

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2024.04.002

木霉菌防治植物真菌病害的研究进展

王兴娥¹, 赵永田¹, 刘荣¹, 刘善灵²,
方双燕¹, 韩昕¹, 唐贵福¹, 刘恋¹

1. 黔南民族师范学院 生物科学与农学院, 贵州 都匀 558000;
2. 黔南州乡村振兴信息中心, 贵州 都匀 558000

摘要: 植物真菌病害占植物总病害的 70%以上, 其寄主广泛、发病形式多样、传播途径多, 对作物的产量和品质构成严重威胁, 给农业生产带来重大经济损失。生物防治技术因其环境污染小、抗药性风险低、对人畜及天敌安全等优点, 成为植物真菌病害绿色防控的关键技术支撑。木霉菌作为一类生物防治菌, 具有生长快、抗逆性强、重寄生和分泌抗生物质等特性, 尤其在真菌类病害的防治方面得到广泛应用。通过综述具有生防活性的木霉菌的种类、抑菌生防谱以及在植物真菌病害防治中的应用与生防机制, 为木霉菌在植物真菌病害领域的进一步研究和应用提供参考。

关键词: 木霉菌; 生防活性; 竞争作用;

重寄生作用; 抗生活性; 诱导抗性

中图分类号:S432.3

文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号:2097-1354(2024)04-0011-09

Research Progress on Prevention and Control of Plant Fungal Diseases with *Trichoderma*

WANG Xing'e¹, ZHAO Yongtian¹, LIU Rong¹, LIU Shanling²,
FANG Shuangyan¹, HAN Xin¹, TANG Guifu¹, LIU Lian¹

1. School of Life Science and Agriculture, Qiannan Normal University for Nationalities, Duyun Guizhou 558000, China;

2. Qiannan Rural Revitalization Information Center, Duyun Guizhou 558000, China

收稿日期: 2024-01-26

基金项目: 贵州省高等学校教学内容和课程体系改革项目(2023346); 黔南州科技计划(黔南科合[2022]09号); 黔南民族师范学院教育质量提升工程(2021xjg018, 2022xjg038); 黔南民族师范学院高层次人才科研专项(2021qnsyrc07); 贵州省大学生创新训练计划项目(S202210670020, S202210670028, S202310670065)。

作者简介: 王兴娥, 硕士, 讲师, 主要从事园艺病虫害防治研究。

Abstract: Plant fungal diseases account for over 70% of all plant diseases, they have the characteristics of wide host range, diverse incidence and multiple transmission routes, causing serious economic losses to the yield and quality of crops. Biological control has the advantages of less environmental pollution, less resistance, and safe to humans, animals and natural enemies. It is an important technical support for green prevention and control of plant fungal diseases. *Trichoderma* has the characteristics of rapid growth, strong stress resistance, hyperparasitism, and secretion of antibiotic substances. It is a crucial biocontrol fungus for preventing and managing plant diseases, particularly in the case of fungal diseases. In this paper, the species of *Trichoderma* with biocontrol activity, antifungal biocontrol spectrum, application in control of plant fungal diseases and biocontrol mechanism were reviewed, which provided a reference for the further research and application of *Trichoderma* in the field of plant fungal diseases.

Key words: *Trichoderma*; biocontrol activity; competitive interaction; hyperparasitism; antibiotic activity; induced resistance

植物病害严重影响植物生长，进而导致产量和品质的下降，是农业生产的主要威胁之一^[1]。真菌病害种类多达30 000多种，在植物病害中的占比超过了70%，是植物病害发生最主要的生物因素^[2]。化学防治作为治理植物病害最常用的方式，虽短期内效果显著，但长期使用易导致病原菌产生抗药性，进而引发环境污染和粮食安全等潜在问题。因此，具有环境污染小、不易产生抗药性、对人畜及天敌安全等优势的生物防治技术手段已经成为病害管理重要的发展趋势。木霉菌(*Trichoderma*)以其显著的生防活性和对植物生长的显著促进作用而备受瞩目，成为至关重要的生物防治资源，并被广泛用作植物病害的生物控制剂^[3-4]。近年来，越来越多的木霉菌被发现与鉴定，具有生防活性的木霉菌不断得到挖掘，丰富了木霉菌生防资源库，为该生防菌今后的广阔应用提供了保障。基于此，本文在概述木霉菌的基础上，综述了具备生防活性的木霉菌种类、抑菌范围，以及在植物真菌病害中的应用及其生物防治机制，旨在为木霉菌在植物真菌病害领域的进一步应用提供有价值的参考和启示。

1 木霉菌概述

木霉菌(*Trichoderma*)隶属于半知菌亚门(Deuteromycotina)、从梗孢科(Moniliaceae)，是自然界中广泛分布的一类真菌，常见于土壤、植物根际、植物体内以及各类废弃物区域。自1794年Persoon首次建立木霉属以来，经过广泛的研究与探索，目前已有超过250种木霉菌被报道^[5]。随着对木霉菌研究的不断深入，其广泛的生物活性被发现，主要包括拮抗病原菌、促进植物生长、提高土壤肥力、抗氧化以及土壤污染修复等^[3, 6]；其中，木霉菌间接诱导植物产生抗性，在植物病害的生物防治领域尤为突出，成为当前研究的重要方向。基于其显著的生物活性，部分高活性的木霉菌菌株已被开发并登记为生物杀菌制剂，成功应用于田间植物病害的防控实践中。

2 生防木霉菌的种类、来源与抑菌范围

木霉菌作为一种具有“寄生”特性并可能控制其他真菌的真菌，其生防潜力在早期研究中即已显现^[7]。此后，筛选和分离具有生防潜力的木霉菌成为开发具有农业应用价值的木霉菌制剂的首要任务。然而，早期由于技术限制，木霉菌的鉴定主要依赖于传统的形态学方法，这对研究者的专业知识和经验提出了较高要求。随着分子生物技术的飞速发展，新的分类与鉴定方法

不断涌现,并在木霉菌的鉴定与分类中得到了广泛应用,包括RAPD、同工酶技术、DNA序列分析等,特别是DNA序列分析技术,由于其准确性高、操作简便且对研究者技术要求相对较低,已成为当前木霉菌鉴定与分类的主流方法。

随着鉴定技术的成熟与简便化,大量具有生防活性的木霉菌株被分离鉴定出,如拟康宁木霉(*T. koningiopsis*)、哈茨木霉(*T. harzianum*)、钩状木霉(*T. hamatum*)、非洲哈茨木霉(*T. afroharzianum*)、棘孢木霉(*T. asperellum*)、长枝木霉(*T. longibrachiatum*)、渐绿木霉菌(*T. paraviridescens*)、绿木霉(*T. viride*)、绿色木霉(*T. virens*)、酷绿木霉(*T. atroviride*)、短密木霉(*T. brevicompactum*)、毛簇木霉(*T. velutinum*)、多孢木霉(*T. polysporum*)、盖姆斯木霉(*T. gamsii*)、俄罗斯木霉(*T. rossicum*)、塞缪尔斯木霉(*T. samuelsii*)、蓝木霉(*T. cyanodichotomus*)等^[8-46]。由表1可知,具有生防活性的木霉菌主要分离自植物土壤,土壤一直是发掘木霉菌的主要来源。近年来,来自极端环境条件下如盐碱土、南极海洋沉积物、湖泊湿地土壤等的木霉菌逐渐引起重视,未来可能成为发掘具有生防活性木霉菌的重要区域。

表1 木霉菌的种类、分离来源及拮抗病原菌

木霉菌种名	木霉菌分离基质来源	拮抗病原菌	菌物来源	参考文献
拟康宁木霉 (<i>T. koningiopsis</i>)	玉米田土壤、金丝皇菊根	接骨木镰孢菌(<i>Fusarium sambucinum</i>)、茄链格孢(<i>Alternaria solani</i>)、立枯丝核菌(<i>Rhizoctonia solani</i>)、尖孢镰刀菌(<i>F. oxysporum</i>)、胶胞炭疽菌(<i>Coleotrichum gloeosporioides</i>)	接骨木、马铃薯、金丝皇菊、柑桔	[8-9]
哈茨木霉 (<i>T. harzianum</i>)	烟草土壤、毛竹林土壤、西瓜土壤、玉米土壤、野苹果土壤、番茄土壤、甘蔗土壤、鸭茅叶片、蓝莓根部、玉米穗、盐碱土、核盘菌的菌核	尖孢镰刀菌(<i>F. oxysporum</i>)、尖孢镰刀菌西瓜专化型(<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>niveum</i>)、尖孢镰刀菌古巴专化型[<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>Cubense</i> (E. F. Smith) Snyder et Hansen]、双核丝核菌(binucleate <i>Rhizoctonia</i>)、辣椒疫霉菌(<i>Phytophthora capsici</i>)、禾谷镰孢菌(<i>F. graminearum</i>)、大豆拟茎点种腐病菌(<i>Diamondothrix longicolla</i>)、交链格孢菌(<i>A. alternata</i>)、链格孢菌属(<i>Alternaria</i> spp.)、茄链格孢(<i>A. solani</i>)、指状青霉(<i>Penicillium digitatum</i>)、柑桔白地霉(<i>Geotrichum citri-aurantii</i>)、核盘菌(<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>)、灰葡萄孢菌(<i>Botrytis cinerea</i>)、瓜果腐霉菌(<i>Pythium aphanidermatum</i>)、寄生疫霉菌(<i>P. parasitica</i>)、罗氏白绢小菌核菌(<i>Sclerotium rolfsii</i>)	烟草、西瓜、香蕉、辣椒、玉米、苹果、柑桔、药水苏	[10-22]
钩状木霉 (<i>T. hamatum</i>)	鱼腥草土壤、梨土壤、辣椒土壤	辣椒刺盘孢菌(<i>C. capsici</i>)、薏苡黑粉菌(<i>Ustilago coicis</i>)、恶疫霉菌(<i>P. cactorum</i>)、齐整小核菌(<i>S. rolfsii</i>)	辣椒、薏仁、梨	[23-25]
非洲哈茨木霉 (<i>T. afroharzianum</i>)	大豆土壤、藜麦种子、玉米穗	粉红单端孢菌(<i>Trichothecium roseum</i>)、茎生壳二孢菌(<i>Ascochyta caulina</i>)、核盘菌(<i>S. sclerotiorum</i>)、灰葡萄孢(<i>B. cinerea</i>)	藜麦、油菜、番茄	[20, 26-27]
棘孢木霉 (<i>T. asperellum</i>)	羊茅草土壤、橡胶土壤、苦瓜土壤、香蕉土壤、烟草土壤、花生土壤、苹果树根系、玉米穗、南极海洋沉积物	新西兰匍柄霉(<i>Stemphylium eturmiunum</i>)、平头刺盘孢(<i>C. truncatum</i>)、层出镰刀菌ARD专化型(<i>F. proliferatum</i> f. sp. <i>malus domestica</i>)、盘长孢状刺盘孢菌(<i>C. gloeosporioides</i>)、多主棒孢菌(<i>Corynespora cassiicola</i>)、禾顶囊壳菌(<i>Gaeumannomyces graminis</i>)、尖孢镰刀菌苦瓜专化型(<i>F. oxysporum</i> f. sp. momordicae)、尖孢镰刀菌香蕉专化型(<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>cubense race</i>)、基生根串珠霉(<i>Thielaviopsis basicola</i>)、核盘菌(<i>S. sclerotiorum</i>)、灰葡萄孢菌(<i>B. cinerea</i>)、齐整小核菌(<i>S. rolfsii</i>)	大蒜、葡萄、橡胶树、小麦、苦瓜、香蕉、烟草、苹果、油菜、花生	[20, 28-35]
长枝木霉 (<i>T. longibrachiatum</i>)	马铃薯土壤、盐碱土	茄病镰孢菌(<i>F. solani</i>)、接骨木镰刀菌(<i>F. sambucinum</i>)、灰葡萄孢(<i>B. cinerea</i>)、烟草疫霉菌(<i>P. nicotianae</i>)	番茄、接骨木、烟草	[21, 36]

续表

木霉菌种名	木霉菌分离基质来源	拮抗病原菌	菌物来源	参考文献
近渐绿木霉 (<i>T. paraviridescens</i>)	烟草土壤	烟草疫霉菌(<i>P. nicotianae</i>)	烟草	[37]
绿木霉 (<i>T. viride</i>)	毛竹林土壤、苦瓜土壤, 林场锈孢子堆	交链格孢菌(<i>A. alternata</i>)、尖孢镰刀菌苦瓜专化型(<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>momordicae</i>)、茶藨生柱锈菌(<i>Cronartium ribicola</i>)	柑桔、苦瓜、松树	[11, 30, 38]
酷绿木霉 (<i>T. atroviride</i>)	锈孢子堆	茶藨生柱锈菌(<i>C. ribicola</i>)	松树	[38]
绿色木霉 (<i>T. virens</i>)	毛竹林土壤、小麦土壤	绿霉菌(<i>P. digitatum</i>)、禾顶囊壳菌小麦变种(<i>G. graminis</i> var. <i>tritici</i>)	柑桔、小麦	[11, 39]
短密木霉 (<i>T. brevicompactum</i>)	马铃薯土壤	禾谷镰孢菌(<i>F. graminearum</i>)、拟轮枝镰孢菌(<i>F. verticillioides</i>)、尖孢镰刀菌(<i>F. oxysporum</i>)、肿囊腐霉菌(<i>P. inflatum</i>)、灰葡萄孢菌(<i>B. cinerea</i>)	玉米、棉花	[40]
毛簇木霉 (<i>T. velutinum</i>)	益母草土壤	金黄壳囊孢(<i>Cytospora chrysosperma</i>)	杨树	[41]
多孢木霉 (<i>T. polysporum</i>)	植物组织(具体不详)	核盘菌(<i>S. sclerotiorum</i>)	油菜	[42]
盖姆斯木霉 (<i>T. gamsii</i>)	棉花土壤	立枯丝核菌(<i>R. solani</i>)、尖孢镰刀菌(<i>F. oxysporum</i>)	棉花	[43]
俄罗斯木霉 (<i>T. rossicum</i>)	野苹果土壤、马铃薯土壤	尖孢镰刀菌(<i>F. oxysporum</i>)、交链格孢菌(<i>A. alternata</i>)、茄病镰刀菌(<i>F. solani</i>)、接骨木镰刀菌(<i>F. sambucinum</i>)、立枯丝核菌(<i>R. solani</i>)	苹果、马铃薯、接骨木	[16, 44]
塞缪尔斯木霉 (<i>T. samuelsii</i>)	百里香植株茎	交链格孢菌(<i>A. alternata</i>)、禾谷镰孢(<i>F. graminearum</i>)	枸杞、小麦	[45]
蓝木霉 (<i>T. cyanodichotomus</i>)	湖泊湿地土壤	立枯丝核菌(<i>R. solani</i>)、灰葡萄孢菌(<i>B. cinerea</i>)	具体不详	[46]

木霉菌具有丰富的生物活性, 抑菌活性尤为显著, 构成了其最为关键的功能特性之一。据现有文献统计, 木霉菌已被证实对超过 18 属、29 种不同的植物病原菌具有拮抗作用, 能够抑制的作物及病原菌的种类正呈现逐步扩大的趋势^[47]。

通过对近年来新发现的木霉菌株进行统计, 发现其主要对以下植物病原菌具有抑菌活性: 接骨木镰孢菌(*F. sambucinum*)、尖孢镰刀菌(*F. oxysporum*)、尖孢镰刀菌西瓜专化型(*F. oxysporum* f. sp. *niveum*)、尖孢镰刀菌古巴专化型[*F. oxysporum* f. sp. *cubense* (E. F. Smith) Snyderet Hansen]、尖孢镰刀菌苦瓜专化型(*F. oxysporum* f. sp. *momordicae*)、尖孢镰刀菌香蕉专化型(*F. oxysporum* f. sp. *cubense race*)、禾谷镰孢菌(*F. graminearum*)、层出镰刀菌 ARD 专化型(*F. proliferatum* f. sp. *malus domestica*)、茄病镰孢菌(*F. solani*)、拟轮枝镰孢菌(*F. verticillioides*)、茄链格孢(*A. solani*)、交链格孢菌(*A. alternata*)、链格孢菌属(*Alternaria* spp.)、立枯丝核菌(*R. solani*)、双核丝核菌(*binucleate Rhizoctonia*)、胶胞炭疽菌(*C. gloeosporioide*)、平头刺盘孢(*C. truncatum*)、辣椒刺盘孢菌(*C. capsici*)、辣椒疫霉菌(*P. capsici*)、寄生疫霉菌(*P. parasitica*)、恶疫霉菌(*P. cactorum*)、烟草疫霉菌(*P. nicotianae*)、大豆拟茎点种腐病菌(*D. longicolla*)、指状青霉(*P. digitatum*)、绿霉菌(*P. digitatum*)、柑桔白地霉(*G. citri-aurantii*)、核盘菌(*S. sclerotiorum*)、罗氏白绢小菌核菌(*S. rolfsii*)、灰葡萄孢菌(*B. cinerea*)、瓜果腐霉菌(*P. aphanidermatum*)、肿囊腐霉菌(*P. inflatum*)、新西兰匍柄霉(*S. eturmiunum*)、多主棒孢菌(*C. cassiicola*)、禾顶囊壳菌(*G. graminis*)、禾顶囊壳菌小麦变种(*G. graminis* var. *tritici*)、基生根串株霉(*T. basicola*)、薏苡黑粉菌(*U. coicis*)、粉红单

端孢菌(*T. roseum*)、茎生壳二孢菌(*A. caulinia*)、茶藨子柱锈菌(*C. ribicola*)、金黄壳囊孢(*C. chrysosperma*)等^[8-46].

由表1可知,木霉菌的拮抗活性多集中在镰刀菌属(*Fusarium*)、丝核菌属(*Rhizoctonia*)、链格孢属(*Alternaria*)、核盘菌属(*Sclerotinia*)、疫霉菌属(*Phytophthora*)等,防治作物多集中在烟草、小麦、油菜、番茄、香蕉、苹果、马铃薯等。

3 木霉菌对真菌病害的防治效果

鉴于木霉菌对植物病原真菌优异的生防活性,已有木霉菌生防制剂获得批准登记。目前,已获批准登记的21个木霉菌剂型有可湿性粉剂、水分散粒剂、颗粒剂3种,主要用于灰霉病、枯萎病、立枯病、根肿病、菌核病、霜霉病、黑胫病等的防治,防治的作物以黄瓜、番茄、草莓、葡萄、油菜、小麦、人参、烟草为主。木霉菌在田间药效表现较好,如10亿孢子/g木霉菌可湿性粉剂在750 g/hm²对烟草黑胫病的防效为52.0%^[48];2亿芽孢/g哈茨木霉菌可湿性粉剂200倍液对草莓根腐病和葡萄灰霉病的防效分别为59.74%和73.38%^[49-50]。因此,利用木霉菌作为生物菌剂是降低农残、化学农药减量的重要手段。

除已获登记的商用木霉菌产品外,部分新发现的具有生防潜力的木霉菌株对植物病害也有显著防效,具备较大的开发潜力,如采用深绿木霉N862菌株的孢子进行拌土+灌根防治向日葵菌核病的防效达67.54%^[51];哈茨木霉124D菌株在1×10⁷ cfu/mL剂量时对小麦白粉病的防效达76.17%^[52];2亿cfu/g哈茨木霉YTLY-36菌株可湿性粉剂200倍液对苹果轮纹病、苹果炭疽病、苹果白粉病、苹果斑点落叶病的田间防效为70.80%~81.82%^[53]。

4 木霉菌的生防机制

木霉菌作为广谱拮抗菌,其抑菌机制多种多样,主要体现在竞争作用、重寄生作用、拮抗作用、诱导抗性作用等。

4.1 竞争作用

木霉菌具有较强的环境适应能力,对多种农药化合物以及其他生物产生的有毒代谢产物有天然抗性,因此,即使在不良环境中依然可以存活定殖^[54]。由于木霉菌在植物体内属于机会性内生菌、定殖能力更强且生长迅速^[55],可以比病原菌更快的定殖在植物根际或表面,占据生态位,从而减少病原菌摄取营养和生长的空间,起到抑制病原菌的作用^[56-57]。木霉菌在占据生长空间的同时,可充分吸收环境中的营养物质,如研究表明木霉菌(*Trichoderma* spp.)比刺盘孢属(*Colletotrichum* sp.)、葡萄孢属(*Botrytis* sp.)、轮枝孢属(*Verticillium* sp.)和疫霉属(*Phytophthora* sp.)植物病原菌更容易竞争到侧金盏花醇、D-阿拉伯糖醇、I-赤藓糖醇、甘油、D-甘露醇和D-山梨醇,减少病原菌对营养物质的吸收,从而抑制病原菌的生长^[57]。此外,对微量元素的竞争可能是发挥抑菌作用的关键所在,如研究证实棘孢木霉(*T. asperellum*)通过对铁元素的竞争控制番茄枯萎病^[58]。

4.2 重寄生作用

重寄生是木霉菌最原始的一种生活方式,可通过缠绕或穿透病原体达到抑制或溶解病原菌的目的,因此重寄生作用是木霉菌抑制病原菌最主要的机制。木霉菌首先通过病原菌释放的凝集素识别寄主,诱导自身产生少量的细胞壁降解酶,吸附在病原菌上^[55]。随后木霉菌以缠绕、依附或穿插菌丝开始寄生,并大量分泌几丁质酶、纤维素酶等细胞壁降解酶,降解病原真菌的细胞壁成分,如几丁质、纤维素等成分,破坏病原菌细胞壁完整性,从而杀死病原菌^[59]。研究

表明,绿色木霉(*T. virens*)、长枝木霉(*T. longibrachiatum*)、棘孢木霉(*T. asperellum*)等可以通过重寄生作用导致立枯丝核菌(*R. solani*)、齐整小核菌(*S. rolfsii*)等的细胞壁溶解、变薄,甚至出现断裂,从而发挥抑菌作用^[35, 60-61].

4.3 拮抗作用

木霉菌会产生系列具有抗菌活性的代谢产物,从而抑制病原菌的生长。自首次发现了木素木霉(*T. lignorum*)可以分泌胶霉毒素代谢产物后^[62],木霉菌的代谢产物逐渐被分离鉴定,仅挥发性成分已超过390种^[63],而具有抗生性的代谢产物多达140种,如抗菌肽、*Trichoketide F.*、木霉素等^[54-66]。但是,不同种木霉菌分泌的代谢产物数量和种类差距较大,目前研究发现哈茨木霉(*T. harzianum*)、拟康氏木霉(*T. koningiopsis*)、绿木霉(*T. viride*)、长枝木霉(*T. longibrachiatum*)等是产生抗菌代谢产物的主要来源^[67]。由于代谢产物结构的不同,其发挥抑菌作用的机制也不尽相同。令人兴奋的是,部分具有抗生活性的代谢产物在低剂量下可以促进植物生长,在高剂量下具有抑菌活性,如6-pentyl- α -pyrone^[68]。虽然大量具有抗生活性的代谢产物被逐渐发现,但关于代谢产物抑菌机制的研究较少,后续的生物杀菌剂研发与创制还未引起重视。

4.4 诱导抗性作用

木霉菌除了以竞争、重寄生、拮抗等直接抑制病原菌外,还可以通过诱导植物增强抗病能力间接发挥抑菌能力。自从Bigirimana等^[69]首次发现哈茨木霉菌具有诱导大豆产生抗病性以来,越来越多的木霉菌种被发现可定殖在植物根际表面,进而诱导植物对病原菌的抗性。绿色木霉(*T. virens*)、深绿木霉(*T. atroviride*)、哈茨木霉(*T. harzianum*)等可以在一系列植物中诱导对多种植物病原体的局部和系统抗性。当木霉菌孢子被添加到土壤中时,它们与植物根系接触,并可以在根表面萌发和生长,一些木霉菌株可以感染外部的少数根细胞,并产生至少3类引起植物防御反应的化合物(肽、蛋白质和低分子量化合物等)^[70]。随后,这些化合物激活不同信号类型在植物中的传递,包括水杨酸途径、茉莉酸途径等。这种信号激活诱导防御蛋白的上调,促使植物酶直接阻碍病原菌,增强植物抵抗病原菌的能力。

5 问题与展望

当前我国大力提倡生物防治,以减少化学农药的施用。木霉菌具有来源广泛、活性多样、抗菌谱广等优势,是生物防治的重要技术支撑,具有巨大的发展前景,但目前木霉菌在农用抑菌方面的研究依然存在较多问题。首先,高效木霉菌株少,尤其是我国已登记的木霉菌以哈茨木霉(*T. harzianum*)为主,且只有颗粒剂、水分散粒剂和可湿性粉剂3种剂型。其次,木霉菌制剂都是以活体菌剂形态施用,不同木霉菌株受环境温湿度、酸碱性、其他生物因素等影响较大,实际防效较低。第三,木霉菌作为广谱生防菌,已批准生产产品多登记用于防治番茄、烟草、黄瓜、小麦、葡萄等作物病害,依然有较多的植物病害未涉及。第四,木霉菌次生代谢产物的应用较低,虽发现上百种具有生防活性的代谢产物,但目前还未见有可供商品开发的化合物或衍生物。

综上,对高效菌株的筛选以及具有强环境适应能力的菌株的发掘仍需加大力度,未来应致力于木霉菌新剂型的进一步开发,特别是纳米制剂等创新技术的研发,以显著提升活体菌剂在不同恶劣环境中的适应性。同时,拓宽木霉菌在植物病害防治领域的应用范围亦至关重要,尤其在茶、果树、药用植物及园林花卉植物等特定领域,其病害防治潜力亟待挖掘。此外,还应深入挖掘木霉菌中抑菌活性高的代谢产物及其衍生物,为生物杀菌剂的创制提供有力支持,以期

在植物病害的生物防治领域取得更为显著的成果。

参考文献:

- [1] YANG L N, REN M ZH, ZHAN J S. Modeling Plant Diseases under Climate Change: Evolutionary Perspectives[J]. Trends in Plant Science, 2023, 28(5): 519-526.
- [2] 黄瑞环, 韩小斌, 刘京, 等. 海洋曲霉和海洋木霉抗植物病原菌活性次级代谢产物研究进展[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(5): 1332-1341.
- [3] LODI R S, PENG C, DONG X D, et al. *Trichoderma hamatum* and Its Benefits[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(10): 994.
- [4] WOO S L, HERMOSA R, LORITO M, et al. *Trichoderma*: a Multipurpose, Plant-Beneficial Microorganism for Eco-Sustainable Agriculture[J]. Nature Reviews Microbiology, 2023, 21(5): 312-326.
- [5] BISSETT J, GAMS W, JAKLITSCH W, et al. Accepted *Trichoderma* Names in the Year 2015[J]. IMA Fungus, 2015, 6(2): 263-295.
- [6] KOUR D, KAUR T, DEVI R, et al. Beneficial Microbiomes for Bioremediation of Diverse Contaminated Environments for Environmental Sustainability: Present Status and Future Challenges[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2021, 28(20): 24917-24939.
- [7] MUKHERJEE P K, HORWITZ B A, HERRERA-ESTRELLA A, et al. *Trichoderma* Research in the Genome Era[J]. Annual Review of Phytopathology, 2013(51): 105-129.
- [8] 魏琪, 郭梅, 邵红涛, 等. 一株拮抗4种马铃薯病原真菌的拟康宁木霉的分离鉴定[J]. 植物保护, 2023, 49(4): 125-130, 139.
- [9] 罗梅, 罗玉霖, 陈沫冰, 等. 拟康宁木霉Tk1的分离鉴定、拮抗作用及其生物学特性[J]. 中国生物防治学报, 2020, 36(4): 581-586.
- [10] 危潇, 黎妍妍, 姚经武, 等. 哈茨木霉WF2菌株鉴定及对烟草黑胫病的防效[J]. 中南农业科技, 2023, 44(11): 12-15.
- [11] 罗红霞, 栾丰刚, 张扬, 等. 柑桔采后病害生防木霉的筛选与鉴定[J]. 生物灾害科学, 2018, 41(3): 192-197.
- [12] 孙小涵, 田彦梅, 顾欣, 等. 一株生防木霉的鉴定及环境pH与对羟基苯甲酸对其防病效果的影响[J]. 西北农业学报, 2023, 32(1): 145-153.
- [13] 郑嘉淇, 景浩, 李梦圆, 等. 鸭茅内生木霉菌株TD-MM鉴定及其特性研究[J]. 草地学报, 2023, 31(2): 365-374.
- [14] 佟昀铮, 于汇琳, 潘洪玉, 等. 玉米茎腐病生防菌哈茨木霉CCTH-2鉴定及其生物学特性[J]. 华北农学报, 2022, 37(S1): 309-317.
- [15] 刘治刚. 木霉菌株T-C7的形态鉴定及其ITS序列分析[J]. 贵州农业科学, 2014, 42(7): 21-23.
- [16] 方圆, 季世达, 王玉成, 等. 新疆野苹果根围木霉分离鉴定及生防特性研究[J]. 西部林业科学, 2019, 48(6): 111-119.
- [17] 陆洪省, 张雪, 高宇婷, 等. 哈茨木霉SKD-ZX-1的鉴定、发酵及其生防效果[J]. 生物技术通报, 2019, 35(11): 132-140.
- [18] 柯仿钢, 黄思良, 付岗, 等. 西贡蕉枯萎病生防木霉菌株gz-2的鉴定及生物学特性研究[J]. 西南农业学报, 2010, 23(5): 1533-1539.
- [19] 李思, 尚晓静, 张富美, 等. 蓝莓根部内生木霉分离鉴定及其拮抗作用[J]. 核农学报, 2022, 36(8): 1569-1578.
- [20] 马君瑞. 三株木霉菌株的分离鉴定及其生防作用研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [21] 崔西苓, 李世贵, 杨佳, 等. 耐盐碱抗烟草黑胫病木霉菌株的筛选与鉴定[J]. 中国农业科技导报, 2014, 16(3): 81-89.
- [22] 吉悦. 寄生核盘菌木霉菌株的鉴定和生防菌株的筛选[D]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- [23] 郑传奇, 令狐美林, 舒忠泽, 等. 钩状木霉的分离鉴定及对辣椒炭疽菌和薏苡黑粉菌的抑菌活性[J]. 南方农业学报, 2023, 54(7): 2050-2059.

- [24] 张诗涵. 木霉的分离鉴定及钩状木霉对梨病害生防潜能的评价[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
- [25] 冯俊清. 木霉的分离鉴定及对辣椒白绢病抑制效果和机制研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2010.
- [26] 左春柳, 张丽, 郭新月, 等. 抗灰霉病菌的低温型木霉菌株的分离鉴定[J]. 河北师范大学学报(自然科学版), 2023, 47(2): 169-176.
- [27] 田森, 彭玉飞, 吕红, 等. 非洲哈茨木霉 LMNS-M9 的鉴定、生物学特性及其对藜麦的促生作用[J]. 微生物学通报, 2023, 50(9): 3848-3865.
- [28] 薛德星, 李美, 高兴祥, 等. 生防菌棘孢木霉的分离鉴定及生物学特性研究[J]. 山东农业科学, 2023, 55(10): 118-123.
- [29] 薛鸣, 战鑫, 王睿, 等. 橡胶树两种叶部病害拮抗木霉 T008 的筛选、鉴定及室内功效评价[J]. 中国生物防治学报, 2022, 38(1): 125-132.
- [30] 王永阳, 杜佳, 高克祥. 苦瓜枯萎病生防木霉的筛选鉴定及其定殖的 qPCR 检测[J]. 山东农业科学, 2018, 50(8): 110-115.
- [31] 覃柳燕, 周维, 李朝生, 等. 拮抗镰刀菌香蕉枯萎病木霉菌株 PZ6 分离鉴定及生物学特性研究[J]. 中国南方果树, 2017, 46(1): 66-70.
- [32] 易龙, 肖崇刚. 烟草根黑腐病拮抗木霉菌株 TB72 的鉴定及抑菌作用[J]. 西南农业学报, 2016, 29(8): 1889-1893.
- [33] 王海燕. 内生木霉菌株 6S-2 的分离、鉴定及其防控苹果连作障碍机理研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2023.
- [34] 郑柯斌, 林海, 周沙, 等. 海洋生境棘孢木霉 TCS007 菌株的鉴定及抑菌活性[J]. 农药学学报, 2020, 22(5): 801-807.
- [35] 李佳昕, 蔡晨亮, 王琰, 等. 棘孢木霉菌鉴定及其对花生白绢病生防机制的研究[J]. 中国生物防治学报, 2022, 38(6): 1534-1544.
- [36] 张小杰, 周天旺, 王春明, 等. 长枝木霉 TS-1 的分离鉴定、拮抗作用及固体发酵条件初探[J]. 中国农学通报, 2021, 37(27): 105-111.
- [37] 李小杰, 李成军, 姚晨虓, 等. 拮抗烟草疫霉菌的木霉菌株筛选鉴定及防病促生作用研究[J]. 中国烟草科学, 2020, 41(3): 65-70.
- [38] 周利. 三株木霉的鉴定和生物学特性及对华山松疱锈的防治研究[D]. 昆明: 西南林学院, 2007.
- [39] 孙虎, 薛保国, 杨丽荣, 等. 小麦全蚀病拮抗木霉 ZBS6 的分离、筛选及鉴定[J]. 河南农业科学, 2010, 39(6): 79-83, 86.
- [40] 郭成, 张小杰, 张有富, 等. 短密木霉菌株 GAS1-1 的分离鉴定、拮抗作用及其生物学特性[J]. 植物保护学报, 2019, 46(2): 305-312.
- [41] 潘宣圳, 曾晓春, 刘伟璐, 等. 1 株木霉的分离鉴定及抑菌和植物促生作用[J]. 东北林业大学学报, 2018, 46(7): 73-78.
- [42] 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.
- [43] 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.
- [44] 崔岩, 王蒂, 柴兆祥, 等. 中国木霉新记录种俄罗斯木霉的分离鉴定及对马铃薯干腐病菌和黑痣病菌的拮抗作用[J]. 草业学报, 2014, 23(1): 276-282.
- [45] 马莉, 屈欢, 郭震, 等. 百里香内生真菌塞缪尔斯木霉 *Trichoderma samuelsii* 2-63 菌株的鉴定及其抗真菌活性[J]. 农药学学报, 2023, 25(2): 377-387.
- [46] 王晗昕. 对蓝木霉 TW21990-1 色素类次级代谢产物的提取、分离鉴定[D]. 济南: 齐鲁工业大学, 2023.
- [47] 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.
- [48] 常剑波, 陈玉国, 苗淑月, 等. 几种药剂对烟草黑胫病的田间防治效果[J]. 浙江农业科学, 2022, 63(11): 2649-2651.
- [49] 任晶晶, 刘政源, 王勇, 等. 草莓根腐病防控生物药剂筛选与田间防治效果验证[J]. 农药学学报, 2022, 24(6): 1456-1465.
- [50] 马蕊, 沈文武, 詹红艳, 等. 4 种生物农药对葡萄灰霉病的田间防效研究[J]. 农药科学与管理, 2022, 43(1): 48-51, 35.

- [51] 陈玉蓉,曹秋林,廉华,等.向日葵菌核病拮抗木霉菌筛选及防病效果[J].中国生物防治学报,2022,38(4):846-851.
- [52] 李玲,刘宝军,杨凯,等.木霉菌对小麦白粉病的田间防效研究[J].山东农业科学,2021,53(7):96-100.
- [53] 赵云福,乔淑芹,王海燕,等.苹果主要真菌病害广谱拮抗木霉菌的筛选鉴定及田间防效[J].中国生物防治学报,2023,39(3):567-574.
- [54] BENÍTEZ T, RINCÓN A M, LIMÓN M C, et al. Biocontrol Mechanisms of *Trichoderma* Strains[J]. International Microbiology, 2004, 7(4): 249-260.
- [55] 尤佳琪,吴明德,李国庆.木霉在植物病害生物防治中的应用及作用机制[J].中国生物防治学报,2019,35(6):966-976.
- [56] CARRO-HUERGA G, COMPANT S, GORFER M, et al. Colonization of *Vitis vinifera* L. by the Endophyte *Trichoderma* Sp. Strain T154: Biocontrol Activity Against *Phaeoacremonium minimum*[J]. Frontiers in Plant Science, 2020(11): 1170.
- [57] OSZUST K, CYBULSKA J, FRAC M. How do *Trichoderma* Genus Fungi Win a Nutritional Competition Battle Against Soft Fruit Pathogens? A Report on Niche Overlap Nutritional Potentiaties[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(12): 4235.
- [58] SEGARRA G, CASANOVA E, AVILÉS M, et al. *Trichoderma asperellum* Strain T34 Controls *Fusarium* Wilt Disease in Tomato Plants in Soilless Culture through Competition for Iron[J]. Microbial Ecology, 2010, 59(1): 141-149.
- [59] HERMOSA R, RUBIO M B, CARDOSA R E, et al. The Contribution of *Trichoderma* to Balancing the Costs of Plant Growth and Defense[J]. International Microbiology, 2013, 16(2): 69-80.
- [60] 高苇,李宝聚,孙军德,等.绿色木霉对黄瓜立枯丝核菌和尖孢镰刀菌的拮抗作用[J].中国蔬菜,2008(6):9-12.
- [61] 史凤玉,朱英波,杨文兰.长枝木霉T8对水稻纹枯病菌拮抗的作用研究[J].中国农学通报,2005,21(2):264-265,271.
- [62] BRIAN P W, HEMMING H G. Gliotoxin, a Fungistatic Metabolic Product of *Trichoderma viride*[J]. The Annals of Applied Biology, 1945, 32: 214-220.
- [63] LIM F, LIG H, ZHANGK Q. Non-Volatile Metabolites from *Trichoderma* spp. [J]. Metabolites, 2019, 9(3): 58.
- [64] 黄泽雕,王文静,廖梁秀,等.红豆杉内生真菌*Trichoderma* sp.次生代谢产物及其抗菌活性研究[J].中国抗生素杂志,2023,48(10):1126-1134.
- [65] 姚遐俊,谢津,祁艳华,等.一株防治香蕉枯萎病的短密木霉筛选及代谢物木霉素作用评价[J].生物工程学报,2024,40(1):211-225.
- [66] 张慧,周于聪,梁言,等.木霉菌抗菌活肽peptaibols合成调控机制研究进展[J].菌物学报,2021,40(8):1905-1917.
- [67] 李纪顺,陈凯,杨合同,等.木霉抗生性代谢产物研究进展[J].农药,2010,49(10):713-716,719.
- [68] KOTTB M, GIGOLASHVILI T, GROBKINSKY D K, et al. *Trichoderma* Volatiles Effecting Arabidopsis: from Inhibition to Protection Against Phytopathogenic Fungi[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 995.
- [69] BIGIRIMANA J, MEYER G, POPPE J, et al. Induction of Systemic Resistance on Bean (*Phaseolus vulgaris*) by *Trichoderma harzianum*[J]. Mededelingen Van De Faculteit Landbouwkundige En Toegepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit Gent, 1997, 62(3b): 1001-1007.
- [70] HARMAN G E, HOWELL C R, VITERBO A, et al. *Trichoderma* Species—Opportunistic, Avirulent Plant Symbionts[J]. Nature Reviews Microbiology, 2004, 2: 43-56.