

高 芬, 岳换弟, 秦雪梅, 等. 植物致病镰刀菌细胞壁降解酶的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(4): 955-960.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.04.035

植物致病镰刀菌细胞壁降解酶的研究进展

高 芬¹, 岳换弟², 秦雪梅², 雷振宏³, 王梦亮¹

(1. 山西大学应用化学研究所, 山西 太原 030006; 2. 山西大学中医药现代研究中心, 山西 太原 030006; 3. 山西振东道地药材开发有限公司, 山西 长治 047100)

摘要: 镰刀菌是一类重要的寄生性植物病原真菌, 细胞壁降解酶(Cell wall degrading enzyme)是镰刀菌侵入寄主使其致病的主要致病因子之一。本文主要从镰刀菌产生的细胞壁降解酶种类、作用机制、影响因素及其与植物抗菌次生代谢物之间的关系等方面, 阐释其研究进展, 以期为深入研究镰刀菌的侵染致病机制, 进而为寻找新的病害控制措施提供思路。

关键词: 镰刀菌; 细胞壁降解酶; 作用机制; 影响因素; 抗病代谢产物

中图分类号: S432.2⁺3 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2018)04-0955-06

Research advances on cell wall degrading enzymes produced by pathogenic *Fusarium* causing plant diseases

GAO Fen¹, YUE Huan-di², QIN Xue-mei², LEI Zhen-hong³, WANG Meng-liang¹

(1. Institute of Applied Chemistry, Shanxi University, Taiyuan 030006, China; 2. Modern Research Center for Traditional Chinese Medicine, Shanxi University, Taiyuan 030006, China; 3. Shanxi Zhendong Geo-herbals Development Co., Ltd., Changzhi 047100, China)

Abstract: *Fusarium* is an important type of parasitic pathogenic fungi. Cell wall degrading enzyme (CWDEs) is one of the main pathogenic factors by which *Fusarium* invades and infects the host. This paper summarized the research on *Fusarium* from such aspects as the species of CWDEs produced by *Fusarium*, their mechanism of action, the factors affecting the production of CWDEs, and the relationship between CWDEs and the disease resistance metabolites of the host plants, in order to provide insights into the pathogenic mechanism of *Fusarium* so as to find new disease control measures.

Key words: *Fusarium*; cell wall degrading enzyme; mechanism of action; influencing factors; disease resistance metabolites

镰刀菌(*Fusarium*)属于半知菌类(Fungi Imperfecti)、丛梗孢目(Moniliales)、瘤座孢科(Tuberculariaceae), 该属真菌寄生范围广, 可侵染大多数粮食和经济植物。目前, 国内外已经报道被镰刀菌严重危

害的植物既有小麦、玉米、水稻等粮食作物, 也有番茄、豆类、黄瓜等蔬菜作物和哈密瓜、西瓜、香蕉、甘蔗等水果植物, 以及丹参、黄芪、芦荟等药用植物^[1-2]。镰刀菌引发的病害严重威胁农业生产和食品产业的发展和安

全。镰刀菌的生化致病机制非常复杂, 有多种细胞壁降解酶(Cell wall degrading enzyme, CWDE)和毒素参与。CWDE主要是降解寄主植物的细胞壁, 从而利于病原真菌的侵入、定殖与扩展^[3]。本文主要从镰刀菌产生CWDE的种类、作用机制、影响因素及其与植物抗菌次生代谢物之间的关系等方面来

收稿日期: 2017-11-24

基金项目: 山西省科技攻关项目中药现代化关键技术研究振东专项(NO.2014ZD0501-2); 山西省科技重大专项(201603D3111001)

作者简介: 高 芬(1969-), 女, 山西寿阳人, 博士, 副教授, 主要从事药用植物病害、病原菌与植物互作机制研究。(E-mail) gaofen@sxu.edu.cn

通讯作者: 王梦亮, (E-mail) mlwang@sxu.edu.cn

释其研究进展,以期为深入研究其侵染致病机制,进而寻找新的病害控制措施提供参考。

1 镰刀菌分泌的细胞壁降解酶的种类和作用机制

植物细胞壁主要成分为纤维素、半纤维素、果胶及木质素等。在病原菌侵染寄主植物致病的过程中,植物细胞壁复杂且有规则的结构能对病原菌的侵害构成屏障;病原菌则可通过分泌一系列细胞壁降解酶,突破寄主植物的细胞壁,进而侵染植物使其发病。目前研究结果表明,镰刀菌分泌的细胞壁降解酶主要包括果胶酶、纤维素酶、半纤维素酶、蛋白酶、淀粉酶和磷脂酶等^[4]。

1.1 果胶酶

果胶酶是能够分解果胶物质的多种酶的总称。果胶酶分为果胶水解酶、果胶裂解酶(PNL 或 PML)、果胶酸酯裂解酶(PL)、果胶甲基酯酶(PE)和原果胶酶等。其中,果胶水解酶又可分为多聚半乳糖醛酸酶(PG)和聚甲基半乳糖醛酸酶(PMG)等。多聚半乳糖醛酸反式消除酶(PMTE)是一种果胶裂解酶,果胶甲基反式消除酶(PGTE)则是一种果胶酸酯裂解酶^[3-4]。不同种类的果胶酶在病菌侵染过程中作用不同。PG 主要水解细胞壁中的多聚半乳糖醛酸,生成低聚半乳糖醛酸和半乳糖醛酸;PMG 水解高度酯化的果胶酸酯 α -1,4 糖苷键;PGTE 优先裂解果胶酸分子中的 α -1,4 糖苷键;PMTE 降解果胶或甲基酯化的多聚半乳糖醛酸;PE 则能将果胶或果胶脂酸的甲氧基脱掉产生果胶酸^[4]。

果胶酶是镰刀菌最重要的毒力因子之一,其活性大小决定着植物的发病程度^[5]。目前,许多镰刀菌分泌的果胶酶得到了较为深入的研究。莲腐败病菌(*F. oxysporum* f. sp. *Nelumbicola*)体外培养时,产生的 PG 活性明显高于 PMG、PGTE 和 PMTE^[6];马铃薯干腐病菌(*F. sulphureum* Schlechlendahl)侵染马铃薯后产生的 PG、PMG、PGTE、PMTE、PE 和 PML 等 6 种果胶酶中,PG 的活性也明显高于其他酶^[7]。不同的镰刀菌属真菌,甚至同一种镰刀菌属真菌的不同小种在活体内产生果胶酶的种类和活性有明显差异。Shukla 等^[8]研究发现,Pigeon pea 枯萎病菌(*F. udum* 和 *F. oxysporum* f. sp. *ciceri*)活体外产生的 PG 和 PMG 活性随时间的延长而增加,且 *F.*

udum 产生的 PG 和 PMG 活性及该菌株的致病力均明显高于 *F. oxysporum* f. sp. *ciceri*。董章勇等^[9]比较香蕉枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *cubense*, FOC) 1 号生理小种(FOC1)和 4 号生理小种(FOC 4)所产生的 4 种果胶酶(PG、PMG、PGTE、PMTE)后发现,体外培养时 2 个生理小种分泌的 PMG、PGTE 和 PMTE 没有差异,但 FOC 4 比 FOC 1 多一种 PG;在寄主体内时,FOC 4 可产生 PG、PMG 和 PMTE,而 FOC1 仅产生 PGTE 和 PMTE。同时,进一步在生理小种 FOC1 和 FOC4 中检测到了编码外切多聚半乳糖醛酸酶(exo-PG)的基因 *FOC1-pgc3* 和 *FOC4-pgc3*,且 FOC1 产生的 PGC3 酶活性及其对香蕉根部组织的降解能力均强于 FOC4^[10]。Mohsen 等^[11]在 *F. oxysporum* 和 *F. sacchari* 中检测到编码 exo-PG 的基因 *pgx1*。Liu 等^[12]则检测到棉花枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum*)编码 endo-PG 的基因 *FOVPG1*,并推测 PG 可能在镰刀菌侵染寄主使其致病的过程中起关键作用。另有研究结果表明,番茄枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*)侵染番茄后,编码 endo-PG (*pg1*、*pg5*)和 exo-PG (*pgx4*、*pgx6*)的基因表达量显著增加,但单个基因 *pg1* 或 *pgx6* 的靶向缺失不影响该菌的感染能力,2 个基因同时缺失则导致其毒力严重降低^[13]。

1.2 纤维素酶

纤维素酶是降解纤维素生成葡萄糖的一组酶的总称,在细胞壁物质的软化和分解中起着非常重要的作用,主要包括内切 1,4- β -D 葡聚糖酶(*Cx/CBH*)、外切 1,4- β -D 葡聚糖酶(*C1/EG*)和 β -葡萄糖苷酶(βG) 3 类。

纤维素酶活性也影响着镰刀菌的致病力^[5]。纤维素酶中 βG 和 *Cx* 两类酶的研究较为常见和深入。镰刀菌不同致病力菌株侵染同一寄主时, βG 活性存在明显差异,例如引起瓜类枯萎病的 *F. oxysporum* 强致病力菌株 βG 活性明显高于致病力较弱或无致病力菌株^[14]。然而, βG 并不是决定镰刀菌致病力大小的唯一因素。在马铃薯干腐病菌(*F. sulphureum*)的侵染过程中,*Cx* 对马铃薯组织细胞壁的降解作用先于 βG 进行,且活性明显高于 βG ^[7]。Huang 等^[15]发现 *Fusarium* spp. 与其他真菌相比,能产生更多的 βG ,并在红薯腐烂病菌(*F. commune*)中检测到 147 个编码 βG 的基因,与这些基因相关的 βG 主要为 GH3、GH5、GH6、GH7、GH9、GH10、

GH11、GH45 等。

1.3 半纤维素酶

半纤维素是多糖聚合体的复杂混合物,其降解需要多种酶的参与,主要包括木聚糖酶(Xylanase)、半乳聚糖酶(Galactanase)、葡聚糖酶(Glucanase)、阿拉伯聚糖酶(Arabinanase)、甘露聚糖酶(Mannanase)等。其中,木聚糖酶是将木聚糖降解为寡聚木糖或木糖的一类复合酶系。木聚糖酶在镰刀菌感染禾本科植物过程中的作用是近年来的研究热点。Bakri 等^[16]对引起叙利亚地区小麦赤霉病的 3 种致病力不同的镰刀菌 *F. culmorum*、*F. solani* 和 *F. verticillioides* 在活体外产生木聚糖酶的能力进行比较,发现 *F. solani* 产木聚糖酶的活性明显高于其他 2 种菌。而 Khaledi 等^[17]发现,伊朗地区小麦赤霉病菌 *F. graminearum*、*F. culmorum*、*F. proliferatum*、*F. subglutinans*、*F. meridionae*、*F. asiaticum* 在侵染小麦的过程中,均能产生木聚糖酶,其中 *F. graminearum* 产生的木聚糖酶活性最高。Sella 等^[18-19]进一步在小麦赤霉病菌 *F. graminearum* 中检测到了 *FG03624*、*FGSG06445*、*FGSG11258*、*FGSG11304* 和 *FGSG11487* 等编码木聚糖酶的基因,并发现 *F. graminearum* 中的 *Xyr1* 基因可调节木聚糖酶基因的表达,敲除 *Xyr1* 基因可大大降低其在体外和感染小麦穗期间木聚糖酶编码基因的表达量,但是毒力却并未因此减弱。遗传冗余或木聚糖酶多型性的存在可能是病原菌在木聚糖酶基因被敲除后仍保持致病性的主要原因^[20]。

1.4 其他酶类

除上述几种主要的细胞壁降解酶外,蛋白酶、淀粉酶和磷脂酶等也在细胞壁降解中发挥着重要作用。例如,蛋白酶可降解植物细胞壁和膜内的蛋白质,导致细胞相互分离,组织变软;淀粉酶降解植物体内的淀粉,磷脂酶则主要降解脂类物质^[4]。

2 细胞壁降解酶与镰刀菌致病性的关系

目前,细胞壁降解酶编码基因的靶向敲除已经在各种植物病原真菌中进行。除少数情况外,植物镰刀菌中单个细胞壁降解酶基因的缺失对毒力没有重大影响^[13,19],原因在于镰刀菌可能会通过调节其他细胞壁降解酶的表达来弥补这个基因缺陷;但若同时敲除 2 个或多个编码 CWDE 的基因,突变株的

致病力则会显著降低^[13,21]。例如, Paccanaro 等^[21]发现小麦赤霉病菌(*F. graminearum*)中 *Pgl* 和 *xyl1* 分别是编码 *PG* 和 *Xyl* 的基因,单个敲除 *Pgl* 或 *xyl1* 基因后,各酶活性均明显降低,但该菌株对于小麦的致病力却未减弱,若将 2 个基因同时敲除则导致 *F. graminearum* 的毒力明显降低。

另有研究结果表明,如果敲除掉调控细胞壁降解酶的某一个上游基因,突变株的致病力也会变弱^[22]。例如 *SNFI* 基因表达的 SNIF 蛋白激酶可以解除阻遏镰刀菌细胞壁降解酶基因表达的碳分解代谢现象,当把大豆根腐病菌(*F. virguliforme*)中的 *SNFI* 基因敲除后,突变体对特定碳源无法充分利用,一些细胞壁降解酶基因的表达量降低,同时对大豆的致病力也相应变弱^[23]。除此之外, Jonkers 等^[24]还发现番茄枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*)中编码 F-box 蛋白的基因 *firpl* 定点突变后,突变体中编码果胶酶的 *PL1*、*PG1*、*PG2* 基因和编码木聚糖酶的 *XYL2*、*XYL5* 基因的表达降低,致使其不能在植物根部有效定殖和侵入。

3 细胞壁降解酶之间的协同作用

不同的细胞壁降解酶在病原菌侵染和扩展致病力的不同时期所起的作用不同,且具有顺序性和协同性^[4]。在毛茛菪花根腐病菌(*F. solani*)^[25]、小麦根腐病菌(*F. culmorum*)^[26]中,2 种菌产生的果胶酶 *PG* 先于纤维素酶 *Cx* 和木聚糖酶,且在侵染前期,寄主植物细胞壁中果胶降解的程度明显大于纤维素和木聚糖。小麦赤霉病菌(*F. graminearum*)产生的 *PG* 可能在初期软化宿主组织上起作用,木聚糖酶则涉及随后真菌在木质化的植物组织中的增殖^[27]。在 *F. graminearum* 侵染小麦的过程中,*PE* 主要在感染初期和中期促进真菌在小麦穗中定殖,且对于高甲基酯化果胶,*PE* 促进 *PG* 活性的增加^[28]。由此可见,在镰刀菌侵染植物的过程中,果胶酶先行降解细胞壁中的果胶物质,纤维素酶和半纤维素酶随后降解纤维素类物质,各种酶协同作用,使得镰刀菌高效感染植物,完成侵染全过程。

4 影响镰刀菌细胞壁降解酶活性的相关因素

在镰刀菌体外诱导产酶及侵染寄主的过程中,细胞壁降解酶的产生不仅与其上游一系列基因的表

达量、调控序列等因素有关,而且菌株致病力的强弱、寄主植物的感/抗病性、侵染时期、环境因子等,均会导致产生的细胞壁降解酶种类及其活性的不同。

4.1 菌株致病力和侵染时期对细胞壁降解酶活性的影响

镰刀菌细胞壁降解酶的活性与菌株的致病性密切相关。Khaledi 等^[17]发现,混合侵染小麦引起赤霉病的多种镰刀菌均能产生细胞壁降解酶,但 *F. graminearum* 强致病力菌株(FH1 和 FH8)产生的细胞壁降解酶活性水平明显高于弱致病力菌株(FH11 和 FH19)、及其他致病镰刀菌 *F. proliferatum*、*F. culmorum*、*F. subglutinans*、*F. meridionale* 和 *F. asiaticum*。

侵染时期的不同也会影响细胞壁降解酶活性。番茄枯萎病菌(*F. oxysporum* f.sp.*lycopersici*)的木聚糖酶基因 *xyl5* 和 *xyl2* 的表达受特定时期的影响,*xyl5* 只在侵染初期表达,*xyl2* 在侵染末期表达,而 *xyl3* 和 *xyl4* 则在整个侵染病程中都有表达^[20]。

4.2 寄主植物感/抗病性对细胞壁降解酶活性的影响

寄主植物品种的抗性对镰刀菌产生细胞壁降解酶的活性和其基因表达量有一定影响。例如棉花枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum*)产生的 PG 对棉花幼苗的降解能力及其在寄主体内的基因表达量与棉花对枯萎病的抗病性有关。在侵染前期,感病品种中果胶酶 *FOVPGI* 基因的表达量高于抗病品种,感病品种中棉花幼苗叶片的坏死症状也强于抗病品种^[12]。Qin 等^[29]发现,香蕉枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *cubense* Foc)在含不同碳源(葡萄糖、果胶和宿主细胞壁)的培养基上生长时,受宿主细胞壁诱导的基因表达谱与果胶或葡萄糖为碳源时诱导的基因表达谱明显不同,这可能是由于宿主细胞壁由不同类型的多糖(纤维素、半纤维素和果胶)组成,使得被诱导表达的基因数量明显高于其他 2 种碳源。由此推测,抗性品种和感病品种在细胞壁成分、含量与分布特征上的不同,可能影响镰刀菌产生细胞壁降解酶的能力,并使其在不同的抗性品种上呈现出各异的侵染致病性。

4.3 环境因子对细胞壁降解酶活性的影响

镰刀菌细胞壁降解酶的种类和活性变化受多种环境因素的调节。例如,*F. oxysporum* URM 7401 在

酸性、中性和碱性等不同 pH 值的培养基中生长,产生细胞壁降解酶的活性变化不相同,且在中性和碱性条件下酶的代谢增加^[30]。 β -葡萄糖苷酶则在酸性条件下活性最大^[31]。不同碳、氮源的种类及其浓度也会影响酶活性。在多种碳源同时存在时, β -葡萄糖苷酶活性明显高于单一碳源,该酶活性随碳源浓度的增加而逐渐增大;在无机氮源中 β -葡萄糖苷酶活性明显高于有机碳源。可见,不同诱导物对镰刀菌合成细胞壁降解酶的诱导能力不同。产酶培养基的 pH 值及碳源和氮源的浓度等都会影响细胞壁降解酶活性。

5 植物抗菌次生代谢物对细胞壁降解酶活性的影响

镰刀菌侵染寄主的过程中,细胞壁降解酶活性的变化可以反映不同镰刀菌的致病能力。植物产生的抗菌次生代谢物,如酚类、异黄酮类、萜类等植保素等,则可通过抑制细胞壁降解酶的活性,抵抗镰刀菌的侵染,可作为植物抗病性的指标之一。

在植物界中分布最广泛的次生代谢产物为酚类化合物^[32]。酚类物质作为植物体内苯丙烷代谢的产物,与植物的抗病性有关,对病原真菌具有抑制作用^[33]。例如香豆素不仅能抑制瓜类枯萎病菌(*F. oxysporum* f.sp. *niveum*)菌丝体生长,而且还可抑制其纤维素酶和蛋白酶活性的增加^[34]。Mohamed 等^[35]也发现,从 *Pulicaria incisa* 中提取到的酚酸和多酚类化合物,可抑制引起其枯萎病的 *F. oxysporum* 分泌的果胶酶、纤维素酶和蛋白酶的活性。

研究发现,酚类化合物如琥珀酸、单宁酸、阿魏酸和邻苯二甲酸等,对细胞壁降解酶的作用具有不同的浓度效应。琥珀酸和单宁酸在较低浓度时会增加西瓜枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *niveum*)产生的 PG、Cx 和蛋白酶活性,在较高浓度时则会显著抑制这 3 种细胞壁降解酶的活性^[36-37]。阿魏酸在不同浓度下对蛋白酶活性的影响与上述 2 种酚类物质基本一致,对 PG 和 Cx 活性的影响却正好相反。邻苯二甲酸对 PG、Cx 和蛋白酶活性的影响则与琥珀酸和单宁酸的影响完全相反^[38-39]。酚类化合物对淀粉酶活性的影响不明显。

6 展望

目前,虽然在各种镰刀菌产生细胞壁降解酶的

种类、致病机理、编码基因等方面已经取得了很大的研究进展,但大都是针对单个酶的作用机制,处于单个基因功能的研究水平,至于各类细胞壁降解酶之间的协同作用、镰刀菌细胞壁降解酶的整体基因调控机制等还有待继续拓展研究。因此,在现有基因组数据基础上,利用 RNA 干扰、基因敲除和基因诱捕等新技术去发现新的相关基因的功能,阐释基因调控的整体性,不仅有助于明确细胞壁降解酶在镰刀菌致病过程中的作用和机制,也能为防治镰刀菌类病害提供新的思路。

除细胞壁降解酶外,毒素也是镰刀菌主要的致病因子。毒素和细胞壁降解酶在侵染致病过程中,哪一种为主要的致病因子,各种因子间如何协调作用,还有待进一步研究明确。

镰刀菌侵染过程中,寄主植物会产生次生代谢产物来抑制细胞壁降解酶的活性。这些产物不仅可直接抑制镰刀菌生长侵入,而且是植物防御系统激活的指示因子,可作为植物的抗病性指标。因此,从细胞壁降解酶的角度切入,寻找直接体现植物抵御镰刀菌侵染的抗病相关生物指标,对植物抗病育种和研究防病新策略具有重要意义。

参考文献:

- [1] 林镇跃,阙友雄,刘平武,等. 植物致病镰刀菌的研究进展[J]. 中国糖料,2014(1):58-64.
- [2] 高 芬,任小霞,王梦亮,等. 中草药根腐病发生现状及微生物农药防治研究进展[J]. 中国中药杂志,2015,40(21):4-7.
- [3] 董章勇,王振中. 植物病原真菌细胞壁降解酶的研究进展[J]. 湖北农业科学,2012,51(21):181-200.
- [4] 陈 捷. 现代植物病理学研究方法[M]. 北京:中国农业出版社,2005:138-154.
- [5] 高晓敏,王琚钢,马立国,等. 尖孢镰刀菌致病机理和化感作用研究进展[J]. 微生物学通报,2014,41(10):2143-2148.
- [6] 胡长志,孙晓棠,汪和贵,等. 莲腐败病菌细胞壁降解酶的提取及活性分析[J]. 生物灾害科学,2016,39(1):14-19.
- [7] 杨志敏,毕 阳,李永才,等. 马铃薯干腐病菌侵染过程中切片组织细胞壁降解酶的变化[J]. 中国农业科学,2012,45(1):127-134.
- [8] SHUKLA A, DWIVEDI S K. Pathogenic action of Cx, PG and PMG enzymes of *Fusarium udum* and *Fusarium oxysporum* f.sp. *ciceri* [J]. International Journal of Current Research, 2012, 4(6): 111-113.
- [9] 董章勇,王 琪,秦世雯,等. 香蕉枯萎病菌 1 号和 4 号生理小种细胞壁降解酶的比较[J]. 植物病理学报,2010,40(5):463-468.
- [10] DONG Z, WANG Z. Isolation and heterologous expression of a polygalacturonase produced by *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* race 1 and 4 [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2015, 16(4): 7595-7607.
- [11] MOHSEN L Y, AL-JANABI J K A, JEBOR M A. Production and characterization of exopolygalacturonase for *Fusarium oxysporum* and *F. sacchari* [J]. International Journal of Science & Research, 2016, 5(1): 1313-1321.
- [12] LIU N, MA X, SUN Y, et al. Necrotizing activity of *Verticillium dahliae* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* endopolygalacturonases in cotton [J]. Plant Disease, 2017, 101(7): 1128-1138.
- [13] BRAVO R G, DI PIETRO A, RONCERO M I. Combined action of the major secreted exo- and endopolygalacturonases is required for full virulence of *Fusarium oxysporum* [J]. Molecular Plant Pathology, 2016, 17(3): 339-353.
- [14] 肖荣凤,蓝江林,车建美,等. 瓜类尖孢镰刀菌致病物质 β -D-葡萄糖苷酶活性与致病性的相关性分析[J]. 中国农学通报, 2008,24(7):351-355.
- [15] HUANG Y H, BUSK P K, LANGE L. Cellulose and hemicellulose-degrading enzymes in *Fusarium commune* transcriptome and functional characterization of three identified xylanases [J]. Enzyme and Microbial Technology, 2015, 9(19): 73-74.
- [16] BAKRI Y, JAWHAR M, ARABI M I E. Correlative analysis of *Fusarium* species pathogenicity and *in vitro* xylanase activity [J]. Journal of Plant Biology Research, 2012, 1(2): 86-92.
- [17] KHALEDI N, TAHERI P, RASTEGAR M F. Identification, virulence factors characterization, pathogenicity and aggressiveness analysis of *Fusarium* spp., causing wheat head blight in Iran [J]. European Journal of Plant Pathology, 2017, 147(4): 897-918.
- [18] SELLA L, GAZZETTI K, FAORO F, et al. A *Fusarium graminearum* xylanase expressed during wheat infection is a necrotizing factor but is not essential for virulence [J]. Plant Physiology & Biochemistry Ppb, 2013, 64(5): 1-10.
- [19] SELLA L, GAZZETTIA K, CASTIGLIONI C, et al. The *Fusarium graminearum* Xyr1 transcription factor regulates xylanase expression but is not essential for fungal virulence [J]. Plant Pathology, 2016, 65(5): 713-722.
- [20] GÓMEZ-GÓMEZ E, ISABEL M, RONCERO G, et al. Molecular characterization of a novel endo- β -1, 4-xylanase gene from the vascular wilt fungus *Fusarium oxysporum* [J]. Current Genetics, 2001, 40(4): 268-275.
- [21] PACCANARO M C, SELLA L, CASTIGLI C, et al. Synergistic effect of different plant cell wall degrading enzymes is important for virulence of *Fusarium graminearum* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2017, 30(11): 886-895.
- [22] 梁丽琴,李健强,杨宇红,等. 植物与尖孢镰刀菌的互作机制研究现状[J]. 中国农学通报,2014,30(21):40-46.
- [23] ISLAM K T, BOND J P, FAKHOURY A M, et al. FvSNF1, the sucrose non-fermenting protein kinase gene of *Fusarium virgul-*

- forme, is required for cell-wall-degrading enzymes expression and sudden death syndrome development in soybean [J]. *Current Genetics*, 2017, 63(4): 723-738.
- [24] JONKERS W, RODRIGUES C D A, REP M. Impaired colonization and infection of tomato roots by the delta frp1 mutant of *Fusarium oxysporum* correlates with reduced CWDE gene expression [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2009, 22(5): 507-518.
- [25] BHATTACHARYA A. Adaptive expression of host cell wall degrading enzymes in fungal disease: an example from *Fusarium* root rot of medicinal *Coleus* [J]. *Pakistan Journal of Biological Sciences Pjbs*, 2013, 16(24): 2036-2040.
- [26] KANG Z, BUCHENAUER H. Ultrastructural and cytochemical studies on cellulose, xylan and pectin degradation in wheat spikes infected by *Fusarium culmorum* [J]. *Journal of Phytopathology*, 2000, 148(5): 263-275.
- [27] TOMASSINI A, SELLA L, RAIOLA A, et al. Characterization and expression of *Fusarium graminearum* endo-polygalacturonases *in vitro* and during wheat infection [J]. *Plant Pathology*, 2009, 58(3): 556-564.
- [28] SELLA L, CASTIGLIONI C, PACCANARO M C, et al. Involvement of Fungal pectin methylesterase activity in the interaction between *Fusarium graminearum* and wheat [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2016, 29(4): 258-267.
- [29] QIN S, JI C, LI Y, et al. Comparative transcriptomic analysis of race 1 and race 4 of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* induced with different carbon sources [J]. *G3 Genesgenetics*, 2017, 7(7): 2125-2138.
- [30] ROSA G N G, LAURE H J, DE SOUZA-MOTTA C M, et al. Medium pH in submerged cultivation modulates differences in the intracellular protein profile of *Fusarium oxysporum* URM 7401 [J]. *Preparative Biochemistry and Biotechnology*, 2017, 47(7): 664-672.
- [31] BOUDABBOUS M, SAIBI W, BOUALLAGUI Z, et al. Fast activated charcoal prepurification of *Fusarium solani* β -glucosidase for an efficient oleuropein bioconversion [J]. *Preparative Biochemistry and Biotechnology*, 2017, 47(2): 185-191.
- [32] CHEYNIER V, COMTE G, DAVIES K M, et al. Plant phenolics: recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 72: 1-20.
- [33] 葛永红, 李灿婴, 吕静祎, 等. 果蔬采后病原真菌分泌胞外酶的研究进展[J]. *食品科学*, 2016, 37(15): 265-270.
- [34] WU H S, RAZA W, LIU D Y, et al. Allelopathic impact of artificially applied coumarin on *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2008, 24(8): 1297-1304.
- [35] MOHAMED M S M, SALEH A M, ABDEL-FARID I B, et al. Growth, hydrolases and ultrastructure of *Fusarium oxysporum* as affected by phenolic rich extracts from several xerophytic plants [J]. *Pesticide Biochemistry & Physiology*, 2016, 141: 57-64.
- [36] WU H S, LIU Y D, ZHAO G M, et al. Succinic acid inhibited growth and pathogenicity of *in vitro* soil-borne fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 2011, 61(5): 404-409.
- [37] WU H S, LIU Y D, YANG X L, et al. Growth responses of *in vitro* *Fusarium oxysporum* f. sp. *Niveum* to external supply of tannic acid [J]. *Journal of Environmental Biology*, 2010, 31(6): 1017-1022.
- [38] WU H S, LUO J, RAZA W, et al. Effect of exogenously added ferulic acid on *in vitro* *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* [J]. *Scientia Horticulturae*, 2010, 124(4): 448-453.
- [39] WU Z, YANG L, WANG R, et al. *In vitro* study of the growth, development and pathogenicity responses of *Fusarium oxysporum* to phthalic acid, an autotoxin from Lanzhou lily [J]. *World J World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2015, 31(8): 1227-1234.

(责任编辑:张震林)