

周冬梅, 何亮亮, 李伟山, 等. 荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) MF11 对根结线虫病的防效评价[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(2): 326-332.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2021.02.007

## 荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) MF11 对根结线虫病的防效评价

周冬梅<sup>1</sup>, 何亮亮<sup>1,2</sup>, 李伟山<sup>1,3</sup>, 冯 辉<sup>1</sup>, 赵 敏<sup>1</sup>, 纠 敏<sup>3</sup>, 魏利辉<sup>1,2</sup>

(1.江苏省农业科学院植物保护研究所, 江苏 南京 210014; 2.南京农业大学植物保护学院, 江苏 南京 210095; 3.河南科技大学食品与生物工程学院, 河南 洛阳 471023)

**摘要:** 在根结线虫危害严重的番茄田块采集健康植株的根际, 从中分离并筛选对根结线虫病具有防治作用的生防菌株。采用稀释分离法以及离体试验获得 16 株能显著杀灭南方根结线虫二龄线虫(J2)的菌株, 其中菌株 MF11 对 J2 的致死率最高。基于生理生化分析、*gyrB* 和 *16S rRNA* 基因碱基序列比对, 确定菌株 MF11 为荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)。菌株 MF11 发酵液浸泡番茄幼苗 24 h 后, J2 在番茄根尖的聚集数量显著减少, 侵入番茄根尖的虫量下降 80.65%, 表明菌株 MF11 可降低 J2 对番茄的侵染力。温室试验结果表明, 菌株 MF11 发酵液处理可以显著降低番茄植株 86.53% 根结数, 以及 70.2% 的卵块数。田间试验结果表明, 菌株 MF11 发酵液处理降低了根结线虫病的病情指数, 其平均防效达 66.71%, 与 10% 噻唑膦颗粒剂处理防效相当。综上所述, 菌株 MF11 不仅对根结线虫具有毒杀作用, 还能降低根结线虫的侵染、发育和繁殖能力, 从而有效防治作物根结线虫病。

**关键词:** 南方根结线虫; 生防菌; 荧光假单胞菌; 防治效果

**中图分类号:** S432.4<sup>+</sup>5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2021)02-0326-07

## Evaluation of the control effect of *Pseudomonas fluorescens* MF11 on diseases caused by *Meloidogyne incognita* in tomato

ZHOU Dong-mei<sup>1</sup>, HE Liang-liang<sup>1,2</sup>, LI Wei-shan<sup>1,3</sup>, FENG Hui<sup>1</sup>, ZHAO Min<sup>1</sup>, JIU Min<sup>3</sup>, WEI Li-hui<sup>1,2</sup>

(1. Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 2. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3. College of Food and Bioengineering, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, China)

**Abstract:** Rhizosphere of healthy tomato plants in fields severely infected by root-knot nematode was collected to isolate and screen biocontrol strains with antagonistic effects on diseases caused by *Meloidogyne incognita*. 16 bacterial strains with significant nematocidal activity on the second-stage larvae (J2) of *M. incognita* were obtained by separation method of dilution and *in vitro* experiment. Among them, MF11 strain showed the highest lethality rate to J2. The MF11 strain was identified to be *Pseudomonas fluorescens* based on physiological, biochemical analysis and gene sequence alignment between *gyrB* and *16S rRNA*. The number of J2 aggregated around the root tips of tomatoes decreased significantly 24 h after the tomato seedlings immersed in the fermentation broth of MF11 strain. The number of root-knot nematode invading the root tips of to-

mato reduced by 80.65%, indicating that MF11 strain could reduce the infecting effect of J2 to tomato. Experimental results in the greenhouse showed that, tomato plants treated with MF11 strain fermentation broth could decrease the number of root-knots by 86.53% and reduce the egg mass in MF11-treated tomato roots by 70.52% significantly. The results of field experiment showed that, the dis-

收稿日期: 2021-01-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(31871943); 江苏省农业科技自主创新基金项目 [CX(18)2005]

作者简介: 周冬梅(1985-), 女, 江苏仪征人, 博士, 助理研究员, 从事植物病原菌的致病机制和生防菌的作用机理研究。(E-mail) luoyuerzhou@126.com

通讯作者: 魏利辉, (E-mail) weilihui@jaas.ac.cn

ease indexes of diseases caused by root-knot nematode in tomato plants treated with MF11 reduced compared with that of water control, with an average control efficacy of 66.71%, which was the same as the treatment by fosthiazate 10% granules. In summary, MF11 strain not only has toxic action on root-knot nematode, but can also decrease the infection, growth and fertility abilities of root-knot nematode to control the diseases caused by root-knot nematode in crops effectively.

**Key words:** *Meloidogyne incognita*; biocontrol bacteria; *Pseudomonas fluorescens*; control efficacy

根结线虫(*Meloidogyne* spp.)是世界性分布的威胁农业生产的主要土传病原物之一<sup>[1]</sup>。根结线虫侵染后可导致植物组织发生变化,致使寄主更易受到青枯、枯萎、根腐等病原菌的侵染,造成复合病害,加重这些土传性病害的发生严重度<sup>[2]</sup>。由于寄主广泛,不同生态环境下根结线虫的发生流行规律存在差异,从而导致作物根结线虫病的防控十分困难<sup>[3-4]</sup>。在中国对农作物以及蔬菜危害严重且造成重大经济损失的主要有南方根结线虫(*M. incognita*)、花生根结线虫(*M. arenaria*)、爪哇根结线虫(*M. javanica*)、北方根结线虫(*M. hapla*)以及象耳豆根结线虫(*M. enterolobii*)<sup>[5]</sup>。其中由南方根结线虫(*M. incognita*)引起的根结线虫病害在国内普遍发生,主要危害番茄、辣椒和黄瓜等蔬菜作物<sup>[6-8]</sup>。

对于根结线虫的防治,生产上以化学药剂为主<sup>[9]</sup>。由于化学杀线剂对环境污染严重,同时在使用过程中对人畜也不安全,而且导致土壤质地退化、生物多样性丧失等,因此,人们越来越多地从植物自身即抗性品种选育和生物防治的角度寻求新的防治方法<sup>[10-12]</sup>。

利用环境有益微生物来控制病害的发生以及诱导作物提高抗逆能力是近些年来研究的热点,尤其这些微生物对环境无污染,能克服化学药剂防治带来的缺陷。Kloepper & Schroth 提出植物根际促生细菌(PGPR)假说,这类细菌可以增强植物对养分的吸收,促进植物生长发育,诱导植株产生系统性抗性以抵抗不良环境条件或病原物的侵染<sup>[13]</sup>。PGPR(如 *Pseudomonas* spp.和 *Bacillus* spp.)已被证实含有裂解根结线虫细胞壁的酶类和具有引起植物抗性的能力,从而有效防治根结线虫病害<sup>[14-16]</sup>。例如,荧光假单胞菌 UTPF5 的粗提物对爪哇根结线虫二龄幼虫的致死率可达到 100%,且不同浓度的 UTPF5 抽提物都能对二龄幼虫活性产生影响<sup>[17]</sup>。将水杨酸与荧光假单胞菌 CHAO 混合使用,可有效激起番茄体内 *PRI* 基因的表达,进而有效抵御爪哇根结线虫的侵染<sup>[18]</sup>。Wei 等从苦瓜根际中筛选到 1 株枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*),该菌株的上清液能

杀死二龄幼虫和抑制卵的孵化,温室盆栽和田间试验结果显示该菌株能有效防治根结线虫病害<sup>[19]</sup>。Choi 等对 2 株芽孢杆菌 *B. thuringiensis* KYC 和 *B. velezensis* CE 的抗根结线虫能力进行了测定,发现这 2 株芽孢杆菌能有效抑制卵的孵化能力以及对二龄幼虫具有较强的致死作用;温室试验结果表明,这 2 株细菌能够显著降低根结数以及卵块数,显示出较高的抗线虫能力<sup>[20]</sup>。

本研究以分离自南京市六合区番茄大棚未受根结线虫侵染的健康植株根际中的一株具有拮抗作用的荧光假单胞菌 MF11 为研究靶标,通过对二龄幼虫致死能力检测以及对根结线虫吸引能力测定初步分析 MF11 对根结线虫病的生防机制,结合盆栽和田间试验评估 MF11 作为一种生防资源用于根结线虫病防治的应用前景。

## 1 材料与方法

### 1.1 生防菌的分离和鉴定

供试细菌分离自江苏省南京市六合区竹镇番茄大棚中未受根结线虫侵染的番茄根际。利用平板稀释法在  $R_2A$  培养基上进行分离获得供试菌株 MF11,并根据《常见细菌系统鉴定手册》对筛选细菌菌株进行生理生化性状分析<sup>[21]</sup>。利用细菌基因组试剂盒(康为公司)提取 MF11 菌株基因组 DNA,用 *16SrRNA* 通用引物 27F/1492R 和 *gyrB* 引物 UP-1S 从基因组 DNA 中分别扩增 *16S rRNA* 和 *gyrB* 基因序列<sup>[22]</sup>。PCR 产物测序结果在 NCBI 数据库进行 BLAST 比对分析。采用 MEGA 7 基于 *16S rRNA* 和 *gyrB* 基因碱基序列以 Neighbour-Joining 法构建系统发育树,确定分类地位。

### 1.2 菌株 MF11 发酵液的制备

用接种环挑取细菌单菌落于 LB 培养液中,28 ℃ 180 r/min 振荡培养 2 d,10 000 r/min 离心 15 min,收集上清液并通过 0.22  $\mu m$  滤器过滤菌体,获得 MF11 发酵液。发酵液用无菌水梯度稀释后备用。

### 1.3 根结线虫二龄幼虫的准备

供试根结线虫种群最早分离自发病番茄根组

织,并在室内进行单卵块培养繁殖,经形态学和分子鉴定,确定为南方根结线虫 1 号生理小种。番茄根组织剪碎后,加入 10% 次氯酸钠剧烈振荡并通过 500 目筛收集虫卵,并利用蔗糖密度法纯化虫卵;将收集的虫卵转移至线虫孵化器,25 ℃ 避光孵育,1~2 d 后收集根结线虫二龄幼虫(J2)。

#### 1.4 发酵液对二龄幼虫活性以及侵染能力的影响

在 24 孔细胞培养板中依次加入 1 ml 的发酵上清液和 100 头 J2,并将细胞培养板置于 25 ℃ 恒温培养箱中,分别在 4 h、8 h、12 h、24 h 后观察线虫活性,统计线虫死亡头数,以 LB 培养液和灭菌水处理作为对照,每个处理 3 次重复。

番茄种子(Moneymaker)用 20% 次氯酸钠灭菌 15 min,灭菌水清洗 4~5 次,于灭菌平板保湿黑暗培养 4~5 d,待番茄根长约 1.5 cm 时使用。将细菌发酵液加入无菌培养皿中,然后将番茄幼苗根部浸入发酵液中,于摇床上 80 r/min、28 ℃ 培养 30 min。然后将番茄苗置于 0.8% 的水琼脂培养基上,并在番茄根尖下方约 2 mm 处接种 200 头 J2 悬浮液,25 ℃ 培养箱中放置 12 h。番茄苗经染色、脱色处理后,统计进入番茄根尖的线虫数量。每个处理 20 株苗,重复 3 次。

#### 1.5 发酵液处理后番茄对线虫的吸引能力测定

番茄生长条件同方法 1.4,将番茄幼苗根部分别浸入不同浓度的生防菌发酵液和 LB 培养液中,于摇床上 80 r/min、28 ℃ 培养 30 min。将番茄苗取出后置于含有 1 500 头 J2 的 Pluronic F-127 凝胶的细胞培养皿中,每孔放 2 株苗,室温放置<sup>[23]</sup>。在体视显微镜下分别于 1 h、4 h、12 h、18 h、24 h、48 h 观察番茄根对南方根结线虫的吸引情况,并统计侵入番茄根尖的线虫数量。

#### 1.6 温室盆栽试验

将表面消毒的番茄种子播种于灭菌土壤中,置

于 25 ℃、16 h 光照/8 h 黑暗条件下生长。14 d 后移栽至含有灭菌基质中(沙:营养基质=9:1,质量比),移栽 3 d 后每株番茄苗灌根 10 ml 发酵液。生防菌发酵液处理 7 d 后,每株番茄苗接种 500 头 J2 悬浮液,在 J2 接种后 21 d 统计根结数,56 d 后统计卵块数。每个处理 24 株苗,重复 3 次。

#### 1.7 生防菌对根结线虫病的田间防效测定

于 2019 年 4 月在江苏省农业科学院六合示范基地根结线虫常发大棚进行防效测定。田间试验共设置 3 个处理:10% 噻唑膦 GR(拜耳)处理(30 kg/hm<sup>2</sup>)、清水对照、生防菌处理(每株 100 ml 生防菌发酵液)。每小区 12 m<sup>2</sup>,每小区栽种 60 棵番茄苗。每处理 3 次重复,相邻小区之间设保护行,随机排列。40 d 后,对所有小区番茄植株进行分级调查病情<sup>[24]</sup>:0 级,根系无虫瘿,无发病;1 级,根系有少量虫瘿;3 级,2/3 根系布满虫瘿;5 级,根系布满小虫瘿并有次生虫瘿;7 级,根系形成须根团。根据公式计算病情指数和相对防效<sup>[25]</sup>:病情指数=Σ(各级病植株数×各级代表值)/(调查总植株数×最高级代表值)×100,防治效果=(对照病情指数-处理病情指数)/对照病情指数×100%。

## 2 结果与分析

#### 2.1 菌株 MF11 对根结线虫的致死作用

根据菌株发酵液在 4 h、8 h、12 h、24 h 时对南方根结线虫二龄幼虫的致死率,以 12 h 线虫死亡率达到 80% 及以上为指标共筛选出 16 株具有拮抗线虫效果较好的菌株,其中菌株 rH15、rH13、rH26、MF11 对线虫致死率较高,达 90% 以上,MF11 的致死率最高为 94%(图 1)。后续试验以 MF11 为研究对象,研究其生防机制以及防病效果。

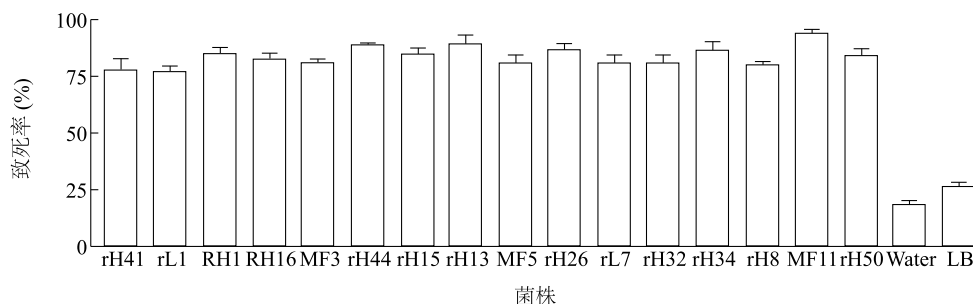


图 1 菌株发酵液对南方根结线虫二龄幼虫活性的影响

Fig.1 Effect of strain fermentation broth on the activity of the second-stage larvae of *Meloidogyne incognita*



2.2 菌株 MF11 的鉴定结果

菌株 MF11 在 LB 平板上活化培养后的淡黄色透明菌落表面光滑,边缘整齐(图 2A);革兰氏染色结果为革兰氏阴性菌。如表 1 所示,菌株 MF11 为需氧型细菌。氧化酶接触酶试验均呈阳性反应,明胶液化。在 pH 值为 5 或 6 的液体培养基中均可以正常生长。菌株还能够在含 1% NaCl、4% NaCl 的培养液中正常生长,而在 8% NaCl 的培养液中却无法生长。

经测序以及在 NCBI 数据库中进行 Blast 比对,结果显示,菌株 MF11 的 *16S rDNA* 部分碱基序列以及 *gyrB* 基因碱基序列与 *Pseudomonas fluorescens* 碱基序列同源性高达 99%。使用 MEGA7.0 软件,结合 *16S rRNA*、*gyrB* 基因碱基序列,以 Neighbor-joining 法构建系统发育树,发现 MF11 与荧光假单胞菌

*Pseudomonas fluorescens* 位于系统发育树同一支,聚为一类(图 2B)。结合生理生化鉴定结果,MF11 为荧光假单胞菌(登录号 MW493146)。

表 1 拮抗菌 MF11 的生理生化特征

Table 1 Physiological and biochemical characteristics of antagonistic bacteria strain MF11

特性	菌株 MF11	特性	菌株 MF11
4 ℃	W	荧光色素	+
28 ℃	+	硝酸盐还原	+
41 ℃	W	氯化钠含量为 1%	+
过氧化氢酶	+	氯化钠含量为 4%	+
精氨酸双水解	+	氯化钠含量为 8%	-
淀粉水解酶	+	pH 值 5	+
明胶液化酶	+	pH 值 6	+

“+”表示阳性反应,“-”表示阴性反应,“w”表示弱阳性反应。

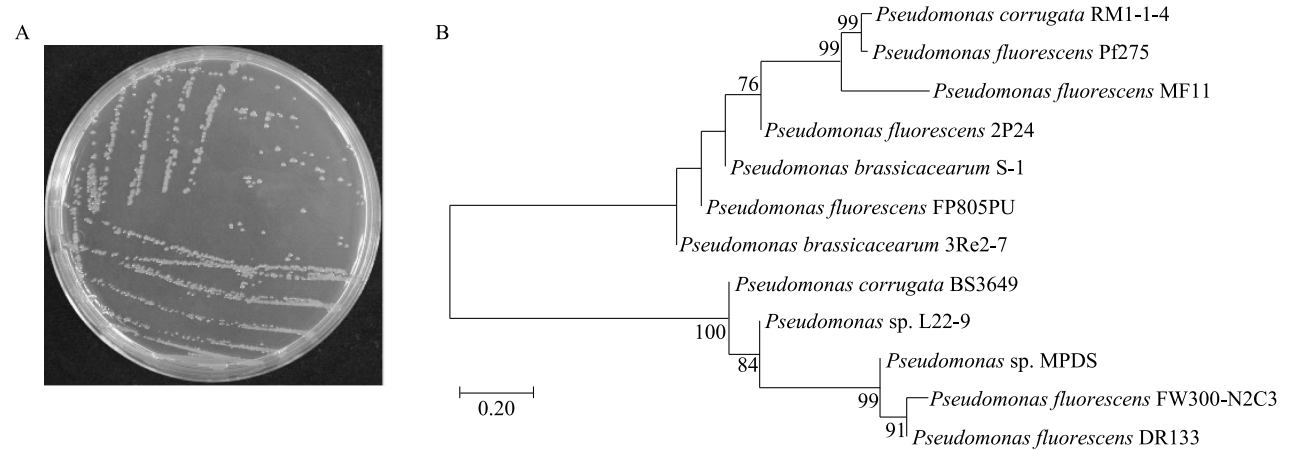


图 2 菌株 MF11 菌落形态(A)和基于 *gyrB* 和 *16S rRNA* 基因碱基序列系统发育树(B)  
Fig.2 Morphological phenotype of MF11 (A) and neighbor-joining phylogenetic tree (B) based on *gyrB* and *16S rRNA* gene base sequences

2.3 菌株 MF11 对南方根结线虫侵染的抑制作用

菌株 MF11 发酵液处理番茄幼苗 30 min 后,将幼苗放入含有 1 500 头 J2 的 Pluronic F-127 凝胶中,观察线虫在根部的聚集及侵染情况。结果显示,1~4 h 时处理组和对照组番茄根周围(1 mm 内)有零星线虫聚集,未检测到线虫进入根内。8 h 时,对照组距根尖 1 mm 以内的数量已增加到 20 至 30 头,处理组线虫数量低于 20 头。12~18 h 时,对照组番茄对线虫吸引的数量逐渐增加,且有逐渐聚拢成团的趋势;而处理组线虫在根尖的聚集数量开始增加,至 18 h 时开始有聚团现象。24 h 后,处理组和对照组线虫在根尖的聚团现象消失,线虫进入根内。

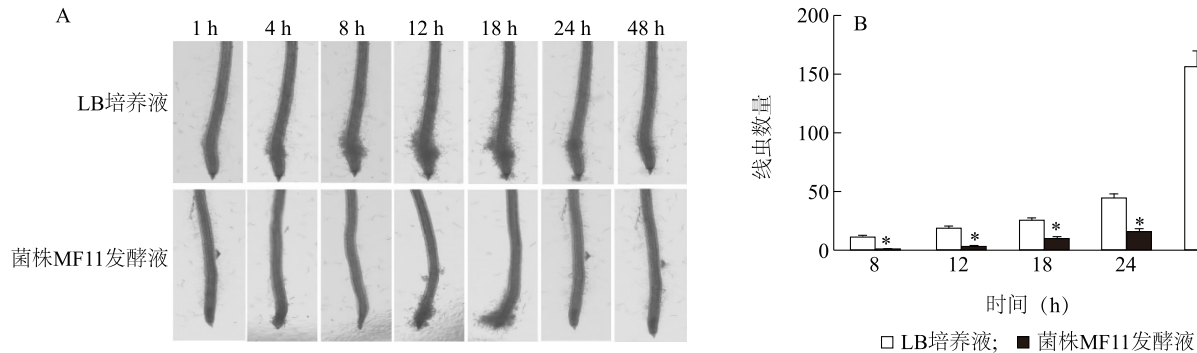
对不同时间点的线虫侵染数量统计结果表明:

菌株 MF11 发酵液处理的番茄幼根中线虫数量明显低于对照(图 3A)。12 h 时发酵液处理的番茄根与对照相比,对线虫的侵染抑制效果最好,线虫侵染数量降低了 80.65%,其他时间点发酵液处理与对照相比,均显著降低了线虫侵染数量(图 3B)。表明,菌株 MF11 可降低番茄对根结线虫的吸引,进而影响线虫的侵染。

2.4 菌株 MF11 对南方根结线虫的温室盆栽防效

选取对线虫致死率最高的菌株 MF11 用于温室盆栽试验。试验结果表明:与对照相比,菌株 MF11 发酵液处理番茄植株 21 d 后,番茄根结数目降低,单位根质量的根结数目减少了 86.53%(图 4)。菌株 MF11 发酵液处理番茄 56 d 后,与对照相比,卵块

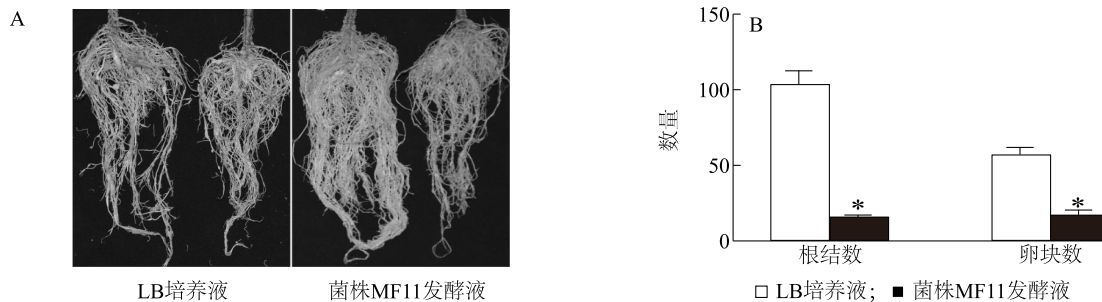
数降低了 70.52%, 表明菌株 MF11 对南方根结线虫的繁殖能力具有一定的抑制效果(图 4)。



\* 表示同一时间处理间在 0.05 水平上差异显著。

图 3 菌株 MF11 发酵液对番茄吸引南方根结线虫二龄线虫 (J2) 的影响

Fig.3 Effect of MF11 strain fermentation broth on the attraction of tomato plants to second-stage larvae (J2) of *Meloidogyne incognita*



\* 表示同一时间处理间在 0.05 水平上差异显著。

图 4 菌株 MF11 发酵液对南方根结线虫的盆栽防控效果

Fig.4 Control efficacy of MF11 strain broth on root-knot nematode in tomatoes planted in pot

## 2.5 菌株 MF11 对南方根结线虫的田间防效

田间防效测定结果显示:菌株 MF11 发酵液处理的番茄植株病情指数显著低于清水对照,与 10% 噻唑膦处理效果无显著差异(表 2)。表明菌株 MF11 可用于根结线虫的田间防治。

## 3 讨论

利用根际微生物防治根结线虫是近些年的研究热点。由于微生物种群多样性与植物生长发育息息相关,从健康植物的根际中筛选到具有生防潜力的微生物的概率将大幅度提高<sup>[26]</sup>。Zhou 等从健康茄子的根际中筛选到 2 株生防菌株 *Pseudomonas* sp. B1 和 *Bacillus* sp. B32,温室盆栽试验结果显示 B1 和 B32 能够显著降低根结线虫的侵染<sup>[27]</sup>。本研究从健康番茄植株根际中分离到 1 株具有良好杀虫作用及田间防效较高的菌株 MF11,经鉴定为荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)。

表 2 菌株 MF11 对根结线虫病的田间防效

Table 2 Control effects of MF11 strain broth on root-knot nematode in field experiments

处理	重复	病情指数	平均病情指数	相对防效 (%)
对照	I	59.71	57.34a	/
	II	55.00		
	III	57.33		
10%噻唑膦	I	21.34	21.60 b	62.33
	II	22.71		
	III	20.76		
MF11	I	19.43	19.09 b	66.71
	II	18.71		
	III	19.14		

不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

生防菌可产生具有毒杀线虫的活性酶、抗生素、挥发性物质和毒素等代谢物,通过毒杀作用、抑制卵孵化等方式来防治根结线虫病害。例如短小芽胞杆

菌能够直接作用于根结线虫体表,在离体试验中对根结线虫起到显著防效<sup>[28]</sup>;枯草芽孢杆菌可产生抗菌物质、杀线虫挥发物以及脂肽类化合物直接杀死二龄幼虫和卵<sup>[29-31]</sup>。菌株 MF11 发酵液具有较高杀线虫活性并且随着时间的延长杀虫作用明显,说明菌株 MF11 的代谢产物含有对南方根结线虫二龄幼虫具有毒杀作用的活性物质,代谢产物的活性成分尚有待探究。

植物根系分泌物是由植物根分泌的各种化学物质,主要包括有机酸、糖类、酚类和各种氨基酸等,是植物根际微生物重要的营养物质,可作为植物和根际微生物间的信号物质参与根际微生物与寄主的识别<sup>[32-35]</sup>。研究结果表明根系分泌物对线虫卵的孵化、存活、线虫运动的方向性、线虫穿刺以及发育等有影响。生防菌可通过改变植物根系分泌物组成进而排斥线虫和影响线虫发育以及降低卵孵化效率等<sup>[36-38]</sup>。本研究发现荧光假单胞菌 MF11 处理番茄植株后,番茄根对南方根结线虫的吸引力显著下降,从而影响了线虫的侵染;盆栽试验中发现菌株 MF11 处理后,线虫产卵率显著下降,表明菌株 MF11 的定殖可能影响了植物根系分泌物的组成,进而影响了线虫与寄主的识别以及线虫的发育。菌株 MF11 影响根结线虫识别和导向寄主植株根部的具体机制仍不清楚,还需进一步研究。

生防制剂在田间的应用受到土壤温度、湿度、pH 等外界因素的影响,防治效果不稳定<sup>[39]</sup>。本研究中,菌株 MF11 在田间的防治效果与目前广泛使用的化学药剂噻唑膦相当,达到 66.71%。但由于化学杀线剂环境相容性差,危害大,使用成本高,所以荧光假单胞菌 MF11 可作为化学杀线剂替代品,具有良好的开发前景。后续要在其应用技术例如剂型开发、施用方法等方面进行研究,进一步提高其防治效果。

## 参考文献:

- [1] ADAM M, WESTPHAL A, HALLMANN J, et al. Specific microbial attachment to root knot nematodes in suppressive soil [J]. Appl Environ Microbiol, 2014, 80(9): 2679-2686.
- [2] PARK C S. Rapid detection of *Pythium porphyrae* in commercial samples of dried *Porphyra yezoensis* sheets by polymerase chain reaction [J]. J Appl Phycol, 2006, 18(2): 203-207.
- [3] CAKMAK I, EKMEK Z I, KARAGOZ M, et al. Development and reproduction of *Sancassania polyphyllae* (Acari: Acaridae) feeding on entomopathogenic nematodes and tissues of insect larvae [J]. Pedobiologia, 2010, 53(4): 235-240.
- [4] XU H, RUAN W B, GAO Y B, et al. Effects of root-knot nematodes on cucumber leaf N and P contents, soil pH, and soil enzyme activities [J]. Chinese J Appl Ecol, 2010, 21(8): 2038-2044.
- [5] 刘维志. 植物病原线虫学[M]. 北京:中国农业出版社,2000.
- [6] FAN H, YAO M, WANG H, et al. Isolation and effect of *Trichoderma citrinoviride* Snell 1910 for the biological control of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* [J]. BMC Microbiol, 2020, 20(1): 299.
- [7] ZHANG S W, GAN Y T, LIU J, et al. Optimization of the fermentation media and parameters for the bio-control potential of *Trichoderma longibrachiatum* T6 against nematodes.[J]. Front Microbiol, 2020, 11(1): 574-601.
- [8] D'ERRICO G, MORMILE P, MALINCONICO M, et al. *Trichoderma* ssp. and a carob (*Ceratonia siliqua*) galactomannan to control the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato plants[J]. Can J Plant Pathol, 2020(3): 1-8.
- [9] SHARMA N, KHANNA K, MANHAS R K, et al. Insights into the role of *Streptomyces hydrogenans* as the plant growth promoter, photosynthetic pigment enhancer and biocontrol agent against *Meloidogyne incognita* in *Solanum lycopersicum* seedlings [J]. Plants Basel, 2020, 9(9): 1-18.
- [10] GHAREMANI Z, ESCUDERO N, DANIEL B A, et al. *Bacillus firmus* strain I-1582, a nematode antagonist by itself and through the plant [J]. Front Plant Sci, 2020, 11. DOI: 10.3389/fpls.2020.00796.
- [11] NIMNOI P, RUANPANUN P. Suppression of root-knot disease and plant growth promotion of chili (*Capsicum flutescens* L.) using co-inoculation of *Streptomyces* spp. strains KPS-A032 and KPS-E004 [J]. Biol Contr, 2020, 145. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104244.
- [12] PORNTHIP R, PONGRAWE N. Evaluation on the efficiency and persistence of *Streptomyces jietaisiensis* strain A034 in controlling root knot disease and promoting plant growth in the plant-parasitic nematode infested soils [J]. Biol Contr, 2020, 144. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104221.
- [13] ULLAH M A, HAFEEZ F Y. Plant growth--romoting rhizobacteria as zinc mobilizers; A promising approach for cereals biofortification [J]. Springer Berlin Heidelberg, 2014, 9:217-235.
- [14] ALMAGHRABI O A, MASSOUD S I, ABDELMONEIM T S. Influence of inoculation with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on tomato plant growth and nematode reproduction under greenhouse conditions [J]. Saudi J Biol Sci, 2013, 20(1): 57-61.
- [15] WEI X, PEI S Y, HAN Q W, et al. Antagonizing *Aspergillus parasiticus* and promoting peanut growth of *Bacillus* isolated from Peanut geocarposphere soil [J]. J Integrat Agri, 2014, 13(11): 2445-2451.

- [16] NI X, LAWRENCE K S, KLOPPER J W, et al. Biological control of *Heterodera glycines* by spore-forming plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on soybean[J]. PLoS One, 2017, 12(7): e0181201.
- [17] BAGHERI N, AHMADZADEH M, HEYDARI R. Effects of *Pseudomonas fluorescens* strain UTPF5 on the mobility, mortality and hatching of root-knot nematode *Meloidogyne javanica* [J]. Archiv Phytopathol Plant Protect, 2014, 47(6):744-752.
- [18] SEYEDEH Z D, MOHAMMAD A, HABIBALLAH C, et al. Combined of salicylic acid and *Pseudomonas fluorescens* CHAO on the expression of PR1 gene and control of *Meloidogyne javanica* in tomato[J]. Biol Contr, 2020, 141. DOI: 10.1016/J.BIOCONTROL.2019.104134.
- [19] WEI L H, SHAO Y, WAN J, et al. Isolation and characterization of a rhizobacterial antagonist of root-knot nematodes. [J]. PLoS One, 2014, 9(1):e85988.
- [20] CHOI T G, MAUNG C E, LEE D R, et al. Role of bacterial antagonists of fungal pathogens, *Bacillus thuringiensis* KYC and *Bacillus velezensis* CE100 in control of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* and subsequent growth promotion of tomato[J]. Biocontr Sci Technol, 2020, 30(7):685-700.
- [21] 东秀珠, 蔡妙英. 常见细菌系统鉴定手册[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [22] GALKIEWICZ J P, KELLOGG C A. Cross-kingdom amplification using bacteria-specific primers: complications for studies of coral microbial ecology [J]. Appl Environ Microbiol, 2008, 74(24): 28-31.
- [23] MORISHITA M, BARICHELLO J M, TAKAYAMA K, et al. Pluronic F-127 gels incorporating highly purified unsaturated fatty acids for buccal delivery of insulin[J]. Int J Pharm, 2001, 212(2):289-293.
- [24] BRIDGE J, PAGE S. Estimation of root-knot nematode infestation levels on roots using a rating chart [J]. Tropic Pest Manag, 1980, 26(3):296-298.
- [25] XUE Q Y, CHEN Y, LI S M, et al. Evaluation of the strains of *Acinetobacter* and *Enterobacter* as potential biocontrol agents against *Ralstonia* wilt of tomato [J]. Biol Contr, 2009, 48(3): 252-258.
- [26] BERENDSEN R L, PIETERSE C M J, BAKKER P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health [J]. Trend Plant Sci, 2012, 17(8):478-486.
- [27] ZHOU D M, FENG H, SCHUELKE T, et al. Rhizosphere microbiomes from root knot nematode non-infested plants suppress nematode infection [J]. Microb Ecol, 2019, 78(2):470-481.
- [28] MOGHADDAM M R, MOGHADDAM E M, RAVARI S B, et al. The nematicidal potential of local *Bacillus* species against the root-knot nematode infecting greenhouse tomatoes [J]. Biocontr Sci Tech, 2014, 24(3):279-290.
- [29] KILLANI A S, ABAIDOO R C, AKINTOKUN A K, et al. Rice husk extract is potentially effective as a phytopesticide against root-soil-borne fungal pathogens of cowpea[J]. Nat Sci, 2011, 9(3): 72-79.
- [30] HUANG Y, XU C K, MA L, et al. Characterisation of volatiles produced from *Bacillus megaterium* YFM3.25 and their nematicidal activity against *Meloidogyne incognita* [J]. Eur J Plant Pathol, 2010, 126(3):417-422.
- [31] KAVITHA P G, JONATHAN E L, NAKKEERAN S. Effects of crude antibiotic of *Bacillus subtilis* on hatching of eggs and mortality of juveniles of *Meloidogyne incognita* [J]. Nematol Mediter, 2012, 40(2):203-206.
- [32] 罗丽芬, 江冰冰, 邓琳梅, 等. 三七根系分泌物中几种成分对根腐病原菌生长的影响[J]. 南方农业学报, 2020, 51(12):2952-2961.
- [33] 黄鑫星, 蒋家陆, 罗 沛, 等. 氨态氮浓度和收割频率对绿狐尾藻根系泌氧特性的影响[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(5):1112-1118.
- [34] 张 坤, 刁 明, 景 博, 等. 不同灌水量与灌水频率对加工番茄根系生长和产量的影响[J]. 排灌机械工程学报, 2020, 38(1):83-89.
- [35] 高伟勤, 刘春艳, 吴强盛. 钾胁迫对枳生长及根系激素和信号物质水平的影响[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(8):139-141.
- [36] YANG G, ZHOU B, ZHANG X, et al. Effects of tomato root exudates on *Meloidogyne incognita* [J]. PLoS One, 2016, 11(4): e0154675.
- [37] 李 霞. 蜡芽孢杆菌调控番茄根系分泌物对南方根结线虫的作用[D]. 南京: 南京师范大学, 2019.
- [38] BIRKETT M, DUTTA T K, POWERS S J, et al. Effect of small lipophilic molecules in tomato and rice root exudates on the behaviour of *Meloidogyne incognita* and *M. graminicola* [J]. Nematol, 2012, 14(3):309-320.
- [39] OSMAN H A, MAHMOUD Y, ABD E M, et al. Effect of reniform nematode, *Rotylenchulus reniformis* as biotic inducer of resistance against root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* in potato [J]. J Plant Protect Res, 2012, 52(3):333-336.

(责任编辑:张震林)