



花生青枯病及其土壤微生态调控研究进展

方向阳, 禹桃兵, 杨磊, 臧华栋, 曾昭海, 杨亚东

Research progress of bacterial wilt and its soil micro-ecological regulation in peanut

FANG Xiangyang, YU Taobing, YANG Lei, ZANG Huadong, ZENG Zhaohai, and YANG Yadong

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12357/cjea.20230189>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

土壤生物消毒对土壤改良、青枯菌抑菌及番茄生长的影响

Effect of biological disinfection on soil improvement, *Ralstonia solanacearum* suppression and tomato growth

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(8): 1173–1180

香蕉-甘蔗轮作模式防控香蕉枯萎病的持续效果与土壤微生态机理(I)

Continual effect and soil microbial ecology mechanism of banana-sugarcane rotation controlling *Fusarium* wilt of banana (I)

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(2): 257–266

药用植物连作障碍研究评述和发展透视

A commentary and development perspective on the consecutive monoculture problems of medicinal plants

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(6): 775–793

乡村生态学: 乡村可持续发展的新学科

Rural Ecology: An emerging discipline for the rural sustainable development

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(12): 2116–2125

香蕉-甘蔗轮作模式防控香蕉枯萎病的持续效果与土壤微生态机理(II)

Continual effect and mechanism of banana-sugarcane plantation on control of *Fusarium* wilt (II)

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(3): 348–357

强还原和淹水处理对地黄连作障碍的消减效应

Alleviating effect of strong reduction and flooding treatment on continuous cropping obstacles in *Rehmannia glutinosa*

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(8): 1305–1314



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

DOI: 10.12357/cjea.20230189

方向阳, 禹桃兵, 杨磊, 臧华栋, 曾昭海, 杨亚东. 花生青枯病及其土壤微生态调控研究进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2023, 31(11): 1695–1707

FANG X Y, YU T B, YANG L, ZANG H D, ZENG Z H, YANG Y D. Research progress of bacterial wilt and its soil micro-ecological regulation in peanut[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2023, 31(11): 1695–1707

花生青枯病及其土壤微生态调控研究进展*

方向阳, 禹桃兵, 杨磊, 臧华栋, 曾昭海, 杨亚东**

(中国农业大学农学院 北京 100193)

摘要: 由茄科雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum*) 引起的青枯病是世界范围内广泛传播、危害严重且难以防治的毁灭性土传病害之一。花生是我国重要的油料和经济作物,也是青枯病危害严重的作物之一。近年来,连续种植导致花生青枯病发生进一步加剧,严重威胁了花生产业的发展。本文以花生青枯病的危害及其土壤微生态调控为切入点,梳理了花生青枯病的发生现状、病原菌概况、发生条件与作用机制以及主要危害与防治措施等。首先,对茄科雷尔氏菌的分类方法和致病机理进行了系统、完整地梳理,总结了茄科雷尔氏菌的4种主流分类方法,并绘制了其发病机制图解。其次,我们重点从土壤微环境、土壤微生物两个方面分析了花生连作和青枯病发病土壤区系特征,并提出相应的土壤微生态调控对策,包括调控土壤理化性质、调控土壤养分、施用化学与生物农药、引入生防菌株等。最后,我们对基于土壤微生态调控的花生青枯病可持续防治进行展望,旨在为花生青枯病防治及花生产业的高质量发展提供参考。

关键词: 连作障碍; 花生青枯病; 茄科雷尔氏菌; 土壤微生态; 可持续发展

中图分类号: S565.2

开放科学码(资源服务)标识码(OSID):



Research progress of bacterial wilt and its soil micro-ecological regulation in peanut*

FANG Xiangyang, YU Taobing, YANG Lei, ZANG Huadong, ZENG Zhaohai, YANG Yadong**

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Bacterial wilt, caused by *Ralstonia solanacearum*, is a destructive soil-borne disease that is present worldwide. It is wide spread, extremely harmful, and difficult to control. Peanut is an important oil source and cash crop in China, and it has been seriously damaged by bacterial wilt. In recent years, the damage of peanut caused by bacterial wilt has been further aggravated by continuous cropping, which seriously threatens the development of the peanut industry. In this review, we considered the harm caused by bacterial wilt in peanuts, its soil micro-ecological characteristics, and control methods as the starting point; and summarized the occurrence, pathogenic bacteria, pathogenesis, and control measures of bacterial wilt in peanuts. First, we systematically and comprehensively summarized four classification methods for *R. solanacearum* and concluded the pathogenesis of bacterial wilt in peanuts. Second, based on the common soil characteristics of continuous cropping and bacterial wilt in peanuts, we analyzed the soil microenvironment and microorganisms and proposed corresponding soil micro-ecological regulation countermeasures, including soil physicochemical property regulation, soil nutrient regulation, chemical and biological pesticide addition, and use of biocontrol strains. Finally, we presented prospects for the sustainable control of bacterial wilt in peanuts based on soil micro-ecological regulations, aiming to

* 国家重点研发计划课题(2022YFD2300803)和国家自然科学基金项目(31901470, 31671640)资助

** 通信作者: 杨亚东, 主要从事植物-土壤-微生物相互作用研究。E-mail: yadong_tracy@cau.edu.cn

方向阳, 主要从事植物-土壤-微生物相互作用研究。E-mail: xyxyxy399@163.com

收稿日期: 2023-04-12 接受日期: 2023-08-14

* This study was supported by the National Key Research and Development Project of China (2022YFD2300803) and the National Natural Science Foundation of China (31901470, 31671640).

** Corresponding author, E-mail: yadong_tracy@cau.edu.cn

Received Apr. 12, 2023; accepted Aug. 14, 2023

provide references for the control of bacterial wilt in peanuts and high-quality development of the peanut industry.

Keywords: Continuous cropping obstacle; Peanut bacterial wilt; *Ralstonia solanacearum*; Soil micro-ecology; Sustainable development

花生 (*Arachis hypogaea*) 是豆科落花生属一年生草本植物, 兼具榨油、食用、饲料、绿肥等作用^[1], 是我国重要的油料和经济作物, 在保障国家粮油安全方面发挥着重要作用。中国是全世界最大的花生生产国、消费国和出口国^[2]。1993 年以来我国花生总产量始终位列全球第一^[3]。当前, 我国花生总产量接近 1800 万 t, 超过国内油料作物总产量的 50%, 约占全球花生总产量的 40%^[2]。花生也是我国出口创汇的优势作物之一, 其出口量占世界总出口量的一半以上^[4]。

由于花生经济效益较高, 且主要产区相对集中, 在可用耕地资源匮乏的背景下, 其连作现象愈发严重, 部分地区甚至连作 10 年以上^[5], 该现象导致花生生长受阻、病虫害频发、产量下降、黄曲霉毒素积累^[6]等问题日益突出。花生连作障碍的发生由众多因素造成, 主要包括土壤微生物失衡、病原菌大量增殖、自毒物质积累等^[7], 其中土壤微生态失衡被认为是最主要的原因^[8]。青枯病是连作花生土壤微生态失衡所诱发的一种典型细菌性土传病害^[9], 其发生频次及危害的严重性在危害花生的几种细菌性病害中居首位。我国是青枯病发生最严重的国家之一, 发生面积已超过全国花生种植面积的 10%^[10], 严重制约了花生产业可持续发展。

本文从花生连作的土壤微生态出发, 对花生青枯病的发生现状、病原菌概况、发病条件、发生机制、防治方法进行总结, 系统梳理了其中关于土壤微生态调控及微生物群落结构构建的理论基础, 为今后开展相关研究提供参考。

1 青枯病发生现状及病原菌概况

1.1 青枯病的发生现状

青枯病是典型的土传细菌性维管束病害, 是世界范围内广泛传播、危害严重且难以防治的毁灭性病害之一^[11]。青枯病主要发生于全球南北纬 45° 之间的区域, 包含热带、亚热带以及部分温带地区^[12], 并且随着全球气候变暖, 青枯病发生逐渐向高纬度的冷凉地带扩散^[13]。我国于 20 世纪 30 年代首次报道青枯病的发生, 其寄主植物是花生^[14]。此后, 青枯病从华南、东南向东北、华北不断发展, 以中部平原、西南山区、南方沿海地区受害最严重, 目前国内仅澳门和西藏地区未见报道^[15]。

1.2 青枯病的病原菌概况

青枯病的病原菌为茄科雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum*), 最开始被称为茄科假单胞杆菌 (*Pseudomonas solanaeearum*), 后来经 Yabuuchi 等^[16] 鉴定而更名。茄科雷尔氏菌是一种土壤习居菌^[11], 能侵染 54 个科的 450 余种植物^[17], 其寄主范围仅次于农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*)^[6]。茄科雷尔氏菌为革兰氏阴性菌, 具有严格好氧的特性, 菌体呈短棒状、两端钝圆, 大小为 (0.5~0.7)×(1.5~2.0) μm, 无芽孢及荚膜, 具有 1~4 根鞭毛, 最适宜的生长温度为 28~33 °C, 最适宜的 pH 为 6.6。

目前, 对茄科雷尔氏菌的分类方法主要有 4 种, 其中前两种为当前被国际认可的亚分类系统。第一种是根据寄主范围, 将茄科雷尔氏菌划分为 5 个生理小种^[18], 侵染花生的属于 1 号生理小种, 并且寄主范围最为广泛, 不仅能侵染花生, 还能侵染茄科和十字花科作物^[19]。第二种是根据对 3 种二糖的利用能力及 3 种己醇的氧化产酸能力, 将茄科雷尔氏菌划分为 5 个生化变种^[20], 其中侵染花生的 3 个生化变种分别是生化变种 I、III 和 IV^[21]。第三种是基于复合种概念, 依据地理起源的不同将茄科雷尔氏菌划分为 4 个演化型, 分别为亚洲型 (Asiaticum, phylotype I)、美洲型 (Americanum, phylotype II)、非洲型 (Africanum, phylotype III) 和印尼型 (Indonesian, phylotype IV)^[22]。第四种是基于第三种分类方法, 结合遗传物质的结构和功能提出的演化型分类方法, 该方法将茄科雷尔氏菌划分成 4 个水平, 分别为种、演化型、序列变种和克隆, 并依据这 4 个水平划分为演化型 I、II、III 和 IV, 它们在地理起源上分别与亚洲型、美洲型、非洲型和印尼型 4 个分支对应^[23](表 1)。

2 青枯病的发生机制、发病条件及发病症状

2.1 青枯病的发生机制

茄科雷尔氏菌主要通过流水、土壤、人、畜、昆虫、农机具等多种途径传播, 也能经实生种子传播^[24]。病原菌可以在土壤中长期存活, 时间从半年至 25 年不等。花生感病前, 病原菌多栖息于 15~17 cm 的土壤耕层^[18], 也可在病残体、杂草等中寄存。当周围环境条件适宜时, 病原菌利用其 IV 型鞭毛系统介导的菌体运动和趋向作用来寻找寄主植物^[19], 并向植株根部靠拢。随后, 病原菌依靠其表面吸附性

表 1 茄科雷尔氏菌的分类
Table 1 Division of *Ralstonia solanacearum*

方法 Method	名称 Name	分支 Branch	依据 Basis
1	生理小种 Physiological race	生理小种1、生理小种2、生理小种3、生理小种4、 生理小种5 Physiological race 1, Physiological race 2, Physiological race 3, Physiological race 4, Physiological race 5	病原菌侵染寄主的范围 ^[18] Range of host plants infected by <i>Ralstonia solanacearum</i> ^[18]
2	生化变种 Physiological biovar	生化变种I、生化变种II、生化变种III、生化变种IV、 生化变种V Physiological biovar I, Physiological biovar II, Physiological biovar III, Physiological biovar IV, Physiological biovar V	病原菌对3种二糖(麦芽糖、乳糖、纤维二糖)的利用能力和对 3种乙醇(甘露醇、卫矛醇、山梨醇)的氧化产酸能力 ^[20] Utilization ability of <i>R. solanacearum</i> to three disaccharides (maltose, lactose, cellobiose) and oxidative acid production ability to three ethanol (mannitol, galactitol, sorbitol) ^[20]
3	地理种系演化型 Phylotype of geographical lineage	亚洲型、美洲型、非洲型、印尼型 Asiaticum, Americanum, Africanum, Indonesian	采用地理种系系统方法, 综合病原菌的进化特征、地理起源、 分子指纹技术和系统发生学 ^[22] Using the method of geographical lineage phylogeny with the evolutionary characteristics, geographical origin, molecular fingerprint technology and phylogenetics of <i>R. solanacearum</i> ^[22]
4	遗传差异演化型 Phylotype of genetic differences	演化型I、演化型II、演化型III、演化型IV Phylotype I, Phylotype II, Phylotype III, Phylotype IV	依据病原菌的遗传物质结构和功能, 从种、演化型、序列变种 和克隆4个水平划分 ^[23] According to the genetic material structure and function of <i>R.</i> <i>solanacearum</i> , it is divided into four levels: species, phylotype, sequevar, and clone ^[23]

在植株根部的皮层细胞上形成聚集体或微菌落^[20], 并分泌 DNA 酶来应对根际分泌物中由 DNA 构成的中性粒细胞外陷阱^[21]。紧接着, 病原菌还会分泌一系列降解酶来破坏植物组织^[25], 例如聚半乳糖醛酶 (PehA、PehB、PehC)、纤维二糖水解酶 (CbhA) 和果胶甲酯酶 (Pme) 等, 使其快速蔓延, 并由根尖、侧根裂纹、伤口、自然孔口等侵入根部^[22]。侵入寄主植物根部后, 病原菌通过由 *hrp* (hypersensitive response and pathogenicity) 基因簇编码的 III 型分泌系统^[26] 向寄主植物细胞注射大量效应蛋白^[27], 并诱导寄主植物细胞的磷脂信号传导, 同时编码磷脂酸磷酸酶的基因, 使磷脂酸转化为甘油二酯, 以此干扰寄主植物的先天免疫系统^[28], 形成致病菌-寄主植物细胞相互作用的调控模式。此外, 病原菌还会在寄主植物细胞中释放信号分子以诱导群体感应^[29], 以此诱发其毒力作用^[30]。随后, 病原菌进入寄主植物维管束, 并分泌大量胞外多糖 (EPS), 这是一种由 *eps* 基因编码的复合物, 主要成分为氮乙酰半乳糖醛胺, 它与病原菌的致病性密切相关, 被认为是导致植物枯萎的主要因素^[31]。EPS 能通过掩盖脂多糖而保护病原菌免受识别和攻击^[32], 使病原菌在寄主植物体内迅速移动、扩散与定殖。同时, 通过产生流体静压力而破坏寄主植物导管^[33], 形成致密的生物膜并阻塞导管^[22], 进而影响寄主植物的水分运输, 最终导致花生在短期内迅速枯萎死亡 (图 1)。

2.2 花生青枯病的发病条件及发病症状

花生青枯病的发生与其品种抗性、生育期、栽培条件、气候条件等密切相关。花生在全生育期均可发生青枯病, 开花后到结荚前期发病最严重, 该阶

段发病率占比在 70% 以上^[34]。结荚期发病的花生植株症状没有早期发病的症状显著^[35], 在结荚后发病会造成花生减产 20%~70%, 而在结荚前发病会加剧花生减产甚至绝收。通常来说, 高温、高湿条件下青枯病发病严重。当土壤表层温度在 25 °C 以上时, 干湿交替易诱发严重病害^[34]。此外, 土质对青枯病发病也存在影响, 土质黏重和土壤贫瘠均会增加青枯病发病风险^[36]。同时, 在长期连作种植下, 土壤中茄科雷尔氏菌的种群优势会显著提升^[37], 且常年花生连作会导致酚酸类有害物质的分泌累积, 引起根系细胞损伤, 进一步加剧花生青枯病的发生。

花生感染青枯病后, 其典型症状表现为急性萎蔫、不失绿和维管束变褐。发病早期, 叶片颜色正常, 主茎顶梢的第一、二叶萎蔫, 侧枝顶叶暗淡萎蔫下垂, 主根根尖软腐变色, 根瘤呈深绿色。发病中后期, 叶片由上至下逐渐萎蔫, 根部黑腐, 维管束变褐, 其叶片、茎部、根部横切后有白色的菌脓, 荚果及果柄为褐色的湿腐状, 果仁不实。花生青枯病从发病至枯死约 7~15 d, 少数为 20 d^[38]。

3 花生青枯病发病土壤区系微生物生态特征

连续种植会改变土壤微生物群落结构并抑制土壤微生物组功能, 导致土壤微生物生态失衡, 这是诱发花生青枯病的关键原因。同时, 青枯病发病土壤区系微生物生态与健康土壤微生物生态也存在较大差异, 这种差异与连续种植花生的土壤状况存在一致性^[39]。

3.1 土壤微环境特征

连作年限的增加会导致土壤理化性质恶化、酚酸类物质浓度增加和土壤酶活性降低, 也会导致植

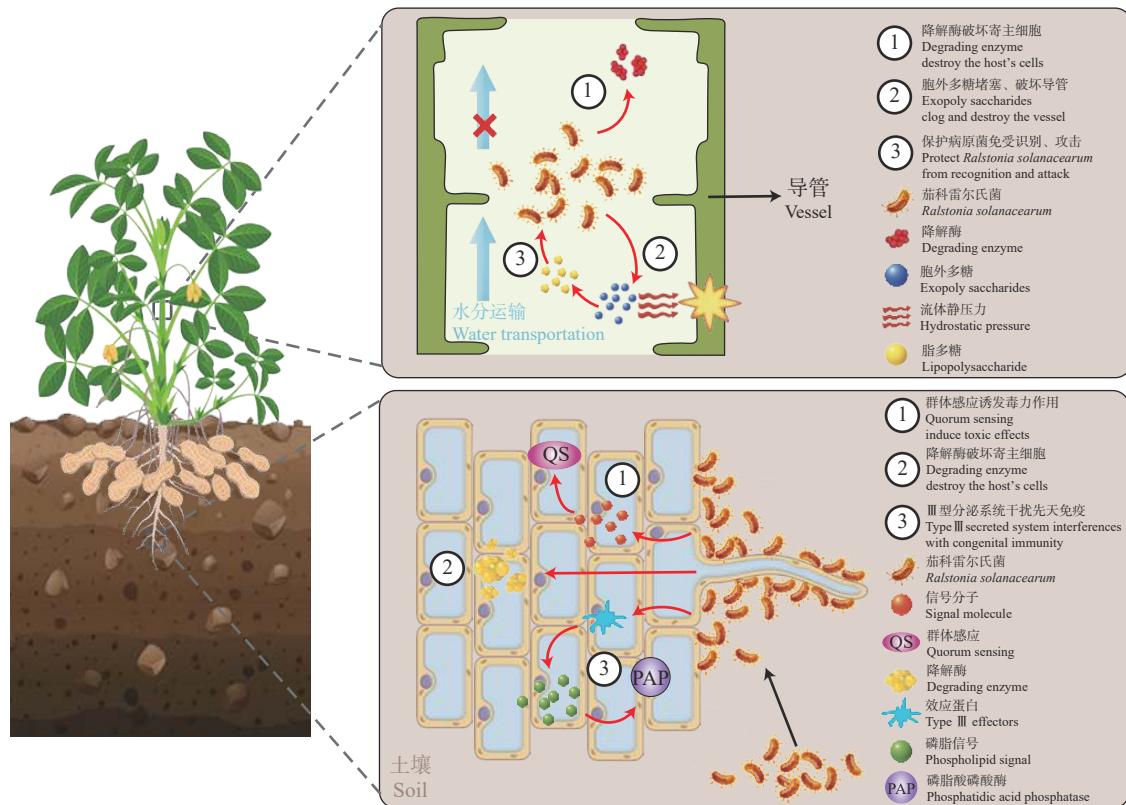


图 1 花生青枯病发病机制

Fig. 1 Pathogenesis of peanut bacterial wilt

物根际分泌物组分发生变化。比如连作种植后,土壤中 N、P、K、Fe 等元素含量下降^[40],而土壤养分的变化与青枯病的发生有密切关系^[41]。连续种植花生的土壤中会发生酚酸类物质的大量积累,如油酸、香草酸、对羟基苯甲酸等^[42],导致土壤 pH 下降,不仅对花生植株产生毒害作用,还会刺激土壤病原菌生长^[43]。且茄科雷尔氏菌对高浓度酚酸类物质环境的适应性较其拮抗菌强^[44],这也进一步揭示了连作诱发花生青枯病发生的潜在机制。花生连作超过 5 年后,土壤中过氧化氢酶、磷酸酶和脲酶等的活性下降并达到最低值^[45]。在青枯病发病后,土壤中的代谢物质及活性发生变化,例如脲酶、过氧化氢酶、 β -葡萄糖苷酶等的活性均明显低于健康土壤^[46]。此外,相较于健康植株而言,感病植株的根际分泌物含有相对比例较高的茄科雷尔氏菌无法利用的碳源^[47],可在一定程度上抑制病原菌在根系的定殖。健康的土壤中也含有茄科雷尔氏菌,但是其相对丰度较低^[48],随着连作年限不断增加,土壤微环境不断朝着有利于茄科雷尔氏菌生长的方向发展,使其逐步在土壤中占据主导地位,进而导致花生青枯病发生。

3.2 土壤微生物群落特征

连续种植花生会导致土壤微生物群落结构和数量发生显著变化,微生物组功能受到抑制。研究表

明,连续种植花生可使土壤微生物群落组成由细菌型主导转变为真菌型主导^[49],同时细菌、放线菌数量及有益微生物相对丰度显著降低、有害微生物相对丰度增加。连作 15 年的土壤中,细菌和放线菌数量较对照组分别减少 39% 和 50%,真菌数量显著增加至对照组的 369%^[50]。土壤中有益微生物例如芽孢杆菌 (*Bacillus*)、链霉菌 (*Streptomyces*)、沙壤土杆菌 (*Ramlibacter*) 和溶杆菌 (*Lysobacter*) 等^[51] 丰度降低会造成根际微环境的抑菌效果减弱,土壤有害微生物增加,例如尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*) 和淡色生赤壳菌 (*Bionectria ochroleuca*) 等^[50]。在青枯病发病土壤与健康土壤中存在着共同优势菌门,例如酸杆菌门 (*Acidobacteria*) 和放线菌门 (*Actinomycetes*)^[52]。研究表明,在青枯病发病土壤中,有益微生物的相对丰度低于健康土壤,例如鞘脂菌属 (*Sphingobium*)^[52]、假单胞杆菌属 (*Pseudomonas*)^[53]、微杆菌属 (*Microbacterium*)^[54] 等,这与连作花生土壤中的微生物分布特性相一致。在青枯病感病土壤中,茄科雷尔氏菌成为优势菌属^[48],同时,感病土壤中潜在致病微生物、腐生微生物^[46] 的比例有所提高,这与连作花生的土壤特性一致。例如腐质霉属 (*Humicola*) 和丝孢菌属 (*Scedosporium*),它们在健康土壤中相对丰度尚未达 1%^[46]。另外,茄科雷尔氏菌数量峰值在

发病高峰期而非发病末期,且青枯病发病率与发病末期青枯菌数量显著相关^[55]。连作花生的土壤微生物组功能受到明显抑制,如与微生物通讯和植物促生有关的群体感应途径以及青霉素、头孢菌素和异喹啉生物碱等多种生物合成途径显著降低^[51]。其中,青霉素、头孢菌素和异喹啉生物碱是常用的抗生素,能有效抑制青枯病等土传病害^[56]。随着连作年限的增加,土壤微生物群落结构及其功能朝着有利于青枯病发生的方向发展,促成了花生青枯病的爆发。

4 花生青枯病土壤微生态调控措施

土传病原菌已成为限制农业生产的主要生物因素,是影响根际微生态和作物健康的重要原因^[57]。土壤微生态与植物土传病害的发生密切相关,调控土壤微生态对防控花生青枯病具有重要意义。

4.1 改良土壤微环境

4.1.1 土壤理化性质调控

通过调整种植制度、改良土壤 pH 和生物炭吸附等措施调控土壤结构、理化性质,对实现防治花生青枯病的土壤微生态调控具有重要作用。调整种植制度可以改变由连作引发的土壤生态破坏,改良土壤微生物区系,进而减轻花生青枯病的发生。轮作种植被认为是青枯病农业防治措施中最经济、有效的方法,可以调控土壤结构,最终减少病原菌数量、阻断病原菌生活史和定向变异^[58]。研究发现,低土壤孔隙度对土壤菌群生长不利^[59],轮作不仅可以提高土壤非毛管孔隙度^[60],还可以提高土壤中细菌的数量及比例^[61],在防控花生青枯病方面有一定的积极作用。此外,间作也可以优化花生的土壤微生态结构,例如花生与烟草 (*Nicotiana tabacum*) 间作^[62]。轮作时,需要选择青枯病的非寄主植物,包括西瓜 (*Citrullus lanatus*)、甘蔗 (*Saccharum officinarum*)、油菜 (*Brassica rapa*)、禾本科作物^[63]等。同时,由于病原菌是严格好气型细菌,采用水旱轮作也可以有效防控花生青枯病。土壤 pH 与青枯病发病有密切关系,茄科雷尔氏菌最适宜生长的 pH 为 6.6,其较有益菌群能更好地适应酸性土壤^[64],因此土壤过酸会加重青枯病的发生。适当调控土壤 pH 至碱性可在一定程度上减轻青枯病的发生,如施用一定量的石灰、草木灰、过磷酸钙等。此外,在不适宜的土壤环境中,某些元素也会增加青枯病的发病率,如酸性土壤中,100~300 mg·kg⁻¹ 的铝离子会加速青枯病发生^[65]。生物炭作为一种土壤改良剂,可以改善土壤理化性质、调节土壤菌群结构^[66],同时还具有吸附作用^[67],对防治青枯病具有重要意义。首先,生物炭可以通过改善土壤的

pH、土壤中的聚合物等土壤理化性质,促进有益菌群生长,以此防治青枯病^[68]。其次,生物炭可以作为土壤中有益微生物的载体,使众多有益微生物在根际有效定殖^[69],有益微生物的富集可以调节根际微生物群落结构,从而降低青枯病的发病率。另外,生物炭还具有吸附根际分泌物的能力,使病原菌在趋化作用下远离植物根际^[70],从而抑制病原菌的运动能力^[71],减少病原菌在根际的定殖数量,抑制青枯病的发生。

4.1.2 土壤养分调控

合理、科学的施肥是稳定土壤理化性质、改善土壤微生物生存空间及提高土壤养分含量的唯一选择^[72],适当地提升土壤中的养分含量可以有效缓解青枯病发生^[73],土壤养分调控主要通过化肥、生物有机肥的联合施用来实现。施用富含 N、P、K 等大量元素的肥料,不仅可以满足作物的营养需求和提高产量^[74],还对防控青枯病有重要作用。以土壤 N 素为例,植株对青枯病的抗性不仅与病原菌对氮素的利用率有关^[75],还与其所处土壤环境中的 N 素供给能力有关,N 素水平升高^[76]或下降^[77]都可能增加青枯病的发病率。随着土壤中病原菌相对丰度的增加,某些参与反硝化作用的菌属的相对丰度也会随之增加,使土壤 N 素水平降低,发病率增加^[73]。在实际生产中,微量元素肥料和生物有机肥的施用常被忽略^[78],但土壤中的微量元素和生物有机肥对调控青枯病也具有不可忽视的作用。研究发现植株根系吸收土壤中的 Si、Mn、Fe 等微量元素能有效防治青枯病^[40],这些微量元素可以增强土壤的缓冲能力、保持离子平衡和提高养分的有效性^[79],有助于保持土壤理化性质和微生物群落稳定,增强土壤抑病能力。此外,土壤中的 Fe 元素被证实与青枯病发病息息相关,例如 Fe 元素可以诱导病原菌发生“非致病性”表型转换^[80];Fe 元素在土壤中的分配情况与病原菌的大量增殖密切相关^[81]。生物有机肥作为土壤营养资源的投入来源,是一种有效调控土壤微生态的手段,对植物健康产生积极影响。生物有机肥主要通过改变根际主导菌群和促进微生物间的相互作用来防控青枯病。研究表明,长期施用生物有机肥可使土壤中的有益菌群不断富集^[82],形成抑病型的根际菌群,增强土壤生态系统应对生物干扰的能力^[83]。当致病菌入侵后,施加了生物有机肥的植株根际茄科雷尔氏菌的丰度显著低于不施加生物有机肥的植株^[83];施加生物有机肥的土壤脲酶、磷酸酶、过氧化氢酶活性均远高于不施有机肥的土壤,并且不施加生物有机肥的土壤青枯病发病率较高^[84]。另外,生物有机肥还可以促进微生物之间的捕食相互作用,减少共生的致病菌,有

效抑制病害的发生^[85]。

4.2 降低病原菌生物量

4.2.1 施用化学与生物农药

施用化学与生物农药可以影响土壤微生物分布和减少致病菌数量,能直接抑制青枯病的发生。在花生感病前,青枯病病原菌主要寄存于土壤耕层、病残体、杂草等中,因此通过化学药剂和熏蒸等措施可以直接降低土壤中的病原菌生物量,此调控方法具有广谱、速效、便捷、规模化的特点。当前用于防治青枯病的化学药剂种类繁多,且使用方法各异。例如,施用 400 倍或 600 倍 20% 的青枯灵可湿性粉剂能抑制青枯病^[86];施用 2,6-二叔丁基对甲苯酚和邻苯二甲酸二甲酯能使植株内部及根际的病原菌数量降低^[87];用绿亨系列药剂处理种子或进行灌根处理可有效抑制青枯病^[36];将 72% 农用硫酸链霉素和消菌灵 1:1 混用可有效、稳定地防治青枯病^[88];1 g·L⁻¹ 的 3,4,5-三羟基苯甲酸甲酯能破坏病原菌的细胞壁,抑制其三羧酸循环,从而降低发病率,防效超过 60%^[89]。除上述化学药剂外,常用的还包括乙箱青、四环素、叶青双、利福平、万古霉素、氯霉素、螺旋霉素等。土壤熏蒸也是一种常用的化学调控措施,但大多数土壤熏蒸剂环境毒性高,对土壤生态系统损害大。最早常用的土壤熏蒸剂为溴甲烷(MB),它对青枯病的防治效果可以达到 72%~100%^[90],但我国已于 2018 年禁止在农业生产中使用 MB。当前,常用于防治青枯病的土壤熏蒸剂包括苦味酸氯、三氯硝基甲烷(Pic)、二甲基二硫醚、1,3-二氯丙烯、棉隆(DZ)等,其中 Pic 和 DZ 是相对较为环保的土壤熏蒸剂。然而,由于茄科雷尔氏菌的传播速度快、途径广,导致化学药剂的实际使用效果不佳,不仅会产生耐药性、引发农产品安全问题、病情易反复,还会非选择性地杀灭有益微生物并破坏土壤生态^[91],造成一定的土壤污染问题,因此通过化学药剂调控通常只作为辅助的治疗手段。植物源活性物质作为生物农药的一类物质,对茄科雷尔氏菌的生长也有一定的抑制作用,具有易降解、绿色安全、不产生抗药性、对有益微生物无毒害等优点。例如大蒜(*Allium sativum*)中的乙酸乙酯提取物^[92]、柑橘(*Citrus reticulata*)果肉和海绵组织中提取的“Citrofresh”^[93]等。此外,植物根系分泌物也可以抑制病原菌、调节土壤菌群,在防控青枯病中也起到重要作用。例如辣椒(*Capsicum annuum*)根系分泌物中的邻苯二甲酸二异辛酯和二苯并咪唑^[94]、番茄(*Solanum lycopersicum*)根系分泌物中的咖啡酸^[95]等均能在一定程度

上抑制致病菌的生长。同时,植物根际分泌物的化学组分也不可忽视,根系分泌物中的碳磷比降低^[96]、碳氮比增加^[97]、水杨酸含量降低^[98],均对病原菌的生长有明显抑制作用。

4.2.2 引入生防菌株

土壤微生物群落结构及功能是抑病土壤的核心^[99],而土壤微生物失衡被认为是花生连作障碍和青枯病发生的主要原因之一^[8-9],通过引入生防菌株的方式调控土壤微生态,可以有效减少病原菌生物量^[100],并有效抑制土传病原菌侵入植物根系引起发病^[101]。

抗病品种选育被认为是最有效的防治花生青枯病的方法^[58],也是引入根际有益菌群的一种有效方法,对青枯病土壤微生态具有重要影响。研究发现,与易感品种相比,抗青枯病品种的根际微生物组表现出更强的优势,能够招募有益根际微生物来为植株抵抗茄科雷尔氏菌提供保护^[91]。这些有益微生物进一步通过拮抗、竞争、诱导抗性等机制抑制花生青枯病的发生。20 世纪 20 年代,印度尼西亚培育的‘Schwarz 21’是世界范围内首个抗青枯病的花生品种^[102]。当前,我国已培育出高抗花生青枯病品种 30 余个^[103],主要是来自广东、广西和湖北的‘粤油 45’‘鄂花 7 号’和‘濮花 36’等。但是,抗病品种选育依然缺乏在变化环境下表现出稳定抗性的优良亲本^[91],抗病品种存在产量水平普遍低于非抗病品种^[104]及对其他病虫害的兼抗性差^[105]等局限性。引入生防菌株调控土壤微生态的另一个重要措施是施用微生物菌剂,微生物菌剂通过调控土壤微生态,有效改良土壤微生物区系和防治青枯病,其专一性、低毒性可以保障农业的可持续发展和提高农业生产效率与质量^[60]。生物防治是目前防治青枯病的主流方法(占比高达 54%)^[106],被认为是最有前景的青枯病防治手段^[107]。生物防治通常运用具有生物防治作用的植物根围促生菌对青枯病进行防治,其具有诱导植物系统抗性^[108]和促生的作用。这些菌株通过与致病菌竞争营养源、供给根际和土壤养分、分泌拮抗物质、诱导植株抗性、杀灭致病菌等抑制青枯病的发生,具有经济、绿色、安全、可持续的优点,同时也有见效慢、专一性强、稳定性差的局限性。目前已知的生防根围促生菌包括芽孢杆菌、假单胞杆菌、链霉菌等。除上述生防菌株外,还可以利用产细菌素的无致病力茄科雷尔氏菌(ABPS)来抑制青枯病,这类菌株可以从自然变异的菌株中筛选分离,也可以经诱变获得。ABPS 可以入侵植物,但不会引起植物萎蔫,其主要防治机制为产生抗菌素作用、生存位点与营养源的竞争和诱导植株抗病性。有研究将 ABPS 作为植物

疫苗在植物苗期进行接种,可以提高花生的过氧化物酶活性^[109],形成植株的免疫抗病特性,达到延缓和防治青枯病的目的。此外,还可以采用噬菌体组合的方式降低茄科雷尔氏菌的数量^[110],从而抑制青枯病发生。微生物菌株除了防治病害以外,还能改善土壤理化性质、提升土壤品质,例如微枝形杆菌(*Microvirga*)具有固氮作用^[111]、多噬伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia multivorans*)可以降解磷酸盐^[112]。近年来,根际菌群移植已经成为防控青枯病的重要方向之一。研究表明,根际微生物组在抵抗茄科雷尔氏菌方面具有重要作用,例如减少茄科雷尔氏菌致病相关基因^[91],还能较土壤中病原菌的丰度更早地预测青枯病的发生^[95]。有学者从处于营养生长阶段的寄主根际菌群中分离获得了部分菌株,将这些菌株进行移植后,发现其能降低 30%~100% 的青枯病发病率^[113]。另外,有研究将具备根际免疫能力的抗性

植株的根际菌群移植到易感敏感植株受体根际,发现青枯病的发生率降低了 47%,且移植成功的根际菌群均以供体的核心拮抗性有益细菌为主,此方法有效提高了植株的根际免疫能力^[57]。

由此可见,国内外许多学者已通过农业、化学、生物等措施调控土壤微生态,其中生物调控手段应用最为广泛,可构建健康的、可持续的土壤微生态区系,目前已经获得较多的理论基础。在根际环境中,土壤理化性质通过影响微生物装配间接增强土壤抑病能力^[114],土壤微生物才是土壤抑病能力的主导核心^[99]。土壤微生物失衡被认为是花生连作障碍和青枯病发生的主要原因之一^[8-9]。因此,土壤微生态调控对于防治花生连作障碍和青枯病具有重要意义。基于土壤微生态调控的生防技术研发,可能是实现花生连作障碍和青枯病可持续治理的有效途径(图 2)。

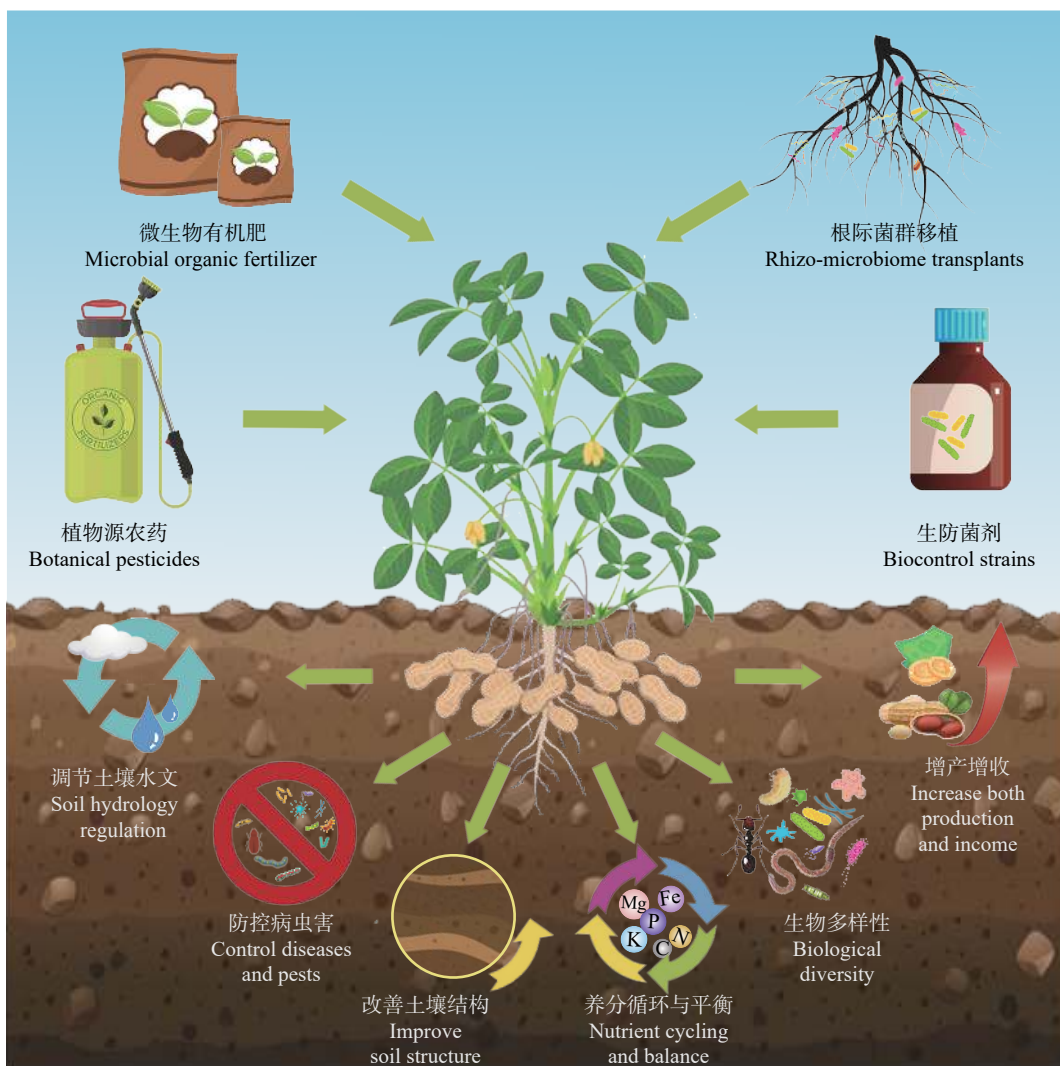


图 2 土壤微生态调控防治花生连作障碍和青枯病

Fig. 2 Control of peanut continuous cropping obstacles and bacterial wilt based on soil micro-ecological regulation

5 总结与展望

花生是我国重要的油料和经济作物,因连作诱发的青枯病导致了极大的产量和经济损失,青枯病的防治也成为了花生研究的重点和难点。土壤微生物失衡是花生连作障碍和青枯病发生的主要原因,而土壤微环境作为微生物的生存与营养载体,在青枯病土壤微生态调控中也有着同等重要的作用。因此,明晰花生青枯病病原菌特性、土壤微生态相关因素(土壤理化性质、土壤养分、根系分泌物、酶活性、微生物群落特征等)及其调控措施对科学、可持续地防治花生青枯病具有现实意义。青枯菌能在土壤中存活较长时间且易发生迁移,农业和化学调控方法存在防治周期长、环境代价大等问题,导致防治难度大且效果有限。生物防治主要通过改善花生根际微环境和微生物群落功能,抑制病原菌的入侵和生长,兼具精准、高效、生态等特点,成为花生青枯病土壤微生态调控的重要方法。当前,利用生物农药、生防菌剂等调控青枯病土壤微生态已具备较多的理论基础,以根际微生物群落组成与功能定向筛选为核心的土壤微生态调控途径,为花生连作障碍和青枯病的防治提供了新思路。因此,未来的花生青枯病应注重从土壤微生态调控的角度切入,更加注重高效生物农药、拮抗菌剂的研制、应用及作用机制解析。同时,在生物防治基础上,结合育种、轮作种植、栽培管理等农业防治方法,构建合理的花生根际微生物群落结构和功能,改善土壤微生态环境,提高花生根际对青枯病的免疫能力,实现可持续、多样化、常态化的综合绿色防治体系,促进花生产业的可持续、高质量发展。

致谢 感谢中国农业大学侯喜庆、刘岩、张辰煜、杨威对论文撰写和修改提出的宝贵意见和建议。

参考文献 References

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1995
Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. Flora of China[M]. Beijing: Science Press, 1995
- [2] 中华人民共和国国家统计局. 中国统计年鉴[M]. 2021. <http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/2021/indexch.htm>
National Bureau of Statistics of the People's Republic of China. China Statistical Yearbook[M]. 2021. <http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/2021/indexch.htm>
- [3] 廖伯寿. 我国花生生产发展现状与潜力分析[J]. 中国油料作物学报, 2020, 42(2): 161-166
LIAO B S. Present situation and potential analysis of peanut production in China[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2020, 42(2): 161-166
- [4] 张立伟, 王辽卫. 我国花生产业发展状况、存在问题及政策建议[J]. 中国油脂, 2020, 45(11): 116-122
ZHANG L W, WANG L W. Development status, existing problems and policy recommendations of peanut industry in China[J]. China Oils and Fats, 2020, 45(11): 116-122
- [5] 王明珠, 陈学南. 低丘红壤区花生持续高产的障碍及对策[J]. 花生学报, 2005, 34(2): 17-22
WANG M Z, CHEN X N. Obstacle and countermeasure of sustainable high yield for peanut in low-hilly red soil region[J]. Journal of Peanut Science, 2005, 34(2): 17-22
- [6] 廖伯寿, 许泽永, 姜慧芳. 植物细菌性青枯病抗性的分子标记研究与育种潜力[J]. 中国油料作物学报, 2001, 23(3): 66-68
LIAO B S, XU Z Y, JIANG H F. Molecular markers for resistance to bacterial with in plants and their potential utilization[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2001, 23(3): 66-68
- [7] 郑良永, 胡剑非, 林昌华, 等. 作物连作障碍的产生及防治[J]. 热带农业科学, 2005, 25(2): 58-62
ZHENG L Y, HU J F, LIN C H, et al. The production of succession cropping obstacles and its prevention and cure steps[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2005, 25(2): 58-62
- [8] LI C G, LI X M, KONG W D, et al. Effect of monoculture soybean on soil microbial community in the Northeast China[J]. Plant and Soil, 2010, 330(1): 423-433
- [9] 蔡祖聪, 黄新琦. 土壤学不应忽视对作物土传病原微生物的研究[J]. 土壤学报, 2016, 53(2): 305-310
CAI Z C, HUANG X Q. Soil-borne pathogens should not be ignored by soil science[J]. Acta Pedologica Sinica, 2016, 53(2): 305-310
- [10] 雷永, 王圣玉, 李栋, 等. 花生抗青枯病种质对黄曲霉菌产毒的抗性反应[J]. 中国油料作物学报, 2004, 26(1): 69-71
LEI Y, WANG S Y, LI D, et al. Evaluation of resistance to aflatoxin production among peanut germplasm with resistance to bacterial wilt[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2004, 26(1): 69-71
- [11] 林志坚, 陈长江, 周挺, 等. 青枯菌噬菌体RPZH6株系对烟草青枯病的生防效果及全基因组测序分析[J]. 中国农业科技导报, 2022, 24(10): 133-142
LIN Z J, CHEN C J, ZHOU T, et al. Control effect of *Ralstonia phage* RPZH6 strain on tobacco bacterial wilt and its complete genome analysis[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2022, 24(10): 133-142
- [12] HUANG J F, WEI Z, TAN S Y, et al. The rhizosphere soil of diseased tomato plants as a source for novel microorganisms to control bacterial wilt[J]. Applied Soil Ecology, 2013, 72: 79-84
- [13] POUSSIER S, VANDEWALLE P, LUISETTI J. Genetic diversity of African and worldwide strains of *Ralstonia solanacearum* determined by PCR-restriction fragment

- length polymorphism analysis of the *hrp* gene region[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(5): 2184–2194
- [14] 徐进, 冯洁. 植物青枯菌遗传多样性及致病基因组学研究进展[J]. *中国农业科学*, 2013, 46(14): 2902–2909
XU J, FENG J. Advances in research of genetic diversity and pathogenome of *Ralstonia solanacearum* species complex[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(14): 2902–2909
- [15] JIANG G F, WEI Z, XU J, et al. Bacterial wilt in China: history, current status, and future perspectives[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1549
- [16] YABUUCHI E, KOSAKO Y, YANO I, et al. Transfer of two *Burkholderia* and an *Alcaligenes* species to *Ralstonia* gen. nov[J]. *Microbiology and Immunology*, 1995, 39(11): 897–904
- [17] ZHANG C, CHEN H, CAI T C, et al. Overexpression of a novel peanut NBS-LRR gene *AhRRS5* enhances disease resistance to *Ralstonia solanacearum* in tobacco[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(1): 39–55
- [18] 汪炳华, 殷红慧. 烟草青枯病研究进展[J]. 农业网络信息, 2009(1): 126–129
WANG B H, YIN H H. Research progress of tobacco bacterial wilt[J]. *Agriculture Network Information*, 2009(1): 126–129
- [19] 潘晓英, 张振臣, 袁清华, 等. 植物抗青枯病的分子机制研究进展[J]. *植物生理学报*, 2022, 58(4): 607–621
PAN X Y, ZHANG Z C, YUAN Q H, et al. Research advances on molecular mechanisms of resistance to bacterial wilt in plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(4): 607–621
- [20] LOWE-POWER T M, KHOKHANI D, ALLEN C. How *Ralstonia solanacearum* exploits and thrives in the flowing plant xylem environment[J]. *Trends in Microbiology*, 2018, 26(11): 929–942
- [21] TRAN T M, MACINTYRE A, HAWES M, et al. Escaping underground nets: extracellular DNases degrade plant extracellular traps and contribute to virulence of the plant pathogenic bacterium *Ralstonia solanacearum*[J]. *PLoS Pathogens*, 2016, 12(6): e1005686
- [22] 宫超, 黎振兴, 麦培婷, 等. 番茄青枯病抗性相关根际微生物的研究进展[J]. *广东农业科学*, 2021, 48(9): 51–61
GONG C, LI Z X, MAI P T, et al. Research progress of rhizosphere microorganisms related to tomato bacterial wilt resistance[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2021, 48(9): 51–61
- [23] PRIOR P, FEGAN M. Recent developments in the phylogeny and classification of *Ralstonia solanacearum*[J]. *Acta Horticulturae*, 2005, 695: 127–136
- [24] HUET G. Breeding for resistances to *Ralstonia solanacearum*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 715
- [25] SALANOUBAT M, GENIN S, ARTIGUENAVE F, et al. Genome sequence of the plant pathogen *Ralstonia solanacearum*[J]. *Nature*, 2002, 415(6871): 497–502
- [26] MUDGETT M B. New insights to the function of phytopathogenic bacterial type III effectors in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56: 509–531
- [27] MOUGOUS J D, CUFF M E, RAUNSER S, et al. A virulence locus of *Pseudomonas aeruginosa* encodes a protein secretion apparatus[J]. *Science*, 2006, 312(5779): 1526–1530
- [28] HIKICHI Y, YOSHIMOCCHI T, TSUJIMOTO S, et al. Global regulation of pathogenicity mechanism of *Ralstonia solanacearum*[J]. *Plant Biotechnology*, 2007, 24(1): 149–154
- [29] MORI Y K, ISHIKAWA S, OHNISHI H, et al. Involvement of ralfuranones in the quorum sensing signalling pathway and virulence of *Ralstonia solanacearum* strain OE1-1[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2018, 19(2): 454–463
- [30] HIKICHI Y, MORI Y K, ISHIKAWA S, et al. Regulation involved in colonization of intercellular spaces of host plants in *Ralstonia solanacearum*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 967
- [31] DENNY T P. Inactivation of multiple virulence genes reduces the ability of *Pseudomonas solanacearum* to cause wilt symptoms[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1990, 3(5): 293
- [32] 罗焕亮, 王军, 邵志芳, 等. 木麻黄青枯菌的根表吸附及根内增殖与其致病性关系[J]. *林业科学研究*, 2002, 15(1): 21–27
LUO H L, WANG J, SHAO Z F, et al. The relationship between pathogenicity of *Pseudomonas solanacearum* and its adsorption on the root surfaces and propagation inside the roots of *Casuarina* clone seedling[J]. *Forest Research*, 2002, 15(1): 21–27
- [33] SCHOUTEN H J. A possible role in pathogenesis for the swelling of extracellular slime of *Erwinia amylovora* at increasing water potential[J]. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 1989, 95(1): 169–174
- [34] 张秀阁, 姜典志, 鲁奇. 花生青枯病的综合防治技术[J]. *农业科技通讯*, 2007(10): 92
ZHANG X G, JIANG D Z, LU Q. Integrated control techniques of peanut bacterial wilt[J]. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2007(10): 92
- [35] 陈利锋, 徐敬友. 农业植物病理学[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2007
CHEN L F, XU J Y. *Agricultural Plant Pathology*[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2007
- [36] 游春平, 傅莹, 韩静君, 等. 我国花生病害的种类及其防治措施[J]. *江西农业学报*, 2010, 22(1): 97–101
YOU C P, FU Y, HAN J J, et al. Occurrence and management of main peanut diseases in China[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2010, 22(1): 97–101
- [37] 张冲. 花生抗青枯病的分子生物学基础研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2010
ZHANG C. Study on molecular biological basis of peanut resistance to bacterial wilt[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2010
- [38] 孙茜. 花生青枯病拮抗菌的分离鉴定、发酵条件及活性产物的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2012
SUN Q. Isolation, identification, fermentation conditions and active products of antagonistic bacteria against peanut bacterial

- wilt[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012
- [39] 郑亚萍, 王才斌, 黄顺之, 等. 花生连作障碍及其缓解措施研究进展[J]. 中国油料作物学报, 2008, 30(3): 384–388
ZHENG Y P, WANG C B, HUANG S Z. Research on relieving peanut continuous cropping stress[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2008, 30(3): 384–388
- [40] 封海胜, 万书波, 左学青, 等. 花生连作土壤及根际主要微生物类群的变化及与产量的相关[J]. 花生学报, 1999, 28(S1): 277–283
FENG H S, WAN S B, ZUO X Q, et al. Changes in main microorganism groups in bulk and rhizosphere soil and its relationship with yield of continuously cropped peanut[J]. *Journal of Peanut Science*, 1999, 28(S1): 277–283
- [41] 孙战, 李明, 魏永成, 等. 木麻黄青枯病发生与土壤五种元素含量分析[J]. 分子植物育种, 2023, 21(4): 1313–1321
SUN Z, LI M, WEI Y C, et al. Analysis of the occurrence of *Casuarina* spp. bacterial wilt and the contents of five elements in the soil[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(4): 1313–1321
- [42] 滕应, 任文杰, 李振高, 等. 花生连作障碍发生机理研究进展[J]. 土壤, 2015, 47(2): 259–265
TENG Y, REN W J, LI Z G, et al. Advance in mechanism of peanut continuous cropping obstacle[J]. *Soils*, 2015, 47(2): 259–265
- [43] XIE X G, DAI C C, LI X G, et al. Reduction of soil-borne pathogen *Fusarium solani* reproduction in soil enriched with phenolic acids by inoculation of endophytic fungus *Phomopsis liquidambari*[J]. *BioControl*, 2017, 62(1): 111–123
- [44] LIU Y X, LI X, CAI K, et al. Identification of benzoic acid and 3-phenylpropanoic acid in tobacco root exudates and their role in the growth of rhizosphere microorganisms[J]. *Applied Soil Ecology*, 2015, 93: 78–87
- [45] 黄玉茜, 韩立思, 韩梅, 等. 花生连作对土壤酶活性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2012, 34(1): 96–100
HUANG Y Q, HAN L S, HAN M, et al. Influence of continuous cropping years on soil enzyme activities of peanuts[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2012, 34(1): 96–100
- [46] 覃仁柳, 林刚云, 吴银秀, 等. 桑树青枯病与根际土壤肥力及微生物群落结构特征的研究[J]. 中国生物防治学报, 2021, 37(6): 1256–1264
QIN R L, LIN G Y, WU Y X, et al. Characteristic of soil fertility and microbial community structure in rhizosphere of bacterial wilt infected and non-infected mulberry plants[J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2021, 37(6): 1256–1264
- [47] 刘婷, 文涛, 赵梦丽, 等. 番茄根际代谢物抵御茄科劳尔氏菌入侵机制研究[J]. 南京农业大学学报, 2020, 43(3): 460–467
LIU T, WEN T, ZHAO M L, et al. The mechanisms of tomato rhizosphere metabolites resistance to *Ralstonia solanacearum* invasion[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2020, 43(3): 460–467
- [48] 向立刚, 周浩, 汪汉成, 等. 健康与感染青枯病烟株根际土壤与茎秆细菌群落结构与多样性[J]. 微生物学报, 2019, 59(10): 1984–1999
XIANG L G, ZHOU H, WANG H C, et al. Bacterial community structure and diversity of rhizosphere soil and stem of healthy and bacterial wilt tobacco plants[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(10): 1984–1999
- [49] 孙秀山, 封海胜, 万书波, 等. 连作花生田主要微生物类群与土壤酶活性变化及其交互作用[J]. 作物学报, 2001, 27(5): 617–621
SUN X S, FENG H S, WAN S B, et al. Changes of main microbial strains and enzymes activities in peanut continuous cropping soil and their interactions[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(5): 617–621
- [50] 李培栋. 红壤区花生连作障碍的原因及其与茅苍术间作增产的机理研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2010
LI P D. Study on the causes of peanut continuous cropping obstacles in red soil region and the mechanism of increasing yield by intercropping with *Atractylodes lanceolata*[D]. Nanjing: Nanjing Normal University, 2010
- [51] LI P F, LIU J, SALEEM M, et al. Reduced chemodiversity suppresses rhizosphere microbiome functioning in the monocropped agroecosystems[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 108
- [52] MENDES R, KRUIJT M, DE BRUIJN I, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria[J]. *Science*, 2011, 332(6033): 1097–1100
- [53] ZHOU J Z, NING D L. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology?[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2017, 81(4): e00002–e00017
- [54] HU Q L, TAN L, GU S S, et al. Network analysis infers the wilt pathogen invasion associated with non-detrimental bacteria[J]. *NPJ Biofilms and Microbiomes*, 2020, 6: 8
- [55] 侯金凤, 申民翀, 孙菲菲, 等. 番茄连作青枯病不同发病时期的非根际土壤细菌群落变化特征[J]. 微生物学报, 2022, 62(9): 3464–3477
HOU J F, SHEN M C, SUN F F, et al. Characteristics of bacterial community in bulk soil at different stages of tomato bacterial wilt under continuous monoculture system[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(9): 3464–3477
- [56] ROY A, BULUT O, SOME S, et al. Green synthesis of silver nanoparticles: biomolecule-nanoparticle organizations targeting antimicrobial activity[J]. *RSC Advances*, 2019, 9(5): 2673–2702
- [57] JIANG G F, ZHANG Y L, GAN G Y, et al. Exploring rhizomicrobiome transplants as a tool for protective plant-microbiome manipulation[J]. *ISME Communications*, 2022, 2: 10
- [58] 方树民, 顾钢, 纪成灿, 等. 烟草青枯菌致病型及分布的研究[J]. 中国烟草学报, 2002, 8(3): 40–43
FANG S M, GU G, JI C C, et al. Studies on pathogenic types and distribution of *Ralstonia solanacearum* in tobacco[J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2002, 8(3): 40–43
- [59] QIU Y, LV W C, WANG X P, et al. Long-term effects of gravel mulching and straw mulching on soil physicochemical

- properties and bacterial and fungal community composition in the Loess Plateau of China[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2020, 98: 103188
- [60] 徐暄, 侯旭东, 蒋世昌. 保护地辣椒土传病害绿色防控技术研究进展[J]. *安徽农学通报*, 2021, 27(23): 121–123
XU X, HOU X D, JIANG S C. Research progress on green prevention and control technology of soil-borne diseases of pepper in protected field[J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2021, 27(23): 121–123
- [61] 樊祖清. 不同调控措施对烟草生长及根际土壤微生物区系的影响[D]. 郑州: 郑州大学, 2019
FAN Z Q. Effects of different regulatory measures on tobacco growth and rhizosphere soil microflora[D]. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2019
- [62] GAO L, LIU X M, DU Y M, et al. Effects of tobacco-peanut relay intercropping on soil bacteria community structure[J]. *Annals of Microbiology*, 2019, 69(13): 1531–1536
- [63] 李彩华, 靳学慧. 植物细菌性青枯病的研究进展[J]. *中国科技信息*, 2005, 2(23): 97
LI C H, JIN X H. Research progress of bacterial wilt of plants[J]. *China Science and Technology Information*, 2005, 2(23): 97
- [64] LI S L, LIU Y Q, WANG J A, et al. Soil acidification aggravates the occurrence of bacterial wilt in South China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 703
- [65] 张淑婷. 铝离子影响烟草青枯病发生的机制研究[D]. 重庆: 西南大学, 2018
ZHANG S T. Study on the mechanism of aluminum ion affecting tobacco bacterial wilt[D]. Chongqing: Southwest University, 2018
- [66] KUMAR A, ELAD Y, TSECHANSKY L, et al. Biochar potential in intensive cultivation of *Capsicum annum* L. (sweet pepper): crop yield and plant protection[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2018, 98(2): 495–503
- [67] 蔡昆争, 高阳, 田纪辉. 生物炭介导植物病害抗性及其作用机理[J]. *生态学报*, 2020, 40(22): 8364–8375
CAI K Z, GAO Y, TIAN J H. Effects and mechanisms of biochar-mediated plant disease resistance[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(22): 8364–8375
- [68] 冯慧琳, 付兵, 任天宝, 等. 生物炭对青枯病烟株的根际土壤微生物群落结构调控机制分析[J]. *农业资源与环境学报*, 2022, 39(1): 173–181
FENG H L, FU B, REN T B, et al. Analysis and mechanism of biochar on soil microbial community structure of tobacco bacterial wilt[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2022, 39(1): 173–181
- [69] LI C J, AHMED W, LI D F, et al. Biochar suppresses bacterial wilt disease of flue-cured tobacco by improving soil health and functional diversity of rhizosphere microorganisms[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 171: 104314
- [70] GU Y A, HOU Y G, HUANG D P, et al. Application of biochar reduces *Ralstonia solanacearum* infection via effects on pathogen chemotaxis, swarming motility, and root exudate adsorption[J]. *Plant and Soil*, 2017, 415(1): 269–281
- [71] 曹帅, 李金梦, 王蓝琴, 等. 贝莱斯芽孢杆菌B4-7联合水稻秸秆生物炭对烟草青枯病的防治作用[J]. *南方农业学报*, 2022, 53(9): 2568–2574
CAO S, LI J M, WANG L Q, et al. Control effect of *Bacillus velezensis* B4-7 combined with rice straw biochar on tobacco bacterial wilt[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2022, 53(9): 2568–2574
- [72] ZHAO J, NI T, LI Y, et al. Responses of bacterial communities in arable soils in a rice-wheat cropping system to different fertilizer regimes and sampling times[J]. *PLoS One*, 2019, 9(1): e85301
- [73] CHEN S, QI G F, MA G Q, et al. Biochar amendment controlled bacterial wilt through changing soil chemical properties and microbial community[J]. *Microbiological Research*, 2020, 231: 126373
- [74] DUBEY R K, DUBEY P K, CHAURASIA R, et al. Sustainable agronomic practices for enhancing the soil quality and yield of *Cicer arietinum* L. under diverse agroecosystems[J]. *Journal of Environmental Management*, 2020, 262: 110284
- [75] 王晴, 张大琪, 方文生, 等. 土壤熏蒸对土壤氮循环及其功能微生物的影响研究进展[J]. *农药学报*, 2021, 23(6): 1063–1072
WANG Q, ZHANG D Q, FANG W S, et al. Research progress on the effect of soil fumigation on soil nitrogen cycles and functional microorganisms[J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2021, 23(6): 1063–1072
- [76] 高升升. 高氮投入促进烟草青枯病爆发机理研究[D]. 重庆: 西南大学, 2020
GAO S S. Study on the mechanism of tobacco bacterial wilt outbreak promoted by high nitrogen input[D]. Chongqing: Southwest University, 2020
- [77] WANG R Q, XIAO Y P, LV F J, et al. Bacterial community structure and functional potential of rhizosphere soils as influenced by nitrogen addition and bacterial wilt disease under continuous sesame cropping[J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, 125: 117–127
- [78] KICINSKA A, WIKAR J. The effect of fertilizing soils degraded by the metallurgical industry on the content of elements in *Lactuca sativa* L.[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 4072
- [79] MAÇIK M, GRYTA A, FRAAC M. Biofertilizers in agriculture: An overview on concepts, strategies and effects on soil microorganisms[J]. *Advances in Agronomy*, 2020, 162: 31–87
- [80] NAKAHARA H, MORI K, MORI T, et al. Induction of spontaneous phenotype conversion in *Ralstonia solanacearum* by addition of iron compounds in liquid medium[J]. *Journal of Microbiological Methods*, 2021, 186: 106233
- [81] SUFFERT F, THOMPSON R N. Some reasons why the latent period should not always be considered constant over the course of a plant disease epidemic[J]. *Plant Pathology*, 2018,

- 67(9): 1831–1840
- [82] DANGI S, GAO S D, DUAN Y H. Soil microbial community structure affected by biochar and fertilizer sources[J]. *Plant Pathology*, 2020, 150: 103452
- [83] DENG X H, ZHANG N, LI Y C, et al. Bio-organic soil amendment promotes the suppression of *Ralstonia solanacearum* by inducing changes in the functionality and composition of rhizosphere bacterial communities[J]. *New Phytologist*, 2022, 235(4): 1558–1574
- [84] 李得铭. 绿农林®41号微生物复合菌肥对番茄青枯病防控效果的研究[D]. 海口: 海南大学, 2020
LI D M. Study on the control effect of microbial compound fertilizer LvNonglin® 41 on tomato bacterial wilt[D]. Haikou: Hainan University, 2020
- [85] GUO S, TAO C Y, JOUSSET A, et al. Trophic interactions between predatory protists and pathogen-suppressive bacteria impact plant health[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(8): 1932–1943
- [86] 孔凡玉, 卢平, 许永峰, 等. 20%青枯灵可湿性粉剂防治烟草青枯病药效试验初报[J]. *中国烟草科学*, 2004, 25(1): 36–37
KONG F Y, LU P, XU Y F, et al. Effect of 20% Qingkuling wettable powder on tobacco bacterial wilt disease[J]. *Chinese Tobacco Science*, 2004, 25(1): 36–37
- [87] 刘斯晗, 郑旭阳, 钟川, 等. 2种嫁接番茄根系分泌活性物质对番茄青枯病及根际微生物的影响[J]. *南方农业学报*, 2021, 52(12): 3382–3391
LIU S H, ZHENG X Y, ZHONG C, et al. Effects of active substances secreted from roots of two grafted tomato plants on tomato bacterial wilt and rhizosphere microorganisms[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2021, 52(12): 3382–3391
- [88] 贾春燕, 郑洪波, 张茹萍, 等. 防治烟草青枯病的药剂筛选[J]. *山东农业科学*, 2010, 42(8): 76–78
JIA C Y, ZHENG H B, ZHANG R P, et al. Chemical screening for controlling *Pseudomonas solanacearum* (E. F. Smith) Dowson[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2010, 42(8): 76–78
- [89] FAN W W, YUAN G Q, LI Q Q, et al. Antibacterial mechanisms of methyl gallate against *Ralstonia solanacearum*[J]. *Australasian Plant Pathology*, 2014, 43(1): 1–7
- [90] SANTOS B M, GILREATH J P, MOTIS T N, et al. Comparing methyl bromide alternatives for soilborne disease, nematode and weed management in fresh market tomato[J]. *Crop Protection*, 2006, 25(7): 690–695
- [91] YIN J K, ZHANG Z L, ZHU C, et al. Heritability of tomato rhizobacteria resistant to *Ralstonia solanacearum*[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 227
- [92] 张万萍, 赵丽. 大蒜提取物和根系分泌物对3种土传性病原菌的抑菌效果[J]. *中国蔬菜*, 2012(01X): 66–71
ZHANG W P, ZHAO L. Inhibitory effects of garlic extracts and root exudates on three soil-borne pathogens[J]. *China Vegetables*, 2012(01X): 66–71
- [93] 曾军. Citrofresh防治番茄青枯病的田间药效试验初报[J]. *福建农业科技*, 2012(5): 44–45
ZENG J. Preliminary report on drug efficiency of citrofresh against tomato bacterial wilt in field trials[J]. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 2012(5): 44–45
- [94] 段曦, 孙晨晨, 孙胜楠, 等. 嫁接辣椒根系分泌物对根腐病和青枯病的影响[J]. *园艺学报*, 2017, 44(2): 297–306
DUAN X, SUN C C, SUN S N, et al. Effects of grafted pepper root exudates on root rot and bacterial wilt[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2017, 44(2): 297–306
- [95] 谷益安. 土壤细菌群落和根系分泌物影响番茄青枯病发生的生物学机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2017
GU Y A. Biological mechanism of soil bacterial community and root exudates affecting tomato bacterial wilt[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017
- [96] YANG T J, WEI Z, FRIMAN V P, et al. Resource availability modulates biodiversity-invasion relationships by altering competitive interactions[J]. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(8): 2984–2991
- [97] 张海龙, 武润琴, 李李佳, 等. 根系分泌物C:N对刺槐林地土壤理化特征和土壤呼吸的影响[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(4): 949–956
ZHANG H L, WU R Q, LI J J, et al. Effects of root exudates C:N on soil physical and chemical characteristics and soil respiration in *Robinia pseudoacacia* plantation[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(4): 949–956
- [98] TIAN J H, RAO S, GAO Y, et al. Wheat straw biochar amendment suppresses tomato bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum*: Potential effects of rhizosphere organic acids and amino acids[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2021, 20(9): 2450–2462
- [99] 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
- [100] LIU K, MCLNROY J A, HU C H, et al. Mixtures of plant-growth-promoting rhizobacteria enhance biological control of multiple plant diseases and plant-growth promotion in the presence of pathogens[J]. *Plant Disease*, 2018, 102(1): 67–72
- [101] WU Y C, CAI P, JING X X, et al. Soil biofilm formation enhances microbial community diversity and metabolic activity[J]. *Environment International*, 2019, 132: 105116
- [102] 陈本银, 姜慧芳, 廖伯寿, 等. 中国花生青枯病抗性遗传改良研究进展[J]. *中国农学通报*, 2007, 23(8): 369–372
CHEN B Y, JIANG H F, LIAO B S, et al. Progress on groundnut genetic enhancement for bacterial wilt resistance[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(8): 369–372
- [103] 宋江春, 李拴柱, 王建玉, 等. 我国花生抗青枯病育种研究进展[J]. *中国种业*, 2019(9): 19–21
SONG J C, LI S Z, WANG J Y, et al. Advances in peanut breeding for resistance to bacterial wilt in China[J]. *China Seed*

- Industry, 2019(9): 19–21
- [104] 廖伯寿, 李栋, 单志慧, 等. 青枯菌潜伏浸染对花生的影响[J]. 中国油料, 1997(4): 55–58
LIAO B S, LI D, SHAN Z H, et al. Influence of latent infection of *Ralstonia solanacearum* on groundnut[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 1997(4): 55–58
- [105] 姜慧芳, 陈本银, 任小平, 等. 利用重组近交系群体检测花生青枯病抗性SSR标记[J]. 中国油料作物学报, 2007, 29(1): 26–30
JIANG H F, CHEN B Y, REN X P, et al. Identification of SSR markers linked to bacterial wilt resistance of peanut with RILs[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2007, 29(1): 26–30
- [106] YULIAR, NION Y A, TOYOTA K. Recent trends in control methods for bacterial wilt diseases caused by *Ralstonia solanacearum*[J]. Microbes and Environments, 2015, 30(1): 1–11
- [107] STUMBRIENE K, GUDIUKAITE R, SEMASKIENE R, et al. Screening of new bacterial isolates with antifungal activity and application of selected *Bacillus* sp. cultures for biocontrol of *Fusarium graminearum* under field conditions[J]. Crop Protection, 2018, 113: 22–28
- [108] NIU D D, LIU H X, JIANG C H, et al. The plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus cereus* AR156 induces systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* by simultaneously activating salicylate- and jasmonate/ethylene-dependent signaling pathways[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2011, 24(5): 533–542
- [109] 康耀卫, 何礼远. 青枯菌无毒自发突变株接种花生引起的生化变化[J]. 中国油料, 1994(1): 38–40
KANG Y W, HE L Y. Physiological study on the peanut inoculated with spontaneous avirulent mutant of *Pseudomonas solanacearum*[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 1994(1): 38–40
- [110] WANG X F, WEI Z, YANG K M, et al. Phage combination therapies for bacterial wilt disease in tomato[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37(12): 1513–1520
- [111] OSEI O, ABAIDOO R C, AHIABOR B D K, et al. Bacteria related to *Bradyrhizobium yuanmingense* from Ghana are effective groundnut micro-symbionts[J]. Applied Soil Ecology, 2018, 127: 41–50
- [112] LIU Y Q, WANG Y H, KONG W L, et al. Identification, cloning and expression patterns of the genes related to phosphate solubilization in *Burkholderia multivorans* WS-FJ9 under different soluble phosphate levels[J]. AMB Express, 2020, 10(1): 1–11
- [113] GU Y A, BANERJEE S, DINI-ANDREOTE F, et al. Small changes in rhizosphere microbiome composition predict disease outcomes earlier than pathogen density variations[J]. The ISME Journal, 2022, 16(10): 2448–2456
- [114] SHEN Z Z, XUE C, PENTON C R, et al. Suppression of banana Panama disease induced by soil microbiome reconstruction through an integrated agricultural strategy[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 128: 164–174