

木霉(*Trichoderma* spp.)对植物土传病害生防机制的研究进展

邹佳迅, 范晓旭, 宋福强

(黑龙江大学 生命科学学院/生态修复实验室,黑龙江 哈尔滨 150080)

摘要:应用木霉防治植物土传病害已经成为目前生物防治研究的热点。随着分子生物学与生物工程等技术的不断发展,对木霉防治病原微生物的生防机制研究已经取得较大的进展。本文主要从竞争作用、重寄生作用、抗生作用、诱导抗性、促生作用、协同拮抗等方面对木霉的生防机制进行综述,并阐述了防病的分子机理,以期使木霉更加合理地应用到土传病害防治领域中。同时,文章也对木霉的实际应用与可能出现的问题进行分析,并对今后的研究工作进展展望。

关键词:木霉;土传病害;生物防治;生防机制;分子机理

中图分类号:S476+.9 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2017.06.0970

Biocontrol Mechanism of *Trichoderma* spp. Against Soilborn Plant Disease

ZOU Jia-xun, FAN Xiao-xu, SONG Fu-qiang

(College of Life Science, Heilongjiang University/Laboratory of Restoration Ecology, Harbin 150080, China)

Abstract: The application of *Trichoderma* on controlling soil-borne plant diseases has become a hot topic in the current research of biological control. With the continuous development of molecular biology and bioengineering technology, the research on the biocontrol mechanism of control pathogenic microorganisms by *Trichoderma* has achieved great success. In this paper, the biocontrol mechanisms of *Trichoderma* were discussed from the aspects of competition, parasitism, antibiotic action, induced resistance, promoting growth and synergistic antagonism, the molecular mechanism was also described. Aiming at making *Trichoderma* more reasonable applied in the field of biological control, the practical application of *Trichoderma* and possible problems have been analyzed at the same time, and the future research prospect has been carried out.

Keywords: *Trichoderma*; Soilborn disease; Biological control; Biocontrol mechanism; Molecular mechanism

中国农药化肥的生产量、进口量及使用量均排在世界首位^[1],每公顷的平均施用量远超发达国家,然而平均利用率却仅有40%。由于我国农药化肥的大量施用,造成土壤肥力严重下降,同时也使大量的化学物质残留在土壤中,从而破坏了土壤微生物群体的相互制约关系,使得农作物土传病害逐年加重,危害作物的生长。以东北大豆为例,土传病害连年加重,大豆胞囊线虫、疫霉病和幼苗根腐病是大豆减产的主要原因^[2]。为了提高作物产量,不得不施用大量的农药化肥,造成土壤日渐贫瘠,土传病害更加严重,形成了恶性循环,严重制约着我国农业的发展。

对于土传病害的防治,传统方法是施用化学药剂,但其污染环境、药物残留、破坏生态平衡等缺点已经不符合农业健康、可持续发展的要求。为了降低土传病害对作物危害,同时又不破坏生态平衡,“以菌治菌”的防治策略被广泛认可并成为国内外的研究热点。“以菌制菌”是指利用一种或多种有益微生物来抑制病原菌繁殖和活力,具有资源丰富、无污染、无残留、选择性强、兼防兼治、成本低、

增产增收、保持生态平衡和效果长效等优点^[3]。

木霉属(*Trichoderma* spp.)真菌属于半知菌门,丝孢纲,丛梗孢目,丛梗孢科,有性阶段为子囊菌门的肉座菌属(*Hypocrea* Er.),其光学显微镜镜下形态如图1所示。木霉广泛存在于植物种子、根围、球茎、叶围和土壤等自然生态环境中^[4],且与大多数植物病原菌有拮抗作用^[5]。

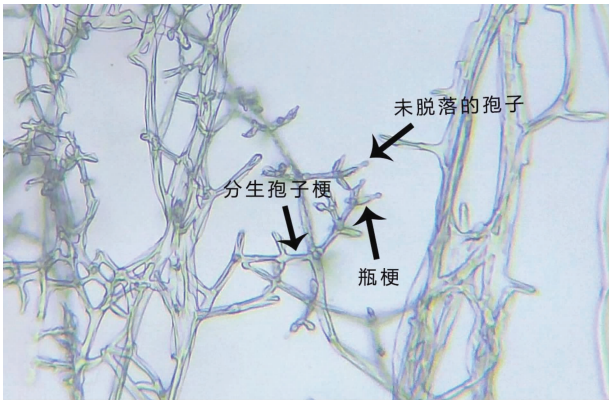


图1 木霉菌丝与分生孢子梗和分生孢子形态(400 ×)

Fig. 1 *Trichoderma* morphology of mycelium, conidiophore and conidium

收稿日期:2017-07-24

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31270535);国家自然科学基金(31570635);黑龙江省普通本科高等学校青年创新人才培养计划;哈尔滨市应用技术与开发项目(2015RQQXJ004);哈尔滨市科技创新人才项目(2017RALXJ008)。

第一作者简介:邹佳迅(1994-),男,硕士,主要从事生态修复研究。E-mail:1813434783@qq.com。

通讯作者:宋福强(1969-),男,教授,博导,主要从事生态修复研究。E-mail:0431sfq@163.com。

1932 年, Weindling 发现木素木霉 (*T. lignorum*) 与立枯丝核菌 (*Rhizoctonia solani*) 共培养时, 立枯丝核菌被木素木霉寄生并死亡, Weindling 考虑到可以将该木霉应用到植物土传病害的生物防治中, 木霉生物防治研究工作从此开始^[6]。目前国际上含有木霉成分的微生物菌剂达到 100 多种, 被 60 多个国家所使用, 而且效果显著, 对由病原菌所引起的植物病害防治率高达 70%^[7]。本文针对木霉防

治植物土传病害的生防机制加以阐述, 旨在为木霉菌剂的推广应用提供理论依据。

1 木霉的生防机制

关于木霉防治病原菌的作用机制, 国内外主要从竞争作用、重寄生、抗生作用、诱导抗性、促生作用和协同拮抗等角度进行了研究^[8-10] (图 2)。

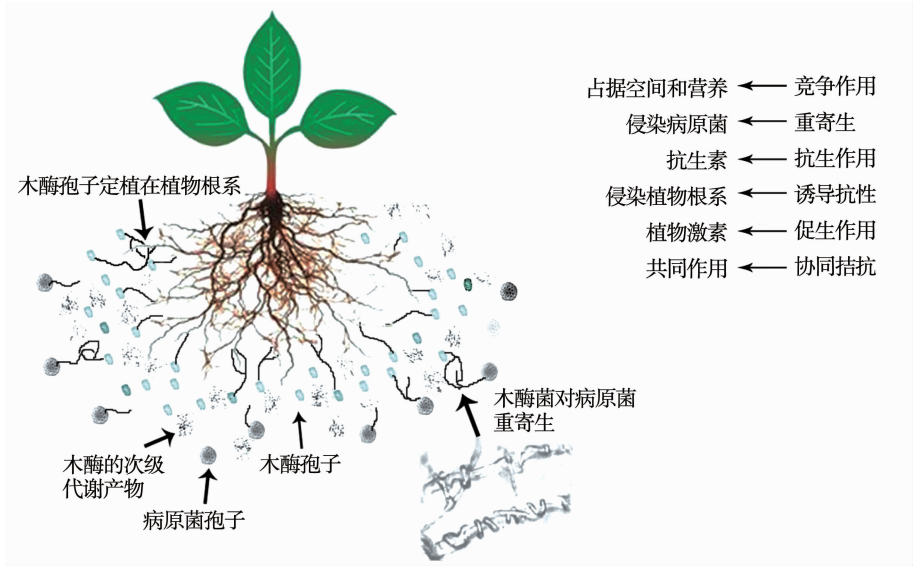


图 2 木霉防治植物土传病害生防机制示意图
Fig. 2 The diagram of biocontrol mechanism of *Trichoderma* against soilborn plant disease

1.1 木霉对病原菌空间与营养的竞争

木霉较病原菌的生长和繁殖速度快、腐生性强、适应性广, 可迅速占领生存空间和利用有限的营养, 因此可以通过对病原菌生存空间和营养资源竞争达到抑菌的效果^[11-12]。试验表明, 向土壤中添加木霉菌剂, 经过一段时间后, 作物根际土壤中的微生物种群结构发生改变, 总细菌、放线菌、木霉数量升高, 而其它病原真菌数量下降, 并且会在一段时间后维持群落平衡^[13]。将木霉与大豆根腐病镰刀菌进行对峙培养, 由于木霉的生长速度远远快于镰刀菌, 可观察到镰刀菌的生存空间被严重压缩, 说明木霉可以通过与病原菌竞争营养物质和生存空间来抑制病原菌侵染植物^[14]。木霉的强竞争力还表现在其顽强的生命能力, 它能够克服土壤环境中残留的化学农药和其它生物的有毒代谢产物所带来的抑制作用, 并且可以将有毒的代谢产物进行分解、转化, 形成自身和植物可以利用的物质^[15-18]。试验表明, 木霉对杀虫剂 (毒死蜱) 有高效的降解作

用, 降解率达到 95% 以上^[19]。较强的营养利用能力和环境适应能力使木霉在抑制病原真菌过程中发挥着重要作用。

1.2 木霉对病原菌的重寄生

重寄生是指一种寄生生物又被其它寄生生物寄生的现象。寄主菌丝会分泌一些物质, 而木霉可以对这些物质进行识别, 使木霉趋向寄主真菌生长, 当木霉菌丝和病原菌接触后, 木霉菌丝沿病原菌菌丝螺旋状缠绕生长, 并产生附着胞状分枝吸附于病原菌菌丝上。Maroua 等^[20]通过显微镜观察表明, 将木霉与镰刀菌共同培养时, 两种真菌一同生长, 并产生多处接触点, 从接触点处木霉开始对镰刀菌进行寄生, 并使镰刀菌死亡。同时, 木霉能分泌纤维素酶、葡聚糖酶、几丁质酶、蛋白酶等一系列水解酶类, 降解病原菌的细胞壁, 使木霉菌丝穿透病原菌菌丝, 吸取病原菌产生的营养物质^[21], 最终引起寄主病原菌死亡。Silva 等^[22]通过对 10 株不同的木霉进行测定表明, 所有木霉菌株都能产生几丁

质酶,但是酶活力有所不同,后续的盆栽试验表明几丁质酶活力越高的木霉,对病原菌的抑制效果就越强。

Elad 等^[23]通过试验证明了木霉是通过与病原菌菌丝所分泌的凝集素接触来识别病原菌的,而与凝集素所结合的可能是木霉细胞壁中的海藻糖和半乳糖,从而产生识别信号。

木霉不仅可以寄生病原菌,还可以对线虫进行寄生。田忠玲^[24]的试验表明,钩状木霉(*Trichoderma hamatum*)与绿色木霉(*Trichoderma virens*)对大豆胞囊线虫的胞囊和虫卵有明显的抑制作用,而且随着孢子浓度增加,抑制率同样增加。张树武等^[25]的研究结果显示,当木霉与根结线虫互作时,木霉分生孢子首先吸附在线虫幼虫的体表,在多种酶如多酚氧化酶(PPO)、过氧化物酶(POD)和苯丙氨酸胺裂解酶(PAL)的作用下,木霉菌丝穿过虫体体壁后,产生几丁质酶和一些对虫体有害的代谢产物使虫体死亡并溶解。木霉还可以通过调控植物的茉莉酸防御途径对植物根结线虫进行防御^[26]。

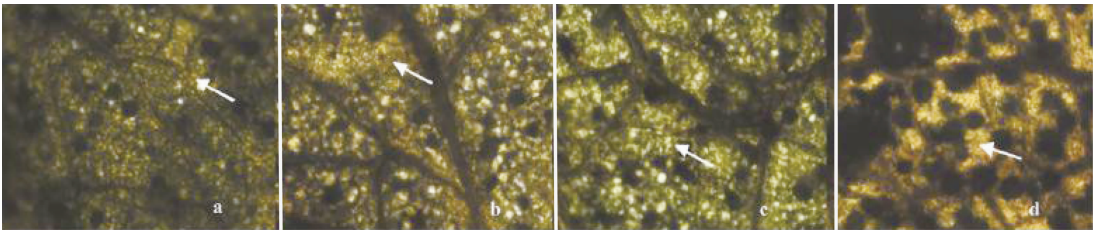
1.3 木霉次生代谢产物对病原菌的抗生作用

木霉通过次生代谢可以产生抑制病原菌生长的拮抗性化学物质,如木霉素、抗菌肽和胶霉素。根据性质不同,木霉产生的抗生素大致可分为3类:具有离子载体活性的抗生素;具有水溶性的抗生素,如一些萜类化合物;具有显著挥发性的抗生素,产生这类抗生素的木霉被认为具有显著的生态优势,也是生防微生物中的主力军^[8,27]。徐嘉俐等^[28]采用对扣置培养法和圆盘滤膜培养法进行检测,结果表明木霉产生的易挥发性和难挥发性代谢产物对大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)的生长均有显著的抑制作用,抑制率达到76.3%,并且浓度越大,抑制的效果越明显。木霉产生的胶霉素可直接导致立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)细胞质的泄露^[29]。

田间试验显示,用胶霉素对马铃薯叶面进行喷洒,可以有效防治马铃薯叶子的烟草褐斑病,并且没有任何明显的药物毒害反应^[30]。在对哈茨木霉研究时发现,哈茨木霉可以产生多种代谢物如哈茨酸(harzianic acid, HA)、6-戊基-2H-吡喃酮,具有抑制土传病原菌 *Sclerotinia sclerotiorum* 和 *Rhizoctonia solani* 菌丝生长、促进植物生长和诱导植物产生抗病性的功能^[31-32]。

1.4 木霉对植物的诱导抗性

植物诱导抗病性是指植物在一定因子的刺激后,对随后的病原菌侵染表现出快速而又强硬的防卫反应。木霉菌丝不仅可以对病原菌进行寄生,同时还可以穿透植物根系的表皮,在植物根系定植,在产生一些刺激植物生长的代谢物的同时也释放一些可以诱发植物局部和系统防御反应的化合物,如抗毒素、糖苷配基、酚的衍生物、萜类化合物、类黄酮等^[33-34]。植株经诱导激发后产生一系列防卫反应,从而与植物抗病性有关的物质代谢加强了,使得植物可以更好地抵御病原菌的侵染。Baker 等^[35]的试验表明,里氏木霉(*Trichoderma reesei*)、绿色木霉(*T. virens*)和深绿木霉(*T. atroviride*)可以分泌由聚酮合酶合成的聚酮,该物质可以触发 PAL 的表达和促进酚类物质的合成从而引发植物的防御反应。有试验表明,用深绿木霉(*T. atroviride*)孢子稀释液对兰州百合进行喷雾处理,百合叶片中的 GLU、PAL、POD、PPO 活性显著提高,蜡质含量和胼胝质的积累显著增加,而蜡质和胼胝质可以包裹在植物细胞壁外,阻止病原菌的侵染(图3)^[36]。林志伟等^[37]研究表明,在接种过哈茨木霉的大豆叶片上接种叶片核盘菌,与不接种哈茨木霉的空白组相比,大豆植株产生的抗逆酶与 MDA 要明显高于空白组。



黄色部分为胼胝质;a:清水对照;b:接种灰霉菌;c:接种木霉;d:接种木霉+灰霉菌。

Yellow part of the callose; a: Water control; b: Inoculation of gray mold; c: Inoculation of Trichoderma; d: Inoculation of Trichoderma fungus + gray mold.

图3 接种木霉对植物蜡质和胼胝质的影响

Fig. 3 Effects of inoculation with trichoderma on plant wax and callose

1.5 木霉能促进植物生长与营养的利用

许多木霉菌株可促进植物种子萌发、幼苗及根系的生长发育,主要原因为以下两个方面。第一,木霉菌株可以产生植物生长调节物质^[38]。植物生长调节物质又称外源植物激素,是一类对植物生长发育有显著调节作用的微量有机物质,浓度低时对植物生长促进作用不明显,而浓度高时又抑制植物生长,只有适宜浓度才促进植物生长,而木霉可对其起到双向调节的作用,既可以产生植物生长调节物质促进植物胚芽和幼苗的生长,又可以降低由于外源植物生长调节物质浓度过高而对植物生长产生的抑制作用。与拟南芥定植在一起的绿木霉(*T. viride*)可以产生吲哚乙酸(IAA),并使拟南芥的鲜重增加 62%^[39]。而另一种木霉又能降解部分 IAA,盆栽试验显示,向含有高浓度 IAA 的盆栽中加入该木霉,经过一段时间的培养,IAA 浓度下降,并促进幼苗生长。木霉还能产生 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)脱氨酶,其作用是降解乙烯的前体物质 ACC,从而减少过量乙烯对植物生长的抑制作用。第二,木霉可以增加植物对土壤养分的利用率^[40]。在铁离子缺乏的条件下,多种木霉属真菌可以分泌产生各种低分子量的嗜铁素(又称铁载体),它能与土壤中微量 Fe³⁺ 结合,有利于植物根系对铁的吸收利用,促进植物生长。同时也能够与土传病原菌争夺铁元素,抑制病原菌种群数量的增长,保护植物健康生长^[41-44]。土壤中许多营养元素以微溶或难溶状态存在,植物不能完全吸收利用,而施用木霉能增加植物对这些微溶或难溶的微量元素的摄取率。目前已阐明的机理有:(1)产生有机酸溶解土壤中的矿物质;(2)产生螯合剂螯合土壤沉积物颗粒上的微量元素;(3)产生还原酶促进植物对氧化型矿物质^[6]。

1.6 木霉的多种机制协同作用

木霉防治病原菌侵染植物绝不是通过单一机制完成的,而是多种机制综合作用的结果。Lifishitz 等^[45]的研究表明,用木霉处理菜豆种子后,木霉既可以对根腐病病原菌进行重寄生,同时也产生抗生素对病原菌进行抑制。协同拮抗作用不仅仅是木霉本身的多种机制协同作用,不同种的木霉之间以

及木霉和其它生防微生物之间也存在这种协同作用。混合木霉防治灰霉菌的效果要好于单一种的木霉,多种木霉之间起到了协同增效作用^[46-47]。相比于单一施用,亲和性较好的木霉与铜绿假单胞菌(*Pseudomona aeruginosa*)联合施用,对杂交竹梢枯病的防治效果大大增强^[48]。木霉还与其它拮抗物质有着良好的协同作用。有效霉素 A 与棘孢木霉 GDFS1009 组合对玉米纹枯病菌的抑制有协同增效作用,基于转录组和代谢组检测结果显示,有效霉素 A 对木霉的生长、基本代谢和主要生防机制没有明显影响,它们可以组合应用于生物防治^[49]。

2 木霉生物防治的分子机理

上述木霉的生防机制大多数都是通过试验观察及一些化学试验方法测得的生理指标所得出的结论,而随着生物工程和系统生物学技术的发展与应用,尤其是植物免疫理论-微生物互作分子模式(microbe-associated molecular patterns, MAMPs)的发展,人们可以从分子层面对木霉生防机理进行更加深刻的认识,这促进了木霉在农业中的应用。

经过科学家的不断努力,已经完成了 3 个木霉基因组的测序,分别是里氏木霉(*T. reesei*)、绿木霉(*T. viride*)和深绿木霉(*T. atroviride*)。通过对 3 种木霉的基因组进行分析,从中发现了大量与次生代谢相关的基因。通过高通量基因敲除技术,获得了木霉素合成酶的基因 *Tbtri5* 和 *Tri5*^[50]。随着基因组学的发展,越来越多木霉的功能性基因被成功克隆(表 1)。

试验证明木霉可以诱导植物免疫系统表达使植物产生抗性,从而实现对病害的防治^[51]。随着生物工程技术的发展,了解木霉诱导植物抗性的分子机制,主要是通过 3 个途径实现:(1)增强 MAMPs 分子激发的免疫反应(MAMPs-triggered immunity, MTI);(2)减少效应因子诱发的感病性(effector-triggered susceptibility, ETS);(3)提高效应因子激发的免疫反应(effector-triggered immunity, ETI)^[10]。随着微生物互作分子模式的发展,可以了解到木霉的重寄生作用主要受 G 蛋白^[52]、MAPK、cAMP 信号调控^[53]。

表 1 几种已经克隆成功的木霉功能性基因

Table 1 Several *Trichoderma* functional genes cloned successfully

基因名称	木霉种类	编码产物	功能	参考文献
Gene name	Trichoderma specy	Coding product	Feature	Reference
<i>task1</i>	棘孢木霉	丝裂原活蛋白激酶	细胞信号转导	杨萍,2013 ^[54]
<i>TiChi46</i>	长梗木霉	几丁质酶	降解几丁质	朱先婷等,2010 ^[55]
<i>EGV</i>	里氏木霉	内切纤维素酶	降解纤维素	胡一飞,2010 ^[56]
<i>Gluc78</i>	深绿木霉	β-1,3 葡聚糖酶	降解葡聚糖	Donzelli, et al., 2011 ^[57]
<i>sod</i>	哈茨木霉	超氧化物歧化酶	防御氧毒性,增强机体抗辐射损伤能力	杨力明,2008 ^[58]
<i>hsp24</i>	哈茨木霉	热激蛋白	增加细胞的耐受性	杨力明,2008 ^[58]

3 木霉的生防应用

截止 2014 年,国内外已经过分子序列分析确认存在系统发育关系(或构成全型)的木霉/肉座菌(*Trichoderma/Hypocrea*)种类达到 212 个,我国已知木霉属/肉座菌属真菌 91 种^[59-60]。绿木霉(*T. virid*)、哈茨木霉(*T. harzianum*)、钩木霉(*T. hamatum*)和康氏木霉(*T. koningir*)等都被证实具有生防作用。当前应用到生产中最多而且效果最好的是哈茨木霉。木霉菌剂在生物防治上的应用方式主要有:(1)土壤处理。将木霉孢子与土壤混合,用来防治大豆根腐病,防治效果达 90%^[61];(2)种子处理。用木霉孢子粉对种子进行包裹,对于苗木出土前和出土后的猝倒病的防治有特效,并且种子的发芽率要明显高于不用木霉进行包衣;(3)叶面果实喷施。利用木霉 TS 菌株的孢子悬液对草莓的叶面果实进行喷洒,用来防治草莓灰霉病,其防效均在 80% 以上^[62];(4)与杀菌剂结合使用。杀菌剂和木霉的组合应用可以明显增强生防效果,既可以降低杀菌剂的用量,同时又降低农药残留量,减少环境污染,减轻农药对环境有益微生物的破坏。

4 问题与展望

多年的应用实践证明,用微生物防治植物病害不污染环境,不对人体产生危害,同时致病菌不易产生抗药性,经济效益和环境效益十分可观。而木霉作为优秀的生防微生物,已经被越来越多的人所关注。虽然国内外学者对于用拮抗木霉防治植物病害的研究已经取得了巨大进展,如 Raza 等^[63]对 2000 年以后木霉对香蕉的毁灭性疾病 - 香蕉枯萎病的防治效果进行评估,虽然仍然无法消灭枯萎病,但是致死率已经大大降低。然而在防治过程中仍存在一些问 题,主要表现在:(1)生防木霉多为活菌制剂,在田间施用时常受到土壤 pH、湿度、温度

等外界因素的影响,导致其群体的生存能力和定殖能力受到一定的限制,促生防病效果不稳定;(2)许多木霉的作用机制尚不明确,以致室内抑菌试验和田间试验的防治效果差异较大;(3)不同植物最适的木霉孢子剂量是不同的,过高的剂量会影响植物的生长,所以需要更加深入的研究^[64]。

为了解决这些问题,对近年来国内外研究工作取得的成果分析之后,未来在以下几个方面应加强研究:(1)对木霉菌株进行改良。通过紫外诱变育种技术对木霉菌株进行诱变,以提高其酶活。利用原生质体融合技术,将两种具有不同优势木霉菌株的原生质体进行融合,获得具有两种木霉特性的融合子。利用转基因技术,将外源的细胞壁降解酶基因或其它抗生物物质基因转入木霉,可提高生防活性,创制超级工程木霉菌株;(2)提高木霉生物农药的质量。通过对发酵培养基进行改良,使发酵过程中产生更多的厚垣孢子(由断裂方式产生,细胞壁厚,寿命长,能抵御不良外界环境),以增加木霉菌剂货架期和适应环境胁迫的能力,同时加强新剂型的开发,如油包水乳剂、细胞微胶囊剂等,以减少外界环境对木霉活性的影响^[51];(3)加强木霉菌剂与其他微生物菌剂联合使用的研究。深入开展木霉与其他功能微生物的协同机制的研究,使多种微生物菌剂协同增效,最大化利用土壤中的养分,改变土壤中微生物群落结构,从根本上解决土壤障碍问题;(4)对木霉抗病及促生的基因进行更加深入的研究,将这一系列基因克隆并导入目标植物,使目标植物对病原菌产生抗性。

参考文献

[1] 栾江,仇焕广,井月,等. 我国化肥施用量持续增长的原因分解及趋势预测[J]. 自然资源学报, 2013,28(11):1869-1878. (Luan J, Qiu H G, Jing Y, et al. Decompositon of factors contributed to the increase of China's chemical fertilizer use and projections for future fertilizer use in China[J]. Journal of Natural Resource, 2013, 28(11):1869-1878.)

- [2] 孙川, 朱晓峰, 王媛媛, 等. 东北地区大豆田木霉菌种群多样性及拮抗作用[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(3):349-353. (Sun C, Zhu X F, Wang Y Y, et al. Population diversity and antagonism of *Trichoderma* spp. in soybean field in Northeast China[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2015, 37(3): 349-353.)
- [3] 张丽, 孙书娥. 利用微生物防治植物病害研究进展[J]. 农药研究与应用, 2010(6):10-13. (Zhang L, Sun S E. Biological control of plant pathogens with microorganism[J]. Agrochemicals Research and Application, 2010(6):10-13.)
- [4] 陈伯清, 屈海泳, 刘连妹. 木霉在园艺植物上的应用研究进展[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(12):4960-4963. (Chen B Q, Qu H Y, Liu L S. Application of *Trichoderma* spp. in horticultural plants[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2008, 36(12):4960-4963.)
- [5] 李森, 产祝龙, 檀根甲, 等. 木霉防治植物真菌病害研究进展[J]. 生物技术通讯, 2009, 20(2):286-290. (Li M, Chan Z L, Tan G J, et al. Research progress and prospect on *Trichoderma* spp. control fungal plant disease[J]. Letter in Biotechnology, 2009, 20(2):286-290.)
- [6] Adams P, Lynch J, de Leij F. Desorption of zinc by extracellularly produced metabolites of *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma reesei* and *Coriolus versicolor*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2007, 103(6):2240.
- [7] 陈捷, 窦恺, 高永东, 等. 木霉在玉米病害生物防治中的作用机制及应用[J]. 菌物学报, 2014, 33(6):1154-1167. (Chen J, Dou K, Gao Y D, et al. Mechanism and application of *Trichoderma* spp. in biological control of corn diseases[J]. Mycosystema, 2014, 33(6):1154-1167.)
- [8] Contreras-Cornejo H A, Macías-Rodríguez L, del-Val E, et al. Ecological functions of *Trichoderma* spp. and their secondary metabolites in the rhizosphere: Interactions with plants[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2016, 92(4): fiw036.
- [9] Patil A S, Patil S R, Paikrao H M. *Trichoderma*, secondary metabolites: Their biochemistry and possible role in disease management[M]// Microbial-mediated Induced Systemic Resistance in Plants Singapore: Springer, 2016.
- [10] 陈捷. 木霉菌生物学与应用研究--回顾与展望[J]. 菌物学报, 2014, 33(6):1129-1135. (Chen J. Biology and application of *Trichoderma*: Review and prospect[J]. Mycosystema, 2014, 33(6):1129-1135.)
- [11] Alwathnani H A, Perveen K, Tahmaz R, et al. Evaluation of biological control potential of locally isolated antagonist fungi against *Fusarium oxysporum* under in vitro and pot conditions[J]. African Journal of Microbiology Research, 2012, 6(2):312-319.
- [12] Rahman S M M, Muniruzzaman S M, Nusrat S, et al. In vitro evaluation of botanical extract, bioagents and fungicides against purple blotch diseases of bunch onion in Bangladesh[J]. Advances in Zoology Botany, 2015, 3:179-183.
- [13] 顾小龙, 陈巍, 蔡枫, 等. 配施木霉微生物肥对连作黄瓜的影响[J]. 土壤学报, 2016, 53(5):1296-1305. (Gu X L, Chen W, Cai F. Effect of *Trichoderma* Biofertilizer on continuous cropping cucumber cultivation with reduced rates of chemical fertilizer application[J]. Acta Pedologica Sinica, 2016, 53(5):1296-1305.)
- [14] 孙冬梅, 杨谦, 张军政. 黄绿木霉诱变菌株对大豆根腐病镰刀菌的拮抗[J]. 大豆科学, 2005, 24(3):171-175. (Antagonism of *Trichoderma aureoviride* mutant strain against *Fusarium* spp. the Pathogen of soybean root rot[J]. Soybean Science, 2005, 24(3):171-175.)
- [15] Harman G E, Howell C R, Viterbo A, et al. *Trichoderma* species opportunistic, avirulent plant symbionts[J]. Nature Reviews Microbiology, 2004, 2(1):43-56.
- [16] Tripathi P, Singh P C, Mishra A, et al. *Trichoderma*: A potential bioremediator for environmental clean up[J]. Clean Technologies and Environmental Policy, 2013, 15:541-550.
- [17] 田晔, 滕应. 木霉属真菌在重金属污染土壤生物修复中的应用潜力分析[J]. 科学技术与工程, 2013, 13(36):10877-10882. (Tian Y, Teng Y. Application potential of *Trichoderma* fungi in soil bioremediation of heavy metal contaminated soil[J]. Science Technology and Engineering, 2013, 13(36):10877-10882.)
- [18] Yadav U, Choudhury P P. Biodegradation of sulfosulphuron in agricultural soil by *Trichoderma* spp. [J]. Letters in Applied Microbiology, 2014, 59: 479-486.
- [19] 张广志, 张新建, 李红梅, 等. 土壤中木霉的分离及其对毒死蜱降解特性研究[J]. 生物技术通报, 2016, 32(6):205-210. (Zhang G Z, Zhang X J, Li H M, et al. Isolation and characterization of the chlorpyrifos-degrading *Trichoderma* strains from the vegetable soil in greenhouse[J]. Biotechnology Bulletin, 2016, 32(6):205-210.)
- [20] Maroua B A, David L, Ali T M, et al. Beneficial effect of *Trichoderma harzianum* strain Ths97 in biocontrolling *Fusarium solani* causal agent of root rot disease in olive trees[J]. Biological Control, 2017, 110: 70-78.
- [21] 杨萍, 杨谦. 木霉重寄生过程分子机制的研究进展[J]. 中国农学通报, 2012, 28(27):163-166. (Yang P, Yang Q. Research progress on molecular mechanism of *Trichoderma mycoparasitism*[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(27):163-166.)
- [22] Silva J A T D, de Medeiros E V, Silva J M D, et al. *Trichoderma aureoviride* URM 5158 and *Trichoderma hamatum* URM 6656 are biocontrol agents that act against cassava root rot through different mechanisms[J]. Journal of Phytopathology, 2016, 164(11-12):1003-1011.
- [23] Elad Y, Barak R, Chet I. Possible role of lectins in mycoparasitism[J]. Journal of Bacteriology, 1983, 154(3):1431-1435.
- [24] 田忠玲. 大豆孢囊线虫生防真菌的筛选、鉴定及应用基础研究[D]. 杭州:浙江大学, 2016. (Tian Z L. Isolation identification and application of fungal biocontrol agents to *Heterodera glycines*[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2016.)
- [25] 张树武, 徐秉良, 薛应钰, 等. 长枝木霉对南方根结线虫致死和寄生作用的显微观察及测定[J]. 植物保护, 2013, 39(4):46-51. (Zhang S W, Xu B L, Xue Y Y, et al. Microscopic observation of the lethal and parasitic effects of *Trichoderma longibrachiatum* against *Meloidogyne incognita* [J]. Plant Protection, 2013, 39(4):46-51.)
- [26] Martínez-Medina A, Fernández I, Lok G B, et al. Shifting from priming of salicylic acid- to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloid-*

- ogyne incognita* [J]. *New Phytologist*, 2017, 213(3):1363.
- [27] Keswani C, Mishra S, Sarma B K, et al. Unraveling the efficient applications of secondary metabolites of various *Trichoderma* spp. [J]. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 2014, 98(2):533-544.
- [28] 徐嘉俐, 王智慧, 康静, 等. 向日葵黄萎病菌拮抗木霉菌的筛选[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2016(3):21-25. (Xu J L, Wang Z H, Kang J, et al. Screening of antagonistic *Trichoderma* spp. against *Verticillium* [J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2016(3):21-25.)
- [29] Harris A R, Lumsden R D. Interactions of *Gliocladium virens* with *Rhizoctonia solani* and *Pythium ultimum* in non-sterile potting medium [J]. *Biocontrol Science & Technology*, 1997, 7(1):37-48.
- [30] 陈芳艳, 张常建, 韩黎. 胶霉毒素的研究进展[J]. 微生物学报, 2017, 57(10):1443-1451. (Chen F Y, Zhang C J, Han L. Progress in the research of gliotoxin [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2017, 57(10):1443-1451.)
- [31] Vinale F, Manganiello G, Nigro M, et al. A novel fungal metabolite with beneficial properties for agricultural applications [J]. *Molecules*, 2014, 19(7):9760.
- [32] 张量, 张敬泽. 渐绿木霉抑菌物质的分离纯化及其对植物病原菌的抑制作用[J]. 中国农业科学, 2015, 48(5):882-888. (Zhang L, Zhang J Z. Isolation and purification of active compound from *Trichoderma viridescens* and its inhibitory activities against Phytopathogens [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(5):882-888.)
- [33] Eugenia M D, Belén R, Sara D, et al. Transcriptomic response of *Arabidopsis thaliana* after 24 h incubation with the biocontrol fungus [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(6):614-620.
- [34] Adb F, Guzzo S D, Cmm L, et al. Growth promotion and induction of resistance in tomato plant against *Xanthomonas euvesicatoria* and *Alternaria solani* by *Trichoderma* spp. [J]. *Crop Protection*, 2011, 30(11):1492-1500.
- [35] Baker S E, Perrone G, Richardson N M, et al. Phylogenomic, analysis, of polyketide, synthase-encoding, genes, in *Trichoderma* [J]. *Microbiology*, 2012, 158(1):147-54.
- [36] 韩亮, 梁巧兰, 周其宇. 深绿木霉 T2 发酵液蛋白提取物 TraT2A 诱导兰州百合抗灰霉病研究[J]. 中国农学通报, 2016, 32(20):44-50. (Han L, Liang Q L, Zhou Q Y. Resistance of Lanzhou lily to botrytis cinerea induced by protein extract TraT2A From *Trichoderma atroviride* T2 fermentation liquid [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, 32(20):44-50.)
- [37] 林志伟, 于春生, 李海燕, 等. 哈茨木霉抗多菌灵突变株对大豆菌核病的诱导抗性生理[J]. 大豆科学, 2016, 35(3):472-476. (Lin Z W, Yu C S, Li H Y, et al. Induced resistance physiological on stem rot of soybean by carbendazim resistance mutant strain of *Trichoderma harzinaum* [J]. *Soybean Science*, 2016, 35(3):472-476.)
- [38] López-Bucio J, Pelagio-Flores R, Herrera-Estrella A. *Trichoderma*, as biostimulant: Exploiting the multilevel properties of a plant beneficial fungus [J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 196:109-123.
- [39] Contreras-Cornejo H A, Macías-Rodríguez L, Cortés-Penagos C, et al. *Trichoderma virens*, a plant beneficial fungus, enhances biomass production and promotes lateral root growth through an auxin-dependent mechanism in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(3):1579.
- [40] Li Y T, Hwang S G, Huang Y M, et al. Effects of *Trichoderma asperellum*, on nutrient uptake and *Fusarium* wilt of tomato [J/OL]. *Crop Protection*, 2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cropro.2017.03.021>.
- [41] Segarra G, Casanova E, Avilés M, et al. *Trichoderma asperellum* strain T34 controls *Fusarium* wilt disease in tomato plants in soil-less culture through competition for iron [J]. *Microbial Ecology*, 2010, 59(1):141-149.
- [42] Vinale F, Nigro M, Sivasithamparam K, et al. Harzianic acid: A novel siderophore from *Trichoderma harzianum* [J]. *Fems Microbiology Letters*, 2013, 347(2):123.
- [43] Vinale F, Sivasithamparam K, Ghisalberti E L, et al. *Trichoderma* secondary metabolites active on plants and fungal pathogens [J]. *Open Mycology Journal*, 2014, 8(8):127-139.
- [44] Lehner S M, Atanasova L, Neumann N K, et al. Isotope-assisted screening for iron-containing metabolites reveals a high degree of diversity among known and unknown siderophores produced by *Trichoderma* spp. [J]. *Applied & Environmental Microbiology*, 2013, 79(1):18.
- [45] Lifshitz R, Windham M T, Baker R. Mechanism of biological control of preemergence damping-off of pea by seed treatment with *Trichoderma* spp. [J]. *Phytopathology*, 1986, 76(7):720-725.
- [46] 王勇, 王万立, 霍建飞, 等. 灰葡萄孢霉高效拮抗木霉菌株的筛选及其翻译延伸因子序列分析[J]. 中国农学通报, 2012, 28(9):209-213. (Wang Y, Wang W L, Huo J F, et al. The screen of the antagonism of *Trichoderma* spp. against *Botrytis cinerea* and sequence analysis of translation elongation factor [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(9):209-213.)
- [47] Chemeltorit P P, Mutaqin K H, Widodo W. Combining *Trichoderma hamatum*, THSW13 and *Pseudomonas aeruginosa*, BJ10-86: A synergistic chili pepper seed treatment for *Phytophthora capsici*, infested soil [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2016:1-10.
- [48] 谯天敏, 张静, 朱天辉. 铜绿假单胞菌与长枝木霉对杂交竹梢枯病的协同增效生防研究[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(2):113-120. (Qiao T M, Zhang J, Zhu T H. Synergistic biocontrol mechanism of *Pseudomonas aeruginosa* and *Trichoderma longibrachiatum* on *Arthrinium phaeospermum* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, 37(2):113-120.)
- [49] Wu Q, Zhang L, Xia H, et al. Omics for understanding synergistic action of validamycin A and *Trichoderma asperellum* GDFS1009 against maize sheath blight pathogen [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7:40140.
- [50] Anamariela T, Rosa H, Cardoza R E, et al. Overexpression of the *Trichoderma brevicompactum* tri5 gene: Effect on the expression of the *Trichodermin* biosynthetic genes and on tomato seedlings [J]. *Toxins*, 2001, 3(9):1220.
- [51] 陈捷, 朱洁伟, 张婷, 等. 木霉菌生物防治作用机理与应用研究进展[J]. 中国生物防治学报, 2011, 27(2):145-151. (Chen J, Zhu J W, Zhang T, et al. Progress on mechanism and applications of *Trichoderma* as a biocontrol microbe [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2011, 27(2):145-151.)
- [52] Nakkeeran S, Renukadevi P, Aiyathan K E A. Exploring the potential of *Trichoderma*, for the management of seed and soil-

borne diseases of crops [M]// Integrated Pest Management of Tropical Vegetable Crops. Netherlands: Springer, 2016.

[53] Reithner B, Schuhmacher R, Stoppacher N, et al. Signaling via the *Trichoderma atroviride* mitogen-activated protein kinase Tmk 1 differentially affects mycoparasitism and plant protection[J]. Fungal Genetics & Biology, 2007, 44(11):1123-1133.

[54] 杨萍. 棘孢木霉(*Trichoderma asperellum*)MAPK 家族基因的克隆及生物防治功能研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2013. (Yang P. Research on cloning and biological control function of MAPKs Gene from *Trichoderma asperellum* [D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2013.)

[55] 朱先婷, 赵洋, 王凯, 等. 寄生于南方根结线虫卵的长梗木霉几丁质酶基因 *TlChi46* 的克隆[J]. 植物病理学报, 2016, 46(1):72-83. (Zhu X T, Zhao Y, Wang K, et al. Cloning of a novel chitinase gene *TlChi46* from *Trichoderma longibrachiatum* parasitizing on *Meloidogyne incognita* eggs[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2016,46(1):72-83.)

[56] 胡一飞. 里氏木霉纤维素酶基因的克隆及在水稻中的过表达研究[D]. 合肥:安徽农业大学, 2010. (Hu Y F. Cloning of cellulase gene from *Trichoderma reesei* and overexpression in rice [D]. Hefei:Anhui Agricultural University, 2010.)

[57] Donzelli B G, Lorito M, Scala F, et al. Cloning, sequence and structure of a gene encoding an antifungal glucan 1,3-beta-glucosidase from *Trichoderma atroviride* (*T. harzianum*) [J]. Gene, 2001, 277(1-2):199-208.

[58] 杨力明. 哈茨木霉几丁质酶 V 基因等克隆及其特性研究[D]. 哈尔滨:哈尔滨工业大学, 2008. (Yang L M. Cloning and characterization of Chitinase V gene of *Trichoderma harzianum* [D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2008.)

[59] 张广志, 杨合同, 张新建, 等. 木霉现有种类名录[J]. 菌物学报, 2014, 33(6):1210-1230. (Zhang G Z, Yang H T, Zhang X J, et al. A checklist of known species of *Trichoderma* [J]. Mycosystema, 2014, 33(6):1210-1230.)

[60] 朱兆香, 庄文颖. 木霉属研究概况[J]. 菌物学报, 2014, 33(6):1136-1153. (Zhu Z X, Zhuang W Y. Current understanding of the genus *Trichoderma* (*Hypocreales*, *Ascomycota*) [J]. Mycosystema, 2014, 33(6):1136-1153.)

[61] 台莲梅, 郭永霞, 张亚玲, 等. 木霉生防菌对大豆幼苗的促进作用及对根腐病的防治效果[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(11):4820-4821. (Tai L M, Guo Y X, Zhang Y L, et al. The promoting effects and control of root rot on soybean by *Trichoderma biocontrol* strains [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2013, 41(11):4820-4821.)

[62] 田连生, 王伟华, 石万龙, 等. 利用木霉防治大棚草莓灰霉病[J]. 植物保护, 2000, 26(2):47-48. (Tian L S, Wang W H, Shi W L, et al. Using *Trichoderma* to control greenhouse strawberry gray mold[J]. Plant Protection, 2000, 26(2):47-48.)

[63] Raza W, Ning L, Zhang R, et al. Success evaluation of the biological control of *Fusarium wilts* of cucumber, banana, and tomato since 2000 and future research strategies[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2017, 37(2):202.

[64] Singh V, Upadhyay R S, Sarma B K, et al. *Trichoderma asperellum* spore dose depended modulation of plant growth in vegetable crops[J]. Microbiological Research, 2016, 193:74-86.

(上接第 969 页)

[41] Chen W M, Wu C H, James E K, et al. Metal biosorption capability of *Cupriavidu ustaiwanensis* and its effects on heavy metal removal by nodulated *Mimosa pudica* [J]. Journal of Hazardous Materials, 2008, 151: 364-371.

[42] 赵龙飞, 徐亚军, 曹冬建, 等. 溶磷性大豆根瘤内生菌的筛选、抗性及系统发育和促生[J]. 生态学报, 2015, 35(13): 4425-4435. (Zhao L F, Xu Y J, Cao D J, et al. Screening, resistance and phylogeny and growth of endophytic bacteria in soybean root [J]. Journal of Ecology, 2015, 35(13): 4425-4435.)

[43] 曹莹, 马宁, 常佳丽, 等. 西北部分矿区豆科植物根瘤菌重金金属抗性 & 16S rDNA RFLP 分析 [J]. 农业环境科学学报, 2010, 29(6): 1156-1163. (Cao Y, Ma N, Chang J L, et al. Analysis of heavy metal resistance and 16S rDNA RFLP of rhizobium leguminosae in some areas of northwest China [J]. Journal of Agricultural Environmental Science, 2010, 29(6): 1156-1163.)

[44] 徐亚军. 植物内生菌资源多样性研究进展[J]. 广东农业科学, 2011(24): 149-152. (Xu Y J. Advances in plant endophytic bacteria diversity [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2011(24): 149-152.)

[45] 王春, 王芊, 曹旭. 大豆内生菌的分离及菌核病拮抗菌的筛选[J]. 黑龙江农业科学, 2015(4): 27-30. (Wang C, Wang Q, Cao X. Isolation of soybean endophytic bacteria and screening of antagonistic bacteria against sclerotinia [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2015(4): 27-30.)

[46] 韩祥东, 花美娜, 冯永君, 等. 拮抗大豆疫霉菌植物内生细菌的筛选与鉴定[J]. 大豆科学, 2012, 31(1): 85-91. (Han X D, Hua M N, Feng Y J, et al. Screening and identification of endophytic bacteria against phytophthora sojae [J]. Soybean Science, 2012, 31(1): 85-91.)

[47] 台莲梅. 大豆根腐病菌(*Fusarium oxysporum*)毒素及其对大豆根部致病作用的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2003. (Tai L M. Soybean root rot fungi (*Fusarium oxysporum*) toxins and its pathogenicity to soybean roots [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2003.)

[48] 胡云云, 高同国, 张冬冬, 等. 大豆根腐病拮抗菌枯草芽孢杆菌 8-32 抗菌物质性质的初步研究[J]. 湖北农业科学, 2016(4): 917-920. (Hu Y Y, Gao T G, Zhang D D, et al. Preliminary study on antimicrobial substances of bacillus subtilis 8-32 antagonistic bacteria of soybean root rot disease [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2016(4): 917-920.)

[49] Sharma R D. Effect of *Bacillus* spp. toxins on oviposition and juvenile hatching of *Heterodera glycines* [J]. Nematologia Brasileira, 1996.

[50] 史凤玉, 武云鹏, 张瑞敬, 等. 野生大豆内生细菌多样性及其杀线虫活性分析[J]. 植物保护学报, 2013(4): 327-332. (Shi F Y, Wu Y P, Zhang R J, et al. Endophytic bacterial diversity and nematocidal activity of wild soybean [J]. Journal of Plant Protection, 2013(4): 327-332.)

[51] 赵宇枢. 大豆根瘤内拮抗胞囊线虫细菌筛选及活性菌株初步研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2009. (Zhao Y S. Screening of bacterial nematode bacteria and its active strains in soybean nodules [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2009.)