

香附子根系分泌物成分鉴定及其对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌的影响

吴洪梅¹, 吴浩锋¹, 丁海霞², 陆铮铮³, 彭丽娟^{1,4*}

1. 贵州大学烟草学院, 贵州贵阳 550025; 2. 贵州大学农学院, 贵州贵阳 550025; 3. 遵义师范学院, 贵州遵义 563002; 4. 贵州省烟草提质增效全省重点实验室, 贵州贵阳 550025

摘要: 本研究旨在探究贵州烟田杂草香附子 (*Cyperus rotundus*) 根系分泌物对烟草青枯病病原菌青枯雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum*) AS-1 和生防菌贝莱斯芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*) JXF-16 的影响。采用非靶向代谢组学 (LC-MS) 技术对香附子根系分泌物的化学组成进行鉴定, 并探究根系分泌物中部分活性物质对上述 2 种细菌的影响。使用比浊法测定根系分泌物活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌生长量的影响; 采用结晶紫染色法测定其对细菌生物膜形成量的影响; 利用半固体平板培养法评估其对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌运动活性的影响; 最后通过盆栽防治试验评价外源活性物质对烟草青枯病的防治效果。结果表明: 通过 LC-MS 分析共鉴定出 21 类化合物, 共计 3176 种活性物质, 其中肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪和甜菜碱 4 种物质在浓度为 50 $\mu\text{mol/L}$ 时均显著促进青枯菌生长与生物膜形成, 并促进其运动活性, 但高浓度下 4 种物质均对其生长和生物膜形成呈抑制作用; 50 $\mu\text{mol/L}$ 川芎嗪和 100 $\mu\text{mol/L}$ 甜菜碱可有效促进贝莱斯芽孢杆菌生长和生物膜形成, 并增强其运动活性; 月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸浓度高于 50 $\mu\text{mol/L}$ 时均对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌的生长、生物膜形成及运动活性产生显著抑制作用 ($P<0.05$)。盆栽防治试验表明, 150、200 $\mu\text{mol/L}$ 月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸对青枯病均具有较好防治效果, 且相对防效均高于化学农药和生防菌处理, 其中 200 $\mu\text{mol/L}$ 2-十二烷基苯磺酸的相对防效高达 80.28%。该研究结果不仅为阐释香附子根系分泌物在烟田生态系统中的作用机制提供重要理论依据, 也为研发基于活性物质的烟草青枯病新型防治措施奠定基础。

关键词: 香附子; 青枯菌; 根系分泌物; 烟草; 生长量; 生物膜; 运动活性

中图分类号: S435.72 文献标志码: A

Chemical Composition Analysis of Root Exudates from *Cyperus rotundus* and the Effects on *Ralstonia solanacearum* and *Bacillus velezensis*

WU Hongmei¹, WU Haofeng¹, DING Haixia², LU Zhengzheng³, PENG Lijuan^{1,4*}

1. College of Tobacco Science, Guizhou University, Guiyang, Guizhou 550025, China; 2. College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang, Guizhou 550025, China; 3. Zunyi Normal University, Zunyi, Guizhou 563002, China; 4. Guizhou Provincial Key Laboratory of Tobacco Quality and Efficiency Improvement, Guiyang, Guizhou 550025, China

Abstract: This study aimed to investigate the effects of the root exudates from *Cyperus rotundus*, a common weed in Guizhou tobacco fields, on the tobacco bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum* strain AS-1 and the biocontrol agent *Bacillus velezensis* strain JXF-16. Non-targeted metabolomics (LC-MS) was employed to identify the chemical composition of *C. rotundus* root exudates and to explore the effects of specific bioactive constituents on the two bacterial strains. Turbidimetric assays were used to measure the impact of the active compounds on bacterial growth, crystal violet staining was applied to quantify biofilm formation, and semi-solid plate culture assays were conducted to assess

收稿日期 2025-07-31; 接受日期 2025-09-09

基金项目 贵州省自然科学基金重点项目 (黔科合基础-ZK[2023]重点 009); 遵义市科技计划项目 (遵市科合 HZ 字[2025]171 号); 贵州省烟草提质增效全省重点实验室项目 (黔科合平台 ZSYS [2025] 028)。

作者简介 吴洪梅 (2000—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 植物病害生物防治。*通信作者 (Corresponding author): 彭丽娟 (PENG Lijuan), E-mail: 296430006@qq.com。

bacterial motility. Additionally, pot experiments were performed to evaluate the efficacy of the exogenous active compounds in controlling bacterial wilt. Results revealed that a total of 21 types of chemical compounds and 3176 active substances were detected by LC-MS. At the concentration of 50 $\mu\text{mol/L}$, myristic acid, 4-ethyloctanoic acid, ligustrazine and betaine significantly promoted the growth, biofilm formation and motility of *R. solanacearum*. However, at higher concentrations, the compounds exhibited inhibitory effects on bacterial growth and biofilm formation. Tetramethylpyrazine (50 $\mu\text{mol/L}$) and betaine (100 $\mu\text{mol/L}$) significantly enhanced the growth, biofilm formation and motility of *B. velezensis*. Conversely, lauric acid and 2-dodecylbenzenesulfonic acid at concentrations above 50 $\mu\text{mol/L}$ significantly inhibited the growth, biofilm formation, and motility of both *R. solanacearum* and *B. velezensis*. Pot experiments demonstrated that lauric acid and 2-dodecylbenzenesulfonic acid at 150 $\mu\text{mol/L}$ and 200 $\mu\text{mol/L}$ effectively controlled bacterial wilt, with the relative control efficacies surpassing those of chemical pesticides and biocontrol agents. Notably, 2-dodecylbenzenesulfonic acid at 200 $\mu\text{mol/L}$ achieved a control efficacy of 80.28%. The results would provide important theoretical insights into the role of *C. rotundus* root exudates within the tobacco field ecosystem and lay an applied foundation for developing novel bioactive compound-based strategies to control tobacco bacterial wilt.

Keywords: *Cyperus rotundus*; *Ralstonia solanacearum*; root exudates; tobacco; growth; biofilm; motility activity

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.12.018

烟草青枯病是由青枯雷尔氏菌 (*Ralstonia solanacearum*) 引起的毁灭性土传病害, 严重危害烟草生产。该病原菌寄主范围广泛, 可侵染烟草、番茄、马铃薯和辣椒等多种作物^[1]。在自然环境中, 植物病原细菌通过持续侵染寄主并定殖于非寄主植物根际来存活^[2]。方树民等^[3]研究证实, 烟草青枯菌能在香附子 (*Cyperus rotundus*)、马齿苋 (*Portulaca oleracea*)、胜红蓟 (*Ageratum conyzoides*) 等多种杂草根部定殖, 表明杂草在青枯病传播中起重要作用。研究发现, 香附子根系分泌物可诱导多种微生物聚集^[4], 青枯菌可被香附子根系分泌物募集, 并利用其根分泌物增殖与存活^[5]。本课题组前期调查发现, 香附子是贵州省兴义、黔南及安顺烟田的优势杂草, 其块茎可被青枯病菌定殖并越冬, 成为翌年病害初侵染源。

根系分泌物作为植物-环境微生物-环境条件连接的重要枢纽^[6], 微生物凭借趋化感应, 向富含根系分泌物的根际土壤及根表面运动, 进而驱动植物与土壤微生物间的相互作用^[7]。植物可通过根系分泌物募集有益微生物以增强植物的抗逆性和抗病性, 如阿魏酸甲酯能抑制烟草疫霉 (*Phytophthora nicotianae*), 并富集根际芽孢杆菌抵御烟草黑胫病^[8]; 同时病原菌也可通过植物根系分泌物的化学趋近性靠近寄主进行定殖侵染与繁殖^[9], 青枯菌可利用植物分泌物中的 L-谷氨酸以增强其致病性并产生多种毒力^[10]。姜 (*Zingiber officinale*) 的根分泌物刺激菊 (*Chrysanthemum morifolium*) 的根释放特异性代谢物, 促进伯克霍尔德菌属 (*Burkholderia*) 的生长和生物膜形成, 进而调控根茎微生物组成^[11], 表明植物能够感知

邻近植物的化学信号, 并通过调节根系分泌物组成以调整募集的根际微生物^[12]。

因此, 本研究通过对烟田杂草香附子根系分泌物成分进行分析, 将外源活性物质与菌株进行共培养, 评价各活性物质对病原微生物青枯雷尔氏菌及其拮抗菌株贝莱斯芽孢杆菌的生长、生物膜形成以及运动活性的影响, 结合盆栽防效验证, 旨在阐明香附子根系分泌物对青枯菌及其拮抗菌的生态驱动机制, 为烟草青枯病的科学防治提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

香附子植株采自贵州省安顺市杨武镇烟田 (26°03'N, 106°19'E)。

供试菌株青枯雷尔氏菌 (AS-1) 和贝莱斯芽孢杆菌 (JXF-16) 由笔者分别从感病烟株根际土壤和香附子根际土壤中分离、鉴定所得, 保藏于 -80 °C 超低温冰箱, 备用。

供试烟草品种为云烟 87, 由贵州省烟草提质增效全省重点实验室提供。

主要试剂: 月桂酸、肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、2-十二烷基苯磺酸、川芎嗪和甜菜碱, 由上海麦克林生化科技有限公司生产, 均为分析纯; 45% 春雷·啉铜悬浮剂, 由兴农药业 (中国) 有限公司生产。

供试培养基: NA 培养基用于活化培养菌株; CPG 培养基和 M63 培养基 [KH_2PO_4 13.609 g, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.120 g, KOH 4.200 g, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.592 mg, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 1.980 g, 葡萄糖 3.960 g] 用于测定在营养条件和基本条件下的菌株生长量;

CPG 半固体培养基（葡萄糖 0.508 g，水解酪蛋白 0.100 g，蛋白胨 1.000 g，琼脂粉 0.325 g，纯水定容至 100 mL）用于测定菌株运动活性。

1.2 方法

1.2.1 香附子根系分泌物收集及成分鉴定 采用水培直接提取法^[13-14]收集香附子根系分泌物。将烟田采集的香附子植株的根系洗净，置于盛有 500 mL 霍格兰氏营养液的培养瓶中，待根系修复 72 h 后，取出，用 1%次氯酸钠浸泡消毒 5 min，用无菌 UP 水冲洗根系 7 次，每次 1 min，洗净后将香附子植株移入 200 mL 用锡箔纸包裹的避光锥形瓶中，加无菌 UP 水至根系全部浸没，置于 28~30 °C 室温下自然光照培养 72 h 后收集培养液；收集液经新华 1 号滤纸抽滤后，进行冷冻干燥，产物置于 -80 °C 保存。每 12 株香附子收集的根系分泌物混合作为 1 个样本，共制备 5 个生物学重复样本。5 份冻干样品研磨至粉末状，分别装入样品袋备用。委托武汉迈维代谢生物科技股份有限公司完成非靶向代谢测试，利用 LC-MS 超高效液相色谱仪测定香附子根系分泌物样品。

1.2.2 根系分泌物活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌生长的影响 对香附子根系分泌物组成成分进行分析后，以实际生产中可应用并具安全性、功能潜力、获取的便捷性以及应用成本等原则进行考量，选取月桂酸、肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、2-十二烷基苯磺酸、川芎嗪和甜菜碱 6 种活性物质开展后续试验。各活性物质均用无水乙醇分别配制成浓度为 10 mmol/L 的母液，经 0.22 μm 微孔滤膜过滤除菌后，避光保存于 4 °C 冰箱，备用^[15]。采用半合成培养基（CPG 营养培养基）与全合成培养基（M63 基本培养基）测定各活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌生长的影响。

CPG 营养培养基培养条件：将不同体积的各活性物质母液加入到 30 mL 液体 CPG 培养基中，使各活性物质的终浓度分别为 50、100、150、200 μmol/L。以等体积的无水乙醇加入到 30 mL 的液体 CPG 培养基中，作为对应浓度的溶剂对照，以排除溶剂对实验造成的干扰；以等体积的无菌水加至 30 mL 的液体 CPG 培养基中作为对应浓度的空白对照（CK）；取 30 μL OD₆₀₀ 为 1.0 的青枯菌菌液和贝莱斯芽孢杆菌菌液分别接入上述各浓度的含药培养基中，置于 30 °C 200 r/min 条件下振荡培养 12、24 h，于 600 nm 波长下测定样品的吸光度，即为该处理下对应菌株的生长量，记录并计算各活性

物质对菌株生长量的抑制率。抑制率=(CK 生长量-处理组生长量)/CK 生长量×100%。M63 基本培养基处理与 CPG 培养基处理步骤相同。

1.2.3 根系分泌物活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌生物膜形成的影响 采用结晶紫染色法^[15-16]定量检测青枯菌（AS-1）和贝莱斯芽孢杆菌（JXF-16）的生物膜。将不同体积的活性物质母液加入液体 CPG 培养基中，制成终浓度为 50、100、150、200 μmol/L 的含药培养基，吸取 5 mL 各浓度的含药培养基分装至 10 mL 的无菌离心管中，再向离心管中分别接入 5 μL OD₆₀₀ 为 1.0 的青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌菌液。充分混匀后，吸取 200 μL 各处理培养液至无菌 96 孔培养板中。将培养板分别置于 30 °C 恒温培养箱中静置培养 12、24 h。培养结束后，使用无菌 RO 水洗涤 3 次去除培养物，并置于室温下干燥 30 min。然后向每孔加入 210 μL 0.5% 结晶紫溶液进行生物膜染色，于 25 °C 下静置染色 30 min 后，用无菌 RO 水清洗 3 次去除结晶紫溶液，置于室温干燥 30 min。干燥结束后向每孔加入 220 μL 95% 乙醇，于 25 °C 密闭静置 10 min 以溶解吸附于生物膜上的结晶紫。充分溶解后，使用酶标仪测定 590 nm 波长下各孔的吸光度，以此作为各处理条件下生物膜形成量的指标。分别测定培养 12、24 h 后生物膜的形成量。记录并计算各活性物质对菌株生物膜形成的抑制率。抑制率=(CK 生物膜形成量-处理组生物膜形成量)/CK 生物膜形成量×100%。

1.2.4 根系分泌物活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌运动性的影响 将菌株 AS-1 和 JXF-16 接种至含药浓度为 50、100、150、200 μmol/L 的液体 CPG 培养基，置于 30 °C 200 r/min 的恒温摇床中振荡培养 12 h^[17]，试验步骤同 1.2.2。向 CPG 半固体平板的 3 个点分别垂滴 1.5 μL 振荡培养后的菌液，于 30 °C 恒温暗培养 24 h 后，对菌落生长情况进行观察，并对每个培养皿中 3 个接种点形成的菌落直径进行测定。运动性计算公式：运动性=培养后直径（mm）-起始接菌直径（mm）

1.2.5 根系分泌物活性物质对青枯病的盆栽防效测定 基于根系分泌物活性物质对 AS-1 生长量、生物膜形成及运动性影响的试验结果，选择对 AS-1 生长具显著抑制作用的活性物质开展盆栽防治试验，并以拮抗菌 JXF-16 菌液处理为生物防治对照。通过开展施用浓度筛选试验，确定活性物质具防治效果的浓度区间。

分别挑取 AS-1 和 JXF-16 单菌落于 NA 液体培养基中,置于恒温振荡器于 30 ℃ 200 r/min 振荡培养 12 h 后,用无菌水将 AS-1 菌液浓度调至 1×10^7 CFU/mL,将 JXF-16 菌液浓度调至 1×10^8 CFU/mL。烟苗长至五叶一心时进行处理,每株烟苗均采用伤根灌根法接种 20 mL 有效浓度为 1×10^7 CFU/mL 的青枯菌液^[18]。各处理如下:(1)根系分泌物活性物质溶液。青枯病害发生后,立即施用活性物质溶液。依据浓度筛选试验结果确定施用浓度,每株烟苗灌药液 20 mL,施用 1 次。(2)化学农药。青枯病害发生后,立即施用 45% 春雷·啶啉铜悬浮剂进行化学防治,原液稀释 1000 倍,每株烟苗灌药液 20 mL,施用 1 次。(3)JXF-16 菌液。每株烟苗灌根 20 mL 有效浓度为 1×10^8 CFU/mL 的 JXF-16 菌液,烟苗移栽时处理 1 次,接种青枯菌发病后立即施用 1 次,共 2 次。(4)CK。以加无菌水作对照,每株烟苗灌根 20 mL 无菌水。将各处理烟株置于温室内,每处理 3 个重复,每个重复 10 株烟苗。接种病原青枯菌后,每 12 h 观察烟株生长状况及发病情况,病害发生后立即进行各防治处理,并每隔 3 d 调查 1 次病害,共调查 3 次,按照国家标准 GB/T 23222—2008 计算发病率、病情指数及相对防治效果^[19]。

1.3 数据处理

采用 SPSS 29.0 软件分析试验数据,通过单因素方差统计分析检验不同活性物质对青枯菌 (AS-1) 和贝莱斯芽孢杆菌 (JXF-16) 生长量、生物膜的形成量以及运动活性的影响,并用 Tukey 法进行多重比较,显著性水平设定 $P<0.05$ 。

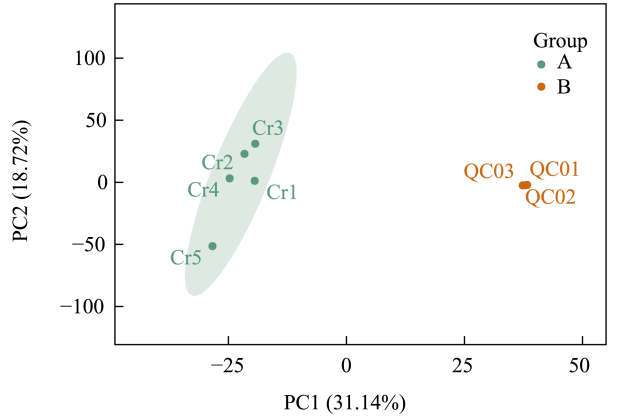
2 结果与分析

2.1 香附子根系分泌物成分分析

对香附子根系分泌物的各独立样本进行 PCA 分析,结果如图 1 所示,5 个根系分泌物重复样本之间的重复性较好,组内差异低,无偏离样本。LC-MS 检测结果表明,共检测到 21 类化合物 3176 种代谢物 (图 2),其中氨基酸及其衍生物占比较高 (22.27%),其次是有机酸 (13.43%)。而由图 3 可知,总离子流曲线重叠性高、峰分离效果好,数据可靠性高。

通过对香附子根系分泌物组成进行分析,以安全性、功能潜力、获取的便捷性、应用成本作为选择原则,选择有机酸类的月桂酸 (lauric

acid)、肉豆蔻酸 (myristic acid)、4-乙基辛酸 (4-ethyloctanoic acid)、2-十二烷基苯磺酸 (2-dodecylbenzenesulfonic acid) 以及生物碱类的川芎嗪 (ligustrazine)、甜菜碱 (betaine) 开展后续研究 (表 1),探究这 6 种物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌的影响。



每个点表示 1 个样品,同组样品使用相同颜色表示, A 为测定样品 (Cr), B 为质控样品 (QC)。

Each point in the figure represents a sample, and the samples of the same group are represented by the same color, A is the determination sample (Cr), and B is the quality control sample (QC).

图 1 测定样品与质控样品的 PCA 分析图

Fig. 1 PCA analysis diagram of determination sample and quality control sample

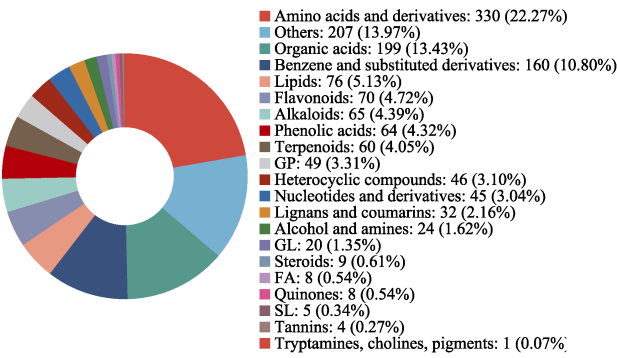


图 2 代谢物类别组成

Fig. 2 Metabolite class composition

表 1 香附子根系分泌物中用于试验的活性物质

Tab. 1 Active substances in root exudates of *C. rotundus* for experiment

化学名称 Chemical name	保留时间 Retention time/min	相对含量 Comparative content	相对含量排序 Order of relative content
川芎嗪	2.5156	3 183 000.672	17
肉豆蔻酸	7.6414	216 508.526	218
甜菜碱	2.5760	200 125.970	238
月桂酸	7.2063	193 835.784	248
4-乙基辛酸	6.8081	128 379.596	364
2-十二烷基苯磺酸	8.3142	68 760.116	672

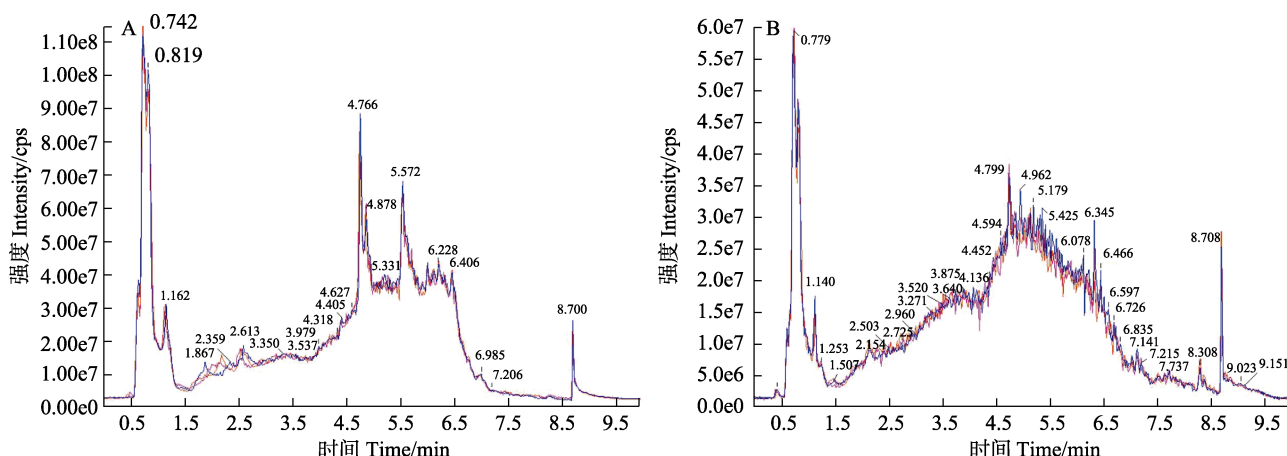


图 3 正 (A)、负 (B) 离子模式下根系分泌物的 ITC 图

Fig. 3 ITC plots of root secretions in positive (A) and negative (B) ion modes

2.2 营养条件下根系分泌物活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌生长的影响

营养条件下,在培养 12 h 和 24 h 后测定各活性物质对 AS-1 和 JXF-16 生长的影响。结果表明,培养 12 h 后,与 CK 相比,50 $\mu\text{mol/L}$ 肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪、甜菜碱对 AS-1 的生长具显著促进作用,生长量分别增加 9.30%、5.83%、5.70%、5.53%。浓度为 100 $\mu\text{mol/L}$ 时,与 CK 相比仅甜菜碱具有显著促进作用,生长量增加了 15.90%。而浓度为 150 $\mu\text{mol/L}$ 和 200 $\mu\text{mol/L}$ 时,所有活性物质均抑制 AS-1 的生长,抑制率最高可达 90.30% (图 4A)。培养至 24 h,50 $\mu\text{mol/L}$ 肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪、甜菜碱仍表现为显著促进作用,但随着浓度升高,所有活性物质逐渐对 AS-1 生长产生抑制作用或无显著影响 (图 4B)。

培养 12 h 后,与 CK 相比,仅 50 $\mu\text{mol/L}$ 甜菜碱对 JXF-16 生长具显著促进作用,生长量增加 7.10% (图 4C)。培养至 24 h,与 CK 相比,月桂酸在 50 $\mu\text{mol/L}$ 时对 JXF-16 的生长具有显著促进作用,生长量增加 7.70%,但浓度高于 50 $\mu\text{mol/L}$ 时均表现为显著抑制作用,在 200 $\mu\text{mol/L}$ 时抑制率高达 97.20%;100 $\mu\text{mol/L}$ 肉豆蔻酸、4-乙基辛酸均表现显著促进作用;150 $\mu\text{mol/L}$ 浓度下仅 4-乙基辛酸表现显著促进作用;200 $\mu\text{mol/L}$ 的肉豆蔻酸、川芎嗪、甜菜碱仍对 JXF-16 生长具一定促进作用 (图 4D)。其中月桂酸高于 50 $\mu\text{mol/L}$ 时对 2 个菌株生长均表现显著抑制作用,而 2-十二烷基苯磺酸在 4 个浓度下均显著抑制青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌的生长。

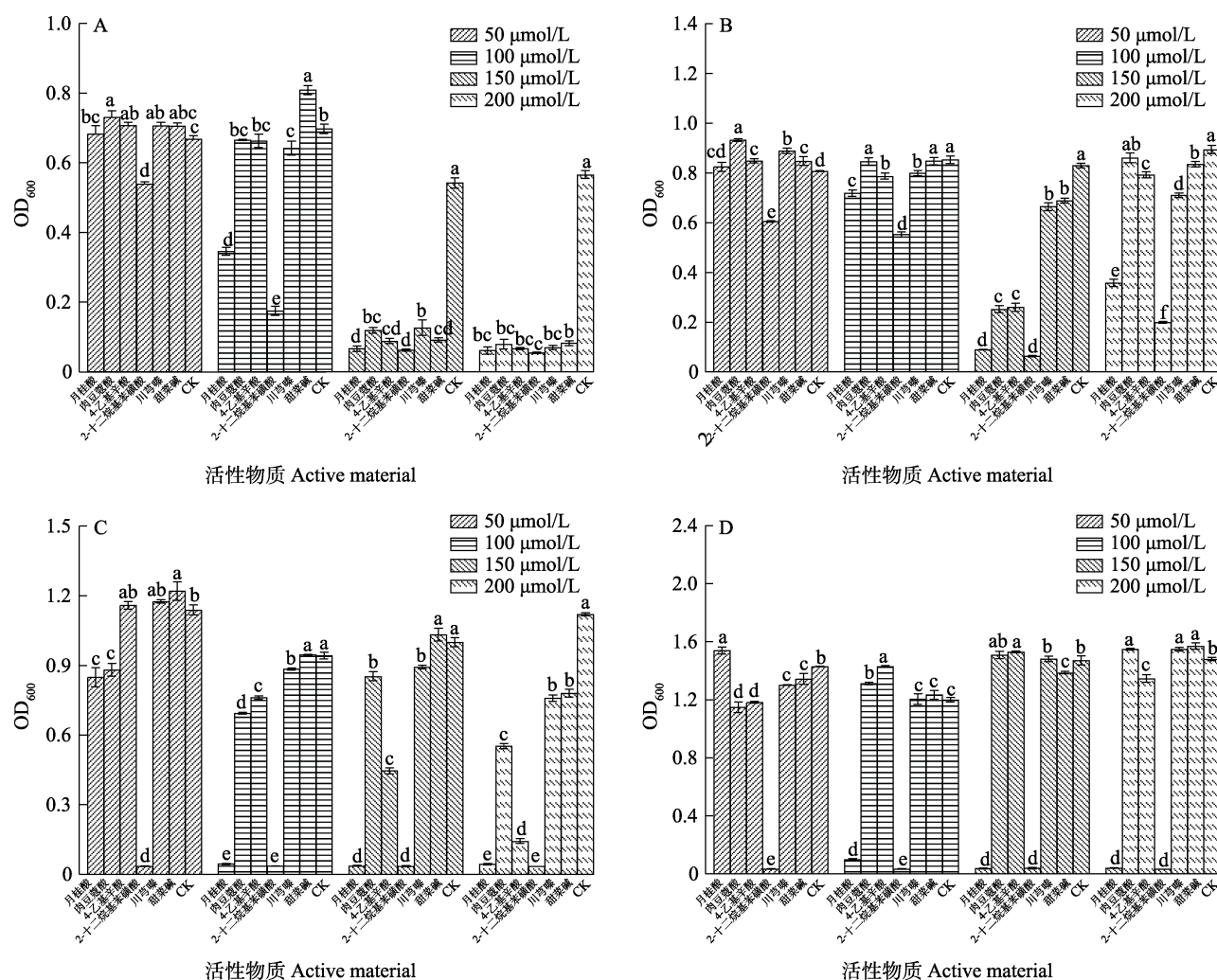
2.3 基本培养基条件下根系分泌物活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌生长的影响

基本培养基条件下,培养 12 h 和 24 h 后分别测量 AS-1 的生长量。结果表明,培养 12 h,50 $\mu\text{mol/L}$ 月桂酸和 4-乙基辛酸对 AS-1 的生长无显著影响,即不促进也不抑制,但随着浓度升高所有物质对 AS-1 的生长均产生显著抑制作用 (图 5A)。培养至 24 h,浓度为 50 $\mu\text{mol/L}$ 时,除 2-十二烷基苯磺酸呈显著抑制作用外,月桂酸、肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪和甜菜碱对 AS-1 生长均无显著影响;浓度为 100 $\mu\text{mol/L}$ 时,月桂酸、4-乙基辛酸、甜菜碱对 AS-1 的生长仍无显著影响,而肉豆蔻酸、2-十二烷基苯磺酸、川芎嗪则呈显著抑制作用;浓度为 150 $\mu\text{mol/L}$ 和 200 $\mu\text{mol/L}$ 时,所有活性物质均抑制 AS-1 的生长 (图 5B)。

如图 5C 和图 5D 所示,培养 12 h,50 $\mu\text{mol/L}$ 川芎嗪、150 $\mu\text{mol/L}$ 甜菜碱能促进 JXF-16 的生长,与 CK 相比,生长量分别增加 13.24%和 7.00%;在培养 24 h 时,仅 50 $\mu\text{mol/L}$ 甜菜碱表现显著促进作用,其生长量比 CK 增加 10.90%,其余活性物质在各浓度下均抑制 JXF-16 的生长。

2.4 根系分泌物活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌生物膜形成的影响

通过结晶紫染色法测定生物膜的形成量,如图 6A 和图 6B 所示,培养 12 h,除浓度为 150 $\mu\text{mol/L}$ 和 200 $\mu\text{mol/L}$ 的 2-十二烷基苯磺酸对 AS-1 生物膜的形成表现出一定抑制作用,其余活性物质在 4 个浓度下均表现出一定促进作用或无显著影响。其中肉豆蔻酸处理随着浓度增加其促进作用呈递增趋势,最高增加 122.57%。但培养 24 h 时,除



A、B 分别为培养 12 h 和 24 h 的青枯菌生长量；C、D 分别为培养 12 h 和 24 h 的贝莱斯芽孢杆菌生长量。

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

A, B represents the growth of *R. solanacearum* after 12 h and 24 h of cultivation, respectively; C, D represents the growth of *B. velezensis* after 12 h and 24 h of cultivation, respectively. Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 4 营养培养基条件下根系分泌物活性物质对菌株生长量的影响

Fig. 4 Effects of active substances in root exudates on growth of strains under nutrient medium conditions

100 $\mu\text{mol/L}$ 甜菜碱无显著影响外, 其余活性物质均显著抑制 AS-1 生物膜形成。

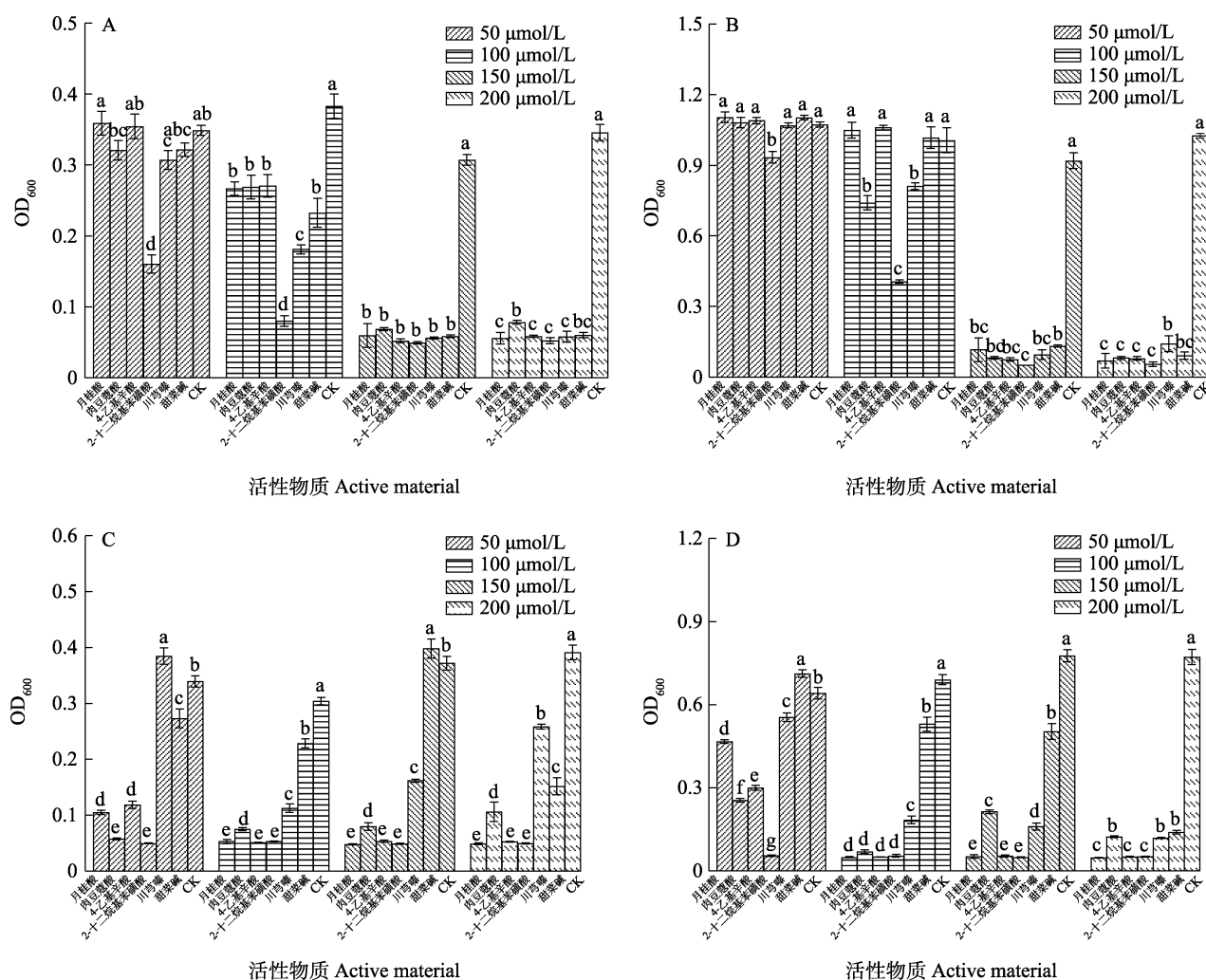
如图 6C 和图 6D 所示, 与 CK 相比, 培养 12、24 h, 100 $\mu\text{mol/L}$ 甜菜碱均对 JXF-16 生物膜形成表现出显著的促进作用, 分别增加 19.03% 和 4.03%; 培养 24 h, 50 $\mu\text{mol/L}$ 川芎嗪具显著促进作用, 当浓度为 100 $\mu\text{mol/L}$ 以上时, 所有活性物质均表现出显著的抑制效应, 其中, 200 $\mu\text{mol/L}$ 2-十二烷基苯磺酸的抑制率高达 85.60%。

2.5 根系分泌物活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌运动性的影响

采用半固体平板培养法测定各活性物质对 AS-1 和 JXF-16 运动活性的影响。结果表明, 6

种活性物质在各浓度下均能促进 AS-1 和 JXF-16 的运动活性 (图 7)。浓度为 50 $\mu\text{mol/L}$ 时, 与 CK 相比, 6 种活性物质均显著促进 AS-1 的运动性, 运动直径提高 16.08%~46.36%; 当浓度高于 50 $\mu\text{mol/L}$ 时, 除甜菜碱外, 其余活性物质对 AS-1 的运动性无显著影响或呈抑制作用。而甜菜碱对 AS-1 运动性的促进作用无浓度差异 (图 7A)。

在 4 个浓度下, 肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪均能促进 JXF-16 的运动活性, 其中以川芎嗪促进效果最佳, 最高可提高 149.97%; 100、150 $\mu\text{mol/L}$ 甜菜碱均表现促进作用; 月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸在各浓度下对 JXF-16 运动性均表现为抑制作用, 且当 2-十二烷基苯磺酸浓度高



A、B 分别为培养 12 h 和 24 h 的青枯菌生长量；C、D 分别为培养 12 h 和 24 h 的贝莱斯芽孢杆菌生长量。不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

A, B represents the growth of *R. solanacearum* after 12 h and 24 h of cultivation, respectively; C, D represents the growth of *B. velezensis* after 12 h and 24 h of cultivation, respectively. Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 5 基本培养基条件下根系分泌物活性物质对菌株生长量的影响

Fig. 5 Effects of active substances of root exudates on growth of strains under the condition of basic medium

于 50 $\mu\text{mol/L}$ 时, 其菌落直径为 0 (图 7B)。而对 AS-1, 月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸仅在 50 $\mu\text{mol/L}$ 浓度时表现为促进作用, 高于 50 $\mu\text{mol/L}$ 时均表现为抑制作用。

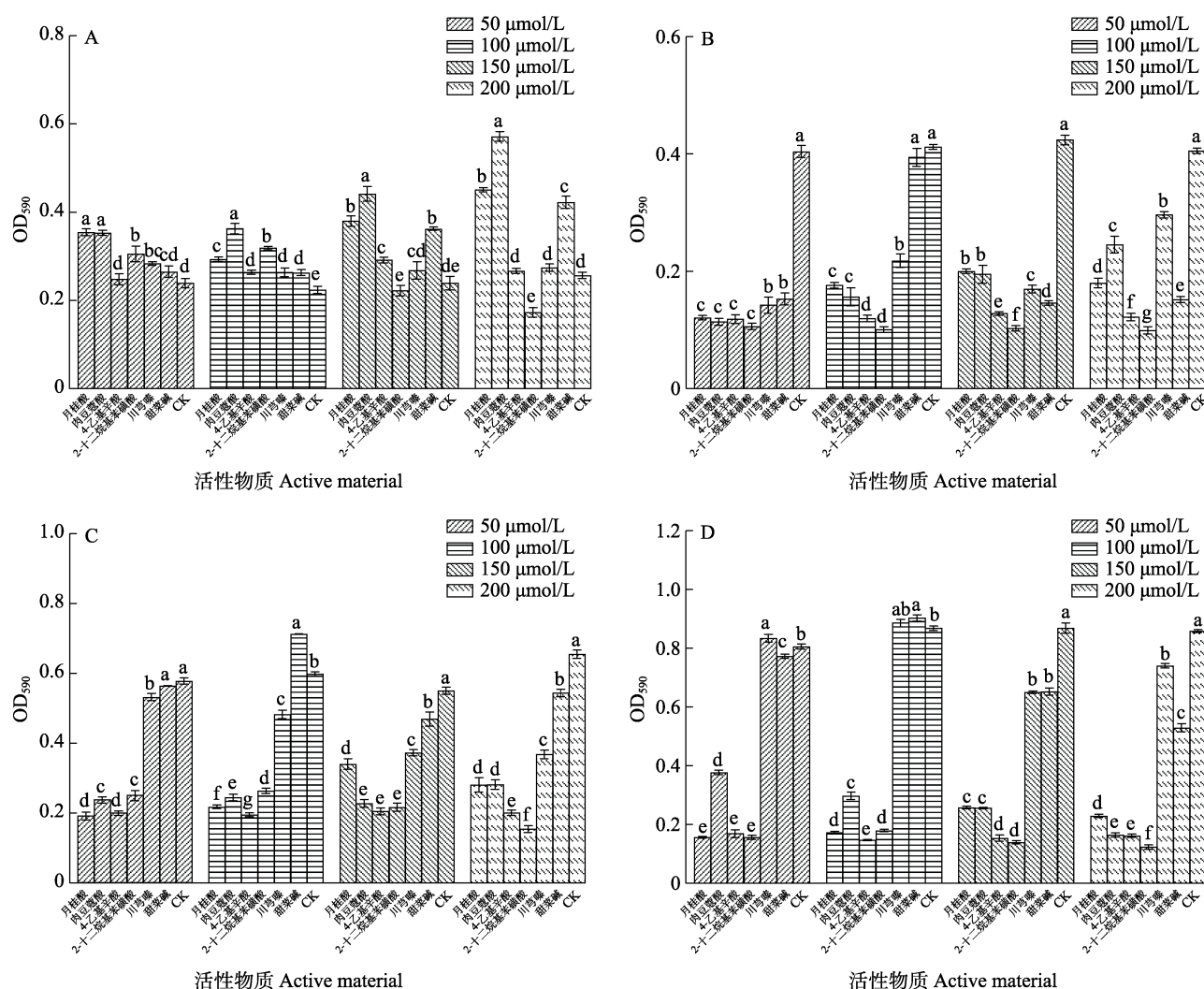
2.6 根系分泌物活性物质对青枯病的盆栽防效

上述研究表明, 月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸对青枯菌生长具有显著抑制作用, 因此选择月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸开展盆栽防治试验。在前期开展的施用浓度筛选试验中, 当施于盆栽中的月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸浓度 $> 100 \mu\text{mol/L}$ 时, 2 种活性物质的防治效果达 70.00% 以上, 且当浓度 $\geq 200 \mu\text{mol/L}$ 时, 2 种活性物质的防效无显著浓度差异。因此, 选择 150 $\mu\text{mol/L}$ 和 200 $\mu\text{mol/L}$ 两个浓度开展月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸盆栽防治试验。

如表 2 所示, 200 $\mu\text{mol/L}$ 2-十二烷基苯磺酸的相对防效最佳, 平均相对防效达 80.28%, 与春雷·啶菌铜相比, 其相对防效提高了 15.15 个百分点, 而与 JXF-16 菌液相比, 则提高了 9.89 个百分点; 其次为 150 $\mu\text{mol/L}$ 2-十二烷基苯磺酸和 200 $\mu\text{mol/L}$ 月桂酸, 二者的相对防效无显著差异, 与春雷·啶菌铜相比, 相对防效分别提高了 8.61 和 8.47 个百分点; JXF-16 菌液与春雷·啶菌铜的相对防效均低于活性物质, 其中 JXF-16 菌液的相对防效高于春雷·啶菌铜。

3 讨论

生物膜能够促进微生物在寄主植物与土壤中的定殖^[20-21], 生物膜的形成既是青枯菌适应宿主微环境的重要方式, 也是发挥青枯菌毒力的核心



A、B 分别为培养 12 h 和 24 h 的青枯菌生物膜形成量；C、D 分别为培养 12 h 和 24 h 的贝莱斯芽孢杆菌生物膜形成量。

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

A, B represents the amount of *R. solanacearum* biofilm formation after 12 h and 24 h of cultivation, respectively; C, D represents the amount of *B. velezensis* biofilm formation after 12 h and 24 h of cultivation, respectively. Different lowercase letters indicate significant difference ($P < 0.05$).

图 6 根系分泌物活性物质对菌株生物膜形成的影响

Fig. 6 Effects of active substances in root exudates on biofilm formation of strains

因素^[22]。而细菌的运动机制及其趋化性在微生物的环境适应性及种间竞争中也扮演着至关重要的角色。相较于趋化性，细菌的运动性亦是一项关键的生物学特性，该特性显著增强了细菌在微生态中的定殖与侵染能力^[23-24]。有机酸与生物碱类活性成分对革兰氏阴性菌（如青枯菌）与革兰氏阳性菌（如贝莱斯芽孢杆菌）的作用效果存在较大差异。50 $\mu\text{mol/L}$ 低浓度月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸可促进青枯菌生物膜的形成并促进其运动活性，但二者在各浓度下均抑制贝莱斯芽孢杆菌的生长、生物膜形成和运动活性。表明月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸对革兰氏阳性菌的抑制作用强于革兰氏阴性菌，可能与革兰氏阴性菌的双层膜系

统有关^[25]。月桂酸盐和 2-十二烷基苯磺酸可作为表面活性剂，导致胞质外泄^[26]。同时 2-十二烷基苯磺酸及其盐类常在土壤修复中作为洗脱剂，能够有效去除土壤中的铬污染以及杂环类农药残留^[27-28]。盆栽防效试验表明，150、200 $\mu\text{mol/L}$ 月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸对青枯病均具有较好防治效果，且相对防效均高于化学农药和生防菌处理，其中 200 $\mu\text{mol/L}$ 2-十二烷基苯磺酸的相对防效高达 80.28%。月桂酸盐和 2-十二烷基苯磺酸作为生物防治的辅助抗菌剂，可通过降解环境污染物质与抑制病原菌抑制发挥双重作用，但需进一步评估其在土壤中的残留对生态系统及微生物多样性的影响，以及对土壤生物的毒性。

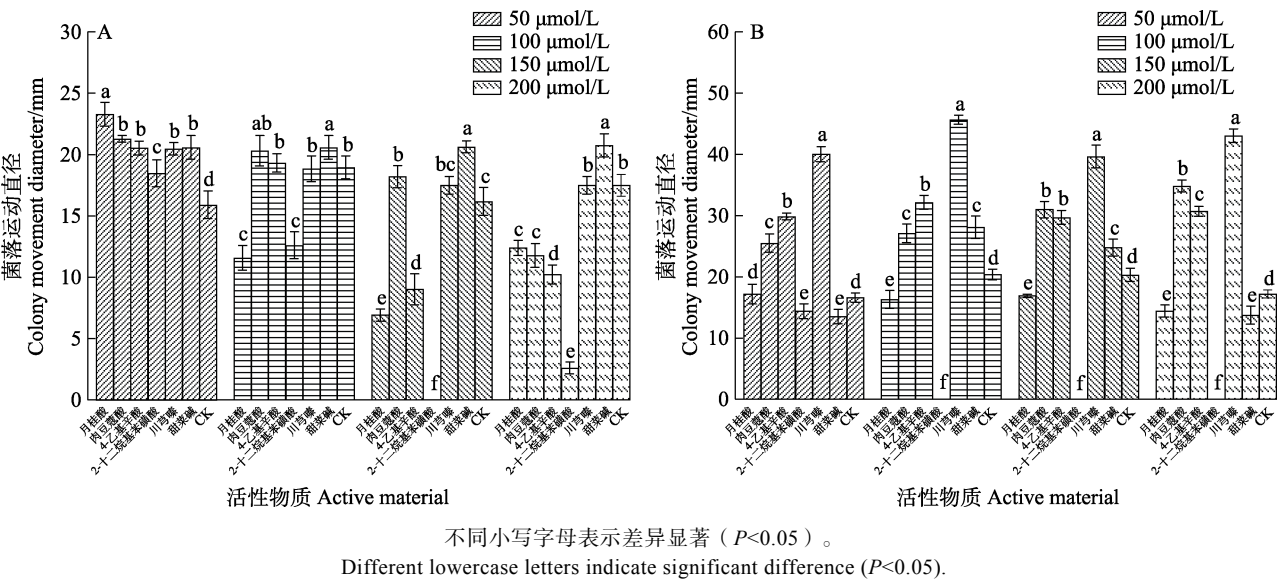


图 7 根系分泌物活性物质对青枯菌 (A) 和贝莱斯芽孢杆菌 (B) 运动性的影响

Fig. 7 Effects of active substances in root exudates on the motility of *R. solanacearum* (A) and *B. velezensis* (B)

表 2 不同处理对烟草青枯病的防治效果

Tab. 2 Control effect of different treatments on tobacco bacterial wilt

处理 Treatment	发病率 Incidence/%	病情指数 Disease index	相对防效 Relative control effect/%
CK	56.67	36.67	
45%春雷·啉啉铜悬浮剂	37.78	13.09	65.13±2.26 ^c
JXF-16	33.33	11.11	70.39±2.69 ^{bc}
150 $\mu\text{mol/L}$ 月桂酸	31.11	10.37	72.10±2.63 ^b
150 $\mu\text{mol/L}$ 2-十二烷基苯磺酸	28.89	9.88	73.74±1.86 ^{ab}
200 $\mu\text{mol/L}$ 月桂酸	30.00	9.51	73.60±1.9 ^{ab}
200 $\mu\text{mol/L}$ 2-十二烷基苯磺酸	24.44	7.41	80.28±3.12 ^a

注：同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P < 0.05$).

肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪、甜菜碱为低浓度 (50 $\mu\text{mol/L}$ 时)，在营养培养基中均能促进青枯菌的生长，刺激细胞膜的形成并诱导其运动。但随着浓度增加各物质均表现为抑制作用，表明青枯菌对这 4 种物质存在浓度依赖的双重效应^[29]。李石力^[15]的研究表明，肉豆蔻酸可在低浓度下诱导青枯菌生物膜形成，上调 *epsE* 基因表达，增强运动性和根部定殖能力；当其浓度升高时，长链疏水结构可能破坏细胞膜完整性，干扰膜蛋白功能，导致其对细菌的生长表现出抑制效果。

甜菜碱是一种季铵型生物碱，低浓度下作为渗透压调节剂可稳定细胞膜，维持细胞水分平衡，提高微环境溶氧利用率，可促进菌体生长^[30]；而较高浓度的甜菜碱因过度改变膜通透性，可导致胞质外泄，破坏代谢稳态，改变渗透势，抑制自由扩散类的营养物质吸收，导致菌体生长受限^[31]。相关研究表明，生物碱类的哈尔明碱在一定浓度范围内也能抑制生物膜的形成^[32]。有机酸类分泌物基本均可抑制芽孢杆菌的生长量，但短时间低浓度的培养条件下各活性物质均能促进青枯菌生长。在基本培养基中培养 24 h，低浓度的肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪、甜菜碱对青枯菌生长既不促进也不抑制，这与营养培养基中这些物质显著促进生长的现象相反，表明这些物质并非青枯菌生长所需的主要碳源或氮源，推测在营养条件下，部分物质的促进作用源于营养基质与代谢刺激的协同效应。相关基因的表达调控机制需通过转录组分析进一步验证。

草酸、柠檬酸等有机酸低浓度下可促进青枯菌的生物膜形成，而高浓度则抑制^[33]。4-乙基辛酸的作用机制可能与多数有机酸相似，其通过干预细胞膜的渗透性及能量代谢过程对青枯菌的生长产生影响。研究显示，低浓度的有机酸能够激活细菌的化学感应系统（如 CheA/CheY 途径），进而提升细菌的运动能力和趋化性，有利于营养物质的吸收和定殖^[34]。但在高浓度条件下，有机酸可干扰细胞膜引起膜通透性的增加、离子泄漏

以及能量的耗散,进而使得青枯菌生长受限^[35]。本研究中,在 50 $\mu\text{mol/L}$ 低浓度下,培养 12 h 时除 2-十二烷基苯磺酸外,其余活性物质均促进青枯菌生物膜形成,但培养 24 h 时则均表现为抑制作用。对贝莱斯芽孢杆菌而言,仅川芎嗪和甜菜碱在一定浓度下对其生物膜形成具促进效果,其余物质均抑制贝莱斯芽孢杆菌生物膜的形成。表明在生物膜的成熟阶段,生物膜对多种活性物质的敏感性显著增强。随着时间的推移,物质的累积可能引发毒性效应,从而产生抑制作用。

通过比较不同活性物质对青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌生物膜的影响,发现香附子根系分泌物在低浓度条件下可促进青枯菌生物膜形成,而对芽孢杆菌生物膜则大部分表现出抑制作用。此外,青枯菌对香附子根系分泌物表现出较高耐受性,在中高浓度条件下才显示出抑制效果。相比之下,贝莱斯芽孢杆菌对香附子根系分泌物部分活性物质耐受性较低,在低浓度条件下即表现出抑制作用。

综上所述,6 种外源性活性物质对青枯菌与贝莱斯芽孢杆菌的作用表现出较大差异。其中,月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸均表现出抑制活性,且对革兰氏阳性菌贝莱斯芽孢杆菌的抑制效果显著强于革兰氏阴性菌青枯菌。肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪、甜菜碱在中低浓度条件下能够促进青枯菌的增殖,并诱导其生物膜的形成以及运动能力的提升。川芎嗪和甜菜碱分别在 50 $\mu\text{mol/L}$ 和 100 $\mu\text{mol/L}$ 浓度下能促进贝莱斯芽孢杆菌的生长,同时诱导其生物膜的形成及运动活性。香附子根系分泌物对青枯菌的作用具有双重性:促进性物质(如肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪、甜菜碱)含量高于抑制性物质(如月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸),可能通过竞争生态位或干扰致病信号,导致杂草香附子虽携带青枯菌却不发病。这些结果支持了香附子根系分泌物能够吸引青枯菌并抑制拮抗菌进而提高烟田青枯病发病率的猜想,为开发针对青枯菌的新型农药提供理论基础和潜在靶点。

4 结论

通过添加有机酸类和生物碱类外源物共培养青枯菌和贝莱斯芽孢杆菌,分析其对菌株生长、生物膜形成以及运动活性的影响,并验证部分活性物质对青枯病的防效,主要得到以下结论:

(1) 低浓度(50 $\mu\text{mol/L}$)的肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、川芎嗪和甜菜碱显著促进青枯菌的生长、生物膜的形成及运动活性;50 $\mu\text{mol/L}$ 川芎嗪和 100 $\mu\text{mol/L}$ 甜菜碱对贝莱斯芽孢杆菌具有类似促进作用;50 $\mu\text{mol/L}$ 月桂酸可促进青枯菌生物膜的形成及运动活性,但对其生长无显著影响;50 $\mu\text{mol/L}$ 2-十二烷基苯磺酸仅促进青枯菌的运动性。

(2) 月桂酸、肉豆蔻酸、4-乙基辛酸、2-十二烷基苯磺酸对贝莱斯芽孢杆菌的生长和生物膜形成的影响具有一定差异,其中,月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸在浓度高于 50 $\mu\text{mol/L}$ 时,对贝莱斯芽孢杆菌(及青枯菌)的生长、生物膜形成及运动活性均呈显著抑制作用;而肉豆蔻酸和 4-乙基辛酸在相同浓度下无显著影响。

(3) 150 $\mu\text{mol/L}$ 和 200 $\mu\text{mol/L}$ 的月桂酸及 2-十二烷基苯磺酸均显著降低青枯病发生率,其中,200 $\mu\text{mol/L}$ 的 2-十二烷基苯磺酸相对防效最优,达 80.28%,显著高于 150 $\mu\text{mol/L}$ 的 2-十二烷基苯磺酸及 200 $\mu\text{mol/L}$ 的月桂酸,且 2 种浓度下的月桂酸和 2-十二烷基苯磺酸的相对防效均高于贝莱斯芽孢杆菌菌液(JXF-16)及春雷·啶啉铜处理。

参考文献

- [1] 郑雪芳,陈燕萍,肖荣凤,陈梅春,陈峥,刘欣,王阶平,刘波. 福建青枯雷尔氏菌的遗传多样性及其生防放线菌的筛选[J]. 中国生物防治学报, 2022, 38(5): 1269-1279.
ZHENG X F, CHEN Y P, XIAO R F, CHEN M C, CHEN Z, LIU X, WANG J P, LIU B. Genetic diversity of *Ralstonia solanacearum* in Fujian province and screening its biocontrol actinomycete[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2022, 38(5): 1269-1279. (in Chinese)
- [2] LIU Y P, XUE Z H, CHEN L, XUN W B, SHU X, CHEN Y, SUN X L, WANG Z Q, REN Y, SHEN Q R, ZHANG R F. Root colonization by beneficial rhizobacteria[J]. Fems Microbiology Reviews, 2024, 48(1): fuad066.
- [3] 方树民,顾钢,陈玉森,黄春梅,陈顺辉. 烟草青枯菌在杂草根部的定殖和传病作用[J]. 中国烟草学报, 2013, 19(5): 72-81, 88.
FANG S M, GU G, CHEN Y S, HUANG C M, CHEN S H. Colonization and infection of *Ralstonia solanacearum* in weed roots[J]. Acta Tabacaria Sinica, 2013, 19(5): 72-81, 88. (in Chinese)
- [4] LIU S Y, WEI C Y, TONG Y, CHEN W, HAN Z Y, ZENG D Q, TANG W W. *Cyperus rotundus* L. drives arable soil infertile by changing the structure of soil bacteria in the

- rhizosphere, using a maize field as an example[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2022, 29(52): 79579-79593.
- [5] 方树民, 陈顺辉, 顾刚, 黄春梅, 陈玉森, 林永胜, 吴鸿强. 烟草青枯病菌浸注烟苗的显症反应与对杂草根部带菌检测[J]. 中国烟草学报, 2006(3): 31-34.
FANG S M, CHEN S H, GU G, HUANG C M, CHEN Y S, LIN Y S, WU H Q. Symptom display of tobacco seedling after infiltration of bacteria of *Ralstonia solanacearum* and bacteria carried detection of weed roots[J]. Acta Tabacaria Sinica, 2006(3): 31-34. (in Chinese)
- [6] 方天一, 岳艳玲. 根系分泌物介导的植物对土传病害的抗性机制[J]. 生物技术通报, 2024, 40(3): 52-61.
FANG T Y, YUE Y L. Mechanisms of root exudates-mediated plant resistance to soil-borne diseases[J]. Biotechnology Bulletin, 2024, 40(3): 52-61. (in Chinese)
- [7] SANCHEZ-ARCOS C, KAI M, SVATOŠ A, GERSHENZON J, KUNERT G. Untargeted metabolomics approach reveals differences in host plant chemistry before and after infestation with different pea aphid host races[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 188.
- [8] MA S Q, CHEN Q R, ZHENG Y F, REN T T, HE R, CHENG L R, ZOU P, JING C L, ZHANG C S, LI Y Q. A tale for two roles: root-secreted methyl ferulate inhibits *P. nicotianae* and enriches the rhizosphere *Bacillus* against black shank disease in tobacco[J]. Microbiome, 2025, 13(1): 33.
- [9] SUN H S, JIANG S X, JIANG C C, WU C F, GAO M, WANG Q H. A review of root exudates and rhizosphere microbiome for crop production[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2021, 28(39): 54497-54510.
- [10] SHEN F F, YIN W F, SONG S H, ZHANG Z H, YE P Y, ZHANG Y, ZHOU J N, HE F, LI P, DENG Y Y. *Ralstonia solanacearum* promotes pathogenicity by utilizing l-glutamic acid from host plants[J]. Molecular Plant Pathology, 2020, 21(8): 1099-1110.
- [11] ZHU L, ZHOU W, WANG J F, GUO J S, ZHOU C. Root exudate-mediated assemblage of rhizo-microbiome enhances *Fusarium* wilt suppression in chrysanthemum[J]. Microbiological Research, 2025, 292: 128031.
- [12] 陈七双, 王坚, 李雪枫, 罗宇航, 杨舒萍. 根系分泌物和栽培基质对橡胶树幼苗生长与生理特性的影响[J]. 热带作物学报, 2025, 46(6): 1363-1375.
CHEN Q S, WANG J, LI X F, LUO Y H, YANG S P. Effects of root exudates and cultivation substrates on growth and physiological characteristics of *Hevea brasiliensis* seedlings[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2025, 46(6): 1363-1375. (in Chinese)
- [13] 王艳红, 龙新宪, 吴启堂. 两种生态型东南景天根系分泌物的差异性[J]. 生态环境, 2008(2): 751-757.
WANG Y H, LONG X X, WU Q T. Differences of root exudates between two ecotypes of *Sedum alfredii* Hance[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2008(2): 751-757. (in Chinese)
- [14] 王灿, 赵严, 罗丽霞, 李志刚, 杨建峰, 祖超, 鱼欢, 郭华松, 郑维全. 植物根系分泌物收集方法的比较研究——以槟榔为例[J]. 热带农业科学, 2020, 40(10): 21-29.
WANG C, ZHAO Y, LUO L X, LI Z G, YANG J F, ZU C, YU H, WU H S, ZHENG W Q. Comparative study on collection methods of plant root exudates: take betel nut as an example[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2020, 40(10): 21-29. (in Chinese)
- [15] 李石力. 有机酸类根系分泌物影响烟草青枯病发生的机制研究[D]. 重庆: 西南大学, 2017.
LI S L. The mechanism research of tobacco bacterial wilt influenced by organic acid from root exudates[D]. Chongqing: Southwest University, 2017. (in Chinese)
- [16] SOWNDARYA J, RUBINI D, SINSINWAR S, SENTHILKUMAR M, NITHYANAND P, VADIVEL V. Gallic acid an agricultural byproduct modulates the biofilm matrix exopolysaccharides of the phytopathogen *Ralstonia solanacearum*[J]. Current Microbiology, 2020, 77(11): 3339-3354.
- [17] 史惠聪, 刘梦圆, 王思怡, 邓俊严, 李萍, 吴福安. 桑树根系分泌物的鉴定及其主要活性物质对桑树青枯菌生长的影响[J]. 植物生理学报, 2024, 60(9): 1475-1485.
SHI H C, LIU M Y, WANG S Y, DENG J Y, LI P, WU F A. Identification of mulberry root exudates and effects of main active compounds on the growth of *Ralstonia pseudosolanacearum*[J]. Plant Physiology Journal, 2024, 60(9): 1475-1485. (in Chinese)
- [18] 徐欣韵, 王宁, 丁佳, 陈妍, 田光明. 番茄青枯病拮抗菌的定向筛选及其抗病促生机制研究[J]. 微生物学报, 2021, 61(10): 3276-3290.
XU X Y, WANG N, DING J, CHEN Y, TIAN G M. Isolation and identification of antagonistic bacteria against tomato bacterial wilt and the mechanisms in disease prevention and plant growth promotion[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(10): 3276-3290. (in Chinese)
- [19] 全国烟草标准化技术委员会(SAC/TC144). 烟草病虫害及调查办法: GB/T 23222—2008[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.
National Technical Committee on Tobacco of Standardization Administration of China (SAC/TC144). Grade and investigation method of tobacco diseases and insect pests: GB/T 23222—2008[S]. Beijing: Standards Press of China, 2008. (in Chinese)
- [20] FAN B, CHEN X H, BUDIHARJO A, BLEISS W, VATER J, BORRIS R. Efficient colonization of plant roots by the plant growth promoting bacterium *Bacillus amyloliquefa-*

- ciens* FZB42, engineered to express green fluorescent protein[J]. *Journal of Biotechnology*, 2011, 151(4): 303-311.
- [21] CHEN Y, YAN F, CHAI Y R, LIU H X, KOLTER R, LOSICK R, GUO J H. Biocontrol of tomato wilt disease by *Bacillus subtilis* isolates from natural environments depends on conserved genes mediating biofilm formation[J]. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(3): 848-864.
- [22] MORI Y, INOUE K, IKEDA K, NAKAYASHIKI H, HIGASHIMOTO C, OHNISHI K, KIBA A, HIKICHI Y. The vascular plant - pathogenic bacterium *Ralstonia solanacearum* produces biofilms required for its virulence on the surfaces of tomato cells adjacent to intercellular spaces[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2016, 17(6): 890-902.
- [23] ZHANG Y, HAN L L, ZHANG L C, XU C Z, SHI X J, HIKICHI Y, OHNISHI K. Expression of *Ralstonia solanacearum* type III secretion system is dependent on a novel type 4 pili (T4P) assembly protein (TapV) but is T4P independent[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2020, 21(6): 777-793.
- [24] CORRAL J, SEBASTIÀ P, COLL N S, BARBÉ J, ARANDA J, VALLS M. Twitching and swimming motility play a role in *Ralstonia solanacearum* pathogenicity[J]. *Mosphere*, 2020, 5(2): e00740-19.
- [25] SLAVIN Y N, ASNIS J, HÄFELI U O, BACH H. Metal nanoparticles: understanding the mechanisms behind antibacterial activity[J]. *Journal of Nanobiotechnology*, 2017, 15(1): 65.
- [26] 官妍, 吴嘉迪, 李杰, 许锦涛, 石晶金. 十二烷基苯磺酸钠对引发内置物感染表皮葡萄球菌生物被膜的作用[J]. *微生物学通报*, 2020, 47(3): 860-867.
- GUAN Y, WU J D, LI J, XU J T, SHI J J. Effect of sodium dodecyl benzene sulfonate on biofilm of *Staphylococcus epidermidis* with infection of the implan[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(3): 860-867. (in Chinese)
- [27] 刘有势, 陈华君. 十二烷基苯磺酸钠对土壤中铬的去除作用研究[J]. *广东化工*, 2013, 40(14): 9-10.
- LIU Y S, CHEN H J. Study on the removal efficiency of chromium by SDBS from soil[J]. *Guangdong Chemical Industry*, 2013, 40(14): 9-10. (in Chinese)
- [28] 雒宇. 腐植酸钠和十二烷基苯磺酸钠修复多菌灵农药类污染地块研究[J]. *环境卫生工程*, 2023, 31(1): 69-73.
- LUO Y. Study on the remediation of carbendazim pesticide-contaminated sites by sodium humate and sodium dodecyl benzene sulfonate[J]. *Environmental Sanitation Engineering*, 2023, 31(1): 69-73. (in Chinese)
- [29] JODYNIS-LIEBERT J, KUJAWSKA M. Biphasic dose-response induced by phytochemicals: experimental evidence[J]. *Journal of Clinical Medicine*, 2020, 9(3): 718.
- [30] HE X Y, RICHMOND M E A, WILLIAMS D V, ZHENG W T, WU F B. Exogenous glycinebetaine reduces cadmium uptake and mitigates cadmium toxicity in two tobacco genotypes differing in cadmium tolerance[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(7): 1612.
- [31] 邢晨光, 赵希景, 谢希贤, 陈宁. 甜菜碱对枯草芽孢杆菌合成利巴韦林的影响[J]. *天津科技大学学报*, 2009, 24(4): 14-17.
- XING C G, ZHAO X J, XIE X X, CHEN N. Effects of betaine on biosynthesis of ribavirin by *Bacillus subtilis*[J]. *Journal of Tianjin University of Science & Technology*, 2009, 24(4): 14-17. (in Chinese)
- [32] XIA H K, HUANG Y X, WU R Y, TANG X, CAI J, LI S X, LIN J, WU D S. A screening identifies harmine as a novel antibacterial compound against *Ralstonia solanacearum*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1269567.
- [33] WU K, YUAN S F, XUN G H, SHI W, PAN B, GUAN H L, SHEN B, SHEN Q R. Root exudates from two tobacco cultivars affect colonization of *Ralstonia solanacearum* and the disease index[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2015, 141: 667-677.
- [34] RICO-JIMÉNEZ M, ROCA A, KRELL T, MATILLA M A. A bacterial chemoreceptor that mediates chemotaxis to two different plant hormones[J]. *Environmental Microbiology*, 2022, 24(8): 3580-3597.
- [35] LIAO X Y, CHEN X, SANT'ANA A S, FENG J S, DING T. Pre-exposure of foodborne *Staphylococcus aureus* isolates to organic acids induces cross-adaptation to mild heat[J]. *Microbiology Spectrum*, 2023, 11(2): e038322.