引用:凌聪,高娟. 生防菌在烟草青枯病防治中的研究与应用进展[J]. 聊城大学学报(自然科学版),2026,39(6):978-992.
Citation: Ling Cong, Gao Juan. Research and applications of biocontrol agents in the management of tobacco bacterial wilt[J]. Journal of Liaocheng University (Natural Science Edition),2026,39(6):978-992.
文章编号 1672-6634(2026)06-0978-15 **DOI** 10.19728/j.issn1672-6634.2026030003

生防菌在烟草青枯病防治中的研究与应用进展

凌聪[1], 高娟[1,2]

(1. 济南大学 生物科学与技术学院,山东 济南 250022;2. 镇江贝思特有机活性肥料有限公司,江苏 镇江 212405)

摘要 烟草青枯病是由青枯雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)引起的一种毁灭性土传病害,对全球烟草生产构成持续威胁。该病原菌遗传背景复杂、土壤适应能力强,而现有烟草品种多缺乏持久抗性,加之化学防治与农艺措施效果有限,使得生物防治逐渐成为重要的绿色防控途径。本文综述了烟草青枯病生防微生物的研究与应用现状,主要涉及芽孢杆菌、假单胞菌、放线菌及真菌等类群,并探讨了它们通过营养竞争、直接拮抗、诱导植物系统抗性以及调控根际微生物区系等多种机制实现病害防控的协同效应。同时,本文系统分析了当前生防菌剂田间防治效果不稳定的关键限制因素,涉及定殖能力、环境适应性及技术配套等方面,并对未来研究方向进行了展望,以期为构建高效稳定、环境友好的烟草青枯病生物防治体系提供参考。

关键词 青枯雷尔氏菌;生防菌;研究进展
中图分类号 S435.72;S476 **文献标志码** A

Research and applications of biocontrol agents in the management of tobacco bacterial wilt

LING Cong[1], GAO Juan[1,2]

(1. Shool of Biological Science and Technology, University of Jinan, Jinan 250022, China;
2. Zhenjiang Best Organic Active Fertilizer Co., Ltd., Zhenjiang 212405, China)

Abstract Tobacco bacterial wilt, caused by *Ralstonia solanacearum*, is a devastating soilborne disease that poses an ongoing threat to global tobacco production. Due to the pathogen's complex genetic background, strong adaptability to soil environments, the lack of durable resistance in most commercial tobacco varieties, and the limited efficacy of chemical and agronomic controls, biological control has emerged as an important environmentally friendly management strategy. This review summarizes the current research and application of biocontrol microorganisms against tobacco bacterial wilt, focusing on groups such as *Bacillus*, *Pseudomonas*, actinomycetes, and fungi. It discusses the synergistic mechanisms through which these agents achieve disease suppression, including nutrient competition, direct antagonism, induction of plant systemic resistance, and modulation of the rhizosphere microbiome. Furthermore, the article analyzes key factors limiting the field efficacy and consistency of biocontrol agents, such as colonization capacity, environmental adaptability, and technical support systems. Future research directions are also proposed, with the aim of providing insights for building an efficient, stable, and environmentally sustainable

收稿日期:2026-03-05
基金项目:国家自然科学基金项目(32270093);2024 年度镇江"金山英才"产业强市领军人才引进计划创新创业人才项目资助
通信作者:高娟,女,汉族,博士,副教授,研究方向:微生物学,E-mail:bio_gaoj@ujn.edu.cn。

biocontrol system for tobacco bacterial wilt.

Keywords　*Ralstonia solanacearum*；biocontrol agents；research and application

0　引言

烟草青枯病，俗称“烟草瘟”（图 1），是由青枯雷尔氏菌（*R. solanacearum*）引起的典型维管束病害。该病原菌寄主广泛，遗传变异复杂，已分化出多个生理小种和序列变种，其中在烟草上致病的主要为生理小种 1 和 3[1-2]。病菌可经土壤、灌溉水、种苗及农事操作传播，由根部伤口或自然孔口侵入，在维管束内大量繁殖并堵塞导管，最终导致植株萎蔫、青枯直至死亡[3]。该病在我国各主产烟区均有发生，尤其在南方高温高湿区域易暴发流行，常造成严重产量与品质损失，已成为烟草安全生产的关键障碍之一[4]。

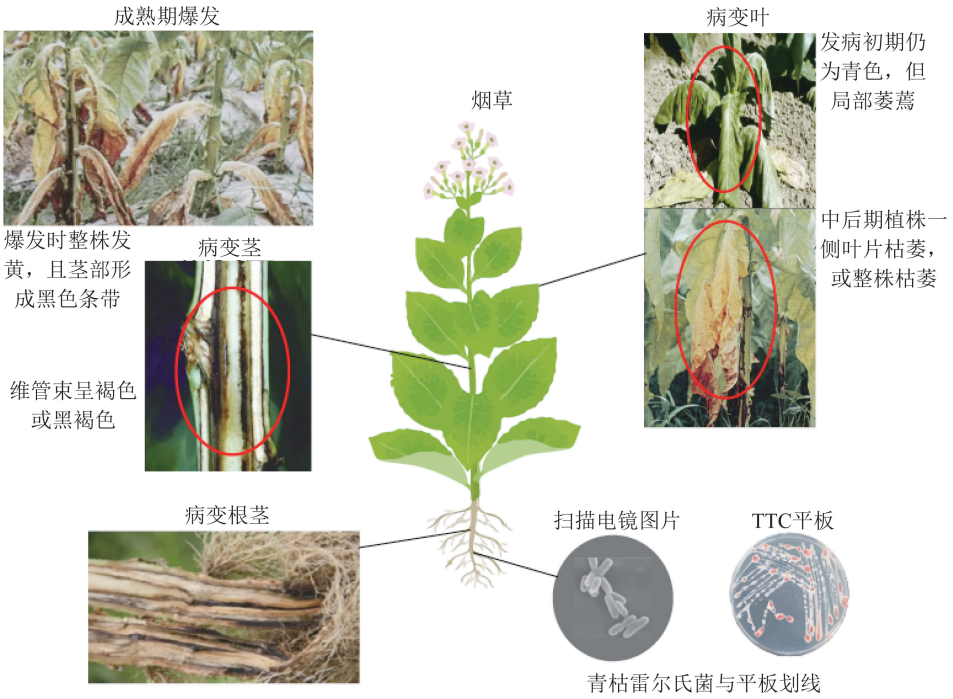


图 1　烟草青枯病的发病过程及青枯雷尔氏菌的显微镜下形态[5]

Fig. 1　The pathogenesis of tobacco bacterial wilt and the microscopic morphology of *R. solanacearum*

长期以来，烟草青枯病的防治主要依靠农用链霉素、噻菌铜等化学药剂，并结合轮作、选用抗病品种及土壤消毒等农艺措施。然而，化学防治易导致农药残留、环境污染及病原菌抗药性上升，还会破坏土壤微生态平衡[6]。抗病品种选育虽被认为是经济有效的途径，但由于青枯菌变异迅速、烟草抗性遗传基础复杂，培育兼具广谱持久抗性与优良农艺性状的品种仍面临较大挑战[7]。此外，棉隆、氯化苦等土壤熏蒸处理成本较高，对生态环境不够友好，且难以彻底清除土中病原菌。因此，开发安全、高效且可持续的绿色防控技术显得尤为迫切。

生物防治特别是利用有益微生物及其代谢产物，因其环境兼容性好、不易引发抗药性、兼具促生作用等优势，被视为防控青枯病的重要潜在途径[8]。可用于生防的微生物主要包括细菌、放线菌及部分真菌等[9]，它们通过营养竞争、直接拮抗、诱导系统抗性等多种机制发挥防病作用[10-11]。本文旨在系统梳理和深入分析微生物生防菌在烟草青枯病防治中的研究与应用现状，以期为该病害的绿色可持续治理提供理论参考和实践依据。

1　针对烟草青枯病的微生物生防及其应用

1.1　芽孢杆菌属

芽孢杆菌（*Bacillus*）因其能够形成抗逆性内生孢子，具备易于分离培养、长期保存及制剂化的显著优势，已成为植物病害生物防治中应用最广泛、研究最深入的细菌之一[12]。在烟草青枯病的防治中，枯草芽孢

杆菌(*B. subtilis*)、贝莱斯芽孢杆菌(*B. velezensis*)和解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*)等的研究最为集中,它们对青枯雷尔氏菌普遍表现出显著的拮抗潜力[13],具体防治效果可见表1。

表1 部分已报道的枯草芽孢杆菌对烟草青枯病的防治效果

Tab. 1 Efficacy of reported *B. subtilis* strains in controlling tobacco bacterial wilt

菌株类型	生防菌株	来源	试验类型	防治效果	参考文献
枯草芽孢杆菌	*B. subtilis* 001	烟草茎秆内	田间试验	82.5%	[14]
	*B. subtilis FT*12	病害发生区健康烟株茎秆	温室试验	70.21%	[15]
	B. subtilis	云南、贵州烟区健康烟株根际土壤	盆栽试验	66.0%	[16]
	*B. subtilis B*001	病害发生区健康烟株茎秆	田间试验	40.03%～78.14%	[17]
	*B. subtilis TBWR*1	烟株根际土壤	田间试验	71.1%	[18]
	*B. subtilis APF*1, *B. subtilis B2G*	从埃塞俄比亚吉马及其周边地区的马铃薯、番茄、辣椒、咖啡和玉米植株根际	温室试验	APF1 的 AUDPC 减少 60% B2G 的 AUDPC 减少 56%	[19]
	B. velezensis R-3, *B. velezensis R*-7, *B. velezensis R*-9	青枯病田块健康烟草植株	田间试验	R-3:55.72% R-7:48.34% R-9:50.71%	[20]
贝莱斯芽孢杆菌	*B. velezensis FY-C*	运城盐湖湖岸土壤	防治试验	59.74%	[21]
	B. velezensis B-1	碰碰香植株	盆栽试验	86.0%	[22]
	*B. velezensis GT*11	实验室保藏的生防菌株	田间试验	60.0%	[23]
	*B. velezensis F*10	前期试验获得的植物根际促生菌	盆栽试验 田间试验	60.49%(盆栽)、 54.91%(田间)	[24]
甲基营养型芽孢杆菌	*B. Methylophicus LW*-4	健康烟草根际土壤	盆栽试验	70.37%	[25]
	*B. Methylophicus FJSC*01	番茄根际	盆栽试验	40.0%	[26]
解淀粉芽孢杆菌	*B. amyloliquefaciens*	黔江烟区土壤	平板对峙法	抑菌半径为 10.2mm	[27]
	B. amyloliquefaciens X-60	烟草根际土壤	平板对峙法	抑菌圈大小约为 37 mm	[28]
	B. amyloliquefaciens WS-10	从健康烟株根际土壤中分离	田间试验	86.82%	[29]
	*B. amyloliquefaciens F*11	从草莓根际土壤中分离得到	盆栽试验	32.0%	[30]
	*B. amyloliquefaciens Y*4	染病烟株	平板对峙法	抑菌圈直径接近 3 cm	[31]
皮尔瑞俄勒芽孢杆菌	*P. peoriae S*6330	烟草根际	盆栽试验	55.18	[32]
巨大芽孢杆菌	*B. megaterium GIM*(*A*)1.001	番茄根际	栽培试验	84.4	[33]
莫哈韦芽孢杆菌	*B. mojavensis F*1	发病烟区健康烟株茎杆	平板对峙法	抑菌圈直径 6.5mm	[34]

1.1.1 *枯草芽孢杆菌(B. subtilis)*。枯草芽孢杆菌是烟草青枯病防治中应用最为成熟的生防菌之一。研究表明,该类菌株的防效差异较大,通常在40%至85%之间,这反映了其田间表现的复杂性[14-19]。深入分析发现,防效的高低与菌株来源、筛选方法及其功能特性密切相关。从健康烟草植株内分离的内生枯草芽孢杆菌普遍展现出较高(大于70%)的防效[14-15]。例如,尹华群等(2004)从烟草茎秆内分离的菌株001,在田间条件下达到了82.5%的防效[14]。吕建林等(2010)通过抑菌圈-定殖力双重测定法筛选的菌株FT12,在温室试验中防效达70.21%,进一步研究表明强大的定殖能力是其高效防病的关键[15]。相比之下,从根际土壤中分离的菌株也显示出稳定潜力,如段燕平等分离的菌株防效为66.0%[16]。这表明,无论是植株内生环境还是根际土壤,均是筛选高效生防菌的宝贵资源库。值得注意的是,同一菌株在不同条件下的防效也可能存在显著差异。易有金等(2007)报道的内生枯草芽孢杆菌B-001,其田间防效在40.03%至78.14%的宽幅区间内

波动，凸显了环境因素对生防效果稳定性的巨大影响[17]。另一方面，枯草芽孢杆菌不仅限于防病，还具有明确的促生功能。杨兴有等(2023)分离的菌株 TBWR1，在实现 71.1%防效的同时，还能显著促进烟草株高、叶长和根系生物量的增长，体现了防病和促生的双重作用[18]。Lemessa 和 Zeller(2007)的研究也证实，菌株 APF1 和 B2G 在减少病害(AUDPC 分别降低 60%和 56%)的同时，提高了植株产量[19]。

1.1.2　*贝莱斯芽孢杆菌*(*B. velezensis*)。贝莱斯芽孢杆菌作为一种具有广泛抑菌活性的生防菌，近年来在烟草青枯病防治领域受到持续关注。与枯草芽孢杆菌类似，贝莱斯芽孢杆菌不仅能直接抑制病原菌，还能诱导植物系统抗性，并与农艺措施产生协同增效。多项研究证实，从烟草内生环境如健康植株茎秆或根际土壤中分离的贝莱斯芽孢杆菌，是筛选高效生防菌株的重要来源[20-21]。例如，姜乾坤等(2017)从发病田块的健康烟草植株中分离得到 3 株贝莱斯芽孢杆菌 R-3、R-7 和 R-9，田间防效在 48.34%至 55.72%之间，研究证实了其能在烟株根、茎组织中长期稳定定植，这是其发挥生防作用的重要基础[20]。冯印印等(2021)从盐湖土壤分离的菌株 FY-C，其发酵滤液可破坏青枯病菌细胞壁结构，且在较宽的温度和 pH 范围内保持稳定活性，这提示了其在多种田间环境下的应用潜能；该菌株的灌根预处理对烟草青枯病的防治效果较对照提升了 59.74%[21]。值得注意的是，高效拮抗菌株的发掘已不限于烟草自身。薛梅(2021)从观赏植物碰碰香中分离的贝莱斯芽孢杆菌 B-1，在盆栽试验中，接种后 10 天对烟草青枯病的防效高达 86%，且效果显著优于化学药剂链霉素处理[22]。这一结果不仅拓展了菌株资源，也揭示了跨宿主来源菌株可能具备独特的抑菌特性。此外，贝莱斯芽孢杆菌的应用正从单菌防治向协同增效策略发展，其协同增效主要体现在：(1) 与植物诱抗剂的协同，如薛梅的研究表明菌株 B-1 与诱抗剂智能聪联合使用的防效显著优于单独施用[22]；(2) 与土壤改良剂协同，如王博文等(2024)研究发现菌株 GT11 与硝酸铵钙联合施用，可有效降低土壤中青枯菌数量，改善根际微生物群落结构，田间防效达 60%[23]。这种协同作用不仅增强了直接抑菌效果，还通过优化根际微生态间接抑制了病害发生。从作用机制层面看，贝莱斯芽孢杆菌的防病作用是多维的。周向平等(2022)的研究表明：菌株 F10 处理不仅能促进烟草根系及地上部生长，还能显著提高烟草叶片中过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)的活性，表明其可系统性地诱导植株的抗性反应。该菌株在盆栽和田间小区试验中分别取得了 60.49%和 54.91%的防效，证实了其在可控与半可控环境下的有效性[24]。

1.1.3　*甲基营养型芽孢杆菌*(*B. methylotrophicus*)。甲基营养型芽孢杆菌在生防应用中的报道虽相对较少，但现有研究揭示了其作为多功能生防菌株的潜力。与前述的芽孢杆菌种类相比，该类菌株表现出跨作物来源的适用性和较为广谱的抑菌活性。刘伟等(2014)从健康烟草根际分离的菌株 LW-4，不仅在盆栽试验中对烟草青枯病表现出 70.37%的防治效果，还显示出显著的根际定植和促生能力[25]。这一结果表明，从目标作物根际筛选的菌株，在适应性和功能整合上可能具有天然优势。程敏等(2021)从番茄根际分离的甲基营养型芽孢杆菌 FJSC01，在盆栽试验中对烟草青枯病的防效为 40%[26]。尽管此防效数值相对较低，但该菌株对青枯雷尔氏菌、尖镰孢菌、立枯丝核菌等至少七种重要土传病原菌均表现出拮抗作用[26]。这一广谱抑菌特性，使其在防治由多种病原复合侵染引起的土传病害，或作为微生物群落调控的核心成员方面，具有独特的应用价值。

1.1.4　*解淀粉芽孢杆菌*(*B. amyloliquefaciens*)。解淀粉芽孢杆菌是烟草青枯病生物防治中另一类被深入研究的菌种。早期研究多集中于菌株的分离与体外拮抗能力鉴定。例如，陈亮等(2012)和汪汉成等(2016)分别从种烟土壤中筛选到拮抗活性较强的解淀粉芽孢杆菌，其抑菌圈直径分别达到 10.2 mm 和 37 mm[27-28]。汪汉成等的研究进一步证实了该菌株拮抗谱的广泛性，可同时抑制青枯病菌及烟草灰霉病、黑胫病等多种叶部和根部病原菌[28]。随着研究的深入，其作用机制与应用策略得到了更系统的阐释。研究显示，解淀粉芽孢杆菌的作用远不止于产生抑菌圈。例如，菌株 WS-10 被证明可通过直接抑菌、形成生物膜、改善土壤理化性质及调控根际微生物群落等多重途径协同发挥防病作用[29]。这种多机制协同的特点，可能是其在田间试验中取得较高防效的关键基础。值得注意的是，其应用时机对防效有显著影响。Yang 等的研究表明，在青枯病初发症状出现时进行治疗性施用，菌株 F11 的防效为 32%，虽优于链霉素对照，但显著低于移栽时或发病前的预防性施用效果[30]。从菌株筛选来源看，不仅是健康植株根际[29]，甚至从染病烟株中也能分离到高效拮抗菌株(如 Y4)[31]，这拓宽了生防资源的筛选思路。

1.1.5 *其他芽孢杆菌*。除上述几种已得到较深入研究的芽孢杆菌外,烟草根际与内生环境中还存在多种其他芽孢杆菌及类芽孢杆菌,它们同样展现出防治青枯病的潜力,并常兼具多功能特性。这些菌株的发掘,进一步丰富了烟草青枯病的生防资源库,并提示了微生物功能的多样性。其中,皮尔瑞俄类芽孢杆菌(*Paenibacillus peoriae*)作为类芽孢杆菌属的代表,表现出卓越的多功能性与广谱拮抗活性[32]。李俊州等(2025)筛选的皮尔瑞俄类芽孢杆菌菌株 S6330 不仅能对烟草青枯病产生 55.18%的盆栽防效,还对包括立枯丝核菌、茄科雷尔氏菌在内的 16 种植物病原菌具有拮抗作用。研究表明该菌株同时具备解钾、产多种水解酶及分泌嗜铁素的能力[32]。这表明其生防机制可能是直接拮抗、营养竞争与促生的协同作用,在防控病害的同时,有望通过改善土壤养分状况和促进植物生长来提升作物的综合健康水平。相比之下,巨大芽孢杆菌(*B. megaterium*)的报道虽少,但已显示出高效防病的潜力。于舒宁等(2006)的研究表明,菌株 GIM(A)1.001 在栽培试验中对烟草青枯病的防治效果高达 84.4%[33]。此外,从特定生境中筛选具有直接拮抗活性的菌株是有效策略。周鑫钰等(2012)从发病烟区的健康烟株茎秆中分离到的莫哈韦芽孢杆菌(*B. mojavensis*)F1,在 24 h 内即可对青枯病菌形成 6.5 mm 的清晰抑菌圈,显示出较强的体外拮抗潜力[34]。这类从抗病或耐病植株中分离的内生拮抗菌,通常被认为在适应寄主体内环境方面具有优势,但其定植能力与田间防效有待后续验证。

1.2 假单胞菌属

1.2.1 *荧光假单胞菌*。荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)是烟草青枯病生物防治中另一类关键的功能细菌,其防治效果及来源可见表 2。何洪令等通过系统筛选,从烟草根际土壤中获得了对青枯菌具有良好拮抗活性的荧光假单胞菌 LSW-4,并经由盆栽与田间试验验证了其防控效果[35]。针对特定逆境环境的定向筛选可能获得适应性更强的菌株,例如施河丽等从酸化植烟土壤中分离的荧光假单胞菌 SSW-11,在盆栽与大田试验中取得了 52.01%的相对防效[36]。这表明,从病害发生地的特定生态位如酸化土壤中筛选菌株,是获得环境适应性生防资源的有效策略。

在获得有效菌株后,制剂化与施用技术的优化是保障其田间效果稳定的关键环节。柳辉林等评价了商品化荧光假单胞菌的田间效果,在推荐剂量下防效为 54.1%[37],这为生防菌剂的标准化应用提供了直接参考。研究也表明施用浓度并非越高越好,张玉霞等的研究发现,在荧光假单胞菌与有机肥配施时,低浓度处理(1×10^7 cfu/g)的防效反而优于高浓度处理[38]。这一结果提示,在田间应用中需通过试验确定最佳接种浓度,以实现成本与效益的最优平衡。更进一步的研究聚焦于生防菌的协同增效策略,这被认为是提升防效稳定性和综合效益的重要途径。白建淞等的研究表明:将荧光假单胞菌 LSW-4 与植物生长调节剂苗强壮联合施用,不仅在青枯病发病初期实现 100%的相对防效,在发病高峰期和后期仍能维持 76.01%和 66.89%的防效,且显著促进了烟草生长[39]。这种生防菌+生物刺激素的组合,实现了病害防控、植物促生与经济效益提升的多重目标,代表了综合防控技术的一个有前景的方向。

1.2.2 *铜绿假单胞菌*(*P. aeruginosa*)。铜绿假单胞菌作为一种在环境中分布广泛的细菌,也被发现具有防治烟草青枯病的潜力,详情可见表 2。吴翔等与胡军华等分别从高粱根际和烟草田间分离到具有拮抗活性的铜绿假单胞菌菌株 MT-002-B-7 和 swu31-2[40-41]。胡军华等的研究还通过实验进化手段,获得了能在高浓度链霉素(300 μg/mL)条件下维持拮抗活性的 swu31-2M 突变菌株[41]。这一工作虽然初步探索了菌株在抗药性压力下的适应性,但铜绿假单胞菌作为一种条件致病菌,其环境释放的生态安全性是需要首要评估的核心问题。

1.2.3 *防御假单胞菌*(*P. protegens*)。防御假单胞菌是生防假单胞菌中的重要类群,能产生多种抗生素并具有诱导植物抗性的能力,详情可见表 2。针对烟草青枯病的防治,从特定逆境生境中筛选的防御假单胞菌显示出良好的适应性。赵倩等(2021)从酸化的发病烟田健康植株根际分离到耐酸菌株 CLP6,其大田防效为 69.49%[42]。崔宏等(2023)则从高发病区分离到菌株 KBD-3,盆栽防效达 70.89%,并探索了纳米硒化改良对其功能的提升[43]。这些研究表明,防御假单胞菌不仅能有效抑制青枯病,而且对酸性、高病原压等田间逆境具有良好的适应潜力,是开发适用于特定生态烟区生防制剂的良好候选。

表 2　假单胞菌对烟草青枯病的防治效果信息表

Tab. 2　Information on the control effect of *P. fluorescens* on tobacco bacterial wilt

菌株类型	生防菌株	菌株来源	试验类型	防治效果	参考文献
荧光假单胞菌	*P. fluorescens LSW*-4	烟草根际土壤	田间试验	79.97	[35]
	P. fluorescens SSW-11	酸化植烟土壤	大田试验	52.01%	[36]
	P. fluorescens	荧光假单胞菌 3000 亿个/克粉剂(常州兰陵有限公司)	田间试验	54.1%	[37]
	P. fluorescens	荧光假单胞杆菌重庆西农植物保护科技开发有限公司提供	盆栽与小区试验	58.56%(室内) 55.21%(田间)	[38]
	P. fluorescens LSW-4	荧光假单胞菌 LSW-4 由西南大学天然产物农药研究室提供	田间试验	100%(初期) 76.01%(高峰期) 66.89%(后期)	[39]
铜绿假单胞菌	*P. aeruginosa MT*-002-*B*-7	高粱根际土壤	平板对峙法	抑菌圈直径可达 28.67mm	[40]
	*P. aeruginosa swu*31-2	重庆黔江烟田分离	盆栽试验-施 swu31-2 菌液后接种病原菌	60.87%	[41]
防御假单胞菌	*P. protegens CLP*6	慈利县酸化烟田的健康植株根际土壤	大田防病试验,施菌后 60 d	69.49%	[42]
	P. protegens KBD -3	云南保山发病烟区的健康植株根际土壤	盆栽试验	70.89%	[43]
朝鲜假单胞菌	*P. koreensis CLP*-23	酸化土壤中的烟草植株茎部分	温室试验	70.60%	[44]
烟磺假单胞菌	*P. nicosulfuronedens* Y364	岩烟 97 根际土壤	盆栽试验	25.95%	[45]
德里假单胞菌	*P. delhiensis* Y832	岩烟 97 根际土壤	盆栽试验	50.00%	[45]

1.2.4　其他假单胞菌。除上述常见种类外,一些其他假单胞菌及基于功能导向的复配策略也展现出独特价值,这体现了生防研究从单一高效菌株筛选向理性功能组合设计的发展趋势。一方面,新资源菌种的发掘不断拓展生防菌库。Wang 等的研究发现,朝鲜假单胞菌(*P. koreensis*)CLP-23 在酸性土壤(pH 5.5)中的防效显著优于中性条件,并且其在酸性环境下分泌蛋白酶、合成吲哚乙酸(IAA)及溶磷等促生特性也更强[44]。这再次验证了从目标环境如酸化土壤中筛选菌株,可获得环境适应性与功能表达更匹配的生防资源。另一方面,基于特定功能性状的理性复配展现出巨大优势。陶正朋等从抗病品种岩烟 97 根际筛选出三株分别具有趋化性、携有趋化基因 CheA 且能形成生物膜的相容菌株——烟磺假单胞菌 Y364、德里假单胞菌 Y832 和高原芽孢杆菌[45]。研究结果表明,虽然单菌防效有限(25.95%～54.64%),但三者复配后防效跃升至 79.75%,较单菌平均防效提升 36.22%[45]。这一结果表明通过将具备趋化定植、生物膜形成等不同生态位占领优势的菌株进行理性组合,可以构建出稳定性和防效远超单一菌株的合成微生物群落。

1.3　放线菌

链霉菌属(*Streptomyces*)是烟草青枯病生物防治研究中一类重要的放线菌资源,因其能够产生结构多样、活性广泛的次级代谢产物而备受关注。如表 3 所示,迄今已从多种生境中分离到大量对青枯雷尔氏菌具有拮抗活性的链霉菌菌株,相关研究涵盖了资源筛选、活性评价及部分机理探索。

在拮抗菌株的筛选与鉴定方面,研究显示链霉菌的分布具有生境多样性。菌株来源包括健康或发病烟草的根际土壤(如菌株 FQ-7、FQ-8、Y23)[49-50,52]、根围土壤(如菌株 F7-2)[51]以及其他健康土壤(如菌株 LC-7)[47]。所鉴定的物种也呈现多样性,已报道的包括细黄链霉菌(*S. microflavus*)、微白黄链霉菌(*S. albidoflavus*)、草地链霉菌(*S. pratensis*)[48]、紫边链霉菌(*S. violaceolatus*)[49]、白孢类群亚黄链霉菌(*S. subflavus*)[51]、薰衣草链霉菌(*S. lavendulae*)[52]、娄彻氏链霉菌(*S. rochei*)[53]以及雷帕链霉菌(*S. rapamy-*

cinicus)[54]等。这种物种和生境的多样性提示了在烟草生态系统中挖掘新型生防链霉菌的巨大潜力。

表 3 链霉菌对烟草青枯病的防治效果信息表

Tab. 3 Information on the control effect of *streptomyces* on tobacco bacterial wilt

菌属	生防菌株	菌株来源	试验类型	防治效果	参考文献
链霉菌	*S. A27*	植烟土壤	温室盆栽	60.40%	[46]
链霉菌	*S. LC-7*	健康土壤	田间试验	85.48%	[47]
细黄链霉菌	*S. microflavus*	烟草根际土	平板对峙法	抑菌圈直径 30.67mm	[48]
微白黄链霉菌	*S. albidoflavus*	烟草根际土	平板对峙法	抑菌圈直径 17.03mm	[48]
草地链霉菌	*S. pratensis*	烟草根际土	平板对峙法	抑菌圈直径 30.33mm	[48]
紫边链霉菌	*S. violaceolatus FQ-7*	福建龙岩上杭县健康烟株根际土壤	平板对峙法	抑菌圈直径 16.3mm	[49]
链霉菌	*S. FQ-8*	发病烟株根际	平板对峙法	抑菌圈直径 9.7mm	[50]
白孢类群亚黄链霉菌	*S. subflavus F7-2*	健康烟草根围土壤	平板对峙法	抑菌圈直径 62.26mm	[51]
薰衣草链霉菌	*S. lavendulae Y23*	烟田土样	平板对峙法	抑菌圈直径 13.4mm	[52]
娄彻氏链霉菌	*S. rochei*	烟草土壤样品	双层平板法筛选	抑菌圈直径 13.84mm	[53]
雷帕链霉菌	*S. rapamycinicus Sa-21*	不同生境土壤	平板对峙法	抑菌圈直径 47.9mm	[54]

在拮抗活性与作用机制的初步研究中,部分菌株显示出广谱的抑菌潜力。例如,吴翔等筛选的 3 株链霉菌对烟草赤星病菌及其他茄科作物青枯病菌均具有抑制作用[48]。更为深入的研究聚焦于其活性代谢产物。汤鸣强等发现链霉菌 FQ-8 产生的抑菌活性物质,在室内毒力测定中与商品化生物农药 3%中生菌素可湿性粉剂的效果相当,且青枯雷尔氏菌对该活性物质的敏感性高于所测试的多种化学杀菌剂[50],这为开发新型微生物源杀菌剂奠定了基础。廖鑫琳等筛选到的雷帕链霉菌 Sa-21 可能产生雷帕霉素类化合物,这类物质通常具有显著的生物活性[54]。然而,当前绝大多数工作集中于菌株的分离、纯培养鉴定及平板水平的拮抗活性初筛,相关数据多以抑菌圈直径表示[48-54]。仅有少数研究报道了防效数据,如张立帆报道菌株 A27 的温室盆栽防效为 60.40%[46],罗文建等报道链霉菌 LC-7 的田间防效为 85.48%[47]。链霉菌生防功能的实现,高度依赖于其在根际土壤中的定植、活性代谢产物的稳定合成与释放,以及与土著微生物的互作,而对这些关键过程的研究目前仍较为缺乏。

1.4 其他细菌

除上述常见属外,一些非典型或新兴的生防微生物资源也展现出防治烟草青枯病的潜力,其作用机制呈现出多样性。例如表 4 所示,从烟草根际分离的菌株中,唐菖蒲伯克氏菌(*Burkholderia gladioli*)和多黏类芽孢杆菌(*P. polymyxa*)与常见的枯草芽孢杆菌同样表现出拮抗活性,且这些不同属的菌株在体外未观察到相互抑制[55],这为开发多菌种复配制剂提供了初步依据。值得注意的是,不同种类微生物的防病主导机制可能存在差异。黏细菌 *Myxococcus sp. BS* 主要通过调节根际微生物群落结构和功能,增强土壤抑病力和烟草系统抗性,而非直接抑制病原菌[56],这代表了一种间接的、生态层面的防治策略。相比之下,分散泛菌(*Pantoea dispersa*)和阿氏肠杆菌(*Enterobacter asburiae*)则体现了防病与促生相结合的特性[57-58]。前者在盆栽试验中对青枯病的防效达 55.0%[57],后者在降低根际青枯菌种群数量的同时,也显示出促生潜力[58]。然而,这些研究的防效评估多基于室内或盆栽试验,其效果稳定性与田间复杂环境的适配性仍有待验证;例如,平板抑菌率往往不能完全等同于土壤中的实际生物防治效果[58],这揭示了从实验室结果到田间应用之间存在的鸿沟。

1.5 真菌

生防真菌是防治烟草青枯病的另一类重要资源,其作用机制超越了直接的拮抗作用,展现出通过诱导植物系统抗性、促进生长及生态调控等多种途径控制病害的潜力,具体防效及来源如表 5 所示。根据其主要作用方式,相关研究归纳如:(1) 以产生活性代谢产物为主导的真菌:这类真菌主要通过分泌抗菌物质直接抑制青枯雷尔氏菌。例如,球孢白僵菌和爪哇虫草菌的发酵液及其灭菌上清液均显示出显著的抑菌活性,表明其产生的抑菌物质具有一定热稳定性,具备开发为微生物源农药的潜力[59]。青霉 *Penicillium xfsf-8* 对烟

草青枯病的田间防效高达 87.15%，甚至优于对照化学药剂[60]。这一结果尤其值得关注，因为它突破了生防菌田间防效通常低于化学药剂的普遍现象，提示其代谢产物可能具有高效、不易诱导抗药性的特点。然而，此类高度依赖抗菌物质的效果，其在不同土壤环境和年份间的稳定性，以及活性成分的明确鉴定，仍是后续应用必须厘清的关键问题。（2）以促进植物健康与诱导抗性为主导的真菌：与上述类群不同，丛枝菌根真菌（AMF）和印度梨形孢等主要通过建立互利共生关系来发挥作用。它们通过促进宿主植物对磷、氮等关键养分的吸收，改善植株生理状态，从而增强其基础抗病性[61]。这种“以健株抗病”的策略，其防效虽然可能不如高效抗菌物质直接，但作用更为持久和系统，且有利于土壤生态健康。值得注意的是，最新的研究趋势倾向于整合不同机制以克服单一措施的局限。例如，将印度梨形孢与氧化镁纳米颗粒联用，构建了一种纳米-生物联合策略，实现了直接抑菌、激活免疫与调控根际微生态的协同增效[62]。这代表了从依赖单一菌株向设计多功能生物制剂的理念转变。需要明确的是，尽管已从木霉、曲霉等多种真菌中筛选到具有拮抗青枯菌活性的菌株[63-64]，但当前的多数工作仅停留在菌株分离和盆栽防效验证阶段，对具体作用机制如关键抗菌物质、诱导的抗病信号通路的解析不够深入。

表 4　其他细菌对烟草青枯病的防治效果信息表

Tab. 4　Information on the control effects of other bacteria on tobacco bacterial wilt

菌种	生防菌株	菌株来源	试验类型	防治效果	参考文献
唐菖蒲伯克氏菌	*B. gladioli G2-7* *B. gladioli D2*	烟草根际及根围土壤	平板对峙试验	*B. gladioli G2-7* 抑菌圈直径：20 mm *B. gladioli D2* 抑菌圈直径：8 mm	[55]
多黏类芽孢杆菌	*P. polymyxa H1-2*	烟草根际及根围土壤	平板对峙试验	*P. polymyxa H1-2* 抑菌圈直径：12 mm	[55]
黏细菌	*M. sp. BS*	南京农业大学生命科学学院崔中利教授实验室筛出菌株 *M. sp. BS*	盆栽试验	清水添加组（A）、青枯菌和黏细菌 BS 混合添加组（B）与青枯菌和黏细菌 BS 先后添加组（C）没有烟草植株发病，发病率为 0，发病等级为 0	[56]
分散泛菌	*P. dispersa S8797*	遵义市烟草青枯病与黑胫病常发田块	盆栽试验	室内防治效果达 55.0%	[57]
阿氏肠杆菌	*E. asburiae DW3*	从抗青枯病烟草品种 G3 种子的内生菌群中筛选	平板抑菌试验、实时荧光定量 PCR	平板抑菌率 38.00%；根际土壤青枯菌数量显著降低 20.14%	[58]

表 5　真菌对烟草青枯病的防治效果信息表

Tab. 5　Information on the control effect of fungi on tobacco bacterial wilt

真菌	生防菌株	菌株来源	试验类型	防治效果	参考文献
球孢白僵菌	*B. bassiana HZXJ*	生防菌球孢白僵菌 HZXJ 分离自罹病红棕象甲	平板对峙试验	发酵液抑制率 51.28%，灭菌上清液抑制率 62.54%	[59]
爪哇虫草菌	*C. javanica Bd01*	爪哇虫草菌 Bd01 分离自罹病咖啡灭字虎天牛	平板对峙试验	发酵液抑制率 47.59%，灭菌上清液抑制率 35.49%	[59]
青霉菌	*P. xfsf-8*	烟田土壤	田间试验	87.15%	[60]
根内球囊霉	*G. intraradices*	原始菌种由中国农业大学资源环境学院提供	盆栽试验	接种 *G. i* 的烟株青枯病病情指数和发病率均降低，分别降低 9.7%和 48.9%	[61]
摩西球囊霉	*G. mosseae*	原始菌种由中国农业大学资源环境学院提供	盆栽试验	接种 *G. m* 的烟株青枯病病情指数和发病率均降低，分别降低 9.7%和 48.9%	[61]
印度梨形孢	*P. indica*	-	-	-	[62]
烟曲霉	*A. fumigatus 3F03*	重庆黔江烟区健康土壤	平板对峙试验	抑菌圈直径 10.0 mm	[64]
浅黄新萨托菌	*N. aureola 7F06*	重庆黔江烟区健康土壤	平板对峙试验	抑菌圈直径 9.5 mm	[64]

注：“-”表示信息不详。

1.6　噬菌体

噬菌体（*Bacteriophage*）疗法为烟草青枯病的生物防治提供了一种高度特异性的新策略，其作用机制是直接裂解病原细菌。与微生物生防菌相比，噬菌体具有自我增殖能力强、作用靶点专一、环境兼容性高等潜

在优势。近年来的研究重点已从早期的噬菌体资源分离鉴定,逐步转向混合制剂开发、田间防效验证及施用技术优化。在噬菌体资源的发掘与鉴定方面,已从发病烟田的土壤、植株等环境中分离到多株针对青枯雷尔氏菌的烈性噬菌体,具体防效和来源可见表 6。高苗等(2015)和苏靖芳等(2017)分别分离并表征了噬菌体 RS-PⅡ-1 等,明确了其基本生物学特性和基因组特征,为后续应用奠定了基础[65-66]。在福建烟区的调查中,从 144 株青枯菌中分离获得 53 株专性噬菌体,显示了田间噬菌体资源的丰富性[67]。单一噬菌体的宿主范围有限,易因病原菌产生抗性而失效。因此,将多株具有不同宿主谱的噬菌体复配成“鸡尾酒”制剂,是提高防治效果和稳定性的关键策略。冯小虎等的研究证实,由多株噬菌体组成的制剂,其抑制效果优于单一噬菌体,在盆栽试验中最高防效达 65.59%,且防效与接种浓度呈正相关[68]。福建烟区的研究也显示,浇施噬菌体复配液可使烤烟青枯病的发病率和病情指数分别显著降低 32.10%和 42.95%[67]。这些结果验证了混合制剂在克服宿主特异性限制、提升防效方面的有效性。更值得关注的是噬菌体在田间尺度的实际防控潜力。蔡刘体(2024)的田间试验表明,施用噬菌体 φPB2 可使烟草青枯病的相对防效达 70%以上[69]。这一较高防效的获得,可能与田间病原菌种群多样性、噬菌体在土壤及根际的存活与扩散能力,以及合理的施用时机与方法密切相关。然而,田间环境的复杂性也给噬菌体的持久效力带来了挑战。

表 6 噬菌体对烟草青枯病的防治效果信息表

Tab. 6 Information on the control effect of *bacteriophages* on tobacco bacterial wilt

生防菌株	菌株来源	试验类型	防治效果	参考文献
B. ∈RS-1	通过土壤悬浮液与青枯雷尔氏菌菌液共培养和双层平板法验证分离得到噬菌体	-	-	[65]
*B. RS-P*Ⅱ-1	福建省各地烟草种植区	双层平板法	噬菌体 RS-PII-1 的效价为 7.45×10^9 PFU/mL	[66]
Bacteriophage	福建龙岩和三明植烟区土壤	田间试验	发病率降幅 32.10%,病情指数降幅 42.95%	[67]
多株噬菌体组合成的鸡尾酒	抚州市烟草根际土壤	室内孔板抑制试验、盆栽试验	最高防效 65.59%,防效随接种浓度增加而提高	[68]
B. φPB2	植烟土壤	田间试验	平均相对防效不小于 70%	[69]

注:“-”表示信息不详。

2 生防微生物对烟草青枯病的作用机制

青枯雷尔氏菌从根际定植、经维管束扩展直至导致植株萎蔫的致病过程,构成了一条完整的侵染链条。生防微生物通过针对此链条上不同环节的多层次、有序协同机制进行有效拦截。这些机制并非简单并列,而是构成了一个从根际微生态竞争、直接拮抗,到系统抗性诱导,乃至根际健康生态重塑的立体化防御网络,具体可见图 2。

2.1 竞争与直接拮抗

2.1.1 生态位与营养竞争。生防菌主要通过竞争作用抑制烟草青枯病,包括抢占生态位和争夺营养资源,以此在根际建立优势,从而抑制病原菌的定植与增殖。这两种策略在自然环境中通常协同发挥作用。

针对青枯雷尔氏菌依赖根系伤口或自然孔口侵入的特性,生态位竞争的核心在于抢占根表及伤口周围的微域。生防菌形成生物膜不仅是一般性占位,更是物理性阻断青枯菌最脆弱的侵入位点。例如,枯草芽孢杆菌、贝莱斯芽孢杆菌等凭借其快速繁殖与环境适应能力,可率先在根系表面形成优势种群,阻碍病原菌的初始附着[70]。进一步的内部定植能提供更深层保护,如解淀粉芽孢杆菌 YH-22 能在根际建立种群后向根、茎组织迁移,提前占据维管束等侵染通道[70];铜绿假单胞菌 swu31-2 也被证实能在烟草不同组织内外部有效定植并持久存活[41]。这种立体化的定植网络,实质性地减少了青枯菌可用的侵染空间。田间实践通过农艺措施可强化此效应,例如将解淀粉芽孢杆菌 ZM9 与稻糠、氰氨化钙协同施用,能显著提升该菌在根际的定植数量与持久性,强化其占位效果[71]。

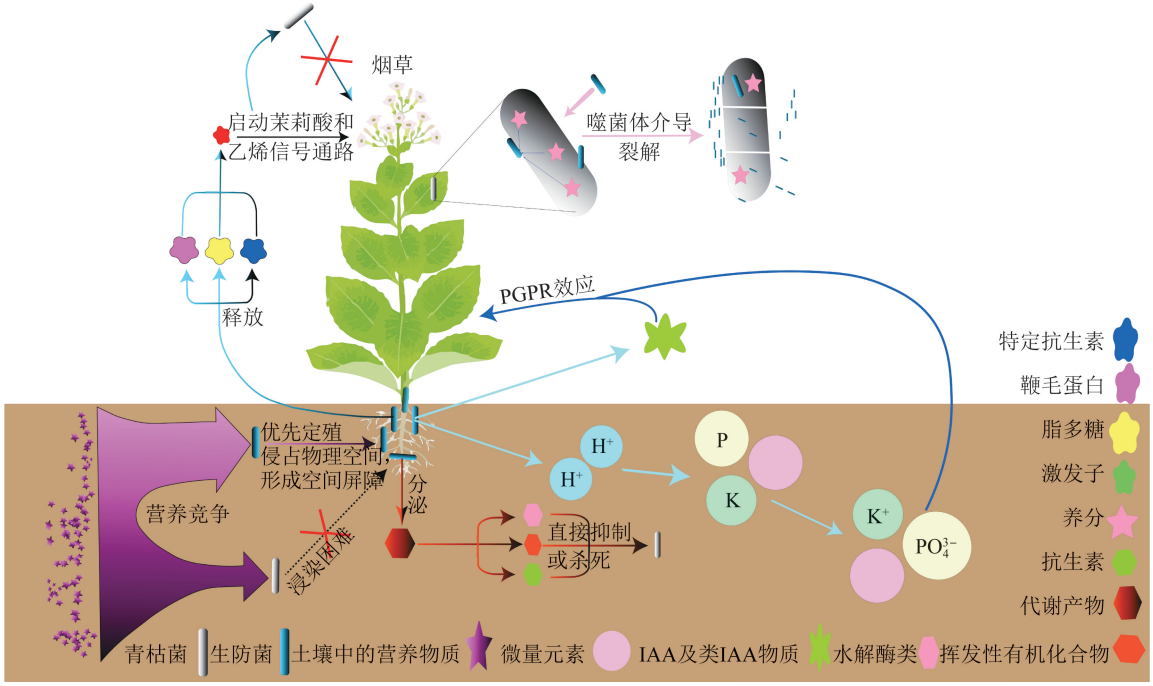


图 2　生防微生物对烟草青枯病的作用机制

Fig. 2　The mechanism of biocontrol microorganisms in suppressing tobacco bacterial wilt

营养竞争则是生防菌通过对根际有限营养物质的高效利用与剥夺，间接抑制青枯菌的生长繁殖。其竞争焦点集中于碳源、氮源及铁离子等关键生长因子。根系分泌物是竞争的主要靶点。研究表明，根际促生菌枯草芽孢杆菌 LX4 和解淀粉芽孢杆菌 Ba-S 能优先利用根系分泌物中的氨基酸与糖类；而解淀粉芽孢杆菌菌株 LX7 在特定碳源条件下对青枯菌的抑菌率可达 40.12%[72]。荧光假单胞菌 Ps-S 的基础生态位宽度显著大于青枯菌，显示出强烈的营养竞争潜力[72]。此外，某些复合菌群对醇类、糖类碳源的利用效率可达青枯菌的 1.62 倍和 1.41 倍，能大幅降低根际病原菌的种群数量[72]。在营养竞争中铁离子竞争具有重要意义。青枯菌的运动、胞外多糖产生及致病基因表达均高度依赖铁，因此生防菌分泌的高亲和力嗜铁素，能直接削弱其毒力与定植能力。例如，针对烟草青枯病的生防研究表明，芽孢杆菌、假单胞菌、链霉菌等根际有益微生物可通过合成嗜铁素螯合环境中有限铁离子，以铁营养竞争方式抑制雷尔氏菌生长与致病。其中假单胞菌产生脓青素型嗜铁素、芽孢杆菌能产生儿茶酚型嗜铁素。综上所述，生态位竞争与营养竞争并非孤立，而是相互促进：有效的占位确保了营养吸收的区位优势，而高效的营养争夺又为菌群维持和扩增提供了物质基础，共同巩固生防菌在根际微环境中的竞争优势，从而在病害侵染循环的起点构建起坚固的防线。

2.1.2　特异性抗生物质介导的直接拮抗。抗生作用是生防菌抑制烟草青枯雷尔氏菌最为直接和核心的机制之一，其通过分泌具有抑制或杀灭活性的代谢产物来实现。这些产物主要包括抗生素类物质、水解酶类以及挥发性有机化合物（VOCs），它们通常协同发挥作用。

（1）抗生素类物质。抗生素是生防菌产生的、能够特异性干扰青枯菌生理生化过程的小分子代谢产物。不同种属的生防菌可产生结构各异的抗生素。例如，从烟草根际分离的芽孢杆菌 SH7，其无菌发酵液中的活性成分经初步鉴定为蛋白质或多肽类物质，可通过破坏青枯菌细胞膜的完整性来发挥抑菌作用[73]。解淀粉芽孢杆菌也被报道可分泌具有拮抗活性的代谢产物[27,29]。放线菌尤其是链霉菌，是众所周知的抗生素资源库。罗文建等筛选的链霉菌 LC-7 可产生一种新型氨基糖苷类抗生素[47]；陈倩倩从烟草根际分离的放线菌 SA74，其抑菌活性成分为蛋白质类物质[74]；而链霉菌 FQ-8 的活性物质则被推测可能是一种含酰胺键的糖肽类化合物[50]。Xue 等的研究进一步证实链霉菌代谢产物的高效性，菌株 *S. alboflavus TD-1* 的提取物对青枯菌的最小抑菌浓度（MIC）仅为 3.125 mg/mL，其作用机制涉及破坏细胞膜与壁结构以及干扰核酸蛋白质合成[75]。许多生防菌具备多重功能：夏艳等分离的 3 株拮抗细菌均能同时合成嗜铁素和 IAA，实现了抗生、营养竞争与促生的结合[76]；荧光假单胞菌同样可协同合成嗜铁素与抗生素，以增强整体拮抗效果[77]。

(2) 水解酶:青枯菌丰富的胞外多糖(EPS)是其堵塞维管束、导致萎蔫的关键毒力因子。水解酶如蛋白酶、纤维素酶可通过降解青枯菌的 EPS、鞭毛或细胞壁组分,直接削弱其黏附、运动及结构完整性。多种生防菌可分泌蛋白酶、纤维素酶、几丁质酶和 β-1,3-葡聚糖酶等。例如,枯草芽孢杆菌产生的几丁质酶可作用于病原菌的相关组分;贝莱斯芽孢杆菌 FY-C 通过分泌蛋白酶和纤维素酶,并结合生物膜形成能力,可导致青枯菌细胞出现结构破损、内容物外渗等现象[21]。防御假单胞菌通过分泌蛋白酶参与抑菌过程[42-43]。

(3) 挥发性有机化合物(VOCs):VOCs 是生防菌产生的一类可气化扩散的抗菌代谢物,它们能够在不直接接触的情况下影响病原菌。VOCs 可通过抑制青枯菌的运动性、干扰其生物膜形成等途径,减少其在根际的聚集与侵染准备。研究证实,部分链霉菌和芽孢杆菌能够释放 2,3-丁二醇、苯并噻唑等 VOCs 来抑制青枯菌。防御假单胞菌在释放 VOCs 的同时,常与抗生素、蛋白酶等产生协同抑制效果[42]。从烟草根际分离的拮抗菌 Xcs1 能够同时产生嗜铁素、蛋白酶和 VOCs,通过多类物质协同起效[77]。此外,球孢白僵菌 HZXJ 和爪哇虫草菌 Bd01 的发酵上清液对青枯菌的平板抑制率分别达到 62.54%和 35.49%,其中包含的 VOCs 等成分贡献了重要的抗菌活性[59]。

通过上述研究可知,抗生作用是一种由多种活性代谢产物介导的直接、高效的抑菌机制。在实际生防应用中,单一菌株通常可同时产生多种类型的抗菌物质,这些物质之间以及与竞争、诱导抗性等其他机制协同工作,共同构成了生防菌抑制烟草青枯病的复杂化学网络。

2.2 诱导植物系统抗性(Induced Systemic Resistance, ISR)

研究表明,烟草对青枯雷尔氏菌的系统抗性主要依赖于茉莉酸(JA)/乙烯(ET)信号通路,因此能激活此通路的生防菌所诱导的抗性更具针对性[11,78,79]。这种预先建立的“系统致敏”状态,能使烟草在青枯菌入侵时更迅速地启动关键防御反应,如增强细胞壁木质化沉积、显著提升苯丙氨酸解氨酶(PAL)、POD 等防御酶活性,并促进植保素合成,从而构筑起化学屏障。多种生防微生物包括芽孢杆菌、假单胞菌[21,24,39]以及木霉等真菌均能有效诱导此类抗性;甚至砖红镰刀菌的灭活体也可作为激发子,通过调节相关信号途径诱导抗性[80],表明该能力并非有益微生物所独有。ISR 机制本质上是生防菌对植物固有防御体系的“预先训练”,可显著提升其防御效率与强度。该机制不直接作用于病原菌,不易引发抗药性,是一种具有广谱潜力且生态友好的生防策略。

2.3 根际微生态与植株健康的重塑

作为土传病害,烟草青枯病的发生与根际微生物群落结构及植株健康度密切相关。生防菌可通过调控这两方面,从根本上改变病害发生的基础环境。

2.3.1 *根际微生物区系调控*。青枯病是典型的土传病害,其发生与否很大程度上取决于根际微生态的平衡。因此,通过生防因子将根际微生物群落从感病型向抑病型重塑,是从生态根基上改变病害发生环境的核心策略[56]。这种“以菌制菌”的生态调控,是防治土传病害区别于叶部病害的关键机制。例如,黏细菌 *Myxococcus sp. BS* 能重塑根际菌群,增强土壤抑病力及植株系统抗性[56]。理性构建的合成菌群如烟碱假单胞菌 Y364、德里假单胞菌 Y832 与高原芽孢杆菌的组合可通过这种生态调控,将防效提升至 79.75%,并显著降低根际青枯菌数量[45]。

2.3.2 *促进植物生长(PGPR 效应)*。PGPR 通过分泌 IAA 等促生物质、活化根际养分等直接作用,促进烟草生长,从而间接提升其抗病性:发达根系可减少侵染入口,健壮植株则能调动更多资源用于合成防御物质[81]。例如,从烟草根际筛选的解淀粉芽孢杆菌 H19 和甲基营养型芽孢杆菌 H34 可通过合成 IAA,显著提高烟草的株高和生物量[76];枯草芽孢杆菌 SH7 也能分泌类 IAA 物质,在调节植株内源激素水平的同时提升对青枯病的抗性[73]。活化根际养分是 PGPR 改善植株营养状况的另一重要途径。部分 PGPR 具有溶磷、解钾、释放微量元素及固氮等能力,能将土壤中难溶态或无效态的养分转化为植物可利用形式[82]。例如,荧光假单胞菌 RB-42 和 RB-89 能够降低根际 pH,促进难溶性磷、钾、锌的释放,从而提高烟草对磷的吸收效率和叶片生物量;将固氮菌与溶磷菌复配使用,可进一步提升土壤有效磷含量[83]。在应用上,兼具促生功能的 PGPR 菌株如贝莱斯芽孢杆菌 D-3A 在田间表现出持续防效[84],而理性组合的复合菌群如烟碱假单胞菌 Y364、德里假单胞菌 Y832 与高原芽孢杆菌 Y878 更可通过协同作用,将盆栽防效提高至 79.75%[45]。因

此，PGPR 不仅通过促生作用增强植株自身的抗病基础，其在根际的定植与代谢活动也有助于优化微环境，间接抑制青枯菌的侵染。

2.4　噬菌体介导的高度特异性的精准裂解

噬菌体疗法提供了一种机制独特、高度特异性的策略。烈性噬菌体能特异性识别、侵入并裂解青枯菌，导致其死亡[68,69,85]。其高度特异性是对抗青枯菌的优势且不破坏有益菌群，但也要求其制剂必须匹配田间病原菌的多样性。因此，将多株噬菌体复配成“鸡尾酒”制剂已成为主流策略，此类制剂在试验中展现出良好的防控效果，其盆栽防效达 65.59%[68]。

2.5　多重机制的协同集成

在复杂的田间环境中，单一机制难以实现稳定、高效的防治。成功的生物防治依赖于同一菌株（群）内多种机制的有序协同，以及生防应用与农艺措施的外在协同。例如，解淀粉芽孢杆菌 WS-10 同时具备直接抑菌、形成生物膜、改良土壤和调控菌群等多重功能[29]；球孢白僵菌 HZXJ 则兼具抗生、寄生和可能诱导抗性的能力[59]。此外，将生防菌与有机肥[38]、土壤改良剂[71]或诱抗剂[22]结合使用，可优化其根际定植与功能表达环境，从而实现协同增效，这是将实验室潜力转化为稳定田间防效的关键。

3　生防菌田间防效不稳定的关键限制因素

尽管大量研究证实了生防菌防治烟草青枯病的潜力，但其田间防效波动大（30%～80%之间）、重现性差，仍是实际应用的核心瓶颈。导致不稳定的主要原因如下。

3.1　菌株筛选与田间环境的生态位错配

许多高效菌株源于实验室平板筛选，其优异拮抗能力可能在可控条件下获得，但未必具备在复杂土壤生态中竞争、定植和表达功能的能力。例如，易有金等（2007）报道的内生枯草芽孢杆菌 B-001，其田间防效在 40.03%至 78.14%的宽幅区间内波动[17]，这强烈暗示环境因子如温度、降水、土著微生物的巨大影响可能超过了该菌株的适应范围。相比之下，从特定逆境生境中定向筛选的菌株，往往表现出更好的环境适应性。例如，从酸化土壤中分离的荧光假单胞菌 SSW-11[36]和朝鲜假单胞菌 CLP-23[44]，其防效较高，推测与其对酸性根际环境的预先适应相关。这表明，忽略菌株的环境源溯性和生态位适应性，是导致其定植失败、种群衰退的首要原因。

3.2　单一作用机制与病原菌抗性的产生

依赖单一抗菌物质如某种抗生素的作用机制，在长期施用下可能筛选出抗性病原群体。相较于依赖单一化合物的化学农药，具备多重协同机制如同时具备竞争、拮抗、诱导抗性的菌株或菌群更具可持续性。例如，解淀粉芽孢杆菌 WS-10 能通过形成生物膜、调控微生物区系等多途径防病[29]，其防效（86.82%）的稳定性可能正源于此。

3.3　田间应用技术的粗放与协同管理的缺失

生防菌效能的发挥严重依赖精准的施用技术。现有文献中，不少研究仅报道了是否有效，而缺乏对最佳接种浓度、时机、方法的优化，这直接导致防效不稳定。例如，张玉霞等（2022）的研究揭示，荧光假单胞菌与有机肥配施时，低浓度处理的防效反而更优[38]，这挑战了浓度越高越好的惯性思维。同样，Yang 等的研究显示，解淀粉芽孢杆菌 F11 在发病后进行治疗性施用，防效（32%）远低于预防性施用[30]，凸显了施用时机的决定性作用。此外，将生防菌与适宜的农艺措施结合，如与土壤改良剂[71]、诱抗剂[22]联用，是为其创造有利根际环境、实现外在协同的关键，而许多田间试验的设计恰恰忽略了这一点。

4　未来发展方向与创新策略

当前微生物生防技术从实验室走向田间，核心挑战在于如何将确定的菌株功能转化为稳定、可预测的生态防控效果。破解这一难题，需推动研究与实践范式从“以菌为中心”的单一产品思维，转向“以系统为中心”的生态工程思维。未来创新应聚焦于以下几个层面：

4.1　功能菌株的精准发掘与改良

菌株选育须超越依赖平板拮抗活性的传统筛选模式，转向基于微生物组功能的精准挖掘，即综合利用多

组学技术,系统解析健康或抗病烟草根际的微生物网络,直接锁定与抑病表型稳固关联的关键物种、基因簇及代谢通路,从而实现从筛菌到设计功能的转变。在此基础上,合成生物学工具可用于对潜力菌株进行定向改良,例如强化其在根际的定植竞争力、优化抗菌物质合成效率或整合逆境耐受模块。需要注意的是,此过程必须严格遵守生物安全规范,并对工程菌株进行全面的生态风险评估。

4.2 合成群落的理性构建与应用

面对单一菌株在复杂土壤环境中功能不稳的局限,人工构建功能互补、互作协同的合成微生物群落是更具前景的解决方案。其目标并非简单混合多个菌株,而是依据生态学原理,将擅长定植、产抗菌物质、诱导抗性及促生等不同功能的菌株进行理性组合,旨在构建一个结构稳定、抗干扰且能自我维持的微生态系统,从而提供比单一菌剂更可靠、更全面的保护功能。

4.3 制剂与递送技术的革新

先进制剂技术是保障菌体活力、实现精准投送的关键。未来研发应聚焦于利用生物可降解材料对菌剂进行包埋,以实现对活性成分的保护、控释及靶向递送,延长其在根际的作用时间。同时,开发基于生物炭等兼具改良土壤功能的智能载体,或开发种衣剂等早期接种技术,都是提升菌剂田间表现的重要方向。

4.4 基于农业生态系统的协同整合

生防菌剂效能的充分发挥,高度依赖于田间管理实践。必须将其有机融入综合防控体系,例如与有机肥、生物炭等土壤改良措施协同,以创造利于生防菌定植的微环境;与低剂量环境友好型化学农药合理配伍,实现减药增效;或与抗病品种、轮作等措施相结合,构建多层次的病害生态屏障。

4.5 基于智慧化的精准管控

为实现病害防控的提质增效,需发展智慧植保策略。通过整合物联网传感、病原快速检测与预测模型,动态监测田间病害发生风险,并智能决策生防菌剂的最佳施用时机、剂量与方式,推动防控实践从经验依赖型向数据驱动型的“按需施防”转变。

5 结论与展望

微生物生防是防治烟草青枯病的绿色可持续策略。目前,其多重作用机制已被逐步阐明,但田间应用仍常受定植不稳、防效波动及工艺不足等因素制约。未来突破的关键在于转变思路:从依赖单一菌株转向构建功能互补的菌群,从简单施菌转向基于根际微生态调控的精准干预,并最终将其融入综合防治体系。这有赖于多学科的交叉融合,通过理性设计菌株、开发智能递送系统,推动生防技术从潜力走向稳健的田间实效,为病害绿色治理提供核心支撑。

参 考 文 献

[1] Hayward A C. Biology and epidemiology of bacterial wilt caused by Pseudomonas Solanacearum[J]. Annual Review of Phytopathology, 1991, 29: 65-87.

[2] Genin S, Denny T P. Pathogenomics of the *Ralstonia solanacearum* Species complex[J]. Annual Review of Phytopathology, 2012, 50: 67-89.

[3] Mansfield J, Genin S, MAGORI S, et al. Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology[J]. Molecular Plant Pathology, 2012, 13(6): 614-629.

[4] 王贻鸿, 赵云峰, 孔凡玉, 等. 酸碱度对烟草青枯菌生长特性的影响[J]. 烟草科技, 2018, 51(9): 27-32.

[5] 丁伟, 刘颖, 张淑婷. 中国烟草青枯病志[M]. 北京: 科学出版社, 2018.

[6] Mcmanus P S, Stockwell V O, SUNDIN G W, et al. Antibiotic use in plant agriculture[J]. Annual Review of Phytopathology, 2002, 40: 443-465.

[7] 周泽科, 张超群, 蒋军喜, 等. 江西省烟草青枯菌生理小种及生化型鉴定[J]. 江西农业大学学报, 2013, 35(4): 738-742.

[8] Compant S, Duffy B, Nowak J, et al. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(9): 4951-4959.

[9] Wang X Y, Zhou X N, Cai Z B, et al. A biocontrol strain of *Pseudomonas aeruginosa* CQ-40 promote growth and control *Botrytis cinerea* in tomato[J]. Pathogens, 2021, 10(1): 22.

[10] Lugtenberg B, Kamilova F. Plant-growth-promoting rhizobacteria[J]. Annual Review of Microbiology, 2009, 63: 541-556.

[11] Pieterse C M J, Zamioudis C, Berendsen R L, et al. Induced systemic resistance by beneficial microbes[J]. Annual Review of Phytopa-

thology，2014，52：347-375.

[12] Fira D，Dimkić I，Berić T，et al. Biological control of plant pathogens by *Bacillus species*[J]. Journal of Biotechnology，2018，285：44-55.

[13] Chen M C，Wang J P，Liu B，et al. Biocontrol of tomato bacterial wilt by the new strain *Bacillus velezensis* FJAT-46737 and its lipopeptides[J]. BMC Microbiology，2020，20(1)：160.

[14] 尹华群，易有金，罗宽，等. 烟草青枯病内生拮抗细菌的鉴定及小区防效的初步测定[J]. 中国生物防治，2004，(3)：219-220.

[15] 吕建林. 烟草青枯病生防菌的筛选、定植与应用研究[D]. 长沙：湖南农业大学，2010.

[16] 段燕平，杨金广，杨继洪，等. 抗烟草青枯病菌的枯草芽孢杆菌 SH7 的筛选与鉴定[J]. 吉林农业大学学报，2012，34(1)：52-57.

[17] 易有金，刘如石，尹华群，等. 烟草青枯病拮抗内生细菌的分离、鉴定及其田间防效[J]. 应用生态学报，2007，18(3)：554-558.

[18] 杨兴有，丁安明，余祥文，等. 烟草青枯病拮抗菌 TBWR1 的筛选鉴定及防病促生能力[J]. 贵州农业科学，2023，51(10)：58-65.

[19] Lemessa F，Zeller W. Screening rhizobacteria for biological control of *Ralstonia solanacearum* in Ethiopia[J]. Biological Control，2007，42(3)：336-344.

[20] 姜乾坤，彭阁，王瑞，等. 抗青枯内生细菌的筛选及其对烟草青枯病的防治效果[J]. 中国烟草科学，2017，38(5)：13-17，31.

[21] 冯印印，李斌，杨洋，等. 烟草青枯病菌拮抗细菌的筛选、鉴定和抑菌机制研究[J]. 中国生物防治学报，2021，37(2)：331-339.

[22] 薛梅. 内生芽孢杆菌 B-1 的鉴定及生防机制研究[D]. 广州：华南农业大学，2021.

[23] 王博文，王金星，邱成尧，等. 贝莱斯芽孢杆菌联合含钙土壤调理剂对烟草青枯病的防治[J]. 生物技术进展，2024，14(5)：839-847.

[24] 周向平，滕凯，肖启明，等. 贝莱斯芽胞杆菌 F10 促生作用及对烟草青枯病的防治效果[J]. 烟草科技，2022，55(7)：9-16.

[25] 刘伟，刘鹏，沈小英，等. 烟草青枯病拮抗芽孢杆菌的筛选、鉴定及其抑菌活性初探[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2014，42(2)：123-130.

[26] 程敏，顾钢，肖顺，等. 芽孢杆菌(*Bacillus*)FJSC01 对烟草土传病原菌的拮抗作用及其鉴定[J]. 福建农林大学学报(自然科学版)，2021，50(2)：164-169.

[27] 陈亮，周晓见，董昆明，等. 1 株烟草青枯病生防细菌的分离与鉴定[J]. 江苏农业科学，2012，40(1)：104-107.

[28] 汪汉成，王茂胜，黄艳飞，等. 烟草青枯病拮抗菌株 X-60 的分离鉴定及其表型组学分析[J]. 植物病理学报，2016，46(3)：409-419.

[29] Ahmed W，Zhou G S，Yang J，et al. *Bacillus amyloliquefaciens* WS-10 as a potential plant growth-promoter and biocontrol agent for bacterial wilt disease of flue-cured tobacco[J]. Egyptian Journal of Biological Pest Control，2022，32(1)：25.

[30] Yang J，Chen H N，Li C W，et al. Tempo-defined resilience：early *Bacillus amyloliquefaciens* F11 application reshapes rhizosphere microbiome to suppress tobacco bacterial wilt[J]. Biological Control，2026，213：105954.

[31] 李军营，赵琦琪，杨超. 云南省烟植地青枯菌 RS-22 的分离及其拮抗菌的筛选和鉴定[J]. 微生物学通报，2021，48(4)：1071-1079.

[32] 李俊州，马毅楠，曾文，等. 皮尔瑞俄类芽孢杆菌 S6330 防病促生及土壤改良功能研究[J/OL]. 中国土壤与肥料，1-18 [2026-05-13]. https://link.cnki.net/urlid/11.5498.S.20251219.1914.002.

[33] 于舒宁. 抗青枯病研究取得新进展[J]. 农业知识，2006，(20)：24.

[34] 周鑫钰，朱宏建，周倩，等. 1 株烟草青枯病拮抗内生细菌的分离及鉴定[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版)，2011，37(6)：637-640，664.

[35] 何洪令. 烟草青枯菌拮抗细菌的筛选鉴定及其生防特性研究[D]. 重庆：西南大学，2021.

[36] 施河丽，谭军，谭绍安，等. 荧光假单胞菌缓解植烟土壤酸化效果及对烟草青枯病的防治作用[J]. 烟草科技，2023，56(2)：19-25.

[37] 柳辉林，张剑，徐隆根，等. 荧光假单胞菌 3000 亿个/克粉剂防治烟草青枯病田间药效试验[J]. 农药科学与管理，2008，29(6)：24-26.

[38] 张玉霞，王珍珍，张水翔，等. 荧光假单胞菌与有机肥复配对黔江烟草青枯病防控效果研究[J]. 植物医学，2022，1(1)：41-47.

[39] 白建淞，汪安斌，刘知军，等. 荧光假单胞菌 LSW-4 联合苗强壮对烟草青枯病的防控效果及促生作用[J]. 植物医学，2025，4(2)：45-52.

[40] 吴翔，甘炳成，谢丽源，等. 一株烟草青枯拮抗细菌的筛选、鉴定和培养特性研究[J]. 中国土壤与肥料，2019，(2)：208-215.

[41] 胡军华，张伏军，蓝希钳，等. 烟草根际细菌铜绿假单胞菌 swu31-2 的定植能力及其对烟草青枯病的防治作用[J]. 植物保护，2009，35(5)：89-94.

[42] 赵倩. 耐酸性根际拮抗细菌筛选及其对烟草青枯病的生防作用[D]. 北京：中国农业科学院，2020.

[43] 崔宏，刘青，赵秀珍，等. 防御假单胞菌 KBD-3 在作物病害防治及富硒中的应用研究[J]. 作物杂志，2024，(6)：237-241.

[44] Zhang G Z，Lin W，Liu J Y，et al. Improved biocontrol performance of acid-tolerant *Pseudomonas koreensis* CLP-23 against *Ralstonia solanacearum* causing tobacco wilt[J]. Biological Control，2026，212:105934.

[45] 陶正朋，刘艳霞，李想，等. 烟草青枯病拮抗菌的高通量筛选及其复配菌群防效评估[J]. 中国烟草科学，2024，45(2)：35-45.

[46] 张立帆. 烟草青枯病拮抗放线菌的分离鉴定及其生防效果的研究[D]. 南京：南京农业大学，2017.

[47] 罗文建，刘雨虹，施河丽，等. 青枯雷尔氏菌拮抗放线菌的筛选及其抗菌活性物质的分离[J]. 中国烟草科学，2017，38(2)：69-74.

[48] 吴翔，谭昊，彭卫红. 抑制烟草青枯病的 3 株放线菌筛选及鉴定[J]. 农业生物技术学报，2021，29(2)：352-363.

[49] 汤鸣强，林天然，李小芳，等. 烟草青枯病拮抗菌的分离筛选与抑菌活性物质研究[J]. 湖北农业科学，2021，60(18)：92-96.

[50] 汤鸣强，叶雯，何爱明，等. 烟草青枯病拮抗菌 *Streptomyces* FQ-8 分离筛选与抑菌活性物质研究[J]. 江苏农业科学，2023，51(22)：

125-131.
[51] 陆铮铮，骆颖. 拮抗放线菌 F7-2 对烟草青枯菌的抑制作用及初步鉴定[J]. 农技服务，2020，37(10)：5-6.
[52] 张薇. 烟草青枯菌拮抗放线菌的筛选、鉴定及发酵条件研究[D]. 泰安：山东农业大学，2009.
[53] 沈兰，李丹，胡昌华，等. 抗烟草青枯菌菌株的分离、鉴定和发酵条件研究[J]. 西南大学学报(自然科学版)，2014，36(10)：64-69.
[54] 廖鑫琳，郭鑫，杨季学，等. 拮抗青枯雷尔氏菌的放线菌筛选及其防病作用[J]. 中国农业科学，2024，57(7)：1319-1334.
[55] 王翠. 烟草促生与防病细菌的筛选、鉴定及效果评价[D]. 泰安：山东农业大学，2017.
[56] 王创. 黏细菌 *Myxococcus* sp. BS 对烟草青枯病的生防效果及其根际微生物调控机制[D]. 南京：南京农业大学，2020.
[57] 郑洒洒，李强，魏硕，等. 分散泛菌(*Pantoea dispersa*)S_{8797} 对烟草防病促生多功能分析[J]. 中国土壤与肥料，2024，(11)：205-213.
[58] 董晏伶. 烟草种子内生拮抗细菌 *Enterobacter asburiae* DW3 抗青枯病的机制研究[D]. 重庆：西南大学，2025.
[59] 施春兰，吴国星，赵长飞，等. 球孢白僵菌和爪哇虫草菌对烟草青枯病的防治效果[J]. 微生物学通报，2024，51(8)：2974-2985.
[60] 任加庆. 青霉 xfsf-8 固体发酵条件优化及其对烟草青枯病防治效果的研究[D]. 武汉：华中农业大学，2016.
[61] 刘先良，习向银，申鸿，等. 接种丛枝菌根真菌对烟草青枯病抗性的影响[J]. 烟草科技，2014，47(5)：94-98.
[62] Li H，He X Y，Yu Y X，et al. InterKingdom multi-omics analysis reveals the enhancing effects of magnesium oxide nanoparticles and *Piriformospora indica* co-application on tobacco growth and *Ralstonia solanacearum* resistance[J]. Industrial Crops and Products，2025，229：121050.
[63] Harman G E，Howell C R，Viterbo A，et al. *Trichoderma species*—opportunistic，avirulent plant symbionts.[J]. Nature Reviews Microbiology，2004，2(1)：43-56.
[64] 董夏伟. 烟草青枯病拮抗真菌的筛选、鉴定及活性产物研究[D]. 扬州：扬州大学，2011.
[65] 高苗，杨金广，刘旭，等. 一株裂解性青枯雷尔氏菌噬菌体的分离及生物学特性分析[J]. 中国农业科学，2015，48(7)：1330-1338.
[66] 苏靖芳，孙剑萍，顾刚，等. 烈性青枯雷尔氏菌噬菌体的分离与生物学特性分析[J]. 烟草科技，2017，50(10)：16-21.
[67] 张燕. 福建烟草青枯病发生的根际环境及专性噬菌体防效评价[D]. 北京：中国农业科学院，2023.
[68] 冯小虎，张文梅，徐婧，等. 一组靶向烟草青枯病的噬菌体鸡尾酒筛选与防控效果[J]. 生物技术通报，2025，41(11)：311-318.
[69] 蔡刘体，陆宁，代园凤，等. 烟草青枯菌裂解性噬菌体 φPB2 的稳定性分析及应用[J]. 中国生物工程杂志，2024，44(8)：78-84.
[70] 杨欢，余君，王昌军，等. 烟草青枯病生防菌 YH-22 抗病机制的初步研究[J]. 中国烟草科学，2014，35(3)：61-66.
[71] Hu Y，Li Y Y，Yang X Q，et al. Effects of integrated biocontrol on bacterial wilt and rhizosphere bacterial community of tobacco[J]. Scientific Reports，2021，11：2653.
[72] 刘艳霞，陶正朋，李想，等. 抗青枯病型根际促生菌(PGPR)菌群构建及其生物防控机制[J]. 微生物学报，2023，63(3)：1099-1114.
[73] 王静，赵廷昌，孔凡玉，等. 枯草芽孢杆菌 SH7 抑菌物质及其特性[J]. 植物保护学报，2007，34(4)：443-444.
[74] 陈倩倩. 烟草根际土壤拮抗放线菌 SA74 菌株活性代谢产物的研究[D]. 洛阳：河南科技大学，2019.
[75] Xue Y B，Yang M G，Li S H，et al. The antibiotic activity and mechanisms of active metabolites (*Streptomyces alboflavus* TD-1) against *Ralstonia solanacearum*[J]. Biotechnology Letters，2019，41(10)：1213-1222.
[76] 夏艳，徐茜，董瑜，等. 烟草青枯病菌拮抗菌的筛选、鉴定及生防特性研究[J]. 中国生态农业学报，2014，22(2)：201-207.
[77] 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.
[78] Van Loon L C，Bakker P A H M，Pieterse C M J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria[J]. Annual Review of Phytopathology，1998，36：453-483.
[79] Pieterse C M，Van Loon L. NPR1：the spider in the web of induced resistance signaling pathways[J]. Current Opinion in Plant Biology，2004，7(4)：456-464.
[80] 查兴平，李永杰，汪健康，等. 一株内生砖红镰刀菌促进烟草生长和增强青枯病抗性[J]. 菌物学报，2022，41(10)：1658-1671.
[81] Costa-gutierrez S B，Adler C，Espinosa-urgel M，et al. *Pseudomonas putida* and its close relatives：mixing and mastering the perfect tune for plants[J]. Applied Microbiology and Biotechnology，2022，106(9)：3351-3367.
[82] Bloemberg G V，Lugtenberg B J J. Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria[J]. Current Opinion in Plant Biology，2001，4(4)：343-350.
[83] 顾金刚，方敦煌，李天飞，等. 荧光假单胞杆菌 RB-42、RB-89 促烟草生长机理初探[J]. 植物营养与肥料学报，2002，8(4)：493-496.
[84] 施春兰，杨德伟，解紫薇，等. 贝莱斯芽孢杆菌 D-3A 可湿性粉剂研制及对烟草青枯病的防效[J]. 中国烟草科学，2025，46(6)：51-59.
[85] Buttimer C，Mcauliffe O，Ross R P，et al. Bacteriophages and bacterial plant diseases[J]. Frontiers in Microbiology，2017，8：34.

(责任编辑：刘庆松)