

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.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.21.006

# 生防菌对稻瘟病害控制的研究进展

何宇<sup>1,2</sup>, 吕卫光<sup>2,3,4</sup>, 张娟琴<sup>2,4</sup>, 张海韵<sup>2,3</sup>, 张翰林<sup>2,3</sup>, 李双喜<sup>2,4</sup>, 郑宪清<sup>2,3,4</sup>, 白娜玲<sup>2,3,4</sup>

(1. 上海海洋大学海洋生态与环境学院, 上海 201306; 2. 上海市农业科学院生态环境保护研究所, 上海 201403;

3. 农业部上海农业环境与耕地保育科学观测实验站, 上海 201403; 4. 上海市农业环境保护监测站, 上海 201403)

**摘要:**稻瘟病是水稻种植过程中危害性极强的病害之一,常见的防治措施包括化学农药防治、种植方式管理、抗病品种筛选等。稻瘟病病菌具有易突变的特点,使抗病品种的抗病效果持久度较低,而农药的不合理施用等原因又使其逐渐产生耐药性,导致防治效果不断降低,同时还给生态环境和人体健康带来巨大危害。在这样的背景下,安全高效的微生物防治方法迅速发展起来,成为防治稻瘟病的有效措施。对稻瘟病害的病原菌、症状、诱发因素和防治进行综述,重点论述了生防菌分类及其生防机制。最后,基于生防菌的研究进展和应用,对生防菌在稻瘟病防治上存在的问题和未来发展方向进行展望。

**关键词:**植物病害;稻瘟病病菌;生防菌;生防机制;诱发因素

**中图分类号:** S435.111.4<sup>+</sup>1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2021)21-0040-06

植物病害通常是由病原物或不适环境因素所导致的植物非正常生长甚至死亡的现象。植物病害根据病原类别可分为侵染性病害和非侵染性病害。侵染性病害的病原为环境生物,具有传染性和病症性,还可具体分为真菌病害、病毒病害、原核生物病害等;非侵染性病害的病原为非生物因素,例如温度不适、营养失衡、环境中有害物质入侵等,都可使植物表现出病态,但无传染性。在全球范围内,蔬菜、果树、粮食等作物都受到植物病害不同程度的侵染,严重制约了农业生产的发展,每年直接造成数千亿美元的经济损失。在我国,水稻作为重要粮食作物之一,因纹枯病、白叶枯病和立枯病等病害导致的产量损失最高可达 50%,稻瘟病害严重的年份甚至可导致田块颗粒无收,成为我国粮食安全和农业可持续发展战略的一大制约因素<sup>[1-3]</sup>。

稻瘟病别称稻热病、火烧瘟,是水稻四大病害之一,早在 1637 年宋应星就有在《天工开物》中记述稻瘟病的防治<sup>[4]</sup>。随着研究的深入,生物防治方

法渐渐发展起来,其中,生防菌防治方法以其安全性高、选择性强、不易产生抗药性等特点成为生物防治方法的首选,也成功应用于稻瘟病害的防治中。本文对稻瘟病害及其防治方法进行论述,重点阐述了防治方法中生物防治机制,以期为生防菌对稻瘟病害防治的进一步研究和应用提供借鉴。

## 1 稻瘟病害的研究概况

### 1.1 稻瘟病菌

稻瘟病病菌分为有性态和无性态,有性态称稻梨孢,为子囊菌门巨座壳目巨座壳属;无性态称灰梨孢,为半知菌亚门梨孢属。其中,田间具有致病功能的菌株的生殖方式为无性生殖<sup>[5]</sup>。病菌主要通过分生孢子和菌丝体在残留的病稻草和稻谷上潜伏越冬,第 2 年分生孢子借风、雨、昆虫等传播到稻株上,孢子萌发后侵入寄主并扩展发病<sup>[6]</sup>。当病部处于适宜的环境条件时,会产生分生孢子,进行二次侵染。侵染包括附着、附着胞形成、侵染穿透植株表面和附着胞小孔、次生菌丝侵染植株细胞深处和邻近细胞、释放病斑以及循环侵染 6 个过程。

稻瘟病病菌不仅能侵染水稻,还可以侵染高羊茅、马唐和燕麦等。目前,已在稻瘟病病菌培养液和发病组织中,发现病菌产生的稻瘟菌素、 $\sigma$ -吡啶羧酸、细交链孢菌酮酸、稻瘟醇和香豆素 5 种毒素,均可抑制植株呼吸和生育。研究显示,稻瘟病病菌丰富的遗传多样性和易突变性,在田间及易产生致

收稿日期:2021-02-19

基金项目:国家农业环境奉贤观测实验站项目(编号:NAES035AE03);上海市农业科学院卓越团队建设计划[编号:农科创 2017(A-03)]。

作者简介:何宇(1996—),女,内蒙古乌海人,硕士研究生,主要从事微生物生态研究。E-mail:646747331@qq.com。

通信作者:白娜玲,博士,副研究员,主要从事环境微生物学研究。

E-mail:bainaling@saas.sh.cn。

病性的分化,导致一些抗病性水稻品种在应用 3~5 年后就逐渐丧失抗性,给我国农业发展带来巨大压力<sup>[7]</sup>。在稻瘟病病菌侵染过程中产生的多种次级代谢物能够抑制植株的免疫过程,扰乱宿主的新陈代谢过程<sup>[8]</sup>。与其他真菌物种相比,稻瘟病病菌拥有更多新奇的杂合酶类和细交链格孢菌酮酸,其中,细交链格孢菌酮酸是一种稻瘟病病菌侵染植物过程中所产生的光合作用抑制剂,也是链格孢霉主要有毒代谢产物之一<sup>[9]</sup>。另外,稻瘟病病菌还更易进行遗传和分子基因操作,因此常被作为研究宿主和真菌类病原菌相互作用的模型<sup>[10]</sup>。

### 1.2 病害症状及诱发因素

在水稻生长发育的各个时期和多个部位都可发生稻瘟病,被分为苗瘟、叶瘟、枝梗瘟、节瘟、穗颈瘟,最常见的为叶瘟和穗颈瘟<sup>[11]</sup>。

叶瘟具有 4 种不同的表现症状,包括急性型、慢性型、褐点型和白点型。急性型病斑呈暗绿色、椭圆形,霉层为灰色;慢性型病斑两端为褐色坏死部、中央为白色崩溃部、外圈为黄色中毒部,呈梭形,霉层为灰绿色,喜潮湿;褐点型为褐色小点,无霉层,喜干燥;白点型病斑为白色、圆形,无霉层。穗颈瘟在发病早期,穗颈出现褐色病斑,稻穗发白、枯死,发病晚期穗颈转变为黑褐色,稻穗未枯死,但谷粒多为不饱满瘪粒。病斑是新生分生孢子的集合体,一般在侵染的第三步,即初步侵染后表征<sup>[12]</sup>。近年来,学者对稻瘟病病菌的致病机制有了深入研究。例如,Yin 等研究发现,当稻瘟病病菌侵染水稻时,可在内质网胁迫下,通过激活细胞自噬核心蛋白 MoAtg1,使 MoMkk1 磷酸化,MoMkk1 是细胞壁完整性途径中的一个激酶,达到增强细胞壁完整性的效果,从而增强病菌的致病力<sup>[13]</sup>。

有研究发现,稻瘟病病菌可在 8~37℃ 范围内进行生理活动,表现出较强的耐受能力,而其分生孢子萌发、芽管和附着胞生长的最适温度为 25~28℃,当水稻的生长环境为 24~28℃ 时,最易被稻瘟病病菌侵染并暴发病害<sup>[14]</sup>。因此,温度是诱发稻瘟病的重要气象因素之一。除气象因素外,土壤类型、pH 值、种植方式和品种都是诱发稻瘟病病害的因素,且发病是多因素共同作用的结果<sup>[5]</sup>。

### 1.3 稻瘟病害的防治

目前,国内外对于稻瘟病的防治手段集中在化学药物防治、种植方式管理、抗病品种筛选和生物防治等方面。在众多防治方法中,选育抗病品种是

经济且高效的方法之一。经过研究人员长期的试验和比对,利用分子标记辅助选择(MAS)技术和基因工程的手段,通过克隆抗病基因,将多个抗病基因转化到同一个水稻品种中,进而获得对病害有持久抗病性的品种<sup>[15]</sup>。目前,我国选育出的抗稻瘟病品种有天津野生稻、吉粳 57、吉粳 60、龙粳 8 号等。

合理的种植方式和水肥管理也可有效降低稻瘟病发病率。引发病害的病菌主要通过分生孢子和菌丝体在残留的病稻草和稻谷上越冬。因此,应及时清除病稻草和稻茬、消灭越冬病原物;选用多种栽培方式,以达到提高作物抗病性的目的;根据种植地气候和生态环境状况,施用适宜的配方肥,避免单一肥料的施用,提高叶片中叶绿素含量等<sup>[16]</sup>。

化学药剂防治是最常用的方法,通过对种子消毒和喷药改善稻苗生长环境,有效控制病原菌的繁殖,提高水稻抗病性。常使用三唑类、甲氧基丙烯酸酯类、烯丙异噻唑等化学药剂。大多数病原菌的细胞膜组成成分中都包含麦角甾醇,而三唑类杀菌剂可抑制麦角甾醇合成过程中的中间产物 2,4-二氢羊毛甾醇的脱甲基化反应,引起真菌菌丝体膨胀或过分分枝、细胞壁或吸器无规则加厚从而达到杀菌效果<sup>[17]</sup>。甲氧基丙烯酸酯类杀菌剂则是通过阻碍细胞色素 b 和 c1 之间的电子传递,使腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)合成困难,进而抑制线粒体呼吸,发挥抑制作用<sup>[18]</sup>。

虽然使用化学药剂防治稻瘟病害的效果显著、经济方便、快捷高效等优点使之成为目前生产中主要的防治手段,但化学药剂的抗药性、化学药剂残留难降解和生态平衡的破坏等问题依然值得深究。另外,抗瘟品种逐渐丧失抗病性同样是须要解决的问题,也更为复杂。

生物防治方法不仅促进植物生长、满足食品安全需求、对人畜和环境无害,同时又有效控制了稻瘟病的暴发,具有广阔的市场,成为防治稻瘟病的新趋势。生物防治是一种利用生物农药,从宏观和微观 2 个方面恢复植株的自我调节能力,重建植株微生态系统平衡的方法。所利用的生物农药分为微生物源农药和植物源农药,其中,微生物源农药是通过有益微生物杀死病原菌,这些有益微生物被称为生防菌。

## 2 生防菌及其生防机制

生防菌是指可以防治植物病虫害的微生物,属

于有益微生物,具有种类繁多、繁殖速度快和数量巨大等特点,同时也可抑制病原菌的生长,促进植物生长,从而有效增加作物产量。利用生防菌制备的微生物农药可有效降低常规农药的毒性和残留,是安全、高效的环境友好型农药,具有巨大的研究前景和应用潜力。

## 2.1 生防菌的分类

生防菌种类繁多,包括真菌、细菌、放线菌、病毒等。真菌主要有木霉菌、酵母菌、淡紫拟青霉菌和菌根真菌等。木霉菌广泛存在于土壤和植物体内,具有生长速度快、分解能力强等特点,通过占据空间和营养、分泌抗生物质控制和抑制有害真菌生长增殖,从而达到防治病害效果<sup>[19]</sup>。有研究表明,哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)对白菜根肿病病菌、马铃薯黑痣病病菌和玉米褐斑病病菌等均有良好的抑制作用<sup>[20-22]</sup>。Chaudhary 等分离出哈茨木霉 IRR1-3 和 IRR1-4,通过发酵液浸种处理后可降低水稻叶瘟病的发生<sup>[23]</sup>。酵母菌同样具有高效的生防效果,例如戴忠良等筛选出 4 株季也蒙迈耶氏酵母菌(*Pichia guilliermondii*),对苹果果实轮纹病的防控具有较好的效果,防治效果达 59.4%<sup>[24]</sup>。Fan 等从新鲜的苹果中分离得到枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*) 9407,通过薄层色谱法分析得到该菌株具有抗真菌活性的 fengycin 类脂肽,验证其产生的抗真菌化合物芬芥素可有效防治苹果果实轮纹病,且 10 d 时防病效果达 57.5%<sup>[25]</sup>。Hwang 等从真菌桑黄(*Phellinus* sp.) PL3 分离纯化出一种几丁质酶合成抑制剂,通过硅胶柱层析法、十八烷基硅烷(ODS)柱层析法、红外光谱等方法对桑黄素 A 进行纯化,最终确定了其为酚类化合物,并证明其对稻瘟病菌、炭疽病等活性具有极强的抑制效果<sup>[26]</sup>。

放线菌和我们的生活息息相关。据统计,超过 1 万余种生物活性物质均由放线菌获得,且占已发现天然活性物质的 40% 以上<sup>[27]</sup>。Islam 等从喜马拉雅土壤样品中分离出放线菌 EHA-2 并提取代谢物进行抗菌活性分析,发现 EHA-2 具有高效抗菌活性,且 EHA-2 的乙酸乙酯提取物对念珠菌属的抑制率可达 100%<sup>[28]</sup>。另外,放线菌对橡胶枯萎病、番茄黄萎病和葡萄霜霉病等植物病害均有不同程度的抑制作用。Oh 等从 1 000 株放线菌中筛选出 5 株对稻瘟病病菌有显著抑制作用,菌种发酵液能抑制稻瘟病病菌分生孢子萌发和附着胞产生<sup>[29]</sup>。

细菌是生防菌中应用最广泛的一类,主要包括

芽孢杆菌(*Bacillus*)、土壤放射杆菌(*Agrobacterium radiobacter*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)和巴氏杆菌(*Pasteurella*)等。其中,芽孢杆菌的数量和种类诸多,成为生物类农药和生物肥料研究及制造的热点,在我国农药信息网的农药登记数据库中以芽孢杆菌开发登记的农药产品最多,防病范围也最广。

最早利用芽孢杆菌制备的生物农药是从桑蚕体内分离得到的苏云金芽孢杆菌(*B. thuringiensis*),之后被广泛用于防治病虫害<sup>[30]</sup>。翟世玉发现菌株 LF17 发酵液对苹果树腐烂病病菌有明显抑制作用,抑菌率达 93.80%,有效增加苹果树根部土壤有益细菌群落及真菌群落的多样性,且效果优于化学药剂<sup>[31]</sup>。何有为发现生防芽孢杆菌可明显抑制根肿病菌休眠孢子萌发,抑制率达 30%~50%,对根肿病防治效果达 60%,枯草芽孢杆菌发酵滤液使稻瘟病菌分生孢子不正常萌发,明显抑制附着胞的形成<sup>[32]</sup>。假单胞菌常存在于植物根际土壤中,可以产生多种抑菌物质,例如 2,4-二乙酰基间苯三酚、硝吡咯菌素和蛋白酶等,具有防治植物病害的作用<sup>[33]</sup>。侯圆圆将绿针假单胞菌 G5 菌株作为生防因子,对苦瓜枯萎病(*Fusarium oxysporum* f. sp. *momodicae*) SG-15 和黄瓜枯萎病(*F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum*) FOC 生物防治技术进行研究,平板对峙结果显示,病原菌菌饼生长缓慢,对边缘菌丝有明显的抑制作用,最终的抑制率达 60.22%<sup>[34]</sup>。

Ji 等通过绿色荧光蛋白(GFP)标记研究,在水稻的根际定殖菌体 *B. subtilis* CB-R05,达到诱导病程相关(PR)蛋白(PR2、PR6、PR15、PR16)上调表达的效果<sup>[35]</sup>。Meng 等通过 *B. subtilis* T429 制备生物制剂并运用到田间试验,结果显示所使用的生物制剂对稻瘟病防治效果可达到 77.6%<sup>[36]</sup>。Sha 等研究菌株 *B. subtilis* SYX04 和 *B. subtilis* SYX20 定殖效果和诱导抗性,结果表明 2 株菌体不仅抑制孢子萌发、芽管长度和附着体的形成,而且还引起了菌丝和分生孢子结构的一系列变化,例如细胞壁和膜结构出现超微结构异常,扫描电镜和透射电镜观察到严重退化,说明菌株 SYX04 和 SYX20 对水稻具有一定的保护作用,有一定的抗真菌活性和诱导系统抗性,是潜在的生物防治药剂<sup>[37]</sup>。

## 2.2 生防菌的生防机制

生防菌的作用机制可划分为 2 类,即直接抑制机制和间接抑制机制。直接抑制机制包括拮抗作用、竞争作用、重寄生作用和溶菌作用,间接抑制机

制包括诱导植物产生系统获得性免疫和促进植物生长<sup>[38]</sup>。但大多研究都表明,生防细菌对植物病原菌的作用为多种机制彼此协同、综合作用<sup>[39]</sup>。

**2.2.1 拮抗作用** 拮抗作用是指微生物通过合成代谢产物或分泌抑菌物质,例如木霉菌产生的木霉素、抗菌肽、胶霉素,细菌产生的细菌素、胞外多糖,放线菌产生的多抗霉素等,形成对病原菌生长不利的环境,从而直接杀死或间接抑制病原菌生长的作用。拮抗作用通常发生在生活在同一生态位中的微生物之间,是生防菌发挥作用的重要机制<sup>[40]</sup>。代谢产物的合成可划分为核糖体途径和非核糖体途径,例如核糖体途径合成的伊枯草菌素和非核糖体途径合成的表面活性素、溶杆菌素,都对病原菌有抑制作用。姚德惠通过筛选能够合成抑菌物质 Iturin 的枯草芽孢杆菌,通过传统诱变处理,筛选出抗性突变株,并联合产聚- $\gamma$ -谷氨酸( $\gamma$ -PGA),使西瓜干质量提高 30.8%,对西瓜枯萎病的防效达 89.7%,实现生物有机肥的开发,达到防病促生的双重效果<sup>[41]</sup>。李全胜等筛选出对大丽轮枝菌具有拮抗活性的莫哈韦芽孢杆菌 H14,试验后发现棉花黄萎病发病率降低 69.44%,通过 PCR 技术从 H14 菌株中得到脂肽类抗生素合成基因,分别为表面活性素 *srfAA*、丰原素 *fenD*、溶杆菌素 *bacA*<sup>[42]</sup>。高学文等利用基质辅助激光解吸电离飞行时间质谱(MALDI TOF MS)技术,构建了仅产 1 种脂肽类抗生素——表面活性素 *surfactin* 的 *B. subtilis* 基因工程菌株 GEB3,经生物活性检测,该菌株产生的 *surfactin* 具有抑制稻瘟病菌菌丝生长的作用<sup>[43]</sup>。

抗菌物质主要通过 3 种方式发挥生防作用:(1)作用于病原菌的细胞壁和细胞膜。抗菌物质作用于病原菌的细胞壁和细胞膜后,病原菌细胞内外的离子浓度失衡或溶解细胞壁和细胞膜,引起胞内物质外渗,细胞死亡,例如多黏芽孢杆菌分泌的多黏菌素和木霉菌产生的羧甲基纤维素(CMC)酶等<sup>[44-46]</sup>。Leelasuphakul 等证实 *B. subtilis* NSRS89-24 可产生  $\beta$ -1,3-葡聚糖,并对  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶进行了纯化和表征,通过培养试验验证其培养滤液能够溶解稻瘟病菌菌丝细胞壁,抑制稻瘟病菌生长<sup>[47]</sup>。穆常青等利用分离筛选得到的 1 株枯草芽孢杆菌 *B. subtilis* B-332 进行盆栽水稻的防治效果、标记菌株在水稻上的定殖作用及田间的防治效果的考察,该菌株可溶解稻瘟病菌细胞壁,降低稻瘟病菌的侵染频率,对稻瘟病的防治效果可达

50%以上<sup>[48]</sup>。(2)影响蛋白质合成系统。大环内脂类物质会作用于细菌细胞核糖体 50s 亚单位,阻碍肽酰转移酶活性,影响合成蛋白质。(3)作用于能量代谢系统。生防菌可以产生蛋白类的拮抗物质,这些拮抗蛋白可使病原菌在生长过程中出现细胞膨大或孢子畸形,影响病原菌的正常分化,从而达到抑制效果。袁洪水等使用杯碟法测定了供试芽孢杆菌对大丽轮枝菌的拮抗活性,通过三氯甲烷稳定性、蛋白酶稳定性和热稳定性等试验分析,推测抗菌物质为蛋白质或多糖,经抗菌蛋白处理 3 d 后菌丝顶端及中部膨大,4 d 后菌丝体出现溶解,原生质外溢,抑制大丽轮枝菌生长效果显著<sup>[49]</sup>。

**2.2.2 竞争作用** 竞争作用是指生防菌通过迅速生长和繁殖,与病原菌竞争生存空间和营养资源,使植物病原菌生长受阻的状态。因此,当环境中存在足量生防菌,且生防菌和病原菌具有相同的营养或资源需求,竞争作用就会成为一种有效的生防机制。竞争作用可分为位点竞争和营养竞争 2 种类型,其中位点竞争通常定殖于根际土、植物体表、植物组织中。黎起秦等利用浸种、淋根和针刺等方法将枯草芽孢杆菌 B47 的突变菌株接种到植株上,研究其入侵番茄后的定殖部位,最终推断主要定殖部位为维管束的导管中,占据有利位点来抑制番茄青枯菌的扩展<sup>[50]</sup>。Cao 等将枯草芽孢杆菌 SQR9 制成生物有机肥,可有效防控黄瓜枯萎病,GFP 标记菌可在黄瓜根的分化区和伸长区、根毛和侧根连接处稳定定殖,保护宿主免受病原体侵害<sup>[51]</sup>。芽孢杆菌竞争营养的机制研究较为少见,仅有报道芽孢杆菌产生胞外低分子化合物嗜铁素而进行  $\text{Fe}^{3+}$  的竞争,降低了病原菌对  $\text{Fe}^{3+}$  的利用率,从而抑制病原菌侵染<sup>[52]</sup>。

**2.2.3 诱导植物产生系统获得性免疫** 植物在受到外界环境胁迫时,其自身的抗逆系统就会被激发。由病原菌侵染引起植株整体表现的抗性机制称为系统获得抗性(SAR),与 PR 蛋白和水杨酸(SA)有关,而由生防菌分泌代谢产物诱导植物产生的抗性称为诱导系统抗性(ISR)<sup>[53]</sup>。

植物体内包含多种与抗病物质合成相关的酶,例如多酚氧化酶(PPO)、超氧化物歧化酶(SOD)和苯丙氨酸解氨酶(PAL)等。高伟等通过海洋芽孢杆菌 B-9987 对番茄植株诱导抗性的试验,发现活菌原液处理后,番茄植株 PAL、PPO 及 SOD 活性明显增加,分别为对照的 4.13、2.54、1.85 倍<sup>[54]</sup>。蜡样芽孢杆菌 AR156 可利用诱导防御性酶和防卫基因,

增强水稻对纹枯病的抗性,也可激发拟南芥植株的 SAR 和 ISR,提高番茄致病变种菌株的抗性<sup>[55-56]</sup>。

研究表明,通过水稻损伤处理,可诱导水稻产生抗病性,原因在于损伤处理使水稻产生了系统抗病性,同时积累了大量与发病机制相关的 mRNA 或蛋白质<sup>[57]</sup>。而 Shah 利用外源水杨酸处理水稻,研究了水杨酸的反馈回路可调节上游信号,这些反馈回路可能是水稻发育和其他防御过程的相关信号,从而为植物的防御反应提供了依据,论证了其提高水稻对稻瘟病抗性的能力<sup>[58]</sup>。

2.2.4 促生作用 生防菌可产生生长素(auxins)、细胞分裂素(cytokinins)和脱落酸(abscisicacid)等生长调节剂,可促进植物吸收养分和水分,从而调节植物生长现状,增强植物抗病性,间接防治植物病害<sup>[59]</sup>。胡小加等发现,从油菜根际中分离得到的内生枯草芽孢杆菌 Tu-100 对油菜有促生作用,对油菜菌核病有防治效果,为生防菌促生作用提供了依据<sup>[60]</sup>。将菌体所产生的生长素进行纯化,与未经处理的植株相比,使用纯化后生长素所处理的植株生长速率高 20% 以上,抵御病害能力更强<sup>[61]</sup>。另外,放线菌在铬天青 S 琼脂上产生生长素吲哚-3-乙酸(IAA),对药用植物的促生效果显著<sup>[62]</sup>。乔俊卿对 *B. amyloliquefaciens* B3 所产生的非核糖体肽合成酶和促生相关基因进行鉴定,论证这些酶和基因是菌体促生和防病的基础,其中含有非核糖体肽合成酶基因簇,参与定殖相关基因簇(EPS, PGA operon),以及能够促进植物生长的吲哚乙酸合成关键基因和 2,3-丁二醇合成相关基因等,利用 B3 制备生防制剂“麦丰宁”,用其处理水稻后具有显著的促生作用<sup>[63]</sup>。

### 3 展望

稻瘟病的防治一直都受国内外研究者的高度重视,但现有生产中所采取的防治措施还存在着各自的不足及局限性,如何有效防治稻瘟病依旧是世界性难题。随着研究的深入,越来越多菌种被用于生物防治,生防菌剂的制备成为高效利用生防菌和有效解决病害的重要基础,如何保证生防制剂的活菌数是关键所在<sup>[64-65]</sup>。虽然分子生物学手段在不断发展,但是对于稻瘟病的广谱抗性基因的研究需要进一步发掘。

另外,稻瘟病在不同温度条件下,致病的分子机制研究还未深入,是未来稻瘟病防治研究的重点

方向之一,可为实践应用提供有力的理论依据。

未来,还要加大对生防菌防治植物病害机制更深层次的研究,开发更多微生物农药制剂,保护农产品品质,改善农田环境、开发绿色食品。

### 参考文献:

- [1] Wu W, Liao Y, Shah F, et al. Plant growth suppression due to sheath blight and the associated yield reduction under double rice - cropping system in central China[J]. Field Crops Research, 2013, 144: 268 - 280.
- [2] Liu W, Liu J, Triplett L, et al. Novel insights into rice innate immunity against bacterial and fungal pathogens[J]. Annual Review of Phytopathology, 2014, 52(1): 213 - 241.
- [3] 陈利锋, 徐敬友. 农业植物病理学: 南方本[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [4] 张晓丽. Carvacrol 对两种重要植物病原真菌抑菌活性及其作用机制的初步研究[D]. 昆明: 云南农业大学, 2014.
- [5] 陈傲然. PMT 蛋白家族基因在稻瘟病菌生长发育过程中作用机制研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2015.
- [6] 涂军明, 陈仕哲, 吕锐玲. 分子标记辅助选择技术在水稻稻瘟病抗性改良中的应用[J]. 江西农业学报, 2012, 24(10): 55 - 58.
- [7] Zhou E, Jia Y, Singh P, et al. Instability of the *Magnaporthe oryzae* avirulence gene AVR - Pita alters virulence[J]. Fungal Genetics and Biology, 2007, 44(10): 1024 - 1034.
- [8] Soanes D M, Richards T A, Talbot N J. Insights from sequencing fungal and oomycete genomes: what can we learn about plant disease and the evolution of pathogenicity? [J]. The Plant Cell, 2007, 19(11): 3318 - 3326.
- [9] Collemare J, Billard A, Böhnert H U, et al. Biosynthesis of secondary metabolites in the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*: the role of hybrid PKS - NRPS in pathogenicity[J]. Mycological Research, 2008, 112(Pt 2): 207 - 215.
- [10] Jeon J, Park S Y, Chi M H, et al. Genome - wide functional analysis of pathogenicity genes in the rice blast fungus[J]. Nature Genetics, 2007, 39(4): 561 - 565.
- [11] 刘毛欣. 稻瘟病菌过氧化物酶体形成相关的 12 个基因的功能分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [12] Talbot N J. Having a blast: exploring the pathogenicity of *Magnaporthe grisea*[J]. Trends in Microbiology, 1995, 3(1): 9 - 16.
- [13] Yin Z, Feng W, Chen C, et al. Shedding light on autophagy coordinating with cell wall integrity signaling to govern pathogenicity of *Magnaporthe oryzae*[J]. Autophagy, 2020, 16(5): 900 - 916.
- [14] 刘天华, 白姣姣, 吕东平. 农业气象因素影响稻瘟病发生分子机制初探[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(1): 1 - 7.
- [15] 温小红, 谢明杰, 姜健, 等. 水稻稻瘟病防治方法研究进展[J]. 中国农学通报, 2013, 29(3): 190 - 195.
- [16] 徐宁, 黄国勤. 稻田轮作对水稻病、虫、草害的影响[J]. 生物灾害科学, 2013, 36(1): 26 - 30.
- [17] 陈子豪. 藤仓镰孢菌对多菌灵抗性分子机制及检测方法研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [18] 张俐, 欧晓明, 雷满香, 等. 新杀菌剂氟吡菌酯对几种作物病

- 原菌的生物活性研究[J]. 现代农药,2012,11(4):15-18.
- [19]古丽吉米拉·米吉提,王志英,王娜,等. 木霉菌的生物防治分子机理[J]. 北方园艺,2013(23):206-212.
- [20]马赛,宋雨萌,罗兰. 哈茨木霉菌对大白菜的促生作用及对根肿病的防治效果[J]. 山东农业科学,2020,52(5):110-112.
- [21]郭成瑾,沈瑞清,张丽荣,等. 哈茨木霉协同秸秆对马铃薯黑痣病及根际土壤微生物生态的影响[J]. 核农学报,2020,34(7):1447-1455.
- [22]刘刚. 哈茨木霉菌对青贮玉米 3 种病害田间防效较好[J]. 农药市场信息,2019(21):53.
- [23]Chaudhary B, Shrestha S M, Singh U S. Seed treatment with *Trichoderma harzianum*; suitable option for leaf blast management of Sub1 and non - Sub1 rice genotypes [J]. Nepal Agriculture Research Journal,2014(1):14-25.
- [24]戴忠良,高克祥. 生防酵母菌株的分离筛选及其防治苹果果实轮纹病效果[J]. 山东农业科学,2018,50(9):102-108,138.
- [25]Fan H Y, Ru J J, Zhang Y Y, et al. Fengycin produced by *Bacillus subtilis* 9407 plays a major role in the biocontrol of Apple ring rot disease[J]. Microbiological Research,2017,199:89-97.
- [26]Hwang E I, Yun B S, Kim Y K, et al. Phellinsin a, a novel chitin synthases inhibitor produced by *Phellinus* sp. PL3[J]. The Journal of Antibiotics,2000,53(9):903-911.
- [27]Bérdy J. Thoughts and facts about antibiotics; Where we are now and where we are heading[J]. The Journal of Antibiotics,2012,65(8):441.
- [28]Islam V, Saravanan S, Ignacimuthu S. Microbicidal and antiinflammatory effects of *Actinomadura spadix* (EHA-2) active metabolites from Himalayan soils, India [J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology,2014,30(1):9-18.
- [29]Oh H S, Lee Y H. A Target - Site - Specific screening system for antifungal compounds on appressorium formation in *Magnaporthe grisea*[J]. Phytopathology,2000,90(10):1162-1168.
- [30]李其利,黄穗萍,郭堂勋,等. 球孢链霉菌 JK-1 抗菌物质的理化特性研究[J]. 安徽农业科学,2014,42(27):9356-9358,9363.
- [31]翟世玉. 枯草芽孢杆菌 LF17 鉴定及对苹果树腐烂病生防作用效果研究[D]. 晋中:山西农业大学,2019.
- [32]何有为. 芽孢杆菌对油菜根肿病和稻瘟病的生防潜能研究[D]. 武汉:华中农业大学,2018.
- [33]Paulsen I T, Press C M, Ravel J, et al. Complete genome sequence of the plant commensal *Pseudomonas fluorescens* Pf-5 [J]. Nature Biotechnology,2005,23(7):873-878.
- [34]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.
- [35]Ji S H, Gururani M A, Chun S C. Expression analysis of rice pathogenesis - related proteins involved in stress response and endophytic colonization properties of gfp - tagged *Bacillus subtilis* CB-R05 [J]. Applied Biochemistry and Biotechnology,2014,174(1):231-241.
- [36]Meng X, Yu J, Yu M, et al. Dry flowable formulations of antagonistic *Bacillus subtilis* strain T429 by spray drying to control rice blast disease [J]. Biological Control,2015,85:46-51.
- [37]Sha Y X, Wang Q, Li Y. Suppression of *Magnaporthe oryzae* and interaction between *Bacillus subtilis* and rice plants in the control of rice blast [J]. SpringerPlus,2016,5(1):1238.
- [38]姚琳. 微生物生物防治的研究综述[J]. 林区教学,2009(5):123-125.
- [39]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.
- [40]王超,郭坚华,席运官,等. 拮抗细菌在植物病害生物防治中应用的研究进展[J]. 江苏农业科学,2017,45(18):1-6.
- [41]姚德惠. 伊枯草菌素 A 高产菌株的选育及其发酵工艺研究[D]. 武汉:华中农业大学,2011.
- [42]李全胜,谢宗铭,刘政,等. 棉花黄萎病拮抗细菌 H14 的筛选鉴定及其拮抗机理分析[J]. 植物保护学报,2018,45(6):1204-1211.
- [43]高学文,姚仕义,Pham H,等. 基因工程菌枯草芽孢杆菌 GEB3 产生的脂肽类抗生素及其生物活性研究[J]. 中国农业科学,2003,36(12):1496-1501.
- [44]Selim S, Negrel J, Govaerts C, et al. Isolation and partial characterization of antagonistic peptides produced by *Paenibacillus* sp. strain B2 isolated from the sorghum mycorrhizosphere [J]. Applied and Environmental Microbiology,2005,71(11):6501-6507.
- [45]孟娜,汤斌,欧阳明,等. 木霉菌对棉花黄萎病菌拮抗的作用[J]. 中国农学通报,2007,23(1):88-91.
- [46]Hantke K. Iron and metal regulation in bacteria [J]. Current Opinion in Microbiology,2001,4(2):172-177.
- [47]Leelasuphakul W, Sivanunsakul P, Phongpaichit S P. Characterization and synergistic activity of  $\beta$ -1,3-glucanase and antibiotic extract from an antagonistic *Bacillus subtilis* NSRS 89-24 against rice blast and sheath blight [J]. Enzyme & Microbial Technology,2006,38(7):990-997.
- [48]穆常青,刘雪,潘玮,等. 枯草芽孢杆菌 B-332 菌株对稻瘟病的防治效果及定殖作用研究[C]//第四届全国绿色环保农药新技术、新产品交流会暨第三届生物农药研讨会论文集. 哈尔滨,2006.
- [49]袁洪水,马平,李术娜,等. 棉花黄萎病拮抗细菌的筛选与抗菌物分析[J]. 棉花学报,2007,19(6):436-439.
- [50]黎起秦,叶云峰,王涛,等. 内生枯草芽孢杆菌 B47 菌株入侵番茄的途径及其定殖部位[J]. 中国生物防治,2008,24(2):133-137.
- [51]Cao Y, Zhang Z, Ling N, et al. *Bacillus subtilis* SQR 9 can control *Fusarium* wilt in cucumber by colonizing plant roots [J]. Biology & Fertility of Soils,2011,47(5):495-506.
- [52]Pérez - García A, Romero D, de Vicente A. Plant protection and growth stimulation by microorganisms; biotechnological applications of *Bacilli* in agriculture [J]. Current Opinion in Biotechnology,2011,22(2):187-193.
- [53]李玉龙. 生防菌对两种作物病害的防治作用及机理[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2019.
- [54]高伟,田黎,张久明,等. 海洋芽孢杆菌 B-9987 菌株对番茄灰霉病和早疫病的作用机制初探[J]. 植物保护,2010,36

段俊枝,李莹,冯丽丽,等. MYB 转录因子在水稻抗逆基因工程中的应用进展[J]. 江苏农业科学,2021,49(21):46-53.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.21.007

# MYB 转录因子在水稻抗逆基因工程中的应用进展

段俊枝<sup>1</sup>, 李莹<sup>2</sup>, 冯丽丽<sup>1</sup>, 孙岩<sup>1</sup>, 齐红志<sup>1</sup>, 齐学礼<sup>3</sup>, 杨翠苹<sup>1</sup>, 王楠<sup>1</sup>, 燕照玲<sup>1</sup>,  
陈海燕<sup>1</sup>, 张会芳<sup>1</sup>, 卓文飞<sup>1</sup>, 平西栓<sup>4</sup>

(1. 河南省农业科学院农业经济与信息研究所, 河南郑州 450002; 2. 《河南农业大学学报》编辑部, 河南郑州 450002;

3. 河南省农业科学院小麦研究所, 河南郑州 450002; 4. 河南省农业技术推广总站, 河南郑州 450002)

**摘要:**水稻(*Oryza sativa*)经常遇到干旱、高盐、低温等非生物胁迫及病虫害等生物胁迫,抑制其生长发育,甚至降低籽粒产量。MYB(myeloblastosis)在调控水稻响应各种非生物胁迫(干旱、高盐、低温等)及生物胁迫(病虫害等)反应中具有重要作用。本文阐述了水稻 MYB 转录因子的结构、分类及其在水稻抗旱、耐盐、耐冷、耐热、耐低磷、抗病、抗虫等抗逆基因工程中的应用进展,为 MYB 在水稻及其他作物抗逆育种中的应用提供参考。

**关键词:**水稻;MYB 转录因子;抗旱;耐盐;耐冷;耐热;耐低磷;抗病;抗虫;基因工程

**中图分类号:** S511.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2021)21-0046-08

水稻(*Oryza sativa*)是我国乃至世界上重要的粮食作物之一,世界上半数以上的人口以大米为主食<sup>[1]</sup>。水稻在生长发育过程中,经常遭遇干旱、高盐、低温及病虫害等逆境胁迫,抑制其生长发育,甚

至降低籽粒产量。减少这种逆境胁迫对水稻造成的危害,不仅可以提高水稻生产力,而且还可以扩大水稻种植范围,将水稻种植于目前尚不能种植的边际土地上<sup>[2-3]</sup>,进而提高水稻总产量,这对于保障国家粮食安全具有重要的现实意义。培育抗逆水稻品种是减少这些逆境胁迫对水稻造成危害的有效途径。采用传统的遗传育种方法培育抗逆水稻品种虽然简便可行,但进展缓慢。随着生物技术的快速发展,挖掘优异的抗逆基因,然后通过基因工程育种技术提高水稻的抗逆性,是培育水稻抗逆新品种最有效的途径。

收稿日期:2021-03-26

基金项目:国家自然科学基金(编号:31701510)。

作者简介:段俊枝(1981—),女,河北沧州人,博士,助理研究员,主要从事作物遗传育种研究,E-mail:junzhi2004@163.com;共同第一作者:李莹(1984—),女,河南焦作人,硕士,主要从事小麦栽培育种及期刊编辑方面的工作,E-mail:liying1233@163.com。  
通信作者:卓文飞,博士,副研究员,主要从事农业信息及期刊编辑方面的工作,E-mail:kjcankao@126.com;平西栓,研究员,主要从事农业技术推广管理工作,E-mail:njzpxs6410@126.com。

(1):55-59.

[55]陈刘军,俞仪阳,王超,等. 蜡质芽孢杆菌 AR156 防治水稻纹枯病机理初探[J]. 中国生物防治学报,2014,30(1):107-112.

[56]Elbadry M, Taha R M, Eldoudgou K A, et al. Induction of systemic resistance in faba bean (*Vicia faba* L.) to bean yellow mosaic potyvirus (BYMV) viaseed bacterization with plant growth promoting rhizobacteria[J]. Journal of Plant Diseases & Protection, 2006, 113 (6):247-251.

[57]Schweizer P, Buchala A, Dudler R, et al. Induced systemic resistance in wounded rice plants[J]. The Plant Journal, 1998, 14 (4):475-481.

[58]Shah J. The salicylic acid loop in plant defense[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(4):365-371.

[59]戴秀华. 解淀粉芽孢杆菌 Lx-11 防治水稻细菌性条斑病的促生、抗病机理研究[D]. 南京:南京农业大学,2015.

[60]胡小加,余常兵,李银水,等. 枯草芽孢杆菌 Tu-100 对油菜根系分泌物所含氨基酸的趋化性研究[J]. 土壤学报,2010,47

(6):1243-1248.

[61]Lim J H, Kim S D. Synergistic plant growth promotion by the indigenous auxins - producing PGPR *Bacillus subtilis* AH18 and *Bacillus licheniformis* K11 [J]. Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry, 2009, 52(5):531-538.

[62]Khamna S, Yokota A, Lumyong S. Actinomycetes isolated from medicinal plant rhizosphere soils: diversity and screening of antifungal compounds, indole-3-acetic acid and siderophore production[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2009, 25(4):649-655.

[63]乔俊卿. *Bacillus amyloliquefaciens* B3 生防促生相关基因和内生质粒 pBSG3 的研究及高效生防工程菌的构建[D]. 南京:南京农业大学,2010.

[64]管玲莉. 水稻稻瘟病生防菌的筛选及其防治效果[D]. 长沙:湖南农业大学,2016.

[65]韩长志. 植物病害生防菌的研究现状及发展趋势[J]. 中国森林病虫,2015,34(1):33-37,25.