

木霉菌生防作用的生化机制研究进展^{*}

于 新¹, 田淑慧², 徐文兴¹, 刘开启¹
(1. 仲恺农业技术学院食品科学系, 广东 广州510225;
2. 山东农业大学植物保护学院, 山东 泰安271000)

摘 要: 木霉菌生防作用的生化机制主要包括: 代谢几丁质酶、 β -1, 3-葡聚糖酶、蛋白酶等多种胞外酶, 强烈水解植物病原真菌的细胞壁, 或使真菌细胞壁释放出诱导物(elicitor), 启动植物的防御反应; 代谢产生戊酮、辛酮、萜类、氨基酸衍生物、木霉菌素、胶霉毒素、绿木霉素、抗菌肽等抗菌素类物质; 产生植物防御反应的诱导因子, 诱导植物抗性; 增强植物组织过氧化物酶、超氧化物歧化酶与过氧化氢酶、多酚氧化酶活性, 保护膜脂不被氧化; 产生毒性蛋白, 或以多种机制的协同拮抗作用, 抑制病原菌生长与繁殖。

关键词: 木霉菌; 生物防治; 生化机制

中图分类号: Q936 文献标识码: A 文章编号: 0529-6579(2005)02-0086-05

木霉属 *Trichoderma* spp. 属于真菌界、双核菌门、半知菌亚门、丝孢纲、丛梗孢目、从梗孢科, 是土壤微生物区系的重要组成部分, 其菌丝生长及孢子萌发能够适应较广的温湿度范围和 pH 范围, 且腐生性强、生长和繁殖快, 可迅速利用营养和占据空间。

1932年, Weindling^[1]发现在培养条件下木素木霉菌 *T. lignorum* 可以寄生于许多土传真菌, 在土壤中增加其含量能够防治某些致病真菌, 木霉菌由此引起人们的重视。现已发现哈茨木霉菌 *T. harzianum*、绿色木霉菌 *T. viride*、康氏木霉菌 *T. koningii*、钩状木霉菌 *T. hamatum* 和长枝木霉菌 *T. longibrachiatum* 等对多种植物病原菌表现拮抗活性^[2,3]。木霉菌对植物病原菌的生防作用包括竞争作用、重寄生作用和抗生作用等所有可能的机制。20世纪80年代以来, 随着生物科学特别是分子生物学的迅猛发展, 人们从生化代谢和分子水平上对木霉菌的生防机制进行了大量研究, 逐步揭示出木霉菌生防作用的本质, 对木霉菌的开发利用提供了可靠的依据。本文从木霉菌代谢胞外酶、抗菌素类物质、诱导植物抗性、水解酶与植物的防卫反应、保护酶与植物的抗病作用、毒性蛋白和协同拮抗作用等方面阐述木霉菌生防作用的生化机制研究进展。

1 胞外酶抑菌作用

Elad 等^[5]认为木霉菌的重寄生作用是其拮抗病

原真菌的主要机制, 它包含了对病原菌的侵袭、识别、接触、缠绕、穿透和寄生等一系列连续步骤的复杂过程。在木霉菌与病原菌互作的过程中, 寄主菌丝能分泌出一些物质使木霉菌趋向寄主生长, 一旦寄主被木霉菌寄生物所识别, 就会建立寄生关系。Barak 等^[6]、Elad 等^[7]证明寄主真菌细胞表面的特定外源凝集素(lectin)在识别中起一定作用, 并决定木霉菌与寄主真菌之间的专化关系。Elad 等^[8]研究表明, 木霉菌和寄主真菌识别后, 木霉菌丝沿寄主菌丝平行生长和螺旋状缠绕生长, 并产生附着胞状分枝吸附在寄主菌丝上, 通过分泌胞外酶溶解细胞壁, 穿透寄主菌丝, 吸取营养。当移去寄生菌丝后, 发现病原菌菌丝上有溶解位点和穿透孔的存在。高克祥等^[9]也观察到类似现象, 但同时发现不同木霉菌株之间存在差异性。

多数学者认为拮抗木霉菌在寄生过程中产生了一系列降解病原菌细胞壁的水解酶, 如几丁质酶(chitinases)、纤维素酶(cellulases)、木聚糖酶(xylanases)、葡聚糖酶(glucanases)和蛋白酶(proteinases)等。研究表明, 与拮抗木霉菌的生防作用有关的胞外酶主要是几丁质酶和 β 1, 3-葡聚糖酶。几丁质酶包括内切酶和外切酶两类, 其中外切酶为 N-乙酰- α -氨基葡萄糖苷酶(N-acetyl-glucosaminidase)和几丁二糖酶(chitobiosidase)。这两类酶对植物病原真菌的细胞壁具有强烈的水解作用, 从而抑制病原菌孢子萌发并引起菌丝以及孢子

* 收稿日期: 2004-11-04

基金项目: 广东省自然科学基金重点资助项目(021923)

作者简介: 于新(1959年生), 男, 教授, E-mail: yuxin@zhku.edu.cn

的消解,而且这两类酶之间具有协同作用,同时也具有与杀菌剂及细菌等生防因子协同作用的功效^[10]。Lorito 等^[11]使用从哈茨木霉菌 P1 菌株中得到的一种内切几丁质酶和几丁二糖酶,测定其对 9 种植物病原菌的抗菌活性,发现上述两种酶的活性高于其它来源的几丁质酶,并且具有广谱抗性,对于大多数病原真菌的 ED 为 35~135 $\mu\text{g mL}^{-1}$ 。这主要是由于酶作用于病原菌细胞壁及原生质膜,有助于抗生素扩散到作用位点上。几丁质酶和葡聚糖酶被认为是影响生防真菌重寄生能力的重要因子。

β -1,3 葡聚糖是真菌细胞壁的重要成分。 β -1,3 葡聚糖酶(包括外切酶和内切酶)直接参与哈茨木霉菌与其寄主真菌之间的重寄生作用^[12]。Cruz 等^[13]从哈茨木霉菌 cEcT24B 分离到 4 种 β -1,3 葡聚糖酶;Vazquez 等^[14]从 IMI206040 中分离出 7 种 β -1,3 葡聚糖酶,而且有 2 种编码 β -1,3 葡聚糖酶的基因已经被克隆。几丁质酶和 β -1,3 葡聚糖酶对病原真菌细胞壁具有强烈的水解作用,它们不仅能降解病原真菌成熟菌丝的顶端,同时也能降解具有几丁质——葡聚糖复合结构的老熟细胞壁以及菌核。当两种酶共同存在时,抗菌活性急剧升高。Lorito 等^[11]、Sela-Buurlage 等^[15]所做的体外试验以及 Vanden Elzen 等^[16]的转基因植物都证明了这一点。Sela-Buurlage 等的研究表明,单独使用 0.1 μg 的 Ia 型几丁质酶和 0.1 μg 的 I 型葡聚糖酶可完全水解立枯丝核菌 *Rhizoctonia solani* 生长 2 h 的菌丝,完全抑制了生长 3 d 的菌丝生长。另外, β -1,6 葡聚糖酶也被认为参与了重寄生作用。

2 抗菌素类物质抑菌作用

多种木霉菌能产生挥发性或不挥发性的抗菌素类物质。据报道,这些抗菌物质为木霉菌素(trichodemmin)、胶霉毒素(gliotoxin)、绿木霉素(viridin)、抗菌肽(antibiotic peptide)等^[17,18]。木霉菌能产生抗真菌代谢产物,一个菌株可产生多种抗生素,如哈茨木霉菌可产生 12 种,康氏木霉菌可产生 9 种,绿色木霉菌可产生 10 种。这些抗生素的化学性质各不相同,包括戊酮、辛酮、萜类、多肽和氨基酸衍生物等。在木霉菌与病原菌对峙培养中出现抑菌圈,说明在代谢过程中产生了某些抗生物质。

Dennis 等^[19]认为抗菌物质包括烷基吡喃酮,丁烯羟酸内酯、环硫氧化哌、噻、吡啶类、萜类和肽类化合物。这些抗生素根据其性质可以分成 3 类:①挥发性抗生素,产生这类抗生素的木霉菌被认为具有显著的生态优势。木霉菌能产生挥发性乙醛,

从而对病原真菌表现出拮抗性。②水溶性抗生素,如一些萜类化合物。③肽类化合物,具有离子载体活性。Horace 等^[20]报道,哈茨木霉菌防治立枯丝核菌的主要机制之一就是产生了挥发性抗生素,经过鉴定为 6-戊烷基吡喃酮。孙勇^[21]在观察木霉菌发酵液产生抗性物质的试验中,发现开始 3 d 抗性物质对灰葡萄孢菌生长有明显的抑制作用,5 d 后灰葡萄孢菌长满平板,抑菌圈消失。因此认为这类抗性物质为挥发性物质,随着时间推移,培养基表面的抗性物质逐渐挥发,故抗性消失。

朱天辉等^[22]研究哈茨木霉菌对立枯丝核菌的抗生现象,发现 FO60 菌株的代谢物质能抑制立枯丝核菌的菌落生长,降低其菌丝干质量,而且非挥发性代谢物具热稳定性,这些代谢物可以破坏菌丝细胞壁,使细胞内物质外渗,引起立枯丝核菌菌丝的原生质凝聚,菌丝断裂解体。Bissett^[23]和 Benitez 等^[24]从长枝木霉菌 *T. longibrachiatum* 及绿色木霉菌 *T. viride* 中分离提纯出一组特殊的抗菌肽,命名为 trichobrachin 和 trichovirin,并测定了其氨基酸序列。

木霉菌次生代谢产物为农用抗生素的开发和利用提供了基础。但是某些抗生素性质不稳定,在一定条件下可转化为不具抗菌活性的化合物,如胶霉毒素在酶的作用下或在代谢过程中可转化为二甲基胶霉毒素而丧失活性。

3 诱导植物抗性作用

关于木霉菌生防机制的早期研究主要集中在微生物间的相互作用,忽视了寄主植物的参与。Dean 等^[25]发现绿色木霉在以 D-木糖、木聚糖或者天然植物细胞壁制备物为原始碳源的培养基中能够产生木聚糖酶;植物在木聚糖酶作用下,具有明显的防御反应, K^+ 、 H^+ 、 Ca^{2+} 离子通道打开,合成乙烯以及积累 PR 蛋白等。

Avni 等^[26]发现哈茨木霉菌能够诱导烟草 1-氨基环丙烷羧酸(ACC)合成酶和 ACC 氧化酶活性,ACC 合成酶和 ACC 氧化酶在抗病信号分子乙烯的生物合成中起重要作用;哈茨木霉菌能够诱导产生抗病信号分子,使寄主植物产生防卫反应。Yedidia 等^[27]观察到哈茨木霉菌 T203 菌株穿透到黄瓜根部外皮层,产生的抗性类似于诱导抗性,并且穿入区的机械强度增大,与对照植株相比,几丁质酶和过氧化物酶活性的升高提前了 48~72 h,并且叶部也出现了这 2 种酶活性的升高,这表明 T203 诱导植物导致系统性获得抗性(SAR)的产生。同时还发现,在无菌水培养条件下,经 T203 诱导处理的黄

瓜总是比未经处理的黄瓜长得大。Elad 等^[28]进一步证明哈茨木霉菌 T39 菌株的诱导抗性是其防治黄瓜病害的重要机制之一。生防因子使寄主通过分泌次生代谢产物抑制病原菌酶活性, 局部和系统获得抗性。哈茨木霉菌 T39 菌株能够抑制灰葡萄孢果胶溶酶的活性, 从而抑制灰葡萄孢对植物叶部的侵染, 降低多聚半乳糖醛酸酶活性导致寡聚半乳糖醛酸酯的积累, 而后者能够作为植物防御反应的诱导因子。

4 水解酶启动植物的防御反应

木霉菌产生几丁质酶和 β -1, 3-葡聚糖酶被认为在抗植物病原真菌中发挥重要作用^[11, 13]。Mauch 等^[29]认为寄主感染时, 这两类酶活性一起增高。 β -1, 3-葡聚糖酶使真菌细胞壁释放出 β -1, 3-葡聚糖来源的诱导物 (elicitor), 启动植物的防御反应, 导致植物产生和积累与抗病性有关的酚类化合物和木质素等。

木霉菌产生的蛋白酶也起重要作用。哈茨木霉菌在植物病原真菌菌丝或细胞壁诱导下可以产生蛋白酶。Geremia 等^[30]从哈茨木霉菌株中分离鉴定了其中一种碱性蛋白酶, 并成功克隆了相应的基因 Prbl。Elad 等^[28]在研究哈茨木霉菌 T39 菌株对灰葡萄孢菌 *Botrytis cinerea* 的生防作用过程中也发现, 木霉菌产生的蛋白酶具有较好的防治效果, 而蛋白酶抑制剂则可以降低防治效果。认为蛋白酶能使消解植物细胞壁的病原菌降解, 直接抑制病原菌萌发, 使病原菌的酶钝化, 阻止病原菌侵入植物细胞。

5 保护酶增强植物抗病性

过氧化物酶 (peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 与过氧化氢酶 (catalase, CAT) 等都是膜脂过氧化过程中的重要保护酶。它使 O_2^- 、 H_2O_2 等转变为活性较低的物质, 降低或消除它们对膜脂的攻击能力, 使膜脂不被氧化而得到保护。大量研究表明, POD 与植物的抗病能力呈正相关。陈伯清^[31]报道木霉菌 HT-03 菌株孢子喷施在草莓的幼苗上, 然后摘取嫩叶提取 POD, 经聚丙烯酰胺凝胶电泳和紫外分光光度计检测, 表明 HT-03 的孢子能显著提高草莓 POD 的活性, 在喷施后的第 9 天酶活性依然高于用清水处理的对照组。惠友为等^[32]认为哈茨木霉菌不仅对病原微生物有拮抗作用, 而且能够诱导植物产生抗病性。黄有凯等^[33]采用酶动力学扫描及垂直板凝胶电泳技术, 对水稻喷施木霉菌发酵液后, 测定多

酚氧化酶 (polyphenol oxidase, PPO)、过氧化物酶活性和同工酶带图谱的动态变化。与对照组相比, 哈茨木霉菌不仅能够提高 PPO 和 POD 酶的活力, 而且还能诱导产生新的同工酶谱带。

6 毒性蛋白作用

Lin 等从一个绿色木霉菌株中分离到一种蛋白质 tricholin, 是核糖体钝化蛋白, 能抑制 *Rhizoctonia solani* 生长与繁殖。研究表明, tricholin 可导致 *R. solani* 的氨基酸吸收与蛋白质合成障碍, 减少多聚核糖体的形成, 从而减弱菌丝的生长。

7 协同拮抗作用

木霉菌的拮抗作用被认为是 2 种或 3 种机制同时或顺序作用的综合。Baker^[34]研究表明, 用木霉菌处理菜豆种子后, 木霉菌对腐霉 *Pythium* 的作用包括产生抗生素及重寄生作用两种机制。木霉菌在产生抗菌素的同时, 也产生各种降解细胞壁的胞外酶以抑制土传植物病原菌的菌丝生长和孢子萌发。Di Pietro 等^[35]从绿木霉菌和终极腐霉菌 *Pythium ultimum* 的相互作用的培养物中提取出胶霉毒素, 发现每 L 培养液中增加 75 mg 几丁质酶可以减少 50% 的胶霉毒素用量而起到同样的效果。在发现木霉的协同拮抗作用后, Jones 等^[36]提出了胶霉毒素与细胞壁降解酶协同效应模型, 认为细胞壁降解酶的作用在于使毒素快速传递并作用于原生质膜的特定定位点, 起到增效作用。另外, 各种细胞壁降解酶之间也存在协同作用。

8 展 望

大量试验证实了木霉菌的生物防治效果, 随着对木霉菌生防作用机制研究的日益深入, 木霉菌可望在以下领域有更加深入的研究和广泛的应用。

8.1 生产高产高效菌株

从自然界中筛选优良菌株或利用基因工程技术和原生质体融合技术, 构建高产高效木霉菌的生防菌株, 防治植物病害。

8.2 代谢产物的应用

木霉菌不仅具有生防作用, 而且可促进植物生长。焦琮等^[37]报道, 康氏木霉菌可有效地防治棉苗立枯病和菜豆炭疽病, 又明显地促进棉花和菜豆的生长发育。Altomare 等^[38]也发现哈茨木霉菌株 T22 通过螯合来溶解可溶性或微溶性矿物盐或金属氧化物, 促进植物对矿物质的吸收, 提高植物的生长量。惠友为等^[32]将木霉菌孢子粉撒于土下 3~5 cm 处, 促进植物生长, 但其原因尚不完全清楚。

刘云龙等^[39]发现哈茨木霉菌能促进辣椒植株生长, 提前开花、挂果, 增加产量。人们尚需进一步研究木霉菌代谢产物拮抗病原菌和促植物生长的机制, 利用生物工程技术生产双效生物制剂, 代替化学药剂的使用。

8.3 在抗病育种上的应用

木霉菌作为外源基因的表达系统及作为新的基因工程受体菌正在引起广泛的兴趣。将木霉菌株代谢高效抗菌物质的基因导入农作物品种, 以提高作物抗病能力, 减少化学农药的使用。

8.4 在环境保护上的应用

利用高效木霉菌株, 转化或降解环境中的有害物和污染物, 避免二次污染, 减少环境治理费用。

8.5 其它

Siva7kumar 等^[40]将哈次木霉菌 TH40 与偏亚硫酸钾共用来防治由 *Botryodiplodia theobromae*, *Colletotrichum gloeosporioides* 和 *Gliocephalotrichum microchlamydosporum* 引起的红毛丹 *Rambutan* 采后病害, 可以使红毛丹在 13.5℃, 相对湿度为 95% 的条件下保存 18 d 而质量和色泽等保持不变。木霉菌在果蔬防腐保鲜中的应用也有待进一步研究。

参考文献:

[1] WEILDING R. Studies on a lethal principle effective in the parasitic action of *Trichoderma hamatum* on *Rhizoctonia solani* and other soil fungi[J]. *Phytopathology*, 1932, 22: 837—845.

[2] BHUYAN S A. Antagonistic effect of *T. viride*, *T. harzianum* and *Asperigillus terreus* on *Rhizoctonia solani* causing sheath blight of rice[J]. *J Agricultural Science Society of North East India*, 1994, 7(1): 125—128.

[3] 杨合同, 唐文华. 木霉菌与植物病害的生物防治[J]. *山东科学*, 1999, 12(4): 7—14.

[4] 王未名, 陈建爱, 孙永堂, 等. 六种土传病原真菌被木霉抑制作用机理的初步研究[J]. *中国生物防治*, 1999, 15(3): 142—143.

[5] ELAD Y, BARAK R, CHET I. Parasitism of *Sclerotium rolfii* by *Trichoderma harzianum* [J]. *Soil Biol Biochem*, 1984, 16: 381—386.

[6] BARAK R, ELAD Y, CHET I, et al. Lectins: A possible basis for specific recognition in the interaction of *Trichoderma* spp. and *sclerotium rolfii* [J]. *Phyto Pathology*, 1985, 75(4): 458—462.

[7] ELAD Y, BARAK R, CHET I. The possible role of lectins in mycoparasitism[J]. *Bacteriol*, 1983, 154: 1431—1435.

[8] ELAD Y, CHET I, BOYLE P, et al. Parasitism of *Trichoderma* spp. on *Rhizoctonia solani* and *Sclerotium rolfii* scanning electron microscopy and fluorescence microscopy [J]. *Phytopathology*, 1983, 73: 85—88.

[9] 高克祥, 刘晓光, 郭润芳. 木霉菌对五种植物病原真菌

的重寄生作用[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2002, 33(1): 37—42.

[10] SIVASITHAMPARAM K, GHISALBERT E J. Secondary metabolism in *Trichoderma* and *Gliocladium* //KUBICEK C P, HARMAN G E. *Trichoderma and Gliocladium*, I: Basic biology taxonomy and genetics[C]. London: Taylor & Francis Ltd 1998: 139—191.

[11] LORITO M, HANNAN G E, HAYES C K, et al. Chitinolytic enzymes produced by *Trichoderma harzianum*: antifungal activity of purified endochitinase and chitinase [J]. *Phytopathology*, 1993, 83: 302—307.

[12] THRANE C, TRONSMO A, JENSEN D E. Endo- β -1, 3-glucanase and cellular from *Trichoderma harzianum*: Purification and Partial characterization, induction of biological activity against plant pathogenic *Pythium* spp. [J]. *European J Plant Pathology*, 1997, 103: 3331—3344.

[13] CRUZ J, PINTOR-TORO J A, BENITEZ L, et al. A novel endo- β -1, 3 glucanase involved in the mycoparasitism of *Trichoderma harzianum* [J]. *Genes* 1995, 177: 6937—6945.

[14] VAZQUEZ-GARCDUENASE S, LEAL C A, HERRERA-ESTRELLA A. Analysis of the β -1, 3-glucanolytic system of the biocontrol agent *Trichoderma harzianum* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64: 1442—1446.

[15] SELA-BUURLAGE M B, PONSTEIN A S, BREA-VLOGELI U, et al. Only specific tobacco chitinase and β -1, 3-glucanase exhibit antifungal activity [J]. *Plant Physiology*, 1993, 101: 857—863.

[16] VANDEN ELZEN D J, JONGEDIJ K E, MECHERS L S, et al. Virus and fungal resistance: from laboratory to field [J]. *Phil Trans R Soc Lond B* 1993, 342: 271—278.

[17] JONG-MIN B, CHARKES R, HOWELL C, et al. The role of extracellular chitinase from *Trichoderma virens* Gv29-8 in the biocontrol of *Rhizoctonia solani* [J]. *Current Genetics*, 1999, 35(1): 41—43.

[18] BERTAGNOLLI B L, DALY S, SINCLAIR J B. Antimycotic compounds from the plant pathogen *Rhizoctonia solani* and its antagonist *Trichoderma harzianum* [J]. *Phytopathology*, 1998, 88: 131—135.

[19] DENNIS C, WEBSTER J. Antagonistic properties of species-groups of *Trichoderma* production of non-volatile antibiotics [J]. *Trans Br Mycelia Soc*, 1971, 57: 25—39.

[20] HORACE G C, RICHARD H C, FANIST G, et al. 6-Pentyl-Q pyrone from *Trichoderma harzianum*: Its plant growth inhibitory and antimicrobial properties [J]. *Agric Biol Chem*, 1986, 50(11): 2943—2945.

[21] 孙勇. 绿色木霉的拮抗机理、发酵条件、生物防治的研究[D]. 西北大学, 2003.

[22] 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.

[23] BISSETT J. A revision of the genus *Trichoderma*: *Longibrachiatum* sect. nov [J]. *Can J Bot*, 1984, 62: 924—

933.

[24] BENFTEZ T, LIMON J, DEIGADO-JARANA J, REY M. Glucanolytic and other enzymes and their control // HARLLAN G E, KUBICEK C P. *Trichoderma* and *Gliocladium*[C] . London: Taylor and Francis 1998; 101—127.

[25] DEAN J F D, GAMBLE H R, ANDERSON J D. The ethylene biosynthesis inducing xylanase, its induction in *Trichoderma viride* and certain plant pathogens [J] . Phytopathology, 1989(79): 1071—1078.

[26] AVNI A, BAILEY B A, MATTOO A K, et al. Induction of ethylene biosynthesis in *Nicotiana tabacum* by a *Trichoderma viride* xylanase is correlated to the accumulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) synthesis and ACC oxidase transcripts[J] . Plant Physiology, 1994 106: 1049—1055.

[27] YEDIDIA I, BENHAMOU N, CHET I. Induction of defense responses in cucumber plants (*Cucumis sativo* L.) by the biocontrol agent *Trichoderma harzianum*[J] . Appl Environ Microbiol, 1999, 65: 1061—1070.

[28] EIAD Y, KAPAT A. The role of *Trichoderma harzianum* protease in the biocontrol of *Botrytis cinerea*[J] . Eur J Plant Pathol, 1999, 105: 17—189.

[29] MAUCH F, MAUCH M, BOLLER T. Antifungal hydrolyses in pea tissue: Inhibition of fungal growth by combination of chitinase and β -1, 3-glucanase [J] . Plant Physiology, 1988, 88: 936—942.

[30] GEREMIA R A, GOLDAN G H, JACOBS D. 4th International Trichoderma and Gliocladium workshop (Abstracts)[C] . Beigirate, Italy, 1993: 130—131.

[31] 陈伯清, 潘国庆, 高慧, 等. 木霉菌 HT-03 对草莓灰霉病防治的研究 [J] . 江苏农业科学, 2004(4): 47—50.

[32] 惠友为, 孙勇, 潘亚妮, 等. 木霉在植物抗真菌病害上的作用[J] . 西北农业学报, 2003, 12(3): 96—99.

[33] 黄有凯, 罗曼, 蒋立科, 等. 哈茨木霉对水稻过氧化酶及多酚氧化酶活性的影响[J] . 微生物学通报, 2003, 30(5): 1—4.

[34] BAKER R, LIFSHITZ R. Mechanism of biological control of preemergence damping-off of pea by seed treatment with *Trichoderma* spp [J] . Phytopathology, 1986, 76: 720—725.

[35] Di PIETRO A, LORITO M, HAYES C K, et al. Endochitinase from *Gliocladium virens*; Isolation characterization and synergistic anti-fungal activity in combination with gliotoxin[J] . Phyto Pathology, 1993, 83: 308—313.

[36] JONES R W, HANCOCK J G J. Carbon source control on β -glucanase, chitinase and chitinase from *Trichoderma harzianum*[J] . Gen Microbiol, 1988, 134: 2067—2075.

[37] 焦琮, 路炳声. 康氏木霉制剂对棉花和菜豆幼苗几个生理生化指标的影响[J] . 中国生物防治, 1995, 11(1): 30—32.

[38] ALTOMARE C, NORVE W A, BJORKMAN T, et al. Solubilization of phosphates and micronutrients by the plant growth promoting and biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* Rifai[J] . Appl Environ Microbiol, 1999, 65: 2926—2933.

[39] 刘云龙, 何永宏, 张旭东, 等. 哈茨木霉对辣椒生长的影响[J] . 云南农业大学学报, 2002, 17(4): 1—2.

[40] SIVAKUMAR D, WIJERATNAM R S W, WIJESUNDERA R L G et al. Combined effect of generally regarded as safe (GRAS) compounds and *Trichoderma harzianum* on the control of postharvest diseases of rambutan [J] . Phytoparasitica, 2002, 30(1): 43—51.

Progress in the Biochemical Mechanisms of Biocontrol Effect Research with *Trichoderma*

YU Xin¹, TIAN Shu hui², XU Wen xing¹, LIU Kai qi¹

(1. Department of Food Science, Zhongkai University of Agriculture and Technology, Guangzhou 510225, China; 2. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Taian 271000, China)

Abstract: There were many biochemical mechanisms of the biocontrol effect of *Trichoderma* spp. . For example, it could produce chitinases, β -1, 3 glucanases, proteinases and other extracellular enzymes, which could hydrolyze the cell wall of plant disease fungi, and make the cell wall of fungi release inducer to active the protective reaction of plant. The metabolites had fifth ketone, hard ketone, terpene, amino acid derivatives, trichodermin, gliotoxin, viridin, abtibiotic peptide etc., which were antibiotics. It could produce the induced factor to induce the antibody activity of plant. It could strength the activity of peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and polyphenol oxidase (PPO), to protect the membrane not to be oxidated. It could produce poisonous enzymes or inhibit the growth and reproduction because of the symplastic effect of many mechanisms.

Key words: *Trichoderma* spp. ; biocontrol; biochemical mechanisms