·综述与专论· 生物技术通报 BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2023, 39(2):35-50

木霉菌对根结线虫和孢囊线虫防治机理研究进展

罗宁[1, 2] 焦阳[2] 茆振川[2] 李惠霞[1] 谢丙炎[2]

（1. 甘肃农业大学植物保护学院 甘肃省农作物病虫害生物防治工程实验室，兰州 730070；2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所 农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室，北京 100081）

摘 要： 根结线虫 *Meloidogyne* spp. 和孢囊线虫 *Heterodera* spp. 是分布最广、危害最严重的两类植物病原线虫。它们寄生于植物根部，通过巨型细胞或合胞体获取营养，影响植物生长发育，对农作物造成严重的经济损失。木霉菌 *Trichoderma* spp. 是农业生产中重要的生防资源。近年来，随着环境保护意识的提升，木霉菌作为植物寄生线虫的生防资源越来越受到重视。本文主要从木霉菌对根结线虫和孢囊线虫的生防机制、作用方式、影响因素及存在的问题等方面进行综述，分析木霉菌在生物防治中存在的问题，并对其应用前景进行展望。

关键词： 根结线虫；孢囊线虫；木霉菌；生物防治；互作机制

DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2022-0618

Advances of *Trichoderma* in Controlling Root Knot Nematodes and Cyst Nematodes

LUO Ning[1, 2] JIAO Yang[2] MAO Zhen-chuan[2] LI Hui-xia[1] XIE Bing-yan[2]

（1. *Biocontrol Engineering Laboratory of Crop Diseases and Pests of Gansu Province, College of Plant Protection, Gansu Agricultural University, Lanzhou* 730070; 2. *Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops, Ministry of Agriculture, Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing* 100081）

Abstract: Root-knot nematode（*Meloidogyne* spp.）and cyst nematode（*Heterodera* spp.）are two kinds of plant-parasitic nematodes that are the most agriculturally damaging group of plant-parasitic nematodes worldwide. They infect roots the of the host plant, obtaining nutrition through giant cells or syncytia, affecting plant growth and development, and causing severe economic losses to crops. *Trichoderma* spp. is an important biocontrol resource in agricultural production. With the improvement of environmental protection awareness, *Trichoderma* spp. has recently attracted more and more attention as a biocontrol resource of plant-parasitic nematodes. Here we discussed the biocontrol mechanism, action mode, influencing factors, existing problems, and production application of *Trichoderma* against root-knot nematode and cyst nematode. Finally, we analyzed the issues of *Trichoderma* in biological control and provided insight into their application.

Key words: *Meloidogyne* spp.; *Heterodera* spp.; *Trichoderma* spp.; biological control; interaction mechanism

植物寄生线虫（Plant-parasitic nematodes，PPNs）引起的病害是仅次于真菌病害的第二大类植物病害，在全球范围内由 PPNs 造成农作物产量损失 12.3%，约 1 570 亿美元[1]。据报道，PPNs 现已超过 4 100 多种，其中分布最广、寄主范围最广、危害最严重和研究最多的 PPNs 是根结线虫 *Meloidogyne* spp. 和孢囊线虫 *Heterodera* spp.[2-3]。

根结线虫和孢囊线虫均属于固着型内寄生线

收稿日期：2022-05-17
基金项目：国家重点研发计划（2018YFD0201200，2018YED0201205），国家自然科学基金项目（31760507）
作者简介：罗宁，男，博士研究生，研究方向：植物寄生线虫生物防治；E-mail: 599876126@qq.com
通讯作者：谢丙炎，男，博士，研究员，研究方向：植物病理学；E-mail: xiebingyan@caas.cn；
李惠霞，女，博士，教授，研究方向：植物线虫学；E-mail: lihx@gsau.edu.cn

虫[4]。现已报道的根结线虫有 100 多种，其中最具经济重要性的包括南方根结线虫 *M. incognita*、北方根结线虫 *M. hapla*、花生根结线虫 *M. arenaria*、拟禾本科根结线虫 *M. graminicola*、爪哇根结线虫 *M. javanica*、水稻根结线虫 *M. oryzae* 和象耳豆根结线虫 *M. enterolobii* 等[5–7]。不同种类根结线虫的寄主不同，目前已知的寄主超过 5 500 种植物，包括蔬菜、水果及粮食等作物[8]。重要的孢囊线虫有大豆孢囊线虫 *H. glycines*、禾谷孢囊线虫 *H. avenae*、菲利普孢囊线虫 *H. filipjevi*、甜菜孢囊线虫 *H. schachtii*、玉米孢囊线虫 *H. zeae*、大麦孢囊线虫 *H. hordecalis*、麦类孢囊线虫 *H. latipons* 和马铃薯孢囊线虫 *G. pallida* 等，多数具有寄主专化性，只在特定的植物上寄生，受害严重的作物有大豆、小麦、燕麦、马铃薯、玉米、豌豆、水稻及甜菜等[9–15]。这两类线虫均寄生于植物根系，分别通过在寄生部位形成巨细胞或合胞体而源源不断地获取营养[16]。近年来，随着我国种植制度改革，保护地农业持续发展和粮食主产区连作年限延长，导致这两类线虫病害的发生日趋严重，甚至造成农作物绝产，已成为制约农业安全生产的重要病原物。在生产上，抗病品种和高效低毒杀线剂均比较缺乏，而生物防治具有绿色、药效持久及对环境安全等优点[17]，因此，生防菌防治线虫的研究和开发备受关注。

木霉菌 *Trichoderma* spp. 是一类重要的生防真菌，广泛分布在植物根系生态系统中，维持土壤生态环境中微生物的动态平衡，易于人工培养，可以定殖于植物根系和叶片。研究表明，长枝木霉 *T. longibrachiatum*、棘孢木霉 *T. asperellum*、绿木霉 *T. virens*、哈茨木霉 *T. harzianum* 和深绿木霉 *T. atroviride* 等通过多种生防机制被用于防治根结线虫和孢囊线虫，已在控制线虫繁殖和促进植物生长方面取得较大进展[18–24]。本文围绕木霉菌防治根结线虫和孢囊线虫的研究现状，从生防机制、作用方式及应用展开论述，系统阐述木霉菌防治线虫的研究进展，分析木霉菌生物防治存在的问题，并对未来发展前景进行展望，以期为 PPNs 的有效防治提供依据。

1 木霉菌对线虫的作用机理

木霉菌防治线虫作用机理分为直接作用和间接作用。直接作用是指产生溶解酶、次级代谢产物的毒杀作用、重寄生现象及抗生作用，而间接作用是诱导植物抗性、促生作用和协同拮抗作用，这些生防机理取决于木霉菌株的自身特性[25]（图 1）。

1.1 直接作用机制

1.1.1 重寄生作用 木霉菌重寄生是防治线虫的重要机制之一，包括识别、接触、缠绕、穿透及寄生等过程，木霉菌丝穿透线虫卵壳或幼虫和成虫的角质层并定殖，吸收线虫体内营养，导致线虫死亡[26]。

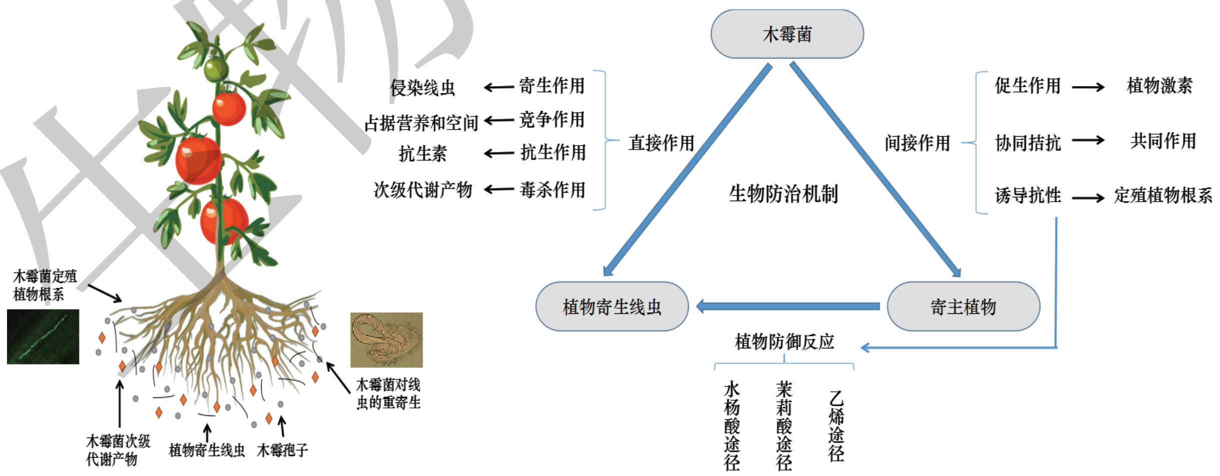

图 1 木霉菌防治植物寄生线虫作用机制示意图

Fig. 1 Schematic diagram of action mechanism of *Trichoderma* spp. against plant-parasitic nematodes

重寄生过程主要受异源三聚体 G 蛋白、cAMP 和 MAPK 基序信号的调控，分泌细胞外几丁质酶、葡聚糖酶、木聚糖酶、纤维素酶及蛋白酶等水解酶，其中几丁质酶和蛋白酶的作用尤为重要，可降解孢囊、卵、幼虫和成虫体壁[27–28]。李磊等[29]研究表明 *T. asperellum* SFC-3 对根结线虫卵寄生率为 78.86%。朱先婷等[30]和陈秀菊等[31]经显微观察，*T. longibrachiatum* 能够寄生南方根结线虫卵和禾谷孢囊线虫孢囊，寄生率分别为 80.45% 和 83.33%，该菌分泌的胞外几丁质酶活性与卵寄生率呈正相关，表明几丁质酶是重寄生的关键因素，该酶有利于菌丝穿透线虫卵壳定殖。Baldoni 等[32]利用诱导剂使 *T. koningiopsis* UFSMQ40 产生含有大量几丁质酶的发酵液，其对南方根结线虫和爪哇根结线虫致死率分别为 90.4% 和 63.2%。Szabó[33]对 *T. harzianum* SZMC 1647 的 *chi18-5* 和 *chi18-12* 基因在木霉菌虫卵寄生过程中的转录活性进行系统研究，与对照相比，*chi18-5* 和 *chi18-12* 基因在寄生过程中表达量显著增加，表明几丁质酶含量增多，可为卵的裂解提供有利条件。

木霉菌重寄生线虫过程涉及各种降解酶的产生和协同分泌。通过测定 *T. harzianum* 与线虫卵互作的 13 个肽酶编码基因表达量，发现编码酸性丝氨酸蛋白酶 pra1、金属内肽酶 p7455、丝氨酸蛋白酶 p5216、天冬氨酸蛋白酶 p6281 和 p9438 共表达，表明这 5 个基因在 *T. harzianum* 寄生线虫卵过程中发挥关键作用[34]。因此，诱导木霉菌 β-1,3- 葡聚糖酶、几丁质酶和蛋白酶的活性提高，可以增强植物对线虫的免疫力[35]。枯草杆菌蛋白酶是丝氨酸蛋白酶家族中的一种酶，可以降解线虫体壁。Lu 等[36]结合 *T. harzianum* 基因组、蛋白组和线虫互作发现，枯草杆菌蛋白酶基因的上游区域富含不同类型、不同数量的顺式元件，说明该基因可能在对不同胁迫的反应中发挥作用。线虫侵染 5 d 后，31 个基因转录增加，10 个基因转录减少，其中 *ThSBT4*、*ThSBT5*、*ThSBT12*、*ThSBT27*、*ThSBT34*、*ThSBT35*、*ThSBT38* 和 *ThSBT40* 表达量显著上调，*ThSBT35* 表达量达到最高值，在降解线虫体壁过程中具有重要作用。此外，由于木霉菌分泌葡萄糖苷酶 NAG1、NAG2 分别作用于胞外和自身细胞壁，主要功能是降解几丁质，因此在重寄生过程中可以保护自身细胞壁不被降解[37]。Chen 等[38]克隆几丁质酶 pachi，构建高溶解度 pachi 融合蛋白，在 24 h 内可以快速降解线虫体壁、角质层和肠道，为高效防治线虫提供新突破口。

1.1.2　毒杀作用　木霉菌产生具有毒杀活性的次级代谢产物直接触杀线虫，是一种重要的直接生防机制[39]。Li 等[40]对黄绿木霉 *T. aureoviride*、苇状木霉 *T. arundinaceum*、脐孢木霉 *T. brevicompactum*、桔绿木霉 *T. citrinoviride*、盖姆斯木霉 *T. gamsii*、多孢木霉 *T. polysporum*、土星孢木霉 *T. saturnisporum*、螺旋木霉 *T. spirale*、奶油木霉 *T. cremeum*、拟康宁木霉 *T. pesudokoningii* 及木素木霉 *T. lignorum* 等 20 种木霉菌的次级代谢产物和活性进行总结分析，非挥发性次级代谢产物有 390 种，其中 wickerol A、harziandione、trichodermin 和 cyclonerodiol 等化合物具有毒杀线虫活性。*T. virens* B3 发酵液对禾谷孢囊线虫毒杀活性较强，杀线率高达 86.2%，该发酵液能够长时间保持良好的稳定性[41]。*T. hamatum* HZ-9 和 *T. virens* HZ-L9 浓度为 10^8 CFU/mL 的孢子悬浮液对大豆孢囊线虫 J2 毒性较强，致死率分别为 83.3% 和 84.2%，并且 *T. hamatum* HZ-9 对南方根结线虫 J2 致死率也达到 58.3%[42]。*T. citrinoviride*、*T. harzianum*、*T. atroviride* 和 *T. koningiopsis* 发酵液对南方根结线虫 J2 有强毒杀作用，致死率均在 85% 以上[43]。Du 等[44]通过测定 *T. longibrachiatum* 次级代谢产物杀线活性结果表明，Trichomide 环二肽对南方根结线虫有中度杀线活性，环烯二醇倍半萜的浓度 200 μg/mL 处理能高效杀死南方根结线虫 J2。

1.1.3　抗生作用　木霉菌对线虫抗生作用是通过分泌拮抗性物质来抑制线虫的生长和繁殖。木霉菌产生多种抗生性次级代谢产物，包括木霉素、胶霉素、绿木霉素、抗菌肽、β-1, 3- 葡聚糖酶、几丁质酶、多肽、聚酮化合物、丁烯酸内酯类、倍半萜庚二酸、萜烯类和一些挥发性物质（碳氢化合物、醇、呋喃、醛、烷烃、烯烃、酯、芳香化合物、杂环化合物和各种萜类）等[45–47]。Contina 等[48]首次报道 GFP 标记的 *T. harzianum* ThzID1-M3 抑制马铃薯孢囊线虫繁殖效果显著，孢囊减退率为 60%。*T. hamatum* HZ-9 和 *T. virens* HZ-L9 发酵液对大豆孢囊线虫卵孵化抑制率分

别为 80.6% 和 79.4%[42]。同种木霉在不同培养基上产生的次级代谢产物对线虫抗生效果不同。*T. viride* 在小麦培养基和固体培养基上产生的次级代谢产物对南方根结线虫卵孵化的抑制率分别为 71.6% 和 67.3%[49]。Baazeem 等[50] 检测和分析 *T. hamatum* FB10 次级代谢产物杀线活性成分，共获得 13 种化学物质，其中 6- 戊基 -α- 吡喃酮对南方根结线虫卵孵化抑制率为 78.26%。

综上所述，木霉菌是分离和提取次级代谢产物的候选菌株，为防治植物病原菌、PPNs 及病原昆虫等提供一种生态、绿色和有效的策略。近年来，利用木霉菌寄生作用、毒杀作用和抗生作用防治根结线虫和孢囊线虫的相关研究见表 1。

1.2 间接作用机制

1.2.1 诱导抗性 诱导抗性是植物受外界因子刺激产生抗逆性的反应。木霉菌定殖植物根系引起生理和代谢的改变，产生多种次级代谢产物作为激发子。目前，木霉菌诱导植物产生抗性的激发子超过 20 种，包括抗毒素、多肽、脂肽、纤维素酶、疏水蛋白、无毒基因蛋白、萜类化合物、酚衍生物、糖苷配基和类黄酮等，这些次级代谢物具备诱导植物防御反应和促进植物生长功能[69-71]。李瑞等[18] 筛选到具有杀线活性生防菌 *T. longibrachiatum* TL16，经 GFP 标记后观测，TL16 可以定殖黄瓜根系，分根法试验表明 TL16 孢子悬浮液能诱导番茄对南方根结线虫的抗性，与对照相比，根结减退率为 55.88%。同样，马玉琴[72] 分根法研究表明，*T. hamatum* T21 能诱导番茄对南方根结线虫产生抗性，根结减退率为 73.17%。谢萌萌[73] 采用 *T. viride*、*T. pesudokoningii* 和长孢木霉 *T. longipile* 的发酵液进行大豆种子包衣，结果表明，这 3 种木霉具有诱导大豆抗大豆孢囊线虫的抗性，孢囊抑制率分别为 34.01%、48.19% 和 58.02%。刘畅[74] 分离 *T. asperellum* CBS 433.97 次级代谢产物得到 9 个化合物，其中苯乙醇、pestalotiopin A、harziandion 及对甲氧基苯乙醇 4 种化合物调控病程相关蛋白基因 *PR4*、*PR1.1*、*LTP-1*、*Glu1*、*Chi1* 和 *P5CS* 上调表达，诱导小麦产生系统抗性。

木霉菌与植物互作增加防御相关酶和物质的合成。*T. hamatum* 可以诱导烟草防御反应相关酶：苯丙氨酸解氨酶（phenylalanine ammonia lyase, PAL）、多酚氧化酶（polyphenol oxidase, PPO）和过氧化物酶（peroxidase, POD）的活性明显提高[75]。Yan 等[76] 用 *T. harzianum* 处理番茄后，对南方根结线虫的防效为 61.88%，进一步研究表明番茄中活性氧（reactive oxygen species, ROS）、超氧化物（superoxide, O_2^-）、过氧化氢（hydrogen peroxide, H_2O_2）和丙二醛（malondialdehyde, MDA）含量显著增加，防御相关基因 *PAL*、*C4H*、*4CL*、*CAD*、*LPO*、*CCOMT*、*Tpx1* 和 *G6PDH* 上调表达，从而诱导番茄对南方根结线虫的防御反应。另有研究表明，*T. atroviride* 对番茄的诱导抗性具有遗传性，F_1 代植株对爪哇根结线虫依然表现出抗性，而 *T. atroviride* 促进生长素诱导活性氧的积累是番茄对南方根结线虫产生抗性的主要途径[23]。相同木霉菌株对不同植物的诱导抗性存在差异。Pocurull 等[27] 研究发现 *T. asperellum* T34 和 *T. harzianum* T22 均能诱导番茄对南方根结线虫产生抗性，但对黄瓜无诱导抗性。在番茄中，T34 和 T22 处理的根结数分别减少 54% 和 48%，并且这种诱导抗性防效与 *Mi-1.2* 抗性基因具有协同作用。Peptaibols 是木霉菌次级代谢产物中的一种线性抗菌肽类物质，具有多种生防活性。Zhao 等[77] 采用来自 *T. pseudokoningii* 的抗菌肽物质 Trichokonins IV 诱导蝴蝶兰产生抗性，POD、PPO、PAL、SOD 和 CAT 的活性均明显增加。疏水蛋白是诱导植物抗性的重要激发子[78]。*T. harzianum* TH33 疏水蛋白 THhyd4 和 THhyd6 可使烟草叶片发生过敏反应，并且烟草植株中的活性氧、酚类物质和胼胝质含量增多，表明这两种疏水蛋白具备诱导烟草产生免疫防御反应功能[79]。

植物诱导抗性主要包括水杨酸（sacyclic acid, SA）、茉莉酸（jasmonic acid, JA）和乙烯（ethylene, ET）等信号传递途径[80-81]。Martınez-Medina 等[81] 研究 *T. harzianum* T78 诱导番茄对南方根结线虫抗性过程中 JA 和 SA 防御途径的作用与时间，结果表明 T78 首先引发 SA 调节的防御反应，限制南方根结线虫侵染番茄根系，然后增强 JA 调节的防御反应，降低南方根结线虫对 JA 依赖性免疫的调节，影响南方根结线虫繁殖力。*T. harzianum* T908 定殖番茄根

表 1　木霉菌防治根结线虫和孢囊线虫进展

Table 1　Advances in *Trichoderma* spp. controlling root-knot nematodes and cyst nematodes

木霉种类 Species name	作用方式 Effect	应用方式 Application method	靶标线虫 Target nematode	寄主植物 Host plant	参考文献 Reference
长枝木霉 *T. longibrachiatum*	寄生 Parasitic	孢子悬浮液 Spore suspension	南方根结线虫 *Meloidogyne incognita* 禾谷孢囊线虫 *Heterodera avenae*	黄瓜 Cucumber 小麦 Wheat	[30–51]
康宁木霉 *T. koningiopsis*	寄生 Parasitic	孢子悬浮液 Spore suspension	南方根结线虫 *M. incognita*	黄瓜 Cucumber	[52]
长枝木霉 *T. longibrachiatum*	拮抗 Antagonistic	孢子悬浮液 Spore suspension	爪哇根结线虫 *M. javanica*	西葫芦 Zucchini	[53]
桔绿木霉 *T. citrinoviride*	拮抗 Antagonistic	过滤发酵液 Culture filtrate	南方根结线虫 *M. incognita*	番茄 Tomato	[54]
绿木霉 *T. virens*	拮抗 Antagonistic	孢子悬浮液 Spore suspension	爪哇根结线虫 *M. javanica*	花生 Peanut	[55]
绿色木霉 *T. viride*	拮抗 Antagonistic	次级代谢产物 Secondary metabolites	南方根结线虫 *M. incognita*	番茄 Tomato	[48]
	毒杀 Toxic	过滤发酵液 Culture filtrate	南方根结线虫 *M. incognita*	黄瓜 Cucumber	[56]
	毒杀 Toxic	过滤发酵液 Culture filtrate	北方根结线虫 *M. hapla*	番茄 Tomato	[57]
	毒杀 Toxic	孢子悬浮液 Spore suspension	大豆孢囊线虫 *H. glycines*	大豆 Soybean	[42]
钩状木霉 *T. hamatum*	毒杀 Toxic	孢子悬浮液 Spore suspension	大豆孢囊线虫 *H. glycines*	大豆 Soybean	[42]
棘孢木霉 *T. asperellum*	拮抗 Antagonistic	菌剂 Preparation	禾谷孢囊线虫 *H. avenae*	小麦 Wheat	[58]
棘孢木霉 *T. asperellum*	寄生 Parasitic	孢子悬浮液 Spore suspension	南方根结线虫 *M. incognita*	番茄 Tomato	[29]
哈茨木霉 *T. harzianum*	拮抗 Antagonistic	孢子悬浮液 Spore suspension	南方根结线虫 *M. incognita* 南方根结线虫 *M. incognita* 象耳豆根结线虫 *M. enterolobii* 马铃薯孢囊线虫 *Globodera pallida* 玉米孢囊线虫 *H. zeae*	番茄 Tomato 黄瓜 Cucumber 番石榴 Guava 马铃薯 Potato 玉米 Maize	[48，59–62]
拟康宁木霉 *T. koningiopsis*	拮抗 Antagonistic	几丁质酶提取物 Chitinase extraction	南方根结线虫 *M. incognita* 爪哇根结线虫 *M. javanica*	-	[32]
白色木霉 *T. album*	拮抗 Antagonistic	孢子悬浮液 Spore suspension	花生根结线虫 *M. arenaria*	马铃薯 Potato	[63]
绿色木霉 *T. viride*	拮抗 Antagonistic	种子处理 Seed treatment	北方根结线虫 *M. hapla*	胡萝卜 Carrot	[64]
木霉菌 *Trichoderma* spp.	拮抗 Antagonistic	孢子悬浮液 Spore suspension	北方根结线虫 *M. hapla*	番茄 Tomato	[65]
木霉菌 *Trichoderma* spp.	拮抗 Antagonistic	种子处理 Seed treatment	南方根结线虫 *M. incognita*	黄瓜 Cucumber	[66]
木霉菌 *Trichoderma* spp.	拮抗 Antagonistic	木霉菌 + 茴香 + 香菜种子粉 *Trichoderma* + fennel + caraway powder	南方根结线虫 *M. incognita*	豌豆 Pea	[22]
木霉菌 *Trichoderma* spp.	拮抗 Antagonistic	木霉菌 + 淡紫拟青霉 *Trichoderma* + *Paecilomyces lilacinus*	爪哇根结线虫 *M. javanica*	菠萝 Pineapple	[67]
木霉菌 *Trichoderma* spp.	拮抗 Antagonistic	木霉菌 + 堆肥 *Trichoderma*+vermicompost	拟禾本科根结线虫 *M. graminicola*	水稻 Rice	[68]

系，增加 *ACO* 基因的转录，激活 ET 的产生和积累，诱导对南方根结线虫的系统获得性抗性（systemic acquired resistance, SAR）[82]。在木霉与拟南芥、番茄和黄瓜互作中，JA、SA 和 ET 含量均有不同程度

的增加，间接提高植物抗性，此过程还与激活几丁质酶、葡聚糖酶活性及植物抗氧化酶系统的抑制有关[69，83–84]。*T. asperellum* DQ-1 灌根处理番茄，茉莉酸和乙烯信号通路基因 *ETR1*、*LOX*1 表达量显著上升，增强番茄抗性[85]。黄佩等[79]基于 *T. harzianum* TH33 代谢组和转录组研究结果显示，疏水蛋白 THhyd6 具有激发子功能，并能诱导 JA 信号途径主要基因（*AOS*、*AOC* 和 *OPR*）和防御反应相关基因上调表达，推测 12-OPDA（12-oxophytodienoate）是信号传递分子，诱导烟草系统抗性。此外，两种新的 α- 酮类化合物 9,12-KODA 和 9,12-KOMA 被鉴定为木霉菌诱导植物系统抗性远距离传导信号[86]。

木霉菌部分挥发性次级代谢产物是诱导植物抗性的重要激发子。*T. harzianum* 和 *T. asperellum* 产生的挥发性物质作为激发子刺激拟南芥诱导抗性相关转录因子 *MYB72* 上调表达，引发 JA 调节的防御反应，然而未阐明挥发物质的主要成分[87]。目前，木霉菌挥发性次级代谢物质与植物互作机制和信号传导途径尚缺乏深入研究。近年来，利用木霉菌诱导抗性防治根结线虫和孢囊线虫的相关研究见表 2。

表 2 木霉菌诱导抗性防治根结线虫和孢囊线虫进展

Table 2 Progress in *Trichoderma* spp. induced resistance against root-knot nematodes and cyst nematodes

木霉种类 Species name	应用方式 Application method	靶标线虫 Target nematode	寄主植物 Host plant	参考文献 Reference
长枝木霉	孢子悬浮液 Spore suspension	南方根结线虫 *M. incognita*	番茄 Tomato	[18, 88–89]
T. longibrachiatum	孢子悬浮液 Spore suspension	大豆孢囊线虫 *H. glycines*	小麦 Wheat	
	木霉菌 + 堆肥 + 芽孢杆菌 *Trichoderma*+ Compost+ *Bacillus*	爪哇根结线虫 *M. javanica*	大豆 Soybean	
钩状木霉 *T. hamatum*	孢子悬浮液 Spore suspension	南方根结线虫 *M. incognita*	番茄 Tomato	[72]
深绿木霉 *T. atroviride*	孢子悬浮液 Spore suspension	爪哇根结线虫 *M. javanica*	番茄 Tomato	[23]
棘孢木霉 *T. asperellum*	商业产品 Commercial products	南方根结线虫 *M. incognita*	番茄 Tomato	[27, 90]
	孢子悬浮液 Spore suspension	爪哇根结线虫 *M. javanica*	番茄 Tomato	
拟康宁木霉 *T. koningiopsis*	种子包衣 Seed coating	大豆孢囊线虫 *H. glycines*	大豆 Soybean	[73]
绿色木霉 *T. viride*	种子包衣 Seed coating	大豆孢囊线虫 *H. glycines*	大豆 Soybean	
长孢木霉 *T. longipile*	种子包衣 Seed coating	大豆孢囊线虫 *H. glycines*	大豆 Soybean	
哈茨木霉 *T. harzianum*	孢子悬浮液 Spore suspension	南方根结线虫 *M. incognita*	番茄 Tomato	[76]

1.2.2 促生作用 木霉菌定殖于植物根部，其中效应蛋白 TVHYDII1 和几丁质结合蛋白（Lys M）编码基因在定殖中过程中发挥重要作用[45，91]。木霉菌通过产生具有促生作用的次级代谢产物，改善植物根系微生物生态平衡、提高营养利用率，促进植物生长，从而间接防治病虫害。目前已报道木霉菌对番茄、黄瓜、辣椒、大豆、花生、水稻、白菜、棉花、甜瓜、小麦和玉米等多种农作物具有促生作用。

木霉菌次级代谢产物是促生作用的重要物质来源。Degani 等[92]通过大田试验表明，*T. asperellum* 和 *T. longibrachiatum* 对玉米有显著促生作用，与对照相比，玉米植株干重增加 12%，株高增加 6%。*T. longibrachiatum* 也能促进种子萌发、小麦和黄瓜幼苗生长，幼苗地上部分和根重量显著高于对照组[49，93]。扈进冬等[94]对 *T. atrovirid* HB20111 的挥发性次级代谢产物分离鉴定，发现代谢产物主要是烯类、醇类和酮类，均可促进小麦幼苗生长。Silva 等[95]收集分析阿兹维多木霉 *T. azevedoi* 挥发性次级代谢产物，研究表明，挥发性有机化合物有 33 种，其中含量最高为酮类化合物，并促进莴苣生长，增加了叶绿素和类胡萝卜素的含量。Estrada-Rivera 等[96]对 *T. atroviride* 的 10 种挥发性次级代谢进行分析，其中 6- 戊基 -2H- 吡喃 -2- 酮（6-pentyl-2H-pyran-2-one，6PP）对拟南芥促生长效果明显，并验证了组蛋白脱乙酰酶 HDA-2 是定殖拟南芥和促进植物生长的必要条件。从 *T. asperellum* 次级代谢产物中分离得到 6 种化合物 Pestalotiopin、Arans-2-anhydromevalonic acid、Harziandione、苯乙醇、麦角甾醇及腺苷，均对苦瓜和小麦有明显的促生作用[70]。*T. harzianum* 次级代谢产物哈茨酸（harzianic acid, HA）和疏水素（HYTLO1）能促进大豆生长，鲜重、干重、侧根数、叶绿素含量、根系活力及可溶性蛋白质均增加，且提高养分吸收率[97–98]。而从 *T. longibrachiatum* 中分离的疏水素（HYTLO1）既能诱导植物产生抗性，也能促进植物生长[99]。梁志怀等[100]通过柱层析和 LC-MS 方法在 *T. harzianum* T2-16 中获得 40 多种化学成分，其中最强活性流分鉴定为十八碳二烯酸甲酯，可以提高水稻种子发芽指数和种子活力指数，提高幅度分别为 9.24% 和 22.42%。Vinale 等[101]首次在 *T. cremeum* 发酵液中分离出酯类化合物 Cremenolide，对番茄幼苗有显著的促生作用。

生长素、脱落酸、乙烯、赤霉素和细胞分裂素等植物生长激素的合成是木霉菌促生作用的主要机制。*T. asperellum* 诱导黄瓜产生生长素、赤霉素和脱落酸促进生长[102]。Contreras 等[103]在 *T. atroviride* 基因组中鉴定了 10 个与生长素生物合成有关的或在信号传导中发挥作用的基因，其中部分基因参与吲哚乙酰胺（indole acetamide, IAM）和吲哚丙酸（indolepro pionic acid, IPA）途径。*T. virens* 和 *T. atroviride* 可以促进拟南芥加速生长、侧根和根毛增多，该过程与生长素、脱落酸、L- 脯氨酸和抗坏血酸含量增加有关[104]。*T. asperellum* 处理的番茄幼苗高度、茎粗、可溶性糖含量和对有效氮的吸收率显著增加，番茄激素信号转导相关基因 *JAR1*、*MYC2*、*NPR1*、*PR1* 和 *GH3* 表达量明显上调[105]。另有研究表明 *T. asperellum* 可以使白杨的木聚糖酶基因上调表达，促生作用显著[106]。*T. harzianum* 通过增强琥珀酸脱氢酶和葡萄糖 -6- 磷酸脱氢酶活性分别调控三羧酸循环（tricarboxylic acid cycle, TAC）和戊糖磷酸途径（hexose monophophate pathway, HMP）促进番茄生长[107]。Guo 等[108–109]研究 *T. viride* Tv-1511 与拟南芥、薄荷互作发现，丝裂原活化蛋白激酶（MPK6）和质膜 H^+-ATPase 调控 *T. viride* Tv-1511 定殖拟南芥叶片及促进拟南芥生长，而 MAPK 和 NADPH 氧化酶负责调控定殖薄荷根部和促进生长。

木霉菌产生酸性物质可溶解土壤中的难溶性微量元素，为植物提供更多的营养。*T. asperellum* 能将土壤中难溶性磷酸盐转化为有效磷，促进黄瓜吸收利用[103]。*T. koningiopsis* 在高 pH 胁迫下产生溶解不溶性磷酸三钙的有机酸，同时在干旱胁迫下也能产生碱性磷酸酶以增溶磷，提高植物对养分的利用率[110]。李瑞霞等[111]研究发现 *T. guizhouens* 在不同培养基上可以产生螯合剂、植酸酶和 Fe^{3+} 还原酶，其中产生的螯合剂高达 56%，活化土壤中难溶元素，促进植物吸收。通过土壤酶活性的测定，*T. harzianum* 可增强磷酸酶和脲酶活性，同时也提高 N 和 P 元素的转化率，可有效缓解连作障碍[112]。*T. longibrachiatum* 处理土壤可促进玉米生长，土壤蔗糖酶和脲酶分别提高了 516.35% 和 37.04%，并增加玉米根际土壤的真菌丰富度和多样性[113]。

众多试验已验证木霉菌对植物有促进生长的效果，但在复杂的大田生产条件下，木霉菌促进植物生长作用机制尚需更系统的研究。近年来，木霉菌促生作用的相关研究见表 3。

1.2.3　协同拮抗作用　协同拮抗是指 2 种及 2 种以上生防机制顺序或同时作用的现象。由于不同菌株自身特性存在差异，生防作用机制侧重点也不同。通过分析比对 *T. harzianum*、*T. afroharzianum* 和 *T. guizhouense* 基因组发现，存在一系列编码碳水化合物活性酶基因（*CAZYmes*），这些基因不仅参与调控次级代谢产物产生，也参与寄生、腐生降解、生物防治和拮抗作用，多种机制共存，具有协同增效作用[118]。木霉菌不同种类之间、木霉与其他拮抗物质间均存在协同拮抗作用。*T. asperellum* 和有效霉素 A 联合使用的防治效果显著提高，且有效霉素 A 对木霉菌生防效果没有影响[119]。刘晓宇等[120]研究 *T. citrinovirid* Snef1910 和噻唑膦复配施用对南方根结线虫防效为 68.00%，增产率为 76.50%，与空白对照差异显著。

2　木霉菌对线虫防治效果的影响因素

近年来，虽然木霉菌防治线虫的研究取得较大进展，但在生产应用中的生防效果不甚理想。在大田生产条件下，多种生物因素和非生物因素影响木霉菌对线虫的防治效果。

2.1　生物因素

生物因素是指与木霉菌相互作用的各种线虫和有直接或间接影响的植物。木霉菌的生防效果与线虫种类、线虫发育阶段、寄主植物品种密不可分。*T.*

表 3 木霉菌促生作用研究进展

Table 3 Advances in the growth promoting effect of *Trichoderma* spp.

木霉种类 Species name	应用方式 Application method	作用 Function	寄主植物 Host plant	参考文献 Reference
深绿木霉 *T. atrovirid*	次级代谢产物 Secondary metabolites	诱导早期植物生长 Induce early plant growth	小麦 Wheat	[94]
阿兹维多木霉 *T. azevedoi*	次级代谢产物 Secondary metabolites	提高叶绿素、类胡萝卜素含量和促进生长 Increase chlorophyll, carotenoids and promote growth	莴苣 Lettuce	[95]
哈茨木霉 *T. harzianum*	次级代谢产物 Secondary metabolites	提高种子发芽指数和种子活力指数 Improve seed germination index and seed vigor index	水稻 Rice	[100, 112]
	孢子悬浮液 Spore suspension	提高土壤脲酶和磷酸酶活性，提高 N 和 P 利用率 Increase soil urease and phosphatase activities, improve N and P utilization	甜瓜 Melon	
奶油木霉 *T. cremeum*	次级代谢产物 Secondary metabolites	诱导早期植物生长 Induce early plant growth	番茄 Tomato	[101]
棘孢木霉 *T. asperellum*	孢子悬浮液 Spore suspension	诱导产生生长素、赤霉素和脱落酸，促进生长 Induce the production of IAA, GA, ABA and promote growth	黄瓜 Cucumber	[102]
长枝木霉 *T. longibrachiatum*	孢子悬浮液 Spore suspension	促进生长，提高根际土壤养分和土壤酶活性 Promote growth, increase soil nutrients and soil enzyme activities in rhizosphere	玉米 Maize	[113]
贵州木霉 *T. guizhouense*	孢子悬浮液 Spore suspension	提高根系密度，促进生长；扩大根细胞壁，增加定殖 Enhance root density and promote growth; expand root cell walls, and increase root colonization	黄瓜 Cucumber	[114]
土星孢木霉 *T.saturnisporum*	孢子悬浮液 Spore suspension	增产，促进生长 Increase production and promote growth	甜瓜 Melon	[115]
拟康宁木霉 *T. koningiopsis*	孢子悬浮液 Spore suspension	加速种子萌发，提高种子活力 Accelerate seed germination, and increase seed vigor	西瓜 Watermelon	[116]
绿色木霉 *T. viride*	孢子悬浮液 Spore suspension	增产，促进生长 Increase production and promote growth	黄瓜 Cucumber	[117]

hamatum HZ-9 对大豆孢囊线虫 J2 和南方根结线虫 J2 的致死率存在差异，分别为 83.3% 和 58.3%[42]。段玉玺等[121]测定 *T. hamatum* Senf85 发酵液对大豆孢囊线虫和根结线虫的毒力作用，发酵原液处理 24 h 对两种线虫的校正死亡率分别为 93.40% 和 98.12%。线虫发育阶段是影响防治效果的关键因素之一。通过研究大豆孢囊线虫田间侵染动态结果，大豆孢囊线虫早期第 1 代发生量最大，是生物防治的最佳时期，防治效果更好[122]。寄主植物对不同线虫的抗感性直接影响木霉菌的防治效果。Khan 等[123]在 3 个烟草品种（RK-18 P8、RK-26 P3 和 RK-12 P3）中研究了 *T. harzianum* 对南方根结线虫的防治效果，结果表明 3 个烟草品种由于对南方根结线虫抗感性不同，防治效果均有差异，其中品种 RK-12 P3 根结数最少。此外，植物－线虫－木霉菌互作会使植物产生激素、代谢产物、蛋白质及多糖等影响线虫侵染，间接地影响木霉菌的生防效果[124]。

2.2 非生物因素

非生物因素包括环境条件、土壤质地、制剂浓度、施用方式及人为干预等[125–126]。木霉菌次级代谢产物合成基因是成簇排列，簇内基因表达受外界条件刺激影响，不同条件产生的次级代谢产物种类存在差异[127]。经 *T. afroharzianum* T22 处理的番茄植株在 25℃下表现出更强的诱导抗性[128]。木霉菌制剂浓度直接影响防治效果。*T. hamatum* HZ-9 和 *T. virens* HZ-L9 对大豆孢囊线虫的防治效果随制剂浓度的增加而上升，当浓度为 10^9 CFU/mL 时，对孢囊抑制率为 87.5% 和 88.3%，与对照相比，根内 J2 数量分别减少 81.3% 和 80.8%[42]。土壤酸碱性、土壤中

腐生真菌群落和线虫基数等都会影响真菌对南方根结线虫卵和幼虫的寄生率[129]。陈立杰等[130]研究发现连作两年大豆后，大豆孢囊线虫基数由 93.6 上升到 355.5，为生物防治效果提出巨大挑战。木霉菌制剂与其他生防菌、有机肥等共同施用均能提高线虫的防治效果。不同施用方式的生防效果各不相同。马玉琴等[131]通过测定 *T. hamatum* 和不同生防菌剂复配施用的防治南方根结线虫，其中与淡紫拟青霉、短芽孢杆菌、有机肥共同处理的防效最高，为 59.3%。*T. citrinovirid* 孢子粉分别与生物炭和麦麸混用能够提高对南方根结线虫的防治效果，分别为 77.40% 和 58.76%[132]。此外，人为干预是影响木霉对线虫防治效果的重要因素。干旱、半干旱地区大田灌溉会降低木霉菌剂有效成分含量和缩短药效期，同时防治其他病虫害所使用的化学药剂等也影响木霉菌剂的生防效果。

因此，木霉制剂的研究和推广，需要深入研究不同木霉菌、PPNs 和寄主植物之间的互作机制，明确靶标位点，科学、高效及绿色的应用木霉菌。

3 问题与展望

随着全球对生态环境、农业可持续发展、食物安全及人类健康等问题的日益重视，化学防治污染环境、残留多，生物防治优势更加明显，已成为全球植保领域的研究重点。

尽管木霉菌在农业生产中具有广阔的应用前景，但在生物防治线虫方面依然存在一些问题。问题主要有：(1) 田间防治效果稳定性较差，药效期短，易受外界因素影响；(2) 成本高；(3) 木霉菌次级代谢活性物质的产生与调控机制缺乏系统研究。

为了促进农业绿色、可持续发展和木霉菌的高效利用，今后应在以下几个方面深入研究：(1) 广泛挖掘、筛选防治效果稳定且适应环境能力强的菌株；(2) 利用分子生物学技术和基因编辑对木霉菌进行遗传改良，构建活性物质产量高的菌株，同时研究最佳剂型，增强木霉菌抵御环境胁迫的能力，减小外界因子对生防效果的影响；(3) 探索木霉菌剂和生物农药复配使用模式，改变植物根际微生物群落结构，延长药效期；(4) 基于基因组学、代谢组学、蛋白组学和生物信息学联合分析，系统研究木霉菌与植物、线虫的互作机理；(5) 筛选生防活性高的次级代谢产物，明确合成途径的调控机理，促使其工业化生产，降低成本。

参 考 文 献

[1] Singh S, Singh B, Singh AP. Nematodes: a threat to sustainability of agriculture [J]. Procedia Environ Sci, 2015, 29: 215-216.

[2] Jones JT, Haegeman A, Danchin EGJ, et al. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology [J]. Mol Plant Pathol, 2013, 14 (9): 946-961.

[3] 邓苗苗，郭晓黎. 植物响应寄生线虫侵染机制的研究进展 [J]. 生物技术通报，2021, 37 (7): 25-34.
Deng MM, Guo XL. Research progress on plants responses to parasitic nematodes infection [J]. Biotechnol Bull, 2021, 37 (7): 25-34.

[4] Sato K, Kadota Y, Shirasu K. Plant immune responses to parasitic nematodes [J]. Front Plant Sci, 2019, 10: 1165.

[5] Onkendi EM, Kariuki GM, Marais M, et al. The threat of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Africa: a review [J]. Plant Pathol, 2014, 63 (4): 727-737.

[6] 韩冰洁，张立君，张建君. 作物根结线虫病防治研究进展 [J]. 长江蔬菜，2021 (22): 44-48.
Han BJ, Zhang LJ, Zhang JJ. Research progress on control of root-knot nematode disease in crops [J]. J Chang Veg, 2021 (22): 44-48.

[7] Karuri HW, Olago D, Neilson R, et al. A survey of root knot nematodes and resistance to *Meloidogyne incognita* in sweet potato varieties from Kenyan fields [J]. Crop Prot, 2017, 92: 114-121.

[8] Verma A, Lee C, Morriss S, et al. The novel cyst nematode effector protein 30D08 targets host nuclear functions to alter gene expression in feeding sites [J]. New Phytol, 2018, 219 (2): 697-713.

[9] 罗宁，李惠霞，郭静，等. 甘肃省陇东南大豆孢囊线虫的发生和分布 [J]. 植物保护，2019, 45 (3): 165-169.
Luo N, Li HX, Guo J, et al. Occurrence and distribution of *Heterodera glycines* in southeast of Gansu Province [J]. Plant Prot, 2019, 45 (3): 165-169.

[10] Sekimoto S, Hisai J, Iwahori H. First report of the sugar beet cyst nematode, *Heterodera schachtii*, on *Brassica* sp. in Japan [J]. Plant Dis, 2019, 103 (6): 1433.

[11] Toor MD, Rehman FUR, Adnan M, et al. Cyst nematode and its

impacts on soybean and potato: a review [J] . Acta Scientific Biotechnology, 2021, 2 (2) : 17-22.

[12] 刘荣荣 , 王暄 , 李红梅 , 等 . 河南省小麦主产区菲利普孢囊线虫与禾谷孢囊线虫发生情况调查[J]. 植物保护 , 2017, 43(5): 157-163.

Liu RR, Wang X, Li HM, et al. Survey of the occurrence of *Heterodera filipjevi* and *H. avenae* on wheat in main growing area in Henan Province [J] . Plant Prot, 2017, 43 (5) : 157-163.

[13] Cui JK, Zhou B, Jiao YJ, et al. First report of *Heterodera Zeae* on maize (*Zea mays*) in Henan Province, China [J] . Plant Dis, 2020, 104 (7) : 2031.

[14] Cui JK, Huang WK, Peng H, et al. A new pathotype characterization of Daxing and Huangyuan populations of cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in China [J] . J Integr Agric, 2015, 14 (4) : 724-731.

[15] 高丙利 . 植物线虫综合治理概论 [M] . 北京 : 中国农业科学技术出版社 , 2021.

Gao BL. Introduction to integrated nematode management [M] . Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2021.

[16] 彭德良 . 植物线虫病害 : 我国粮食安全面临的重大挑战 [J] . 生物技术通报 , 2021, 37 (7) : 1-2.

Peng DL. Plant nematode diseases: serious challenges to China' s food security [J] . Biotechnol Bull, 2021, 37 (7) : 1-2.

[17] 罗宁 , 刘永刚 , 李惠霞 , 等 . 不同杀线剂对大豆孢囊线虫病的防治效果 [J] . 陕西农业科学 , 2020, 66 (1) : 10-14.

Luo N, Liu YG, Li HX, et al. Control effects of different nematicides on soybean cyst nematode [J] . Shaanxi J Agric Sci, 2020, 66 (1) : 10-14.

[18] 李瑞 , 李惠霞 , 谢丙炎 , 等 . 长枝木霉菌株 TL16 防治南方根结线虫的作用机理 [J] . 植物保护学报 , 2020, 47 (2) : 384-393.

Li R, Li HX, Xie BY, et al. The control mechanism of fungus *Trichoderma longibrachiatum* TL16 against root-knot nematode *Meloidogyne incognita* [J] . J Plant Prot, 2020, 47 (2) : 384-393.

[19] Lafta A, Kasim A. Effect of nematode-trapping fungi, *Trichoderma harzianum* and *Pseudomonas fluorescens* in controlling *Meloidogyne* spp [J] . Plant Arch, 2019, 19 (1) : 1163-1168.

[20] Sharon E, Chet I, Spiegel Y. Improved attachment and parasitism of *Trichoderma* on *Meloidogyne javanica in vitro* [J] . Eur J Plant Pathol, 2009, 123 (3) : 291-299.

[21] Temitope AE, Patrick AA, Abiodun J, et al. *Trichoderma asperellum* affects *Meloidogyne incognita* infestation and development in *Celosia argentea* [J] . Open Agric, 2020, 5 (1) : 778-784.

[22] El-Nagdi WMA, Youssef MMA, El-Khair HA, et al. Effect of certain organic amendments and *Trichoderma* species on the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, infecting pea (*Pisum sativum* L.) plants [J] . Egypt J Biol Pest Control, 2019, 29: 75.

[23] de Medeiros HA, de Araújo Filho JV, de Freitas LG, et al. Tomato progeny inherit resistance to the nematode *Meloidogyne javanica* linked to plant growth induced by the biocontrol fungus *Trichoderma atroviride* [J] . Sci Rep, 2017, 7: 40216.

[24] Al-Hazmi AS, TariqJaveed M. Effects of different inoculum densities of *Trichoderma harzianum* and *Trichoderma viride* against *Meloidogyne javanica* on tomato [J] . Saudi J Biol Sci, 2016, 23 (2) : 288-292.

[25] Köhl J, Kolnaar R, Ravensberg WJ. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy [J] . Front Plant Sci, 2019, 10: 845.

[26] Kubicek CP, Herrera-Estrella A, Seidl-Seiboth V, et al. Comparative genome sequence analysis underscores mycoparasitism as the ancestral life style of *Trichoderma*[J]. Genome Biol, 2011, 12(4): R40.

[27] Pocurull M, Fullana AM, Ferro M, et al. Commercial formulates of *Trichoderma* induce systemic plant resistance to *Meloidogyne incognita* in tomato and the effect is additive to that of the mi-1.2 resistance gene [J] . Front Microbiol, 2020, 10: 3042.

[28] Li J, Zou CG, Xu JP, et al. Molecular mechanisms of nematode-nematophagous microbe interactions: basis for biological control of plant-parasitic Nematodes [J] . Annu Rev Phytopathol, 2015, 53: 67-95.

[29] 李磊 , 赵俊杰 , 刘莹莹 , 等 . 高效根结线虫生防真菌筛选及其性能研究 [J] . 生物学杂志 , 2021, 38 (6) : 70-74, 81.

Li L, Zhao JJ, Liu YY, et al. Screening and performance of high-efficiency root-knot nematode biocontrol fungi [J] . J Biol, 2021, 38 (6) : 70-74, 81.

[30] 朱先婷 , 赵洋 , 王凯 , 等 . 寄生于南方根结线虫卵的长梗木霉几丁质酶基因 *TlChi46* 的克隆 [J] . 植物病理学报 , 2016, 46 (1) : 72-83.

Zhu XT, Zhao Y, Wang K, et al. Cloning of a novel chitinase gene *TlChi46* from *Trichoderma longibrachiatum* parasitizing on *Meloidogyne incognita* eggs［J］. Acta Phytopathol Sin, 2016, 46（1）: 72-83.

［31］陈秀菊，坚晋卓，李惠霞，等. 2 株真菌的鉴定及对禾谷孢囊线虫的防治效果［J］. 华南农业大学学报，2020, 41（1）: 108-115.

Chen XJ, Jian JZ, Li HX, et al. Identification of two fungi strains and their control effects to cereal cyst nematode［J］. J South China Agric Univ, 2020, 41（1）: 108-115.

［32］Baldoni DB, Antoniolli ZI, Mazutti MA, et al. Chitinase production by *Trichoderma koningiopsis* UFSMQ40 using solid state fermentation［J］. Braz J Microbiol, 2020, 51（4）: 1897-1908.

［33］Szabó M, Csepregi K, Gálber M, et al. Control plant-parasitic nematodes with *Trichoderma* species and nematode-trapping fungi: the role of chi18-5 and chi18-12 genes in nematode egg-parasitism［J］. Biol Control, 2012, 63（2）: 121-128.

［34］Szabó M, Urbán P, Virányi F, et al. Comparative gene expression profiles of *Trichoderma harzianum* proteases during *in vitro* nematode egg-parasitism［J］. Biol Control, 2013, 67（3）: 337-343.

［35］Yang YX, Wu CQ, Ahammed GJ, et al. Red light-induced systemic resistance against root-knot nematode is mediated by a coordinated regulation of salicylic acid, jasmonic acid and redox signaling in watermelon［J］. Front Plant Sci, 2018, 9: 899.

［36］Lu XM, Liang YH, Deng X, et al. Comprehensive analysis of subtilase gene family and their responses to nematode in *Trichoderma harzianum*［Preprint］. 2020. DOI: 10.20944/preprints202010.0403.v1.

［37］Gruber S, Seidl-Seiboth V. Self versus non-self: fungal cell wall degradation in *Trichoderma*［J］. Microbiology（Reading）, 2012, 158（Pt 1）: 26-34.

［38］Chen L, Jiang H, Cheng QP, et al. Enhanced nematicidal potential of the chitinase pachi from *Pseudomonas aeruginosa* in association with Cry21Aa［J］. Sci Rep, 2015, 5: 14395.

［39］王秀娟，张树武，徐秉良. 木霉菌对植物寄生线虫防治作用机制［J］. 中国生物防治学报，2022, 38（1）: 133-139.

Wang XJ, Zhang SW, Xu BL. Control mechanism of *Trichoderma* against plant parasitic Nematodes［J］. Chin J Biol Control, 2022, 38（1）: 133-139.

［40］Li MF, Li GH, Zhang KQ. Non-volatile metabolites from *Trichoderma* spp［J］. Metabolites, 2019, 9（3）: 58.

［41］李通，毛维兴，薛应钰，等. 绿色木霉 B3 菌株发酵液杀线活性分析及其稳定性测定［J］. 西北农业学报，2019, 28（9）: 1535-1542.

Li T, Mao WX, Xue YY, et al. Evaluation of stability and nematicidal activity in the fermentation broth of *Trichoderma atroviride* B3［J］. Acta Agric Boreali Occidentalis Sin, 2019, 28（9）: 1535-1542.

［42］田忠玲. 大豆孢囊线虫生防真菌的筛选、鉴定及应用基础研究［D］. 杭州：浙江大学，2016.

Tian ZL. Isolation, identification and application of fungal biocontrol agents to *Heterodera glycines*［D］. Hangzhou: Zhejiang University, 2016.

［43］姚美玲. 杀线虫真菌的筛选鉴定及胶霉毒素的初步分离［D］. 沈阳：沈阳农业大学，2018.

Yao ML. Screening and identification of nematicidal fungi and preliminary separation of gliotoxin［D］. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2018.

［44］Du FY, Ju GL, Xiao L, et al. Sesquiterpenes and cyclodepsipeptides from marine-derived fungus *Trichoderma longibrachiatum* and their antagonistic activities against soil-borne pathogens［J］. Mar Drugs, 2020, 18（3）: 165.

［45］Guzmán-Guzmán P, Alemán-Duarte MI, Delaye L, et al. Identification of effector-like proteins in *Trichoderma* spp. and role of a hydrophobin in the plant-fungus interaction and mycoparasitism［J］. BMC Genet, 2017, 18（1）: 16.

［46］Hermosa R, Cardoza RE, Rubio MB, et al. Secondary metabolism and antimicrobial metabolites of *Trichoderma*［M］//Biotechnology and biology of *Trichoderma*. Amsterdam: Elsevier, 2014: 125-137.

［47］Alfiky A, Weisskopf L. Deciphering *Trichoderma*-plant-pathogen interactions for better development of biocontrol applications［J］. J Fungi（Basel）, 2021, 7（1）: 61.

［48］Contina JB, Dandurand LM, Knudsen GR. Use of GFP-tagged *Trichoderma harzianum* as a tool to study the biological control of the potato cyst nematode *Globodera pallida*［J］. Appl Soil Ecol, 2017, 115: 31-37.

［49］Khan RAA, Najeeb S, Mao ZC, et al. Bioactive secondary metabolites from *Trichoderma* spp. against phytopathogenic bacteria and root-knot nematode［J］. Microorganisms, 2020, 8（3）: 401.

［50］Baazeem A, Almanea A, Manikandan P, et al. *In vitro* antibacterial, antifungal, nematocidal and growth promoting activities of *Trichoderma hamatum* FB10 and its secondary metabolites［J］. J Fungi（Basel）, 2021, 7（5）: 331.

［51］Zhang SW, Gan YT, Xu BL. Biocontrol potential of a native species of *Trichoderma longibrachiatum* against *Meloidogyne incognita*［J］. Appl Soil Ecol, 2015, 94: 21-29.

［52］Sreenayana B, Vinodkumar S, Nakkeeran S, et al. Multitudinous potential of *Trichoderma* species in imparting resistance against *F. oxysporum* f.sp. *cucumerinum* and *Meloidogyne incognita* disease complex［J］. J Plant Growth Regul, 2022, 41（3）: 1187-1206.

［53］Sokhandani Z, Moosavi MR, Basirnia T. Optimum concentrations of *Trichoderma longibrachiatum* and cadusafos for controlling *Meloidogyne javanica* on zucchini plants［J］. J Nematol, 2016, 48（1）: 54-63.

［54］Fan HY, Yao ML, Wang HM, et al. Isolation and effect of *Trichoderma citrinoviride* Snef1910 for the biological control of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*［J］. BMC Microbiol, 2020, 20（1）: 299.

［55］Elkelany U, Hammam M, El-Nagdi W, et al. Field application of *Trichoderma* spp. for controlling the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* in peanut plants［J］. Egypt J Agronematology, 2021, 20（2）: 85-100.

［56］翟明娟, 李登辉, 马玉琴, 等. 绿色木霉菌株 Tvir-6 对黄瓜根结线虫的防治效果研究［J］. 中国蔬菜, 2017（10）: 67-72.

Zhai MJ, Li DH, Ma YQ, et al. Studies on biocontrol effect of *Trichoderma viride* tvir-6 against root knot nematode on cucumber［J］. China Veg, 2017（10）: 67-72.

［57］刘霆, 王莉, 段玉玺, 等. 绿色木霉对北方根结线虫的作用［J］. 江西农业大学学报, 2007, 29（4）: 566-569.

Liu T, Wang L, Duan YX, et al. Effects of *Trichoderma viride* on egg hatching and juvenile mortality of *Meloidogyne halpa*［J］. Acta Agric Univ Jiangxiensis, 2007, 29（4）: 566-569.

［58］王继雯, 李磊, 刘莹莹, 等. 棘孢木霉 SFC-3 菌剂对小麦生理生化特性及小麦孢囊线虫的影响［J］. 植物保护, 2021, 47（5）: 52-57.

Wang JW, Li L, Liu YY, et al. Effects of *Trichoderma asperellum* SFC-3 agent on wheat physiological and biochemical characteristics and wheat cyst nematode［J］. Plant Prot, 2021, 47（5）: 52-57.

［59］Khan MR, Ahmad I, Ahamad F. Effect of pure culture and culture filtrates of *Trichoderma* species on root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* infesting tomato［J］. Indian Phytopathol, 2018, 71（2）: 265-274.

［60］Jindapunnapat K, Chinnasri B, Kwankuae S. Biological control of root-knot Nematodes（*Meloidogyne enterolobii*）in guava by the fungus *Trichoderma harzianum*［J］. J Dev Sustain Agric, 2013, 8: 110-118.

［61］Mehta SK, Baheti BL, Nama C P, et al. Eco-safe management of maize cyst nematode, *Heterodera zeae* infecting maize（*Zea mays* L.）［J］. Current Nematology, 2015, 26（12）: 45-49.

［62］张雅静, 宋美燕, 张怡静, 等. 兼防黄瓜根腐病和根结线虫病的淡紫拟青霉和哈茨木霉的筛选［J］. 生物技术通报, 2021, 37（2）: 40-50.

Zhang YJ, Song MY, Zhang YJ, et al. Identification of *Purpureocillium lilacinum* and *Trichoderma harzianum* strains for simultaneously controlling cucumber root rot and root-knot nematode diseases［J］. Biotechnol Bull, 2021, 37（2）: 40-50.

［63］Abd-El-Khair H, El-Nagdi WMA. Field application of bio-control agents for controlling fungal root rot and root-knot nematode in potato［J］. Arch Phytopathol Plant Prot, 2014, 47（10）: 1218-1230.

［64］Nagachandrabose S. Liquid bioformulations for the management of root-knot nematode, *Meloidogyne hapla* that infects carrot［J］. Crop Prot, 2018, 114: 155-161.

［65］Braithwaite M, Clouston A, Minchin R, et al. The density-dependent effect of initial nematode population levels on the efficacy of *Trichoderma* as a bio-nematicide against *Meloidogyne hapla* on tomato［J］. Australas Plant Pathol, 2016, 45（5）: 473-479.

［66］Mohammed RKA, Khan MR. Management of root-knot nematode in cucumber through seed treatment with multifarious beneficial microbes in polyhouse under protected cultivation［J］. Indian Phytopathol, 2021, 74（4）: 1035-1043.

［67］Kiriga AW, Haukeland S, Kariuki GM, et al. Effect of *Trichoderma* spp. and *Purpureocillium lilacinum* on *Meloidogyne javanica* in commercial pineapple production in Kenya［J］. Biol Control, 2018, 119: 27-32.

［68］Kumar D, Khilari K, Kumar N, et al. Integrated disease management of rice root knot nematode（*Meloidogyne graminicola*）through organic amendments, *Trichoderma* spp. and Carbofuran［J］. J Pharmacogn Phytochem, 2017, 6: 2509-2515.

［69］Morán-Diez E, Rubio B, Domínguez S, et al. Transcriptomic response of *Arabidopsis thaliana* after 24 h incubation with the biocontrol fungus *Trichoderma harzianum* [J]. J Plant Physiol, 2012, 169 (6): 614-620.

[70] Wu Q, Sun RY, Ni M, et al. Identification of a novel fungus, *Trichoderma asperellum* GDFS1009, and comprehensive evaluation of its biocontrol efficacy [J]. PLoS One, 2017, 12 (6): e0179957.

[71] Chen SC, Ren JJ, Zhao HJ, et al. *Trichoderma harzianum* improves defense against *Fusarium oxysporum* by regulating ROS and RNS metabolism, redox balance, and energy flow in cucumber roots [J]. Phytopathology, 2019, 109 (6): 972-982.

[72] 马玉琴. 钩状木霉对根结线虫的生物防治作用研究[D]. 北京：中国农业科学院, 2017.

Ma YQ. The mechanisms and effect of *Trichoderma hamatum* against root-knot nematode [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2017.

[73] 谢萌萌. 诱导大豆抗胞囊线虫和灰斑病的生物种衣剂研制及其生防机制研究 [D]. 沈阳：沈阳农业大学, 2019.

Xie MM. Study on the development of biological seed coating agent for inducing soybean resistance cyst nematode and gray spot disease and its biocontrol mechanism [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2019.

[74] 刘畅. 棘孢木霉 CBS 433.97 次级代谢产物分离及其生物活性分析 [D]. 宜昌：三峡大学, 2021.

Liu C. Isolation and bioactivity analysis of secondary metabolites from *Trichoderma asperellum* CBS 433.97 [D]. Yichang: China Three Gorges University, 2021.

[75] 王学坚, 刘子仪, 张体坤, 等. 钩状木霉 (*Trichoderma hamatum* YMF1.00247) 促进烟草生长及其诱导抗性研究 [J]. 云南大学学报：自然科学版, 2020, 42 (6): 1230-1236.

Wang XJ, Liu ZY, Zhang TK, et al. A study on the growth-promoting and resistance induction of *Trichoderma hamatum* YMF1.00247 on tobacco [J]. J Yunnan Univ Nat Sci Ed, 2020, 42 (6): 1230-1236.

[76] Yan YR, Mao Q, Wang YQ, et al. *Trichoderma harzianum* induces resistance to root-knot nematodes by increasing secondary metabolite synthesis and defense-related enzyme activity in *Solanum lycopersicum* L [J]. Biol Control, 2021, 158: 104609.

[77] Zhao PB, Ren AZ, Dong P, et al. The antimicrobial peptaibol trichokonin IV promotes plant growth and induces systemic resistance against *Botrytis cinerea* infection in moth orchid [J]. J Phytopathol, 2018, 166 (5): 346-354.

[78] Yu CJ, Dou K, Wang SQ, et al. Elicitor hydrophobin Hyd1 interacts with Ubiquilin1-like to induce maize systemic resistance [J]. J Integr Plant Biol, 2020, 62 (4): 509-526.

[79] 黄佩. 哈茨木霉 TH33 疏水蛋白的异源表达及诱导烟草防御反应 [D]. 北京：中国农业科学院, 2020.

Huang P. Heterologous expression hydrophobins of *Trichoderma harzianum* TH33 and induction of tobacco defense response [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2020.

[80] Poveda J, Abril-Urias P, Escobar C. Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: *Trichoderma*, mycorrhizal and endophytic fungi [J]. Front Microbiol, 2020, 11: 992.

[81] Martínez-Medina A, Fernandez I, Lok GB, et al. Shifting from priming of salicylic acid to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita* [J]. New Phytol, 2017, 213 (3): 1363-1377.

[82] Leonetti P, Zonno MC, Molinari S, et al. Induction of SA-signaling pathway and ethylene biosynthesis in *Trichoderma harzianum* treated tomato plants after infection of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* [J]. Plant Cell Rep, 2017, 36 (4): 621-631.

[83] Rubio MB, Quijada NM, Pérez E, et al. Identifying beneficial qualities of *Trichoderma parareesei* for plants [J]. Appl Environ Microbiol, 2014, 80 (6): 1864-1873.

[84] Yuan M, Huang YY, Ge WN, et al. Involvement of jasmonic acid, ethylene and salicylic acid signaling pathways behind the systemic resistance induced by *Trichoderma longibrachiatum* H9 in cucumber [J]. BMC Genomics, 2019, 20 (1): 144.

[85] Wang R, Chen D, Khan RAA, et al. A novel *Trichoderma asperellum* strain DQ-1 promotes tomato growth and induces resistance to gray mold caused by *Botrytis cinerea* [J]. FEMS Microbiol Lett, 2021, 368 (20): fnab140.

[86] Wang KD, Gorman Z, Huang PC, et al. *Trichoderma virens* colonization of maize roots triggers rapid accumulation of 12-oxophytodienoate and two alpha-ketols in leaves as priming agents of induced systemic resistance [J]. Plant Signal Behav, 2020, 15 (9): 1792187.

[87] Martínez-Medina A, van Wees SCM, Pieterse CMJ. Airborne signals from *Trichoderma* fungi stimulate iron uptake responses in roots resulting in priming of jasmonic acid-dependent defences in shoots of *Arabidopsis thaliana* and *Solanum lycopersicum* [J] . Plant Cell Environ, 2017, 40 (11) : 2691-2705.

[88] Miamoto A, Silva MTRE, Dias-Arieira CR, et al. Alternative products for *Pratylenchus brachyurus* and *Meloidogyne javanica* management in soya bean plants [J] . J Phytopathol, 2017, 165 (10) : 635-640.

[89] Zhang SW, Gan YT, Ji WH, et al. Mechanisms and characterization of *Trichoderma longibrachiatum* T6 in suppressing nematodes (*Heterodera avenae*) in wheat [J] . Front Plant Sci, 2017, 8: 1491.

[90] Sharon E, Chet I, Bar-Eyal M. Biocontrol of root-knot nematodes by *Trichoderma*-modes of action [J] . IOBC/WPRS Bulletin, 2009, 42: 159-163.

[91] Contreras-Cornejo HA, Macías-Rodríguez L, Del-Val E, et al. Ecological functions of *Trichoderma* spp. and their secondary metabolites in the rhizosphere: interactions with plants [J] . FEMS Microbiol Ecol, 2016, 92 (4) : fiw036.

[92] Degani O, Rabinovitz O, Becher P, et al. *Trichoderma longibrachiatum* and *Trichoderma asperellum* confer growth promotion and protection against late wilt disease in the field [J] . J Fungi (Basel) , 2021, 7 (6) : 444.

[93] Zhang SW, Xu BL, Gan YT. Seed treatment with *Trichoderma longibrachiatum* T6 promotes wheat seedling growth under NaCl stress through activating the enzymatic and nonenzymatic antioxidant defense systems [J] . Int J Mol Sci, 2019, 20 (15) : 3729.

[94] 扈进冬 , 隋丽娜 , 李玲 , 等 . 深绿木霉 HB20111 产挥发性物质及其功能分析 [J] . 植物保护 , 2021, 47 (5) : 58-63, 117.
Hu JD, Sui LN, Li L, et al. Identification and functional analysis of volatile organic compounds from *Trichoderma atroviride* HB20111 [J] . Plant Prot, 2021, 47 (5) : 58-63, 117.

[95] da Silva LR, Valadares-Inglis MC, Peixoto GHS, et al. Volatile organic compounds emitted by *Trichoderma azevedoi* promote the growth of lettuce plants and delay the symptoms of white mold [J] . Biol Control, 2021, 152: 104447.

[96] Estrada-Rivera M, Rebolledo-Prudencio OG, Pérez-Robles DA, et al. *Trichoderma* histone deacetylase HDA-2 modulates multiple responses in *Arabidopsis* [J] . Plant Physiol, 2019, 179 (4) : 1343-1361.

[97] Marra R, Lombardi N, D' Errico G, et al. Application of *Trichoderma* strains and metabolites enhances soybean productivity and nutrient content [J] . J Agric Food Chem, 2019, 67 (7) : 1814-1822.

[98] Zhang FL, Chen C, Zhang F, et al. *Trichoderma harzianum* containing 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase and chitinase improved growth and diminished adverse effect caused by *Fusarium oxysporum* in soybean [J] . J Plant Physiol, 2017, 210: 84-94.

[99] Guzmán-Guzmán P, Porras-Troncoso MD, Olmedo-Monfil V, et al. *Trichoderma* species: versatile plant symbionts [J] . Phytopathology, 2019, 109 (1) : 6-16.

[100] 梁志怀 , 张屹 , 吕刚 , 等 . 哈茨木霉 T2-16 发酵产物中抗菌促长活性物质的初步研究 [C] . 病虫害绿色防控与农产品质量安全 , 2015, 592.
Liang ZH, Zhang Y, Lv G, et al. Preliminary study on antibacterial and growth promoting substances in fermentation products of *Trichoderma harzianum* T2-16 [C] . Green prevention and control of diseases and insect pests and quality and safety of agricultural products, 2015, 592.

[101] Vinale F, Strakowska J, Mazzei P, et al. Cremenolide, a new antifungal, 10-member lactone from *Trichoderma cremeum* with plant growth promotion activity [J] . Nat Prod Res, 2016, 30 (22) : 2575-2581.

[102] Zhao L, Zhang YQ. Effects of phosphate solubilization and phytohormone production of *Trichoderma asperellum* Q1 on promoting cucumber growth under salt stress [J] . J Integr Agric, 2015, 14 (8) : 1588-1597.

[103] Contreras-Cornejo HA, Macías-Rodríguez L, Alfaro-Cuevas R, et al. *Trichoderma* spp. Improve growth of *Arabidopsis* seedlings under salt stress through enhanced root development, osmolite production, and Na^+ elimination through root exudates [J] . Mol Plant Microbe Interact, 2014, 27 (6) : 503-514.

[104] Ruocco M, Lanzuise S, Lombardi N, et al. Multiple roles and effects of a novel *Trichoderma* hydrophobin [J] . Mol Plant Microbe Interact, 2015, 28 (2) : 167-179.

[105] Yu ZY, Wang ZY, Zhang YZ, et al. Biocontrol and growth-promoting effect of *Trichoderma asperellum* TaspHu1 isolate

from *Juglans mandshurica* rhizosphere soil［J］. Microbiol Res, 2021, 242: 126596.

［106］Guo RT, Ji SD, Wang ZY, et al. *Trichoderma asperellum* xylanases promote growth and induce resistance in poplar［J］. Microbiol Res, 2021, 248: 126767.

［107］Bharti MK, Sharma AK, Pandey AK, et al. Physiological and biochemical basis of growth suppressive and growth promotory effect of *Trichoderma* strains on tomato plants［J］. Natl Acad Sci Lett, 2012, 35（5）: 355-359.

［108］Guo K, Sui YH, Li Z, et al. *Trichoderma viride* tv-1511 colonizes *Arabidopsis* leaves and promotes *Arabidopsis* growth by modulating the MAP kinase 6-mediated activation of plasma membrane H^+-ATPase［J］. J Plant Growth Regul, 2020, 39（3）: 1261-1276.

［109］Guo K, Sui YH, Li Z, et al. Colonization of *Trichoderma viride* Tv-1511 in peppermint（*Mentha* × *piperita* L.）roots promotes essential oil production by triggering ROS-mediated MAPK activation［J］. Plant Physiol Biochem, 2020, 151: 705-718.

［110］Tandon A, Fatima T, Anshu, et al. Phosphate solubilization by *Trichoderma koningiopsis*（NBRI-PR5）under abiotic stress conditions［J］. J King Saud Univ Sci, 2020, 32（1）: 791-798.

［111］李瑞霞，陈巍，蔡枫，等. 贵州木霉 NJAU4742 生物有机肥对番茄种植的影响［J］. 南京农业大学学报，2017, 40（3）: 464-472.

Li RX, Chen W, Cai F, et al. Effects of *Trichoderma*-enriched biofertilizer on tomato plant growth and fruit quality［J］. J Nanjing Agric Univ, 2017, 40（3）: 464-472.

［112］李正洲，丁绪，赖茅田，等. 外施木霉对甜瓜土壤酶活性的影响［J］. 黑龙江农业科学，2021（12）: 53-57.

Li ZZ, Ding X, Lai MT, et al. Effects of *Trichoderma* on soil enzyme activity with different stage［J］. Heilongjiang Agric Sci, 2021（12）: 53-57.

［113］祝静，于存. 长枝木霉菌肥对玉米生长、土壤肥力和根际微生物的影响［J］. 生物技术通报，2022, 38（4）: 230-241.

Zhu J, Yu C. Effects of *Trichoderma longibrachiatum* on maize growth, soil fertility and rhizosphere microorganism［J］. Biotechnol Bull, 2022, 38（4）: 230-241.

［114］Meng XH, Miao YZ, Liu QM, et al. TgSWO from *Trichoderma guizhouense* NJAU4742 promotes growth in cucumber plants by modifying the root morphology and the cell wall architecture［J］. Microb Cell Fact, 2019, 18（1）: 148.

［115］Fernando D, Milagrosa S, Francisco C, et al. Biostimulant activity of *Trichoderma saturnisporum* in melon（*Cucumis melo*）［J］. HortScience, 2018, 53（6）: 810-815.

［116］尤佳琪，杨红娟，朱丽华，等. 拟康宁木霉 T-51 促进西瓜种子萌发效果［J］. 北方园艺，2020（18）: 25-31.

You JQ, Yang HJ, Zhu LH, et al. Effects of watermelon seed germination promotion by *Trichoderma koningiopsis* T-51［J］. North Hortic, 2020（18）: 25-31.

［117］霍雪雪，王庆玲，张豪，等. 绿色木霉 Tv-1511 对黄瓜的促生增产作用及防病效果［J］. 南京农业大学学报，2022, 45（3）: 553-561.

Huo XX, Wang QL, Zhang H, et al. Effect of *Trichoderma viride* Tv-1511 on growth promotion and yield increase of cucumber and disease control［J］. J Nanjing Agric Univ, 2022, 45（3）: 553-561.

［118］Fanelli F, Liuzzi VC, Logrieco AF, et al. Genomic characterization of *Trichoderma atrobrunneum*（*T. harzianum* species complex）ITEM 908: insight into the genetic endowment of a multi-target biocontrol strain［J］. BMC Genomics, 2018, 19（1）: 662.

［119］Wu Q, Zhang LD, Xia H, et al. Omics for understanding synergistic action of validamycin A and *Trichoderma asperellum* GDFS1009 against maize sheath blight pathogen［J］. Sci Rep, 2017, 7: 40140.

［120］刘晓宇，王媛媛，范海燕，等. 桔绿木霉 Snef1910 联合噻唑膦防治根结线虫减施增效研究［J］. 沈阳农业大学学报，2020, 51（6）: 755-761.

Liu XY, Wang YY, Fan HY, et al. Application of *Trichoderma* citrinovirid Snef1910 in reducing application and increasing efficiency of fosthiazate against tomato root knot nematode disease［J］. J Shenyang Agric Univ, 2020, 51（6）: 755-761.

［121］段玉玺，靳莹莹，王胜君，等. 生防菌株 Snef85 的鉴定及其发酵液对不同种类线虫的毒力［J］. 植物保护学报，2008, 35（2）: 132-136.

Duan YX, Jin YY, Wang SJ, et al. Identification of biocontrol strain Snef85 and virulence of fermented broth on different Nematodes［J］. J Plant Prot, 2008, 35（2）: 132-136.

［122］罗宁，李惠霞，刘永刚，等. 甘肃陇东大豆孢囊线虫田间侵染动态［J］. 植物保护，2022, 48（2）: 214-219, 231.

Luo N, Li HX, Liu YG, et al. Field infection dynamics of soybean cyst nematode in east of Gansu Province［J］. Plant Prot, 2022, 48（2）: 214-219, 231.

［123］Khan M, Haque Z. Soil application of *Pseudomonas fluorescens* and *Trichoderma harzianum* reduces root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, on tobacco［J］. Phytopathol Mediterr, 2011, 50: 257-266.

［124］徐文，黄媛媛，黄亚丽，等. 木霉－植物互作机制的研究进展［J］. 中国生物防治学报，2017, 33（3）: 408-414.
Xu W, Huang YY, Huang YL, et al. Advances on mechanism of *Trichoderma*-plant interaction［J］. Chin J Biol Control, 2017, 33（3）: 408-414.

［125］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.
You JQ, Wu MD, Li GQ. Application and mechanism of *Trichoderma* in biological control of plant disease［J］. Chin J Biol Control, 2019, 35（6）: 966-976.

［126］李登辉，翟明娟，史倩倩，等. 南方根结线虫 Me3 毒性与非毒性群体对寄主趋向性和侵染能力的比较［J］. 植物病理学报，2018, 48（1）: 128-136.
Li DH, Zhai MJ, Shi QQ, et al. Comparison of the chemotaxis and the infection ability of Me3 virulent and avirulent populations of *Meloidogyne incognita* to host root［J］. Acta Phytopathol Sin, 2018, 48（1）: 128-136.

［127］Shenouda ML, Cox RJ. Molecular methods unravel the biosynthetic potential of *Trichoderma* species［J］. RSC Adv, 2021, 11（6）: 3622-3635.

［128］di Lelio I, Coppola M, Comite E, et al. Temperature differentially influences the capacity of *Trichoderma* species to induce plant defense responses in tomato against insect pests［J］. Front Plant Sci, 2021, 12: 678830.

［129］Forghani F, Hajihassani A. Recent advances in the development of environmentally benign treatments to control root-knot nematodes［J］. Front Plant Sci, 2020, 11: 1125.

［130］陈立杰，朱艳，刘彬，等. 连作和轮作对大豆胞囊线虫群体数量及土壤线虫群落结构的影响［J］. 植物保护学报，2007, 34（4）: 347-352.
Chen LJ, Zhu Y, Liu B, et al. Influence of continuous cropping and rotation on soybean cyst nematode and soil nematode community structure［J］. J Plant Prot, 2007, 34（4）: 347-352.

［131］马玉琴，魏偲，茆振川，等. 生防型菌肥对黄瓜生长及根结线虫病的影响［J］. 中国农业科学，2016, 49（15）: 2945-2954.
Ma YQ, Wei C, Mao ZC, et al. Effects of bioorganic fertilizers with compound microbes on cucumber and root-knot nematode［J］. Sci Agric Sin, 2016, 49（15）: 2945-2954.

［132］王海明. 防控南方根结线虫的木霉菌肥研制［D］. 沈阳：沈阳农业大学，2020.
Wang HM. Development of *Trichoderma citrinoviride* biocontrol manure against *Meloidogyne incognita*［D］. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020.

（责任编辑　朱琳峰）