

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2024.02.002

苏浩, 张锐澎, 吴思炫, 等. 连作障碍产生机理及防控现状. 土壤, 2024, 56(2): 242–254.

连作障碍产生机理及防控现状^①

苏浩^{1,2,3}, 张锐澎^{2,3,4}, 吴思炫^{2,3,4}, 姚槐应⁵, 李雅颖^{1,2,3,4*}

(1 福建农林大学生命科学学院, 福州 350002; 2 中国科学院城市环境研究所城市环境与健康重点实验室, 福建厦门 361021; 3 宁波(北仑)中科海西产业技术创新中心浙江省城市环境过程与污染控制重点实验室, 浙江宁波 315800; 4 中国科学院大学, 北京 100049; 5 武汉工程大学, 武汉 430074)

摘要: 由于我国人口迅速增长、耕地资源限制和粮食作物产区相对比较集中等各种因素的共同影响, 在农业生产中作物长期连作已经形成了一个较为普遍的发展态势。随着连作年限的增加, 作物生长受到不同程度的影响, 因此连作障碍已成为制约绿色农业可持续发展的一个重要原因。许多作物在长期连作模式中都会发生连作障碍, 这主要是由于植物的自毒作用、土壤中致病微生物的增殖、微生物区系失衡和土壤理化性质的劣变所引起, 目前科研工作者们根据连作障碍重要因子研究出了多种绿色有效的生物防控方法, 主要通过研制生物菌剂、有机肥、土壤强还原措施以及噬菌体疗法等来防控连作障碍, 这些方法在防控连作障碍方面效果显著且绿色环保, 符合我国绿色可持续发展理念。鉴于此, 本综述针对目前连作障碍产生的主要因素, 以及近年来提出的防控连作障碍的各种措施进行了阐述, 并对该领域未来的研究方向进行了展望, 为之后的连作障碍研究提供理论依据, 以期克服作物连作障碍难题, 促进现代农业的健康可持续发展。

关键词: 连作障碍; 防控措施; 致病微生物; 噬菌体疗法

中图分类号: X45 **文献标志码:** A

Mechanisms of Continuous Cropping Obstacles and Current Situation of Prevention and Control

SU Hao^{1,2,3}, ZHANG Ruipeng^{2,3,4}, WU Sixuan^{2,3,4}, YAO Huaiying⁵, LI Yaying^{1,2,3,4*}

(1 College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2 Key Laboratory of Urban Environment and Health, Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen, Fujian 361021, China; 3 Zhejiang Provincial Key Laboratory of Urban Environmental Process and Pollution Control, Ningbo (Beilun) Zhongke Haixi Industry Technology Innovation Center, Ningbo, Zhejiang 315800, China; 4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 5 Wuhan Institute of Technology, Wuhan 430074, China)

Abstract: Due to the rapid growth of population, the limited arable land resources and the relative concentration of grain crop producing areas, long-term continuous cropping has become a universal development trend in agricultural production. With the increase of continuous cropping years, the production of food crops has been affected to varying degrees, so a series of continuous cropping obstacles caused by continuous cropping have become an important reason restricting the sustainable development of crop production, which has aroused widespread concern all over the world. Many crops will encounter continuous cropping obstacles under the long-term continuous cropping mode, which are mainly caused by plants self-toxicity, the reproduction of pathogenic microorganisms in soil, imbalance of microbial flora, deterioration of soil physiochemical properties and accumulation of root-knot nematodes. At present, scientific researchers have developed a plurality of green and effective biological prevention and control methods for continuous cropping obstacles according to important factors of continuous cropping obstacles, which are mainly realized by developing biological agents, organic fertilizers, soil strong reduction measures and phage therapy. Various experiments prove that these methods are effective, green and environment-friendly, which conform to the concept of green and sustainable development in China. In view of this, this review focused on the main factors of continuous cropping obstacles, and the various means of prevention of continuous cropping obstacles proposed in recent years, and predicted the trend of future

①基金项目: 宁波市科技创新 2025 重大专项(2021Z047)资助。

* 通讯作者(yyli@iue.ac.cn)

作者简介: 苏浩(1999—), 男, 山西襄汾人, 硕士研究生, 主要研究方向为连作土壤健康体系的建立。E-mail: hsu@iue.ac.cn

research in this field in order to provide the basis for the research on continuous cropping obstacles for overcoming the problem of continuous cropping obstacles and promoting the healthy and sustainable development of new agriculture.

Key words: Continuous cropping obstacle; Prevention technology; Pathogenic microorganism; Phage therapy

连作障碍是指在同一田块,采用正常的栽种方法和田间管理措施,连续多茬种植同一种或同一科农作物,导致作物长势变弱、发育不良、病害加剧、品质降低、减产甚至绝收等现象^[1]。随着世界人口的不断增长,对粮食和经济作物的需求也随之增加。由于可耕地数量有限,可新耕种的田地数量不断减少,连作已成为集约化、大规模农业和园艺生产中最常见的种植模式^[2]。随着我国高投入、高产出的集约化农业的发展,我国设施蔬菜种植占到全球设施蔬菜栽培面积的70%以上^[3]。土传病害对农业生产的影响日趋严重,就其危害程度和发病范围而言,我国已成为世界上土传病害最严重的国家之一,严重制约我国农产品安全、生态环境安全以及农业可持续发展^[4]。

即使有良好的田间管理制度,在长期连作制度下生长的作物仍可能会出现生长发育缓慢、产量和质量降低并且土传病害发病率增加等现象^[2, 5],许多作物如番茄、马铃薯、西瓜、烟草等都存在连作障碍。长期连作会导致土壤理化性质恶化、土壤酶活性降低、自毒物质积累、微生物群落变化等一系列问题^[6]。近年来的研究表明,连作对土壤理化性质的影响最大,尤其是土壤 pH 和土壤养分。土壤 pH 往往随着连作时间的增加而显著降低,并与作物发病率密切相关^[6]。连续种植模式下土壤 pH 的下降主要是由于化学氮肥的过量施用、较高的耕作强度、植物残留物的生物分解

及由此导致的土壤有机酸积累等因素导致。Wyngaard 等^[7]研究表明长期的连作种植模式使得土壤养分减少,显著降低了土壤有机碳、全氮、有效磷和有效钾的含量。连作土壤养分减少主要原因在于土壤养分被作物吸收,抑制了 C 和 N 的矿化,从而限制物质转化及循环,进而又影响土壤养分^[8]。此外,连作系统影响了土壤生态系统物质转化和循环能力,导致土壤螯合营养物质的能力减弱。因此,养分的流失会由此而增加,尤其是通过雨水洗涤和地表径流这两种途径会使养分流失愈加严重^[9]。

现今,如何打破设施农业土壤连作障碍,恢复土壤健康,进行安全连续生产,已成为农业科研工作者一项刻不容缓的研究课题。鉴于此,本文全面系统地综述了农作物连作障碍的产生原因及其防控措施的研究进展,分析了目前对于防控连作障碍过程中产生的主要问题,指出针对重要农作物如何防控连作障碍的下一步研究方向,从而为促进现代农业健康可持续发展提供参考。

1 连作障碍因子

一般来说,连作障碍是由植物本身和土壤生态系统中多种因素共同作用的结果,如植物自毒物质的释放、土壤中致病微生物的大量累积、土壤微生物区系失衡及土壤理化性质的劣变等都有可能造成植物连作障碍(图 1)。

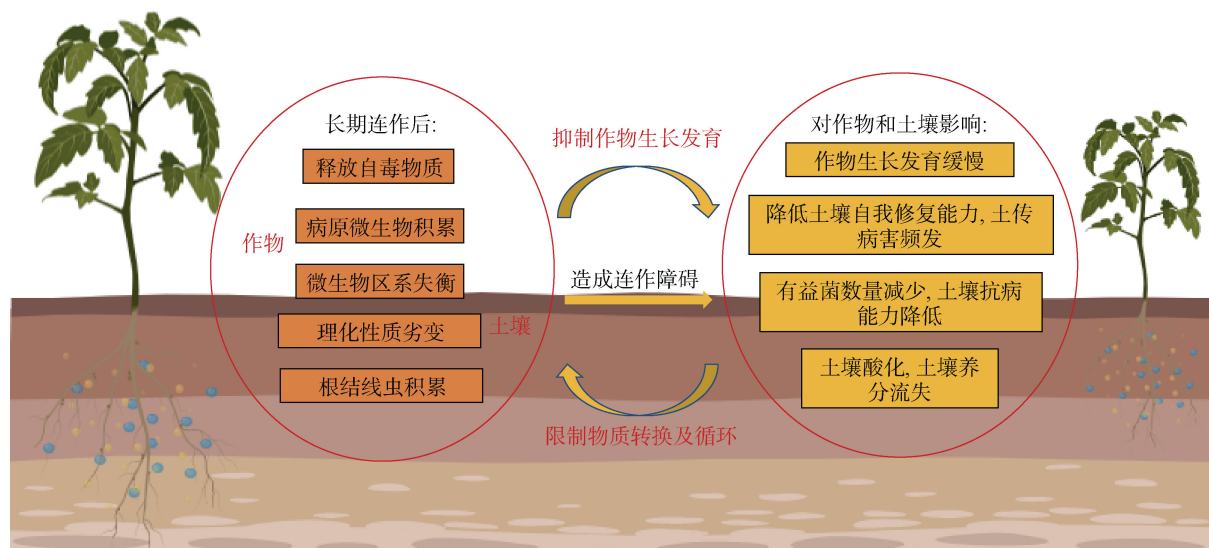


图 1 设施栽培作物连作障碍产生原因示意图

Fig. 1 Schematic diagram of reasons for continuous cropping obstacles of crops in facility cultivation

1.1 自毒作用

自毒作用普遍存在于植物的生长发育过程中,是作物连作障碍产生的一个关键因素。自毒作用是由于植物残留物的分解、地上部分和根系分泌物的淋溶而对同种植物的生长产生抑制的作用^[10]。自毒物质是植物向环境释放的具有自毒作用的化学物质,其中以酚酸类化合物(如苯甲酸、肉桂酸、阿魏酸等)最为常见,是诱发连作障碍的重要因子,会对作物自身生长和发育产生直接或间接影响^[1]。自毒作用首先具有选择性^[11],如西瓜根系分泌物对其幼苗具有严重的自毒作用;其次,具有浓度效应,浓度越高则自毒作用越强;第三,具有协同作用,即多种自毒物质综合作用效果强于各自毒物质单独作用之和^[12]。除了不利影响,这些化学成分可能还有更丰富的功能,比如参与植物抵抗长时间水分胁迫的过程^[13]。其成分和含量与环境变化密切相关,具有复杂的分子和生理生化机制。

1.2 土传致病微生物增殖

在现代单一作物栽培模式下,病原微生物在作物生育期的生长繁殖率远高于传统轮作模式。作物在生长过程中,其根系分泌物可特异地诱导相应的致病微生物数量增加。随着连作年限增加,土壤有益微生物大量减少,不能有效抑制致病微生物,这会降低土壤自我修复能力,使得致病微生物大量累积,进而导致土壤微生态失调,土传病害发病率显著升高^[1]。引发土传病害的致病微生物主要有尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)、青枯菌(*Ralstonia solanacearum*)、立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)、腐霉(*Pythium spp.*)、疫霉(*Phytophthora spp.*)以及根结线虫(*Meloidogyne arenaria*)等^[14]。在我国有许多经济作物都会在长期连作过程中遭受枯萎病的侵害,该病害主要由 *F.oxysporum* 感染引起,其孢子可在土壤中存活 10 余年^[15],即使离开宿主仍能在土壤中存活 5~6 年,主要以厚垣孢子形式度过恶劣环境。由于农民多缺乏防控致病微生物扩散与传播的意识,导致病原微生物通过病株、土壤和水等途径扩散^[14]。根结线虫是一类专性且定居于植物体内的植物寄生线虫,在许多环境条件下都可以寄生在大多数蔬菜和观赏植物内,它们的感染过程基本不受植物中抗性基因的影响^[16]。在连作模式中,适宜的温度、湿度和寄主植物的连续种植会导致根结线虫种群的大规模聚集^[17],由于根结线虫的微小尺寸及其造成的不明显损害症状,使得农民不会将其作为潜在害虫对待,从植物保护的角度来

看,根结线虫仍在很大程度上被忽视,这导致患病作物产量的持续降低。

1.3 土壤微生物区系失衡

根际土壤微生物群落结构失衡、细菌/真菌比值降低、土壤有益菌数量减少及致病菌数量增加是导致植物连作障碍产生的一个重要原因。研究证明长期连作会导致土壤生态系统中细菌/真菌比值降低^[18]。Wang 等^[19]认为土壤细菌群落在作物病害发生中起着至关重要的作用,较高的土壤细菌多样性和均匀度有利于作物健康生长。Wang 等^[20]研究了烤烟土壤真菌对连作的响应,发现连作显著增加了土壤真菌群落的丰富度和多样性。不同栽培方式的选择对提高作物产量和控制疾病方面也有着极其重要的影响,栽培方式的改变会导致微生物群落的变化。在作物轮作或间作模式中,由于不同作物种类的根系分泌物有所不同,更换不同的间作植物或轮作植物会导致土壤微生物群落结构发生显著改变^[21]。最近的一项研究表明,在连作制度下,作物根系分泌代谢物增加^[22],潜在地促进了病原菌丰度和多样性的增加。同时,拮抗有益菌的数量和种类也在减少,打破了土壤微生物区系的平衡,改变了土壤微环境结构^[23],这些都是微生物多样性变化的结果。这些变化显著影响了土壤的生态功能,限制了作物在连作模式中的正常生长发育,表明土壤微生物多样性和群落结构的变化与连作障碍密切相关。

1.4 土壤理化性质劣变

长期连作会降低土壤吸附交换性阳离子的能力,植物凋落物也会逐步转化为原儿茶酸等有机酸,从而使土壤酸化,而且还会引起土壤中脲酶、蔗糖酶、过氧化氢酶和多酚氧化酶等活性降低^[24],进而导致土壤质量下降,生态系统稳定性也随之降低。目前我国农业生产所施化学肥料主要是尿素和硫酸钾复合肥,化肥的大量施用及滥用也是作物产生连作障碍的重要原因。尿素水解可使局部土壤产生大量 NH_4^+ ,在氧气充足的条件下,硝化细菌可使土壤中积聚的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 迅速发生硝化反应,生成的 $\text{NO}_3^+\text{-N}$ 可被作物吸收利用,当氮肥施用量超过植物需要量时,导致土壤 H^+ 和 NO_3^- 含量累积。若施用含 SO_4^{2-} 化肥(如硫酸钾),作物吸收 K^+ ,释放 H^+ ,增加土壤 H^+ 和 SO_4^{2-} 含量。所以,化肥施用不当,导致土壤酸化和 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 累积引起的次生盐渍化,使作物连作障碍加剧^[25]。随着连作年限增加,土壤中 Mg 、 Fe 和 Mn 等微量元素含量减少,导致营养失衡,作物还易出现生理障碍,使得其抗病能力降低,加剧土传病害发生^[26]。

2 连作障碍防控现状

我国许多经济作物都存在连作障碍这一生产难题,连作障碍严重影响了农作物的生长发育,不利于我国农业的可持续发展。因此,深入探究连作障碍防控技术及其防控机理成为了目前研究人员迫切需要解决的难题。研究人员已经提出了各种防控连作障碍的有效措施,这些防控措施主要通过对土壤环境进行调控以及改变土壤菌群结构这两方面来防控连作障碍,其中调控土壤环境的防控措施主要有对作物生长环境的直接控制、不同栽种制度的选择及作物抗病品种的选育、有机肥的施用、土壤强还原处理及生物熏蒸以及生物质炭的施用等,改变土壤菌群结构的措施主要有生物菌剂的施用、化学杀菌剂的使用及噬菌体疗法等。通过这些可防控连作障碍措施的推广与应用,对连作土壤进行改良,进而改善作物生长环境及微生物生态,提高作物产量及质量。

2.1 对土壤环境进行调控

连作障碍,尤其是土传病害,其发生、发展与土壤温度、湿度、pH 等理化性质密切相关。目前已经有许多防控方法可通过调控土壤环境对连作土壤进行改良,通过改变土壤养分组成并降低土壤中致病菌的丰度,使易发生及已发生土传病害的连作土壤更加适于作物生长。

2.1.1 直接改变土壤理化环境缓解连作障碍 土壤温度的升高可以加快土壤中有机质的分解、增加营养元素的浓度,在一定程度上可以改善土壤的理化环境,当温度到达一定程度后,会抑制土壤中的病原菌存活^[27]。据报道^[28],土传致病菌最适生长温度大多为 20~30℃,尖孢镰刀菌西瓜专化型分生孢子和菌丝的致死温度分别为 60℃ 和 80℃。在气温高达 35℃ 时,对病原菌有一定的灭杀效果,高温焖棚可使土壤温度升至 50~60℃,对土传病原菌具有杀灭作用^[3]。高温焖棚的灭菌率与温度和处理时间有关,若要达到 90% 的灭菌率,在土壤温度为 37℃ 时,需要 17.9~33.5 d;而在土壤温度为 50℃ 时,只需 23~68 min。当土壤温度升至 60℃,且持续 30 d 时,可显著减少土壤中 *F. oxysporum* 数量^[29]。

土壤湿度是影响土传致病菌繁殖生长的又一重要因素。研究表明,干燥的土壤环境可使 *F. oxysporum* 孢子萌发率降低 37.1%^[28]。当土壤相对湿度达 50%~100% 时,梨黑斑病的病原菌菌丝可正常生长;若使其孢子萌发,土壤相对湿度需 $\geq 98\%$ ^[30]。在气候温暖湿润地区,大雨过后土传病害往往会呈现蔓延现象,

因此避雨栽培、立架栽培、高畦深沟栽培、改漫灌为地膜下滴灌等^[31]方式均可在一定程度上防控土传病原菌传播。

土传病原菌增殖通常与土壤 pH 高低有关,土传病原菌在偏酸性土壤中有利于其生长繁殖,如 *F. oxysporum*、*R. solanacearum* 等,因此通过提高土壤 pH 降低致病菌数量是防控连作土壤土传病害的一个重要途径。施用石灰、生物质炭等均能提高土壤 pH,进而降低土壤中致病菌数量。李慧等^[32]通过施用碱性土壤改良剂,显著提高了土壤 pH,促进了黄瓜幼苗生长,降低了黄瓜枯萎病的发病情况。在施用玉米秸秆堆肥和污泥堆肥后,土壤 pH、速效钾、碱解氮和有机质也会发生显著变化^[33]。

2.1.2 不同栽种模式及作物新品种的选育 在传统农业生产过程中,防控土传病害的主要生产模式是轮作、间作和套作。轮作可降低土壤真菌数量,提高土壤细菌与真菌含量比(B/F),提高微生物多样性指数,改善土壤理化性质和微生物区系,降低植株发病率和死亡率^[34]。Wu 等^[35]在西瓜连作 5 年后对其休田过程中的土壤微生物数量变化进行研究,发现在休田的 3 年内,随着休田的年限增加,土壤中真菌数量分别降低了 20%、40% 和 50%,而细菌数量却随休田年限增加呈增加趋势。病原菌 *F. oxysporum* 的寄主作物其根系分泌物可以刺激 *F. oxysporum* 孢子萌发和形成,而与寄主作物轮作的非寄主作物的根系分泌物对致病 *F. oxysporum* 孢子的形成和萌发却有抑制作用^[36]。万寿菊根系提取物中含有对枯萎病菌具有抑制作用的精油类物质^[37],茼蒿根系提取物对 *F. oxysporum* 西瓜专化型具有显著抑制作用^[38]。小麦根系分泌物不但能显著抑制 *F. oxysporum* 菌丝生长,而且可显著促进西瓜种子萌发与幼苗生长^[39]。番茄连作与大蒜轮作,不仅能平衡土壤微生物群落,而且可提高后茬番茄的根系活力^[40]。间作与套作模式也会显著改变土壤微生物群落结构,降低病原菌丰度。旱作水稻与西瓜间作,水稻根系分泌物及根、茎的腐解物均能显著抑制 *F. oxysporum* 产孢和孢子萌发,对西瓜枯萎病具有防控作用,而单作西瓜的发病率和死亡率分别为 66.7% 和 44.4%^[41]。将西瓜分别与香葱、芹菜和大蒜套作后,土壤细菌、放线菌分别较套作前增加 154.8%、48.0%,而真菌却较套作前减少 75.0%^[42]。

培育作物抗病品种是防控土传病害最直接有效的措施。抗病品种的根系分泌物对致病菌具有明显的抑制作用,而非抗病品种对致病菌生长具有促进作用,这与抗病品种根系分泌物中所含的酚酸物质、糖

和氨基酸的含量及组成等存在显著差异有关^[43]。同一科的不同种植物根系对土传致病菌的抗性不同,选择对某种作物具有特异感染性的土传病原菌具有抗性(或免疫性)的同一科内其他种植物为砧木进行嫁接,可达抗病甚至免疫的效果。由于嫁接植株具有增产、根系发达及抗病性等优点,栽植嫁接苗已得到广泛采用^[35]。Ling 等^[44]研究发现,嫁接植株根系分泌物中含有对土传致病菌生长发育起抑制作用的咖啡酸和绿原酸,栽植嫁接苗可使枯萎病的发病率降低 88% ~ 100%。与非嫁接植株相比,嫁接植株根际土壤中细菌和放线菌的数量增多,拮抗病原菌微生物聚集,可显著改善根际土壤微生态结构^[26]。李云鹏等^[45]发现番茄嫁接可以改善番茄根际土壤微生物群落结构,诱导其产生病原菌拮抗微生物,进而平衡因番茄连作造成的土壤微生物群落结构失衡状况,降低土传病害的发生几率。虽然栽植嫁接苗在植物抵抗病害方面具有许多优点,但是目前对于植物嫁接的机理研究尚不清楚,嫁接植物其种子价格较高且发芽率较低,嫁接操作不够方便,且在嫁接成活过程中需要严格管理,投入的人力、物力和资金等成本较高,这些方面都使得嫁接技术在现代农业的推广应用中存在一定的局限性。

2.1.3 施用有机肥及沼液改良连作土壤 有机肥指以各种动物、植物残体或代谢物为原材料,经过一定加工消除其中的有害物质达到无害化标准而形成的,符合国家相关标准及法规的一类肥料。有机肥料如堆肥、粪肥和植物残留物,由于其有效提高土壤质量的能力,近年来受到了广泛关注^[46]。此前已有报道表明,有机肥通过抑制病原菌生长、提高养分水平、中和土壤酸碱度等,可显著抑制青枯病等土传病害^[47]。近年来,开发专用有机肥料以缓解和治理作物连作障碍也已成为研究的热点。

Shen 等^[48]研究发现生物质炭、石灰和牡蛎壳粉会影响根际土壤细菌群落组成并改善土壤 pH,进而导致细菌丰度和多样性增加,以抑制土传病害(如青枯病)。沈宗专等^[49]用石灰碳铵和碳铵熏蒸黄瓜和西瓜连作土壤,有效控制了西瓜和黄瓜枯萎病的发生,其防治效果分别达 91.9% 和 92.5%,碳铵、石灰碳铵熏蒸可使西瓜和黄瓜连作土壤中 *F. oxysporum* 分别下降 64.2%、87.2% 和 71.4%、95.4%。Gao 等^[50]采用高通量测序技术,研究了 7 种不同的有机肥和玉米秸秆处理对辣椒连作土壤微生物群落及功能的影响,结果表明:各处理组的产量均显著高于对照组,7 个处理间差异极显著,鸡粪配施玉米秸秆是提高辣

椒产量和产值的最佳肥料组合,不仅可以改善土壤微生物群落结构及功能,还可以提高土壤的抗病能力,减少土传病害的发生。Su 等^[51]调查了 11 年来施用化肥或化肥配施植物有机肥、秸秆有机肥和农家肥的烟田土壤真菌群落,发现这些施肥处理主要通过改变土壤养分状况来影响土壤真菌群落,其中土壤有机碳和总磷与真菌多样性和群落组成显著相关($P < 0.05$),有机肥的种类与有机肥对真菌群落的长期影响密切相关,在连作烟田中动物源性肥料对真菌群落的改良效果相比植物源性肥料更显著。

沼液是一些秸秆和人、畜粪便等固体有机废物在厌氧发酵后得到的产物,是一种无公害、无污染的优质有机肥料,含有丰富的 N、P、K 和有机质等养分,在其施用后可以显著提高农作物品质,并降低土传病害的发病率,对某些植物的病原真菌有较强的抑制作用^[52]。张昌爱等^[53]发现随着沼液用量的增加,土壤有机质、全氮、有效磷和速效钾的含量也有所增加,沼液的施用不仅在短期内可以提高土壤 pH,还可以显著调节土壤微生物群落,降低土壤放线菌和真菌数量,提高土壤细菌数量。曹云等^[54]利用沼液处理西瓜连作土壤,不仅可以调节土壤微生态,降低土壤中致病 *F. oxysporum* 数量,还可以有效减少西瓜枯萎病发生率,提高西瓜产量和品质。贾正燕^[55]发现中药与沼液的联合施用对 *F. oxysporum* 有显著的抑制效果,不同中药及沼液进行联合对该病原菌的抑制效果也会产生协同、相加和拮抗等作用。

在现代农业中,种类繁多的有机肥可以对常规化肥进行替代施用,然而有机肥也存在着一定的问题需解决完善:①有机肥作为一种缓释肥料,其肥力见效慢,在短时间内对作物增产效果不明显,而农户为了获得更高的利润,通常会选取传统化肥进行施用,对有机肥料的施用较少,这使得有机肥较难在农户中推广使用;②在农业生产中,有机肥相对于传统化肥其价格较高,且目前市场上的有机肥质量参差不齐,影响了消费者购买有机肥的信心。因此在对有机肥的推广应用中,一方面需要提高农户对于有机肥可长期改善土壤的意识;另一方面需要对有机肥市场进行严格监管并调控有机肥价格,从而增加农户使用有机肥料的信心和意愿,促进有机肥料的产业发展。

2.1.4 土壤强还原处理及生物熏蒸消除连作障碍 土壤强还原处理(Reductive Soil Disinfestation, RSD),也称为生物土壤消毒或厌氧土壤消毒,起源于荷兰和日本,目前已被证实是控制土传植物病害的一种有效且环保的方法。RSD 是一种作物种植前的土壤处理

方法, 通过向土壤中施加可分解有机物料, 然后进行翻耕灌溉并覆盖地膜, 在高温条件(>25 °C)下创造土壤厌氧环境 2~4 周, 可以快速有效地消除土壤的连作障碍因子, 不仅可以有效杀死土传致病菌, 而且可以改善土壤结构、增加土壤有机质含量、重建土壤微生物区系以及恢复微生物活性等^[56]。

RSD 处理能够有效改善土壤质量, 并且可以通过改善土壤微生态中真菌群落结构、降低致病菌丰度从而提升作物质量及产量^[57]。Ji 等^[58]研究发现 RSD 处理显著降低了镰刀菌属的相对丰度, 同时增加了芽孢杆菌属和梭状芽孢杆菌属的相对丰度, 表明 RSD 在增加有益细菌的同时有抑制致病真菌的潜力。Yan 等^[59]研究了 RSD 处理和不同作物的连作对微生物群落组成、相互作用和功能的影响, 发现 RSD 处理显著改善了土壤微生物群落, 降低了植物病原菌的相对丰度, 有效增强了微生物的相互作用和功能。Zhu 等^[60]研究发现在 RSD 过程中土壤微生物从“需氧型”变为“厌氧型”, 参与有机分解的厌氧细菌大幅增加, 并产生乙酸、丁酸、 Fe^{2+} 和 Mn^{2+} 等物质抑制病原体的生长, 从而证明 RSD 处理可有效灭活多种土传植物病原菌; 同时, 在 RSD 处理过程中, 由酸化和次生盐渍化引起的严重退化土壤可以迅速恢复。Zhan 等^[61]发现 RSD 措施可以显著恢复土壤养分结构和细菌多样性, 可培育更多种类的疾病抑制剂和有机分解剂, 进而重组细菌群落, 通过改变细菌微生物群来改善土壤特性和根系性能, 这可以作为开发抗病土壤的潜在农业措施。RSD 处理还可快速灭杀土壤中的根结线虫, 抑制根结线虫繁殖从而降低其数量。朱佳双^[62]通过 RSD 处理根结线虫高发土壤, 发现 RSD 处理不仅能降低土壤中根结线虫的数量, 还可降低其他植物寄生线虫的数量, 其中有机酸是 RSD 处理过程中产生的有效杀线虫物质。

RSD 处理是一种广谱性、环境友好型的土壤消毒方法, 据此方法重建的微生物种群和群落会使土壤具备比以往更强的抑制土传病害的能力, 同时可以提高土壤 pH 并改善土壤养分循环, 可有效防治多种土传病原菌侵染和土壤退化造成的连作障碍^[63]。由于土壤-植物-微生物系统复杂多样, 在设施农业生产中应用 RSD 需要针对不同的作物土壤及土壤病原菌种类来采取针对性措施, 以确保 RSD 处理效果更稳定且持久有效。

使用溴甲烷(MeBr)熏蒸连作土壤, 可以有效地杀灭土传病原菌和线虫, 但 MeBr 是破坏 O_3 层物质, 随着《关于消耗臭氧层物质的蒙特利尔议定书》的生

效, MeBr 熏蒸土壤已在各国禁止使用^[64]。生物熏蒸技术指通过分解植物代谢物产生挥发性气体从而抑制或灭杀土传致病菌^[65], 可作为一种天然、环保、具有较好应用前景的溴甲烷熏蒸替代手段。一些十字花科或菊科植物如芥菜、甘蓝和花椰菜等常被用作生物熏蒸的材料^[66], 在作物种植前用这些材料对土壤进行熏蒸可以防治土传病害并提高作物产量。李维琦^[67]利用西蓝花残体对土壤进行熏蒸, 证明该生物熏蒸方法可以促进马铃薯植株生长及干物质积累, 降低马铃薯黑痣病、黄萎病和枯萎病的发病率和病情指数, 具有显著的促生和控病效果。孙迪等^[68]研究发现, 用“地隆 1 号”芥菜进行生物熏蒸对烟草疫霉菌有较强的抑制剂灭杀作用, 且熏蒸效果与该芥菜鲜物质的量呈剂量效应。生物熏蒸具有无污染、无药害、提高作物产量、改善土壤理化性质等优点, 不过其消毒效果略低, 这使得在实际生产过程中其推广受到限制。

2.1.5 施用生物质炭抑制土传病害 生物质炭是一种从部分烧焦的有机物中提取的富含碳的残渣材料, 因其具有顽固性、高比表面积、高孔隙度和高吸附能力而被广泛应用于土壤改良^[69]。由于其高比表面积、高孔隙度和高吸附能力, 生物质炭可以减少连作障碍中土壤自毒作用的负面影响^[70]。生物质炭还具有孔隙结构和对水肥的高吸附能力, 可以为土壤微生物提供良好的栖息环境, 促进有益微生物的繁殖并维持其微生物活性^[71]。

研究证明, 施用生物质炭可以提高土壤养分有效性(生物质炭一般富含 P、K、Ca 等无机养分), 改良酸性土壤, 改善微生物群落结构, 直接抑制病原微生物, 使作物根际微生态不利于植物病害的发生, 从而降低作物连作障碍的发生率^[72]。例如, 生物质炭不仅有助于控制由立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)引起的黄瓜立枯病, 而且可以有效抑制细菌性枯萎病并显著降低疾病指数^[73]。Chen 等^[74]发现在土壤中添加生物质炭提高了土壤有机质、氮含量和脲酶活性, 丰富了参与 C、N、P 循环的潜在有益细菌并产生了抗菌化合物的细菌, 可显著降低青枯病的发病率和严重程度。Liu 等^[75]采用玉米秸秆生物质炭对连作人参土壤进行了为期 2 年的改良, 发现生物质炭的施加会显著提高土壤表层肥力及人参根系生物量, 显著降低了病原菌的相对丰度, 增加了丛枝菌根真菌的相对丰度, 可以促进人参长期高质量生产。Zhao 等^[76]通过田间试验表明, 从烟草茎中产生的生物质炭将 10 年连作的三七存活率从 6.0% 提高到 69.5%, 生物质炭处理

提高了土壤 pH、有效磷、速效钾、有机质含量和微生物多样性,降低了 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和化感物质香草酸、丁香酸的含量,通过改善土壤性状和微生物多样性,有效地提高了连作三七的成活率。

虽然生物质炭对现代土壤改良起到了不容忽视的作用,但生物质炭不能完全抑制土传病害的发生,生物质炭与其他生物防治剂联合应用可进一步提高其防治效果。目前运用生物质炭改良土壤的研究很多,但生物质炭对微生物功能基因的影响尚不清楚,这仍需要进一步验证。希望今后在开展生物质炭对土传病害的应用研究中,可以根据不同的土壤类型选择合适的生物质炭,并考虑生物质炭的性质和施用量,从而减少长期连作对土壤和植物的危害。

2.2 改良土壤菌群结构

作物发生连作障碍现象频繁,很大一部分原因是因为病原微生物的增殖导致土壤微生物区系的失衡,土壤病原菌数量过多影响了作物的正常生长发育,因此降低病原菌数量、增加有益菌数量可以有效防治连作障碍。生物菌剂是目前科研工作者研究较多用来改良土壤菌群结构的产品,对土壤改良起到了极其重要的作用。化学杀菌剂对植物病害也有一定的防治效果,可用来针对性地灭杀病原菌。同时通过对噬菌体的研究,人们发现运用噬菌体疗法来降低病原菌数量也可有效降低病害发生率,防控连作障碍的发生。

2.2.1 施用生物菌剂培育有益微生物群落 自然界中有许多有益菌都可以对连作土壤中的致病微生物起到一定的拮抗作用,施用生物菌剂如植物生防菌、自毒物质降解菌或固氮、解磷、解钾等功能菌,可以用来培育作物根系有益微生物群落,降低作物连作病害发生率。

枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)对 *F. oxysporum* 有特异拮抗作用,菌体及其产生的拮抗物质、水解酶对 *F. oxysporum* 菌丝、孢子具有抑制作用,能使 *F. oxysporum* 孢子失活且菌丝明显畸形,从而丧失侵染能力,减少枯萎病的发生^[77]。多黏类芽孢杆菌 CP-S316 能通过抑制病原真菌的繁殖来促进杨树生长,改善杨树根际微生物群落结构,可以作为控制杨树连作障碍的生物防治剂^[78]。刘付艳等^[79]在西瓜连作土壤中施加角担子菌 B6,研究结果证明 B6 可显著降低土壤中尖孢镰刀菌西瓜专化型 (*Fusarium oxysporum* f.sp. *Niveum*, FON)数量,增加土壤中细菌和放线菌数量,增强西瓜抗病能力,降低西瓜病情指数,提高西瓜产量和品质。马元元等^[80]发现微小杆菌 (*Exiguobacterium* sp.)能高效降解自毒物质(如阿魏

酸、肉桂酸、苯甲酸),有效缓解这些自毒物质对植物幼苗如西瓜等的毒害作用。赵源等^[81]发现尚未连续种植半夏的土壤中丰度最高的菌属是伯克霍尔德氏菌,相比半夏连作 2 年的土壤其相对丰度提高了 37.5%,该菌能降解酚酸类化感物质,同时还具有土壤解磷、固氮等功能,可以用来防治半夏连作障碍。

虽然生物菌剂对许多植物病害有很强的拮抗效果,但由于单一生防菌剂的应用效果常不稳定或持续时间较短,与单一菌剂相比,复合菌剂的拮抗效果更明显。因此探究不同功能微生物之间的协同效应,研发复合生物菌剂来控制植物病害成为了目前防控作物连作病害的重要途径。甘良等^[82]利用生防放线菌混合菌剂来防控西瓜枯萎病,发现该复合菌剂对枯萎病的防治效果可达 47.50%。王文丽等^[83]利用番茄盆栽试验和高通量测序筛选不同复合微生物菌剂对番茄青枯病的防控效果,发现施用链霉菌 WL-3 和芽孢杆菌 CW-02 制成的复合菌剂可提高番茄根际土壤潜在有益细菌类群,降低青枯菌相对丰度,能够较好地防控番茄青枯病并改善番茄根际菌群结构。李程等^[84]发现万寿菊提取物对青枯病拮抗菌有一定的促进作用,将万寿菊提取物与青枯病复合菌剂联合施用其抑菌效果显著高于复合菌剂,可以增强复合菌剂对青枯菌病原菌的抑制效果。虽然许多生防菌剂对土传病原菌具有较强的防控能力,但是目前生物菌剂的实际施用过程中仍存在问题:①大部分生物菌剂在室内条件下对病原菌可以表现出很明显的拮抗效果,但是在田间操作时这些菌剂不能很好地定殖于寄主体表或体内,这大大削弱了其防控效果。这是因为田间条件下的光照、温度、水分、土壤类型和土壤 pH 等因素都会对菌剂造成影响,而生物菌剂的正常生长需要处于较适的环境条件,其适应环境能力较弱。②生物菌剂应用过程中经常以选用一种菌剂对植物病害进行相关的生物防治,但单一菌剂的施加往往达不到预期效果;③菌株在不同环境条件下施加后有可能进化成不同致病基因型,导致实际应用过程中对人体或其他动植物产生危害。

2.2.2 施用化学杀菌剂防控土传病害 杀菌剂又称杀生剂、杀菌灭藻剂、杀微生物剂等,通常是指能有效地控制或杀死农业系统中的微生物(细菌、真菌和藻类)的化学制剂。化学药剂与生物防治相结合,与单一防治措施相比,有利于削弱病原菌的抗性^[85],是一种可防治多种土传病害的低毒、高效、可持续的新型措施,因此开发低毒高效杀菌剂是防治土传病害的一种途径。

在土壤中拌施杀菌剂,可降低作物病死率,提高作物产量。Liu 等^[86]通过盆栽试验探讨了内生真菌、微生物肥料和杀菌剂对西瓜植株的个体效应和联合效应,结果表明,化学药剂与生物防治组合效果优于单独处理,内生真菌、微生物肥料和杀菌剂的组合能显著降低西瓜的枯萎病病情指数和发病率,分别降低了 29.81% 和 41.80%,并能促进西瓜生长,提高西瓜相关防御酶活性,改善土壤微生物群落结构。在该研究中,广谱杀菌剂 BDUOFU 能有效地抑制西瓜枯萎病的生长和产孢,杀菌剂的施用显著降低了土壤微生物群落丰度,尤其是植物枯萎病原菌,从而降低了西瓜枯萎病的发病率。虽然杀菌剂对植物病害方面短期效果显著,但是由于病原菌的遗传多样性、耐药性及广泛的宿主范围,用化学杀菌剂来防治病害的成功率不高,且杀菌剂的化学成分在农田中长期遗留,会使得土壤微生物群落发生变化,逐渐抑制作物生

长,影响农业生态可持续发展,对人类健康和环境造成许多不利影响,因此开发低毒可降解处理的杀菌剂也是目前的研究难点。

2.2.3 运用噬菌体疗法防控连作障碍 噬菌体是可感染宿主细菌和古菌等原核生物病毒的统称,是土壤微生物群落的重要组成部分,它能在特定的细菌寄主内感染和复制,广泛分布于各种细菌宿主和地球生态系统中^[87]。噬菌体疗法是指通过分离、筛选、纯化和富集宿主细菌的专属噬菌体之后,向污染土壤-植物体系中添加特定的噬菌体菌液,定向侵染并灭活具有抗性致病细菌的修复方式^[88],图 2 为噬菌体灭杀土壤和作物中细菌的具体途径。由于噬菌体具有较专一的寄生、捕食和裂解宿主细菌的特性^[89],采用噬菌体疗法靶向追踪削减土壤生态系统中多种致病菌的方式是一种具有广泛应用潜力的绿色生物管控技术。

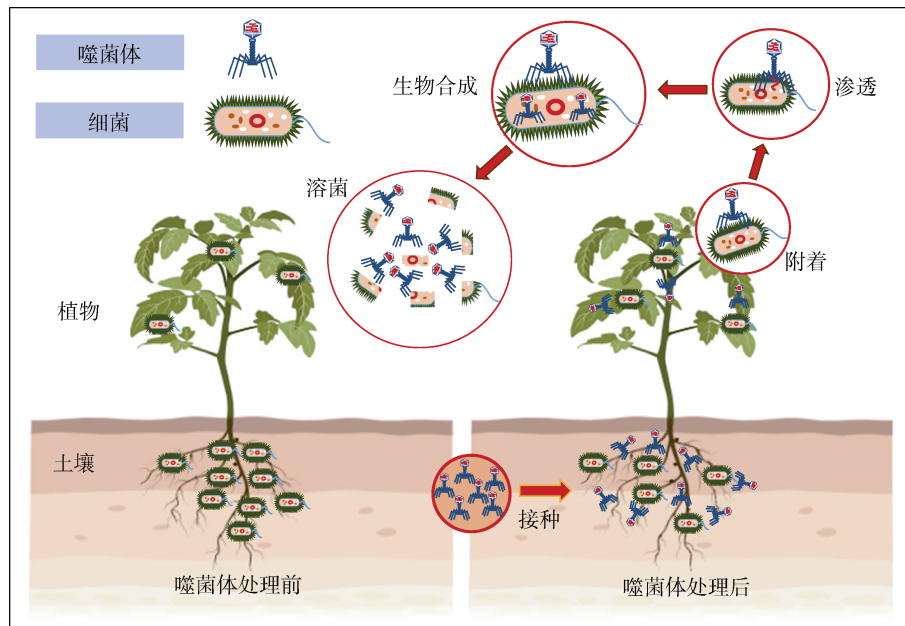


图 2 噬菌体灭杀土壤和作物中细菌的具体途径示意图

Fig. 2 Schematic diagram of specific ways of bacteriophage killing bacteria in soils and crops

近年来,人们对部分可侵染植物的土传病原菌噬菌体分离进行了一些尝试,包括青枯菌、淀粉欧文氏菌、注射器假单胞菌、小顶木耳菌和黄单胞菌,多项噬菌体生物防治青枯病的研究表明,在番茄、香蕉和马铃薯等作物上使用噬菌体疗法可以显著抑制植物萎蔫^[90]。

青枯病是农作物长期连作生产中高发的一种细菌性土传病害,该病由青枯雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)侵染引起^[91]。近年来有许多研究人员对青枯菌的噬菌体进行分离研究,从而寻求一些绿色

有效的防控措施来改善因青枯病发病严重而退化的土壤。研究人员从美国佛罗里达州番茄地土壤中分离到一株感染青枯雷尔氏菌的巨型噬菌体 RSOM2 USA^[92],该噬菌体是一种裂解型噬菌体,寄主范围广,可侵染 3 个新建的青枯菌种:青枯菌 *R. solanacearum*、假青枯菌 *R. pseudosolanacearum* 和 *Syzygii*,并能显著降低其感病株 Run302 在番茄植株中的毒力,证明该噬菌体可以用来开发成一种有效防治青枯菌复合株所致病害的菌株。但是由于噬菌体寄主专性的特点,单一一种噬菌体在作物生产过程中起到的作用较

为有限,可专性侵染青枯菌的噬菌体鸡尾酒(组合)可有效减少作物青枯病的发生^[93]。裂解噬菌体的鸡尾酒可通过减少可能出现的抗性而具有更好的生物防治潜力,从不同环境中分离的多个裂解噬菌体的组合已经被证明可以控制各种病原菌^[94],因此使用多种噬菌体混合组成的噬菌体鸡尾酒便逐渐成为目前研究人员的关注点。噬菌体鸡尾酒成功控制青枯病的例子很多。Zhao 等^[95]比较了单一宿主特异性噬菌体、噬菌体鸡尾酒和多价噬菌体接种对土壤-胡萝卜系统中宿主细菌大肠埃希菌 K12 和铜绿假单胞菌 PAO1 灭活的影响,该体系中宿主菌的失活效率遵循噬菌体鸡尾酒>多价噬菌体>单宿主特异性噬菌体的顺序。Ramírez 等^[96]从哥伦比亚种植园中分离出 8 个裂解噬菌体,并对 65 个青枯菌本地菌株进行了检测,发现用双噬菌体鸡尾酒处理的植物 100% 地免受 moko 病(香蕉细菌性枯萎病)的影响,而在大多数单独噬菌体处理的植物中都有 moko 病的症状,提出噬菌体 M5 和 M8 的混合物可作为减轻 moko 病在哥伦比亚香蕉和大蕉种植园中造成的损害的可行替代物,表明噬菌体鸡尾酒是一种很有前途的 moko 病生物防治剂。Wei 等^[97]从肯尼亚和中国不同水源中分离并鉴定了 12 株裂解噬菌体,根据噬菌体与青枯病菌的裂解曲线配制了 6 个噬菌体分离物的最佳噬菌体鸡尾酒 P1。试验表明,噬菌体鸡尾酒对马铃薯青枯病有很好的防治效果,对青枯病(由青枯菌参比菌株 GIM1.74 和田间分离株引起的青枯病)有 80% 的灭杀作用, P1 鸡尾酒喷施 1 周后对灭菌土壤中的活菌杀灭率可达 98%。

噬菌体疗法作为一项具有百年历史的技术,在不同的环境系统中具有高效的靶向性和灭活致病菌的能力^[2],在使用过程中不会消除其他非靶向微生物,因而具有较广泛的应用前景。同时,在噬菌体的应用过程中,也应该考虑到其与靶向细菌之间的相互作用机制以及对土壤微生物生态系统功能的综合影响,从而更充分地了解噬菌体功能并将其反馈应用于实际作物生产过程中。目前,研究利用噬菌体疗法防控作物土传病害主要面临以下几个问题:①病原细菌会分泌大量胞外多糖来阻止噬菌体的吸附过程^[98],使得噬菌体的侵染效率降低,这需要更加明确细菌与噬菌体的相互作用机制来解决该问题;②噬菌体具有极强的特异性,一种噬菌体往往只对某一种或一类的细菌有裂解效果,而对其他菌株几乎没有裂解效果,使其应用范围受到很大的限制,因此必须进行更多的噬菌体鸡尾酒研究来弥补其极强的寄主特异性从而扩大

其应用范围;③在实际生产应用中,噬菌体的生产和运输步骤复杂,不同的工艺程序会影响其稳定性,需要将多种技术联合运用,获得稳定性较高的噬菌体产品来适应各种运输环境及应用过程。

3 结论与展望

近些年我国经济和农业技术快速发展,高投入和高产出的专业化、集约化种植已逐渐成为我国农业生产的重要模式,伴随这一模式的发展,由土传致病微生物侵染引发的土传病害,在大棚种植中日益严重。土传致病微生物具有寄主专化性,且能够在土壤中中长期存活,防治难度大,一直是国内外研究的热点。目前,关于土传病害的防治,多针对引起病害的某一特定因素,采取相应的措施,虽取得一定效果,但均不能解决多因素成因的土传病害问题,亟待研发全面有效的防控方法。由于大量施用化肥,土壤理化性质退化也十分严重,表现为土壤酸化和以硝酸盐积累为特征的次生盐渍化。

随着现代生物技术在农业科学等研究领域的迅速发展,运用生物技术来消减作物的连作障碍必将是重要的发展趋势。有机肥的施用、土壤强还原措施、生物菌剂的施用以及噬菌体疗法等新型方法在作物连作障碍的防控方面起着极其关键的作用。然而在目前的连作障碍防控手段中,这些防控措施对于连作障碍成因揭示得还不够全面,同时也存在着一些实际问题,比如成本高昂、操作复杂、机制不明确、效果不稳定等。以下理论和技术方面都需要进一步探究和解决:

1)将植物根系分泌物-根际土壤-根际微生物群落视为一个整体系统,结合多组学技术,深入研究连作过程中作物营养转运与运输、自毒物质分泌与土壤酸化、土壤酶活、土壤肥力和微生物群落结构之间的互作关系,全面阐述连作障碍的发生机制。

2)拓展作物连作障碍防控新技术研究,阐明相关机制,并开展大规模生产性应用。在解析作物-土壤-微生物的相互作用关系的基础上,采用多种根际调控策略,包括针对性的作物有益微生物组的构建,生物菌剂、有机肥和噬菌体配合施用来改善土壤理化性质,增强有益微生物的定殖和功能,促进作物生长、养分吸收并抵抗病原微生物,从而防控作物连作障碍,提高作物产质量。

3)许多连作障碍防控措施由于其成本高昂、操作复杂、起效缓慢等特点,难以在农户中推广使用。这一方面需要加强农户们长期改良土壤的意识,让他们

有信心来运用这些手段获得更多、更长久的农产品利润;另一方面需要有关单位进行相关政策的制定,从而降低农户们连作土壤改良的成本并使土壤改良更加规范具体化。

4)在明确连作障碍机制的基础上,如果可以将传统的遗传育种手段与现代基因工程技术相结合,将抗连作障碍的相关基因导入优良作物品种,使其在具有高质量高产量、抗病虫草害等优良性状的同时可以自行克服连作障碍,这将对中国农业绿色可持续发展具有重要意义。

参考文献:

- [1] 卢维宏, 张乃明, 包立, 等. 我国设施栽培连作障碍特征与成因及防治措施的研究进展[J]. 土壤, 2020, 52(4): 651-658.
- [2] Ye M, Sun M M, Huang D, et al. A review of bacteriophage therapy for pathogenic bacteria inactivation in the soil environment[J]. Environment International, 2019, 129: 488-496.
- [3] 李世东. 2014 蔬菜产业大会专题报告摘编之一: 我国蔬菜土传病害发生和防治现状分析[J]. 蔬菜, 2014(7): 1-3.
- [4] 陈丽鹃, 周冀衡, 陈闰, 等. 秸秆还田对作物土传病害的影响及作用机制研究进展[J]. 作物研究, 2018, 32(6): 535-540.
- [5] Zeng J R, Liu J Z, Lu C H, et al. Intercropping with turmeric or ginger reduce the continuous cropping obstacles that affect *Pogostemon cablin* (patchouli)[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 579719.
- [6] She S Y, Niu J J, Zhang C, et al. Significant relationship between soil bacterial community structure and incidence of bacterial wilt disease under continuous cropping system[J]. Archives of Microbiology, 2017, 199(2): 267-275.
- [7] Wyngaard N, Echeverría H E, Rozas H R S, et al. Fertilization and tillage effects on soil properties and maize yield in a Southern Pampas Argiudoll[J]. Soil and Tillage Research, 2012, 119: 22-30.
- [8] Mahal N K, Osterholz W R, Miguez F E, et al. Nitrogen fertilizer suppresses mineralization of soil organic matter in maize agroecosystems[J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2019, 7: 59.
- [9] Hussain M Z, Bhardwaj A K, Basso B, et al. Nitrate leaching from continuous corn, perennial grasses, and poplar in the US Midwest[J]. Journal of Environmental Quality, 2019, 48(6): 1849-1855.
- [10] Kato-Noguchi H, Nakamura K, Okuda N. Involvement of an autotoxic compound in asparagus decline[J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 224/225: 49-55.
- [11] 吕卫光, 杨广超, 刘玲, 等. 西瓜植株残体腐解过程中酚酸化合物的动态变化[J]. 华北农学报, 2012, 27(S1): 154-157.
- [12] 黄钰芳, 张恩和, 张新慧, 等. 兰州百合不同连作年限土壤中化感物质的检测及其自毒效应的研究[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(2): 62-68, 94.
- [13] Ashrafi M, Azimi-Moqadam M R, Moradi P, et al. Effect of drought stress on metabolite adjustments in drought tolerant and sensitive thyme[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 132: 391-399.
- [14] 黄新琦, 蔡祖聪. 土壤微生物与作物土传病害控制[J]. 中国科学院院刊, 2017, 32(6): 593-600.
- [15] Martyn R. *Fusarium* wilt of watermelon: 120 years of research[J]. Horticultural Reviews, 2014, 42: 349-442.
- [16] Castagnone-Sereno P. *Meloidogyne enterolobii* (=M. mayaguensis): Profile of an emerging, highly pathogenic, root-knot nematode species[J]. Nematology, 2012, 14(2): 133-138.
- [17] Phani V, Khan M R, Dutta T K. Plant-parasitic nematodes as a potential threat to protected agriculture: Current status and management options[J]. Crop Protection, 2021, 144: 105573.
- [18] Tan G, Liu Y J, Peng S G, et al. Soil potentials to resist continuous cropping obstacle: Three field cases[J]. Environmental Research, 2021, 200: 111319.
- [19] Wang R, Zhang H C, Sun L G, et al. Microbial community composition is related to soil biological and chemical properties and bacterial wilt outbreak[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 343.
- [20] Wang S N, Cheng J K, Li T, et al. Response of soil fungal communities to continuous cropping of flue-cured tobacco[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 19911.
- [21] Xuan D T, Guong V T, Rosling A, et al. Different crop rotation systems as drivers of change in soil bacterial community structure and yield of rice, *Oryza sativa*[J]. Biology and Fertility of Soils, 2012, 48(2): 217-225.
- [22] Liu Z X, Liu J J, Yu Z H, et al. Long-term continuous cropping of soybean is comparable to crop rotation in mediating microbial abundance, diversity and community composition[J]. Soil and Tillage Research, 2020, 197: 104503.
- [23] 郑明子, 杨丙焯, 杨晶晶, 等. 土壤微生态在西瓜枯萎病发病过程中的变化研究[J]. 土壤, 2022, 54(6): 1185-1192.
- [24] He Z, Chen H, Liang L, et al. Alteration of crop rotation in continuous *Pinellia* ternate cropping soils profiled via fungal ITS amplicon sequencing[J]. Letters in Applied Microbiology, 2019, 68(6): 522-529.
- [25] Guo J H, Liu X J, Zhang Y, et al. Significant acidification in major Chinese croplands[J]. Science, 2010, 327(5968): 1008-1010.
- [26] 李志刚, 王灿, 杨建峰, 等. 连作对胡椒园土壤和植株中微量元素含量的影响及相关特征分析[J]. 热带作物学报, 2017, 38(12): 2215-2220.
- [27] Yamfang M, Thepa S, Kongkiattikajorn J. Development of a solar hot water system and investigation of the effects of soil density to inhibit microbial performance in soil with hot water dropping[J]. Renewable Energy, 2018, 117: 28-36.

- [28] 吴洪生. 西瓜连作土传枯萎病微生物生态学机理及其生物防治[D]. 南京: 南京农业大学, 2008.
- [29] Martyn R D. Use of soil solarization to control *Fusarium* wilt of watermelon[J]. *Plant Disease*, 1986, 70(8): 762.
- [30] 王宏, 常有宏, 陈志道. 梨黑斑病原菌生物学特性研究[J]. *果树学报*, 2006, 23(2): 247–251.
- [31] 陈志杰, 张锋, 张淑莲, 等. 陕西温室黄瓜根腐病及流行因素研究[J]. *中国生态农业学报*, 2009, 17(4): 699–703.
- [32] 李慧, 李乃荟, 崔文静, 等. 碱性土壤改良剂对盆栽黄瓜生长及枯萎病的防治效果[J]. *中国蔬菜*, 2020(6): 69–73.
- [33] 邓小华, 黄杰, 杨丽丽, 等. 石灰、绿肥和生物有机肥协同改良酸性土壤并提高烟草生产效益[J]. *植物营养与肥料学报*, 2019, 25(9): 1577–1587.
- [34] 王亚麒, 刘京, 苟剑渝, 等. 长期有机无机配施下烤烟–玉米轮作优化土壤微生物活化无机磷[J]. *土壤学报*, 2022, 59(3): 808–818.
- [35] Wu H S, Gao Z, Zhou X D, et al. Microbial dynamics and natural remediation patterns of *Fusarium*-infested watermelon soil under 3 - yr of continuous fallow condition[J]. *Soil Use and Management*, 2013, 29(2): 220–229.
- [36] Hao W Y, Ren L X, Ran W, et al. Allelopathic effects of root exudates from watermelon and rice plants on *Fusarium oxysporum* f.sp. *niveum*[J]. *Plant and Soil*, 2010, 336(1): 485–497.
- [37] 范志宏, 郭春绒, 王金胜. 万寿菊根提取物对西瓜枯萎病菌的抑菌活性成分及作用机理研究[J]. *植物病理学报*, 2010, 40(2): 195–201.
- [38] 刘琼. 茼蒿提取物对西瓜枯萎病菌抑菌活性及主要活性成分分析[D]. 南昌: 江西农业大学, 2016.
- [39] 孙丛丛, 刘守伟, 吴凤芝. 不同品系小麦根系分泌物对西瓜幼苗生长的化感效应[J]. *沈阳农业大学学报*, 2013, 44(5): 628–633.
- [40] 李威, 程智慧, 孟焕文, 等. 轮作不同蔬菜对大棚番茄连作基质中微生物与酶及后茬番茄的影响[J]. *园艺学报*, 2012, 39(1): 73–80.
- [41] Ren L X, Su S M, Yang X M, et al. Intercropping with aerobic rice suppressed *Fusarium* wilt in watermelon[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(3): 834–844.
- [42] 姜忠廷, 刘林德, 郑宪清, 等. 三种套作模式对连作西瓜生长和土壤微生物区系的影响[J]. *上海农业学报*, 2012, 28(1): 60–64.
- [43] Wu H S, Liu D Y, Ling N, et al. Influence of root exudates of watermelon on *Fusarium oxysporum* f.sp. *niveum*[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2009, 73(4): 1150–1156.
- [44] Ling N, Raza W, Ma J H, et al. Identification and role of organic acids in watermelon root exudates for recruiting *Paenibacillus polymyxa* SQR-21 in the rhizosphere[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2011, 47(6): 374–379.
- [45] 李云鹏, 周宝利, 李之璞, 等. 嫁接茄的萎蔫病抗性与根际土壤生物学活性的关系[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(6): 831–834.
- [46] Penha H G V, Menezes J F S, Silva C A, et al. Nutrient accumulation and availability and crop yields following long-term application of pig slurry in a Brazilian Cerrado soil[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2015, 101(2): 259–269.
- [47] Zheng X F, Zhu Y J, Wang J P, et al. Combined use of a microbial restoration substrate and avirulent *Ralstonia solanacearum* for the control of tomato bacterial wilt[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 20091.
- [48] Shen G H, Zhang S T, Liu X J, et al. Soil acidification amendments change the rhizosphere bacterial community of tobacco in a bacterial wilt affected field[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2018, 102(22): 9781–9791.
- [49] 沈宗专, 孙莉, 王东升, 等. 石灰碳铵熏蒸与施用生物有机肥对连作黄瓜和西瓜枯萎病及生物量的影响[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(10): 3351–3359.
- [50] Gao J X, Pei H X, Xie H. Synergistic effects of organic fertilizer and corn straw on microorganisms of pepper continuous cropping soil in China[J]. *Bioengineered*, 2020, 11(1): 1258–1268.
- [51] Su Y, Zi H Y, Wei X M, et al. Application of manure rather than plant-origin organic fertilizers alters the fungal community in continuous cropping tobacco soil[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 818956.
- [52] 陶秀萍, 董红敏, 尚斌, 等. 新鲜猪沼液和牛沼液对农作物病原真菌抑制作用的比较研究[J]. *农业环境科学学报*, 2011, 30(7): 1443–1449.
- [53] 张昌爱, 张玉凤, 林海涛, 等. 沼液漫灌对设施土壤连作障碍因子的影响[J]. *灌溉排水学报*, 2014, 33(2): 117–120.
- [54] 曹云, 吴华山, 郭德杰, 等. 沼液处理对连作西瓜枯萎病发生、产量及品质的影响[J]. *土壤*, 2015, 47(5): 904–910.
- [55] 贾正燕. 中药与沼液对两株三七根腐病原菌的抑制效果研究[D]. 昆明: 云南师范大学, 2022.
- [56] 王宝英, 李金泽, 黄新琦, 等. 土壤强还原处理对连作芥蓝产量、微生物数量及活性的影响[J]. *土壤*, 2019, 51(2): 316–323.
- [57] 赵军, 张晶清, 林于蓝, 等. 强还原土壤处理驱动的微生物群落稳定性与功能的关联性[J/OL]. *土壤学报*, 2022: 1–15. (2022-10-11). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20221010.1447.002.html>.
- [58] Ji C Y, Ye R Z, Yin Y F, et al. Reductive soil disinfestation with biochar amendment modified microbial community composition in soils under plastic greenhouse vegetable production[J]. *Soil and Tillage Research*, 2022, 218: 105323.
- [59] Yan Y Y, Wu R N, Li S, et al. Reductive soil disinfestation enhances microbial network complexity and function in intensively cropped greenhouse soil[J]. *Horticulturae*, 2022, 8(6): 476.
- [60] Zhu W J, Wang W P, Hong C L, et al. Influence of reductive soil disinfestation on the chemical and microbial characteristics of a greenhouse soil infested with *Fusarium oxysporum*[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2022, 118: 101805.
- [61] Zhan Y, Yan N, Miao X Y, et al. Different responses of soil environmental factors, soil bacterial community, and root performance to reductive soil disinfestation and soil fumigant chloropicrin[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 796191.

- [62] 朱佳双. 强还原土壤处理对根结线虫的抑制作用研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2020.
- [63] 闫元元, 周开胜, 张金波, 等. 强还原土壤灭菌处理对连作病土改良效果的影响因素[J]. 土壤, 2022, 54(3): 508–516.
- [64] 蔡祖聪, 张金波, 黄新琦, 等. 强还原土壤灭菌防控作物土传病的应用研究[J]. 土壤学报, 2015, 52(3): 469–476.
- [65] 张大琪, 颜冬冬, 方文生, 等. 生物熏蒸——环境友好型土壤熏蒸技术[J]. 农药学报, 2020, 22(1): 11–18.
- [66] Ghoname A A, Riad G S, El-Bassiony A M M, et al. Biofumigation with fresh manure or Brassicaceae residuals could be a promising methyl bromide alternative in head lettuce production[J]. *Gesunde Pflanzen*, 2017, 69(1): 29–37.
- [67] 李维琦. 西兰花残体对马铃薯主要土传病害的生物熏蒸作用[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021.
- [68] 孙迪, 贺依琳, 沈丹宇, 等. 芥菜生物熏蒸对烟草疫霉菌的抑制作用[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2023, 31(4): 567–576.
- [69] Spokas K A, Cantrell K B, Novak J M, et al. Biochar: A synthesis of its agronomic impact beyond carbon sequestration[J]. *Journal of Environmental Quality*, 2012, 41(4): 973–989.
- [70] Yang M, Yuan Y, Huang H C, et al. Steaming combined with biochar application eliminates negative plant-soil feedback for Sanqi cultivation[J]. *Soil and Tillage Research*, 2019, 189: 189–198.
- [71] Palansooriya K N, Wong J T F, Hashimoto Y, et al. Response of microbial communities to biochar-amended soils: A critical review[J]. *Biochar*, 2019, 1(1): 3–22.
- [72] Zhao L Y, Guan H L, Wang R, et al. Effects of tobacco stem-derived biochar on soil properties and bacterial community structure under continuous cropping of *Bletilla striata*[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2021, 21(2): 1318–1328.
- [73] Zhang C S, Lin Y, Tian X Y, et al. Tobacco bacterial wilt suppression with biochar soil addition associates to improved soil physiochemical properties and increased rhizosphere bacteria abundance[J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 112: 90–96.
- [74] 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.
- [75] Liu C, Xia R, Tang M, et al. Improved ginseng production under continuous cropping through soil health reinforcement and rhizosphere microbial manipulation with biochar: A field study of *Panax ginseng* from Northeast China[J]. *Horticulture Research*, 2022, 9: uhac108.
- [76] Zhao L Y, Xu W M, Guan H L, et al. Biochar increases *Panax notoginseng*'s survival under continuous cropping by improving soil properties and microbial diversity[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 850: 157990.
- [77] 谢丽华, 高虹, 陈明丽, 等. 枯草芽孢杆菌 SB-24 对尖孢镰刀菌拮抗机理[J]. 土壤与作物, 2015, 4(2): 91–95.
- [78] Sui J, Ji C, Wang X, et al. A plant growth-promoting bacterium alters the microbial community of continuous cropping poplar trees' rhizosphere[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2019, 126(4): 1209–1220.
- [79] 刘付燕, 刘连红, 郝思静, 等. 内生真菌司氏角担子菌 B6 对尖孢镰刀菌西瓜专业化型菌株的拮抗作用[J]. 微生物学杂志, 2019, 39(4): 29–33.
- [80] 马元元, 陈向向, 李敏, 等. 微小杆菌(*Exiguobacterium* sp.)对肉桂酸降解行为[J]. 微生物学通报, 2017, 44(9): 2079–2088.
- [81] 赵源, 邓蓉, 黄钧. 半夏连作障碍成因及防治研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28(4): 1102–1108.
- [82] 甘良, 蓝星杰, 戴蓬博, 等. 放线菌混合菌剂对西瓜枯萎病的防治作用研究[J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(4): 516–523.
- [83] 王文丽, 金涵, 从炳成, 等. 复合微生物菌剂对番茄青枯病的生防效应[J]. 南京农业大学学报, 2022, 45(6): 1174–1182.
- [84] 李程, 黎妍妍, 杨小琼, 等. 增效复合拮抗菌剂对烟草青枯病病原菌抑制效果研究[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(4): 128–131, 140.
- [85] Manasfi Y, Cannesan M A, Riah W, et al. Potential of combined biological control agents to cope with *Phytophthora parasitica*, a major pathogen of *Choisya ternata*[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2018, 152(4): 1011–1025.
- [86] Liu F Y, Zhu Q, Yang H R, et al. An integrated prevention strategy to address problems associated with continuous cropping of watermelon caused by *Fusarium oxysporum*[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2019, 155(1): 293–305.
- [87] Al-Shayeb B, Sachdeva R, Chen L X, et al. Clades of huge phages from across earth's ecosystems[J]. *Nature*, 2020, 578(7795): 425–431.
- [88] Yu P F, Mathieu J, Yang Y, et al. Suppression of enteric bacteria by bacteriophages: Importance of phage polyvalence in the presence of soil bacteria[J]. *Environmental Science & Technology*, 2017, 51(9): 5270–5278.
- [89] Gutiérrez D, Fernández L, Rodríguez A, et al. Are phage lytic proteins the secret weapon to kill *Staphylococcus aureus*?[J]. *mBio*, 2018, 9(1): e01923–e01917.
- [90] Elhalag K, Nasr-Eldin M, Hussien A, et al. Potential use of soilborne lytic Podoviridae phage as a biocontrol agent against *Ralstonia solanacearum*[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2018, 58(8): 658–669.

- [91] Xavier A D S, de Melo A G, Hendrich C G, et al. In through the out door: A functional virulence factor secretion system is necessary for phage infection in *Ralstonia solanacearum*[J]. *mBio*, 2022, 13(6): e0147522.
- [92] Ahmad A A, Addy H S, Huang Q. Biological and molecular characterization of a jumbo bacteriophage infecting plant pathogenic *Ralstonia solanacearum* species complex strains[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 741600.
- [93] 王佳宁, 王玉鑫, 侯如娇, 等. 噬菌体鸡尾酒联合生物有机肥防控番茄青枯病的效果研究[J]. *微生物学通报*, 2021, 48(9): 3194–3204.
- [94] 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.
- [95] Zhao Y C, Ye M, Zhang X T, et al. Comparing polyvalent bacteriophage and bacteriophage cocktails for controlling antibiotic-resistant bacteria in soil-plant system[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 657: 918–925.
- [96] Ramírez M, Neuman B W, Ramírez C A. Bacteriophages as promising agents for the biological control of Moko disease (*Ralstonia solanacearum*) of banana[J]. *Biological Control*, 2020, 149: 104238.
- [97] Wei C H, Liu J L, Maina A N, et al. Developing a bacteriophage cocktail for biocontrol of potato bacterial wilt[J]. *Virologica Sinica*, 2017, 32(6): 476–484.
- [98] 陈志龙, 陈杰, 许建平, 等. 番茄青枯病生物防治研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2013, 41(8): 131–134.