

韩长志. 植物病原拮抗菌木霉属真菌的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(4): 946-952.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2016.04.037

植物病原拮抗菌木霉属真菌的研究进展

韩长志

(西南林业大学林学院/云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 云南 昆明 650224)

摘要: 为了明确木霉属真菌今后在筛选、保护以及开发利用等方面的研究方向, 对植物病原拮抗菌木霉属真菌的分离筛选区域、作用对象以及利用进行综述。生防木霉属真菌分离筛选区域涉及健康植物根际土壤、健康植物组织内部以及极端环境区域等。生防木霉属真菌作用对象主要包括粮食作物、蔬菜、果树和烟草等。生产中主要利用生防木霉属真菌活体本身及其代谢产物形成的制剂防治植物病原菌等。提出了学术界对生防木霉属真菌未来的研究热点、难点以及重点, 为进一步开展木霉属真菌开发及利用研究提供重要的理论基础。

关键词: 木霉属真菌; 植物病原拮抗菌; 作用对象; 分离区域

中图分类号: S432.4⁺4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2016)04-0946-07

Advances in utilization of antagonistic *Trichoderma* spp. against plant pathogens

HAN Chang-zhi

(College of Forestry, Southwest Forestry University/The Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control of Yunnan Province, Kunming 650224, China)

Abstract: To direct the future researches on screening and protection of *Trichoderma* spp. fungi, studies on the isolation region, the objects of action and utilization of the fungi were reviewed. The isolation region involves rhizosphere soil of healthy plant, the internal healthy organizations and extreme environmental regions. The objects of action includes crops, vegetables, fruits and tobacco. The fungi and their preparations are often used for the control of phytopathogen. The future research focuses and difficulties were presented as well.

Key words: *Trichoderma* spp.; plant antagonistic fungus; object; isolation region

收稿日期: 2015-12-08

基金项目: 云南省森林植物培育与开发利用重点实验室/国家林业局云南珍稀濒危植物保护与繁育重点实验室开放基金项目(2016-05); 国家自然科学基金项目(31560211); 云南省森林灾害预警与控制重点实验室开放基金项目(ZK150004); 云南省优势特色重点学科生物学一级学科建设项目(50097505); 云南省高校林下生物资源保护及利用科技创新团队项目(2014015)

作者简介: 韩长志(1981-), 男, 河北石家庄人, 博士, 讲师, 主要从事经济林木病害生物防治与真菌分子生物学研究。(Tel) 15877923075; (E-mail) hanchangzhi2010@163.com

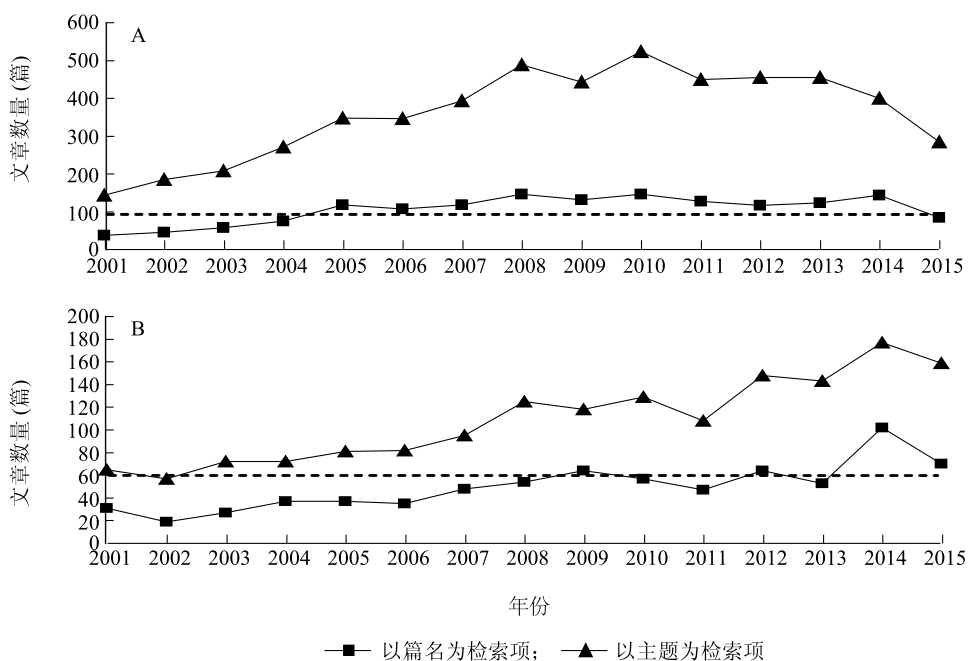
木霉属(*Trichoderma* Pers. ex Fr.) 真菌, 在分类上隶属于半知菌类、丛梗孢目、丛梗孢科、丛梗孢科单胞亚科、头孢霉族^[1], 广泛存在于植物根际土壤、叶围、种子以及球茎等生态环境中^[2], 是迄今为止用于防治植物病害的生防菌中研究、利用最多的植物病原拮抗真菌^[3]。常见的木霉属真菌涉及哈茨木霉、绿色木霉、钩状木霉、长枝木霉、康氏木霉和绿粘帚霉等。有研究报道, 已知的木霉属真菌可以寄生多种植物病原菌, 涉及 18 个属 29 种, 包括长孺孢属、核盘菌属、蜜环菌属、炭疽菌属、丝核菌属、镰刀

菌属、轮枝孢属、黑星菌属等^[2]。

为了较好地明确近些年学术界对于木霉属真菌的研究动态,本文选择国内 CNKI 数据库以及国外 Sciencedirect 数据库对 2001—2015 年中英文文献进行搜索,结果(图 1)显示,无论是对国内期刊按照“篇名”、“主题”进行“木霉”搜索,还是对国外期刊按照“Title”、“Abstract/Title/Keywords”进行“*Trichoderma*”检索,15 年间国内期刊关于木霉的研究报道呈逐渐上升趋势。以篇名检索结果来看,2001 年至 2004 年年均论文数量均低于 80 篇,2005 年以后年均论文数量均超过了 100 篇,数量最高的年份是 2010 年,为 146 篇(图 1A);就国外期刊关于木霉的研究报道而言,以“Title”检索结果为例,基本上处于较为平缓的增长趋势,数量最高的年份是 2014 年,为 102 篇,其他年份均低于 80 篇(图 1B)。通过

对上述中英文文献内容进行梳理,发现近些年来前人研究主要集中在木霉分离筛选及抑菌效果^[4-5]、液体(固体)发酵条件优化^[6-8]、提取物抑菌活性^[9-10]以及基因表达^[11-12]等方面,同时,关于木霉属真菌的研究进展报道主要集中在分类^[13]、生防作用机制^[14]、促生作用^[15]、代谢产物^[15]以及相关基因^[16]等方面,然而,对于该属真菌的分离筛选区域、作用对象以及利用情况尚缺乏较为系统的归纳报道。

因此,为了今后更好地开展木霉属真菌资源研究、保护以及可持续利用,本研究基于前人研究报道,从上述几个方面以及未来研究方向进行综述,以期为进一步开展对木霉属真菌的研究提供理论指导。



A:国内 CNKI 数据库;B:国外 Sciencedirect 数据库。

图 1 2001—2015 年间关于木霉研究的文献分析

Fig.1 The number of literatures on *Trichoderma* spp. from 2001 to 2015 searched in domestic CNKI database and abroad science direct database

1 木霉属真菌的分离筛选区域

1.1 农作物病害发生区域的根际土壤

目前,诸多学者关于植物病原生防菌的筛选区域多为发生植物病害的邻近健康植物根际土壤。例

如,梁忠接^[17]从乌鲁木齐新疆农业大学棉花黄萎病、枯萎病实验基地和三坪农场蔬菜基地采集土壤,利用平板对峙法进行木霉属真菌开展复合筛选,分离获得 4 个新疆本地木霉属真菌菌株,分别为盖姆斯木霉菌 TXJ-1B、绿木霉 TXJ9、桔绿木霉 TXJ1 和

TXJ-11D,其中,TXJ-1B菌株在生长120 h时对棉花立枯丝核菌和尖孢镰刀菌的抑菌率分别达到87.32%和93.33%,具有防治棉花病害的巨大潜力。

另外,吴琳等^[18]从广东湛江、海南儋州等地所采集的152份土样中分离出330株木霉属真菌,通过平板对峙法对木霉属真菌进行体外拮抗作用测定及评价,筛选出10株对尖孢镰刀菌有较好拮抗效果的木霉菌。国内外学者关于蔬菜土传病害^[19]、茄子黄萎病^[4]、辣椒疫病^[20]等病害的报道还有许多,尽管如此,上述研究多以农作物病害发生区域的根际土壤中木霉属真菌筛选为主,目前尚未见关于林业植物病害发生区域的根际土壤木霉属真菌的筛选报道,同时,国内也缺乏进一步对所筛选出的木霉属真菌的开发和利用的应用报道^[21]。

1.2 健康植物组织中分离内生性木霉属真菌

植物内生性真菌在维护植物正常生长以及抑制病原菌方面具有重要的作用,目前,关于从药用植物中分离内生真菌的报道较多^[22-23],同时,也有从茶树^[24]、杨树^[25]、毛白杨^[26]、黄栌^[27]、马尾松^[28]等林木上开展内生真菌分离的报道,还有从水生植物^[29]、苦豆子^[30]等植物上开展内生真菌分离的报道。从上述植物组织中所分离的内生真菌种类较多,主要涉及具有抗菌活性的木霉属、枝孢属(*Cladosporium* spp.)、地霉属(*Geotrichum* spp.),以及其他诸如球座菌属(*Guignardia* spp.)、拟盘多毛孢属(*Pestalotiopsis* spp.)、炭疽菌属(*Colletotrichum* spp.)等病原真菌。

尽管如此,目前学者对于诸如核桃、板栗、澳洲坚果等经济林木以及油用牡丹、南美油藤等健康植物组织分离内生性木霉属真菌的报道较少,同时,对于所分离到的具有抗菌活性的木霉属真菌菌株能否抑制引起植物重要病害的病原菌也缺少深入而细致的研究。

1.3 极端环境条件地区

国内外学者对于生防菌筛选多是在健康植物的根际土壤以及植物组织中进行^[2],近些年,随着人们不断加强对极端环境条件下生活的微生物维护当地生态系统作用的认识,目前学术界对其也开展了相关研究报道,然而,对其开发利用的重视程度显然有待进一步提高。

位于吉林省的长白山作为一座休眠火山,其特殊的地理环境使该地区微生物能在寒冷及高盐的极端环境中生长。李琳等^[31]从长白山自然生态保护区采集土样42份,分离、纯化得到36个木霉属真菌菌株,其中T31被鉴定为棘孢木霉(*Trichoderma asperellum*),该菌株对玉米大斑病菌、核盘菌、腐霉菌及镰刀菌均有较强生长竞争优势,对玉米灰斑病菌具明显重寄生作用。同时,生防菌株对于特定的环境条件具有重要的地域限制性,学术界关于采自极热、极冷以及极端恶劣环境下植物病原拮抗菌的研究有待于进一步增强。

2 生防木霉属真菌作用对象

据不完全统计,木霉属真菌至少对18个属29种植物病原真菌在体外或在活体上表现有拮抗作用^[32]。目前木霉属真菌已广泛用于多种植物真菌病害的防治,特别是对立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、镰刀菌(*Fusarium* spp.)、齐整小核菌(*Sclerotium rolfsii*)、疫霉菌(*Phytophthora* spp.)、腐霉菌(*Pythium* spp.)、链格孢菌(*Alternaria alternata*)等引起的幼苗立枯病、枯萎病、猝倒病、疫霉病、白绢病等土传病害具有较好的防治效果。近些年,国内学者将木霉属真菌用于杜仲、人参、三七等中药材病害以及草坪病害的生物防治,也获得了较好的效果^[33-34]。

目前,植物病原拮抗菌作用于植物病害的对象较多,主要包括危害农作物、蔬菜、果树、烟草等的重要病害(表1),近些年,学术界对于林木病害采用生防菌防治及筛选的研究也有相关报道,如西南林业大学伍建榕教授领导的课题组对采自西南桦猝倒病疫区的健康西南桦苗木进行组织分离,同时,就健康西南桦苗木及其根际土样、咖啡壳堆肥基质等诸多样品利用稀释平板法开展了生防菌株的分离和筛选工作,获得了包括哈茨木霉5[#]、棘孢木霉7[#]等在内的诸多对西南桦猝倒病有较好抑制效果的木霉菌株^[35]。

此外,韩长志等从核桃根际土壤中筛选出了一株对核桃炭疽病菌具有较好抑制效果的木霉属真菌YB-4-15,经鉴定为钩状木霉^[21],然而,对于油用牡丹等油料花卉上一些重要病害尚缺乏利用有关生防菌进行防治的研究报道,这一领域有待于今后进一步开展相关学术研究^[2]。

表 1 生防菌作用对象的分类^[2]

Table 1 The classification of the action objects of antagonistic fungi

序号	粮食作物病害	蔬菜病害	果树病害	烟草病害
1	玉米大斑病	油菜菌核病菌	柑橘溃疡病	烟草黑胫病
2	水稻白叶枯病	辣椒炭疽病、疫病	柑橘绿霉病	烟草青枯病
3	水稻纹枯病	棉花枯萎病	葡萄灰霉病	烟草花叶病毒病
4	小麦白粉病	茄子青枯病	桃灰霉病、根癌病	烟草根腐病
5	小麦赤霉病	番茄灰霉病、早疫病	苹果斑点落叶病、黑星病、霉心病	—

3 木霉属真菌的利用

3.1 木霉属真菌活体的利用

前期研究发现,实验室内钩状木霉 YB-4-15 对核桃炭疽病菌的抑制效果高达 89.56%^[21]。另外,哈茨木霉 TGy040604、绿色木霉 TGc050601、绿色木霉 TGc050609、绿色木霉 TZxj050610 分别对香蕉炭疽病菌、西瓜枯萎病菌、水稻纹枯病菌以及红麻灰霉病菌均具有较好的抑菌效果^[25]。哈茨木霉 FO60 菌株对水稻纹枯病菌(*R. solani*)也具有较好的抑制作用^[36]。上述实验室内对于木霉属真菌作用效果的研究为进一步开展田间应用上述菌株防治植物病害具有重要的理论意义。

一般而言,木霉属真菌在其生长周期中,可以产生菌丝体、分生孢子和厚垣孢子等繁殖体。无论是将其直接施用于土壤,还是将其与植物种子一起处理,木霉属真菌都可以较为容易地沿着植物的根系生长,在防治植物腐烂病方面起重要作用^[37]。同时,具有根际竞争能力的木霉属真菌则能有效利用土壤中复杂的碳水化合物,诸如棉绒、纤维素、木质素以及木聚糖等作为碳源^[38-40],提高种子的出苗率和促进植株生长。

3.2 木霉属真菌代谢产物制剂的利用

除利用木霉属真菌活体外,还有对其所产生代谢产物所形成的生防制剂的利用。目前,对真菌类制剂研究以白僵菌和木霉属真菌最多。在整个生防菌剂产品中,木霉属真菌生防制剂产品约占到 60% 左右。

Trichodex,是以色列 Makhteshim Agan 公司开发的 25% 木霉可湿性粉剂,用于防治黄瓜、番茄和葡萄上的灰霉病、菌核病、叶霉病、霜霉病以及白粉病等叶部病害^[41]。截至 2004 年,国内外已经登记的木霉属真菌生防制剂多达 50 种,主要包括哈茨木

霉、多孢木霉、绿色木霉等,多数用于植物土传病害的防治。比较著名的如美国 BioWorks 公司开发的哈茨木霉(T-22)产品对土传病害、叶部病害均有较好的控制效果,Trichoderma 2000 等产品对植物根部病害有较好的防治作用^[42]。

3.3 木霉属真菌活体利用与其代谢产物制剂利用的对比分析

木霉属真菌次生代谢产物对植物病原菌具有较强的抑制作用,为深入开展农用抗生素的开发和利用提供了生化基础,然而,木霉属真菌所产生的次生代谢产物对热往往较敏感,化学性质相对不稳定,特别是一些次生代谢产物可在一定条件下转化为不具抑菌活性的化合物,直接影响着木霉属真菌活体在田间的使用效果。

将木霉属真菌加工成适当的制剂可促使其在土壤中迅速生长,而且在其储存和活化过程中不必保持无菌条件,极大地改善了木霉活体使用不方便、储存期短等缺点。同时,木霉属真菌对于培养条件要求不严格,无论是固体还是液体培养基都能够产生大量的分生孢子,不仅如此,木霉属真菌的厚垣孢子也可作为重要的活体制剂用于生产,上述木霉属真菌活体特性为开展商品化生产木霉属真菌制剂提供了极大的便利条件。

4 展望

4.1 生防木霉属真菌细胞壁降解酶是未来研究的热点之一

研究表明,木霉属真菌可以通过分泌细胞壁降解酶实现其对植物病原真菌的侵染、寄生,分泌到胞外的酶涉及几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶、纤维素酶以及蛋白酶、脂酶等一系列水解酶类。在上述酶中,几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶两者具有较强的协

同作用^[43-44],是影响生防真菌重寄生能力的重要因素。特别是随着诸多木霉属真菌全基因组序列的释放,诸多学者对其碳水化合物活性酶(CAZymes)开展了相关的预测工作^[45]。深入解析上述酶在拮抗菌与植物病原菌之间的变化情况,有助于明确木霉属真菌对植物病原真菌拮抗作用的机制。

4.2 生防木霉属真菌次生代谢产物是未来药剂开发的重点

木霉属真菌在代谢过程中可以产生挥发性或非挥发性的抗生素物质来抑制植物病原真菌,主要包括木霉菌素(Trichodermin)、胶霉毒素(Gliotoxin)、绿木霉素(Viridin)、抗菌肽(Antibioticpeptide)等^[46]。木霉属真菌可产生多种次生代谢产物,如哈茨木霉可产生12种,康氏木霉可产生9种,绿色木霉可产生10种,钩状木霉可产生7种,长枝木霉可产生3种,多孢木霉可产生2种,主要涉及戊酮、辛酮、类萜、乙醛、多肽和氨基酸衍生物等类型次生代谢产物^[47]。同时,鉴于木霉属真菌活体以及制剂在生物防治方面所具有的优势,以及目前对于主要木霉属真菌制剂的成功应用等考虑,应加大对木霉属真菌所产生的活性物质进行结构修饰的研究力度。对于木霉属真菌开展以次生代谢产物为主要有效成分的药剂开发将是未来新型药剂发展的重点。

4.3 木霉属真菌与其他拮抗菌协同作用植物病原菌的机制研究是未来研究的难点

前人研究发现,使用深绿木霉和一种菌根真菌(*Glomus mosseae*)混合处理金盏花后,对土壤致病菌终极腐霉(*P. ultimum*)具有抑制作用,从而对植物产生明显的刺激生长作用^[48]。尽管如此,对于木霉属真菌与其他拮抗菌之间协同拮抗植物病原菌的机制研究尚缺乏相关报道。本研究小组前期从核桃根际土壤中筛选到一株枯草芽孢杆菌yb33^[49]和钩状木霉YB-4-15^[21]对核桃炭疽病菌具有强烈的抑制作用,然而,上述菌株如何协同作用抑制病原菌的机制尚不清楚。对于单一木霉属真菌抑制植物病原菌的作用机制基本已经了解,但对于多种拮抗菌抑制植物病原菌的机制研究尚不明确,而开展三者之间关系的研究将成为未来研究的难点。

4.4 自然保护区原始森林土壤以及极端环境地区是未来开展生防木霉属真菌分离的重要区域

目前,国内学者对于国家级、省级自然保护区中包括大型真菌在内的真菌开展了诸多调查,如内蒙

古黑里河自然保护区^[50]、山西历山和庞泉沟自然保护区^[51]、白马山自然保护区^[52]等,同时,对诸多自然保护区内原始森林土壤中相关真菌也开展了生物多样性的研究,如辽宁青龙河自然保护区^[53]、鹞落坪国家级自然保护区^[54]、杨东山十二度水自然保护区^[55]、建瓯万木林自然保护区^[56]、额尔古纳国家级自然保护区^[57]等,然而,对于所采集的土壤开展木霉属真菌等生防菌筛选尚缺乏深入而细致的研究。

就木霉属真菌分离的区域来看,植物根际土壤仍然是木霉属真菌分离的重点区域,而对于自然保护区原始土壤、极端环境条件下生防菌的报道仍然较少,尽管诸多学者对一些国家级、省级自然保护区已经开展了大量有关真菌多样性的研究,然而,对于该地区进行的真菌采集也多集中于大型真菌这一领域,关于上述原始森林土壤生防菌的筛选工作较少涉及,分离区域有待拓展。

4.5 花卉、树木病原拮抗菌木霉属真菌筛选是未来作用对象研究的重要领域

目前,学术界普遍关注对农作物、果树以及蔬菜的植物病原菌拮抗菌的筛选,较少关注花卉、树木病原菌拮抗菌的筛选工作。随着生态文明建设日益深入人心,以及花卉、经济林木在提升当地农户生活水平的作用逐渐增强,诸如油用牡丹等花卉以及核桃、澳洲坚果等经济林的大面积种植,集约化生产为病害的发生和流行提供了有利条件,一些植物病害的发生发展日趋严重,开展上述植物病害拮抗菌的筛选工作迫在眉睫。然而,传统的木霉属真菌能否用于花卉、树木病害的防治是未来需要明确的,同时,通过花卉、树木根际土壤以及健康植物组织开展针对上述病害的拮抗菌筛选将是未来作用对象研究的重要领域之一。

参考文献:

- [1] 魏景超. 真菌鉴定手册[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1979.
- [2] 韩长志. 植物病害生防菌的研究现状及发展趋势[J]. 中国森林病虫, 2015, 34(1): 33-37, 25.
- [3] 陈云芳, 高 渊. 木霉菌在植物病害生物防治中的应用[J]. 江苏农业科学, 2008(5): 123-125.
- [4] 赵 丹, 曲红云, 温 玲, 等. 木霉菌株分离筛选及对茄子黄萎病防治作用的研究[J]. 黑龙江农业科学, 2015(1): 48-49, 115.
- [5] 孙 勇, 蒋继宏, 张海燕. 植物内生木霉的鉴定及其抑菌活性[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(2): 332-333.

- [6] 张晶晶,黄亚丽,马 宏,等. 木霉 Tr-92 菌株厚垣孢子发酵条件的优化[J]. 植物保护, 2015, 41(3): 25-29.
- [7] 赵连娣,孟顺利,史兆国,等. 绿色木霉液态发酵产纤维素酶条件的优化[J]. 浙江农业学报, 2015, 27(3): 442-447.
- [8] 肖荣凤,刘 波,唐建阳,等. 哈茨木霉 FJAT-9040 生防菌剂固体发酵及其对苦瓜枯萎病的防治效果[J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(4): 508-515.
- [9] 张建华,徐秉良,郑宇宇,等. 长枝木霉 T6 发酵液稳定性及粗提物抑菌活性[J]. 农药, 2015, 54(5): 330-333.
- [10] 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.
- [11] 钟开新,陈丽芝,李阳源. 里氏木霉 α -半乳糖苷酶基因 *agl2* 在毕氏酵母中高效表达[J]. 微生物学杂志, 2015, 35(4): 24-28.
- [12] 徐杨玉,温世杰,李海芬,等. 绿色木霉 TvALP-linker-TvRBL 融合基因的构建与原核表达[J]. 生物技术通报, 2015, 31(1): 131-137.
- [13] 章实龙,徐 同. 木霉属分类研究进展[J]. 云南农业大学学报, 2000, 15(3): 269-274.
- [14] 张爱萍. 木霉生防作用研究进展[J]. 中国果菜, 2009(3): 36.
- [15] 胡 琼,邵菲菲. 木霉对植物促生作用的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(10): 5077-5079.
- [16] 曲晓华,谭 飞,马 杰. 木霉葡聚糖酶及其编码基因研究进展[J]. 台湾农业探索, 2015(3): 64-68.
- [17] 梁忠接. 新疆盖姆斯木霉 TXJ-1B 的分离鉴定及其拮抗作用评价[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2014.
- [18] 吴 琳,黄华平,杨腊英,等. 拮抗香蕉枯萎病镰刀菌木霉菌株的分离筛选[J]. 热带作物学报, 2010, 31(1): 106-110.
- [19] 朱萍萍,凌 健,席亚东,等. 蔬菜土传病害生防木霉菌株资源的筛选及其防治效果评价[J]. 中国蔬菜, 2015(8): 28-33.
- [20] 张 量. 防治辣椒疫病的木霉拮抗化合物筛选及其生防制剂制备[D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [21] 韩长志,霍 超. 核桃炭疽病生物防治菌株 YB-4-15 的筛选和鉴定[J]. 经济林研究, 2016, 34(1): 99-105.
- [22] 谭小明,周雅琴,陈 娟,等. 药用植物内生真菌多样性研究进展[J]. 中国药理学杂志, 2015, 50(18): 1563-1580.
- [23] 陈昭华,伍 菱,杨秋明,等. 红树植物内生真菌的分离鉴定及抗菌活性菌株的筛选[J]. 激光生物学报, 2013, 22(3): 263-266.
- [24] 武汉琴,苏经迁,谢明英,等. 茶树内生木霉种的鉴定及其在植物体内的定殖[J]. 菌物学报, 2009, 28(3): 342-348.
- [25] 袁秀英,白红霞,白玉明,等. 杨树内生真菌的分离和拮抗生防菌的筛选[J]. 林业科学研究, 2006, 19(6): 713-717.
- [26] 王晓红,李会平,黄大庄,等. 毛白杨内生真菌的分离与拮抗菌的筛选[J]. 河北林果研究, 2007, 22(4): 343-347.
- [27] 王建美,田呈明,过颂新,等. 黄栌根内生真菌分离鉴定及拮抗真菌筛选[J]. 菌物研究, 2008, 6(1): 35-39.
- [28] 邓慧华. 马尾松内生真菌的分离鉴定及多样性[J]. 东北林业大学学报, 2015, 43(7): 140-142.
- [29] 赵春安,罗珊珊,毕艳艳,等. 三种水生植物内生真菌多样性及其抗真菌活性[J]. 微生物学通报, 2009, 36(9): 1305-1310.
- [30] 王 兰,王龙清,陈小飞. 苦豆子内生真菌的分离和拮抗生防菌的筛选[J]. 塔里木大学学报, 2007, 19(2): 13-16.
- [31] 李 琳,张雅梅,张祥辉,等. 生防棘孢木霉 T31 菌株的分离筛选及其生物学特性[J]. 植物保护学报, 2014, 41(1): 54-60.
- [32] 曹玉桃. 对几种病原菌拮抗木霉的筛选和菌种改良[D]. 成都: 四川农业大学, 2007.
- [33] 赵 蕾,张华英. 木霉菌与种子生物处理[J]. 微生物学杂志, 1998, 18(3): 50-52, 55-57.
- [34] 赵 蕾. 木霉菌的生物防治作用及其应用[J]. 生态农业研究, 1999, 7(1): 68-70.
- [35] 李 娅,朱潇逸,景跃波,等. 西南桦苗木猝倒病生防菌的筛选及鉴定研究[J]. 西部林业科学, 2013, 42(6): 109-114.
- [36] 朱天辉,邱德勋. *Trichoderma harzianum* 对 *Rhizoctonia solani* 的抗生现象[J]. 四川农业大学学报, 1994, 12(1): 11-15.
- [37] 于晓丹,李 刚,张彩霞,等. 木霉生防机制的研究进展[J]. 杂粮作物, 2004, 24(6): 359-360.
- [38] AHMAD J S, BAKER R. Rhizosphere competence of benomyl-tolerant mutants of *Trichoderma* spp[J]. Canadian Journal of Microbiology, 1988, 34(5): 694-696.
- [39] AHMAD J S, BAKER R. Rhizosphere competence of *Trichoderma harzianum*[J]. Phytopathology, 1987, 77(2): 182-189.
- [40] AHMAD J S, BAKER R. Competitive saprophytic ability and cellulolytic activity of rhizosphere-competent mutants of *Trichoderma harzianum*[J]. Phytopathology, 1987, 77(2): 358-362.
- [41] ZIMAND G, ELAD Y, CHET I. Effect of *Trichoderma harzianum* on *Botrytis cinerea* pathogenicity[J]. Phytopathology, 1996, 86(11): 1255-1260.
- [42] 顾少华. 木霉菌剂在植物病害生物防治上的应用研究[J]. 吉林农业, 2010(5): 26.
- [43] LORITO M, HARMAN G, HAYES C, et al. Chitinolytic enzymes produced by *Trichoderma harzianum*: antifungal activity of purified endochitinase and chitobiosidase[J]. Phytopathology, 1993, 83(3): 302-307.
- [44] 杨 勇. 绿色木霉对丝核菌的生防机制及木霉生防制剂研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2005.
- [45] 柳少燕,陈捷胤,李 蕾,等. 拮抗菌与病原菌碳水化合物酶类比较分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2013, 32(1): 97-104.
- [46] BERTAGNOLLI B, DALY S, SINCLAIR J. Antimycotic compounds from the plant pathogen *Rhizoctonia solani* and its antagonist *Trichoderma harzianum*[J]. Journal of Phytopathology, 1998, 146(2-3): 131-135.
- [47] GHISALBERTI E, SIVASITHAMPARAM K. Antifungal antibiotics produced by *Trichoderma* spp[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1991, 23(11): 1011-1020.
- [48] CALVET C, PERA J, BAREA J. Growth response of marigold (*Tagetes erecta* L.) to inoculation with *Glomus mosseae*, *Trichoderma aureoviride* and *Pythium ultimum* in a peat-perlite mixture[J]. Plant and Soil, 1993, 148(1): 1-6.

- [49] 韩长志,霍超. 核桃炭疽病生防菌 yb33 的鉴定及其次生代谢物特性分析[J]. 经济林研究, 2015, 33(3): 63-67, 74.
- [50] 田慧敏,朱月,申玉华,等. 内蒙古黑里河自然保护区大型真菌名录[J]. 菌物研究, 2015 (1): 7-14.
- [51] 袁海生,秦问敏,万县贞. 山西历山和庞泉沟自然保护区木生真菌[J]. 菌物学报, 2014, 33(1): 23-35.
- [52] 陆理通. 白马山自然保护区野生食用菌资源调查[J]. 福建林业科技, 2013, 40(4): 110-113.
- [53] 余琦殷,于梦凡,邢韶华,等. 辽宁青龙河自然保护区大型真菌种类及分布特征[J]. 干旱区资源与环境, 2014, 28(7): 133-137.
- [54] 项小燕,吴甘霖,陆开清,等. 鹧落坪国家级自然保护区大型真菌的群落分布[J]. 广西植物, 2013, 33(2): 258-262.
- [55] 李超,梁俊峰,周光益,等. 杨东山十二度水自然保护区土壤真菌群落多样性研究[J]. 菌物学报, 2014, 33(1): 152-161.
- [56] 韩世忠,高一人,马红亮,等. 建瓯万木林自然保护区两种森林类型土壤真菌多样性[J]. 生态学杂志, 2015, 34(9): 2613-2620.
- [57] 赵文静,周明,孙海,等. 额尔古纳国家级自然保护区内 4 种林型土壤真菌的多样性[J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(5): 105-109.

(责任编辑:陈海霞)