

皮娜娜, 王玺茜, 罗建军, 翁群芳. 贝莱斯芽孢杆菌防控植物病害的研究进展 [J]. 广东农业科学, 2024, 51 (6): 48-59.

PI Nana, WANG Xi-qian, LUO Jian-jun, WENG Qun-fang. Research progress on the prevention and control of plant diseases by *Bacillus velezensis* [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2024, 51 (6): 48-59.

贝莱斯芽孢杆菌防控植物病害的研究进展

皮娜娜, 王玺茜, 罗建军, 翁群芳

(华南农业大学植物保护学院, 广东 广州 510642)

摘要: 长期以来过度使用化学农药造成环境污染、病原微生物抗药性增强以及农药残留超标等问题, 利用生物防治措施降低或代替化学农药使用是目前国家对植物病害防治的发展重点。生防微生物因其绿色环保的特点, 已被广泛应用于农作物病害防控。微生物农药能够有效防治植物病害、促进农作物生长, 达到化学农药减量使用的目的, 是推动植物病害绿色防控的重要方向。芽孢杆菌属 (*Bacillus* spp.) 是微生物农药研究和应用中常见的一类生防细菌。贝莱斯芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*) 作为新型微生物农药生防细菌之一, 在自然界中分布广泛, 可从海洋、河流沉积物、土壤、植株根系、植物组织、动物肠道等分离获得, 因其低毒、无污染、抑菌谱广、抗逆性强、可分泌多种抗菌物质等优点, 在微生物农药应用中具有很大潜力。贝莱斯芽孢杆菌通过产生抗菌物质、营养竞争以及引发植物的系统抗性反应从而防治植物病害。该文归纳了贝莱斯芽孢杆菌从发现、确定及命名的发展史, 阐述其相关菌株生物学特性及作用机制, 包括拮抗作用、溶菌作用、诱导植物抗性、竞争作用、促进植物生长等方式, 综述了贝莱斯芽孢杆菌对植物真菌、细菌、线虫、病毒生物防治方面的研究成果以及制剂研发情况, 以期对贝莱斯芽孢杆菌的进一步研究和应用提供参考。

关键词: 贝莱斯芽孢杆菌; 分类地位; 生理生化; 作用机制; 病害防控; 制剂

中图分类号: S432.1

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X (2024) 06-0048-12

Research Progress on the Prevention and Control of Plant Diseases by *Bacillus velezensis*

PI Nana, WANG Xi-qian, LUO Jian-jun, WENG Qun-fang

(College of Plant Protection, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Overuse of chemical pesticides for a long time has caused problems such as environmental pollution, increased resistance of microbial pathogens and excessive pesticide residues. Therefore, the use of biological control measures to reduce or replace chemical pesticides is the focus of the current national development of plant disease control. Biocontrol microorganisms have been widely used in crop disease prevention and control because of their green characteristics. Microbial pesticides can effectively control plant diseases, promote crop growth, and achieve the purpose of reducing the use of chemical pesticides. It is an important direction to promote the green prevention and control of plant diseases. *Bacillus* spp. is a kind of common biocontrol bacteria in microbial pesticide research and application. *B. velezensis*, as one of the new microbial pesticide biocontrol bacteria, has a wide distribution in nature, and can be obtained from marine, river sediment, soil, plant roots, plant tissues, animal intestines, etc. It has great development potential in the application of microbial pesticides because of its low

收稿日期: 2023-06-30

基金项目: 华南农业大学新农村发展研究院农业科技合作共建项目 (2021XNYNYKJHZGJ031); 国家重点研发计划项目 (2016YFD0200506)

作者简介: 皮娜娜 (1998—), 女, 在读硕士生, 研究方向为植物病害生物防治, E-mail: 1726555363@qq.com

通信作者: 翁群芳 (1972—), 女, 博士, 副研究员, 研究方向为天然源农药和辐照不育技术, E-mail: wengweng@scau.edu.cn

toxicity, no pollution, wide antibacterial spectrum, strong stress resistance and ability to secrete a variety of antibacterial substances. *B. velezensis* controls plant diseases by producing antimicrobial substances, nutrient competition, and triggering systemic resistance responses in plants. This paper summarized the development history of *B. velezensis* including discovery, identification and naming, describes the biological properties and mechanism of action of its related strains, including antagonism, bacteriolysis, induction of plant resistance, competition, promotion of plant growth, etc., and reviewed the research results of *B. velezensis* for the biocontrol of plant fungi, bacteria, nematodes, and viruses as well as the development of the formulation, with a view to providing references to future research and applications of *B. velezensis*.

Key words: *Bacillus velezensis*; taxonomic status; physiology and biochemistry; mechanism of action; disease prevention and control; formulation

近年来,植物病害严重影响植物的生长发育、农作物稳产增产,遏制了世界粮食生产及农产品安全^[1]。化学防治因效果迅速、成本低、使用方便、范围广等优势受到广泛应用^[2],但长期使用化学农药造成环境污染、病原体抗药性增强、农药残留超标等问题从而威胁人类健康及农产品安全^[3-4],亟待挖掘可替代化学农药的微生物农药产品,减少对传统化学农药的依赖。生物防治是防治植物病害的重要手段之一,具有环境友好性和有效性^[5-6],可提升农产品质量、增加产量,是传统农药可持续的替代或补充方式。生物农药可分为植物源农药、微生物农药、生物化学农药等,微生物农药主要包括真菌、细菌、放线菌、病毒等活体生物或代谢产物制成的药剂,其中细菌拮抗菌被广泛用于植物病害的生物防治^[7],而芽孢杆菌属(*Bacillus* spp.)因其绿色环保、稳定性好、生长迅速、抑菌谱广、抗逆性强、生物安全性高等优点在抑制植物病害中发挥着功能性作用^[8-9],是最具潜力和商业价值的生防菌之一。

贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)是芽孢杆菌属的一个新种,其代谢产物具有广谱抗菌活性^[10],在饲料、植物保护、医学、食品业、林业、污水处理中占有重要地位。关于贝莱斯芽孢杆菌的相关研究自2016年才开始报道,其可以抑制包括细菌、真菌、病毒、线虫等的生长,还可增加作物产量,成为近年来的研究热点^[11],研究主要集中于菌株分离鉴定与应用、菌株抑菌活性、抑菌机制、抑菌物质分离及其基因簇鉴定、发酵条件优化、剂型开发等方面。本文总结了贝莱斯芽孢杆菌的分类地位、作用机制、在植物病害上的应用以及制剂研发现状,以为贝莱斯芽孢杆菌的进一步开发应用提供参考。

1 贝莱斯芽孢杆菌的分类地位

贝莱斯芽孢杆菌来源广泛,主要从植物组织、根际土壤分离得到,对许多植物病害都有相应的抑制效果(表1)。贝莱斯芽孢杆菌命名确定相对较晚,且饱受争议^[12]。2005年,西班牙科学家 Ruiz-García 等^[13]从西班牙的马赫拉加贝莱斯河流环境样品中得到菌株 CR-14 和 CR-502T, 2株菌株均具有广谱的抑菌效果,表型和系统发育分析显示2株菌株之间有90%的相似性,其与解淀粉芽孢杆菌、枯草芽孢杆菌物种亲缘关系较近,通过DNA-DNA杂交发现2株菌株与其他芽孢杆菌的杂交值低于20%,将其命名为贝莱斯芽孢杆菌。2008年, Wang 等^[14]通过16S rRNA基因序列和DNA-DNA杂交技术鉴定,认为贝莱斯芽孢杆菌与解淀粉芽孢杆菌为同物异名。2010年,韩国科学家 Madhaiyan 等^[15]从水稻根际土壤中分离出1株菌株,该菌株能利用甲醇、三甲胺、乙醇作为碳源并对植物生长有促进作用,与枯草芽孢杆菌种复合体关系紧密,通过16S rRNA基因序列分析,其相似性为98.2%~99.2%,将其命名为甲基营养型芽孢杆菌。2011年,德国科学家 Borriß 等^[16]提出将解淀粉芽孢杆菌划分为解淀粉芽孢杆菌解淀粉亚种(*Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *amyloliquefaciens*)和解淀粉芽孢杆菌植物亚种(*Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum*)。2016年, Dunlap 等^[17]将水稻芽孢杆菌 KACC 18228 与贝莱斯芽孢杆菌 NRRL B-415、甲基营养型芽孢杆菌 KACC 13015、解淀粉芽孢杆菌植物亚种 FZB42 进行比较基因组分析,结果显示DNA-DNA杂交成对值均大于84%,远高于中间阈值70%,同时形态学、生理学、化学分类学和系统发育分析结果

表 1 贝莱斯芽孢杆菌的来源及防治对象

Table 1 Sources and control targets of *Bacillus velezensis*

菌株 Strain	来源 Source	防治对象 Control target	参考文献 Reference
D-1	茶树根际土壤	芋头干腐病	[20]
TP-1	葡萄园根际土壤	灰霉病	[45]
X7	薄荷组织内部	番茄黄萎病	[56]
JK-1	辣椒根际土壤	辣椒褐腐病	[70]
LXS-N2	林下参根部	人参立枯病、猝倒病	[48]
XT-1	盐碱土地	桃褐腐病菌	[55]
E69	水稻叶片	稻瘟病	[44]
CDND-2	烟草根围土壤	烟草根腐病	[43]
ZJU-3	黄精组织	黄精根腐病	[29]
B-11	温郁金根茎	铁皮石斛炭疽病	[33]
CanL-30	油菜叶片	油菜黑胫病和菌核病	[40]
HNU24	番茄根际土壤	番茄青枯病	[49]
Bv-25	黄瓜根际土壤	南方根结线虫	[41]
DMW1	马铃薯块茎内	大豆疫霉病、青枯病	[50]
YS-AT-DS1	潮土	南方根结线虫	[64]
BY6	患病白杨根部	白杨根腐病	[57]
S141	大豆根际土壤	绿豆叶斑病	[59]
Z5	烟草根际土壤	烟草花叶病毒	[66]
Bv-303	樱桃健康叶片	水稻白叶枯病	[61]

表明, 这些菌株具有表型和基因型的一致性。因此, 建议将甲基营养型芽孢杆菌 KACC 13015、解淀粉芽孢杆菌植物亚种 FZB42、水稻芽孢杆菌 KACC 18228 归为贝莱斯芽孢杆菌 NRRL B-41580 的异型同义词。2017 年, Fan 等^[18]将解淀粉芽孢杆菌 FZB42 的四核苷酸 (TETRA)、平均核苷酸同质性 (ANI)、平均氨基酸同质性 (AAI) 和 digitalDNA-DNA 杂交 (dDDH) 值等进行技术分析, 认为菌株 FZB42 不是解淀粉芽孢杆菌, 而是贝莱斯芽孢杆菌, 且解淀粉芽孢杆菌和贝莱斯芽孢杆菌应保持其自身物种的分类地位, 这与 Dunlap 等^[17]的观点一致, 贝莱斯芽孢杆菌的命名得以确定。2005—2015 年期间, 贝莱斯芽孢杆菌相关研究很少, 从 2016 年开始, 国内外发表的相关研究论文数量猛增, 到 2022 年总发表数量超过 300 篇。

2 贝莱斯芽孢杆菌的生物学形态及生理生化特性

由于菌株来源不同, 贝莱斯芽孢杆菌的形态特征和生理生化特性也有一定的差异性。Ruiz-García 等^[13]研究表明, 贝莱斯芽孢杆菌菌株 CR-502T 革兰氏染色呈阳性, 杆状, 大小为

0.5 μm \times (1.5~3.5) μm , 芽孢椭圆形, 中生, 末端膨大为孢子囊, 不产生伴孢晶体和 β -羟基丁酸, 可在盐浓度为 12% 的培养基内存活, 可在温度 15~45 $^{\circ}\text{C}$ 、pH 5~10 范围内生长, 在 TSA 培养基上菌落呈乳白色、边缘略不规则。白敬等^[19]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 HKD-6 在 LB 固体培养基上菌落呈现浅黄色且不透明形态, 菌落边缘不规则表面干燥, 有褶皱, 生理生化特征显示其能利用木糖、阿拉伯糖、甘露醇作为碳源, 明胶液化、淀粉、柠檬酸盐、硝酸盐还原反应、V-P 反应、蛋白酶均呈阳性。叶莹等^[20]发现 1 株贝莱斯芽孢杆菌 D-1 革兰氏染色呈阳性, 菌落不透明, 常为白色、灰白色、淡黄色, 菌落通常较大、呈圆形或椭圆形、表面不规则、粗糙、中间凹陷、呈褶皱状, 生理生化特征显示该菌株氧化酶试验、接触酶试验、V-P 试验、淀粉水解、硝酸盐还原试验呈阳性, 可利用甘露醇、葡萄糖、蔗糖等。孙会刚等^[21]发现贝莱斯芽孢杆菌菌株 KA-2 与 XK-5 相似, 其菌落特征乳白色、不透明、表面不光滑、有隆起、有褶皱。

3 贝莱斯芽孢杆菌的作用机制

芽孢杆菌对植物病害作用机理和方式复杂多样, 可利用一种或多种机理组合来预防或减轻植物病害症状, 直接或间接与病原体相互作用、抑制病原物生长、争夺养分和空间^[22-23]。贝莱斯芽孢杆菌作用机制主要包括拮抗作用、溶菌作用、诱导植物抗性、竞争作用、促进植物生长等 5 个方面。

3.1 拮抗作用

拮抗作用是指微生物自身能够代谢某些活性物质直接或间接抑制病原物生长^[23]。贝莱斯芽孢杆菌能够产生多种次生代谢抗菌生物活性物质, 包括脂肽类物质、抗菌蛋白、聚酮类物质、挥发性物质、细菌素等^[24-25]。

3.1.1 脂肽类物质 脂质是一种非核糖体合成的两性化合物, 由脂肪酸尾与短寡肽相连形成大环结构, 根据其结构上的不同主要有表面活性素 (Surfactin)、伊枯草菌素 (Iturin)、丰原素 (Fengycin)、杆菌霉素 (Bacillomycin)^[26]。表面活性素易与植物细胞脂质双层相互作用, 以剂量依赖型方式干扰生物膜的结构, 高浓度会

导致生物膜形成不可逆的孔,进一步导致脂质双层的破坏和溶解^[27]。伊枯草菌素能够与磷脂双分子层相互作用,形成多种聚合物降解磷脂,影响细胞膜的通透性,造成抑制细胞的生长或死亡^[28]。丰原素主要作用于脂单层,改变细胞质膜的结构和渗透性,引起胞内物质外泄,导致细胞死亡。杆菌霉素能导致真菌菌丝体畸变、分生孢子细胞壁以及细胞质膜形态的改变,还能在植物根际定殖。研究表明,通过全基因组测序发现的解淀粉芽孢杆菌菌株 FZB42(现更名为贝莱斯芽孢杆菌)富含多种代谢物质,能够产生

Fengycin、Bacillomycin-D、surfactin 等抗菌脂肽(图1)^[7]。迟惠荣等^[29]研究证明贝莱斯芽孢杆菌菌株 ZJU-3 能够产生表面活性素、丰原素和伊枯草菌素 3 类脂肽化合物。郭蔓等^[30]研究发现贝莱斯芽孢杆菌菌株 P9 发酵液中具有杆菌霉素 C14-16BacillomycinD 的同系物、C15SurfactinA 或 C15SurfactinC 或 C16SurfactinB16。Toral 等^[31]通过体外抗菌试验表明贝莱斯芽孢杆菌菌株 XT1 CECT8661 能够代谢表面活性素、丰原素,揭示了该植物病原菌在与脂肽相互作用中的形态发生改变,对番茄灰霉病有抑制作用。

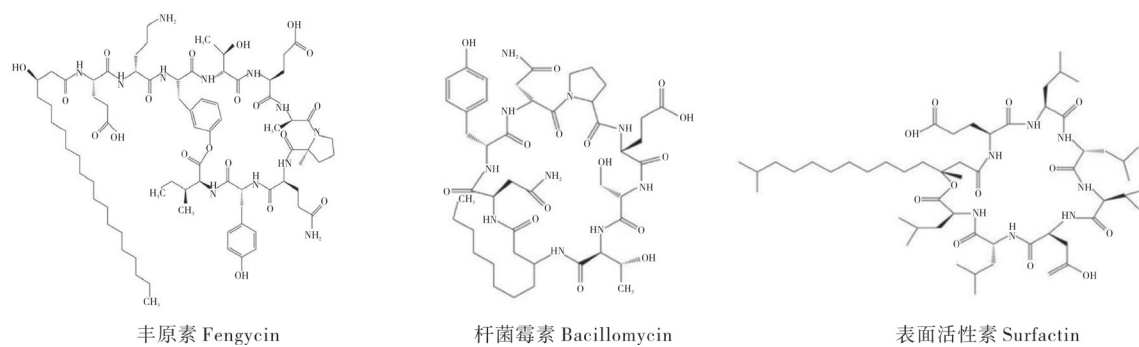


图1 贝莱斯芽孢杆菌部分脂肽类物质分子结构^[7]

Fig. 1 Molecular structure of some lipopeptides in *Bacillus velezensis*^[7]

3.1.2 抑菌蛋白 贝莱斯芽孢杆菌能够产生抗菌蛋白抑制病原菌菌丝生长、分生孢子萌发、芽管生长和附着胞的形成。抑菌蛋白包括蛋白酶、几丁质酶、 β -葡聚糖酶、纤维素酶、淀粉酶等。Thi 等^[32]研究报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 RB.DS29 对疫霉菌产生抑制作用,而且能够产生蛋白酶、几丁质酶和 β -葡聚糖酶。曾欣等^[33]从温郁金根茎中得到 1 株对铁皮石斛炭疽病具有防治效果的贝莱斯芽孢杆菌菌株 B-11,其能够产生蛋白酶、 β -葡聚糖酶,对炭疽病的防效可达 64%。

3.1.3 聚酮类物质 聚酮类物质是由聚酮合酶(Polyketide synthase, PKS)途径合成的一大类结构多样、具有生物活性的天然产品^[34],能够提升植物自身免疫力,对各种植物病害有抑制作用,全基因组分析贝莱斯芽孢杆菌 FZB42 产生的聚酮类活性物质发现,主要包括芽孢杆菌烯(Bacillaene)、达菲菌素(Difficidin)、大环内

酯(Macrolactin)等(图2)^[35]。Thurlow 等^[36]报道了 1 株能够产生聚酮类化合物 Difficidin 的贝莱斯芽孢杆菌菌株 AP193。李生樟等^[37]发现莱斯特芽孢杆菌菌株 504 能够编码脂肽类和聚酮糖类抑菌化合物的基因簇,且对黄单胞菌有很好的抑制作用。

3.1.4 植物激素 贝莱斯芽孢杆菌能够诱导植物产生促进植物生长的激素。Meng 等^[38]研究报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 BAC03 能产生吡啶乙酸,促进蔬菜生长,并能抑制疮痂病链霉菌生长。

3.1.5 挥发性有机化合物 挥发性有机化合物(VOCs)是一类低分子量、有气味、低沸点的亲脂性化合物^[39]。孙力^[40]研究报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 CanL-30 能产生十一烷、2-庚酮、2-壬酮等,对拟南芥和油菜有促进生长的作用,并能增强拟南芥对灰葡萄孢的抵抗力。赵晓曼^[41]研究报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 Bv-25 能够很好的防治线虫病害,其发酵液处理后南方根结线虫的

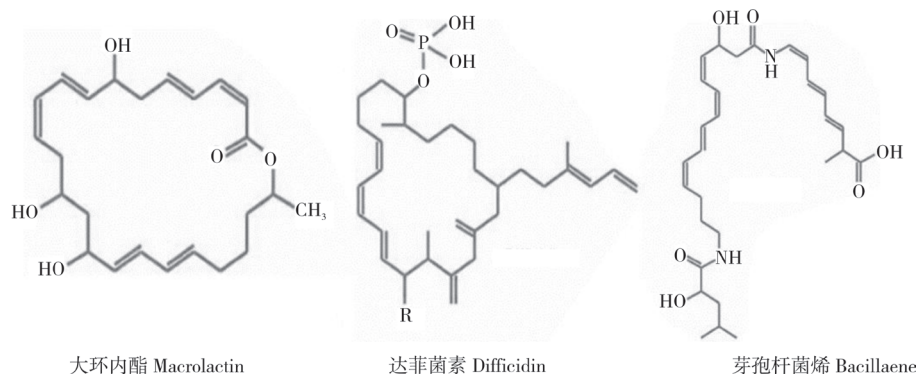


图 2 贝莱斯芽孢杆菌聚酮类物质分子结构^[35]

Fig. 2 Molecular structure of polyketides in *Bacillus velezensis*^[35]

卵孵化率仅为 1.8%，通过固相微萃取-气相色谱/质谱联鉴定出三氯甲烷、2-庚酮、3-甲基硫代丁酸 S-甲酯、二甲基二硫化物、2,6-二甲基吡嗪等挥发性有机物，对根结线虫的发生有抑制作用。

3.2 溶菌作用

溶菌作用指生防菌产生的某些溶菌物质能够破坏病原菌的细胞壁、瓦解菌丝体，从而影响病原菌的致病性^[42]。贝莱斯芽孢杆菌可以产生溶菌物质来抑制病原菌生长。沈会芳等^[43]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 CDND-2 发酵滤液能够造成尖孢镰刀菌的芽管膨大、畸形，促使菌丝提早产生分枝，抑制菌丝延伸（造成菌丝内部空腔化、囊泡化），严重抑制产孢量。沙月霞等^[44]从水稻叶片中分离得到 1 株对稻瘟病菌有抑制作用的贝莱斯芽孢杆菌菌株 E69，其对稻瘟病分生孢子萌发、附着胞形成、菌丝生长的抑制率均达到 84% 以上。

3.3 诱导系统抗性

诱导系统抗性指植物经外界因子诱导后，植物体内产生对有害病原菌的抗性现象，主要诱导因子包括生物因子、化学因子和物理因子，该过程包括茉莉酸和乙烯依赖型^[7]。这个过程需要信号分子参与，包括水杨酸、病程相关蛋白等，其过程涉及过氧化物酶（Peroxidase, POD）、多酚氧化酶（Polyphenol oxidase, PPO）、苯丙氨酸解氨酶（Phenylalanine ammonia-lyase, PAL）与超氧化物歧化酶（Superoxide dismutase, SOD）的活性变化，它们共同作用可减少植物病害发生，并能促进植物生长发育。邹强等^[45]报

道贝莱斯芽孢杆菌菌株 TP-1 通过诱导葡萄苯丙氨酸解氨酶、多酚氧化酶、过氧化物酶活性来增强葡萄对灰霉病的抗性。

3.4 竞争作用

竞争作用指生防菌能够定殖在植物组织内及土壤中，从而排斥、阻止和干扰植物病原微生物在植物上的定殖、侵染，包括空间位点竞争和营养竞争^[46]。Alleluya 等^[47]研究发现贝莱斯芽孢杆菌菌株 GA1 在花生根上具有良好的定殖潜力，在根上接种后 4 d 内达到 2.5×10^7 CFU/g（干重），可有效抑制花生茎腐病的发生。刘子瑶等^[48]从林下参中分离得到的内生菌菌株贝莱斯芽孢杆菌 LXS-N2 可以很好地定殖于人参根部组织，并对人参根部病害有一定的防治作用。

3.5 促进植物生长

贝莱斯芽孢杆菌可促进多种植物种子、幼苗和根系的生长发育，可以通过溶磷、固氮作用、分泌植物生长激素和促进植物营养功能等方式促进植物生长。曹宇等^[49]研究报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 HNU24 水悬液分别对番茄植株灌根、浸根、叶面喷施处理后，其能显著增加番茄株高、茎粗、鲜重和根系长度。Meng 等^[38]研究表明贝莱斯芽孢杆菌菌株 BAC03 菌株对甜菜、胡萝卜、黄瓜、胡椒、马铃薯、萝卜、南瓜、番茄和萝卜等 9 种作物都具有一定的促生效果。Yu 等^[50]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 DMW1 对番茄和大豆幼苗的生长有显著的促进作用，而且对大豆疫霉病和青枯雷尔氏菌均有一定的防治效果。Moon 等^[51]研究发现贝莱斯芽孢杆菌菌株 CE100 是一种有效的生防菌剂，可抑制灰葡萄孢菌、球孢炭疽菌、

疫霉菌、尖孢镰刀菌等,能够产生吲哚-3-乙酸(IAA)来促进植物生长。

4 贝莱斯芽孢杆菌防控植物病害的应用

4.1 防治植物真菌病害

研究表明贝莱斯芽孢杆菌对多种植物真菌病害有效并促进植物生长,包括番茄^[49]、辣椒^[52]、油菜^[40]、烟草^[43]、花生^[53]、葡萄^[45]等。张德珍等^[52]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 F1-1 发酵液灌根处理辣椒后可以明显降低辣椒疫病的病情指数,防治效果可达 66.91%,能显著提高辣椒植株的鲜重、株高、茎粗、干重、壮苗指数。魏欣莹等^[53]证明贝莱斯芽孢杆菌菌株 ZKY01 对花生果腐病有抑菌活性,其制备的可湿性粉剂对于花生果腐病的田间效果可达 94.14%。Sang 等^[54]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 YP2 能够抑制叶菜灰霉病和菌核病的发生,而且喷施 10 倍稀释的贝莱斯芽孢杆菌菌株 YP2 菌液对红叶芥和昌芥的白粉病防治效果分别为 91.8% 和 80.9%,且可促进芥菜种子萌发、植株生长。刘子瑶等^[48]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 LXS-N2 在人参植株中有很好的定殖能力,对人参立枯病、猝倒病均有明显抑制效果,同时能够破坏病原真菌细胞壁、细胞膜,改变菌丝形态。Torres 等^[55]从盐碱土地中分离出 1 株贝莱斯芽孢杆菌菌株 XT-1,其对桃树褐腐病的抑菌效果达 80%。张庆琛等^[56]研究报告贝莱斯芽孢杆菌菌株 X7 可有效控制番茄黄萎病,防治效果达到 67.16%,有效降低了番茄黄萎病的发病率。Zhang 等^[57]报道贝莱斯芽孢杆菌 BY6 应用于患病根腐病杨树幼苗的根部后,植物生长指标(干重、鲜重、株高)显著增加,生长素信号转录相关基因被激活,与感染的对照组相比,发病指数降低 49.53%。Deng 等^[58]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 FJAT-52631 的活菌培养物和脂肽类物质都可以将枇杷炭疽病的发病延迟 1 d,在接种后第 4 d,贝莱斯芽孢杆菌菌株 FJAT-52631 对枇杷炭疽病的生物防治效果为 50%。Songwattana 等^[59]利用贝莱斯芽孢杆菌菌株 S141 对绿豆叶斑病的生物防治效果进行了评价,用 S141 菌株处理绿豆叶片后,其叶斑病的发生程度显著降低,感染 2 d 后的防病效果为 83%。

4.2 防治植物细菌病害

贝莱斯芽孢杆菌对植物细菌性病害也有很好的作用。Chandrashekar 等^[60]研究发现贝莱斯芽孢杆菌菌株(A6 和 P42)对胡萝卜软腐病有很好的拮抗效果,使用 GC-MS 分析 A6 和 P42 菌株产生的挥发性生物活性化合物,发现其培养滤液中分别存在 10 种和 6 种生物活性化合物,具有抗细菌、抗真菌特性。Liu 等^[61]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 303 发酵上清液对白叶枯病菌有很好的防治效果,其防效可达 85.7%~88.0%,并且在不同热、酸、碱、紫外线等条件下具有较好的稳定性。曹宇等^[49]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 HNU24 菌株及发酵液能够抑制番茄青枯病原菌生长,且发病率从 82% 下降到 3%,叶面喷施后番茄株高、茎粗、鲜重、根系长度显著增加。

4.3 防治植物线虫病害

生防菌能够直接寄生在线虫卵或其他发育阶段,通过分泌各种代谢物、酶和毒素从而抑制线虫繁殖、孵化和幼虫存活^[62]。张文博等^[63]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 FZB42 处理松材线虫后其死亡率最高可达 50%,而且菌液上清液对松材线虫同样具有抑杀性,并且抑杀效果随浓度升高而增强。Hu 等^[64]通过体外试验表明,贝莱斯芽孢杆菌菌株 YS-AT-DS1 不仅对真菌病原体具有拮抗活性,而且表现出较强杀线虫活性,生防菌处理后二龄幼虫的死亡率为 71.62%。

4.4 防治植物病毒病害

贝莱斯芽孢杆菌在植物病毒病防治上也有很大的应用潜力。Abdelkhalek 等^[65]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 PEA1 的发酵液对黄瓜花叶病毒 CMV 的抑制率可达 97.56%,发酵液处理后,黄瓜花叶病毒外壳蛋白 CMV-CP 积累量显著降低,防御相关基因表达量显著上调,发酵液经乙酸乙酯提取后,使用 GC-MS 分析表明,吡嗪-1,4-二酮是发酵液中的主要化合物,能够诱导植物系统抗性,抑制病毒复制,抵抗病毒侵染。赵誉强等^[66]报道贝莱斯芽孢杆菌菌株 Z5 培养液对烟草普通花叶病毒病(TMV)体外防治效果为 96.40%,田间小区试验显示其对烟草普通花叶病毒病的防效为 50.43%。董鹏^[67]利用半叶枯斑法研究发现,贝莱斯芽孢杆菌菌株 D3-1 对马铃薯

薯 Y 病毒 (Potato virus Y, PVY) 的平均抑制率可达 99.71%，田间小区试验验证 D3-1 生物防治效果，发现人工接种 PVY，空白对照区病情指数为 32.74，D3-1 发酵液处理区病情指数为 14.04，D3-1 发酵液对 PVY 的防效为 57.12%。

5 贝莱斯芽孢杆菌制剂研发现状

芽孢杆菌能够形成内生孢子，在热暴露和干燥中存活，并且能够被配成具有长保质期的稳定干粉^[68]，是微生物农药剂型开发很好的选择。目前已开发的有可溶性粒剂、可湿性粉剂、水分散粒剂等。夏立娟等^[69]研究发现贝莱斯芽孢杆菌可溶粒剂在黄瓜白粉病发病初期施药 2 次，施药间隔期 7 d，能有效防治黄瓜白粉病，对黄瓜植株相对安全。赵春燕等^[70]成功开发贝莱斯芽孢杆菌菌株 JK-1 可湿性粉剂，其最佳配方为高岭土 35%、聚乙二醇 8%、羧甲基纤维素钠 12% 和可溶性淀粉 0.8%，通过试验证明，菌株 JK-1 可湿性粉剂对辣椒褐腐病的防治效果达到 64.4%，同时辣椒株高增加 32.65%、茎粗增加

17.39%、根长增加 14.10%、干重、鲜重分别增加 7.78% 和 1.17%。华中农业大学研发的贝莱斯芽孢杆菌菌株 Can L-30 可湿性粉剂^[71]，室温下储存期长，且田间试验表明其可使油菜菌核病和黑胫病的病情指数分别降低 48.6% 和 15.3%、油菜籽增产 21.1%。尽管贝莱斯芽孢杆菌制剂的研发陆续有报道，但大部分菌株产品规模化、生产化的报道较少。截至 2022 年底，根据中国农药信息网 (www.chinapesticide.org.cn.) 查询，以贝莱斯芽孢杆菌为有效成分登记的农药产品数量有四川百事东旺生物科技有限公司生产的 2 个 (水分散粒剂、母药)；以甲基营养型芽孢杆菌 (现已分类为贝莱斯芽孢杆菌) 为有效成分登记的产品有 5 个，包含陕西恒田生物农业有限公司生产的甲基营养型芽孢杆菌 LW-6 3 个 (剂型为可湿性粉剂和母药)、华北制药集团爱诺有限公司生产的甲基营养型芽孢杆菌 9912 2 个 (表 2)。目前，国内贝莱斯芽孢杆菌登记产品少，与其他芽孢杆菌农药制剂相比，还有许多剂型有待开发。

表 2 我国贝莱斯芽孢杆菌农药登记情况

Table 2 Pesticide registration of *Bacillus velezensis* in China

农药名称 Pesticide name	登记证号 Registration No.	产品剂型 Product dosage form	登记持有人 Registered holder	防治对象 Control target
贝莱斯芽孢杆菌 CGMCC No.14384 <i>Bacillus velezensis</i> CGMCC No.14384	PD20211360、 PD20211348	水分散粒剂、母药	四川百事东旺生物科技有限公司	烟草 (白粉病、赤星病、黑胫病)、黄瓜白粉病
甲基营养型芽孢杆菌 LW-6 <i>Bacillus methyltrophicum</i> LW-6	PD20181621、 PD20181620、 PD20211957	可湿性粉剂、母药、 可湿性粉剂	陕西恒田生物农业有限公司	柑橘溃疡病、水稻细菌性条斑病、番茄灰霉病、 黄瓜细菌性角斑病、烟草黑胫病
甲基营养型芽孢杆菌 9912 <i>Bacillus methyltrophicum</i> 9912	PD20181602、 PD20181603	可湿性粉剂、母药	华北制药集团爱诺有限公司	三七根腐病、人参根腐病、草莓根腐病、苹果树 腐烂病、黄瓜灰霉病

6 展望

在发展绿色农业，实现药肥“双减”的背景下，使用更环保、更安全的生物农药可减少农药残留，提高农产品质量与安全，而且随着人们生活水平不断提高，人们对农产品要求不断提升，绿色、健康、农药低残留的农产品受到人民的欢迎，对现代化农业可持续发展、乡村振兴有着可持续意义。生物防治在植物病害领域中尤其重要，利用芽孢杆菌开发生物农药，生产绿色环保新农

药对防控植物病害具有应用潜力。贝莱斯芽孢杆菌是一种实用而有效的生物防治剂，其来源广、发酵成本低、生物安全性高，可以通过产生抗菌次级代谢产物、诱导抗性、分泌 IAA 等方式抑制植物病原微生物，促进植物生长，可作为合成农用化学品的有效替代品，在生物防治中有着广阔的应用前景。贝莱斯芽孢杆菌在自然界中广泛存在，目前许多已分离的贝莱斯芽孢杆菌在抗菌物质分离、基因组分析及其制剂开发也取得了研究

进展。但由于贝莱斯芽孢杆菌物种分类名称确定时间相对较短,优势菌株较少、剂型开发种类少,而且在拮抗机制方面具体抑菌物质的生防研究还不够深入,室内重复性研究较多,田间应用相关研究较少,因此,今后需重视贝莱斯芽孢杆菌优良菌株的收集和保藏、加强菌剂开发研究。可利用基因组学、代谢组学、蛋白组学等方法探究生防微生物贝莱斯芽孢杆菌、植物、病原微生物三者之间的关系,同时需要不断筛选和挖掘贝莱斯芽孢杆菌的功能基因和活性物质,加强其抑菌活性、诱导抗性,加强贝莱斯芽孢杆菌生防机制、与其他生防菌和化学农药进行复配研究;利用基因工程改良菌株,在剂型研发、田间防治等方面加大科研力度,不断解析贝莱斯芽孢杆菌的防治途径,进一步开展贝莱斯芽孢杆菌生物资源收集、挖掘与创新利用,开发出防治谱广、抑菌活性高的菌株,以期实现贝莱斯芽孢杆菌规模化、商品化生产,最终达到植物病害绿色防控目的。

参考文献 (References):

- [1] FAO. The future of food and agriculture—alternative pathways to 2050 [R]. Rome, Italy: Summary version, 2018.
- [2] 王蕊,王腾,李二峰. 生防芽孢杆菌在植物病害领域的研究进展 [J]. 天津农学院学报, 2021, 28(4):71-77. DOI:10.19640/j.cnki.jtau.2021.04.015.
WANG R, WANG T, LI E F. Research advances of biocontrol *Bacillus* in the field of plant diseases [J]. *Journal of Tianjin Agricultural College*, 2021, 28(4):71-77. DOI:10.19640/j.cnki.jtau.2021.04.015.
- [3] 杨芝觉,鲁萌萌,黄穗萍,唐利华,陈小林,郭堂勋,莫贱友,张萌,李其利. 产挥发性物质芽孢杆菌对芒果炭疽菌的抑制作用及对芒果炭疽病的防病效果 [J]. 植物病理学报, 2023, 53(6):1-17. DOI:10.13926/j.cnki.apps.001312.
YANG Z N, LU M M, HUAN G S P, TANG L H, CHEN X L, GUO T G, MO B Y, ZHANG M, LI Q L. Inhibition effect of volatile substance produced by *Bacillus* on *Colletotrichum gloeosporioides* and its mango anthracnose [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2023, 53(6):1-17. DOI:10.13926/j.cnki.apps.001312.
- [4] 高芸. 生防芽孢杆菌及假单胞菌拮抗植物微生物病害研究进展 [J]. 北方园艺, 2021(2):131-136. DOI:10.11937/bfy.20200678.
GAO Y. Research progress in biocontrol of plant microbial diseases by *Bacillus* and *Pseudomonas* [J]. *Northern Horticulture*, 2021(2):131-136. DOI:10.11937/bfy.20200678.
- [5] ALRAHBI A B A, ALSADI A M, ALHARRASI M M A, ALSABAHI J N, ALMAHMOOLI I H, BLACKBURN D, VELAZHAHAN R. Effectiveness of endophytic and rhizospheric bacteria from *Moringa* spp. in controlling pythium aphanidermatum damping-off of cabbage [J]. *Plants*, 2023, 12(3):668. DOI:10.3390/PLANTS12030668.
- [6] 官超,黎振兴,麦培婷,孙保娟,李植良,李涛. 番茄青枯病抗性相关根际微生物的研究进展 [J]. 广东农业科学, 2021, 48(9): 51-61. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2021.09.006.
GONG C, LAI Z X, MAI P T, SUN B J, LI Z L, LI T. Research progress of rhizosphere microorganisms related to tomato bacterial wilt resistance [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2021, 48(9):51-61. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2021.09.006.
- [7] RABBEI M F, AII M S, CHOI J, HWANG S, JEONG S C, BAEK K H. *Bacillus velezensis*: A valuable member of bioactive molecules with in plant microbiomes [J]. *Molecules*, 2019, 24(6):1046. DOI:10.3390/molecules24061046.
- [8] SAMPATHKUMAR A, ERAIVAN ARUTKANI AIYANATHAN K, NAKKEERAN S, MANICKAM S. Multifaceted *Bacillus* spp. for the management of cotton bacterial blight caused by *Xanthomonas citri* pv. *malvacearum* [J]. *Biological Control*, 2023:177. DOI:10.1016/J.BIOCONTROL.2022.105111.
- [9] 郑丽,徐龙,罗玉明,刘红霞,郭坚华. 一株防治黄瓜霜霉病的地衣芽孢杆菌 HS10 的防病机理初探 [J]. 广东农业科学, 2020, 47(9):81-87. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2020.09.011.
ZHENG L, XU L, LUO Y M, LIU H X, GUO J H. Preliminary study on the mechanism of a strain *Bacillus licheniformis* HS10 against cucumber downy mildew [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(9):81-87. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2020.09.011.
- [10] 徐淑琴,贺曦,龚紫凤,马祥兆,陈晓慧,冶贵生. 贝莱斯芽孢杆菌的生物学特性及其农业应用现状 [J]. 饲料研究, 2022, 45(9):143-147. DOI:10.13557/j.cnki.issn1002-2813.2022.09.031.
XU S Q, HE X, GONG Z F, MA X Z, CHEN X H, YE G S. *Biological characteristics of Bacillus velezensis* and its agricultural applications [J]. *Feed Research*, 2022, 45(9):143-147. DOI:10.13557/j.cnki.issn1002-2813.2022.09.031.
- [11] 陈龙,吴兴利,闫晓刚,魏炳栋,张芳毓. 贝莱斯芽孢杆菌的分类、次级代谢产物及应用 [J]. 家畜生态学报, 2020, 41(1):1-8. DOI:10.3969/J.ISSN.1673-1182.2020.01.001.
CHEN L, WU X L, YAN X G, WEI B D, ZHANG F Y. The classification, secondary metabolites and application of *Bacillus velezensis* [J]. *Journal of Domestic Animal Ecology*, 2020, 41(1):1-8. DOI:10.3969/J.ISSN.1673-1182.2020.01.001.
- [12] 张德锋,高艳侠,王亚军,刘春,石存斌. 贝莱斯芽孢杆菌的分类、拮抗功能及其应用研究进展 [J]. 微生物学通报, 2020, 47(11):3634-3649. DOI:10.13344/j.microbiol.china.190947.
ZHANG D F, GAO Y X, WANG Y J, LIU C, SHI C B. Advances in taxonomy, antagonistic function and application of *Bacillus velezensis* [J]. *Microbiology China*, 2020, 47(11):3634-3649. DOI:10.13344/j.microbiol.china.190947.
- [13] RUIZ-GARCÍA C, BÉJAR V, MARTÍNEZ-CHECA F, LLAMAS I, QUESADA E. *Bacillus velezensis* sp. nov., a surfactant-producing bacterium isolated from the river Vélez in Málaga, southern Spain [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2005, 55(1):191-195. DOI:10.1099/ijs.0.63310-0.
- [14] WANG L T, LEE F L, TAI C J, KUO H P. *Bacillus velezensis* is a later heterotypic synonym of *Bacillus amyloliquefaciensis* [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Ystematic Microbiology*, 2008, 58(3): 671-675. DOI:10.1099/IJS.0.65191-0.
- [15] MADHAIYAN M, POONGUZHALI S, KWON S W, SA T M. *Bacillus methylotrophicus* sp nov, a methanol-utilizing, plant-

- growth-promoting bacterium isolated from rice rhizosphere soil [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2010, 60(10): 2490–2495. DOI:10.1099/ijs.0.015487-0.
- [16] BORRIS R, CHEN X-H, RUECKERT C, BLOM J, BECKER A, BAUMGARH B, FAN B, PUKALL R, SCHUMANN P, SPRÖER C, JUNGE H, VATER J, PÜHLER A, KLENK H-P. Relationship of *Bacillus amyloliquefaciens* clades associated with strains DSM 7T and FZB42T: 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 and Evolutionary Microbiology*, 2011, 61(8):1786–1801. DOI:10.1099/ijs.0.023267-0.
- [17] DUNLAP C A, KIM S J, KWON S W, SA T M. *Bacillus velezensis* is not a later heterotypic synonym of *Bacillus amyloliquefaciens*; *Bacillus methylotrophicus*, *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* and *Bacillus oryzicola* are later heterotypic synonyms of *Bacillus velezensis* based on phylogenomics [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2016, 66(3):1212–1217. DOI:10.1099/ijs.0.000858.
- [18] FAN B, BLOM J, KLENK H P, BORRIS R. *Bacillus amyloliquefaciens*, *Bacillus velezensis*, and *Bacillus siamensis* form an “operational group *B. amyloliquefaciens*” within the *B. subtilis* species complex fronte [J]. *Microbiol*, 2017, 8:22. DOI:10.3389/fmich.2017.00022.
- [19] 白敬, 吉馨予, 赵国群. 稻瘟病菌拮抗菌 HKD-6 的筛选、鉴定及其抑菌物质分析 [J]. 江西农业学报, 2022, 34(12):111–119. DOI:10.19386/j.cnki.jxnyxb.2022.12.019.
- BAI J, JI X Y, ZHAO G Q. Screening and identification of antagonistic strain HKD-6 against *Magnaporthe oryzae* and analysis of its antifungal substances [J]. *Acta Agriculture Jiangxi*, 2022, 34(12):111–119. DOI:10.19386/j.cnki.jxnyxb.2022.12.019.
- [20] 叶莹, 霍达, 张晓阳, 刘冰, 熊桂红, 彭文文, 周庆红, 黄黄金, 蒋军喜. 一株拮抗芋头干腐病的贝莱斯芽孢杆菌的筛选与鉴定 [J]. 江西农业大学学报, 2022, 44(2):368–376. DOI:10.13836/j.jjau.2022038.
- YE Y, HUO D, ZHANG X Y, LIU B, XIONG G H, PENG W W, ZHOU Q H, HUANG Y G, JIANG J X. Screening and identification of a strain of *Bacillus velezensis* against taro dry rot [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2022, 44(2):368–376. DOI:10.13836/j.jjau.
- [21] 孙会刚, 杨艳华, 翟钰妍, 张雪, 孙志梦, 陈学红, 崔珏. 2 株櫻桃腐敗真菌的鉴定及贝莱斯芽孢杆菌对其抑制作用 [J]. 中国食品添加剂, 2023, 34(3):257–262. DOI:10.19804/j.issn1006-2513.2023.03.031.
- SUN H G, YANG Y H, ZHAI Y Y, ZHANG X, SUN Z M, CHEN X H, CUI J. Identification of two cherry spoilage fungi and inhibition on them by *Bacillus velezensis* [J]. *China Food Additives*, 2023, 34(3):257–262. DOI:10.19804/j.issn1006-2513.2023.03.031.
- [22] ANNA B, ESTHER B, NÚRIA D, JESÚS F, GEMMA R, EMILIO M. Bacteria as biological control agents of plant diseases [J]. *Microorganisms*, 2022, 10(9):1759–1759. DOI:10.3390/MICROORGANISMS10091759.
- [23] MARIE L, WENKE S, DIETER V, TOM E, BABETTE M, ELS P, ROELAND S, SARAH L. Modes of action of microbial biocontrol in the phyllosphere [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11:1619. DOI:10.3389/fmich.2020.01619.
- [24] 任建雯, 罗云艳, 冯印印, 韩猛, 安航, 崔传斌, 张家韬, 李斌, 杨洋, 安德荣. 贝莱斯芽孢杆菌 RJW-5-5 的分离鉴定及细菌素、抗菌肽基因簇挖掘 [J]. 微生物学通报, 2021, 48(3):742–754. DOI:10.13344/j.microbiol.china.200457.
- REN J W, LUO Y Y, FENG Y Y, HAN M, AN H, CUI C B, ZHANG J T, LI B, YANG Y. AN D R. Isolation and identification of *Bacillus velezensis* RJW-5-5 and gene cluster mining of bacteriocin and RiPPs [J]. *Microbiology China*, 2021, 48(3):742–754. DOI:10.13344/j.microbiol.china.200457.
- [25] RAAIJMAKERS J M, DE B, NYBROE O, ONGENA M. Natural functions of lipopeptides from *Bacillus* and *Pseudomonas*: More than surfactants and antibiotics [J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2010, 34(6):1037–1062. DOI:10.1111/j.1574-6976.2010.00221.x.
- [26] HARWOOD C, JEAN-MARIE M, SUSANNE P, ARNAU J. Secondary metabolite production and the safety of industrially important members of the *Bacillus subtilis* group [J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2018, 42(6):721–738. DOI:10.1093/femsref/fuy028.
- [27] 刘金峰, 杨娟, 杨世忠, 叶汝强, 穆伯忠. 培养基中不同氨基酸对枯草芽孢杆菌 TD7 产生的表面活性素变异体的影响 [J]. 应用生物化学和生物技术, 2012, 166(8):2091–2100. DOI:10.1007/s12010-012-9636-5.
- LIU J F, YANG J, YANG S Z, Y R Q, M B Z. Effects of different amino acids in culture media on surfactin variants produced by *Bacillus subtilis* TD7 [J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2012, 166(8):2091–2100. DOI:10.1007/s12010-012-9636-5.
- [28] JULKOWSKA D, OBUCHOWSKI M, HOLLAND B I, SÉROR S J. Comparative analysis of the development of swarming communities of *Bacillus subtilis* 168 and a natural wild type: Critical effects of surfactin and the composition of the medium [J]. *Journal of Bacteriology*, 2005, 187(1):65–76.
- [29] 迟惠荣, 张亚惠, 曾欣, 陈卫良, 毛碧增. 多花黄精内生贝莱斯芽孢杆菌的分离鉴定及其抗菌与促生作用分析 [J]. 植物保护, 2019, 45(4):122–131. DOI:10.16688/j.zwbh.2018337.
- CHI H R, ZHANG Y H, ZENG X, CHEN W L, MAO B Z. Isolation and identification of antagonistic endophytic *Bacillus velezensis* from *Polygonatum cyrtonema* Hua and analysis of its antimicrobial and growth-promoting activity [J]. *Plant Protection*, 2019, 45(4):122–131. DOI:10.16688/j.zwbh.2018337.
- [30] 郭蔓, 张朝正, 赵华. 贝莱斯芽孢杆菌抑尖孢镰刀菌脂肽类物质的鉴定 [J]. 中国酿造, 2021, 40(12):35–39. DOI:10.11882/j.issn.0254-5071.2021.12.007.
- GUO M, ZHANG Z C, ZHAO H. Identification of *Fusarium oxysporum* inhibitory peptides from *Bacillus velezensis* [J]. *China Brewing*, 2021, 40(12):35–39. DOI:10.11882/j.issn.0254-5071.2021.12.007.
- [31] TORAL L, RODRIGUEZ M, BÉJAR V, SAMPEDRO INMACULADA. Antifungal activity of lipopeptides from *Bacillus* XT1 CECT8661 against *Botrytis cinerea* [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9:1315. DOI:10.3389/fmich.2018.01315.
- [32] THI H T T, SAN-LANG W, VAN B N, MINH D T, CHIEN T D, THI P K V, QUE V, HUYNH A D N. A potent antifungal rhizobacteria *Bacillus velezensis* RB.DS29 isolated from black pepper (*Piper nigrum* L.) [J]. *Research on Chemical Intermediates*, 2019,

- 45(11):5309–5323. DOI: 10.1094/MPMI-03-15-0066-R.
- [33] 曾欣, 张亚惠, 迟惠荣, 孙钟毓, 陈卫良, 毛碧增. 温郁金内生拮抗细菌 B-11 的分离及其抑菌活性[J]. 微生物学通报, 2019, 46(5):1018–1029. DOI:10.13344/j.microbiol.china.180558.
- ZENG X, ZHANG Y H, CHI H R, SUN Z Y, CHEN W L, MAO B Z. Antimicrobial activity of endophytic bacterium strain B-11 isolated from *curcuma wenyujin* [J]. *Microbiology China*, 2019, 46(5):1018–1029. DOI:10.13344/j.microbiol.china.180558.
- [34] 桑建伟, 杨扬, 陈奕鹏, 蔡吉苗, 陆翠梅, 黄贵修. 内生解淀粉芽孢杆菌 BEB17 脂肽类和聚酮类化合物的抑菌活性分析[J]. 植物病理学报, 2018, 48(3):402–412. DOI:10.13926/j.cnki.apps000137.
- SANG J W, YANG Y, CHEN Y P, CAI J M, LU C M, HUANG G X. Antibacterial activity analysis of lipopeptide and polyketide compounds produced by endophytic bacteria *Bacillus amyloliquefaciens* BEB17 [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2018, 48(3):402–412. DOI:10.13926/j.cnki.apps.000137.
- [35] CHEN X H, KOUMOUTSI A, SCHOLZ R, EISENREICH A, SCHNEIDER K, HEINEMEYER I, MORGENST E B, VOSS B, HESS W R, REVA O. Comparative analysis of the complete genome sequence of the plant growth-promoting bacterium *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 [J]. *Nature Biotechnology*, 2007, 25:1007–1014.
- [36] THURLOW C M, WILLIAMS M A, CARRIAS A, RAN C. *Bacillus velezensis* AP193 exerts probiotic effects in channel catfish (*Ictalurus punctatus*) and reduces aquaculture pond eutrophication [J]. *Aquaculture*, 2019, 5(3):347–356. DOI:10.1016/j.aquaculture.2018.11.051.
- [37] 李生樟, 陈颖, 杨瑞环, 张翠萍, 刘昭, 李逸朗, 陈涛, 陈功夫, 邹丽芳. 一株拮抗黄单胞菌的贝莱斯芽孢杆菌的分离和鉴定[J]. 微生物学报, 2019, 59(10):1969–1983. DOI:10.13343/j.cnki.wsb.20180513.
- LI S Z, CHEN Y, YANG R H, ZHANG C P, LIU Z, LI Y L, CHEN T, CHEN G Y, ZOU L F. Isolation and characterization of a strain of *Bacillus velezensis* antagonistic to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* [J]. *Acta Microbiology Sinica*, 2019, 59(10):1969–1983. DOI:10.13343/j.cnki.wsb.20180513.
- [38] 孟庆晓, 何江, 郝建军. 贝莱斯芽孢杆菌 BAC03 促进植物生长的作用[J]. 生物防治, 2016(6):18–26. DOI:10.1016/j.biocontrol.2016.03.010.
- MENG Q X, JIANG H, HAO J J. Effects of *Bacillus velezensis* strain BAC03 in promoting plant growth [J]. *Biological Control*, 2016(6):18–26. DOI:10.1016/j.biocontrol.2016.03.010.
- [39] PIECHULLA B, DEGENHARDT J. The emerging importance of microbial volatile organic compounds [J]. *Plant Cell & Environment*, 2014, 37(4):811–812. DOI:10.1111/pce.12254
- [40] 孙力. 贝莱斯芽孢杆菌 CanL-30 挥发性有机物活性研究及菌剂研制[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020. DOI:10.27158/d.cnki.ghznu.2020.000542.
- SUN L. Study on the activity of *Bacillus velezensis* CanL-30 volatile organic compounds and development of bacterial agent [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020. DOI:10.27158/d.cnki.ghznu.2020.000542.
- [41] 赵晓曼. 贝莱斯芽孢杆菌 Bv-25 对南方根结线虫的生防作用分析[D]. 郑州: 河南科技学院, 2021. DOI:10.27704/d.cnki.ghnkj.2021.000074.
- ZHAO X M. Analysis of the biocontrol efficacy of *Bacillus velezensis* strain Bv-25 against *Meloidogyne incognita* [D]. Zhengzhou: Henan Institute of Science and Technology, 2021. DOI:10.27704/d.cnki.ghnkj.2021.000074.
- [42] 李晶, 杨谦. 生防枯草芽孢杆菌的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2008(1):106–111. DOI:10.13989/j.cnki.0517-6611.2008.01.042.
- LI J, YANG Q. Research progress of biocontrol *Bacillus subtilis* [J]. *Anhui Agricultural Sciences*, 2008(1):106–111. DOI:10.13989/j.cnki.0517-6611.2008.01.042.
- [43] 沈会芳, 杨祁云, 张景欣, 蒲小明, 孙大元, 林壁润. 贝莱斯芽孢杆菌 GDND-2 对烟草镰孢根腐病菌生长发育的影响[J]. 微生物学通报, 2023, 50(7):2876–2891. DOI:10.13344/j.microbiol.china.220649.
- SHEN H F, YANG Q Y, ZHANG J X, PU S M, SUN D Y, LIN B R. Effect of *Bacillus velezensis* GDND-2 on the growth and development of *Fusarium oxysporium* from tobacco [J]. *Microbiology China*, 2023, 50(7):2876–2891. DOI:10.13344/j.microbiol.china.220649.
- [44] 沙月霞, 隋书婷, 曾庆超, 沈瑞清. 贝莱斯芽孢杆菌 E69 预防稻瘟病等多种真菌病害的潜力[J]. 中国农业科学, 2019, 52(11):1908–1917. DOI:10.3864/j.issn.0578-1752.2019.11.006.
- SHA Y X, SUI S T, ZENG Q C, SHEN R Q. *Biocontrol potential of Bacillus velezensis* strain E69 against rice blast and other fungal diseases [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2019, 52(11):1908–1917. DOI:10.3864/j.issn.0578-1752.2019.11.006.
- [45] 邹强, 牛新湘, 刘萍, 杨红梅, 楚敏, 王宁, 林青, 包慧芳, 詹发强, 张雨萌, 王静怡, 佐长庚, 娄恺, 史应武. 拮抗葡萄灰霉病贝莱斯芽孢杆菌的生长特征及对相关防御酶活性的影响[J]. 食品工业科技, 2023, 44(15):1–16. DOI:10.13386/j.issn1002-0306.2022060270.
- ZOU Q, NIU X X, LIU P, YANG H M, CHU M, WANG N, LIN Q, BAO H F, ZHAN F Q, ZHANG Y M, WANG J Y, ZUO C G, LOU K, SHI Y W. Growth characteristics of *Bacillus velezensis* antagonistic to botrytis cinerea and its effects on related defense enzyme activities [J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2023, 44(15):1–16. DOI:10.13386/j.issn1002-0306.2022060270.
- [46] 陈羽娇, 余朝阁. 芽孢杆菌在植物病害防治中的应用及研究进展[J]. 农机使用与维修, 2020(11):39–40. DOI:10.14031/j.cnki.njwx.2020.11.017.
- CHEN Y J, YU C G. Application and research progress of *Bacillus* in plant disease control [J]. *Agricultural Machinery Use and Maintenance*, 2020(11):39–40. DOI:10.14031/j.cnki.njwx.2020.11.017.
- [47] ALLELUYA V K, ARIAS A A, RIBEIRO B, D E CONINCK B, HELMUS C, DELAPLACE P, ONGENA M. *Bacillus* lipopeptide-mediated biocontrol of peanut stem rot caused by *Athelia rolfsii* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:1069971. DOI:10.3389/fpls.2023.1069971.
- [48] 刘子瑶, 张岂源, 杨平, 卢宝慧, 杨鹤, 许永华. 林下参内生防细菌的分离鉴定及定殖能力[J]. 微生物学通报, 2023, 50(6):2519–2531. DOI:10.13344/j.microbiol.china.220894.
- LIU Z Y, ZHANG X Y, YANG P, LU B H, YANG H, XU Y H. Isolation and identification of endophytic biocontrol bacteria from understory *Panax ginseng* and study on colonization ability [J]. *Microbiology China*, 2023, 50(6):2519–2531. DOI:10.13344/j.microbiol.china.220894.
- [49] 曹宇, 陈鹏泽, 曹秀兰, 胡安娜, 叶雨婷, 李鹏. 贝莱斯芽孢杆菌 HNU24 高效拮抗茄雷尔氏菌和促进植物生长活性的研究[J]. 海南师范大学学报(自然科学版), 2022, 35(1):50–56. DOI:10.12051/

- j.issn.1674-4942.2022.01.008.
- CAO Y, CHEN P Z, CAO X L, HU A N, YE Y T, LI P. Studies on *Bacillus velezensis* HNU24 with significant antagonistic activity against *Ralstonia solanacearum* and promoting plant growth activity [J]. *Journal of Hainan Normal University (Natural Science)*, 2022, 35(1):50-56. DOI:10.12051/j.issn.1674-4942.2022.01.008.
- [50] 俞晨杰, 韩晨, 朱琳丽, 闫松, 蒋启帆, 张亚明, 库尔班阿里, 秦谷, 高学文, 莱纳·鲍里斯, 董索蒙, 吴慧君. 内生和遗传适宜的生物防治菌株 DMW1 合成的抗菌代谢物分析 [J]. *微生物学报*, 2023, 63(9):3540-3554. DOI:10.13343/j.cnki.wsb.20230007.
- YU C J, HAN C, ZHU L L, YAN S, JIANG Q F, ZHANG Y M, QURBAN A, QIN G, GAO X W, REINER B, DONG S M, WU H J. Profiling of antimicrobial metabolites synthesized by the endophytic and genetically amenable biocontrol strain *Bacillus velezensis* DMW1 [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(9):3540-3554. DOI:10.13343/j.cnki.wsb.20230007.
- [51] MOON J H, WON S J, MAUNG C E H, CHOI J H, CHOI S I, AJUNA H B, AHN Y S. *Bacillus velezensis* CE100 inhibits root rot diseases (*Phytophthora* spp.) and promotes growth of Japanese cypress (*Chamaecyparis obtusa endlicher*) seedlings [J]. *Microorganisms*, 2021, 9(4):821. DOI:10.3390/microorganisms9040821.
- [52] 张德珍, 迟文娟, 李婷婷, 代惠洁, 乔宁, 王翠翠. 辣椒疫病生防菌的防病促生作用及其鉴定 [J]. *山东农业科学*, 2021, 53(10):91-96. DOI:10.14083/j.issn.1001-4942.2021.10.014.
- ZHANG D Z, CHI W J, LI T T, DAI H J, QIAO N, WANG C C. Effects of biocontrol bacteria against pepper phytophthora blight on disease control and growth promotion and its identification [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2021, 53(10):91-96. DOI:10.14083/j.issn.1001-4942.2021.10.014.
- [53] 魏欣莹, 邢珏, 苗爽, 秦迪, 邓小银, 李华勇, 喻国辉. 芽胞杆菌 ZKY01 防控花生果腐病研究 [J]. *广东农业科学*, 2023, 50(3):97-104. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2023.03.01.
- WEI X Y, XING J J, MIAO S, QIN D, DENG X Y, LI H Y, YU G H. Study on the biocontrol efficiency of peanut pod rot by *Bacillus* ZKY01 [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2023, 50(3):97-104. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2023.03.01.
- [54] SANG Y L, HANG Y W, JEONG J K, JI H H. Biocontrol of leaf mustard powdery mildew caused by *Erysiphe cruciferarum* using *Bacillus velezensis* YP2 [J]. *The Korean Journal of Pesticide Science*, 2016, 20(4):369-374. DOI:10.7585/kjps.2016.20.4.369.
- [55] TORRES M, LLAMAS I, TORRES B, TORAL L, SAMPEDRO I, BÉJAR V. Growth promotion on horticultural crops and antifungal activity of *Bacillus velezensis* XT1 [J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 150: 103453-103453. DOI:10.1016/j.apsoil.2019.103453.
- [56] 张庆琛, 刘应敏, 朱晓琴, 韩霜, 黄梦晴, 裴冬丽. 薄荷内生细菌 X7 的分离鉴定及其对番茄黄萎病的防效 [J]. *中国瓜菜*, 2023, 36(2):29-34. DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2023.0022.
- ZHANG Q C, LIU Y M, ZHU X Q, HAN S, HUANG M Q, PEI D L. Screening and biological control of mint endophytic bacterium X7 against tomato verticillium wilt [J]. *Chinese Squash*, 2023, 36(2):29-34. DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2023.0022.
- [57] 张平, 谢光强, 王立海, 邢艳秋. 贝莱斯芽胞杆菌 BY6 促进杨树生长和提高抗性对固体蜜环菌生物防治的贡献 [J]. *微生物学*, 2022, 10(12):2472-2479. DOI:10.3390/MICROORGANISMS10122472.
- ZHANG P, XIE G, WANG L, XING Y Q. *Bacillus velezensis* BY6 promotes growth of poplar and improves resistance contributing to the biocontrol of armillaria solidipes [J]. *Microorganisms*, 2022, 10(12):2472-2479. DOI:10.3390/MICROORGANISMS10122472.
- [58] 邓英, 郑晨, 阮川青, 肖荣峰, 连恒平, 刘波, 陈美春, 王杰平. 贝莱斯芽胞杆菌 FJAT-52631 及其脂肽类化合物对炭疽病菌尖孢炭疽菌的抑菌活性 [J]. *基础微生物学杂志*, 2023, 63(6):594-603. DOI:10.1002/JOBM.202200489.
- DENG Y, CHEN Z, RUAN C, XIAO R, LIAN H, LIU B, CHEN M, WANG J. Antifungal activities of *Bacillus velezensis* FJAT-52631 and its lipopeptides against anthracnose pathogen *Colletotrichum acutatum* [J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2023, 63(6):594-603. DOI:10.1002/JOBM.202200489.
- [59] SONGWATTANA P, BOONCHUEN P, PIROMYOU P, WONGDEE J, GREETATORN T, INTHAISONG S, ALISHA T P, TEAMTISONG K, TITTABUTR P, BOONKERD N, TEAUMROONG N. Insights into antifungal mechanisms of *Bacillus velezensis* S141 against *Cercospora* leaf spot in mungbean (*V. radiata*) [J]. *Microbes and Environments*, 2023, 38(1):22079. DOI:10.1264/JSME2.ME22079.
- [60] CHANDRASHEKAR B S, PRASANNAKUMAR M K, VENKATESHBABU GOPAL, MAHESH H B, PUNEETH M E, NARAYAN KARTHIK S, PARIVALLAL P BUELA, PRAMESH D, BANAKAR SAHANA N, PATIL SWATI S. *Bacillus velezensis* (strains A6&P42) as a potential biocontrol agent against *Klebsiella variicola*, a new causal agent of soft rot disease in carrot [J]. *Letters in Applied Microbiology*, 2023, 6(1):117-129. DOI:10.1093/LAMBIO/OVAC029.
- [61] 刘霞, 陆喆, 马紫程, 余婷婷, 陈浩天, 王璐, 陈析丰. 贝莱斯芽胞杆菌 Bv-303 对水稻白叶枯病菌的拮抗活性及其应用 [J]. *生物工程学报*, 2023, 39(2):741-754. DOI:10.13345/j.ejb.220412.
- LIU X, LU Z C, MA Z C, YU T T, CHEN H T, CHEN X F. Antagonistic activity and application of *Bacillus velezensis* strain Bv-303 against rice bacterial-blight disease caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2023, 39(2):741-754. DOI:10.13345/j.ejb.220412.
- [62] PARK E J, JANG H J, PARK C S, LEE S J, LEE S, KIM K H, YUN B S, LEE S W, RHO M C. Evaluation of nematocidal activity of *Streptomyces yatisensis* KRA-28 against *Meloidogyne incognita* [J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2020, 30(5):700-707. DOI:10.4014/jmb.1908.08038.
- [63] 张文博, 李昱龙, 周蕾, 沈东霞, 朱丽华, 樊爽. 植物根际益生菌代表性菌株贝莱斯芽胞杆菌 FZB42 对松材线虫的抑杀性 [J]. *微生物学报*, 2021, 61(5):1287-1298. DOI:10.13343/j.cnki.wsb.20200372.
- ZHANG W B, LI Y L, ZHOU L, SHEN D X, ZHU L H, FAN B. Inhibition and killing of *Bursaphelenchus xylophilus* by a representative strain of plant inter-rooted probiotic bacteria, *Bacillus velezensis* FZB42 [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(5):1287-1298. DOI:10.13343/j.cnki.wsb.20200372.
- [64] HU Y F, YOU J, WANG Y, LONG Y, WANG S, PAN F, YU Z. Biocontrol efficacy of *Bacillus velezensis* strain YS-AT-DS1 against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in tomato plants [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 22(13):1035748. DOI:10.3389/fmicb.2022.1035748.
- [65] ABDELKHALEK A, BEHIRY S I, ALASKAR A A. *Bacillus*

- velezensis* PEA1 inhibits *Fusarium oxysporum* growth and induces systemic resistance to cucumber mosaic virus [J]. *Agronomy*, 2020, 10(9):1312. DOI:10.3390/agronomy10091312.
- [66] 赵誉强, 朱三荣, 刘天波, 滕凯, 蔡海林, 周向平, 曾维爱, 杨红武, 戴良英, 周志成, 周鹏, 唐前君. 抗烟草花叶病毒(TMV)生防菌的鉴定及其发酵条件优化[J]. 烟草科技, 2022, 55(2):24-31. DOI:10.16135/j.issn1002-0861.2021.0611.
- ZHAO Y Q, ZHU S R, LIU T B, TENG K, CAI H L, ZHOU X P, ZENG W A, YANG H W, DAI L Y, ZHOU Z C, ZHOU P, TANG Q J. Identification and optimization of biological bacteria against tobacco mosaic virus (TMV) through fermentation [J]. *Tobacco Science & Technology*, 2022, 55(2):24-31. DOI:10.16135/j.issn1002-0861.2021.0611.
- [67] 董鹏. 烟草马铃薯Y病毒病生防细菌的筛选及其作用机理研究[D]. 长沙:湖南农业大学, 2020. DOI:10.27136/d.cnki.ghumu.2020.000902.
- DONG P. Study on the biocontrol bacteria D3-1 against potato virus Y on tobacco [D]. Changsha:Hunan Agricultural University, 2020. DOI:10.27136/d.cnki.ghumu.2020.000902.
- [68] CHOWDHURY S P, DIETEL K, RÄNDLER M, SCHMID M, JUNGE H, BORRIS R, HARTMANN A, GROSC H R. Effects of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 on lettuce growth and health under pathogen pressure and its impact on the rhizosphere bacterial community [J]. *PLoS One*, 2018, 8(7):68818. DOI:10.1371/journal.pone.0068818.
- [69] 夏丽娟, 许中怀, 董雪娟, 万莉. 贝莱斯芽孢杆菌对黄瓜白粉病的毒力与防效及对黄瓜的安全性评价[J]. 中国农学通报, 2023, 39(6):111-115.
- XIA L J, XU Z H, DONG X J, WAN L. *Bacillus velezensis*: Toxicity and field efficacy against cucumber powdery mildew and its safety evaluation [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2023, 39(6):111-115.
- [70] 赵春燕, 安良聪, 赵秋玲, 孙中涛. 贝莱斯芽孢杆菌 JK-1 可湿性粉剂研制及对辣椒褐腐病的防治效果[J]. 天津农业科学, 2023, 29(2):52-56. DOI:10.3969/j.issn.1006-6500.2023.02.010.
- ZHAO C Y, AN L C, ZHAO Q L, SUN Z T. Preparation of wettable powder for *Bacillus velezensis* JK-1 and control effect on brown rot of cayenne pepper [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2023, 29(2):52-56. DOI:10.3969/j.issn.1006-6500.2023.02.010.
- [71] 佚名. 华中农大成功研制可防治油菜病害的贝莱斯芽孢杆菌可湿性粉剂[J]. 今日农药, 2021, 60(5):325.
- ANONYMITY. Successful development of *Bacillus velezensis* wettable powder for oilseed rape disease control by Huazhong Agricultural University [J]. *Agrochemicals Today*, 2021, 60(5):325.

(责任编辑 陈丽娥)