

多粘类芽孢杆菌的研究进展

窦龙涛¹, 胡基华¹, 刘春燕², 曲晓军¹, 姜威¹, 闫更轩¹, 张淑梅¹

(1. 黑龙江省科学院微生物研究所, 哈尔滨 150010; 2. 黑龙江省科学院, 哈尔滨 150001)

摘要: 多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*)是可产内生孢子具有生物防治功能的植物根际促生菌,在自然界中广泛存在,能够产生多肽、多糖、蛋白质等代谢活性物质,是挖掘天然抗菌素的宝库。随着生物技术的发展,多粘类芽孢杆菌在农业、工业及医药等领域均表现出广泛的应用价值。综述了多粘类芽孢杆菌的代谢活性物质、基因研究及其在农业与工业领域中的应用,对其未来的研究前景进行了展望,为进一步挖掘其作为生防制剂提供参考。

关键词: 多粘类芽孢杆菌; 代谢活性物质; 基因研究

中图分类号: S917.1 文献标志码: A 文章编号: 1674-8646(2024)04-0008-06

Research Progress of *Paenibacillus Polymyxa*

Dou Longtao¹, Hu Jihua¹, Liu Chunyan², Qu Xiaojun¹, Jiang Wei¹, Yan Gengxuan¹, Zhang Shumei¹

(1. Institute of Microbiology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150010, China;
2. Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150001, China)

Abstract: *Paenibacillus polymyxa* is a plant rhizosphere growth promoting bacterium that can produce endophytic spores and has biological control functions. It is widely found in nature. *Paenibacillus polymyxa* can produce metabolically active substances, such as peptides, polysaccharides and proteins. It's a treasure trove of natural antimicrobials. With the development of biotechnology, *Paenibacillus polymyxa* has shown a wide range of applications in agriculture, industry and medicine. The study reviews the research on metabolic active substances, gene research and its application in agriculture and industry of *Paenibacillus polymyxa*. The future research prospects are prospected, in order to provide reference for further excavation of *Paenibacillus polymyxa* as biocontrol agents.

Key words: *Paenibacillus polymyxa*; Metabolically active substances; Gene research

多粘类芽孢杆菌(*Paenibacillus polymyxa*, *P. polymyxa*)是一类可产内生孢子的多功能革兰氏阳性细菌,普遍存在于土壤、植物体表及根际,在海洋沉积物中^[1]也有分布,其芽孢对辐射、热、干燥、极端 pH 值及有毒化学物有很强的抵抗能力,休眠状态下可以长期保持活力,而芽孢具有繁殖速度快、营养要求简单及易于在植物根围定殖的特点^[2]。*P. polymyxa* 经历了一系列分类学上的变化,于 1880 年首次被发现后称为 *Clostridium polymyxa*^[3],1989 年因其杆状细胞而更名为多粘芽孢杆菌。1993 年,Ash 等通过 PCR 探针实验对 16S rRNA 的比较序列进行分析发现,这类菌与典型的芽孢杆菌存在明显的差异性,将 11 个种从芽孢杆菌属内分离,

划为类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)^[4]。多粘类芽孢杆菌作为类芽孢杆菌的模式菌,环保安全,具有广阔的应用前景,美国环保署(Environmental Protection Agency)将其列入可作商用的微生物之一^[5]。除了在农业上的应用外,还应用于医药及工业等领域,其发酵产生的多粘菌素在应用上已较为成熟。近年来,生物技术飞速发展,研究工具与研究方法逐渐完善,为多粘类芽孢杆菌的相关研究奠定了坚实基础。

1 多粘类芽孢杆菌代谢活性物质研究

多粘类芽孢杆菌能够产生丰富的具有生物活性的代谢物质,诱导寄主植物抗病,防治病害。这些活性物质按结构分类大多为多肽、多糖、蛋白质,还有核苷类似物、醇醛酸及吡嗪类等物质^[6]。

1.1 多肽类

多粘类芽孢杆菌产生的小分子结构的肽类抗生素是通过非核糖体代谢途径合成的^[7],可分为两类:一类能够很好地抑制细菌生长,包括多粘菌素、环杆菌素、乔利肽菌素等;另一类对真菌与革兰氏阳性细菌都有抗菌活性,包括多肽菌素、谷胱菌素、杀镰孢菌素等^[8]。

收稿日期:2023-10-10

基金项目:黑龙江省科学院基金项目(KY2022SW03)

作者简介:窦龙涛(1994-),女,硕士研究生。研究方向:农业微生物基础研究。

通讯作者:胡基华(1970-),女,博士,副研究员。研究方向:土壤微生物防治基础应用研究。E-mail:158631375@qq.com;

刘春燕(1968-),男,博士,二级研究员。研究方向:食品生物学。E-mail:hjlchy@126.com。

多粘菌素是一种重要的环寡肽类抗生素,于1947年首次从 *P. polymyxa* 中分离出来^[9],是质量约为1200 Da的小脂肽分子,特点是具有一个聚阳离子肽环,一个短的突出肽附着在疏水的脂肪酸尾上^[10],目前已经分离和表征了15种以上的多粘菌素,其中最突出的是多粘菌素B与多粘菌素E(也称为粘菌素)^[11-12]。多粘菌素B与粘菌素的不同之处在于肽环中的一个氨基酸残基,其中D-苯丙氨酸被粘菌素中的D-亮氨酸残基取代^[13-14]。作为膜靶向抗生素,所有的多粘菌素肽都具有相似的杀菌活性,对革兰氏阴性菌及少数革兰氏阳性菌都有效^[15-16]。多粘菌素通过破坏膜完整性引起细胞损伤,导致细胞死亡。多粘菌素及其相关物质一直被广泛用于临床治疗,直到20世纪80年代,其肾毒性导致使用量下降^[17]。后来,由于临床多耐药革兰氏阴性菌的出现,多粘菌素又再次被重视。目前已尝试对其结构进行一定程度的化学修饰降低毒性。此外,剂量的变化、配方的修改在很大程度上降低了毒性水平。

杀镰孢菌素是多粘类芽孢杆菌产生的重要的抗真菌脂肽抗生素^[18]。从多粘类芽孢杆菌菌株中分离并鉴定了多种杀镰孢菌素,各类杀镰孢菌素在体外对革兰氏阳性菌和镰刀菌属均表现出抗菌活性。杀镰孢菌素对细胞膜有不利影响,会导致细胞内离子的损失^[19]。Tsai等^[20]通过先进的质谱及网络分析,将 *P. polymyxa* TP3产生的杀镰孢菌素型化合物有效地揭示出来,推测其在拮抗灰霉病菌中发挥作用。

1.2 多糖类

胞外多糖(EPS)是细胞外基质的重要组成成分,近年来,作为一种生物材料来源越来越受到人们的关注。微生物胞外多糖与动植物多糖相比,具有增黏性、耐盐性及抗温性等优点。研究表明, *P. polymyxa* 胞外多糖具有抗炎、抗氧化、抗凝血、抗肿瘤等作用^[6,21-22]。Wang等^[23]研究发现,从 *P. polymyxa* PYQ1中分离纯化

出的胞外多糖,可提高过氧化氢酶活性并维持膜完整性,对UVC诱导的HaCaT细胞损伤具有保护作用。Liu等^[24]将 *P. polymyxa* EJS-3的果聚糖型胞外多糖分别酰化、磷酸化及苄化,提高了其衍生物的还原能力,增强了其对超氧自由基及羟基自由基的清除活性。刘俊等^[25]证明,胞外多糖可增强小鼠的免疫功能,Mokaddem等^[26]研究发现, *P. polymyxa* CHL0102产生的多糖可从水溶液中去除镉,进而达到净化水质的目的。Raza等^[27]研究表明, *P. polymyxa* SQR-21的EPS显示出良好的超氧化物清除、絮凝及金属螯合活性,对脂质过氧化与还原活性有抑制作用。此外, *P. polymyxa* 产胞外多糖在农药助剂方面具有助悬浮及热保护作用^[28]。

1.3 蛋白质类

多粘类芽孢杆菌能产生多种大分子拮抗蛋白,主要包括一些水解酶类,如木聚糖酶、蛋白酶及纤维素酶等^[29],它们能使宿主菌的核细胞壁特异性降解,进而抑制宿主菌生长。Ran等^[30]从 *P. polymyxa* 7F1中纯化出一种新型抗真菌蛋白并成功表达,该蛋白能有效防治植物枯萎病。金美芳^[31]利用硫酸铵和凝胶层析法检测到多粘类芽孢杆菌S960中相对分子量约为66.2 kDa的活性蛋白,该蛋白具有抑制尖孢镰刀菌生长的作用。姚乌兰^[32]从 *P. polymyxa* WY110发酵液中分离得到的P2蛋白对稻瘟病菌具有良好的拮抗作用。徐玲等^[33]从 *P. polymyxa* HY96-2分离检测到分子量<5 kDa混合物蛋白可有效抑制番茄青枯病菌。陈雪丽等^[34-35]从 *P. polymyxa* BRF-1分离纯化分子量为35.4 kDa的蛋白,可抑制黄瓜尖孢镰刀病菌。Kavitha等^[36]从 *P. polymyxa* VLB 16分离鉴定出分子量为37 kDa的蛋白,对稻瘟病菌、丝核菌具有良好的抑制作用。邓阳^[37]从 *P. polymyxa* JSa-9分离出分子量为71.9 kDa的抗菌蛋白,具有广谱抑菌活性,能够有效抑制大肠杆菌、藤黄微球菌、点青霉等病原菌的活性。

表1 几种多粘类芽孢杆菌抗菌蛋白分子量及抑制病原菌种类

Tab. 1 Molecular weight of several antibacterial proteins of *Paenibacillus polymyxa* and the inhibit pathogen species

菌株	蛋白分子量(kDa)	防治病原菌	参考文献
<i>P. polymyxa</i> HY96-2	<5 混合物	番茄青枯病菌	33
<i>P. polymyxa</i> BRF-1	35.4	黄瓜尖孢镰刀菌	34,35
<i>P. polymyxa</i> S960	66.2	尖孢镰刀菌	31
<i>P. polymyxa</i> WY110	26	稻瘟病菌	32
<i>P. polymyxa</i> VLB 16	37	稻瘟病菌,丝核菌	36
<i>P. polymyxa</i> JSa-9	71.9	大肠杆菌,藤黄微球菌,点青霉等	37
<i>P. polymyxa</i> 7F1	36	镰刀菌	30

1.4 其他活性物质

多粘类芽孢杆菌还能产出其他具有较高价值的代谢产物。Khan 等^[38]发现从百合鳞茎中分离得到的 *P. polymyxa* SK1 中含有有机酸、吲哚-3-乙酸 (IAA) 等植物激素, 可促进植物生长。Tupinamba^[39]等发现, 由 *P. polymyxa* SCE2 合成的吩嗪-1-羧酸 (PCA) 对不同真菌毒素、真菌菌株具有潜在的拮抗活性, 还具有医用杀菌及抗肿瘤等作用。对多粘类芽孢杆菌代谢产物的化学成分进行分析发现, 其中一种异黄酮类物质 (金雀异黄素) 具有抗炎症、抗氧化及促进细胞凋亡等作用^[40]。此外, 多粘类芽孢杆菌还能产生絮凝剂、表面活性剂、植物激素等活性物质。

2 多粘类芽孢杆菌的基因研究

基因测序技术的快速发展促使微生物测序数据不断丰富, 加速了对多粘类芽孢杆菌相关分子机制的研究^[41]。2010 年, Kim 等^[42]报道了 *P. polymyxa* E681 的完整基因组序列, 基于序列调查和生化分析提出生长素可能是通过吲哚-3-丙酮酸途径合成的。Jeong 等^[43]报道了 *P. polymyxa* ATCC 842^T 的基因草图, 提出其基因组包含一系列用于抗生素和水解酶的生物合成基因。Mahmoud 等^[44]从大麻籽油中分离出 *P. polymyxa* HOB6, 对其基因组进行了测序及注释, 揭示了其编码抗菌羊毛硫肽与非核糖体肽的生物合成途径的能力。Soni 等^[45]对 *P. polymyxa* HK4 进行基因组测序, 揭示了 HK4 的内在益生菌前景, 为畜牧业及工业提供了一种可行的抗生素。Luo 等^[46]报道了 *P. polymyxa* HY96-2 的完整基因组序列, 并与多种多粘类芽孢杆菌菌株进行了比较基因组学分析, 发现其都具有通过定殖(生物膜形成)、拮抗(抗生素产生)和诱导抗性(系统抗性诱导剂产生)机制控制植物病害的能力。Mamphogoro 等^[47]报道了 *P. polymyxa* SRT9.1 的全基因组序列, 它由 6 754 470 bp 和 7878 个编码序列组成, 平均 G + C 含量为 45%, 该菌株具有开发为农业生物防治剂的潜力。

随着研究的深入, 越来越多的多粘类芽孢杆菌基因组被完全测序, 目前 NCBI GenBank 中提供了 57 株多粘菌的全基因组, 典型的多粘类芽孢杆菌菌株 E681 (5.2 Mb)^[42]、SRT9.1 (6.75 Mb)^[47]、SC2 (5.7 Mb)^[48]、M1、HY96-2、ATCC842 (5.89 Mb)、CR1^[49]、CF05^[50]等全基因组序列均已录入 GenBank。最近对 14 株多粘菌的全基因组^[51](即核心基因组加上可有可无的基因组)进行分析, 发现了 9345 个基因。其中 3194 个属于副基因组, 3063 个在所有研究菌株中共享, 平均每个菌株有 220 个特有的基因^[3]。Zhou^[52]等发现, 与固氮

相关的 NIF 簇基因仅存在于某些菌株中, 这一发现表明固氮能力在多粘类芽孢杆菌中不稳定, 对多粘类芽孢杆菌中抗生素基因簇的分析发现, 这些基因在核心基因组和附属基因组中都存在。这一观察表明, 生存环境的差异导致部分菌株丧失了合成抗生素的能力。目前对多粘类芽孢杆菌的泛基因组学分析将有助于理解生物防治及促进植物生长的机制, 这也将促进多粘类芽孢杆菌在农业上的使用。

3 多粘类芽孢杆菌的应用研究

随着生物技术的发展, 多粘类芽孢杆菌在农业、工业及医药等领域均表现出广泛的应用价值。

3.1 农业应用研究

在农业生产中, 多粘类芽孢杆菌的作用主要体现在促生作用及生物防治两个方面。*P. polymyxa* 是一种很有前途的植物根际促生菌 (*plant growth-promoting rhizobacteria*, PGPR), 与多种寄主植物相关, 包括重要的农艺植物^[53]。多粘类芽孢杆菌有多种促生机制, 如固氮、分泌植物激素、溶解矿物磷酸盐、诱导植物抗性等方式。Anand 等^[54]发现, *P. polymyxa* P2b-2R 通过固氮促进了松树幼苗的生长, 幼苗生物量增加了 1 倍。Sun 等^[55]研究表明, *P. polymyxa* SC2 及其自发突变体 SC2-M1 可通过直接分泌 IAA 促进植物生长。Abdallah 等^[56]对从棉花根际土壤中分离出的 *P. polymyxa* Sx3 进行研究发现, Sx3 能固氮、增溶磷酸盐并产生吲哚乙酸, 从而促进水稻生长。Abdel 等^[57]发现, 多粘类芽孢杆菌可通过提高抗氧化防御系统、改善色素及矿质营养素、减少根和茎中 Cu 的积累等方式减轻铜胁迫, 进而促进玉米植株生长。以 *P. polymyxa* SQR-21 为研究对象, 发现它可以通过改变根蛋白组成来促进寄主植物的生长^[58]。

生物防治是一种生态友好、安全、可持续的植物感染控制方法。Yi 等^[59]从 *P. polymyxa* Y-1 的发酵液中分离出的代谢物能有效防治水稻细菌性病害, 该研究结果将为开发治疗水稻细菌性病害的新型微生物农药提供重要参考。Zhai 等^[60]研究表明, *P. polymyxa* HX-140 菌株能产生纤维素酶、β-1,3-葡聚糖酶、蛋白酶及抗真菌挥发性有机化合物, 在防治黄瓜枯萎病及其他真菌病害方面具有重要潜力。以 *P. polymyxa* NMA1017 为研究对象, 发现它不仅能抑制细菌生长, 还能抑制植物根系中的真菌及卵菌^[61]。在 *P. polymyxa* Y-1 中首次分离出多粘菌素 B1 和 E2, 可防治水稻白叶枯病菌 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, Xoo) 及水稻细菌性条斑病菌 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*, Xoc)^[62]。

除了生物防治及促生长作用, *P. polymyxa* 还能提高农作物品质。研究表明, 多粘类芽孢杆菌能够通过提高某些植物光合作用速率的方式增加其有机物积累^[63]。宿燕明等^[64]以油菜为研究对象, 发现多粘类芽孢杆菌能使油菜中的硝酸盐含量降低。

3.2 工业应用研究

多粘类芽孢杆菌能在不需要基因改造的情况下生产高纯度的 2,3-丁二醇^[65], 其衍生物可用于制备合成橡胶、防冻剂、溶剂、塑料、防腐剂、药物、化妆品、乳液、生物防腐剂、生产酶制剂、分离赤铁矿、黄铁矿及黄铜矿等, 还可用来处理废物与自来水及发酵食物。Alagawany 等^[66]将 *P. polymyxa* LM31 添加到日本鹌鹑的饲料中, 结果显示, 其提高了抗氧化及抗菌活性, 对鹌鹑生长、血液及肠道细菌群均有影响。以 *P. polymyxa* 20185 为研究对象, 对其产碱性果胶酶的发酵条件进行优化^[67], 奠定了其在棉纺织预处理、造纸、咖啡及茶发酵等方面的工业化应用基础。李卫芬等^[68]通过分析 *P. polymyxa* 产生的 β-葡聚糖酶, 为该菌在饲料工业的发展提供理论指导。赵岩等^[69]从 *P. polymyxa* KF-1 发酵液上清中高效分离出果胶裂解酶, 为其在果汁工业及纺织工业的发展提供依据。Bohra 等^[70]研究发现, *P. polymyxa* ND24 能利用甘蔗渣、稻草、玉米淀粉、CMC 及微晶纤维素作为唯一的碳源, 高效生产纤维素酶。Baikui Wang 等^[71]研究发现, *P. polymyxa* BSC10 能改善肠道健康, 提高饲料利用率, 促进肉鸡生长, 该研究可应用于养殖工业。Ariza 等^[72]研究表明, 多粘类芽孢杆菌产生的木葡聚糖酶可通过去除半纤维素多糖来帮助生物质降解, 促进纺织及洗涤剂行业发展。在矿工业领域, Patra 等^[73]通过多粘类芽孢杆菌培养物中的细胞及代谢产物的相互作用, 从两种矿物质的混合物中分离出了方铅矿与黄铁矿。因多粘类芽孢杆菌产生的多糖具有吸附和絮凝作用, 还可应用于污水处理等环保工业。EPS 对生物膜的形成也很重要, 可作为生物修复剂, 应用于工业生产。

3.3 医药应用研究

多粘类芽孢杆菌能产生多种抑菌活性物质, 可防治疾病, 提升健康水平, 被广泛应用于医药领域。Abdelhamid 等^[74]研究表明, *P. polymyxa* OSY-EC 能产生青霉素、多粘菌素 E 及镰刀菌素, 可高效生产广谱抗菌药物。多粘类芽孢杆菌菌株还可产生具有不同特征的 EPS, 对多粘类芽孢杆菌 EJS-3 的果聚糖型 EPS 进行体外和体内抗氧化活性实验发现, 粗 EPS 及其纯化部分(EPS-1 和 EPS-2)均具有中等的过氧化氢清除活性、脂质过氧化抑制作用及强亚铁离子螯合活性, 这一发现可被应用于抗氧化剂及抗肿瘤剂的开发^[75]。

从 *P. polymyxa* JB115 中分离出的 β-葡聚糖能够诱导骨髓来源的树突状细胞(一种有效的抗原呈递细胞)的成熟, 增强机体免疫, 可用作免疫增强剂的制备^[76]。

4 展望

近年来, 关于 *P. polymyxa* 的功能及应用方面的研究较为深入。它是植物生长促进剂, 具有促进植物养分吸收、控制植物病原体及产生植物激素等作用, 但在田间接种 *P. polymyxa* 的有效性可能会受到各种环境条件的限制, 未来需建立其与复杂土壤生态系统的联系, 突破环境制约。除了农业应用, *P. polymyxa* 能生产与医学、工艺制造及生物修复相关的多种抗菌剂、酶及胞外多糖, 其中一些已经商业化, 但 *P. polymyxa* 并不是纯粹有益的, 要充分发挥它的优势。此外, *P. polymyxa* 在分子生物学作用机制及分子生物学改造技术等方面有很大的研究空间, 未来相关的分子领域研究将会成为研究热点。

参考文献:

- [1] Ravi AV, Musthafa KS, Jegathambal G, et al. Screening and evaluation of probiotics as a biocontrol agent against pathogenic Vibrios in marine aquaculture[J]. Lett Appl Microbiol, 2007, 45(02): 219–223.
- [2] 郭赛赛, 张敬泽. 多粘类芽孢杆菌及其脂肽化合物研究进展[J]. 农药学学报, 2019, 21(Z1): 787–798.
- [3] Pandey AK, Barbetti MJ, Lamichhane JR. Paenibacillus polymyxa[J]. Trends Microbiol, 2023, 31(06): 657–659.
- [4] Ash C, Priest FG, Collins MD. Molecular identification of rRNA group 3 bacilli (Ash, Farrow, Wallbanks and Collins) using a PCR probe test. Proposal for the creation of a new genus Paenibacillus[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 1993, 64(3–4): 253–260.
- [5] Wang ZW, Liu XL. Medium optimization for antifungal active substances production from a newly isolated Paenibacillus sp. using response surface methodology[J]. Bioresour Technol, 2008, 99(17): 8245–8251.
- [6] 王刘庆, 王秋影, 廖美德. 多粘类芽孢杆菌生物特性及其机理研究进展[J]. 中国农学通报, 2013, 29(11): 158–163.
- [7] 杨少波, 刘训理. 多粘类芽孢杆菌及其产生的生物活性物质研究进展[J]. 微生物学通报, 2008(10): 1621–1625.
- [8] 王翠翠. 多粘类芽孢杆菌 SC2 的全基因组测序[D]. 泰安: 山东农业大学, 2011.
- [9] Storm DR, Rosenthal KS, Swanson PE. Polymyxin and related peptide antibiotics[J]. Annu Rev Biochem, 1977, 46: 723–763.
- [10] Nation RL, Velkov T, Li J. Colistin and polymyxin B: peas in a pod, or chalk and cheese? [J]. Clin Infect Dis, 2014, 59(01): 88–94.
- [11] Mmatli M, Mbelle NM, Maningi NE, et al. Emerging transcriptional and genomic mechanisms mediating carbapenem and polymyxin resistance in enterobacteriaceae: a systematic review of current reports [J]. mSystems, 2020, 5(06): 309–317.
- [12] Nang SC, Azad M, Velkov T, et al. Rescuing the last-line polymyxins: achievements and challenges[J]. Pharmacol Rev, 2021, 73(02): 679–728.

- [13] Landman D, Georgescu C, Martin DA, et al. Polymyxins revisited [J]. Clin Microbiol Rev, 2008, 21(03) :449 – 465.
- [14] Yu Z, Qin W, Lin J, et al. Antibacterial mechanisms of polymyxin and bacterial resistance [J]. Biomed Res Int, 2015, 201 :679 – 709.
- [15] Vega LA, Caparon MG. Cationic antimicrobial peptides disrupt the streptococcus pyogenes exportal [J]. Mol Microbiol, 2012, 85 (06) : 1119 – 1132.
- [16] Yin J, Meng Q, Cheng D, et al. Mechanisms of bactericidal action and resistance of polymyxins for Gram-positive bacteria [J]. Applied microbiology and biotechnology, 2020, 104(09) :3771 – 3780.
- [17] Falagas ME, Rafailidis PI, Matthaiou DK. Resistance to polymyxins: mechanisms, frequency and treatment options [J]. Drug Resist Updat, 2010, 13(4 – 5) :132 – 138.
- [18] Kuroda J, Fukai T, Nomura T. Collision-induced dissociation of ring-opened cyclic depsipeptides with a guanidino group by electrospray ionization/ion trap mass spectrometry [J]. J Mass Spectrom, 2001, 36 (01) :30 – 37.
- [19] Yu WB, Yin CY, Zhou Y, et al. Prediction of the mechanism of action of fusaricidin on *Bacillus subtilis* [J]. PLoS One, 2012, 7 (11) :50003.
- [20] Tsai SH, Chen YT, Yang YL, et al. The potential biocontrol agent *paenibacillus polymyxa* tp3 produces fusaricidin-type compounds involved in the antagonism against gray mold pathogen *botrytis cinerea* [J]. Phytopathology, 2022, 112(04) :775 – 783.
- [21] 刘守德,刘华梅,周莉,等. 多粘类芽孢杆菌的研究进展[J]. 武汉工程大学学报,2022,44(03) :237 – 243.
- [22] 和林松,陶玲庆,韦露萍,等. 多粘类芽孢杆菌胞外多糖的功能研究进展[J]. 安徽农学通报,2022,28(06) :41 – 45.
- [23] Wang YQ, Huang JX, Zhou WW. Isolation, characterization and cytoprotective effects against UV radiation of exopolysaccharide produced from *Paenibacillus polymyxa* PYQ1 [J]. J Biosci Bioeng, 2020, 130(03) :283 – 289.
- [24] Liu J, Luo J, Ye H, et al. Preparation, antioxidant and antitumor activities in vitro of different derivatives of levan from endophytic bacterium *Paenibacillus polymyxa* EJS-3 [J]. Food Chem Toxicol, 2012, 50(3 – 4) :767 – 772.
- [25] 刘俊. 多粘类芽孢杆菌胞外多糖的发酵条件、结构、化学修饰及其抗氧化活性的研究[D]. 南京:南京农业大学,2010.
- [26] Mokaddem H, Sadaoui Z, Boukhelata N, et al. Removal of Cadmium from aqueous solution by polysaccharide produced from *Paenibacillus polymyxa* [J]. Journal of hazardous materials, 2009, 172 (02) : 1150 – 1155.
- [27] Raza W, Makeen K, Wang Y, et al. Optimization, purification, characterization and antioxidant activity of an extracellular polysaccharide produced by *paenibacillus polymyxa* SQR-21 [J]. Bioresour Technol, 2011, 102 (10) :6095 – 6103.
- [28] 刘振华,魏鸿刚,李元广,等. 多粘类芽孢杆菌胞外多糖在微生物农药剂型中的功能研究[J]. 农药学学报, 2011, 13(06) :603 – 607.
- [29] Chavez-Ramirez B, Rodriguez-Velazquez ND, Mondragon-Talonja CM, et al. *Paenibacillus polymyxa* NMA1017 as a potential biocontrol agent of *Phytophthora tropicalis*, causal agent of cacao black pod rot in Chiapas, Mexico [J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2021, 114(01) :55 – 68.
- [30] Ran J, Jiao L, Zhao R, et al. Characterization of a novel antifungal protein produced by *Paenibacillus polymyxa* isolated from the wheat rhizosphere [J]. J Sci Food Agric, 2021, 101(05) :1901 – 1909.
- [31] 金美芳,丁可武,林茂兹,等. 多粘类芽孢杆菌 S960 抑制尖孢镰刀菌的活性物质分离纯化 [J]. 安徽农业大学学报, 2020, 47(05) : 798 – 804.
- [32] 姚乌兰,王云山,韩继刚,等. 水稻生防菌株多粘类芽孢杆菌 WY110 抗菌蛋白的纯化及其基因克隆 [J]. 遗传学报, 2004(09) : 878 – 887.
- [33] 徐玲,王伟,魏鸿刚,等. 多粘类芽孢杆菌 HY96-2 对番茄青枯病的防治作用 [J]. 中国生物防治, 2006(03) :216 – 220.
- [34] 陈雪丽,王光华,金剑,等. 多粘类芽孢杆菌 BRF-1 和枯草芽孢杆菌 BRF-2 对黄瓜和番茄枯萎病的防治效果 [J]. 中国生态农业学报, 2008(02) :446 – 450.
- [35] 陈雪丽,郝再彬,王光华,等. 多粘类芽孢杆菌 BRF-1 抗菌蛋白的分离纯化 [J]. 中国生物防治, 2007(02) :156 – 159.
- [36] Kavitha S, Senthilkumar S, Gnanamanickam S, et al. Isolation and partial characterization of antifungal protein from *Bacillus polymyxa* strain VLB16 [J]. Process biochemistry, 2005, 40(10) :3236 – 3243.
- [37] 邓阳. *Paenibacillus polymyxa* JSa-9 抗菌物质的结构鉴定及小麦生防应用研究 [D]. 南京:南京农业大学,2012.
- [38] Khan MS, Gao J, Chen X, et al. Isolation and characterization of plant growth-promoting endophytic bacteria *Paenibacillus polymyxa* SK1 from *Lilium lancifolium* [J]. BioMed Research International, 2020 (2020) :8650957.
- [39] Tupinamba G, Da SA, Alviano CS, et al. Antimicrobial activity of *paenibacillus polymyxa* SCE2 against some mycotoxin-producing fungi [J]. J Appl Microbiol, 2008, 105(04) :1044 – 1053.
- [40] Mukund V, Mukund D, Sharma V, et al. Genistein: its role in metabolic diseases and cancer [J]. Crit Rev Oncol Hematol, 2017, 119 :13 – 22.
- [41] Zhou L, Zhang T, Tang S, et al. Pan-genome analysis of *Paenibacillus polymyxa* strains reveals the mechanism of plant growth promotion and biocontrol [J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2020, 113(11) :1539 – 1558.
- [42] Kim JF, Jeong H, Park SY, et al. Genome sequence of the polymyxin-producing plant-probiotic rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* E681 [J]. J Bacteriol, 2010, 192(22) :6103 – 6104.
- [43] Jeong H, Park S, Chung W, et al. Draft genome sequence of the *paenibacillus polymyxa* type strain (ATCC 842T), a Plant growth-promoting bacterium [J]. Journal of Bacteriology, 2011, 193 (18) : 5026 – 5027.
- [44] Mahmoud M, Jabaji S. Genome sequence of *paenibacillus polymyxa* Strain HOB6, isolated from hemp seed oil [J]. Microbiol Resour Announc, 2021, 10(22) :34421.
- [45] Soni R, Nanjani S, Keharia H. Genome analysis reveals probiotic propensities of *Paenibacillus polymyxa* HK4 [J]. Genomics, 2021, 113 (1 – 2) :861 – 873.
- [46] Luo Y, Cheng Y, Yi J, et al. Complete genome sequence of industrial biocontrol strain *paenibacillus polymyxa* hy96-2 and further analysis of its biocontrol mechanism [J]. Front Microbiol, 2018(09) :1520.

- [47] Mamphogoro TP, Kamutando CN, Maboko MM, et al. Whole-genome sequence of paenibacillus polymyxa strain str9.1, a promising plant growth-promoting bacterium [J]. *Microbiol Resour Announc*, 2022, 11(01):109721.
- [48] Ma M, Wang C, Ding Y, et al. Complete genome sequence of Paenibacillus polymyxa SC2, a strain of plant growth-promoting Rhizobacterium with broad-spectrum antimicrobial activity [J]. *J Bacteriol*, 2011, 193(01):311–312.
- [49] Eastman AW, Weselowski B, Nathoo N, et al. Complete genome sequence of paenibacillus polymyxa cr1, a plant growth-promoting bacterium isolated from the corn rhizosphere exhibiting potential for biocontrol, biomass degradation, and biofuel production [J]. *Genome Announc*, 2014, 2(01):402–409.
- [50] Lei M, Lu P, Jin L, et al. Complete genome sequence of paenibacillus polymyxa CF05, a strain of plant growth-promoting rhizobacterium with elicitation of induced systemic resistance [J]. *Genome Announc*, 2015, 3(02):370–378.
- [51] 田宇曦, 闵勇, 杨自文, 等. 多粘类芽孢杆菌研究进展 [J]. 湖北农业科学, 2017, 56(18):3401–3404.
- [52] Zhou L, Zhang T, Tang S, et al. Pan-genome analysis of Paenibacillus polymyxa strains reveals the mechanism of plant growth promotion and biocontrol [J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2020, 113(11):1539–1558.
- [53] Yegorenkova IV, Tregubova KV, Krasov AI, et al. Effect of exopolysaccharides of paenibacillus polymyxa rhizobacteria on physiological and morphological variables of wheat seedlings [J]. *J Microbiol*, 2021, 59(08):729–735.
- [54] Anand R, Grayston S, Chanway C. N₂-fixation and seedling growth promotion of lodgepole pine by endophytic paenibacillus polymyxa [J]. *Microb Ecol*, 2013, 66(02):369–374.
- [55] Sun H, Zhang J, Liu W, et al. Identification and combinatorial engineering of indole-3-acetic acid synthetic pathways in Paenibacillus polymyxa [J]. *Biotechnol Biofuels Bioprod*, 2022, 15(01):81.
- [56] Abdallah Y, Yang M, Zhang M, et al. Plant growth promotion and suppression of bacterial leaf blight in rice by Paenibacillus polymyxa Sx3 [J]. *Lett Appl Microbiol*, 2019, 68(05):423–429.
- [57] Abdel LA, Zaid A, Abo-Baker AA, et al. Mitigation of copper stress in maize by inoculation with paenibacillus polymyxa and bacillus circulans [J]. *Plants (Basel)*, 2020, 9(11):199–206.
- [58] E Y, Yuan J, Yang F, et al. PGPR strain paenibacillus polymyxa SQR-21 potentially benefits watermelon growth by re-shaping root protein expression [J]. *AMB Express*, 2017, 7(01):104.
- [59] Yi W, Chen C, Gan X. Active metabolites from the endophyte paenibacillus polymyxa y-1 of dendrobium nobile for the control of rice bacterial diseases [J]. *Front Chem*, 2022(10):879724.
- [60] Zhai Y, Zhu J X, Tan T M, et al. Isolation and characterization of antagonistic paenibacillus polymyxa HX-140 and its biocontrol potential against Fusarium wilt of cucumber seedlings [J]. *BMC Microbiol*, 2021, 21(01):75.
- [61] Chavez-Ramirez B, Kerber-Diaz JC, Acoltzi-Conde MC, et al. Inhibition of rhizoctonia solani RhCh-14 and pythium ultimum PyFr-14 by paenibacillus polymyxa NMA1017 and burkholderia cenocepacia CACua-24: a proposal for biocontrol of phytopathogenic fungi [J]. *Microbiol Res*, 2020, 230:126347.
- [62] Yi W, Chen C, Gan X. Polymyxin B(1) and E(2) from paenibacillus polymyxa Y-1 for controlling rice bacterial disease [J]. *Front Cell Infect Microbiol*, 2022(12):866357.
- [63] 史应武, 娄恺, 李春, 等. 内生多粘类芽孢杆菌 S-7 对甜菜光合作用及产量和品质的影响 [J]. *应用生态学报*, 2009, 20(03):597–602.
- [64] 宿燕明, 彭霞薇, 吕欣, 等. 多粘类芽孢杆菌对油菜中硝酸盐含量的影响 [J]. *中国农学通报*, 2011, 27(12):144–148.
- [65] Schilling C, Ciccone R, Sieber V, et al. Engineering of the 2,3-butanediol pathway of paenibacillus polymyxa DSM 365 [J]. *Metab Eng*, 2020(61):381–388.
- [66] Alagawany M, Madkour M, El-Saadony MT, et al. Paenibacillus polymyxa (LM31) as a new feed additive: antioxidant and antimicrobial activity and its effects on growth, blood biochemistry, and intestinal bacterial populations of growing Japanese quail [J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2021, 276:114920.
- [67] 蒋红菊, 许威震, 朱春林, 等. 多粘类芽孢杆菌 20185 液态发酵产碱性果胶酶发酵条件的研究 [J]. *中国酿造*, 2011(10):111–115.
- [68] 李卫芬, 陆平, 周绪霞. 多粘芽孢杆菌 β-葡聚糖酶特性及其基因克隆 [J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2004(03):97–101.
- [69] 赵岩. 多粘类芽孢杆菌中果胶裂解酶的发掘及功能研究 [D]. 济南: 济南大学, 2020.
- [70] Bohra V, Tikariha H, Dafale N A. Genomically defined paenibacillus polymyxa ND24 for efficient cellulase production utilizing sugarcane bagasse as a substrate [J]. *Appl Biochem Biotechnol*, 2019, 187(01):266–281.
- [71] Wang B, Gong L, Zhou Y, et al. Probiotic paenibacillus polymyxa 10 and lactobacillus plantarum 16 enhance growth performance of broilers by improving the intestinal health [J]. *Anim Nutr*, 2021, 7(03):829–840.
- [72] Ariza A, Eklof JM, Spadiut O, et al. Structure and activity of paenibacillus polymyxa xyloglucanase from glycoside hydrolase family 44 [J]. *J Biol Chem*, 2011, 286(39):33890–33900.
- [73] Patra P, Natarajan KA. Surface chemical studies on selective separation of pyrite and galena in the presence of bacterial cells and metabolic products of paenibacillus polymyxa [J]. *J Colloid Interface Sci*, 2006, 298(02):720–729.
- [74] Abdelhamid AG, Campbell EP, Hawkins Z, et al. Efficient production of broad-spectrum antimicrobials by paenibacillus polymyxa OSY-EC using acid whey-based medium and novel antimicrobial concentration approach [J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2022(10):869778.
- [75] Jun L, Jianguang L, Hong Y, et al. Preparation, antioxidant and antitumor activities in vitro of different derivatives of levan from endophytic bacterium Paenibacillus polymyxa EJS-3 [J]. *Food and Chemical Toxicology*, 2012, 50(3–4):256–262.
- [76] Ko EJ, Byon YY, Jee Y, et al. Maturation of bone marrow-derived dendritic cells by a novel beta-glucan purified from paenibacillus polymyxa JB115 [J]. *J Vet Sci*, 2011, 12(02):187–189.