内生芽孢杆菌对植物生长发育及病害防治的研究进展

杨得强[1],周春发[2],黄龙伟[3],张晓旭[3],王龙飞[1],刘 佳[1],张文静[1],连培康[1]* (1.江西中烟工业有限责任公司南昌卷烟厂,江西南昌 330096;2.江西中烟工业有限责任公司广丰卷烟厂,江西上饶 334099;3.江西中烟工业有限责任公司技术中心,江西南昌 330096)

摘要 植物内生菌是一定阶段或全部阶段生活于健康植物的组织和器官内部,且不会对植物造成实质性伤害的真菌或细菌。其中芽孢杆菌是最为常见的植物内生芽孢杆菌,其能形成内生孢子,无荚膜,需氧或者兼性厌氧的革兰氏阳性细菌,有着易获得、无致病性、环境兼容性好等特点,其在防治病害和促进植物生长发育方面的作用被广泛研究和应用。介绍了芽孢杆菌的作用机制,概述了芽孢杆菌对植物生长发育和病害防治效果的研究进展,并对芽孢杆菌制剂未来的发展提出了展望。

关键词 芽孢杆菌;植物;生长发育;病害防治
中图分类号 S476 **文献标识码** A
文章编号 0517-6611(2020)04-0011-04
doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2020.04.003
开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress on Endophytic Bacillus against Plant Growth and Disease Control

YANG De-qiang[1], ZHOU Chun-fa[2], HUANG Long-wei[3] et al (1.Nanchang Cigarette Factory of China Tobacco Jiangxi Industrial Co., Ltd., Nanchang, Jiangxi 330096; 2.Guangfeng Cigarette Factory of China Tobacco Jiangxi Industrial Co., Ltd., Shangrao, Jiangxi 334099; 3.Technology Center of China Tobacco Jiangxi Industrial Co., Ltd., Nanchang, Jiangxi 330096)

Abstract Plant endophytes are fungi or bacteria that live in tissues and organs of healthy plants at a certain stage or all stages without causing substantial damage to the plant. Among them, Bacillus is the most common plant endophytic bacterium, which can form endospore, non-capsulated, aerobic or facultative anaerobic Gram-positive bacteria. It has the features of easy to obtain, no pathogenicity and good environmental compatibility. Its role in controlling diseases and promoting plant growth and development has been extensively studied and applied. This paper introduced the mechanism of action of Bacillus, summarized its research on plant disease control effect and growth and development, and prospected the future development of Bacillus preparations.

Key words Bacillus; Plant; Growth and development; Disease control

在自然条件下,植物和微生物是相互依存、相互制约的,它们之间的关系可以分为附生、内生或者密切相关[1]。植物内生菌是一类在一定阶段或全部阶段生活于健康植物组织和器官内部的真菌或细菌,木本、草本植物、单子叶植物和双子叶植物内均有内生菌分布[2]。作为植物微生态系统的组成成分,内生菌占据着有利的生态位,其作为生物防治的一个重要调控因子,在病害的防治中具有独特的优势,另外其对寄主植物还具有内生固氮、增强其对矿物质的利用、促进植株生长等多方面的生物学作用。很多研究报道,植物内生菌可以调控植物产生植物激素、抗毒素等,具有促进植物生长、抵抗植物病虫害、提高植物适应环境的能力[3-5]。Montañez 等[6]从玉米植株中分离出的一种内生细菌可以促进植物生长;Ma 等[7]通过对番茄根内生菌进行研究,从根内分离出的一株假单胞菌(*Pseudomonas* sp.P21)具有抑制黑曲霉的活性,提高了番茄对黑曲霉的抗性。

生物防治在植物病害的防治中有着独特的优势,如可降低农药施用量,避免了农药残留超标,具有无污染、无公害、长效性等[8]。而用于植物病害生物防治的细菌主要有芽孢杆菌属、土壤农杆菌、绿脓杆菌、黄单胞杆菌属等属的菌株[9]。芽孢杆菌是芽孢杆菌属的一个亚群,能形成芽孢的杆菌或球菌,为严格需氧或兼性厌氧革兰氏阳性菌,由于其具有内生芽孢、抗逆性强、繁殖速度快等优点,且制剂稳定、施用方便、储存期长,因此是一种理想的生防微生物[10-12]。目前,微生物制剂在植物病害生物防治中已被广泛的研究和利用,如枯草芽孢杆菌已在黄瓜、辣椒、水稻、小麦、玉米、棉花等农作物上应用并显现出很好的病害防治效果。利用微生物来防治植物病害已成为生物防治的一个主要内容,并展示出广阔的应用前景。笔者对芽孢杆菌的作用机制进行了介绍,并对其在植物生长发育和病害防治效果方面进行了概述,以期为芽孢杆菌制剂的应用提供一定的参考。

1 芽孢杆菌生防作用机制

芽孢杆菌生防机制复杂多样,根据近年来国内外研究成果,概括起来主要有竞争作用、拮抗作用、溶菌作用、诱导植物抗病性和促进植物生长等[8]。

1.1 竞争作用 竞争作用是生物个体对自然资源不足而发生的争夺现象。芽孢杆菌的竞争作用主要体现在对食料营养需求的竞争和生存空间的竞争,具体是指存在于同一微小生物环境中的 2 个或 2 个以上微生物之间争夺这一环境内的空间、营养、氧气等的现象[9]。芽孢杆菌在生长过程中一方面可优先占领一定的生存空间,形成隔离带,使病原菌不易侵入,另一方面又通过营养竞争作用掠夺了病原菌生长所需的营养成分,从而限制病原菌的生长。例如,在生态环境中,铁离子是微生物的必需营养成分之一,缺铁环境下,生防芽孢杆菌能产生铁的螯合物或铁载体,通过螯合土壤环境中 Fe^{3+} 使得病原菌可利用的 Fe^{3+} 大量减少,从而抑制病原菌生长[12-14]。

1.2 拮抗作用 拮抗作用是微生物界的普遍现象,具体来讲,主要指 2 种或 2 种以上的微生物共同生长时,一种微生物在生长过程中会产生某种或某几种特异的次生代谢产物,

作者简介 杨得强(1977—),男,江西新建人,工程师,从事烟草工艺及质量管理方面研究。*通信作者,工程师,硕士,从事烟草工艺方面研究。

收稿日期 2019-07-22;**修回日期** 2019-08-29

改变其微环境,从而抑制或杀死另一种微生物的现象。芽孢杆菌产生的拮抗物质在植物生防中起着关键的作用。伏波[15]以植物内生解淀粉芽孢杆菌 EDR4 为生防因子,研究其对 *Plasmopara viticola*(*P.viticola*)的抑菌作用和对葡萄霜霉病的防控效果,结果发现内生芽孢杆菌 EDR4 可以有效抑制 *P. viticola* 的侵染及扩展,并有效防控葡萄霜霉病的发生,且对葡萄霜霉病的生防作用主要通过诱导抗性来实现。杨安明[16]为了找到一种绿色的生物防控方法防控金钗石斛茎腐病,从金钗石斛的不同组织(根、茎和叶)中筛选分离出了 4 株具有抑菌作用的内生菌,经鉴定得出其中 3 株为芽孢杆菌,1 株为多粘类芽孢杆菌;该类活性物质通过主要影响氧化磷酸化代谢和氨基酸生物合成来抑制病原真菌的生长。陈奕鹏等[17]从健康香蕉植株根部中分离得到一株对多种植物病原真菌具有抑菌活性的内生细菌,经鉴定,该菌株为解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*),双皿对峙试验结果表明,该菌株可产生挥发性有机物(volatile organic compounds,VOCs)来抑制多种病原真菌生长,其中对香蕉枯萎病菌(*Fusarium oxysporum* f.sp.cubense race 4,Foc4)抑制效果最强,抑制率达 66.86%±0.90%,并能抑制其孢子萌发。

1.3 溶菌作用 溶菌作用是指某些微生物通过吸附在病原真菌的菌丝上,随着菌丝生长而生长,而后产生溶菌物质消解菌丝体;或者产生次生代谢产物对病原菌孢子的细胞壁产生溶解作用,进而导致细胞壁穿孔、畸形等现象。林福呈等[18]分离了 976 株细菌分离物,发现来自甘蔗根围的 1 株枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)S9 具有溶菌作用,与其他拮抗真菌混合具有促进防治植物病原真菌引起的植物病害的潜力。黄现青等[19]研究发现枯草芽孢杆菌 fmbJ 产生的代谢物质对点青霉孢子具有溶解作用。枯草芽孢杆菌产生的抗菌物质 Bacisubin 能使 *R.solani* 菌丝顶端肿大、破裂[20]。

1.4 诱导植物抗病性作用 芽孢杆菌不但能抑制植物病原菌,而且能通过诱发植物自身抗病机制从而增强植物的抗病性能,即诱导植物抗病性作用,是生防菌发挥生防作用的一个重要方面。有研究表明,芽孢杆菌能通过激发植物的诱导抗病性(induced systemic resistance,ISR)信号通路来提高植株的抗病能力[21-22]。生防芽孢杆菌诱导植物抗病性作用(ISR)主要依赖于茉莉酸(JA)和乙烯(ETH)信号通路。目前有关芽孢杆菌诱导植物抗病性作用的报道有很多。Van 等[23]研究发现某些根围促生菌(plant growth promoting rhizobacteria,PGPR)可以诱导植株产生系统抗病性。Niu 等[24]研究发现,喷施 *Bacillus cereus* AR156 可诱导拟南芥植株体内防卫反应的相关基因表达,进而帮助植株抵御病原菌入侵;*Bacillus subtilis* S499 产生的 Surfactin 和 Fengycins 两者协同作用也可激活植株产生 ISR[25]。不同结构的 Surfactin 类物质其诱导产生的 ISR 活性也不相同[26]。有研究发现,芽孢杆菌还能产生挥发性气体化合物,如 3-羟基-2-丁酮和 2,3-丁二醇等,这类化合物不仅能促进植物生长,还具有明显地诱导植物产生诱导系统抗性的作用[27-28]。李德全等[29]运用离子注入的方法对 Bs-916 进行诱变,筛选到 4 株拮抗性比出发菌 Bs-916 提高 15%以上的菌株,并发现拮抗菌 Bs-916及其突变菌株分泌活性物质对水稻具有诱导抗性作用,使得水稻植株体内过氧化物酶(POD)、多酚氧化酶(PPO)和超氧化物歧化酶(SOD)3 种酶的活性增强。

2 芽孢杆菌对植物生长发育的研究

2.1 芽孢杆菌对烟草生长发育的研究 吴剑等[30]研究表明,利用芽孢杆菌和木霉菌共同处理,能够极显著提高烟株的株高和茎围,促进烟株健壮生长,显著提高烟株最大叶长和叶宽,促进烟叶的纵向横向生长。朱忠彬等[31]研究表明,根际接种短短芽孢杆菌能够有效地促进烟草的生长,尤其是在烟草生长早期,有利于烟草吸收利用营养物质、增强叶片的光合作用,从而为其生长发育打下良好的基础;也能够促进烟草的根部生长发育,试验组烟株根系活力和根部鲜质量显著优于对照,这对地上部分的生长和烟草的抗病性起到重要作用。

有研究表明,芽孢杆菌不仅对烟草生长有促进作用,并且能有效促进烟草种子萌发。雷丽萍[32]研究表明,接种芽孢杆菌可减少白肋烟的亚硝胺组分,整个根系接种可有效降低叶片和主脉组织内烟草特有亚硝胺总量,分别降低了 38%和 80%。叶面喷施可使叶片组织内烟草特有亚硝胺总量降低 44.6%。

芽孢杆菌可以增强烟草植株对病害的防御力,有利于烟草产量和质量的提高。作为内生有益菌,芽孢杆菌对烟草的生长发育起促进作用,可优化烟草植株的系统抗性,且对人体、动物无致病性,因而具有很大的应用潜力。

2.2 芽孢杆菌对其他植物生长发育的研究 芽孢杆菌可以通过生物固氮或产生生物激素如赤霉素、细胞分裂素和植物生长激素等物质,促进植物的生长发育[33]。刘栋[34]研究表明,小白菜经鱼蛋白水解生防芽孢杆菌处理 60 h 后,其植株的干重和鲜重、酶活力、V_C、多糖、叶绿素以及全氮都得到了提高,而硝态氮降低;同时芽孢杆菌还可促进小白菜的根系生长,增加根毛的长度和密度,有效诱导不定根的形成,增强根系活力。

芽孢杆菌是植物根际普遍存在的细菌种属,其促生作用还表现在能够促进棉花子叶的展开和幼苗的发育[35],能提高黄瓜种子的发芽率,促进幼苗生长,并且能够诱导黄瓜产生系统抗性[36]。蔡学清等[37]对内生枯草芽孢杆菌 BS-2 对水稻的促生效果及其促生机制进行研究,结果表明,该菌的菌体及其外分泌物均可促进水稻的生长,并且该菌能通过提高水稻体内的叶绿素含量,减缓植株的膜脂过氧化,促进水稻体内吲哚乙酸的产生。何红等[38-40]研究还发现 BS-1 和 BS-2 菌株培养液可诱导辣椒和白菜体内吲哚乙酸等促进植物生长的激素(生长素、赤霉素和玉米素等)含量提高,同时降低脱落酸的含量,对辣椒和白菜有明显的促生作用。张霞等[41]研究也发现经生长素和细胞分裂素产量增加的枯草芽孢杆菌 B931 突变体处理后甘薯苗的发根数和根伸生长都显著增加。王心选等[42]对小麦内生枯草芽孢杆菌 E1R-J 菌株的促生作用进行研究,也得出类似结论。

3　芽孢杆菌对植物病害防治效果的研究

芽孢杆菌在防治植物病害方面有诸多成效,具有显著的生防潜力,能产生耐热抗逆的芽孢,利于生防菌剂的生产、剂型加工及在环境中存活、定殖与繁殖,在稳定性、与化学农药的相容性等方面明显优于非芽孢杆菌和真菌生防菌剂[43]。

3.1　芽孢杆菌对烟草病害防治效果的研究　烟草是我国重要的经济作物之一,消费者主要以吸食燃烧后的烟叶为主,所以烟叶的质量安全尤为重要[44-46]。由于烟田的连续多年种植,烟叶在生长的过程中极易感染赤星病、青枯病、黑胫病、花叶病毒病等烟草病害,在早期防治病害的过程中,多采用化学农药,但自从我国加入 WTO 之后,食品安全越来越引起人们的重视,化学农药的使用将越来越受到限制。近年来,对烟草病害的防治主要采用抗病育种、化学防治、生物防治等方法[47-48]。这些方法中,最根本的措施是选育优良抗病烟草品种,最普遍的是化学防治,但容易产生农药残留,同时造成病原菌产生抗药性等问题[49-52]。以芽孢杆菌为代表的生物防治在烟草病害的防治上有着明显的抗病效果。芽孢杆菌各项作用机制在植物体内表现出协同作用。

吴剑等[30]研究表明,芽孢杆菌和木霉菌共同处理对烟草花叶病、赤星病的防控效果最好,相对于空白对照防效分别为 92.35% 和 55.12% ,且防控效果均高于化学防治处理。朱忠彬等[31]的研究结果与吴剑等[30]的研究结果相似,都表明了芽孢杆菌对烟草病害有明显的防控效果,其中芽孢杆菌对烟草花叶病的防控最有效。在烤烟大田期配合使用青霉菌灭活菌丝体、木霉菌、芽孢杆菌菌剂对烟草花叶病、赤星病具有显著的防控效果。

3.2　芽孢杆菌对其他作物病害防治效果的研究　芽孢杆菌还可以防治棉花枯萎病、小麦全蚀病、稻瘟病、叶枯病、黄瓜苗期猝倒病、马铃薯疮痂病、蔬菜苗期立枯丝核菌、菠菜枯萎病、小麦赤霉病、苹果红癌病、小麦根腐病、苹果轮纹病等多种植物病害。陈雪丽等[53]研究表明,从大豆根际土壤中分离得到的 2 株生防细菌多粘类芽孢杆菌 BRF-1 和枯草芽孢杆菌 BRF-2,对多种植物病原真菌具有较强的拮抗作用,生防菌代谢产物 10 倍稀释后仍可以显著抑制病原菌分生孢子萌发,抑制和延迟早期病害发生发展进程。刘波微等[54]的研究结果与陈雪丽等[53]的研究结果类似,并且表明芽孢杆菌对 7 种经济作物病原真菌具有显著的抑菌效果。

目前,许多国家已经成功商业化了一批优良芽孢杆菌生防制剂。在美国,GB03、MB1600、QST713 和 FZB24 这 4 株枯草芽孢杆菌生防菌株已获得环保局商品化生产应用许可。GB03 和 MB1600 主要用于防治豆类、麦类、棉花和花生根部病;FZB24 主要用于防治植物根腐病和枯萎病;QST713 主要是防治蔬菜、樱桃、葡萄、葫芦和胡桃病害。我国利用芽孢杆菌防治病害的研究也取得较大的进展,如江苏省农业科学院植物保护研究所开发的 *B.subtilis* B916 对水稻纹枯病疗效显著,田间防效持续 10 年稳定在 50%~80%;由云南省星耀生物制品厂、云南农业大学植物病理实验室和中国农业大学植物保护学院生物防治研究室共同研制出的枯草芽孢杆菌产品——“百抗”,其主要有效成分是枯草芽孢杆菌 B908,对烟草、三七、花卉、小麦、白菜等作物易患的土传病害具有很好的防治效果,特别对水稻纹枯病的防治效果高达 70 %以上,目前已经获得农业部登记注册,成为全国第一个在水稻上获得登记的芽孢杆菌杀菌剂。“百抗”现已在多个省份推广使用,并将在泰国、越南等国得到推广应用。南京农业大学分离的 B.subtilis B3,商品名为“麦丰宁”,对小麦纹枯病田间防效达 50%~80%。

4　结论与展望

利用拮抗微生物防治植物病害是当今植物病理活跃的研究领域之一,其中植物病害生防枯草芽孢杆菌的开发和应用具有广阔的发展前景。芽孢杆菌的促生机理是能产生植物生长调节剂,抑制病原微生物生长和诱导植物抗性,在抗病的同时增加植物的抗逆性,使植物生长旺盛,且具有对人畜安全、环境兼容性好、不易产生抗药性等优点,更符合现代社会对农业生产及有害生物综合防治的要求。但同时也存在一些未解决的问题,如芽孢杆菌虽然可以直接或者间接作用于农业来抗植物病虫害,但其也存在着产品有效期短、见效慢、作用对象比较单一、易受自然环境影响、竞争存活能力有限等弱点;另外,由于土壤温湿度、pH、作物生长状况及土壤生态系统等微环境的影响,内生芽孢杆菌在农作物生产中的推广应用也会具有一定的局限性。通过生物技术的创新,芽孢杆菌生物防治的开发应用也得到了快速的发展。如芽孢杆菌制剂与化学农药复配,实现优势互补、用量减少、防效增强的目的;与其他拮抗菌混合使用,实现多种抗生菌功能互补、多种病害兼防的协同防治的效果;枯草芽孢杆菌与木霉菌的混合使用能更高程度地抑制病原菌并促进植物生长发育。虽然与国际上的研究成果相比,我国在对芽孢杆菌基因组和蛋白质组学方面的研究还有待加深,产业开发也有待进一步加强,但随着研究的深入,相信内生芽孢杆菌在生态型农业中的应用前景会越来越广阔。

参考文献

[1] ROSENBERG E,ZILBER-ROSENBERG I.The hologenome concept:Human,animal and plant microbiota[M].Berlin,Heidelberg:Springer Znternational Publishing,2013.

[2] 蔡奕.我国植物病害生物防治的现状及发展策略[J].科技视界,2018(20):149-150.

[3] CAO A,CARUCCI A,LAI T,et al.Effect of biodegradable chelating agents on heavy metals phytoextraction with *Mirabilis jalapa* and on its associated bacteria[J].European journal of soil biology,2007,43(4):200-206.

[4] HARDOIM P R,VAN OVERBEEK L S,VAN ELSAS J D.Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth[J].Trends in microbiology,2008,16(10):463-471.

[5] 姜莉莉,陈彦闯,辛明秀.枯草芽孢杆菌在防治植物病害上的应用及研究进展[J].安徽农学通报,2009,15(7):37-39,110.

[6] MONTAÑEZ A,BLANCO A R,BARLOCCO C,et al.Characterization of cultivable putative endophytic plant growth promoting bacteria associated with maize cultivars (*Zea mays* L.) and their inoculation effects *in vitro* [J].Applied soil ecology,2012,58:21-28.

[7] MA R Q,CAO Y,CHENG Z Q,et al.Identification and genomic analysis of antifungal property of a tomato root endophyte *Pseudomonas* sp.p21[J].Antonie van leeuwenhoek,2017,110(3):387-397.

[8] 梁晶晶,郑卫卫,赵硕,等.几株芽孢杆菌的生理生化、生长和产酶特性研究[C]//中国畜牧兽医学会动物微生态学分会.中国畜牧兽医学会

动物微生态学分会第五届第十三次全国学术研讨会论文集.北京:中国畜牧兽医学会,2018:1.
[9] 广泽宇.一株生防芽孢杆菌的分离与鉴定[J].乡村科技,2018(11):91-93.
[10] 杨瑞先,蔡学清,范晓静,等.内生芽孢杆菌防治植物病害的应用及作用机制研究进展[J].武夷科学,2012,28(1):106-113.
[11] 陈志谊,刘永峰,刘邮洲,等.植物病害生防芽孢杆菌研究进展[J].江苏农业学报,2012,28(5):999-1006.
[12] 王晓阁.枯草芽孢杆菌研究进展与展望[J].中山大学研究生学刊(自然科学.医学版),2012,33(3):14-23.
[12] LEONG J.Siderophores:Their biochemistry and possible role in the biocontrol of plant pathogens[J].Annu Rev Phytopathol,1986,24(1):187-209.
[13] SHODA M.Bacterial control of plant diseases[J].J Biosci Bioeng,2000,89(6):515-521.
[14] WEISBEEK P,OGESHI A,KOBAYASHI K,et al.Plant growth-promoting rhizobacteria present status and future prospects[C]//Japan-OECD Joint Workshop.Workshop on plant growth-promoting rhizobacteria.Sapporo,Japan:Japan-OECD Joint Workshop,1997:102-106.
[15] 伏波.解淀粉芽孢杆菌 EDR4 对葡萄霜霉病的生防作用研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2017.
[16] 杨安明.金钗石斛内生菌的分离鉴定及活性物质发现研究[D].贵阳:贵州大学,2017.
[17] 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.
[18] 林福呈,李德葆.枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)S9 对植物病原真菌的溶菌作用[J].植物病理学报,2003,33(2):174-177.
[19] 黄现青,别小妹,吕凤霞,等.枯草芽孢杆菌 fmbJ 产脂肽抑制点青霉效果及其桃防腐试验[J].农业工程学报,2008,24(1):263-267.
[20] LIU Y F,CHEN Z Y,NG T B,et al.Bacisubin,an antifungal protein with ribonuclease and hemagglutinating activities from *Bacillus subtilis* strain B-916[J].Peptidkes,2007,28:553-559.
[21] UKNESS S,WINTER A M,DELANEY T.Biological induction of systemic acquired resistance in *Arabidopsis*[J]. Mol Plant-Microbe Interact,1993,6:692-698.
[22] PLETERSE C M J,VAN WEES S C M,VAN PELT J A,et al.A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis*[J]. The plant cell,1998,10:1571-1580.
[23] VAN DER ENT S,VAN WEES S C M,PIETERSE C M.Jasmonate signaling in plant interactions with resistance-inducing beneficial microbes[J]. Phytochemistry,2009,70(13/14):1581-1588.
[24] NIU D D,LIU H X,JIANG C H,et al.The plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus cereus* AR156 induces systemic resistancein *Arabidopsis thaliana* by simultaneously activating salicylate-and jasmonate / ethylene-dependent signaling pathways[J].Molecular plant-microbe interactions,2011,24(5):533-542.
[25] ONGENA M,JACQUES P.*Bacillus* lipopeptides:Versatile weaponsfor plant disease biocontrol[J].Trends Microbiol,2008,16(3):115-125.
[26] JOURDAN E,HENRY G,DUBY F,et al.Insights into the defense-related events occurring in plant cells following perception of surfactin-type lipopeptide from *Bacillus subtilis*[J].Molecular plant-microbe interactions,2009,22(4):456-468.
[27] RYU C M,FARAG M A,HU C H,et al.Bacterial volatiles induce systemic resistance in *Arabidopsis*[J].Plant Physiol,2004,134:1017-1026.
[28] RYU C M,FARAG M A,HU C H,et al.Bacterial volatiles promotegrowth in *Arabidopsis*[J].Proc Natl Acad Sci USA,2003,100(8):4927-4932.
[29] 李德全,陈志谊,聂亚锋.生防菌 Bs-916 及高效突变菌株抗菌物质及其对水稻抗性诱导作用的研究[J].植物病理学报,2008,38(2):192-198.
[30] 吴剑,何军,李祥军,等.诱导抗病剂与生防制剂在烟草上的防效研究[J].昆明学院学报,2015,37(6):7-10,17.
[31] 朱忠彬,吴秉奇,丁延芹,等.短短芽孢杆菌 DZQ3 对烟草的促生及系统抗性诱导作用[J].中国烟草科学,2012,33(3):92-96,106.
[32] 雷丽萍.烟草内生芽孢杆菌降低烟叶亚硝胺类物质含量的研究[J].西南农业学报,2007,20(3):515-520.
[33] ADHIKARI T B,JOSEPH C M,YANG G,et al.Evaluation of bacteria isolated from rice for plant growth promotion and biological control of seedling disease of rice[J].Canadian journal of microbiology,2001,47(10):916-924.
[34] 刘栋.生防芽孢杆菌对植物的促生作用及其机理的研究[D].济南:山东师范大学,2009.
[35] 陈莉.棉花生防芽孢杆菌 A57、A178 的抑菌机理、拮抗活性物质及防病、促生作用[D].乌鲁木齐:新疆农业大学,2007.
[36] 张璐,杜秉海,魏珉,等.黄瓜枯萎病拮抗菌的生防效果及其对植株生长代谢的影响[J].山东农业科学,2007(4):89-92.
[37] 蔡学清,林彩萍,何红,等.内生枯草芽孢杆菌 BS-2 对水稻苗生长的效应[J].福建农业大学学报(自然科学版),2005,34(2):189-194.
[38] 何红,邱思鑫,蔡学清,等.辣椒内生细菌 BS-1 和 BS-2 在植物体内的定殖及鉴定[J].微生物学报,2004,44(1):13-18.
[39] 何红.辣椒内生枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)防病促生作用的研究[D].福州:福建农林大学,2003.
[40] 何红,蔡学清,洪永聪,等.辣椒内生细菌的分离及拮抗菌的筛选[J].中国生物防治,2002,18(4):171-175.
[41] 张霞,唐文华,张力群.枯草芽孢杆菌 B931 防治植物病害和促进植物生长的作用[J].作物学报,2007,33(2):236-241.
[42] 王心选,高小宁,郑刚,等.内生枯草芽孢杆菌 E1R-J 对萝卜、白菜促生作用[J].西北农业学报,2009,18(6):231-236.
[43] 齐爱勇,赵绪生,刘大群.芽孢杆菌生物防治植物病害研究现状[J].中国农学通报,2011,27(12):277-280.
[44] 陈云堂,郭东权,王娟娟.辐照技术在我国烟草中的应用研究进展[J].中国烟草科学,2011,32(2):90-95.
[45] 王树林,刘好宝,史万华,等.论烟草轻简高效栽培技术与发展对策[J].中国烟草科学,2010,31(5):1-6.
[46] 董志坚,宋秀中,程彪.基于"3S"技术的数字化烟草农业研究概况及展望[J].中国烟草学报,2008,14(3):65-70.
[47] 谭仲夏,杨龙祥.烟草赤星病的生物防治研究现状及展望[J].中国烟草学报,2005,11(3):34-38.
[48] 马志远,李金岭,冯志珍,等.1 株烟草赤星病拮抗芽孢杆菌的鉴定与活性研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2012,40(3):117-125.
[49] 易有金,刘如石,尹华群,等.烟草青枯病拮抗内生细菌的分离、鉴定及其田间防效[J].应用生态学报,2007,18(3):554-558.
[50] 章四平,刘圣明,王建新,等.枯草芽孢杆菌生防菌株 NJ-18 的发酵条件优化[J].南京农业大学学报,2010,33(2):58-62.
[51] 徐辉,熊霞.烟草青枯病防治技术研究进展[J].湖南农业科学,2009(4):91-94.
[52] 陈巧玲,胡江,汪汉成,等.生物有机肥对盆栽烟草根际青枯病原菌和短短芽孢杆菌数量的影响[J].南京农业大学学报,2012,35(1):75-79.
[53] 陈雪丽,王光华,金剑,等.多粘类芽孢杆菌 BRF-1 和枯草芽孢杆菌 BRF-2 对黄瓜和番茄枯萎病的防治效果[J].中国生态农业学报,2008,16(2):446-450.
[54] 刘波微,彭化贤,陈素清,等.芽孢杆菌抑制多种经济作物病原真菌及稳定性研究[J].云南农业大学学报,2005,20(1):16-19,30.

(上接第 10 页)

[35] SAKURAI A,MARUYAMA F,FUNAO J,et al.Specific behavior of intracellular streptococcus pyogenes that has undergone autophagic degradation is associated with bacterial streptolysin O and host small G proteins Rab5 and Rab7[J].The journal of biological chemistry,2010,285(29):22666-22675.
[36] NAKAGAWA I,AMANO A,MIZUSHIMA N,et al.Autophagy defends cells against invading group A *Streptococcus*[J]. Science, 2004, 306(5698):1037-1040.
[37] O'EAGHDHA M,WESSELS M R.Streptolysin O and its Co-Toxin NAD-glycohydrolase protect group A *Streptococcus* from xenophagic killing[J]. PLoS Pathogens,2013,9(6):1-14.
[38] NOZAWA T,AIKAWA C,GODA A,et al.The small GTPases Rab9A and Rab23 function at distinct steps in autophagy during Group A *Streptococcus* infection[J].Cellular microbiology,2012,14(8):1149-1165.
[39] JOUBERT P E,MEIFFREN G,GRÉGOIRE I P,et al.Autophagy induction by the pathogen receptor CD46[J].Cell host & microbe,2009,6(4):354-366.