拟康宁木霉 T-51 菌株发酵液对灰葡萄孢的抑菌活性

尤佳琪[1]， 李国庆[2*]

(1. 上海市农业科学院园艺研究所，上海 201106；2. 华中农业大学农业微生物学国家重点实验室，武汉 430070)

摘要 拟康宁木霉菌株 T-51 是从土壤中分离得到的一株优秀生防菌株，在前期的研究与应用中表现出对番茄灰霉病的良好防效。本文研究了 T-51 菌株的 PDB 发酵液对灰葡萄孢的抑菌活性，结果表明 T-51 发酵液在 0.5%的低浓度下的抑菌率达到 52.1%，与高浓度(10%)发酵液的抑菌率(59.7%)没有显著差异。当发酵液浓度下降为 0.05%时失去抑菌活性。T-51 摇培至第 5 天时的发酵液的抑菌活性稳定。T-51 发酵液中的抑菌物质对高温不敏感，沸水浴处理 10 min 后抑菌活性没有明显降低。T-51 发酵液 pH 为 3.3，呈酸性，当调节 pH 至 7 时，发酵液抑菌活性从 57.89%下降到 46.61%。T-51 发酵液能够显著抑制灰葡萄孢侵染番茄叶片后产生的病斑大小，接种后叶片病斑直径比对照减小 53.9%。

关键词 拟康宁木霉 T-51； 灰葡萄孢； 生物防治； 抗真菌活性

中图分类号： Q 939.92 **文献标识码：** A **DOI：** 10.16688/j.zwbh.2019560

Antifungal activity of *Trichoderma koningiopsis* T-51 cultural filtrate against *Botrytis cinerea*

YOU Jiaqi[1]， LI Guoqing[2*]

(1. *Horticultural Research Institute*, *Shanghai Academy of Agricultural Sciences*, *Shanghai* 201106, *China*; 2. *State Key Laboratory of Agricultural Microbiology*, *Huazhong Agricultural University*, *Wuhan* 430070, *China*)

Abstract *Trichoderma koningiopsis* T-51, a promising biological control agent against gray mold caused by *Botrytis cinerea*, was isolated from soil. The antifungal activity of the cultural filtrates (CF) of isolate T-51 in potato dextrose broth (PDB) was determined. The results showed that 0.5% of T-51 CF showed high antifungal activity against *B. cinerea*, with an inhibition percentage of 52.1%, not significantly ($P>0.05$) different from that in the treatment with 10% CF (59.7%). The T-51 CF lost the antifungal activity at the concentration of 0.05%. The antifungal activity of the T-51 CF did not continue increase when incubated for more than 5 days. The antifungal metabolites of T-51 appeared thermostable, as the CF in the treatment at 100℃ for 10 min still showed antifungal activity. Ambient pH value greatly affected the antifungal activity of the T-51 CF: when the pH value of the CF was adjusted from 3.3 to 7.0 with NaOH, the inhibition percentage was decreased from 57.89% to 46.6%. The CF of T-51 showed strong inhibition against infection by *B. cinerea* on tomato leaves, the size of the average leaf lesion was decreased by 53.9% by the T-51 CF compared to that in the control.

Key words *Trichoderma koningiopsis* T-51； *Botrytis cinerea*； biological control； antifungal activity

灰葡萄孢 *Botrytis cinerea* 是一种寄主范围广，传播能力强，侵染快，危害重的植物病原真菌，能够引起 1 400 多种植物的灰霉病[1]。由于常见栽培作物都缺少对灰霉病的抗性品种，灰霉病的防治主要依赖于大量重复施用农药。但是过度使用化学农药会造成环境污染及农药残留等危害[2]，因此，随着人们环保意识提高，迫切地需要新型绿色环保的防治措施，例如生物菌剂以及生物源农药等。除了生物活菌剂外，多种生防菌产生的次级代谢物质对灰葡萄孢有抑制作用，例如芽胞杆菌[3]、链霉菌[4]、黄柄曲霉[5]、木霉[6-8]、粉红黏帚霉[9]等，一些植物提取物也对灰葡萄孢有显著抑菌效果[10]。

收稿日期： 2019-08-25 **修订日期：** 2019-11-11
基金项目： 公益性行业(农业)科研专项(201303025)
* 通信作者 E-mail:guoqingli@mail.hzau.edu.cn

木霉 *Trichoderma* spp. 是一类世界分布的土壤习居丝状真菌,因为对多种植物病害有良好的生防潜力而被广泛研究。木霉的生防机制主要包括对病原菌的重寄生和抗生作用、竞争以及对植物的促生和诱导抗性作用。其中抗生作用不仅在木霉活菌的生物防治过程中十分重要,也是生物源杀菌剂的重要来源。木霉能够产生种类繁多的抗生性次级代谢产物,目前从木霉中分离到的抗生性代谢产物已超过 180 种[11],例如胶霉毒素、木霉毒素等,许多抗生性次级代谢物对植物病原物具有拮抗作用。其中对灰葡萄孢有抗菌活性的木霉次级代谢物种类包括吡喃酮、丁烯酸内酯、蒽醌、单端孢菌素、萜类化合物等[12]。木霉产生的次级代谢物种类和产生量在菌株间差异明显[13-14],目前研究较为广泛的产抗生物质的木霉菌株多数是绿色木霉 *T. viride*、绿木霉 *T. virens*、哈茨木霉 *T. harzianum*、康宁木霉 *T. koningii*、里氏木霉 *T. reesei* 等[13]。

拟康宁木霉 *Trichoderma koningiopsis* T-51 是本实验室前期从土壤中分离得到的 72 个野生木霉菌株之一,通过多指标筛选策略筛选发现,该菌株对番茄灰霉病有高效防治潜力[14-16]。前期试验中,该菌株表现出对灰葡萄孢的强重寄生能力以及抑制灰葡萄孢产孢的能力,具有良好的应用推广前景。本文将研究其产生的抗生次级代谢物对灰葡萄孢的抑菌活性。

1　材料与方法

1.1　材料

1.1.1　供试菌株

本研究中拟康宁木霉 *Trichoderma koningiopsis* T-51 菌株分离自湖北省武汉市油菜田土壤[14],菌株保藏于中国典型培养物保藏中心(CCTCC),编号为 M2015729。灰葡萄孢 *Botrytis cinerea* 菌株 RoseBC-3 分离自月季灰霉病病株。所有供试真菌均在 20%甘油中保存于−80℃下。试验前先将菌株接种在 PDA 平板上活化至少 2 代,使其恢复旺盛生长。

1.1.2　培养基

PDA:200 g 去皮马铃薯切片加适量水煮熟,用 4 层纱布过滤后,滤液中加入 20 g 葡萄糖,15 g 琼脂粉,定容至 1 L,灭菌。PDB:200 g 去皮马铃薯煮熟过滤,滤液中加入 20 g 葡萄糖,定容至 1 L 后灭菌。

1.2　方法

1.2.1　木霉与灰葡萄孢低温对峙培养试验

在本研究中,使用低温对峙的方法定性检测拟康宁木霉菌株 T-51 对灰葡萄孢菌丝生长的抑制效果。从拟康宁木霉 T-51 和灰葡萄孢 RoseBC-3 的菌落边缘打取直径为 5 mm 的菌丝块,分别接种在直径 9 cm 的 PDA 平板的两侧,两菌丝块相距 7 cm,以不接种 T-51 的培养皿作为对照。将培养皿封口后放在 4℃下冷藏培养 30 d,观察灰葡萄孢的生长情况。

1.2.2　拟康宁木霉 T-51 发酵液的制备

从培养了 48 h 的 T-51 菌落边缘打取 5 mm 菌丝块 3 个,接种于装有 100 mL PDB 培养液的三角瓶中。接种后的三角瓶置于 25℃,150 r/min,24 h 光照下摇培。发酵液过滤方法为:将直径为 11 cm 的中性滤纸在 50℃下烘干后称重,取双层滤纸置于连接抽滤装置的布氏漏斗中,将 T-51 培养液抽滤,收集滤液,检测滤液 pH 值,然后用 0.22 μm 的无菌微孔滤膜过滤,收集滤液至无菌的样品瓶中,得到 T-51 的无细胞发酵滤液。滤纸上的菌丝同滤纸一起在 50℃下烘干 2 d,至完全干燥,称重,计算菌丝干重,用于评估单位菌丝生物量的抑菌活性。

1.2.3　拟康宁木霉 T-51 发酵液对灰葡萄孢菌丝生长的抑制活性测定

将摇培 4 d 的 T-51 发酵滤液分别按 10%、5%、1%、0.5%、0.1%和 0.05%的体积比加入到 PDA 培养基中,制成平板,以添加等量 PDB 的 PDA 平板为对照。将灰葡萄孢 RoseBC-3 的新鲜菌丝块(直径 5 mm)接种至不同处理平板上,每个平板接种 1 个菌丝块。将接种后的平板置于 20℃光照条件下培养,每 24 h 测量灰葡萄孢菌落直径,至对照平板长满灰葡萄孢菌落,计算不同处理灰葡萄孢菌丝每日生长速度。根据下面公式计算木霉发酵液对灰葡萄孢菌丝生长速度的抑制率:抑菌率$=(R_{CK}-R_{T\text{-}51})/R_{CK}\times 100\%$($R_{CK}$为对照平板上灰葡萄孢菌丝生长速度,$R_{T\text{-}51}$为添加了 T-51 发酵液的平板上灰葡萄孢菌丝生长速度)。

1.2.4　发酵液抑菌活性物质热稳定性测定

为了检测抗菌物质热稳定性,取 T-51 摇培 4 d 的发酵滤液于玻璃试管中,在沸水浴中处理 10 min,自然冷却,然后按 1%和 5%的比例添加到 PDA 平板中,接种 RoseBC-3,测定抑菌率。

1.2.5　发酵液抑菌活性对 pH 敏感度测定

用 1 mol/L NaOH 溶液将摇培 4 d 的发酵液的 pH 调节至中性,再按 5%的比例添加到 PDA 平板中,在平板上接种灰葡萄孢菌丝块,在 20℃下培养,测定抑菌率。上述所有试验处理均设 3 次重复,整

个试验共进行 3 次。

1.2.6 离体叶片上 T-51 发酵液对灰葡萄孢侵染的抑制作用

将 100 mL T-51 发酵液低温冻干至恒重，然后加入 10 mL 无菌水重新溶解，用滤纸过滤。摘取健康且大小一致的新鲜番茄叶片（品种为‘番茄大王合作 903’，约 60 d 苗龄），洗净晾干。用无菌棉签蘸取上述 T-51 发酵液在叶片上均匀涂布，以涂无菌水的叶片作为对照，处理和对照各涂 6 个叶片，将叶片放在超净工作台中吹干表面水分。从新鲜的灰葡萄孢 RoseBC-3 菌落边缘打取直径 5 mm 的菌丝块，接种于叶片中央，菌丝面接触叶片。将接种后的番茄叶片在 20℃下保湿培养 3 d，测量灰霉病病斑直径。

2 结果与分析

2.1 拟康宁木霉 T-51 对灰葡萄孢菌丝生长的抑制效果

低温（4℃）对峙培养中，T-51 菌丝生长极慢，培养 30 d 时，菌落半径仅为 1.1 cm。灰葡萄孢菌株 RoseBC-3 在低温下生长也较慢，30 d 时，对照灰葡萄孢菌落半径为 8.3 cm（图 1）。然而在 T-51 与 RoseBC-3 对峙培养中，RoseBC-3 菌丝生长受到明显抑制，菌落半径仅为 4.7 cm，且在两菌落中间出现明显透明区域，宽度为 1.2 cm（图 1）。

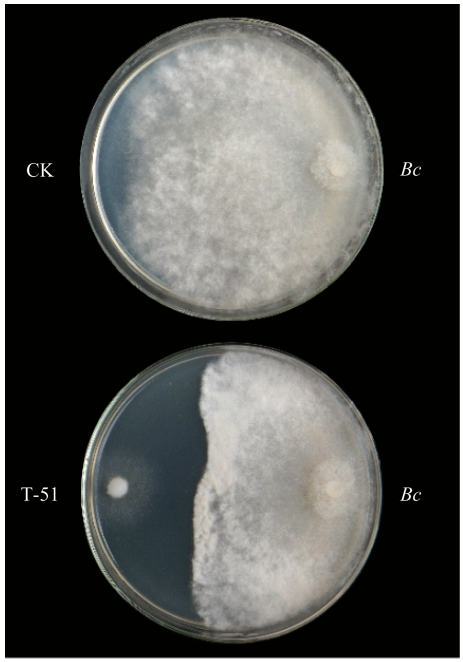


图 1 对峙培养中拟康宁木霉菌株 T-51 对灰葡萄孢的抑菌效果

Fig. 1 Antifungal activity of *Trichoderma koningiopsis* T-51 against *Botrytis cinerea* (*Bc*) in a dual culture

T-51 的 PDB 发酵液对灰葡萄孢菌丝生长也有明显的抑制效果（图 2），在对照 PDA 中培养 3 d，灰葡萄孢菌落直径为（8.8±0.2）cm，将 T-51 摇培 4 d 后，取摇培滤液按 5%的比例（*V*/*V*）添加到 PDA 中，灰葡萄孢菌丝生长受到明显抑制，菌落直径仅为（3.5±0.1）cm（图 2）。

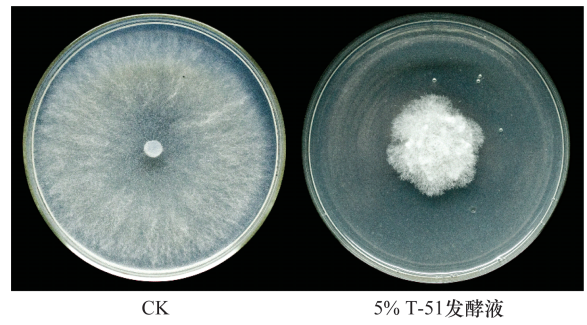


图 2 拟康宁木霉 T-51 发酵液对灰葡萄孢的抑菌效果

Fig. 2 Antifungal activity of the cultural filtrate of *Trichoderma koningiopsis* T-51 against *Botrytis cinerea*

2.2 不同浓度拟康宁木霉 T-51 发酵液的抑菌活性

研究结果表明，10%、5%、1%以及 0.5%的 T-51 发酵液对灰葡萄孢菌丝生长的抑制率分别为 59.7%、57.9%、51.0%、52.1%，根据多重比较分析，发酵液浓度从 10% 下降到 0.5%时，抑菌活性没有显著差异（$P>0.05$），这表明 T-51 产生的抗真菌物质活性较高，并且抑菌效果稳定。当发酵液浓度降低到 0.1%时，抑菌效果显著下降至 41.3%，并且处理间误差较大，表明该浓度下，抑菌效果不稳定。当发酵液浓度降至 0.05%时，抑菌活性完全消失，对灰葡萄孢生长反而出现了 9.1%的促进作用（图 3）。

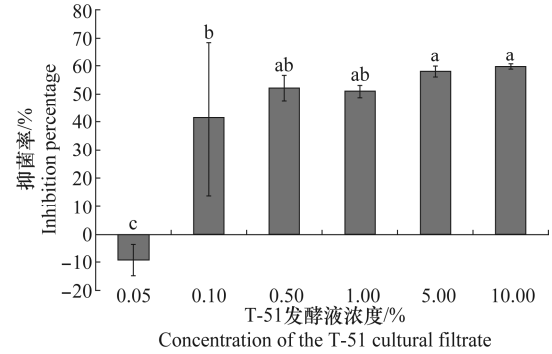
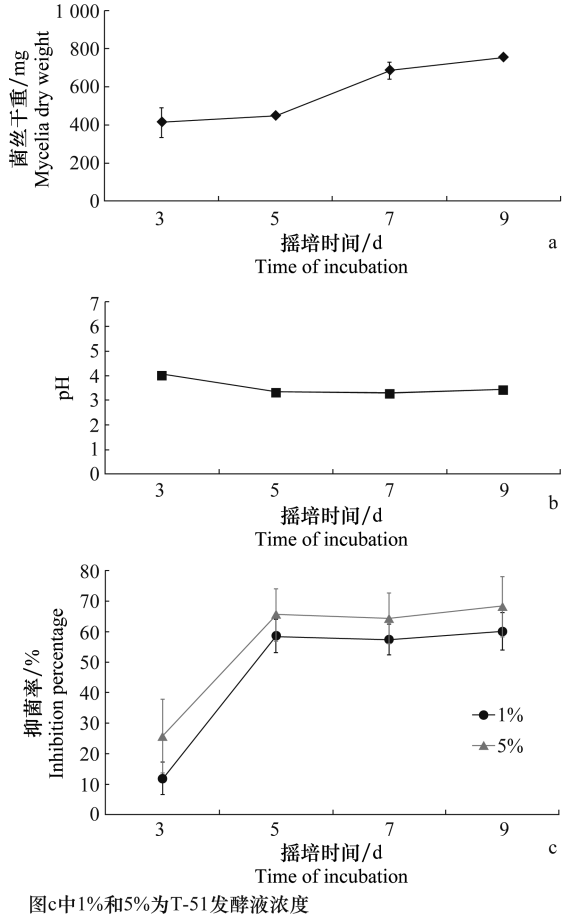


图 3 不同浓度的拟康宁木霉 T-51 发酵液的抑菌活性

Fig. 3 Antifungal activity of different concentrations of *Trichoderma koningiopsis* T-51 culture filtrate

2.3　拟康宁木霉 T-51 发酵液抑菌活性的时间动态

随着培养时间延长,T-51 菌丝生物量逐渐上升,尤其是第 5 天到第 9 天,每瓶菌丝干重从450 mg 增加到 757 mg(图 4)。发酵液的 pH 在第 3 天到第 5 天略有下降,在第 5 天到第 9 天一直维持在 3.2～3.4 之间,发酵液保持稳定酸性。从第 3 天到第 5 天 T-51 发酵液的抑菌活性明显上升(图 4),从第 5 天到第 9 天,发酵液的抑菌活性基本稳定。其中,在摇培第 5 天、第 7 天和第 9 天,1%发酵液的抑菌率分别为 58.7%、57.5%、60.25%,5%发酵液的抑菌率分别为 65.7%、64.5%、68.4%(图 4)。这表明尽管在培养 5 d 以后,菌丝生物量还在继续增加,抑菌物质的活性已经到达稳定值。



图c中1%和5%为T-51发酵液浓度
1% and 5% in chart c indicate concentrations of T-51 cultural filtrates

图 4　拟康宁木霉 T-51 在 PDB 发酵过程中菌丝干重、发酵液 pH 和发酵液抑菌活性

Fig. 4　Time course of mycelial dry weight, cultural pH value and antifungal activity of the culture filtrates of *Trichoderma koningiopsis* T-51 in PDB

2.4　拟康宁木霉 T-51 发酵液中抗真菌物质的热稳定性

T-51 发酵液的抗真菌活性有一定的耐高温性,热处理(沸水浴)10 min 后,发酵液对灰葡萄孢菌丝生长的抑制率与未处理发酵液没有显著差异($P>0.05$)(图 5),其中 1%和 5%的发酵原液抑菌活性为 50.94%和 57.96%,热处理后的 1%和 5%发酵液抑菌活性分别为 48.46%和 58.21%。

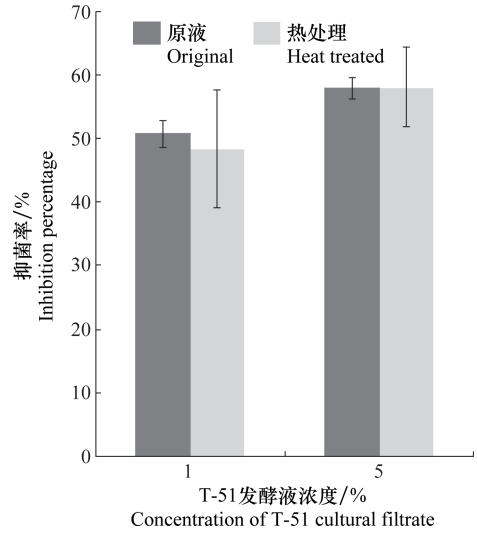


图 5　热处理后拟康宁木霉 T-51 发酵液的抑菌活性

Fig. 5　Antifungal activity of *Trichoderma koningiopsis* T-51 culture filtrate after heat treated

2.5　pH 对拟康宁木霉 T-51 发酵液抗真菌活性的影响

PDB 培养基自然 pH 为 6～7,经过 T-51 发酵后,发酵液 pH 下降至 3.3,呈酸性。发酵液用 NaOH 调节 pH 至 7.0 后,5%的中性发酵液与同等浓度的酸性发酵液相比抑菌率从 57.9%下降到 46.6%,显著降低($P<0.05$),但并没有完全丧失活性(图 6)。这表明酸性环境有助于木霉 T-51 发挥抗真菌活性。

2.6　离体叶片上 T-51 发酵液抑制灰霉病的效果

将番茄叶片上先涂布 T-51 发酵液后,再接种灰葡萄孢菌丝块,叶片上的病斑显著小于清水对照,清水对照的病斑直径为 2.78 cm,而用 T-51 发酵液处理后,病斑直径仅为 1.28 cm,比对照减少了 53.9%,这表明 T-51 发酵液有潜力降低番茄叶片上灰霉病的严重度。

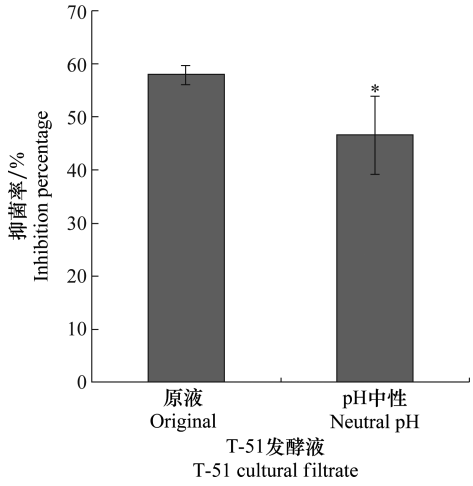


图 6 pH 对拟康宁木霉 T-51 发酵液抑菌活性的影响

Fig. 6 Effects of pH on the antifungal activity of *Trichoderma koningiopsis* T-51 culture filtrate

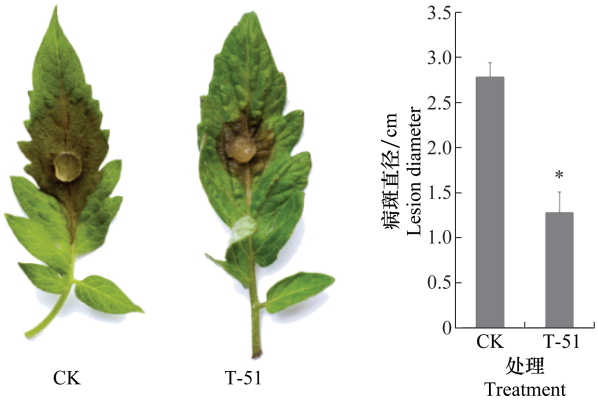


图 7 番茄叶片上拟康宁木霉 T-51 发酵液抑制灰葡萄孢侵染的效果

Fig. 7 Infection inhibition of *Botrytis cinerea* by *Trichoderma koningiopsis* T-51 culture filtrate on tomato leaf

3 结论与讨论

产生各类抗生次级代谢物质是木霉的一种重要的生防机制，抗生物质能够分泌到胞外，对病原菌生长产生抑制，不仅是木霉对病原菌重寄生过程中的重要辅助机制，还能在生防菌和病原菌未发生物理接触时使木霉依然能够达到生防的效果。一些次级代谢物还充当生防菌在诱导植物抗性过程中的信号分子[17]。从木霉中分离提取的抗真菌物质也可以直接作为生物农药施用。拟康宁木霉 T-51 是本实验室前期筛选获得的一株高效生防菌株，在 20℃常温下对峙培养时对灰葡萄孢有非常强的重寄生能力，而本研究发现，在 4℃低温下对峙培养时 T-51 生长缓慢，难以发挥重寄生灰葡萄孢的效果，但是在两菌的菌落之间形成了宽达 1.2 cm 的抑菌带，这表明 T-51 可以产生胞外分泌的抗真菌物质，抑制灰葡萄孢的生长。番茄叶片接种试验也验证了这一结果，T-51 无菌发酵液能够有效抑制灰葡萄孢在番茄叶片上扩展，这表明 T-51 的发酵液具有良好的灰霉病防治应用潜力。

木霉能够产生种类丰富的次级代谢产物，主要包括聚酮类（polyketides）、氨基酸及其衍生物（amino acid and derivatives）、类固醇类（steroids）、萜烯类（terpenes）等，其中许多挥发性和非挥发性物质有抗真菌活性[18]。本研究发现，拟康宁木霉 T-51 发酵液在低浓度下依然保持对灰葡萄孢很强的抑制效果，0.5% 发酵液对灰葡萄孢生长可以达到 50%以上的抑制率，与高浓度（10%）抑制率无显著差异。拟康宁木霉 T-51发酵液在浓度为 0.1%时尽管依然有抗真菌活性，但结果显示数据误差较大，表明在此浓度下，抗真菌物质对灰葡萄孢菌丝的抑制活性稳定性下降，因此生产应用的临界浓度阈值应该在发酵液浓度 0.1%～0.5%之间。浓度 0.05%的发酵液失去了抗真菌活性，反而对灰葡萄孢菌丝生长表现出一定促进作用。

本文检测了摇培时间对发酵液抑菌率的影响，发现 T-51 摇培到第 5～9 天时，菌丝干重依然在增加，但发酵液的抑菌活性不再增强，这表明在未来的发酵生产应用中，发酵 5 d 是最佳时间，能够节省时间和成本，提高生产效率。

研究结果表明，T-51 产生的对灰葡萄孢有抑菌效果的物质对热不敏感，这表明该物质成分可能不是蛋白质或者活性不稳定的化学物质。在本试验中，长期冷藏保存（超过 2 个月）的 T-51 发酵液的抑菌活性没有下降，这表明该物质状态稳定，不易分解，具有良好的商品开发价值。T-51 的发酵液从酸性调节到中性后，对灰葡萄孢的抑菌效果略有下降，但并没有完全丧失，这表明酸性条件能够帮助其发挥抑菌作用，也意味着其发酵液中可能存在多种抗生活性物质。拟康宁木霉 T-51 不仅活菌剂在田间有良好的生物防治效果，其无细胞发酵液也对灰葡萄孢有较强的抑制效果，是一株高效的生物防治木霉菌，应进一步对 T-51 发酵液的抑菌成分进行提取分析，优化 T-51 发酵方式，并对其抑菌机制进行深入研究，本研究的结果对 T-51 抗真菌物质在发酵生产上应用提供了理论基础。

参考文献

[1] ELAD Y. Plant hosts of *Botrytis* spp., *Botrytis*—the fungus, the pathogen and its management in agricultural systems [M]. Cham: Springer International Publishing, 2016: 413-486.

（下转 83 页）

所,也是次年耕葵粉蚧种群开始繁衍的主要场所。因此彻底防除夏玉米田的香附子,可以切断耕葵粉蚧从香附子向夏玉米植株的转移为害,今后应继续查明其在香附子上的寄生取食和越冬情况,并扩大在玉米田其他杂草上的寄生为害情况调查,为耕葵粉蚧的综合防治提供依据。

参考文献

[1] 王子清,张晓菊. 危害玉蜀黍的葵粉蚧属新种记述[J]. 昆虫学报,1990,33(4):450-452.

[2] 季正端,吕楠,李河山,等. 玉米耕葵粉蚧生物学特性的研究初报[J]. 河北农业大学学报,1992,15(3):54-58.

[3] 许文英,刘桂荣. 一种玉米害虫—玉米耕葵粉蚧[J]. 植物保护,1994,20(2):47-48.

[4] 许文英,刘桂荣. 玉米耕葵粉蚧在廊坊等地发生为害加重[J]. 植保技术与推广,2000,20(5):37.

[5] 丁晓东. 玉米耕葵粉蚧首次在平山县危害成灾[J]. 植物保护,1994,20(5):53.

[6] 陈贵省. 玉米耕葵粉蚧发生为害观察及防治方法初探[J]. 植保技术与推广,2003,23(2):15-16.

[7] 李峰旗. 注意防治玉米耕葵粉蚧[J]. 现代农村科技,2011(11):28.

[8] 孙元峰,上官建宗,宋长友. 玉米耕葵粉蚧的发生危害特点及防治技术[J]. 河南农业科学,2005(9):47-49.

[9] 张志玲. 南乐县玉米田耕葵粉蚧发生及防治[J]. 河南农业,2012(6):33.

[10] 王磊,武社梅,陈瑞鸽,等. 玉米耕葵粉蚧发生原因及防治对策[J]. 种业导刊,2015(5):23-24.

[11] 秦引雪. 玉米耕葵粉蚧的识别与防治[J]. 山西农业,2015(12):31.

[12] 王玉堂. 玉米耕葵粉蚧的发生与防治[J]. 新农村,2007(9):18.

[13] 刘家魁,吴宝瑞,宋梅风,等. 玉米耕葵粉蚧的发生特点与综合防治[J]. 现代农业科技,2007(23):96.

[14] 陈光华,郑小惠,陆淑静. 商洛市玉米风险性病虫发生危害特点及防控对策[J]. 陕西农业科学,2013(4):173-175.

[15] 杨非,文娟,杨芸,等. 蓝田县玉米耕葵粉蚧发生为害特点与防治技术初探[J]. 农业科技通讯,2015(2):160-161.

[16] 常雪,周淑香,丁岩,等. 吉林省玉米苗期害虫种类及发生趋势分析[J]. 玉米科学,2018(1):160-166.

[17] 韩福强. 有效防治玉米耕葵粉蚧的关键技术[J]. 农民致富之友,2019(4):64.

[18] 王子清. 中国动物志 昆虫纲 第二十二卷 同翅目 蚧总科 粉蚧科 绒蚧科 蜡蚧科 链蚧科 盘蚧科 壶蚧科 仁蚧科[M]. 北京:科学出版社,2001:71-80.

(责任编辑:田　喆)

(上接 78 页)

[2] RABOLLE M, SPLIID N H, KRISTENSEN K, et al. Determination of fungicide residues in field-grown strawberries following different fungicide strategies against gray mold (*Botrytis cinerea*) [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2006, 54(3): 900-908.

[3] 潘虹余,金玮鋆,张晓蒙,等. 解淀粉芽孢杆菌 B15 抑菌物质对葡萄灰霉病灰葡萄孢的抑菌机理[J]. 微生物学报,2018,58(7):1245-1254.

[4] 吕昂. 链霉菌 3-10 抗真菌代谢产物鉴定及防病潜力评估 [D]. 武汉:华中农业大学,2017.

[5] ZHANG Qinghua, ZHANG Jing, YANG Long, et al. Diversity and biocontrol potential of endophytic fungi in *Brassica napus* [J]. Biological Control, 2014, 72: 98-108.

[6] 吉海龙,伊洪伟,池玉杰. 长枝木霉菌株 T05 发酵液抑菌力参数筛选[J]. 东北林业大学学报,2016,44(1):120-124.

[7] 王勇,王万立,刘春艳,等. 绿色木霉 Tr9701 对多种病原菌的抑制作用及其抑病机理[J]. 中国农学通报,2008,24(1):371-374.

[8] 王国平,鲁书玲,郑必强,等. 紫杉木霉 ZJUF0986 代谢产物及其对番茄灰霉病的抑制作用[J]. 浙江农业学报,2008,20(2):104-108.

[9] 杨蕊,赵瑞丽,郎剑锋,等. 粉红黏帚霉 W-21 对灰葡萄孢的抑菌活性[J]. 河南科技学院学报(自然科学版),2017,45(5):32-36.

[10] 刘兴龙,李新民,刘春来,等. 8 种植物提取物对番茄灰霉病菌抑菌活性的研究[J]. 黑龙江农业科学,2009(3):74-75.

[11] 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(10):713-716.

[12] REINO J L, GUERRERO R F, HERNÁNDEZ-GALÁN R, et al. Secondary metabolites from species of the biocontrol agent *Trichoderma* [J]. Phytochemistry Reviews, 2007, 7(1): 89-123.

[13] YOU Jiaqi, ZHANG Jing, WU Mingde, et al. Multiple criteria-based screening of *Trichoderma* isolates for biological control of *Botrytis cinerea* on tomato [J]. Biological Control, 2016, 101: 31-38.

[14] 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.

[15] 王强强,窦恺,陈捷,等. 拮抗性木霉菌株抗逆性筛选评价标准与方法[J]. 中国生物防治学报,2019,35(1):99-111.

[16] 尤佳琪,李国庆. 拟康宁木霉 T-51 几丁质酶活性及内切几丁质酶基因克隆与分析[J]. 植物保护,2017,43(4):21-27.

[17] KOTTB M, GIGOLASHVILI T, GROßKINSKY D K, et al. *Trichoderma* volatiles effecting *Arabidopsis*: From inhibition to protection against phytopathogenic fungi [J/OL]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 995. DOI:10.3389/fmicb.2015.00995.

[18] SIVASITHAMPARAM K, GHISALBERTI E. Secondary metabolism in *Trichoderma* [M]//KUBICEK C P, HARMAN G E. *Trichoderma* and *Gliocladium*. London: Taylor and Francis, 1998: 139-191.

(责任编辑:田　喆)