

多黏类芽孢杆菌 YF 对番茄灰霉病的生防机制初探

张建强, 魏 涛, 赖 鑫, 王丽华, 梁 剑, 唐 功

(阿坝师范学院资源与环境学院 四川阿坝 624002)

摘 要: 番茄灰霉病是由灰葡萄孢菌 *Botrytis cinerea* 引起的一种毁灭性的真菌病害, 是制约番茄产量和品质提高的重要因素之一。本文以番茄灰霉病原菌及其生防菌为研究对象, 开展了生防菌的防治效果和防治机制的初步探究。采用平板对峙试验测得多黏芽孢杆菌 YF 对灰葡萄孢菌抑菌率为 41.04%。通过显微镜观察到菌落边缘受抑制的菌丝变粗, 分枝变多, 节间空间变小, 出现囊泡状异常形状。此外, 采用酶活平板检测结果表明, 多黏芽孢杆菌 YF 可产生几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶、蛋白酶等胞外酶, 并对其发酵液采用正丁醇萃取, 萃取物用甲醇溶解成 $1\text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 的溶液, 平板对峙试验结果表明其抑菌率达到了 67.86%。通过平板对峙试验法测定了菌株 YF 对常见的 8 种植物病原菌的抑菌率, 结果表明, 菌株 YF 对 8 种病原菌均有良好的抑制作用, 抑制率最低的为 57.69% (核盘菌), 最高达到了 68.57% (马铃薯立枯丝核菌)。综上所述, 多黏类芽孢杆菌 YF 对病原真菌具有良好的拮抗活性, 并具有较高的抗菌物质分泌能力, 这为番茄灰霉的生物防治提供了极具应用开发潜力的生防菌株。

关键词: 番茄; 灰葡萄孢; 生物防治; 多黏类芽孢杆菌; 防治机制

中图分类号: S641.2

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2025)10-061-07

Preliminary study on the biocontrol mechanism of *Paenibacillus polymyxa* YF against tomato gray mold

ZHANG Jianqiang, WEI Tao, LAI Xin, WANG Lihua, LIANG Jian, TANG Gong

(College of Resources and Environment, Aba Teachers College, Aba 624002, Sichuan, China)

Abstract: Tomato gray mold is a devastating fungal disease caused by *Botrytis cinerea*, which is one of the important factors restricting tomato yield and quality. This study focused on *Botrytis cinerea* and its biocontrol bacteria were used as the research object, and explored the control effect and mechanism of the biocontrol bacteria. Plate confrontation assays showed that *Paenibacillus polymyxa* YF exhibited an inhibition rate of 41.04% against *B. cinerea*. Microscope observation revealed significant morphological abnormalities in the hyphae at the conony edges, characterized by thickened hyphae, increased branching, shortened internoded, and the presence of vesicle-like structures. Enzyme activity plate detection further showed that *P. polymyxa* YF could produce chitinase, β -1,3-glucanase and protease. When the fermentation broth was extracted with n-butanol and the extract was dissolved in methanol to $1\text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ solution for plant confrontation assays, the inhibition rate increased to 67.86%. In addition, strain YF exhibited broad-spectrum inhibitory activity against eight common plant pathogens, with the lowest inhibition rate was 57.69% against *Sclerotinia sclerotiorum* and the highest of 68.57% against *Rhizoctonia solani*. In summary, *P. polymyxa* YF has significant antagonistic activity and antibacterial substance secretion ability, providing a highly promising biocontrol strain for the biological control of tomato gray mold.

Key words: Tomato; *Botrytis cinerea*; Biological control; *Paenibacillus polymyxa*; Control mechanism

番茄是重要的蔬菜作物, 全球年总产量达 1.7 亿 t, 在蔬菜作物中位居首位。2024 年我国加工番茄种植面积约 12.0 万 hm^2 , 取代了美国 (10.7 万 hm^2) 世界第一的生产地位, 实现历史性跨越^[1]。近年来, 随着科技的进步, 种植技术和种植条件不断优化, 使

番茄的产量不断升高, 但集约化种植却始终无法避免番茄病害的发生。其中, 番茄灰霉病是普遍发生的导致番茄产量下降、品质降低的主要病害之一^[2]。

番茄灰霉病是由灰葡萄孢菌 *Botrytis cinerea* 引起的一种毁灭性的靠空气和土壤传播的真菌病害,

收稿日期: 2025-01-06; 修回日期: 2025-05-13

基金项目: 国家自然科学基金 (32360298); 德阳市重点研发项目 (2022SZ052); 阿坝师范学院校级课题研究项目 (AS-HBZ2023-66); 阿坝师范学院成果转化项目 (AS-CGZH2023-03)

作者简介: 张建强, 男, 讲师, 主要从事植物病原菌及其生物防治研究。E-mail: zjqyam2016@163.com

通信作者: 唐 功, 男, 教授, 主要从事植物与微生物生理生化研究。E-mail: 504554565@qq.com

被称为世界第二重要的植物病原体^[3-4]。为了防治这种病害,目前灰霉病的防治主要依靠化学农药。但农药残留不仅会造成环境污染,还会使真菌产生抗药性的风险增高^[5]。目前,已知多种有效防治番茄灰霉病的微生物,并且已从这些拮抗微生物中分离出大量能够替代化学农药的杀菌代谢产物。这些微生物通过竞争、寄生、捕食等多种方式来减少病原菌的数量,同时还可以产生各种有益的代谢产物,如抗生素、裂解酶、铁载体、植物生长激素等,从而增强植物的抗病能力^[6-7]。多黏类芽孢杆菌能够溶磷、固氮、分泌植物激素(IAA)、分泌多种抗菌物质^[8-9],其中起主要抑菌作用的物质包括了多黏菌素、黏菌素、杀镰孢菌素和十三肽素^[10-12]、挥发性物质^[13]。除此之外还可分泌胞外酶,包括几丁质酶、纤维素酶、木聚糖酶、 β -1,3-葡聚糖酶、淀粉酶、蛋白酶和脂肪酶等多种水解酶,这些胞外酶对病原菌起到极为重要的抑制作用^[14]。综上所述,因菌株的不同,所分泌的抗菌物质也有所不同。为了更好地探明番茄灰霉生防菌 YF 的生防因子,笔者采用了平板酶活检测和生防菌 YF 发酵液萃取物质进行抑菌试验,以期对番茄灰霉病的生物防治奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 生防菌 试验中所用的生防菌为多黏类芽孢杆菌 YF(*Paenibacillus polymyxa*),分离于兰州交通大学,并获得中国微生物菌种保藏管理委员会普通微生物中心保藏编号:CGMCC No. 21517。

1.1.2 病原真菌 灰葡萄孢菌(*B. cinerea*)、禾谷镰刀菌(*Fusarium graminearum*)、番茄匍柄霉(*Stemphylium lycopersici*)、马铃薯立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、番茄链格孢(*Alternaria solani*)、细极链格孢(*A. tenuissima*)、番茄晚疫病菌(*Phytophthora infestans*)、核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)、尖孢镰刀菌(*F. oxysporum*),试验中所有病原真菌均保存于兰州交通大学。

1.1.3 培养基 PDA 培养基:葡萄糖 20 g,马铃薯 200 g,琼脂 20 g,蒸馏水定容至 1 L,pH 7.0。LB 培养基:蛋白胨 10 g,酵母粉 5 g,氯化钠 10 g,琼脂 20 g,蒸馏水定容至 1 L,pH 7.0。纤维素酶检测培养基:磷酸氢二钾 0.5 g,硫酸镁 0.25 g,明胶 2 g,羧甲基纤维素钠 1.88 g,刚果红 0.2 g,琼脂 20 g,蒸馏水定容至 1 L。几丁质检测培养基:蛋白胨 2 g,硫酸镁 0.5 g,2%胶体几丁质 250 mL,琼脂 20 g,

酵母膏 1 g,pH 7,蒸馏水定容至 1 L。蛋白酶检测培养基:脱脂奶粉 20 g,琼脂 20 g,蒸馏水定容至 1 L。生防菌 YF 液体发酵培养基:蔗糖 15 g,蛋白胨 15 g,硫酸镁 5 g,氯化钙 3 g,蒸馏水定容至 1 L。

1.2 方法

试验于 2024 年 5—11 月在阿坝师范学院黑土坡智慧农业科创园试验种植基地进行。

1.2.1 生防菌 YF 拮抗效果测定 将病原真菌番茄灰葡萄孢菌接种在 PDA 培养基上培养并检查其质量,将培养 5 d 的番茄灰葡萄孢菌菌丝打成直径为 8 mm 的圆饼状,然后将这些圆饼用接种针放在培养皿的正中央。接着,用十字交叉法把培养 24 h 的多黏芽孢杆菌使用无菌牙签在菌饼距离为 2 cm 处接种,对照组不接种多黏芽孢杆菌^[15]。在黑暗条件下 25 °C 进行培养,持续 5 d。设置 3 次平行重复试验,确保测定生物防治效果数据的准确性。如果形成抑制带,则表明菌饼具有生物防治作用,并在显微镜下观察受抑制的菌丝的形态结构。抑菌率的计算公式为:

抑菌率/%=(对照组菌落直径-试验组菌落直径)/对照组菌落直径 $\times 100$ ^[16]。

1.2.2 生防菌 YF 胞外酶活性测定 菌株 YF 分泌蛋白酶、葡聚糖酶、几丁质酶的定性测定:将培养 24 h 的菌株 YF 分别点接在蛋白质检测培养基、纤维素酶检测培养基、几丁质酶检测培养基平板上,30 °C 培养 24~48 h,观察其透明圈的直径大小并计算 D 值(透明圈直径-菌落直径),测定其蛋白酶、葡聚糖酶和几丁质酶活性。

1.2.3 发酵上清液的制备 将菌株 YF 接种于液体发酵培养基,28 °C、140 r $\cdot$ min⁻¹ 培养 24 h,取 100 μ L 接种到 500 mL 液体发酵培养基继续培养 48 h。菌株 YF 发酵液于 4000 r $\cdot$ min⁻¹ 离心 10 min,取上清液备用。

1.2.4 有机溶剂萃取物抑菌活性的测定 参考刘晓婷等^[17]、丁森等^[18]、Zhang 等^[19]的方法,并做改进。将上一步收集的上清液加入等体积的正丁醇萃取 3 次后合并有机相,于旋蒸仪中浓缩,挥发干溶剂,萃取物用甲醇溶解,配成 1 mg $\cdot$ mL⁻¹ 的甲醇溶液。采用平板对峙培养法测定抑菌圈大小。取番茄灰霉病菌的菌饼置于 PDA 平板中央,将 20 μ L 的甲醇提取物和甲醇分别接种于距离平板中央 25 mm 处的已打好的孔中,以只接番茄灰霉病菌的平板为对照,25 °C 培养 4 d,十字交叉法测量抑菌圈直径。每处理 3 次重复。

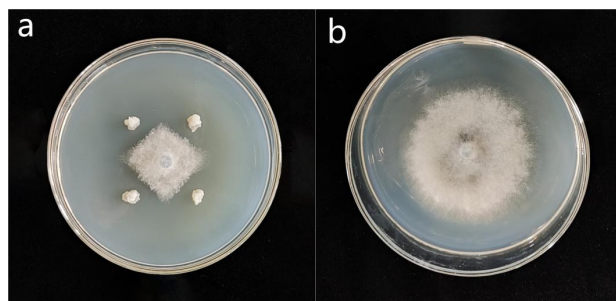
1.2.5 生防菌 YF 抑菌谱的测定 选取禾谷镰刀菌、番茄匍柄霉、马铃薯立枯丝核菌、番茄链格孢、细极链格孢、番茄晚疫病菌、核盘菌、尖孢镰刀菌这 8 种常见的植物病原真菌与多黏类芽孢杆菌 YF 做对峙试验,将各病原真菌分别接种在马铃薯葡萄糖琼脂培养基上活化,将培养 5 d 的病原菌制成直径 8 mm 的菌饼,将其用接种针接种在培养皿的正中央。接着,用十字交叉法把培养 24 h 的多黏芽孢杆菌使用无菌牙签在距离菌饼 2 cm 处接种。在黑暗条件下 28 °C 进行培养,持续 5 d。进行 3 次平行重复试验,确保测定生物防治效果数据的准确性。如果形成抑制带,则表明菌饼具有生物防治作用,并根据抑菌率公式计算其抑菌率。进而得出生防菌 YF 对其他病原真菌的抑制效果,判断生防菌 YF 对植物常见致病菌是否具有抑菌活性。

2 结果与分析

2.1 菌株 YF 对番茄灰霉菌的拮抗作用

菌株 YF 对番茄灰霉菌的拮抗作用在对峙培养

平板中拮抗效果明显(图 1),抑菌率可达 41.04%,与对照组相比,处理组菌丝生长缓慢且稀薄。边缘菌丝显微观察显示(图 2),菌株 YF 对番茄灰霉菌菌丝的生长有明显的抑制影响,与对照组正常生长的菌丝(图 2-a)相比,受生防菌抑制的灰霉菌菌丝膨大变粗,分枝增多,节间缩小(图 2-b),出现囊泡状畸形,伴有细胞壁破裂、细胞质外泄的现象(图 2-c)。

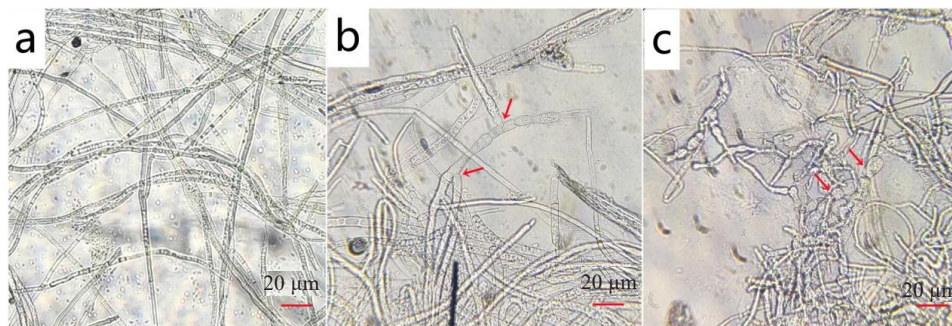


注:a. 对峙培养;b. CK。

Note: a. Confrontation culture; b. CK.

图 1 对峙培养中菌株 YF 对灰葡萄孢的抑制

Fig. 1 Inhibition of strain YF on *B. cinerea* in confrontation culture



注:a. 正常菌丝;b. 菌丝膨大变粗,分枝增多,节间缩小;c. 菌丝囊泡状畸形,细胞壁破裂,细胞质外泄。

Note: a. Normal mycelia; b. Mycelia branch increased while internode shortened; c. Vesicle-like deformity, vesicle breakdown.

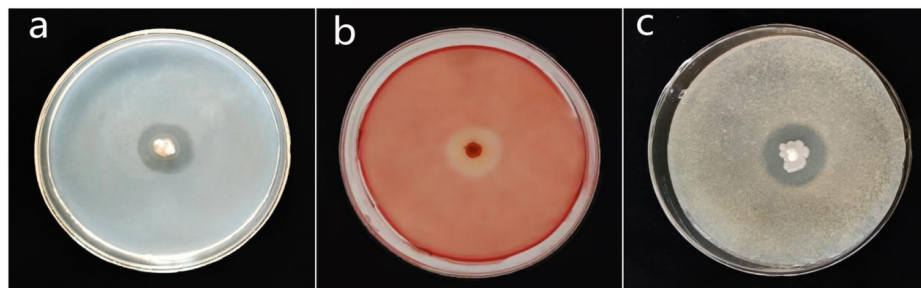
图 2 对峙培养中菌株 YF 对番茄灰霉菌菌丝生长的影响

Fig. 2 Effects of strain YF on mycelium growth of *B. cinerea* in confrontation culture

2.2 菌株 YF 的胞外酶活性测定

采用透明圈法测定生防菌 YF 胞外酶活性,如

图 3 所示,生防菌 YF 在接种 48 h 后,几丁质检测培养基、纤维素酶检测培养基与蛋白质检测培养基



注:a. 几丁质酶测定;b. 葡聚糖酶测定;c. 蛋白酶测定。

Note: a. Chitinase assay; b. Glucanase assay; c. Protease assay.

图 3 菌株 YF 分泌胞外酶活性测定

Fig. 3 Determination of extracellular enzyme activity of strain YF

上均能产生明显的酶解圈,且边缘界线清晰,说明生防菌 YF 具有较强的降解几丁质、蛋白质和纤维素的能力,可产生几丁质酶、纤维素酶和蛋白

酶。根据 D 值可知,几丁质酶活性水平最高,为+++;葡聚糖酶和蛋白酶活性水平次之(表 1)。

表 1 菌株 YF 分泌胞外酶活性水平统计
Table 1 Statistics of extracellular enzyme secretion activity levels of strain YF

生防因子 Biological control factor	透明圈直径 Diameter of transparent ring/cm	菌落直径 Colony diameter/cm	D 值 D value/cm	活性水平 Activity level
蛋白酶 Protease	2.43±0.15	0.96±0.2	1.47	++
葡聚糖酶 Glucanase	2.30±0.10	0.50±0.1	1.80	++
几丁质酶 Chitinase	2.26±0.15	0.80±0.1	2.18	+++

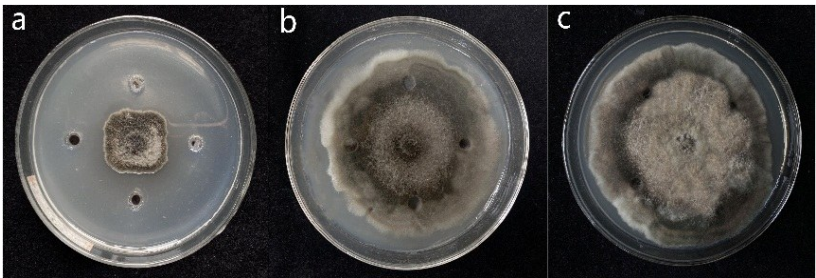
注:+++表示 $D=1\sim 2$ cm; ++表示 $D=0.5\sim 1$ cm。
Note: +++ indicates $D=1\sim 2$ cm; ++indicates $D=0.5\sim 1$ cm.

2.3 生防菌 YF 发酵液萃取物质的抑菌效果

为进一步探究抑菌活性物质的真正来源,采用正丁醇对发酵液进行萃取,并采用平板打孔法做抑菌活性试验,培养 5 d 后,结果如图 4 所示,与空白对照组相比,萃取物处理组抑菌带明显,空白对照组菌落呈圆形生长,抑制率为 67.86%;甲醇对照组生长与空白对照组无明显差异。

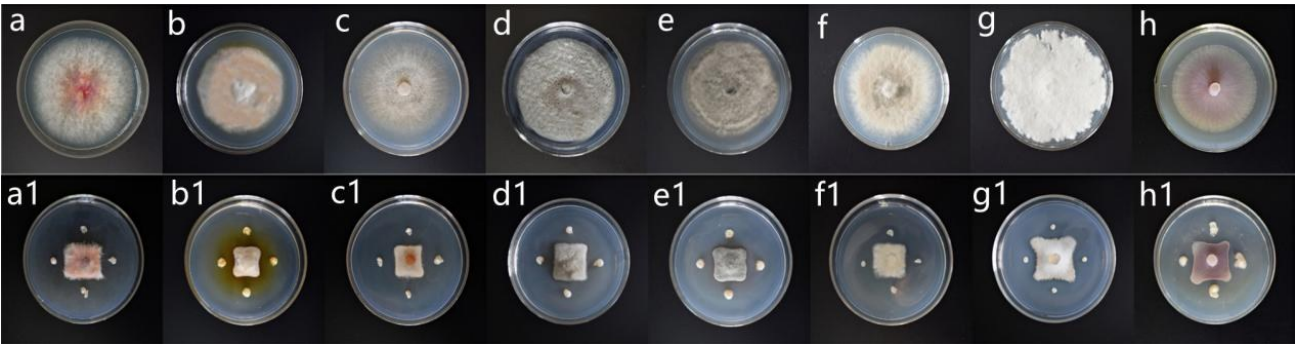
2.4 生防菌 YF 对 8 种病原菌的抑菌作用

通过平板对峙试验法验证了菌株 YF 对常见的 8 种植物病原菌的抑制情况(图 5)。菌株 YF 与禾谷镰刀菌、番茄匍柄霉、马铃薯立枯丝核菌、番茄链格孢、细极链格孢、番茄晚疫病菌、核盘菌、尖孢镰刀菌的对峙培养结果表明,以上几种病原真菌在菌株 YF 的影响下生长都被抑制了,抑菌率最低为



注:a. 萃取物处理;b. 甲醇对照;c. 空白对照。
Note: a. Extract treatment; b. Methanol control; c. Blank control.

图 4 菌株 YF 发酵液萃取抑菌效果测定
Fig. 4 The bacteriostatic effects of YF fermentation broth extraction



注:a~h 分别为禾谷镰刀菌、番茄匍柄霉、马铃薯立枯丝核菌、番茄链格孢、细极链格孢、番茄晚疫病菌、核盘菌、尖孢镰刀菌对照组;a1~h1 分别为 8 种病原菌的对峙培养组。
Note: a-h were *Fusarium graminearum*, *Stemphylium lycopersici*, *Rhizoctonia solani*, *Alternaria solani*, *Alternaria tenuissima*, *Phytophthora infestans*, *Sclerotinia sclerotiorum* and *Fusarium oxysporum* respectively as control group; a1-h1 were the confrontation culture group of 8 pathogens.

图 5 菌株 YF 抑菌谱的测定
Fig. 5 Determination of antimicrobial spectrum of strain YF

57.69%(核盘菌),最高达到了68.57%(马铃薯立枯丝核菌)(表2)。拮抗菌株YF抑制多种植物病原真菌的生长,综合防治效果好,广谱性较好,具有开发菌剂的潜能。

表2 生防菌YF对8种病原菌的拮抗作用
Table 2 Antagonistic effects of biocontrol strain YF against 8 pathogenic species

病原菌 Pathogen strain	处理菌落 半径 Treatment colony radius/cm	对照菌落 半径 Control colony radius/cm	抑菌率 Inhibition rate/%
禾谷镰刀菌 <i>Fusarium graminearum</i>	2.7±0.2	7.5±0.2	64.00
番茄匍柄霉 <i>Stemphylium lycopersici</i>	2.2±0.2	6.3±0.3	65.07
马铃薯立枯丝核菌 <i>Rhizoctonia solani</i>	2.2±0.2	7.0±0.3	68.57
番茄链格孢 <i>Alternaria solani</i>	2.5±0.2	7.3±0.3	65.75
细极链格孢 <i>Alternaria tenuissima</i>	2.5±0.2	6.5±0.3	61.53
番茄晚疫病菌 <i>Phytophthora infestans</i>	2.5±0.1	6.7±0.2	62.68
核盘菌 <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	3.3±0.1	7.8±0.3	57.69
尖孢镰刀菌 <i>Fusarium oxysporum</i>	2.6±0.2	6.2±0.3	58.06

3 讨论与结论

番茄灰霉病是农业生产上的毁灭性病害,大规模的病害暴发对整个番茄产业的健康发展造成巨大的影响。为此除了常规的化学农药防治番茄灰霉病以外,目前探索出了多种防治剂,例如,CuZn和ZnO纳米材料、壳聚糖修饰氧化铜纳米复合材料^[20-21]、植物精油^[22-24]、苦杏仁叶提取乳剂^[25]、生防菌剂^[26-30]等均具有良好的防治效果。随着抗药性风险的日益增大及人们对农药残留和环境污染的重视,生物防治因安全无毒、对环境友好及稳定等优点,受到越来越多研究者的关注并成为防治植物病害的热点。研究表明,通过生物活性测定、酶活性测定等,可确定菌株对病原菌的抑制作用及对植物的生理生化变化和病害抗性的影响。刘洋等^[31]分离出的1株芽孢杆菌能产生蛋白酶和纤维素酶降解病原真菌细胞壁中的蛋白质和纤维素,破坏病原菌菌丝从而抑制病原菌的生长。郑丽^[32]研究发现,生防菌株的防治效果与菌株蛋白酶的活性呈正相关。李梅云等^[33]研究发现,木霉(*Trichoderma* spp.)对烟草疫霉(*Phytophthora nicotianae*)生长有抑制作用,

供试3株木霉菌株均能产 β -1,3-葡聚糖酶和纤维素酶,且这2种酶均参与烟草疫霉细胞壁的消解。Kakar等^[34]和Yuan等^[35]证实假单胞菌可以产生多种抗微生物物质(如氰化氢、吡咯硝基、环脂肽和吡虫啉等)和多种水解酶(纤维素酶等)来抑制番茄灰霉病菌的生长。Deng等^[36]研究发现,*P. polymyxa* JSa-9对多种病原菌表现出广泛的拮抗活性,这种现象可能是由于在*P. polymyxa* JSa-9的发酵液中存在广谱抗菌化合物,对这些被测试的病原菌有拮抗活性,采用高效液相色谱和质谱联用等方法从菌株JSa-9的发酵液中分离鉴定出2种抗菌化合物均为抗生素。因为菌株不同,所分泌的抗菌物质也有所不同,刘晶晶等^[37]研究表明,拮抗茄子黄萎病病原菌的1株多黏类芽孢杆菌分泌的主要抑菌物质为杀镰孢菌素。金美芳等^[38]研究结果显示,多黏类芽孢杆菌S960可以分泌抗菌活性蛋白,包括 α -氨基酸、苯丙氨酸、羟脯氨酸或脯氨酸等抑制病原菌的生长。然而,多黏类芽孢杆菌抑制灰葡萄孢菌的分子机制尚不清楚,所以本研究通过测定多黏类芽孢杆菌YF胞外酶活性和提取发酵液抗菌物质对其生防机制进行了初步探究。

结果表明,通过对峙培养番茄灰霉菌菌丝,观察到处理组的灰葡萄孢菌菌丝生长速度缓慢,并且菌丝的数量变少;在显微镜下对比观察处理组菌丝与对照组菌丝,处理组菌落边缘菌丝由于受到生防菌YF的抑制作用,形态发生异常,菌丝变粗、膨大并出现囊泡状变异。对生防菌YF生防因子的初步探究发现,多黏类芽孢杆菌YF的抑制作用之一是通过分泌几丁质酶、葡聚糖酶和蛋白酶等胞外酶来抑制病原菌的生长,表明芽孢杆菌产生的胞外酶分泌物与菌株的抑菌能力存在相关性,与前人报道一致^[39-42]。本研究通过生防菌发酵液萃取物质的抑菌试验发现其抑菌效果良好,参考前人对芽孢杆菌属发酵液萃取的成分研究,抑菌成分可能为脂肽类抗生素、细菌素、嗜铁素和其他抗菌蛋白等物质^[43-44]。且多黏类芽孢杆菌YF对常见植物病害具有广谱抗性,因此多黏类芽孢杆菌YF是1株有应用前景的生防菌。本试验结果为今后生防菌的研究提供了新的思路和方向。

参考文献

- [1] 甘中祥,刘磊,李鑫,等.我国加工番茄产业现状及发展[J].中国蔬菜,2025(6):9-13.
- [2] 左娇,胡荣娟,夏爱萍,等.助剂3%卵磷脂·维生素E对不同杀菌剂防治番茄灰霉病的增效作用[J].中国蔬菜,2022(3):

- 89-93.
- [3] 荆卓琼,郭致杰,徐生军,等.解淀粉芽孢杆菌 HZ-6-3 的筛选鉴定及其防治番茄灰霉病效果的评价[J].草业学报,2020,29(2):31-41.
- [4] 张体敏,高霞,田瑞新,等.番茄灰霉病的防治研究进展[J].园艺与种苗,2022,42(2):28-29.
- [5] LI Y G, CAI Y N, LIANG Y B, et al. Assessment of antifungal activities of a biocontrol bacterium BA17 for managing postharvest gray mold of green bean caused by *Botrytis cinerea*[J]. Postharvest Biology and Technology, 2020, 161: 111086.
- [6] ZHANG M J, LI J L, SHEN A R, et al. Isolation and identification of *Bacillus amyloliquefaciens* IBFCBF-1 with potential for biological control of *Phytophthora* blight and growth promotion of pepper[J]. Journal of Phytopathology, 2016, 164 (11/12): 1012-1021.
- [7] 杨琦瑶,索雅丽,郭荣君,等.枯草芽孢杆菌 B006 对黄瓜枯萎病菌和辣椒疫霉病菌的抑制作用及其抗菌组分分析[J].中国生物防治学报,2012,28(2):235-242.
- [8] WESELOWSKI B, NATHOO N, EASTMAN A W, et al. Isolation, identification and characterization of *Paenibacillus polymyxa* CR1 with potentials for biopesticide, biofertilization, biomass degradation and biofuel production[J]. BMC Microbiology, 2016, 16:244.
- [9] LIU H, LIU K, LI Y H, et al. Complete genome sequence of *Paenibacillus polymyxa* yc0136, a plant growth-promoting rhizobacterium isolated from tobacco rhizosphere[J]. Genome Announcement, 2017, 5(6):e01635.
- [10] 赵爽,刘伟成,裴季燕,等.多黏类芽孢杆菌抗菌物质和防病机制之研究进展[J].中国农学通报,2008,24(7):347-350.
- [11] 郭赛赛,张敬泽.多黏类芽孢杆菌及其脂肽化合物研究进展[J].农药学报,2019,21(Z1):787-798.
- [12] VATER J, NIU B, DIETEL K, et al. Characterization of novel fusaricidins produced by *Paenibacillus polymyxa*-M1 using MALDI-TOF mass spectrometry[J]. Journal of The American Society for Mass Spectrometry, 2015, 26(9):1548-1558.
- [13] RYBAKOVA D, RACK-WETZLINGER U, CERNAVA T, et al. Aerial warfare: A volatile dialogue between the plant pathogen *Verticillium longisporum* and its antagonist *Paenibacillus polymyxa*[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8:1294.
- [14] BEATTY P H, JENSEN S E. *Paenibacillus polymyxa* produces fusaricidin-type antifungal antibiotics active against *Leptosphaeria maculans*, the causative agent of blackleg disease of canola[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2002, 48(2):159-169.
- [15] 谢颖,刘伟炜,刘安巧,等.一株 *Thuidium cymbifolium* 内生细菌的鉴定及其抑制真菌活性研究[J].化学与生物工程,2020,37(12):17-21.
- [16] 石杨,吕长平,帅佳琪,等.牡丹炭疽病菌拮抗内生细菌的分离鉴定及促生作用[J].江苏农业科学,2022,50(16):114-120.
- [17] 刘晓婷,姚拓,马亚春,等.植物根际促生菌发酵液中植物激素含量的液液萃取-高效液相色谱测定法[J].草业科学,2022,39(10):2222-2228.
- [18] 丁森,叶建仁.瓦雷兹芽孢杆菌 YH-20 发酵液的抑菌特性初探[J].西部林业科学,2019,48(5):81-88.
- [19] ZHANG Q X, XING C L, LI S Y, et al. *In vitro* antagonism and biocontrol effects of *Paenibacillus polymyxa* JY1-5 against *Botrytis cinerea* in tomato[J]. Biological Control, 2021, 160: 104689.
- [20] ISMAIL A M, MOSA M A, ELGANAINY S M. Chitosan-decorated copper oxide nanocomposite: Investigation of its antifungal activity against tomato gray mold caused by *Botrytis cinerea*[J]. Polymers, 2023, 15(5):1099.
- [21] TTRYFON P, KAMOU N N, MOURDIKOU DIS S, et al. CuZn and ZnO nanoflowers as nano-fungicides against *Botrytis cinerea* and *sclerotinia sclerotiorum*: phytoprotection, translocation, and impact after foliar application[J]. Materials, 2021, 14(24):7600.
- [22] RGUEZ S, SELLAMI I H, ABID G, et al. Tetraclinis articulata essential oil emulsion use as alternative to chemical fungicide to control tomato grey mould disease[J]. International Journal of Environmental Health Research, 2023, 34(2):1100-1112.
- [23] ZHAO Y, YANG Y H, YE M, et al. Chemical composition and antifungal activity of essential oil from *Origanum vulgare* against *Botrytis cinerea*[J]. Food Chemistry, 2021, 365:130506.
- [24] EBRAHIMI L, JALALI H, ETEBARIAN H R, et al. Evaluation of antifungal activity of some plant essential oils against tomato grey mould disease[J]. Journal of Plant Pathology, 2022, 104(2):641-650.
- [25] YYUSOFF S F, HARON F F, ASIB N, et al. Development of *Vernonia amygdalina* leaf extract emulsion formulations in controlling gray mold disease on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.)[J]. Agronomy, 2021, 11(2):373.
- [26] LIPA D, PRANAB D, DUTTA P. Antagonistic potential of *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin against *Pythium myriotylum* causing damping off of tomato[J]. Indian Phytopathology, 2021, 74(3):715-728.
- [27] ZHENG L N, ZHANG J P, WU X, et al. A novel biocontrol strain *Pantoea jilinensis* D25 for effective biocontrol of tomato gray mold (causative agent *Botrytis cinerea*)[J]. Biological Control, 2021, 164:104766.
- [28] LAN H B, YANG Q Y, GODANA E A, et al. Efficacy of the yeast *Wickerhamomyces anomalus* in biocontrol of gray mold decay of tomatoes and study of the mechanisms involved[J]. Foods, 2022, 11(5):720.
- [29] GENG L J H, FU Y L, PENG X H, et al. Biocontrol potential of *Trichoderma harzianum* against *Botrytis cinerea* in tomato plants[J]. Biological Control, 2022, 174(1):105019.
- [30] GUO J H, XU Y, LIANG S Y, et al. Antifungal activity of volatile compounds from *Bacillus tequilensis* XK29 against *Botrytis cinerea* causing gray mold on cherry tomatoes[J]. Postharvest Biology and Technology, 2023, 198:112239.
- [31] 刘洋,朱天辉,郑磊,等.一株内生拮抗细菌的分离鉴定及其抗菌机制研究[J].植物保护,2016,42(1):33-39.
- [32] 郑丽.黄瓜霜霉病的生物防治研究[D].南京:南京农业大学,

- 2012.
- [33] 李梅云,李天飞,王革,等.木霉对烟草黑胫病菌的拮抗机制[J].植物保护学报,2002,29(4):309-312.
- [34] KAKAR K U, DUAN Y P, NAWAZ Z, et al. A novel rhizobacterium Bk7 for biological control of brown sheath rot of rice caused by *Pseudomonas fuscovaginae* and its mode of action[J]. European Journal of Plant Pathology, 2014, 138(4):819-834.
- [35] YUAN S F, LI M Y, FANG Z Y. Biological control of tobacco bacterial wilt using *Trichoderma harzianum* amended bioorganic fertilizer and the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mossae*[J]. Biological Control, 2016, 92(1):164-171.
- [36] DENG Y, LU Z X, LU F X, et al. Identification of LI-F type antibiotics and di-n-butyl phthalate produced by *Paenibacillus polymyxa*[J]. Journal of Microbiological Methods, 2011, 85(3):175-182.
- [37] 刘晶晶,庞叶洲,张敬泽.茄子黄萎病病原菌致病型分化及其生物防治[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2019,45(4):407-417.
- [38] 金美芳,丁可武,林茂兹,等.多黏类芽孢杆菌 S960 抑制尖孢镰刀菌的活性物质分离纯化[J].安徽农业大学学报,2020,47(5):798-804.
- [39] 刘邰洲,陈夕军,尹小乐,等.23株芽孢杆菌及其脂肽类化合物抑菌活性比较[J].江苏农业学报,2017,33(3):533-542.
- [40] TAHERI E, TARIGHI S, TAHERI P. Characterization of root endophytic *Paenibacillus polymyxa* isolates with biocontrol activity against *Xanthomonas translucens* and *Fusarium graminearum*[J]. Biological Control, 2022, 174:105031.
- [41] CHEN W M, WU Z S, HE Y H. Isolation, purification, and identification of antifungal protein produced by *Bacillus subtilis* SL-44 and anti-fungal resistance in apple[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2023, 30(22):62080-62093.
- [42] WU Z S, HUANG Y Y, Li Y, et al. Biocontrol of *Rhizoctonia solani* via induction of the defense mechanism and antimicrobial compounds produced by *Bacillus subtilis* SL-44 on pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10:2676.
- [43] SHENG M M, JIA H K, ZHANG G Y, et al. Siderophore production by rhizosphere biological control bacteria *Brevibacillus brevis* GZDF3 of *Pinellia ternata* and its antifungal effects on *Candida albicans*[J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2020, 30(5):689-699.
- [44] 石磊,郭庆港,李宝庆,等.作物病害高效生防菌株的定向快速筛选及其种类鉴定[J].安徽农业科学,2012,40(24):12068-12071.