

综述

烟草化感自毒作用与其连作障碍研究的启示

张重义^{1,4}, 谢小波², 王 毅³, 陈冬梅⁴, 习向银⁵, 陈新建¹, 林文雄⁴

1 河南农业大学 郑州市文化路 95 号, 450002;

2 重庆市烟草公司 重庆 400010;

3 红塔集团技术中心 玉溪 653100;

4 福建农林大学 福州 350002;

5 西南大学 重庆 400714

摘要: 介绍了植物化感自毒作用的概念、产生机理和作用特点,对烟草连作导致其产量和品质下降,土壤营养失衡和病虫害的发生进行了综述,认为烟草的品质成分与化感自毒物质的同质性是烟草栽培中连作障碍与化感自毒作用更强烈的根本原因。提出了深化烟草化感自毒作用研究,强化栽培技术的“地域性”,构建现代烟草农业的生态格局等实现烟叶生产可持续发展的措施。

关键词: 烟草;化感自毒作用;连作障碍;可持续发展

doi: 10.3969/j.issn.1004-5708.2011.04.017

中图分类号: S572.051

文献标识码: A

文章编号: 1004-5708(2011)04-0088-05

Study on allelopathic autotoxicity and continuous cropping obstacles of tobacco

ZHANG Zhong-yi^{1,4}, XIE Xiao-bo², WANG Yi³, CHEN Dong-mei⁴, XI Xiang-yin⁵, CHEN Xin-jian¹, LIN Wen-xiong⁴

1 Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;

2 Chongqing Tobacco Company, Chongqing 400010, China;

3 Technical Center of Hongta Group, Yuxi 653100, China;

4 Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;

5 Southwest China University, Chongqing 400714, China

Abstract: Concept, forming mechanism and functional characteristics of allelopathic autotoxicity were discussed. The homogeneity of both autotoxic-allelochemicals and chemical compositions of tobacco quality were the major reason to make allelopathic autotoxicity in continuous cropping more severe. The relationship between the continuous cropping obstacles and the autotoxicity of allelochemicals from the tobacco was also analyzed. This paper included that study on Tobacco Molecular Ecology (TME) should be strengthened in order to elucidate ecological effects of the environment during the growth and development of tobacco. The regionalization of the culture techniques should be emphasized. Comprehensive agronomic management practices and techniques should be taken to alleviate continuous cropping obstacles and impacts of allelopathic autotoxicity, to construct modern tobacco ecological patterns, and thus to achieve a sustainable development of tobacco production.

Key words: tobacco; allelopathic autotoxicity; continuous cropping obstacles; sustainable development

烟叶生产实际上是在“气候-土壤-烟草-农艺措施(人)”的农业生态系统中,利用可控因子,采取应变栽培技术,确保烟田生态系统的相对稳定,实现烟叶“优质、特色、生态、安全”的农业实践活动。随着现代科学

技术的发展和烟叶烘烤技术的日臻完善,人们越来越重视烟草农业生产对烟叶产量与品质的影响。由于受耕地有限、经济利益驱动和种植条件等因素的制约,烟叶生产耕作制度单一,使得连作障碍(Continuous cropping obstacles)成为烟草农业生产的突出问题。如何解决烟草农业生产过程中存在的连作障碍问题,有效保持国家基本烟田生产力,巩固现代烟草农业建设的成果,实现烟叶生产的可持续发展,成为各级相关部门和烟草科技界悉心关注的重大课题。为此,《中国卷烟科技发展纲要》把“加强烟草连作障碍因子分析及解决措施的研究”作为开展优质烟叶生产技术研究的一项重要任务^[1]。作者就烟草化感自毒作用与连作障碍的研究进行综述,为进一步深化该方面的研究提供参考。

作者简介: 张重义,男,博士,教授,主要从事作物生理生态学与栽培理论技术研究, Tel: 0371-63555721, E-mail: hauzy@163.com

林文雄(通讯作者),男,博士,教授,主要从事作物生理生态学研究,联系方式, Tel: 0591-83789301, E-mail: wenxiong181@163.com

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30772729, 30973875, 81072983);云南中烟工业公司科技项目(2010JC08);川渝中烟工业公司科技项目(2009-YYJD)

收稿日期: 2010-09-25

1 烟草连作导致烟叶产量和品质下降

连作障碍是指在同一块土地上,连续多年种植相同或近缘作物(连作),即使在正常管理的情况下,也会产生作物产量降低、品质变劣、生长状况变差、病虫害发生加剧的现象,欧美国家称之为再植病害(Replant disease)或再植问题(Replant problem),我国常称“重茬问题”^[2]。据朱树良等^[3]研究报道,烟田常年连作,一些主产区烟田连作比例在40%~60%左右。晋艳等^[4]通过对烤烟连作、轮作4年定位比较试验研究,结果表明:连作烟株的田间长相长势、产量、产值、外观质量均低于轮作,其产量仅有轮作的59.12%,产值仅有轮作的29.93%,中上等烟比例仅有轮作的52.07%,均价仅有轮作的50.60%。通过对烟叶的致香物质检测,结果表明:轮作田的烟叶中致香物质含量大多数高于连作烟田的烟叶。苏海燕等^[5]研究连作对烤烟中性致香物质的影响,其结果表明:新植二烯、类胡萝卜素类和苯丙氨酸类致香成分随连作年限呈阶梯下降,类西柏烷类和棕色化产物总体上呈现降低趋势。总之,连作烟草植株生长速度缓慢,成熟度变差,烤后烟叶叶片组织结构紧密、颜色灰暗、油分少,导致烟叶的可用性下降。

2 烟草化感自毒作用是导致连作障碍的主要原因

目前研究认为,作物连作障碍的发生基于三个方面的原因:①土壤养分不均衡和土壤理化性状劣变;②土壤病原菌累积和根际微生态功能失调;③化感物质等引起的自毒作用^[6]。杨宇虹等^[7]研究认为,烟草连作障碍的形成与土壤的肥力及土壤微生物数量存在着密切的关系,施用有机肥、农家肥等虽然可以缓解连作障碍效应,但不能彻底克服烟草的连作障碍。陈冬梅^[8]采取对不同连作年限植烟土壤进行灭菌处理,结果显示:即使灭菌处理后再植烟也不能有效克服致病菌的增加趋势;并用大孔树脂收集烟草茬后土壤提取物,在盆栽烟草试验中实施外源添加,进行了模拟连作研究,结果发现:外源添加物质处理使烟草生长表现出与连作障碍一致的障碍效应,且随添加浓度的增加,抑制率显著提高。该研究结果验证了前人的观点,即植物化感自毒作用是导致作物连作障碍的主导因子^[9]。

2.1 化感物质及其作用机制

2.1.1 化感作用与自毒作用

化感作用(Allelopathy)是指一种活体植物(供体, Donor)产生并以挥发(Volatilization)、淋溶(Leaching)、分泌(Excretion)和分解(Decomposition)等方式向环境释放次生代谢物进而影响邻近伴生植物(受体, Receiver)生长发育的化学生态学现象^[10]。植物化感作用应具有三个基本特征:①相互作用主客体都是植物;②相互作

用的化学物质是次生物质,且必须通过合适的途径进入环境,不包括在植物体内变化运转的次生物质;③化感物质主要用于影响自身或邻近植物的生长发育,若用于植物间化学通讯或污染环境,如报警,或一些树木释放挥发物和氧化氮形成烟雾等均不属于化感作用研究范围^[11]。当受体和供体同属于一种植物时产生抑制作用的现象,称为化感自毒作用(Allelopathic autotoxicity)。自毒作用是一种发生在种内的生长抑制作用,是植物种内相互影响的方式之一,是种内关系的一部分,是生存竞争的一种特殊形式。从达尔文的进化观来分析,自毒作用在于减轻同种内部的竞争压力。自毒作用方式具有以下三方面的显著特征:选择性、浓度效应、共同作用效应^[12]。

2.1.2 化感物质的种类

迄今,所发现的化感物质几乎都是植物次生代谢的产物,种类繁多,结构多样。Rice^[11]把各种化感物质归纳为14类:水溶性有机酸、直链醇、脂肪族醛和酮,简单不饱和内酯,长链脂肪酸和多炔,萜醌、蒽醌和复合醌,简单酚、苯甲酸及其衍生物,肉桂酸及其衍生物,香豆素类,类黄酮,单宁,类萜和甾类化合物,氨基酸和多肽,生物碱和氰醇,硫化物和芥子油苷,嘌呤和核苷。通常可分为酚类、萜类、炔类、生物碱和其他结构等5类。植物化感物质必须是那些能够通过有效途径释放到环境中的次生物质,这是化感物质区别于植物与昆虫、植物与其他动物之间相互化学作用物质的惟一特征。释放化感物质的主要途径有雨雾淋溶、自然挥发、根系分泌和残根的分解、植株的分(腐)解、种子萌发和花粉传播^[13]。

2.1.3 化感物质的作用机制

化感物质作用于植物的效应和机制较为复杂,几乎影响到植物生理生化的每一个环节,且一种化感物质常常具有多种生理生化作用,目前研究最多的是酚类和萜类化合物。通常细胞膜是化感作用的原初位点,化感物质可以通过影响膜电位、抑制膜ATPase活性和改变膜的透性等来影响植物对离子的吸收,如苹果酸、肉桂酸会抑制大麦根磷酸盐和钾离子的吸收。据林文雄等^[9]研究报道,一些酚类化感物质会降低受体中赤霉素和生长素水平,从而抑制植物的生长,通过改变叶绿素合成来影响光合作用,通过抑制线粒体电子传递和氧化磷酸化两种方式来影响呼吸作用,产生抑制植物的生长发育现象;Gershenzon^[14]报道化感物质萜类化合物的毒性和抑制作用机理主要表现为:抑制ATP形成,发生亲核烷基化反应,扰乱蜕皮激素的活性;束缚GA活性,抑制植物生长;干扰线粒体发挥正常功能,妨碍代谢作用进行;影响细胞膜的功能,干扰植物对矿物质的吸收;破坏营养吸收过程中的络合作用,使养分无法透过膜系统。

另外,化感物质的作用强度取决于化感物质活性,而活性强弱受其浓度、分子结构及互作方式的影响。同时化感物质间存在加性、协同和拮抗三种互作方式,这种互作方式则决定了化感物质在混合物中的作用强度和性质。化感物质间协同作用的机制有4个方面:①抑制受体对化感物质的解毒机制;②改变非活性化感物质的结构,激活其活性;③增强化感物质穿透能力、运输能力以更易接近其受体结构;④同时影响两个或两个以上植物生物合成的过程^[13-14]。可见,化感自毒作用对植物的影响是多方面、深层次的。

2.2 烟草化感作用的特点

2.2.1 烟草化感作用表现强烈

烟草与其他农作物的根本区别在于:烟草植株体内含有特定的生理活性物质。烟草农业是典型的、独具特色的品质农业,其生产的目标是收获一定数量和质量叶片。衡量烟叶质量优劣的品质指标,特别是致香物质,往往是植物的次生代谢产物。广泛分布于不同部位的叶片、根系等器官中,生产上移栽、中耕培土、打顶抹杈等不断刺激,这一点与植物能产生化感作用是一致的,所以烟草更易产生化感物质,从而发生化感作用。郭亚利等^[15]采用溶液培养的方法,在培养液中分别加入烤烟根系分泌物,结果表明:烤烟根系分泌物显著抑制幼苗的生长,降低根系活力,并随加入量的增加抑制作用增强;加入酸溶性、碱溶性、中性组分的根系分泌物,均降低幼苗根系活力,以中性组分的抑制作用较强;三种不同组分的根系分泌物均显著降低根系对 NO_3^- 、 PO_4^{3-} 、 K^+ 离子的吸收,其中中性组分对 NO_3^- 吸收的影响最大,而酸溶性组分对 K^+ 的吸收抑制作用较强。推测在烤烟根系分泌物中,可能存在多种抑制烤烟生长和养分吸收的化学物质。陈冬梅^[8]研究烟草根际土壤水浸提液对烟草萌发和幼苗胚根生长的影响,结果表现为低促高抑的双重浓度效应,并且随着种植茬次的延长抑制作用增强;而烟草根际土壤甲醇浸提液对烟草胚根的生长抑制作用最强,正己烷、氯仿、乙酸乙酯土壤浸提液基本上无抑制现象,说明烟草根际存在强极性化感物质;应用GC-MS联用仪对不同种植茬次的烟草根际土壤的化感物质进行分析,从生荒地、种植一茬、种植三茬的烟草根际土壤甲醇浸提液中分别鉴定出烷烃、醇、酮、酸、酯、酚、萜烯类以及多环芳烃等有机化合物,很多已被报道是化感物质,这证明了烟草根际存在大量化感物质,并对烟草生长有自毒作用。大量的研究表明^[12],化感物质多是分子量较小,结构简单,大多具有-OH基、C=O基和S→O基等,且分子内含有较多的氧原子以及容易激发的双键和叁键,而这类小分子物质在烟草群体栽培管理中,很容易释放到环境中,对其他植株甚至自身产生毒害作用,直接影响烟草的生长发育。

2.2.2 追求烟叶质量的同时可能会加剧烟草化感作用

烟草在一定的胁迫条件下香气物质会增加,具有典型香气风格的烟叶,实际上也是长期适应逆境的产物,可能是经历了无数次环境胁迫获得的,植物化感作用也是植物在进化过程中形成产生的一种对环境的适应性机制^[16-17]。刘立新、杨铁钊等学者^[16,19]分析了植物次生代谢的几种途径和主要的次生代谢产物,以及各种代谢途径同烟草香味物质、植物化感物质之间的关系,结果表明烟草的次生代谢产物中存在着化感物质与其香气前体物质相伴产生的现象,二者密不可分、并行产生和同时存在。在环境胁迫时化感作用(化感物质的浓度效应和交互作用)明显增强,加剧了烟草化感自毒作用的形成。具有典型香气类型的特色烟叶,其品质优良的化学基础是叶片中含有一定致香物质的种类和数量,也多为独特的次生代谢产物(或致香物质群),烟草长期栽培及品种选育追求的目标就是提高这些次生代谢产物的含量。对于烟草农业生产而言,实际上是研究如何运用“农艺措施”提供给烟草“信号”(环境刺激,或人造胁迫),产生更多的“致香物质”(次生物质),而有些致香物质(信号物质)又是烟草的化感自毒物质。因此,提高烟叶品质的栽培技术,同时也会加剧烟草的化感作用。

2.3 烟草化感作用导致植烟土壤营养失衡和病虫害发生

以追求次生代谢产物(致香物质)为目的的烟草栽培技术,十分注重环境应力(Environmental stress)与次生代谢产物之间关系,这不但可能使植株在胁迫下更容易释放化感物质,同时,也会使适应于烟草生长的植烟土壤微环境恶化,根际微生态功能失调,病虫害逐年增加。

2.3.1 化感作用与植烟土壤养分供应

植物化感作用与土壤因子变化密切相关,如土壤养分缺乏,会影响许多植物化感物质的产生,从而影响植物的化感潜力;反过来,植物化感物质也通过络合、吸附、酸溶解、竞争、抑制等方式影响土壤的养分形态和水平^[19]。据柳均等^[20]研究:烤烟品种K326的顶芽、腋芽烟草残体腐解后对种子萌发具有显著的抑制作用。另据石秋环等^[21]报道,长期连作后,植烟土壤中磷、硫明显富积,对烟株生长产生一定的影响。陈龙池等^[22]研究了土壤加入香草醛和对羟基苯甲酸这两种化感物质对土壤养分的影响,结果表明,这两种物质都降低了土壤中有效氮和有效钾的含量,增加了土壤中有效磷的含量。

2.3.2 化感作用与病虫害的发生

在土壤系统功能水平上,探讨根际土壤中各生物体间与土壤环境间的互作关系,是当今微生物分子生

态学的热点^[23]。贾志红等^[24]对烟区轮作与连作土壤细菌群落多样性比较研究的结果显示,轮作微生物多样性较连作高。陈冬梅^[25]以种植白肋烟1年、2年和4年的土壤为研究对象,采用末端限制性片段长度多态性(T-RFLP)技术分析根际土壤细菌群落的动态变化,结果表明白肋烟根际土壤细菌群落在连作4年后细菌群落的多样性水平显著降低。植烟4年的土壤中放线菌纲所占的比例下降,而厚壁菌门的芽孢杆菌纲成为优势类群。放线菌次生代谢产物中的生物活性物质对一些病原菌会产生拮抗作用,因此放线菌数量的减少,破坏了烟草根际土壤微生物群落的平衡,使其微生态环境恶化,会加剧对植株的不利影响。Elory^[26]指出土壤中病原微生物侵染根部,导致植物自身碳水化合物、氨基酸、蛋白质、脂类和核酸等物质代谢的改变,使根的分泌作用加强。烟草根系分泌物也会通过选择性的吸引植物病原微生物在根表面和根际定殖、扩繁,造成植物发病,而且很多病原物都可以在土壤或烟株残余物中存活2~3年甚至更长时间,且连作时间越长,烤烟病害越重,如烟草黑胫病、花叶病、根黑腐病、青枯病、赤星病、角斑病、炭疽病和根结线虫病等的发病率都与连作呈不同程度的正相关。另外连作烟草虫害的加重,一方面是由于长期连作导致烟草根际生态功能失调,与烟株长势变弱、抗性降低有关;另一方面,害虫的取食可引起植物体内许多的新陈代谢活动,而其中产生的化学物质往往与植物的自毒作用发生联系,二者的共同作用会导致烟草生长缓慢^[27-28]。

3 烟草化感作用与连作障碍研究的启示

3.1 深化烟草化感作用研究

如前所述,烟草的连作障碍更为主要的成因可能是自毒物质对植株产生的生理生化效应,同时自毒物质对土壤微生物群落具有趋化作用,造成有害病原菌增加和有益菌减少,导致病虫害频繁发生,其机理有待进行深入研究并加以验证。然而,要探明自毒物质产生的各种效应,首先必须对自毒物质进行分离与鉴定,了解自毒物质在植株体内的合成、代谢途径,以及自毒物质在土壤中的迁移及其与土壤微生物、烟草间的互作关系,明确自毒物质是直接抑制了植株体的生长发育,还是通过影响土壤中的微生物群落间接地影响,从而提出相应的调控措施。虽然从其现象上看,化感作用非常简单,但其产生机理十分复杂,涉及从供体到受体的一系列信号传递、转导,以及诱导的生理生态响应,代谢物在介质中迁移、转变、修饰,化感性状的定位与遗传等等。若要调节生物促进或抑制某种特定化感物质的产生,必须从代谢水平上对其进行调控。

实际上,无论是作物遗传育种学还是作物栽培学,其研究的主要目的是提高产品的数量和质量。如果把

烟草的产量、品质和风格看成是烟草的表现型(Phenotype),决定于其基因型(遗传育种技术)、环境(栽培技术)和基因型与环境互作($G \times E$),则不同生态类型区烟叶香气风格形成的机理研究,理应更加关注 $G \times E$ 问题。作物分子生态学强调从分子水平研究作物与环境的关系及其作用规律,因为同一基因在不同发育阶段,或特定基因在不同环境条件下,其分子行为不同。现代发育遗传学认为,个体的发育过程是一系列基因按一定时间顺序被激活或抑制的有序表达过程^[29-30],控制复杂数量性状的遗传机制在个体发育中会发生显著的变化。烟草品质的形成是一个动态过程,从移栽期到成熟期的整个过程,不仅有遗传与环境的互作,还有一个遗传信息表达的过程。陈萍等^[31]采用基因型 $\times$ 环境互作效应的加性-显性遗传模型统计分析,对属于多基因控制的数量性状烤烟总糖和烟碱在不同发育时间段的遗传方差分析表明,控制烤烟的品质性状的加性效应基因和显性效应基因作用不同。因此,我们要加强烟草分子生态学(Tobacco Molecular Ecology, TME)的研究,不仅要重视环境因子的分子生态效应,更要研究不同环境下烟草基因表达的时空变化,从而为准确判断和及时制定调节措施提供参考,以实现烟草优质、适产、高效、环境友好、安全的生产目的。

3.2 强化烟草栽培技术的“地域性”

植物的次生代谢是植物在长期进化中与环境(生物的和非生物的)相互作用的结果,次生代谢产物在植物提高自身保护和生存竞争能力、协调与环境关系上充当着重要的角色,其产生和变化比初生代谢产物与环境有着更强的相关性和对应性。植物生理学家认为植物在逆境和安全的人造胁迫环境中,能激活植物次生代谢,从而使植物产生更多的香气前体物质,安全的人造胁迫是人类可参与的诱导抗逆,是开启植物次生代谢途径的必要条件^[17]。因此,烟草规范化种植的技术关键,可能不仅是提供“良好”的生长条件,而是要更加注重“亚适环境”(Sub-optimal conditions)条件的研究。烟草品质形成的环境胁迫效应是烟草栽培区别于粮食作物栽培的重要特点,而烟草化感物质与烟叶品质成分的“同质性”要求要注重化感自毒作用对烟叶生产的影响。因此,烟草标准化栽培技术规程的制定,应该是在深入研究不同生态类型区烟叶香气风格形成的分子机理,探讨生态因子群的变化规律,特别是胁迫(生物与非生物胁迫)因子的作用,准确把握典型生态类型区烟草的“生态位”的基础上,制订烟草“特异化”(标识性)栽培管理标准,才能彰显烟叶特色风格的稳定,提高其工业可利用性。

3.3 构建现代烟草农业的生态格局,实现烟叶生产的可持续发展

现代烟草农业集约化、规模化种植的最大特点就

在于单一物种的大面积连片种植,但这种种植方式同时也给病原菌在烟草根系表面的生长和繁殖提供了丰富适宜的营养物质,并在寄主衰亡之后,病原菌在植物残体上继续繁殖,而连作会加重这一趋势,使病害更加严重。因此,在烟草农业生产中,宜强化采取应变栽培技术的研究,注重生物多样性保护,着力提高植株自身的免疫能力,使烟草在“亚最适”环境条件下稳定生长,确保烟田农业生态系统的稳定。要做到“一地一法”、“良种良法”,才能实现烟叶生产的“稳定、优质、生态、安全”。笔者认为,尽管烟草化感自毒物质的产生和释放是在环境胁迫的压力下形成的,但也是烟草在进化过程中产生的一种对环境的适应性机制。因此,彻底消除烟草的化感自毒作用是不现实的。根据植物化感自毒作用理论,克服或减缓烟草连作障碍的影响,应该以生态控制为主,建立合理的轮作制度,亲缘关系越远,轮作的效果越好,既能有效利用不同的土壤养分,又可以调节微生物群落,使土壤病害受到控制。同时,应注重深耕改土,长期坚持施用有机肥改良和平衡(配方)施肥,科学运用微生物肥料和生物农药等综合农艺措施减缓连作障碍。

参考文献

- [1] 国家烟草专卖局. 中国卷烟科技发展纲要[Z]. 国烟科[2003]630号文件. 2003.
- [2] 阮维斌,王敬国,张福锁,等. 根际微生态系统中的应理论在连作障碍用[J]. 中国农业科技导报,1999,1(4):53-58.
- [3] 朱树良,夏春雷,王朝佐,等. 优化耕作制度促进云南主产区烟叶生产可持续发展[J]. 中国烟草科学,2005(3):5-8.
- [4] 晋艳,杨宇虹,段玉琪,等. 烤烟轮作、连作对烟叶产量质量的影响[J]. 西南农业学报,2004(17):267.
- [5] 苏海燕,程传策,宫长荣,等. 连作对烤烟化学成分和中性致香物质的影响[J]. 江西农业学报,2010,22(5):5-8.
- [6] 张重义,林文雄. 药用植物的化感自毒作用与连作障碍[J]. 中国生态农业学报,2009,17(1):189-196.
- [7] 杨宇虹,陈冬梅,晋艳,等. 不同肥料种类对连作烟草根际土壤微生物功能多样性的影响[J]. 作物学报,2011,37(1):105-111.
- [8] 陈冬梅. 作物多样性栽培对烟草连作障碍的生态调控机制[D]. 福州:福建农林大学,2010.
- [9] 林文雄,熊君,周军建,等. 化感植物根际生物学特性研究现状与展望[J]. 中国生态农业学报,2007,15(4):1-8.
- [10] Rice E L. Allelopathic growth stimulation [M]//Putnam A R, Tang C S. The Science of Allelopathy. New York: JohnWiley Sons. 1986.23.
- [11] Rice E. Allelopathy (2nd)[M]. Academic Press Inc. New York, 1-5, 309-315.
- [12] 张晓玲,潘振刚,周晓锋,等. 自毒作用与连作障碍[J]. 土壤通报,2007,38(4):781-784.
- [13] 张学文,刘亦学,刘万学,等. 植物化感物质及其释放途径[J]. 中国农学通报,2007,23(7):295-297.
- [14] Gershenzon J. Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants [J]. J Chem Ecol, 1994, 20 :1281-1328.
- [15] 郭亚利,李明海,吴洪田,等. 烤烟根系分泌物对烤烟幼苗生长和养分吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2007,13(3):458-463.
- [16] 刘立新,梁鸣早. 植物次生代谢作用及其产物概述[J]. 中国土壤肥料,2009(5):82-86.
- [17] 孔垂华,徐涛,胡飞,等. 环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制[J]. 生态学报,2000,20(5):849-854.
- [18] 杨铁钊,李钦奎,李伟. 植物次生代谢与烟草香味物质[J]. 中国烟草科学,2005(4):23-26.
- [19] 肖辉林,彭少麟,郑煜基,等. 植物化感物质及化感潜力与土壤养分的相互影响[J]. 应用生态学报,2006,17(9):1747-1750.
- [20] 柳均,周冀衡,邓小刚,等. 烟草残体腐解物的化感潜力[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版),2010,36(1):26-29.
- [21] 石秋环,焦枫,耿伟,等. 烤烟连作土壤环境中的障碍因子研究综述[J]. 中国烟草学报,2009,15(6):81-84.
- [22] 陈龙池,廖利平,汪思龙,等. 外源毒素对林地土壤养分的影响[J]. 生态学杂志,2002,21(1):19-22.
- [23] 林先贵,胡君利. 土壤微生物多样性的科学内涵及其生态服务功能[J]. 土壤学报,2008,45(5):892-900.
- [24] 贾志红,易建华,苏以荣,等. 烟区轮作与连作土壤细菌群落多样性比较[J]. 生态环境学报,2010,19(7):1578-1585.
- [25] 陈冬梅,柯文辉,陈兰兰,等. 连作对白肋烟根际土壤细菌群落多样性的影响[J]. 应用生态学报,2010,21(07):1751-1758.
- [26] Elroy A C. The Rhizosphere [M]. Berfin: Spring-Verlag, 1986.
- [27] 李天金. 烤烟主要灾害性病害及其防治措施[J]. 植保技术与推广,2000,20(2):222-231.
- [28] 李彦斌,刘建国,谷冬梅. 植物化感自毒作用及其在农业中的应用[J]. 农业环境科学学报,2007,26(增刊):347-350.
- [29] Stewart A D, Hunt D M. The Genetics Basics of Development [M]. Blackie Son Limited Glasgow and London, 1982:82-179.
- [30] Atchley W R, Xu S, Vogl C. Developmental quantitative genetic models of evolutionary change [J]. Developmental Genetics, 1994, 15: 92-103.
- [31] 陈萍,吴娟,柯文辉,等. 烤烟主要化学品质的遗传研究[J]. 中国烟草学报,2009,15(1):25-30.