

doi:10.3969/j.issn.1000-6362.2024.02.006

陈一凡, 谢可欣, 樊雪琦, 等. 杨树溃疡病拮抗菌防治机制的研究进展[J]. 中国农业气象, 2024, 45(2): 170-177

杨树溃疡病拮抗菌防治机制研究进展*

陈一凡¹, 谢可欣¹, 樊雪琦¹, 刘西子¹, 张平冬¹, 丁昌俊², 国辉^{1**}, 耿兵^{3**}

(1. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083; 2. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 3. 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京 100081)

摘要: 随着杨树栽植面积不断扩大, 杨树溃疡病发生趋重, 对树木造成严重损害。杨树溃疡病主要防治手段为化学药剂, 但环境污染和病原菌耐药性等问题越发严重, 需开发无污染且防治有效的技术或策略。以植物根际微生态组学为研究手段, 可获得提升植物抗病能力的有益微生物。这些拮抗菌能够抑制溃疡病原菌的生长且无环境污染, 具有很好的生物防治潜力。鉴于此, 本综述主要探讨拮抗菌对防治杨树溃疡病的作用方式, 包括通过养分水分竞争和分泌抑菌物质抑制病原菌生长, 提高植物抗病性抵御病原菌侵染, 以及提高宿主自身的活性氧耐受性等机制。未来利用多组学手段, 将微生物培养与宏基因组学、代谢组学充分结合, 进一步探究拮抗菌的协同作用机制, 将有助于开发高效、稳定、环保的微生物菌剂; 同时, 寻找合适的纳米材料作为载体, 构建能最大限度发挥拮抗菌功能的菌剂体系, 也是未来生物控制剂研发的重要方向之一。

关键词: 拮抗菌; 杨树溃疡病; 生物防治; 作用机制

Research Progress on the Mechanisms of Controlling Poplar Canker by Antagonistic Microbes

CHEN Yi-fan¹, XIE Ke-xin¹, FAN Xue-qi¹, LIU Xi-zi¹, ZHANG Ping-dong¹, DING Chang-jun², GUO Hui¹, GENG Bing³

(1. College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; 3. Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Poplar is a major afforestation species which is widely planted worldwide. With the continuous expansion of poplar plant areas, the occurrence of poplar canker disease increased rapidly, causing serious damage to the trees. Currently, the major controlling method for poplar canker is chemical agents, but side effects such as environmental pollution and pathogen resistance are becoming more and more serious. There is an urgent need for developing effective non-polluting means to control the canker disease. By using microbiomes as a research tool, beneficial microorganisms that enhance plant disease resistance can be obtained. These antagonistic bacteria can inhibit the growth of canker pathogens without environmental pollution, and have good biological-control potential. This review mainly explores the role and mechanisms of antagonistic bacteria in the control of poplar canker, including inhibiting the growth of pathogenic bacteria through nutrient and water competition, secreting bacteriostatic substances, improving plant disease resistance to resist pathogen infection, and improving the host's own reactive oxygen species tolerance, in order to provide a theoretical basis for the development of efficient and

* 收稿日期: 2023-04-08

基金项目: “十四五”国家重点研发课题“杨树大径材高质林分立地品种精准适配研究”(2021YFD2201205); 国家级大学生创新创业训练计划资助项目(202110022017)

** 通讯作者: 国辉, 主要从事植物根际微生物生态、微生物修复技术的开发以及植物与微生物的互作机制研究, E-mail: guohuiya@126.com; 耿兵, 主要从事农业农村污染防治与环境修复研究, E-mail: gengbing2000@126.com
第一作者联系方式: 陈一凡, E-mail: chenylf1551@163.com

specific bacterial agents, and scientific prevention and control technology.

Key words: Antagonistic microbes; Poplar canker; Biocontrol; Mechanisms

杨树 (*Populus*) 在世界各地分布广泛, 生长速度快, 适应能力强, 且因其遗传背景丰富, 易于快速扩繁和遗传转化, 科学家已完成对其全基因组的测序, 并获得了较为饱和的遗传图谱, 是理想的木本模式植物^[1]。溃疡病是杨树主枝、树干等部位常发病害之一, 对幼树危害严重, 可导致其枝梢枯萎、减产, 甚至死亡^[2]。该病害已在欧洲、北美和亚洲等地发现, 并且其分布范围逐渐扩大。研究表明, 杨树溃疡病在湿润和温暖的气候条件下具有高发性^[3]。除了杨树, 溃疡病也存在松树、柏树等其他寄主植物上, 传播范围不断扩大, 增加了其对林业生态系统的潜在风险, 给林业生产造成了巨大的经济损失^[2-3]。此外, 由于杨树在河岸防护、土壤保持和生态修复等方面具有重要作用和广泛的应用, 因此, 杨树溃疡病还会对生态系统的稳定性和功能产生不可忽视的影响^[4]。

诱发杨树溃疡病的病原菌有细菌和真菌, 其中葡萄座腔菌 (*Botryosphaeria dothidea*) 是主要病原菌之一^[2], 其通过皮孔细胞间隙侵入杨树, 菌丝在侵入和累计过程中不断分泌果胶酶, 降解杨树细胞壁中的果胶质, 导致杨树细胞壁畸形, 加重溃疡病症^[2]。杨树溃疡病的传播途径主要包括风、降水、昆虫和人为因素等^[3,5]。风是主要传播途径之一, 病原孢子通过空气飘散侵入杨树受伤组织导致发病^[6]。降水途径是将病原孢子从感染树木传播到其他树木, 扩大传播范围^[7]。某些木虱、蚜虫和食叶等昆虫, 也进一步加剧了其传播范围和危害程度^[8]。树木剪枝、砍伐和运输等人为因素也是引起病原体传播的方式^[9]。目前, 中国在防治杨树溃疡病中, 主要采用喷施化学制剂为主, 如福美肿、退菌特、甲基托布津等。近年来, 因化学农药滥用、残留等对环境造成了极大污染, 病原菌对农药也产生了部分抗药性^[10]。因此, 绿色、高效、环保的抗性育种、生物防治的新型防治方法成为研究热点, 并广泛投入实际应用中。除利用细胞分裂素和溃疡病菌滤液诱导杨树抗性^[3]及选育抗病无性系外^[3], 还可通过定性或定量方法从植物根际微生态环境中确定利于植物生长和抗病的关键功能菌, 利用组学法有针对性地分离、鉴定和培养, 以期筛选具有拮抗功能的菌种资源^[11-12]。这些新型

功能菌具有生物防治功能, 可作为生防菌研发和使用^[4]。生防菌与化学农药相比, 具有专一性和持久性等特点, 能帮助植物提升抗病原菌侵染的能力^[5]。鉴于此, 本文结合杨树溃疡病防治现状及拮抗菌在生防领域的应用, 阐述拮抗菌防治溃疡病的作用机制, 系统总结拮抗菌在生防领域发挥的作用, 为杨树溃疡病生物防治手段提供参考。

1 拮抗菌防治杨树溃疡病的途径

拮抗作用是指细菌或真菌通过营养竞争或分泌酶、抗菌物质等方式抑制其附近病原体生长发育的作用^[10]。目前, 在农林领域, 促进作物生长、发挥生物防治功能的拮抗菌已成为化学药品的安全替代品^[3,5]。拮抗菌防治优势在于, 无有毒残留物、对环境友好、使用安全、便于运输和可经济生产^[13]。国内外许多研究表明, 某些乳酸菌可产生抗菌活性物质 (如双乙酰、芦丁、芦丁环等)、抗真菌化合物 (如丙酸盐、苯乳酸盐、环状二肽和 3-羟基脂肪酸等)、细菌素和细菌素类抑制物质, 均可用来抑制病原菌和腐败细菌的生长^[14]。木霉菌、酵母菌等真菌通过快速繁殖后与病菌竞争营养和生存空间或重寄生作用达到抑菌效果^[15]。由木霉菌研制出的商品制剂 Trichodex 已在欧洲和北美等 20 多个国家注册并推广应用, 其应用结果表明这种生物制剂能有效防治葡萄灰霉病^[16], 且具有广泛区域适应性。Wang 等^[17]研究发现在单一作物温室和田间实验中, 增加噬菌体鸡尾酒中的噬菌体种类可使番茄青枯病发生率降低 80%。此外, 研究发现多种微生物对杨树溃疡病菌有良好的拮抗作用。侧孢短芽孢杆菌 JX-5 (*Brevibacillus laterosporus* JX-5) 可分泌兼具抗真菌和抗细菌效果的广谱性非核糖体多肽 (Nonribosomal peptide, NRP), 对葡萄座腔菌等杨树溃疡病病原菌具有强烈的抑制作用^[18]。定殖于植物根际的链霉菌在其生长过程中可分泌多种裂解酶, 降解真菌细胞壁的甲壳素和纤维素, 从而抑制葡萄座腔菌的生长^[19]。黄绿木霉和枯草芽孢杆菌等微生物可降低病原菌中参与过氧化物酶体和剪接体通路的关键基因, 如 PEX19、前体 mRNA 剪接因子和剪接因子 3b 等表达, 从而抑制葡萄座腔菌菌丝的生长^[20]。

2 拮抗菌防治杨树溃疡病的机制

2.1 营养竞争

植物表面水分中的营养物质可被病原菌和拮抗微生物所共用,部分拮抗菌可与病原菌竞争其中的碳水化合物、氨基酸、维生素和矿物质等营养物质以及氧气和空间^[22]。在溃疡病造成的植物伤口部位,拮抗菌通过更强的竞争能力吸收了较多的营养物质,使病原体无法获得足够的营养而死亡^[23]。以拮抗性酵母菌对糖的竞争利用为例,杨树在其伤口部位会形成植物细胞外多糖基质,由于酵母菌生长速度较快且对糖的利用能力很强,会抑制病原菌对糖类物质的吸收和利用^[17,24]。由于糖的缺乏,杨树溃疡病菌的分生孢子萌发受阻,进而无法致病^[21]。在病原菌生长和感染过程中,铁元素(Fe^{3+})是影响最大的微量元素,拮抗菌对铁元素的竞争在病原菌生物防治中至关重要^[25]。铁是生物体内重要的微量元素之一,是细胞色素、其他血红素或非血红素蛋白和铁硫簇(Fe/S)的组成成分,作为细胞酶的辅助因子发挥作用^[6]。在铁限制条件下,拮抗菌可合成低分子量(500~1000Da)铁载体以竞争性地获得铁离子^[26]。铁载体是一种螯合物,通过与铁离子结合形成紧密而稳定的复合物,以此将铁元素输送到细胞中^[27]。根据结构基团分类,铁载体分为由细菌产生的儿茶酸盐和由酵母菌或细菌产生的羟基酯化合物^[28]。在对铁元素竞争中,荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)产生的铁载体对铁离子的吸收利用效果较强,用作生物控制剂抑制病原菌效果极为显著^[29]。酵母菌也可产生普切明酸(水溶性铁螯合剂)抑制苹果灰霉病菌、链格孢菌和青霉病菌的生长^[30-32]。

2.2 重寄生作用

重寄生作用是指拮抗微生物与真菌病原体菌丝附着,产生细胞外细胞壁溶解酶的能力^[33]。重寄生作用是拮抗菌与真菌病原菌的菌丝密切接触,二者相互识别后,拮抗菌分泌溶解真菌细胞壁的酶,最终在宿主体内主动生长,导致真菌宿主被完全杀死或其结构被破坏和裂解从而抑制病原菌的生长。Barge等^[34]在对枝孢霉菌研究中发现,粉红螺旋聚孢霉(*Clonostachys rosea*)可寄生在葡萄座腔菌等病原菌内,抑制其生长。但另一项研究发现,当粉红螺旋聚孢霉与病原菌共同培养时,前者菌丝与后者紧密相连共同生长,在菌丝顶端形成膨胀乳头状结构,拮抗菌菌丝体中出现特殊钩状结构寄生到病原菌细

胞中,将其作为营养源,最终完全破坏宿主细胞^[35]。

2.3 抗生素现象

抗生素现象是指拮抗菌分泌的化学物质能抑制或杀死近距离的潜在病原体^[18,23]。部分拮抗菌通过产生抗生素来抑制病原体的生长^[28]。许多细菌属,如芽孢杆菌、假单胞菌、链霉菌、伯克霍尔德菌、潘托拉菌(*Pantoea*)等都可参与抗生素生产^[10]。抗生素类化合物可以通过多种机制抑制真菌病原体的生长和发展,包括抑制细胞壁合成、破坏和改变细胞膜结构以及阻止蛋白质合成中核糖体小亚单位上启动复合物的形成^[36]。如枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)可产生广泛的次级代谢产物,促进植物生长并抑制病原菌的生长繁殖,具有强烈抗菌特性的非核糖体肽的次级代谢物,可导致细胞裂解,在真菌膜上形成孔隙抑制某些酶或细菌蛋白质的合成^[37]。

2.4 分泌抗菌挥发性化合物(Volatile compounds, VOCs)

拮抗菌还会产生抗真菌的代谢物,其中 VOCs 在抑制真菌病原体生长方面也发挥了重要作用^[38]。VOCs 是液体有机物质,常温常压下快速挥发成为气相状态,一般包括烯烃、醇、酮、酯及萜类物质等^[39]。Liu 等研究发现,死亡的谷芽孢杆菌(*Bacillus vallismortis*)和高地芽孢杆菌(*Bacillus altitudinis*)分泌的 VOCs 可对核果褐腐病菌产生显著抑菌效果,抑菌率分别达 80%和 68%^[40];芽孢杆菌 XK29 产生的 VOCs 可抑制甘薯黑斑病菌的孢子形成和萌发,并改变病原菌的细胞形态,抑制病原菌生长^[41];枯草芽孢杆菌产生的 VOCs 对番茄早疫病菌及炭疽病菌等多种植物病原菌均有显著抑制效果^[42-43]。此外,VOCs 易造成病原体菌丝形态异常,如细胞空泡化、膜渗透性改变和菌丝膨胀,导致分生孢子萌发被抑制以及其附壁形成。部分 VOCs 还会影响病原菌基因表达,使病原菌分生孢子相关功能的基因转录表达水平下调,从而影响病原菌孢子的产生^[44]。

2.5 分泌酶

分泌降解细胞成分的酶是各种拮抗菌抑制病原体的共同途径之一^[45]。在营养缺乏条件下增加拮抗菌分泌降解细胞酶含量,以降解宿主病原体细胞,利用宿主细胞释放的碳源和氨基酸等作为营养物质,维持自身生长发育,最终导致病原菌死亡。几丁质酶、葡聚糖酶、脂肪酶和蛋白酶在拮抗菌菌体内较为常见^[21]。真菌细胞壁由几丁质和葡聚糖等糖

类化合物组成, 与细胞壁蛋白结合, 为细胞提供机械强度和结构完整性^[46]。几丁质是由 N-乙酰葡萄糖胺的 β -1-4 糖苷键组成的线性聚合化合物, 葡聚糖作为填充材料, 占总细胞壁的 50%~60%。因此, 葡聚糖酶和几丁质酶作为理想的生物控制剂, 可降解真菌细胞壁。在病原菌存在情况下, 拮抗菌中可检测到几丁质酶表达^[47]。目前, 细菌中几丁质酶已被证实其可抑制植物病原真菌生物控制活性, 作为未来生物杀虫剂、抗性育种和转基因植物的目标基因编码的酶, 应用潜力巨大^[48]。

细胞壁蛋白以糖蛋白形式存在, 占总细胞壁 20%~30%^[49]。在拮抗菌产生细胞外水解酶, 如甲壳素酶、壳聚糖酶、葡聚糖酶、纤维素酶和/或蛋白酶等作用下, 病原真菌细胞壁解体有助于病原菌生物防控^[50]。部分裂解酶还能阻碍病原体孢子的发芽, 拉长芽管并破坏卵孢子, 抑制病原菌萌发和繁殖^[45]。

2.6 启动植物系统性抵抗

在植物表面应用微生物生物控制剂, 可诱发植物体产生对入侵病原菌的系统性抗性^[51]。这种诱导效应会引起宿主生化和分子防御反应, 如丝裂原激活的蛋白激酶 (MAPK) 信号途径, MAPK 级联信号途径一般包括至少 3 个激酶, 即 MAPKs、MAPKKs (MAPK kinases) 和 MAPKKKs (MAPKK kinases)。级联的每一个层次由一个小的基因家族编码组成, 通常具有相似或部分重叠功能, 使信号传导过程多样化^[51-52]。在对刺激反应中, MAPK 级联中最顶端激酶 MAPKKKs 的激活, 导致下游 MAPKKs 的磷酸化和激活。被激活的 MAPKKs 反过来磷酸化和激活 MAPKs, 即 MAPK 级联中的底层激酶。被激活 MAPKs 可以磷酸化转录因子、蛋白激酶、其他酶和结构蛋白等多个下游底物, 开启细胞相应刺激的一系列生理化学反应^[52]。研究表明, 受到生物和非生物胁迫的不同植物物种中, 以拟南芥为例, 两种 MPK3 和 MPK6 编码 MAPKs 被激活^[52-53]。植物通过核苷酸结合的富含亮氨酸重复蛋白 (Nucleotide-binding leucine-rich repeat, NLR) 识别病原体效应物, 激活 MKK3/MKKK5-MKK4/MKK5-MPK3/MPK6 和 MEKK1-MKK1/MKK2-MPK4/MPK11 两个 MAPK 级联。受体样细胞质激酶 (RLCKs) 是 MAPK 级联中将模式识别受体 (Pattern recognition receptor, PRR) 和 NLRs 与 MAPKKKs 连接起来的关键成分。被激活的 MAPKs 对各种 MAPK 底物的磷酸化, 导致各

种植物防御反应^[53] (图 1)。

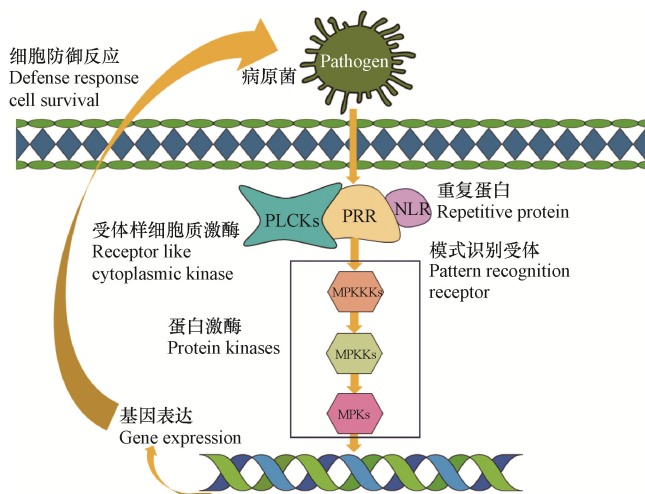


图1 MAPK 级联信号途径在植物防御反应中的调控机制

Fig. 1 The regulatory mechanism of MAPK cascade signaling pathway in plant defense response

此外, 施用微生物生物控制剂的植物体还可激活其它多种防御反应, 如产生活性氧 (ROS) 抑制病原菌的生长发育^[39]。通过苯丙酸途径、十八烷途径进行萜类和植物蛋白的生物合成, 生产植物蛋白和 PR-蛋白, 加强酚类化合物积累, 连接和修复感染部位^[4,10]; 通过形成糖蛋白、木质素、胍胍体和其他酚类聚合物加强宿主植物细胞壁的防御能力^[10]。

2.7 其他机制

拮抗菌还具有其他备用机制, 如提高宿主自身的活性氧 (ROS) 耐受性、减轻对宿主的氧化损伤、促进生物膜形成等。在果实表面和伤口额外施用拮抗微生物, 可缓解果实组织中产生的 ROS 氧化应激。这些菌株对成熟水果中产生的高水平 ROS 有耐受性^[54]。部分生防酵母菌可分泌抗真菌物质, 如 2-苯乙醇 (2-phenylethanol, PEA) ^[21]。PEA 增加会影响病原菌的过氧化物酶活性、自噬调节、磷脂酰肌醇信号系统、内质网蛋白质加工、脂肪酸代谢的基因的表达等生化过程, 抑制病原菌的 DNA 复制和氨基酸合成, 进而影响其细胞周期抑制病原菌的生长^[48,55]。

3 结论与展望

病原菌对化学合成农药抗性的增强, 以及施药林木中存在的有毒残留物是使用化学农药防治杨树溃疡病中存在的主要问题。现阶段防治杨树溃疡病研究工作中, 不依赖或尽可能少地依赖化学农药的生态友好防治技术被列为优先事项^[56], 过去几十年里, 杨树溃疡病防治中使用生物和综合方法已取得

了相当大的进展^[3,5]。根际微生物组作为植物的“第二基因”，对植物的生长、发育和抗病能力都起到重要作用^[4]。近年来，基因组学、代谢组学和转录组学等组学和多组学关联技术的应用揭示了根际微生物的作用机制，为植物促生菌剂开发奠定了基础。如代谢组学技术被用于研究拮抗菌与病原菌之间的代谢竞争和互作机制。Berendsen 等^[57]利用转录组学技术揭示了拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 在对抗霜霉病原菌 (*Hyaloperonospora arabidopsidis*) 的叶片防御激活过程中，根际中特异性地促进了三种细菌的生长；Huang 等^[58]利用代谢组技术构建了拟南芥根部三萜类物质的生物合成网络，揭示了途径代谢产物对根际微生物群落成员的选择性生长调控活性，以及细菌对其的生化转化和利用，支持生物合成网络在塑造拟南芥特定根际微生物群落中的作用。但目前的研究大多针对单一机制解析，导致微生物间促生协同机制尚不明确，不同机制的相对贡献有待阐明，因此利用多组学手段，将微生物培养与宏基因组学、代谢组学充分结合，进一步探究拮抗菌的协同作用机制，有助于开发高效、稳定、环保的微生物菌剂。

拮抗菌对其发挥拮抗作用的环境条件有较高需求，如 pH 值、温度和湿度等。微生物拮抗剂的生物控制效率相对低于合成农药的效率^[59]。研究表明，纳米铁-微生物耦合体系中微生物生长水平显著高于单一微生物体系，纳米铁通过还原产生的铁离子为微生物生长提供营养，还原过程中产生的电子为微生物生长提供能量^[60]。一方面纳米粒子具有丰富的活性位点和巨大的比表面积，可有效吸附拮抗菌并促进其生长^[61]；另一方面纳米离子也可有效应用于液体中，方便制成拮抗菌喷剂。因此，寻找合适的纳米材料作为载体，构建能最大限度发挥拮抗菌功能的菌剂体系，是未来生物控制剂研发的重要方向之一。随着拮抗菌剂作为杨树溃疡病综合管理方法的组成部分被公众广泛接受，其大规模生产和应用有望得到推动。

为了开发商业上成功的、可行的和经济的生物控制产品，还需进一步探索对不同作物显示广谱抑菌效果的拮抗菌剂；其次，尽管拮抗菌能对杨树溃疡病产生一定拮抗作用，但应用单一拮抗菌作为生物控制剂，不足以达到稳定水平，还需探索不同拮抗菌组合，探明不同拮抗菌协同作用机制，以进一

步提高防治效率；最后还需开发低成本的大规模扩繁方式和拮抗菌剂配方，实现商业应用和推广。

参考文献 References

- [1] Hofmeister B T, Denkena J, Colome-Tatche M, et al. A genome assembly and the somatic genetic and epigenetic mutation rate in a wild long-lived perennial *Populus trichocarpa* [J]. *Genome Biol*, 2020, 21(1): 259.
- [2] Li Y, Zhang W, Sun N, et al. Identification and functional verification of differences in phenolic compounds between resistant and susceptible populus species [J]. *Phytopathology*, 2020, 110(4): 805-812.
- [3] 孙美玲, 黄麟, 叶建仁, 等. 我国用材林主要真菌病害致病机制及内生菌对病害的生防作用 [J]. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 2022, 46(6): 225-232.
Sun M L, Huang L, Ye J R, et al. Advances on pathogenic mechanisms and endophytes-employed biological control of fungal diseases on major timber forests in China [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2022, 46(6): 225-232. (in Chinese)
- [4] 李梦洁, 李占彪, 周思含, 等. 植物根际微生物调控根系构型研究 [J]. *中国农业气象*, 2021, 42(11): 895-904.
Li M J, Li Z B, Zhou S H, et al. Advances in the root system architecture regulated by plant rhizosphere microorganisms [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2021, 42(11): 895-904. (in Chinese)
- [5] 陈越渠, 刘庆珍, 李立梅, 等. 杨树溃疡病拮抗链霉菌的筛选及鉴定 [J]. *林业科学*, 2021, 57(7): 92-100.
Chen Y Q, Liu Q Z, Li L M, et al. Screening and identification of antagonistic *Streptomyces* for biocontrol of poplar canker [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2021, 57(7): 92-100. (in Chinese)
- [6] Jeger M, Bragard C, Caffier D, et al. Pest categorisation of *Entoleuca mammata* [J]. *EFSA J*, 2017, 15(7): e4925.
- [7] Chaisiri C, Liu X, Lin Y, et al. Diaporthe citri: a fungal pathogen causing melanose disease [J]. *Plants (Basel)*, 2022, 11(12): 1600.
- [8] Ruess R W, Winton L M, Adams G C. Widespread mortality of trembling aspen (*Populus tremuloides*) throughout interior alaskan boreal forests resulting from a novel canker disease [J]. *PLoS One*, 2021, 16(4): e250078.
- [9] Tabima J F, Sondreli K L, Kerio S, et al. Population genomic analyses reveal connectivity via human-mediated transport

- across populus plantations in north america and an undescribed subpopulation of *Sphaerulina musiva*[J]. *Mol Plant Microbe Interact*,2020,33(2):189-199.
- [10] Dukare A S,Paul S,Nambi V E,et al.Exploitation of microbial antagonists for the control of postharvest diseases of fruits: a review[J]. *Crit Rev Food Sci Nutr*,2019,59(9):1498-1513.
- [11] Li X,Liu Y,Wang Z,et al.Microbiome analysis and biocontrol bacteria isolation from rhizosphere soils associated with different sugarcane root rot severity[J]. *Front Bioeng Biotechnol*,2022,10:1062351.
- [12] Orozco-Mosqueda M,Rocha-Granados M,Glick B R,et al.Microbiome engineering to improve biocontrol and plant growth-promoting mechanisms[J]. *Microbiol Res*,2018,208:25-31.
- [13] Gomez-Lama C C,Wentzien N M,Zorrilla-Fontanesi Y,et al.Impacts of the biocontrol strain *Pseudomonas simiae* picf7 on the banana holobiont:alteration of root microbial co-occurrence networks and effect on host defense responses[J]. *Front Microbiol*,2022,13:809126.
- [14] Li M,Song Z,Li Z,et al.Populus root exudates are associated with rhizosphere microbial communities and symbiotic patterns[J]. *Front Microbiol*,2022,13:1042944.
- [15] Wang S,Ruan C,Yi L,et al.Biocontrol ability and action mechanism of *Metschnikowia citriensis* against *Geotrichum citri-aurantii* causing sour rot of postharvest citrus fruit[J]. *Food Microbiol*,2020,87:103375.
- [16] Restuccia C,Giusino F,Licciardello F,et al.Biological control of peach fungal pathogens by commercial products and indigenous yeasts[J]. *J Food Prot*,2006,69(10):2465-2470.
- [17] Wang X,Wei Z,Yang K,et al.Phage combination therapies for bacterial wilt disease in tomato[J]. *Nat Biotechnol*,2019,37(12):1513-1520.
- [18] Jiang H,Wang X,Xiao C,et al.Antifungal activity of *Brevibacillus laterosporus jx-5* and characterization of its antifungal components[J]. *World J Microbiol Biotechnol*,2015,31(10):1605-1618.
- [19] Vurukonda S,Giovanardi D,Stefani E.Plant growth promoting and biocontrol activity of *Streptomyces* spp. as endophytes[J]. *Int J Mol Sci*,2018,19(4),952.
- [20] Ayswaria R,Vasu V,Krishna R.Diverse endophytic *Streptomyces* species with dynamic metabolites and their meritorious applications: a critical review[J]. *Crit Rev Microbiol*,2020,46(6):750-758.
- [21] Freimoser F M,Rueda-Mejia M P,Tilocca B,et al.Biocontrol yeasts:mechanisms and applications[J]. *World J Microbiol Biotechnol*,2019,35(10):154.
- [22] Ming X,Wang Y,Sui Y.Pretreatment of the antagonistic yeast, *Debaryomyces hansenii*, with mannitol and sorbitol improves stress tolerance and biocontrol efficacy[J]. *Front Microbiol*,2020,11:601.
- [23] Sabaghian S,Braschi G,Vannini L,et al.Isolation and identification of wild yeast from *Malaysian grapevine* and evaluation of their potential antimicrobial activity against grapevine fungal pathogens[J]. *Microorganisms*,2021,9(12),2582.
- [24] Zhimo V Y,Biasi A,Kumar A,et al.Yeasts and bacterial consortia from kefir grains are effective biocontrol agents of postharvest diseases of fruits[J]. *Microorganisms*,2020,8(3):428.
- [25] Gupta M,Outten C E.Iron-sulfur cluster signaling: the common thread in fungal iron regulation[J]. *Curr Opin Chem Biol*,2020,55:189-201.
- [26] Kramer J,Ozkaya O,Kummerli R.Bacterial siderophores in community and host interactions[J]. *Nat Rev Microbiol*,2020,18(3):152-163.
- [27] Mishra A K,Baek K H.Salicylic acid biosynthesis and metabolism:a divergent pathway for plants and bacteria[J]. *Biomolecules*,2021,11(5),705.
- [28] Zhang Y,Ren J,Wang W,et al.Siderophore and indolic acid production by *Paenibacillus triticioli bj-18* and their plant growth-promoting and antimicrobe abilities[J]. *Peer J*,2020,8:e9403.
- [29] Trapet P,Avoscan L,Klinguer A,et al.The pseudomonas fluorescens siderophore pyoverdine weakens *Arabidopsis thaliana* defense in favor of growth in iron-deficient conditions[J]. *Plant Physiol*,2016,171(1):675-693.
- [30] Marsico A D,Velenosi M,Perniola R,et al.Native vineyard non-saccharomyces yeasts used for biological control of botrytis cinerea in stored table grape[J]. *Microorganisms*,2021,9(2),457.
- [31] Oro L,Feliziani E,Ciani M,et al.Volatile organic compounds from *Wickerhamomyces anomalus*, *Metschnikowia pulcherrima* and *Saccharomyces cerevisiae* inhibit growth of decay causing fungi and control postharvest diseases of

- strawberries[J].Int J Food Microbiol,2018,265:18-22.
- [32] Turkel S,Korukluoglu M,Yavuz M.Biocontrol activity of the local strain of *Metschnikowia pulcherrima* on different postharvest pathogens[J].Biotechnol Res Int,2014,2014: 397167.
- [33] Zeng F,Gong X,Hamid M I,et al.A fungal cell wall integrity-associated map kinase cascade in *Coniothyrium minitans* is required for conidiation and mycoparasitism[J].Fungal Genet Biol,2012,49(5):347-357.
- [34] Barge E G,Leopold D R,Rojas A,et al.Phylogenetic conservatism of mycoparasitism and its contribution to pathogen antagonism[J].Mol Ecol,2022,31(10):3018-3030.
- [35] Hasan R,Lv B,Uddin M J,et al.Monitoring mycoparasitism of *Clonostachys rosea* against *Botrytis cinerea* using gfp[J].J Fungi (Basel),2022,8(6):567.
- [36] Pang Z,Raudonis R,Glick B R,et al.Antibiotic resistance in *Pseudomonas aeruginosa*:mechanisms and alternative therapeutic strategies[J].Biotechnol Adv,2019,37(1):177-192.
- [37] Kiesewalter H T,Lozano-Andrade C N,Wibowo M,et al.Genomic and chemical diversity of *Bacillus subtilis* secondary metabolites against plant pathogenic fungi[J].mSystems,2021,6(1):e00770-20.
- [38] Sheikh T,Zhou D,Haider M S,et al.Volatile organic compounds from *Pythium oligandrum* play a role in its parasitism on plant-pathogenic *Pythium myriotylum*[J].Appl Environ Microbiol,2023,89(2):e203622.
- [39] Liu A,Zhang P,Bai B,et al.Volatile organic compounds of endophytic *Burkholderia pyrrocinia* strain jk-sh007 promote disease resistance in poplar[J].Plant Disease,2020,104(6): 1610-1620.
- [40] Liu C,Yin X,Wang Q,et al.Antagonistic activities of volatiles produced by two bacillus strains against *Monilinia fructicola* in peach fruit[J].J Sci Food Agric,2018,98(15): 5756-5763.
- [41] Xu M,Guo J,Li T,et al.Antibiotic effects of volatiles produced by *Bacillus tequilensis* xk29 against the black spot disease caused by *Ceratocystis fimbriata* in postharvest sweet potato[J].J Agric Food Chem,2021, 69(44):13045-13054.
- [42] Wang K,Qin Z,Wu S,et al.Antifungal mechanism of volatile organic compounds produced by *Bacillus subtilis* cf-3 on *Colletotrichum gloeosporioides* assessed using omics technology[J].J Agric Food Chem,2021,69(17): 5267-5278.
- [43] Zhang D,Qiang R,Zhao J,et al.Mechanism of a volatile organic compound(6-methyl-2-heptanone) emitted from *Bacillus subtilis* zd01 against *Alternaria solani* in potato[J].Front Microbiol,2021,12:808337.
- [44] Zhou M,Li P,Wu S,et al.*Bacillus subtilis* cf-3 volatile organic compounds inhibit *Monilinia fructicola* growth in peach fruit[J].Front Microbiol,2019,10:1804.
- [45] Khaled A E A E.Rhizosphere-competent isolates of Streptomycete and non-Streptomycete actinomycetes capable of producing cell-wall-degrading enzymes to control *Pythium aphanidermatum* damping-off disease of cucumber[J].Botany,2006, 84(2):211-222.
- [46] van de Veerdonk F L,Gresnigt M S,Romani L,et al. *Aspergillus fumigatus* morphology and dynamic host interactions[J].Nat Rev Microbiol,2017,15(11):661-674.
- [47] Veliz E A,Martinez-Hidalgo P,Hirsch A M.Chitinase-producing bacteria and their role in biocontrol[J].AIMS Microbiol,2017,3(3):689-705
- [48] Lv C,Gu T,Ma R,et al.Biochemical characterization of a gh19 chitinase from *Streptomyces alfalfae* and its applications in crystalline chitin conversion and biocontrol[J].Int J Biol Macromol,2021,167:193-201.
- [49] Gow N,Latge J P,Munro C A.The fungal cell wall: structure, biosynthesis, and function[J].Microbiol Spectr,2017,5(3). FUNK00352016..
- [50] Zhang H,Serwah B N,Ngolong N G,et al.Unravelling the fruit microbiome: the key for developing effective biological control strategies for postharvest diseases[J].Compr Rev Food Sci Food Saf,2021,20(5):4906-4930.
- [51] Romanazzi G,Feliziani E,Sivakumar D.Chitosan, a biopolymer with triple action on postharvest decay of fruit and vegetables: eliciting, antimicrobial and film-forming properties[J].Front Microbiol,2018,9:2745.
- [52] Wang W,Feng B,Zhou J M,et al.Plant immune signaling: advancing on two frontiers[J].J Integr Plant Biol,2020,62 (1):2-24.
- [53] Zhang M,Zhang S.Mitogen-activated protein kinase cascades in plant signaling[J].J Integr Plant Biol,2022, 64(2):301-341.
- [54] Guo H, Ji J, Wei K, et al. Mapk/ap-1 and ros participated in ratio- and time-dependent interaction effects of deoxynivalenol

- and cadmium on ht-29 cells[J].Food Chem Toxicol,2021, 148:111921.
- [55] Liu P,Cheng Y,Yang M,et al.Mechanisms of action for 2-phenylethanol isolated from *Kloeckera apiculata* in control of penicillium molds of citrus fruits[J].BMC Microbiol,2014,14:242.
- [56] Morales-Cedeno L R,Orozco-Mosqueda M,Loeza-Lara P D,et al.Plant growth-promoting bacterial endophytes as biocontrol agents of pre- and post-harvest diseases: fundamentals,methods of application and future perspectives [J].Microbiol Res,2021,242:126612.
- [57] Berendsen R L,Vismans G,Yu K,et al.Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium[J]. ISME J,2018,12(6):1496-1507.
- [58] Huang A C,Jiang T,Liu Y X,et al.A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota[J]. Science,2019,364(6440).
- [59] Vikram A,Callahan M T,Woolston J W,et al.Phage biocontrol for reducing bacterial foodborne pathogens in produce and other foods[J].Curr Opin Biotechnol,2022, 78:102805.
- [60] 周华晶,徐东,黎良浩,等.纳米铁-微生物耦合体系去除废水中的三氯生[J].化工环保 2022,42(3):262-267.
- Zhou H J,Xu D,Li L H,et al.Removal of triclosan from wastewater by nano iron-microorganism coupling system [J].Environmental Protection of Chemical Industry,2022, 42(3):262-267.(in Chinese)
- [61] 万红友,阎靖炜,郭丛,等. Cu/Fe-MOF 复合材料在水处理过程应用研究进展[J].水处理技术,2022,48(11):1-7.
- Wan H Y,Yan J W,Guo C,et al.A critical review of Cu/Fe-MOF composite materials applied in the water treatment process and its prospect[J].Technology of Water Treatment,2022,48(11):1-7.(in Chinese)