

网络出版时间:2019-01-14 09:36

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2019.07.017

网络出版地址:http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20190114.0935.034.html

解淀粉芽孢杆菌 FS6 在人参体内的定殖特性及 对人参诱导抗病性

王 雪,张丹妮,王春伟,陈 欣,杨丽娜,卢宝慧,高 洁

(吉林农业大学 植物保护学院,吉林 长春 130118)

【摘 要】【目的】明确解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)FS6 在人参体内的定殖规律及其在病原菌胁迫下对人参防御酶活性的影响,为揭示 FS6 诱导人参产生抗病性的诱导抗病机制奠定基础,进而为人参根部病害的绿色防控提供依据。【方法】采用抗生素标记法获得 FS6 菌株抗利福平的突变体菌株,采用灌根和叶面喷雾两种方法接种,研究 FS6 在人参植株体内及人参根际土壤中的定殖规律;采用灌根法,利用盆栽试验研究不同处理条件下 FS6 对人参抗病相关防御酶活性的影响。【结果】从含 300 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 利福平抗性平板上得到标记菌株,该标记菌株能在 NA 培养基上稳定生长,抗性丢失率为 0,且标记菌株与野生菌株的拮抗能力无明显差异。定殖试验结果表明,灌根和叶面喷雾两种接种方式下,FS6^{Rif} 菌株均能在人参植株各个部位及根际土壤中定殖,并能在人参体内转移。其中,灌根后 FS6^{Rif} 在土壤中的定殖量在处理第 1 天达到最大值,为 4.8×10^3 CFU/g;叶面喷雾后 FS6^{Rif} 在叶片中的定殖量在处理第 1 天达到最大值,为 3.2×10^3 CFU/g。FS6 发酵液处理后再接种人参根腐病菌,与其他 3 个处理相比,人参防御酶活性显著提高,CAT、POD 和 PPO 分别在 FS6 发酵液灌根处理后第 12、15 和 18 天达到峰值。【结论】FS6 菌株能够在人参植株体内稳定定殖并传导,且能在一定程度上诱导人参产生抗病性。

【关键词】 人参;解淀粉芽孢杆菌;诱导抗性;人参根腐病

【中图分类号】 S432.4⁺3

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2019)07-0125-06

Colonization and induced resistance of *Bacillus amyloliquefaciens* FS6 in ginseng

WANG Xue,ZHANG Danni,WANG Chunwei,CHEN Xin,

YANG Lina,LU Baohui,GAO Jie

(College of Plant Protection, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China)

Abstract:【Objective】 This study investigated the colonization and effects of *Bacillus amyloliquefaciens* FS6 on ginseng defense enzyme activities under pathogen stress to provide evidence for the further understanding induced resistance and green control of ginseng root disease.【Method】 Mutant strains of FS6 resistant to rifampin were screened and obtained using the antibiotic label method. The colonization of FS6 in ginseng was determined by the root irrigation and spraying methods. The effect of FS6 on activities of three defense enzymes of ginseng was then determined by pot experiment.【Result】 The marked strain was obtained from the resistant plating medium with rifampin of 300 $\mu\text{g}/\text{mL}$. The strain could grow steadily on the NA medium with the resistance loss rate of 0. The antagonism abilities of the marked strain had

【收稿日期】 2018-06-22

【基金项目】 国家重点研发计划项目(2018YFD0201100);农业部东北作物有害生物综合治理重点实验室开放基金项目(DB201505-KF01);吉林省科技发展计划项目(2018020-1003NY)

【作者简介】 王 雪(1981—),女,辽宁沈阳人,副教授,博士,主要从事植物病害生物防治研究。E-mail:wangxue813@126.com

【通信作者】 高 洁(1964—),女,吉林长春人,教授,博士,博士生导师,主要从事植物病害综合治理研究。

E-mail:jjegao115@126.com

no significant difference from the wild strains. The colonization trials showed that the labeled strains of FS6^{Rif} could efficiently colonize and transmit in ginseng and soil with two inoculation methods. The maximum density in soil was 4.8×10^3 CFU/g 1 d after root irrigation, and the maximum density in leaf was 3.2×10^3 CFU/g 1 d after spraying. Defense enzyme activity assay test showed that the activities of polyphenol oxide (PPO), peroxidase (POD) and catalase (CAT) in ginseng leaves were significantly increased after inoculation with *Fusarium solani* and FS6, and the peak values appeared at 12, 15 and 18 d after root irrigation, respectively. 【Conclusion】 *Bacillus amyloliquefaciens* FS6 could efficiently colonize and transmit in ginseng and could induce disease resistance of ginseng.

Key words: ginseng; *Bacillus amyloliquefaciens*; induced resistance; *Fusarium* root rot of ginseng

人参(*Panax ginseng* C. A. Mey.)为五加科人参属多年生宿根草本植物,具有益气补心、生津安神之功效,素有“百草之王”的美誉^[1]。人参栽培周期一般为 5~6 年,较长时间的连作和自毒作用使得人参根部病害发生严重,发病率在 20%左右,重者高达 70%以上,严重影响人参的产量和品质,削弱了我国人参产品在国际市场上的竞争力^[2-3]。目前,对于人参根部病害的防治仍然主要依靠化学药剂,而长期使用化学农药会导致病原菌抗药性的产生、人参产品农药残留超标、农药对环境的压力加大等一系列问题的出现,因此亟待寻求一种经济有效且对环境友好的防治方法。生物防治作为一种安全有效的防治手段,在人参病害防治中被广泛应用。

目前国内外关于人参根部病害生物防治的研究报道相对较少,已有的研究也主要集中在生防菌的筛选鉴定、田间防效测定及发酵条件优化等方面^[4-5]。Hartley 等^[6]报道用 10 余种常见土壤腐生真菌和细菌来防治人参根腐病。傅俊范等^[7]和周如军等^[8]从人参根际土壤中筛选到对人参锈腐病菌有拮抗活性的细菌 2 株,并对其进行了鉴定及最适发酵条件研究。孙卓等^[9]采用平板对峙法从人参根际土壤中筛选出 13 株对毁灭柱孢菌(*Cylindrocarpon destructans*)具有良好抑制作用的菌株。姜竹^[10]从人参根际土壤中筛选出 2 株对人参立枯丝核菌(*Rizoctonia solani*)和人参尖镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)具有拮抗作用的细菌菌株 B59 和 X1,并对其进行鉴定、发酵研究和抗菌物质分析。Byung 等^[11]研究了枯草杆菌 B-4228 对人参根腐病的抑制作用。

人参根际土壤中栖息着大量对人参病害有生防作用的有益微生物资源,这些有益微生物不仅可以在其生长发育过程产生多种拮抗或竞争性的代谢产物,而且还可以激活植物的防御反应使植物产生诱导抗病性,这些过程是通过防御酶系应答而实现,因

此,防御酶活力往往与抗病性呈正相关^[12-13]。同时,不同菌株田间定殖能力存在差异,生防菌株能否在植物根表及植株体内高效定殖是其发挥生防功能的重要前提。研究生防菌的环境适应性和定殖规律,有助于解析生防菌的作用机制,更好地发挥其生防功能。

解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*) FS6 是吉林农业大学植物病害综合治理实验室从人参根际土壤中分离得到的 1 株生防细菌,室内研究表明该菌株对人参主要病害病原菌具有较好的抑菌效果,同时对植物具有一定的促生能力。田间试验表明其能够有效防治人参根部病害,但对于生防菌株 FS6 的生防机制和定殖特性尚不明确。本试验采用灌根和叶面喷雾两种方法,研究 FS6 菌株在人参根、茎、叶和根际土壤中的定殖规律,以及在病原菌胁迫下 FS6 对人参防御酶活性的影响,为阐明解淀粉芽孢杆菌 FS6 与人参的互作机制、进一步揭示 FS6 诱导人参产生抗病性的诱抗机制奠定理论基础,进而推动该菌株的产业化开发与应用,为人参根部病害的绿色防控提供技术支持。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 供试菌株 解淀粉芽孢杆菌 FS6(*Bacillus amyloliquefaciens*)、人参根腐病菌(*Fusarium solani*),均由吉林农业大学植物病害综合治理实验室保存提供。

1.1.2 供试品种 三年生人参(大马牙),购自吉林省抚松县松江和镇。

1.1.3 供试药剂 利福平(Rif),邻苯二酚,20%三氯乙酸,0.02 mol/L KH_2PO_4 溶液,30%过氧化氢,0.1 mol/L 过氧化氢,Tris-HCl,磷酸二氢钠,磷酸氢二钠,愈创木酚等试剂,均购自 Sigma 和北京化工等生物试剂公司。

1.2 解淀粉芽孢杆菌 FS6 定殖特性

1.2.1 生防菌株 FS6 抗药性突变菌株的筛选 抗生素母液的配制:准确称取 5 g 利福平溶于适量甲醇溶液中,待利福平完全溶解后定容至 100 mL,即配制成质量浓度为 $5 \times 10^4 \mu\text{g/mL}$ 的利福平溶液,备用。

将供试菌株转入含 $5 \mu\text{g/mL}$ 利福平(Rif)的 NA 平板培养基上划线,于 28°C 培养 48 h。挑取可以生长的突变体菌株,再接入同一 Rif 质量浓度的 NA 培养基,传代 1 次后转入含 $10 \mu\text{g/mL}$ Rif 培养基上,利用同样方法直至筛选出能在质量浓度为 $300 \mu\text{g/mL}$ Rif 的 NA 培养基上稳定生长,且菌落形态、生理生化特性及对病原菌的拮抗作用等保持不变的突变体菌株。

1.2.2 标记菌株遗传稳定性 将标记菌株在 NA 培养基上连续传代 20 次后,接种在含有质量浓度为 $300 \mu\text{g/mL}$ 利福平的 NA 培养基上,观察其生长情况;从中挑取单菌落接种于 LB 培养基中,于 28°C , 160 r/min 培养 24 h,取菌液 $100 \mu\text{L}$ 涂布于 NA 培养基上,于 28°C 培养 24 h 后,随机挑取 100 个菌落点接到含 $300 \mu\text{g/mL}$ 利福平的 NA 培养基上, 28°C 培养 48 h,以抗性菌株所占百分比计算标记菌株的稳定性。

1.2.3 菌株发酵液的制备 将菌株 FS6 和抗性标记菌株 FS6^{Rif} 在 LB 液体培养基中于 28°C 、 180 r/min 振荡培养 24 h 活化得种子液。按 6% 接种量、装液量 50 mL/250 mL、摇床转速 140 r/min 、初始 pH 6.0、培养温度 28°C 、培养时间 12 h 的最优发酵条件在发酵培养基中进行培养,制得菌体浓度为 10^8 CFU/mL 的发酵液,备用。

1.2.4 抗利福平突变菌株定殖特性 将 50 mL 菌体浓度为 10^8 CFU/mL 的 FS6^{Rif} 发酵液灌根接种于人参根部,分别于接种后 1, 3, 7, 14, 21, 28, 35, 60 d 取样,以浇灌等量清水为对照,每处理重复 3 次,测定 FS6^{Rif} 在人参植株各个部位和土壤中的定殖情况。

将 30 mL 菌体浓度为 10^8 CFU/mL 的 FS6^{Rif} 发酵液均匀喷施于人参叶片表面,分别于接种后 1, 3, 7, 14, 21, 28, 35, 60 d 取样,以清水为对照,每个处理重复 3 次,测定 FS6^{Rif} 在人参植株各个部位和土壤中的定殖情况。

1.2.5 抗药性突变菌株的回收与计数 称取上述各处理植株样品 0.5 g ,经体积分数 75% 酒精浸泡 30 s 后,用质量分数 0.1% 升汞浸泡灭菌 5 min,再

用无菌水洗涤 6 次,取灭菌样品在 NA 平板上做印迹检验表面灭菌效果。将样品晾干后剪碎并加入 1 mL 无菌水磨碎,静置 10 min 后吸取上清液 $100 \mu\text{L}$ 做梯度稀释 10^{-1} , 10^{-2} , 10^{-3} ,分别取 $100 \mu\text{L}$ 上清液及稀释液涂布含 Rif($300 \mu\text{g/mL}$) 的 NA 培养基平板,每稀释浓度重复 3 次,置于 28°C 恒温箱中培养 24~48 h 后,统计菌落数。根据每皿出现菌落数折算为每克鲜组织中的细菌数(CFU/g)。

1.2.6 回收菌株的鉴定及拮抗作用测定 结合原始菌株的主要鉴定指标对回收菌株进行形态观察、生理生化鉴定和 16S DNA 序列分析,并测定回收菌株对病原真菌的拮抗活性。

1.3 解淀粉芽孢杆菌 FS6 对人参防御酶活性的影响

1.3.1 人参根腐病菌孢子悬浮液的制备 取在 PDA 平板上生长 5~7 d 的人参根腐病病菌,在无菌操作下,用直径 9 mm 的枪头取 2 个菌饼,放入装有 200 mL PDB 培养液的 500 mL 三角瓶中, 28°C 、 200 r/min 条件下摇床培养 72 h 后,用无菌水稀释成浓度为 $1 \times 10^7 \text{ CFU/mL}$ 的孢子悬浮液,备用^[14]。

1.3.2 盆栽试验设计 在吉林农业大学温室大棚中(大棚进行遮光处理),将三年生人参栽入盆中,每盆 3 株,进行正常的栽培管理。试验共设 4 个处理:① 10 mL FS6 发酵液灌根处理(FS6);② 10 mL 人参根腐病菌孢子悬浮液灌根处理(*F. s*);③ 先用 10 mL FS6 发酵液灌根处理,再接种人参根腐病菌(FS6 + *F. s*);④ 清水对照处理(CK)。每处理 3 次重复,分别在处理后 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21 d 取样测定防御酶活性。

1.3.3 防御酶活性测定 PPO 和 POD 活性测定分别参照汤绍虎等^[15]的邻苯二酚法和愈创木酚法;CAT 活性测定参照李仕飞等^[16]的分光光度法,试验设置 3 次重复。

1.4 数据分析

利用 Microsoft Office Excel 2013 对试验数据进行整理,利用 DPS 统计软件对整理后的数据进行分析。

2 结果与分析

2.1 解淀粉芽孢杆菌 FS6 的定殖特性

2.1.1 标记菌株遗传稳定性和拮抗活性 遗传稳定性试验结果表明,将标记菌株在 NA 培养基上连续传代 20 次后,随机挑取 100 个菌落点接到含 $300 \mu\text{g/mL}$ 利福平的 NA 培养基上,100 个菌落点均能

在含 300 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 利福平的 NA 培养基上稳定生长,抗性丢失率为 0,说明所获突变菌株 FS6^{Rif}具有很好的遗传稳定性。拮抗活性试验表明,标记菌株的特性与野生菌株相比未发生明显改变,且对人参根腐病菌的抑菌带宽度分别为 6.27 和 6.31 mm,抑菌效果几乎保持不变。

2.1.2 FS6^{Rif}在人参植株和根际土壤中的定殖动态

由图 1 可知,FS6^{Rif}发酵液灌根后,从第 1 天起就在人参根际土壤中检测到 FS6^{Rif},人参根中从第 3 天起,茎和叶从第 5~60 天均能在植株体内检测到 FS6^{Rif},且其在人参根、茎和叶内的定殖动态趋势基本一致,定殖量先呈逐渐上升趋势,到达峰值后下

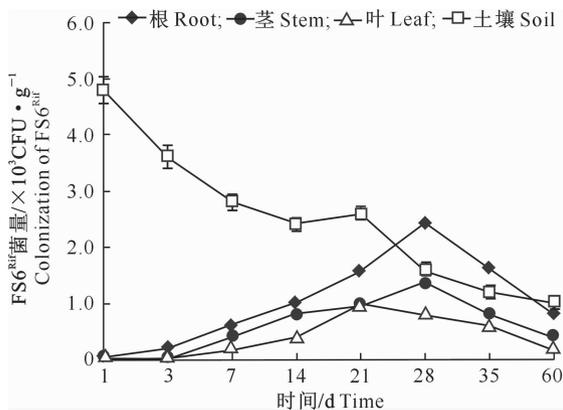


图 1 灌根处理后 FS6^{Rif}在人参根、茎、叶及土壤中的定殖动态

Fig. 1 Colonization of strain FS6^{Rif} in ginseng root, stem, leaf and soil after root irrigating with FS6^{Rif} fermentation broth

2.2 解淀粉芽孢杆菌 FS6 对人参防御酶活性的影响

2.2.1 PPO 活性 如图 3 所示,与清水处理相比,单独用 FS6 发酵液处理、单独用病原菌接种处理 PPO 活性变化平稳且处于较低水平;FS6 + *F. s* 处理 PPO 活性出现了明显变化,第 3~9 天内逐渐上升,第 9 天时达到 53.33 U/g,而后缓慢下降,第 12 d 后 PPO 又开始回升且在第 18 天时达到峰值 (81.67 U/g),分别是单独接种根腐病菌和清水对照的 2.03 倍和 1.63 倍。这说明在病原菌的胁迫下,FS6 有利于抗病相关酶 PPO 的积累,有助于植物对病原菌胁迫产生应答反应,对人参具有一定的诱导抗性。

2.2.2 POD 活性 如图 4 所示,FS6 灌根处理后,人参叶片中 POD 活性与对照相比明显升高,其中以 FS6 + *F. s* 处理组 POD 活性升高最为明显,分别在处理后第 6 天和第 15 天出现峰值,第 15 天 POD 活

性达到高峰 (380.67 U/g),为清水对照的 1.42 倍。与之相比,单独接种病原菌处理,人参叶片中 POD 活性与对照差异不明显,先后出现相同趋势的上升和下降交替,说明 FS6 对人参叶片中 POD 活性表达有明显的诱导和促进作用,在病原菌胁迫条件下,经 FS6 处理 POD 活性明显升高,使植株更容易产生对胁迫的应答。

2.2.3 CAT 活性 如图 5 所示,FS6 发酵液处理第 3~9 天,FS6 + *F. s* 处理与其他处理相比,人参 CAT 活性变化不明显,FS6 + *F. s* 处理 9 d 后,CAT 活性出现明显升高的趋势,在第 12 天和第 18 天出现 2 次高值 (36.82 和 22.107 U/g),分别是对照组的 9.36 倍和 2.51 倍,显著高于其他处理。表明 FS6 在没有病原菌胁迫条件下对人参 CAT 活性影响无显著影响,在病原菌胁迫下能诱导人参 CAT 活性提高,对人参具有诱导抗病的能力。

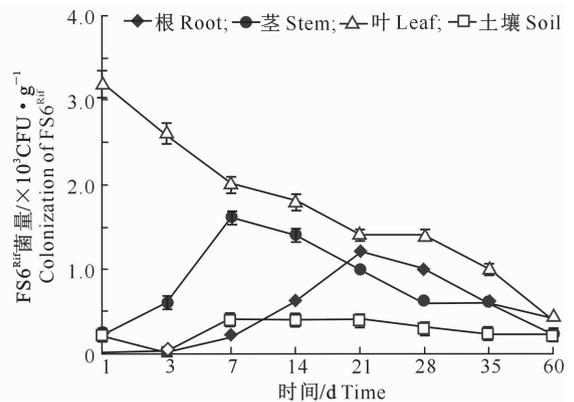


图 2 叶面喷雾后 FS6^{Rif}在人参根、茎、叶及土壤中的定殖动态

Fig. 2 Colonization of strain FS6^{Rif} in ginseng root, stem, leaf and soil after leaf spraying with FS6^{Rif} fermentation broth

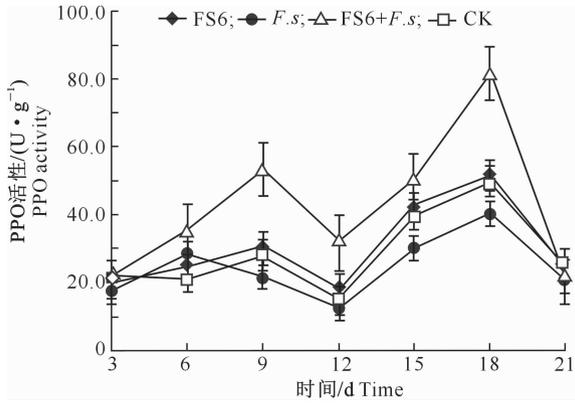


图3 FS6 发酵液对人参 PPO 活性的影响

Fig. 3 Effect of strain FS6 fermentation broth on PPO activity of ginseng

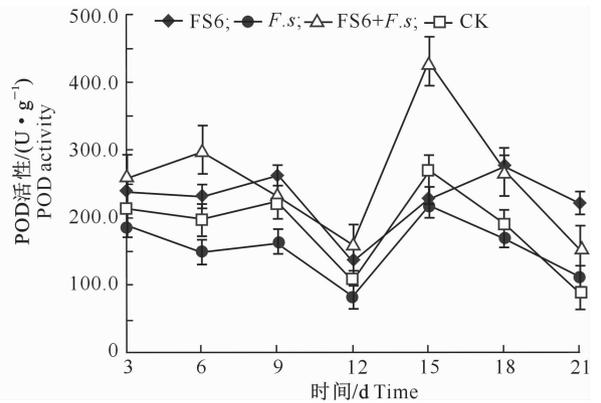


图4 FS6 发酵液对人参 POD 活性的影响

Fig. 4 Effect of strain FS6 fermentation broth on POD activity of ginseng

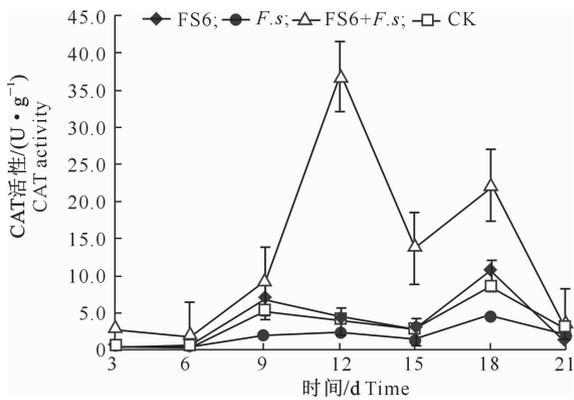


图5 FS6 发酵液对人参 CAT 活性的影响

Fig. 5 Effect of strain FS6 fermentation broth on CAT activity of ginseng

3 结论与讨论

解淀粉芽孢杆菌作为一种重要的生防菌,发挥其生防功能的一个重要前提是在植物体内快速稳定高效地定殖,已有学者对这方面做了相关的研究报道^[17-22]。前期研究发现,解淀粉芽孢杆菌 FS6 对人参根部病害表现出较高的生防活性,但将其开发成生防制剂应用于生产中防治人参根部病害,还需要进一步明确其在人参植株和根际土壤中的定殖特性。本研究采用利福平标记法对 FS6 菌株进行了抗生素标记,系统地研究了灌根和叶面喷雾两种处理方式下,FS6 在人参植株各个部位及根际土壤中的定殖规律。结果表明,FS6^{Rif} 菌株在人参上的定殖能力较强,在人参叶片中的最大定殖量可达 3.2×10^3 CFU/g,在人参根际土壤中的最大定殖量为 4.8×10^3 CFU/g,且可在人参不同组织部位快速定殖,并能在人参植株体内转移,这与杨洪凤等^[19]、谯天敏等^[20]关于解淀粉芽孢杆菌定殖特性的研究结

果相似,进一步说明 FS6 菌株具有作为生防菌的重要特征。

生防菌的生防机制包括产生拮抗物质、营养和位点的竞争、诱导植物系统抗性等多方面,其中诱导植物系统抗病性一直是芽孢杆菌生防机制中的重要组成部分。研究报道,解淀粉芽孢杆菌 FZB42-AK 分泌的 surfactin 在减轻稻瘟菌对黑麦草造成危害的同时,能够诱导黑麦草细胞出现多层次的 ISR 防卫反应,包括过氧化氢的积累、提高细胞壁和细胞质内过氧化物酶活性、胍胍质和酚类物质的积累以及诱导与过氧化物酶、苯丙氨酸解氨酶、脂氧合酶、防卫素等过量表达相关的典型过敏反应^[23],同时还发现 surfactin 与芽孢杆菌产生生物膜有关,而生物膜的形成又有利于生防菌的定殖^[24-25]。谷医林等^[26]研究发现,解淀粉芽孢杆菌 Lj1 可以通过影响黄瓜植株细胞内超氧化物歧化酶等一些与防御活动有关酶的活性,从而使黄瓜具有了对白粉病的抗性。本研究也发现类似现象。解淀粉芽孢杆菌 FS6 在人参植株体内能很好地发挥其诱导抗病性,FS6 + *F. s* 灌根处理后人参植株体内 PPO、POD 和 CAT 3 种防御酶的活性均明显升高,说明 FS6 有利于抗病相关酶的积累,有助于植物对病原菌胁迫产生应答反应,对人参具有一定的诱导抗性,这可能是解淀粉芽孢杆菌 FS6 防治人参根腐病的重要机制之一。有关解淀粉芽孢杆菌 FS6 的定殖机理和诱导抗性机制还有待于进一步深入研究,为实现该菌株的开发和应用提供技术支持。

[参考文献]

- [1] 何永明. 人参本草史考源 [J]. 中成药, 2001, 23(5): 384-387.
He Y M. Herbolical study of radix ginseng [J]. Chinese Traditional Patent Medicine, 2001, 23(5): 384-387.

- [2] 黄小芳. 人参根系分泌物及其自毒活性研究 [D]. 北京: 中国协和医科大学, 2009.
Huang X F. Study on ginseng root exudates and their autotoxicity [D]. Beijing: Peking Union Medical College, 2009.
- [3] 强薇, 郭帅, 张爱华, 等. 人参根际土壤中拮抗人参病害微生物的筛选 [J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(5): 76-81.
Qiang W, Guo S, Zhang A H, et al. Screening antagonistic microorganisms against ginseng diseases from *Panax ginseng* rhizosphere soil [J]. Journal of South China Agricultural University, 2014, 35(5): 76-81.
- [4] 杨依军, 武侠, 赵日丰. 人参、西洋参根病的生物防治 [J]. 特产研究, 1997(1): 30-33.
Yang Y J, Wu X, Zhao R F. Biological control of ginseng and American ginseng root disease [J]. Special Wild Economic Animal and Plant Research, 1997(1): 30-33.
- [5] 吴连举, 关一鸣, 逢世峰, 等. 利用拮抗微生物防治人参、西洋参土传病害研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2010, 38(28): 15630-15631, 15657.
Wu L J, Guan Y M, Pang S F, et al. Research progress on biological control of soil-borne diseases in ginseng and American ginseng by anti-microorganism [J]. Journal of Anhui Agri. Sci, 2010, 38(28): 15630-15631, 15657.
- [6] Hartley C. Damping-off in forest nurseries [M]. Washington D C: U S Dept of Agriculture, 1921: 934.
- [7] 傅俊范, 史会岩, 周如军, 等. 人参锈腐病生防细菌的分离筛选与鉴定 [J]. 吉林农业大学学报, 2010, 32(2): 136-139, 144.
Fu J F, Shi H Y, Zhou R J, et al. Isolation screening and identification of antagonistic bacteria against ginseng rusted root disease [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2010, 32(2): 136-139, 144.
- [8] 周如军, 傅俊范, 卯婷婷, 等. 人参锈腐病拮抗细菌 BS015 最适发酵条件研究 [J]. 吉林农业大学学报, 2011, 33(3): 278-282.
Zhou R J, Fu J F, Mao T T, et al. Optimal fermentation conditions of antagonistic bacterium strain BS015 against ginseng rust root rot [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2011, 33(3): 278-282.
- [9] 孙卓, 杨利民. 人参锈腐病生防细菌的筛选及鉴定 [J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(4): 536-542.
Sun Z, Yang L M. Screening and identification of antagonistic bacteria on *Cylindrocarpon destructans* (Zinss.) Scholtan [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2015, 31(4): 536-542.
- [10] 姜竹. 人参土传真菌病害的生物防治 [D]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2010.
Jiang Z. Biological control of ginseng soil-born fungi diseases [D]. Harbin: Heilongjiang University, 2010.
- [11] Byung D L, Hoon P. 枯草杆菌 B-4228 对人参根腐病的抑制作用 [J]. 人参研究, 2005, 20(4): 48.
Byung D L, Hoon P. Inhibition of *Bacillus subtilis* B-4228 to ginseng root rot [J]. Ginseng Research, 2005, 20(4): 48.
- [12] 齐爱勇, 赵绪生, 刘大群. 芽孢杆菌生物防治植物病害研究现状 [J]. 中国农学通报, 2011, 27(12): 277.
Qi A Y, Zhao X S, Liu D Q. Research of biological control in plant diseases by *Bacillus* spp. [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(12): 277.
- [13] 令利军, 冯蕾, 雷蕾, 等. 地衣芽孢杆菌 TG116 诱导黄瓜抗病性相关防御酶系的研究 [J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 2016, 52(1): 100-104.
Ling L J, Feng L, Lei L, et al. Induction of defense-related enzymes in cucumber roots by *Bacillus licheniformis* strain TG116 [J]. Journal of Northwest Normal University(Natural Science), 2016, 52(1): 100-104.
- [14] 齐希猛, 易润华, 曾涛, 等. 海洋细菌 TC-1 对香蕉防御酶活性的影响 [J]. 中国农学通报, 2012, 28(1): 223-227.
Qi X M, Yi R H, Zeng T, et al. Effect of antagonistic marine-born strain TC-1 on five major defensive enzymes in banana [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(1): 223-227.
- [15] 汤绍虎, 罗充. 植物生理学实验教程 [M]. 重庆: 西南大学出版社, 2012: 126-131.
Tang S H, Luo C. Experimental course on plant physiology [M]. Chongqing: Southwest China University Press, 2012: 126-131.
- [16] 李仕飞, 刘世同, 周建平, 等. 分光光度法测定植物过氧化氢酶活性的研究 [J]. 安徽农学通报, 2007, 13(2): 72-73.
Li S F, Liu S T, Zhou J P, et al. Measurement of catalase vigor in plants with spectrophotometry [J]. Anhui Agri Sci Bull, 2007, 13(2): 72-73.
- [17] Tan S Y, Jiang Y, Song S, et al. Two *Bacillus amyloliquefaciens* strains isolated using the competitive tomato root enrichment method and their effects on suppressing *Ralstonia solanacearum* and promoting tomato plant growth [J]. Crop Protection, 2013, 43: 134-140.
- [18] Weng J, Wang Y, Li J, et al. Enhanced root colonization and biocontrol activity of *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 by *abrB* gene disruption [J]. Applied Microbiology & Biotechnology, 2013, 97(19): 8823-8830.
- [19] 杨洪凤, 薛雅蓉, 余向阳, 等. 内生解淀粉芽孢杆菌 CC09 菌株在小麦叶部的定殖能力及其防治白粉病效果研究 [J]. 中国生物防治学报, 2014, 30(4): 481-488.
Yang H F, Xue Y R, Yu X Y, et al. Colonization of *Bacillus amyloliquefaciens* CC09 in wheat leaf and its biocontrol effect on powdery mildew disease [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2014, 30(4): 481-488.
- [20] 譙天敏, 张静, 冉晓潇, 等. 解淀粉芽孢杆菌在山茶叶中的定殖及对山茶灰斑病的防效 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2015, 43(10): 78-84.
Qiao T M, Zhang J, Ran X X, et al. Colonization of *Bacillus amyloliquefaciens* in camellia leaves and its control efficacy against camellia gray spot [J]. Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition), 2015, 43(10): 78-84.

- [19] Persson L, Bystrom P, Wahlstrom E. Cannibalism and competition in eurasian perch: population dynamics of an ontogenetic omnivore [J]. *Ecology*, 2000, 81(4): 1058-1071.
- [20] Rudolf V H W, Armstrong J. Emergent impacts of cannibalism and size refuges in prey on intraguild predation systems [J]. *Oecologia*, 2008, 157(4): 675-686.
- [21] Williamson J R, Neilsen W A. The influence of forest site on rate and extent of soil compaction and profile disturbance of skid trails during ground-based harvesting [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(8): 1196-1205.
- [22] Abrams P A, Ginzburg L R. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15(8): 337-341.
- [23] Wu X, Griffin J N, Xi X, et al. The sign of cascading predator effects varies with prey traits in a detrital system [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2015, 84(6): 1610-1617.
- [24] Salmon S, Geoffroy J J, Ponge J F. Earthworms and collembola relationships: effects of predatory centipedes and humus forms [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(3): 487-495.
- [25] Villani M G, Allee L L A, Diaz A, et al. Adaptive strategies of edaphic arthropods [J]. *Annual Review of Entomology*, 2003, 44(1): 233-256.
- [26] Eklöv P, Werner E E. Multiple predator effects on size-dependent behavior and mortality of two species of anuran larvae [J]. *Oikos*, 2000, 88(2): 250-258.
- [27] Curio E. The ethology of predation [M]. New York: Springer Science and Business Media, 2012: 1-259.
- [28] Hediger H. Wild animals in captivity [M]. London: Elsevier Science, 2013: 1-234.

(上接第 130 页)

- [21] 胡伟, 赵兰凤, 张亮, 等. 香蕉枯萎病生防菌 AF11 的鉴定及其定殖研究 [J]. *中国生物防治学报*, 2012, 28(3): 387-393.
Hu W, Zhao L F, Zhang L, et al. Identification and colonization of bacteria AF11 antagonistic against *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* Race 4, the pathogen of banana wilt disease [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2012, 28(3): 387-393.
- [22] 张楠, 吴凯, 沈怡斐, 等. 根际益生菌解淀粉芽孢杆菌 SQR9 在香蕉根表的定殖行为研究 [J]. *南京农业大学学报*, 2014, 37(6): 59-65.
Zhang N, Wu K, Shen Y F, et al. Investigation of the colonization patterns of plant growth-promoting rhizobacteria *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 on banana roots [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2014, 37(6): 59-65.
- [23] Rahman A, Uddin W, Wenner N G. Induced systemic resistance responses in perennial ryegrass against *Magnaporthe oryzae* elicited by semi-purified surfactin lipopeptides and live cells of *Bacillus amyloliquefaciens* [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2015, 16(6): 546-558.
- [24] Nihorimbere V, Fickers P, Thonart P, et al. Ecological fitness of *Bacillus subtilis* BGS3 regarding production of the surfactin lipopeptide in the rhizosphere [J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2009, 1(2): 124-130.
- [25] Bais H P, Fall R, Vivaneo J M. Biocontrol of *Bacillus subtilis* against infection of *Arabidopsis* roots by *Pseudomonas syringae* is facilitated by biofilm formation and surfactin production [J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(1): 307-319.
- [26] 谷医林, 王远宏, 常若葵, 等. 解淀粉芽孢杆菌 Lj1 诱导黄瓜抗白粉病的研究 [J]. *农药学报*, 2013, 15(3): 293-298.
Gu Y L, Wang Y H, Chang R K, et al. Characterization of powdery mildew resistance induced by *Bacillus amyloliquefaciens* Lj1 in cucumber [J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2013, 15(3): 293-298.