

# 粘帚霉菌在农业上的应用研究进展

孙宗苹 余梅霞 刘晓玉 唐俊\*

(阜阳师范大学生物与食品工程学院, 环境激素与生殖发育安徽省重点实验室,  
胚胎发育与生殖调节安徽省重点实验室, 阜阳 236037)

**摘要** 生物防治具有零毒性、少污染等优势, 克服了化学农药会造成环境污染的问题, 在农业领域的应用前景巨大。粘帚霉菌(*Gliocladium* spp.)是自然界分布十分广泛的土壤习居菌, 能够通过营养竞争、重寄生作用、拮抗作用和诱导植株系统抗性 etc 达到农业生物防治的目的, 是已知最具潜力的生防菌之一。研究表明, 粘帚霉菌生物学性状优良, 拮抗机制多样, 寄生范围广泛, 相关生防菌剂是解决农业病虫害的重要辅助。该文聚焦于粘帚霉菌, 综述了相关生防菌剂的研发及施用, 详细介绍了生防机制及相关功能基因的挖掘, 进一步阐述了粘帚霉菌对植物的促生作用和耐受/降解农业环境污染物的潜力, 以期粘帚霉菌在农业生产方面的应用研究提供较为全面的参考。

**关键词** 粘帚霉菌; 生物防治; 促生作用; 菌剂

## Research Progress on *Gliocladium* spp. Application in Agriculture

SUN Zongping, YU Meixia, LIU Xiaoyu, TANG Jun\*

(Anhui Province Key Laboratory of Environmental Hormone and Reproduction,  
Anhui Province Key Laboratory of Embryo Development and Reproductive Regulation,  
School of Biology and Food Engineering, Fuyang Normal University, Fuyang 236037, China)

**Abstract** Biological control has the advantages of non-toxicity, non-residue and green, etc, which covers the shortages of chemical pesticides that cause environmental issues. Therefore, biological control shows excellent performances and huge potentials in agricultural field. *Gliocladium* spp. which exist widely in the soil, are one of the most extensively studied fungus in the aspect of biological control. The biological control mechanisms include competition for nutrients, hyperparasitism, antagonism and induction of plant system resistance. In the past few decades, researchers have found that *Gliocladium* spp. were effective assistant agents for solving agricultural diseases and pests because they had good biological characteristics, diverse antagonistic mechanism, and broad host range. This article focused on *Gliocladium* spp. and reviewed the study progress of related biological agent and the corresponding biocontrol mechanism and functional gene exploitation. In addition, the growth-promoting effect and pollutant degradation/resistance potential of the *Gliocladium* spp. were also summarized. This review is expected to provide a sound reference for the utilization of *Gliocladium* spp. in the agricultural field.

**Keywords** *Gliocladium* spp.; biological control; growth-promoting effect; microbial agents

收稿日期: 2021-06-17 接受日期: 2021-07-27

国家自然科学基金(批准号: 31440025)、安徽省高校自然科学研究重点项目(批准号: KJ2018A0339)和阜阳师范大学科研项目(批准号: 2020KYQD0023)资助的课题

\*通讯作者。Tel: 0558-2596171, E-mail: tj751@163.com

Received: June 17, 2021 Accepted: July 27, 2021

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No.31440025), the Key Projects of Natural Science Research in Anhui Colleges and Universities (Grant No.KJ2018A0339) and the Scientific Research Project of Fuyang Normal University (Grant No.2020KYQD0023)

\*Corresponding author. Tel: +86-558-2596171, E-mail: tj751@163.com

近代农业的发展离不开化学农药的进步,化学农药因施用简便、见效快等优点而备受人们青睐,然而长久以来对化学农药的过度依赖,导致农业发展过程中出现一系列环境问题。不科学施肥导致的土壤板结,滥用农药杀虫剂引发的水体污染、土壤污染,以及植物病原菌和害虫产生的抗药性等问题,严重地破坏了农业生态系统,并危及人类健康。相对而言,生物防治利用自然界中微生物与微生物、微生物与昆虫之间的相互关系,以及某些生物学特性达到防治农业病虫害的效果,不会对环境产生破坏或污染,逐渐成为现代农业的首选。

粘帚霉菌是重要的生防菌,属于半知菌亚门(Deuteromycotina)、丝孢纲(Hyphomycetes)、丝孢目(Mondiales)、从梗孢科(Moniliaceae)、粘帚霉属(*Gliocladium*)的丝状真菌。形态学研究发现,粘帚霉菌分生孢子聚集在子实体分泌的黏液中,不呈现链状结构。粘帚霉菌子实体类型、分生孢子的形状及颜色随培养基和培养条件的不同而不同,不同种的变化也有差异<sup>[1]</sup>。目前已发现的粘帚霉属有30多个种,包括粉红粘帚霉(*G. roseum*)、绿色粘帚霉(*G. virens*)、链孢粘帚霉(*G. catenulatum*)、融粘帚霉(*G. deliquescens*)和黑色粘帚霉(*G. nigrovirens*)等。粉红粘帚霉分别有类似于轮枝菌属(*Verticillium*)和青霉属(*Penicillium*)的两个生长阶段,在1907年首次由BAINIER<sup>[2]</sup>报道, SCHROERS等<sup>[3]</sup>和SUN等<sup>[4]</sup>从形态学、生态学和遗传学角度分析,认为粉红粘帚霉与其他种粘帚霉菌有明显的不同,将其分类为粉红螺旋聚孢霉(*Clonostachys rosea*)。通过ITS序列研究发现,绿色粘帚霉与木霉属(*Trichoderma*)不仅在形态学上比较相近,而且在遗传学上的同源性要高于绿色粘帚霉与同属其他种的同源性,因此分类上有时将其定义为绿色木霉(*T. virens*)<sup>[1]</sup>。

多数粘帚霉菌能够寄生植物病原菌的菌丝或菌核继而杀死病原菌<sup>[5-6]</sup>,对害虫也有寄生作用<sup>[7-10]</sup>,同时还具有促进植物生长的作用<sup>[11-14]</sup>。此外,粘帚霉菌还能够分泌拮抗物质或溶菌物质,抑制植物病原菌生长发育甚至将其杀死<sup>[15-18]</sup>。在温室的草莓叶片上,粉红粘帚霉对灰葡萄孢霉的抑制效率可同广谱杀菌剂百菌清的抑制效率相媲美<sup>[19]</sup>。随着生防菌株和生防菌剂研发的日渐成熟<sup>[16,20-23]</sup>,有关粘帚霉菌在农业领域的应用研究渐多,粘帚霉菌在农业生产中的应用逐渐显示出独特的优势,然而系统全面的

总结则较少。本文介绍了近年粘帚霉菌菌剂的研发和施用情况,重点综述了粘帚霉菌在生防、促生、耐受/降解农业环境污染物方面的相关机制研究进展,同时探讨了粘帚霉菌菌剂的应用前景和下一步研究方向。

## 1 粘帚霉菌菌剂的开发

### 1.1 生防菌剂的组成

在农业生产领域,目前生防菌的应用不够成熟,尚不能完全依赖生防菌进行病虫害防治。鉴于粘帚霉菌对多种植物病原菌和线虫的显著抑制效果,粘帚霉菌被研制成真菌类生物防治菌剂用于植物生物防治。目前绿色粘帚霉和链孢粘帚霉已被开发成生防菌剂,用于土传病害和气传病害的防治。生物杀虫剂SoilGard 12G是一种由绿色粘帚霉GL-21孢子研发成的颗粒制剂,经美国有机材料研究所(the Organic Materials Review Institute, OMRI)认证,可用于室内外观赏植物和粮食作物等植物立枯病及根腐病的防控,主要抑制腐霉属(*Pythium*)和丝核菌属(*Rhizoctonia*)病原菌。

Prestop Mix与Prestop(Verdera Oy)是以链孢粘帚霉J1446为主要有效成分的生物杀菌剂<sup>[20-22]</sup>,其中Prestop Mix包含J1446菌丝体和孢子两种成分,该粉末制剂主要由蜜蜂或大黄蜂进行花朵传播,能够有效控制腐霉属、丝核菌属、葡萄孢属(*Botrytis*)和亚隔孢壳属(*Didymella*)致病菌,可用于温室蔬菜、温室水果、观赏植物根部与叶片病原菌的生物防治<sup>[16,23]</sup>,已在芬兰、比利时、丹麦、荷兰和瑞士等国家得以施用(<https://verdera.fi/en/products/horticulture/>)。生防菌剂Prestop主要用于应对温室植物根际病原菌,对叶际真菌病害也有良好效果<sup>[17]</sup>,其主要与化学农药或Mycostop(以链霉菌菌株K61为主要活性成分的生物菌剂)在植物不同生长期轮流施用。在加拿大境内,Prestop广泛用于温室蔬菜、草本和观赏植物的病虫害防治<sup>[23]</sup>,相比较Isagro出品的含铜化学农药Badge X2,Prestop也能显著降低茄链格孢(*Alternaria solani*)引起的早期疫病<sup>[20]</sup>。值得注意的是,Prestop比其分生孢子悬浮液和产品滤液能更有效地抑制病原菌休眠孢子萌发、根部侵染和根瘤发生<sup>[22]</sup>,因为该产品中的抗生素或裂解酶成分可以辅助抑制病原菌侵染,加速粘帚霉菌的快速定殖<sup>[16]</sup>。另外,在播种期和播种后7~14天两次施用Prestop,要比单独

在播种期或播种后施用该产品的效果更好, 说明在初次侵染和次级侵染过程中都应该大量施用生物杀菌剂。

## 1.2 生防菌剂的剂型研发

农药制剂的形态一般称为剂型, 不同剂型对环境条件和制剂成分的要求也各有差异, 生防菌剂使用较多的剂型是粉剂或可湿性粉剂。通过喷雾干燥而获得含粉红粘帚霉孢子粉和发酵液占比总量30%的杀菌活性粉剂对核盘菌有效防治率高达88.3%, 该新型潜力真菌菌剂具有高分散性和高活力, 而且货架期也较长<sup>[24]</sup>。可湿性粉剂是农药加工剂型中最基本的种类之一, 以粘帚霉菌菌丝和孢子为主要有效成分研发的可湿性粉剂有Verdera旗下产品Glio-Mix<sup>[25]</sup>。对于生防用真菌类可湿性粉剂而言, 助剂对真菌孢子活力的影响是非常重要的评价指标, 因此添加助剂的配方是真菌生防制剂中可湿性粉剂研发的关键技术。张拥华等<sup>[26]</sup>研究表明, 真菌分生孢子的疏水性不利于粉剂的喷施, 加入对真菌孢子活力无不良影响的助剂是必要的, 为粘帚霉菌可湿性粉剂的研发提供了重要的实验依据。目前已有的粘帚霉菌剂多为分生孢子和菌丝混合制剂, 然而, 此类微生物农药的生产加工还存在着菌丝体与孢子存活率如何保持的关键技术问题。厚垣孢子作为霉菌抵抗不良环境而形成的休眠结构, 具有容易大规模生产、存活时间长、易贮藏和商品化、货架寿命长等优点, 并且在土壤中的萌发率也更高、定殖能力比分生孢子更好, 满足作为生物农药的要求。鉴于此, 中国农业科学院植物保护研究所发明了一种大量制备粘帚厚垣孢子的方法(专利号: CN200710195587.6)。总体而言, 当前生物杀菌剂剂型研发较为缓慢, 施用方式相对单一, 主要原因还要归根于对生防菌的相关作用机制研究有待加深。

## 2 防治农业植物病害

随着生态农业的推广, 生物防治技术因兼具环境友好的特性而受到各界人士的广泛关注。生物防治主要包括利用生物本身的自然抗病物质抑制病害; 诱导寄主自身的抗性抑制病害; 利用具有拮抗作用的微生物抑制病害; 利用转基因技术抗病虫害等方面<sup>[27-30]</sup>。粘帚霉菌是已知最具生防潜力的真菌类群之一, 常见的生防菌株包括粉红粘帚霉、绿色粘帚霉、链孢粘帚霉等, 均对多种植物病原菌及虫害

有较强抑制能力, 代表性菌株及其相应的防治对象见表1。粘帚霉菌的生防机制主要有四种类型, 包括营养竞争、重寄生作用、诱导寄主抗性和拮抗作用。

### 2.1 营养竞争

在生活空间和营养物质有限的情况下, 微生物间会发生营养竞争。粘帚霉菌广泛分布于土壤中, 表明该菌在竞争作用中占据优势。相关研究表明, 粘帚霉菌能够通过对生存空间和营养成分的竞争, 抑制切叶蚁(*Atta cephalotes*)共生真菌*Attamyces* sp.菌丝的生长<sup>[59]</sup>。而且, 粉红粘帚霉的定殖和扩展速度要快于灰葡萄孢霉, 有助于对灰葡萄孢霉菌丝和孢子的寄生, 早期部分研究者认为这是粉红粘帚霉抑制灰霉病发生的最主要机制<sup>[19]</sup>。实际情况下, 营养竞争作用很少独立发生, 经常伴随着重寄生作用与拮抗作用, 而且两种或三种机制会产生协同增效作用<sup>[27-28]</sup>。

### 2.2 重寄生作用

重寄生是生物学中的特殊寄生现象, 即一种寄生生物被其他寄生生物寄生。真菌细胞壁主要成分有几丁质、葡聚糖和糖蛋白, 其中几丁质也是线虫、昆虫等有机体的结构成分<sup>[60]</sup>。重寄生真菌通过分泌物识别、菌丝体接触和寄主细胞壁破坏等过程获取宿主菌营养, 并分泌毒素减弱宿主菌的活性, 甚至杀死宿主菌<sup>[29,61]</sup>。粘帚霉菌对其他病原真菌和害虫的重寄生作用主要是其与病菌共同生长或缠绕病原菌菌丝时, 利用分泌的几丁质酶、葡聚糖酶、蛋白酶等细胞壁降解酶溶解、穿透病原菌的菌壁, 并利用其营养成分的过程, 是生物防治机制中十分重要的部分<sup>[5,31,56]</sup>。此外, 几丁质酶还能水解昆虫幼虫体表和中肠围食膜里的几丁质, 加速幼虫罹病, 从而提高幼虫死亡率<sup>[28-29]</sup>。

研究发现, 粘帚霉菌对核盘菌菌核具有较强的寄生作用, 能分泌高活性的细胞壁降解酶使核盘菌菌核软化, 甚至腐烂溃败<sup>[62]</sup>。在病原菌存在的情况下, 粉红粘帚霉菌会启动生防功能, 例如葡萄孢菌、镰刀菌等植物致病菌可以诱导粉红粘帚霉编码几丁质酶、丝氨酸蛋白酶和 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶相关基因的表达<sup>[16,27]</sup>。破坏该类基因会导致粉红粘帚霉抑制病原菌的能力明显降低<sup>[33,63-64]</sup>, 过表达部分相关基因时粉红粘帚霉对病原菌的生防活性显著增强<sup>[4]</sup>。通过显微观察发现, 绿色粘帚霉CFCC80915分泌的几丁质酶能引起根结线虫卵壳的变形和损伤, 从而抑制

表1 代表性粘帚霉菌防治植物病虫害举例

Table 1 Typical biocontrol of *Gliocladium* spp. against plant pathogens or insects

植物病原菌/虫害	参考文献	植物病原菌/虫害	参考文献
Plant pathogens/insects	References	Plant pathogens/insects	References
<i>G. roseum</i>		<i>P. italicum</i>	[47]
<i>R. solani</i>	[31-32]	<i>P. digitatum</i>	[47-48]
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	[24]	<i>P. aphanidermatum</i>	[15]
<i>B. cinerea</i>	[33-35]	<i>R. solani</i>	[49]
<i>B. allii</i> Munn	[36]	<i>Sclerotium rolfsii</i>	[15,50]
<i>Fusarium graminearum</i>	[33,37-39]	<i>P. ultima</i>	[49]
<i>A. dauci</i>	[40]	<i>B. cinerea</i>	[51]
<i>Bipolaris sorokiniana</i>	[41]	<i>M. incognita</i>	[52]
<i>Helminthosporium solani</i>	[27]	<i>Anopheles albimanus</i>	[53]
<i>Magnaporthe grisea</i>	[42]	<i>G. catenulatum</i>	
<i>F. culmorum</i>	[43]	<i>B. cinerea</i>	[16,23,54]
<i>Meloidogyne incognita</i>	[7]	<i>S. sclerotiorum</i>	[55,56]
<i>Bemisia tabaci</i>	[8]	<i>P. ultima</i>	[6,16]
<i>Cephalcia chuxiongica</i>	[44]	<i>R. solani</i>	[6,16]
<i>Thrips tabaci</i>	[10]	<i>S. cepivorum</i>	[57]
<i>Trialeurodes vaporariorum</i>	[35]	<i>P. aphanidermatum</i>	[58]
<i>Panagrellus redivivus</i>	[9,45]	<i>Podosphaera xanthii</i>	[17]
<i>Caenorhabditis elegans</i>	[45]	<i>A. solani</i>	[20]
<i>G. virens</i>		<i>F. graminearum</i>	[21]
<i>S. sclerotiorum</i>	[5,46]	<i>F. oxysporum</i>	[16]

根结线虫虫卵的孵化, 7天孵化抑制率高达92.9%<sup>[52]</sup>。

### 2.3 诱导寄主抗性

植物无法像动物一样移动, 但处于病虫害等逆境条件下, 外界诱导因素可以诱导植物产生病原菌抗性, 形成独特的系统防御应答机制<sup>[65]</sup>。植株可通过信号转导调控强诱导性防御反应, 产生更多的杀菌物质和抗性蛋白<sup>[66]</sup>。例如, 植物分泌的 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶在防御应答方面发挥重要的作用<sup>[30,67]</sup>, 茄链格孢会诱导番茄叶片产生 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶进而抑制该病原菌的生长<sup>[68]</sup>。而且,  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶的水解产物寡糖, 也是植物防御反应的重要激发因子, 能够诱导植物的全面抗病反应<sup>[69-70]</sup>。

粘帚霉菌诱导植物产生的病原菌抗性是其用于植物生防的重要机制之一<sup>[71]</sup>。研究表明, 粉红粘帚霉能通过营养竞争和重寄生作用抑制马铃薯银屑病, 同时能激活马铃薯的抗性相关基因表达量的显著上升<sup>[27]</sup>。例如, 粘帚霉菌可以诱导寄主植株苯丙素、茉莉酸和乙烯代谢通路中的部分相关防御基因上调, 也可以诱导植物抗性相关的信号分子如1,4- $\beta$ -糖苷酶和几丁质

酶等的表达, 从而诱导植株对病原菌的抗性, 减少植株叶片病斑的数量, 减轻白粉病的症状<sup>[22,67]</sup>。进一步对番茄叶片中重要抗逆转录因子的表达分析, 以及对防御酶系和植物激素活性变化的检测发现, 粉红粘帚霉菌还能够诱导番茄对灰霉病原菌的抗性<sup>[72]</sup>。

### 2.4 拮抗作用

生防真菌分泌具有拮抗作用的活性物质, 如细胞壁降解酶类、抗生素、小分子挥发性物质等, 间接抑制或杀死病原菌也是真菌生物防治的重要机制。一般而言, 粘帚霉菌的代谢产物中, 细胞壁降解酶类或抗生素能协同破坏病原菌细胞结构, 小分子挥发性代谢产物能在较小的空间范围内有效抑菌<sup>[36]</sup>。相关研究显示, 粉红粘帚霉IK726可通过分泌代谢产物或相关酶类以达到拮抗害虫的效果, 其发酵液对线虫具有较高毒性, 该菌分泌的胞外丝氨酸蛋白酶PrC(分子量大小约33 kDa)对全齿复活线虫具有杀虫活性<sup>[11,73]</sup>。

目前, 从粘帚霉菌中分离得到的代谢产物主要有萜类、肽类、聚酮类和二酮哌嗪类化合物等50

多种<sup>[42,45,74-75]</sup>。粘帚霉属来源的萜类化合物主要有 glisoprenin A-F等, 聚酮类化合物主要有TMC-151、TMC-154和TMC-171等, 前者对稻瘟病菌附着孢的形成具有抑制作用, 后者是具有细胞毒性的大环抗生素物质<sup>[42,75-76]</sup>。研究发现, 粉红粘帚霉代谢物如轮枝菌素类化合物(Verticillin A)、多硫代二酮哌嗪类化合物(含Glioclidine A-E)、Sch52900、Sch52901和11'-脱氧轮枝菌素(11'-deoxyverticillin A)对全齿复活线虫和秀丽隐杆线虫均具有明显的抑制作用<sup>[45,77]</sup>。绿色粘帚霉和木霉菌一样, 能分泌具有较好生物活性的二酮哌嗪类化合物胶霉毒素(gliotoxin), 胶霉毒素对植物病原菌中终极腐霉和立枯丝核菌有强抑制活性<sup>[75,78]</sup>。其他类型的化合物, 如绿毛菌素(Viridin), 是绿色粘帚霉分泌的抗生素, 对立枯丝核菌、终极腐霉和齐整小核菌的抑菌效果也非常显著<sup>[75]</sup>。

### 3 生防相关基因的挖掘

#### 3.1 生防次级代谢产物相关基因

测序技术的提高推进了基因组测序和比较基因组分析的普及化, 加速了人们对微生物生防现象本质的了解。粉红粘帚霉的抗菌活性主要依赖于丰富的功能基因, 研究较为广泛的是编码次级代谢产物相关的酶类基因, 包括31个聚酮合成酶(polyketide synthases, PKS)基因、17个非核糖体肽合成酶(non-ribosomal peptide synthetase, NRPS)基因、1个PKS-NRPS杂合基因和8个萜烯合成酶基因<sup>[79-80]</sup>。

灰葡萄孢霉和禾谷镰孢菌能诱导粉红粘帚霉中聚酮合成酶基因PKS29和PKS22的表达, 而且 $\Delta pks29$ 突变株对禾谷镰孢菌的生防能力降低,  $\Delta pks22$ 突变株失去了生产抗菌物质Clonorsein A/B的能力, 表明这两个功能基因是重要的生防基因<sup>[33]</sup>。*nps1*、*nps4*和*nps5*(属于NRPS类基因)基因敲除实验表明, 该类基因在粉红粘帚霉的生长、产孢子以及小麦线虫病与镰刀菌根腐病生防中起重要作用<sup>[28,81]</sup>。其中, 基因*nps1*编码多硫代二酮哌嗪类化合物合成酶, 破坏该基因会导致粉红粘帚霉杀线虫活性显著降低, 抑制小麦根腐病的效率明显下降。值得一提的是, 粉红粘帚霉中75%的PKS基因位于次生代谢产物合成基因簇, 要比木霉属中该类基因的比例高25%<sup>[33]</sup>, 表明该菌在农业生防及环境修复等领域同样有巨大的开发应用潜力。

#### 3.2 生防转运蛋白和蛋白酶类相关基因

ABC转运蛋白(ATP-binding cassette transporters)

在生防微生物耐受自身或病原菌所产生的毒性代谢产物、根际定殖过程中植株产生的毒性代谢产物, 以及环境中存在的外源性有毒物质的过程中起重要作用<sup>[79]</sup>。本课题组在研究木霉菌对有机磷农药的耐受及降解过程中也发现, 敌敌畏胁迫下木霉菌锌指蛋白基因以及大量的ABC转运蛋白和氧化还原酶类基因显著上调<sup>[82]</sup>。研究表明, ABCG29和ABCG5属于真菌ABC转运蛋白基因家族的多效性药物转运蛋白, 在粉红粘帚霉耐受有毒有害物质和生防过程中具有重要的作用<sup>[83-85]</sup>。目前, 本课题组在粘帚霉菌耐受重金属相关研究中发现, 粘帚霉菌中部分ABC转运蛋白和锌转运蛋白的表达量在重金属胁迫条件下显著升高, 推测这些转运蛋白可能是重金属耐受所必需的蛋白。

粘帚霉菌生防过程相关的蛋白酶类还包括丝氨酸蛋白水解酶、蛋白磷酸酶和热激蛋白(heat shock protein, HSP)等, 这些酶都与粘帚霉菌的重寄生作用有关。植物病原真菌禾谷镰孢菌能诱导粉红粘帚霉中丝氨酸蛋白酶类基因*prs6*的表达, 说明两菌对峙过程中有丝氨酸蛋白酶相关蛋白或寡肽片段的参与<sup>[37]</sup>。编码蛋白磷酸酶Ssd1的基因*CrSsd1*在粉红粘帚霉重寄生核盘菌的过程中显著上调, 进一步敲除互补研究表明, 该基因不仅与粉红粘帚霉分生孢子形成、渗透压胁迫响应、细胞壁的完整性相关, 而且与粉红粘帚霉的重寄生作用相关<sup>[86]</sup>。在粉红粘帚霉重寄生核盘菌菌核过程中还有一种具有抗逆作用的保护蛋白基因*crhsp70*的参与, 该基因与粉红粘帚霉的重寄生作用紧密相关<sup>[87]</sup>。粉红粘帚霉67-1的转录组分析还表明, 编码转录因子的基因*crtf*在寄生菌核和抑制大豆菌核白腐病过程中是非常重要的, 说明该基因是粉红粘帚霉的关键生防基因之一<sup>[88]</sup>。然而, 虽然已知重寄生真菌中有大量的功能基因, 但对该类基因调控微生物间、微生物-植物间相互作用的调控网络却知之甚少。加速粘帚霉菌中生防功能基因的分析, 可为提高其生防应用的效率、揭示其生防作用机制提供理论基础。

### 4 促进农作物生长

众所周知, 植物根际土壤中蕴含丰富的微生物种群, 称为植物根际促生菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR), 如促进豆科植物固氮和生长的根瘤菌, 增强植物抗逆性和促进植物生长的木霉属和粘帚霉属等<sup>[89-91]</sup>。PGPR促进植物生长的主要机

制为PGPR与共生植株直接相互作用促进其生长,如固氮作用、矿物质盐的增溶作用、植物类激素的分泌和形成生物膜等<sup>[92]</sup>。粘帚霉菌作为植物内生真菌,同样具有促进植物生长的潜力,其促生原理还包括抑制病原菌的生长从而间接促进植株的生长<sup>[11-12,91]</sup>。Verdera旗下产品可湿性粉剂Gliomix的有效成分是粘帚霉菌菌丝和孢子,主要作用是提高出苗率、促进生根、增强抗逆能力等<sup>[25]</sup>。北京中保绿农业科技集团有限公司报道新型微生物菌剂——中保粉钻(主要由粉红粘帚霉与枯草芽孢杆菌组成的新型复合微生物菌剂)对西红柿的试点试验表明,施用中保粉钻的西红柿品质和产量都得到改善。

研究表明,粘帚霉菌株发酵液对小麦的出苗、根长、株高和干重等均有明显的促进作用<sup>[93]</sup>。与未处理的园艺作物相比,粉红粘帚霉处理能加快生根、减少顶梢枯死、增大叶片面积与根系干重,从而促进植株生长,同时粉红粘帚霉增强了植株在生产等非生物因素胁迫下的适应能力<sup>[12]</sup>。然而,IQBAL等<sup>[11]</sup>认为粉红粘帚霉通过分泌杀虫化合物来降低土壤中植物寄生线虫的数量,从而间接促进胡萝卜和小麦的生长。据本工作的了解,目前关于粘帚霉菌促生长的相关机理暂无较深入的文献报道,同样也没有相关促生因子的研究报道。

## 5 降解农业环境污染物

环境中微生物在各种特殊条件下进化获得特异性功能,使其能够度过极端环境,这些功能构成人类利用微生物资源的重要组成部分。农用薄膜是农业生产中广泛使用的产品,然而其降解速率非常缓慢,长期使用给农业生态环境造成严重的“白色污染”。研究发现,粘帚霉菌在烃类污染物的降解方面有很大潜力,不仅能较好地降解单环芳香化合物和部分轻质原油,还能在30天内低温高效降解全部的淀粉膜和过半数的聚己内酯薄膜<sup>[94-96]</sup>。粉红粘帚霉对废水中的污染物也具有较好的去除能力,经处理过的木薯淀粉废水中代表性污染指标(如氨、钠离子、亚硝酸盐、总凯氏氮、还原糖类、生化需氧量BOD和化学需氧量COD的含量)均下降半数左右<sup>[97]</sup>。将处理后的水资源用于农业灌溉,能实现水资源的循环高效利用。综上表明,粘帚霉菌在碳氢化合物降解和水污染处理等环境修复方面具有良好开发潜力。

目前研究较为广泛的还有粉红粘帚霉对玉米

赤霉烯酮(Zearalenone, ZEN)的降解<sup>[98]</sup>, ZEN主要是由镰刀菌属产生的真菌毒素,对人类和动物具有较强的生殖毒性、致癌性、基因毒性和免疫毒性等。粉红粘帚霉产生的内酯酶类(如ZHD101)可以高效降解ZEN及其高毒性衍生物 $\alpha$ -ZOL( $\alpha$ -Zearalenol)和 $\alpha$ -ZAL( $\alpha$ -Zearalanol),且ZHD101酶可以在大肠杆菌(*Escherichia coli*)和酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)中外源表达<sup>[99]</sup>,含有ZEN水解酶基因和羧肽酶基因的融合重组子所表达的重组酶具有降解玉米赤霉烯酮和赭曲霉毒素的双功能<sup>[98]</sup>。深入研究表明, $\Delta zhd101$ 敲除株丧失了ZEN解毒能力,同时其体外抑制禾谷镰孢菌的能力也较野生型粉红粘帚霉更弱,然而, $\Delta zhd101$ 敲除株和野生株对禾谷镰孢菌ZEN基因表达缺失突变株的抑制能力相当,进一步说明粉红粘帚霉基因 $zhd101$ 介导的ZEN脱毒过程对该菌防治禾谷镰孢菌是非常重要的<sup>[39]</sup>。由此可见,粘帚霉菌的功能基因具有重要的基因研究与农业应用价值,挖掘与农产品相关污染物耐受、降解相关的功能基因,阐明粘帚霉菌代谢的调控网络,揭示其降解农业环境污染物的机理,可为其在农业环境修复领域的进一步应用奠定基础。

## 6 结语与展望

随着农药减量化与生态农业的推进,人们对化学农药和生物菌剂不断有新的共识,生防菌株在农业领域的应用方面将拥有更加广阔的发展空间。在生长过程中,植物与周围环境及根际土壤中微生物形成复杂的生态关系,其中植物内生菌及有益菌对植物的健康生长具有非常重要的促进作用。部分粘帚霉菌也属于植物内生菌,能够与植物共生且不引起宿主的病害症状。近年来关于粘帚霉菌防治植物病虫害、促进植物生长、降解农业环境污染物等,以及粘帚霉菌功能菌株、功能基因的锁定方面的相关报道日益增多,在一定范围内丰富了人们对这类功能多样的资源微生物的认识。目前市面上已有SoilGard 12G、Prestop Mix、Prestop(Verdera Oy)、Gliomix和中保粉钻等几种菌剂实现了商业化生产与应用,并取得了明显的生物防治效果。然而,由于对粘帚霉菌生防及促生相关分子基础和分子机理认识的缺乏,如植物-粘帚霉菌互作的分子机理、粘帚霉菌-植物-病原菌三方互作机制、粘帚霉菌诱导植物免疫的分子基础和粘帚霉菌综合防治技术体系研

究, 粘帚霉菌在实际农业应用方面的发展相对滞缓。

为加快推进粘帚霉菌在农业方面的应用与推广, 今后有关粘帚霉菌的研究应在以下几个方面寻找发展机遇: 首先, 发挥学科交叉优势, 充分利用组学分析、生物信息学分析与测序分析策略预测新型功能基因和代谢产物, 挖掘与生防、促生和污染物降解相关功能基因及活性代谢产物, 阐明相关信号通路或代谢调控网络; 其次, 理论联系实际, 综合运用大规模筛选技术、育种技术和基因工程手段, 选育专一功能性或多功能性粘帚霉菌加强株, 探究粘帚霉菌在根际定殖过程中对植物、根际微生态以及植物内生菌的影响, 开展促生作用与生防功能的协同研究, 揭示相关促生机理与生防机理; 再次, 开发适于现代农业应用的环境友好型高效菌肥菌剂, 优化发酵工艺, 完善在线监测系统, 高效制备大量功能活性物质、孢子、菌体和厚垣孢子等, 提高粘帚霉菌生物菌剂的质量; 最后, 开发保护型助剂, 建立粘帚霉菌相关产品质量标准、生物安全性评估指标及体系, 以便为粘帚霉菌在农业领域大规模的推广应用奠定可行性基础。

### 参考文献 (References)

- [1] 马桂珍, 张拥华, 李世东, 等. rRNA基因ITS区序列分析在粘帚霉属生防菌株种级分类上的应用[J]. 应用与环境生物学报(MA G Z, ZHANG Y H, LI S D, et al. Application of 5.8S rRNA ITS sequence analysis in *Gliocladium* species classification [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2007, 13(5): 704-7.
- [2] BAINIER G. Mycothèque de l'École de Pharmacie-XVII. *Gliocladium roseum* sp. nov. et *Cephalosporium acremonium* (Corda) [J]. Bull Trim Soc Mycol France, 1907, 23(2): 111-4.
- [3] SCHROERS H J, SAMUELS G J, SEIFERT K A, et al. Classification of the mycoparasite *Gliocladium roseum* in *Clonostachys* as *C. rosea*, its relationship to *Bionectria ochroleuca*, and notes on other *Gliocladium*-like fungi [J]. Mycologia, 1999, 91(2): 365-85.
- [4] SUN Z B, SUN M H, ZHOU M, et al. Transformation of the endochitinase gene *Chi67-1* in *Clonostachys rosea* 67-1 increases its biocontrol activity against *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. AMB Expr, 2017, 7(1): 1.
- [5] MCQUILKEN M P, GEMMELL J, LAHDENPERÄ M L. *Gliocladium catenulatum* as a potential biological control agent of damping-off in bedding plants [J]. J Phytopathol, 2001, 149(3/4): 171-8.
- [6] TU J C. *Gliocladium virens*, a destructive mycoparasite of *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Phytopathology, 1980, 70(7): 670-4.
- [7] ANWAR W, ALI S, NAWAZ K, et al. Entomopathogenic fungus *Clonostachys rosea* as a biocontrol agent against whitefly (*Bemisia tabaci*) [J]. Biocontrol Sci Technol, 2018, 28(8): 750-60.
- [8] 张洁, 郭雪萍, 夏明聪, 等. 粉红螺旋聚孢霉NF-06固体发酵条件优化及其对南方根结线虫的防治效果[J]. 中国生物防治学报 (ZHANG J, GUO X P, XIA M C, et al. Optimization of solid state fermentation conditions of *Clonostachys rosea* NF-06 and its control efficiency on *Meloidogyne incognita* [J]. Chin J Bio Control, 2020, 36(1): 105-12.
- [9] ZHANG L, YANG J K, NIU Q H, et al. Investigation on the infection mechanism of the fungus *Clonostachys rosea* against nematodes using the green fluorescent protein [J]. Appl Microbiol Biotechnol, 2008, 78(6): 983-90.
- [10] MUVEA A M, MEYHÖFER R, SUBRAMANIAN S, et al. Colonization of onions by endophytic fungi and their impacts on the biology of *Thrips tabaci* [J]. PLoS One, 2014, 9(9): e108242.
- [11] IQBAL M, DUBEY M, MCEWAN K, et al. Evaluation of *Clonostachys rosea* for control of plant-parasitic nematodes in soil and in roots of carrot and wheat [J]. Phytopathology, 2018, 108(1): 52-9.
- [12] SUTTON J C, LIU W, MA J, et al. Evaluation of the fungal endophyte *Clonostachys rosea* as an inoculant to enhance growth, fitness and productivity of crop plants [J]. Acta Hort, 2008, 782(782): 279-86.
- [13] GIL S V, PASTOR S, MARCH G J. Quantitative isolation of biocontrol agents *Trichoderma* spp., *Gliocladium* spp. and actinomycetes from soil with culture media [J]. Microbiol Res, 2009, 164(2): 196-205.
- [14] 王傲雪, 张莉莉, 王旭, 等. 粉红粘帚菌对番茄促生作用及施用方式研究[J]. 东北农业大学学报(WANG A X, ZHANG L L, WANG X, et al. Study on growth-promoting effects and application patterns of *Clonostachys rosea* in tomato [J]. J Northeast Agric Univ, 2015, 46(10): 37-44.
- [15] NI L, PUNJA Z K. Management of powdery mildew on greenhouse cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants using biological and chemical approaches [J]. Can J Plant Pathol, 2020, 43(1): 35-42.
- [16] CHATTERTON S, PUNJA Z K. Chitinase and  $\beta$ -1,3-glucanase enzyme production by the mycoparasite *Clonostachys rosea* f. *catenulate* against fungal plant pathogens [J]. Can J Microbiol, 2009, 55(4): 356-67.
- [17] SREENIVASAPRASAD S, MANIBHUSHANRAO K. Antagonistic potential of *Gliocladium virens* and *Trichoderma longibrachiatum* to phytopathogenic fungi [J]. Mycopathologia, 1990, 109(1): 19-26.
- [18] PENG G, SUTTON J C. Evaluation of microorganisms for biocontrol of *Botrytis cinerea* in strawberry [J]. Can J Plant Pathol, 1991, 13(3): 247-57.
- [19] SUTTON J C, PENG G. Biocontrol of *Botrytis cinerea* in strawberry leaves [J]. Phytopathology, 1993, 83(6): 615-21.
- [20] EGEL D S, HOAGLAND L, DAVIS J, et al. Efficacy of organic disease control products on common foliar diseases of tomato in field and greenhouse trials [J]. Crop Prot, 2019, 122(2): 90-7.
- [21] LEGRAND F, PICOT A, COBO-DÍAZ J F, et al. Development of qPCR assays to monitor the ability of *Gliocladium catenulatum* J1446 to reduce the cereal pathogen *Fusarium graminearum* inoculum in soils [J]. Eur J Plant Pathol, 2018, 152(2): 285-95.
- [22] LAHLALI R, PENG G. Suppression of clubroot by *Clonostachys rosea* via antibiosis and induced host resistance [J]. Plant Pathol, 2014, 63(2): 447-55.
- [23] CHATTERTON S, PUNJA Z K. Colonization of geranium foliage by *Clonostachys rosea* f. *catenulata*, a biological control agent of botrytis grey mould [J]. Botany, 2012, 90(1): 1-10.
- [24] WU H Q, SUN L L, LIU F, et al. Preparation of dry flowable

- formulations of *Clonostachys rosea* by spray drying and application for *Sclerotinia sclerotiorum* control [J]. *J Integr Agr*, 2018, 17(3): 613-20.
- [25] CAPIEAU K, STENLID J, STENSTRÖM E. Potential for biological control of *Botrytis cinerea* in *Pinus sylvestris* seedlings [J]. *Scand J Forest Res*, 2004, 19(4): 312-9.
- [26] 张拥华, 李磊, 彭志刚, 等. 粘帚霉可湿性粉剂助剂的初步研究 [J]. *农药*(ZHANG Y H, LI L, PENG Z G, et al. Selection of adjuvants for *Gliocladium wetttable* power formulation [J]. *Agrochemicals*), 2007, 46(2): 94-6.
- [27] IQBAL M, BROBERG M, HAARITH D, et al. Natural variation of root lesion nematode antagonism in the biocontrol fungus *Clonostachys rosea* and identification of biocontrol factors through genome-wide association mapping [J]. *Evol Appl*, 2020, 13(9): 2264-83.
- [28] SUN Z B, LI S D, REN Q, et al. Biology and applications of *Clonostachys rosea* [J]. *J Appl Microbiol*, 2020, 129(3): 486-95.
- [29] LYSØE E, DEES M W, BRURBERG M B. A three-way transcriptomic interaction study of a biocontrol agent (*Clonostachys rosea*), a fungal pathogen (*Helminthosporium solani*), and a potato host (*Solanum tuberosum*) [J]. *Mol Plant Microbe In*, 2017, 30(8): 646-55.
- [30] YOSHIKAWA M, TSUDA M, TAKEUCHI Y. Resistance to fungal diseases in transgenic tobacco plants expressing the phytoalexin elicitor-releasing factor,  $\beta$ -1,3-endoglucanase, from Soybean [J]. *Naturwissenschaften*, 1993, 80(9): 417-20.
- [31] SALAMONE A L, GUNDERSEN B, INGLIS D A. *Clonostachys rosea*, a potential biological control agent for *Rhizoctonia solani* AG-3 causing black scurf on potato [J]. *Biocontrol Sci Techn*, 2018, 28(9): 895-900.
- [32] 马桂珍, 王淑芳, 暴增海, 等. 粉红粘帚霉67-1菌株对水稻纹枯病的抑菌防病作用研究[J]. *作物杂志*(MA G Z, WANG S F, BAO Z H, et al. Inhibition and protective activities of *Gliocladium roseum* 67-1 to *Rhizoctonia solanii* [J]. *Crops*), 2011, 6: 77-80.
- [33] FATEMA U, BROBERG A, JENSEN D F, et al. Functional analysis of polyketide synthase genes in the biocontrol fungus *Clonostachys rosea* [J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 15009.
- [34] BORGES Á V, SARAIVA R M, MAFFIA L A. Biocontrol of gray mold in tomato plants by *Clonostachys rosea* [J]. *Trop Plant Pathol*, 2015, 40(2): 71-6.
- [35] KAPONGO J P, SHIPP L, KEVAN P, et al. Co-vectoring of *Beauveria bassiana* and *Clonostachys rosea* by bumble bees (*Bombus impatiens*) for control of insect pests and suppression of grey mould in greenhouse tomato and sweet pepper [J]. *Biol Control*, 2008, 46(3): 508-14.
- [36] PACHENARI A, DIX N J. Production of toxins and wall degrading enzyme by *Gliocladium roseum* [J]. *Trans Br Mycol Soc*, 1980, 74(3): 561-6.
- [37] IQBAL M, DUBEY M, GUDMUNDSSON M, et al. Comparative evolutionary histories of fungal proteases reveal gene gains in the mycoparasitic and nematode-parasitic fungus *Clonostachys rosea* [J]. *BMC Evol Biol*, 2018, 18(1): 171.
- [38] SCHÖNEBERG A, MUSA T, VOEGELE R T, et al. The potential of antagonistic fungi for control of *Fusarium graminearum* and *Fusarium crookwellense* varies depending on the experimental approach [J]. *J Appl Microbiol*, 2015, 118(5): 1165-79.
- [39] KOSAWANG C, KARLSSON M, VÉLÉZ H, et al. Zearalenone detoxification by zearalenone hydrolase is important for the antagonistic ability of *Clonostachys rosea* against mycotoxigenic *Fusarium graminearum* [J]. *Fungal Biol*, 2014, 118(4): 364-73.
- [40] JENSEN B, KNUDSEN I M, MADSEN M, et al. Biopriming of infected carrot seed with an antagonist, *Clonostachys rosea*, selected for control of seedborne *Alternaria* spp. [J]. *Phytopathology*, 2004, 94(6): 551-60.
- [41] JENSEN B, LÜBECK P S, JØRGENSEN H J. *Clonostachys rosea* reduces spot blotch in barley by inhibiting prepenetration growth and sporulation of *Bipolaris sorokiniana* without inducing resistance [J]. *Pest Manag Sci*, 2016, 72(12): 2231-9.
- [42] STERNER O, THINES E, EILBERT F, et al. Glisoprenins C, D and E, new inhibitors of appressorium formation in *Magnaporthe grisea*, from cultures of *Gliocladium roseum*-2. Structure determination [J]. *J Antibiot*, 1998, 51(2): 228-31.
- [43] JENSEN B, KNUDSEN I M, JENSEN D F. Biological seed treatment of cereals with fresh and long-term stored formulations of *Clonostachys rosea*: biocontrol efficacy against *Fusarium culmorum* [J]. *Eur J Plant Pathol*, 2000, 106(3): 233-42.
- [44] 卢俊佳, 徐荣, 李永和. 粉红粘帚霉SWFUYHL 02-03侵染楚雄腮扁叶蜂幼虫的扫描电镜及透射电镜观察 [J]. *北京林业大学学报*(LU J J, XU R, LI Y H. SEM and TEM observations of *Clonostachys rosea* SWFUYHL 02-03 infecting the body wall of *Cephalcia chuxiongica* larvae [J]. *J Beijing For Univ*), 2018, 40(12): 68-75.
- [45] DONG J Y, HE H P, SHEN Y M, et al. Nematicidal epipolysulfanyldioxopiperazines from *Gliocladium roseum* [J]. *J Nat Prod*, 2005, 68(10): 1510-3.
- [46] PHILLIPS A J L. Factors affecting the parasitic activity of *Gliocladium virens* on sclerotia of *Sclerotinia sclerotiorum* and a note on its host range [J]. *J Phytopathology*, 1986, 116(3): 212-20.
- [47] 文成敬, 陈文瑞. 柑桔青绿霉病生物防治研究[J]. *西南农业学报*(WEN C J, CHENG W R. Antagonism of *Trichoderma* spp. and *Gliocladium virens* against *Penicillium digitatum* and *P. italicum* and biocontrol of citrus green and blue mold [J]. *Southwest China J Agr Sci*), 1995, 8(3): 80-4.
- [48] 李勇, 文成敬. 绿色粘帚霉厚垣孢子产生条件及其对柑橘绿霉病的防治效果研究[J]. *四川农业大学学报*(LI Y, WEN C J. Chlamyospore production conditions of *Gliocladium virens* and its control effect on *Penicillium digitatum* [J]. *J Sichuan Agr Univ*), 2013, 31(4): 398-401.
- [49] HOWELL C R. Effect of *Gliocladium virens* on *Pythium ultimum*, *Rhizoctonia solani*, and damping-off of cotton seedlings [J]. *Phytopathology*, 1982, 72(5): 496-8.
- [50] PAPAIVIZAS G C, LEWIS J A. Effect of *Gliocladium* and *Trichoderma* on damping-off and blight of snapbean caused by *Sclerotium rolfsii* in the greenhouse [J]. *Plant Pathol*, 1989, 38(2): 277-86.
- [51] 朱薇薇, 单淑芳, 杨震元, 等. 绿粘帚霉菌株发酵液抗真菌活性及稳定性测定[J]. *生物学杂志*(ZHU W W, SHAN S F, YANG Z Y, et al. Anti-fungi activities and stability of fermented broth from strain of *Gliocladium virens* [J]. *J Biol*), 2009, 26(5): 22-9.
- [52] 于鹏飞, 武侠, 张成敏, 等. 产生几丁质酶的食线虫真菌绿粘帚霉 *Gliocladium virens* CFCC80915对南方根结线虫卵孵化的影响[J]. *植物病理学报*(YU P F, WU X, ZHANG C M, et al. Effect of chitinase-producing nematophagous fungus *Gliocladium virens* CFCC80915 on egg hatching of *Meloidogyne incognita* [J]. *Acta Phytopathol Sin*), 2008, 38(5): 496-500.
- [53] VAZQUEZ-MARTINEZ M G, RODRIGUEZ-MENESES A,



- RODRIGUEZ A D, et al. Lethal effects of *Gliocladium virens*, *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* on the malaria vector *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) [J]. *Biocontrol Sci Techn*, 2013, 23(9): 1098-109.
- [54] VAN DELM T, VAN BENEDEN S, MOMMAERTS V, et al. Control of *Botrytis cinerea* in strawberries with *Gliocladium catenulatum* vectored by bumblebees [J]. *J Berry Res*, 2015, 5(1): 23-8.
- [55] 马桂珍, 李世东, 张拥华, 等. 核盘菌重寄生菌链孢粘帚霉HL-1-1菌株的生物学特性研究[J]. *植物病理学报*(MA G Z, LI S D, ZHANG Y H, et al. Biological characteristics of *Gliocladium catenulatum* HL-1-1 mycoparasited on *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. *Acta Phytopathol Sin*), 2004, 34(4): 307-13.
- [56] 马桂珍, 高会兰, 张拥华, 等. 链孢粘帚霉几丁质酶的诱导及其抗真菌活性研究[J]. *微生物学通报*(MA G Z, GAO H L, ZHANG Y H, et al. Chitinases induces from *Gliocladium catenulatum* HL-1-1 and their antagonistic activity against plant pathogenic fungi [J]. *Microbiol China*), 2007, 34(5): 905-8.
- [57] TSIGBEY F K, NUTSUGAH S K, RITCHIE B J. *Gliocladium catenulatum* in association with *Sclerotium cepivorum* on onion leaves in Ghana [J]. *Plant Dis*, 1999, 83(2): 198.
- [58] PUNJA Z K, YIP R. Biological control of damping-off and root rot caused by *Pythium aphanidermatum* on greenhouse cucumbers [J]. *Can J Plant Pathol*, 2003, 25(4): 411-7.
- [59] ORTIZ A, ORDUZ S. *In vitro* evaluation of *Trichoderma* and *Gliocladium* antagonism against the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* [J]. *Mycopathologia*, 2001, 150(2): 53-60.
- [60] BOWMAN S M, FREE S J. The structure and synthesis of the fungal cell wall [J]. *Bioessays*, 2006, 28(8): 799-808.
- [61] HARMAN G E, HOWELL C R, VITERBO A, et al. *Trichoderma* species-opportunistic, avirulent plant symbionts [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2004, 2(1): 43-56.
- [62] 马桂珍, 高会兰, 张拥华, 等. 粘帚霉对核盘菌菌核的寄生作用及其细胞壁降解酶活性分析[J]. *吉林农业大学学报*(MA G Z, GAO H L, ZHANG Y H, et al. Studies on the cell wall degrading enzymes during the mycoparasitism of *Gliocladium* spp. isolates with the sclerotia of *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. *J Jilin Agr Univ*), 2007, 29(6): 628-32.
- [63] TZELEPIS G, DUBEY M, JENSEN D F, et al. Identifying glycoside hydrolase family 18 genes in the mycoparasitic fungal species *Clonostachys rosea* [J]. *Microbiology*, 2015, 161(7): 1407-19.
- [64] ZOU C G, TAO N, LIU W J, et al. Regulation of subtilisin-like protease prC expression by nematode cuticle in the nematophagous fungus *Clonostachys rosea* [J]. *Environ Microbiol*, 2010, 12(12): 3243-52.
- [65] AKIYAMA T, PILLAI M A. Molecular cloning, characterization and *in vitro* expression of a novel endo-1,3- $\beta$ -glucanase up-regulated by ABA and drought stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Sci*, 2001, 161(6): 1089-98.
- [66] WANG Q Y, CHEN X L, CHAI X F, et al. The involvement of jasmonic acid, ethylene and salicylic acid in the signaling pathway of *Clonostachys rosea*-induced resistance to gray mold disease in tomato [J]. *Phytopathology*, 2019, 109(7): 1102-14.
- [67] LAHOZ E, CONTILLO R, PORRONE F. Induction of systemic resistance to *Erysiphe orontii* cast in tobacco by application on roots of an isolate of *Gliocladium roseum* Bainier [J]. *J Phytopathol*, 2004, 152(8/9): 465-70.
- [68] LAWRENCE C B, SINGH N P, QIU J S, et al. Constitutive hydrolytic enzymes are associated with polygenic resistance of tomato to *Alternaria solani* and may function as an elicitor release mechanism [J]. *Physiol Mol Plant P*, 2000, 57(5): 211-20.
- [69] ESQUERRÉ-TUGAYÉ M T, BOUDART G, DUMAS B. Cell wall degrading enzymes, inhibitory proteins, and oligosaccharides participate in the molecular dialogue between plants and pathogens [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2000, 38(1/2): 157-63.
- [70] KLARZYNSKI O, PLESSE B, JOUBERT J M, et al. Linear  $\beta$ -1,3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124(3): 1027-37.
- [71] ROBERTI R, VERONESI A R, CESARI A, et al. Induction of PR proteins and resistance by the biocontrol agent *Clonostachys rosea* in wheat plants infected with *Fusarium culmorum* [J]. *Plant Sci*, 2008, 175(3): 339-47.
- [72] MOUEKOUBA L D O, ZHANG L L, GUAN X, et al. Analysis of *Clonostachys rosea*-induced resistance to tomato gray mold disease in tomato leaves [J]. *PLoS One*, 2014, 9(7): e102690.
- [73] LI J, YANG J K, HUANG X W, et al. Purification and characterization of an extracellular serine protease from *Clonostachys rosea* and its potential as a pathogenic factor [J]. *Process Biochem*, 2006, 41(4): 925-9.
- [74] BERTINETTI B V, RODRIGUEZ M A, GODEAS A M, et al. 1H,1'H-[3,3']biindolyl from the terrestrial fungus *Gliocladium catenulatum* [J]. *J Antibiot*, 2010, 63(11): 681-3.
- [75] 董锦艳, 李珈, 张克勤. 粘帚霉属真菌代谢物的研究进展[J]. *微生物学通报*(DONG J Y, LI R, ZHANG K Q. Bioactive metabolites from *Gliocladium* [J]. *Microbiol China*), 2006, 33(2): 124-31.
- [76] OKUDA T, KOHNO J, KISHI N, et al. Production of TMC-151, TMC-154 and TMC-171, a new class of antibiotics, is specific to '*Gliocladium roseum*' group [J]. *Mycoscience*, 2000, 41(3): 239-53.
- [77] SONG H C, SHEN W Y, DONG J Y. Nematicidal metabolites from *Gliocladium roseum* YMF1.00133 [J]. *Appl Biochem Microbiol*, 2016, 52(3): 324-30.
- [78] TOMAH A A, ALAMER I S A, LI B, et al. A new species of *Trichoderma* and gliotoxin role: a new observation in enhancing biocontrol potential of *T. virens* against *Phytophthora capsici* on chili pepper [J]. *Biol Control*, 2020, 145: 104261.
- [79] KARLSSON M, DURLING M B, CHOI J, et al. Insights on the evolution of mycoparasitism from the genome of *Clonostachys rosea* [J]. *Genome Biol Evol*, 2015, 7(2): 465-80.
- [80] CARRIÓN V J, PEREZ-JARAMILLO J, CORDOVEZ V, et al. Pathogen-induced activation of disease-suppressive functions in the endophytic root microbiome [J]. *Science*, 2019, 366(6465): 606-12.
- [81] IQBAL M, DUBEY M, BROBERG A, et al. Deletion of the non-ribosomal peptide synthetase gene *nps1* in the fungus *Clonostachys rosea* attenuates antagonism and biocontrol of plant pathogenic *Fusarium* and nematodes [J]. *Phytopathology*, 2019, 109(10): 1698-709.
- [82] WU Q, NI M, WANG G S, et al. Omics for understanding the tolerant mechanism of *Trichoderma asperellum* TJ01 to organophosphorus pesticide dichlorvos [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19(1): 596.
- [83] KOSAWANG C, KARLSSON M, JENSEN D F, et al. Transcriptomic profiling to identify genes involved in *Fusarium* mycotoxin Deoxynivalenol and Zearalenone tolerance in the

- mycoparasitic fungus *Clonostachys rosea* [J]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 55.
- [84] DUBEY M, JENSEN D F, KARLSSON M. The ABC transporter ABCG29 is involved in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> tolerance and biocontrol traits in the fungus *Clonostachys rosea* [J]. Mol Genet Genomics, 2016, 291(2): 677-86.
- [85] DUBEY M K, JENSEN D F, KARLSSON M. An ATP-binding cassette pleiotropic drug transporter protein is required for xenobiotic tolerance and antagonism in the fungal biocontrol agent *Clonostachys rosea* [J]. Mol Plant Microbe Interact, 2014, 27(7): 725-32.
- [86] LÜ B N, JIANG N, HASAN R, et al. Cell wall biogenesis protein phosphatase CrSsd1 is required for conidiation, cell wall integrity, and mycoparasitism in *Clonostachys rosea* [J]. Front Microbiol, 2020, 11: 1640.
- [87] SUN Z B, WANG Q, SUN M H, et al. The heat shock protein 70 gene is involved for colony morphology, sporulation, and mycoparasitism of *Clonostachys rosea* [J]. FEMS Microbiol Lett, 2019, 366(15): fnz188.
- [88] SUN Z B, WANG Q, ZHANG J, et al. The transcription factor-encoding gene *crtf* is involved in *Clonostachys chloroleuca* mycoparasitism on *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Microbiol Res, 2018, 210: 6-11.
- [89] PAULINA M, VIVIANA B, JOSEFINA C, et al. New isolates of *Trichoderma* spp. as biocontrol and plant growth-promoting agents in the pathosystem *Pyrenophora teres*-barley in Argentina [J]. Biol Control, 2020, 141: 104152.
- [90] SABA H, VIBHASH D, MANISHA M, et al. *Trichoderma*-a promising plant growth stimulator and biocontrol agent [J]. Mycosphere, 2012, 3(4): 524-31.
- [91] 肖盛元, 郭顺星, 于能江, 等. 金线莲一促生真菌的化学成分 [J]. 中国中药杂志(XIAO S Y, GUO S X, YU N J, et al. Secondary metabolites for *Gliocladium* sp., a growth accelerating fungus for a *noectochilus roxburghii* (Wall.) Lindl. [J]. China J Chin Mater Med), 2001, 26(5): 324-6.
- [92] LIU K, NEWMAN M, MCINROY J A, et al. Selection and assessment of plant growth-promoting *Rhizobacteria* (PGPR) for biological control of multiple plant diseases [J]. Phytopathology, 2017, 107(8): 928-36.
- [93] 暴增海, 马桂珍, 张拥华, 等. 粘帚霉发酵液对小麦的促生作用及对小麦苗期两种病害的防效研究[J]. 中国植保导刊(BAO Z H, MA G Z, ZHANG Y H, et al. Study on effects of *Gliocladium* spp. yeast fermented liquids on promoting wheat growth and control of two wheat seedling diseases [J]. China Plant Protection), 2006, 26(8): 5-7.
- [94] USMAN N, TIJJANI M B, ATTA H I. Mycoremediation of benzene, toluene, ethyl benzene and xylene (BTEX) compounds by fungi isolated from hydrocarbon-contaminated soil [J]. Nigerian J Microbiol, 2019, 33(2): 4485-92.
- [95] EKUNDAYO F O, OLUKUNLE O F, EKUNDAYO E A. Biodegradation of Bonnylight crude oil by locally isolated fungi from oil contaminated soils in Akure, Ondo state [J]. Malays J Microbiol, 2012, 8(1): 42-6.
- [96] URBANEK A K, RYMOWICZ W, STRZELECKI M C, et al. Isolation and characterization of Arctic microorganisms decomposing bioplastics [J]. AMB Express, 2017, 7(1): 148.
- [97] SOCRATES S H, SHANKAR S. Sago industry effluent treatment using *Gliocladium Roseum* [J]. Int J Energ Tech Pol, 2015, 11(4): 407-15.
- [98] AZAM M S, YU D Z, LIU N, et al. Degrading ochratoxin A and zearalenone mycotoxins using a multifunctional recombinant enzyme [J]. Toxins, 2019, 11(5): 301.
- [99] ZHANG Z X, XU W, WU H, et al. Identification of a potent enzyme for the detoxification of zearalenone [J]. J Agric Food Chem, 2020, 68(1): 376-83.