

DOI: 10.5846/stxb201910182189

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. 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. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(22): 8364-8375.

生物炭介导植物病害抗性及其作用机理

蔡昆争^{1,2,3,*}, 高 阳^{1,2,3}, 田纪辉^{1,2,3}

1 华南农业大学资源环境学院, 广州 510642

2 农业部华南热带农业环境重点实验室, 广州 510642

3 广东省生态循环农业重点实验室, 广州 510642

摘要: 生物炭是生物有机材料在缺氧或限氧条件下经高温热裂解后生成的固体产物, 在固碳减排、污染修复、土壤改良等方面具有较大的应用潜力。研究表明, 生物炭在植物病害胁迫中也起重要的抗性作用。综述了国内外关于生物炭缓解植物病害的相关研究, 重点介绍了生物炭在降低病害和提高植物抗性方面的作用机理。生物炭通过诱导植物增强系统抗性, 改良土壤理化特性, 改变土壤微生物群落结构, 增加土壤有益微生物类群的丰度和活性, 吸附病原菌及其产生的有毒物质等来降低病原菌对寄主植物的侵害作用, 从而促进植物生长和增强植株抗病性。生物炭对病害的抗病效果与生物炭的原料类型、用量、土壤及病害类型等有关。未来的研究应重点围绕“生物炭-土壤-植物病害”体系, 借助组学手段, 深入研究生物炭介导植物病害的分子机理。

关键词: 生物炭; 植物病害; 诱导抗性; 土壤微生物; 根系分泌物

Effects and mechanisms of biochar-mediated plant disease resistance

CAI Kunzheng^{1,2,3,*}, GAO Yang^{1,2,3}, TIAN Jihui^{1,2,3}

1 College of Natural Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

2 Key Laboratory of Tropical Agricultural Environment in South China, Ministry of Agriculture, Guangzhou 510642, China

3 Guangdong Provincial Key Laboratory of Eco-Circular Agriculture, Guangzhou 510642, China

Abstract: Biochar, the solid product obtained from pyrolysis of bio-organic materials under oxygen deficiency or oxygen limitation, has a great potential in carbon sequestration, pollution remediation and soil improvement. It has also proven to be effective in enhancing plant disease resistance. We reviewed here the effects of biochar on plant diseases control with focus on the underlying mechanism of biochar-mediated plant disease resistance. Biochar can enhance plant resistance and promote the plant growth by inducing plant systemic resistance, improving soil physical, chemical and biological properties, shifting soil microbial community structure, increasing the abundance and activity of beneficial microbial groups, and increasing adsorption of pathogens and toxic compounds. The efficacy of biochar in plant disease control might vary with biochar feedstocks, application rates, soil types and disease types. The present review highlights the need to explore the complex interactions among “Biochar-Soil-Plant-Pathogen” and decipher the molecular mechanisms of biochar-mediated plant disease resistance using omics approaches.

Key Words: biochar; plant disease; induced resistance; soil microorganism; root exudates

生物炭是由生物有机物料(如作物秸秆、木材、畜禽粪便、市政废弃物、动物骨骼等)在限氧或无氧条件下

基金项目: 国家自然科学基金项目(31870420); 广东省自然科学基金(2017A030313177)

收稿日期: 2019-10-18; 修订日期: 2020-05-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kzcai@scau.edu.cn

经高温裂解产生的一类难熔的、稳定的、高度芳香化的、富含碳的固体物质^[1]。由于生物炭的疏松多孔性、较大的比表面积、丰富的羧基官能团和芳环结构及高电荷密度等特性使其具有较强的离子交换能力和吸附能力,在环境、能源、农业、工业等领域展现出广泛的应用潜力^[2]。

近十多年来国内外对生物炭在环境及农业领域的研究取得很大进展。从环境效应上看,生物炭能固碳和减少温室气体排放^[3],吸附土壤中的重金属、农药和除草剂等从而降低有毒有害物质含量或有效性^[4-6]。作为新型的土壤改良剂,生物炭能改善土壤物理结构,降低土壤酸度,增加土壤持水性能和保肥特性,提高肥料和养分的利用效率,影响土壤微生物群落结构和促进有益微生物的生长繁殖,从而促进作物生长,增加植物对病害的抗性^[7-17]。

此外,国内外大量研究表明,生物炭不仅可以促进植物生长,还能提高植物对多种病害的抗性,包括一系列的土传病害^[18]。李成江等^[19]研究发现,土壤中施用稻壳生物炭与木屑生物炭均能有效地降低烤烟青枯病及黑茎病的发病,其中木屑生物炭的作用效果更为显著;秸秆生物炭对由辣椒疫霉 *Phytophthora capsici* L 引起的辣椒疫病有良好的防控效果^[20];玉米秸秆生物炭可有效降低北美大豆猝死综合症病菌 *Fusarium virguliforme* 引起的大豆根腐病^[21];木材生物炭可显著降低黄瓜腐霉病发病率^[22]。但生物炭对不同植物病害的防控效果因原材料不同而存在差异,其抗性机理也有所不同。

基于国内外的研究结果,本论文在介绍生物炭对植物病害的作用效果的基础上,从诱导抗性、改善土壤特性、影响土壤微生物群落结构、吸附病原菌及有害物质等方面阐述生物炭提高植物抗病性的作用机理,并提出未来的研究重点和注意的问题,以期生物炭防控植物病害的理论和实践研究提供参考依据。

1 生物炭缓解植物病害的效应

生物炭作为近几年快速兴起的集改良剂、吸附剂、肥料等一体的新型材料在降低植物病害胁迫方面的报道逐渐增加,具有较大的应用潜力^[18]。大量研究表明,生物炭能显著提高植物对不同类型病害的抗性^[12,23-26],包括叶片病害(如由 *Botrytis cinerea* 引起的白粉病)和土传病害(如由 *Fusarium* spp., *Phytophthora* spp., *Rhizoctonia solani* 等引起的根腐病)^[25,27]。

早在 2002 年, Matsubara 等^[28]研究发现,椰子生物炭可以帮助芦笋抵抗镰刀菌(*Fusarium*)引起的根腐病,并且可以增加芦笋幼苗土壤中的丛枝菌根数量和丰度。Elad 等^[29]和 Kolton 等^[30]研究表明生物炭能显著增强青椒和番茄对灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)和鞣艮内丝白粉菌(*Leveillula taurica*)的抗性。Elmer 和 Pignatello^[31]利用灌木作为原料制备生物炭添加到土壤中,显著降低了镰刀菌属(*Fusarium. oxysporum* f. sp. *asparagi* and *Fusarium proliferatum*)对于植物根系的伤害。生物炭还可以诱导草莓对灰葡萄孢菌(*B. cinerea*)炭疽菌(*Colletotrichuma cutatum*)及叉丝单囊壳属(*Podosphaera apahanis*)等病菌引起的叶片病害产生植物防御反应并增加系统抗性^[32]。用桉树木材和温室有机废弃物制备的生物炭均能促进黄瓜生长并抑制立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)引起的黄瓜猝倒病^[26]。Rogovska 等^[21]研究发现,不同种类生物炭施用均可减轻大豆根腐病的危害。国内关于生物炭施用对植物病害影响的文献报道较少,王光飞等^[20]研究发现,小麦秸秆生物炭施用对辣椒疫病有 46%—77% 的防控效果。对土传病害青枯病的研究表明,2% 的花生生物炭和小麦生物炭处理对番茄青枯病均有显著的控制作用,病情指数分别降低 31%—60 % 和 60%—80%^[31]。

Bonanomi 等^[27]根据文献总结了生物炭对 13 种植物病害的影响,发现 85% 的研究表明生物炭施用能显著降低植物病害,12% 的研究没有效果,只有 3% 的研究加剧了病害的发生。随后 Frenkel 等^[12]总结了生物炭在 15 种病原体(真菌,卵菌和线虫)和 30 种植物—病原体系统中的效应,发现生物炭对 60% 的病原体和 70% 的病原体系统中的病害有抑制作用(表 1),而且总结出低剂量有益而高剂量有害的倒 U 形生物炭剂量/反应曲线(负二次曲线)。

总的来说,生物炭对植物病害的防控作用效果是很明显的,但是不同生物炭原材料及施用比例、不同作物及病害类型间存在差异,农业应用时应该加以考虑。

表 1 生物炭对不同植物病害的作用

Table 1 Biochar's effects on different plant diseases

病原菌 Pathogen	寄主植物 Host plant	生物炭原材料 Biochar feedstock	参考文献 References	谨慎施用比例 Biochar/% needs attention
灰霉菌(F) ¹ <i>Botrytis cinerea</i>	番茄 <i>Lycopersicon esculatum</i>	柑橘木 (3%, 5%)	[29]	N
		桉木 (0.5%, 1%, 3%)	[25]	3
		橄榄 (0.5%, 1%, 3%)		N
		温室废弃物 (0.5%, 1%, 3%)	[33]	
	甜椒 <i>Capsicum annum</i>	温室废弃物 (0.5%, 1%, 3%)	[29]	N
	草莓 <i>Fragia x ananassa</i>	柑橘木, 温室废弃物 (3%, 5%)	[32]	N
		圣栎 (1%, 3%)	[13]	N
	草莓	温室废弃物 (1%, 3%)	[32]	N
	白粉病菌 (F) <i>Leveillula taurica</i>	柑橘木 (1%, 3%)	[29]	3
	白叉丝单囊壳 (F) <i>Podosphora aphanis</i>	柑橘木, 温室废弃物 (1%, 3%)	[32]	N
尖孢镰刀菌 (S) <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>asparagi</i>	芦笋 <i>Asparagus</i> sp.	商业探索生物炭 (0.5%, 1.5%, 3%)	[31]	N
		椰壳活性炭 (10%, 30%)	[34]	N
	尖孢镰刀菌 (S) <i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>	木头 & 园林废弃物生物炭 (3% v/v)	[35-36]	3(v/v)
	水稻根结线虫 (S) <i>Meloidogyne graminicola</i>	橡木 (0.6%, 1.2%, 2.5%, 5%)	[37]	5
	恶疫霉菌 (S) <i>Phytophthora cactorum</i>	木头 (0.5%, 10%, 20%)	[38]	>5
	肉桂疫霉菌 (S) <i>Phytophthora cinnanomi</i>	木头 (0.5%, 10%, 20%)	[38]	>5
	腐霉病菌 (S) <i>Pythium ultimum</i>	云杉 (50% v/v)	[39]	50(v/v)
	芸苔根肿菌 (S) <i>Plasmodiophora brassica</i>	芒草 (0.4%, 0.8%)	[40]	0.50
	根腐线虫 (S) <i>Pratylenchus penetrans</i>	松木 (0.8%)	[41]	0.80
		松树皮 (0.92%)		
		木头 (1.24%)		
青枯菌 (S) <i>Ralstonia solanacearum</i>	番茄	斯佩尔特小麦壳 (0.64%)		
		城市垃圾 (0, 20%)	[42]	N
		花生壳 (2%)	[43]	N
	连作障碍 (S) <i>Replant disease</i>	木头 (10%v/v, 20% v/v)	[44]	N
	立枯丝核菌 (S) <i>Rhizoctonia solani</i>	温室废弃物及桉木 (0.5%, 1, 3%)	[26]	1
		芸豆 <i>Phaseolus vulgaris</i>	[45]	3
		大豆 <i>Glycine max</i>	[46]	3
		枫树皮 (1%, 3%, 5%) <i>Maple bark</i>		
		豌豆 <i>Pisum sativum</i>		
		甜菜 <i>Beta vulgaris</i>		
		紫苜蓿 <i>Medicago sativa</i>		
		甜椒		
		番茄		
		小黄瓜		
		萝卜 <i>Raphanus sativus</i>		
		胡萝卜		
		南欧蒜 <i>Allium ampeloprasum</i>		

F: 叶片病害 Foliar pathogens; S: 土传病害 Soil borne pathogens; N 表示不同生物炭施用剂量均没有负面效果, 生物炭的施用比例为质量百分比 (除了个别标记为体积比 v:v)

2 生物炭增强植物病害抗性的作用机理

生物炭对植物病害的防控作用已得到广泛证实, 国内外学者从不同角度研究了其抗性作用方式及机理, 但是有些机理只是猜测, 有些还缺乏直接的实验证据。综合已有文献, 生物炭提高植物病害抗性的机理有: 生

物炭能够诱导寄主植物自身产生抗性防御反应;生物炭可能对病原菌产生直接抑制作用;生物炭通过改善土壤物理、化学和生物特性,提高土壤质量从而促进植物生长并提高抗病性;生物炭影响土壤微生物群落结构和增加有益微生物类群的丰度和活性,促进有益微生物通过竞争、重寄生、分泌抗生素等途径抑制病原菌生长;生物炭通过吸附化感物质及有毒物质(如病原菌分泌物)从而降低病原菌对寄主植物的侵害,通过吸附根系分泌物诱导病原菌的趋化等等^[18,24-25,27,47]。

2.1 诱导寄主植物产生抗性

植物的抗病性,分为系统获得抗性及诱导抗性,是植物在一定的激发子刺激后,对随后的病原菌感染表现既快又强的防卫反应。研究表明,在植物受到病害胁迫条件下,生物炭施用能激发植物快速启动自身的防御反应,大量合成与防御相关的次生代谢物质,并调控与生长、防御相关基因的表达,从而增强对病害的抗性,这是生物炭提高植物抗病性的主要机理之一^[27,29,32,48]。

Elad 等^[29]发现施用 1%、3% 和 5% 的柑橘木生物炭能显著诱导甜椒和番茄对由叶片病原真菌 *B. cinerea* 引起的灰霉病和 *L. taurica* 所引起的白粉病的抗性。随后研究表明,来源于甜椒植株废弃物、橄榄果渣和桉树木屑的生物炭也能诱导番茄对灰霉病的抗性^[25]。同时这种对灰霉病的诱导抗性与生物炭的原料、制备温度、处理时间及植物年龄大小等无显著相关性^[2]。上述病害均发生在植物叶部,而生物炭是施入到土壤中作用于植物根部,且引起叶部病害的病原菌均远离土壤,生物炭对此类病原菌不能产生直接作用,所以推论生物炭能诱导植株产生抗病性而间接抑制病/虫害的发生。Meller-Harel 等^[32]首先从分子水平上研究了生物炭对草莓病害的抗性机理。作者选择木材和温室有机废弃物制备的生物炭,研究其对草莓的灰霉病、炭疽病和白粉病的抗性,通过实时定量 PCR 技术测定了叶片中与抗性相关的基因 *FaPR1*、*Faolp2*、*Fraa3*、*Falox* 和 *FaWRKY1* 的表达,发现植株在接种病原菌后,生物炭处理同时诱导了水杨酸(Salicylic acid, SA)途径相关系统获得抗性(Systemic acquired resistance, SAR)(调控 *FaPR1*、*Faolp2*、*Fraa3*、*FaWRKY1* 表达)和茉莉酸(Jasmonic acid, JA)及乙烯(Ethylene, ET)途径相关的系统诱导抗性(Induced systemic resistance, ISR)(调控 *Falox* 表达),从而增强植物的抗病性。随后有研究表明,生物炭在降低番茄灰霉病发病率的同时,显著上调与乙烯途径相关的抗病基因 *Pti5* 和与水杨酸途径相关的抗病基因 *Pti2* 的表达,并大幅度增加了 H_2O_2 积累,进一步证实生物炭介导植株的抗病性与水杨酸代谢途径有关^[33]。然而,Viger 等^[42]以拟南芥和莴苣为研究对象,发现在未受到环境胁迫时,杨木木屑生物炭处理显著促进植物生长,上调与生长相关的基因表达(如生长素、油菜素内酯、细胞壁松弛、细胞伸长等),下调与防御有关的基因表达(如茉莉酸、水杨酸、乙烯、次生代谢物等),表明植株在未受到病原菌侵害时,生物炭无法诱导植株抗病相关基因的表达,但可显著促进植株生长。French 与 Iyer-Pascuzzi^[49]的研究证实生物炭可以通过调控赤霉素(GA)合成途径而促进番茄植株生长,但是这种调控机制对不同性状及基因型的植株影响不同。Huang 等^[37]发现圣栎硬木生物炭能增强水稻对线虫的抗性,这种抗性的提高与生物炭引发的 H_2O_2 积累以及与乙烯信号通路有关的基因的转录增强有关。

现有研究结果证实了生物炭可以通过诱导植株抗性而降低发病,但总体上生物炭诱导植物产生抗性的分子机理仍需深入研究。

2.2 改善土壤理化特性,促进植物生长和提高抗病性

由于生物炭具有发达的孔隙结构、巨大的表面积和电荷密度、高度羧酸酯化和芳香化结构,从而使其具有较强的吸附能力和离子交换能力,能显著影响土壤物理和化学特性,提高土壤的保水和保肥能力,促进植物对土壤养分的吸收,影响土壤微生物活性、群落结构组成及多样性^[11,50-57]。

Jaiswal 等^[55]阐述了生物炭对土壤物理、化学、生物特性的影响及其与植物生长、病害及土壤微生物的相互关系(图 1)。作者认为生物炭诱导的根际微生物群落结构、多样性和活性变化可能与生物炭对土壤的直接或间接影响有关,包括(1)物理特性:多孔结构、土壤含水量、团聚体和温度;(2)化学特性:养分有效性,无机和有机化合物/毒素,pH,阳离子交换容量(CEC),电导率(EC),氧化还原电位(Eh);(3)根际的土壤生物特性:根形态和分泌物,微生物之间的相互作用和信号传导。生物炭抑制土传病害和促进植物生长与生物炭

增加根际土壤微生物类群及功能的多样性和活性有关。

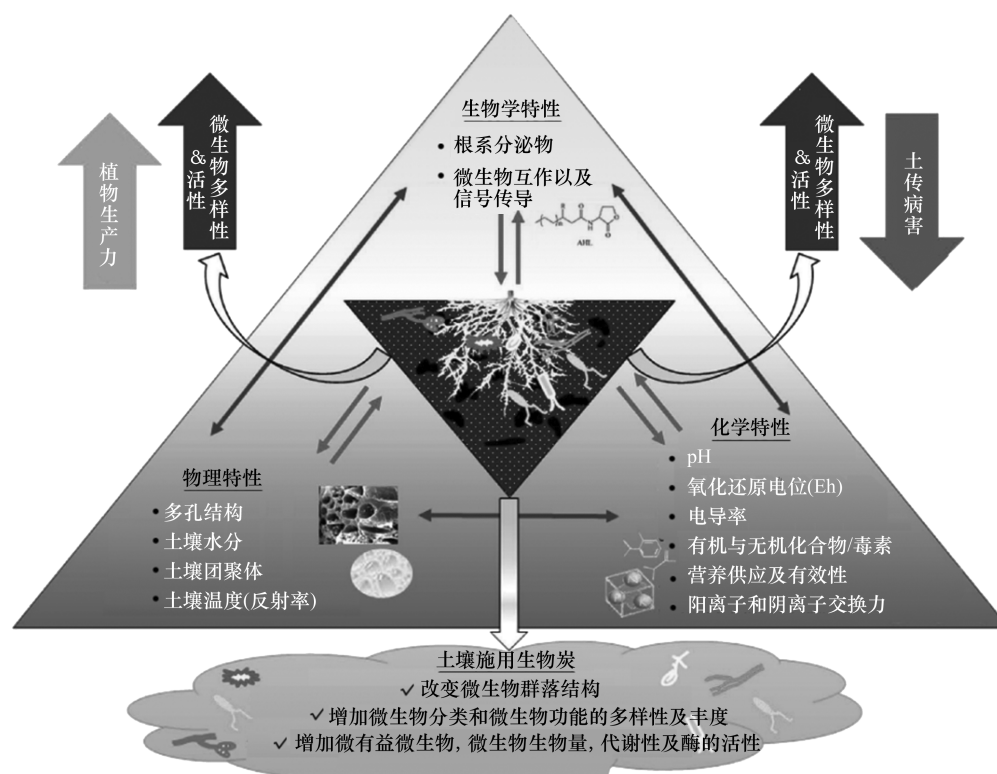


图1 土壤-生物炭-植物-病原菌系统的物理、化学和生物组分之间复杂相互作用的根际微生物示意图^[55]

Fig.1 A rhizosphere microbiome-centric view of the complex interactions between physical, chemical and biological components of the soil-biochar-plant-pathogen system^[55]

有研究表明,施用木材生物炭能提高对土壤 N 的固持从而增加 N 的利用率^[58]。生物炭的强吸附性还可改善土壤通透性、降低土壤容重,提高土壤保水性和养分固持能力^[50-51,53-54],从而促进植物生长和微生物繁殖。此外,生物炭应用能提高土壤 pH 和改良酸性土壤^[59-60]。

生物炭中含有碱性物质,生物炭施用到土壤(特别是酸性土壤)后会释放这些碱性物质,中和部分土壤酸度,提高使土壤 pH,增大土壤盐基饱和度和阳离子交换量,有利于促进土壤微生物活性。此外,酸性土壤添加生物炭后 pH 的提高也会促进植物对土壤养分的利用^[60-62]。Elmer 等^[31]研究发现生物炭施用增加土壤 K、S、Mn 和 B 含量,降低 N、Mg 和 Fe 的含量,同时显著抑制尖孢镰刀菌活性和促进芦笋根部有益微生物的生长。

但是,也有研究认为生物炭改善土壤特性或土壤非生物环境与病害控制并没有直接的关系。例如,Knox 等^[40]研究发现,生物炭处理能显著增加土壤 pH,但是并没有在控制根腐病方面发挥作用,甚至在某种程度上还增加病害的严重性。生物炭与植物的相互作用存在很大的复杂性,相关生物炭文献中也有很多类似矛盾^[63-67],因此生物炭的类型、施用比例,植物类型及不同的土壤环境,都会造成生物炭作用效果的差异。

2.3 影响病原菌的活动

由于生物炭含有大量化学物质,有研究提出这些物质可能会对病原菌有直接抑制作用^[68],但目前尚未有证据证明这一猜测。Jaiswal 等^[45]研究发现不同种类生物炭均显著抑制菜豆纹枯病的危害,但是离体和活体培养试验却表明生物炭对纹枯菌只有很小或者没有显著的直接抑制作用。同样用甘草和木材制备的生物炭对 *Aspergillus niger*, *F. oxysporum*, *Penicillium italicum* 及 *R. solani* 等病菌的菌丝生长也没有抑制作用^[27]。因此,为了更好地揭示生物炭抑制病害的作用机理,有必要进一步研究生物炭对病菌种群动态的影响。

基于 16S rRNA 基因分析的研究表明,添加生物炭的土壤中鉴定出 16 种与植物生长促进和/或抑制有关

的化学物质,在生物炭的有机溶剂提取物中鉴定出了各种有机化合物,包括正链烷酸、羟基和乙酰氧基酸,苯甲酸、二醇、三醇和酚^[69]。由于其独特的物理或化学特性,生物炭可诱导向促进植物生长和增强植株抗性的有益微生物类群转化。Gravel 等^[39]将软木生物炭施加到种植接种了 *Pythium ultimum* 的甜椒、莴苣、罗勒、天竺葵和香菜的土壤中,发现生物炭促进了植株生长,同时也增加了病原菌的根部定植率,但植株无发病症状,不同植物之间的作用效果存在差异。因此推断生物炭改善了根部生长环境,促进各类微生物的繁殖,但后续的风险仍值得评估。Gu 等^[47]最新研究发现,松树生物炭施用能显著影响青枯菌的移动性,从而影响病菌的定植。

2.4 吸附植物根系及病原菌的分泌物从而提高植物抗性

生物炭具有较大的孔隙结构、比表面积及丰富的功能性基团,使得其对不同的无机和有机化学物有良好的吸附性能^[9,70-71],能有效去除有机污染物和重金属离子^[72-73]。在农田土壤中,植物毒性化合物可能因环境污染而产生,或者可以从作物残体、施用的工农业废弃物及未腐熟的堆肥中释放出来,植物在此环境中容易感染病害。而生物炭可以通过吸附根系分泌或者植株残体分解释放的毒性化合物间接保护植物免受土传病害的侵染^[25]。

生物炭可以通过吸附根系分泌物和病原菌分泌物等有机物质影响土传病原菌对植物的侵染^[47](图 2),而低吸附能力的生物炭将会造成病原菌的逃逸。此外,部分根系分泌物对土壤中的病原菌有引诱作用,因此添加生物炭可能会改变病原菌对根际的趋向运动^[47]。但是关于生物炭直接吸附根系分泌物的证据还相对缺乏,大多是关于生物炭对土壤中化感物质吸附的研究。植物化感作用物质(如酚酸类物质、对羟基苯甲酸、香草酸、香豆酸、丁香酸和阿魏酸等及其残留物)会对小麦植物生长产生一定影响^[74]。研究表明,不同原料的生物炭(包括柳枝稷、猪粪、家禽垫料和松木屑)单独或者混合应用对阿魏酸和丁香酸具有吸附作用,吸附效果与生物炭的特性和化学物质的结构密切相关^[75]。

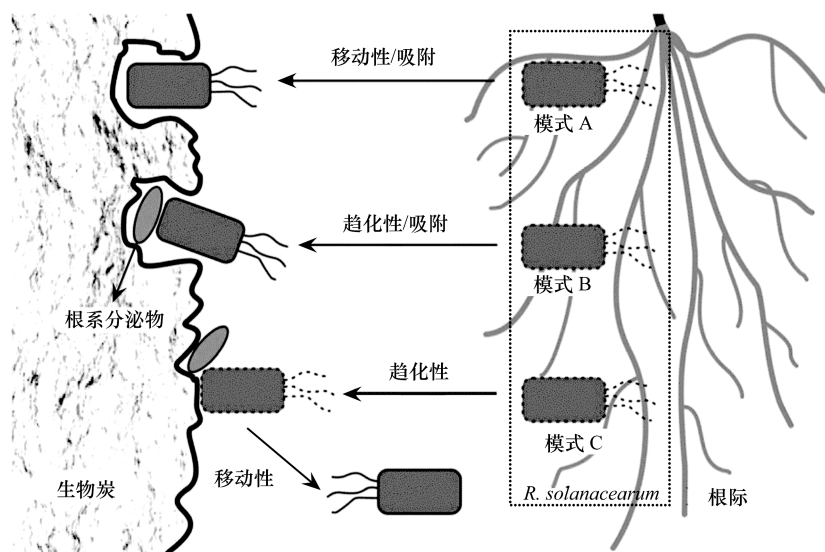


图 2 生物炭对 *R. solanacearum* 的三种吸附模式

Fig.2 Schematic drawing depicting the adsorption modes of biochar for *R. solanacearum*

模式 A: 生物炭对 *R. solanacearum* 的直接吸附;模式 B: 生物炭通过对根系分泌物的吸附而间接吸附 *R. solanacearum*; 模式 C: 生物炭吸附的根系分泌物诱导 *R. solanacearum* 的趋化力^[47]

Kasozi 等^[76]发现由橡木、松树和草制成的生物炭对多酚醛天然有机质单体(儿茶酚)和腐殖酸(HA)均有显著的吸附作用,吸附过程遵循二级动力学方程,同时生物炭对儿茶酚的吸附能力随制备温度的增加而增加。Elmer 和 Pignatello^[31]研究了生物炭处理对镰刀菌诱发的芦笋根腐病的影响,发现生物炭吸附了植株分解所

释放的毒性化合物(如肉桂酸、香豆素、阿魏酸等),从而显著降低镰刀菌诱发的芦笋根腐病的危害,促进芦笋根系和菌根的生长,为植株生长起到保护作用。Masiello 等^[77]发现木材生物炭能绑定和吸附 N-3-氧代-十二烷酰基-L-高丝氨酸内酯,而这种物质是细菌的细胞通讯信号物质,控制着细菌细胞的分泌活动。

生物炭对化学物质的吸附也有缺点。生物炭对某些物质如农药的吸附可能会降低这些化学品对病虫害的效果。Graber 等^[78]表明,玉米秸秆生物炭对 1,3-二氯丙烯的吸附降低了该农药对线虫的控制效果。该课题组另一项研究发现,2%的生物炭施用降低了除草剂精-异丙甲草胺和甲磺草胺对狗尾草的控制效果^[70]。该课题组以上两项研究表明对生物炭的农业利用需要综合考虑施用方式及施用剂量。研究发现化感物质芳香酸类(肉桂酸、香豆酸和阿魏酸)能显著降低丛枝菌根真菌(AM)的定植和影响莴苣植物的生长,但是生物炭处理可以消除这种影响^[31]。玉米植株浸提液中的化感物质会抑制植物发芽生长,而生物炭处理则会吸附这些化感物质,降低或者消除这种负面影响^[79]。

Gu 等^[47]研究表明,施用松树生物炭显著降低番茄青枯病发病率,不同粒径的生物炭(53—120 μm 和 380—830 μm)能直接或者间接吸附根系分泌物(降低病原菌的趋化能力)从而吸引病原菌,同时显著降低病原菌的运动能力和定植,从而降低病原菌的致病性和致病潜力,增强与其他细菌的竞争。Jaiswa 等^[15]利用桉树木片与温室辣椒废弃物为原料在 2 种不同温度(350℃, 600℃)下制成生物炭,并设置不同的生物炭添加比例进行了研究,结果表明生物炭可以吸附病原菌 *F. oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici* 产生的细胞壁降解酶和有毒代谢产物并令其失活,从而保护番茄免受土传病原菌的侵害作用,进一步验证生物炭对病原酶和有毒物质的吸附可以降低植株对土传病原菌的易感性^[80],证实了生物炭的抗病吸附效应。

2.5 改善土壤微生物群落结构,促进有益微生物的生长

生物炭施用能显著影响土壤微生物群落组成和结构,增加拮抗菌和有益微生物的活性和丰度,降低病原微生物的丰度。有研究发现,连作障碍和土传病害发生后,土壤微生物群落结构发生改变,根际微生态系统失调,土壤细菌和放线菌数量减少,土壤真菌/细菌、土壤真菌/放线菌比例显著增加,导致土壤由高肥力的“细菌型”向低肥力的“真菌型”转化^[43,81-84]。一般认为,根区土壤微生物对氨基酸类、羧酸类、糖类、酚酸类、胺类等等的利用能力越强,土传病害发生越轻,而土壤微生物总体活性及碳源利用总能力值与土传病害发生呈负相关^[85]。研究证实,生物炭添加可以改变植物根际和非根际土壤微生物群落组成^[86-88]。Wang 等^[89]研究发现,种植苹果的土壤中添加生物炭增加了土壤酶活性,改变了真菌群落结构,增加了真菌的相对丰度,并降低了土壤传播的病原菌 *F. solani* 的丰度。Akmal 等^[90]以胡杨叶片生物炭为研究对象,发现单独施用生物炭可提高绿豆种植土壤中细菌(141%)、真菌(131%)种群密度,同时发现生物炭可以有效地与氮肥和磷肥配合施用,提高土壤微生物活性。Egamberdieva 等^[63]利用玉米生物炭、木材生物炭及水热生物炭进行研究,结果发现水热生物炭的作用效果最佳,大豆生长状况最好,进一步分析发现施用水热生物炭降低了大豆根际真菌的种群密度,并对某些特定植物病原真菌有一定的拮抗作用,增加了大豆根际的细菌种群密度,同时显著提高了大豆根际微生物群落的多样性,总结得出植株生长与抗病性的差异取决于生物炭的类型和根相关的有益菌的微生物群落的变化。Kolton 等^[87]在经过生物炭改良的土壤中种植甜椒,发现其根际微生物群落结构发生了明显变化,生物炭的添加大量诱导了几丁质和芳香族化合物的降解,显著提高了拟杆菌门的相对丰度,诱导了参与植物生长及抗病相关的黄杆菌(*Flavobacterium*)、噬菌体(*Bacteriophages*)和细胞弧菌(*Betaproteobacteria*)的累积。然而,生物炭添加诱导土壤微生物群落组成变化的机制尚不明确,目前提出了以下假设^[82]:(1)生物炭释放的有机化学物质可能会抑制一些微生物并促进其他微生物生长^[87],(2)生物炭引起的土壤溶液 pH 值和氧化还原电位(Eh)变化可能导致微生物群落组成的变化^[80];(3)生物炭可能会干扰微生物细胞间信号传导^[77];(4)生物炭可以为真菌提供避难所,影响微生物群落结构^[86]。

生物炭的多孔结构可以为多种微生物提供栖息地和避难所^[86,91]。研究表明,生物炭能促进土壤革兰氏阴性细菌的生长^[92-77],增加荧光假单胞菌数量^[31],促进菌根真菌在植物根部的定殖^[86],而丛枝菌根真菌在植物根部的定殖量与土壤抑制病害能力呈正相关^[28]。另外一项研究发现,生物炭施用减少镰刀菌在根系的定

殖和土壤中的存活,并增加土壤中与生物防治和植物生长促进有关的微生物,从而抑制镰刀菌引起的番茄根腐病^[55]。

生物炭应用可增加土壤微生物数量和活性,改变土壤微生物群落结构,提高土壤微生物多样性,增加有益微生物如假单胞细菌、木霉菌、芽孢细菌等的数量和丰度^[29,31,58,69,93-94],而这些有益微生物被证实在促进植物生长及抑制病原菌等方面起重要作用。但由于不同生物炭对不同植株的抗病作用效果不同,同样有研究认为施用生物炭可能会导致微生物多样性降低^[95]。

Grabner 等^[69]对添加木材生物炭的土壤进行 16S rRNA 同源性分析,从根系和土壤中分离到 16 个与植物生长促进和/或生物防治有关的微生物类群,推测生物炭可以促进有益微生物的生长,同时从生物炭有机溶剂提取物中检测到了正链烷酸、羟基、乙酰氧基酸、苯甲酸、二醇、三醇和酚类等,发现这些物质可能在低剂量对植物生长起促进作用。Jin^[96]利用 PCR-T-RFLP 指纹图谱分析发现,土壤细菌和真菌群落组成受到生物炭添加的强烈影响,而且受到生物炭施用比例和时间的影响。对土壤真菌 ITS 序列分析表明,生物炭处理使得土壤微生物从以担子菌和子囊菌家族为主的群落转变为以接合菌和球囊菌(菌根真菌)家族为主的群落,这更加有利于促进养分循环和减少养分与碳的损失。Kolton 等^[87]利用 16S rRNA 基因进行分子指纹图谱分析发现施用柑橘木材生物炭显著增加土壤拟杆菌门(Bacteroidetes)黄杆菌属的丰度,也能增加几丁质和纤维素降解物(分别为壳多糖和细胞弧菌)和芳香族化合物降解物。这些菌群可能在生物炭促进植物生长和介导植物抗性中起重要作用。顾美英等^[53]的研究表明,施用小麦秸秆生物炭能提高新疆灰漠土和风沙土连作棉田的根际土壤养分、微生物多样性和土壤微生物对羧酸类碳源的利用能力,有助于缓解连作障碍。生物炭也可以改变弱酸性稻田和烟草障碍性土壤的细菌和真菌群落结构^[97-98]。研究表明,田间施用的稻壳和木屑生物炭(600 kg/hm²)能提高烤烟根区土壤细菌、真菌、放线菌的数量及对碳源的利用能力,显著降低青枯菌和黑胫病菌的发病率和病情指数,且木屑生物炭处理效果优于稻壳生物炭^[19]。

3 总结

大量研究已经表明生物炭在固碳、改良土壤、促进植物生长和提高植物抗性方面起重要作用,具有广泛的应用潜力。生物炭可以通过诱导植株系统抗性,吸附病原菌及其产生的有毒物质,改良土壤理化性质,增强土壤肥力及诱导土壤根际微生物群落结构、种群密度改变来促进植物生长,降低植株发病。通过研究分析发现,由于生物炭、土壤、植物、病害的类型多种多样,生物炭对植物病害的抑制效果及机理研究结果还不完全一致。未来的生物炭提高植物抗病性研究中应注意以下几个问题:

(1)生物炭提高病害抗性的分子机理:除了阐明生物炭的病害防控效应,将“生物炭-土壤-植物病害”作为一个综合体系,借助组学手段,从生理生化、分子、蛋白质组和代谢组学水平上解析生物炭介导植物病害抗性的机制将是下一阶段研究的重点。

(2)生物炭的原料、裂解条件及植物病害类型:大量研究表明,生物炭的原材料和热解温度对生物炭的物理、化学、生物学特性及环境功能影响显著,从而对不同植物病害的影响也不一致^[26],有必要开展不同生物炭类型与不同病害的互作关系研究,阐述不同生物炭对植物病害的控制作用方式及途径。生物炭使用的剂量对植物病害的防治产生不同影响,大量的研究表明,较低浓度($\leq 1\%$)的生物炭经常会抑制多种植物病害,但更高浓度($> 3\%$)的生物炭应用大多无效或诱发植物病害^[12],也就是具有低浓度有益而高浓度无效或有害这种 U 型效应^[25]。因此根据不同的生物炭、土壤及病害类型选择最佳的剂量尤为重要。目前生物炭对植物病害的影响研究仅仅集中于少部分植物和病害类型(表 1),有必要扩大实验对象,揭示生物炭对植物病害的防控效果及机理。

(3)生物炭与其他病害防控手段的联用:如生物炭与生防菌、生物炭与有益微生物、生物炭与菌根等结合,利用生物炭开发碳基肥料等等。

(4)长期田间试验:现有的大多数研究试验周期较短,并且大多集中在控制条件下的实验室和温室实验,

与生产实际尚有较大差距。生物炭对植物病害的作用效果及机制研究还需要进行长期的田间试验,以揭示生物炭是否是一种安全、有效且价格合理的控制植物病害的方法^[27]。

参考文献 (References):

- [1] Antal M J, Gronli M. The art, science, and technology of charcoal production. *Industrial & Engineering Chemistry Research*, 2003, 42(8): 1619-1640.
- [2] Lehmann J, Joseph S. *Biochar for Environmental Management: Science, Technology and Implementation*. 2nd ed. London: Earthscan, 2015.
- [3] Kammann C, Ippolito J, Hagemann N, Borchard N, Cayuela M L, Estavillo J M, Fuertes-Mendizabal T, Jeffery S, Kern J, Novak J, Rasse D, Saarnio S, Schmidt H P, Spokas K, Wrage-Mönnig N. Biochar as a tool to reduce the agricultural greenhouse-gas burden - knowns, unknowns and future research needs. *Journal of Environmental Engineering and Landscape Management*, 2017, 25(2): 114-139.
- [4] Andrey G, Rajput V, Tatiana M, Saglara M, Svetlana S, Igor K, Grigoryeva T V, Vasily C, Iraida A, Vladislav Z, Elena F, Elena F, Hasmik M. The role of biochar- microbe interaction in alleviating heavy metal toxicity in *Hordeum vulgare* L. grown in highly polluted soils. *Applied Geochemistry*, 2019, 104: 93-101.
- [5] Jing X, Wang T F, Yang J L, Wang Y L, Xu H F. Effects of biochar on the fate and toxicity of herbicide fenoxaprop-ethyl in soil. *Royal Society Open Science*, 2018, 5(5): 171875.
- [6] Varjani S, Kumar G, Rene E R. Developments in biochar application for pesticide remediation: Current knowledge and future research directions. *Journal of Environmental Management*, 2019, 232: 505-513.
- [7] Chan K Y, Van Zwieten L, Meszaros I, Downie A, Joseph S. Agronomic values of greenwaste biochar as a soil amendment. *Australian Journal of Soil Research*, 2008, 45(8): 629-634.
- [8] Sohi S P, Krull E, Lopez-Capel E, Bol R. A review of biochar and its use and function in soil. *Advances in Agronomy*, 2010, 105: 47-82.
- [9] Joseph S D, Camps-Arbestain M, Lin Y, Munroe P, Chia C H, Hook J, van Zwieten L, Kimber S, Cowie A, Singh B P, Lehmann J, Foild N, Smernik R J, Amonette J E. An investigation into the reactions of biochar in soil. *Australian Journal of Soil Research*, 2010, 48(7): 501-515.
- [10] 王典, 张祥, 姜存仓, 彭抒昂. 生物质炭改良土壤及对作物效应的研究进展. *中国生态农业学报*, 2012, 20(8): 963-967.
- [11] 陈温福, 张伟明, 孟军. 农用生物炭研究进展与前景. *中国农业科学*, 2013, 46(16): 3324-3333.
- [12] Frenkel O, Jaiswal A K, Elad Y, Lew B, Kammann C, Graber E R. The effect of biochar on plant diseases: what should we learn while designing biochar substrates? *Journal of Environmental Engineering and Landscape Management*, 2017, 25(2): 105-113.
- [13] De Tender C A, Debode J, Vandecasteele B, D'Hose T, Cremelie P, Haegeman A, Ruttink T, Dawyndt P, Maes M. Biological, physicochemical and plant health responses in lettuce and strawberry in soil or peat amended with biochar. *Applied Soil Ecology*, 2016, 107: 1-12.
- [14] Gregory S J, Anderson C W N, Arbestain M C, McManus M T. Response of plant and soil microbes to biochar amendment of an arsenic-contaminated soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2014, 191: 133-141.
- [15] Jaiswal A K, Frenkel O, Tsechansky L, Elad Y, Graber E R. Immobilization and deactivation of pathogenic enzymes and toxic metabolites by biochar: a possible mechanism involved in soilborne disease suppression. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 121: 59-66.
- [16] Novak J M, Ippolito J A, Lentz R D, Spokas K A, Bolster C H, Sistani K, Trippe K M, Phillips C L, Johnson M G. Soil health, crop productivity, microbial transport, and mine spoil response to biochars. *BioEnergy Research*, 2016, 9(2): 454-464.
- [17] Ibrahim M, Li G, Chan F K S, Kay P, Liu X X, Firkbank L, Xu Y Y. Biochars effects potentially toxic elements and antioxidant enzymes in *Lactuca sativa* L. grown in multi-metals contaminated soil. *Environmental Technology & Innovation*, 2019, 15: 100427.
- [18] 马艳, 王光飞. 生物炭防控植物土传病害研究进展. *中国土壤与肥料*, 2014, (6): 14-20.
- [19] 李成江, 李大肥, 周桂凤, 许龙, 徐天养, 赵正雄. 不同种类生物炭对植烟土壤微生物及根茎病害发生的影响. *作物学报*, 2019, 45(2): 289-296.
- [20] 王光飞, 马艳, 郭德杰, 王秋君. 秸秆生物炭对辣椒疫病的防控效果及机理研究. *土壤*, 2015, 47(6): 1107-1114.
- [21] Rogovska N, Laird D, Leandro L, Aller D. Biochar effect on severity of soybean root disease caused by *Fusarium virguliforme*. *Plant and Soil*, 2017, 413(1/2): 111-126.
- [22] Jaiswal A K, Graber E R, Elad Y, Frenkel O. Biochar as a management tool for soilborne diseases affecting early stage nursery seedling production. *Crop Protection*, 2019, 120: 34-42.
- [23] Ogawa M, Okimori Y. Pioneering works in biochar research, Japan. *Australian Journal of Soil Research*, 2010, 48(7): 489-500.
- [24] Lehmann J, Rillig M C, Thies J, Masiello C A, Hockaday W C, Crowley D. Biochar effects on soil biota-a review. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(9): 1812-1836.
- [25] Elad Y, Cytryn E, Harel Y M, Lew B, Graber E R. The biochar effect: plant resistance to biotic stresses. *Phytopathologia Mediterranea*, 2011, 50

- (3): 335-349.
- [26] Jaiswal A K, Elad Y, Graber E R, Frenkel O. *Rhizoctonia solani* suppression and plant growth promotion in cucumber as affected by biochar pyrolysis temperature, feedstock and concentration. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 69: 110-118.
- [27] Bonanomi G, Ippolito F, Scala F. A “black” future for plant pathology? Biochar as a new soil amendment for controlling plant diseases. *Journal of Plant Pathology*, 2015, 97(2): 223-234.
- [28] Matsubara Y, Hasegawa N, Fukui H. Incidence of *Fusarium* root rot in *asparagus* seedlings infected with arbuscular mycorrhizal fungus as affected by several soil amendment. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2002, 71(3): 370-374.
- [29] Elad Y, David D R, Harel Y M, Borenshtein M, Kalifa H B, Silber A, Graber E R. Induction of systemic resistance in plants by biochar, a soil-applied carbon sequestering agent. *Phytopathology*, 2010, 100(9): 913-921.
- [30] Kolton M, Graber E R, Tsehansky L, Elad Y, Cytryn E. Biochar-stimulated plant performance is strongly linked to microbial diversity and metabolic potential in the rhizosphere. *New Phytologist*, 2017, 213(3): 1393-1404.
- [31] Elmer W H, Pignatello J J. Effect of biochar amendments on mycorrhizal associations and *Fusarium* crown and root rot of *asparagus* in replant soils. *Plant Disease*, 2011, 95(8): 960-966.
- [32] Meller Harel Y, Elad Y, Rav-David D, Borenstein M, Shulchani R, Lew B, Graber E R. Biochar mediates systemic response of strawberry to foliar fungal pathogens. *Plant and Soil*, 2012, 357(1/2): 245-257.
- [33] Mehari Z H, Elad Y, Rav-David D, Graber E R, Harel Y M. Induced systemic resistance in tomato (*Solanum lycopersicum*) against *Botrytis cinerea* by biochar amendment involves jasmonic acid signaling. *Plant and soil*, 2015, 395(1/2): 31-44.
- [34] Matsubara Y, Hasegawa N, Fukui H. Incidence of *Fusarium* root rot in *asparagus* seedlings infected with arbuscular mycorrhizal fungus as affected by several soil amendments. *Engei Gakkai Zasshi*, 2002, 71(3): 370-374.
- [35] Akhter A, Hage-Ahmed K, Soja G, Steinkellner S. Compost and biochar alter mycorrhization, tomato root exudation, and development of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 529.
- [36] Akhter A, Hage-Ahmed K, Soja G, Steinkellner S. Potential of *Fusarium* wilt-inducing chlamydospores, in vitro behaviour in root exudates and physiology of tomato in biochar and compost amended soil. *Plant and Soil*, 2016, 406(1/2): 425-440.
- [37] Huang W K, Ji H L, Gheysen G, Debode J, Kyndt T. Biochar-amended potting medium reduces the susceptibility of rice to root-knot nematode infections. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1): 267.
- [38] Zwart D C, Kim S H. Biochar amendment increases resistance to stem lesions caused by *Phytophthora* spp. in tree seedlings. *Hortscience*, 2012, 47(12): 1736-1740.
- [39] Gravel V, Dorais M, Ménard C. Organic potted plants amended with biochar: its effect on growth and *Pythium* colonization. *Canadian Journal of Plant Science*, 2013, 93(6): 1217-1227.
- [40] Knox O G G, Oghoro C O, Burnett F J, Fountaine J M. Biochar increases soil pH, but is as ineffective as liming at controlling clubroot. *Journal of Plant Pathology*, 2015, 97(1): 149-152.
- [41] George C, Kohler J, Rillig M C. Biochars reduce infection rates of the root-lesion nematode *Pratylenchus penetrans* and associated biomass loss in carrot. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 95: 11-18.
- [42] Nerome M, Toyota K, Islam T M, Nishijima T, Matsuoka T, Sato K, Yamaguchi Y. Suppression of bacterial wilt of tomato by incorporation of municipal biowaste charcoal into soil. *Soil Microorganisms*, 2006, 59(1): 9-14.
- [43] Lu Y, Rao S, Huang F, Cai Y X, Wang G P, Cai K Z. Effects of biochar amendment on tomato bacterial wilt resistance and soil microbial amount and activity. *International Journal of Agronomy*, 2016, 2016: 2938282.
- [44] Atucha A, Litus G. Effect of biochar amendments on peach replant disease. *Hortscience*, 2015, 50(6): 863-868.
- [45] Jaiswal A K, Frenkel O, Elad Y, Lew B, Graber E R. Non-monotonic influence of biochar dose on bean seedling growth and susceptibility to *Rhizoctonia solani*: the “Shifted R_{max} -Effect”. *Plant and Soil*, 2015, 395(1/2): 125-140.
- [46] Copley T R, Aliferis K A, Jabaji S. Maple bark biochar affects *Rhizoctonia solani* metabolism and increases damping-off severity. *Phytopathology*, 2015, 105(10): 1334-1346.
- [47] Gu Y, Hou Y G, Huang D P, Hao Z X, Wang X F, Wei Z, Jousset A, Tan S Y, Xu D B, Shen Q R, Xu Y C, Friman V P. Application of biochar reduces *Ralstonia solanacearum* infection via effects on pathogen chemotaxis, swarming motility, and root exudate adsorption. *Plant and Soil*, 2017, 415(1/2): 269-281.
- [48] Viger M, Hancock R D, Miglietta F, Taylor G. More plant growth but less plant defence? First global gene expression data for plants grown in soil amended with biochar. *GCB Bioenergy*, 2015, 7(4): 658-672.
- [49] French E, Iyer-Pascuzzi A S. A role for the gibberellin pathway in biochar-mediated growth promotion. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 5389.
- [50] Cheng C H, Lehmann J, Engelhard M H. Natural oxidation of black carbon in soils: changes in molecular form and surface charge along a

- climosequence. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2008, 72(6): 1598-1610.
- [51] Jeffery S, Verheijen F G A, Van der Velde M, Bastos A C. A quantitative review of the effects of biochar application to soils on crop productivity using meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2011, 144(1): 175-187.
- [52] Taghizadeh-Toosi A, Clough T J, Sherlock R R, Condron L M. Biochar adsorbed ammonia is bioavailable. *Plant Soil*, 2012, 350(1/2): 57-69.
- [53] 顾美英, 刘洪亮, 李志强, 刘晓伟, 唐光木, 徐万里. 新疆连作棉田施用生物炭对土壤养分及微生物群落多样性的影响. *中国农业科学*, 2014, 47(20): 4128-4138.
- [54] Haider G, Steffens D, Müller C, Kammann C I. Standard extraction methods may underestimate nitrate stocks captured by field-aged biochar. *Journal of Environmental Quality*, 2016, 45(4): 1196-1204.
- [55] Jaiswal A K, Elad Y, Paudel I, Graber E R, Cytryn E, Frenkel O. Linking the belowground microbial composition, diversity and activity to soilborne disease suppression and growth promotion of tomato amended with biochar. *Scientific Reports*, 2014, 7(1): 44382.
- [56] Zhang L Y, Xiang Y Z, Jing Y M, Zhang R D. Biochar amendment effects on the activities of soil carbon, nitrogen, and phosphorus hydrolytic enzymes: a meta-analysis. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(22): 22990-23001.
- [57] Ali A, Guo D, Jayasundar P G S A, Li Y M, Xiao R, Du J, Li R H, Zhang Z Q. Application of wood biochar in polluted soils stabilized the toxic metals and enhanced wheat (*Triticum aestivum*) growth and soil enzymatic activity. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 184: 109635.
- [58] Steiner C, Glaser B, Teixeira W G, Lehmann J, Blum W E H, Zech W. Nitrogen retention and plant uptake on a highly weathered central Amazonian Ferralsol amended with compost and charcoal. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171(6): 893-899.
- [59] Li Z, Jia M Y, Christie P, Ali S, Wu L H. Use of a hyperaccumulator and biochar to remediate an acid soil highly contaminated with trace metals and/or oxytetracycline. *Chemosphere*, 2018, 204: 390-397.
- [60] Liu Y, Zhu Z Q, He X S, Yang C, Du Y Q, Huang Y D, Su P, Wan S, Zheng X X, Xue Y J. Mechanisms of rice straw biochar effects on phosphorus sorption characteristics of acid upland red soils. *Chemosphere*, 2018, 207: 267-277.
- [61] Yamato M, Okimori Y, Wibowo I F, Anshori S, Ogawa M. Effects of the application of charred bark of *Acacia mangium* on the yield of maize, cowpea and peanut, and soil chemical properties in South Sumatra, Indonesia. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2006, 52(4): 489-495.
- [62] Novak J M, Busscher W J, Laird D L, Ahmedna M, Watts D W, Niandou M A S. Impact of biochar amendment on fertility of a Southeastern coastal plain soil. *Soil Science*, 2009, 174(2): 105-112.
- [63] Egamberdieva D, Wirth S, Behrendt U, Abd_Allah E F, Berg G. Biochar treatment resulted in a combined effect on soybean growth promotion and a shift in plant growth promoting rhizobacteria. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 209.
- [64] Shoaf N, Hoagland L, Egel D S. Suppression of phytophthora blight in sweet pepper depends on biochar amendment and soil type. *HortScience*, 2016, 51(5): 518-524.
- [65] Gascó G, Cely P, Plaza C, Paz-Ferreiro J, Méndez A. Relation between biochar properties and effects on seed germination and plant development. *Biological Agriculture & Horticulture*, 2016, 32(4): 237-247.
- [66] Olmo M, Villar R, Salazar P, Albuquerque J A. Changes in soil nutrient availability explain biochar's impact on wheat root development. *Plant and Soil*, 2016, 399(1/2): 333-343.
- [67] Backer R G M, Schwinghamer T D, Whalen J K, Seguin P, Smith D L. Crop yield and SOC responses to biochar application were dependent on soil texture and crop type in southern Quebec, Canada. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2016, 179(3): 399-408.
- [68] Spokas K A, Novak J M, Stewart C E, Cantrell K B, Uchimiya M, DuSaire M G, Ro K S. Qualitative analysis of volatile organic compounds on biochar. *Chemosphere*, 2011, 85(5): 869-882.
- [69] Graber E R, Meller Harel Y, Kolton M, Cytryn E, Silber A, David D R, Tsechansky L, Borenshtein M, Elad Y. Biochar impact on development and productivity of pepper and tomato grown in fertigated soilless media. *Plant and Soil*, 2010, 337(1/2): 481-496.
- [70] Graber E R, Tsechansky L, Gerstl Z, Lew B. High surface area biochar negatively impacts herbicide efficacy. *Plant and Soil*, 2012, 353(1/2): 95-106.
- [71] Bornemann L C, Kookana R S, Welp G. Differential sorption behaviour of aromatic hydrocarbons on charcoals prepared at different temperatures from grass and wood. *Chemosphere*, 2007, 67(5): 1033-1042.
- [72] Ahmad M, Rajapaksha A U, Lim J E, Zhang M, Bolan N, Mohan D, Vithanage M, Lee S S, Ok Y S. Biochar as a sorbent for contaminant management in soil and water: a review. *Chemosphere*, 2014, 99: 19-33.
- [73] Jiang T Y, Jiang J, Xu R K, Li Z. Adsorption of Pb(II) on variable charge soils amended with rice-straw derived biochar. *Chemosphere*, 2012, 89(3): 249-256.
- [74] Lodhi M A K, Bilal R, Malik K A. Allelopathy in agroecosystems: wheat phytotoxicity and its possible roles in crop rotation. *Journal of Chemical Ecology*, 1987, 13(8): 1881-1891.
- [75] Hall K E, Calderon M J, Spokas K A, Cox L, Koskinen W C, Novak J, Cantrell K. Phenolic acid sorption to biochars from mixtures of feedstock

- materials. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2014, 225(7): 2031.
- [76] Kasozi G N, Zimmerman A R, Nkedi-Kizza P, Gao B. Catechol and humic acid sorption onto a range of laboratory-produced black carbons (Biochars). *Environmental Science & Technology*, 2010, 44(16): 6189-6195.
- [77] Masiello C A, Chen Y, Gao X D, Liu S, Cheng H Y, Bennett M R, Rudgers J A, Wagner D S, Zygourakis K, Silberg J J. Biochar and microbial signaling: production conditions determine effects on microbial communication. *Environmental Science & Technology*, 2013, 47(20): 11496-11503.
- [78] Graber E R, Tsechansky L, Khanukov J, Oka Y. Sorption, volatilization, and efficacy of the fumigant 1,3-dichloropropene in a biochar-amended soil. *Soil Science Society of America Journal*, 2011, 75(4): 1365-1373.
- [79] Rogovska N, Laird D, Cruse R M, Trabue S, Heaton E. Germination tests for assessing biochar quality. *Journal of Environmental Quality*, 2012, 41(4): 1014-1022.
- [80] Graber E R, Frenkel O, Jaiswal A K, Elad Y. How may biochar influence severity of diseases caused by soilborne pathogens? *Carbon Management*, 2014, 5(2): 169-183.
- [81] Larkin R P. Characterization of soil microbial communities under different potato cropping systems by microbial population dynamics, substrate utilization, and fatty acid profiles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(11): 1451-1466.
- [82] 王茹华, 周宝利, 张启发, 张凤丽, 付亚文. 嫁接对茄子根际微生物种群数量的影响. *园艺学报*, 2005, 32(1): 124-126.
- [83] 陈宏宇, 李晓鸣, 王敬国. 抗病性不同大豆品种根面及根际微生物区系的变化 II. 连作大豆(重茬)根面及根际微生物区系的变化. *植物营养与肥料学报*, 2006, 12(1): 104-108.
- [84] Wang L, Cai K Z, Chen Y T, Wang G P. Silicon-mediated tomato resistance against *Ralstonia solanacearum* is associated with modification of soil microbial community structure and activity. *Biological Trace Element Research*, 2013, 152(2): 275-283.
- [85] Bastida F, Hernández T, Albaladejo J, García C. Phylogenetic and functional changes in the microbial community of long-term restored soils under semiarid climate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 65: 12-21.
- [86] Warnock D D, Lehmann J, Kuyper T W, Rillig M C. Mycorrhizal responses to biochar in soil-concepts and mechanisms. *Plant and Soil*, 2007, 300(1/2): 9-20.
- [87] Kolton M, Meller Harel Y M, Pasternak Z, Graber E R, Elad Y, Cytryn E. Impact of biochar application to soil on the root-associated bacterial community structure of fully developed greenhouse pepper plants. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(14): 4924-4930.
- [88] Hu L, Cao L X, Zhang R D. Bacterial and fungal taxon changes in soil microbial community composition induced by short-term biochar amendment in red oxidized loam soil. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2014, 30(3): 1085-1092.
- [89] Wang Y F, Ma Z T, Wang X W, Sun Q R, Dong H Q, Wang G S, Chen X S, Yin C M, Han Z H, Mao Z Q. Effects of biochar on the growth of apple seedlings, soil enzyme activities and fungal communities in replant disease soil. *Scientia Horticulturae*, 2019, 256: 108641.
- [90] Akmal M, Gondal T A, Khan K S, Hussain Q, Ahmad M, Abbas M S, Rafa H U, Khosa S A. Impact of biochar prepared from leaves of *Populus euphratica* on soil microbial activity and mung bean (*Vigna radiata*) growth. *Arabian Journal of Geosciences*, 2019, 12(18): 591.
- [91] Thies J E, Rillig M C. Characteristics of biochar: biological properties//Lehmann J, Joseph S, eds. *Biochar for Environmental Management*. London: Earthscan Publications Ltd, 2009: 85-105.
- [92] Steinbeiss S, Gleixner G, Antonietti M. Effect of biochar amendment on soil carbon balance and soil microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(6): 1301-1310.
- [93] O'Neill B, Grossman J, Tsai M T, Gomes J E, Lehmann J, Peterson J, Neves E, Thies J E. Bacterial community composition in Brazilian anthrosols and adjacent soils characterized using culturing and molecular identification. *Microbial Ecology*, 2009, 58(1): 23-35.
- [94] 胡华英, 殷丹阳, 曹升, 张虹, 周垂帆, 何宗明. 生物炭对杉木人工林土壤养分、酶活性及细菌性质的影响. *生态学报*, 2019, 39(11): 4138-4148.
- [95] Khodadad C L M, Zimmerman A R, Green S J, Uthandi S, Foster J S. Taxa-specific changes in soil microbial community composition induced by pyrogenic carbon amendments. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(2): 385-392.
- [96] Jin H. Characterization of Microbial Life Colonizing Biochar and Biochar Amended Soils[D]. Ithaca: Cornell University, 2010.
- [97] Chen J H, Liu X Y, Zheng J W, Zhang B, Lu H F, Chi Z Z, Pan G X, Li L Q, Zheng J F, Zhang X H, Wang J F, Yu X Y. Biochar soil amendment increased bacterial but decreased fungal gene abundance with shifts in community structure in a slightly acid rice paddy from Southwest China. *Applied Soil Ecology*, 2013, 71: 33-44.
- [98] Zhang C S, Lin Y, Tian X Y, Xu Q, Chen Z H, Lin W. Tobacco bacterial wilt suppression with biochar soil addition associates to improved soil physiochemical properties and increased rhizosphere bacteria abundance. *Applied Soil Ecology*, 2017, 112: 90-96.