



专论与综述

## 食用菌与木霉菌互作机制研究进展

马晓龙<sup>1,2</sup> 王刚正<sup>1</sup> 樊晓琳<sup>1</sup> 边银丙<sup>\*1</sup>

1 华中农业大学应用真菌研究所 湖北 武汉 430070

2 武汉市农业科学院蔬菜研究所 湖北 武汉 430345

**摘要:** 在食用菌生产中木霉菌不仅污染食用菌培养料, 而且感染其菌丝体和子实体, 常造成巨大的经济损失。本文综述了食用菌与木霉菌互作的形态学特征和生物化学基础, 介绍了食用菌抗病性遗传及抗性机制研究现状, 提出了未来宿主与病原菌互作机制研究的方向。

**关键词:** 木霉菌, 食用菌, 互作机制

## Interaction between edible fungi and *Trichoderma* spp.: a review

MA Xiao-Long<sup>1,2</sup> WANG Gang-Zheng<sup>1</sup> FAN Xiao-Lin<sup>1</sup> BIAN Yin-Bing<sup>\*1</sup>

1 Institute of Applied Mycology, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China

2 Institute of Vegetable Wuhan, Academy of Agricultural Science, Wuhan, Hubei 430345, China

**Abstract:** In mushroom cultivation industry, *Trichoderma* spp. not only pollutes the mushroom substrate but also infects mycelia and fruiting bodies causing a dramatic loss in economy. In this paper, the morphology characteristics and biochemistry basis of the interaction mechanism between *Trichoderma* spp. and edible fungi are summarized, the research advances of the disease resistance inheritance and mechanism on edible fungi are discussed, and the problems of the interaction mechanism between the host and pathogens that should be researched in the future are suggested.

**Keywords:** *Trichoderma* spp., Edible fungi, Interaction mechanism

木霉属真菌(*Trichoderma* spp.)是食用菌绿霉病害的主要侵染源, 常见的有绿木霉(*T. cf. virens* Von Arx)、长枝木霉(*T. longibrachiatum* Rifai)、哈茨木霉(*T. harzianum* Rifai)、深绿木霉(*T. atrovide* Karsten)、棘孢木霉(*T. asperellum* Samuels, Lieckf & Nirenberg)等<sup>[1-3]</sup>。目前通过分子序列以及一个种对应一种形态的方法确定的木霉菌种类约为 252 个<sup>[4]</sup>。木霉菌的菌丝体较为纤细, 生长速度快, 产孢能力

强, 能在多种有机质上生活。木霉菌能产生吡喃酮类、抗菌肽、几丁质酶等<sup>[5-7]</sup>一系列具有抑制活性、降解细胞壁等功能的次级代谢产物和降解酶类, 溶解宿主细胞壁, 是一种重要的植物病害生防菌<sup>[8]</sup>。

在食用菌菌丝的营养生长阶段, 哈茨木霉、深绿木霉、多孢木霉 [*T. polysporum* (Louk:Fr.) Rifai]、绿色木霉(*T. viride* Pers. ex Fr.)通常能感染

**Foundation item:** China Agriculture Research System (CARS-20)

**\*Corresponding author:** E-mail: bianyb.123@163.com

**Received:** 03-04-2018; **Accepted:** 04-07-2018; **Published online:** 26-07-2018

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-20)

**\*通信作者:** E-mail: bianyb.123@163.com

收稿日期: 2018-04-03; 接受日期: 2018-07-04; 网络首发日期: 2018-07-26

香菇菌棒, 它们是一类致病性极强的竞争性杂菌, 是造成香菇 [*Lentinula edodes* (Berk.) Pegler] 产量下降、品质降低的主要原因之一<sup>[9-12]</sup>。早在 20 世纪 80 年代, 欧洲和北美等地双孢蘑菇 [*Agaricus bisporus* (Lange) Sing] 栽培农场暴发了由哈茨木霉菌引起的流行性病害, 菇床上的菌丝体及子实体被严重感染, 造成了重大的经济损失<sup>[13-14]</sup>。

## 1 食用菌与木霉菌互作的形态学特征

目前研究食用菌与木霉菌互作的形态学方法包括: (1) 观察食用菌与木霉菌互作前后的菌落形态变化, 两者之间是否产生明显的拮抗线, 以及是否分泌某些特殊物质; (2) 显微观察互作前后两种菌丝之间是否存在缠绕、刺吸等行为; (3) 测定互作前后菌丝生长速度的变化, 观察培养物是否受到对峙物相关代谢产物的抑制。

### 1.1 拮抗反应与抑制生长

在众多竞争性及侵染性杂菌中, 木霉菌比香菇菌丝的生长速度快 3-5 倍<sup>[12]</sup>, 对温度、pH 及逆境的适应能力更强<sup>[15]</sup>。香菇菌丝与哈茨木霉在对峙培养时, 菌丝交界处通常产生棕褐色拮抗线, 两者的相互作用包括空间和营养的竞争, 涉及到抗生素和胞外酶类物质分泌及化学干扰<sup>[16]</sup>。在香菇与哈茨木霉菌丝体相互接触区域, 扫描电镜观察到香菇菌丝细胞壁表面由光滑变为崎岖粗糙, 菌丝体变粗肿胀, 菌丝形态变化显著<sup>[15]</sup>。

在麦秆培养基上, 哈茨木霉与香菇菌丝在相互进行拮抗的过程中, 香菇菌丝分泌的锰过氧化物还原酶活性降低, 对峙培养后香菇菌丝的生长速度显著降低<sup>[17]</sup>。木霉菌分泌的一些细胞壁降解酶类和醚溶性的中性抗真菌物质, 抑制了香菇菌丝的生长<sup>[18-19]</sup>。Krupke 等<sup>[20]</sup>发现, 侵占木霉 (*Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum*) 的次生代谢产物对双孢蘑菇棕色品种菌丝生长有较低的抑制作用, 而对白色品种菌丝生长有较强的抑制作用, 推测不同色泽双孢蘑菇品种对木霉菌的抗性存在显著差异性。吴晓金等<sup>[21]</sup>通过对峙试验发

现, 木霉菌对香菇的侵染能力较强, 而对侧耳类食用菌的侵染能力表现出菌株间的特异性。

Savoie 等<sup>[22]</sup>将哈茨木霉分泌的代谢产物作用于双孢蘑菇、香菇、平菇 [*Pleurotus ostreatus* (Jacq.:Fr.) Quél.] 不同菌株的菌丝体中, 发现部分香菇、平菇菌株对溶壁酶具有一定耐受性, 将它们从添加有溶壁酶的培养基中转接到无溶壁酶的培养基时, 菌丝能恢复生长, 作者认为哈茨木霉的代谢产物能诱导香菇、平菇菌丝体产生相应的自我防御反应。

### 1.2 菌丝缠绕与重寄生

木霉菌在与宿主真菌对峙培养的过程中会对宿主菌丝进行相关缠绕行为。Chet 等<sup>[23]</sup>和 Labudova 等<sup>[24]</sup>观察到木霉菌的菌丝对宿主菌丝进行缠绕后, 会产生类似附着胞的结构, 同时分泌具有活性的细胞壁降解酶, 有利于其侵入到宿主菌丝体中并利用宿主菌丝体的营养继续生长。通常木霉菌与宿主真菌在菌丝刚接触时便发生菌丝缠绕现象, 而某些木霉菌菌丝在侵入到宿主菌丝体内才发生缠绕现象。Dennis 等<sup>[25]</sup>研究发现, 木霉菌菌丝缠绕宿主真菌存在 3 种不同方式: (1) 木霉菌菌丝上产生大量短的分枝菌丝, 紧密缠绕在宿主菌丝体上; (2) 木霉菌菌丝直接缠绕在宿主菌丝体上; (3) 木霉菌菌丝以锯齿状或波浪状方式沿着宿主菌丝体表面生长, 同时产生短的分枝缠绕在宿主菌丝体上。

扫描电镜观察发现, 哈茨木霉菌丝通过缠绕、产生钩状分枝缠绕及形成附着胞这 3 种方式作用于宿主菌丝。在哈茨木霉与宿主菌丝互作时, 能观察到在宿主菌丝上存在哈茨木霉分泌相关细胞壁降解酶类的作用位点, 以及哈茨木霉菌丝刺吸宿主菌丝留下的孔洞。在互作过程中哈茨木霉产生的 1,3-β-D 葡萄糖苷酶和几丁质酶的活性均高于其单独培养时的酶活性<sup>[26]</sup>。Ridout 等<sup>[27]</sup>也证实木霉菌分泌的 1,3-β-D 葡萄糖苷酶、几丁质酶等多种胞外酶在降解宿主真菌细胞壁中起到了关键

作用。

Wang 等<sup>[28]</sup>通过扫描电镜观察到哈茨木霉对香菇菌丝存在缠绕现象。在哈茨木霉、深绿木霉、长枝木霉的作用下,香菇菌丝体表面由光滑变粗糙,并且出现了肿胀或破裂的现象。在双孢蘑菇与侵占木霉菌丝的互作过程中,Abubaker 等<sup>[29]</sup>没有观察到木霉菌菌丝刺吸双孢蘑菇菌丝的现象,说明不同种类的食用菌在与木霉菌互作过程中其菌丝的状态可能不尽相同。

## 2 食用菌与木霉菌互作的生化基础

木霉菌能产生几丁质酶、 $\beta$ -葡聚糖苷酶、蛋白酶等一系列水解酶类降解食用菌菌丝的细胞壁,对食用菌菌丝生长造成不利影响。目前在食用菌与木霉菌相互作用的生化基础研究中,一是检测菌丝互作前后两类真菌产生胞外酶种类及其酶活性;二是检测互作前后两者代谢产物种类和分泌数量的变化。

### 2.1 食用菌与木霉菌互作中产生的胞外酶及其相互作用

香菇分泌的木质纤维素酶不仅能降解聚合态的木质素分子,同时也在抵御木霉菌攻击中发挥了重要作用。香菇与木霉菌在菌丝对峙培养中,其胞外酶的表达水平均发生了显著改变。在香菇菌丝液体培养过程中,加入木霉菌菌丝或其培养液会导致香菇菌丝漆酶表达量的升高<sup>[30]</sup>。Flores 等<sup>[31]</sup>在平菇、双孢蘑菇与木霉菌对峙培养过程中也检测到漆酶表达量升高的这一现象。

Savoie 等<sup>[30]</sup>研究表明,虽然木霉菌分泌的代谢产物能诱导香菇菌丝分泌大量的漆酶,但是木霉菌菌丝较其代谢产物能更加刺激香菇菌丝产生应激反应,据检测香菇漆酶活性能提高 3-20 倍。Ohmasa 等<sup>[32]</sup>研究发现香菇与木霉菌对峙过程中产生的拮抗反应与香菇分泌漆酶也具有一定的相关性。

Williams 等<sup>[33]</sup>研究发现,侵占木霉菌产生的解聚酶能水解双孢蘑菇菌丝体的细胞壁,同时产生大

量胰凝乳蛋白酶和类胰蛋白酶。进一步研究发现,侵占木霉菌与双孢蘑菇在菌丝互作时能产生 5 种几丁质酶,其中分子量约 122 kD 的 N-乙酰葡糖胺酶活性最高,几乎所有双孢蘑菇菌株都会产生分子量为 96 kD 的 N-乙酰葡糖胺酶,棕色品种比白色品种产生的分子量为 96 kD 的 N-乙酰葡糖胺酶含量更多,该酶可能在抵抗侵占木霉菌的过程中起到了重要的作用<sup>[34-35]</sup>。

Qiu 等<sup>[36]</sup>研究发现经过高温胁迫后,糙皮侧耳产生的胞外分泌产物能够促进侵占木霉菌丝的生长和分生孢子的萌发,从而提高侵占木霉菌对糙皮侧耳的侵染能力。Qiu 等<sup>[37]</sup>也同时观察到高温胁迫后的糙皮侧耳菌丝能吸附更多的木霉菌分生孢子,从而更有效地诱导木霉菌细胞壁降解酶类的产生。

木霉菌在与香菇菌丝对峙培养中同样会产生多种胞外酶,其中几丁质酶、昆布多糖酶和蛋白酶在木霉菌重寄生作用中起到非常重要的作用<sup>[38-39]</sup>。当哈茨木霉菌与香菇进行对峙培养时,哈茨木霉菌分泌的  $\beta$ -1,3 糖苷酶和几丁质酶含量水平显著升高<sup>[18]</sup>。另有研究表明,木霉菌在受到温度、含水量和重金属等因子作用时,这些胞外酶的活性也会发生显著变化<sup>[40-42]</sup>。

在香菇与木霉菌属真菌 (*T. aureoviride*、*T. harzianum*、*T. viride*) 进行对峙培养时,香菇能诱导木霉菌表达 N-乙酰- $\beta$ -氨基葡萄糖苷酶和昆布多糖酶,在液体培养条件下也能观察到类似的现象。在香菇菌丝与木霉菌丝刚接触时,由于受到木霉菌胞外酶的抑制作用,其漆酶和锰过氧化物酶的活性会显著降低,而香菇菌丝仅在受到木霉菌代谢产物的作用下,其漆酶表达量反而会显著提升<sup>[43]</sup>。Savoie 等<sup>[17]</sup>研究发现香菇菌丝与哈茨木霉菌丝在麦秸培养基上对峙培养 2-3 周时,香菇菌丝分泌的  $\beta$ -甘露糖苷酶和漆酶活性会升高,但锰过氧化物酶的活性却在降低。哈茨木霉菌在受到昆布多糖的诱导时,至少产生了 7 种胞外内切

$\beta$ -1,3-葡聚糖酶<sup>[44]</sup>。一些特定的蛋白水解酶在木霉菌重寄生过程中的作用也已经被研究<sup>[45-46]</sup>。

在以香菇菌丝体或子实体为唯一碳源的培养基中, 哈茨木霉表现出较高的细胞壁降解活性, 这些细胞壁降解酶活性与香菇菌丝受哈茨木霉感染的损伤程度具有明显相关性<sup>[47]</sup>。

## 2.2 食用菌和木霉菌产生的拮抗物质及其相互作用

木霉属真菌普遍能产生抗真菌物质和溶菌酶, 它们在木霉菌致病性中起到了关键性作用。Ishikawa 等<sup>[18]</sup>的研究表明, 将木霉菌产生的中性抗真菌物质加入到培养基中, 香菇菌丝胞外酶活性显著提升。木霉菌能产生一种肽类抗菌素, 在 0.6 mg/L 浓度时能抑制香菇 50% 担孢子萌发, 而在 6 mg/L 浓度时抑制香菇菌丝生长<sup>[48]</sup>。例如多孢木霉产生的抗菌物质 Trichopolyns I 和 Trichopolyns II 能抑制香菇菌丝的呼吸及生长<sup>[49]</sup>。

侵占木霉能在双孢蘑菇培养料及覆土层产生大量绿色分生孢子, 对双孢蘑菇的生长造成严重危害<sup>[50]</sup>, 其产生的甲基异香豆素衍生物对双孢蘑菇菌丝是具有毒性的, 能抑制双孢蘑菇菌丝的生长<sup>[20]</sup>。Mumpuni 等<sup>[51]</sup>研究表明, 由不同生理小种的哈茨木霉菌株引起的双孢蘑菇病害的严重程度是不同的, 哈茨木霉 3 个生理小种(Th1、Th2、Th3) 中 Th1、Th3 型的致病力最强, 它们对双孢蘑菇菌丝的抑制作用也是具有差异的, 其中 Th1、Th3 型的抑制作用超过 Th2 型。双孢蘑菇菌丝发酵液能抑制 Th1、Th3 型哈茨木霉的生长, 却能刺激 Th2 型哈茨木霉的生长。该文作者对哈茨木霉感染双孢蘑菇的过程也进行了详细的解释, 认为双孢蘑菇代谢产物对 Th2 型哈茨木霉生长的刺激作用以及 Th2 型哈茨木霉对双孢蘑菇较低的抑制作用, 有助于双方在双孢蘑菇培养料上的共同生长。当双方在培养料中的定殖数量达到最大化时, 其竞争关系朝着更有利于 Th2 型哈茨木霉的方向发展, Th2 型哈茨木霉产生的大量绿色分生孢子导致病害流行, 同时抑制双孢蘑菇菌丝形成子实体, 最终导致

双孢蘑菇产量的显著降低。

Dennis 等<sup>[52]</sup>研究表明, 一些木霉菌的菌丝尖端能产生可扩散的抗菌素。当这些木霉菌与宿主真菌相距 3 mm-5 mm 时, 木霉菌产生的非挥发性物质抑制宿主真菌菌丝向前生长和菌丝尖端发生形态上的变化, 最终导致宿主真菌菌丝停止生长。一些产生抗菌素的木霉菌菌株会诱导宿主菌丝细胞质液泡化和凝聚化, 在某些情形下导致宿主菌丝体的断裂。Komatsu 等<sup>[53]</sup>研究发现, 在里氏木霉菌丝滤液的作用下香菇菌丝的细胞质也会发生类似现象。

Tokimoto 等<sup>[54]</sup>研究发现, 香菇菌丝能产生 6 种直链醇抵抗多孢木霉的侵染, 其中 Sub3、Sub6 这两种类型是在受到木霉菌侵染后才产生的。在以葡萄糖为碳源的培养基中, 香菇菌丝受多孢木霉攻击后产生的 6 种直链醇含量高于以木糖为碳源的培养基。同时 Tokimoto 等研究发现, 利用木霉菌的代谢产物也能特异地诱导香菇菌丝产生 Sub3、Sub6 这两种类型的直链醇, 作者将香菇菌丝产生的这类化合物命名为“真菌防御素”。

## 3 食用菌抗病性的遗传及抗病机制研究

目前食用菌抗病性遗传及抗病机制研究主要集中在双孢蘑菇、平菇、香菇等少数主栽食用菌, 涉及到群体遗传抗性水平检测和互作蛋白组学的相关研究。

### 3.1 香菇抗木霉菌能力的遗传

Tokimoto 等<sup>[55]</sup>研究表明, 香菇对木霉菌的抗性是可以遗传的。他们以抗性菌株和非抗性菌株作为亲本, 通过单核体进行杂交配对, 能获得高抗的双核体菌株, 证实抗性相对于非抗性是显性遗传的, 高抗性的香菇菌株具有产生更多抗真菌物质的能力。

从目前的研究来看, 除了遗传因素外, 食用菌对木霉菌的抗性受温度的影响最大。例如曹现涛等<sup>[10]</sup>研究表明, 高温胁迫引起香菇菌丝抵抗哈茨木霉能力的下降, 最终导致香菇菌棒腐烂病的发

生。Qiu 等<sup>[37]</sup>将糙皮侧耳菌丝在 32、36、40 °C 高温处理 2 d, 然后分别与侵占木霉进行对峙培养, 显微镜观察发现高温胁迫后的糙皮侧耳菌丝能吸附更多木霉菌的分生孢子, 从而造成对侵占木霉抗性的降低。

### 3.2 双孢蘑菇抗病能力的遗传

在双孢蘑菇抗病能力的遗传上, 国内外学者从分子水平上初步挖掘了一些与双孢蘑菇抗病相关的基因。Abubaker 等<sup>[29]</sup>研究表明, 双孢蘑菇棕色品种对侵占木霉的抗性高于白色品种, 白色品种比棕色品种更容易诱导侵占木霉 *ech42* 基因、 $\beta$ -1,3 葡聚糖酶基因和 *prb1* 基因的高水平表达。

Sjaarda 等<sup>[56]</sup>将侵占木霉的代谢产物作用于双孢蘑菇不同品种的菌丝体, 检测双孢蘑菇 *lcc1* 和 *lcc2* 基因表达量, 发现 *lcc2* 基因在木霉菌代谢产物作用下表达量显著提升; 对该基因进行了 RNA 干扰发现, 经过 RNA 干扰后转化子中 *lcc2* 基因表达量下降, 转化子对侵占木霉代谢产物更敏感, 表明 *lcc2* 基因在棕色品种抗侵占木霉中发挥了重要作用。

Fu 等<sup>[57]</sup>研究了双孢蘑菇 28 个菌株对湿泡病 (*Mycogone perniciosa*) 的抗性, 发现其中 10 个野生菌株具有较强的抗性, 8 个栽培菌株高度感病。开发出了 17 对 SSR 引物, 研究发现中国野生双孢蘑菇菌株遗传多样性水平较高, 基因流动水平和基因渗入现象低于栽培菌株, SSR 引物可用于双孢蘑菇抗病品种辅助选择和抗性基因 QTL 定位。

Foulongne-Oriol 等<sup>[58]</sup>对双孢蘑菇轮枝霉病 (*Verticillium fungicola*) 的抗性相关基因进行了 QTL 定位, 同时对 89 个双孢蘑菇杂交后代抗性进行了抗性鉴定, 发现双孢蘑菇抗病性受多基因控制, 与菌盖颜色无关, 杂交后代中早熟品种比晚熟品种更不易感染轮枝霉病。

### 3.3 食用菌抗病机制研究小结

目前国内在食用菌抗木霉菌的遗传特性及抗病机制领域研究较少。通过对前人文献及在生产

实践的总结, 我们发现食用菌在抗病研究领域有以下 4 个方面的关键性问题需要进行深入和系统的研究: (1) 食用菌种质资源的抗病差异性机制的研究; (2) 木霉菌不同生理小种对食用菌抗病机制的影响; (3) 食用菌不同菌龄阶段的抗病机制研究; (4) 温度、pH 等因素对食用菌抗病机制的影响。

Sakamoto 等<sup>[59]</sup>研究表明, 食用菌漆酶基因的表达具有组织和时空特异性。漆酶是一种含铜多酚氧化酶, 目前初步证实了香菇含有 11 个漆酶基因, 相关研究<sup>[33]</sup>也表明了食用菌在与木霉菌的互动过程中漆酶的表达量有提升, 但在分子水平上具体涉及到哪些漆酶基因参与到香菇抗木霉菌的反应, 还未见详细报道。随着基因测序技术的不断发展, 双孢蘑菇、灵芝、金针菇、草菇、香菇等食用菌基因组测序已经完成, 这将有助于揭示食用菌与木霉菌等病菌复杂的互动机制, 也将为食用菌抗病育种奠定遗传基础<sup>[60-64]</sup>。

## 4 展望

动植物生存受到环境中大量病原微生物的威胁, 但动植物存在天然的免疫系统保护它们的生存和繁衍<sup>[65]</sup>。动植物是依靠细胞表面富含亮氨酸结构域的认识受体识别潜在的具有特异分子特征的病原微生物。植物中存在由 PAPMS/MAMPs 诱导和效应蛋白诱导的两种免疫反应<sup>[66]</sup>。利用比较基因组学方法的研究结果表明, 富含亮氨酸结构域的病原菌识别受体 LRR, 在动植物中具有趋同进化的趋势, 而除卵菌等少数真菌之外, 真菌普遍缺乏 LRR 受体<sup>[67]</sup>。学者们推测真菌可能具有不同于动植物的模式识别受体, 例如经过修饰的腺苷酸环化酶或是依靠分泌次生代谢产物抵抗潜在的病原微生物。

食用菌与病原真菌的相互作用是一个非常复杂的过程。Kawahara 等<sup>[68]</sup>根据水稻和稻瘟病基因组信息研究了稻瘟病在接种水稻后相关基因在转录组水平上的表达情况, 发现有 240 个参与编码假定分泌蛋白的真菌转录本上调表达, 推测这些候

选的真菌效应子在感染水稻的初始阶段发挥了重要的作用。在已知基因组信息的情况下, Atanasova 等<sup>[69]</sup>利用转录组测序技术, 对 3 种木霉菌防菌与病原菌立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)互作进行了研究, 发现木霉菌大多数基因在与立枯丝核菌接触前期就已经开始表达。在与立枯丝核菌菌丝对峙预接触阶段, 里氏木霉中表达上调的一些基因在深绿木霉和绿色木霉中却是表达下调的, 表明在不同种木霉菌中一些同源基因在与立枯丝核菌互作过程中的表达调控模式是不同的。因此, 在食用菌与病原菌互作研究时, 除了需要掌握食用菌基因组信息之外, 还需要病原菌的基因组信息, 这样才能系统研究互作过程中双方在转录组、蛋白组以及代谢组水平上的变化, 有利于挖掘抗病相关基因, 揭示其互作机制。

综上所述, 尽管前人在食用菌与木霉菌互作机制研究方面取得了一些进展, 但目前还无法完全阐释这一生物学过程。随着各种组学技术、基因编辑技术和基因功能研究技术的不断发展和多组学信息的相互整合, 将有利于更深入地揭示食用菌与木霉菌的互作机制, 明确食用菌的抗病机制, 为食用菌病害的综合防控以及食用菌抗病品种的选育提供充分的理论依据。

## REFERENCES

- [1] Choi IY, Hong SB, Yadav MC. Molecular and morphological characterization of green mold, *Trichoderma* spp. isolated from oyster mushrooms[J]. Mycobiology, 2003, 31(2): 74-80
- [2] Kim JY, Kwon HW, Yun YH, et al. Identification and characterization of *Trichoderma* species damaging shiitake mushroom bed-logs infested by *Camptomyia* pest[J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2016, 26(5): 909-917
- [3] Wu XP, Wu XJ, Hu FP, et al. Identification of *Trichoderma* species associated with cultivated edible fungi[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2008, 16(6): 1048-1055 (in Chinese)  
吴小平, 吴晓金, 胡方平, 等. 食用菌栽培相关木霉种的鉴定[J]. 农业生物技术学报, 2008, 16(6): 1048-1055
- [4] John B, Walter G, Walter J, et al. Accepted *Trichoderma* names in the year 2015[J]. IMA Fungus, 2015, 6(2): 263-295
- [5] Song XY, Zhang YZ, Wang YX. Antimicrobial peptides peptaibols from *Trichoderma*—a review[J]. Acta Microbiologica Sinica, 51(4): 438-444 (in Chinese)
- [6] Serrano-Carreón L, Hathout Y, Bensoussan M, et al. Metabolism of linoleic acid or Mevalonate and 6-pentyl- $\alpha$ -pyrone biosynthesis by *Trichoderma* species[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1993, 59(9): 2945-2950
- [7] Seidl V. Chitinases of filamentous fungi: a large group of diverse proteins with multiple physiological functions[J]. Fungal Biology Reviews, 2008, 22(1): 36-42
- [8] Howell CR. Mechanisms employed by *Trichoderma* species in the biological control of plant diseases: the history and evolution of current concepts[J]. Plant Disease, 2003, 87(1): 4-10
- [9] Seaby D. *Trichoderma* as a weed mould or pathogen in mushroom cultivation[A]//Harmann GE, Kubicek CP. *Trichoderma* and *Gliocladium*[M]. London: Taylor and Francis Ltd., 1998: 267-288
- [10] Cao XT, Bian YB, Xiao XJ, et al. Effect of heat stress on *Lentinula edodes* mycelial growth recovery and resistance to *Trichoderma harzianum*[J]. Acta Edulis Fungi, 2015, 22(4): 81-85 (in Chinese)  
曹现涛, 边银丙, 肖新军, 等. 高温胁迫对香菇菌丝生长及其抗哈茨木霉能力的影响[J]. 食用菌学报, 2015, 22(4): 81-85
- [11] Tokimoto K, Komatsu M. Effect of carbon and nitrogen sources in media on the hyphal interference between *Lentinus edodes* and some species of *Trichoderma*[J]. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 1975, 45(2): 261-264
- [12] Kim CS, Park MS, Kim SC, et al. Identification of *Trichoderma*, a competitor of Shiitake mushroom (*Lentinula edodes*), and competition between *Lentinula edodes* and *Trichoderma* species in Korea[J]. The Plant Pathology Journal, 2012, 28(2): 137-148
- [13] Seaby D. Infection of mushroom compost by *Trichoderma* species[J]. Mushroom Journal, 1987, 179: 355-361
- [14] Rinker DL. Disease management strategies for *Trichoderma* mould[J]. Mushroom World, 1993(4): 3-5
- [15] Badham ER. Growth and competition between *Lentinus edodes* and *Trichoderma harzianum* on sawdust substrates[J]. Mycologia, 1991, 83(4): 455-463
- [16] Savoie JM, Delpuch P, Billette C, et al. Inoculum adaptation changes the outcome of the competition between *Lentinula edodes* and *Trichoderma* spp. during shiitake cultivation on pasteurized wheat straw[J]. Mushroom Science, 2000(15): 667-674
- [17] Savoie JM, Mata G. The antagonistic action of *Trichoderma* sp. hyphae to *Lentinula edodes* hyphae changes lignocellulolytic activities during cultivation in wheat straw[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 1999, 15(3): 369-373
- [18] Ishikawa H, Nagao M, Oki T, et al. Physiological changes in *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. mycelia induced by *Trichoderma* metabolites[J]. Reports of the Tottori Mycological Institute, 1980, 18: 197-204
- [19] Tokimoto K. Lysis of the mycelium of *Lentinus edodes* caused by mycolytic enzymes of *Trichoderma harzianum* when the two fungi were in an antagonistic state[J]. Transactions of the

- Mycological Society of Japan, 1982, 23(1): 13-20
- [20] Krupke OA, Castle AJ, Rinker DL. The North American mushroom competitor, *Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum*, produces antifungal compounds in mushroom compost that inhibit mycelial growth of the commercial mushroom *Agaricus bisporus*[J]. Mycological Research, 2003, 107(12): 1467-1475
- [21] Wu XJ, Zhan YX, Wu XP. Infection of *Trichoderma* spp. on edible fungi[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2007, 22(4): 354-359 (in Chinese)  
吴晓金, 詹友学, 吴小平. 木霉对食用菌侵染能力的分析[J]. 福建农业学报, 2007, 22(4): 354-359
- [22] Savoie JM, Mata G. *Trichoderma harzianum* metabolites pre-adapt mushrooms to *Trichoderma aggressivum* antagonism[J]. Mycologia, 2003, 95(2): 191-199
- [23] Chet I, Harman GE, Baker R. *Trichoderma hamatum*: its hyphal interactions with *Rhizoctonia solani* and *Pythium* spp.[J]. Microbial Ecology, 1981, 7(1): 29-38
- [24] Labudova I, Gogorova L. Biological control of phytopathogenic fungi through lytic action of *Trichoderma* species[J]. FEMS Microbiology Letters, 1988, 52(3): 193-198
- [25] Dennis C, Webster J. Antagonistic properties of species-groups of *Trichoderma*: III. Hyphal interaction[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1971, 57(3): 363-369
- [26] Elad Y, Chet I, Boyle P, et al. Parasitism of *Trichoderma* spp. on *Rhizoctonia solani* and *Sclerotium rolfsii*-scanning electron microscopy and fluorescence microscopy[J]. Physiology and Biochemistry, 1983, 73(1): 85-88
- [27] Ridout CJ, Coley-Smith JR, Lynch JM. Enzyme activity and electrophoretic profile of extracellular protein induced in *Trichoderma* spp. by cell walls of *Rhizoctonia solani*[J]. Microbiology, 1986, 132(8): 2345-2352
- [28] Wang GZ, Cao XT, Ma XL, et al. Diversity and effect of *Trichoderma* spp. associated with green mold disease on *Lentinula edodes* in China[J]. Microbiologyopen, 2016, 5(4): 709-718
- [29] Abubaker KS, Sjaarda C, Castle AJ. Regulation of three genes encoding cell-wall-degrading enzymes of *Trichoderma aggressivum* during interaction with *Agaricus bisporus*[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2013, 59(6): 417-424
- [30] Savoie JM, Mata G, Billette C. Extracellular laccase production during hyphal interactions between *Trichoderma* sp. and Shiitake, *Lentinula edodes*[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 1998, 49(5): 589-593
- [31] Flores C, Vidal C, Trejo-Hernández MR, et al. Selection of *Trichoderma* strains capable of increasing laccase production by *Pleurotus ostreatus* and *Agaricus bisporus* in dual cultures[J]. Journal of Applied Microbiology, 2009, 106(1): 249-257
- [32] Ohmasa M, Babasaki K, Okabe K. Differentiation of strains of *Lentinula edodes* based on antagonism in paired culture on agar media[J]. Mushroom Science, 1991, 13: 93-98
- [33] Williams J, Clarkson JM, Mills PR, et al. Saprotrophic and mycoparasitic components of aggressiveness of *Trichoderma harzianum* groups toward the commercial mushroom *Agaricus bisporus*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(7): 4192-4199
- [34] Guthrie JL, Castle AJ. Chitinase production during interaction of *Trichoderma aggressivum* and *Agaricus bisporus*[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2006, 52(10): 961-967
- [35] Guthrie JL, Khalif S, Castle AJ. An improved method for detection and quantification of chitinase activities[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2005, 51(6): 491-495
- [36] Qiu ZH, Wu XL, Zhang JX, et al. High-temperature induced changes of extracellular metabolites in *Pleurotus ostreatus* and their positive effects on the growth of *Trichoderma asperellum*[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 10
- [37] Qiu ZH, Wu XL, Zhang JX, et al. High temperature enhances the ability of *Trichoderma asperellum* to infect *Pleurotus ostreatus* mycelia[J]. PLoS One, 2017, 12(10): e0187055
- [38] Ridout CJ, Coley-Smith JR, Lynch JM. Fractionation of extracellular enzymes from a mycoparasitic strain of *Trichoderma harzianum*[J]. Enzyme and Microbial Technology, 1988, 10(3): 180-187
- [39] Sivan A, Chet I. Degradation of fungal cell walls by lytic enzymes of *Trichoderma harzianum*[J]. Microbiology, 1989, 135(3): 675-682
- [40] Antal Z, Manczinger L, Szakacs G, et al. Colony growth, *in vitro* antagonism and secretion of extracellular enzymes in cold-tolerant strains of *Trichoderma* species[J]. Mycological Research, 2000, 104(5): 545-549
- [41] Kredics L, Antal Z, Manczinger L. Influence of water potential on growth, enzyme secretion and *in vitro* enzyme activities of *Trichoderma harzianum* at different temperatures[J]. Current Microbiology, 2000, 40(5): 310-314
- [42] Kredics L, Dóczy I, Antal Z, et al. Effect of heavy metals on growth and extracellular enzyme activities of mycoparasitic *Trichoderma* strains[J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2001, 66(2): 249-254
- [43] Hatvani N, Kredics L, Antal Z, et al. Changes in activity of extracellular enzymes in dual cultures of *Lentinula edodes* and mycoparasitic *Trichoderma* strains[J]. Journal of Applied Microbiology, 2002, 92(3): 415-423
- [44] Vázquez-Garcidueñas S, Leal-Morales CA, Herrera-Estrella A. Analysis of the beta-1,3-Glucanolytic system of the biocontrol agent *Trichoderma harzianum*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1998, 64(4): 1442-1446
- [45] Flores A, Chet I, Herrera-Estrella A. Improved biocontrol activity of *Trichoderma harzianum* by over-expression of the proteinase-encoding gene *prb1*[J]. Current Genetics, 1997, 31(1): 30-37
- [46] Elad Y, Kapat A. The role of *Trichoderma harzianum* protease in the biocontrol of *Botrytis cinerea*[J]. European Journal of Plant Pathology, 1999, 105(2): 177-189
- [47] Kitamoto Y, Kono R, Tokimoto K, et al. Production of lytic enzymes against cell walls of basidiomycetes from *Trichoderma harzianum*[J]. Transactions of the Mycological Society of Japan, 1985, 26: 69-80
- [48] Tokimoto K. Physiological studies on antagonism between *Lentinula edodes* and *Trichoderma* spp. in bedlogs of the former[J]. Reports of the Tottori Mycological Institute, 1985, 23: 1-54
- [49] Fujita T, Takaishi Y, Okamura A, et al. New peptide antibiotics, trichopolyns I and II, from *Trichoderma polysporum*[J]. Journal of the Chemical Society, Chemical Communications, 1981(12):

- 585-587
- [50] Mamoun ML, Savoie JM, Olivier JM. Interactions between the pathogen *Trichoderma harzianum* Th2 and *Agaricus bisporus* in mushroom compost[J]. *Mycologia*, 2000, 92(2): 233-240
- [51] Mumpuni A, Sharma HSS, Brown AE. Effect of metabolites produced by *Trichoderma harzianum* biotypes and *Agaricus bisporus* on their respective growth radii in culture[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64(12): 5053-5056
- [52] Dennis C, Webster J. Antagonistic properties of species groups of *Trichoderma*. I. production of non-volatile antibiotics[J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1971, 57: 25-39
- [53] Komatsu M. *Trichoderma viride*, as an antagonist of wood-inhabiting Hymenomycetes. VIII. The antibiotic activity against the mycelial growth of *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. of three genera *Trichoderma* *Pachybasium*, *Gliocladium* and other sterile forms[R]. Report of the Tottori Mycological Institute (Japan), 1968: 29-42
- [54] Tokimoto K, Fujita T, Takeda Y, et al. Increased or induced formation of antifungal substances in cultures of *Lentinus edodes* by the attack of *Trichoderma* spp.[J]. *Proceedings of the Japan Academy*, 1987, 63(7): 277-280
- [55] Tokimoto K, Komatsu M. Selection and breeding of shiitake strains resistant to *Trichoderma* spp.[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73(S1): 962-966
- [56] Sjaarda CP, Abubaker KS, Castle AJ. Induction of *lcc2* expression and activity by *Agaricus bisporus* provides defence against *Trichoderma aggressivum* toxic extracts[J]. *Microbial Biotechnology*, 2015, 8(6): 918-929
- [57] Fu YP, Wang XX, Li D, et al. Identification of resistance to wet bubble disease and genetic diversity in wild and cultivated strains of *Agaricus bisporus*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2016, 17(10): 1568
- [58] Foulongne-Oriol M, Rodier A, Savoie JM. Relationship between yield components and partial resistance to *Lecanicillium fungicola* in the button mushroom, *Agaricus bisporus*, assessed by quantitative trait locus mapping[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(7): 2435-2442
- [59] Sakamoto Y, Nakade K, Yoshida K, et al. Grouping of multicopper oxidases in *Lentinula edodes* by sequence similarities and expression patterns[J]. *AMB Express*, 2015, 5: 63
- [60] Morin E, Kohler A, Baker AR, et al. Genome sequence of the button mushroom *Agaricus bisporus* reveals mechanisms governing adaptation to a humic-rich ecological niche[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(43): 17501-17506
- [61] Chen SL, Xu J, Liu C, et al. Genome sequence of the model medicinal mushroom *Ganoderma lucidum*[J]. *Nature Communications*, 2012, 3: 913
- [62] Park YJ, Baek JH, Lee S, et al. Whole genome and global gene expression analyses of the model mushroom *Flammulina velutipes* reveal a high capacity for lignocellulose degradation[J]. *PLoS One*, 2014, 9(4): e93560
- [63] Bao DP, Gong M, Zheng HJ, et al. Sequencing and comparative analysis of the straw mushroom (*Volvariella volvacea*) Genome[J]. *PLoS One*, 2013, 8(3): e58294
- [64] Chen LF, Gong YH, Cai YL, et al. Genome sequence of the edible cultivated mushroom *Lentinula edodes* (Shiitake) reveals insights into lignocellulose degradation[J]. *PLoS One*, 2016, 11(8): e0160336
- [65] Nürnberger T, Brunner F, Kemmerling B, et al. Innate immunity in plants and animals: striking similarities and obvious differences[J]. *Immunological Reviews*, 2004, 198(1): 249-266
- [66] Zipfel C, Felix G. Plants and animals: a different taste for microbes?[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8(4): 353-360
- [67] Soanes DM, Talbot NJ. Comparative genome analysis reveals an absence of leucine-rich repeat pattern-recognition receptor proteins in the kingdom Fungi[J]. *PLoS One*, 2010, 5(9): e12725
- [68] Kawahara Y, Oono Y, Kanamori H, et al. Simultaneous RNA-Seq analysis of a mixed transcriptome of rice and blast fungus interaction[J]. *PLoS One*, 2012, 7(11): e49423
- [69] Atanasova L, Le Crom S, Gruber S, et al. Comparative transcriptomics reveals different strategies of *Trichoderma mycoparasitism*[J]. *BMC Genomics*, 2013, 14: 121