

根际微生物防治土传病害的研究进展

钟丽伟¹, 谭鸿升¹, 陈泽斌¹, 钟 宇¹, 刘佳妮¹, 魏 薇^{1,2*}

(1. 昆明学院 农学与生命科学学院, 云南 昆明 650214; 2. 昆明学院 发展规划处, 云南 昆明 650214)

摘要: 利用植物根际微生物防控土传病害, 已成为植物保护的重要手段. 在根际病原菌的胁迫下, 根际微生物能够有效帮助植物提高抗病性, 使其免受病原菌的侵染. 对近年来根际生防微生物在土传病害防治中的应用和作用机制进行综述, 并以此为基础, 结合当前研究现状, 对根际微生物防治土传病害研究的热点方向进行展望, 以期高效、绿色、安全地利用根际微生物防控土传病害, 为农田病害防控实现绿色、可持续发展提供参考.

关键词: 根际微生物; 土传病害; 抗病性; 防控机制

中图分类号: S182 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674 - 5639 (2022) 03 - 0075 - 08

DOI: 10. 14091/j. cnki. kmxyxb. 2022. 03. 015

Advances in Rhizosphere Microbial Control of Soil-borne Plant Diseases

ZHONG Liwei¹, TAN Hongsheng¹, CHEN Zebin¹, ZHONG Yu¹, LIU Jiani¹, WEI Wei^{1,2*}

(1. School of Agriculture and Life Sciences, Kunming University, Kunming, Yunnan, China 650214;

2. Development Planning Division, Kunming University, Kunming, Yunnan, China 650214)

Abstract: The use of plant rhizosphere microorganisms to control soil-borne diseases has become an important means for plant protection to improve effectively the disease resistance and prevent from being infected by pathogens. The application and action mechanism of Rhizosphere bio-control microorganism in soil borne disease of recent years were reviewed, and on this basis, combined with the current research status, the direction and development were expected in order to get efficient, green and safe application of plant rhizosphere microorganisms to control soil-borne diseases to put forward the reference for green and sustainable development of farmland.

Key words: rhizosphere microorganism; soil-borne diseases; disease resistance; prevention and control mechanism

土传病害每年都会给农业生产造成重大经济损失. 在病原菌迅速进化、耐药性增强以及对低投入可持续农业模式需求的背景下, 探讨土传病害防控的新策略已刻不容缓, 而且管控土传病害对于农业“双减”以及全球粮食安全至关重要^[1]. 土传病害具有较强的隐藏性、较高的传染性, 被人们称为“作物癌症”. 常见的毁灭性土传病害主要有枯萎病、软腐病、纹枯病、青枯病等, 这些病害一旦发生会直接导致农作物减产, 甚至绝收. 目前, 对土

传病害的防治主要是使用化学农药, 通常在短期内能有效抑制病原菌, 但随着病原菌耐药性增强, 不断增加农药剂量, 则会导致更为严重的病害暴发^[2-3], 造成土壤污染、危害生态环境.

近年来, 根际土壤微生物在病害防控中的抗病作用愈加凸显, 尤其是在土传病害的防治研究中受到诸多学者的关注. 研究^[4]表明, 植物根际微生物可以通过“呼救”募集有益微生物, 共同抵御土传病原菌, 从而提高植物对病原菌的防控效力.

收稿日期: 2022 - 04 - 30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31902109); 云南省科技厅“三区”科技人才资助项目 (ZX20210102); 云南省教育厅科学研究基金项目 (2019J0571, 2021Y725); 昆明学院引进人才项目 (XJ20220001).

作者简介: 钟丽伟 (1996—), 女, 山东肥城人, 硕士研究生, 主要从事植物-病原菌互作研究.

*通信作者: 魏薇 (1982—), 女, 甘肃天水人, 讲师, 博士, 主要从事植物-病原菌互作和作物连作障碍研究, E-mail: 595522154@qq. com.

在绿色发展作为新常态的背景下,越来越多的学者认为^[5-7],改善土传病害管理可以通过利用根际生防微生物提高寄主植物抗病性来实现。目前,有大量研究^[8-10]发现,植物根际生防菌株可用于防控土传病害,且效果显著。因此,本文围绕近年来根际生防微生物防治土传病害的应用及其相关机制进行综述,并对未来根际生防微生物的研究方向进行展望,以期深入探索根际微生物辅助土传病害防控的研究提供参考。

1 根际微生物

根际(Rhizosphere)是植物根系与土壤交界的狭窄区域^[11]。与根系不同,根际的范围一般包围根表面几毫米范围内的区域,对环境变化的反应极为敏感。由于受植物根系的直接影响,其被认为是微生物活动的热点区域,代表了最复杂的生态系统之一^[12],也是植物病理学、土壤科学和微生物学等研究的热点^[13]。根际微生物(Rhizosphere microbe)指聚集于此与植物发生相互作用形成的与根际相关的微生物^[14]。而与植物根际有关的微生物的多样性是极其丰富的,每克根中含有多达1 011个微生物细胞^[15]和超过30 000个原核物种^[16]。根际微生物群落多样,相互作用强烈,分子串扰复杂。根际包含大量与病原菌防控相关的功能特性^[17],如帮助寄主植物提高免疫力^[18]、抑制病原菌的菌群数量^[19]、改变与宿主相关的次生代谢物^[20]等。Donn等^[21]发现,小麦根际中放线菌和假单胞菌的丰度比根周土壤高10倍;Lee等^[22]通过对不同抗性品种番茄根际微生物的互换实验,验证了抗病植株根际存在能够帮助植物抵抗病原菌的有益微生物,它们参与了植物的土传病害防控过程,这些有益微生物即生防微生物^[13]。目前,生产上对土传病害的生物防治方法主要是通过应用生防根际微生物,对病原菌产生多种不利影响,从而有效控制病原菌的数量,降低其致病性,达到抑制土传病害发生的效果^[23]。

2 根际生防微生物在土传病害防治中的应用

2.1 生防细菌

在土传病害的生物防治中,生防细菌的使用为农业生产做出了重大贡献。生防细菌繁殖速度快、分布广泛且防效稳定。近年来,国内外学者对假单胞菌属(*Pseudomonas*)和芽孢杆菌属(*Bacillus*)

等已经进行了较为深入地研究。王智荣等^[8]发现,荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)可以抑制指状青霉(*Penicillium digitatum*)侵染引起的柑橘采后绿霉病;Islam等^[5]从植物根际分离得到1株铜绿假单胞杆菌(*Pseudomonas aeruginosa*)BA5,其能够有效抑制病原菌菌丝生长,对尖孢镰刀菌黄瓜专化型[*Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* (FOC)]病原菌的抑制率达到58.33%;杨轩等^[24]发明了一种具有防治烟草土传病害功能的芽孢杆菌复合菌剂,其包含贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)和解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*),对于烟草土传病害防控具有良好的效果;迟晓丽等^[25]从番茄根际土壤中分离得到两株具有优良拮抗性能的细菌,分别为贝莱斯芽孢杆菌和暹罗芽孢杆菌(*Bacillus siamensis*),经验证使用这两株拮抗菌处理,可有效减轻植株发病,提高植株的抗病性;左梅等^[26]发现蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)B3能增加土壤中有益菌门硝化螺旋菌门(Nitrospirae)、有益菌属贪噬菌属(*Variovorax*)和罗思河小杆菌属(*Rhodanobacter*)的丰度,蕈状芽孢杆菌(*Bacillus mycoides*)S2能增加有益菌属红假单胞菌属(*Rhodopseudomonas*)、中慢生根瘤菌属(*Mesorhizobium*)的丰度,对烟株根结线虫病害均有一定的防治效果。上述结果表明,生防细菌能够在病原体胁迫下有效提高植物对病害的防控力。

2.2 生防真菌

生防真菌在防治由土传病原菌引起的作物病害方面应用广泛,能够产生抗菌化合物。报道较多的生防真菌是木霉菌(*Trichoderma* spp.),常见地对植物病害有生防作用的木霉主要有哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)、棘孢木霉(*Trichoderma asperellum*)、长枝木霉(*Trichoderma longibrachiatum*)等。潘潇涵等^[9]应用哈茨木霉VT9-3r对马铃薯致病菌立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)、茄链格孢(*Alternaria solani*)进行防治,扫描电镜观察发现哈茨木霉通过竞争机制和寄生机制来抑制病原菌,对立枯丝核菌引起的马铃薯黑痣病防治效果显著;陈志远等^[27]研究结果表明,棘孢木霉对病原菌禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)抑制效果显著,能有效防治蓝莓根腐病;张小杰等^[28]从马铃薯连作田植株根际土壤中分离获得1株长枝木霉TS-1,对

茄病镰孢 (*Fusarium solani*)、接骨木镰孢 (*Fusarium sambucinum*) 和灰葡萄孢 (*Botrytis cinerea*) 的抑菌率均在 70% 以上, 具有较好的生防应用潜力. 丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhiza, AM) 真菌能够帮助抵抗土传病原菌侵染, 增强植物的抗病能力; 张敏瑜等^[29] 研究结果证实了接种 AM 真菌能有效防治香蕉因尖孢镰刀菌古巴专化型 [*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* (FOC)] 4 号生理小种 (FOC4) 引发的枯萎病, 降低了植株的发病率和病情指数. 其次, AM 真菌与木霉菌^[30]、假单胞菌^[31]、芽孢杆菌^[32] 联合接种研究中, 防御酶苯丙氨酸解氨酶 (Phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、过氧化物酶 (Peroxidase, POD)、多酚氧化酶 (Polyphenoloxidase, PPO) 等的活性升高. AM 真菌还可在植物之间形成连接网络, 将抗性诱导信号传递给相邻植物^[33]. 目前, 生防真菌在防治作物土传病害的研究和应用中较为成功, 对农业生产中病害防治起着重要作用.

2.3 生防放线菌

放线菌种类繁多, 功能各异, 具有巨大的开发潜力. 根际放线菌的优势种群为链霉菌属 (*Streptomyces*), 在防治由土传病原菌引起的作物病害方面应用广泛. 李威等^[34] 从健康茄子根际中分离获得 1 株对茄子青枯菌有显著拮抗作用的娄彻氏链霉菌 (*Streptomyces rochei*), 对青枯菌具有较强的拮抗效果; 李雪萍等^[10] 从健康青稞根际土壤中分离到 1 株酸疮痂链霉菌 (*Streptomyces acidiscabies*), 对青稞根腐病原菌生长抑制率达 48.31%; 李鸿坤等^[35] 研究发现了 1 株肉桂栗色链霉菌 (*Streptomyces cinnamocastaneus*), 对黄瓜枯萎病菌的抑制率可达 50% 以上; 赖宝春等^[36] 从健康辣椒根际土壤中分离到 1 株灰锈赤链霉菌 (*Streptomyces griseorubiginosus*), 对香蕉枯萎病菌的抑制率为 81.7%. 近年来, 生防放线菌相关菌剂产品已成为防治土传病害的重要农业生产资料, 其在土传病害防控方面具有广阔的开发前景.

3 根际生防微生物在土传病害防治中的作用机制

3.1 竞争空间和营养物质

根际微生物通过占据根际生境中有限的生态位, 消耗有限的营养物质而在根际共存. 因此, 高度多样的微生物群落可能只留下少数未被占据的生态位,

供潜在的土传病原菌入侵^[37-38]. Borrero 等^[39] 通过研究根际微生物碳源消耗率与番茄青枯病发病率之间的关系, 发现当碳源消耗高时, 发病率明显降低, 说明根际微生物通过竞争, 从而抑制病原菌的生长. 根际微生物对铁的竞争可以驱动其对土传病原菌的控制, 研究^[40] 表明, 假单胞菌作为土壤中重要的生防菌之一, 能够分泌嗜铁素, 竞争土壤中病原菌所必需的稀缺铁元素, 从而抑制病原菌的生长. 此外, 捕食性细菌^[41]、噬菌体和原生生物^[42] 等病原体天敌的存在可以有效抑制病原菌的繁殖, 阻碍其定植. 同时根际微生物竞争营养物质, 通常会触发拮抗物质的产生, 从而进一步击退病原体^[13].

3.2 产生拮抗物质

除了竞争营养物质及生存空间外, 一些根际微生物还能够产生抑制性化合物, 来限制病原菌的生长和毒力^[43-44]. 根际微生物对抗植物病原体侵害的关键作用是产生抗生素. 根瘤菌 (*Rhizobium*) 作为防治植物病原生物的候选菌, 通常与多种抗生素的开发有关^[45]. 抗生素可破坏或减缓目标病原菌的生长和代谢活动^[46]. 由假单胞菌和芽孢杆菌开发的脂肽生物表面活性剂已应用于生物防治, 其在与细菌、真菌、卵菌、原生动物、线虫和植物等共存生物竞争性相互作用中产生有益影响^[47-48]. 相关研究^[49] 也对其功能进行了验证, 大多数芽孢杆菌产生的抗生素, 如多粘菌素、环菌素和粘菌素, 对革兰氏阳性和革兰氏阴性细菌以及许多致病真菌有效. 由禾顶囊壳 (*Gaeumannomyces graminis*) 引起的小麦土传病害, 在拮抗性荧光假单胞菌产生的抗真菌化合物 2, 4-二乙酰基间苯三酚 (2, 4-diacetylphloroglucinol, 2, 4-DAPG) 作用下, 使得该病害明显减少^[50]. Cha 等^[51] 发现, 链霉菌产生的硫肽康普霉素在抑制草莓枯萎病的土壤中发挥了作用, 康普霉素是一种参与抑制镰刀菌的代谢物, 通过干扰真菌细胞壁生物合成来发挥作用; 陈敬师等^[52] 研究结果表明, 高产抑菌挥发性有机物的突变菌株非洲哈茨木霉 (*Trichoderma afroharzianum*) MU153, 对尖孢镰刀菌的抑制率高达 53.86%. 综上所述, 生防微生物产生活性代谢物质, 抑制土传病原菌, 具有广谱的抗菌活性, 同时可激发诱导植物系统抗性^[53].

3.3 诱导植物系统抗性

诱导系统抗性 (Induced systemic resistance,

ISR)指植物受病原物侵染,或受生物、化学、物理因素影响所激发的植物自身对有害病原菌的抵抗.诱导植物系统抗性是根际生防微生物拮抗病原菌的重要防御途径^[54].假单胞菌、芽孢杆菌和AM真菌等均可通过诱导植物系统抗性来提高植物对各种病原体的保护效力^[55-56].研究^[57]表明,荧光假单胞菌 WCS417 在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中可以诱导 ISR,系统性地启动了一个免疫信号级联,从而对病原菌产生广谱抗性;Van Peer 等^[58]在康乃馨植株中发现根瘤菌能够刺激植物系统抗性,以产生防御物质,如酚类物质、类黄酮或其他植物

抗毒素抵御病原物的侵害^[59];在草莓植株上接种大丽花弧菌 (*Dahlia vibrio*),刺激了生防菌株假单胞菌 LBUM300 中氰化物生物合成基因的表达^[60],当病原体攻击时,植物会启动一种系统性反应,刺激根际微生物区系的抗真菌活性.此外,有研究^[61]表明,在植物受到病原体侵染期间,防御相关激素特征的变化,可能会影响根系分泌物的组成,从而影响根际微生物群的组成,增强植株抵御病害的能力,控制土传病害.大量研究表明(表1),根际生防微生物能够诱导植物的系统抗病性,同时激活植物多种防御机制共同抵御病原菌的危害.

表1 根际生防微生物防控土传病害的作用机制

根际微生物	植物病害	病原菌	作用机制	文献
铜绿假单胞菌	黄瓜枯萎病	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i>	产生嗜铁素、挥发性拮抗物质,形成生物膜;激活防御酶,诱导系统抗性	[5]
篮状菌	黄瓜枯萎病	<i>Fusarium equiseti</i>	产生具有抗菌作用的生物碱	[62]
芽孢杆菌	黄瓜枯萎病	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i>	产生对病原真菌有害的抑制性化合物、拮抗性脂类物质等;诱导系统抗性	[6]
孢汉逊酵母	黄瓜枯萎病	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i>	与病原菌拮抗,产生挥发性物质抑制病原菌生长	[63]
荧光假单胞菌	番茄青枯病	<i>Ralstonia solanacearum</i>	产生拮抗物质来抑制病原菌的生长.同时,还可以产生氰化氢、噬铁素,能够形成生物膜	[64]
恶臭假单胞菌和枯草芽孢杆菌	绿豆根腐病和叶枯病	<i>Rhizoctonia solani</i> Kühn., <i>Penicillium</i> spp., <i>Fusarium</i> spp.	提高过氧化物酶、多酚氧化酶、苯丙氨酸解氨酶、 β -淀粉酶含量水平;诱导寄主产生系统抗性,表达 β -1,3 葡聚糖酶和几丁质酶	[7]
钩状木霉和铜绿假单胞菌	辣椒猝倒病与茎腐病	<i>Phytophthora capsici</i>	寄生,产生铁载体、几丁质酶与蛋白酶	[65]
蜡样芽孢杆菌、枯草芽孢杆菌和沙雷氏菌属	棉花黄萎病	<i>Verticillium dahliae</i>	抑制真菌孢子萌发与菌丝生长	[66]
假单胞菌和链霉菌	马铃薯晚疫病	<i>Phytophthora infestans</i>	产生纤维素酶和过氧化氢酶,抑制感染性疟原虫的感染	[67]
棘孢木霉	香蕉枯萎病	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i>	产生氰化氢、几丁质水解酶、非挥发性和挥发性代谢物,抑制孢子萌发与菌丝生长	[68]
阴沟肠杆菌、嗜麦芽寡单胞菌、恶臭假单胞菌	玉米苗枯病	<i>Fusarium verticillioides</i>	抑制真菌定殖及菌丝生长	[69]

3.4 分泌溶解酶

邓欣彤等^[70]研究结果显示,抑菌物质可通过对病原菌细胞壁的破坏,抑制病原菌的生长繁殖.根际微生物防治病原菌的主要机制之一是通过细胞壁降解酶破坏病原菌的细胞壁^[71],根际生防微生物菌株分泌的细胞壁降解酶,如 β -1,3-葡聚糖酶、

几丁质酶、纤维素酶和蛋白酶,对真菌病原体的菌丝生长有强烈的抑制作用.芽孢杆菌产生 β -1,3-葡聚糖酶,能分解土传病原体的细胞壁^[72].地衣芽孢杆菌 (*Bacillus licheniformis*)、蜡样芽孢杆菌和环状芽孢杆菌 (*Bacillus circulans*) 都是具有几丁质分解活性的潜在生防菌^[73].一些细菌产生的酶能

水解纤维素、半纤维素、几丁质和蛋白质, 从而抑制植物病原菌的活性。目前, 国内外研究中, 有关细胞壁降解酶抑制作用的研究较多, 其他酶类研究报道较少, 需要继续研究探索, 才能更加科学地论证相关酶对病原菌的抑制机制^[70]。

3.5 寄生作用

寄生作用是根际微生物防治土传病原菌的重要机制, 生防微生物利用病原菌为自身提供营养物质, 抑制其正常生理活动, 阻碍其生长定植。如山冈单胞菌属 (*Collimonas* sp.) 菌株通过定植在病原真菌菌丝中, 吸收其营养物质作为唯一碳源, 与病原真菌建立寄生关系, 抑制其生长^[74]。在植物的根际土壤环境中, 孢子、分生孢子、孢子囊等是病原真菌的主要繁殖体, 且与土壤中的其他微生物关系密切。一旦繁殖体被生防微生物寄生后, 其生长与繁殖受阻, 因此病害的发生率也随之降低^[75]。如生防细菌寄生于病原真菌时, 病原真菌的生长与定植将受到明显影响^[76]。

4 展望

目前, 已有大量研究表明, 根际微生物群落与土传病害防控息息相关, 根际生防微生物通过竞争、拮抗、寄生、诱导植物系统抗性等方式抑制土传病害, 改善根际土壤微环境, 促进植物健康生长^[77]。但是土壤环境非常复杂, 大多数微生物仍未被培养出来, 导致对其功能研究困难, 分子机制的探索也因此受阻。因此, 今后可针对根际微生物防控土传病害继续开展以下研究。

4.1 根际微生物研究方法

现阶段, 大多数可培养的根本微生物是采用传统的平板涂布法进行分离纯化的, 但可培养微生物十分有限, 目前筛选到的生防根际微生物更是稀少。随着高通量测序技术、宏基因组学、生物信息技术的广泛应用, 大大增加了群落研究的便捷性。但利用以上技术进行探究, 只能分析了解菌群的结构和功能, 不能获得纯培养的菌株, 难以进行单菌株水平上的研究^[78]。因此, 对分析技术的探索仍是未来研究的重点, 基于对生防根际微生物的透彻分析, 才能从更深层次上对其进行挖掘利用。

4.2 生防菌群的科学应用

首先, 根际微生物具有改善植物生长、增强植物抗逆性和促进营养物质的吸收方面的潜力, 因此

已经开发了许多生防微生物菌剂, 但其中许多在田间表现不佳。研究^[79]发现, 单株生防菌在实验室条件下的应用, 确实具有一定的防控效果, 但是在实际生产中, 土传病害的发生不能归因于单一病原菌株, 病害防控是由多个微生物属甚至菌群群落在特定土壤环境下的协同作用或在病原菌感染过程的特定阶段进行抑制。未来为了开发高效、持久的生防菌剂, 需要生防菌协同作用。其次, 有研究^[80]结果表明, 单独没有拮抗功能的微生物, 在与其他菌株组合时会表现出对病原菌的拮抗作用。那么当使用生防根际微生物用作菌剂, 如何组合才能够增强对病原体的抑制^[38]? 如何适应田间不同的气候条件、土壤理化性质和本地微生物群, 提高田间防控效果? 如何通过快速精准的检测技术明确根际微生物对生长环境和寄主的要求, 并采用适当的方法应用到病害防控上? 这也是目前生产中急需解决的问题。因此开发合适的配方和科学的使用方法就显得非常重要。

在过去几年, 研究者已对植物根际微生物进行了较深入地研究, 破译了许多根际微生物菌群的结构和功能, 识别出可用于改善植物生长和健康的根际微生物组, 同时研发生防菌剂, 充分利用了根际微生物资源。预计在不久的将来, 人们对利用根际微生物群防控土传病害将会有更多新的见解, 最终将解开根际微生物组控制植物健康的机制, 为提高作物产量及质量开辟新途径。

[参考文献]

- [1] CERDA R, AVELINO J, GARY C, et al. Primary and secondary yield losses caused by pests and diseases: assessment and modeling in coffee [J]. Plos One, 2017, 12 (1): 1-17.
- [2] HAWKINS N J, BASS C, DIXON A, et al. The evolutionary origins of pesticide resistance [J]. Biological Reviews, 2019, 94 (1): 135-155.
- [3] RAMAN R. The impact of genetically modified (GM) crops in modern agriculture: a review [J]. GM Crops & Food, 2017, 8 (4): 195-208.
- [4] LIU H, BRETTELL L E, QIU Z, et al. Microbiome-mediated stress resistance in plants [J]. Trends in Plant Science, 2020, 25 (8): 733-743.
- [5] ISLAM M, NAIN Z, ALAM M, et al. In vitro study of biocontrol potential of rhizospheric *Pseudomonas aeruginosa* against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* [J].

- Egyptian Journal of Biological Pest Control, 2018, 28 (1): 1–11.
- [6] CAO Y, XU Z, LING N, et al. Isolation and identification of lipopeptides produced by *B. subtilis* SQR 9 for suppressing *Fusarium* wilt of cucumber [J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 135: 32–39.
- [7] SHARMA C K, VISHNOI V K, DUBEY R C, et al. A twin rhizospheric bacterial consortium induces systemic resistance to a phytopathogen *Macrophomina phaseolina* in mung bean [J]. *Rhizosphere*, 2018, 5: 71–75.
- [8] 王智荣, 梅小飞, 杜木英, 等. 荧光假单胞菌 ZX 对采后锦橙绿霉病的防治及其抑菌机制 [J]. *微生物学报*, 2019, 59 (5): 950–964.
- [9] 潘潇涵, 常瑞雪, 慕康国, 等. 哈茨木霉 VT9-3r 和枯草芽孢杆菌 VT4-1x 对 3 株马铃薯致病菌的抑制作用效果 [J]. *中国农业大学学报*, 2020, 25 (4): 72–81.
- [10] 李雪萍, 徐冬丽, 刘梅金, 等. 青稞根腐病生防放线菌的筛选及防效研究 [J]. *麦类作物学报*, 2022, 42 (2): 246–252.
- [11] BRIN K, SUSANNE C. Unlocking the secrets of the rhizosphere [J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 21 (3): 169–170.
- [12] 连文慧, 董雷, 李文均. 土壤环境下的根际微生物和植物互作关系研究进展 [J]. *微生物学杂志*, 2021, 41 (4): 74–83.
- [13] WEI Z, FRIMAN V P, POMMIER T, et al. Rhizosphere immunity: targeting the underground for sustainable plant health management [J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2020, 7 (3): 317–328.
- [14] MENDES R, GARBEVA P, RAAIJMAKERS J M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms [J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37 (5): 634–663.
- [15] DILFUZ A, EGAMBERDIEV A, FAIN A, et al. High incidence of plant growth-stimulating bacteria associated with the rhizosphere of wheat grown on salinated soil in Uzbekistan [J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10 (1): 1–9.
- [16] MENDES R, KRUIJT M, BRUIJN I D, et al. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria [J]. *Science*, 2011, 332 (6033): 109–115.
- [17] BERENDSEN R L, PIETERSE C M J, BAKKER P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health [J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17 (8): 478–486.
- [18] 江志阳, 高立红, 尹微. 土壤微生物: 可持续农业和环境发展的新维度 [J]. *微生物学杂志*, 2020, 40 (3): 1–7.
- [19] 康慧颖, 李帅, 郭长虹, 等. PGPR 的定殖机制及其在植物生防中的应用 [J]. *安徽农业科学*, 2013, 41 (34): 13237–13239, 13298.
- [20] PANG Z, CHEN J, WANG T, et al. Linking plant secondary metabolites and plant microbiomes: a review [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 300–322.
- [21] DONN S, KIRKEGAARD J A, PERERA G, et al. Evolution of bacterial communities in the wheat crop rhizosphere [J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17 (3): 610–621.
- [22] LEE C G, HIDA T, INOUE Y, et al. Prokaryotic communities at different depths between soils with and without tomato bacterial wilt but pathogen-present in a single greenhouse [J]. *Microbes and Environments*, 2017, 32 (2): 118–124.
- [23] 张俊忠. 土壤微生物防治作用机理及发展前景 [J]. *中国农业信息*, 2013 (7): 122.
- [24] 杨轩, 段焰, 杨发祥, 等. 一种具有防治烟草土传病害功能的芽孢杆菌复合菌剂及其制备方法: CN111411063A8 [P]. 2020–08–21.
- [25] 迟晓丽, 刘珂欣, 许超, 等. 番茄土传病害拮抗菌的筛选、鉴定及拮抗性能评价 [J]. *中国农学通报*, 2020, 36 (3): 135–141.
- [26] 左梅, 谭军, 向必坤, 等. 不同芽孢杆菌对烟株根际土壤细菌群落及根结线虫防控效果的影响 [J]. *烟草科技*, 2022, 55 (3): 8–15.
- [27] 陈志远, 刘艳妮, 高琪, 等. 两种微生物与蓝莓根腐病菌在根表的竞争性关系研究 [J]. *陕西理工大学学报 (自然科学版)*, 2021, 37 (4): 70–78.
- [28] 张小杰, 周天旺, 王春明, 等. 长枝木霉 TS-1 的分离鉴定、拮抗作用及固体发酵条件初探 [J]. *中国农学通报*, 2021, 37 (27): 105–111.
- [29] 张敏瑜. 丛枝菌根真菌与香蕉 Foc4 的互作效应及其抗枯分子机制 [D]. 泉州: 华侨大学, 2019.
- [30] YUAN S, LI M, FANG Z, et al. Biological control of tobacco bacterial wilt using *Trichoderma harzianum* amended bioorganic fertilizer and the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae* [J]. *Biological Control*, 2016, 92: 164–171.
- [31] EL-SHARKAWY H H A, RASHAD Y M, IBRAHIM S A. Biocontrol of stem rust disease of wheat using arbuscular mycorrhizal fungi and *Trichoderma* spp. [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2018, 103: 84–91.

- [32] 袁海峰, 周舒扬, 甄涛, 等. 新型芽孢杆菌在农业领域应用研究进展 [J]. 国土与自然资源研究, 2020 (2): 92–94.
- [33] YUAN S Y, ZENG R S, FENG X J, et al. Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks [J]. Plos One, 2010, 5 (10): 83–94.
- [34] 李威, 肖熙鸥, 李可, 等. 茄子青枯病拮抗放线菌 XL-6 的筛选、鉴定及发酵条件优化 [J]. 微生物学通报, 2018, 45 (2): 357–367.
- [35] 李鸿坤, 米佳雯, 池明, 等. 放线菌菌株 HJG-5 生防剂型的研制及对黄瓜枯萎病的防治效果 [J]. 西北农业学报, 2020, 29 (7): 1087–1094.
- [36] 赖宝春, 戴瑞卿, 林明辉, 等. 一株拮抗放线菌的鉴定及其对香蕉枯萎病的生防效应 [J]. 南方农业学报, 2020, 51 (4): 836–843.
- [37] MARRING, IRENE, SALLES, et al. Resource pulses can alleviate the biodiversity-invasion relationship in soil microbial communities [J]. Ecology: A Publication of the Ecological Society of America, 2015, 96 (4): 915–926.
- [38] WEI Z, YANG T, FRIMAN V P, et al. Trophic network architecture of root-associated bacterial communities determines pathogen invasion and plant health [J]. Nature Communications, 2015, 6 (1): 1–9.
- [39] BORRERO C, TRILLAS M I, ORDOVÁS J, et al. Predictive factors for the suppression of *Fusarium* wilt of tomato in plant growth media [J]. Phytopathology, 2004, 94 (10): 1094–1102.
- [40] 左静, 廖晓兰. 应用假单胞菌防治植物真菌性病害研究进展 [J]. 现代农业科技, 2011 (22): 164–165, 167.
- [41] YE X, LI Z, LUO X, et al. A predatory myxobacterium controls cucumber *Fusarium* wilt by regulating the soil microbial community [J]. Microbiome, 2020, 8(1): 1–17.
- [42] XIONG W, SONG Y, YANG K, et al. Rhizosphere protists are key determinants of plant health [J]. Microbiome, 2020, 8 (1): 1–9.
- [43] HU J, WEI Z, FRIMAN V P, et al. Probiotic diversity enhances rhizosphere microbiome function and plant disease suppression [J]. MBio, 2016, 7 (6): 1790–1806.
- [44] MAZURIER S, CORBERAND T, LEMANCEAU P, et al. Phenazine antibiotics produced by fluorescent pseudomonads contribute to natural soil suppressiveness to *Fusarium* wilt [J]. The ISME Journal, 2009, 3 (8): 977–991.
- [45] GLICK B R, CHENG Z, CZARNY J, et al. Promotion of plant growth by ACC deaminase-producing soil bacteria [J]. New Perspectives and Approaches in Plant Growth-Promoting Rhizobacteria Research, 2007, 119 (3): 329–339.
- [46] SINGH S K, RAKESH P, VIPIN C. Plant growth-promoting rhizobacteria-mediated acquired systemic resistance in plants against pests and diseases [J]. Springer Singapore, 2016, 59 (2): 125–134.
- [47] DE BRUIJN I, DE KOCK M J D, YANG M, et al. Genome-based discovery, structure prediction and functional analysis of cyclic lipopeptide antibiotics in *Pseudomonas* species [J]. Molecular Microbiology, 2007, 63 (2): 417–428.
- [48] RAAIJMAKERS J M, IRENE D B, OLE N, et al. Natural functions of lipopeptides from bacillus and pseudomonas: more than surfactants and antibiotics [J]. Fems Microbiology Reviews, 2010, 34 (6): 1037–1062.
- [49] MAKSIMOV I V, ABIZGIL' DINA R R, PUSENKOVA L I. Plant growth promoting rhizobacteria as alternative to chemical crop protectors from pathogens [J]. Applied Biochemistry and Microbiology, 2011, 47(4): 333–345.
- [50] WELLER D M, RAAIJMAKERS J M, GARDENER B B M S, et al. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens [J]. Annual Review of Phytopathology, 2002, 40 (1): 309–348.
- [51] CHA J Y, HAN S, HONG H J, et al. Microbial and biochemical basis of a *Fusarium* wilt-suppressive soil [J]. Isme Journal, 2016, 10 (1): 119–129.
- [52] 陈敬师, 黄玉洋, 向杰, 等. 非洲哈茨木霉产抑菌挥发性有机物碳源代谢机制 [J]. 中国农业科学, 2020, 53 (22): 12.
- [53] 刘云鹏. 根际促生解淀粉芽孢杆菌根际定殖和诱导植物系统抗性的机理研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
- [54] KONG Q K, DING A Y, LIU Z J, et al. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria [J]. Shandong Science, 2001, 36 (4): 453–483.
- [55] ABBAS T, ZAHIR Z A, NAVEED M, et al. Limitations of existing weed control practices necessitate development of alternative techniques based on biological approaches [J]. Advances in Agronomy, 2018, 147: 239–280.
- [56] PIETERSE C, ZAMIOUDIS C, BERENDSEN R L, et al. Induced systemic resistance by beneficial microbes [J]. Annual Review of Phytopathology, 2014, 52(1): 347–375.

- [57] PINEDA A, ZHENG S J, LOON J J A V, et al. Helping plants to deal with insects: the role of beneficial soil-borne microbes [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15 (9): 507–514.
- [58] VAN PEER R, NIEMANN G J, SCHIPPERS B. Induced resistance and phytoalexin accumulation in biological control of *Fusarium* wilt of carnation by *Pseudomonas* sp. strain WCS 417 r [J]. Phytopathology, 1991, 81 (7): 728–734.
- [59] SINGH P K, SINGH M, VYAS D. Biocontrol of *Fusarium* wilt of chickpea using arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobium leguminosorum biovar [J]. Caryologia, 2010, 63 (4): 349–353.
- [60] DECOSTE N J, GADKAR V J, FILION M. *Verticillium dahliae* alters *Pseudomonas* spp. populations and HCN gene expression in the rhizosphere of strawberry [J]. Canadian Journal of Microbiology, 2010, 56 (11): 906–915.
- [61] 王超群, 梁乙川, 陈士林, 等. 药用植物抗逆性反应的分子遗传机制研究 [J]. 中国现代中药, 2019, 21 (11): 1445–1455.
- [62] 罗曼. 生防真菌 *Talaromyces* sp. DYM25 的筛选鉴定、拮抗性能及其它生物学活性研究 [D]. 厦门: 自然资源部第三海洋研究所, 2021.
- [63] 张俊杰, 尚益民, 田寅, 等. 1 株黄瓜枯萎病菌拮抗酵母的分离鉴定及其拮抗作用初探 [J]. 河南农业大学学报, 2019, 53 (3): 393–399.
- [64] 娄海博, 王晓冰, 陈俊, 等. 拮抗青枯劳尔氏菌的荧光假单胞菌 SN15-2 分离鉴定及其生防能力分析 [J]. 中国植保导刊, 2019, 39 (3): 12–18.
- [65] CHEMELTORIT P P, MUTAQIN K H, WIDODO W. Combining *Trichoderma hamatum* THSW13 and *Pseudomonas aeruginosa* BJ10-86: a synergistic chili pepper seed treatment for *Phytophthora capsici* infested soil [J]. European Journal of Plant Pathology, 2017, 147 (1): 157–166.
- [66] YANG W, ZHENG L, LIU H X, et al. Evaluation of the effectiveness of a consortium of three plant-growth promoting rhizobacteria for biocontrol of cotton *Verticillium* wilt [J]. Biocontrol Science and Technology, 2014, 24 (5): 489–502.
- [67] FENG S, JIN L, TANG S, et al. Combination of rhizosphere bacteria isolated from resistant potato plants for biocontrol of potato late blight [J]. Pest Management Science, 2022, 78 (1): 166–176.
- [68] THANGAVELU R, GOPI M. Combined application of native *Trichoderma* isolates possessing multiple functions for the control of *Fusarium* wilt disease in banana cv. Grand Naine [J]. Biocontrol Science and Technology, 2015, 25 (10): 1147–1164.
- [69] BEN N, NATHANIEL P J, XIAOQI Z, et al. Simplified and representative bacterial community of maize roots [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114 (12): 2450–2459.
- [70] 邓欣彤, 胡婕妤, 刘玲丽, 等. 基于酶活性的抑菌作用研究进展 [J]. 农产品加工, 2021 (20): 68–72.
- [71] KOBAYASHI D Y, REEDY R M, BICK J, et al. Characterization of a chitinase gene from *Stenotrophomonas maltophilia* strain 34S1 and its involvement in biological control [J]. Applied & Environmental Microbiology, 2002, 68 (3): 1047–1054.
- [72] LIU D, YAN R, FU Y, et al. Antifungal, plant growth-promoting, and genomic properties of an endophytic *Actinobacterium streptomyces* sp. NEAU-S7GS2 [J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 2077–2089.
- [73] METTE N N, JAN S. Chitinolytic activity of *Pseudomonas fluorescens* isolates from barley and sugar beet rhizosphere [J]. Fems Microbiology Ecology, 1999 (3): 217–223.
- [74] BALLHAUSEN M B, VANDAMME P, BOER W D. Trait differentiation within the fungus-feeding (*Mycophagous*) bacterial genus *collimonas* [J]. PLoS ONE, 2016, 11 (6): 552–569.
- [75] 刘晓姣. 烟草根际抑病土壤有益微生物的组学特征及对青枯病的拮抗作用研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2018.
- [76] 肖小露. 枯草芽孢杆菌 BS193 对辣椒疫病的生防作用及其抗菌机制初探 [D]. 福州: 福建农林大学, 2017.
- [77] FINKEL O M, SALAS-GONZÁLEZ I, CASTRILLO G, et al. A single bacterial genus maintains root growth in a complex microbiome [J]. Nature, 2020, 587(7832): 103–108.
- [78] GREUB G. Culturomics: a new approach to study the human microbiome [J]. Clinical Microbiology and Infection, 2012, 18 (12): 1157–1159.
- [79] WANG W, SHEN B, JIA H, et al. Application of rhizospheric biocontrol consortia and the potential mechanisms of their enhancing efficacy on disease-suppressive effect [J]. Biotechnology Bulletin, 2020, 36(9): 31–41.
- [80] WIETSE D B, ANNE-MARIEKE W, KLEIN G P J A, et al. In vitro suppression of fungi caused by combinations of apparently non-antagonistic soil bacteria [J]. Fems Microbiology Ecology, 2010 (1): 177–185.