

郭佳怡,张晴云,向必坤,等.青枯病的生物防治研究进展[J].华中农业大学学报,2025,44(5):152-164.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2025.05.016

青枯病的生物防治研究进展

郭佳怡¹,张晴云¹,向必坤²,谭军²,乔保明²,王学松²,郑世学¹

1. 华中农业大学生命科学技术学院/农业微生物资源发掘与利用全国重点实验室,武汉 430070;
2. 湖北省烟草公司恩施州公司,恩施 445000

摘要 青枯病是由茄科罗尔斯通氏菌(*Ralstonia solanacearum*)引起的细菌土传性病害。茄科罗尔斯通氏菌抗逆性强,传播途径广泛,而且变异快,存在多种变型,宿主范围广泛,因此,该菌引起的青枯病防治十分困难。生物防治具有绿色安全、效果持久的特点,成为防控青枯病的重点方向。为厘清病原菌-植物宿主-生物防治策略间复杂的互作关系,促进青枯病防治的健康发展,本文主要从抗生素和没食子酸甲酯等生物代谢产物对茄科罗尔斯通氏菌的抑制作用、生防微生物对该菌的防控如细菌和真菌的拮抗作用和噬菌体特异性杀灭策略以及生态水平上通过调控微生物群落而抑制茄科罗尔斯通氏菌的过量繁殖与发病等方面综述近年来国内外生物防治青枯病的研究进展。此外,还讨论了生物防治面临的生防微生物活性、病原菌遗传变异复杂多样、复合病害频发以及生防制剂资源不足与经济成本高等多重挑战,并提出未来青枯病生物防治需通过合成微生物群落构建、噬菌体-益生元联用、合成生物学改造及综合管理策略,以提升防控效果和应用可持续性。

关键词 青枯病; 茄科罗尔斯通氏菌; 生防菌; 噬菌体; 生防机制; 合成微生物群落; 益生元

中图分类号 S476 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2025)05-0152-13

茄科罗尔斯通氏菌(*Ralstonia solanacearum*),俗称青枯菌,是一种土传性病原菌,隶属于 β -变形细菌纲。它是一种革兰氏阴性细菌,其致病性仅次于丁香假单胞菌,被认为是世界第二大植物细菌病原菌^[1]。茄科罗尔斯通氏菌可以侵染约54科450余种植物,包括重要的经济作物如番茄、马铃薯、茄子、烟草、香蕉和辣椒等,以及桑树和桉树等双子叶木本植物^[2]。茄科罗尔斯通氏菌主要通过植物根尖或伤口进入植物根部,然后在木质部导管内大量繁殖,导致木质部导管阻塞和功能障碍,最终导致植物枯萎和死亡,故称作青枯病^[3]。不同地区和不同宿主的茄科罗尔斯通氏菌种系存在差异^[4],因此防治茄科罗尔斯通氏菌引起的青枯病一直是一个难题。

青枯病在全球范围内广泛传播,主要发生在热带、亚热带以及部分温带地区,包括中国、美国、韩国和印度在内的114个国家和地区^[5]。青枯病对茄科作物造成的产量损失在15%~55%,仅马铃薯一项,每年因青枯病造成的全球经济损失约为10亿美

元^[6]。在中国,青枯病主要集中在南部和东部地区,严重影响作物种植和经济收益。特别是在烟草中,青枯病会导致50%~60%的产量损失,最高可达100%。近年来,由于全球气候变暖,青枯病的发生有向高纬度地区扩散的趋势^[7]。面对青枯病的广泛传播和巨大危害,生物防治作为一种有效且环境友好的防治策略备受关注。本文综述近年来国内外有关青枯病生物防治的研究进展,包括其发病机制、生物防治的方法和机理、生物防治面临的挑战等方面,并探讨未来的发展方向,旨在通过系统梳理青枯病生物防治的理论和技术瓶颈,为青枯病生物防治提供高效且稳定的靶向防控策略,保障农业可持续发展。

1 青枯病的生物学特性

1.1 茄科罗尔斯通氏菌及其宿主植物

茄科罗尔斯通氏菌作为一种土传病原细菌,能在土壤中长期存活。在遭遇易感植物时,茄科罗

收稿日期: 2024-10-09

基金项目: 湖北省重点研发计划项目(2023BBB016); 湖北省烟草公司恩施州公司项目(027Y2021-027); 农业微生物资源发掘与利用全国重点实验室自主课题(AML2023B09)

郭佳怡,E-mail:1527283916@qq.com

通信作者: 郑世学,E-mail:zhengsx@mail.hzau.edu.cn

斯通氏菌侵入宿主的木质部,快速繁殖,引发严重的水分流失并最终导致植物枯萎死亡,宿主死后,茄科罗尔斯通氏菌返回土壤中,持续其生命周期^[8]。此外,该菌具有广泛的宿主范围,表现出高度的变异性、适应性及宿主专化性,在不同地理区域或不同宿主间的菌株显现出显著的遗传变异和分化,致病途径亦表现多样^[1,9-10]。

目前,茄科罗尔斯通氏菌根据其遗传关系、宿主范围和生化反应被国际上广泛认可的3个亚分类系统进行分类。根据亲缘遗传关系,茄科罗尔斯通氏菌被划分为4个演化型(phylotype)。其次,依据不同来源的菌株在不同植物上的致病力差异,该病原菌可进一步划分为5个生理小种(race)。此外,依据茄科罗尔斯通氏菌对糖类和多元醇的代谢能力的差异,该菌被分为6个生化变种(biovar)^[11]。演化型反映了不同的地理分布特征:例如,亚洲主要分布I型,美洲为II型,非洲为III型,而印度尼西亚则为IV型^[9]。确定演化型的关键基因包括内切葡聚糖酶基因(*egl*)、过敏反应与致病性基因(*hrpB*)和编码纠正蛋白的基因(*mutS*)^[9,12-13]。在中国,茄科罗尔斯通氏菌主要分为生理小种1、3、4和5。特别是生理小种1,在国内广泛分布,侵染的宿主植物种类和数量最多,包括番茄、烟草、马铃薯和花生等。而生理小种2、3、4、5侵染的宿主范围较窄,例如生理小种2和3主要侵染茄子、马铃薯和木麻黄属植物;生理小种4主要侵染山羊草属植物;生理小种5只侵染桑树,这是中国特有的受茄科罗尔斯通氏菌侵染的植物种类^[7,14]。此外,不同生化变种在致病力上也存在显著差异,这与菌株的代谢能力、宿主范围、地理分布以及对宿主植物的适应性密切相关。例如,生化变种1宿主范围广且致病力强,可感染番茄、辣椒和烟草等作物;生化变种2的致病力相对较弱,且与生理小种3紧密相关,主要侵染马铃薯和番茄,且在15℃时仍能保持感染能力;生化变种3对马铃薯的致病力较强,虽然感染进展缓慢,但症状持久;生化变种4主要感染姜科植物,表现为根茎部严重腐烂;生化变种5则与生理小种5相关,主要侵染桑树等植物^[15]。

1.2 茄科罗尔斯通氏菌的致病机制

茄科罗尔斯通氏菌的致病机制包括对宿主植物的侵入、宿主的抗感病性以及病原菌在宿主内部的繁殖与扩散。茄科罗尔斯通氏菌通过植物根部渗透,到达维管束薄壁细胞组织,并破坏细胞间的中胶层,从而引发表皮、皮层及内胚层的质壁分离现象。

研究表明,茄科罗尔斯通氏菌的侵入机制依赖于其所产生的胞外多糖(extracellular polysaccharide, EPS)、细胞壁降解酶、Ⅲ型效应因子(type III effectors, T3Es)以及细菌的运动性^[16]。茄科罗尔斯通氏菌侵染木质部导管后,其数量迅速增加,并通过壁孔膜在导管间进行传播。伴随茄科罗尔斯通氏菌细胞浓度的提升,其分泌的胞外多糖会显著干扰植物体内水分及营养物质的运输。此外,茄科罗尔斯通氏菌还能产生包括果胶酶和纤维素酶在内的多种细胞壁降解酶,这些酶类破坏了植株的导管组织,减弱了植物的蒸腾作用,并最终导致宿主植物枯萎死亡^[17-18]。据Ke等^[19]的研究,茄科罗尔斯通氏菌的果胶外切酶PehC不仅帮助其在木质部获取营养,还能抵御由损伤相关因子(damage-associated molecular patterns, DAMPs)引发的植物免疫反应。

对植物而言,其抗病性和感病性主要与遗传编码的抗病基因、生理性防御响应和对病原菌相关分子模式的识别有关。茄科罗尔斯通氏菌可以利用Ⅲ型效应因子(T3Es)攻击宿主植物的免疫系统。由于水杨酸(salicylic acid, SA)信号传导对于植物对抗多种病原菌至关重要,致使这些病原菌利用各种因子来抑制SA生物合成和信号传导。有研究发现,Ⅲ型效应蛋白RipAB通过靶向植物免疫调控的中心调节因子—TGACG序列特异性结合蛋白(TGA)转录因子,抑制宿主植物TGA转录活性来破坏SA信号传导以成功实现侵染。RipAB通过干扰RNA聚合酶Ⅱ来抑制TGA1和TGA4的转录活性,导致病原体相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns, PAMP)触发的活性氧(reactive oxygen species, ROS)和SA的生物合成基因受到抑制。此外,致病相关非表达蛋白NPR1/NPR3/NPR4(nonexpressor of pathogenesis-related, NPR)既是SA的结合受体又能与TGA2、TGA5和TGA6相互作用,因此,由于SA的信号受阻,导致直接激活ROS产生的呼吸爆发氧化酶蛋白D、F(respiratory burst oxidase protein, RBOHD, RBOHF)的表达受阻,抑制了植物中SA介导的免疫防御^[20]。此外,效应蛋白RipAC可以靶向纤维素合成复合体相关蛋白CSI1(cellulose synthase-interactive protein 1), CSI1是植物细胞中连接纤维素合成复合体(cellulose synthase complex, CSC)和微管的关键桥梁蛋白,而茄科罗尔斯通氏菌分泌效应蛋白RipAC破坏CSI1与CSC蛋白复合体的形成,减少纤维素合成,致使茄科罗尔斯通氏菌诱

导更多的植物侧根形成,从而促进致病^[21]。

茄科罗尔斯通氏菌作为一种高度侵染性的植物病原菌,其运动能力在很大程度上决定了它在宿主植物体内的传播与扩散,进而影响其致病性。该菌的运动性主要依赖2种机制:鞭毛驱动的游动性和由IV型菌毛推动的滑动性。茄科罗尔斯通氏菌通过鞭毛和菌毛运动至植物根部,寻找合适的入侵点,并进入维管束系统后向上扩散,最终引发病症^[22]。研究表明,鞭毛相关基因(如*flc*和*motA*)的缺失或功能受损会导致突变体的致病力明显减弱。此外,滑动性有助于病原菌在宿主根系表面扩展,同时形成更稳定的生物被膜,增强其抵御植物免疫系统攻击的能力,从而提高感染成功率。

随着茄科罗尔斯通氏菌的遗传变异不断累积,新的致病机制亦随之发现。近期研究揭示,原本具有抗性的番茄品种Hawaii 7996,现可被Ⅱ型高毒力菌株ES5-1成功侵染。ES5-1菌株分泌效应蛋白RipV2,该蛋白针对植物效应触发免疫(effectortriggered immunity, ETI)的关键抗病元件SINRG1及其相关蛋白进行作用,通过直接泛素化修饰SINRG1蛋白以及SIEDS1-SISAG101b复合体,促进其被26S蛋白酶体降解,从而有效抑制植物的免疫反应^[23]。

茄科罗尔斯通氏菌在植物细胞中稳定繁殖与其利用植物细胞中的分泌物密切相关。茄科罗尔斯通氏菌产生的效应蛋白RipI与植物谷氨酸脱羧酶相互作用,增强了γ-氨基丁酸的产生并将其作为自身繁殖的营养来源,促进病原菌繁殖,进而引起植物发病^[24]。因此,低活性的谷氨酸脱羧酶可能是增强植物抗病能力的重要因素。

1.3 茄科罗尔斯通氏菌的传播方式

在无宿主植物的条件下,茄科罗尔斯通氏菌在土壤或水环境中存活时间能超过1 a^[25],其远距离传播主要通过种子带菌、种苗带菌、植物病残体带菌及土壤带菌等途径。病原菌可依附于田间土壤中的植物病残体越冬,并在土壤中存活长达1 a以上。机械传播也是茄科罗尔斯通氏菌传播的重要途径,例如,在移栽、打杈和整枝过程中的不当操作可能导致植物受伤,使病原菌通过根部或茎基部的伤口侵入。病果、带菌肥料及家畜粪便也可能成为病原菌的载体。此外,茄科罗尔斯通氏菌还能通过地表水流或农田灌溉系统在土壤间传播,且能在许多非宿主作物和杂草的根茎层中定殖,甚至可能以潜伏感染的形式在植物内生菌群中存活^[26]。总之,厘清这些

复杂的传播和生存策略对于控制和预防茄科罗尔斯通氏菌的扩散及疾病发生至关重要。

2 生物农药控制青枯病

对于植物青枯病的防治研究,主要基于以下3个策略:消灭病原菌,阻断传播与侵入途径,以及增强植物的抗病性。在我国,化学防治方法一直是应对植物青枯病的有效手段^[27]。传统化学农药,主要由人工合成化学物质构成,具备作用迅速、持久性强的特点,适用于大规模病害控制,能够直接干预病原菌的生理代谢,迅速达到毒杀或抑制病原菌数量的目的。然而,这些化学物质可能对环境造成长期负面影响,包括污染土壤和水源、杀死部分有益微生物并破坏土壤生态系统等^[28]。

相较之下,生物农药通常由天然来源的生物制剂构成,包括微生物的代谢产物和植物提取物,因其分解迅速且残留低,对非靶标生物的影响较小,生物农药被视为更为环境友好的选择^[29-30]。例如,农用抗生素作为微生物代谢产物的一种,被广泛用于植物病害防治。在青枯病防治方面,链霉素、中生菌素和盐酸土霉素等抗生素被广泛应用。链霉素通过与30S核糖体亚基中的16S rRNA结合,破坏mRNA的正确读取,导致蛋白质的错误合成,终使细菌死亡^[31-32]。中生菌素作为链霉菌产生的N-糖苷类次级代谢产物,可通过抑制细菌蛋白质合成及增强植物防御反应相关酶活性,诱导植物抗病性,被广泛用于番茄青枯病的防治^[33]。植物源性抗菌物质,如没食子酸甲酯和香豆素,也显示出较强的抑菌活性。没食子酸甲酯主要通过改变细菌细胞膜结构和抑制细胞的三羧酸循环来抑制细菌生长,在实际农业应用中,对青枯病的防治效果超过60%^[34]。香豆素能有效抑制茄科罗尔斯通氏菌的脂多糖合成酶LpxB以干扰细胞膜合成达到抑菌效果^[35]。

3 生防微生物防治青枯病

3.1 拮抗防治青枯病

利用对茄科罗尔斯通氏菌具有拮抗作用的微生物防治青枯病,具备环保、安全、持续性好等优点。其作用机制主要分为直接抑制与间接抑制2类。直接抑制涉及拮抗作用、竞争关系以及溶菌效应;间接抑制则通过促进植物生长、诱导植物产生抗性以及改善根际生态环境来实现(图1)。这2种机制通过相互作用,协同提高防治效果^[36]。

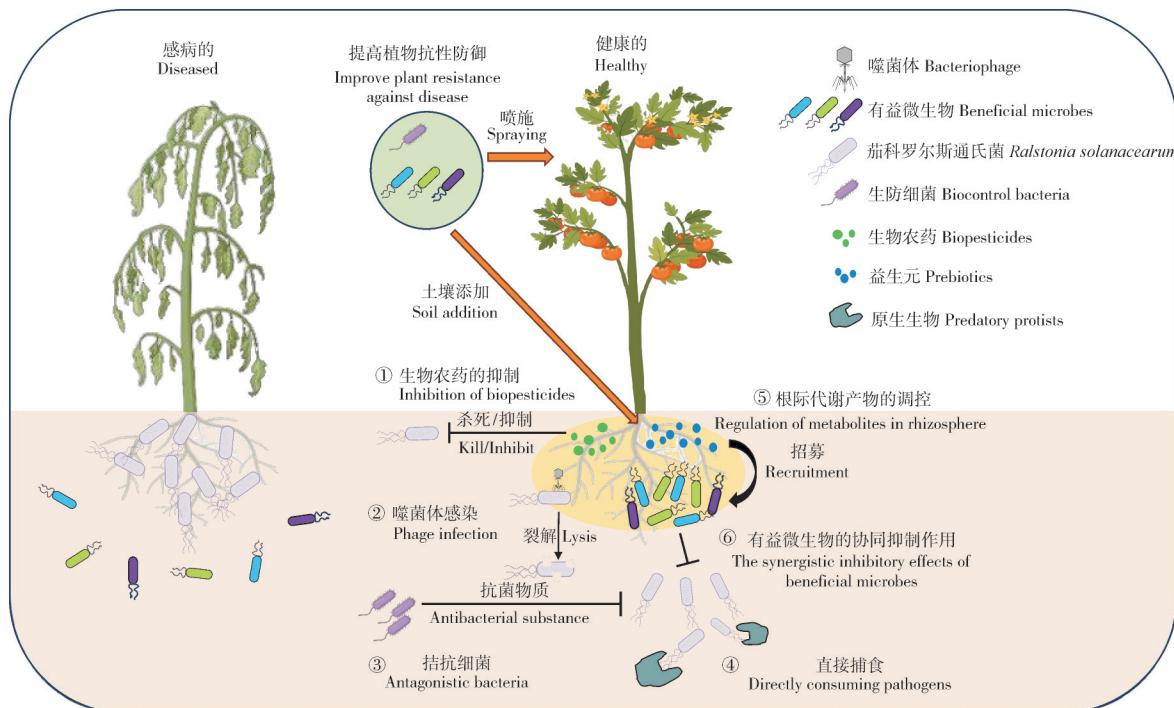


图1 植物青枯病的生防机制图

Fig. 1 Diagram of the biocontrol mechanisms for plant bacterial wilt

直接抑制通过阻止茄科罗尔斯通氏菌在土壤或植物体内正常生存与繁殖,进而降低菌体丰度,避免该菌达到致病阈值,从而有效降低青枯病的发病率^[37-39]。具体包括:(1)破坏茄科罗尔斯通氏菌的细胞壁与细胞膜;(2)干扰茄科罗尔斯通氏菌的代谢系统,降低其能量生产与代谢活性;(3)与茄科罗尔斯通氏菌进行营养竞争;(4)直接捕食茄科罗尔斯通氏菌。已有研究和实际应用证明多种微生物具有抑制青枯病发生的显著效果^[29,40],包括链霉菌属(*Streptomyces*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)以及黄杆菌属(*Flavobacterium*)等(表1)。作为工业上生产抗生素的主要细菌,链霉菌属能通过产生的链霉素干扰茄科罗尔斯通氏菌的蛋白质合成,有效抑制其生长与繁殖^[41]。芽孢杆菌由于其高抗逆性、产生多种抑菌物质及易于发酵与应用的特性,已成为防治青枯病的主要生防细菌。枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)、解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*)和贝莱斯芽孢杆菌(*B. velezensis*)等在抑制番茄、烟草、莴苣、马铃薯和辣椒的青枯病中表现出显著效果^[42]。例如,解淀粉芽孢杆菌能通过产生挥发性物质影响茄科罗尔斯通氏菌的EPS分泌及生物被膜形成,阻止该菌在番茄木质部的定殖^[43]。解淀粉芽孢杆菌D2WM的代谢产物可以破坏茄科罗尔斯通氏菌的细胞壁,

显著降低细胞壁降解酶的产生^[44]。

此外,微生物间还存在一个复杂的捕食关系网络,特别是土壤中捕食性原生生物控制着细菌与真菌的种群数量波动^[37]。最新研究表明,捕食性原生生物如变形虫(*Amoeba*)、鞭毛虫(*Flagellates*)和纤毛虫(*Colpoda ciliates*)等,能有效降低番茄植株的青枯病发生率。纤毛虫不仅可以通过直接捕食降低茄科罗尔斯通氏菌的数量,还能间接增加假单胞菌属、溶杆菌属(*Lysobacter*)和链霉菌属等的丰度,增强对病原菌的抑制。同时,节杆菌属(*Arthrobacter*)和噬几丁质菌属(*Chitinophaga*)有促进茄科罗尔斯通氏菌生长的作用,但纤毛虫的存在会减少这类菌的数量。这些变化共同作用,优化根际微生物群落结构,有效抑制青枯病的发展^[38]。

间接抑制主要通过诱导植物自身的防御机制来实现。一些细菌通过诱导植物的免疫应答进而增强植物自身的防御能力。例如,解淀粉芽孢杆菌PMB 05能够增强植物的免疫应答,提高番茄植株的抗青枯病能力^[45]。植物根际促生菌(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)通过激活乙烯(ethylene, ET)和茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号通路,诱导植物产生系统抗性(induced systemic resistance, ISR),从而增强其对病原菌的免疫力^[46-47]。需要特别关注的是,利用无毒力的茄科罗尔斯通氏菌菌株可开发

表1 抑制青枯病的生防菌

Table 1 Biocontrol bacteria inhibiting bacterial wilt

菌株 Strain	应用作物 Applied crop	应用效果 Application effect	参考文献 Reference
沃特斯食酸菌 TCP2011036 <i>Acidovorax wautersii</i> TCP2011036	辣椒 <i>Capsicum annuum</i> L.	具有促进辣椒生长的效应,对辣椒青枯病的防治效果达到了82.8% (盆栽试验)	[62]
解淀粉芽孢杆菌 WS-10 <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> WS-10	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	能有效定植于烟草的根系及根际土壤中,通过产生抗菌化合物显著减少根际土壤中茄科罗尔斯通氏菌的种群密度,对青枯病的抑制率高达72.02%(盆栽试验)	[63]
解淀粉芽孢杆菌 PMB05 <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> PMB05	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	具有增强番茄植株的由植物病原菌相关分子模式(PAMP)触发的免疫反应(PTI),进而提高番茄对青枯病的抗性(盆栽试验)	[45]
解淀粉芽孢杆菌 LH23 <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> LH23	马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i> L.	向马铃薯根际土壤中施加LH23菌悬液及其生物有机肥,生物防治效果分别达到85.1%和100%(盆栽试验)	[64]
解淀粉芽孢杆菌 D2WM <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> D2WM	莴苣 <i>Lactuca sativa</i> L.	菌株D2WM产生的大环内酯类化合物Macrolactin A,能够破坏病原菌的细胞壁,从而有效抑制枯萎病的发生(盆栽试验)	[44]
熏蒸芽孢杆菌 YPP-9 <i>Bacillus fumarioli</i> YPP-9	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	具有稳定地定殖于番茄根际土壤的能力,对番茄青枯病的防效高达63.7%(盆栽试验)	[65]
枯草芽孢杆菌 CLB-17 <i>Bacillus subtilis</i> CLB-17	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	具有较高的拮抗活性及显著的促生效应,对烟草青枯病的生物防治效果达到76.99%(盆栽试验)	[66]
枯草芽孢杆菌 WJB0802 <i>Bacillus subtilis</i> WJB0802	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	具有分泌多种抗菌物质的能力,对番茄青枯病的生物防治效果为68.25%(盆栽试验)	[67]
贝莱斯芽孢杆菌 E9 <i>Bacillus velezensis</i> E9	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	产生抗生素(bacillaene)能有效抑制茄科罗尔斯通氏菌的生长,烟草植株的青枯病发病率降低64.8%(田间试验)	[68]
贝莱斯芽孢杆菌 2014WK-N14 <i>Bacillus velezensis</i> 2014WK-N14	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	具有促进番茄根系生长的作用,对青枯病的生物防治率达到55.80%(盆栽试验)	[69]
贝莱斯芽孢杆菌 EM-1 <i>Bacillus velezensis</i> EM-1	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	脂肽类物质伊枯草菌素(iturin A)和聚酮类化合物能够有效抵抗茄科罗尔斯通氏菌的感染。这些物质还通过提高烟草植株中过氧化氢酶和多酚氧化酶的活性,进一步诱导植物的抗病性反应,从而增强其对茄科罗尔斯通氏菌的抵抗能力(盆栽试验)	[70]
伯克霍尔德氏菌 JX-1 <i>Burkholderia cepacia</i> JX-1	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	具有广泛的抑菌谱,能够产生蛋白酶、嗜铁素等抑菌次生代谢产物。对番茄青枯病的生物防治效果达到55.03%(田间试验)	[71]
黄杆菌属 TRM1-10 <i>Flavobacteria</i> sp. TRM1-10	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	该菌株介导的番茄青枯病防治呈现剂量依赖性。当剂量超过10 ⁸ CFU/g时,其对番茄青枯病的抑制效果显著增强(盆栽试验)	[3]
荧光假单胞菌 XCS1 <i>Pseudomonas fluorescens</i> XCS1	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	具有产生抑制茄科罗尔斯通氏菌的挥发性有机化合物(VOCs)的能力,对烟草青枯病的防治效果达到了56.1%(盆栽试验)	[72]
荧光假单胞菌 2P24 <i>Pseudomonas fluorescens</i> 2P24	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	该菌株能够产生2,4-二乙酰基间苯三酚、氢氰酸等多种抗菌物质。对番茄青枯病的防治效果达到63.0%(盆栽试验)	[73]
利迪链霉菌 M01 <i>Streptomyces lydicus</i> M01	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	具有显著增强番茄植株的生物量和根系活力的效果。使番茄青枯病的发病率降低了41.8%(盆栽试验)	[74]
光谱链霉菌 69-1 <i>Streptomyces spectabilis</i> 69-1	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i> L.	具有显著促进烟草植株生长的效应,且对烟草青枯病的防治效果达60.42%(田间试验)	[75]
链霉菌属 UT4A49 <i>Streptomyces</i> sp. UT4A49	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	该菌株产生的2,4-二叔丁基苯酚对茄科罗尔斯通氏菌具有显著的抑制作用。使番茄青枯病的发病率降低了78.5%(盆栽试验)	[41]
鞘氨醇单胞菌属 Cra20 <i>Sphingomonas</i> sp. Cra20	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> L.	具有上调番茄根系中光合作用相关功能基因和生长素反应蛋白基因的表达的能力,从而减少因根系生长所导致的机械伤口,能有效降低青枯病的发生率(盆栽试验)	[76]

植物疫苗预防青枯病的发生。这些菌株能侵入植物体内,但并不致病。首先,无毒力菌株不直接抑制病原菌,但能在植物内部定植,占据生态位,从而抑制病原菌的增殖。其次,将这些无毒力菌株接种幼苗

期植株,可以诱导植物激发抗病反应,增强抗病基因的表达和相关防御化合物的产生^[48]。例如,在拟南芥(*Arabidopsis*)中接种无致病性的茄科罗尔斯通氏菌可诱导与脱落酸生物合成和信号传递相关的基因

表达,增强拟南芥的抗病性^[48]。

3.2 噬菌体感染茄科罗尔斯通氏菌防控青枯病

噬菌体(bacteriophage)是指专门感染细菌、真菌及微藻类的病毒总称,有的类型能引起宿主细胞裂解。噬菌体与其宿主之间通常表现出高度的特异性,能够精确靶向特定病原菌而不对植物及其他环境微生物产生负面影响^[49](图1)。

噬菌体在控制病原菌方面的作用机制分为生态和进化2个层面。生态机制主要是噬菌体通过调节病原菌的密度来控制其数量。当环境中病原菌数量达到一定阈值时,噬菌体的作用被激活,侵染病原菌并在其细胞内繁殖,裂解病原菌或限制其毒力基因的表达,从而降低病原菌对植物的感染风险^[50-51]。作为环境中调控细菌种群密度的主要微生物之一,噬菌体在茄科罗尔斯通氏菌的生物防治中展现出巨大的应用潜力^[49]。例如,有尾噬菌体(tailed phage)和丝状噬菌体(filamentous phage)能够特异地识别并侵染茄科罗尔斯通氏菌,侵入其细胞内部,利用宿主菌的代谢系统来复制自身,最终导致宿主菌裂解,从而达到控制茄科罗尔斯通氏菌数量的目的。目前已鉴定出4种能侵染茄科罗尔斯通氏菌的噬菌体: φ RSL1、PE204、 φ RSS1和 φ RSM3。 φ RSL1为大尾噬菌体,在番茄青枯病防治中展现出良好的应用潜力,能显著抑制茄科罗尔斯通氏菌的多个生理小种(如1型和3型)^[52-53]。PE204属于裂解性短尾噬菌体,接入番茄根际后能有效阻止青枯病的发展^[54]。 φ RSM3为丝状噬菌体,其突变株 φ RSM3- Δ ORF15的实验显示 $orf15$ 基因能够阻遏 $phcA$ 基因的功能,导致茄科罗尔斯通氏菌毒力的丧失,从而不引起番茄植株的枯萎症状^[55-56]。相反,丝状噬菌体 φ RSS1能诱导茄科罗尔斯通氏菌早期的 $phcA$ 基因表达,并提升其运动性,增强其致病力^[57]。

另一方面,噬菌体与茄科罗尔斯通氏菌之间的对抗关系也处于不断进化过程中。噬菌体不断进化出新的侵染策略和逃避机制,而茄科罗尔斯通氏菌则试图发展新的防御手段抵抗噬菌体的攻击。但是,茄科罗尔斯通氏菌在进化时,必须在生存能力和毒力之间做出权衡,这种权衡会导致其致病性在进化过程中逐渐降低,因此限制了茄科罗尔斯通氏菌的繁殖和对植物的致病能力^[58]。

由于细菌对噬菌体的抵抗处于不断进化中,这可能导致单一噬菌体在实际应用中的有效性不稳定,因此需要多种噬菌体组合应用。研究表明,在温

室及田间试验中,使用噬菌体组合可使番茄青枯病的发病率降低80%^[59]。通过提高噬菌体混合物的使用频率,不仅控制了茄科罗尔斯通氏菌的种群密度,还提升了根际微生物群落的多样性,特别是与茄科罗尔斯通氏菌种群密度呈负相关的放线菌类群,从而有效减少番茄植株的青枯病发生^[60]。此外,噬菌体还能够携带并传递特定的基因,这些基因可能编码与茄科罗尔斯通氏菌抗性相关的蛋白质,从而在植物体内诱导产生对茄科罗尔斯通氏菌的抗性^[61]。因此,噬菌体不仅可作为一种直接的控制手段,还可以作为一种传递抗性基因的载体,用于植物的抗病育种。

4 微生物群落在青枯病防治中的作用

4.1 复合微生物在青枯病防治中的作用

植物根际栖息着种类多样的微生物群落,涵盖了益生菌和病原菌,它们在植物的适应性、发育及免疫功能中发挥着关键作用,并引发植物的不同生理反应^[77-78]。有益微生物为宿主植物带来了多重优势,如促进养分同化、提高抗逆性以及增强对土壤病原菌的防御能力^[79]。近年来,复合微生物制剂在青枯病防治中的应用效果显著。与单一微生物相比,复合微生物制剂通过整合多种有益微生物的作用,协同发挥多重机制抵御茄科罗尔斯通氏菌的入侵。这些机制包括资源及生态位的竞争、协同产生多种抗生素、激活多条信号通路以诱导植物免疫反应,并改善根际土壤微生物环境。

当前,包含多种关键微生物组成的合成群落(SynCom)正被应用于感病土壤,以防治植物病害^[80]。然而,大多数外源微生物难以在根际土壤中有效定殖和繁衍,因此,深入研究微生物-微生物间的相互作用机制对于提高其病害防治效果至关重要。番茄感病土壤与健康土壤的微生物群落结构存在显著差异,尤其是感病土壤中厚壁菌门(Firmicutes)和放线菌丰度的减少是导致番茄青枯病发生的重要原因^[81]。而且,在抗病品种及其子代品种的土壤根际微生物群落中,假单胞菌和鞘氨醇单胞菌是抗病品种中共有的显著富集的物种^[76]。Jiang等^[82]将6种茄子抗病品种的根际微生物群落移植到易感病的番茄根际土壤中,发现超过60%的供体微生物群落成功定殖。其中一种抗病微生物群落使得

易感病番茄的青枯病发病率降低了47%，而其他抗病品种的根际微生物群落对番茄青枯病的发展均表现出不同程度的延缓作用。研究还发现，微生物群落的抑制效应可能由少数关键物种所主导，如放线菌(*Actinobacteria*)、假单胞菌、鞘氨醇单胞菌等。此外，与单一根际微生物相比，根际有益微生物的组合不仅有效降低了番茄植株的发病率，还增强了植物系统抗性(ISR)和免疫应答，如显著提高了过氧化物酶、几丁质酶和多酚氧化酶的活性^[83]。复合微生物防控策略也包括多种噬菌体的联合应用。在对易感番茄植株进行青枯病生物防治的研究中，相较于单一噬菌体的应用，3种噬菌体(vRsoP-WF2、vRsoP-WM2和vRsoP-WR2)的联合使用在短时间内显著降低了茄科罗尔斯通氏菌的数量，展现出对茄科罗尔斯通氏菌的高侵染效率。该策略将番茄植株的发病率控制在3%以下，且在植株生长后期未出现晚期枯萎现象^[84]。

除微生物-微生物间的互作外，植物的防御信号与根际微生物群落的组成之间也存在密切关联。在番茄植株中，感病植株与健康植株的根际微生物群落结构存在显著差异，这种差异部分源于调控植物免疫系统的相关基因对根际微生物组成的影响；反之，引入不同的微生物可导致这些基因表达水平的变化^[82]。已有大量能够增强植物抗病性的细菌和真菌被陆续发现，包括假单胞菌属、芽孢杆菌属、放线菌、根瘤菌属(*Rhizobium*)以及丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)和木霉菌属(*Trichoderma*)，进一步揭示了植物免疫系统与根际微生物群落之间的动态互作关系^[85-86]。

4.2 根际代谢产物在青枯病防治中的调控作用

土壤微生物群落在防治青枯病方面的重要性日益受到重视。如何调控根际微生物组分以提升有益微生物的丰度和活性，实现有效的生物防治，是当前的前沿研究领域^[87]。植物根际是吸收养分、耐受环境胁迫及抑制病害的门户，存在于根际的有益微生物通过与植物的相互作用，共同构建了根际的防御屏障。植物不仅为微生物提供碳氮等营养物质来源，还通过分泌特定代谢产物选择性招募或抑制某些微生物，进而调控根际微生物群落的组成^[79,88](图1)。

植物益生元(prebiotics)是一类能够选择性刺激有益微生物生长和活性的代谢物。利用天然益生元化合物，可以更有效地调控根际微生物组分，在防控

青枯病等土传病害方面已展现出巨大潜力。近期研究发现，在番茄健康土壤样品中，蔗糖、果糖、甘露糖和木糖等代谢物被显著富集，而在感病土壤中，苯甲酸、丙二酸和4-羟基苯甲酸等化合物相对富集^[89]。将从健康土壤中分离的植物益生元应用于番茄、辣椒和茄子的种植^[89-91]中，结果显示，编码茄科罗尔斯通氏菌鞭毛亚基的*fliC*基因表达显著下降，放线菌的相对丰度增加，而变形菌门的丰度减少。同时，益生元还增强了根际微生物碳代谢相关途径，包括半乳糖代谢、淀粉和蔗糖代谢以及糖胺聚糖降解。此外，益生元能够招募根际微生物，增强植物对自毒素的降解能力，如甲苯、硝基甲苯、二甲苯和芳香族化合物的降解。总之，植物益生元不仅通过提升有益微生物的丰度、降低病原菌的生态位来塑造微生物群落，还能通过激活土壤微生物降解根部分泌的有害毒素，促进植物健康^[89-91]。因此，开发植物益生元作为新型生物农药以防治青枯病等土传病害具有广阔的应用前景。

此外，植物的基因型是决定根际微生物群落组成的重要因素。最新的研究发现，抗病品种与感病品种通常会形成不同的根际微生物群落。当番茄植株感染镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)时，抗性品种的根际微生物群落与感病品种明显不同，前者表现出更为复杂的微生物网络。病原菌还可通过改变植物根系分泌物的成分，间接影响根际微生物群落的结构。镰刀菌通过分泌镰刀菌酸(fusaric acid, FA)促进抗性品种对有益微生物(如鞘氨醇单胞菌)的招募，但在感病品种中则削弱了根际微生物对病害的抑制能力^[92]。因此，植物-病原菌-微生物群落之间的相互作用如何影响植物健康还需要深入研究。

5 青枯病生物防治面临的挑战与展望

尽管生物防治作为一种可持续的青枯病控制手段已展现出巨大潜力，但在实际应用中，生物防治仍面临诸多挑战^[7,93]。首先，环境条件对防治效果的影响非常显著。在实际应用中，土壤的温度、湿度、pH值以及有机质含量均显著影响青枯病生防微生物(如拮抗菌、噬菌体及有益微生物)的活性。其次，生防微生物需要与土著微生物竞争营养和生态位，导致其在土壤中的定殖和活性受到影响，限制了其对

茄科罗尔斯通氏菌的持续抑制能力。第三,茄科罗尔斯通氏菌的遗传多样性显著增加了病害防治的难度。目前青枯病病原菌在分类上被划分为4个种:除熟知的茄科罗尔斯通氏菌(*Ralstonia solanacearum*,对应演化型Ⅱ)外,还增加了假茄科罗尔斯通氏菌(*Ralstonia pseudosolanacearum*,演化型Ⅰ和Ⅲ)、蒲桃罗尔斯通氏菌(*Ralstonia syzygii*,演化型Ⅳ)和烟草罗尔斯通氏菌(*Ralstonia nicotianae*,演化型Ⅰ)^[94],这一变化回应了不同演化型之间在基因组和遗传层面表现出的显著差异和高度异质性,但也体现了遗传变异对研究和应用所造成的复杂性和混乱性。此外,不同寄主来源的菌株在致病机制和生理特性上呈现明显分化,这种多维度的生物多样性不仅导致病原群体在环境适应过程中不断产生新的遗传变异,更直接削弱了生防制剂的广谱性和持效性。第四,病原菌复合感染与协同病害的出现加剧了生物防治的难度。青枯病常与其他土传病害(如真菌、线虫等)同时发生,形成复合病害。这些复合病原菌会削弱植物的整体免疫防御能力,促进青枯病的暴发,并使得单一的生物防治手段难以应对所有致病因素。第五,生防制剂的资源不足与经济成本问题也是一大挑战^[95-97]。目前,已批准的菌剂中80%以上为革兰氏阳性芽孢杆菌制剂,而许多对茄科罗尔斯通氏菌具有良好抑制效果的革兰氏阴性细菌因货架期短等技术问题难以推广。而噬菌体对环境敏感,急需开发更为稳定的制剂。生物防治剂的生产涉及复杂的发酵工艺、质量控制及活性保持,其生产成本往往高于化学农药,尤其是储存和运输要求更为严格。在今后的研究与应用中,如何有效应对这些挑战,发挥其绿色环保、效果持续的优势,是青枯病生物防治的攻关方向。

首先,加大生防微生物资源发掘力度并做好合理组合。不断发掘新型生防菌株和其他有益微生物,开发合成微生物群落(SynCom),通过菌种间的协同作用实现对茄科罗尔斯通氏菌不同演化型的综合抑制,同时改善微生物在土壤中的长期定殖能力。其次,利用合成生物学技术打造生防微生物的多重功能。对生防菌进行改造,使其具备抑制茄科罗尔斯通氏菌的多重作用,进而增强防治效果、降低成本。第三,研发混合噬菌体制剂。针对茄科罗尔斯通氏菌不同演化型,加大研发噬菌体制剂力度,做成混合型的噬菌体制剂,增强防治效果;解决对环境敏感问题,开发更为稳定的制剂。第四,开发植物益生

元等新型生物农药。利用植物益生元招募根际有益微生物,协同防治青枯病。第五,开发与优化生防微生物的应用技术。一是降低生防微生物制剂的成本,二是农业应用过程中使用方便,三是有效解决生防微生物货架期和定殖问题,如种子包衣或做成营养微胶囊包裹的微生物,提高实际应用效果。最后,综合防控与综合管理是可持续防治的保障。将生物防治与其他防治手段结合,通过综合病害管理策略如抗病品种选育、合理轮作等实现青枯病防控的可持续发展,是未来重要的发展方向。

参考文献 References

- [1] HAYWARD A C. Biology and epidemiology of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum* [J]. Annual review of phytopathology, 1991, 29:65-87.
- [2] WICKER E, GRASSART L, CORANSON-BEAUDU R, et al. *Ralstonia solanacearum* strains from Martinique (French West Indies) exhibiting a new pathogenic potential [J]. Applied and environmental microbiology, 2007, 73 (21): 6790-6801.
- [3] KWAK M J, KONG H G, CHOI K, et al. Rhizosphere microbiome structure alters to enable wilt resistance in tomato [J]. Nature biotechnology, 2018, 36(11):1100-1109.
- [4] 曹景林,孙艺文.植物与青枯病互作研究进展[J].植物学研究,2021,10(3):216-224.CAO J L, SUN Y W. Research progress in the interaction between plant and bacterial wilt [J]. Botanical research, 2021, 10 (3) : 216-224 (in Chinese with English abstract).
- [5] HUANG J F, WEI Z, TAN S Y, et al. The rhizosphere soil of diseased tomato plants as a source for novel microorganisms to control bacterial wilt [J]. Applied soil ecology, 2013, 72:79-84.
- [6] CHARKOWSKI A, SHARMA K, PARKER M L, et al. The potato crop: its agricultural, nutritional and social contribution to humankind [M]. Cham: Springer International Publishing, 2020:351-388.
- [7] JIANG G F, WEI Z, XU J, et al. Bacterial wilt in China: history, current status, and future perspectives [J/OL]. Frontiers in plant science, 2017, 8: 1549 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01549>.
- [8] GENIN S. Molecular traits controlling host range and adaptation to plants in *Ralstonia solanacearum* [J]. New phytologist, 2010, 187(4):920-928.
- [9] FEGAN M, PRIOR P. How complex is the "*Ralstonia solanacearum* species complex" [M]//Bacterial wilt disease and the *Ralstonia solanacearum* species complex. Minnesota: APS Press, 2005:449-461.
- [10] POUEYMIRO M, GENIN S. Secreted proteins from *Ralstonia solanacearum*: a hundred tricks to kill a plant [J]. Current

- opinion in microbiology, 2009, 12(1):44-52.
- [11] GENIN S, DENNY T P. Pathogenomics of the *Ralstonia solanacearum* species complex [J]. Annual review of phytopathology, 2012, 50:67-89.
- [12] ZHOU Z M, ALIKHAN N F, SERGEANT M J, et al. Grape-tree: visualization of core genomic relationships among 100000 bacterial pathogens [J]. Genome research, 2018, 28(9): 1395-1404.
- [13] LI G M. Mechanisms and functions of DNA mismatch repair [J]. Cell research, 2008, 18(1):85-98.
- [14] HE L Y. Characteristics of strains of *Pseudomonas solanacearum* from China [J/OL]. Plant disease, 1983, 67 (12) : 1357-1361.
- [15] HORITA M, TSUCHIYA K, SUGA Y, et al. Current classification of *Ralstonia solanacearum* and genetic diversity of the strains in Japan [J]. Journal of general plant pathology, 2014, 80 (6):455-465.
- [16] WANG Y, PRUITT R N, NÜRNBERGER T, et al. Evasion of plant immunity by microbial pathogens [J]. Nature reviews microbiology, 2022, 20(8):449-464.
- [17] PEYRAUD R, COTTRET L, MARMIESSE L, et al. A resource allocation trade-off between virulence and proliferation drives metabolic versatility in the plant pathogen *Ralstonia solanacearum* [J/OL]. PLoS pathogens, 2016, 12(10):e1005939 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005939>.
- [18] LOWE-POWER T M, KHOKHANI D, ALLEN C. How *Ralstonia solanacearum* exploits and thrives in the flowing plant xylem environment [J]. Trends in microbiology, 2018, 26 (11):929-942.
- [19] KE J J, ZHU W T, YUAN Y, et al. Duality of immune recognition by tomato and virulence activity of the *Ralstonia solanacearum* exo-polygalacturonase PehC [J]. The plant cell, 2023, 35(7):2552-2569.
- [20] QI P P, HUANG M L, HU X H, et al. A *Ralstonia solanacearum* effector targets TGA transcription factors to subvert salicylic acid signaling [J]. The plant cell, 2022, 34(5): 1666-1683.
- [21] YU G, ZHANG L, XUE H, et al. Cell wall-mediated root development is targeted by a soil-borne bacterial pathogen to promote infection [J/OL]. Cell reports, 2024, 43 (5) : 114179 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1016/j.celrep.2024.114179>.
- [22] XU C H, ZHONG L K, HUANG Z M, et al. Real-time monitoring of *Ralstonia solanacearum* infection progress in tomato and *Arabidopsis* using bioluminescence imaging technology [J/OL]. Plant methods, 2022, 18(1) : 7 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1186/s13007-022-00841-x>.
- [23] QI P P, ZHANG D, ZHANG Y, et al. Ubiquitination and degradation of plant helper NLR by the *Ralstonia solanacearum* effector RipV2 overcome tomato bacterial wilt resistance [J/OL]. Cell reports, 2024, 43(8):114596 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1016/j.celrep.2024.114596>.
- [24] XIAN L, YU G, WEI Y L, et al. A bacterial effector protein hijacks plant metabolism to support pathogen nutrition [J]. Cell host & microbe, 2020, 28(4):548-557.
- [25] ASCARRUNZ S D M, NATSUAKI T, HONJO H, et al. Quick adaptation of *Ralstonia solanacearum* to copper stress to recover culturability and growth in water and soil [J]. Brazilian journal of microbiology, 2011, 42(2):576-591.
- [26] ELSAYED T R, JACQUIOD S, NOUR E H, et al. Biocontrol of bacterial wilt disease through complex interaction between tomato plant, antagonists, the indigenous rhizosphere microbiota, and *Ralstonia solanacearum* [J/OL]. Frontiers in microbiology, 2020, 10: 2835 [2024-10-09].<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02835>.
- [27] 李海鹏,曹启民,黄月华,等.青枯病发生的土壤影响因素及防治措施研究进展[J].江苏农业科学,2023,51(9) : 25-33. LI H P, CAO Q M, HUANG Y H, et al. Research progress on soil influencing factors and control measures for occurrence of bacterial wilt [J]. Jiangsu agricultural sciences, 2023, 51 (9) : 25-33(in Chinese with English abstract).
- [28] 仕影,陈景三,于稳欠,等.农药对人体健康及生态环境的影响[J].安徽农业科学,2022,50(6) : 53-59. SHI Y, CHEN J S, YU W Q, et al. Effects of pesticides on human health and ecological environment [J]. Journal of Anhui agricultural sciences, 2022, 50(6):53-59(in Chinese with English abstract).
- [29] WU S X, SU H, GAO F Y, et al. An insight into the prevention and control methods for bacterial wilt disease in tomato plants [J/OL]. Agronomy, 2023, 13(12) : 3025 [2024-10-09].<https://doi.org/10.3390/agronomy13123025>.
- [30] 何亚文,李广悦,谭红,等.我国生防微生物代谢产物研发应用进展与展望[J].中国生物防治学报,2022,38(3):537-548. HE Y W, LI G Y, TAN H, et al. Progress and prospect of microbial metabolite pesticides research, development and application in China [J]. Chinese journal of biological control, 2022, 38(3):537-548(in Chinese with English abstract).
- [31] DEMIRCI H, MURPHY F, MURPHY E, et al. A structural basis for streptomycin-induced misreading of the genetic code [J/OL]. Nature communications, 2013, 4:1355 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1038/ncomms2346>.
- [32] WILSON D N. Ribosome-targeting antibiotics and mechanisms of bacterial resistance [J]. Nature reviews microbiology, 2014, 12(1):35-48.
- [33] YANG L, DING W, XU Y Q, et al. New insights into the antibacterial activity of hydroxycoumarins against *Ralstonia solanacearum* [J/OL]. Molecules, 2016, 21(4):468 [2024-10-09].<https://doi.org/10.3390/molecules21040468>.
- [34] FAN W W, YUAN G Q, LI Q Q, et al. Antibacterial mechanisms of methyl gallate against *Ralstonia solanacearum* [J]. Australasian plant pathology, 2014, 43(1):1-7.
- [35] YANG L, GUAN D L, VALLS M, et al. Sustainable natural

- bioresources in crop protection: antimicrobial hydroxycoumarins induce membrane depolarization-associated changes in the transcriptome of *Ralstonia solanacearum* [J]. Pest management science, 2021, 77(11):5170-5185.
- [36] WAMANI A O, MUTHOMI J W, MUTITU E, et al. Efficacy of microbial antagonists in the management of bacterial wilt of field-grown tomato [J/OL]. Journal of natural pesticide research, 2023, 6: 100051 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1016/j.napere.2023.100051>.
- [37] GEISEN S, MITCHELL E A D, ADL S, et al. Soil protists: a fertile frontier in soil biology research [J]. FEMS microbiology reviews, 2018, 42(3):293-323.
- [38] GUO S, JIAO Z X, YAN Z G, et al. Predatory protists reduce bacteria wilt disease incidence in tomato plants [J/OL]. Nature communications, 2024, 15(1):829 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-45150-0>.
- [39] MOHAMED A A, BEHIRY S I, YOUNES H A, et al. Antibacterial activity of three essential oils and some monoterpenes against *Ralstonia solanacearum* phylotype II isolated from potato [J/OL]. Microbial pathogenesis, 2019, 135: 103604 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.103604>.
- [40] ZHOU T T, CHEN D, LI C Y, et al. Isolation and characterization of *Pseudomonas brassicacearum* J12 as an antagonist against *Ralstonia solanacearum* and identification of its antimicrobial components [J]. Microbiological research, 2012, 167 (7):388-394.
- [41] KAARI M, JOSEPH J, MANIKKAM R, et al. Biological control of *Streptomyces* sp. UT4A49 to suppress tomato bacterial wilt disease and its metabolite profiling [J/OL]. Journal of King Saud University - science, 2022, 34(1): 101688 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2021.101688>.
- [42] SARAVANAKUMAR D, THOMAS A, BANWARIE N. Antagonistic potential of lipopeptide producing *Bacillus amyloliquefaciens* against major vegetable pathogens [J]. European journal of plant pathology, 2019, 154(2):319-335.
- [43] RAZA W, WANG J C, WU Y C, et al. Effects of volatile organic compounds produced by *Bacillus amyloliquefaciens* on the growth and virulence traits of tomato bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum* [J]. Applied microbiology and biotechnology, 2016, 100(17):7639-7650.
- [44] CHEN J M, LIU T L, WEI M, et al. Macrolactin a is the key antibacterial substance of *Bacillus amyloliquefaciens* D2WM against the pathogen *Dickeya chrysanthemi* [J]. European journal of plant pathology, 2019, 155(2):393-404.
- [45] HO T H, CHUANG C Y, ZHENG J L, et al. *Bacillus amyloliquefaciens* strain PMB05 intensifies plant immune responses to confer resistance against bacterial wilt of tomato [J]. Phytopathology, 2020, 110(12):1877-1885.
- [46] AFZAL M, KHAN Q M, SESSITSCH A. Endophytic bacteria: Prospects and applications for the phytoremediation of organic pollutants [J]. Chemosphere, 2014, 117:232-242.
- [47] CHU D P, ILYAS N, PENG L J, et al. Genomic insights on fighting bacterial wilt by a novel *Bacillus amyloliquefaciens* strain Cas02 [J]. Microbial biotechnology, 2022, 15(4): 1152-1167.
- [48] FENG D X, TASSET C, HANEMIAN M, et al. Biological control of bacterial wilt in *Arabidopsis thaliana* involves abscisic acid signalling [J]. New phytologist, 2012, 194 (4): 1035-1045.
- [49] BHUNCHOTH A, PHIIRONRIT N, LEKSOMBOON C, et al. Isolation of *Ralstonia solanacearum*-infecting bacteriophages from tomato fields in Chiang Mai, Thailand, and their experimental use as biocontrol agents [J]. Journal of applied microbiology, 2015, 118(4):1023-1033.
- [50] RUTHERFORD S T, BASSLER B L. Bacterial quorum sensing: its role in virulence and possibilities for its control [J/OL]. Cold spring harbor perspectives in medicine, 2012, 2 (11): a012427 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a012427>.
- [51] HØYLAND-KROGHSBO N M, MAERKEDAHL R B, SVENNINGSEN S L. A quorum-sensing-induced bacteriophage defense mechanism [J/OL]. mBio, 2013, 4(1): e00362-12 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1128/mbio.00362-12>.
- [52] YAMADA T, SATOH S, ISHIKAWA H, et al. A jumbo phage infecting the phytopathogen *Ralstonia solanacearum* defines a new lineage of the Myoviridae family [J]. Virology, 2010, 398(1):135-147.
- [53] ADDY H S, ASKORA A, KAWASAKI T, et al. The filamentous phage φRSS1 enhances virulence of phytopathogenic *Ralstonia solanacearum* on tomato [J]. Phytopathology, 2012, 102 (3):244-251.
- [54] BAE J Y, WU J, LEE H J, et al. Biocontrol potential of a lytic bacteriophage PE204 against bacterial wilt of tomato [J]. Journal of microbiology and biotechnology, 2012, 22 (12): 1613-1620.
- [55] YAMADA T, KAWASAKI T, NAGATA S, et al. New bacteriophages that infect the phytopathogen *Ralstonia solanacearum* [J]. Microbiology, 2007, 153(Pt 8):2630-2639.
- [56] ADDY H S, ASKORA A, KAWASAKI T, et al. Loss of virulence of the phytopathogen *Ralstonia solanacearum* through infection by φRSM filamentous phages [J]. Phytopathology, 2012, 102(5):469-477.
- [57] FUJIWARA A, FUJISAWA M, HAMASAKI R, et al. Biocontrol of *Ralstonia solanacearum* by treatment with lytic bacteriophages [J]. Applied and environmental microbiology, 2011, 77(12):4155-4162.
- [58] WANG X F, WEI Z, LI M, et al. Parasites and competitors suppress bacterial pathogen synergistically due to evolutionary trade-offs [J]. Evolution; international journal of organic evolution, 2017, 71(3):733-746.

- [59] WANG X F, WEI Z, YANG K M, et al. Phage combination therapies for bacterial wilt disease in tomato [J]. *Nature biotechnology*, 2019, 37(12): 1513-1520.
- [60] WANG X F, WANG S, HUANG M C, et al. Phages enhance both phytopathogen density control and rhizosphere microbiome suppressiveness [J/OL]. *mBio*, 2024, 15(6): e0301623 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1128/mbio.03016-23>.
- [61] GREENROD S T E, STOYCHEVA M, ELPHINSTONE J, et al. Global diversity and distribution of prophages are lineage-specific within the *Ralstonia solanacearum* species complex [J/OL]. *BMC genomics*, 2022, 23(1): 689 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08909-7>.
- [62] 曾泉,史国英,农泽梅,等.一株甘蔗内生细菌的鉴定及其对辣椒青枯病的生防潜力研究[C]//中国植物保护学会.中国植物保护学会2018年学术年会,2018:164.ZENG Q, SHI G Y, NONG Z M, et al. Identification of an endophytic bacterium from sugarcane and its biocontrol potential against bacterial wilt of pepper [C]//Chinese society of Plant Protection. The 2018 annual academic conference of the Chinese society of Plant Protection, 2018: 164 (in Chinese).
- [63] AHMED W, DAI Z L, ZHANG J H, et al. Plant-microbe interaction: mining the impact of native *Bacillus amyloliquefaciens* WS-10 on tobacco bacterial wilt disease and rhizosphere microbial communities [J/OL]. *Microbiology spectrum*, 2022, 10(4): e0147122 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1128/spectrum.01471-22>.
- [64] 丁传雨,张国漪,沈其荣,等.马铃薯青枯病高效拮抗菌的筛选、鉴定及其生物效应[J].南京农业大学学报,2013,36(4):68-76.DING C Y, ZHANG G Y, SHEN Q R, et al. Screening and identifying antagonistic bacteria against *Ralstonia solanacearum* and their biological control effects on bacterial wilt of potato [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2013, 36(4): 68-76 (in Chinese with English abstract).
- [65] 黎志坤,朱红惠.一株番茄青枯病生防菌的鉴定与防病、定殖能力[J].微生物学报,2010,50(3):342-349.LI Z K, ZHU H H. Identification, colonization and disease prevention capacity of an antagonistic bacterium against *Ralstonia Solanacearum* [J]. *Acta microbiologica sinica*, 2010, 50(3): 342-349 (in Chinese with English abstract).
- [66] 赵倩,李军民,雷庭,等.嗜酸性PGPR菌株CLB-17的筛选、鉴定及其对烟草青枯病菌的生防活性[J].植物保护学报,2022,49(2):528-538.ZHAO Q, LI J M, LEI T, et al. Screening, identification and evaluation of acidophilic *Bacillus subtilis* CLB-17 for biocontrol of *Ralstonia solanacearum* causing tobacco wilt [J]. *Journal of plant protection*, 2022, 49(2): 528-538 (in Chinese with English abstract).
- [67] 岳童.番茄青枯病拮抗微生物的构建及生防机理研究[D].兰州:兰州理工大学,2023.YUE T. Construction of antagonistic microorganisms against tomato bacterial wilt and its biological control mechanism [D]. Lanzhou: Lanzhou University of Technology, 2023 (in Chinese with English abstract).
- [68] LI Y T, QI G F, XIE Z Q, et al. The endophytic root microbiome is different in healthy and *Ralstonia solanacearum*-infected plants and is regulated by a consortium containing beneficial endophytic bacteria [J/OL]. *Microbiology spectrum*, 2023, 11(1): e0203122 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1128/spec-trum.02031-22>.
- [69] 郭浩群.防治番茄青枯病芽孢杆菌菌株的筛选及生防效果的研究[D].武汉:华中农业大学,2019.GUO H Q. Screening of *Bacillus* strains for controlling tomato bacterial wilt and its biocontrol effect [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019 (in Chinese with English abstract).
- [70] SUI X N, HAN X B, CAO J M, et al. Biocontrol potential of *Bacillus velezensis* EM-1 associated with suppressive rhizosphere soil microbes against tobacco bacterial wilt [J/OL]. *Frontiers in microbiology*, 2022, 13: 940156 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.940156>.
- [71] 许萌杏.番茄青枯病生防菌JX-1的筛选及作用机制研究[D].南宁:广西大学,2020.XU M X. Screening and mechanism of biocontrol bacteria JX-1 against tomato bacterial wilt [D]. Nanning: Guangxi University, 2020 (in Chinese with English abstract).
- [72] 沈鹏飞.烟草青枯病菌RPA检测及拮抗菌XCS1生防效果研究[D].合肥:安徽农业大学,2020.SHEN P F. Study on RPA detection of *Ralstonia solanacearum* in tobacco and biocontrol efficacy of antagonistic strain XCS1 [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2020 (in Chinese with English abstract).
- [73] 魏海雷,王烨,张力群,等.生防菌株2P24与CPF-10的鉴定及其生防相关性状的初步分析[J].植物病理学报,2004,34(1):80-85.WEI H L, WANG Y, ZHANG L Q, et al. Identification and characterization of biocontrol bacterial strain 2P24 and CPF-10 [J]. *Acta phytopathologica sinica*, 2004, 34(1): 80-85 (in Chinese with English abstract).
- [74] 李志丹,黄奇,林刿,等.利迪链霉菌M01对番茄生长、青枯病发病率及根际细菌群落组成的影响[J].微生物学通报,2023,50(6):2508-2518.LI Z D, HUANG Q, LIN G, et al. Effects of *Streptomyces lydicus* M01 on growth, bacterial wilt incidence, and rhizosphere bacterial community composition of tomatoes [J]. *Microbiology China*, 2023, 50(6): 2508-2518 (in Chinese with English abstract).
- [75] 张洁梅,张仁军,姚正平,等.烟草青枯病生防菌的筛选及其田间防效评价[J].中国农学通报,2020,36(28):131-136.ZHANG J M, ZHANG R J, YAO Z P, et al. Screening of biocontrol bacteria against tobacco bacterial wilt and evaluation of the field control effect [J]. *Chinese agricultural science bulletin*, 2020, 36(28): 131-136 (in Chinese with English abstract).
- [76] YIN J K, ZHANG Z L, ZHU C C, et al. Heritability of tomato rhizobacteria resistant to *Ralstonia solanacearum* [J/OL]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 227 [2024-10-09]. <https://doi.org/10.1186/s40168-022-01413-w>.

- [77] BERENDSEN R L, VISMANS G, YU K, et al. Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium[J]. The ISME journal, 2018, 12(6):1496-1507.
- [78] KREMER J M, SOHRABI R, PAASCH B C, et al. Peat-based gnotobiotic plant growth systems for *Arabidopsis* microbiome research[J]. Nature protocols, 2021, 16(5):2450-2470.
- [79] PING X X, KHAN R A A, CHEN S M, et al. Deciphering the role of rhizosphere microbiota in modulating disease resistance in cabbage varieties [J/OL]. Microbiome, 2024, 12 (1) : 160 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1186/s40168-024-01883-0>.
- [80] BODENHAUSEN N, BORTFELD-MILLER M, ACKERMANN M, et al. A synthetic community approach reveals plant genotypes affecting the phyllosphere microbiota[J/OL]. PLoS genetics, 2014, 10(4):e1004283[2024-10-09].<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004283>.
- [81] LEE S M, KONG H G, SONG G C, et al. Disruption of Firmicutes and Actinobacteria abundance in tomato rhizosphere causes the incidence of bacterial wilt disease [J]. The ISME journal, 2021, 15(1):330-347.
- [82] JIANG G F, ZHANG Y L, GAN G Y, et al. Exploring rhizo-microbiome transplants as a tool for protective plant-microbiome manipulation [J/OL]. ISME communications, 2022, 2 (1) : 10 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1038/s43705-022-00094-8>.
- [83] SEENIVASAN N, DAVID P M M, VIVEKANANDAN P, et al. Biological control of rice root-knot nematode, *Meloidogyne graminicola* through mixture of *Pseudomonas fluorescens*-strains [J]. Biocontrol science and technology, 2012, 22 (6) : 611-632.
- [84] ÁLVAREZ B, LÓPEZ M M, BIOSCA E G. Biocontrol of the major plant pathogen *Ralstonia solanacearum* in irrigation water and host plants by novel waterborne lytic bacteriophages[J/OL]. Frontiers in microbiology, 2019, 10:2813[2024-10-09].<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02813>.
- [85] BOZSOKI Z, GYSEL K, HANSEN S B, et al. Ligand-recog-nizing motifs in plant LysM receptors are major determinants of specificity[J]. Science, 2020, 369(6504):663-670.
- [86] WIPPEL K, TAO K, NIU Y L, et al. Host preference and invasiveness of commensal bacteria in the *Lotus* and *Arabidopsis* root microbiota[J]. Nature microbiology, 2021, 6(9):1150-1162.
- [87] SINGH B K, TRIVEDI P, EGIDI E, et al. Crop microbiome and sustainable agriculture [J]. Nature reviews. microbiology, 2020, 18(11):601-602.
- [88] EL ZAHAR HAICHA F, SANTAELLA C, HEULIN T, et al. Root exudates mediated interactions belowground [J]. Soil biology and biochemistry, 2014, 77:69-80.
- [89] WEN T, XIE P H, LIU H W, et al. Tapping the rhizosphere metabolites for the prebiotic control of soil-borne bacterial wilt disease[J/OL]. Nature communications, 2023, 14:4497[2024-10-09].<https://doi.org/10.1038/s41467-023-40184-2>.
- [90] WOLINSKA K W, VANNIER N, THIERGART T, et al. Tryptophan metabolism and bacterial commensals prevent fun-gal dysbiosis in *Arabidopsis* roots [J/OL]. PNAS, 2021, 118 (49) : e2111521118 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1073/pnas.2111521118>.
- [91] ZHANG S T, LIU X J, ZHOU L H, et al. Alleviating soil acidification could increase disease suppression of bacterial wilt by recruiting potentially beneficial rhizobacteria [J/OL]. Microbiology spectrum, 2022, 10 (2) : e0233321 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1128/spectrum.02333-21>.
- [92] JIN X, JIA H T, RAN L Y, et al. Fusaric acid mediates the assembly of disease-suppressive rhizosphere microbiota via induced shifts in plant root exudates[J/OL]. Nature communica-tions, 2024, 15 (1) : 5125 [2024-10-09].<https://doi.org/10.1038/s41467-024-49218-9>.
- [93] VELIVELLI S L S, DE VOS P, KROMANN P, et al. Bio-logical control agents: from field to market, problems, and challenges [J]. Trends in biotechnology, 2014, 32 (10) : 493-496.
- [94] SAFNI I, CLEENWERCK I, DE VOS P, et al. Polyphasic taxonomic revision of the *Ralstonia solanacearum* species complex: proposal to emend the descriptions of *Ralstonia solana-cearum* and *Ralstonia syzygii* and reclassify current *R. syzy-gii* strains as *Ralstonia syzygii* subsp. *syzygii* subsp. nov., *R. solanacearum* phylotype IV strains as *Ralstonia syzygii* subsp. *indonesiensis* subsp. nov., banana blood disease bacterium strains as *Ralstonia syzygii* subsp. *celebesensis* subsp. nov. and *R. solanacearum* phylotype I and III strains as *Ralstonia pseudosolanacearum* sp. nov [J]. International journal of sys-tematic and evolutionary microbiology, 2014, 64 (9) : 3087-3103.
- [95] PIRES D P, COSTA A R, PINTO G, et al. Current challeng-es and future opportunities of phage therapy[J]. FEMS micro-biology reviews, 2020, 44(6):684-700.
- [96] PETROVIC FABIJAN A, IREDELL J, DANIS-WLO-DARCZYK K, et al. Translating phage therapy into the clinic: recent accomplishments but continuing challenges [J/OL]. PLoS biology, 2023, 21(5):e3002119[2024-10-09].<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3002119>.
- [97] RHODES D J. Exploitation of microorganisms [M]. Dordre-cht: Springer Netherlands, 1993:411-439.

Research progress on biological control of bacterial wilt

GUO Jiayi¹, ZHANG Qingyun¹, XIANG Bikun², TAN Jun², QIAO Baoming²,
WANG Xuesong², ZHENG Shixue¹

1. National Key Laboratory of Agricultural Microbiology/College of Life Science and Technology,
Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;

2. Enshi Branch Tobacco Company, Hubei Tobacco Company, Enshi 445000, China

Abstract Bacterial wilt, caused by *Ralstonia solanacearum*, is a soil-borne disease that poses significant challenges for control due to its strong stress resistance and diverse transmission pathways. Preventing and managing bacterial wilt is difficult because this pathogen evolves rapidly, and has a wide host range. Biological control, recognized as an eco-friendly and sustainable strategy, has emerged as a crucial approach for managing bacterial wilt. In order to clarify the complex interactions among pathogenic bacteria, plant hosts, and biocontrol strategies, and to promote the effective management of bacterial wilt, this article reviewed recent advances in the biocontrol of bacterial wilt from three aspects: the inhibitory effects of biological metabolites, such as antibiotics and methyl gallate, on *R. solanacearum*; the control of the pathogen by bacteria and fungi through antagonistic actions, as well as by bacteriophages employing specific lytic strategies; and the suppression of pathogen over-proliferation and disease manifestation at an ecological level through the regulation of microbial communities. Additionally, we discussed the multiple challenges of biocontrol, including microbial activity, the complex genetic diversity of pathogenic bacteria, the frequent occurrence of complex diseases, limited resources of biocontrol agents, and high economic costs. It was proposed that the future biocontrol of bacterial wilt should focus on improving control efficacy and application sustainability through the construction of synthetic microbial communities, phage-prebiotic combinations, synthetic biological transformations, and comprehensive management strategies.

Keywords bacterial wilt; *Ralstonia solanacearum*; biocontrol bacteria; bacteriophage; biocontrol mechanisms; synthetic microbial community; prebiotics

(责任编辑:边书京)