

植物根际促生菌防治黄瓜枯萎病的研究进展

杨倩¹, 薛璐¹, 郭慧¹, 付瑞珂¹, 张涛¹, 申顺善², 杜南山¹, 朴凤植¹

(1. 河南农业大学园艺学院 郑州 450002; 2. 河南农业大学植物保护学院 郑州 450002)

摘要: 黄瓜枯萎病是制约黄瓜生长发育及产量的重要生物胁迫因素。近年来, 黄瓜生产过程中土地长期高度集约化、高复种指数以及不合理的施肥、灌溉等措施造成土壤微生物区系失衡, 导致黄瓜枯萎病危害日趋严重。植物根际促生菌(PGPR)不仅能改善黄瓜根际微生物区系结构, 促进黄瓜生长发育, 还能通过自身作用或诱导黄瓜产生系统抗性以有效防治黄瓜枯萎病。综述了 PGPR 促进植物生长和防治病害的作用机制, 以及利用 PGPR 防治黄瓜枯萎病的研究进展, 以为 PGPR 在黄瓜生产中的应用研究提供参考。

关键词: 黄瓜; 植物根际促生菌; 作用机制; 黄瓜枯萎病

中图分类号: S642.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1673-2871(2022)01-001-08

Research progress in the control of cucumber *Fusarium* wilt by plant growth-promoting rhizobacteria

YANG Qian¹, XUE Lu¹, GUO Hui¹, FU Ruike¹, ZHANG Tao¹, SHEN Shunshan², DU Nanshan¹, PIAO Fengzhi¹

(1. College of Horticulture, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, Henan, China; 2. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, Henan, China)

Abstract: Cucumber *Fusarium* wilt is an important biological stress factor that restricts the growth and yield of cucumber plants. In recent years, the imbalance of soil microflora caused by long-term intensive land, high multiple cropping indexes, and unreasonable fertilization and irrigation in cucumber production has led to the increasingly serious harm of cucumber *Fusarium* wilt. Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) can not only improve the microbial flora structure of cucumber rhizosphere and promote the growth and development of cucumber, but also effectively control cucumber *Fusarium* wilt by itself or inducing systemic resistance of cucumber. We summarize the mechanism of PGPR in promoting plant growth, controlling of plant disease, and the research progress of using PGPR to control cucumber *Fusarium* wilt. This review will provide a reference for the application of PGPR in cucumber production.

Key words: Cucumber; Plant growth-promoting rhizobacteria; Action mechanism; Cucumber *Fusarium* wilt

黄瓜(*Cucumis sativus* L.)是一种典型的全球性重要蔬菜和经济作物^[1]。据 FAO 数据显示, 2020 年全球黄瓜种植面积高达 225 万 hm², 产量为 9035 万 t, 而我国黄瓜种植面积和产量均居世界首位, 分别为 127 万 hm² 和 7336 万 t, 约占世界总产量的 81.2%, 在我国“菜篮子”工程建设中占有重要地位。然而, 近年来随着种植年限的增加, 我国黄瓜栽培生产中枯萎病日趋严重, 可导致黄瓜减产 10%~20%, 严重时甚至导致绝产绝收^[2]。黄瓜枯萎病是由尖孢镰刀菌黄瓜专化型 *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumeri-*

num J. H. Owen(FOC)引起的一种真菌性土壤传播病害, 病原菌直接侵入黄瓜植株的根颈部并寄生于维管束内, 阻碍植株对水分和养分的吸收, 最终引起植株萎蔫枯黄。目前, 黄瓜抗枯萎病品种较少, 传统的化学农药、土壤熏蒸等方法容易造成环境污染、病原菌抗药性增加、产品安全性下降等问题, 嫁接换根、轮作等防治措施效果较好, 但操作繁琐, 工作量大, 而且成本较高。因此, 寻找使用方便且环境友好型的生物防治方法, 对我国农业的安全可持续发展有重要意义。

收稿日期: 2021-09-29; 修回日期: 2021-11-25

基金项目: 国家自然科学基金(NSFC31801907); 国家现代农业产业技术体系(CARS-23-B02); 河南省重点研发与推广专项(202102110042)

作者简介: 杨倩, 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物根际促生菌利用技术研究。E-mail: yangyangqian023@163.com

通信作者: 杜南山, 男, 博士, 讲师, 主要从事设施蔬菜连作障碍生态修复技术研究。E-mail: fangshan711@163.com

朴凤植, 男, 教授, 主要从事设施蔬菜栽培与菜田生态研究。E-mail: piao1203@163.com

植物根际促生菌(Plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)是指生活在宿主植物根际或定殖于根系表面,对植物生长具有促进作用的有益菌的统称^[3-4]。PGPR 不仅可以促进作物的生长并提高产量^[5],还能抑制病原菌生长和诱导植物产生抗性^[6-8]等抵御病原体侵害^[6-8]。由于 PGPR 具有促生能力和较强的适应能力,能够抵御外界不利条件,在植物病害防治中起着重要作用。笔者对 PGPR 促进植物生长、提高抗逆性的生理机制和防治黄瓜枯萎病的研究进展进行了综述。

1 植物根际促生菌的作用机制

PGPR 可通过生物固氮、溶磷和解钾等作用提高寄主植物对土壤氮、磷、钾等矿质元素的吸收和利用,或者通过调节植物激素水平来直接促进植物生长^[9],以及通过产生抗生素、分泌嗜铁素、与病原菌竞争和诱导植物产生系统抗性(Induced system resistance, ISR)等作用来防治植物病害和提高植物的抗逆性。

1.1 促进植物根际营养吸收

在植物生长中,氮、磷、钾等营养元素是限制植物生长和产量的主要因素^[10]。土壤中虽含有大量的营养元素,但其可利用率低,不易被植物体吸收利用。而 PGPR 菌株可通过固氮、溶磷、解钾等方式提高土壤中营养元素的可利用率,促进宿主植物对营养元素的吸收利用,从而促进植物的生长^[11]。Han 等^[12]研究发现,接种束村氏菌属(*Tsukamurella* sp.)P9 和伯克霍尔德氏菌属(*Burkholderia* sp.)P10 后,根际土壤中固氮菌和溶磷菌数量明显增多,碱解氮及速效钾含量显著提高,促进了寄主植物的生长。Esitken 等^[13]研究发现,接种假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)BA-8、芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)OSU-142 和芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)M-3 能明显提高草莓产量,且接种后草莓叶片中磷、锌等营养元素含量显著增加。Kang 等^[14]研究发现,接种类球红细菌(*Rhodobacter sphaeroides*)能够显著提高黄瓜叶片中钙、钾、镁和磷酸盐含量,促进黄瓜植株的生长。

1.2 产生植物激素

植物激素对植物生长发育有着重要作用,而研究表明多种 PGPR 具有分泌生长素(IAA)、细胞分裂素(CTK)、赤霉素(GA₃)等植物激素的能力^[15-16]。Cassán 等^[17]研究表明,固氮螺菌(*Azospirillum* sp.)能够分泌 IAA、GAs、CTKs、ABA 等调控寄主植物的生长发育。李建宏等^[18]研究发现,蕈状芽孢杆菌

(*Bacillus mycoides*)Gnyt1 能分泌 IAA、GA₃ 及玉米素等多种激素,显著促进青稞的生长。此外,研究还发现假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)、蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)等可通过产生 CTK 调节植物叶片气孔的开闭,提高植物逆境下的光合效率,促进新叶重生、延缓宿主植物的衰老^[19-21]。另外,一些 PGPR 自身不产生植物激素,但能够通过产生 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)脱氨酶,影响寄主植物乙烯的合成水平,从而增强寄主植物的抗逆性^[22]。例如,多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*)ANR-ACC3^[23]、恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)UW4^[24]及链霉菌(*Streptomyces* sp.)PGPA39^[25]等能够产生 ACC 脱氨酶进而降低寄主植物中的乙烯合成水平,从而增加植物在逆境条件下的耐受能力,促进植物生长。

1.3 提高植物抗病性

1.3.1 与病原菌的竞争 PGPR 可通过竞争作用及形成生物膜与病原菌争夺营养和生存空间,抑制病原菌生长进而降低病害发生概率。Chen 等^[26]研究表明,枯草芽孢杆菌生物膜形成能力和表面活性素的产生能力是防治番茄青枯病的重要机制。Shi 等^[27]研究指出,多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*)NSY50 能够通过改变根际微生物群落结构和组成,激活有益菌群,减少枯萎病病原菌尖孢镰刀菌的丰富度,进而有效控制黄瓜枯萎病的发生。此外,多项研究表明,荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)分泌嗜铁素,与病原菌竞争土壤中可利用的铁元素,抑制病原菌孢子的萌发,进而降低植物发病率^[28-29]。还有研究指出,利用尖孢镰刀菌的非致病菌与致病菌进行营养与侵染位点的竞争,也能达到较好的防治病害效果^[30-31]。

1.3.2 分泌拮抗物质 一些 PGPR 能够释放特异或非特异性的代谢物,抑制病原菌的正常生长或杀灭病原菌^[32-33]。研究表明,PGPR 诸如哈茨木霉菌、假单胞菌和多粘类芽孢杆菌等,可以分泌几丁质酶、纤维素酶、葡聚糖酶和蛋白酶等水解酶或胞外酶,破坏尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)^[34]、辣椒疫霉菌(*Phytophthora capsici*)^[35]、甜瓜蔓枯病菌(*Didymellabryoniae*)^[16]等病原菌的细胞壁,从而提高植物抗病性,达到防治植物病害的目的。娄海博等^[36]研究发现,荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)SN15-2 能产生 2,4-二乙酰基间苯三酚(2,4-DAPG)、硝吡咯菌素(Pyrrolnitrin)、藤黄绿脓菌素(Pyoluteorin)等抗生素来抑制番茄青枯病的发生。

此外,一些 PGPR 如多粘类芽孢杆菌 WR-2^[37],埃吉类芽孢杆菌(*Paenibacillus elgii*)HOA73^[38]还能产生诸如 2,3-二羟基苯甲酸甲酯、苯甲醛、十六烷醛等挥发性有机化合物,对尖孢镰刀菌、灰葡萄孢菌、辣椒疫霉菌等病原菌均有较强的抑制作用。

1.3.3 诱导系统抗性 一些 PGPR 还能够诱导植物产生系统抗性(induced systemic resistance, ISR)。Cecchini 等^[39]研究表明,荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)WCS417r 能够诱导拟南芥对丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*)、寄生霜霉菌(*Hyaloperonospora parasitica*)及灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)等多种病原菌产生系统抗性,具有广谱抗性。Ferraz 等^[40]研究发现,链霉菌(*Streptomyces setonii*)UFV618、蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)UFV592 和黏质沙雷氏菌(*Serratia marcescens*)UFV252 均能增强番茄过氧化物酶、多

酚氧化酶、葡聚糖酶、几丁质酶、苯丙氨酸解氨酶和脂肪加氧酶活性,诱导番茄植株抵抗番茄枯萎病。另外,还有研究发现假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)CH267 和双色蜡蘑(*Laccaria bicolor*)甚至能够诱导植物对食草昆虫的系统抗性^[41-42]。

2 PGPR 防治黄瓜枯萎病机制及效果

PGPR 具有安全、高效、对环境无污染等优点,是防治黄瓜枯萎病的有效方法之一^[16]。然而,不同 PGPR 与不同植物复杂的互作模式,以及不同 PGPR 易受到环境因素影响造成防效减弱等问题,制约了生防技术和产品在农业生产中的推广与应用。因此,及时总结不同 PGPR 防治黄瓜枯萎病的防病效果和作用机制,对进一步研发用于黄瓜栽培生产的 PGPR 产品具有重要意义。以下从细菌、真菌以及放线菌展开,总结归纳其对应 PGPR 的作用机制(表 1)。

表 1 PGPR 防治黄瓜枯萎病的作用机制

类别	植物根际促生菌 PGPR	作用机制	参考文献
细菌	假单胞杆菌	溶磷、固氮;分泌嗜铁素、释放挥发性物质、形成生物膜与病原体竞争;提高防御酶活性,诱导系统抗性	[45,49-51]
	芽孢杆菌	调控黄瓜根际微生物群落,减少根围病原菌的数量,增加有益菌数量;产生抗真菌化合物、脂类代谢物等;诱导系统抗性	[57-61]
	类芽孢杆菌	与病原菌竞争生存位点;产生多种抗菌物质;调控防御相关蛋白代谢,诱导系统抗性	[63-66]
真菌	木霉菌	提高抗氧化酶活性,调控 AsA-GSH 和 OPP 途径,降低活性氧、活性氮的积累,降低质膜透性;分泌多种抗菌次级代谢物质;	[70-73]
	丛植菌根真菌	激活宿主防御机制,提高几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶与 PAL 酶等防御酶活性	[80-81]
	酵母菌	与病原菌拮抗,产生挥发性物质抑制病原菌生长	[84]
	青霉菌	促进根际营养吸收;提高抗氧化酶活性	[86]
	篮状菌	产生具有抗菌作用的生物碱	[87]
	非致病性尖孢镰刀菌	与病原菌竞争生存位点,抑制病原菌的生长	[88-89]
放线菌	链霉菌	产生抗真菌物质,抑制黄瓜枯萎病病原菌菌丝的生长;提高抗氧化酶活性,诱导系统抗性	[94-98]

2.1 细菌

2.1.1 假单胞杆菌属 假单胞杆菌(*Pseudomonas* sp.)能产生苯吡啶、氢氰酸、硝吡咯菌素及脂肽^[43-44]等多种抗生物质,对真菌、细菌、原生动物和线虫等具有拮抗作用^[45-46]。研究表明,通过黄瓜间作、施肥等措施,改变根际细菌群落组成。其中,根系假单胞杆菌(*Pseudomonas*)数量的增多有利于抵御黄瓜枯萎病^[47-48]。Islam 等^[49]从植物根际分离出的铜绿假单胞杆菌(*Pseudomonas aeruginosa*)BA5 可以通过溶磷、固氮、产生有机酸和形成生物膜的方式来促进黄瓜生长,通过产生嗜铁素、释放挥发性物质,对 FOC 菌丝抑制率达 58.33%,能有效防治黄瓜枯萎病。El-Sharkawy 等^[45]将荧光假单胞杆菌(*Pseudomonas fluorescens*)接种于黄瓜植株,发现该菌能够提高过氧化物酶(POD)和多酚氧化酶(PPO)等防御

酶活性,对 FOC 菌丝抑制率达 87.04%,降低了黄瓜植株枯萎病发病率。Alizadeh 等^[50]研究发现,荧光假单胞杆菌能诱导植物产生系统抗性,防治黄瓜枯萎病。此外,在黄瓜枯萎病侵害下,植株接种假单胞杆菌(*Pseudomonas putida*)18/1K 4 周后,黄瓜产量提高了 41.8%^[51],显著降低了枯萎病带来的损失。**2.1.2 芽孢杆菌属** 芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)可以产生耐高温、辐射、高酸碱等抗逆性极强的内生芽胞,在土壤中能够良好地定殖^[52],且具有防病增产的作用。因此,筛选具有高拮抗活性的芽孢杆菌备受人们的重视。目前,已经分离出解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)^[53-54]、巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium*)^[55]、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)^[56]等多种能有效拮抗黄瓜枯萎病的菌株。Cao 等^[57-58]研究发现,枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)

SQR9 能产生枯草菌素(Subtilin)、表面活性素(Surfactin)等多种抗真菌化合物,可抑制黄瓜枯萎病。Jia 等^[59]研究发现,枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*) B006 通过产生脂肽类代谢物质和诱导系统抗性防治黄瓜枯萎病,对黄瓜枯萎病抑制率达 42.9%。Han 等^[60]研究发现,解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*) B1408 通过增加有益菌群数量来改变土壤微生物群落,减少病原菌在黄瓜根际定殖数量,降低黄瓜枯萎病的发生率,从而促进黄瓜生长。近年来,用于防治黄瓜枯萎病的芽孢杆菌大多分离于土壤或植株根际。而陈香等^[61]从海洋中分离出海洋源蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*) Y3F,能分泌抑制病原菌生长的活性物质,提高黄瓜植株生物量,显著降低黄瓜根际土壤真菌和尖孢镰刀菌数量,增加根际土壤细菌和放线菌数量。

2.1.3 类芽孢杆菌 类芽孢杆菌(*Paenibacillus* sp.) 可以产生多种抗菌物质,包括抗真菌的多肽类、具有拮抗作用的蛋白类和核苷类物质等,对黄萎病、软腐病、枯萎病等多种植物病害有很好的防治效果^[62],是一种重要的植物根际促生菌。Du 等^[63]研究发现,接种多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*) NSY50 能通过改善黄瓜根系中防御相关蛋白的代谢,缓解枯萎病引起的植株损伤。Zhai 等^[64]研究发现,多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*) HX-140 能产生蛋白酶、纤维素酶、 β -1,3-葡聚糖酶和抗真菌挥发性化合物,有效降低黄瓜幼苗的枯萎病发病率达 50.9%。Li 和 Chen^[65]发现了首个既能产生镰孢菌素(fusaricidin)又能固氮的多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*) WLY78,其产生的镰孢菌素(fusaricidin)可通过水杨酸信号诱导黄瓜对枯萎病的系统抗性,对黄瓜枯萎病菌有较强的抑制作用。此外,张晓琳等^[66]研究发现,将多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*) NSY4 作为生防菌基质接种于黄瓜植株,能显著促进黄瓜生长,提高根际酶活性,并显著增加了根际基质中细菌、放线菌数量,减少了真菌、尖孢镰刀菌数量,对黄瓜枯萎病的防治效果达到 25.00%~62.50%。

2.2 真菌

2.2.1 木霉菌 木霉(*Trichoderma*)是重要的土壤习居菌。木霉菌对病原菌具有拮抗、重寄生和竞争等作用,具有安全、持久、有效等特点,是比较理想的生防真菌^[67]。木霉对黄瓜枯萎病的抑制作用显著,已经被广泛应用于黄瓜枯萎病的防治^[68-69]。近年来,随着对木霉菌防治黄瓜枯萎病研究的深入,

它的作用机制也逐渐被挖掘。在利用棘孢木霉(*Trichoderma asperellum*) 525、哈茨木霉(*T. harzianum*) 610 和拟康氏木霉(*T. pseudokoningii*) 886 防治黄瓜枯萎病的研究中发现,3 种木霉菌通过促进黄瓜幼苗生长、增强植物抗氧化酶活性、降低质膜透性和丙二醛含量,从而提高了对黄瓜枯萎病的抗性^[70]。Wu 等^[71]鉴定了一种新型棘孢木霉(*Trichoderma asperellum*) GDFS1009,它分泌几丁质酶、葡聚糖酶和蛋白酶及多种抗菌次生代谢物质防治黄瓜枯萎病。Chen 等^[72]研究发现,哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*) TH58 通过增强抗氧化能力,降低黄瓜枯萎病菌侵染后根系活性氧和活性氮的积累,调控 AsA-GSH 和 OPP 途径防治黄瓜枯萎病,进一步完善了木霉对黄瓜尖孢镰刀菌的防御机制。Kareem 等^[73]研究发现,接种长枝木霉(*Trichoderma longibrachiatum*) NGJ167 不仅能降低黄瓜枯萎病发病率,还能明显提高黄瓜单果质量,并在黄瓜中检测不到长枝木霉的 DNA,这对将木霉菌投入到农业生产中有重要意义。还有研究表明,将木霉菌与优质有机肥结合应用,能提高对黄瓜枯萎病防治效果的稳定性和持效期^[74-75]。这为进一步利用木霉菌防治黄瓜枯萎病提供了新思路。

2.2.2 丛枝菌根真菌 丛枝菌根(*Arbuscular mycorrhiza*, AM)真菌可以和包括黄瓜在内约 80%的维管束植物的根系形成菌根共生^[76]。适宜的菌根共生体组合有利于促进植株生长以及激活寄主防御机制^[77]。众多研究表明,植物根系中丛枝菌根的产生有利于提高植物对土传病害的抗病性和耐病性^[78-79]。王倡宪等^[80]研究发现,接种 *Glomus versiforme* 与 *Glomus intraradices* 两种 AM 真菌可减轻苗期黄瓜枯萎病病害,与其能诱导幼苗根系几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶与 PAL 酶等防御酶活性有关。Hu 等^[81]研究发现,丛枝菌根真菌不仅能降低黄瓜枯萎病发病率,还能提高黄瓜产量。利用根际促生细菌或褪黑素等外源物质与丛枝菌根真菌联合施用,能促进丛枝菌根真菌在根系的定殖,提高对黄瓜枯萎病的防治效率^[82-83]。不过目前利用丛枝菌根真菌防治黄瓜枯萎病研究较少,要将丛枝菌根真菌应用到生产中还需分离出更高效的菌株。

2.2.3 其他真菌 目前,已报道的防治黄瓜枯萎病的生防真菌还有酵母菌^[84]、非致病镰刀菌^[85]、青霉菌^[86]等。Luo 等^[87]在雅浦海沟分离出一株篮状菌(*Talaromyces*) DYM25,对黄瓜枯萎病的防治效果达 52.9%,这可能与产生的具有抗菌作用的生物碱

有关。张俊杰等^[84]从葡萄果表皮分离出1株对黄瓜枯萎病菌有较强拮抗作用的酵母菌1-101,其产生的挥发性物质对病原菌的抑菌率高达52%。李舒展^[86]研究发现,青霉菌NSY15能通过促进黄瓜幼苗养分吸收,提高其抗氧化酶活性防治黄瓜枯萎病,防病指数达52.39%。Huang等^[88]研究发现,污泥和有机堆肥能防治黄瓜枯萎病是因为含有非致病性尖孢镰刀菌。目前,还无法通过菌株形态特征将致病性尖孢镰刀菌与具有生物防治潜力的非致病性尖孢镰刀菌分离。Wang等^[89]利用修饰后的引物FIGS11/NPIGS-R,分离鉴定出尖孢镰刀菌的非致病菌以有效防治黄瓜枯萎病。Abro等^[90]分离出青霉菌(*Penicillium* sp.)、肉座菌(*Hypocrea* sp.)、脉胞菌(*Neurospora* sp.)等多株内生真菌,对黄瓜枯萎病菌菌落均有较强的抑制作用,在温室实验中共接种多株内生真菌,能有效防治黄瓜枯萎病。

2.3 放线菌

放线菌能合成多种抗生素及分泌蛋白酶、淀粉酶、几丁质酶等多种水解酶,在防御植物病害中有重要的作用^[91]。目前,已分离出龟裂链霉菌(*Streptomyces rimosus*)^[92]、肉桂栗色链霉菌(*Streptomyces cinnamocastaneus*)^[93]等多种放线菌用于防治黄瓜枯萎病。梁银等^[94]研究发现,白刺链霉菌(*Streptomyces albospinus*)CT205能抑制黄瓜枯萎病病原菌菌丝的生长,对黄瓜枯萎病防治效果为51.85%。圆圆等^[95]研究发现,苍黄链霉菌(*Streptomyces luridus*)S-101能与病原真菌产生拮抗作用,菌株S-101发酵液对黄瓜枯萎病的防治效果达57.11%。Lu等^[96]研究发现,放线菌M527发酵液中抗真菌物质龟裂杀菌素能显著抑制尖孢镰刀菌孢子萌发,有效防治黄瓜枯萎病。此外,放线菌还能通过提高可溶性糖、可溶性蛋白含量,提高抗氧化酶活性,从而诱导植物产生系统抗性来防治枯萎病^[97]。目前,已有报道从海洋、冰川等极端环境中分离出放线菌。王皓等^[98]从海洋中分离出链霉菌YH91,对黄瓜枯萎病病原菌抑菌效果明显。而利用放线菌发酵液能进一步提高黄瓜枯萎病防治效率^[99-100]。放线菌HGJ-5通过固态发酵,研制出粉剂和颗粒剂2种剂型的生防剂,2种剂型对病害的防效在50%以上,显著高于50%多菌灵可湿性粉剂^[95]。

3 问题与展望

利用PGPR防治黄瓜枯萎病具有绿色、环保、高效的显著优势,近年来已经成为农业持续发展研

究的热点之一。但是目前对于PGPR防治黄瓜枯萎病的研究大多还处于菌株分离与鉴定及其抗病机制的初级研究阶段,真正投入大田生产的PGPR还相对较少,并且要将其作为生防菌剂及产品运用到生产实践中,还存在诸多问题。首先,一些研究者指出,如果PGPR不能在植物根围成功定殖,所有的防病机制都没有真正的生防价值^[26, 101-103]。PGPR的定殖能力对其防病效果和促生效果至关重要。然而,大田生产中PGPR的定殖受土壤理化性质、作物类型、气候条件、栽培管理措施等诸多因素的影响^[104],研究利用有机肥、生物炭等作为PGPR菌肥载体,提高PGPR的稳定性,提高防治效率,显得尤为重要。其次,随着越来越多的不同功能的PGPR被挖掘,利用不同PGPR与植物根际微生物群落之间的互作,以增强土壤抑病能力越来越受到重视^[27, 105],研发适应性强的复合PGPR菌剂防治植物病害将是今后研发的热点。总之,进一步开发和利用PGPR防治蔬菜作物病害将会是蔬菜产业可持续发展的重要课题和有效策略。

参考文献

- [1] 于斌,朱进,周国林,等.淹水胁迫对黄瓜幼苗生长及不定根解剖结构的影响[J].北方园艺,2018(3):61-64.
- [2] 刘金秀,马正,申屠旭萍,等.黄瓜枯萎病拮抗放线菌筛选及其生防作用鉴定[J].园艺学报,2012,39(6):1123-1130.
- [3] 李冰,龚文秀,李清,等.植物根际促生菌株对小麦根系发育的影响[J].安徽农业大学学报,2015,42(2):276-282.
- [4] 杨会款,徐传涛,刘蔺江,等.育苗基质中添加不同微生物菌剂对烟草抗病性及产质量的影响[J].植物医生,2019,32(6):44-51.
- [5] NOREEN S, ALI B, HASNAIN S. Growth promotion of *Vigna mungo* (L.) by *Pseudomonas* spp. exhibiting auxin production and ACC-deaminase activity[J]. Annals of Microbiology, 2012, 62(1):411-417.
- [6] MAHMOUD A G, EBRAHIM M, ALY M M. Influence of some plant extracts and microbioagents on some physiological traits of faba bean infected with *Botrytis fabae*[J]. Turkish Journal of Biology, 2004, 28(6):519-528.
- [7] FAHAD S, HUSSAIN S, BANO A, et al. Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2015, 22(7):4907-4921.
- [8] LANNA-FILHO R, SOUZA R M, ALVES E. Induced resistance in tomato plants promoted by two endophytic bacilli against bacterial speck[J]. Tropical Plant Pathology, 2017, 42(2):96-108.
- [9] NAZIR N, KAMILI A N, SHAH D. Mechanism of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in enhancing plant growth-a review[J]. International Journal of Management, Technology and Engineering, 2018, 8(7):709-721.
- [10] ZHANG F, SHEN J, ZHANG J, et al. Rhizosphere processes

- and management for improving nutrient use efficiency and crop productivity[J]. *Advances in Agronomy*, 2010, 107: 1-32.
- [11] PII Y, MIMMO T, TOMASI N, et al. Microbial interactions in the rhizosphere: beneficial influences of plant growth-promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process: A review[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, 51(4): 403-415.
- [12] HAN L, LIU C, ZHOU J. Effects of inoculation with growth-promoting bacteria on peanut rhizosphere soil microorganism and nutrient elements[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2019, 38(7): 3065-3073.
- [13] ESITKEN A, YILDIZ H E, ERCISLI S, et al. Effects of plant growth promoting bacteria (PGPB) on yield, growth and nutrient contents of organically grown strawberry[J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, 124(1): 62-66.
- [14] KANG S M, RADHAKRISHNAN R, YOU Y H, et al. Cucumber performance is improved by inoculation with plant growth-promoting microorganisms[J]. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 2015, 65(1): 36-44.
- [15] GOSWAMI D, THAKKER J N, DHANDHUKIA P C, et al. Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a review[J]. *Cogent Food Agriculture*, 2016, 2(1): 1127500.
- [16] DU N S, SHI L, YUAN Y H, et al. Isolation of a potential biocontrol agent *Paenibacillus polymyxa* NSY50 from vinegar waste compost and its induction of host defense responses against *Fusarium* wilt of cucumber[J]. *Microbiological Research*, 2017, 202: 1-10.
- [17] CASSAN F, VANDERLEYDEN J, SPAEPEN S. Physiological and agronomical aspects of phytohormone production by model plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR) belonging to the genus *Azospirillum*[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, 33(2): 440-459.
- [18] 李建宏, 李雪萍, 李昌宁, 等. 一株植物根际促生菌 Gnyt1 的特性研究及分类地位的确定[J]. *草业学报*, 2019, 28(5): 55-67.
- [19] LIU F C, XING S J, MA H L, et al. Cytokinin-producing, plant growth-promoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platyclusus orientalis* container seedlings[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2013, 97(20): 9155-9164.
- [20] 马海林, 邢尚军, 刘方春, 等. 樱桃根际促生细菌 YT3 的培养基及发酵条件优化[J]. *东北林业大学学报*, 2013, 41(5): 127-130.
- [21] 刘方春, 马海林, 杜振宇, 等. 金银花容器苗对于干旱胁迫下接种根际促生细菌的生理响应[J]. *生态学报*, 2015, 35(21): 7003-7010.
- [22] KANG B G, KIM W T, YUN H S, et al. Use of plant growth-promoting rhizobacteria to control stress responses of plant roots[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2010, 4(3): 179-183.
- [23] BAL H B, DAS S, DANGAR T K, et al. ACC deaminase and IAA producing growth promoting bacteria from the rhizosphere soil of tropical rice plants[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2013, 53(12): 972-984.
- [24] LI J, MCCONKEY B J, CHENG Z, et al. Identification of plant growth-promoting bacteria-responsive proteins in cucumber roots under hypoxic stress using a proteomic approach[J]. *Journal of Proteomics*, 2013, 84: 119-131.
- [25] PALANIYANDI S A, DAMODHARAN K, YANG S H, et al. *Streptomyces* sp. strain PGPA39 alleviates salt stress and promotes growth of 'Micro Tom' tomato plants[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2014, 117(3): 766-773.
- [26] CHEN Y, YAN F, CHAI Y R, et al. Biocontrol of tomato wilt disease by *Bacillus subtilis* isolates from natural environments depends on conserved genes mediating biofilm formation[J]. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(3): 848-864.
- [27] SHI L, DU N S, SHU S, et al. *Paenibacillus polymyxa* NSY50 suppresses *Fusarium* wilt in cucumbers by regulating the rhizospheric microbial community[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 41234.
- [28] LUGTENBEG B, KAMILOVA F. Plant-growth-promoting rhizobacteria[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2009, 63: 541-556.
- [29] ELAD Y. The role of competition for iron and carbon in suppression of chlamydo-spore germination of *Fusarium* spp. by *Pseudomonas* spp. [J]. *Phytopathology*, 1985, 75(9): 1053.
- [30] FRAVEL D, OLIVAIN C, ALABOUVETTE C. *Fusarium oxysporum* and its biocontrol[J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 493-502.
- [31] HUANG X, SHI D Z, SUN F Q, et al. Efficacy of sludge and manure compost amendments against *Fusarium* wilt of cucumber [J]. *Environmental Science & Pollution Research International*, 2012, 19(9): 3895-3905.
- [32] CHEN D, LIU X, LI C Y, et al. Isolation of *Bacillus amyloliquefaciens* S20 and its application in control of eggplant bacterial wilt[J]. *Journal of Environmental Management*, 2014, 137: 120-127.
- [33] XU Z H, ZHANG R F, WANG D D, et al. Enhanced control of cucumber wilt disease by *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 by altering the regulation of its degu phosphorylation[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(9): 2941-2950.
- [34] KUMAR H, BAJPAI V K, DUBEY R C, et al. Wilt disease management and enhancement of growth and yield of *Cajanus cajan* (L.) var. *manak* by bacterial combinations amended with chemical fertilizer[J]. *Crop Protection*, 2010, 29(6): 591-598.
- [35] ARORA N K, KHARE E, OH J H, et al. Diverse mechanisms adopted by fluorescent *Pseudomonas* PGC2 during the inhibition of *Rhizoctonia solani* and *Phytophthora capsici*[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2008, 24(4): 581-585.
- [36] 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.
- [37] RAZA W, YUAN J, LING N, et al. Production of volatile organic compounds by an antagonistic strain *paenibacillus polymyxa* wr-2 in the presence of root exudates and organic fertilizer and their antifungal activity against *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum*[J]. *Biological Control*, 2015, 80: 89-95.
- [38] LEE Y S, NGUYEN X H, CHO J Y, et al. Isolation and antifungal activity of methyl 2,3-dihydroxybenzoate from *Paenibacillus*

- lus elgii* HOA73[J]. Microbial Pathogenesis, 2017, 106: 139-145.
- [39] CECCHINI N M, SONG Y, ROYCHOUDHRY S, et al. An improved bioassay to study *Arabidopsis* induced systemic resistance (ISR) against bacterial pathogens and insect pests[J]. Bio-Protocol, 2019, 9(10): e3236.
- [40] FERRAZ H, RESENDE S R, SILVEIRA P R, et al. Rhizobacteria induces resistance against *Fusarium* wilt of tomato by increasing the activity of defense enzymes[J]. Bragantia, 2014, 73(3): 274-283.
- [41] HANEY C H, WIESMANN C L, SHAPIRO L R, et al. Rhizosphere-associated *Pseudomonas* induce systemic resistance to herbivores at the cost of susceptibility to bacterial pathogens[J]. Molecular Ecology, 2018, 27(8): 1833-1847.
- [42] VISHWANATHAN K, ZIENKIEWICZ K, LIU Y, et al. Ectomycorrhizal fungi induce systemic resistance against insects on a non-mycorrhizal plant in a CERK1-dependent manner[J]. New Phytologist, 2020, 228(2): 728-740.
- [43] CHIN-A-WOENG T, BLOEMBERG G V, LUGTENBERG B. Phenazines and their role in biocontrol by *Pseudomonas* bacteria[J]. New Phytologist, 2003, 157(3): 503-523.
- [44] 李小璐. 假单胞菌 G4 的分离鉴定及其抗生性次级代谢组分的研究[D]. 西安: 陕西师范大学, 2016.
- [45] EL-SHARKAWY E E S, ABDALLA M Y, EL-SHEMY A O. Biological control and induction of systemic resistance against cucumber *Fusarium* wilt by plant growth promoting rhizo-organisms[J]. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 2015, 25(2): 407-413.
- [46] ROVIRA A. 用假单胞杆菌防治根部病害[J]. 胥昕, 译. 国外农学—植物保护, 1994, 27(2): 26-29.
- [47] JIN X, SHI Y J, WU F Z, et al. Intercropping of wheat changed cucumber rhizosphere bacterial community composition and inhibited cucumber *Fusarium* wilt disease[J]. Scientia Agricola, 2020, 77(5).
- [48] JIN X, ZHANG J H, SHI Y J, et al. Green manures of Indian mustard and wild rocket enhance cucumber resistance to *Fusarium* wilt through modulating rhizosphere bacterial community composition[J]. Plant and Soil, 2019, 441(1-2): 283-300.
- [49] ISLAM M A, NAIN Z, ALAM M K, 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.
- [50] ALIZADEH H, BEHBOUDI K, AHMADZADEH M, et al. Induced systemic resistance in cucumber and *Arabidopsis thaliana* by the combination of *Trichoderma harzianum* Tr6 and *Pseudomonas* sp. Ps14[J]. Biological Control, 2013, 65(1): 14-23.
- [51] GUL A, OZAKTAN H, KIDOGLU F, et al. Rhizobacteria promoted yield of cucumber plants grown in perlite under *Fusarium* wilt stress[J]. Scientia Horticulturae, 2013, 153: 22-25.
- [52] 罗文建, 杨凡, 史宣杰, 等. 黄瓜枯萎病拮抗菌的分离鉴定及其生物防效[J]. 华中农业大学学报, 2018, 37(3): 32-38.
- [53] 唐蕊, 张雪辉, 殷世群, 等. 黄瓜枯萎病拮抗菌 HM-7 的鉴定[J]. 中国瓜菜, 2016, 29(8): 13-16.
- [54] XU Z H, ZHANG R F, WANG D D, et al. Enhanced control of cucumber wilt disease by *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 by altering the regulation of Its DegU phosphorylation[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2014, 80(9): 2941-2950.
- [55] 季倩茹, 陈静, 胡远亮, 等. 3 种芽孢杆菌菌剂对黄瓜枯萎病的防效及其作用机制初探[J]. 华中农业大学学报, 2020, 39(5): 101-107.
- [56] 祁超, 寸海春, 何鹏飞, 等. 生防菌 YN201490 在黄瓜植株体内的定殖能力及防病机制的初步研究[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2019, 41(1): 172-180.
- [57] CAO Y, ZHANG Z H, LING N, et al. *Bacillus subtilis* SQR 9 can control *Fusarium* wilt in cucumber by colonizing plant roots [J]. Biology and Fertility of Soils, 2011, 47(5): 495-506.
- [58] CAO Y, XU Z H, 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.
- [59] JIA K, GAO Y H, HUANG X Q, et al. Rhizosphere inhibition of cucumber *Fusarium* wilt by different surfactin-excreting strains of *Bacillus subtilis*[J]. The Plant Pathology Journal, 2015, 31(2): 140-151.
- [60] HAN L J, WANG Z Y, LI N, et al. *Bacillus amyloliquefaciens* B1408 suppresses *Fusarium* wilt in cucumber by regulating the rhizosphere microbial community[J]. Applied Soil Ecology, 2018, 136: 55-66.
- [61] 陈香, 唐彤彤, 孙星, 等. 对黄瓜枯萎病具防效的海洋源芽孢杆菌 Y3F 的鉴定[J]. 微生物学通报, 2017, 44(10): 2370-2379.
- [62] RAZA W, YANG W, SHEN Q R. *Paenibacillus polymyxa*: antibiotics, hydrolytic enzymes and hazard assessment[J]. Journal of Plant Pathology, 2008, 90(3): 419-430.
- [63] DU N, SHI L, YUAN Y, et al. Proteomic analysis reveals the positive roles of the plant-growth-promoting rhizobacterium NSY50 in the response of cucumber roots to *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* inoculation[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7, 1859.
- [64] ZHAI Y, ZHU J X, TAN T M, et al. Isolation and characterization of antagonistic *Paenibacillus polymyxa* HX-140 and its biocontrol potential against *Fusarium* wilt of cucumber seedlings[J]. BMC Microbiol, 2021, 21(1): 75.
- [65] LI Y L, CHEN S F. Fusaricidin produced by *Paenibacillus polymyxa* WLY78 induces systemic resistance against *Fusarium* wilt of cucumber[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(20): 5240.
- [66] 张晓琳, 王玉, 蔡忠, 等. 生防菌基质促进黄瓜幼苗生长及防治枯萎病的研究[J]. 中国蔬菜, 2020(4): 41-47.
- [67] 王依纯, 廉华, 马光恕, 等. 木霉不同施用方式对黄瓜幼苗质量特性及枯萎病防效的影响[J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(3): 416-425.
- [68] 李进一, 卢彩鸽, 刘霆, 等. 短密木霉新菌株 BF06 对黄瓜土传病害的防治效果与促生作用(英文)[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(3): 449-460.
- [69] 宿晓琳, 马光恕, 廉华, 等. 拟康氏木霉 T886 对黄瓜幼苗生长及枯萎病防效的研究[J]. 现代化农业, 2018(5): 38-40.
- [70] LI M, MA G S, LIAN H, et al. The effects of *Trichoderma* on preventing cucumber *Fusarium* wilt and regulating cucumber

- physiology[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2019, 18(3): 607-617.
- [71] WU Q, SUN R, NI M, et al. Identification of a novel fungus, *Trichoderma asperellum* GDFS1009, and comprehensive evaluation of its biocontrol efficacy[J]. Plos One, 2017, 12(6): e0179957.
- [72] CHEN S C, REN J J, ZHAO H J, et al. *Trichoderma harzianum* Improves defense against *Fusarium oxysporum* by regulating ROS and RNS metabolism, redox balance, and energy flow in cucumber roots[J]. Phytopathology, 2019, 109(6): 972-982.
- [73] KAREEM T, UGOJI O, ABOABA O. Biocontrol of *Fusarium* wilt of cucumber with *Trichoderma longibrachiatum* NGJ167 (Rifai)[J]. British Microbiology Research Journal, 2016, 16(5): 1-11.
- [74] 谷祖敏, 周飞, 毕卉, 等. 绿色木霉复配有机肥的筛选及对黄瓜枯萎病的防治作用[J]. 土壤通报, 2015, 46(2): 453-457.
- [75] 王艳菊, 李美琪, 张玮强, 等. 木霉菌与有机肥混施防治黄瓜枯萎病效果试验[J]. 上海蔬菜, 2015(1): 64-65.
- [76] KUBOTE M, MCGONIGLE T P, HYAKUMACHI M. Co-occurrence of *Arum*- and *Paris*-type morphologies of arbuscular mycorrhizae in cucumber and tomato[J]. Mycorrhiza, 2005, 15(2): 73-77.
- [77] 高萍, 李芳, 郭艳娥, 等. 丛枝菌根真菌和根瘤菌防控植物真菌病害的研究进展[J]. 草地学报, 2017, 25(2): 236-242.
- [78] 张淑彬, 刘建斌, 王幼珊. 丛枝菌根真菌对辣椒疫霉病害防治的初步研究[J]. 北方园艺, 2015(5): 125-128.
- [79] 梁昌聪, 刘磊, 郭立佳, 等. 球囊霉属 3 种 AM 真菌对香蕉枯萎病的影响[J]. 热带作物学报, 2015, 36(4): 731-736.
- [80] 王倡宪, 李晓林, 宋福强, 等. 两种丛枝菌根真菌对黄瓜苗期枯萎病的防效及根系抗病相关酶活性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(1): 53-57.
- [81] HU J L, LIN X G, WANG J H, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal inoculation enhances suppression of cucumber *Fusarium* wilt in greenhouse soils[J]. Pedosphere, 2010, 20(5): 586-593.
- [82] 刘东岳, 李敏, 孙文献, 等. 抗黄瓜枯萎病丛枝菌根真菌与根围促生细菌组合菌剂的筛选[J]. 植物病理学报, 2016, 46(6): 821-832.
- [83] AHAMMED G J, MAO Q, YAN Y R, et al. Role of melatonin in arbuscular mycorrhizal fungi- induced resistance to *Fusarium* wilt in cucumber[J]. Phytopathology, 2020, 110(5): 999-1009.
- [84] 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.
- [85] FRAVEL D, OLIVAIN C, ALABOUVETTE C. Research review: *Fusarium oxysporum* and its biocontrol[J]. New Phytologist, 2003, 157(3): 493-502.
- [86] 李舒展. 生防菌的鉴定及其对黄瓜枯萎病的防治和对生长的促进作用[D]. 南京: 南京农业大学, 2017.
- [87] LUO M, CHEN Y M, HE J L, et al. Identification of a new *Talaromyces* strain DYM25 isolated from the Yap Trench as a biocontrol agent against *Fusarium* wilt of cucumber[J]. Microbiological Research, 2021, 251: 126841.
- [88] HUANG X, SHI D Z, SUN F Q, et al. Efficacy of sludge and manure compost amendments against *Fusarium* wilt of cucumber [J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2012, 19(9): 3895-3905.
- [89] WANG C J, LIN Y S, LIN Y H, et al. Modified primers for the identification of nonpathogenic *Fusarium oxysporum* isolates that have biological control potential against *Fusarium* wilt of cucumber in taiwan[J]. PLoS One, 2018, 8(6): e65093.
- [90] ABRO M A, SUN X, LI X C, et al. Biocontrol potential of fungal endophytes against *Fusarium Oxysporum* f. sp. *cucumerinum* causing wilt in cucumber[J]. The Plant Pathology Journal, 2019, 35(6): 598-608.
- [91] 胡美娟, 周星辰, 王丽, 等. 苦豆子内生放线菌产酶特性分析及活性菌株鉴定[J]. 北方园艺, 2013(16): 98-102.
- [92] 路丹丹, 赵艳芳, 马正, 等. 龟裂链霉菌 M527 抗真菌物质的分离鉴定及其在黄瓜枯萎病防治中的应用[J]. 中国生物防治学报, 2016, 32(6): 783-787.
- [93] 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.
- [94] 梁银, 张谷月, 王辰, 等. 一株拮抗放线菌的鉴定及其对黄瓜枯萎病的生防效应研究[J]. 土壤学报, 2013, 50(4): 810-817.
- [95] 圆圆, 张虹, 苏道拉呼, 等. 抑制黄瓜枯萎病的链霉菌 S-101 及其生防作用研究[J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(5): 813-820.
- [96] LU D D, MA Z, XU X H, et al. Isolation and identification of biocontrol agent *Streptomyces rimosus* M527 against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum*[J]. Journal of Basic Microbiology, 2016, 56(8): 929-933.
- [97] 赵帅. 放线菌 HD-087 防治黄瓜枯萎病作用机制研究[D]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2010.
- [98] 王皓, 刘秋, 姜勇, 等. 抗黄瓜枯萎病原真菌海洋链霉菌的筛选及其多样性分析[J]. 西北农业学报, 2015, 24(12): 144-149.
- [99] 闫建芳, 赵柏霞, 刘秋, 等. 链霉菌组合 ST-2 发酵条件优化及对黄瓜枯萎病的防治效果[J]. 中国生物防治学报, 2016, 32(4): 531-538.
- [100] 王彦, 牛世全, 郑豆豆, 等. 黄瓜枯萎病拮抗放线菌的筛选、鉴定及发酵条件优化[J]. 微生物学通报, 2019, 46(5): 1062-1073.
- [101] WANG N, WANG L Y, ZHU K, et al. Plant root exudates are involved in *Bacillus cereus* AR156 mediated biocontrol against *Ralstonia solanacearum*[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 98.
- [102] 申顺善, 常淑娴, 朱宏业, 等. 普城沙雷菌 A21-4 根际定殖能力及其对辣椒生长和诱导抗病性的影响[J]. 植物病理学报, 2013, 43(6): 636-642.
- [103] KLOEPPER J W, BEAUCHAMP C J. A review of issues related to measuring colonization of plant roots by bacteria[J]. Canadian Journal of Microbiology, 1992, 38(12): 667-672.
- [104] 张炳欣, 张平, 陈晓斌. 影响引入微生物根部定殖的因素[J]. 应用生态学报, 2000, 11(6): 951-953.
- [105] CHENG T Y, RONG L, WU X, et al. Bio-organic fertilizers stimulate indigenous soil *Pseudomonas* populations to enhance plant disease suppression[J]. Microbiome, 2020, 8(1): 137.