容易发生时期，6 月份西南大学丁伟教授研究团队连续奔赴四川省烟草主要产区凉山州、宜宾、泸州等地区开展烟草根茎病害的绿色防控技术培训会，为当地烟草生产的根茎病害防治带来了良方，也为后期根茎病害的控制提供了支撑。

烟叶一直是西南烟区农民重要的经济来源，也是脱贫致富的重要保障，而每年的根茎病害发生常导致烟农损失惨重，烟草根茎病害的防治成为烟叶生产难题。于此，烟草重要生长时期，研究团队成员李石力博士于 6 月 4、6、20 日，分别对四川宜宾、凉山、泸州烟叶产区各站点技术人员进行根茎病害绿色防控技术培训，为当地技术人员传经送宝。在各地培训会上，李石力博士分别对两黑（根黑腐、黑胫病）一青（青枯病）一线虫（根结线虫病）的发生特点、发生原因、关键识别特征以及针对性的防治技术等进行了详细的讲解，并针对技术提出不同病害的防治技术体系与配套产品，如基质拌菌，有机肥拌菌控制青枯病技术，精准用药控制黑胫病以及黑腐病技术。此次培训给技术人员带来防治根茎病害的新的防治理念与技术，获得了较大的反响。



（李石力 供稿）

单一菌剂根际调控对烟草生长及烟草青枯病发生的影响

烟草是我国重要的经济作物，细菌性青枯病是烟草大田生产上的毁灭性土传病害。近年来,鉴于化学药剂防治青枯病存在高残留、导致病原菌产生抗药性以及对环境存在安全隐患等问题，许多植保工作者致力于有益微生物对青枯病防控效果的研究,以期开发出新型高效的微生物菌剂,减少化学药剂的使用。目前已有文献证明，部分有益微生物能诱导植物产生系统抗性，控制病害发生,增加作物产量。本研究以云烟 87 为材料，选用多粘类芽孢杆菌、枯草芽孢杆菌、哈茨木霉单一微生物菌剂，在烟苗移栽时和进行小培土时两个时期进行每亩 100g 的灌根处理，进行田间小区试验，研究其对烤烟生长和烟草青枯病发生的影响。

通过不同单一菌剂的根际调控，可以影响烟株的土壤微生物群落。调查结果显示，施用不同的单一菌剂均可对烟株的根系性状产生一定的影响,且有利于根系的伸长,增大侧根数，刺激根系的早生快发，进而保证植株后期的生长。从田间农艺性状可以看出，枯草芽孢杆菌处理与哈茨木霉处理可以显著的促进烤烟后期的生长，多粘类芽孢杆菌表现效果较差，对烟株的生长产生负面效果。单一菌剂根际调控在降低青枯病发病率和抑制青枯病病情指数方面都有较好的效果，与对照处理相比，调查结束时发病率各处理分别降低了 40.92%、54.50%和 45.42%，病情指数各处理分别降低了 57.05%、67.91%和 55.92%。总的来说，通过单一菌剂根际调控能够改善土壤的微生物群落，从而促进烟株的根系发育和降低烟草青枯病的发生。其中枯草芽孢杆菌处理效果最好，哈茨木霉次之。

表 1 不同单一菌剂处理的农艺性状

生长时期	处理	株高（cm）	茎围（cm）	有效叶片数	最大叶长(cm)	最大叶宽(cm)
团棵期	多粘类	45.66±3.71a	7.58±0.29a	11.70±0.39a	55.07±2.33a	20.70±1.84a
	枯草	46.79±5.31a	7.82±0.42a	12.99±0.51a	53.63±3.59a	21.55±1.09a
	哈茨木霉	45.37±3.95a	7.77±0.51a	13.27±0.67a	55.47±3.19a	21.34±2.01a
	CK	45.36±2.79a	7.59±0.38a	12.15±0.63a	54.07±2.97a	21.64±1.33a
打顶后	多粘类	102.11 ±2.88b	8.37 ±0.13a	18.11 ±0.55a	69.33±1.42a	26.78 ±1.50a
	枯草	125.50±2.62a	8.73±0.12a	18.78 ±0.22a	68.33 ±0.54a	28.83±1.01a
	哈茨木霉	121.72±3.67a	8.70±0.14a	18.00 ±0.58a	69.00 ±2.92a	27.34 ±0.60a
	CK	113.17 ±4.25ab	8.27±0.09a	17.94±0.29a	67.61±0.72a	26.11 ±0.64a

表 2 不同单一菌剂处理的根系性状

处理	最大根长/cm	根鲜重/g	根体积/cm ³	侧根数
多粘类	12.96±0.86a	45.83±3.21a	45.09±3.38a	26.31±2.66a
枯草	12.91±0.54a	48.22±6.51a	51.88±4.01a	27.06±2.10a
哈茨木霉	13.28±0.32a	46.59±6.33a	45.17±4.39a	26.79±3.84a
CK	12.77±0.51a	44.32±5.37a	46.09±4.33a	25.57±3.49a

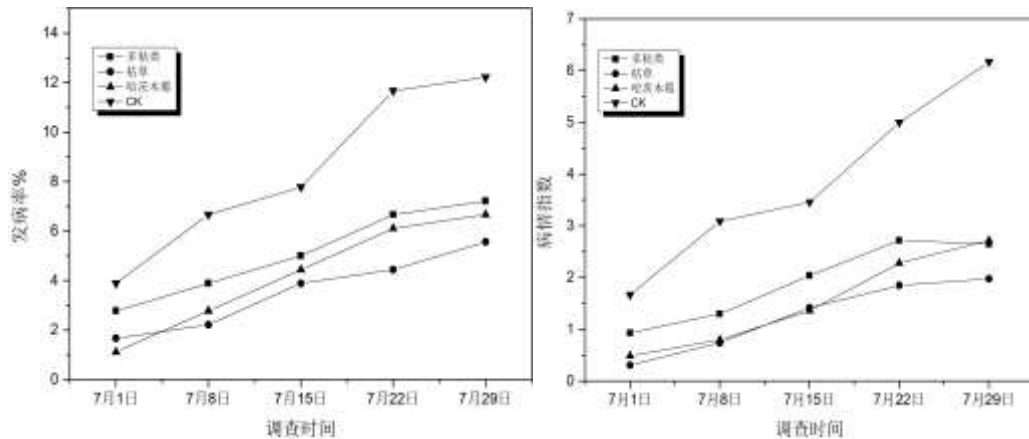


图 1 不同单一菌剂处理的烟草青枯病发病率、病情指数随时间变化图

(程浅 供稿)

RNA-Seq 揭示瑞香素对青枯雷尔氏菌的靶标基因研究

瑞香素 (Daphnetin, DA) 是一种天然的植物源活性化合物, 属于羟基香豆素类化合物, 在自然界中广泛存在, 其中已有研究报道了其具有良好的杀蚜活性, 同时在医学上也有报道具有消炎和抑菌活性。西南大学植物青枯病研究团队通过大量的植物源化合物对青枯菌抑菌活性筛选, 发现了瑞香素对青枯雷尔氏菌具有显著的抑菌活性, EC_{50} 仅为 8.73 mg/L^[1], 同时通过前期研究也发现了瑞香素对烟草青枯病的防效较好, 在接菌后 6 d, 8 d, 10 d, 12 d, 14 d 和 16 d 的相对防效分别达到 80.03%、69.83%、59.19%、45.49%、44.12%和 38.27%^[2]。因此, 本项研究主要通过 RNA-Seq 高通量测序, 通过差异基因分析, 筛选 DA 对青枯菌的潜在作用靶标, 并通过功能基因验证确定其靶标基因。RNA-Seq 差异基因的 RT-PCR 验证表明, 随机选择的 12 个基因的上下调表达情况与 RNA-Seq 测序所获得的结果基本一致, 因此证实了 RNA-Seq 测序结果的准确性 (图 1)。按照差异基因筛选条件, DA 胁迫下青枯菌的显著上调基因有 517 个, 显著下调基因有 668 个 (图 2)。通过 GO 富集分析, 发现瑞香素胁迫下青枯菌的显著差异基因主要富集在核糖体结构、rRNA 结合蛋白、核糖体、细胞膜组成和转录表达等方面 (图 3)。通过对青枯菌抑菌作用的潜在靶标基因筛选, 发现瑞香素对青枯菌的作用靶标集中在脂多糖合成基因、脂肪酸合成基因和代谢基因、F-型 ATP 酶和

氧化压力相关基因等（表 1）。后续还将对上述潜在靶标基因进行功能基因验证，确定瑞香素对青枯菌的抑菌作用机理。

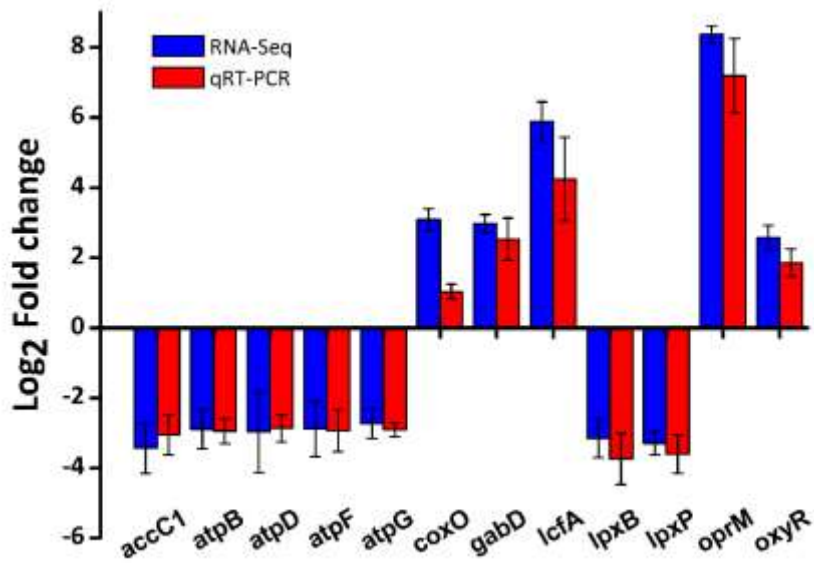


图 1 RNA-Seq 差异基因的荧光定量 PCR 验证

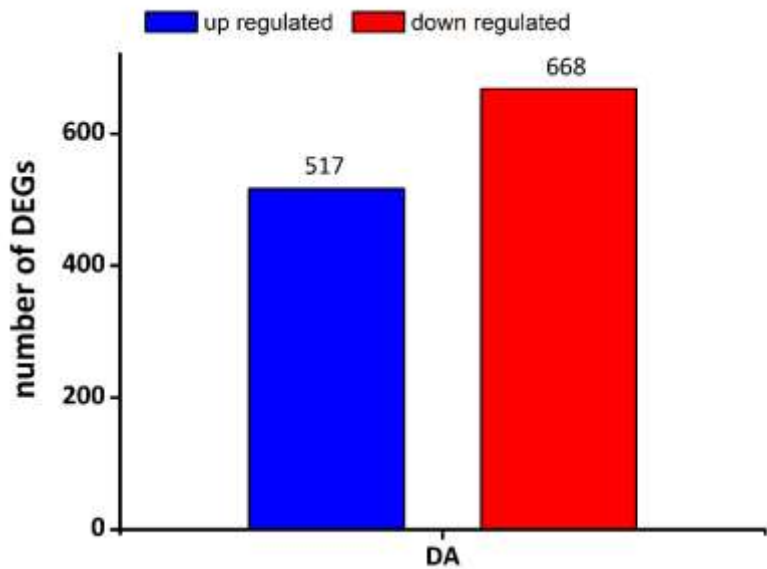


图 2 瑞香素胁迫下青枯菌的显著差异基因（FDR < 0.01, Log 2 (Fold change) > 2）

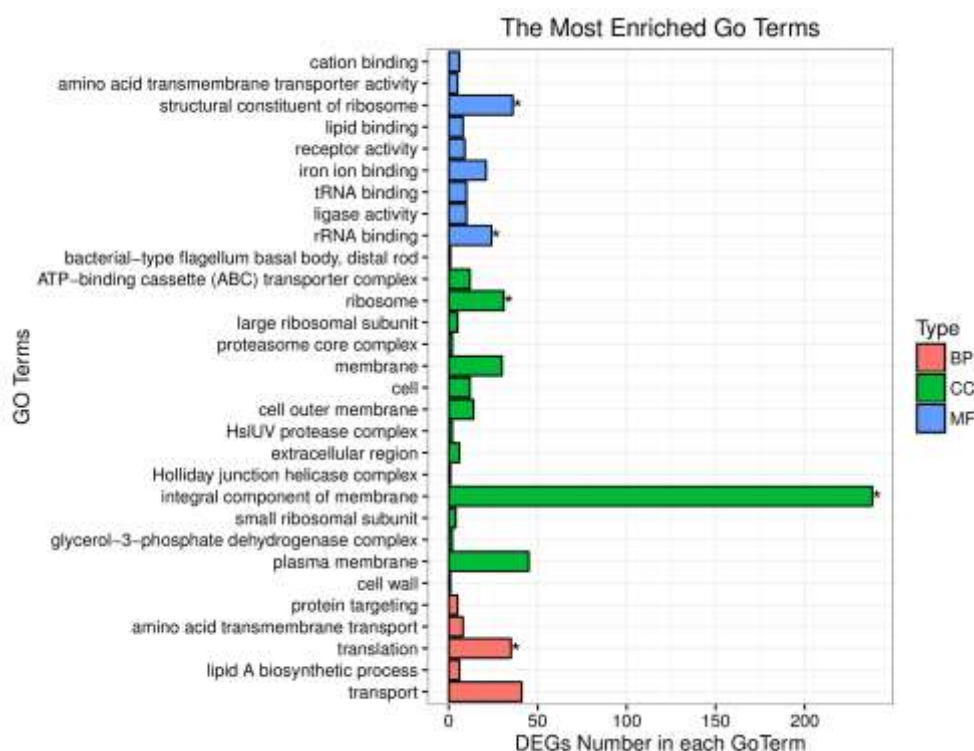


图 3 瑞香素胁迫下青枯菌显著差异基因的 GO 富集分析

表 1 瑞香素胁迫下青枯菌潜在靶标基因筛选

Gene	Description	Log ₂ Fold change	Corrected P-value
The Lipopolysaccharide biosynthesis			
<i>lpxA</i>	UDP-N-acetylglucosamine acyltransferase	-2.46	4.26×10^{-59}
<i>lpxB</i>	lipid-A-disaccharide synthase	-3.16	6.15×10^{-88}
<i>lpxC</i>	UDP-3-O-(3-hydroxymyristoyl) glucosamine N-acyltransferase	2.33	1.94×10^{-52}
<i>lpxD</i>	UDP-3-O-(3-hydroxymyristoyl) glucosamine N-acyltransferase	-2.61	2.47×10^{-68}
<i>lpxH</i>	UDP-3-O-(3-hydroxymyristoyl) glucosamine N-acyltransferase	-1.58	8.9×10^{-3}
<i>lpxL</i>	lauroyl acyltransferase	-2.57	2.68×10^{-32}
<i>lpxP</i>	lauroyl acyltransferase	-3.29	4.65×10^{-56}
<i>lpxK</i>	tetraacyldisaccharide 4'-kinase	-2.50	3.02×10^{-24}
Fatty acid biosynthesis			
<i>accC1</i>	acetyl-CoA carboxylase	-3.44	8.35×10^{-57}
<i>accB1</i>	acetyl-CoA carboxylase	-3.23	6.73×10^{-11}
<i>fabD</i>	malonyl CoA-ACP transacylase	-2.32	1.84×10^{-53}
<i>fabF</i>	3-oxoacyl-ACP synthase	-2.01	3.05×10^{-48}
<i>fabZ</i>	3-hydroxyacyl-ACP dehydratase	-2.85	5.34×10^{-46}
<i>fabI</i>	enoyl-ACP reductase	-3.81	1.89×10^{-103}

Fatty acid degradation			
<i>lcfA</i>	Long-chain-fatty-acid--CoA ligase	5.88	1.02×10^{-221}
<i>pcaF</i>	beta-ketoadipyl CoA thiolase	2.43	8.87×10^{-29}
<i>gabD</i>	Aldehyde dehydrogenase B	2.98	3.12×10^{-95}
<i>alcI</i>	alcohol dehydrogenase	6.15	1.59×10^{-236}
F-type ATPase			
<i>atpB</i>	ATP synthase subunit A	-2.89	6.95×10^{-92}
<i>atpE</i>	F0F1 ATP synthase subunit C	-2.52	1.35×10^{-52}
<i>atpF</i>	F0F1 ATP synthase subunit B	-2.89	9.06×10^{-83}
<i>atpH</i>	F0F1 ATP synthase subunit delta	-2.71	7.42×10^{-69}
<i>atpA</i>	F0F1 ATP synthase subunit alpha	-2.87	4.78×10^{-80}
<i>atpG</i>	F0F1 ATP synthase subunit gamma	-2.73	2.78×10^{-90}
<i>atpD</i>	F0F1 ATP synthase subunit beta	-2.97	7.80×10^{-118}
<i>atpC</i>	F0F1 ATP synthase subunit epsilon	-2.77	7.04×10^{-90}
Oxidative stress			
<i>coxP</i>	bb3-type cytochrome oxidase subunit IV	2.43	1.22×10^{-8}
<i>coxO</i>	cytochrome oxidase subunit III	3.09	2.91×10^{-8}
<i>coxM</i>	cytochrome B558 subunit A	3.05	6.80×10^{-53}
<i>katGa</i>	catalase/hydroperoxidase HPI(I)	4.89	3.01×10^{-108}
<i>oxyR</i>	LysR family transcriptional regulator	2.57	3.49×10^{-64}
Drug Efflux			
<i>mexA</i>	Drug efflux lipoprotein	7.13	1.60×10^{-181}
<i>acrB</i>	multidrug transporter	7.10	8.20×10^{-256}
<i>oprM</i>	Outer membrane drug efflux lipoprotein	8.37	6.01×10^{-199}
<i>emrY</i>	inner membrane multidrug resistance	6.09	8.35×10^{-102}
	transmembrane protein		
<i>emrA</i>	DSBA oxidoreductase	4.99	1.25×10^{-114}

（杨亮 供稿）

知识窗

植物内生生防真菌研究概况

在长期的协同进化中，植物内生真菌和寄主植物形成了一种互利共生的关系：内生真菌可以从寄主植物中吸取营养物质供自身生长；同时，在植物生长发育和系统演化过程中，内生真菌起着重要的作用，如代谢物能刺激植物生长发育，提高寄主植物对生物胁迫和非生物胁迫的抵抗能力等。有研究认为，内生真菌可通过自身的代谢产物或借助于本身信号传导作用对植物体施加影响。已发现的内生真菌对宿主植物至少有以下几个方面的有益作用：1）固氮作用；2）促进植物生长：分泌生长素等植物生长激素物质；3）抗逆境：抗盐碱、干旱等；4）抗动物，如昆虫、线虫、食草动物等的取食；5）抗病原菌以及他感作用等；6）增

强宿主对各种其他生物如病原细菌和真菌、线虫、昆虫及哺乳动物的抗性，保护宿主免受危害。

内生真菌的次生代谢产物可有效的抑制病原菌生长。兰琪等从苦皮藤(*Celastrus angulatus*) 植株中分离得到 3 株内生真菌，发酵产物的丙酮提取物对番茄灰霉病菌、玉米小斑病菌、小麦赤霉病菌、烟草赤星病菌和苹果炭疽病菌的菌丝生长有较强的抑制作用。在盆栽试验中，对小麦白粉病菌的治疗和保护作用较好，均在 60 %以上。同时，内生真菌发酵产物的丙酮提取物对黄瓜霜霉病菌的治疗和保护作用均在 50 %以上；抑制番茄灰霉病菌菌丝生长达 92.7%。Strobel 等从雷公藤中分离到一株内生真菌，从其液体发酵产物中分离到 1 个生物碱，对稻瘟病菌(*Pyricularia oryzae*) 的抑制作用明显。

此外，一些植物的内生真菌可作为拮抗菌抑制病原菌的侵染。如从健康甘薯内分离的尖孢镰刀菌，接种甘薯苗后可控制萎蔫镰刀菌的侵染；从葫芦科植物微管束中分离的尖孢镰刀菌也可抵御萎蔫镰刀菌所致病害；从棉株分离的一种内生真菌，经茎基部注射后有抑制萎蔫镰刀菌扩散的作用。

目前，已知的内生真菌提高植物抗病性的机制有：1)产生抗微生物的化学物质，如植保素、双萜类物质、多聚物、木质素等；2)诱导产生一些氧化酶类和水解酶类，如几丁质酶、过氧化物酶等；3)诱导病程相关蛋白的产生。但内生真菌如何影响寄主防御相关的酶系活性还不清楚。

(姚晓远 供稿)

青枯菌的致病性决定因素

青枯菌的主要致病性决定因素是 III 型分泌系统^[1-2]，是一个注射器状的膜阑尾注射所谓的“效应蛋白”(下文称为 III 型效应蛋白或 T3E)进入植物细胞胞浆，促进植物感染青枯菌^[3-4]。>20hrp 或者 *hrp-conserved (hrc)* 基因的任何一个有缺陷的，可以编码这种分子注射器的结构或调节蛋白的突变体是非致病性的^[1]。胞外多糖(EPS)是一种松散的非均质成分黏液^[5]，在青枯病菌的致病性中起着重要作用。EPS 能够强烈地促进木质部导管的阻塞，最终导致植物出现萎蔫症状。EPS 也在定殖植物中起着重要作用^[6-9]。除了这两个主要的毒力决定因素以外，青枯菌还产生一系列其他因素，有助于自身定殖或症状的出现。在之前的研究中已经详尽的综述这些研究^[10]，其中包括分泌的 II 型植物细胞壁降解酶，运动或附着附属物，趋化传感器，纤维素酶和果胶酶。例如：IV型菌毛，蹭动性、生物膜形成和根的附着，以及负责游动的鞭毛已被证明能够促进番茄的毒力^[11-12]。有趣的是，在青枯菌入侵植物的过程中，运动性和依附性似乎起着一定的作用，因为大多数受这些能力影响的突变体在土壤中接种时都是低致病性的，但是当我们直接在植物茎中接种时它却表现得像野生型菌株^[13-14]。最近的

一篇报告表明,FLP 鞭毛形成的聚集体也对致病性有影响,因为缺乏这些菌毛的突变体在游动或蹭动中表现得像野生型菌株,但它导致马铃薯植株枯萎能力受损^[15]。

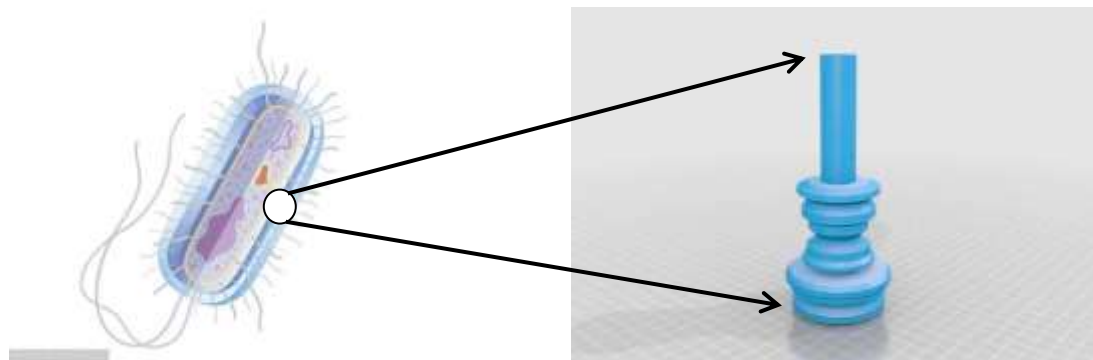


图1 青枯菌的 III 型分泌系统的概念图

参考文献:

- [1] Boucher, C., Barberis, P.A., Trigalet, A.P. and Demery, D.A. (1985) Transposon mutagenesis of *Pseudomonas solanacearum*: isolation of Tn5-induced avirulent mutants. *J. Gen. Microbiol.* 131, 2449–2457.
- [2] Coll, N.S. and Valls, M. (2013) Current knowledge on the *Ralstonia solanacearum* type III secretion system. *Microb. Biotechnol.* doi: 10.1111/1751-7915.12056.
- [3] Erhardt, M., Namba, K. and Hughes, K.T. (2010) Bacterial nanomachines: the flagellum and type III injectisome. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2, a000299.
- [4] Tampakaki, A.P., Skandalis, N., Gazi, A.D., Bastaki, M.N., Sarris, P.F., Charova, S.N., Kokkinidis, M. and Panopoulos, N.J. (2010) Playing the ‘Harp’: evolution of our understanding of hrp/hrc genes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 48, 347–370.
- [5] Orgambide, G., Montrozier, H., Servin, P., Roussel, J., Trigalet-Demery, D. and Trigalet, A. (1991) High heterogeneity of the exopolysaccharides of *Pseudomonas solanacearum* strain GMI 1000 and the complete structure of the major polysaccharide. *J. Biol. Chem.* 266, 8312–8321.
- [6] Araud-Razou, I., Vasse, J., Montrozier, H., Etchebar, C. and Trigalet, A. (1998) Detection and visualization of the major acidic exopolysaccharide of *Ralstonia solanacearum* and its role in tomato root infection and vascular colonization. *Eur. J. Plant Pathol.* 104, 795–809.
- [7] Denny, T.P. and Baek, S.R. (1991) Genetic evidence that extracellular polysaccharide is a virulence factor of *Pseudomonas solanacearum*. *Mol. Plant–Microbe Interact.* 4, 198–206.
- [8] Husain, A. and Kelman, A. (1958) Relation of slime production to mechanism of wilting and pathogenicity of *Pseudomonas solanacearum*. *Phytopathology*, 48, 155–164.
- [9] Kao, C.C., Barlow, E. and Sequeira, L. (1992) Extracellular polysaccharide is required for wild-type virulence of *Pseudomonas solanacearum*. *J. Bacteriol.* 174, 1068–1071.
- [10] Genin, S. and Denny, T.P. (2012) Pathogenomics of the *Ralstonia solanacearum* species complex. *Annu. Rev. Phytopathol.* 50, 67–89.
- [11] Kang, Y.W., Liu, H.L., Genin, S., Schell, M.A. and Denny, T.P. (2002) *Ralstonia solanacearum* requires type 4 pili to adhere to multiple surfaces and for natural transformation and virulence. *Mol. Microbiol.* 46, 427–437.
- [12] Tans-Kersten, J., Huang, H.Y. and Allen, C. (2001) *Ralstonia solanacearum* needs motility for invasive virulence on tomato. *J. Bacteriol.* 183, 3597–3605.

- [13]Meng, F., Yao, J. and Allen, C. (2011) A MotN mutant of *Ralstonia solanacearum* is hypermotile and has reduced virulence. *J. Bacteriol.* 193, 2477–2486.
- [14]Yao, J. and Allen, C. (2007) The plant pathogen *Ralstonia solanacearum* needs aerotaxis for normal biofilm formation and interactions with its tomato host. *J. Bacteriol.* 189, 6415–6424.
- [15]Wairuri, C.K., van der Waals, J.E., van Schalkwyk, A. and Theron, J. (2012) *Ralstonia solanacearum* needs Flp pili for virulence on potato. *Mol. Plant–Microbe Interact.* 25, 546–556.

(韩松庭 供稿)

应用生物炭抑制植物病害的研究进展

生物炭作为最近备受关注的有机改良剂,是在 200℃到 1000℃以上的高温热解生成的物质。它可以通过 ^{13}C NMR 很容易地被鉴定出来,因为它在芳族 C 区域中的 125-130ppm 处具有主峰。然而,初始有机原料(如农作物残渣、木材、城市垃圾、污泥、粪便和动物骨骼)的质量和热解条件(即温度和氧气利用率)可以显著地改变其化学特征。例如,由木材和作物残余物生产的低温生物炭含有大量的生物油^[1]。

在过去十年中,据报道生物炭能够抑制由空气和土传真菌病原体引起的病害,包括 *Botrytis cinerea*, *Leveillula taurica*, and *Podosphaera aphanis*; *F. oxysporum*, *P. aphanidermatum*, *Phytophthora cactorum*, *Phytophthora cinnamomi*, 和 *R. solani* 几种专化型菌^[2]; 寄生杂草 *Phelipanche aegyptiaca* ^[3]; 和线虫 *Pratylenchus penetrans* ^[4]。生物炭的作用机制与其他有机改良剂有很大不同,因为其不能为土壤微生物(无论是病原微生物还是有益微生物)提供可快速利用的食物来源^[5,6]。在生物炭热解过程中,可降解的碳源快速消失和芳烃组分的富集使得生物炭成为能够促进植物生长但不能为微生物提供可快速利用的食物来源的有机材料。相反,它的多孔结构可以提供食草动物或食肉动物(如螨、炭疽菌、原生动物和线虫)无法进入的空间来维持土壤微生物菌落的生存^[7,8]。由于同样的原因,生物炭可以用作各种有益微生物的载体。Postma 等^[9]报道了生防菌能普遍地定殖于生物炭的孔隙,在土壤中施用混合型生防菌能有效地降低土壤中 *P. Aphanidermatum* 和 *F. oxysporum* f. sp. *Lycopersici* 对番茄造成的病害。系统诱导抗性也被认为是生物炭抑制病害的部分机制。然而,迄今为止,很少有研究为这一假说提供科学支持^[10]。

开发新型生防产品的一个有潜力但尚未得到检验的方法是把生物炭、有益微生物类群和适当的有机食物源相结合。生物炭与其他非热解有机改良剂(如粪肥、堆肥和植物残渣)复配使用产生了许多商业上应用的配方,称为类土坯种植基质^[11]。事实上,研究发现生物炭与非热解有机改良剂的特定组合在促进植物生长方面非常有效^[12,13],然而它们对病害的抑制能力未知。我们可以推知生物炭和非热解有机改良剂复配可以为生防菌提供安全的位点和食物来源,这对于土壤微生物定殖的早期阶段非常重要。同样,在这种情况下,定义微生物的

取食偏好对于确定最佳的复配组合可能非常有用。最近的研究表明,连续两年施用含木材生物炭和苜蓿叶凋落物的土壤改良剂显著地改变了土壤微生物的组成,抑制了 *F.oxysporum* f.sp.*lactucae* 和 *Sclerotinia sclerotinia* 对莴苣的危害。更有趣的是,在番茄上检测到斑点萎蔫病毒的感染也显著降低 ($P<0.01$) (G.Bonanomi, G.Cesar., D.Alioto, F.Scala 未发表的数据)。

总体而言,生物炭被认为是用来增强土壤对病原的抑制能力的有潜力的有机改良剂。在一些情况下,生物炭也被证实也会产生一些副作用^[14]。然而,在大多数已发表的研究中由于被测试的病理系统的数量有限和所用材料的化学特性差,目前仍不能将生物炭作为一种安全、有效和廉价的防控植物病原体的有机改良剂使用。

参考文献:

- [1] Johannes Lehmann (Cornell University, Ithaca, York N, et al. Biochar for Environmental Management: Science, Technology and Implementation [J]. Science and Technology; Earthscan, 2015, 25(1):15801-15811(11).
- [2] Elad Y, Cytryn E, Harel Y M, et al. The biochar effect: plant resistance to biotic stresses. [J]. Phytopathologia Mediterranea, 2011, 50(3):335-349.
- [3] Eizenberg H, Plakhine D, Ziadne H, et al. Non-chemical Control of Root Parasitic Weeds with Biochar:[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8.
- [4] George C, Kohler J, Rillig M C. Biochars reduce infection rates of the root-lesion nematode *Pratylenchus penetrans*, and associated biomass loss in carrot[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2016, 95(1):11-18.
- [5] Bonanomi G, Ippolito F, Scala F. A "black" future for plant pathology? Biochar as a new soil amendment for controlling plant diseases. [J]. Journal of Plant Pathology, 2015, 97(2):223-234.
- [6] Kolton M, Graber E R, Tsehansky L, et al. Biochar - stimulated plant performance is strongly linked to microbial diversity and metabolic potential in the rhizosphere[J]. New Phytologist, 2017, 213(3):1393-1404.
- [7] Lehmann J, Rillig M C, Thies J, et al. Biochar effects on soil biota – A review [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2011, 43(9):1812-1836.
- [8] Warnock D D, Lehmann J, Kuyper T W, et al. Mycorrhizal responses to biochar in soil – concepts and mechanisms[J]. Plant & Soil, 2007, 300(1-2):9-20.
- [9] Postma J, Clematis F, Nijhuis E H, et al. Efficacy of four phosphate-mobilizing bacteria applied with an animal bone charcoal formulation in controlling *Pythium aphanidermatum*, and *Fusarium oxysporum*, f.sp. *radicis lycopersici*, in tomato[J]. Biological Control, 2013, 67(2):284-291.
- [10] Mehari Z H, Elad Y, Rav-David D, et al. Induced systemic resistance in tomato (*Solanum lycopersicum*) against *Botrytis cinerea* by biochar amendment involves jasmonic acid signaling [J]. Plant and soil, 2015, 395(1-2): 31-44.
- [11] Wolf R, Wedig H. Process for manufacturing a soil conditioner [J]. US Patent No WO, 2007, 2010055139: A1.
- [12] Bonanomi G, Ippolito F, Cesarano G, et al. Biochar as plant growth promoter: better off alone or mixed with organic amendments? [J]. Frontiers in plant science, 2017, 8: 1570.
- [13] Biochar in European soils and agriculture: science and practice [M]. Routledge, 2016.
- [14] Copley T R, Aliferis K A, Jabaji S. Maple bark biochar affects *Rhizoctonia solani* metabolism and increases damping-off severity[J]. Phytopathology, 2015, 105(10): 1334-1346.

(沈桂花 供稿)