

芽胞杆菌在防治水稻稻瘟病中的应用及生防机制

沙月霞*

(宁夏植物病虫害防治重点实验室 宁夏农林科学院植物保护研究所 宁夏 银川 750011)

摘要: 芽胞杆菌具有人畜安全、不污染环境、病原菌不易产生抗药性、抗逆性强和促进植物生长等优点,是稻瘟病防治上的重要生防菌。芽胞杆菌的生防机制主要包括竞争作用、拮抗作用和诱导抗病性。芽胞杆菌定殖在水稻植株上,产生抗菌活性物质抑制稻瘟病菌的生长,诱导水稻产生抗病性,对水稻植株具有促生作用,可以挽回水稻产量损失。芽胞杆菌可以制备生防制剂用来防治我国南方稻区和北方稻区的稻瘟病危害,在水稻产业的可持续发展中对稻瘟病的生物防治具有指导意义。本文主要综述芽胞杆菌在防治水稻稻瘟病中的应用研究、芽胞杆菌在防治水稻稻瘟病中的生防机制、影响稻瘟病生防芽胞杆菌防效的因素。

关键词: 芽胞杆菌, 稻瘟病, 生防机制, 生防效果, 应用前景

Mechanism and application of *Bacillus* strains in bio-control of rice blast

SHA Yue-Xia*

(Key Laboratory of Ningxia Plant Disease and Insect Pests Control, Institute of Plant Protection, Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Yinchuan, Ningxia 750011, China)

Abstract: *Bacillus* strains are safe for human and animal, of no environmental pollution, not easy to be resisted by plant pathogen, of strong stress resistance and helpful of promoting plant growth. Due to these advantages, *Bacillus* strains are important bacteria in bio-control of rice blast. The main bio-control mechanisms of *Bacillus* include competitive effect, antagonism and the induced disease-resistance. *Bacillus* strains can colonize in rice plant, produce antifungal active substance to inhibit growth of *Magnaporthe oryzae*, induce rice disease-resistance, promote rice plant growth and save the rice yield loss. *Bacillus* strains could be used as bio-control agents against rice blast in Southern and Northern regions of China. It has a guiding significance for the protection of rice blast in rice sustainable development. This article summarized the application progresses of *Bacillus* strains in bio-control of rice blast, the mechanism of *Bacillus* strains in bio-control of rice blast, influence factors of bio-control efficiency about *Bacillus* strains in bio-control of rice blast.

Keywords: *Bacillus*, Rice blast, Bio-control mechanism, Bio-control efficiency, Application prospect

Foundation item: Projects of Science and Technology Guide Capital in Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Sciences (No. NKYJ-16-26)

*Corresponding author: Tel: 86-951-6886807; E-mail: yuexiasha@126.com

Received: January 10, 2017; **Accepted:** March 21, 2017; **Published online** (www.cnki.net): March 29, 2017

基金项目: 宁夏农林科学院科技先导资金项目(No. NKYJ-16-26)

*通讯作者: Tel: 86-951-6886807; E-mail: yuexiasha@126.com

收稿日期: 2017-01-10; 接受日期: 2017-03-21; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2017-03-29

芽胞杆菌属(*Bacillus*)属于细菌界(Bacteria), 厚壁菌门(Firmicutes), 杆菌纲(Bacilli), 芽胞杆菌目(Bacillales), 芽胞杆菌科(Bacillaceae)。1872年德国微生物学家科赫(Cohn)命名了芽胞杆菌属, 并将细长精弧菌(*Vibrio subtilis*)定名为枯草芽胞杆菌(*B. subtilis*)^[1]。芽胞杆菌是一类好氧或兼性厌氧、产芽胞的革兰氏阳性杆状细菌。它的特性是:(1) 代谢快;(2) 产生的芽胞对紫外线、高低温(-60-280 °C)、干燥、电离辐射、抗菌消毒、高氧低氧和很多有毒的化学物质都有很强的抗性;(3) 有效抑制有害菌的生长繁殖, 而且对多种病原菌有较明显抑菌作用。芽胞杆菌最能体现生物防治的特点, 它的作用靶标或对病原菌的作用一般都是多因子的, 也称多效的, 因此不易使靶标菌产生抗药性。

水稻是世界上重要的粮食作物, 稻瘟病(Rice blast)是危害最严重的水稻病害。稻瘟病是由稻瘟病菌[有性世代属于子囊菌门巨座壳目巨座壳属 *Magnaporthe oryzae* (T.T. Hebert) Yaegashi & Udagawa, 无性世代属于无性菌类丝孢目梨孢属灰梨孢菌: *Pyricularia oryzae* (Cooke) Sacc.]引起的一种突发性强、易于流行的世界性真菌病害。稻瘟病分布广泛, 全球 85 个国家均有发生, 每年造成 10%-30%的水稻产量损失, 每年的产量损失可以养活 6 千万人口^[2]。目前对稻瘟病的防治主要采用抗病品种和化学药剂, 稻瘟病菌生理小种易变异, 抗病品种一般选育时间较长而且抗病性易丧失, 化学杀菌剂的大量重复使用会造成有害物质在大米中残留和污染生态环境。因此, 探索有效的稻瘟病生物防治手段具有重要意义。

从 20 世纪 80 年代开始, 芽胞杆菌作为生防制剂开始应用于农业生产中, 采用芽胞杆菌作为高效绿色杀菌剂防治稻瘟病已经成为水稻生产中的一个重要手段。目前用于稻瘟病防治的芽胞杆菌种类有枯草芽胞杆菌、蜡样芽胞杆菌(*B. cereus*)、解淀粉芽胞杆菌(*B. amyloliquefaciens*)、多粘类芽胞杆菌(*Panabacillus polymyxa*)、甲基营养型芽胞杆菌(*B. methylotrophicus*)、地衣芽胞杆菌(*B. licheniformis*)、

短小芽胞杆菌(*B. pumilus*)、巨大芽胞杆菌(*B. megaterium*)、坚强芽胞杆菌(*B. firmus*)和侧孢短芽胞杆菌(*Brevibacillus laterosporus*)。本文主要综述芽胞杆菌在防治水稻稻瘟病中的应用研究、生防机制研究、影响稻瘟病生防芽胞杆菌防效的因素。

1 芽胞杆菌在防治水稻稻瘟病中的应用

十几年来, 科研工作者们通过不懈的努力, 建立了丰富的用于稻瘟病防治的芽胞杆菌种质资源库。Kanjanameesathian 等^[3]分离的巨大芽胞杆菌经过浸种处理, 苗期、分蘖期和花期连续施药处理, 各个时期结合适量的氮肥使用对穗颈瘟的防治效果非常显著, 并具有促生作用。张芬等^[4]从水稻作物根系分离到 45 株对稻瘟病具有高效抑菌活性的细菌, 其中枯草芽胞杆菌 T429 发酵液在温室盆栽中的防治效果达到 69.4%。Meng 等^[5]将枯草芽胞杆菌 T429 制成粉剂, 当使用浓度是 50-75 g/667 m² 时, 对稻瘟病的田间防治效果在 77.6%-78.5%, 田间防治效果比枯草芽胞杆菌 T429 水剂提高了 8.0% 以上。Saikia 等^[6]报道印度东南部的天然温泉泥土中的侧孢短芽胞杆菌 BPM3 培养滤液对稻瘟病的防效在 30.0%-67.0%, 可以减少 35.0%-56.5%的产量损失。刘诗胤^[7]采用平板测定法和离体测定试验获得 12 株稻瘟病菌的拮抗细菌, 结果表明, B4、B8、B18、B31、B34、B73 和 B74 等枯草芽胞杆菌对菌丝生长抑制率均在 80%以上, 其培养液抑制分生孢子萌发, B1、B43 和 B44 等短小芽胞杆菌对菌丝生长和分生孢子萌发也有较好抑制作用。Suryadi 等^[8-9]筛选的坚强芽胞杆菌 E65 发酵培养液对稻瘟病菌菌丝抑制率达到 73%-85%, 坚强芽胞杆菌 E65、蜡样芽胞杆菌 II.14 和铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*) C32b 混配制剂对菌丝抑制率达到 66%-83%; 在温室条件下, 清水处理后水稻叶瘟发病率是 35.7%, 坚强芽胞杆菌 E65 发酵液处理后水稻叶瘟的发病率是 28.7%, 3 株菌混配制剂处理后的叶瘟发病率是 35.7%, 试验结果表明坚强芽胞杆菌

E65 发酵培养液对水稻叶瘟具有较明显的防治效果。沙月霞等^[10-12]从水稻叶片表面分离获得 2 株枯草芽胞杆菌发酵液对叶瘟的防治效果是 71.5%–85.1%，对穗瘟的防治效果是 63.5%–85.6%。

2 芽胞杆菌在防治水稻稻瘟病中的生防机制

芽胞杆菌在防治水稻稻瘟病中的生防机制主要包括竞争作用、拮抗作用和诱导抗病性三个方面^[13]。

2.1 竞争作用

芽胞杆菌在防治稻瘟病中的生防机制既具有营养竞争能力，又具有空间位点竞争能力。营养竞争是指芽胞杆菌在微生态环境中与其他微生物(包括病原菌)在其定殖部位争夺可利用营养物质，这些物质包括微生物生长发育必需的氨基酸、无机盐、碳水化合物、维生素等，有些菌株通过产生一种铁载体与稻瘟病菌竞争铁元素，抑制病原菌的生长。影响生防菌防治成败的因素包括在寄主植物上能否生存、存活时期以及与稻瘟病菌竞争营养元素的能力。Chaiham 等^[14]报道坚强芽胞杆菌分泌一种含铁细胞，同稻瘟病菌竞争水稻周围的营养物质，并增强生防菌在水稻根部的定殖能力，从而达到生防效果。

空间位点竞争是指芽胞杆菌在植物根际、体表或体内以及土壤中与病原微生物相互作用，尤其是病原菌侵入位点的争夺^[15-16]。生防菌的防病作用不仅与其产生的抑菌活性物质有关，还与菌株在植株上的定殖情况有关。芽胞杆菌通过成功定殖至植物根际、体表或体内，同稻瘟病菌竞争植物周围的营养、分泌抗菌物质抑制病原菌菌丝生长、分生孢子的萌发和淡化黑色素，同时诱导水稻防御系统抵御稻瘟病菌的入侵，从而达到生防的目的。枯草芽胞杆菌 CB-R05 大量定殖在水稻皮层细胞内、细胞间隙、木质部和维管束系统中^[17]，占据了稻瘟病菌的侵入位点。沈新迁等^[18]在水稻幼苗的茎段中央髓部维管束内观察到了短小芽胞杆菌的荧光标记。GFP 标记的枯草芽胞杆菌 SYX04 和 SYX20 可以在水稻根部的表皮、外皮层、皮层薄壁细胞、内皮层、中

柱鞘和初生维管组织，茎部的表皮、基本组织和维管束系统中，叶部的表皮毛、表皮、气孔、薄壁细胞、厚壁组织、泡状细胞和维管束中具有较强的定殖能力^[19]。

2.2 拮抗作用

拮抗作用主要指由于微生物的同化作用产生抗菌物质抑制有害病原物的生长或直接将病原物杀灭^[20]。芽胞杆菌分泌产生的抗菌活性物质大多是蛋白质或者多肽类化合物。生防芽胞杆菌分泌产生的抗生素，根据生物合成途径分为两大类：(1) 由核糖体途径合成的小分子物质，如细菌素；(2) 由非核糖体途径酶系统合成的多肽类物质和其他一些活性物质，主要包括脂肽类化合物、聚酮类化合物、多肽类化合物和其他抗菌活性物质。脂肽类化合物的理化性质较为稳定，根据其结构上的差异主要分为三大类：表面活性素(Surfactin)、伊枯草菌素(Iturin)和丰原素(Fengycin)。脂肽类抗生素有助于生产菌在植物根部的定殖，增强其生态环境适应性，在激发植物防御机制过程中也能起到关键作用^[21-22]。

抗菌蛋白的抗病机制包括抑制病原菌孢子的产生和萌发，致使菌丝畸形、细胞壁溶解、原生质泄露等，主要包括溶菌作用和抑菌作用。溶菌作用是指生防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，使菌丝发生断裂、解体、细胞质消解等；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，导致细胞壁穿孔、畸形等现象。这种溶菌可以由竞争导致饥饿而发生的自溶(Autolysis or endolysis)，也可以是由在一定条件下其他微生物的作用而发生的外溶(Exolysis)。几丁质和 β -1,3-葡聚糖在稻瘟病菌细胞壁中大量存在，许多芽胞杆菌具有几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶活性，能溶解稻瘟病菌细胞壁，特别是那些衰老的甚至接近死亡的菌丝更容易发生溶解，造成原生质泄露、菌丝断裂或畸形，同时分生孢子萌发受到抑制。Zhang 等^[23]研究发现枯草芽胞杆菌 KB-1122 分泌产生 β -1,3-葡聚糖酶在与稻

瘟病菌 P131 的互作中发挥上调作用, 产生的丝氨酸/苏氨酸/酪氨酸蛋白激酶调控枯草芽胞杆菌的自我防御, 与甘油醛-3-磷酸脱氢酶(GAPDH)抑制稻瘟病菌 P131 的调控相关, 因此引起稻瘟病菌 P131 菌丝细胞畸形膨大、菌丝扭曲变形、原生质浓缩和外渗、细胞壁破损以及菌丝体崩溃等。枯草芽胞杆菌 SYX20 发酵培养液能够溶解稻瘟病菌的菌丝细胞壁和分生孢子细胞壁, 致使原生质外渗; 枯草芽胞杆菌 SYX04 产生的抗菌物质可以溶解稻瘟病菌的分生孢子细胞壁, 原生质泄露; 初步研究认为是菌株产生了可以降解几丁质和 β -1,3-葡聚糖的酶类物质^[24]。

芽胞杆菌与稻瘟病菌之间的抑菌作用是指芽胞杆菌可以抑制稻瘟病菌的分生孢子萌发, 致使分生孢子温度适宜的条件下不能萌发, 或萌发后不能形成正常的附着胞, 菌丝生长也会受阻或畸形。有些抗菌物质如表面活性剂还能在水稻的根部形成一层生物膜, 阻止稻瘟病菌侵入水稻根部。结构不同的抗菌物质抑菌机理也不同, 有些芽胞杆菌分泌多种结构相似的抗菌物质、并表现协同的抑菌效果。分离自陕西秦岭的甲基营养型芽胞杆菌 BC79 分泌啉氨甲基醋酸, 培养滤液在温室条件下对稻瘟病的防治效果达到 89.9%, 生防机制是分泌的啉氨甲基醋酸限制稻瘟病菌丝的生长和分生孢子的萌发, 甚至引起细胞死亡^[25]。贾书娟等^[26]报道枯草芽胞杆菌 C-D6 及其粗提蛋白在平板上对稻瘟病菌有明显抑制作用。显微观察发现, 用该蛋白处理后的分生孢子虽能完全萌发, 但形成串珠状膨大的芽管和附着胞, 并抑制芽管的正常生长。枯草芽胞杆菌 SYX20 发酵液对稻瘟病菌分生孢子萌发和附着胞形成的抑制率达到 93%; 枯草芽胞杆菌 SYX04 对稻瘟病菌分生孢子萌发和附着胞形成的抑制率分别是 91.3%和 93.0%; 无菌上清液对分生孢子萌发、附着胞形成和芽管的抑制率都在 70%以上。扫描电镜和透射电镜结果表明, 枯草芽胞杆菌 SYX20 发酵液导致稻瘟病菌菌丝体畸形膨大, 菌丝扭曲变形, 单根菌丝末端变尖。枯草芽胞杆菌 SYX04 发

酵液处理后的稻瘟病菌菌丝体表面皱缩, 成熟菌丝体缢缩, 有中空的现象, 菌丝末端变尖而且皱缩^[24]。

2.3 诱导抗病性

芽胞杆菌不但能抑制稻瘟病菌, 而且其菌体及代谢产物能通过诱发水稻植株自身抗病机制从而增强水稻的抗病性能, 即诱导植物抗病性作用, 也是芽胞杆菌防治稻瘟病的一个重要生防机制。芽胞杆菌诱导水稻植株抗病性的细胞学机制主要包括诱导水稻植株在病菌入侵的细胞前沿形成结构致密的保护层, 或诱导植株细胞壁的结构发生改变, 如细胞壁增厚形成乳突、细胞壁中木质素含量增加、细胞壁机械强度的增强等, 以限制病原菌的进一步侵入扩展。芽胞杆菌诱导水稻植株生理生化变化主要包括诱导水稻植株体内病程相关蛋白(PRs)的积累、植保素以及其他次生代谢物质的合成、水解酶和氧化酶的产生、植物几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶、过氧化物酶(POD)、多酚氧化酶(PPO)、超氧化物歧化酶(SOD)和苯丙氨酸解氨酶(PAL)等多种植物防御相关酶的表达^[27-28]。迟莉^[29]分离筛选的 2 株枯草芽胞杆菌对水稻防御酶 POD、PPO 和 PAL 具有较明显的诱导作用, 喷施 1-2 次后对叶瘟和穗颈瘟防效达到 54%和 77%。枯草芽胞杆菌 BBG111 产生的脂肽类抗生素、丰原素和表面活性剂, 既可以诱导水稻抗病性, 又促进茉莉酸(Jasmonic acid, JA)、乙烯(Ethylene, ETH)、脱落酸(Abscisic acid, ABA)和植物生长素(Auxin, IAA)信号表达, 同时可以诱导几丁质酶的活性^[30]。枯草芽胞杆菌 SYX04 和 SYX20 发酵液可以诱导水稻幼苗产生防御反应, 防御酶 POD 和 PPO 接种 48 h 时活性最高, SOD 在接种 24 h 时活性达到高峰^[24]。Kyung-Seok 等^[31]研究表明萎缩芽胞杆菌(*B. vallismortis*) EXTN-1 主要生防机制是诱导作物 PR 基因的表达, 引起寄主作物的系统抗性, 对稻瘟病的防效达到 52.1%。Jha 等^[32]从水稻根部分离得到一株短小芽胞杆菌, 这株促生菌(PGPR)促进水稻防御相关酶如几丁质酶及 PPO 等的表达量上升, 可以诱导水稻植株提高抗病性, 从而降低稻瘟病的危害。

2.4 提高水稻植株抗逆性

芽胞杆菌在防治水稻稻瘟病中还具有其它重要的生防机制,例如促进水稻植株生长,提高植物抗逆性。芽胞杆菌处理水稻后,叶部和根部中的生长发育相关蛋白、防卫反应相关蛋白、氨基酸代谢相关蛋白、脂类代谢相关蛋白等的表达量发生显著变化,这些相关蛋白表达量的变化证实芽胞杆菌具有增强水稻促生抗病的能力^[33]。枯草芽胞杆菌 SYX04 和 SYX20 发酵液对水稻根长、株高、分蘖数、千粒重和穗重有较明显的促生作用,分析其原因,很有可能是 2 株枯草芽胞杆菌产生了一些植物激素类物质,促进了水稻的生长发育^[10-12]。

改善水稻根系生长环境的营养状况,促进根系对营养元素的吸收,从而增强植株抗逆性。在水稻的正常生长发育过程中,根系生长的土壤营养状况对开花、结实和植株节间伸长影响很大,尤其是土壤中氮、磷、有机质和速效钾的含量对于水稻的正常生长至关重要。芽胞杆菌可以将土壤中不溶性无机磷酸盐和有机磷转变为能被水稻直接利用的可溶性磷酸盐,促进水稻植株根系吸收土壤中的氮元素,提高根系土壤中的有机质和速效钾的含量,改善水稻根系生长的微环境,从而增强水稻植株的抗逆能力。与未施杀菌剂的水稻田土壤相比,枯草芽胞杆菌 SYX04 处理后的水稻根系土壤与清水对照相比,有机质含量提高 14.1%、总氮含量提高 13.3%、有效磷含量提高 20.3%、速效钾含量提高 23%;枯草芽胞杆菌 SYX20 处理后的水稻根系土壤与清水对照相比较,有机质含量提高 12.6%、总氮含量提高 6.7%、有效磷含量提高 15.4%、速效钾含量提高 15.8%^[19]。

3 影响稻瘟病生防芽胞杆菌防效的因素

生防芽胞杆菌在离体条件下的抑菌效果往往与田间对病害的防治效果差距较大,影响因素主要有以下几个方面:

(1) 一般情况下,一些生防菌在水稻植株上定殖不稳定或者定殖时间较短,即存活时期较短,导

致生防效果不稳定。环境是影响芽胞杆菌定殖的重要因素,在水稻茎基部,相对湿度较高,温度较为稳定,有利于生防菌的定殖;而在叶片上,相对湿度低,温度变化大,紫外线辐射及雨水的冲刷等不利因素,都会影响芽胞杆菌定殖的菌群数量和定殖能力。田间残留的农药或施用化学肥料后会降低芽胞杆菌种群数量和抑菌活性。(2) 生防菌产生抗菌活性物质抑制病原菌的危害,但是自然环境下有时候不利于生防菌产生抗菌活性物质。田间应用时因受到土壤温度、湿度、pH 值、作物生长状况及土壤中原本存在的微生物种类等因素的影响,使得生防芽胞杆菌生长不稳定,分泌的有效杀菌物质被降解,防治效果不稳定。而且芽胞杆菌田间防效与存贮时间密切相关,因为培养液中的活性组分很容易失活,直接导致防效下降。如何延长活性组分和菌体的货架期是提高生防菌防效的关键因素。(3) 自然环境比较恶劣的情况下,生防菌丧失了生防活性,例如形成休眠体或者发生基因突变等。(4) 生防菌对环境的适应能力较弱,在寄主植物上生长缓慢,这些生防菌在田间施用后往往因定殖能力弱,形不成足够的生物群体而降低防效。

在田间应用时,可以适当改变芽胞杆菌菌剂剂型,提高生防菌在水稻植株上的定殖能力。或者将生防芽胞杆菌与其它生防微生物混配,有利于混合菌株对水稻不同部位的空间占领,实现多种生防菌功能互补、多种病害兼防,作用持久的协同控病效果,增强芽胞杆菌在田间防治效果的稳定性。菌株混配后其基因型与表型的多样性更适应于根围在整个生长季节的生物的、化学的、物理的变化,从而更有利于根部的定殖或存活。此外,混配后有利于菌株多种防病机制的发挥。解淀粉芽胞杆菌 UPMS3 和多种微生物混配的微生物菌肥,田间使用后显著提高了对穗瘟和叶瘟的生防效果,可以减少 31%的水稻产量损失,对分蘖数、叶面积和株高的促生作用显著提高^[21]。随着芽胞杆菌拮抗基因的分离克隆、表达调控,通过基因工程育种改善菌株

特性、提高芽胞杆菌抗菌物质的产量及开发新的品种在稻瘟病的防治上将发挥重要作用。

4 小结

芽胞杆菌是一种应用较广的植物病害生防细菌, 来源比较广泛, 而且易于分离和纯化, 对多种植物病原菌表现出较明显的防病效果。生防芽胞杆菌不仅能够有效控制植物病害, 同时对人畜安全、植物病原菌不易产生抗性、促进植物生长等优点, 满足食品安全的发展要求。芽胞杆菌容易制成粉剂或者其它剂型, 便于贮藏、携带和运输, 可以实现商业化研发和工厂化生产, 具有很好的应用潜力和市场前景。水稻是世界主要农作物之一, 在世界粮食生产中占据着举足轻重的作用。芽胞杆菌防治稻瘟病的研究与应用是水稻产业可持续发展的需要, 对于减少化学农药的使用和农田生态环境的改善具有重要意义。

参考文献

- [1] Conn HJ. The identity of *Bacillus subtilis*[J]. The Journal of Infectious Diseases, 1930, 46(4): 341-350
- [2] Dagdas YF, Yoshino K, Dagdas G, et al. Septin-Mediated plant cell invasion by the rice blast fungus, *Magnaporthe oryzae*[J]. Science, 2012, 446(6088): 1590-1595
- [3] Kanjanameesathian M, Chumthong A, Pengnoo A, et al. *Bacillus megaterium* suppresses major Thailand rice diseases[J]. Asian Journal of Food and Agro-Industry, 2009, 2: S154-S159
- [4] Zhang F, Liu YZ, Yu JJ, et al. Screening and identification of antagonistic bacteria against *Pyricularia grisea*[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2011, 27(3): 505-509 (in Chinese)
张芬, 刘邮洲, 于俊杰, 等. 水稻稻瘟病菌拮抗细菌的筛选与鉴定[J]. 江苏农业学报, 2011, 27(3): 505-509
- [5] Meng XK, Yu JJ, Yu MN, et al. Dry flowable formulations of antagonistic *Bacillus subtilis* strain T429 by spray drying to control rice blast disease[J]. Biological Control, 2015, 85: 46-51
- [6] Saikia R, Gogoi DK, Mazumder S, et al. *Brevibacillus laterosporus* strain BPM3, a potential biocontrol agent isolated from a natural hot water spring of Assam, India[J]. Microbiological Research, 2011, 166(3): 216-225
- [7] Liu SY. Investigating the biological characteristics, fermentation antibiotic activity, control efficiency on rice blast of the potential biocontrol strain MF-91[D]. Hangzhou: Master's Thesis of Hangzhou Normal University, 2012 (in Chinese)
刘诗胤. 生防菌 MF-91 对水稻主要病害防治效果、根际微生物多样性及稻米品质的影响[D]. 杭州: 杭州师范大学硕士学位论文, 2012
- [8] Suryadi Y, Susilowati DN, Riana E, et al. Management of rice blast disease (*Pyricularia oryzae*) using formulated bacterial consortium[J]. Emirates Journal of Food and Agriculture, 2013, 25(5): 349-357
- [9] Suryadi Y, Susilowati DN, Kadir TS, et al. Bioformulation of antagonistic bacterial consortium for controlling blast, sheath blight and bacterial blight diseases on rice[J]. Asian Journal of Plant Pathology, 2013, 7(3): 92-108
- [10] Sha YX, Wang Q, Li Y. Screening and prevention of *Bacillus* biocontrol against rice blast[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2016, 32(4): 474-484 (in Chinese)
沙月霞, 王琦, 李燕. 稻瘟病生防芽胞杆菌的筛选及防治效果[J]. 中国生物防治学报, 2016, 32(4): 474-484
- [11] Wang Q, Sha YX, Li Y, et al. *Bacillus subtilis* strain 2012SYX04 against rice blast: China, 201410357380.4[P]. 2014-12-10 (in Chinese)
王琦, 沙月霞, 李燕, 等. 一株防治稻瘟病的枯草芽胞杆菌 2012SYX04: 中国, 201410357380.4[P]. 2014-12-10
- [12] Wang Q, Sha YX, Li Y, et al. *Bacillus subtilis* strain against rice blast: China, 201410356669.4[P]. 2014-11-26 (in Chinese)
王琦, 沙月霞, 李燕, 等. 用于防治稻瘟病的枯草芽胞杆菌: 中国, 201410356669.4[P]. 2014-11-26
- [13] Fengos G, Iber D. Prediction stability in a data-based, mechanistic model of δ^F regulation during sporulation in *Bacillus subtilis*[J]. Nature, 2013, 3: 2755
- [14] Chaiham M, Chunnaleuchanon S, Lumyong S. Screening siderophore producing bacteria as potential biological control agent for fungal rice pathogens in Thailand[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2009, 25(11): 1919-1928
- [15] Hyakumachi M, Nishimura M, Arakawa T, et al. *Bacillus thuringiensis* suppresses bacterial wilt disease caused by *Ralstonia solanacearum* with systemic induction of defense-related gene expression in tomato[J]. Microbes and Environments, 2013, 28(1): 128-134
- [16] Tan SY, Yang CL, Mei XL, et al. The effect of organic acids from tomato root exudates on rhizosphere colonization of *Bacillus amyloliquefaciens* T-5[J]. Applied Soil Ecology, 2013, 64: 15-22
- [17] Ji SH, Gururani MA, Chun SC. Expression analysis of rice pathogenesis-related proteins involved in stress response and endophytic colonization properties of gfp-tagged *Bacillus subtilis* CB-R05[J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2014, 174(1): 231-241
- [18] Shen XQ, Liu T, Hu XL, et al. Labeling *Bacillus pumillus* with green fluorescent protein (GFP) and its colonization in rice seedlings[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(24): 5024-5031 (in Chinese)
沈新迁, 刘通, 胡晓璐, 等. 短小芽胞杆菌转座突变株的 GFP 标记及在水稻上的定殖[J]. 中国农业科学, 2012, 45(24): 5024-5031
- [19] Sha YX. Screening of *Bacillus* strains against rice blast and research of biocontrol mechanism[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of China Agricultural University, 2016 (in Chinese)
沙月霞. 防治稻瘟病芽胞杆菌的筛选及生防机制研究[D]. 北京: 中国农业大学博士学位论文, 2016
- [20] Dunlap CA, Bowman MJ, Schisler DA. Genomic analysis and

- secondary metabolite production in *Bacillus amyloliquefaciens* AS 43.3: A biocontrol antagonist of Fusarium head blight[J]. *Biological Control*, 2013, 64(2): 166-175
- [21] Ng LC, Sariah M, Sariam O, et al. Bio-efficacy of microbial-fortified rice straw compost on rice blast disease severity, growth and yield of aerobic rice[J]. *Australasian Plant Pathology*, 2012, 41(5): 541-549
- [22] Sachdev DP, Cameotra SS. Biosurfactants in agriculture[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2013, 97(3): 1005-1016
- [23] Zhang CX, Zhang XX, Shen SH. Proteome analysis for antifungal effects of *Bacillus subtilis* KB-1122 on *Magnaporthe grisea* P131[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2014, 30(6): 1763-1774
- [24] Sha YX, Wang Q, Li Y. Suppression of *Magnaporthe oryzae* and interaction between *Bacillus subtilis* and rice plants in the control of rice blast[J]. *SpringerPlus*, 2016, 5: 1238
- [25] Shan HY, Zhao MM, Chen D, et al. Biocontrol of rice blast by the phenaminomethylacetic acid producer of *Bacillus methylotrophicus* strain BC79[J]. *Crop Protection*, 2013, 44: 29-37
- [26] Jia SJ, Zeng DX, Wu XL, et al. Inhibitory of an antifungal protein produced by *Bacillus subtilis* C-D6 against *Magnaporthe oryzae*[J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2011, 27(3): 362-367 (in Chinese)
贾书娟, 曾大兴, 吴小丽, 等. 枯草芽孢杆菌 C-D6 抗菌蛋白对稻瘟病菌的抑菌作用[J]. *中国生物防治学报*, 2011, 27(3): 362-367
- [27] Wang XL, Xu F, Wang J, et al. *Bacillus cereus* AR156 induces resistance against *Rhizopus* rot through priming of defense responses in peach fruit[J]. *Food Chemistry*, 2013, 136(2): 400-406
- [28] Zhao YC, Li PX, Huang KH, et al. Control of postharvest soft rot caused by *Erwinia carotovora* of vegetables by a strain of *Bacillus amyloliquefaciens* and its potential modes of action[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2013, 29(3): 411-420
- [29] Chi L. Effect on rice plants antimicrobial rice blast screening and application of antagonistic[D]. Beijing: Master's Thesis of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2014
迟莉. 水稻稻瘟病拮抗菌筛选及施用后对水稻植株的影响[D]. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文, 2014
- [30] Chandler S, van Hese N, Coutte F, et al. Role of cyclic lipopeptides produced by *Bacillus subtilis* in mounting induced immunity in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2015, 91: 20-30
- [31] Kyung-Seok P, Diby P, Wan-Hae Y. *Bacillus vallismortis* EXTN-1-mediated growth promotion and disease suppression in rice[J]. *The Plant Pathology Journal*, 2006, 22(3): 278-282
- [32] Jha Y, Subramanian RB. Endophytic *Pseudomonas pseudoalcaligenes* shows better response against the *Magnaporthe grisea* than a rhizospheric *Bacillus pumilus* in *Oryza sativa* (Rice)[J]. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2011, 44 (6): 592-604
- [33] Wang WD, Chen LN, Wu H, et al. Comparative proteomic analysis of rice seedlings in response to inoculation with *Bacillus cereus*[J]. *Letters in Applied Microbiology*, 2013, 56(3): 208-215