

和国优,郭建伟,孔垂思.生防菌对烟草青枯病控制的研究进展[J].江苏农业科学,2023,51(23):9-16.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.23.002

生防菌对烟草青枯病控制的研究进展

和国优¹,郭建伟²,孔垂思^{1,2}

(1. 云南省农业科学院农业环境资源研究所,云南昆明 650221; 2. 中国科学院昆明植物研究所,云南昆明 650201)

摘要:烟草是我国主要的经济作物之一,其种植面积和产量均居世界首位。生产优质烟叶的基础是具备适宜的土壤条件,随着我国烟草种植年限的加长,植烟过程中多种病虫害的危害不断加剧,特别是烟草青枯病的发生严重影响我国烟草行业的可持续发展。烟草青枯病是由茄科雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)引起的系统性维管束病害,主要侵染植株的根、茎、叶,尤其是根、茎部位感染较严重,且寄主范围、分布范围极广,是烟叶生产过程中的毁灭性病害,给烟农造成重大的经济损失。目前,在生产中以化学农药防治、选育抗病品种、优化栽培技术措施及生物防治等手段来控制烟草青枯病的发生,其中以化学防治为主。近年来,随着资源的可持续发展及农业病虫害绿色防控技术的不断推进,利用生防菌防治烟草青枯病受到越来越多人的关注。本文主要总结了三大类烟草青枯病生防菌(细菌、真菌和放线菌)的来源、防治效果以及对应的防治机制,并对目前存在的问题和发展方向进行了简单的阐述,为烟草青枯病的绿色防控技术提供参考依据。

关键词:烟草青枯病;生防菌;防治机制;竞争作用;拮抗作用;促生作用

中图分类号:S435.72 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)23-0009-08

我国植烟历史悠久,且是世界上最大的烟叶生产及消费大国^[1]。我国烟草行业的快速发展,带动了农民的就业及收入,对农业经济产生了积极的影

响^[2]。但烟草行业受到青枯病等病虫害的不利影响,给产业发展造成重大损失。数据显示我国烟叶主产区由病虫害造成的经济损失高达 12 亿元,占有损失的 80% 左右^[3]。烟草青枯病是由茄科雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)引起的细菌性土传病害,其典型的症状是枯萎,感染较重时可导致整株枯萎死亡^[4]。我国已有 30 个省份报道了青枯病的发生,其中烟草青枯病在 22 个主产区的 14 个地区广泛发生,且青枯病的发生有向北扩张的趋势^[5-6]。

收稿日期:2023-03-04

基金项目:云南省重大科技专项(编号:202202AE0910015)。

作者简介:和国优(1994—),女,云南丽江人,硕士,研究实习员,研究方向为烟草病害防治。E-mail:www1995hgy@163.com。

通信作者:孔垂思,博士,研究员,研究方向为烟草病害防治。E-mail:wwwkcs@126.com。

[41] Niu M, Wang Y H, Wang C M, et al. ALR encoding dCMP deaminase is critical for DNA damage repair, cell cycle progression and plant development in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(21/22): 5773-5786.

[42] Chang Y X, Gong L, Yuan W Y, et al. Replication protein A (RPA1a) is required for meiotic and somatic DNA repair but is dispensable for DNA replication and homologous recombination in rice[J]. Plant Physiology, 2009, 151(4): 2162-2173.

[43] Ishibashi T, Kimura S, Furukawa T, et al. Two types of replication protein A 70 kDa subunit in rice, *Oryza sativa*; molecular cloning, characterization, and cellular & tissue distribution[J]. Gene, 2001, 272(1/2): 335-343.

[44] Waterworth W M, Latham R, Wang D P, et al. Seed DNA damage responses promote germination and growth in *Arabidopsis thaliana* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2022, 119(30): e2202172119.

[45] Nishizawa Y, Yokoi A, Motoyama R, Tanaka T, et al. SUPPRESSOR OF GAMMA RESPONSE 1 plays rice-specific roles in DNA damage response and repair[J]. Plant Physiology, 2023, 191(2): 1288-1304.

[46] Mahapatra K, Roy S. SOG1 transcription factor promotes the onset of endoreduplication under salinity stress in *Arabidopsis* [J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 11659.

[47] Zhang Q F. Strategies for developing green super rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(42): 16402-16409.

[48] Izawa T, Konishi S, Shomura A, et al. DNA changes tell us about rice domestication[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(2): 185-192.

[49] Peng Y, Zhang Y Y, Gui Y J, et al. Elimination of a retrotransposon for quenching genome instability in modern rice [J]. Molecular Plant, 2019, 12(10): 1395-1407.

烟草青枯病的发生为烟草行业的健康可持续发展以及现代烟草产业体系的构建带来不可控的阻力。目前,我国病虫害的防治手段以化学农药为主^[7],但长期使用化学农药易引发一系列的粮食安全和环境污染问题,不利于土地资源的可持续发展,而生物防治有低残留、低毒性和无公害等优点,近年受到病虫害防治者的青睐^[8]。生防菌是生物防治的有效措施之一,目前已经从土壤或植物中筛选出诸多拮抗作用明显的细菌、真菌和放线菌等^[9],拮抗菌对烟草青枯病具有较好的防治效果。本文主要对目前我国烟草青枯病生防菌的研究现状进行总结,为我国新型农药的制备和抗病育种提供理论依据。

1 生防菌

生防菌是指能够直接杀死或抑制病原菌的生长、降低病害发生程度以及促进植物生长的有益微生物,具有种类多、繁殖快和数量庞大等特点,其可能为农业产业的发展带来革命性的变化^[10]。利用生防菌制备的微生物农药是安全、高效的环境友好型农药^[11],可促进植物病害防控的可持续发展和绿色防控体系的建设,在国内外作物病害防治中具有较大的发展优势^[12]。

1.1 生防菌的来源

定殖能力是生防菌有效控制病害的关键因子,受温度、土壤和根际微生态等环境因子的影响。生防菌的来源为内生生防菌和非内生生防菌(植物根际生防菌)^[13]。植物根际微生物可招募有益微生物来调控土壤微生物群落结构及功能,有效抑制病虫害的发生。目前研究者主要从烟疫区的未发病或发病植株的根际土壤、多年种植烟草的土壤中分离、筛选生防菌。其中,分离自烟草健康植株土壤的生防菌占比为 19%,发病植株土壤占比为 4%,烟草根际土壤和烟田土壤(不区分健康和发病)占比为 49%,烟草内生菌占比为 10%,来自其他作物土壤占比为 3% 和文献中来源不详的占比为 15%。这说明目前烟草青枯病生防菌的来源主要还是烟田土壤。从疫区的健康烟草根际土壤中分离获得对烟草青枯病拮抗作用明显的枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)、护卫假单胞菌(*Pseudomonas protegens*)、荧光假单胞杆菌(*P. fluorescens*)^[9,14-16];从烟草青枯病疫区病株根际土壤中获得的壮观链霉菌(*Streptomyces*

spectabilis)⁶⁹⁻¹ 对烟草青枯病有显著的拮抗作用^[17]。也有研究者从烟草种植土壤、芒果与丝瓜根际土壤中获得拮抗效果好的烟草青枯病生防菌^[18-24]。前人研究表明,植物内生菌与宿主经过长期进化,能够在植物体内快速定殖并稳定生存。研究表明,从烟草茎内生细菌中获得的枯草芽孢杆菌 [*B. subtilis* 菌株 001 和短芽孢杆菌(*B. brevis*) 菌株 009、011] 对青枯菌有较好的拮抗效果^[25]。另外,也可以从茄科作物的健株或病株及根际土壤中分离获得,如番茄、茄子、辣椒等作物的根际土壤和病、健组织中分离获得^[26-27]。

1.2 生防菌的分类

目前烟草青枯病生防菌的研究主要集中在细菌、真菌和放线菌三大类^[28]。

1.2.1 细菌 细菌具有种类多、繁殖速度快、寄生范围广、易培养等特点,这些特性使细菌有较好的生存和竞争优势。因此,有关烟草青枯病生防细菌的报道很多,且烟草青枯病的生防细菌以芽孢杆菌属(*Bacillus*)和假单胞杆菌属(*Pseudomonas*)为主。芽孢杆菌寄生于环境或土壤中,有氧或无氧环境均可存活,且易分离、保存和培养^[29]。其中,芽孢杆菌属的解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*)、多黏类芽孢杆菌(*P. polymyxa*)、枯草芽孢杆菌和巨大芽孢杆菌(*B. megaterium*)均对烟草青枯菌有较好的拮抗作用^[30-37],其防治效果见表 1。从疫区的健康烟株中获得的内生细菌(H-1、H-9 和 H-11)具有较好的拮抗作用^[34,38];从疫区的健康烟株根际土壤中筛选获得的枯草芽孢杆菌有较好的拮抗效果,其室内盆栽防效达到 66.0%^[39]。假单胞杆菌属能快速繁殖定殖,具有与病原菌争夺营养和空间的优点。目前研究较多的是荧光假单胞菌(*P. fluorescens*)和铜绿假单胞菌(*P. aeruginosa*)。从烟草根际土壤中获得的铜绿假单胞菌(SWU31-2)对烟草青枯病有较好的防治效果^[40]。研究表明荧光假单胞菌粉剂使用量在 512.5~662.5 g/667 m² 时,其田间防治效果达到 54.1% 以上^[41]。

1.2.2 真菌 生防真菌种类繁多,如腐生真菌、寄生真菌等,但目前对木霉和烟曲霉研究较多,其防治效果及来源见表 2。木霉具有广谱的生防活性优点而被广泛应用于生物防治中,广泛分布于自然环境中,长期与寄主植物互作能够快速适应环境来提高对青枯菌的抗性作用。其中,哈茨木霉是研究最多以及在生产中应用较成熟的生防菌种。研究发

表 1 烟草青枯病生防细菌及防治效果

菌株种类	菌株来源	生防菌株	试验类型	活性物质	防效	参考文献
枯草芽孢杆菌	疫区,健康烟草根际土壤	<i>B. subtilis</i> SH7	温室盆栽	发酵液	66.00%	[39]
	丝瓜土壤	<i>B. subtilis</i> TG26	大田	菌悬液	79.60%	[24]
	烟草茎内生细菌	<i>B. subtilis</i> 001	大田	发酵液	82.50%	[25]
	疫区,健康植株	<i>B. subtilis</i> H-1	大田	菌悬液	84.30%	[34]
	疫区根茎周围土壤	<i>B. subtilis</i> SH7	温室盆栽	发酵液	70.00%	[42]
	发病烟株根际土壤	<i>B. subtilis</i> LF-1	温室盆栽	发酵液	69.54%	[30]
	疫区,健康番茄根围土壤	<i>B. subtilis</i> FT12	温室盆栽	菌悬液	56.09%	[27]
	—	<i>B. subtilis</i> B001	大田	菌悬液	51.37%	[27]
	不同烟草品种的根茎叶组织	<i>B. subtilis</i> B8-5	大田	发酵液	66.64%	[43]
短芽孢杆菌	烟草茎内生细菌	<i>B. brevis</i> 009	大田	菌悬液	100%	[25]
	烟草茎内生细菌	<i>B. brevis</i> 001	大田	菌悬液	84.50%	[25]
	疫区,健康植株	<i>B. brevis</i> H-9 和 H-11	大田	菌悬液	98.70% 和 86.50%	[34]
	—	<i>B. brevis</i> B011	大田	菌悬液	71.21%	[27]
短短芽孢杆菌	烟草根际土壤	<i>B. brevis</i> X23	大田	菌悬液	68.30%	[22]
短小芽孢杆菌	植烟区青枯病发病植株	<i>B. pumilu</i> AR03	温室盆栽	菌悬液	55.22%	[44]
蜡样芽孢杆菌	植物内生细菌	<i>B. ceruus</i> B15	温室盆栽	菌悬液	68.33%	[45]
甲基营养型芽孢杆菌	健康烟草根际土壤	<i>B. methylophicus</i> LW-4	温室盆栽	菌悬液	70.37%	[46]
莫哈韦芽孢杆菌	烟株茎秆	<i>B. mojavensis</i> F1	平板对峙法	菌悬液	抑菌圈直径 6.5 mm	[47]
侧孢芽孢杆菌	疫区,健康番茄、烟草根际土壤	<i>B. laterosprous</i> F08、Y05	温室盆栽	菌悬液	64.59%、54.59%	[27]
	—	<i>B. laterosprous</i> 2-Q-9	大田	菌悬液	62.32%	[27]
芽孢杆菌属	健康烟株及根际土壤	<i>Bacillus</i> LSN02、LLGJ04	平板对峙法	发酵液	抑菌圈直径 29.96、38.65 mm	[48]
	芒果根际土壤	<i>Bacillus</i> J1	温室盆栽	菌悬液	80.00%	[23]
	烟地根际与根表土壤	<i>Bacillus</i> 湘 2-3、2-轻-9	温室盆栽	发酵液	80.10%、64.00%	[49]
不动杆菌属	烟地根际与根表土壤	<i>Acinetobacter</i> 湘 1-2	温室盆栽	发酵液	46.00%	[49]
贝莱斯芽孢杆菌	烟草根际	<i>B. velezensis</i> B4-7	温室盆栽(+5% 水稻秸秆生物炭)	菌悬液	80.59%	[50]
	烟草根际	<i>B. velezensis</i> B4-7	温室盆栽	菌悬液	64.55%	[50]
	—	<i>B. velezensis</i> F10	温室盆栽和大田	菌悬液	60.49% 和 54.91%	[31]
	健康烟株根际土壤	<i>B. velezensis</i> GZYCT-4 和 GZYCT-9	温室盆栽	菌悬液	51.83%、38.96%	[51]
	运城盐湖湖岸土壤	<i>B. velezensis</i> FY-C	温室盆栽	发酵液	59.74%	[52]
	青枯病发病田健康烟株	<i>B. velezensis</i> R-3、R-7、R-9	大田	发酵液	55.72%、48.34% 和 50.71%	[53]
解淀粉芽孢杆菌	发病烟株根际土壤	<i>B. amyloliquefaciens</i> LF-2	温室盆栽	发酵液	72.49%	[30]
	烟田的健康烟株根系	<i>B. amyloliquefaciens</i> Xe01	温室盆栽和大田	发酵液	56.32% 和 61.46%	[31]
	烟区土壤	<i>B. amyloliquefaciens</i> 5B18	平板对峙法	菌悬液	抑菌圈半径 10.2 mm	[54]
	无病区,烟草根际土壤	<i>B. amyloliquefaciens</i>	平板对峙法	菌悬液	抑菌圈半径 10.2 mm	[54]
	烟草植株和根际土壤	<i>B. amyloliquefaciens</i> YH-22	大田	发酵液	14.7% ~21.8%	[55]
	健康烟草叶片	<i>B. amyloliquefaciens</i> XAL03	平板对峙法	发酵液	抑菌圈直径 13.74 mm	[56]
多黏类芽孢杆菌	—	<i>P. polymyxa</i>	温室盆栽	菌悬液	41.11%	[32]
	—	<i>P. polymyxa</i>	大田	—	77.67%	[33]
微杆菌属	烟草植株根际土壤及植株根	<i>Microbacterium</i> spp. R-3-16、R-3-18	温室盆栽	菌悬液	84.94%、86.66%	[57]

表 1(续)

菌株种类	菌株来源	生防菌株	试验类型	活性物质	防效	参考文献
微小杆菌属	烟草植株根际土壤及植株根	<i>Exiguobacterium</i> spp. R – 5 – 17	温室盆栽	菌悬液	75.41%	[57]
假单胞杆菌	感染青枯病的烟草 K326 侧根	<i>Pseudomonas</i> HN3	平板对峙法	发酵液	抑菌圈直径 38 mm	[31]
荧光假单胞杆菌	疫区,健康植株及发病植株根际土壤	<i>P.fluorescens</i> XCS1	温室盆栽	菌悬液	56.10%	[16]
—	—	<i>P.fluorescens</i>	温室盆栽	菌悬液	29.44%	[32]
—	—	<i>P.fluorescens</i>	大田	粉剂	54.10%	[41]
—	—	<i>P.fluorescens</i>	温室盆栽(+ 牛粪)	粉剂	48.26% ~ 55.21%	[58]
—	—	<i>P.fluorescens</i>	大田(+ 不同施用方法)	菌悬液	22.39% ~ 31.70%	[59]
浅黄色假单胞菌	烟田抑病土	<i>P.lurida</i> FGD5 – 2	大田	菌悬液	38.64% ~ 52.13%	[60]
护卫假单胞菌	烟田健株根际土壤	<i>P.protegens</i> CLP6	大田	发酵液	69.49%	[9]
韩国假单胞菌	烟田抑病土	<i>P.koreensis</i> HCH2	大田	菌悬液	38.64% ~ 52.13%	[60]
霍氏假单胞菌	烟田抑病土	<i>P.rhodesiae</i> MTD4 – 1	大田	菌悬液	38.64% ~ 52.13%	[60]
铜绿假单胞菌	烟草根际土壤	<i>P.aeruginosa</i> swu31 – 2	温室盆栽	发酵液	60.87%	[20]
	烟草健康土壤	<i>P.aeruginosa</i> 5B15	平板对峙法	发酵液	抑菌圈直径 15.5 mm	[61]

注:“—”表示信息不详。

表 2 烟草青枯病生防真菌及防治效果

菌株种类	菌株来源	生防菌株	试验类型	活性物质	防效	参考文献
木霉属哈茨木霉	疫区,健康烟株根际土壤	<i>T.harzianum</i> TMN – 1	温室盆栽和大田	孢子悬浮液	61.56% 和 56.80%	[15]
曲霉属烟曲霉	健康烟田土壤	<i>A.fumigatus</i> 3F03	平板对峙法	发酵滤液	抑菌圈直径 10.0 mm	[61]
浅黄新萨托菌	健康烟田土壤	<i>N.aureola</i> 7F06	平板对峙法	发酵滤液	抑菌圈直径 9.5 mm	[66]
极大巨孢囊霉	烟草根际土壤	<i>G.gigantea</i>	大田	粉剂	57.11%	[67]
明球囊霉	烟草根际土壤	<i>G.clarum</i>	大田	粉剂	62.23%	[67]
毛氏无梗囊霉	烟草根际土壤	<i>A.morrtwae</i>	大田	粉剂	59.67%	[67]

现利用木霉喷施和灌根,烟株能够明显抑制烟草青枯病的发生^[62]。室内盆栽灌根试验结果表明,哈茨木霉能够有效抑制烟草青枯病的发生^[63]。从烟株根际土壤中获得哈茨木霉(TMN – 1)对烟草青枯病有较好的拮抗作用,其防效高达 66.7%^[15]。另外,研究表明接种 AM 真菌能够有效防治烟草青枯病的发生^[64 – 65]。

1.2.3 放线菌 在拮抗菌的筛选过程中发现,有些放线菌对烟草青枯病有较好的拮抗效果,其防治效果及来源见表 3。放线菌是生产抗生素中应用较多的微生物类群,其产生的代谢物可以有效地抑制或杀死病原菌。放线菌中的链霉菌(*Streptomyces*)广泛应用于工业生产抗生素。绿色链霉菌(*S.viridobrunneus*)对青枯菌有明显且稳定的拮抗作用^[68]。另外,橄榄绿链霉菌(*S.olivaceoviridis*)、玫瑰暗黄链霉菌(*S.roseoflavus*)、黄麻链霉菌(*S.*

corchorusii)也均能有效抑制烟草青枯病的发生^[69]。

2 作用机制

烟草青枯病生防菌的作用机制包括竞争作用、拮抗作用、促生作用和诱导作用等,其通过直接或间接的手段抑制或阻碍病原菌的侵染来降低烟草青枯病的发生,其防治机制如图 1 所示。本文主要总结了生防菌对烟草青枯病产生的积极作用,生防菌对烟草青枯菌产生较好的防治作用是多种作用机制协同合作的效果^[74]。

2.1 竞争作用

生防菌与病原菌的竞争主要体现在养分、水分和空间上的争夺。空间竞争是指生防菌在短时间内快速抢占、定殖可能被病原菌侵染的位点成为优势种群,稀释病原菌的浓度降低病害发生;营养竞争是指有益微生物能够快速且高效地利用寄主植

表 3 烟草青枯病生防放线菌及防治效果

菌株种类	菌株来源	生防菌株	试验类型	活性物质	防效	参考文献
壮观链霉菌	发病烟株根际土壤	<i>S. spectabilis</i> 69-1	大田	菌悬液	60.42%	[17]
链霉菌	烟草种植土壤	<i>Streptomyces</i> A27	温室盆栽	菌悬液	60.40%	[18]
皱褶链霉菌	烟草根围土壤	<i>S. plicatus</i> SXL 1-7	温室盆栽	菌悬液	90.06%	[19]
薰衣草链霉菌	烟区土壤	<i>S. lavendulae</i> Y23	平板对峙法	发酵液	抑菌圈直径 13.4 mm	[70]
链霉菌	健康烟田根际土壤	<i>Streptomyces</i> LC-7	大田	发酵液	85.48%	[71]
紫边链霉菌	健康烟田根际土壤	<i>St. violaceolatus</i> FQ-7	平板对峙法	发酵液	抑菌圈直径 16.3 mm	[72]
绿褐色链霉菌	烟草健康植株根际土壤	<i>S. viridobrunneus</i> XC4	温室盆栽	发酵液	54.40%	[68]
细黄链霉菌	烟草根际土壤	<i>S. microflavus</i> SC-105-B-10	平板对峙法	发酵液	抑菌圈直径 30.67 mm	[73]
微白黄链霉菌	烟草根际土壤	<i>S. albidoflavus</i> I2-003-A-5	平板对峙法	发酵液	抑菌圈直径 17.03 mm	[73]
链霉菌	烟草根际土壤	<i>Streptomyces</i> SC-168-A-2	平板对峙法	发酵液	抑菌圈直径 30.33 mm	[73]
娄彻氏链霉菌	烟区土壤	<i>S. rochei</i>	平板对峙法	单菌落	抑菌圈直径 13.84 mm	[74]

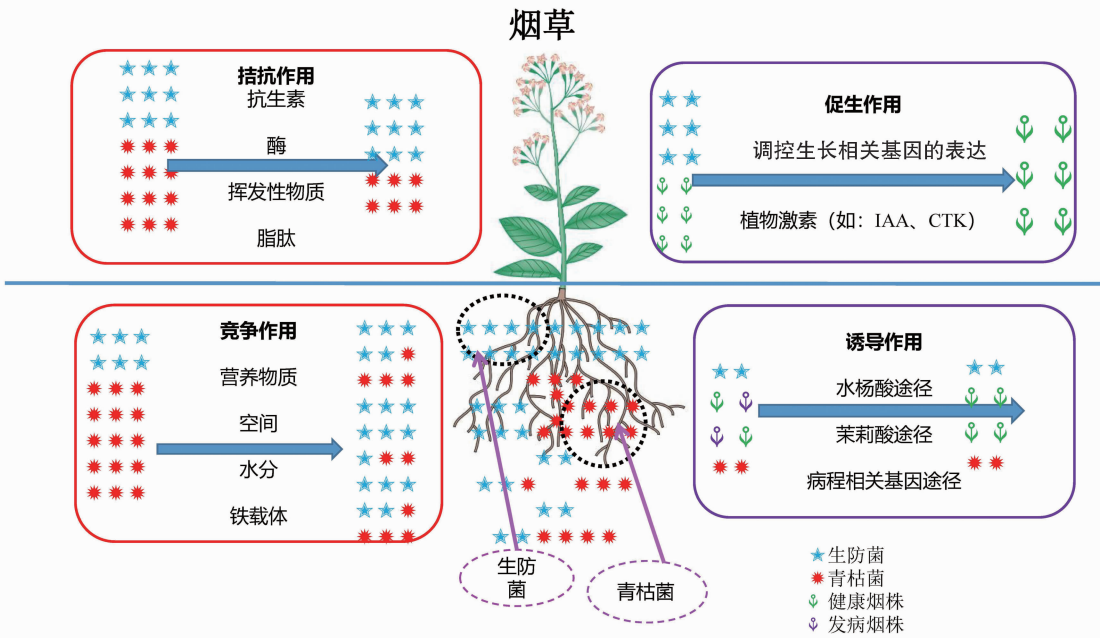


图1 烟草青枯病的生物防治机制

物附近有限的营养物质,直接或间接限制病原物的生长。假单胞菌属菌株(产嗜铁素类)与病原菌争夺铁元素来抑制病原真菌生长,降低植物病害发生率和严重度^[75];产细菌素菌株与青枯菌争夺根际可利用资源,来抑制病原菌的生产繁殖^[76]。对烟株接种青枯菌和短短芽孢杆菌时,发现短短芽孢杆菌能优先定殖在烟株根部位点,阻止青枯菌的侵染^[77];发现菌根烟苗有推迟发病时间、降低发病率和提高抗性的作用,推测其原因可能是 AM 真菌与青枯菌争夺烟株根系上的侵染位点^[64,78]。

2.2 拮抗作用

当前,最理想的生物防治方法是利用生防菌的代谢产物来直接或间接地把病原菌杀死。抗生是

生防菌中比较有效的一种手段,通常生成抗菌肽类和蛋白类等多种拮抗物质,并通过自身代谢产生抗菌化合物。研究表明,护卫假单胞菌通过产生 VOCs、抗生素(2,4-DAPG)和蛋白酶来抑制青枯菌的生长^[9];荧光假单胞杆菌产生的噬铁素、抗生素对青枯菌有较好的拮抗作用^[79-80];贝莱斯芽孢杆菌(FY-C)能够分泌蛋白酶和纤维素酶以及生成生物膜,通过青枯菌胞质浓缩、胞壁降解、内容物外渗等方式抑制青枯菌的生长^[52];链霉菌(LC-7)中产生的氨基糖苷类抗生素对烟草青枯菌有较好的拮抗作用^[72];解淀粉芽孢杆菌分泌脂肪酸等活性物质来抑制烟草青枯病病菌的生长及繁殖^[54];从烟株根际分离获得的拮抗菌(Xcs1)能产生嗜铁素、蛋白酶

和 VOCs 等物质,来抑制烟草青枯病的发生^[16];从烟草根际土壤中分离获得的枯草芽孢杆菌(SH7)分泌产生的抗菌蛋白对青枯病病菌具有良好的抑制作用^[42,55]。

2.3 诱导植物产生抗性

植物为了有效应对病原物的侵染,可系统性地激发防御机制(防卫系统和抵御屏障),防止病原菌的进一步侵染。系统获得抗性由病原物初侵染引发的防卫反应激活,涉及水杨酸和病程相关蛋白的积累,产生持久抗性;诱导系统抗性由生物或非生物因子激活植物自身的物理或化学屏障^[81],通过茉莉酸及乙烯途径产生抗性^[82]。相关报道表明,木霉通过提高酶的活性来增强抗性,如过氧化物酶(POD)或苯丙氨酸解氨酶(PAL);也可以通过调控代谢通路来增强抗性,如调控水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)以及乙烯(AES)途径^[15]。砖红镰刀菌(*Fusarium lateritium*)菌液灌根盆栽试验结果表明,砖红镰刀菌通过调控水杨酸、茉莉酸以及与 Nt NDR1 相关的 R 基因途径诱导烟株对青枯菌的抗性^[64]。

2.4 促生作用

相关研究表明,生防菌可调控寄主生长相关基因途径或生长素的合成,促进生长,增强自身抗病性,阻碍或抑制病原物对植株的侵染^[82-84]。从烟田获得的解淀粉芽孢杆菌、甲基营养型芽孢杆菌(*B. methylophilus*)拮抗菌株通过产生吲哚乙酸(IAA)来促进烟株的生长^[85];SQR11 菌株对烟草有一定的促生作用^[86]。研究表明,砖红镰刀菌可调控植物激素(生长素、细胞分裂素)相关基因的合成表达来促进烟株的生长^[64]。

3 问题与展望

生物防治由于对环境的友好特性而受到国内外研究者的广泛青睐。目前,已有少量生防菌成功应用于生产实践中。利用生防菌防治烟草青枯病,不仅可以减少化学农药的使用,减轻环境污染,增加根际微生物多样性,还能缓解病原菌产生抗药性以及促进烟株生长,提高产量。但目前生防菌的应用及研究还存在诸多潜在的问题。例如:不同地区气候条件的差异,导致生防菌的定殖能力及抑菌效果不稳定;多数生防菌以单一菌种或简单组合几个菌种为主,面对复杂多样的农田生态环境时,由于作用机制的单一及定殖能力的不稳定,导致防治效

果不理想;生防菌对烟草青枯病的控病机制尚未完全揭示以及其本身风险评估较少,导致应用范围受到限制。未来生防菌的研究方向可以从以下 4 个方面入手:(1)拮抗菌株。拓宽生防菌的材料来源,筛选稳定、高效且有广谱性的菌株。(2)定殖能力。改进生防菌生存基质,利用多种菌株复配。(3)添加外源物。在不影响拮抗菌生物活性的前提下将其制成颗粒剂、种衣剂和可湿性粉剂等^[87-90]。(4)结合现代生物技术,探究其生防机制、有效成分、发酵条件以及与有机肥混合施用的效果,通过多种途径挖掘生防菌的应用价值,逐步取代部分化学农药,推动烟草产业绿色防控可持续发展。

参考文献:

- [1]刘英,朱雅玲,刘强,等.我国烟叶产区布局优化研究进展[J].湖南农业科学,2014(3):82-84.
- [2]张煜.微生物菌肥对烟草品质及土壤细菌多样性影响的研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2020:20-22.
- [3]周鹏,覃春华,陈明,等.烟草病虫害生物防治的研究进展[J].农技服务,2012,29(11):1224-1226.
- [4]王瑞,谭军,樊俊,等.基于代谢组学分析青枯病烟田土壤代谢标志物[J].中国烟草学报,2022,28(5):104-112.
- [5]Liu Y, Wu D S, Liu Q P, et al. The sequevar distribution of *Ralstonia solanacearum* in tobacco - growing zones of China is structured by elevation[J]. European Journal of Plant Pathology, 2017, 147(3): 541-551.
- [6]孔凡玉.烟草青枯病的综合防治[J].烟草科技,2003,36(4):42-43,48.
- [7]孙秀莲.探究新时期农作物病虫害的重要防治措施[J].农家参谋,2020(12):60.
- [8]韩秀平.果树病虫害防治过程中生物农药的应用[J].北京农业,2011(15):46-47.
- [9]赵倩,李军民,雷庭,等.嗜酸性 PGPR 菌株 CLB-17 的筛选、鉴定及其对烟草青枯病菌的生防活性[J].植物保护学报,2022,49(2):528-538.
- [10]Burrage S G, Jeon J. Applications of endophytic microbes in agriculture, biotechnology, medicine, and beyond [J]. Microbiological Research, 2021, 245: 126691.
- [11]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.
- [12]Abo - Elyousr K A M, Hashem M, Ali E H. Integrated control of cotton root rot disease by mixing fungal biocontrol agents and resistance inducers[J]. Crop Protection, 2009, 28(4): 295-301.
- [13]彭丽莎,袁天成,李成琼,等.十字花科作物根肿病生防菌研究进展[J].植物保护,2015,41(4):16-22.
- [14]何洪令,李钠钾,孙成成,等.烟草青枯病的生物防治研究进展[J].植物医生,2021,34(2):4-8.
- [15]朱洪江.哈茨木霉 TMN-1 菌株诱导烟草抗青枯病的活性及机理研究[D].重庆:西南大学,2020:23-27.

- [16] 沈鹏飞. 烟草青枯病菌 RPA 检测及拮抗菌 XCS1 生防效果研究[D]. 合肥:安徽农业大学,2020:19–28.
- [17] 张洁梅,张仁军,姚正平,等. 烟草青枯病生防菌的筛选及其田间防效评价[J]. 中国农学通报,2020,36(28):131–136.
- [18] 张立帆. 烟草青枯病拮抗放线菌的分离鉴定及其生防效果的研究[D]. 南京:南京农业大学,2017:44–48.
- [19] 王 岩. 烟草黑胫病菌、青枯病菌拮抗放线菌的筛选及控病研究[D]. 重庆:西南大学,2009:23–28.
- [20] 胡军华,张伏军,蓝希钳,等. 烟草根际细菌铜绿假单胞菌 swu31–2 的定殖能力及其对烟草青枯病的防治作用[J]. 植物保护,2009,35(5):89–94.
- [21] 李 林. 生防菌 *Brevibacillus brevis* X23 的全基因组测序与抑菌机理研究[D]. 长沙:湖南农业大学,2012:24–25.
- [22] 李黎坤,李淑玲,袁清华,等. 紫色土壤微生物种群和数量与烟草青枯病发生的关系研究[J]. 广东农业科学,2013,40(7):72–74,77.
- [23] 刘琼光,李 忠,唐 孜,等. 拮抗细菌和土壤添加剂防治烟草青枯病[J]. 中国生物防治,1999,15(2):94–95.
- [24] 刘伊强,王雅平,潘乃穰,等. 拮抗菌 TG26 的鉴定及其抗菌蛋白 BI 的纯化和部分特性[J]. 植物学报,1994,36(3):197–203.
- [25] 尹华群,易有金,罗 宽,等. 烟草青枯病内生拮抗细菌的鉴定及小区防效的初步测定[J]. 中国生物防治,2004,20(3):219–220.
- [26] 肖 田,姚廷山,于庆涛. 青枯无致病力菌株对烟草青枯病的诱导抗性与控制作用[J]. 西南农业学报,2015,28(1):207–211.
- [27] 吕建林,刘二明,柏连阳,等. 烟草青枯病生防菌混合接种对其定殖及防效的影响[J]. 中国生物防治,2010,26(2):200–205.
- [28] 王 垚,韩松庭,杨 亮,等. 生物有机肥对烟草青枯病防控的研究进展[J]. 植物医生,2020,33(6):18–23.
- [29] 陈 雪,代园风,余祥文,等. 烟草青枯病生物防治研究进展[J]. 农业灾害研究,2016,6(5):10–12.
- [30] 濮永瑜,包玲凤,何 翔,等. 烟草青枯病和黑胫病拮抗细菌的筛选、鉴定及防效研究[J]. 中国农学通报,2022,38(7):116–123.
- [31] 周向平,舒翠华,滕 凯,等. 内生解淀粉芽孢杆菌 Xc01 的鉴定及其发酵条件优化[J]. 中国烟草科学,2020,41(6):58–67.
- [32] 李碧德. 两种生防菌 (*Paenibacillus polymyxa* 与 *Pseudomonas fluorescens*) 防控烟草青枯病的特性研究[D]. 重庆:西南大学,2018:22–29.
- [33] 陈志敏,彭业敏,张晓阳,等. 烟草青枯病田间防治药剂的筛选[J]. 湖南农业科学,2012(7):79–81.
- [34] 彭细桥,刘红艳,罗 宽,等. 烟草内生青枯病拮抗细菌的筛选和初步鉴定[J]. 中国烟草科学,2007,28(2):38–40.
- [35] 杨合同,唐文华,迟建国,等. 植病生防菌株 B1301 的种类鉴定及其对生姜青枯病的作用机理和防治效果[J]. 中国生物防治,2002,18(1):21–24.
- [36] 汪汉成,王茂胜,黄艳飞,等. 烟草青枯病拮抗菌株 X–60 的分离鉴定及其表型组学分析[J]. 植物病理学报,2016,46(3):409–419.
- [37] 易有金,肖浪涛,王若仲,等. 内生枯草芽孢杆菌 B–001 对烟草幼苗的促生作用及其生长动态[J]. 植物保护学报,2007,34(6):619–623.
- [38] 毕 涛,刘 群,王晓强,等. 烟草青枯病菌生防菌的筛选和鉴定[J]. 山东农业科学,2014,46(11):68–71.
- [39] 段燕平,杨金广,杨继洪,等. 抗烟草青枯病菌的枯草芽孢杆菌 SH7 的筛选与鉴定[J]. 吉林农业大学学报,2012,34(1):52–57.
- [40] 张伏军,林立鹏,唐 婧,等. 一株烟草青枯病拮抗细菌的筛选及鉴定[J]. 西南大学学报(自然科学版),2007,29(9):91–94.
- [41] 柳辉林,张 剑,徐隆根,等. 荧光假单胞菌 3 000 亿个/g 粉剂防治烟草青枯病田间药效试验[J]. 农药科学与管理,2008,29(6):24–26.
- [42] 张秀玉,孔凡玉,王 静,等. 枯草芽孢杆菌 SH7 抑菌蛋白的分离纯化及对烟草青枯病菌的抑制作用[J]. 中国烟草科学,2010,31(1):13–15.
- [43] 李艳嫦,程飞白,陈泽鹏,等. 拮抗烟草青枯病菌的内生细菌筛选、鉴定及定殖研究[J]. 中国烟草学报,2011,17(5):74–80.
- [44] 冯永新,关 辉,靳彦峰,等. 短小芽孢杆菌与化学杀菌剂协同防治烟草青枯病研究[J]. 中国烟草科学,2021,42(4):44–49.
- [45] 郑钰婷,胡宇如,胡方平,等. 利用 *aiiA* 基因筛选抗烟草青枯病生防菌株及其鉴定[J]. 核农学报,2021,35(6):1322–1328.
- [46] 刘 伟,刘 鹏,沈小英,等. 烟草青枯病拮抗芽孢杆菌的筛选、鉴定及其抑菌活性初探[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2014,42(2):123–130.
- [47] 周鑫钰,朱宏建,周 倩,等. 1 株烟草青枯病拮抗内生细菌的分离及鉴定[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版),2011,37(6):637–640,664.
- [48] 何玉安,刘书凯,时宏书,等. 烟草青枯病拮抗菌的筛选、鉴定和防病潜力评价[J]. 烟草科技,2018,51(9):1–6.
- [49] 罗 宽,何 昆,匡传富,等. 三株拮抗细菌对烟青枯病的抑制效果[J]. 中国生物防治,2002,18(4):185–187.
- [50] 曹 帅,李金梦,王蓝琴,等. 贝莱斯芽孢杆菌 B4–7 联合水稻秸秆生物炭对烟草青枯病的防治作用[J]. 南方农业学报,2022,53(9):2568–2574.
- [51] 张欣悦,罗翠琴,陈小洁,等. 两株防治烟草青枯病的烟草根际拮抗菌[J]. 中国烟草学报,2020,26(1):91–99.
- [52] 冯印印,李 斌,杨 洋,等. 烟草青枯病菌拮抗细菌的筛选、鉴定和抑菌机制研究[J]. 中国生物防治学报,2021,37(2):331–339.
- [53] 姜乾坤,彭 阁,王 瑞,等. 抗青枯内生细菌的筛选及其对烟草青枯病的防治效果[J]. 中国烟草科学,2017,38(5):13–17,31.
- [54] 陈 亮,周晓见,董昆明,等. 1 株烟草青枯病生防细菌的分离与鉴定[J]. 江苏农业科学,2012,40(1):104–107.
- [55] 杨 欢,余 君,王昌军,等. 烟草青枯病生防菌 YH–22 抗病机制的初步研究[J]. 中国烟草科学,2014,35(3):61–66.
- [56] 赵晓燕,杨 欢,陈建刚,等. 一株烟草青枯病生防菌的筛选鉴

- 定及其发酵优化[J]. 湖北农业科学, 2014, 53(8): 1810 – 1814.
- [57] 王超, 申成美, 郑丽, 等. 烟草青枯病生防细菌的筛选与生防效果研究[J]. 植物保护, 2014, 40(2): 43 – 47, 69.
- [58] 张玉霞, 王珍珍, 张水翔, 等. 荧光假单胞菌与有机肥复配对黔江烟草青枯病防控效果研究[J]. 植物医学, 2022, 1(1): 41 – 47.
- [59] 付品山, 杨磊, 张帅, 等. 荧光假单胞菌不同施用方式对田间烟草青枯病发生的影响[J]. 植物医生, 2021, 34(6): 28 – 32.
- [60] 韩小斌, 王先勃, 张之砚, 等. 新型生防菌组合防治烟草青枯病田间药效评价[J]. 安徽农业科学, 2022, 50(6): 123 – 124, 128.
- [61] 董夏伟, 缪莉, 靳翠丽, 等. 一株高效抑制烟草青枯病菌的烟田土壤细菌的分离与鉴定[J]. 江西农业学报, 2011, 23(6): 30 – 33.
- [62] 杨兴平, 左锐, 潘首慧, 等. 几种生物药剂对烟草青枯病防效的研究[J]. 现代园艺, 2017(3): 21 – 23.
- [63] 杨章明, 王姣, 李石力, 等. 施用外源有机酸对早期烟草青枯病菌的影响[J]. 植物医生, 2018, 31(10): 41 – 44.
- [64] 江龙, 王智明, 张长华, 等. 菌根烟苗的抗青枯病效应研究[J]. 中国烟草学报, 2009, 15(6): 49 – 52.
- [65] 刘先良, 习向银, 申鸿, 等. 接种丛枝菌根真菌对烟草青枯病抗性的影响[J]. 烟草科技, 2014, 47(5): 94 – 98.
- [66] 缪莉, 董夏伟, 周晓见, 等. 烟草青枯病生防真菌的分离鉴定与拮抗活性的初步研究[J]. 河南农业科学, 2011, 40(11): 81 – 85.
- [67] 王婷婷. 生防丛枝菌根真菌的发掘及在烟草上的应用研究初探[D]. 南京: 南京农业大学, 2013: 35 – 40.
- [68] 许大风, 倪海军, 季学军, 等. 烟草青枯病拮抗菌的筛选及发酵条件试验[J]. 烟草科技, 2016, 49(3): 24 – 29.
- [69] 陆铮铮, 骆颖. 拮抗放线菌 F7 – 2 对烟草青枯菌的抑制作用及初步鉴定[J]. 农技服务, 2020, 37(10): 5 – 6.
- [70] 李璐宁, 张薇, 赵永强, 等. 放线菌 Y23 菌株发酵液抗菌活性及稳定性测定[J]. 山东农业科学, 2009, 41(1): 71 – 74.
- [71] 罗文建, 刘雨虹, 施河丽, 等. 青枯雷尔氏菌拮抗放线菌的筛选及其抗菌活性物质的分离[J]. 中国烟草科学, 2017, 38(2): 69 – 74.
- [72] 汤鸣强, 林天然, 李小芳, 等. 烟草青枯病拮抗菌的分离筛选与抑菌活性物质研究[J]. 湖北农业科学, 2021, 60(18): 92 – 96.
- [73] 吴翔, 谭昊, 彭卫红. 抑制烟草青枯病的 3 株放线菌筛选及鉴定[J]. 农业生物技术学报, 2021, 29(2): 352 – 363.
- [74] 沈兰, 李丹, 胡昌华, 等. 抗烟草青枯菌菌株的分离、鉴定和发酵条件研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2014, 36(10): 64 – 69.
- [75] Bakker P A H M, van Peer R, Schippers B. Suppression of soil – borne plant pathogens by fluorescent pseudomonads: mechanisms and prospects[M]//Biotic interactions and soil – borne diseases. Amsterdam: Elsevier, 1991: 217 – 230.
- [76] Loper J E, Henkels M D. Availability of iron to *Pseudomonas fluorescens* in rhizosphere and bulk soil evaluated with an ice nucleation reporter gene[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1997, 63(1): 99 – 105.
- [77] 郑继法, 丁爱云, 张建华, 等. 山东省烟草青枯病的发生和病原菌鉴定研究[J]. 山东农业大学学报, 1996, 27(1): 17 – 22.
- [78] 冯吉, 黎妍妍, 程玲, 等. 烟草青枯病的生物防治研究进展[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(1): 203 – 205, 215.
- [79] 穆瑞瑞. 土壤微生物在农村植物病害生物防治中的作用分析[J]. 北方园艺, 2013(8): 194 – 196.
- [80] 魏海雷, 周洪友, 张力群, 等. 抗生素 2,4 – 二乙酰基间苯三酚作为荧光假单胞菌 2P24 菌株生防功能因子的实证分析[J]. 微生物学报, 2004, 44(5): 663 – 666.
- [81] 翁启勇, 李开本. 诱导植物系统抗性研究及进展[J]. 福建农业学报, 1998, 13(4): 23 – 28.
- [82] 张荣胜, 戴秀华, 刘永锋, 等. 解淀粉芽孢杆菌 Lx – 11 的促水稻生长作用及促生长物质分析[J]. 核农学报, 2018, 32(6): 1230 – 1238.
- [83] Frerigmann H, Piotrowski M, Lemke R, et al. A network of phosphate starvation and immune – related signaling and metabolic pathways controls the interaction between *Arabidopsis thaliana* and the beneficial fungus *Colletotrichum tofieldiae*[J]. Molecular Plant – Microbe Interactions, 2021, 34(5): 560 – 570.
- [84] 邱光, 张新风, 李建伟, 等. 解淀粉芽孢杆菌 B1619 对草莓保苗促生效果[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(4): 98 – 100.
- [85] 查兴平, 李永杰, 汪健康, 等. 一株内生砖红镰刀菌促进烟草生长和增强青枯病抗性[J]. 菌物学报, 2022, 41(10): 1658 – 1671.
- [86] 夏艳, 徐茜, 董瑜, 等. 烟草青枯病菌拮抗菌的筛选、鉴定及生防特性研究[J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(2): 201 – 207.
- [87] 张绍丽, 黄磊, 王友平, 等. 西瓜枯萎病生防菌研究进展[J]. 长江蔬菜, 2022(16): 27 – 31.
- [88] 商娜, 任爱芝, 赵培宝. 木霉菌在园林园艺植物上的应用及研究进展[J]. 北方园艺, 2021(3): 149 – 154.
- [89] Chen J, Kai D, Gao Y D, et al. Mechanism and application of *Trichoderma* spp. in biological control of corn diseases[J]. Mycosystema, 2014, 33(6): 1154 – 1167.
- [90] Dubey S C, Tripathi A, Singh B. Integrated management of *Fusarium* wilt by combined soil application and seed dressing formulations of *Trichoderma* species to increase grain yield of chickpea[J]. International Journal of Pest Management, 2013, 59(1): 47 – 54.