

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2022.05.002

作物镰刀菌枯萎病及其生物防治的研究进展

刘慧迪¹, 黄继宁², 成志军², 田小卫¹

1. 天津农学院 园艺园林学院, 天津 300392;

2. 湖南中烟工业有限责任公司, 长沙 410007

摘要: 栽培作物镰刀菌枯萎病是世界上危害最大的土传性病害之一, 其寄主范围广泛, 能够侵染茄科、豆科、芭蕉科、葫芦科、十字花科等多种作物, 造成萎蔫死亡, 严重影响产量和品质。防治镰刀菌枯萎病的方法包括物理措施、化学措施、农业措施、植物检疫等, 但防效一直不够稳定, 探索出有效控制镰刀菌枯萎病发生蔓延的技术及其控制原理是生产上亟待解决的重大科学问题。生物防治是指利用生物之间的相互关系来防治病害, 具有资源丰富、环境友好的特点, 是值得深度探究和具有广阔发展前景的防治方法, 是有效控制镰刀菌枯萎病的重要突破口。本研究从镰刀菌枯萎病的生物防治因子、生物防治机制、生物防治的应用等方面阐述了相关研究进展并进行展望, 以期为后续研究提供理论依据。

关键词: 镰刀菌; 生物防治; 生防机制

中图分类号: S156.2

文献标志码: A

文章编号: 2097-1354(2022)05-0008-15

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on Crop *Fusarium* wilt Disease and Its Biological Control

LIU Huidi¹, HUANG Jining², CHENG Zhijun², Tian Xiaowei¹

1. College of Horticulture and Landscape, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300392, China;

2. Hunan Zhongyan Industrial Co., Ltd., Changsha 410007, China

Abstract: *Fusarium* wilt is one of the most destructive soil borne disease in the world. It has a wide range of hosts and can infect a variety of crops including Solanaceae, Leguminosae, Musaceae, Cucurbitaceae, Cruciferae and so on, causing collapse and death of plants, seriously affecting the yield and quality. The methods of controlling *Fusarium* wilt include physical, chemical, agricultural measures, plant quarantine, etc., but the control effect is not stable enough. Therefore, it is urgent to explore a broad-spectrum, safe and efficient method for pre-

收稿日期: 2022-09-07

基金项目: 重庆市烟草专卖局(公司)科技计划项目(B20211NY1316); 中国烟草总公司重大科技项目(110202101047(LS-07)).

作者简介: 刘慧迪, 硕士研究生, 主要从事烟草镰刀菌枯萎病防控研究.

通信作者: 田小卫, 副教授.

vention and treatment of this disease. Biological control refers to the use of the mutual relationship between organisms to control diseases. It has the characteristics of abundant resources and environment friendly. It is a control method worthy of in-depth exploration and has broad development prospects. It is an important breakthrough for effective control of *Fusarium* wilt. In this paper, the research progress of biological control factors, biological control mechanism and application of biological control of *Fusarium* wilt were reviewed and prospected, in order to provide theoretical basis for subsequent research.

Key words: *Fusarium*; biological control; biocontrol mechanism

由镰刀菌引起的枯萎病(*Fusarium* wilt)是一种在世界上分布广泛且具有毁灭性的土传真菌病害,主要的致病菌为尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporium*)、茄病镰刀菌(*Fusarium solani*)等,是植物病害中十大真菌类病害之一^[1-2]。镰刀菌可侵染 100 多种寄主植物,经土壤、水流、病株残体等途径传播^[3],可通过根茎部伤口侵染植物并大量繁殖,破坏植物的维管束及木质部导管,阻碍植物的水分和养分供给,从而引起植株萎蔫死亡^[4]。近年来,在棉花、香蕉、西瓜、烟草等经济作物上,由镰刀菌引起的枯萎病明显加重,造成严重的经济损失^[5-7]。此外,镰刀菌可以在土壤中长期存活,并随着时间的推移在土壤中不断累积,并受环境影响不断变异进化,使得镰刀菌枯萎病的防控愈加困难^[8]。与此同时,耕地面积制约和专业化的生产栽培模式使得作物普遍连作,连作障碍促使作物发病^[9]。优质抗性资源的短缺及抗病能力随着时间的推移而衰减的特性,使得利用抗病育种的方法防治镰刀菌枯萎病难以展开^[10]。利用化学防治的方法是防治土传病害的主要手段,但农药的滥用和残留等问题,严重威胁环境、土壤微生物生态平衡、食品安全和人畜安全^[11]。因此,寻求安全、有效、低毒的方法来降低镰刀菌枯萎病的经济损失,对于农业可持续绿色发展具有重要意义。

针对镰刀菌枯萎病,国内外学者展开了一系列的研究。研究人员在 20 世纪 40 年代前就对该领域有所探索,直至 20 世纪末整体进展缓慢,相关研究较少。自 21 世纪以来,该领域整体发展较为迅速,其中美国和荷兰在该领域占据重要地位,中国虽然起步较晚,但发展迅速。生物防治是利用有益微生物及代谢产物,通过优化土壤微生物群落结构、形成健康的微生态体系等方式达到有效防控农作物病害的目的^[12]。随着化学药品的滥用和残留问题的加重,生物防治走进研究人员的视线,随着高通量测序技术的完善,“生物防治”成为一大热点。其中,解淀粉芽孢杆菌、系统抗性尖孢镰刀菌、非致病性尖孢镰刀菌是该领域 3 大研究热点,预计未来研究集中在微生物互作和根系—病原菌—有益菌等方面。此外,组学技术的发展将促进镰刀菌枯萎病的研究,并为该领域提供理论基础和技术支持^[13]。

本文从病原种类和生物学特性、生防菌的分类及生防机制、生物防治的应用等方面展开,整理并阐述国内外镰刀菌枯萎病生物防治研究进展,以期为有关研究人员研究镰刀菌枯萎病的生物防治提供系统的参考资料。

1 侵染植物的镰刀菌病原种类及生物学特性

1.1 病原种类

镰刀菌(*Fusarium* sp.)是属于丝孢纲(Hyphomycetes)、瘤座孢目(Tuberculariales)、肉座菌科(Hypocreaceae)中的赤霉属(*Gibberella*)、丛赤壳属(*Nectria*)、丽赤壳属(*Calonectria*)和小赤壳属(*Micronectriella*)的无性型真菌。1809 年 Link 首次对其描述,因其无性阶段产生镰刀状大型分生孢子,因此将这类真菌称为镰刀菌。在世界范围内镰刀菌有 500 多种,且分布广泛

属兼寄生或腐生生活,可引起多种植物病害的发生^[14].美国植物病理学会的报道提示,101种重要的经济作物病害中,81种以上作物至少有一种镰刀菌病害^[15].常见镰刀菌有9种,禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)、串珠镰刀菌(*Fusarium moniliforme*)、三线镰刀菌(*Fusarium tricinctum*)、雪腐镰刀菌(*Fusarium nivale*)、梨孢镰刀菌(*Fusarium poae*)、拟枝孢镰刀菌(*Fusarium sporotricoides*)、木贼镰刀菌(*Fusarium equiseti*)、茄病镰刀菌(*Fusarium solani*)、尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*),主要寄主作物的致病镰刀菌如表1所示.由镰刀菌引发的枯萎病属维管束病害,时间跨度大,从幼苗期到结实期均可感染植株.不同作物在受到镰刀菌侵染后所表现的症状不同.如在烟草中,由镰刀菌引起的枯萎病使发病植株发育受阻,造成植株矮小,茎秆纤细,叶色变黄,萎蔫,烟株顶端向受害一侧弯曲.茎秆木质部变深褐色,根部腐烂,潮湿时可见白色至粉红色霉层^[16].在小麦中,由镰刀菌引起的赤霉病在整个生育期中呈现“3腐1枯的症状”,即茎腐、穗腐、基腐、苗枯^[17].

表 1 主要寄主作物的致病镰刀菌

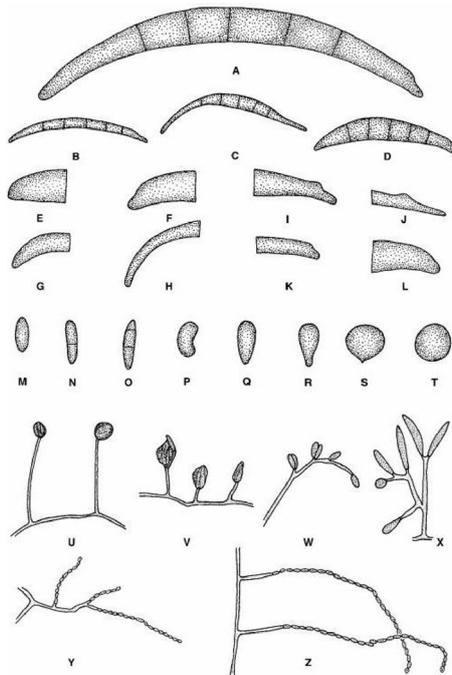
科	寄主	主要致病镰刀菌菌株	最先报道	参考文献
茄科 (Solanaceae)	番茄 (<i>Solanum lycopersicum</i>)	尖孢镰刀菌番茄专化型 (<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>)	1895, G Massee	[18]
	烟草 (<i>Nicotiana tabacum</i> L.)	尖孢镰刀菌 (<i>Fusarium oxysporum</i>) 茄病镰刀菌 (<i>Fusarium solani</i>) 层出镰刀菌 (<i>Fusarium proliferatum</i>) 轮枝镰刀菌 (<i>Fusarium verticillioides</i>) 厚孢镰刀菌 (<i>Fusarium chlamydosporum</i>) 尖孢镰刀菌 (<i>Fusarium oxysporum</i>) 燕麦镰刀菌 (<i>Fusarium avenaceum</i>) 茄病镰刀菌 (<i>Fusarium solani</i>) 木贼镰刀菌 (<i>Fusarium equiseti</i>)	1916, John- son	[19]
豆科 (Fabaceae)	大豆 (<i>Glycine max</i>)	半裸镰刀菌 (<i>Fusarium semitectum</i>) 串珠镰刀菌 (<i>Fusarium moniliforme</i>) 禾谷镰刀菌 (<i>Fusarium graminearum</i>) 三隔镰刀菌 (<i>Fusarium tricinctum</i>)	1955, Su- hovecky	[20]
	豌豆 (<i>Pisum sativum</i>)	尖孢镰刀菌豌豆专化型 (<i>Fusarium oxysporum</i> sp. <i>Pisi</i>) 茄镰孢豌豆专化型 (<i>Fusarium solani</i> sp. <i>Pisi</i>)	1925, Jones et al.	[21]
芭蕉科 (Musaceae)	香蕉 (<i>Musa paradisiaca</i>)	尖孢镰刀菌古巴专化型 (<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cubense</i>)	1876, Ban- croft	[22]
葫芦科 (Cucurbitaceae)	西瓜 (<i>Citrullus lanatus</i>)	尖孢镰刀菌西瓜专化型 (<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>niveum</i>)	1894, Smith	[23]

续表 1

科	寄主	主要致病镰刀菌菌株	最先报道	参考文献
	黄瓜 (<i>Cucumis sativus</i>)	尖孢镰刀菌黄瓜专化型 (<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>cucumerinum</i>)	1925, Weber	[24]
禾本科 (Poaceae Barnhart)	小麦 (<i>Triticum aestivum</i> L.)	禾谷镰刀菌 (<i>Fusarium graminearum</i>) 黄色镰刀菌 (<i>Fusarium culmorum</i>) 燕麦镰刀菌 (<i>Fusarium avenaceum</i>) 雪腐镰刀菌 (<i>Fusarium nivale</i>)	1884, Smith	[25]
锦葵科 (Malvaceae Juss.)	棉花 (<i>Gossypium</i> spp.)	尖孢镰刀菌萎蔫专化型 (<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>vasinfectum</i>)	1891, Atkinson	[26]

1.2 生物学特性

镰刀菌形态呈多型性, 在无性时期为小型分生孢子、大型分生孢子、厚垣孢子和产孢细胞, 在有性时期为子囊壳. 由于部分镰刀菌没有有性时期, 故在研究中通常通过无性时期的小型分生孢子、大型分生孢子和厚垣孢子进行形态学分类. 小型分生孢子为卵形、椭圆形等; 大型分生孢子为镰刀形、纺锤形等^[27]; 厚垣孢子为厚壁球形(图 1). 3 种无性时期的孢子也在病害发生和病害循环中发挥着重要作用, 孢子的数量和活性影响着病害的发生和危害程度^[28]. 镰刀菌孢子的数量、活性和萌发及菌丝的生长与光照、温度、湿度、pH 和碳氮比密切相关. 镰刀菌生长的适宜温度范围为 20 °C~30 °C, 孢子萌发的适宜温度在 25 °C~35 °C^[29-33]. 当湿度大于 85% 时镰刀菌孢子随着湿度的增加萌发率上升, 在 95% 时到达顶峰^[33]. 镰刀菌菌丝生长和产生孢子的适宜 pH 范围在 5.0~9.0^[34]. 菌丝的正常生长、产孢和孢子萌发离不开适宜的碳源和氮源, 不同的碳源和氮源对菌丝的生长、产孢和孢子萌发影响不同^[28,35].



引自《The Fusarium Laboratory Manual》; A~D 为大型分生孢子形态; E~H 为大型分生孢子顶端细胞形态; I~L 为大型分生孢子基底细胞形态; M~T 为小型分生孢子形态; U~X 为瓶梗形态; Y~Z 为分生孢子链。

图 1 镰刀菌孢子的形态特征

2 抑制镰刀菌枯萎病发生的生防微生物

2.1 生防微生物的范围

在自然界中,病原菌可能有多个来自自然界的天敌,这些能够杀死或抑制病原菌以控制植物病害的发生和发展的微生物被称为生防菌.现阶段,生防菌主要是从植物内生菌、根际微生物及土壤中筛选而来.其中,土壤有益微生物是主要的生防菌来源,多为细菌,但土壤微生物在植物上不易长期定殖,且在土壤中筛选生防菌的方法比较烦琐,筛选模式单一.植物内生菌来自植物组织内,易在植物上定殖,外界环境对其影响较小,且传播方式多样,比土壤微生物更具优势^[36].内生菌可以通过分泌相应的水解酶类、固氮、调节激素等方式抵抗病原菌对植物的侵染^[37],但目前内生菌的分离技术还不够成熟,筛选模式单一,多种因素影响对防效的评价,并具有潜在风险,对于利用内生菌防治病害还需进一步研究^[38].

2.2 生防微生物的分类

在自然界中,生防菌资源充足,种类和分布都很广泛,在真菌、细菌及放线菌中均有所分布,主要的有益微生物见表 2.

表 2 生防菌作用于病原菌的生防机制

生防菌类型	生防菌	优势菌株	来源	生防机制	参考文献
真菌	木霉 (<i>Trichoderma</i>)	哈茨木霉 (<i>Trichoderma harzia-num</i>) 绿色木霉 (<i>Trichoderma viride</i>) 拟康氏木霉 (<i>Trichoderma pseud-okoningii</i>)	土壤、植物根际组织	木霉通过竞争、拮抗、重寄生和溶菌作用抑制致病镰刀菌的增殖	[13,39-40]
	非致病镰刀菌 (Non-pathogenic <i>Fusarium</i>)	Fo47 CS-20 FJAT-9040	土壤、健康植物的根茎	非致病镰刀菌可通过与致病镰刀菌争夺根际定殖位点、营养物质及营养元素、产生拮抗酶类、诱导植株抗性的方式抑制致病镰刀菌侵染植物	[41-44]
	丛枝菌根真菌 (<i>Arbuscular mycorrhizal</i>)	摩西管柄囊霉 (<i>Funnelliformis mosseae</i>) 珠状巨孢囊霉 (<i>Gigaspora margarita</i>)	土壤	丛枝菌根真菌与植物根部形成菌根,提高植株对营养物质和微量元素的吸收,可以通过与致病镰刀菌竞争生态位点,调节根系分泌物和次生代谢产物,提高防御酶活性,降低病原物的活性和对植株的危害	[45-48]
	拟青霉属 (<i>Paecilomyces</i>)	淡紫拟青霉 (<i>Purpureocillium lilacinum</i>)	土壤、植物的根茎、线虫	分泌抗生素、多肽类物质等具有抑菌活性的物质抵抗镰刀菌侵染植物	[49-50]
酵母 (<i>Saccharomyces</i>)	念珠菌 (<i>Candida</i>) 红酵母 <i>Rhodotorula</i>	植物种子	酵母通过竞争、拮抗、重寄生、诱导抗性和促生作用抑制致病镰刀菌侵染植株	[51-54]	

续表 2

生防菌类型	生防菌	优势菌株	来源	生防机制	参考文献
细菌	根瘤菌 (<i>Rhizobium</i>)	苜蓿根瘤菌 (<i>Rhizobium meliloti</i>) 大豆根瘤菌 (<i>Rhizobium japonium</i>)	根瘤	通过促生、诱导抗性、重寄生、分泌次生代谢产物氰化氢、铁载体等,抑制致病镰刀菌侵染植株	[55-56]
	假单胞菌 (<i>Pseudomonas</i>)	荧光假单胞菌 (<i>Pseudomonas fluorescens</i>) 绿针假单胞菌 (<i>Pseudomonas chlororaphis</i>) 铜绿假单胞菌 (<i>Pseudomonas aeruginosa</i>)	植物根际土壤、植物组织内部	假单胞菌具有繁殖快、易于培养的特点,可以通过竞争作用抑制病原菌的生长繁殖;可以分泌多种抗菌物质及次生代谢产物抑制病原菌的生长和增殖	[57-58]
芽孢杆菌 (<i>Bacillus</i>)	芽孢杆菌 (<i>Bacillus</i>)	枯草芽孢杆菌 (<i>Bacillus subtilis</i>) 苏云金芽孢杆菌 (<i>Bacillus thuringiensis</i>) 解淀粉芽孢杆菌 (<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>) 蕈状芽孢杆菌 (<i>Bacillus mycoides</i>) 甲基营养型芽孢杆菌 (<i>Bacillus methylotrophicus</i>) 贝莱斯芽孢杆菌 (<i>Bacillus velezensis</i>)	土壤、植物组织内部	芽孢杆菌可以通过竞争、拮抗、促生及诱导抗病的方式抑制病原菌侵染植物;芽孢杆菌具有繁殖速度快、代谢旺盛、可以分泌多种抗菌物质的特性,可以在植物和土壤中快速定殖,有利于与病原菌竞争生态位点和营养物质,从而抑制病原菌的生长和繁殖	[59-62]
		类芽孢杆菌 (<i>Paenibacillus</i>)	多粘类芽孢杆菌 (<i>Paenibacillus polymyxa</i>)	土壤、植物组织内部	抑制根系分泌物中有机酸和可溶性糖含量,缓解病原菌对根系的化感胁迫;产生多种抗菌物质,抑制病原菌的生长;产生多种植物激素,具有促生作用;能够诱导植物抗性
	黏球菌 (<i>Myxococcaceae</i>)	珊瑚球菌属 (<i>Corallococcus</i> sp.)	植物根际土壤	黏细菌对于病原菌的抑制主要是在根系分泌物的驱动下,在植物的根部定殖,通过竞争生态位点及捕食镰刀菌的方式调控土壤微生物群落结构抑制病原菌侵染植物	[66-69]
放线菌	链霉菌 (<i>Streptomyces</i>)	白刺链霉菌 (<i>Streptomyces albospinus</i>) 龟裂链霉菌 (<i>Streptomyces rimosus</i>) 肉桂栗色链霉菌 (<i>Streptomyces cinnamocastaneus</i>) 苍黄链霉菌 (<i>Streptomyces luridus</i>)	土壤、植物组织内部、海水及海底沉积物	能分泌多种植物生长激素和次生代谢产物,促进植物的生长发育;分泌抗菌物质,抑制镰刀菌分生孢子萌发;可以产生多种酶类,抑制病原物的生长繁殖或出现溶菌作用	[70-73]
		诺卡氏菌 (<i>Nocardia</i>)	<i>Nocardia aobensis</i>	土壤	可以产生多种次生代谢产物抑制病原菌活性

续表 2

生防菌类型	生防菌	优势菌株	来源	生防机制	参考文献
小单孢菌	<i>Micromonospora</i>	<i>Micromonospora patta-loongensis</i>	土壤、湖底泥土	可以产生多种抗菌活性物质, 抑制病原物的生长	[75]
链孢囊菌	<i>Streptosporangium</i>	微白黄链霉菌 (<i>Streptomyces albidoflavus</i>)	根际土壤	可产生多种次级代谢产物, 如聚酮合酶途径来源的四环素类抗生素和多烯大环内酯类、非核糖体肽合成酶途径的环六肽类似物和挥发萜类物质、胰蛋白酶等, 抑制病原菌活性	[76]

3 生防微生物控制镰刀菌发生的机制

生防菌对病原菌的抑制作用通常不是利用单一机制, 而是利用多种抑制机制, 彼此协调, 综合调控, 以达到抑制病原菌的目的^[77]. 生防菌有直接抑制和间接抑制 2 种机制, 其中直接机制有竞争作用、重寄生作用、溶菌作用及拮抗作用, 间接机制包括诱导作用及促生作用^[78] (图 2), 其中生防菌的诱导作用直到 2019 年依然是镰刀菌生物防治的热点. 此外, 多种微生物与作物和土壤环境之间的微生态机制也是影响镰刀菌发生的主要机制.

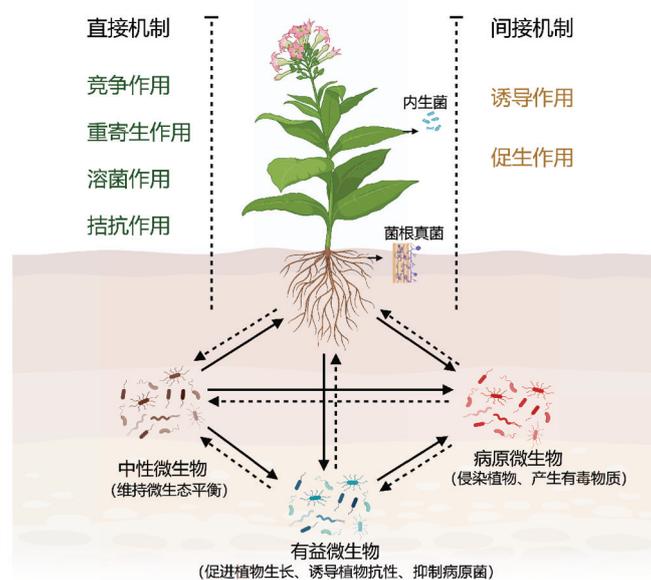


图 2 生防菌作用于病原菌的生防机制

3.1 直接机制

1) 竞争作用

在共同的微生态环境下, 由于环境可供微生物利用的资源有限, 微生物之间的竞争较为常见. 不同菌群的竞争主要为生态位点的竞争和营养物质的竞争. 生态位点的竞争也可以称为对于生存空间的竞争, 植物组织的空间对于微生物的生存是有限的, 生存空间需求相近的病原菌和生防菌之间竞争有限的生态位点. 生防菌快速占据有利生态位点, 阻碍病原菌在植物组织定

殖,从而达到抑制病原菌的作用;对于营养物质的竞争,生防菌与病原菌在营养物质有限的环境中,会通过调节菌落的数量,产生抑菌物质,竞争微量元素,利用其他微生物代谢产物为自己所需等方式完成营养物质的竞争,使病原菌的活性降低,难以侵染植物。

吴欢欢^[79]的研究表明,解淀粉芽孢杆菌 ZJ6-6 在土壤和植物体内快速定殖可以有效地抑制病原菌在寄主植物上定殖,从而达到较好的防治效果。侯圆圆^[80]通过平板对峙试验发现,绿针假单胞菌 G5 菌株可以在平板上迅速占领大量生存空间,抑制黄瓜枯萎病菌的生长。

2) 重寄生作用

重寄生是一种特殊的寄生现象,即一种寄生生物被其他寄生生物寄生。生防菌通过识别植物病原菌,对病原菌进行缠绕、吸附,消解病原菌的菌丝,从而寄生在病原菌中,获取病原菌的营养物质进行生长繁殖,并分泌毒素减弱病原菌活性^[81]。

木霉会产生一系列的酶,如纤维素酶、几丁质酶、 β -1, 3-葡聚糖酶等,可降解致病镰刀菌细胞壁,通过识别、接触、缠绕、穿透和寄生完成对致病镰刀菌的重寄生过程^[41]。放线菌能合成多种抗生素及与真菌细胞壁作用的相关水解酶类,能抑制病原物的生长并进行重寄生^[82]。致病镰刀菌可以诱导粉红粘帚霉编码几丁质酶、丝氨酸蛋白酶和 β -1, 3-葡聚糖酶相关基因的表达,使粉红粘帚霉穿透病原菌菌壁进行重寄生作用。

3) 溶菌作用

溶菌指拮抗菌在进行生命活动的同时破坏病原菌生存,导致病原菌细胞溶解而最终死亡或生长异常的现象^[83]。病原菌菌丝生长异常的表现主要为菌丝生长缓慢、菌丝形态怪异、菌丝断裂、变粗、肿大、解体和细胞质消解^[84]。生防菌在病原菌体内活动会产生溶解细胞膜的酶类,这些酶会使芽管细胞消解,病原菌细胞破裂,从而保护植物^[85]。林福呈等^[86]通过扫描电镜观察发现枯草芽孢杆菌会吸附在立枯丝核菌上,使病原菌菌丝溶解。代玉立^[87]通过扫描电镜观察枯草芽孢杆菌菌株 RSS-1 对核盘菌侵染油菜叶片的影响,发现枯草芽孢杆菌 RSS-1 降解了油菜菌核病菌的菌丝,使其扭曲、折断。

4) 拮抗作用

生防菌在代谢活动中分泌的某些次生代谢产物可以直接或间接作用于病原物从而抑制或杀死病原菌^[88]。生防菌分泌多种抗菌物质,作用于病原菌的细胞膜、细胞壁、能量代谢系统、蛋白质合成系统,使细胞分解从而抑制病原菌对植物的危害。这些抗菌物质主要有 4 类:毒素,细胞壁降解酶类(蛋白酶、果胶酶、几丁质酶),抗生素类(肽类、脂肽类、细菌素),其他次生代谢产物(有机酸、氨基)^[83]。生防菌通过分泌挥发性抗生物质,包括醇类、醛类、酮类、硫化物和氰化物塑造微生态环境,从而抑制病原物的生长^[89]。

木霉能够产生多种具有抗生作用的次生代谢产物,按照化学结构的不同可分为 7 类:烷基吡喃酮类、异腈类、肽醇类、二酮哌嗪类、倍半萜类、类固醇类和聚酮类。其中,哈茨木霉可以产生的异腈类具有抗生作用的次生代谢产物;绿色木霉产生倍半萜类具有抗生作用的次生代谢产物抑制致病镰刀菌的活性^[90]。这种由木霉产生的具有抗生作用的次生代谢产物的产量及抑菌效率受木霉的种类、营养条件的影响^[42]。芽孢杆菌可以产生多种物质,如水解蛋白酶类(几丁质酶、葡聚糖酶),细菌素类,脂肽类抗生素,抑制病原物生长^[59]。

3.2 间接机制

1) 诱导作用

植物系统性获得抗性(SAR)与诱导植物系统性抗性(ISR)是微生物介导植物抗性的重要防卫机制。植物本身抵抗病原菌侵染和抵抗逆境获得的抗性称为植物系统性获得抗性(SAR),

植物受非致病微生物诱导产生的抗性称为诱导植物系统性抗性(ISR)。ISR在分子信号调控路径上有别于SAR,ISR抗性主要依赖于茉莉酸和乙烯信号调控路径^[91]。茉莉酸和乙烯信号途径可以诱导植物植保素的合成和防御酶类基因的表达^[92]。生防菌通过激活ISR系统,诱导植物产生防御酶类及干扰细胞正常的生理代谢功能,增强植物对病原菌的抵抗能力^[93]。

与植物抵抗病原菌侵染相关的防御酶类主要有过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、多酚氧化酶(PPO)和苯丙氨酸解氨酶(PAL)。其中POD、SOD和CAT通过清除植物细胞内的超氧阴离子自由基和 H_2O_2 保护植物细胞的膜结构抵抗病原菌侵染,PPO通过催化木质素的形成使酚类物质转向醌类物质,使细胞壁增厚、机械强度增加、木质素含量升高,从而保护植物细胞。PAL主要参与抵抗镰刀菌毒素^[77]。赵志祥等^[94]研究发现芽孢杆菌Ya-1可以促进POD,SOD和PAL防御酶活性的提高,增强植物对病原菌的抵抗能力。赵欣^[95]研究发现使用解淀粉芽孢杆菌处理后的玉米幼苗叶片中SOD,CAT,PAL,POD,PPO,几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶的活性提高,玉米植株对串珠镰孢菌的抵抗能力增强。

2) 促生作用

在植物生长的过程中,根系对营养元素的吸收是限制植物生长的主要因素^[96]。生防菌通过促进植物合成与植物生长密切相关的植物激素或自身分泌与植物生长相关的激素,促进植物根部的发育和营养的吸收,从而提高植物对病害的抗性。生防菌主要有2种类型,分别为植物促生细菌(PGPB)和植物促生真菌(PGPF),前者的报道要多于后者,其具有促生作用,在于它们具有固氮、溶磷、解钾、产铁载体及分泌植物激素的能力^[97]。目前对于植物促生菌(PGPR)的研究主要集中在根瘤菌、芽孢杆菌和假单胞菌^[98]。

Filippo Vetrano等^[99]研究发现接种芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)后促进了生菜的生长并提高了产量。Shaikhul Islam等^[100]研究发现经PGPR处理过的黄瓜种子萌发率、幼苗活力、生长及地上部含氮量显著增加。迟惠荣等^[101]研究发现贝莱斯芽孢杆菌促进多花黄精根系的生长。

3.3 微生态机制

健康的微生态环境是维持作物正常生长,维持土壤自我调节能力和植物抗病能力的核心,取决于多种土壤微生物、作物和土壤三者之间的相互作用。病原菌在健康的微生态环境中会受到来自多方面的制约,抑制病原菌种群扩大。

随着连作年限的增加,长期的种植单一化,使得土壤中的化感物质不断累积,病原菌菌量累积,土壤微生物多样性下降。土壤微生物是维持微生态平衡的关键因素,土壤微生物多样性的下降和群落结构的变化,会导致微生态环境的稳定性下降。此时,微生态环境对病原菌的制约能力降低,作物对病原菌的抵抗能力下降^[102]。

作物作为生产者,是维持微生态环境平衡的重要能量来源,作物的根系可以分泌多种活性物质,塑造根际微生物组的结构。在受到病原菌的胁迫时,会激活特定的化合物合成和分泌途径,塑造根际微生物群落,阻止病原菌在作物上的定殖^[103]。

土壤中的碳源是土壤微生物生长和繁殖的重要能量来源。而土壤中的碳源来自于作物的光合作用。同时土壤的理化性质也与作物生长和发病情况密切相关^[104-106]。

4 镰刀菌枯萎病生物防治的应用

4.1 处理种子

作物的种子可以携带致病镰刀菌,当种子携带病原菌时,病原菌会分泌毒素并影响种子内碳、氮类大分子物质的合成和代谢,从而抑制种子的发芽和出苗^[107-108]。杀菌剂处理种子(FST)

可用于防治存在于种子表面及种子内的真菌病原体,还会在种子发芽、出苗及发育初期保护植物免受土传病原菌的攻击,但是长期种植杀菌剂处理过的种子会培养镰刀菌及其他土传病原菌的耐药性,也会对非病原微生物产生不利影响,破坏种子微生态环境^[109-110].部分病原菌具有促进种子萌发,抵抗病原菌侵染的作用,利用拮抗微生物处理种子是一种安全、低毒的防治病原菌方式.如伯克霍尔德氏菌可以产生 IAA、铁载体、可溶性磷酸盐,和抵抗病原菌侵染的酶类抑制病原菌菌丝的生长,降解病原菌分生孢子^[111].荧光假单胞菌处理过的种子,与包衣和对照相比,明显降低枯萎病的发病率^[112].拮抗菌可以与病原菌竞争生态位点,分泌铁载体降低病原菌在植株上定殖的可能^[113].

4.2 处理土壤

镰刀菌可以在作物整个生长周期危害植株,结合生长周期和病原菌特点等因素采取合适的生物防治措施至关重要.镰刀菌是土传性病害,可在作物残茬上越冬从而侵染植物.利用拮抗菌处理田间残茬,可以从源头上减少病原菌的存活和累积,从而减轻病害的发生和流行^[114],如粉红黏帚菌(*Clonostachys rosea*)及芽孢杆菌等,对残茬上的病原菌具有较好的抑制效果^[115].

镰刀菌能产生厚垣孢子,可以在土壤中存活多年,通过连作,病原菌累积加重田间病害^[116].在作物生长周期中,存在对病原菌敏感的时期.此时是病原菌防治的关键期,对于防治效果和作物产量有着重要影响.小麦赤霉病是主要的小麦病害之一,每年可造成 10%~15% 的产量损失,严重时可达 20%~40%.小麦在扬花期对病原菌的侵染最为敏感,穗腐在小麦的整个生长发育时期最为常见^[117].解淀粉芽孢杆菌和乳杆菌可以在扬花期有效抑制病害发生^[118].

4.3 处理有机肥

有机肥是指主要来源于植物和(或)动物,经过发酵腐熟的含碳有机物料,具有改善土壤肥力、提供植物营养、提高作物品质的功能,但对于长期进行连作或复种造成的土传病原菌菌量累积所导致的植物病害加重作用有限.在有机肥中加入功能微生物,不仅可以有效的抑制病原微生物的生长和繁殖,还可以增加土壤微生物的多样性,调整微生物群落结构,促进土壤生态平衡,提高植株对有机质的利用效率^[119].

芽孢杆菌是被广泛应用的功能微生物之一,对多种植物病原微生物具有拮抗作用^[120].拜耳利用枯草芽孢杆菌开发了美国第一个生物杀真菌剂 Kodiak,可以有效地抑制植物根际病害病原菌镰刀菌的生长和繁殖^[120].目前制生物有机肥,枯草芽孢杆菌是应用较为广泛的功能微生物之一,不仅可以有效的提高作物的产量和品质,还可以有效改良土壤微生物环境^[121].

5 展望

由镰刀菌引起的枯萎病作为土传性病害,具有可以在土壤和病残体中越冬并逐年累积的特性,严重威胁农业的生产和发展.目前对镰刀菌进行生物防治主要有 2 个来源,即植物源和微生物源,其中筛选生防菌并制备成生防制剂是主要的镰刀菌生物防治策略.自 2000 年以来,国内外研究者对于镰刀菌枯萎病的生物防治研究进展迅速,但依然无法满足生产发展的需求.生防菌从发现到制备成生防制剂是一个漫长的过程,同时生防菌制备成生防制剂应用于大田复杂的环境,往往出现重复性差、效果不稳定的现象,这使得采用生物防治措施防治镰刀菌枯萎病推广缓慢.针对这一现象,可以从以下几点入手解决:

1) 扩大生防菌的筛选范围.从红树林、海洋、海底沉积物、火山口、温泉、堆肥、土壤、动植物及昆虫内生或体表等样品中筛选抗性好、稳定性强、易于培育繁殖的生防菌,增加市场可选择性.

2) 扩大生防菌的应用范围. 生防菌可通过多种方式发挥对病原菌的抑制作用, 对分离所得生防菌株接种, 检测防效, 检测生防菌分泌的次生代谢产物. 寻找与生防菌防治作用相关的基因及化合物, 研究其有效成分, 探索有效成分的作用机理和分子靶标, 进而指导微生物源生物农药的开发和应用.

3) 在挖掘生防菌时, 要针对不同的发育时期选择合适的生防菌.

4) 创造适宜的田间环境, 同时将多种生防机制的生防菌株结合起来, 提高对病害的综合防控能力.

镰刀菌的防治较为困难, 使用化学药剂依然是防治镰刀菌枯萎病的主要方法之一, 但随着化学药剂弊端的显现, 寻求安全、低毒、有效的方式防治镰刀菌枯萎病是人们的共同追求. 生物防治具有高选择性、高生态适应性、可开发资源丰富及不易使作物产生抗药性的特点, 符合当下可持续绿色发展的需求, 展现了良好的发展潜力. 但目前对于生防菌的研究还不够完善, 一些问题亟待解决. 随着可持续发展理念的深入人心, 未来研究还需在当下的基础上, 深入研究新生生防菌的生防机制, 对多种生防菌复配, 加快生物有机肥的研究及产业化开发进程, 使其达到生防效果全面、高效, 促进作物产量及品质的提升, 且可在田间持续发挥生防潜力. 将生物有机肥的施用与农业管理相配合, 促使采用生防菌进行生物防治的效果在田间应用时达到重复性高, 稳定性强的目标.

参考文献:

- [1] 高晓敏, 王璐钢, 马立国, 等. 尖孢镰刀菌致病机理和化感作用研究进展 [J]. 微生物学通报, 2014, 41(10): 2143-2148.
- [2] DEAN R, VAN KAN J A L, PRETORIUS Z A, et al. The Top 10 Fungal Pathogens in Molecular Plant Pathology [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2012, 13(4): 414-430.
- [3] 赵兰凤. 生物有机肥对香蕉枯萎病及土壤微生物学特性的影响研究 [D]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [4] 蓝江林, 苏明星, 葛慈斌, 等. 尖孢镰刀菌的分布与西瓜枯萎病病程的相关性 [J]. 中国农学通报, 2007, 23(12): 302-305.
- [5] 赵利英, 刘长文. 赣北地区棉花枯萎病的发生特点及综防措施 [J]. 现代园艺, 2018(13): 152-153.
- [6] 韦宝义. 南宁市香蕉主产区香蕉枯萎病发生情况调查研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2019.
- [7] 李晋, 普倩, 张帅帅, 等. 西瓜枯萎病多功能生防细菌的筛选和抗病效果 [J]. 浙江理工大学学报(自然科学版), 2021, 45(5): 685-690.
- [8] 王世伟, 王卿惠, 李小鹏, 等. 镰刀菌分子鉴定与重要应用的研究进展 [J]. 微生物学通报, 2018, 45(4): 907-919.
- [9] 李斌, 谢关林, 陈若霞, 等. 耕作与栽培方式对瓜类土壤细菌数量及枯萎病拮抗细菌分布的影响 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(10): 1937-1940.
- [10] 何晓明, 彭庆务, 王敏, 等. 我国节瓜遗传育种研究进展 [J]. 广东农业科学, 2021, 48(9): 1-11.
- [11] 张朝辉, 张广, 闫鹏, 等. 复配杀菌剂防治平菇尖孢镰刀菌病害的效果测定 [J]. 核农学报, 2021, 35(10): 2311-2318.
- [12] 蓝建荣, 黄杰豪, 黄石连, 等. 生防菌组合防控精品西瓜枯萎病的效果初探 [J]. 广东农业科学, 2022, 49(1): 94-104.
- [13] 张超, 文涛, 张媛, 等. 基于文献计量分析的镰刀菌枯萎病研究进展解析 [J]. 土壤学报, 2020, 57(5): 1280-1291.
- [14] 闫文雪, 石延霞, 李盼亮, 等. 大白菜枯萎病原镰刀菌种类的初步研究 [J]. 植物病理学报, 2018, 48(5): 587-593.
- [15] 李新风. 山西镰刀菌种类鉴定及遗传多样性分析研究 [D]. 太谷: 山西农业大学, 2013.
- [16] 苗圃. 河南省烟草真菌性根茎病害鉴定及黑胫病菌生理小种鉴定 [D]. 洛阳: 河南科技大学, 2013.
- [17] 刘锐. 小麦赤霉病生防菌的筛选与研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
- [18] MASSEE G. The "Sleepy Disease" of Tomatoes. [J]. *Garden Chronicles*: 707-708.

- [19] LAMONDIA J A. *Fusarium* Wilt of Tobacco [J]. Crop Protection, 2015, 73: 73-77.
- [20] 王立楠. 大豆重组自交系群体镰孢菌根腐病的抗病性评价及 QTL 分析 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2018.
- [21] 邓东. 三种豌豆病害病原菌鉴定 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [22] PLOETZ R C. *Fusarium* Wilt of Banana [J]. Phytopathology, 2015, 105(12): 1512-1521.
- [23] MARTYN R D. *Fusarium* Wilt of Watermelon: 120 Years of Research [J]. Horticultural Reviews, 2014, 42: 349-442.
- [24] OWEN J H. *Fusarium* Wilt of Cucumber. [J]. Phytopathology, 1955, 45(8): 435-439.
- [25] SMITH W G. Diseases of Field And Garden Crops [J].
- [26] ATKINSON G F. Some Diseases of Cotton. Agricultural Experiment Station of the Agricultural and Mechanical College, 1992.
- [27] 高萍, 李芳, 郭艳娥, 等. 丛枝菌根真菌和根瘤菌防控植物真菌病害的研究进展 [J]. 草地学报, 2017, 25(2): 236-242.
- [28] 方香玲, 张彩霞, 南志标. 紫花苜蓿镰刀菌根腐病研究进展 [J]. 草业学报, 2019, 28(12): 169-183.
- [29] 胡娴, 陈宸彤, 谢杨莹, 等. 钩状木霉菌的生物学特性及对腐皮镰刀菌的抑菌机理研究 [J]. 中国生物防治学报, 2022, 38(1): 81-87.
- [30] 文增叶, 李定华, 代梦瑶, 等. 三七根腐病病原菌尖孢镰刀菌的生物学特性分析 [J]. 中药材, 2019, 42(9): 1978-1984.
- [31] 敬雪敏, 罗英花, 秦忠成, 等. 尖孢镰刀菌生物学特性及杀菌剂毒力测定 [J]. 中国草地学报, 2019, 41(5): 144-151.
- [32] 康萍芝, 白小军, 张丽荣, 等. 尖孢镰刀菌黄瓜专化型生物学特性研究 [J]. 北方园艺, 2018(22): 65-69.
- [33] 李国良, 刘凤歧, 曲善民, 等. 苜蓿尖孢镰刀菌生物学特性研究 [J]. 黑龙江畜牧兽医, 2016(7): 142-143.
- [34] 屈佳欣, 方香玲. 植物病原真菌镰刀菌孢子形成与萌发机理研究进展 [J]. 中国草地学报, 2021, 43(8): 106-113.
- [35] 贵晓荷. 紫花苜蓿根腐病病原镰刀菌的生物学特性研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [36] 李晴, 柴霜, 冯千禧, 等. 植物内生菌在农作物方面的应用探析 [J]. 种子科技, 2021, 39(12): 8-9, 15.
- [37] 丁绍武, 张鹏, 刘梦铭. 植物内生菌对植物生长的影响研究进展 [J]. 现代农业科技, 2020(11): 132-134.
- [38] 陈泽斌, 靳松, 张永福, 等. 植物内生菌生物防治研究进展及存在的问题 [J]. 昆明学院学报, 2014, 36(3): 40-42, 47.
- [39] 柳春燕, 郭敏, 林学政, 陈靠山. 拟康氏木霉和枯草芽孢杆菌对黄瓜枯萎病的协同防治作用 [J]. 中国生物防治, 2005, 21(3): 206-208.
- [40] 扈进冬, 杨在东, 吴远征, 等. 哈茨木霉拌种对冬小麦生长、土传病害及根际真菌群落的影响 [J]. 植物保护, 2021, 47(5): 35-40.
- [41] HARMAN G E, HOWELL C R, VITERBO A, et al. Trichoderma Species—Opportunistic, Avirulent Plant Symbionts [J]. Nature Reviews Microbiology, 2004, 2(1): 43-56.
- [42] 张雯雯, 国振宇, 赵晓迪, 等. 木霉菌株挥发性物质拮抗尖孢镰刀菌的效果及其鉴定 [J]. 热带作物学报, 2017, 38(4): 704-715.
- [43] IIDA Y, OGATA A, KANDA H, et al. Biocontrol Activity of Nonpathogenic Strains of *Fusarium Oxysporum*: Colonization on the Root Surface to Overcome Nutritional Competition [J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 826677.
- [44] MANDEEL Q. Mechanisms Involved in Biological Control of *Fusarium* Wilt of Cucumber with Strains of Non-pathogenic *Fusarium Oxysporum* [J]. Phytopathology, 1991, 81(4): 462.
- [45] 董艳, 赵骞, 吕家兴, 等. 间作小麦和接种 AM 真菌协同提高蚕豆抗枯萎病能力和根际微生物碳代谢活性 [J]. 植物营养与肥料学报, 2019, 25(10): 1646-1656.
- [46] 黄咏明, 蒋迎春, 王志静, 等. 丛枝菌根真菌对植物根腐病的抑制效应及其机制 [J]. 应用生态学报, 2021, 32(5): 1890-1902.
- [47] 张晨曦, 田明慧, 杨硕, 等. 酸性土壤中丛枝菌根真菌菌剂多样性对玉米产量及其磷钾吸收的影响 [J]. 中国农业科学, 2022, 55(15): 2899-2910.
- [48] 索炎炎, 张翔, 司贤宗, 等. AM 真菌和根瘤菌对连作花生养分吸收及土壤微生物特性的影响 [J]. 中国土壤与肥料: 1-7.
- [49] WANG J, WANG G F, YANG L Y, et al. Effects of *Paecilomyces Lilacinus* Application and Intercropping

- on Controlling *Fusarium* Wilt of Banana [J]. Journal of Fruit Science, 2013.
- [50] 史怀, 朱育菁, 李芳, 等. 淡紫拟青霉 NH-PL-03 菌株的多糖及其对尖孢镰刀菌的抑制作用 [J]. 中国植保导刊, 2006, 26(9): 5-8.
- [51] ZOHRI A A, ABDEL-KAREEM M. Four Strains of Yeasts: as Effective Biocontrol Agents against both Growth and Mycotoxins Formation by Selected 11 Toxigenic Fungi. 2018.
- [52] WACHOWSKA U, STUPER-SZABLEWSKA K, PERKOWSKI J. Yeasts Isolated from Wheat Grain can Suppress *Fusarium* Head Blight and Decrease Trichothecene Concentrations in Bread Wheat and Durum Wheat Grain [J]. Polish Journal of Environmental Studies, 2020, 29(6): 4345-4360.
- [53] ABDEL-KAREEM M M, ZOHRI A N A, NASR S A E E. Novel Marine Yeast Strains as Plant Growth-Promoting Agents Improve Defense in Wheat (*Triticum Aestivum*) Against *Fusarium Oxysporum* [J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 2021, 128(4): 973-988.
- [54] FREIMOSER F M, RUEDA-MEJIA M P, TILOCCA B, et al. Biocontrol Yeasts: Mechanisms and Applications [J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2019, 35(10): 154.
- [55] 陈伟, 王小利, 付薇, 等. 黑麦草根际产铁载体细菌 HMGY6B 的筛选鉴定及对病原菌的拮抗作用 [J]. 微生物学通报, 2016, 43(10): 2207-2215.
- [56] DESHWAL V K, PANDEY P, KANG S C, et al. Rhizobia as a Biological Control Agent Against Soil Borne Plant Pathogenic *Fungi* [J]. Indian Journal of Experimental Biology, 2003, 41(10): 1160-1164.
- [57] 王为荣. 有益假单胞菌激发植物免疫反应的机理研究 [D]. 太原: 山西大学, 2021.
- [58] 张春媚, 徐明洁, 李雪威, 等. 绿针假单胞菌的研究进展及农业应用潜力 [J]. 微生物学报, 2022, 62(2): 391-402.
- [59] 郭蔓, 张朝正, 赵华. 贝莱斯芽孢杆菌抑尖孢镰刀菌脂肽类物质的鉴定 [J]. 中国酿造, 2021, 40(12): 35-39.
- [60] PALAZZINI J M, et al. *Bacillus Velezensis* RC 218 as a Biocontrol Agent to Reduce *Fusarium* Head Blight and Deoxynivalenol Accumulation: Genome Sequencing and Secondary Metabolite Cluster Profiles [J]. Microbiological Research, 2016, 192: 30-36.
- [61] 陈楠楠, 秦平伟, 尹珺伊, 等. 解淀粉芽孢杆菌抗菌机制研究进展 [J]. 中国微生物学杂志, 2018, 30(12): 1464-1469.
- [62] 陈羽娇, 余朝阁. 芽孢杆菌在植物病害防治中的应用及研究进展 [J]. 农机使用与维修, 2020(11): 39-40.
- [63] 王希, 刘佳, 暴增海, 等. 海洋多粘类芽孢杆菌 L₁₋₉ 菌株对黄瓜的促生作用和诱导抗性研究 [J]. 北方园艺, 2014(21): 133-137.
- [64] 张亮, 袁红, 段良霞, 等. 多粘类芽孢杆菌 LRS-1 对辣椒疫霉菌胁迫下根系分泌物的影响 [J]. 中国蔬菜, 2022(9): 80-86.
- [65] 刘守德, 刘华梅, 周莉, 等. 多粘类芽孢杆菌的研究进展 [J]. 武汉工程大学学报, 2022, 44(3): 237-243.
- [66] 李周坤. *Corallocooccus* sp. EGB 来源的糖苷水解酶的鉴定及其生物学功能研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [67] LI Z, YE X, CHEN P, et al. Antifungal Potential of *Corallocooccus* Sp. Strain EGB Against Plant Pathogenic Fungi [J]. Biological Control, 2017, 110: 10-17.
- [68] YE X F, LI Z K, LUO X, et al. A Predatory Myxobacterium Controls *Cucumber Fusarium* Wilt by Regulating the Soil Microbial Community [J]. Microbiome, 2020, 8(1): 49.
- [69] 佚名. 捕食性黏细菌防控土传枯萎病的机制被揭示 [J]. 蔬菜, 2020(5): 20.
- [70] 孙敏. 白刺链霉菌 (*Streptomyces albospinus*) CT205 次生代谢活性物质的结构鉴定及对尖孢镰刀菌的抑制作用 [D]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- [71] 路丹丹, 赵艳芳, 马正, 等. 龟裂链霉菌 M527 抗真菌物质的分离鉴定及其在黄瓜枯萎病防治中的应用 [J]. 中国生物防治学报, 2016, 32(6): 783-787.
- [72] 李鸿坤, 米佳雯, 池明, 等. 放线菌菌株 HJG-5 生防剂型的研制及对黄瓜枯萎病的防治效果 [J]. 西北农业学报, 2020, 29(7): 1087-1094.
- [73] 圆圆, 张虹, 苏道拉呼, 等. 抑制黄瓜枯萎病的链霉菌 S-101 及其生防作用研究 [J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(5): 813-820.
- [74] 张盼盼, 秦盛, 袁博, 等. 南方红豆杉内生及根际放线菌多样性及其生物活性 [J]. 微生物学报, 2016, 56(2): 241-252.
- [75] 李载渊, 廖东奇, 陈汉清, 等. 一株拮抗香蕉枯萎镰刀菌稀有放线菌的分离及鉴定 [J]. 基因组学与应用生物

- 学, 2010, 29(2): 303-309.
- [76] 高振峰, 赵佳. 微白黄链霉菌 G-1 发酵液抗真菌特性研究和发酵条件优化 [J]. 生物技术通报, 2021, 37(3): 53-64.
- [77] 杨可. 贝莱斯芽孢杆菌 TCS001 发酵条件优化及其生防作用研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.
- [78] 何宇, 吕卫光, 张娟琴, 等. 生防菌对稻瘟病害控制的研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2021, 49(21): 40-46.
- [79] 吴欢欢. 解淀粉芽孢杆菌 ZJ6-6 对香蕉枯萎病的生防特性研究 [D]. 广州: 华南农业大学, 2019.
- [80] 侯圆圆. 绿针假单胞菌 G5 菌株对苦瓜和黄瓜枯萎病防治技术初探 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2017.
- [81] 孙宗苹, 余梅霞, 刘晓玉, 等. 粘帚霉菌在农业上的应用研究进展 [J]. 中国细胞生物学学报, 2021, 43(11): 2235-2244.
- [82] 杨倩, 薛璐, 郭慧, 等. 植物根际促生菌防治黄瓜枯萎病的研究进展 [J]. 中国瓜菜, 2022, 35(1): 1-8.
- [83] 范江龙, 李欣蕊, 席雪冬. 小麦赤霉病生物防治研究进展 [J]. 生物加工过程, 2021, 19(4): 420-431.
- [84] 崔晓, 徐艳霞, 刘俊杰, 等. 芽孢杆菌在农业生产中的应用 [J]. 土壤与作物, 2019, 8(1): 32-42.
- [85] 王纯婷. 产酶溶杆菌抗菌活性物质产率促进及其应用 [D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [86] 林福呈, 李德葆. 枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*)_{S₉} 对植物病原真菌的溶菌作用 [J]. 植物病理学报, 2003, 33(2): 174-177.
- [87] 代玉立. 枯草芽孢杆菌菌株 RSS-1 对油菜菌核病菌的生防作用及其机制研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2015.
- [88] 王卫雄, 沈博, 贾洪柏, 等. 根际生防菌群的应用及其防病增效的潜在机制 [J]. 生物技术通报, 2020, 36(9): 31-41.
- [89] 陈晓龙. 陕北木枣根际微生物多样性分析及复合菌剂探究 [D]. 延安: 延安大学, 2021.
- [90] 王永阳. 防治苦瓜枯萎病的木霉菌株分离鉴定、定殖检测及其防病促生机理 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- [91] 张亮, 盛浩, 袁红, 等. 荧光假单胞菌诱导番茄抗枯萎病的 ISR 研究 [J]. 土壤, 2018, 50(5): 1055-1060.
- [92] ZHOU J G, MU Q, WANG X Y, et al. Multilayered Synergistic Regulation of Phytoalexin Biosynthesis by Ethylene, Jasmonate, and MAPK Signaling Pathways in Arabidopsis [J]. The Plant Cell, 2022, 34(8): 3066-3087.
- [93] 曹阳. 水稻立枯病拮抗内生菌分离及其代谢组学的研究 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2021.
- [94] 赵志祥, 严婉荣, 王宝, 等. 芽孢杆菌 Ya-1 诱导辣椒防御酶活性提高和相关抗病基因的表达 [J]. 分子植物育种, 2022, 20(8): 2699-2706.
- [95] 赵欣. 解淀粉芽孢杆菌 HRH317 抑制串珠镰孢菌侵染玉米幼苗的机理研究 [D]. 太谷: 山西农业大学, 2020.
- [96] JING J Y, GAO W, CHENG L G, et al. Harnessing Root-Foraging Capacity to Improve Nutrient-Use Efficiency for Sustainable Maize Production [J]. Field Crops Research, 2022, 279: 108462.
- [97] 张婷, 张玲, 张莹莹, 等. 植物促生菌在农作物上的应用进展 [J]. 河北农业科学, 2022, 26(3): 33-37.
- [98] HAMID B, ZAMAN M, FAROOQ S, et al. Bacterial Plant Biostimulants: A Sustainable Way towards Improving Growth, Productivity and Health of Crops [J]. Sustainability, 2021, 13(5): 2856.
- [99] VETRANO F, MICELI C, ANGILERI V, et al. Effect of Bacterial Inoculum and Fertigation Management on Nursery and Field Production of Lettuce Plants [J]. Agronomy, 2020, 10(10): 1477.
- [100] ISLAM S, AKANDA A, PROVA A, et al. Isolation and Identification of Plant Growth Promoting Rhizobacteria from Cucumber Rhizosphere and Their Effect on Plant Growth Promotion and Disease Suppression [J]. Front Microbiol, 2016.
- [101] 迟惠荣, 张亚惠, 曾欣, 等. 多花黄精内生贝莱斯芽孢杆菌的分离鉴定及其抗菌与促生作用分析 [J]. 植物保护, 2019, 45(4): 122-131.
- [102] 姚晓远. 影响烟草根腐病发生的微生态机制及其调控研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2019.
- [103] 杜佳阳. 根系分泌物对拟南芥根际微生物的影响 [D]. 深圳: 中国科学院大学(中国科学院深圳先进技术研究院), 2022.
- [104] CHATTERTON S, YANG H E, POLO R O, et al. Bacterial and Fungal Communities, but not Physicochemical Properties, of Soil Differ According to Root Rot Status of Pea [J]. Pedobiologia, 2021, 84: 150705.
- [105] 庄晔, 王娟. 生物炭和肥料配施对土壤理化特性和作物生长影响的研究综述 [J]. 水利与建筑工程学报, 2021, 19(4): 186-193.
- [106] 魏国胜, 周恒, 朱杰, 等. 土壤 pH 值对烟草根茎部病害的影响 [J]. 江苏农业科学, 2011, 39(1): 140-143.
- [107] 辛秀竹, 刘豆豆, 石怡彤, 等. 禾谷镰刀菌对小麦种子萌发及幼苗形态的影响 [J]. 河北农业科学, 2021, 25(1): 66-69.

- [108] 吴学宏, 韩鲁明, 陈倩, 等. 西瓜种传镰刀菌形态和分子鉴定及其对种子发芽的影响 [J]. 植物病理学报, 2009, 39(2): 118-124.
- [109] GONALVES D C , QUEIROZ V , COSTA A V , et al. Reduction of Fusarium Wilt Symptoms in Tomato Seedlings Following Seed Treatment with *Origanum Vulgare* L. Essential Oil and Carvacrol [J]. Crop Protection, 2021, 141: 105487.
- [110] LAMICHHANE J R, YOU M P, LAUDINOT V, et al. Revisiting Sustainability of Fungicide Seed Treatments for Field Crops [J]. Plant Disease, 2020, 104(3): 610-623.
- [111] KUMAR H, DUBEY R C , MAHESHWARID K. Seed-Coating Fenugreek with Burkholderia Rhizobacteria Enhances Yield in Field Trials and can Combat Fusarium Wilt [J]. Rhizosphere, 2017, 3: 92-99.
- [112] LEEMAN M, PELT J A V, HENDRICKX M J, et al. Biocontrol of Fusarium Wilt of Radish in Commercial Greenhouse Trials by Seed Treatment with *Pseudomonas fluorescens* WCS374 [J]. Phytopathology, 1995, 85(10): 1301.
- [113] 黄贻杰, 董林林, 尉广飞, 等. 抗人参根腐病生防菌剂的研发与评价 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2022, 28(2): 182-190.
- [114] LUONGO L, GALLI M, CORAZZA L, et al. Potential of Fungal Antagonists for Biocontrol of *Fusarium* spp. in Wheat and Maize through Competition in Crop Debris [J]. Biocontrol Science and Technology, 2005, 15(3): 229-242.
- [115] PALAZZINI J M, GROENENBOOM-DE HAAS B H, TORRES A M, et al. Biocontrol and Population Dynamics of *Fusarium* spp. on Wheat Stubble in Argentina [J]. Plant Pathology, 2013, 62(4): 859-866.
- [116] 戴亚静. 香蕉镰刀菌枯萎病生防菌的筛选及其根际定殖研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2018.
- [117] 张曼玉. 小麦赤霉病菌孢子释放规律研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2021.
- [118] BAFFONI L, GAGGIA F, DALANAJ N, et al. Microbial Inoculants for the Biocontrol of *Fusarium* spp. in Durum Wheat [J]. BMC Microbiology, 2015, 15: 242.
- [119] 熊维亮, 张宗锦, 赵明珠, 等. 生防菌剂与不同有机肥复配对植烟土壤微生物区系的影响 [J]. 农学学报, 2019, 9(1): 21-25, 81.
- [120] 柯杨, 李勃, 齐凡. 芽孢杆菌在植物真菌病害防治中的应用 [J]. 保鲜与加工, 2012, 12(5): 39-43, 47.
- [121] 李迪秦, 龚湛武, 李玉辉, 等. 复合生物有机肥对烤烟光合生理特性及土壤微生物的影响 [J]. 中国农业科技导报, 2017, 19(9): 109-116.

责任编辑 苏荣艳