

芽孢杆菌拮抗镰孢菌机制的研究进展

白亚男, 周蓉, 虞悦, 闫新利, 卜元卿, 戴传超

引用本文:

白亚男, 周蓉, 虞悦, 闫新利, 卜元卿, 戴传超. 芽孢杆菌拮抗镰孢菌机制的研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(12): 2787-2796.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2022-1001>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

北苍术根腐病原菌分离鉴定及其生防菌筛选

李超楠, 李洪涛, 李运朝, 李俊花, 及华, 章丽, 王琳

农业环境科学学报. 2022, 41(12): 2824-2830 <https://doi.org/10.11654/jaes.2022-1131>

醋糟生物炭对尖孢镰刀菌胁迫下番茄系统抗性的影响

裴广鹏, 李俞昕, 朱宇恩, 刘伟, 李华

农业环境科学学报. 2022, 41(2): 267-276 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0881>

腐殖酸配施壳聚糖调控设施番茄土壤细菌群落

鲍莹, 严梦圆, 吴萌, 李桂龙, 刘凯, 李忠佩

农业环境科学学报. 2022, 41(12): 2772-2778 <https://doi.org/10.11654/jaes.2022-1063>

mVOCs在根际免疫中的研究进展及思考

王佳宁, 韦中, RAZAWaseem, 江高飞, 徐阳春, 沈其荣

农业环境科学学报. 2022, 41(4): 691-699 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-1018>

EDTA对铅胁迫下狗牙根根际土壤质量及微生物的影响

姜冉冉, 江润海, 朱城强, 侯秀丽

农业环境科学学报. 2022, 41(12): 2722-2732 <https://doi.org/10.11654/jaes.2022-1123>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

白亚男, 周蓉, 虞悦, 等. 芽孢杆菌拮抗镰孢菌机制的研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(12): 2787-2796.

BAI Y N, ZHOU R, YU Y, et al. Advances in understanding the antagonistic mechanism of *Bacillus* against *Fusarium*[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(12): 2787-2796.



开放科学 OSID

芽孢杆菌拮抗镰孢菌机制的研究进展

白亚男^{1,2}, 周蓉², 虞悦², 闫新利², 卜元卿^{2,3*}, 戴传超^{1*}

(1. 南京师范大学生命科学学院, 南京 210023; 2. 生态环境部南京环境科学研究所 国家环境保护农药环境评价与污染控制重点实验室, 南京 210042; 3. 南京信息工程大学江苏省大气环境与装备技术协同创新中心, 南京 210044)

摘要: 镰孢菌(*Fusarium*)分泌多种真菌毒素引起的枯萎病、赤霉病、根腐病和穗腐病等植物病害,造成重大的作物生产损失。化学防治是防治镰孢菌的重要手段,但其带来的镰孢菌抗性和生态环境污染等问题,严重制约了农业可持续发展。在病害管理中使用生物防治剂来控制镰孢菌引起的植物病害提供了一种安全、有效和可持续的手段,因此生物防治具有比化学防治更深远的优势。在生物防治剂中使用最广泛的生防微生物是芽孢杆菌属(*Bacillus*)的成员,其可通过多种机制为植物提供有效控制镰孢菌入侵的方案。芽孢杆菌作为一种优良生物防治剂已被广泛研究,其可通过生态位竞争、产生抗菌物质、诱导植物系统抗性和塑造根际健康微生物组来拮抗镰孢菌侵染,本文从以上4个方面对芽孢杆菌拮抗镰孢菌的机制进行综述,为农业生产中芽孢杆菌防治镰孢菌病害的研究提供参考。

关键词: 芽孢杆菌; 镰孢菌; 代谢产物; 机制

中图分类号: S476.1 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2022)12-2787-10 doi:10.11654/jaes.2022-1001

Advances in understanding the antagonistic mechanism of *Bacillus* against *Fusarium*

BAI Yanan^{1,2}, ZHOU Rong², YU Yue², YAN Xinli², BU Yuanqing^{2,3*}, DAI Chuanchao^{1*}

(1. College of Life Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China; 2. State Environmental Protection Key Laboratory of Pesticide Environmental Assessment and Pollution Control, Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042, China; 3. Jiangsu Collaborative Innovation Center of Atmospheric Environment and Equipment Technology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: A variety of mycotoxins secreted by *Fusarium* cause plant diseases, such as *Fusarium* wilt, *Fusarium* head blight, root rot, and ear rot, resulting in significant crop production losses. Chemical control is an important means to prevent and control *Fusarium*, but the sustainable development of agriculture is severely restricted due to the problems of *Fusarium* resistance and environmental pollution. The use of biological control agents in disease management provides an effective, safe, and sustainable means of controlling plant diseases caused by *Fusarium*, with far-reaching advantages over chemical control. The most widely used organisms in biocontrol agents are members of the genus *Bacillus*. These species provide plants with an effective regimen for controlling the invasion of infectious agents by a variety of mechanisms. As an excellent biocontrol agent, *Bacillus* species have been widely studied to antagonize *Fusarium* infections through niche competition, the production of antimicrobial substances, the induction of plant system resistance, and the development of a healthy rhizosphere microbiome, but these studies have rarely been reviewed. Therefore, this paper summarizes the mechanism whereby *Bacillus* antagonizes *Fusarium* from the above four aspects, and provides a reference for research into the prevention of *Fusarium* disease by *Bacillus* in agricultural production.

Keywords: *Bacillus*; *Fusarium*; metabolite; mechanism

收稿日期: 2022-10-10 录用日期: 2022-12-08

作者简介: 白亚男(1998—),女,安徽蚌埠市,硕士研究生,从事微生物生态与环境毒理学研究。E-mail: yananbw@163.com

*通信作者: 卜元卿 E-mail: byq@nies.org; 戴传超 E-mail: daichuanchao@njnu.edu.cn

基金项目: 生态环境部农村与农村环境保护监督管理事业基金项目; 国家重点研发计划项目(2017YFD0800705)

Project supported: Rural and Agriculture Environmental Protection Project of Ministry Ecology and Environment; The National Key Research and Development Program of China(2017YFD0800705)

随着集约化农业的发展,土传真菌病害已经在全球大面积爆发。由这些土传真菌病原体导致的枯萎病、赤霉病、根腐病、穗腐病、恶苗病、白粉病和青枯病等给农业生产带来了重大损失,严重制约了高效农业的发展。其中由镰孢菌造成的大豆枯萎病、小麦赤霉病、水稻根腐病和玉米穗腐病等土传病害呈不断加重的趋势,已成为影响我国作物产量和品质的重要因素,对农业可持续发展造成巨大威胁^[1]。

镰孢菌是一类世界性分布的、具有毁灭性的丝状真菌病原体,其宿主范围广(如小麦、水稻、大豆、花生、茄子、番茄、西瓜、香蕉、当归和棉花等),含有多种专化型的生理小种,可分泌多种致病因子,如镰孢菌酸、白僵菌素、镰孢菌素、脱氢镰孢菌酸、伏马毒素、串珠镰孢菌素、脱氧雪腐镰孢菌烯醇以及玉米赤霉酮等,这些致病因子作为侵染宿主植物的信号物质^[2],与宿主植物细胞膜上的特定蛋白质结合,从而损伤宿主植物细胞膜,导致宿主植物形态变化,为镰孢菌的定殖打下基础^[3]。镰孢菌分泌果胶酶、纤维素酶和半纤维素酶等细胞壁降解酶降解植物细胞壁,突破屏障入侵宿主植物,作用于宿主植物生命周期的多个阶段和多种器官(包括根、茎、花和头等),依靠植物释放出的营养物质进行生长繁殖,引起宿主植物的根腐、茎腐、花腐和穗腐等多种病害,造成宿主植物萎蔫死亡^[4-5]。同时镰孢菌在土壤中以生命力顽强的菌丝体、厚垣孢子和菌核的形式存活,可以在土壤中越冬并存活多年,并且会随着空气、雨水、灌溉、农事操作等途径进行传播,一旦温湿度适宜,病害就会在短期内流行、暴发,严重影响本地作物的产量和品质^[6-7]。为了预防或控制镰孢菌入侵,解决农业上由镰孢菌造成的作物生产损失,研究人员已采取了选育抗性品种、生产转基因抗性植物、土壤熏蒸和化学杀菌剂等^[8-10]多种办法。其中,选育抗病品种周期长、成本高、抗病遗传规律复杂,且镰孢菌经常进化成新的生理小种以克服宿主植物的抗性;转基因产品的生物安全性也受到广泛质疑^[11]。因此,在缺乏有效且经济可行的替代品的情况下,种植者仍然严重依赖土壤熏蒸和化学杀菌剂防治镰孢菌引起的土传病害,但是长期大量使用化学物质不仅造成农药残留和环境污染,威胁人体健康,而且还增加了镰孢菌的抗药性,造成农药使用剂量和植物病害程度不断增加的恶性循环。

生物农药因其环境友好、安全有效、产品无残留、对病原菌特异性强等特点,正在被逐步应用于土传病害防治,其核心思想是利用生防菌调控根际微生态。

生防菌可分解和转化营养元素供宿主植物利用,提高宿主植物品质,增加产量;也可在宿主植物根际定殖生长,形成生物屏障或分泌抗菌物质等保障宿主植物免受病原菌侵害^[12]。理想的生防菌应具备定殖能力强和抑菌谱广以及对环境安全等特点。目前应用于病害防治的生防菌主要有芽孢杆菌和假单胞菌,芽孢杆菌因可形成耐热抗逆的芽孢,而使其在生物防治领域优于其他有益微生物。一方面,这种能力使芽孢杆菌能够忍受不利的环境条件;另一方面,从农业生物技术的角度来看,它有利于配制成长期稳定保存的白色干粉,有效促进多种植物生长和防治多种植物病害。同时芽孢杆菌也是微生态环境中的优势种群,是目前天然活性产物和微生物菌剂的重要资源。而假单胞菌因无法产生芽孢等抗逆性强的休眠体,因此应用远不及芽孢杆菌^[13]。

芽孢杆菌作为一种有益的植物生长促进菌,具有种类多、来源广、易于培养、繁殖力强、抗逆性强、风险低和理化性质稳定等特点^[14-15],可帮助植物获取氮和磷等营养物质,促进植物激素合成,提高宿主植物养分利用率,增强宿主植物对生物和非生物胁迫的耐受性,已被应用于镰孢菌引起的作物病害防治和农田环境污染管理^[16-18]。研究报道,枯草芽孢杆菌^[19]、蜡样芽孢杆菌^[20]、解淀粉芽孢杆菌^[21]、贝莱斯芽孢杆菌^[22]等多种芽孢杆菌可通过竞争生态位、产生抗菌物质、诱导植物系统抗性和塑造根际健康微生物组对镰孢菌引起的植物病害进行控制^[23]。尽管芽孢杆菌拮抗镰孢菌的机制已被广泛研究,但这些机制很少得到综述。因此,本文从以上4个方面对芽孢杆菌拮抗镰孢菌的机制进行综述(图1),以期有助于进一步评价和改进农业中土传病害的生物防治。

1 空间位点竞争和营养物质竞争

由于缺乏自然资源(如空间和养分),同一环境中的两种或两种以上微生物之间存在空间位点竞争和营养物质竞争。竞争定殖空间和建立与根强有力的相互作用是芽孢杆菌有效抵抗镰孢菌侵染的先决条件^[24-25]。在植物根际,除初始接种生防菌数量外,土壤中生防菌的定殖主要取决于生防菌对植物根系分泌物的趋化性、生防菌的运动能力以及生防菌生物膜的形成能力^[26]。从植物根系分泌物中分离的苹果酸、有机酸和D-半乳糖等可明显诱导芽孢杆菌的趋化反应,通过趋化作用介导的定向运动进一步促进了芽孢杆菌在植物根部的有效定殖^[27-29]。研究发现荧光假

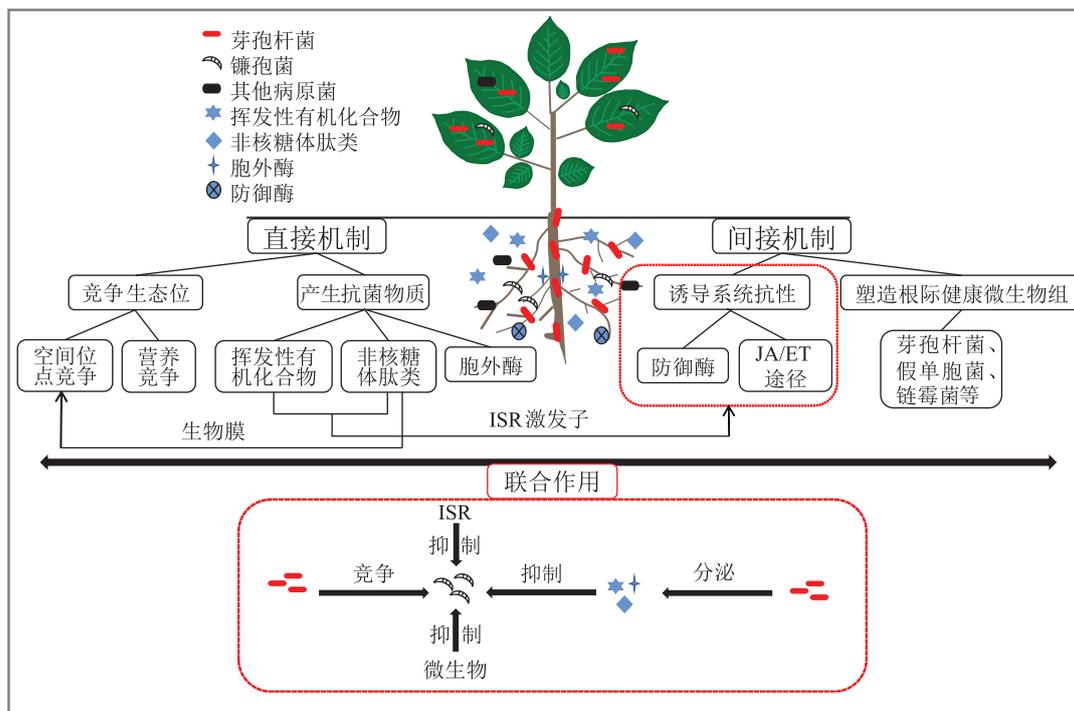


图1 芽孢杆菌拮抗镰孢菌的机制

Figure 1 Antagonistic mechanism of *Bacillus* against *Fusarium*

单胞菌和恶臭假单胞菌的趋化基因和运动基因也能够显著响应植物根系分泌物的诱导^[30]。但芽孢杆菌运动能力更强,可以通过调节鞭毛的旋转在环境中移动,更早地到达植物根系,并迅速在植物表面定殖以垄断资源。研究报道,在体外实验中链霉菌属也能抑制镰孢菌的生长,但链霉菌是固着细菌,运动性较差,需要通过直接附着于芽孢杆菌的鞭毛,以一种“搭便车”的方式定殖在植物根系,这极大限制了其防治病害的能力,且到目前为止,对霉菌属的研究主要限于体外条件,很少进行盆栽实验^[31]。此外,芽孢杆菌以植物内生菌的形式存在,能在植物根系形成比假单胞菌更致密的生物膜,并定殖于与植物病原菌类似的生态位,在病原菌到达生存位点或潜在的侵染位点前优先占领空间,阻碍病原菌入侵,减少病原菌毒素的产生,使病原菌失去物理空间竞争优势,进而抑制其生长^[32-34]。BACON等^[35]从玉米体内分离的枯草芽孢杆菌与串珠镰孢菌具有相同的生态位点,生防芽孢杆菌能在玉米体内迅速定殖和繁衍,有效降低串珠镰孢菌及其毒素的积累。娄义等^[36]在用枯草芽孢杆菌Bs10、解淀粉芽孢杆菌Ba12和索诺拉沙漠芽孢杆菌B110处理番茄时发现,优势甲基营养型芽孢杆菌显著富集,而病原真菌腐皮镰孢菌和尖刀镰孢菌的数量显著减少,3种芽孢杆菌通过空间位点竞争进一步提高番茄抗性,促进番茄生长。

营养物质竞争以空间位点竞争为前提,主要是指芽孢杆菌在植物根部定殖后与病原菌争夺空气、水分、氨基酸、无机盐以及氮、磷、钾、铁等各种营养元素^[24,37]。例如:一方面,当处于低铁胁迫的环境时,芽孢杆菌分泌嗜铁素,有助于从根际的矿物质和有机化合物中溶解铁,与病原菌竞争铁离子,降低病原菌对铁的可利用性^[12];另一方面,芽孢杆菌产生的嗜铁素结合复合物中的 Fe^{3+} ,将 Fe^{3+} 还原为 Fe^{2+} ,然后进入植物,促进植物对养分的吸收^[38]。XIAN等^[39]从海南岛橡胶树根际土壤中分离得到1株枯草芽孢杆菌CAS15,其产生的儿茶酚型嗜铁素能抑制镰孢菌的生长。HASMIK等^[40]的研究发现,蜡样芽孢杆菌在缺铁条件下可以产生两种嗜铁素,在补充外源铁后使菌株的生物膜形成能力增强,从而有利于与病原菌的生态位竞争。

因此,在植物根系分泌物的诱导下,芽孢杆菌快速向植物根系趋化运动,到达植物根系后,迅速繁殖并形成大量生物膜,占据大量空间位点,剥夺镰孢菌生长的空间和所必需的各种营养物质,从而抑制镰孢菌的侵害作用。

2 产生抗菌物质

许多芽孢杆菌属物种具有合成大量次级代谢产物的能力,这些次级代谢产物在对许多有害微生物的抗菌作用中起着关键作用,如挥发性有机化合物、非

核糖体肽和抗菌蛋白等,它们会攻击病原菌细胞膜,离解并消融细胞壁,引起细胞膜崩解或渗透压失衡,使原生质凝集和细胞内容物外溢,从而诱导细胞死亡^[41]。

2.1 挥发性有机化合物(VOCs)

芽孢杆菌能通过不同的代谢途径产生多种多样的挥发性有机化合物(VOCs),这些VOCs通过土壤孔隙中的空气扩散^[42],参与食物链的生物转化、必需元素的生物化学循环、生理代谢反应,触发某些信号途径或防御机制^[43]以及抑制病原菌生长,这种拮抗作用可以反映自然环境中的竞争压力,从而对其他感知信号的生物体产生积极或消极影响,刺激或抑制特定微生物种群的增长^[44]。

研究发现,在芽孢杆菌菌株中VOCs的产生是普遍的。YUAN等^[45]报道解淀粉芽孢杆菌NJN-6产生的36种VOCs中包括12种苯类、7种烷烃类、3种醇类、7种酮类、2种醛类、3种萘类、1种酯类和1种醚类化合物,在使用200 μg 苯并噻唑酚、2,3,6-三甲基酚、2-壬酮或2-癸酮处理时会完全抑制香蕉枯萎病菌菌丝的生长和孢子的萌发。解淀粉芽孢杆菌W19产生的苯类、酮类、烷烃类和萘类等18种VOCs中有17种对香蕉枯萎病菌具有显著的拮抗作用^[46]。解淀粉芽孢杆菌BEB17产生的VOCs对香蕉枯萎病菌的抑制率约为66.86%,并能抑制其孢子萌发,使菌丝缢缩膨大,细胞膜被破坏^[47]。蜡状芽孢杆菌MH778713产生的三十一烷烃和2,4-二叔丁基苯酚含量在平板上达到400 μg时对番茄枯萎病菌具有明显的抑制作用^[48]。2017年,德国罗斯托克大学发布了微生物可挥发性有机物数据库mVOC2.0 (<http://bioinformatics.charite.de/mvoc>),其中记载的数据显示芽孢杆菌VOCs中几乎70%是脂肪酸衍生物(醇、酮、烷烃、醛、烯烃和酸),其次是含硫和含氮化合物^[49]。研究发现,主要起作用的VOCs包括苯、酚、酮和烷烃等,但VOCs的数量和化合物组成在不同芽孢杆菌菌株间不同,且其还受到多种环境因素影响^[50]。

2.2 非核糖体肽类(NRPs)

芽孢杆菌含有巨大的用于生产脂肽类抗生素的生物合成基因簇,这些脂肽类抗生素是防治植物病害的万能武器。目前,在芽孢杆菌中研究较多的脂肽类化合物主要包括伊枯草菌素(iturins,包括iturin A、C、D、E, bacillomycin D、F、L, mycosubtilin 和 mojaven-sin)、表面活性素(surfactins,包括surfactin A、B、C)和丰原素(fengycins,包括fengycin A、B, plipastatin)三大

家族。

芽孢杆菌产生的伊枯草菌素家族可在镰孢菌表面形成K⁺和其他重要离子泄露的孔洞,从而导致镰孢菌细胞质泄漏^[51]、改变磷脂裹泡的曲率^[52]、通过膜附着插入改变细胞膜的通透性^[53],与细胞内靶标(如磷脂单层、脂质单层、胆固醇和麦角甾醇单层)发生相互作用^[54-55],诱导镰孢菌清除活性氧的基因下调,使合成脱氧雪腐镰孢菌烯醇的基因上调,蛋白激酶MGV1和HOG1的磷酸化增加,促使禾谷镰孢菌的菌丝和分生孢子的质膜和细胞壁发生形态学变化^[56],从而起到抑制镰孢菌的作用。此外,XU等^[57]的研究发现,bacillibactin D也可显著提高膜蛋白激酶的转录水平,使Spo0A~P的水平升高,引发生物膜形成中其他重要因子的表达。

袁青松^[58]发现丰原素可直接作用于禾谷镰孢菌菌丝的生长点,诱导甘油的合成以控制禾谷镰孢菌的渗透压,引起菌丝和分生孢子细胞壁的穿孔,破坏细胞膜中麦角固醇的生物合成,抑制细胞壁形成,使菌丝细胞质和细胞膜产生间隙,最终引起细胞活力的丧失。此外,伊枯草菌素和丰原素还能显著抑制脱氧雪腐镰孢菌烯醇合成关键基因的表达,降低禾谷镰孢菌毒素-脱氧雪腐镰孢菌烯醇在小麦穗上的积累^[59-60]。胡梁斌等^[61]在荧光显微镜下采用PI染色等技术方法,发现丰原素使串珠镰孢菌菌丝顶端破裂、细胞膜受损和磷脂酶A2的活性受到抑制。此外,丰原素的抑菌活性还会因为卵磷脂的添加而受到明显的拮抗,说明丰原素在膜上的作用靶标很可能是卵磷脂^[62]。GONG等^[59]发现plipastatin通过使禾谷镰孢菌菌丝发生空泡化、菌丝缠绕凝结来阻碍菌丝正常分枝,导致菌丝畸形,从而对禾谷镰孢菌表现出良好的拮抗活性。

表面活性素家族是通过在细胞膜上形成导致K⁺泄露的孔,膜蛋白激酶磷酸化Spo0A感知和响应K⁺的泄露,控制参与镰孢菌生物膜形成基因的表达或与镰孢菌生物膜中的麦角固醇相互作用,破坏镰孢菌生物膜结构,导致渗透压变化,引起细胞裂解死亡,从而抑制镰孢菌生长^[60,63-64]。KRISHNAN等^[65]发现芽孢杆菌产生的表面活性素可通过降解串珠镰孢菌的基因组DNA、显著降低串珠镰孢菌中谷胱甘肽的含量,抑制串珠镰孢菌的生长。研究表明,芽孢杆菌产生的三大脂肽类抗生素并不是单独发挥作用,而是具有协同抑制镰孢菌的能力。陈梅春等^[66]发现地衣芽孢杆菌FJAT-4产生的表面活性素达到一定含量时,能增强丰原素抑制尖刀镰孢菌的能力。KIM等^[67]发现解淀

粉芽孢杆菌JCK-12产生的三类脂肽类抗生素混合使用比单独使用对禾谷镰孢菌的抑制效果更强。

除了上述三大类脂肽类抗生素家族外,还有多种脂肽类抗生素也被陆续发现和研究。例如,SARKAR等^[68]的研究发现由芽孢杆菌产生的 oligomycin A、kanosamine、zwittermicin A 和 xanthobaccin 也显示出对根际病原真菌的拮抗作用。解淀粉芽孢杆菌 NJN-6 分泌的大环内酯类物质 macrolactin A 及其衍生物对尖刀镰孢菌有明显的拮抗作用^[69]。解淀粉芽孢杆菌 LZN01 分泌的多球壳菌素是一种具有抗真菌活性的天然产物,可以在体外破坏丝氨酸棕榈酰转移酶活性,诱导尖刀镰孢菌中一些与膜和蛋白相关基因表达紊乱,从而降低尖刀镰孢菌的致病性^[70]。

2.3 分泌胞外酶

芽孢杆菌产生的细胞壁降解酶类是一类重要的抗菌蛋白,主要包括纤维素酶、蛋白酶、淀粉酶和几丁质酶等,这些酶对镰孢菌具有明显的抑制作用。SARKAR 等^[68]发现解淀粉芽孢杆菌 B501 与枯草芽孢杆菌 PCL1605、PCL1608 产生的蛋白酶对尖刀镰孢菌的菌丝生长和尖刀镰孢菌细胞壁的糖蛋白及核糖体蛋白合成具有明显的抑制作用,可阻碍镰孢菌的生长^[71]。GULERIA 等^[72]从解淀粉芽孢杆菌 SP1 基因组 DNA 中扩增出的一个碱性蛋白酶基因参与了尖刀镰孢菌的有效生物防治。经体外实验证实,纯化的蛋白酶对镰孢菌的抑制率为 35.07%。邢介帅等^[73]从高产蛋白酶的枯草芽孢杆菌 T2 发酵液中分离纯化出一种分子量约为 29.0 kD 的蛋白酶,其也对棉花枯萎病菌的孢子萌发和菌丝生长有明显抑制作用。研究报道,微生物所产生的几丁质酶一方面能降解真菌细胞壁的主要成分几丁质,从而破坏真菌的细胞壁,使病原菌生长受阻,另一方面可破坏病菌菌丝尖端新合成的几丁质,从而使菌丝停止生长、缢缩畸形甚至解体消解^[74]。SWAIN 等^[75]进行扫描电镜研究时发现枯草芽孢杆菌 CM1 和 CM3 产生的几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶使尖刀镰孢菌菌丝发生扭曲变形。苏云金芽孢杆菌 H3 产生的固定化几丁质酶颗粒对禾谷镰孢菌和尖刀镰孢菌的抑菌率分别为 50.0% 和 55.8%。用游离几丁质酶和固定化几丁质酶颗粒处理水稻幼苗时,水稻防御酶苯丙氨酸解氨酶和过氧化物酶活性显著提高^[76]。张新建等^[77]将几丁质酶基因与大肠杆菌-芽孢杆菌穿梭质粒 pHY300PLK 连接,将获得的重组质粒 pHYChi113 转入含有内切葡聚糖酶活性的巨大芽孢杆菌 Ap25 中,获得的工程菌株对禾谷镰孢菌和尖刀

镰孢菌的拮抗性能明显提高,其对棉花枯萎病的防治效果达到 58.21%,比原始菌株生防效果提高了 21.28%。VEGA 等^[78]从苏云金芽孢杆菌鲎泽亚种发酵上清液中首次纯化出 66 kDa 的几丁质酶,并发现其对镰孢菌具有抑制作用,这为下一步研究蛋白酶和几丁质酶等的作用机制提供了科学依据。

综上所述,芽孢杆菌会通过分泌一种或多种挥发性有机化合物、脂肽类抗生素或抗菌蛋白单独或协同发挥作用,通过影响镰孢菌生物膜的形成,使镰孢菌细胞膜和细胞壁发生形态学变化,从而破坏镰孢菌菌丝的生长和孢子的萌发,但是仍有许多代谢产物的抑菌机制有待进一步揭示。

3 诱导系统抗性(ISR)

生防芽孢杆菌激发宿主植物的诱导系统抗性(ISR)主要依赖于茉莉酸(JA)和乙烯(ET)信号通路^[79]。研究报道,宿主植物在特异性识别外界不良刺激因子后,可以迅速刺激相关物质的释放,通过细胞内信号转导和相关基因的转录翻译,合成一些抗病分子,加厚细胞壁使其木质化或诱导宿主植物形成物理屏障,减缓病原菌对宿主植物的侵染,同时诱导宿主植物产生氧化应激杀死被感染的非健康细胞,防止病原菌对健康细胞的进一步侵染^[80]。JIANG 等^[22]发现贝莱斯芽孢杆菌 F21 可激活转录因子、植物抗病基因、丝裂原活化蛋白激酶和植物激素信号途径基因的表达,诱导西瓜植株对镰孢菌产生抗性。具体来说,AHMED 等^[81]发现贝莱斯芽孢杆菌 PEA1 的代谢产物吡咯[1,2-a]吡嗪-1,4-二酮作为诱导因子,可诱导曼陀罗叶片苯丙氨酸解氨酶和过氧化物酶等基因的转录表达,降低尖刀镰孢菌的侵染。枯草芽孢杆菌 MBI600 在防治番茄枯萎病原菌时,会诱导茉莉酸/乙烯信号通路相关基因(如苯丙氨酸解氨酶)的过表达^[82]。WU 等^[83]发现解淀粉芽孢杆菌 SQR9,通过刺激棉子糖和色氨酸产生,实现抑制黄瓜枯萎病的作用。AKRAM 等^[84]发现福氏芽孢杆菌 IAGS162,通过释放 ISR 激发子——苯乙酸参与动态重编程和与防御反应功能相关的植物通路,从而诱导番茄抗性以抵抗番茄枯萎病。SHAHZAD 等^[34]发现解淀粉芽孢杆菌 RWL-1 通过增加与细胞壁相关的氨基酸(天冬氨酸、谷氨酸、丝氨酸和脯氨酸)代谢和调节植物内源防御激素 JA 与水杨酸(SA)含量来控制尖刀镰孢菌的侵袭,促进番茄生长。SUN 等^[85]发现枯草芽孢杆菌 TR21 在枯萎病菌尖刀镰孢菌的刺激下,通过诱导特

异性转录重编程和上调香蕉根部组织中植物激素油菜素内酯及JA水平来增加香蕉对枯萎病的抗性。WELLER等^[86]发现解淀粉芽孢杆菌SQR9可产生多种诱导类化合物激活差异防御基因的表达,而缺乏产生这些化合物的SQR9突变体的ISR功能则显著下降,JA和SA信号通路相关基因的表达也被强烈削弱,表明以上次生代谢物在激活ISR方面发挥了关键作用。WU等^[83]的研究证实解淀粉芽孢杆菌SQR9产生的聚酮-非核糖体肽杂合物、卡那霉素和2,4-二乙酰间苯三酚等可联合诱导系统产生抗性,从而抑制尖刀镰孢菌对宿主黄瓜的感染。

芽孢杆菌拮抗镰孢菌的过程中,宿主植物体内发生了复杂的代谢调控机制,长期的拮抗过程不断影响植物基因组对代谢的调控,植物在适应过程中逐渐积累了有利的应答机制,最终产生了ISR。虽然ISR不是直接的抗菌剂,但在植物病害防治中起着不可或缺的作用。

4 塑造根际健康微生物组

土壤微生物群落主要通过抑制病原体存活来保护植物免受病害,在维持植物健康中起着重要作用^[87]。MENG等^[88]发现健康植物、感染植物和死亡植物根际土壤中细菌和真菌群落组成差异明显。SHI等^[89]从醋渣基质中分离得到的类芽孢杆菌NSY50的施用降低了黄瓜枯萎病菌的丰度,促进了潜在的有益菌群,包括芽孢杆菌属、放线菌属、链霉菌属、丛生放线菌属、细链孢菌属和假单胞菌属。以往报道也强调,细菌群落的多样性是影响土壤健康和抑制真菌病原体的关键因素^[90]。HAN等^[91]利用从黄瓜根际土壤中分离得到的解淀粉芽孢杆菌B1408处理黄瓜枯萎病时,食酸菌属、罗河杆菌属、沉积物杆状菌属、东属、链霉菌属、根瘤菌属、中慢生根瘤菌属、不黏柄菌属和柔膜菌属等的相对丰度提高,镰孢菌属的相对丰度降低。此外,枯萎病病害指数与罗河杆菌属、沉积物杆状菌属、链霉菌属、中慢生根瘤菌属、慢生根瘤菌属、柔膜菌属和青霉属这些有益类群的丰度呈显著负相关。XU等^[92]的研究也发现芽孢杆菌WB会显著增加西瓜根际细菌(如变形菌属、放线菌属、厚壁菌属、酸杆菌属、芽单胞菌属、分支杆菌属、罗河杆菌属、链霉菌属、德沃斯氏菌属和芽孢杆菌属)、真菌、放线菌和总微生物密度,并降低病原菌镰孢菌的密度,从而减低感染风险。许多生物防治剂已经成功地从作物根际分离出来,如链霉菌^[93]、假单胞菌^[94]和芽孢杆菌^[95],

并已有有效用于预防不同作物的枯萎病。

FU等^[96]使用含解淀粉芽孢杆菌N11-6的生物有机肥处理香蕉枯萎病时,根际土壤细菌丰度增加,真菌的丰度降低,并发现鞘脂菌属、成对杆菌属、隐球菌属是与疾病抑制有关的潜在分类群。有机肥可以为微生物提供养分,从而提高拮抗剂的活性,促进其在根际的生存和在植物根部的定殖^[97]。ZHANG等^[98]也发现了类似现象,其研究显示,施用含有枯草芽孢杆菌N11的生物有机肥后,香蕉根际土壤中细菌和放线菌密度增加,真菌数量减少,认为该生物有机肥对香蕉枯萎病的抑制能力与土壤微生物群落的响应有关。

芽孢杆菌防治镰孢菌时,其可能与环境中其他微生物协同作用或驱动土著微生物协同拮抗镰孢菌,但是目前仅有少数微生物类群的功能被破译,绝大多数微生物类群的功能、性质及互作机制仍不清楚,因此需要深入研究其作用机制,揭示芽孢杆菌与其他微生物、寄主和镰孢菌间的关联性,进而组建高效、稳定的功能菌群,为镰孢菌的病害防治技术提供理论参考。

5 结论与展望

(1)芽孢杆菌抑制镰孢菌的机制分为直接抑制和间接抑制。研究证实芽孢杆菌可通过占据空间位点、争夺营养物质和分泌次级代谢产物对镰孢菌产生直接抑制作用;芽孢杆菌也可通过诱导植物产生抗性来增加植物防御能力,或者驱动土壤微生物变化减低镰孢菌入侵能力,从而产生间接抑制作用。

(2)芽孢杆菌已被证实具有丰富的用于次级代谢产物合成的生物合成基因簇,能够产生多种次级代谢产物,但许多寡肽类物质对镰孢菌的抑制机制仍不清楚,鉴于寡肽类物质的生物活性和潜在价值,寡肽类次级代谢产物对镰孢菌的抑制机制将成为研究热点。

(3)深入开展芽孢杆菌与土著微生物群落协同机制的研究,能够促进微生物制剂合理使用和协同增效,最大化利用土壤中的养分,改善土壤微生物群落结构,有助于解决农业生产中镰孢菌感染带来的一系列问题。随着全基因组学、代谢组学技术和蛋白组学研究的深入,未来芽孢杆菌、土著微生物和镰孢菌三者之间的相互响应机制也将可能获得突破。

参考文献:

- [1] LI J M, DAVID M G, ROBERT H P, et al. *Fusarium* pathogenomics[J]. *Annu Rev Microbiol*, 2013, 67: 399-416.
- [2] WIDINUGRAHENI S, NIÑO-SÁNCHEZ J, VAN DER DOES H C, et al. A SIX1 homolog in *Fusarium oxysporum* f. sp. cubense tropical race 4

- contributes to virulence towards cavendish banana[J]. *PLoS One*, 2018, 13(10):e0205896.
- [3] GUPTA S, CHAKRABORTI D, SENGUPTA A, et al. Primary metabolism of chickpea is the initial target of wound inducing early sensed *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceri* race I[J]. *PLoS One*, 2010, 5(2):e9030.
- [4] 梁丽琴, 李健强, 杨宇红, 等. 植物与尖孢镰刀菌的互作机制研究现状[J]. 中国农学通报, 2014, 30(21):40-46. LIANG L Q, LI J Q, YANG Y H, et al. Research status of the interaction mechanism between plants and *Fusarium*[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 30(21):40-46.
- [5] YADETA K A, THOMMA B P H J. The xylem as battleground for plant hosts and vascular wilt pathogens[J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4:97.
- [6] FRAVEL D, OLIVAIN C, ALABOUVETTE C. *Fusarium oxysporum* and its biocontrol[J]. *New Phytol*, 2003, 157(3):493-502.
- [7] WU Y, ZHOU J, LI C, et al. Antifungal and plant growth promotion activity of volatile organic compounds produced by *Bacillus amyloliquefaciens*[J]. *Microbiologyopen*, 2019, 8(8):e00813.
- [8] MINUTO A, GULLINO M L, LAMBERTI F, et al. Application of an emulsifiable mixture of 1, 3-dichloropropene and chloropicrin against root knot nematodes and soilborne fungi for greenhouse tomatoes in Italy[J]. *Crop Prot*, 2006, 25(12):1244-1252.
- [9] EVERTS K L, HIMMELSTEIN J C. *Fusarium* wilt of watermelon: Towards sustainable management of a re-emerging plant disease[J]. *Crop Prot*, 2015, 73:93-99.
- [10] MATYJASZCZYK E. Plant protection means used in organic farming throughout the European Union[J]. *Pest Manag Sci*, 2018, 74(3):505-510.
- [11] CHEN L, LIU Y, WU G, et al. Induced maize salt tolerance by rhizosphere inoculation of *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9[J]. *Physiol Plant*, 2016, 158(1):34-44.
- [12] PIRTILÄ A M, MOHAMMAD PARASTABAS H, BARUAH N, et al. Biofertilizers and biocontrol agents for agriculture: How to identify and develop new potent microbial strains and traits[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(4):817.
- [13] ONGENA M, JACQUES P. *Bacillus* lipopeptides: Versatile weapons for plant disease biocontrol[J]. *Trends Microbiol*, 2008, 16(3):115-125.
- [14] ALLARD-MASSICOTTE R, TESSIER L, LÉCUYER F, et al. *Bacillus subtilis* early colonization of *Arabidopsis thaliana* roots involves multiple chemotaxis receptors[J]. *MBio*, 2016, 7(6):e01664-16.
- [15] DONATO V, AYALA F R, COGLIATI S, et al. *Bacillus subtilis* biofilm extends *Caenorhabditis elegans* longevity through downregulation of the insulin-like signalling pathway[J]. *Nat Commun*, 2017, 8:14332.
- [16] CHEN X H, KOUMOUTSI A, SCHOLZ R, et al. Comparative analysis of the complete genome sequence of the plant growth-promoting bacterium *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42[J]. *Nat Biotechnol*, 2007, 25(9):1007-1014.
- [17] DUNLAP C A, SCHISLER D A, PRICE N P, et al. Cyclic lipopeptide profile of three *Bacillus subtilis* strains; antagonists of *Fusarium* head blight[J]. *J Microbiol*, 2011, 49(4):603-609.
- [18] SHANG Q, YANG G, WANG Y, et al. Illumina-based analysis of the rhizosphere microbial communities associated with healthy and wilted Lanzhou lily (*Lilium davidii* var. *unicolor*) plants grown in the field[J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2016, 32(6):95.
- [19] YANG Q Y, JIA K, GENG W Y, et al. Management of cucumber wilt disease by *Bacillus subtilis* B006 through suppression of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* in rhizosphere[J]. *Plant Pathol*, 2014, 13:160-166.
- [20] BEN ABDALLAH R A, JABNOUN-KHIAREDDINE H, NEFZI A, et al. Biocontrol of *Fusarium* wilt and growth promotion of tomato plants using endophytic bacteria isolated from *Solanum elaeagnifolium* stems [J]. *J Phytopathol*, 2016, 164:811-824.
- [21] WAN T T, ZHAO H, WANG W. Effects of the biocontrol agent *Bacillus amyloliquefaciens* SN16-1 on the rhizosphere bacterial community and growth of tomato[J]. *J Phytopathol*, 2018, 166:324-332.
- [22] JIANG C H, YAO X F, MI D D, et al. Comparative transcriptome analysis reveals the biocontrol mechanism of *Bacillus velezensis* F21 against *Fusarium* wilt on watermelon[J]. *Front Microbiol*, 2019, 10:652.
- [23] CHOWDHURY S P, HARTMANN A, GAO X, et al. Biocontrol mechanism by root-associated *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42: A review [J]. *Front Microbiol*, 2015, 6:780.
- [24] BEAUREGARD P B, CHAI Y, VLAMAKIS H, et al. *Bacillus subtilis* biofilm induction by plant polysaccharides[J]. *PNAS*, 2013, 110(17):e1621-e1630.
- [25] TAN S Y, GU Y, YANG C L, et al. *Bacillus amyloliquefaciens* T-5 may prevent *Ralstonia solanacearum* infection through competitive exclusion[J]. *Biol Fert Soils*, 2016, 52:341-351.
- [26] 何朋杰, 崔文艳, 何鹏飞, 等. 表面活性素促进枯草芽孢杆菌 XF-1 在大白菜叶际定殖能力研究[J]. 植物保护, 2021, 47(5):28-34. HE P J, CUI W Y, HE P F, et al. Surfactin promote the colonization of *Bacillus subtilis* XF-1 in the phyllosphere of Chinese cabbage[J]. *Plant Protection*, 2021, 47(5):28-34.
- [27] FINKEL O M, CASTRILLO G, HERRERA PAREDES S, et al. Understanding and exploiting plant beneficial microbes[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2017, 38:155-163.
- [28] WANG X F, XIE H Q, KU Y L, et al. Chemotaxis of *Bacillus cereus* YL6 and its colonization of Chinese cabbage seedlings[J]. *Plant Soil*, 2020, 447:413-430.
- [29] LIU Y, FENG H, FU R, et al. Induced root-secreted D-galactose functions as a chemoattractant and enhances the biofilm formation of *Bacillus velezensis* SQR9 in an McpA-dependent manner[J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2020, 104(2):785-797.
- [30] MARK G L, DOW J M, KIELY P D, et al. Transcriptome profiling of bacterial responses to root exudates identifies genes involved in microbe-plant interactions[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(48):17454-17459.
- [31] MUOK A R, CLAESSEN D, BRIEGEL A. Microbial hitchhiking: How *Streptomyces* spores are transported by motile soil bacteria[J]. *ISME J*, 2021, 15(9):2591-2600.
- [32] 刘颖. 解淀粉芽孢杆菌 CGMCC15838 抑菌活性组分鉴定及在抗小

- 麦真菌病害中的应用[D]. 泰安: 山东农业大学, 2021. LIU Y. Identification of bacteriostatic active components of *Bacillus amyloliquefaciens* CGMCC15838 and their application[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2021.
- [33] BERG G, EBERL L, HARTMANN A. The rhizosphere as a reservoir for opportunistic human pathogenic bacteria[J]. *Environ Microbiol*, 2005, 7(11):1673-1685.
- [34] SHAHZAD R, KHAN A L, BILAL S, et al. Plant growth-promoting endophytic bacteria versus pathogenic infections: An example of *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 and *Fusarium oxysporum* f. sp. lycopersici in tomato[J]. *Peer J*, 2017, 5:e3107.
- [35] BACON C W, HINTON D M. Endophytic and biological control potential of *Bacillus mojavensis* and related species[J]. *Biol Control*, 2002, 23:274-284.
- [36] 姜义, 郭俏, 彭楚, 等. 3株芽孢杆菌对番茄的促生作用及对番茄根域微生物的影响[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(1):260-268. LOU Y, GUO Q, PENG C, et al. Effects of three *Bacillus* strains on growth promoting and rhizosphere soil microflora of tomato[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(1):260-268.
- [37] TAN S Y, JIANG Y, SONG S, et al. Two *Bacillus amyloliquefaciens* strains isolated using the competitive tomato root enrichment method and their effects on suppressing *Ralstonia solanacearum* and promoting tomato plant growth[J]. *Crop Prot*, 2013, 43:134-140.
- [38] HEIDARZADEH N, BAGHAEE-RAVARI S. Application of *Bacillus pumilus* as a potential biocontrol agent of *Fusarium* wilt of tomato[J]. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2015, 48:841-849.
- [39] XIAN M Y, CHENG X A, LI X, et al. The siderophore-producing bacterium, *Bacillus subtilis* CAS15, has a biocontrol effect on *Fusarium* wilt and promotes the growth of pepper[J]. *Eur J Soil Biol*, 2011, 47(2):138-145.
- [40] HASMIK H, ROLAND S, TJAKKO A, et al. Comparative genomics of iron-transporting systems in *Bacillus cereus* strains and impact of iron sources on growth and biofilm formation[J]. *Front Microbiol*, 2016, 7:842.
- [41] CAULIER S, NANNAN C, GILLIS A, et al. Overview of the antimicrobial compounds produced by members of the *Bacillus subtilis* group [J]. *Front Microbiol*, 2019, 10:302.
- [42] SCHMIDT R, CORDOVEZ V, DE BOER W, et al. Volatile affairs in microbial interactions[J]. *ISME J*, 2015, 9(11):2329-2335.
- [43] EFFMERT U, KALDERÁS J, WARNKE R, et al. Volatile mediated interactions between bacteria and fungi in the soil[J]. *J Chem Ecol*, 2012, 38(6):665-703.
- [44] WHEATLEY R E. The consequences of volatile organic compound mediated bacterial and fungal interactions[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2002, 81(1/2/3/4):357-364.
- [45] YUAN J, RAZA W, SHEN Q, et al. Antifungal activity of *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6 volatile compounds against *Fusarium oxysporum* f. sp. cubense[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2012, 78(16):5942-5944.
- [46] WANG B B, YUAN J, ZHANG J, et al. Effects of novel bioorganic fertilizer produced by *Bacillus amyloliquefaciens* W19 on antagonism of *Fusarium* wilt of banana[J]. *Biol Fert Soils*, 2013, 49:435-446.
- [47] 陈奕鹏, 杨扬, 桑建伟, 等. 拮抗内生芽孢杆菌 BEB17 分离鉴定及其挥发性物质抑菌活性分析[J]. *植物病理学报*, 2018, 48(4):537-546. CHEN Y P, YANG Y, SANG J W, et al. Isolation and identification of antagonistic endophytic *Bacillus* BEB17 and analysis of antibacterial activity of volatile organic compounds[J]. *Chin J Plant Pathology*, 2018, 48(4):537-546.
- [48] RAMÍREZ V, MARTÍNEZ J, BUSTILLOS-CRISTALES M D R, et al. *Bacillus cereus* MH778713 elicits tomato plant protection against *Fusarium oxysporum*[J]. *J Appl Microbiol*, 2022, 132(1):470-482.
- [49] LEMFACK M C, GOHLKE B O, TOGUEM S M T, et al. mVOC 2.0: A database of microbial volatiles[J]. *Nucleic Acids Res*, 2018, 46(D1):D1261-D1265.
- [50] RAZA W, LING N, ZHANG R, et al. Success evaluation of the biological control of *Fusarium* wilts of cucumber, banana, and tomato since 2000 and future research strategies[J]. *Crit Rev Biotechnol*, 2017, 37(2):202-212.
- [51] THIMON L, PEYOUS F, MAGET-DANA R, et al. Surface-active properties of antifungal lipopeptides produced by *Bacillus subtilis*[J]. *J Am Oil Chem Soc*, 1992, 69(1):92-93.
- [52] GRAU A, ORTIZ A, GODOS A D E, et al. A biophysical study of the interaction of the lipopeptide antibiotic iturin A with aqueous phospholipid bilayers[J]. *Arch Biochem Biophys*, 2000, 377(2):315-323.
- [53] BROGDEN K A. Antimicrobial peptides: Pore formers or metabolic inhibitors in bacteria[J]. *Nat Rev Microbiol*, 2005, 3(3):238-250.
- [54] NASIR M N, BESSON F. Specific interactions of mycosubtilin with cholesterol-containing artificial membranes[J]. *Langmuir*, 2011, 27(17):10785-10792.
- [55] NASIR M N, THAWANI A, KOUZAYHA A, et al. Interactions of the natural antimicrobial mycosubtilin with phospholipid membrane models[J]. *Colloids Surf B Biointerfaces*, 2010, 78(1):17-23.
- [56] GU Q, YANG Y, YUAN Q, et al. Bacillomycin D produced by *Bacillus amyloliquefaciens* is involved in the antagonistic interaction with the plant-pathogenic fungus *Fusarium graminearum*[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2017, 83(19):e01075-17.
- [57] XU Z, SHAO J, LI B, et al. Contribution of bacillomycin D in *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 to antifungal activity and biofilm formation [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2013, 79(3):808-815.
- [58] 袁青松. 细菌 S76 拮抗禾谷镰孢菌机理及小麦储藏中菌群和毒素变异研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018. YUAN Q S. Mechanism of an antagonistic bacterial strain S76 against *Fusarium graminearum* and variations of microbiome and mycotoxins in storage wheat grain [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2018.
- [59] GONG A D, LI H P, YUAN Q S, et al. Antagonistic mechanism of iturin A and plipastatin A from *Bacillus amyloliquefaciens* S76-3 from wheat spikes against *Fusarium graminearum*[J]. *PLoS One*, 2015, 10(2):e0116871.
- [60] LIU Y N, LU J, SUN J, et al. Membrane disruption and DNA binding of *Fusarium graminearum* cell induced by C16-fengycin A produced by *Bacillus amyloliquefaciens*[J]. *Food Control*, 2019, 102:206-213.
- [61] 胡梁斌, 周威, 章挺, 等. 抗菌肽 Fengycins 抑制串珠镰孢菌的初步

- 机制[J]. 微生物学通报, 2010, 37(2): 251-255. HU L B, ZHOU W, ZHANG T, et al. Mechanism of inhibition to *Fusarium moniliforme* by antimicrobial peptide Fengycins[J]. *Microbiology China*, 2010, 37(2): 251-255.
- [62] 牛敏杰. 抗赤霉病相关基因转化小麦和转基因聚合杂交的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016. NIU M J. Transformation of wheat with genea against *Fusarium* head blight and hybrid polymerization of transgenes in wheat[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016.
- [63] LI B, LI Q, XU Z, et al. Responses of beneficial *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 to different soilborne fungal pathogens through the alteration of antifungal compounds production[J]. *Front Microbiol*, 2014, 5: 636.
- [64] NASIR M N, BESSON F. Interactions of the antifungal mycosubtilin with ergosterol-containing interfacial monolayers[J]. *Biochim Biophys Acta*, 2012, 1818(5): 1302-1308.
- [65] KRISHNAN N, VELRAMAR B, VELU R K. Investigation of antifungal activity of surfactin against mycotoxigenic phytopathogenic fungus *Fusarium moniliforme* and its impact in seed germination and mycotoxicosis[J]. *Pesticide Biochem Phys*, 2019, 155: 101-107.
- [66] 陈梅春, 王阶平, 肖荣凤, 等. 地衣芽孢杆菌 FJAT-4 脂肽结构鉴定及其对尖孢镰刀菌的抑制作用[J]. 微生物学报, 2017, 57(12): 1924-1934. CHEN M C, WANG J P, XIAO R F, et al. Structural identification of lipopeptide from *Bacillus licheniformis* FJAT-4 and its inhibitory effect on *Fusarium oxysporum*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2017, 57(12): 1924-1934.
- [67] KIM K, LEE Y, HA A, et al. Chemosensitization of *Fusarium graminearum* to chemical fungicides using cyclic lipopeptides produced by *Bacillus amyloliquefaciens* Strain JCK-12[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 2010.
- [68] SARKAR P K, HASENACK B, NOUT M J. Diversity and functionality of *Bacillus* and related genera isolated from spontaneously fermented soybeans (Indian Kinema) and locust beans (African Soubala) [J]. *Int J Food Microbiol*, 2002, 77(3): 175-186.
- [69] SCHMIDT R, CORDOVEZ V, DE BOER W, et al. Volatile affairs in microbial interactions[J]. *ISME J*, 2015, 9(11): 2329-2335.
- [70] WANG H, WANG Z, LIU Z, et al. Membrane disruption of *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* induced by myriocin from *Bacillus amyloliquefaciens* LZN01[J]. *Microb Biotechnol*, 2021, 14(2): 517-534.
- [71] 马佳, 胡栋, 田硕, 等. 尖孢镰刀菌 HG-11 响应解淀粉芽孢杆菌 B501 胁迫的机制分析[J]. 西北农业学报, 2021, 30(11): 1695-1707. MA J, HU D, TIAN S, et al. Analysis of the mechanism of *Fusarium oxysporum* HG-11 in response to the stress of *Bacillus amyloliquefaciens* B501[J]. *Journal of Northwest Agricultural Sciences*, 2021, 30(11): 1695-1707.
- [72] GULERIA S, WALIA A, CHAUHAN A, et al. Immobilization of *Bacillus amyloliquefaciens* SP1 and its alkaline protease in various matrices for effective hydrolysis of casein[J]. *3 Biotech*, 2016, 6(2): 208-220.
- [73] 邢介帅, 李然, 赵蕾, 等. 生防芽孢杆菌 T2 胞外蛋白酶的纯化及其抗真菌作用[J]. 植物病理学报, 2008(4): 377-381. XING J S, LI R, ZHAO L, et al. Purification and antifungal activity of extracellular protease from *Bacillus biocontrol* T2[J]. *Chin J Plant Pathology*, 2008(4): 377-381.
- [74] ORDENTLICH A. The role of chitinase of *Serratia marcescens* in bio-control of *Sclerotium rolfsii*[J]. *Phytopathology*, 1988, 78(1): 84-88.
- [75] SWAIN M R, RAY R C, NAUTIYAL C S. Biocontrol efficacy of *Bacillus subtilis* strains isolated from cow dung against postharvest yam (*Dioscorea rotundata* L.) pathogens[J]. *Curr Microbiol*, 2008, 57(5): 407-411.
- [76] TANG Y, ZOU J, ZHANG L, et al. Anti-fungi activities of *Bacillus thuringiensis* H3 chitinase and immobilized chitinase particles and their effects to rice seedling defensive enzymes[J]. *J Nanosci Nanotechnol*, 2012, 12(10): 8081-8086.
- [77] 张新建, 黄玉杰, 杨合同, 等. 通过导入几丁质酶基因提高巨大芽孢杆菌的生防效果[J]. 云南植物研究, 2007(6): 666-670. ZHANG X J, HUANG Y J, YANG H T, et al. Improving the biocontrol effect of *Bacillus giant* by introducing chitinase gene[J]. *Plant Research of Yunnan Province*, 2007(6): 666-670.
- [78] VEGA L M D L, BARBOZA-CORONA J E, AGUILAR-USCANGA M G, et al. Purification and characterization of an exochitinase from *Bacillus thuringiensis* subsp. *aizawai* and its action against phytopathogenic fungi[J]. *Can J Microbiol*, 2006, 52(7): 651-657.
- [79] YAN Z, REDDY M S, RYU C M, et al. Induced systemic protection against tomato late blight elicited by plant growth-promoting rhizobacteria[J]. *Phytopathology*, 2002, 92(12): 1329-1333.
- [80] PIETERSE C M, ZAMIOUDIS C, BERENDSEN R L, et al. Induced systemic resistance by beneficial microbes[J]. *Annu Rev Phytopathol*, 2014, 52: 347-375.
- [81] AHMED A, SAID I B, ABDULAZIZ A A. *Bacillus velezensis* PEA1 inhibits *Fusarium oxysporum* growth and induces systemic resistance to cucumber mosaic virus[J]. *Agronomy*, 2020, 10(9): 1312.
- [82] SAMARAS A, ROUMELIOTIS E, NTASIOU P, et al. *Bacillus subtilis* MBI600 promotes growth of tomato plants and induces systemic resistance contributing to the control of soilborne pathogens[J]. *Plants (Basel)*, 2021, 10(6): 1113.
- [83] WU G, LIU Y, XU Y, et al. Exploring elicitors of the beneficial rhizobacterium *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 to induce plant systemic resistance and their interactions with plant signaling pathways[J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2018, 31(5): 560-567.
- [84] AKRAM W, ANJUM T, ALI B. Phenylacetic acid is ISR determinant produced by *Bacillus fortis* IAGS162, which involves extensive remodulation in metabolomics of tomato to protect against *Fusarium wilt* [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 498.
- [85] SUN Y, HUANG B, CHENG P, et al. Endophytic *Bacillus subtilis* TR21 improves banana plant resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* and promotes root growth by upregulating the jasmonate and brassinosteroid biosynthesis pathways[J]. *Phytopathology*, 2022, 112(2): 219-231.
- [86] WELLER D M. Biological control of soilborne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1988, 26: 379-407.

- [87] BERENDSEN R L, PIETERSE C M, BAKKER P A. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. *Trends Plant Sci*, 2012, 17(8): 478–486.
- [88] MENG T, WANG Q, ABBASI P, et al. Deciphering differences in the chemical and microbial characteristics of healthy and *Fusarium* wilt-infected watermelon rhizosphere soils[J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2019, 103(3): 1497–1509.
- [89] SHI L, DU N, SHU S, et al. *Paenibacillus polymyxa* NSY50 suppresses *Fusarium* wilt in cucumbers by regulating the rhizospheric microbial community[J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 41234.
- [90] REN L X, SU S M, YANG X M, et al. Intercropping with aerobic rice suppressed *Fusarium* wilt in watermelon[J]. *Soil Biol and Biochem*, 2008, 40: 834–844.
- [91] HAN L, WANG Z, LI N, et al. *Bacillus amyloliquefaciens* B1408 suppresses *Fusarium* wilt in cucumber by regulating the rhizosphere microbial community[J]. *Appl Soil Ecol*, 2019, 136: 55–66.
- [92] XU W, WANG K, WANG H, et al. Evaluation of the biocontrol potential of *Bacillus* sp. WB against *Fusarium oxysporum* f. sp. Niveum[J]. *Biol Control*, 2020, 147: 104288.
- [93] ABBASI S, SAFAIE N, SADEGHI A, et al. *Streptomyces* strains induce resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. lycopersici race 3 in tomato through different molecular mechanisms[J]. *Front Microbiol*, 2019, 10: 1505.
- [94] ISLAM M A, NAIN Z, ALAM M K, et al. In vitro study of biocontrol potential of rhizospheric *Pseudomonas aeruginosa* against *Fusarium oxysporum* f. sp. cucumerinum[J]. *Egypt J Biol Pest Co*, 2018, 28: 1–11.
- [95] MOLINA L, CONSTANTINESCU F, MICHEL L, et al. Degradation of pathogen quorum-sensing molecules by soil bacteria: A preventive and curative biological control mechanism[J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2003, 45(1): 71–81.
- [96] FU L, PENTON C R, RUAN Y Z, et al. Inducing the rhizosphere microbiome by biofertilizer application to suppress banana *Fusarium* wilt disease[J]. *Soil Biol and Biochem*, 2017, 104: 39–48.
- [97] BOEHM M J, MADDEN L V, HOITINK H A. Effect of organic matter decomposition level on bacterial species diversity and composition in relationship to pythium damping-off severity[J]. *Appl Environ Microbiol*, 1993, 59(12): 4171–4179.
- [98] ZHANG N, HE X, ZHANG J, et al. Suppression of *Fusarium* wilt of banana with application of bio-organic fertilizers[J]. *Pedosphere*, 2014, 24: 5.

(责任编辑:朱晓昱)