

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2024.01.005

烟草气候斑点病叶际细菌群落结构与多样性研究

肖庆礼¹, 董晏伶², 彭奎¹, 袁明¹,
谭奇忠¹, 肖庆驹², 刘慧迪², 杨亮²

1. 重庆中烟工业有限责任公司, 重庆 400060;
2. 西南大学 植物保护学院, 重庆 400715

摘要: 气候斑点病是一种为害烟草的重要非侵染性病害, 为解析烟草气候斑点病叶际细菌群落结构和多样性, 利用 Illumina 高通量测序技术对不同时期感病与健康烟叶叶际微生物群落组成进行测序分析。结果表明, 感病烟叶叶际细菌优势菌属为微小杆菌属(*Exiguobacterium*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、泛菌属(*Pantoea*)和不动杆菌属(*Acinetobacter*)。健康烟叶的优势细菌属为假单胞菌属(*Pseudomonas*)、微小杆菌属(*Exiguobacterium*)、不动杆菌属(*Acinetobacter*)、泛菌属(*Pantoea*)和肠球菌属(*Enterococcus*)。发病前期, 感病烟叶叶际细菌的多样性和丰富度均高于健康烟叶, 而发病中后期, 感病烟叶叶际细菌的多样性和丰富度均低于健康烟叶。其中, 发病烟叶叶际细菌属 *unclassified_f_Enterobacteriaceae* 和微杆菌属(*Microbacterium*)的相对丰度显著高于健康烟叶, 健康烟叶的 *unclassified_f_Comamonadaceae*、*norank_f_norank_o_Chloroplast*、不黏柄菌属(*As-ticcacaulis*)、贪铜菌属(*Cupriavidus*)、*norank_f_Microscillaceae*、*norank_f_Mitochondria* 和科里氏杆菌属(*Cloacibacterium*)的相对丰度显著高于发病烟叶。结果表明, 烟草气候斑点病和健康烟叶叶际细菌群落结构、多样性、优势菌属及相对丰度均存在一定差异。

关键词: 烟草气候斑点病; 叶际细菌;

高通量测序; 群落结构; 多样性

中图分类号:S435.72

文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号:2097-1354(2024)01-0045-08

Composition and Diversity of Phyllospheric Bacterial Community in Tobacco Leaves Infected by Tobacco Weather Fleck

XIAO Qingli¹, DONG Yanling², PENG Kui¹, YUAN Ming¹,
TAN Qizhong¹, XIAO Qingju², LIU Huidi², YANG Liang²

收稿日期: 2024-02-11

基金项目: 重庆中烟工业有限责任公司科技项目(YL202203, YL202201).

作者简介: 肖庆礼, 博士, 高级农艺师, 主要从事烟草健康栽培等方面的研究.

1. China Tobacco Chongqing Industrial Co., Ltd, Chongqing 400060, China;
 2. College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Climatic spot disease is an important non-invasive disease affecting tobacco, in order to analyze the structure and diversity of the interleaf bacterial communities of tobacco climatic spot disease, the composition of the interleaf microbial communities of infected and healthy tobacco leaves at different times was sequenced and analyzed by using Illumina high-throughput sequencing technology. The results showed that the dominant bacterial genera in diseased tobacco were *Exiguobacterium*, *Pseudomonas*, *Pantoea*, and *Acinetobacter*. The dominant bacterial genera in healthy tobacco were *Pseudomonas*, *Exiguobacterium*, *Acinetobacter*, *Pantoea* and *Enterococcus*. In the early stage of disease infection, the diversity and abundance of interleaf bacteria were higher than that of healthy tobacco, while in the middle and late stage of disease infection, the diversity and abundance of interleaf bacteria were lower than that of healthy tobacco. Among them, the relative abundance of interleaf bacterial genera *unclassified_f_Enterobacteriaceae* and *Microbacterium* in diseased tobacco was significantly higher than that of healthy tobacco. *unclassified_f_Comamonadaceae*, *norank_f_norank_o_Chloroplast*, *unclassified_f_Asticcacaulis*, *Cupriavidus*, *norank_f_Microscillaceae*, *norank_f_Mitochondria*, and *Cloacibacterium* of healthy tobacco were significantly higher than those of diseased tobacco leaves. This indicates that there are some differences in the structure, diversity, dominant genera and relative abundance of interleaf bacterial communities between tobacco climacteric mottle diseased leaves and healthy tobacco leaves.

Key words: tobacco weather fleck; phyllospheric bacterium; high-throughput sequencing; community structure; diversity

烟草气候斑点病(Tobacco weather fleck)是一种由空气中有害物质为害引发的非侵染性病害^[1-2]。该病害与连续降雨、低温天气和地面臭氧浓度升高密切相关，具有暴发性强、发病率高等特点，已成为制约我国烟叶生产的重要病害之一^[3]。在发病初期，烟叶上呈现灰白色或者褐色小点，后期则会慢慢扩展为直径为1~3 mm的圆形斑点，中间坏死、四周失绿，严重时会造成病斑融合成大块枯斑^[4]。此外，该病害发生与叶龄、生育期、种植密度相关^[5]，其中，烟叶接近生理成熟容易发生气候斑点病，下部烟叶的发病程度尤为严重；另外，烟草种植密度过大、中微量元素失衡等不合理栽培措施诱导气候斑点病的暴发^[6-7]。烟草气候斑点病会严重影响烟叶产量和品质，造成8.5%~38.8%的产量损失，导致烟叶总氮、烟碱、总糖和游离氨基酸含量下降^[8-10]。因此，烟草气候斑点病的发生与植物健康程度密切相关，而烟叶的健康程度受到叶际微生物群落调控的影响，那么烟草气候斑点病的发生是否与叶际微生物群落有关是一个需要研究的课题。

叶际是一个独特的动态系统，栖息着大量的微生物(主要包括细菌、真菌和酵母等)，通过改善营养物质获取或刺激激素产生而直接影响植物的生长发育，或通过竞争、拮抗等相互作用平衡叶际菌群，抑制病原菌生长而影响植物健康^[11-13]。研究发现叶际有益微生物能促进植物生长发育，抗病性提升，抵御非生物和生物胁迫，吴小军等^[14]研究发现，叶际微生物在生态稳定与环境安全评价中起着重要作用，烟草角斑病叶际的优势细菌属为假单胞菌属、甲基杆菌属和黄杆菌属等。刘畅等^[15]报道的烟草赤星病叶际优势细菌为泛菌属、假单胞菌属、甲醇杆菌属、鞘氨醇单胞菌属。徐慧等^[16]采用传统分离鉴定方法测定了健康烟叶上的细菌分布，发现不同产地烟草叶片上细菌种类不同。最新研究也发现，烟草叶面喷施菌核净、波尔多液等防控药剂也会改变烟草叶际微生物群落组成^[17-19]。烟草气候斑点病是烟草生产中常见的非侵染性病害，但

目前对烟草气候斑点病发生的叶际细菌群落结构和多样性特征研究较少。因此,本研究采用高通量测序技术,解析不同时期烟草气候斑点病烟叶与健康烟叶的叶际微生物的群落结构差异,以期为揭示烟草气候斑点病发生的叶际细菌群落变化规律提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试烟草品种为“K326”。

1.2 试验地点

本试验取样地点为重庆市酉阳县龚滩镇($108^{\circ}23' E$, $29^{\circ}0' N$, 海拔 930.4 m), 分别选择烟草气候斑点病发生严重烟田和健康烟田,根据五点法取样。

1.3 试验方法

1.3.1 取样方法

在重庆市酉阳县龚滩镇设置烟草气候斑点病发生地和健康地取样点,分别于移栽后 40 d, 60 d, 80 d 采集发病叶和健康叶。在大田时期,选取长势一致的烟株进行采样,取中上部叶片,大小一致为佳,每株采摘 1 片,取 15 株,每 3 片烟叶为 1 个重复,共取 5 个重复,平铺装入无菌均质采样袋中,用油性记号笔或标签纸在袋上做好标记,并在记录采样信息,迅速放入 4~10 ℃冰盒中带回实验室进行后续处理。

1.3.2 叶际与微生物的提取方法

对烟叶样本进行称量,记录烟叶鲜质量,每克样本加入 10 mL 磷酸钾缓冲液(PBS),根据计算结果向无菌均质袋中加入相应 PBS 提取叶际微生物,使 PBS 缓冲液均匀润湿烟叶 1 min,超声洗涤 1 min,来回震荡 30 s,叶面重复 2 次,叶背 1 次,每个样本取 2 个重复,将洗涤液分装至 50 mL 离心管中,13 000 g 离心 10 min,去除上清液,收集沉淀,涡旋沉淀使其重悬,保留 1 mL 微生物菌悬液,菌悬液液氮速冻后,转移至 -80 ℃冰箱保存。

1.3.3 叶际细菌基因组 DNA 提取及高通量测序

使用 Fast DNA[®] SPIN 试剂盒提取烟草叶际总 DNA,并采用 16S rDNA 技术对叶际细菌结构多样性进行检测。将 PCR 产物进行 Illumina MiSeq 测序,测序获得的原始序列数据使用 fastp、FLASH 软件进行质控和拼接,对 reads 的质量和拼接(merge)的效果进行质控过滤,获得优化数据;通过序列降噪方法 DADA2 去除优化数据中存在的 PCR 扩增错误或测序错误,以获得样本中真实的序列信息 ASV(Amplicon Sequence Variant)。利用 Qiime2(v2020.2)软件和 bayes 注释方法(分类置信度为 0.7),参考物种注释数据库,对 ASV 进行物种分类学注释,并统计注释结果的丰度信息。基于 ASV 代表序列信息和丰度信息,进行后续的物种分类学、群落多样性、物种组成等分析。计算 Chao 指数、Shannon 指数来反应样本 α -多样性,从而确定样本内微生物的物种丰富度;运用 Bray-Curtis 不相似性聚类分析和主坐标分析(PCoA)对样品进行聚类来反应样本 β 多样性,从而确定微生物在种类上的差异。

1.3.4 数据分析

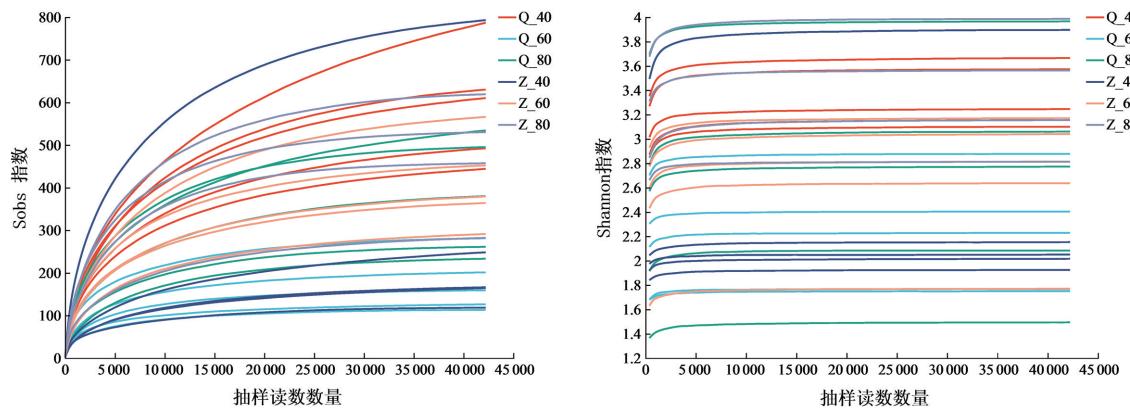
使用 Excel 2016 整理汇总数据,使用 IBM SPSS Statistics 23 进行方差分析以及显著性检验($p < 0.05$),使用 Origin 2017 和 GraphPad Prism9 绘图。

2 结果与分析

2.1 测序深度分析

3 个不同时期的烟草气候斑点病发病烟叶与健康烟叶的叶际细菌稀释曲线如图 1 所示。

Sobs 指数和 Shannon 指数的稀释曲线表明，随着测序数据量的增加，稀释曲线均趋于平缓，其中除了 Q_40 和 Z_40 的一个样品以外，其他的 28 个样品的细菌稀释曲线在测序数据量达到 4200 时趋于平缓，测序结果合理，具备代表性，可进行后续分析。



注：图中发病叶缩写为 Q，健康叶缩写为 Z。

图 1 健康叶与发病叶叶际细菌稀释曲线

2.2 发病与健康烟叶叶际微生物群落 α 多样性分析

烟草气候斑点病发病烟叶与健康烟叶测序的细菌覆盖度指数均为 1，表明测序数据足以反映出细菌的群落结构。由表 1 可知，健康烟叶叶际细菌的多样性指数(Shannon)和丰富度指数(Sobs, Chao, ACE)均随着移栽时间逐渐递增；而感病烟叶的多样性指数和丰富度指数变化较大，呈现先降低后升高的规律。通过比较不同移栽时期的感病烟叶与健康烟叶发现，移栽后 40 d 感病烟叶的细菌多样性和丰富度均显著高于健康烟叶；而移栽后 60 d 和 80 d 的健康叶叶际细菌丰富度指数(Sobs、Chao 和 ACE 指数)均显著高于感病烟叶。

表 1 发病与健康叶叶际细菌 Alpha 多样性指数

| 采集时间 | 样品类型 | Sobs 指数 | ACE 指数 | Chao 指数 | 香农指数 | 辛普森指数 |
|------|------|----------------|----------------|----------------|------------|------------|
| 40 d | 健康叶 | 297.80±125.56b | 320.83±133.40b | 317.96±131.53b | 2.41±0.37b | 0.19±0.03a |
| | 发病叶 | 592.60±59.87a | 667.49±89.46a | 657.65±87.13a | 3.35±0.11a | 0.10±0.01b |
| 60 d | 健康叶 | 410.40±46.55a | 432.95±48.78a | 427.83±49.59a | 2.69±0.25a | 0.24±0.06a |
| | 发病叶 | 176.00±30.34b | 180.88±30.95b | 178.54±30.44b | 2.20±0.21a | 0.25±0.04a |
| 80 d | 健康叶 | 753.60±286.99a | 793.19±317.81a | 790.22±317.76a | 3.77±0.44a | 0.08±0.03b |
| | 发病叶 | 380.60±60.29a | 400.00±67.77a | 395.55±67.16a | 2.67±0.42b | 0.26±0.08a |

注：表中数据为：均值±标准误，N=5，字母不同表示各处理在 $p \leq 0.05$ 水平上差异有统计学意义。

2.3 发病与健康烟叶叶际微生物群落 β 多样性分析

叶际细菌群落结构基于属水平的 PCoA 分析结果如图 2 所示，移栽后 40 d, 60 d 和 80 d 导致样品间细菌群落结构产生差异的主成分 1(PC1)和主成分 2(PC2)分别达到 51.31%，41.69%，31.49% 和 26.52%，39.57%，25.50%。其中，移栽后 40 d ($R=0.333\ 3$, $p=0.034\ 0$) 和 60 d ($R=0.552\ 1$, $p=0.034\ 0$) 气候斑点病发病烟叶与健康烟叶叶际细菌群落结构差异具有统计学意义。

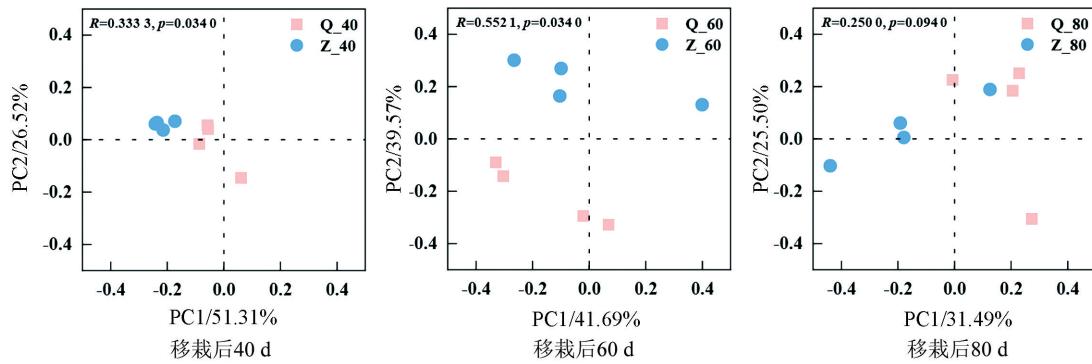
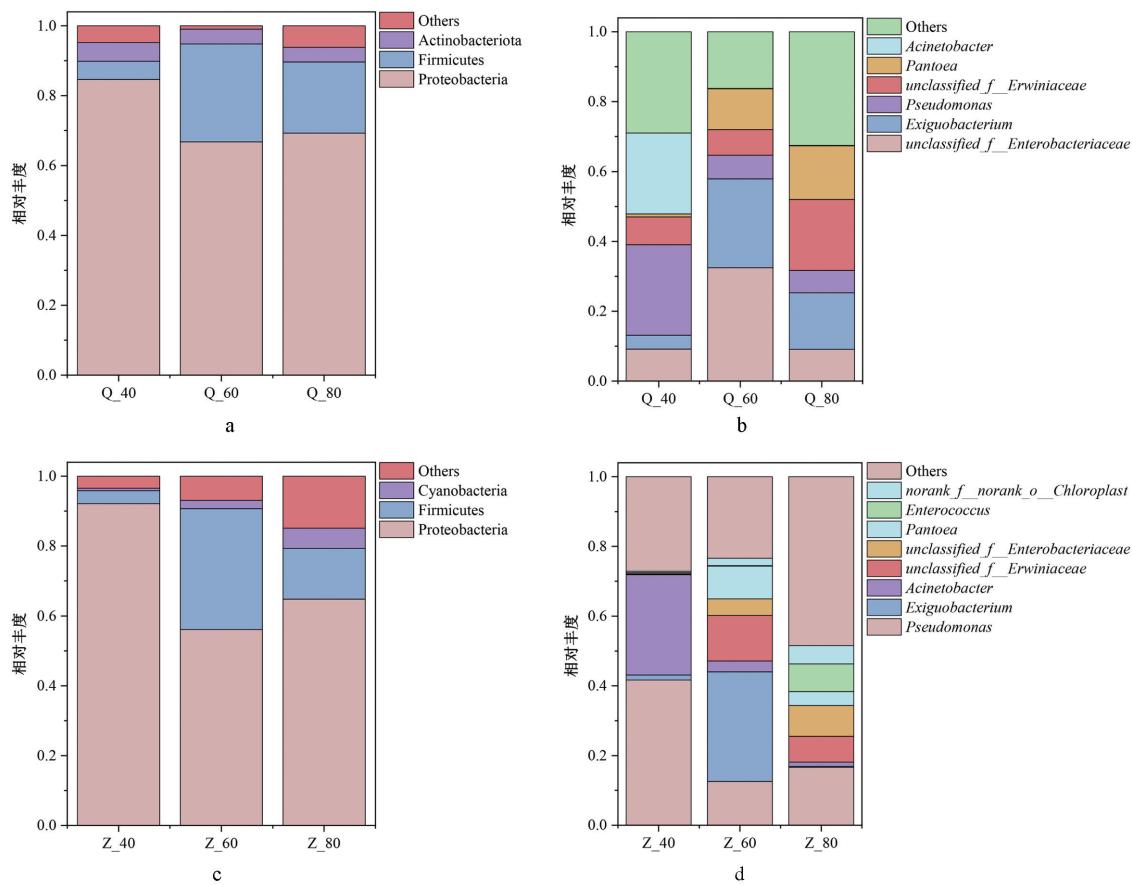


图2 发病叶与健康叶叶际细菌群落结构属水平 PCoA 分析

2.4 发病与健康烟叶叶际细菌群落结构分析

分析不同时期发病与健康烟叶叶际细菌群落在门水平的组成情况发现(图3a和3c),健康叶优势细菌门分别为:变形菌门(Proteobacteria, 56.10%~92.13%)、厚壁菌门(Firmicutes, 3.73%~34.62%)、蓝菌门(Cyanobacteria, 0.69%~5.82%);发病叶优势细菌门分别为:变形菌门(Proteobacteria, 66.76%~84.62%)、厚壁菌门(Firmicutes, 5.22%~28.05%)、放线菌门(Actinobacteria, 4.22%~5.41%).门水平细菌在健康与发病烟叶叶际种类相似,但不同烟株生长时期丰度发生了变化,其中,变形菌门(Proteobacteria)的变化最为明显,移栽后60 d发病和健康的相对丰度较移栽后40 d分别降低了17.86%和36.03%;其次是厚壁菌门(Firmicutes),移栽后60 d发病和健康的相对丰度分别增加了22.83%和30.89%;与移栽后40 d相比,移栽后60 d和80 d发病烟叶叶际的放线菌门(Actinobacteria)相对丰度分别降低了1.19%和1.19%,而健康烟叶的相对丰度分别提高了3.71%和1.92%.在门水平,发病与健康烟叶3个时期细菌群落组成相似,但相对丰度存在差异.

发病与健康烟叶叶际细菌群落组成如图3b和3d所示,发病烟叶优势菌属分别为:*unclassified_f_Enterobacteriaceae*(9.12%~32.43)、微小杆菌属(*Exiguobacterium*, 3.99%~25.48%)、假单胞菌属(*Pseudomonas*, 6.46%~25.91%)、*unclassified_f_Erwiniaceae*(7.33%~20.29%)、泛菌属(*Pantoea*, 0.85%~15.35%)和不动杆菌属(*Acinetobacter*, 0.11%~23.19%).健康叶优势菌属分别为:假单胞菌属(*Pseudomonas*, 12.59%~41.66%)、微小杆菌属(*Exiguobacterium*, 0.35%~31.42%)、不动杆菌属(*Acinetobacter*, 1.21%~28.77%)、*unclassified_f_Erwiniaceae*(0.19%~13.06%)、*unclassified_f_Enterobacteriaceae*(0.32%~8.85%)、泛菌(*Pantoea*, 0.02%~9.43%)、肠球菌属(*Enterococcus*, 0.02%~7.95%)、*norank_f_norank_o_Chloroplast*(0.47%~5.26%).发病和健康烟叶叶际优势菌属存在显著差异,其中发病烟叶*unclassified_f_Enterobacteriaceae*的相对丰度显著高于健康烟叶;不动杆菌属(*Acinetobacter*)的相对丰度显著低于健康烟叶;移栽后60 d和80 d发病烟叶假单胞菌属(*Pseudomonas*)、泛菌属(*Pantoea*)的相对丰度显著高于健康烟叶.总体而言,健康烟叶的微生物种类更加多样,有55个门(Phylum)和1017个属(Genus),显著高于发病烟叶(30个门、640个属),结果表明,叶际微生物细菌多样性的降低可能是导致气候斑点病发生的重要因素.

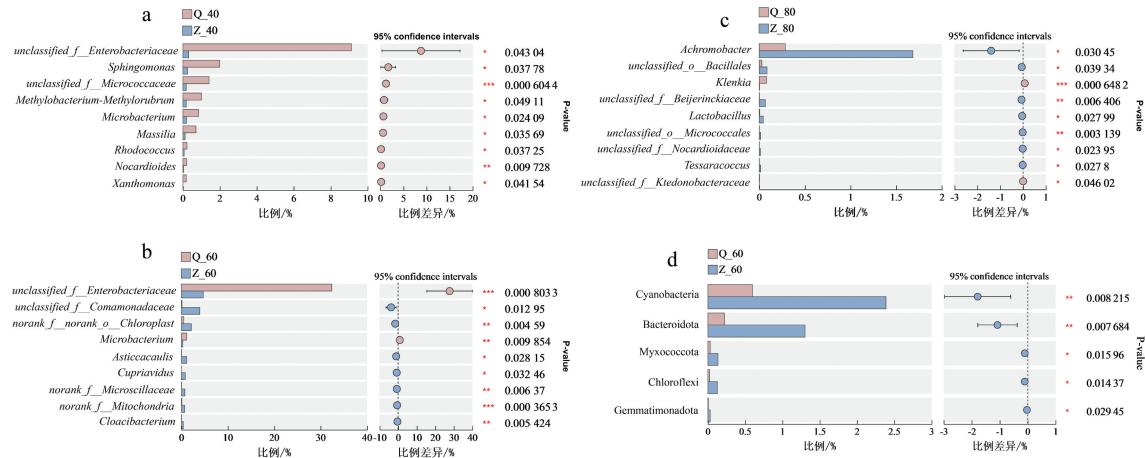


a:发病叶门水平相对丰度; b:发病叶属水平相对丰度; c:健康叶门水平相对丰度; d:健康叶属水平相对丰度.

图3 发病叶与健康叶叶际细菌的相对丰度

2.5 发病与健康烟叶叶际细菌群落结构差异性分析

为筛选出健康与发病烟叶叶际的差异细菌种类, 分析不同烟草种植时期采集的健康和发病烟叶叶际细菌相对丰度, 结果表明, 不同烟草种植时期的差异明显。其中移栽后 40 d 发病烟叶叶际细菌群落属水平上(图 4a), *unclassified_f_Enterobacteriaceae*、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、*unclassified_f_Erwiaceae*、甲基杆菌属(*Methylobacterium-Methylo-rubrum*)、微杆菌属(*Microbacterium*)、马赛菌属(*Massilia*)、红球菌属(*Rhodococcus*)、类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)和黄单胞菌属(*Xanthomonas*)等的相对丰度均显著高于健康烟叶。移栽后 60 d 健康和发病烟叶叶际细菌群落差异最明显, 在门水平上(图 4d), 健康烟叶叶际细菌群落的蓝藻门(Cyanobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidota)、粘菌门(Myxococcota)、绿弯菌门(Chloroflexi)、芽单胞菌门(Gemmatimonadota)含量均显著高于发病烟叶。在属水平上(图 4b), 发病烟叶 *unclassified_f_Enterobacteriaceae* 和微杆菌属(*Microbacterium*)的相对丰度显著高于健康烟叶($p=0.000\ 8$ 和 $p=0.009$), 而健康烟叶的 *unclassified_f_Comamonadaceae*、*norank_f_norank_o_Chloroplast*、不黏柄菌属(*Asticcacaulis*)、贪铜菌属(*Cupriavidus*)、*norank_f_Microscillaceae*、*norank_f_Mitochondria* 和科里氏杆菌属(*Cloacibacterium*)等的相对丰度均显著高于发病烟叶。移栽后 80 d, 在属水平上(图 4c), 发病烟叶 *Klenkia* 的相对丰度显著高于健康烟叶($p=0.000\ 6$), 而健康烟叶的无色杆菌属(*Achromobacter*)、*unclassified_o_Bacillales*、*unclassified_f_Beijerinckiaceae*、乳杆菌属(*Lactobacillus*)、*unclassified_o_Micrococcales*、*unclassified_f_Nocardioidaceae*、四生球菌属(*Tessaracoccus*)和 *unclassified_f_Ktedonobacteraceae* 等的相对丰度均显著高于发病烟叶。



a: 移栽后 40 d 属水平; b: 移栽后 60 d 属水平; c: 移栽后 80 d 属水平; d: 移栽后 60 d 门水平.

图 4 发病叶与健康叶叶际细菌的物种差异分析

3 结论与讨论

烟草气候斑点病在全国烟区均有发生,近年来在西南烟区以“K326”品种为主的感病品种发生尤为严重,一般在每年5月底或6月初开始发生,遇到适宜的气候(低温多雨)开始大规模暴发^[5, 19]. 适宜的移栽期、合理密植、增施中微量元素、化学药剂和微生物菌剂能有效延缓气候斑点病的发生和为害^[1, 5, 19]. 烟草气候斑点病作为一种非侵染性叶部病害,其发病程度与烟草健康密切相关. 植物在经历生物或非生物胁迫后能从环境中招募有益的微生物,采用“呼救”策略来增强它们对抗胁迫的能力^[20-21]. 本研究解析了烟草响应气候斑点病侵染过程的叶际微生物群落变化,发现发病初期(移栽后40 d)感病烟叶的细菌群落多样性与丰富度显著高于健康烟叶,而发病中期(移栽后60 d)和发病高峰期(移栽后80 d)烟叶的细菌群落多样性与丰富度显著低于健康烟叶,表明气候斑点病的发生改变了烟叶片际的微生物丰富度和多样性,降低细菌群落多样性和丰富度. 这与烟草响应赤星病、靶斑病和角斑病侵染的微生物多样性变化趋势一致^[14-15, 22-23].

叶际微生物菌群失调与植物健康密切相关^[24]. 本研究表明,健康和感病烟叶片际的优势细菌为假单胞菌属、微小杆菌属、不动杆菌属和泛菌属;与刘畅等^[15]报道的烟草赤星病叶际优势细菌为泛菌属、假单胞菌属、甲醇杆菌属、鞘氨醇单胞菌属等部分一致,与孙美丽等^[22]报道的烟草靶斑病叶际优势细菌为泛菌属、假单胞菌属、肠杆菌属等基本一致. 表明烟叶片际细菌微生物群落组成较为稳定,其中假单胞菌属和泛菌属是叶际的常见细菌. 进一步研究发现,烟草气候斑点病发病和健康烟叶片际的细菌也存在显著差异,其中发病烟叶 *unclassified_f_Enterobacteriaceae* 的相对丰度显著高于健康烟叶,而健康烟叶的 *unclassified_f_Comamonadaceae*、*norank_f_norank_o_Chloroplast* 的相对丰度显著高于发病烟叶,发病烟叶片际细菌群落组成占比较大的 *Enterobacteriaceae* 与烟草气候斑点病发生是否存在一定的关系有待进一步深入研究.

本研究利用高通量测序对3个不同时期烟草气候斑点病烟叶样品进行测序分析,发现发病与健康烟叶在不同时期在细菌结构组成上均具有统计学意义,但叶际微生物群落结构和多样性未体现随着气候斑点病发生加重而变化的规律. 通过差异微生物组成筛选出感病和健康的差异细菌,这些微生物能否指示烟草气候斑点病的发生,能够利用本项研究结果筛选出有效防控烟草气候斑点病的微生物菌剂仍需进一步开展研究.

整体而言,感染烟草气候斑点病烟叶片际细菌优势菌属为属水平未分类的肠杆菌科、微小

杆菌属、假单胞菌属、泛菌和不动杆菌，健康烟叶叶际细菌优势菌属为假单胞菌属、微小杆菌属、不动杆菌属、属水平未分类的肠杆菌科、泛菌属、肠球菌属。发病前期，感病烟叶叶际细菌的多样性和丰富度均高于健康烟叶；而发病中后期，感病烟叶叶际细菌的多样性和丰富度均低于健康烟叶。

参考文献：

- [1] 张淑婷,董全雄,吴先华,等.烟草气候斑点病防治技术[J].植物医生,2015,28(4):50-51.
- [2] 丁吉林.不同药剂对烟草气候斑点病的控制效果及烟草的生理响应机制[D].重庆:西南大学,2009.
- [3] 侯冰清,刘中威,刘志广,等.硫酸铜复合剂防治烟草气候斑点病的研究[J].山东农业科学,2017,49(10):92-95.
- [4] 思永宪.论混合药剂防治烟草气候斑点病的效果[J].农业开发与装备,2018(2):120-121.
- [5] 张丽娟,陈春旭,王秋萍,等.移栽期对毕纳1号烟草气候斑病发生及生长的影响[J].农业科技与装备,2019(2):21-24.
- [6] 蹇朝良,任建华,向先友,等.烤烟气候性斑点病发生与施肥量关系试验[J].农技服务,2015,32(8):107-108.
- [7] 潘金华,黄化刚,陈雪,等.深耕与施肥对毕节烤烟生长及产质量的影响[J].中国烟草科学,2017,38(3):14-19.
- [8] 魏宁生,张满良.三种烟草病害对烟叶产量和品质的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),1992,20(3):33-36.
- [9] 同淑娥,张金钰,聂和平.陕西烟草蚀纹病及气候斑点病对烤烟经济损失估计的研究[J].陕西农业科学,2012,58(2):41-44.
- [10] BERG G. Plant - Microbe Interactions Promoting Plant Growth and Health: Perspectives for Controlled Use of Microorganisms in Agriculture [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2009, 84(1): 11-18.
- [11] LUGTENBERG B, KAMILOVA F. Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria [J]. Annual Review of Microbiology, 2009, 63: 541-556.
- [12] 刘宇星,董醇波,邵秋雨,等.叶际微生物与植物健康研究进展[J].微生物学杂志,2022,42(2):88-98.
- [13] 高爽,刘笑尘,董静,等.叶际微生物及其与外界互作的研究进展[J].植物科学学报,2016,34(4):654-661.
- [14] 吴小军,汪汉成,孙美丽,等.烟草角斑病叶际微生物群落结构与多样性分析[J].烟草科技,2023,56(10):1-10.
- [15] 刘畅,汪汉成,谢红炼,等.感染赤星病烟草叶际细菌的多样性分析[J].烟草科技,2020,53(2):8-14.
- [16] 徐慧,杨根华,张敏,等.云南烟草叶片内生及叶际细菌、真菌多样性研究[J].云南农业大学学报(自然科学),2014,29(2):149-154.
- [17] 刘亭亭,汪汉成,孙美丽,等.波尔多液对烟草叶际微生物群落结构与代谢功能的影响[J].农药学学报,2022,24(6):1446-1455.
- [18] 郭沫言,熊晶,汪汉成,等.菌核净对烟草靶斑病菌的抑制作用及对烟叶叶际微生物群落结构的影响[J].农药学学报,2023,25(4):858-869.
- [19] 彭军.丰都县烟草气候性斑点病的发生规律及防治措施[J].现代农业科技,2016(4):139,141.
- [20] DEBRAY R, HERBERT R A, JAFFE A L, et al. Priority Effects in Microbiome Assembly [J]. Nature Reviews Microbiology, 2022, 20: 109-121.
- [21] DEBRAY R, SOCOLAR Y, KAULBACH G, et al. Water Stress and Disruption of Mycorrhizas Induce Parallel Shifts in Phyllosphere Microbiome Composition [J]. The New Phytologist, 2022, 234(6): 2018-2031.
- [22] 孙美丽,史彩华,肖本青,等.烟草靶斑病叶际微生物群落结构与多样性分析[J].烟草科技,2023,56(4):1-9.
- [23] 刘亭亭,曾陨涛,汪汉成,等.赤星病发生期不同成熟度烟叶叶际微生物代谢与群落结构[J].中国烟草科学,2021,42(6):22-29.
- [24] CHEN T, NOMURA K, WANG X L, et al. A Plant Genetic Network for Preventing Dysbiosis in the Phyllosphere [J]. Nature, 2020, 580: 653-657.

责任编辑 王新娟