

蒲欣,吴茂华,刘锋,等.芽孢杆菌对玉米真菌病害生物防治效果的研究进展[J].江苏农业科学,2024,52(4):23-30.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.04.004

# 芽孢杆菌对玉米真菌病害生物防治效果的研究进展

蒲欣,吴茂华,刘锋,陈松,任尧,何兵

(四川师范大学生命科学学院,四川成都 610101)

**摘要:**玉米是世界上三大粮食作物之一,对粮食安全有着重要影响。近年来,随着全球气候变化,耕作机制转变等原因,玉米病害流行,尤以真菌病害为主,严重降低玉米的产量和品质。常用的合成农药易造成环境污染且危害人类健康,而物理防治因成本高等问题防治效果不理想,生物防治因对环境友好等特点逐渐被应用于植物真菌病害防治,玉米主要依赖生防菌进行真菌病害的防治。木霉属、假单胞杆菌属、芽孢杆菌属等多种生防菌被发现具有良好的生防效果,其中芽孢杆菌因在自然界中分布广、能产生抗逆性较强的芽孢且能促进植物生长而被应用于植物病害的防治中。本文综述了玉米几种主要真菌病害的危害及芽孢杆菌应用于玉米叶斑病、穗腐病和纹枯病等真菌病害中的防效,总结了芽孢杆菌对空间和养分的竞争,抗生素、挥发性有机物等抗菌物质的生产和诱导植物抗性的生防机制研究进展,为生防菌剂的联合使用、提高抗菌物质产量提供研究思路。

**关键词:**芽孢杆菌;玉米;真菌病害;生物防治;抗菌物质;研究进展

**中图分类号:**S476;S435.131 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)04-0023-08

玉米是重要的谷类作物之一,仅次于小麦和水稻<sup>[1]</sup>。2020 年我国玉米种植面积约 4 126 万  $\text{hm}^2$ ,总产量约 2.61 亿 t,约占该年我国粮食总产量的 39%<sup>[2]</sup>。玉米安全对我国粮食安全有着举足轻重的作用,而真菌病害是制约玉米生产的重要因素之一<sup>[3]</sup>。目前,因全球气候变化,耕作制度的转变,以及玉米种植过程中的单一连作和高密度种植等原因,玉米真菌病害流行发生<sup>[2]</sup>。化学防治使用合成农药,但易引起有害成分残留、环境污染并产生抗药性,而物理防治操作范围大、成本高,两者均不是理想的植物病害防治措施<sup>[4]</sup>。生物防治因对环境友好且在防控过程中不易产生抗性等特点,成为目前植物病害防治研究的热点问题<sup>[5]</sup>。

生物防治包括微生物防治和害虫天敌防治等,其中生防菌是生物防治的重要途径之一。用于植物病害防治的生防菌具备抑菌谱广和定殖能力强等特点。生防菌包括生防真菌、生防细菌和生防放线菌。目前应用较多的主要是木霉属(*Trichoderma*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)和假单胞菌属

(*Pseudomonas*)中的部分菌株,其中因芽孢杆菌能产生耐热且抗逆性强的芽孢,使其在不利环境中较有优势<sup>[6]</sup>。

芽孢杆菌在生物体和环境广泛存在,在农业和食品卫生等领域具有重要价值<sup>[7]</sup>。作为一种有益植物生长促生菌(PGPR),芽孢杆菌因种类多、分布广、营养要求简单且繁殖迅速、理化性质稳定(耐酸、耐盐、耐高温)等特点被广泛应用于植物真菌病害防治中<sup>[6]</sup>。目前国内外研究报道的具有生防作用的芽孢杆菌主要有枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)、贝莱斯芽孢杆菌(*B. velezensis*)、短小芽孢杆菌(*B. pumilis*)、解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)等<sup>[8-9]</sup>。大量研究已证实芽孢杆菌对镰刀真菌(*Fusarium* spp.)、灰霉菌(*Botrytis cinerea*)和立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)等几种重要病原真菌具有出色的体外拮抗特征<sup>[10-12]</sup>。本文从芽孢杆菌对常见玉米真菌病害的防效及其主要生防机制进行综述,以期进一步提高其对玉米真菌病害的防治效果。

## 1 玉米常见真菌病害的危害

在玉米种植过程中,由真菌引起的玉米病害可发生在植株生长各个阶段的雌穗、叶片和茎秆等各个部位。较为常见的玉米真菌病害包括玉米叶斑病、穗腐病、纹枯病和茎腐病等(表1),其中发生在玉

收稿日期:2023-04-23

基金项目:四川省自然科学基金(编号:2022NSFSC1720)。

作者简介:蒲欣(2000—),女,四川南充人,硕士研究生,主要从事植物与微生物互作研究。E-mail:2580398798@qq.com。

通信作者:何兵,博士,副教授,主要从事植物与微生物互作研究。

E-mail:hebing@sicnu.edu.cn。

表 1 玉米常见的几种真菌病害

真菌病害	病原真菌	发生部位	危害	参考文献
玉米小斑病	玉蜀黍平脐蠕孢菌( <i>Bipolaris maydis</i> )	主要发生于玉米叶片、苞叶和叶鞘等组织	果穗下垂、子粒发育不良、种子黑化	[13]
玉米大斑病	大斑刚毛球腔菌( <i>Setosphaeria turcica</i> )	主要侵染玉米叶片、苞叶和叶鞘	一般减产 20%, 病害严重时减产 50% 以上	[14]
玉米灰斑病	玉米尾孢菌( <i>Cercospora zeina</i> ) 玉蜀黍尾孢菌( <i>C. zeamaydis</i> )	主要危害玉米叶片、苞叶和叶鞘	一般减产 5% ~ 30%, 严重时可减产 60% 以上甚至绝收	[15 - 16]
玉米穗腐病	禾谷镰孢菌( <i>F. graminearum</i> ) 拟轮枝镰孢菌( <i>F. verticillioide</i> )	主要发生于果穗	籽粒腐烂, 并产生具有较强毒副作用的次级代谢物, 如伏马毒素、玉米赤霉烯酮	[17]
玉米纹枯病	立枯丝核菌( <i>R. solani</i> )	主要危害玉米叶鞘, 严重时损害玉米茎部和根部的输导组织	影响植株水分和养分的吸收。一般导致玉米减产 10% ~ 20%, 严重时可减产 35%	[12, 18]
玉米茎腐病	禾谷镰孢菌( <i>F. graminearum</i> ) 腐霉菌( <i>Pythium debaryanum</i> )	主要发生于玉米茎基部	造成植株萎蔫、籽粒干瘪和茎基节腐烂	[19 - 20]

米叶部的叶斑病害类型较多。这些真菌病害的发生严重影响了玉米的产量和品质。据报道,2015 年玉米南方锈病在全国大流行,发病面积约 523.9 万 hm<sup>2</sup>,其中以我国的黄淮海夏玉米主产区最为严重<sup>[2]</sup>,显著降低了玉米产量。玉米叶部病害可导致谷物中缺乏可用的碳水化合物,从而导致其产量下降。此外,引起穗腐病的病原真菌如拟轮枝镰孢菌(*F. verticillioide*)和层出镰孢菌(*F. proliferatum*)会产生伏马毒素 B1、B2<sup>[21]</sup>,禾谷镰孢菌会产生玉米赤霉烯酮等真菌毒素<sup>[22]</sup>,严重危害人畜健康。多项研究已证实,伏马毒素不仅会损坏动物的肝和肾等器官,还是一类与人类食道癌相关的致癌物<sup>[22]</sup>。玉米赤霉烯酮会影响哺乳动物生殖系统健康,引发人类中枢系统紊乱等疾病<sup>[23]</sup>。

2 芽孢杆菌在玉米常见真菌病害中的应用和防效

2.1 对玉米叶斑病的防效

芽孢杆菌能分泌多种抗菌物质来破坏叶斑病原真菌的结构,从而抑制真菌生长,防治叶斑病发生<sup>[24]</sup>。谢兰芬等发现,解淀粉芽孢杆菌 B9601 - Y2 菌株通过分泌伊枯草菌素和聚酮类抗生素防治玉米叶斑病,其菌株发酵液对大斑病、小斑病的抑制率分别为 82.72%、88.04%<sup>[25]</sup>。张新杰等研究发现,枯草芽孢杆菌 L - 14 菌株产生的胞外物质能使弯曲平脐蠕孢(*B. papendorffii*)的菌丝显著畸形并抑制孢子萌发<sup>[26]</sup>。因此,芽孢杆菌能产生大量次级代谢物来抑制病原菌孢子萌发和菌丝生长,从而有效抑制防治玉米叶斑病<sup>[27]</sup>。

2.2 对玉米穗腐病的防效

芽孢杆菌能在玉米根际定殖,从而减少玉米籽

粒中镰孢菌菌丝的生长和伏马菌素污染<sup>[28]</sup>。用蜡样芽孢杆菌 B25 进行种子杀菌处理,结合适当作物管理可有效避免玉米穗腐病的发生,且在玉米植株上施用 B25 能减少玉米籽粒中 93.9% 的伏马菌素<sup>[29]</sup>。研究报道了贝莱斯芽孢杆菌 PA26 - 7 菌株通过分泌胞外酶来降解污染粮谷类作物的雌激素类真菌毒素玉米赤霉烯酮<sup>[30]</sup>。

芽孢杆菌的拮抗活性显著抑制镰孢菌菌丝生长,这种生长抑制可能是因为它产生的裂解酶(葡聚糖酶、几丁质酶等)通过破坏真菌细胞,及产生的脂肽物质通过抑制分生孢子的萌发、诱导活性氧(ROS)的产生,致使菌丝体细胞死亡,从而抑制禾谷镰孢菌生长,增加玉米对该菌的抗性<sup>[31]</sup>。据报道,枯草芽孢杆菌 ATCC6633 产生的抗霉枯草菌素会破坏禾谷镰孢菌菌丝的细胞膜和细胞壁,在有效防治玉米穗腐病发生的同时还能显著降低伏马菌素的产生<sup>[32]</sup>。

2.3 对玉米纹枯病的防效

大量研究结果表明,芽孢杆菌对玉米纹枯病的生物防治效果显著。段海明等从解淀粉芽孢杆菌 GFJ - 4 菌株发酵上清液中提取出的脂肽粗提物对病原菌有较强的抑制效果<sup>[33]</sup>。雍彬等从华重楼块茎中分离纯化出的内生枯草芽孢杆菌 lun35 能产生一种抗菌蛋白 UD35,对玉米纹枯病菌有较强的抑菌活性<sup>[34]</sup>。戚家明等发现,枯草芽孢杆菌 BS - 6 基因组中存在 7 种与芽孢杆菌属次生代谢产物相关的基因簇,且 BS - 6 菌株对玉米纹枯病菌的抑菌率达 68.79%<sup>[35]</sup>。

2.4 对玉米茎腐病的防效

芽孢杆菌能产生具有抗菌特性的几丁质酶,水

解串珠镰刀菌(*F. moniliforme*)的细胞壁,抑制其活性,能有效防治茎腐病<sup>[36]</sup>。据报道,解淀粉芽孢杆菌 JF-1 能使菌丝体发生肿胀变形,通过拮抗作用显著降低病原菌细胞内 ATP 的含量,对真菌菌丝生长抑制率达 83.95%<sup>[37]</sup>。解淀粉芽孢杆菌 OR2-30 菌株分泌的脂肽化合物导致禾镰孢菌丝死亡,且抑制率高达 73%<sup>[38]</sup>。

### 3 芽孢杆菌防治植物真菌病害的主要作用机制

研究已证明,芽孢杆菌能通过固氮、溶磷、解钾、产生植物激素、形成生物膜和产生裂解酶等多种途径直接或间接改善作物生长<sup>[39]</sup>。其中,芽孢杆菌防治植物真菌病害的重要生防机制可分为竞争、分泌抗菌物质和诱导植株系统抗性<sup>[40]</sup>。

#### 3.1 竞争作用

病原真菌的入侵会导致植物病害的发生,病原菌利用植物体中的养分,快速繁殖而占据生存空间,从而引发病害<sup>[41]</sup>。由于资源(空间和养分)有限,同一环境中的微生物之间存在空间位点和营养物质的竞争<sup>[6]</sup>。芽孢杆菌通过与病原菌竞争定殖空间和养分,并与宿主植物相互作用,以此有效抵抗病原菌侵染<sup>[41-42]</sup>。起初芽孢杆菌与病原菌可能处于类似的生态位,但由于芽孢杆菌在生长速度、营养要求等方面的生理优势,使其能快速争夺有限的生存空间和营养物质,使病原菌失去空间竞争优势,以达到防治植物病害的目的<sup>[43]</sup>。Bacon 等从玉米植株中分离出串珠镰孢菌和枯草芽孢杆菌,发现它们生态位相同,但芽孢杆菌因能在玉米体内迅速定殖并繁殖,由此减少了串珠镰孢菌及其毒素的产生和积累<sup>[44]</sup>。

芽孢杆菌抵御病原菌入侵的空间位点竞争具体表现在占据植物体内、叶际、根际或土壤中的生态位<sup>[45]</sup>。因植物的矿质营养主要从根系吸收,所以芽孢杆菌对营养成分竞争的研究集中在植物根际,发现其定殖在植物根部后,与病原菌争夺氨基酸、无机盐、氮、磷、铁等营养物质<sup>[41]</sup>。迄今为止,最广泛使用基因标记 *nifH* 对土壤固氮菌的固氮能力进行分析<sup>[46]</sup>。有研究分析了 19 种不同芽孢杆菌菌株的固氮能力,其中 16 种菌株表现出 *nifH* 基因阳性,证实了多数芽孢杆菌的固氮能力<sup>[46]</sup>。土壤中的大部分磷不能被植物直接吸收,而土壤中的多种微生物具备将不可用形式的磷转化有效磷的能力,芽孢杆菌就是其中一种<sup>[47]</sup>。细菌产生的铁载体能帮助

植物获取铁并抑制根际病原菌的生长<sup>[48]</sup>。目前研究表明,能产生铁载体的芽孢杆菌可作为生物防治剂,可能是因为根际的芽孢杆菌比不能产生铁螯合物的病原菌更具有竞争力。总之,芽孢杆菌对植物真菌病害的防效与其定殖能力息息相关,其中细菌的有效定殖与生物膜相关结构的形成能力也存在一定的关联<sup>[49]</sup>。芽孢杆菌接种到玉米叶际上会形成聚集体并产生某些信号化合物,这些物质能帮助生防菌附着在玉米叶表面形成生物膜,通过阻止病原菌定殖来抑制玉米叶片中常见的病原菌<sup>[49]</sup>。因此,生物膜的形成不仅赋予了植株更高的抗生素耐药性,还通过竞争性根际或叶际定殖来防治植物病害<sup>[50]</sup>。

芽孢杆菌在玉米根际、叶际定殖,但不同部位的定殖能力不同,且其定殖能力与环境因子相关。芽孢杆菌的根际定殖与土壤环境(pH 值、有机质含量等)有关<sup>[51]</sup>,但其在玉米叶际定殖能力与环境温度和湿度等因素的相关性还有待进一步研究。芽孢杆菌定殖后还与植物诱导系统抗性(ISR)之间存在一定关联。有文献表明,解淀粉芽孢杆菌 S499 菌株在减少浇水的 15~35℃ 的环境中能触发番茄和豆类植株 ISR<sup>[52]</sup>。因为芽孢杆菌在根际定殖后会释放表面活性蛋白,温度降低时,表面活性蛋白产量显著增加,触发植株系统抗性<sup>[52]</sup>。且表面活性蛋白激活单子叶植物 ISR 机制的有效性高于双子叶植物<sup>[53]</sup>。因此,表面活性蛋白不仅能作为抗菌物质发挥作用,还与细菌定殖诱导植物抗性相关,只有持续且有效地定殖才能激活植株 ISR。

#### 3.2 诱导系统抗性

诱导植物防御机制是进行生物防治的重要途径之一,该机制通常与 ISR 的活化有关,可由有益菌刺激<sup>[54]</sup>。在植物根部接种非致病性根际细菌或有益菌,会增强植株对某些病原菌的抗性,这种现象被称为诱导系统抗性。ISR 可在病原菌攻击宿主之前或之后激活相应的细胞防御反应。ISR 的激活会增强防御基因的表达,从而增加相关防御蛋白和次级代谢物的产生和积累<sup>[55]</sup>。ISR 防御机制的激活依赖植物中的茉莉酸(JA)和乙烯(ET)信号传导途径<sup>[55]</sup>。另外,植物还存在一种系统获得抗性(SAR)机制。ISR 与 SAR 在表型上相似,即 2 种类型的诱导抗性均使未被感染的植株部分对病原菌防御作用增强,但与 ISR 不同的是,SAR 是由病原菌诱导产生且依赖水杨酸(SA)信号通路<sup>[56]</sup>。

植物内的大量防御酶与植物 ISR 相关,如苯丙氨酸解氨酶(PAL)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和多酚氧化酶(PPO)等。ISR 能使宿主体内的防御酶活性增强并产生协同作用,从而增强植物抗性<sup>[57]</sup>。Rahman 等推测,*B. velezensis* FZB42 通过介导多年生黑麦草中过氧化氢含量增加、过氧化物酶活性升高以及胼胝质沉积来诱导植株 ISR<sup>[58]</sup>。据报道,枯草芽孢杆菌 DZSY21 处理玉米叶片后,能诱导玉米叶片中的苯丙氨酸解氨酶、多酚氧化酶和过氧化物酶 3 种防御酶活性的变化,从而更有效地诱导玉米对小斑病的抗性,这与芽孢杆菌诱导植物抗病相关酶活的机制<sup>[57]</sup>一致。

芽孢杆菌不仅产生环脂肽和挥发性有机化合物(VOCs)(如 2,3-丁二醇)等诱导物来激活 ISR<sup>[59]</sup>,一些芽孢杆菌还能通过介导不同的信号通路触发 ISR 以间接增强植株抗性<sup>[60]</sup>。例如,Ryu 等解淀粉芽孢杆菌 IN937 和枯草芽孢杆菌 IN937 均能在黄瓜中激活 SA 和 JA 途径诱导植株 ISR<sup>[61]</sup>。孙黄兵等研究表明,枯草芽孢杆菌 DZSY21 引入玉米叶片后,能诱导玉米的 JA 和 SA 信号通路,激活相关基因 *LOX*、*PFF1.2* 和 *PR1* 的表达<sup>[57]</sup>。此外,在植物与有益菌的相互作用中,植物 miRNA 发挥重要作用。许多 miRNA 已被证实在诱导植物 SAR 中发挥作用,如 *Ath-miRNA393*<sup>[62]</sup>。虽然 SAR 与 ISR 都能诱导植物抗性,但其诱导因子和信号通路不同,所以参与 SAR 和 ISR 的 miRNA 可能不同。目前研究报道了 PGPRs 能从 miRNA 水平上激活植物 ISR,如解淀粉芽孢杆菌 FZB42 通过激活依赖 JA 的信号通路抑制拟南芥中 *miR846* 的表达来诱导 ISR<sup>[63]</sup>。据报道,非保守 miRNA 如 *miR846* 可调控芽孢杆菌诱导的 ISR,但仅对部分植物有用<sup>[63]</sup>。对于芽孢杆菌诱导植物 ISR 过程中可能存在其他保守 miRNA 发挥作用。

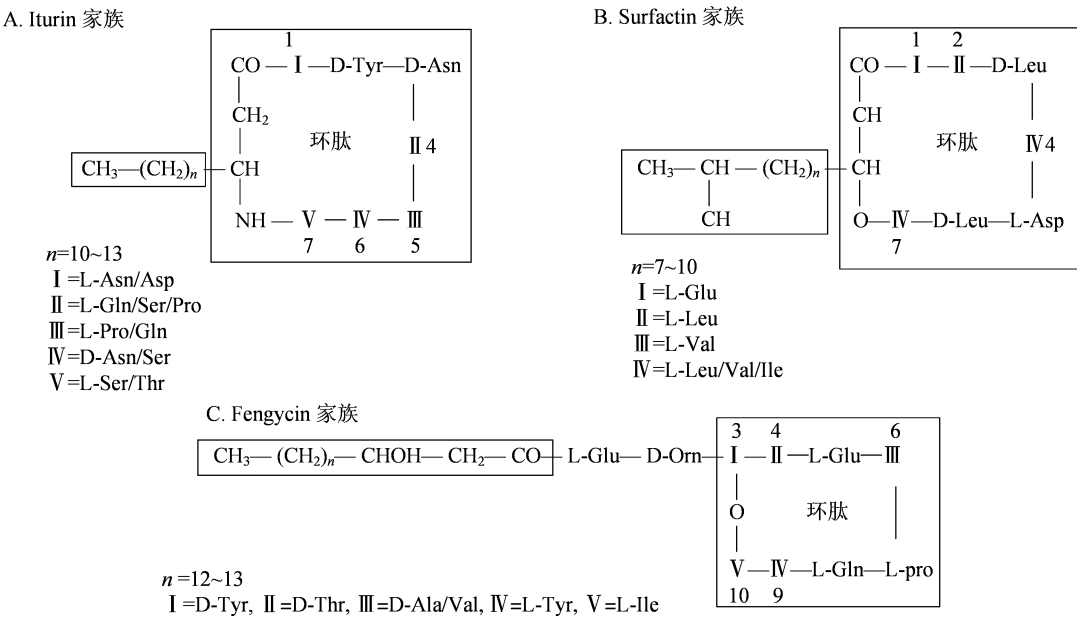
### 3.3 分泌抗菌物质

芽孢杆菌在生长代谢过程中能产生多种抗菌物质,合成的抗菌物质主要分为 2 类,一类是非核糖体途径合成的抗生素,多数为环形脂肽,少数是氨基糖苷;另一类是核糖体合成的肽类物质,如细菌素、几丁质酶、蛋白酶等抗菌物质,对病原菌有明显的抑制作用<sup>[64-65]</sup>。

芽孢杆菌产生的脂肽类化合物对病原菌有较好的拮抗效果<sup>[66]</sup>。根据芽孢杆菌的全基因组结果

显示,次级代谢物的合成基因一般占 5%~8%,能合成 20 多种生物活性物质<sup>[67]</sup>,其中脂肽类物质的抗菌活性是研究的重点之一。关于芽孢杆菌产生的脂肽类化合物中研究较多的主要有 3 个家族,分别是伊枯草菌素(iturin)、表面活性素(surfactin)和丰原素(fengycin)<sup>[68]</sup>,三者均含有环脂肽结构以及 1 个碳链长度不同的  $\beta$ -羟基脂肪酸链(图 1)<sup>[69]</sup>。通常情况下,脂肪酸链的长度会影响脂肽物质的杀菌活性,脂肪酸链碳原子数量较多(14 或 16)的脂肽抗真菌活性更强<sup>[70]</sup>。这类化合物抗菌活性较强,主要作用于病原菌的细胞壁或细胞膜<sup>[71]</sup>。伊枯草菌素抑制病原真菌的主要作用机制是通过与胆固醇结合形成化合物,形成小孔洞来破坏细胞膜的表面结构<sup>[72]</sup>。表面活性素抑菌机制类似于伊枯草菌素,主要是通过破坏细胞膜的完整性来达到抗菌目的,此外,表面活性素还有抗病毒、抗肿瘤和免疫调节活性<sup>[73]</sup>。丰原素与真菌细胞膜中的甾醇和磷脂分子相互作用,改变真菌细胞膜的结构,具有良好的抑真菌活性,尤其是对丝状真菌的抑菌效果显著<sup>[74]</sup>。Liu 等发现,解淀粉芽孢杆菌能产生 C16-丰原素 A,它能破坏病原菌细胞膜并与 DNA 结合,具有抗禾谷镰孢菌的活性<sup>[75]</sup>。解淀粉芽孢杆菌不仅能释放伊枯草菌素和丰原素,还能通过表面活性素的感知来增强植物的防御能力,这对防治玉米植株真菌病害有重要意义<sup>[76-77]</sup>。这 3 类脂肽化合物是芽孢杆菌菌体停止生长后由非核糖体肽链合成酶(non-ribosomal peptide synthetase, NRPS)合成的次级代谢产物<sup>[69]</sup>,其编码基因各不相同(表 2)。此外,有研究表明,位于 *sfA* 操纵子下游的 *sfp* 基因是参与表面活性素合成的另一调控元件,*sfp* 基因能更直接调节表面活性素的合成<sup>[78]</sup>。总的来说,伊枯草菌素和丰原素抗真菌活性强,而表面活性素的抗菌活性更广泛。值得注意的是,目前脂肽类抗菌物质的生产主要依赖天然菌株或工程菌株,其产量较低,应用成本较高。

芽孢杆菌菌株中存在参与碳水化合物和植物细胞壁降解的其他基因<sup>[79]</sup>,能控制合成多种抗菌蛋白。水解酶是其中较为重要的一类,如几丁质酶、纤维素酶、脂肪酶和  $\beta$ -葡聚糖酶等<sup>[80]</sup>。水解酶通过破坏细胞壁结构的稳定性和完整性来抑制病原真菌生长<sup>[81]</sup>,如  $\beta$ -1,3 葡聚糖酶能降解病原真菌细胞壁<sup>[82]</sup>。几丁质酶是催化甲壳素降解的糖基水解酶,可通过水解细胞壁中的几丁质来抑制病原菌生



发植株 ISR 的过程中发挥作用还有待进一步证明。因此,未来的研究可以结合高通量测序来分析芽孢杆菌接种到玉米后,一些转录因子是否会影响 ISR 相关基因的表达,若玉米中的某种或某些 miRNA 的表达受到抑制,则表明其在诱导玉米 ISR 中发挥作用。

总之,芽孢杆菌能通过多种途径抵御玉米真菌病害,但除了通过应用生防菌来防御真菌病害以外,还可以从提高玉米植株本身对病原真菌的抗性并结合外界生防菌的应用对玉米真菌病害进行综合防治,以期达到更好的防治效果。

#### 参考文献:

- [1] Bothast R J, Schlicher M A. Biotechnological processes for conversion of corn into ethanol[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2005, 67(1): 19–25.
- [2] 温胜慧, 杨俊伟, 王 洋, 等. 玉米抗真菌病害基因挖掘与分子育种利用研究进展[J]. 作物杂志, 2023(3): 1–11.
- [3] 刘 杰, 李天娇, 姜玉英, 等. 2020 年我国玉米主要病虫害发生特点[J]. 中国植保导刊, 2021, 41(8): 30–35.
- [4] 刘 杰. 园林植物病害产生的原因及防治措施[J]. 安徽农学通报, 2018, 24(2): 75–76.
- [5] 严聪文, 苏代发, 代庆忠, 等. 草莓病害的生物防治研究进展[J]. 生物技术通报, 2022, 38(12): 73–87.
- [6] 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.
- [7] Wei X X, Xin D, Xin Y H, et al. *Bacillus depressus* sp. nov., isolated from soil of a sunflower field[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2016, 109(1): 13–20.
- [8] Haeng N J, Alyssa T, Qian Y L, et al. Multidisciplinary evaluation of plant growth promoting rhizobacteria on soil microbiome and strawberry quality[J]. AMB Express, 2023, 13(1): 18.
- [9] Yasmin H, Nosheen A, Naz R, et al. *L* – tryptophan – assisted PGPR – mediated induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) [J]. Journal of Plant Interactions, 2017, 12(1): 567–578.
- [10] 张思奇, 孙丽萍, 赵同雪, 等. 玉米茎基腐病生防菌的筛选及应用[J]. 微生物学通报, 2017, 44(10): 2345–2352.
- [11] Bettina B, László M, Sándor K, et al. Genome analysis of a *Bacillus subtilis* strain reveals genetic mutations determining biocontrol properties[J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2019, 35(3): 52.
- [12] 章慧敏, 宋旭东, 周广飞, 等. 玉米纹枯病研究进展[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(2): 8–14.
- [13] 田志强, 李志敏, 贾 琳, 等. 玉米大斑病抗病 QTL 的鉴定与效应分析[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(20): 70–73.
- [14] 张小飞, 李 晓, 崔丽娜, 等. 我国玉米灰斑病菌遗传多样性的 ISSR 分析[J]. 植物保护学报, 2015, 42(6): 908–913.
- [15] 安星宇, 黄 露, 吴石平, 等. 贵州玉米灰斑病原鉴定与抗病品种筛选[J]. 中国植保导刊, 2022, 42(6): 45–49.
- [16] 胡颖雄, 刘玉博, 王 慧, 等. 玉米穗腐病抗性遗传与育种研究进展[J]. 玉米科学, 2021, 29(2): 171–178.
- [17] 王 昊, 李素荣, 吴春来, 等. 海口玉米小斑病原菌的分离及抗病自交系的筛选[J]. 分子植物育种, 2023, 21(4): 1224–1231.
- [18] 刘 冰. 玉米纹枯病和茎腐病生防菌株的分离鉴定及田间防效评价[D]. 长春: 吉林大学, 2020: 1–2.
- [19] 郭佳月, 徐素娟, 赵晓霞, 等. 玉米茎腐病拮抗放线菌的筛选及抑菌促生活性鉴定[J]. 玉米科学, 2022, 30(3): 169–177.
- [20] 马红霞, 张海剑, 孙 华, 等. 玉米茎腐病病原菌检测方法研究[J]. 植物保护, 2017, 43(3): 149–153.
- [21] 郭聪聪, 朱维芳, 付 萌, 等. 甘肃省玉米籽粒中镰孢菌分离频率及伏马毒素含量监测[J]. 植物保护学报, 2015, 42(6): 942–948.
- [22] 杨校文, 常立国, 杨 琴. 玉米穗腐病真菌毒素污染抗性遗传研究进展[J]. 玉米科学, 2023, 31(1): 161–169.
- [23] Yazar S, Omurtag G Z. Fumonisin, trichothecenes and zearalenone in cereals[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2008, 9(11): 2062–2090.
- [24] 田雪亮, 张 恺, 王国梁, 等. 转录组分析揭示玉米大斑病菌对解淀粉芽孢杆菌胁迫响应机制[J]. 中国科学(生命科学), 2016, 46(5): 627–636.
- [25] 谢兰芬, 何鹏飞, 吴毅毅, 等. 解淀粉芽孢杆菌 B9601 – Y2 在玉米叶际定殖能力的研究[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2016, 38(5): 827–834.
- [26] 张新杰, 刘彦策, 钱欣雨, 等. 弯曲平脐蠕孢拮抗细菌的筛选、鉴定及拮抗作用[J]. 微生物学通报, 2020, 47(8): 2417–2424.
- [27] 崔艳艳, 何朋杰, 尚 娟, 等. 解淀粉芽孢杆菌 B9601 – Y2 对玉米的防病促生长效果研究[J]. 玉米科学, 2015, 23(5): 153–158.
- [28] Guimares R A, Zanotto E, Perrony P, et al. Integrating a chemical fungicide and *Bacillus subtilis* BIOFLA2 ensures leaf protection and reduces ear rot (*Fusarium verticillioides*) and fumonisin content in maize[J]. Journal of Phytopathology, 2020, 169(3): 139–148.
- [29] Lizarraga – Sanchez J, Glenda, Sanchez – Pena, et al. *Bacillus cereus sensu lato* strain B25 controls maize stalk and ear rot in Sinaloa, Mexico[J]. Field Crops Research, 2015, 176: 11–21.
- [30] 邓凤如, 陈嘉杭, 贾淑卉, 等. 玉米赤霉烯酮脱毒菌 PA26 – 7 的分离鉴定及其应用效果评价[J]. 微生物学通报, 2023, 50(8): 3404–3416.
- [31] Xie S S, Jiang L, Wu Q, et al. Maize root exudates recruit *Bacillus amyloliquefaciens* OR2 – 30 to inhibit *Fusarium graminearum* infection[J]. Phytopathology, 2022, 112(9): 1886–1893.
- [32] Yu C J, Liu X, Zhang X Y, et al. Mycosubtilin produced by *Bacillus subtilis* ATCC6633 inhibits growth and mycotoxin biosynthesis of *Fusarium graminearum* and *Fusarium verticillioides* [J]. Toxins, 2021, 13(11): 791.
- [33] 段海明, 余 利, 申仕惠, 等. 玉米纹枯病菌 *Rhizoctonia solani* 拮抗菌 g<sub>4</sub> – 4 的鉴定及其发酵上清液抑菌特性[J]. 浙江农业学报, 2018, 30(1): 106–116.
- [34] 雍 彬, 张 超, 马沁沁, 等. 华重楼内生菌 Iun35 的分离及其

- 抗菌蛋白的性质[J]. 应用与环境生物学报, 2011, 17(4): 537–540.
- [35] 戚家明, 孙杉杉, 张东旭, 等. 芽孢杆菌 BS-6 基于全基因组数据的分类鉴定及拮抗能力分析[J]. 生物技术通报, 2019, 35(10): 111–118.
- [36] Bressan W, Figueiredo J E F. Chitinolytic *Bacillus* spp. isolates antagonistic to *Fusarium moniliforme* in maize[J]. Journal of Plant Pathology, 2010, 92(2): 343–347.
- [37] Liu H L, Qi Y Q, Wang J H, et al. The effect of immobilized *Bacillus amyloliquefaciens* JF-1 modulate dynamics on soil microbial communities and disease suppression caused by *Fusarium graminearum*[J]. Applied Ecology and Environmental Research, 2022, 20(3): 2285–2302.
- [38] 吴沁. 解淀粉芽孢杆菌 OR2-30 对禾谷镰孢菌的抑菌机制研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2022: 22.
- [39] Razzaq K A, Adeena M, Sajjad H, et al. *Bacillus* spp. as bioagents: uses and application for sustainable agriculture[J]. Biology, 2022, 11(12): 1763.
- [40] Shafi J, Tian H, Ji M. *Bacillus* species as versatile weapons for plant pathogens: a review [J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2017, 31(3): 446–459.
- [41] Beauregard P B, Chai Y, Vlamakis H, et al. *Bacillus subtilis* biofilm induction by plant polysaccharides [C]. // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013: E1621–E1630.
- [42] 王春晓, 胡永红, 杨文革, 等. 地衣芽孢杆菌 NJWGYH 833051 的抑菌作用[J]. 湖北农业科学, 2016, 55(4): 904–907.
- [43] Jeger M J, Jeffries P, Elad Y, et al. A generic theoretical model for biological control of foliar plant diseases[J]. Journal of Theoretical Biology, 2009, 256(2): 201–214.
- [44] Bacon C W, Hinton D M. Endophytic and biological control potential of *Bacillus mojavensis* and related species[J]. Biological Control, 2002, 23(3): 274–284.
- [45] Pérez-García A, Romero D, Vicente A D. Plant protection and growth stimulation by microorganisms: biotechnological applications of Bacilli in agriculture[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2011, 22(2): 187–193.
- [46] Yousuf J, Thajudeen J, Rahiman M, et al. Nitrogen fixing potential of various heterotrophic *Bacillus* strains from a tropical estuary and adjacent coastal regions[J]. Journal of Basic Microbiology, 2017, 57(11): 922–932.
- [47] Bhattacharyya P, Jha D. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture[J]. World Journal of Microbiology & Biotechnology, 2012, 28(4): 1327–1350.
- [48] Saxena A K, Kumar M, Chakdar H, et al. *Bacillus* species in soil as a natural resource for plant health and nutrition[J]. Journal of Applied Microbiology, 2020, 128(6): 1583–1594.
- [49] Monier J M, Lindow S E. Aggregates of resident bacteria facilitate survival of immigrant bacteria on leaf surfaces [J]. Microbial Ecology, 2005, 49(3): 343–352.
- [50] Dutta P, Muthukrishnan G, Gopalasubramaiah S K, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and its mechanisms against plant diseases for sustainable agriculture and better productivity[J]. Biocell, 2022, 46(8): 1843–1859.
- [51] Gonçalves A C, Sánchez-Juanes F, Meirinho S, et al. Insight into the taxonomic and functional diversity of bacterial communities inhabiting blueberries in Portugal [J]. Microorganisms, 2022, 10(11): 2193.
- [52] Pertot I, Puopolo G, Hosni T, et al. Limited impact of abiotic stress on surfactin production in planta and on disease resistance induced by *Bacillus amyloliquefaciens* S499 in tomato and bean[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2013, 86(3): 505–519.
- [53] Stoll A, Salvatierra-Martínez R, González M, et al. The role of surfactin production by *Bacillus velezensis* on colonization, biofilm formation on tomato root and leaf surfaces and subsequent protection (ISR) against *Botrytis cinerea*[J]. Microorganisms, 2021, 9(11): 2251.
- [54] Ilham B, Noureddine C, Philippe G, et al. Induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis thaliana* by *Bacillus amyloliquefaciens* and *Trichoderma harzianum* used as seed treatments[J]. Agriculture, 2019, 9(8): 166.
- [55] Akram W, Anjum T, Ali B. Phenylacetic acid is ISR determinant produced by *Bacillus fortis* IAGS162, which involves extensive re-modulation in metabolomics of tomato to protect against *Fusarium* wilt[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7(10): 498.
- [56] Vlot A C, Klessig D F, Park S W. Systemic acquired resistance: the elusive signal(s) [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2008, 11(4): 436–442.
- [57] 孙黄兵, 钟年孝, 孔令茹, 等. 杜仲内生细菌 DZSY21 诱导玉米抗小斑病的系统抗性研究[J]. 生物学杂志, 2018, 35(5): 49–53.
- [58] Rahman A, Uddin W, Wenner N G. Induced systemic resistance responses in perennial ryegrass against *Magnaporthe oryzae* elicited by semi-purified surfactin lipopeptides and live cells of *Bacillus amyloliquefaciens* [J]. Molecular Plant Pathology, 2015, 16(6): 546–558.
- [59] Chowdhury S P, Uhl J, Grosch R, et al. Cyclic lipopeptides of *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* colonizing the lettuce rhizosphere enhance plant defense responses toward the bottom rot pathogen *Rhizoctonia solani*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2015, 28(9): 984–995.
- [60] Yu Y Y, Ying G, Li Z, et al. Induced systemic resistance for improving plant immunity by beneficial microbes[J]. Plants, 2022, 11(3): 386.
- [61] Ryu C M, Murphy J F, Mysore K S, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria systemically protect *Arabidopsis thaliana* against *Cucumber mosaic virus* by a salicylic acid and NPR1-independent and jasmonic acid-dependent signaling pathway[J]. Plant Journal, 2004, 39(3): 381–392.
- [62] Xie S S, Yu H G, Li E Z, et al. Identification of miRNAs involved in *Bacillus velezensis* FZB42-activated induced systemic resistance in maize[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20

- (20):5057.
- [63] Xie S S, Jiang H Y, Ding T, et al. *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 represses plant miR846 to induce systemic resistance via a jasmonic acid – dependent signalling pathway[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2018, 19(7):1612–1623.
- [64] 高学文, 姚仕义, Pham H, 等. 枯草芽孢杆菌 B2 菌株产生的抑菌活性物质分析[J]. *中国生物防治*, 2003, 19(4):175–179.
- [65] 贺丹, 李鹏, 赵坤, 等. 多黏类芽孢杆菌的生防机制研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(8):1–8.
- [66] 朱碧春, 顾丽, 李正, 等. 南极土壤芽孢杆菌的分离鉴定及其防治玉米细菌性褐腐病的研究[J]. *南京农业大学学报*, 2017, 40(4):641–648.
- [67] 靳佳琦, 闻建平. 合成生物学指导下芽孢杆菌合成环脂肽的研究进展[J]. *中国生物工程杂志*, 2022, 42(6):86–101.
- [68] Fujita S, Yokota K. Disease suppression by the cyclic lipopeptides iturin A and surfactin from *Bacillus* spp. against *Fusarium* wilt of lettuce[J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2019, 85(1):44–48.
- [69] 李道明, 王瑛, 陈超, 等. 芽孢杆菌几种重要抗菌脂肽研究进展[J]. *生物工程学报*, 2022, 38(5):1768–1783.
- [70] Baindara P, Mandal S M, Chawla N, et al. Characterization of two antimicrobial peptides produced by a halotolerant *Bacillus subtilis* strain SK. DU. 4 isolated from a rhizosphere soil sample[J]. *AMB Express*, 2013, 3(1):1–11.
- [71] Grabova A Y, Dragovoz I V, Zelena L B, et al. Antifungal activity and gene expression of lipopeptide antibiotics in strains of genus *Bacillus*[J]. *Biopolymers and Cell*, 2016, 32(1):41–48.
- [72] Bonmatin J, Laprévotte O, Peypoux F. Diversity among microbial cyclic lipopeptides: iturins and surfactins. Activity – structure relationships to design new bioactive agents[J]. *Combinatorial Chemistry & High Throughput Screening*, 2003, 6(6):541–556.
- [73] Théatre A, Cano – Prieto C, Bartolini M, et al. The surfactin – like lipopeptides from *Bacillus* spp.: natural biodiversity and synthetic biology for a broader application range[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2021, 9:623701.
- [74] Ali S, Hameed S, Shahid M, et al. Functional characterization of potential PGPR exhibiting broad – spectrum antifungal activity[J]. *Microbiological Research*, 2020, 232(C):126389.
- [75] 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.
- [76] Kulimushi P Z, Basime G C, Nachigera G M, et al. Efficacy of *Bacillus amyloliquefaciens* as biocontrol agent to fight fungal diseases of maize under tropical climates: from lab to field assays in south Kivu[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(30):29808–29821.
- [77] 金清, 肖明. 新型抗菌肽——表面活性素、伊枯草菌素和丰原素[J]. *微生物与感染*, 2018, 13(1):56–64.
- [78] Hsieh F C, Li M C, Lin T C, et al. Rapid detection and characterization of surfactin – producing *Bacillus subtilis* and closely related species based on PCR[J]. *Current Microbiology*, 2004, 49(3):186–191.
- [79] Borriss R, Chen X H, Rueckert C, et al. Relationship of *Bacillus amyloliquefaciens* clades associated with strains DSM 7 and FZB42: a proposal for *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *amyloliquefaciens* subsp. nov. and *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* subsp. nov. based on complete genome sequence comparisons[J]. *International Journal of Systematic & Evolutionary Microbiology*, 2011, 61(8):1786–1801.
- [80] Joshi M, Srivastava R, Sharma A K, et al. Screening of resistant varieties and antagonistic *Fusarium oxysporum* for biocontrol of *Fusarium wilt* of chilli[J]. *Journal of Plant Pathology & Microbiology*, 2012, 3(5):1–6.
- [81] Tariq M, Noman M, Ahmed T, et al. Antagonistic features displayed by plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review[J]. *Heighen Science Publications Corporation*, 2017, 1(1):38–43.
- [82] Mohanram S, Kumar P. Rhizosphere microbiome: revisiting the synergy of plant – microbe interactions[J]. *Annals of Microbiology*, 2019, 69(4):307–320.
- [83] 朱华琚, 周瑚, 任佐华, 等. 枯草芽孢杆菌 JN005 胞外抗菌物质及对水稻叶瘟防治效果[J]. *中国水稻科学*, 2020, 34(5):470–478.
- [84] 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.
- [85] Massawe V C, Rao A H, Farzand A, et al. Volatile organic compounds of endophytic *Bacillus* spp. have biocontrol activity against *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. *Phytopathology*, 2018, 108(12):1373–1385.
- [86] Xie S S, Zang H Y, Wu H J, et al. Antibacterial effects of volatiles produced by *Bacillus* strain D13 against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2018, 19(1):49–58.
- [87] Gao Z F, Zhang B J, Liu H P, et al. Identification of endophytic *Bacillus velezensis* ZSY – 1 strain and antifungal activity of its volatile compounds against *Alternaria solani* and *Botrytis cinerea*[J]. *Biological Control*, 2017, 105:27–39.