

# 蔬菜根结线虫生防菌淡紫紫孢菌研究进展

杨凡<sup>1</sup>, 姜华艳<sup>1</sup>, 蔡毓新<sup>2</sup>, 唐艳领<sup>1</sup>, 马凯<sup>1</sup>, 史宣杰<sup>1</sup>, 常高正<sup>1</sup>, 刘景堂<sup>3</sup>

(1. 河南省农业科学院园艺研究所 郑州 450002; 2. 河南省庆发种业有限公司 郑州 450002;  
3. 河南省种业发展中心 郑州 450046)

**摘要:** 根结线虫病已成为我国蔬菜产业健康可持续发展的瓶颈问题。淡紫紫孢菌是多种植物线虫及病原菌的重要天敌, 是极具推广潜力的生防菌。简要介绍了根结线虫的危害, 着重阐述了淡紫紫孢菌对根结线虫的致病机制, 并对其抵御其他病原菌和虫害、定殖影响因子、发酵工艺等研究进行了综述, 最后对淡紫紫孢菌的分子机制、次级代谢产物及核心微生物组等研究提出了展望, 以期为破解蔬菜根结线虫防治技术壁垒提供一定的思路。

**关键词:** 淡紫紫孢菌; 根结线虫; 作用机制

中图分类号: S63+S432.4\*5 文献标志码: A 文章编号: 1673-2871(2023)03-001-08

## Advances in study on *Purpureocillium lilacinum*-biocontrol strain of vegetable root-knot nematode

YANG Fan<sup>1</sup>, JIANG Huayan<sup>1</sup>, CAI Yuxin<sup>2</sup>, TANG Yanling<sup>1</sup>, MA Kai<sup>1</sup>, SHI Xuanjie<sup>1</sup>, CHANG Gaozheng<sup>1</sup>, LIU Jingtang<sup>3</sup>

(1. Institute of Horticulture, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, Henan, China; 2. Henan Qingfa Seed Industry Co., Ltd., Zhengzhou 450002, Henan, China; 3. Henan Seed Industry Development Center, Zhengzhou 450046, Henan, China)

**Abstract:** Root-knot nematode disease has become a bottleneck of the sustainable and healthy development of vegetable industry in China. *Purpureocillium lilacinum* is an important natural enemy of a variety of plant nematodes and pathogens, and is a biocontrol and functional fungus with great promotion potential. In this paper, the damage of root-knot nematodes was briefly introduced, and the pathogenic mechanism of *P. lilacinum* on root-knot nematodes was emphatically expounded, the resistance to other pathogens and insect pests, colonization factors and fermentation technology were reviewed. Finally, the molecular mechanism, secondary metabolites and core microflora of *P. lilacinum* were prospected, so as to provide some ideas for breaking the technical barriers of vegetable root-knot nematode control.

**Key words:** *Purpureocillium lilacinum*; Root-knot nematode; Interaction mechanism

自 Berkeley<sup>[1]</sup>首次报道根结线虫以来, 根结线虫已是全球性难以控制和防治的土传病害, 可以感染 3000 多种植物, 包括蔬菜、豆类、谷物、杂草、灌木和果树以及草本和木质观赏植物等, 其中侵染瓜类、茄果类、十字花科类等作物最为严重, 当无寄主存在时, 可在土壤中存活 1 年以上<sup>[2]</sup>。世界范围内大约有 14% 的植物损伤都是由线虫造成的<sup>[3-4]</sup>。相关数据显示, 植物根结线虫一般造成经济作物减产 22%~55%, 严重时甚至导致绝收, 世界上每年因根结线虫病造成经济作物损失高达 1800 亿美元<sup>[5]</sup>。

经调查, 我国蔬菜根结线虫以南方根结线虫和爪哇根结线虫为主, 造成黄瓜<sup>[6]</sup>、辣椒<sup>[7-8]</sup>、番茄<sup>[9]</sup>等经济作物损失尤其严重, 常年发病率一般为 11%~35%, 严重时可达 75%, 甚至绝收。20 世纪 50 年代最早在山东和河南发现根结线虫, 半个世纪以来, 全国各地均有根结线虫发生, 且危害日趋加重, 尤其是黄淮海地区常年种植设施及保护地根结线虫极为泛滥<sup>[5, 10-11]</sup>。根结线虫在作物根部形成根结, 破坏作物根系对水分、矿物质及养分的吸收, 导致作物生长受阻, 加剧植株减产或死亡<sup>[12]</sup>。此外, 土壤中病原

收稿日期: 2022-08-16; 修回日期: 2022-11-10

基金项目: 河南省科技攻关项目(212102110426; 222102110004); 河南省西甜瓜产业技术体系(HARS-22-10-G1); 河南省大宗蔬菜产业技术体系黄瓜品种改良岗位专家项目(HARS-22-07-G2); 河南地方优质特色瓜菜品种资源发掘与创新利用(201300111300); 河南省重大科技专项(201111110500)

作者简介: 杨凡, 男, 副研究员, 主要从事微生物、蔬菜连作障碍修复研究。E-mail: xiaoyuefuxiang@163.com

通信作者: 常高正, 男, 研究员, 主要从事瓜菜选育及栽培、微生物功能研究。E-mail: changgaozheng@126.com

刘景堂, 男, 高级农艺师, 主要从事瓜菜选育及栽培研究。E-mail: 943197584@qq.com

微生物易通过作物根部伤口侵入,形成复合侵染,协同加重根结线虫病发生,造成更大损失<sup>[13]</sup>。相关研究表明,根结线虫会加重枯萎病、蔓枯病及冠瘿病的发生<sup>[14]</sup>。当前对根结线虫病防治最经济简单和有效的方法依然是化学药剂防治,但在线虫防治过程中易出现农药残留、环境污染、线虫产生抗性、土壤中微生物种群数量失衡、人畜共存受到威胁等问题<sup>[6,13,15]</sup>。因此,如何安全、高效、环境友好地防治根结线虫病的发生已成为设施蔬菜高效生产急需攻克的重大卡脖子难题。

## 1 淡紫紫孢菌防控蔬菜根结线虫作用机制

近年来环保、高效、对非靶标生物低毒的杀线微生物被广泛研究<sup>[16-17]</sup>。淡紫紫孢菌(*Purpureocillium lilacinum*)2011年前又名淡紫拟青霉(*Paecilomyces lilacinus*),Jennifer等<sup>[18]</sup>通过扩增其ITS、18S rDNA和TEF 3个序列,将其划分为粪壳菌纲(Sordariomycetes),肉座菌目(Hypocreales),蛇形虫草科(Ophiocordycipitaceae),紫孢霉属(*Purpureocillium*)。淡紫紫孢菌作为多种植物根系内生习居菌,可以寄生及毒杀根结线虫、异皮线虫、剑线虫、金色线虫、穿孔线虫、螺旋线虫、珍珠线虫、肾形线虫和孢囊线虫等多种植物线虫,还能抑制多种植物病原真菌及植物病原细菌和昆虫病原体等,克服了传统化学药剂带来的诸多弊端,具有安全无污染性、流行触杀性、环境友好等特点,是极具推广潜力的生防菌<sup>[19-22]</sup>。袁梦蕾等<sup>[23]</sup>通过在黄瓜育苗基质中添加淡紫紫孢菌微菌核,大田移栽30 d后,黄瓜根结线虫防效达80%。杨凡等<sup>[24]</sup>前期研究发现,淡紫紫孢菌*pt 361*菌株对黄瓜根结线虫卵寄生率达72.61%,菌株混合发酵液对黄瓜根结线虫幼虫致死率达95.20%。还有研究表明,淡紫紫孢菌和粉红螺旋聚孢霉菌株联合使用,温室黄瓜根结线虫防效显著高于单一菌株使用效果<sup>[25]</sup>。

迄今为止,关于淡紫紫孢菌防控根结线虫作用机制研究鲜有报道<sup>[26]</sup>。在查阅、参考已有淡紫紫孢菌研究文献的基础上,结合笔者前期对淡紫紫孢菌菌株*PI36-1*及突变菌株分析研究,认为淡紫紫孢菌主要通过菌丝寄生、胞外酶降解及产生毒素毒杀等3种方式作用于根结线虫卵或幼虫。

### 1.1 菌丝寄生

淡紫紫孢菌主要通过菌丝侵入并寄生植物根结线虫卵和幼虫。Jatala<sup>[27]</sup>首次报道并证明了这一

现象。Dackman等<sup>[28]</sup>从植物根部南方根结线虫卵囊和幼虫中分离得到了多株淡紫紫孢菌菌株,通过盆栽复接试验发现这些菌株均能再次寄生或侵染根结线虫卵囊和2龄幼虫。高学彪等<sup>[29]</sup>利用淡紫紫孢菌侵染南方根结线虫卵,寄生率为92.60%。Holland等<sup>[30]</sup>研究表明,淡紫紫孢菌通过菌丝膨大形成吸附胞和侵入钉侵入爪哇根结线虫卵囊、卵、幼虫和雌虫成虫,并在体内繁殖生长。杨凡等<sup>[24]</sup>发现,淡紫紫孢菌菌丝接触植物根结线虫卵囊、卵和幼虫等表面产生特殊结构(吸附胞),从而吸附在根结线虫卵囊、卵壳表面和幼虫表皮,其次接触菌丝吸附胞末端凸出,生长形成侵入钉,通过机械压力直接穿刺侵入卵囊、卵壳或幼虫表皮后继续生长向四周扩展。刘国坤等<sup>[31]</sup>采用扫描电镜观察发现,随着淡紫拟青霉接种时间延长,根结线虫卵壳内菌丝增多。接种5 d后,卵壳表面菌丝呈网状密集生长,卵出现畸形缢缩,接种7 d后,根结线虫未成熟的卵(胚胎发育期)比成熟的卵更易被淡紫紫孢菌侵染,其胚胎发育期卵寄生率为98.20%,成熟卵寄生率为88.63%,原因还不清楚。Khan等<sup>[32]</sup>在多种线虫研究中也证明了淡紫紫孢菌菌丝形成侵入结构直接穿透线虫体壁或卵壳,从而侵染寄生根结线虫卵和幼虫。在相关功能基因挖掘方面,谢家廉<sup>[33]</sup>发现预测了淡紫紫孢菌中有357个基因与菌丝附着胞形成有关,并且在侵染过程中起主要作用。后期随着分子生物学及新技术发展,将会逐步揭开淡紫紫孢菌菌丝侵染线虫卵和幼虫的作用机制。

### 1.2 胞外酶降解

淡紫紫孢菌除了菌丝寄生根结线虫卵或幼虫外,还会分泌甘露聚糖酶、丝氨酸蛋白酶、几丁质酶、 $\beta$ -葡聚糖苷酶、脂质降解酶等胞外酶,降解根结线虫卵壳或线虫表皮核黄素、几丁质层、脂质层及相关蛋白,帮助菌丝穿透卵壳或幼虫体壁,进而影响根结线虫卵孵化或幼虫生长发育。张雯等<sup>[34]</sup>、肖炎农等<sup>[35]</sup>、张春龙等<sup>[36]</sup>研究发现,淡紫紫孢菌发酵液产生的几丁质酶,可以降解线虫体壁和卵壳,对根结线虫幼虫有一定的抑制和致死作用。Bonants等<sup>[37]</sup>研究表明,丝氨酸蛋白酶有助于淡紫紫孢菌穿透线虫卵或幼虫体壁,并有研究者<sup>[38]</sup>将编码丝氨酸蛋白酶基因*Ver112*转入淡紫紫孢菌中,杀线虫活性显著增强。Yang等<sup>[39]</sup>研究表明,淡紫紫孢菌产生磷脂酶D可以降解线虫卵壳和幼虫表皮,同时发现线虫卵壁或幼虫表皮可以诱导*pld*基因表达。Khan等<sup>[32]</sup>通过透射电镜观察表明,几丁质酶可水解线虫

卵细胞卵黄层,几丁质层出现大空泡,从而暴露脂质层;丝氨酸酯酶与脂质层等发生反应,使脂质层彻底消失,几丁质层大量水解,最终导致卵细胞死亡。赵培静等<sup>[40]</sup>采用 Folin-酚法和 DNS 法研究了淡紫紫孢菌发酵液中几丁质酶和蛋白质酶活力,发现几丁质酶产酶达到顶峰时间比蛋白质酶早,同样几丁质酶活性比蛋白酶要高,原因与培养基中添加壳聚糖和蛋白胨的量有关。还有报道指出,淡紫紫孢菌产生新型葡糖苷酶( $\alpha$ -glucosidase)、乙酰胆碱酯酶等酶类水解糖类和脂类,从而降解线虫体壁和卵<sup>[20,41-43]</sup>,致死线虫和抑制卵孵化,其作用机制有待深入研究。

### 1.3 毒素毒杀

淡紫紫孢菌还可分泌产生一些相关毒性次级代谢产物或毒素麻痹毒杀线虫。有学者从淡紫紫孢菌发酵液中分离出了可以直接影响线虫卵、幼虫和雌虫生长发育的代谢产物醋酸,浓度为  $0.044 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$  时,显著抑制线虫活性<sup>[44]</sup>。白灰制菌素(*Leucinostatin*)作为线虫活性指示剂,是一类九环脂肽类活性物质,由白灰制菌素 A、B、C、D、F、H、S 和 K 等组分组成<sup>[19-20,45]</sup>。杨凡等<sup>[24]</sup>通过对淡紫紫孢菌 *pt361* 发酵液检测分析认为根结线虫幼虫致死率和白灰制菌素的产生有关。Yang 等<sup>[46]</sup>首次阐明了 Zn(II)2Cys6 转录调控蛋白 *rolP* 在侵染线虫早期上调表达,具有促进白灰制菌素 A 和抑制白灰制菌素 B 合成的作用,并报道了白灰制菌素 A 对幼虫具有强烈致死作用,对卵寄生影响不显著。崔香等<sup>[47]</sup>从淡紫紫孢菌发酵液中分离了 7 种脑苷脂类活性物质,具有抗植物寄生线虫、抗肿瘤及肝细胞损伤等作用,同时还能诱导孢子或子实体形成、细胞分化等。还有研究表明,从淡紫紫孢菌中分离的白僵菌素、麦角甾醇、D-甘露糖醇等通过细胞毒性、免疫抑制、细胞凋亡等作用于植物线虫幼虫<sup>[48]</sup>。

淡紫紫孢菌主要通过菌丝机械压力、胞外酶降解及毒素或代谢产物麻痹毒杀等一种或多种方式协同作用于植物寄生线虫卵或幼虫。还有学者认为淡紫紫孢菌受周围根际环境因子变化或线虫效应子等识别信号刺激,导致淡紫紫孢菌等有益菌群在根际大量定殖和代谢产物增多,导致线虫卵及幼虫被寄生或杀死<sup>[49]</sup>。下一步笔者将结合高通量测序、基因组学等现代分子生物学技术揭示淡紫紫孢菌防病关键因子,攻克淡紫紫孢菌寄生植物根结线虫卵和幼虫技术卡点等难点,为进一步阐明其作用机制奠定基础。

## 2 淡紫紫孢菌定殖

淡紫紫孢菌能否大量在靶标植物根部定殖、生长及其能否驱动或抑制植株根际土壤微生物群关系到田间防效的稳定、持久。淡紫紫孢菌被证明在白木香<sup>[50]</sup>、大豆<sup>[51]</sup>、黄瓜<sup>[23]</sup>等作物根内、根表皮及皮层细胞内部均可定殖。成儒萍等<sup>[52]</sup>研究表明,淡紫紫孢菌 *PL221* 在施入作物根际 20 d 后,菌株孢子数量显著高于施入土壤的初始数量  $10^6 \text{ 个}\cdot\text{g}^{-1}$ ;但随着时间延长,孢子数量逐渐降低。潘江禹等<sup>[53]</sup>发现,淡紫紫孢菌和固体发酵物拌土混施大田较菌剂单独直接施入大田更有利于淡紫紫孢菌孢子在根际周围存活。杨凡等<sup>[24]</sup>在淡紫紫孢菌定殖土壤研究中发现淡紫紫孢菌固体发酵物在土壤中存活 60 d 后,孢子含量仍在  $10^6 \text{ 个}\cdot\text{g}^{-1}$  以上。也有研究报道淡紫紫孢菌和虾壳粉、牛粪、鸡粪或农用粪肥一起施用可促进淡紫紫孢菌生长和产孢,提高淡紫紫孢菌根际定殖能力,使其长期保持种群优势<sup>[54-55]</sup>。前人研究发现,淡紫紫孢菌施入土壤的浓度过低,易受其他微生物抑制或拮抗,无法抵达植物根部定殖和存活,不能在根际形成优势菌群,起不到防病促生和抑制有害微生物的作用<sup>[51,54]</sup>。此外,菌株对农药耐药性也是菌株能否田间大量定殖的主要原因,Yang 等<sup>[56]</sup>通过紫外线诱变获得耐多菌灵  $50$ 、 $100 \mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$  的淡紫紫孢菌突变菌株,大田定殖及根结线虫防效试验结果稳定,且阐明了  $\beta$ -tubulin 基因位点改变与菌株耐多菌灵的关系。淡紫紫孢菌在土壤中虽分布广泛,但不同寄主品种、栽培措施、操作制度等导致土壤中环境多变,淡紫紫孢菌田间定殖效果不稳定,因此需深入研究以揭示影响淡紫紫孢菌定殖的主要因子,筛选驯化适宜田间大量定殖生长的生防菌株。

## 3 淡紫紫孢菌发酵

淡紫紫孢菌广泛运用的前提必须是低成本、高效益规模化生产。当前该菌国内外大规模生产发酵以固体发酵和液体发酵 2 种模式为主。固体发酵与液体发酵相比,具有设备简单、生产成本低、孢子繁殖能力强、耐贮藏、易运输、保质期长及产物加工方便等优点。

### 3.1 固体发酵原材料对孢子产量的影响

产孢量是衡量淡紫紫孢菌作为生防菌的重要生物学指标。淡紫紫孢菌固体发酵对营养物质要求不高,原材料组成以农副产品及农业固体废弃物

如米糠、山土、酒渣、园林树叶、麸皮、玉米粉、玉米秸秆等为主<sup>[57-59]</sup>。国外许多学者用滤泥、甘蔗渣、脱脂大豆饼、咖啡壳等为原材料固体发酵淡紫紫孢菌,孢子含量在 $2.18 \times 10^8 \sim 1.53 \times 10^{10}$ 个 $\cdot g^{-1}$ <sup>[60-61]</sup>。国内潘沧桑等<sup>[58]</sup>使用啤酒厂废液及废渣培养淡紫紫孢菌,其孢子含量为 $3.40 \times 10^6$ 个 $\cdot g^{-1}$ ;黄永兵等<sup>[59]</sup>以玉米秸秆、玉米粉和米糠为原料,筛出淡紫紫孢菌 *PI36-1* 菌株固体发酵最佳产孢配方( $m_{\text{玉米秸秆}}:m_{\text{米糠}}:m_{\text{玉米粉}}=6:4:15$ ),产孢量达 $7.77 \times 10^9$ 个 $\cdot g^{-1}$ (干质量)。汪军等<sup>[62]</sup>则利用麸皮、甘蔗渣、玉米粉、壳聚糖等进行淡紫紫孢菌固体发酵,产孢量达 $8.22 \times 10^{10}$ 个 $\cdot g^{-1}$ 。还有研究表明菌草、麸皮混合物疏松、通气、比表面积大,适宜淡紫紫孢菌大量产孢<sup>[63]</sup>。当前对淡紫紫孢菌固体发酵原材料选择还处于摸索或试验阶段,下步将加大对固体发酵原材料特性和配方的探索。

### 3.2 影响淡紫紫孢菌固体发酵的其它因素

淡紫紫孢菌虽已大规模培养或生产制成相应菌剂,但生产成本低、质量和效果参差不齐、货架期短等。笔者在此基础上归纳总结了影响淡紫紫孢菌固体发酵主要因子,有以下几个:(1)碳、氮源是淡紫紫孢菌生长所需主要营养成分,碳氮比过高、过低导致淡紫紫孢菌菌体的衰老与自溶或菌体生长过于旺盛、不产孢等,一般固体发酵碳氮比应控制在 $20:1 \sim 30:1$ <sup>[64]</sup>。(2)温度是影响淡紫紫孢菌生长繁殖和产孢最重要因素之一。多项研究结果表明,淡紫紫孢菌适宜发酵温度为 $20 \sim 30$  °C,在 $28$  °C时生长最好。温度过高,该菌株菌丝生长过快,培养基内部温度迅速上升,超过菌株耐受温度,不利于菌株生长和分生孢子大量产生;温度过低则影响淡紫紫孢菌酶促反应速率,菌丝生长缓慢或不生长,延长生产发酵周期<sup>[65]</sup>。(3)发酵时间对淡紫紫孢菌产孢量有重要影响。研究表明,淡紫紫孢菌固体发酵周期普遍为 $8 \sim 10$  d,孢子产量较高,时间过长,淡紫紫孢菌代谢能力降低,孢子产量开始下降,时间过短,该菌株还在进行营养生长,产孢量低下<sup>[57]</sup>。(4)接种量影响淡紫紫孢菌固体发酵质量。接种量一般在 $10^6$ 个 $\cdot g^{-1} \cdot mL^{-1}$ ,接种量过小菌丝生长缓慢,满足不了孢子萌发条件,发酵周期延长,显著增加能耗及人工成本,且杂菌污染概率会增加,影响菌剂产品质量<sup>[57]</sup>。(5)此外,固体发酵料水比、初始pH值、无机盐、固体菌剂干燥过程等对淡紫紫孢菌菌体生长、孢子萌发、产孢量、菌剂有效活菌数及使用效果均有一定影响<sup>[61-62,65]</sup>。下步需探明淡紫紫孢菌规模

化固体发酵试验条件下相关参数及主要因子,以期为该菌今后大批量工业化培养提供技术支撑及理论数据基础。

## 4 淡紫紫孢菌在农业生产中的运用

### 4.1 防治害虫

淡紫紫孢菌不仅寄生或致死植物根结线虫,且对害虫也有显著防治效果。邓嘉茹等<sup>[66]</sup>研究表明,淡紫紫孢菌 12ID-1 接种埃及吹绵蚧 7 d 后,埃及吹绵蚧死亡率达 100%。谢钦铭等<sup>[67]</sup>发现,浓度为 $1 \times 10^9$ 个 $\cdot L^{-1}$ 淡紫紫孢菌水剂防治荔枝椿象,成虫死亡率达到 92.41%。徐伟松等<sup>[68-69]</sup>用淡紫紫孢菌甲醇粗提物处理菜蚜和菜粉蝶时发现淡紫紫孢菌对菜蚜防治效果为 92.24%,大田防治效果是 1.3%鱼藤氰乳油防治效果的 500 倍,另对菜粉蝶 3 龄幼虫发育抑制率高达 73.34%。Angelo 等<sup>[70]</sup>发现,淡紫紫孢菌通过寄生可以降低镰形扇头婢雌虫营养指数,从而导致雌婢虫产卵率下降和卵发育不完全。还有前人研究发现,淡紫紫孢菌对人畜共患钩虫、狗和羊寄生的泡状带绦虫及牛肉绦虫等均有显著寄生和致死效果<sup>[71-72]</sup>。除此之外,淡紫紫孢菌对切叶蚁、灯蛾、茶蚕、埃及伊蚊、蔗根土天牛、甘薯象鼻虫、叶蝉、温室粉虱等有显著寄生和致死效果<sup>[20,73-76]</sup>。至于淡紫紫孢菌对害虫寄生或致死作用机制报道较少,还有待深入研究。

### 4.2 抵御植物病原菌

淡紫紫孢菌能够产生多种功能酶如果胶酶、细胞裂解酶、脂质酶、葡聚糖酶、丝氨酸蛋白酶与几丁质酶等拮抗或寄生多种植物病原菌<sup>[19-20]</sup>。前人研究表明,淡紫紫孢菌及其代谢产物显著抑制尖孢镰刀菌菌丝生长、菌丝溢缩扭曲和分枝现象增多、孢子畸形及萌发率降低等<sup>[77]</sup>。史怀<sup>[78]</sup>提取了淡紫紫孢菌发酵液粗提物,经鉴定为 $\beta$ -葡萄糖苷酶,阐明了该酶主要通过溶解尖孢镰刀菌细胞壁及产生相关抗生素抑制尖孢镰刀菌菌丝生长和孢子萌发,并指出了淡紫紫孢菌抑菌能力与该酶活性呈正比。李绍锋等<sup>[79]</sup>从茶树内分离出的淡紫紫孢菌对 10 种植物病原菌均有较强抑菌作用,但促进拟盘多毛孢生长。王明祖等<sup>[80]</sup>研究表明,淡紫紫孢菌通过抗生物物质显著抑制和拮抗黄瓜炭疽病、玉米小斑病、小麦赤星病、油菜猝倒病、棉花枯萎病、大豆疫霉、水稻恶苗病等病原菌生长。Yang 等<sup>[81]</sup>发现,淡紫紫孢菌 *PI36-1* 突变菌株无菌滤液对油菜核盘菌具有较强的抑制作用,田间防效显著且稳定,其代谢产物经

检测发现有白灰制菌素 D 产生,并验证了 *PGH31* 基因对白灰制菌素 D 产生有负调控作用。另有报道指出淡紫紫孢菌定殖作物根际通过物理屏障及代谢产物产生抑病区域,可以有效降低和抑制棉花枯萎病及病毒病等危害<sup>[82-83]</sup>。

### 4.3 调节植物生长

淡紫紫孢菌在促进植物种子萌发、调节植物生长、增加产量等方面也有一定作用。多项研究表明,淡紫紫孢菌在防治烟草根结线虫病的同时,可促进不同时期烟叶生长,改善烟株综合农艺性状并提高产品质量,其中上等烟比例增加 16.25%,每 667 m<sup>2</sup> 产值增加了 589.34 元<sup>[84]</sup>。魏雅洁等<sup>[85]</sup>发现,淡紫紫孢菌通过诱导并提高百合种球中的氧化还原等保护酶活性及病程相关蛋白,减少和抑制尖孢镰刀病原菌对百合的毒害作用,从而促进健康生长。还有研究指出淡紫紫孢菌解磷、解钾,分泌植物生长素类似物,可促进番茄等作物幼苗生长,增强耐逆抗病性<sup>[86]</sup>。刘杏忠等<sup>[87]</sup>发现,淡紫紫孢菌可产生类似 NAA 物质,对黄瓜子叶和小麦胚芽鞘等生长有促进作用。此外,许多报道发现,淡紫紫孢菌能分泌具有刺激作物种子萌发和生长的 12、14、28、36 kDa 等蛋白组分,预测这些组分可能与类植物生长素功能蛋白有关<sup>[88-90]</sup>,但其结构和功能有待进一步挖掘和验证。

### 4.4 降解有机磷农药

淡紫紫孢菌可通过表面络合作用、螯合作用、氧化还原等与重金属离子结合改变金属存在形态及其生物有效性。李芳等<sup>[91]</sup>发现,淡紫紫孢菌通过菌体分泌有机磷降解酶或者菌体本身吸附作用等降解辛硫磷。叶和松<sup>[92]</sup>试验表明,淡紫紫孢菌菌株发酵液可以有效降解铅、锡等重金属,明显提高有效态重金属铅和锡浓度,显著提高植物根部相对电导率。Sharma 等<sup>[43]</sup>报道,淡紫紫孢菌可将废液中六价铬还原成三价铬从而达到净化废水功效。另有研究报道,淡紫紫孢菌对生物可降解塑料具有显著降解作用,同时使可疑致癌物联苯类化合物转化为无毒物质<sup>[47、83]</sup>。因此淡紫紫孢菌不仅作为生防菌防治病虫害,且可作为去污环保菌净化环境。

## 5 讨论与展望

随着集约化农业的发展,土壤衰退、肥效低、农药残留和环境恶化等已成为严重威胁土壤和人类健康的卡点和难点。近年来,在“两减”政策推动下,土壤微生物资源大力挖掘和运用,是提高土壤

肥力、促进植物和农产品健康、人类健康及生存的星球健康重要保障。淡紫紫孢菌分泌果胶酶、纤维素酶、几丁质酶、丝氨酸蛋白酶、乙酸、酚酸和倍半萜、白灰制菌素、拟青霉酰胺等多种次级代谢产物,具有杀虫、抑菌、抗病毒、免疫调节、降解重金属及农药残留等功能,是目前极具推广潜力的线虫及其他病虫害的生防菌和功能菌<sup>[19、93]</sup>。淡紫紫孢菌对线虫卵和幼虫有强寄生和致死作用,但因种植品种局限、菌株特异性、土壤抑制、环境因子限制等很难像化学农药那样进行商品化生产,在推广和田间防效方面还有诸多问题需要解决。随着各种学科交叉发展和生物工程技术不断革新,一些新科学技术和操作手段将越来越多用于分析揭示该菌株功能基因、防病作用机制,以及优化改良菌株,提高菌株定殖、生长发育和生防能力,为淡紫紫孢菌产业发展和推广奠定基础。

### 5.1 淡紫紫孢菌分子机制研究

新一代测序和分子生物学技术等新型研究手段出现,为更深入阐明淡紫紫孢菌作用机制和功能提供了新思路。Prasad 等<sup>[94]</sup>首次公布了淡紫紫孢菌印度株全基因组序列,基因组大小为 40.02 Mb,并预测了 30 个次级代谢产物合成基因和 13 266 个编码蛋白质基因。谢家廉<sup>[33]</sup>发现与淡紫紫孢菌印度株相比,淡紫紫孢菌 *PI36-1* 重复序列诱导点突变机制较弱,同时鉴定了 357 个基因与附着胞形成有关。刘娟等<sup>[95]</sup>采用免疫沉淀联合质谱技术从淡紫紫孢菌中鉴定到 482 个受淡紫紫孢菌 PICYP6 特异捕获蛋白。杨凡<sup>[9]</sup>通过对 359 株淡紫紫孢菌 T-DNA 插入突变体表型及致病力变化研究,阐明了不同基因与淡紫紫孢菌寄生线虫卵和杀死线虫的关系。Wang 等<sup>[96]</sup>首次阐明了由 10 个 C-A-PCP 模块组成的非核糖体合成酶 Lcs A 为 leucinostatin 核心合成基因。至今只有 3 个淡紫紫孢菌全基因组序列公布,下步将借助组学手段,从生理生化、分子、蛋白质组和代谢组学等水平上解析淡紫紫孢菌防病或诱导植物抗病机制、优化改造“智能菌株”,实现原有菌株无法实现的复杂功能。

### 5.2 淡紫紫孢菌次级代谢产物

真菌次级代谢产物作为新药重要来源已被广泛运用到很多领域中。迄今为止淡紫紫孢菌次级代谢产物研究仅限于 *Leucinostatin*、*Acremoxanthone* 和 *Paecilomide* 3 种,且合成途径及调控机制仍不明确,原因在于淡紫紫孢菌在不同培养条件下导致次级代谢产物产生的种类或数量不同。因此

下步将重点放在改变培养条件提高次级代谢产物产量、提高化学物质分离检测效率与精度等方面,从而利于次级代谢产物分离与结构功能鉴定。通过基因敲除、过表达等现代分子生物学手段敲除、缺失、诱导或激活沉默基因或基因簇,进一步明确次级代谢产物合成与调控机制。

### 5.3 淡紫紫孢菌核心微生物组

目前,对根结线虫等土传病虫害生物防治研究主要集中在生防菌、病原菌和植物三者互作关系上,而忽视了微生物组在植株根际的作用,造成了单一有益菌常因根际定殖能力不强而无法实现田间稳定长效抑病的现象<sup>[97]</sup>。近年来,国内外许多学者将特定的功能微生物组与有机肥混合起来,研制了防治根结线虫、青枯病和枯萎病等土传病害的生物菌剂或生物类有机肥,产生了显著的经济和社会效益,但不同区域、不同病害抑病土壤核心微生物组成与协同作用存在差异,调控方向不明确,效果因种植制度、土壤环境变化及人为扰动等而不稳定<sup>[98-100]</sup>。现阶段影响蔬菜根结线虫病发生关键微生态因子尚不明确,以淡紫紫孢菌为主的核心微生物组功能有待提高。未来将着重分析不同生境下环境特征与土壤微生物组多样性及功能之间的相关性,阐明土壤微生物、植物根系以及环境之间互作耦合机制,挖掘关键微生物因子,揭示核心菌群时空演化规律与根结线虫的关系,定向提升核心微生物组功能,激发并提高植物免疫力,实现土壤及病虫害等精准靶向调控。

### 参考文献

- BERKELEY M J. *Vibrio* forming cysts on the roots of cucumbers[J]. *Gardeners' Chronicle*, 1855, 7: 220.
- NAGACHANDRABOSE S. Liquid bioformulations for the management of root-knot nematode, *Meloidogyne hapla* that infects carrot[J]. *Crop Protection*, 2018, 114: 155-161.
- 王宏宝,李茹,付佑胜,等.保护地蔬菜根结线虫的发生规律及病害防治研究进展[J]. *现代农业科技*, 2010(1): 205-206.
- 刘润强,李丹宁,肖兵,等.华北地区大棚蔬菜根结线虫防控研究进展[J]. *黑龙江农业科学*, 2019(1): 143-146.
- 蔡毓新,唐艳领,史宣杰,等.河南省设施保护地蔬菜根结线虫种类调查及鉴定[J]. *中国瓜菜*, 2018, 31(10): 41-44.
- 董梓慧,刘海龙,王阳,等.设施蔬菜根结线虫的发生与绿色防控技术[J]. *陕西农业科学*, 2020, 66(11): 94-95.
- 黄英凯.福建省蔬菜基地根结线虫病病原鉴定及发病规律研究[D].福州:福建农林大学, 2014.
- 宋志强.江苏省蔬菜根结线虫的分布调查、种类鉴定及定量检测技术研究[D].南京:南京农业大学, 2013.
- 张锋,李英梅,洪波,等.温度和初始接种量对南方根结线虫侵染力的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2012, 20(12): 1631-1635.
- 杨苗苗,陈志杰,李英梅,等.南方根结线虫低温适应性研究进展[J]. *陕西农业科学*, 2015, 61(11): 85-87.
- 樊颖伦,张维国,吕山花,等.山东保护地蔬菜根结线虫种类鉴定[J]. *华北农学报*, 2009, 24(S1): 262-264.
- 符美英,王会芳,罗激光,等.豇豆根结线虫病的发生情况与防治对策[J]. *安徽农业科学*, 2018, 46(19): 148-150.
- 崔鑫,岳向国,李斌,等.蔬菜作物根结线虫病防治研究进展[J]. *中国蔬菜*, 2017(10): 31-38.
- 高志华.山东省丹参根结线虫分布、鉴定及相应生防菌株的筛选[D].山东泰安:山东农业大学, 2018.
- 曹素芳.生物熏蒸和温湿度对南方根结线虫的影响及化学防治的研究[D].兰州:甘肃农业大学, 2009: 1-8.
- HAJI HASSANI A, DAVIS R F, TIMPER P. Evaluation of selected nonfumigant nematicides on increasing inoculation densities of *Meloidogyne incognita* on cucumber[J]. *Plant Disease*, 2019, 103(12): 3161-3165.
- WATSON T T, DESAEGER J A. Evaluation of non-fumigant chemical and biological nematicides for strawberry production in florida[J]. *Crop Protection*, 2019, 117: 100-107.
- JENNIFER L, JOS H, TINEKE V D, et al. *Purpureocillium*, a new genus for the medically important *Paecilomyces lilacinus* [J]. *Federation of European Microbiological Societies*, 2011, 321(2): 141-149.
- 杨凡.淡紫紫孢菌 T-DNA 插入体库的构建和致病相关基因的功能研究[D].武汉:华中农业大学, 2015.
- 上官亦卿,贾凤安,常帆,等.淡紫拟青霉(*Purpureocillium lilacinum*)及其对病虫害生防效果和机制研究进展[J]. *陕西农业科学*, 2018, 64(9): 81-88.
- 耿青松,李彦爽.淡紫紫孢菌在萝卜上的应用效果[J]. *河北农业*, 2021(3): 65-66.
- 于梦竹.4种药剂对番茄根结线虫防治效果及其植株长势和产量的影响[J]. *农业科技与装备*, 2022, 3(5): 25-27.
- 袁梦蕾,范乐乐,赵雪,等.淡紫紫孢菌微生物核防治黄瓜根结线虫病及土壤环境对其定殖的影响[J]. *中国生物防治学报*, 2022, 38(4): 831-839.
- 杨凡,蔡毓新,贾文华,等.淡紫紫孢菌对黄瓜根结线虫的防治效果[J]. *中国瓜菜*, 2018, 31(7): 35-38.
- 张家家,李世东,郭荣君,等.淡紫紫孢菌 YES 和粉红螺旋聚孢霉 67-1 组合对黄瓜根结线虫病的防效评价[J]. *中国生物防治学报*, 2014, 30(6): 787-794.
- HUANG W K, CUI J K, LIU S M, et al. Testing various biocontrol agents against the root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*) in cucumber plants identifies a combination of *Syncephalastrum racemosum* and *Paecilomyces lilacinus* as being most effective[J]. *Biological Control*, 2016, 92: 31-37.
- JATALA P. Biological control of plant parasitic nematodes[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1986, 24: 435-439.
- DACKMAN C, NORDBRING-HERTZ B. Fungal parasites of the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* in southern Sweden[J]. *Journal of Nematology*, 1985, 17(1): 50-55.
- 高学彪,邓穗儿,周慧娟,等.淡紫拟青霉 MCWA18 菌株对南

- 方根结线虫的寄生和防治作用[J]. 中国生物防治, 1998, 14(4):163-166.
- [30] HOLLAND J, WILLIAMS K L, KHAN K. Infection of *Meloidogyne javanica* by *Paecilomyces lilacinus*[J]. Nematology, 1999, 1(2):131-139.
- [31] 刘国坤,肖顺,张雯,等.淡紫拟青霉 FZ-0289 菌株对南方根结线虫卵寄生性的离体观测[J].植物病理学报, 2006, 36(2):169-170.
- [32] KHAN A, WILLIAMS K L, NEVALAINEN H K M. Effects of *Paecilomyces lilacinus* protease and chitinase on the eggshell structures and hatching of *Meloidogyne javanica* juveniles[J]. Biological Control, 2004, 31(3):346-352.
- [33] 谢家廉.南方根结线虫效应蛋白 Misp12 功能分析和淡紫紫孢菌寄生适应性的比较基因组研究[D].武汉:华中农业大学, 2016.
- [34] 张雯,倪莉,刘国坤,等.淡紫拟青霉产几丁质酶特性及其对根结线虫卵的侵染作用[J].莱阳农学院学报, 2004, 21(2):139-142.
- [35] 肖炎农,王明祖,王道本.淡紫拟青霉几丁质酶对南方根结线虫的影响[J].中国生物防治, 1997, 10(1):29-31.
- [36] 张春龙,肖炎农,余旗红,等.淡紫拟青霉的特性与研究进展[J].湖北植保, 2012(2):48-51.
- [37] BONANTS P J M, FITTERS P F L, HENFLIMG J W D M. A basic serine protease from *Paecilomyces-lilacinus* with biological activity against *Meloidogyne hapla* eggs[J]. Microbiology-uk, 1995, 141:775-784.
- [38] YANG J K, ZHAO X N, LIANG L M, et al. Overexpression of a cuticle-degrading protease *Ver112* increases the nematocidal activity of *Paecilomyces lilacinus*[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2011, 89(6):1895-1903.
- [39] YANG F, ABDELNABBY H, XIAO Y N. The role of a phospholipase (PLD) in virulence of *Purpureocillium lilacinum*(*Paecilomyces lilacinus*)[J]. Microbial Pathogenesis, 2015, 85:11-20.
- [40] 赵培静,缪承杜,江杰芳,等.淡紫拟青霉产蛋白酶和几丁质酶活性的初步研究[J].广西轻工业, 2011, 27(8):24-26.
- [41] MORI Y, TSUBOI M, SUZUKI M, et al. Isolation of leucinostatin A and one of its constituents, the new amino acid, 4-methyl-6-(2-oxobutyl)-2-piperidinecarboxylic acid, from *Paecilomyces lilacinus* A-267[J]. The Journal of Antibiotics, 1982, 35(4):543-544.
- [42] MIKAMI Y, YAZAWA K, FUKUSHIMA K, et al. Paecilotoxin production in clinical or terrestrial isolates of *Paecilomyces lilacinus* strains[J]. Mycopathologia, 1989, 108(3):195-199.
- [43] SHARMA A, SHARMA S, DALELA M. Nematicidal activity of *Paecilomyces lilacinus* 6029 cultured on Karanja cake medium[J]. Microb Pathog, 2014, 75:16-20.
- [44] DJIAN C, PIJAROWSKI L, PONCHET M, et al. Acetic acid: a selective nematocidal metabolite from culture filtrates of *Paecilomyces lilacinus*(Thom.)Samson and *Trichoderma longibrachiatum* Rifai[J]. Nematologica, 1991, 37(1):101-112.
- [45] PARK J O, HARGREAVES J R, MCCONILLE E J, et al. Production of leucinostatins and nematocidal activity of Australian isolates of *Paecilomyces lilacinus* (Thom.) Samson[J]. Letters in Applied Microbiology, 2004, 38(4):271-276.
- [46] YANG F, ABDELNABBY H, XIAO Y N. The Zn(II)2Cys6 putative transcription factor is involved in the regulation of leucinostatin production and pathogenicity of the nematophagous fungus *Paecilomyces lilacinus*[J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2015, 37(3):342-352.
- [47] 崔香,李长伟,吴长景,等.深海来源淡紫拟青霉 ZBY-1 的代谢产物及其抗肿瘤活性[J].国际药学研究杂志, 2013, 40(2):177-186.
- [48] 李小龙.淡紫拟青霉 518 的抗菌活性及其次生代谢产物研究[D].南京:南京农业大学, 2012.
- [49] 黄阔,江其鹏,姚晓远,等.微生物菌剂对烟草根结线虫及根际微生物群落多样性的影响[J].中国烟草科学, 2019, 40(5):36-43.
- [50] 许天委,林春光,郝慧华,等.淡紫拟青霉 E7 菌株在海南白木香根际的定殖[J].广东农业科学, 2012, 39(20):68-69.
- [51] 孙漫红,刘杏忠.淡紫拟青霉在大豆根际的定殖及对根际微生物的影响[J].微生物学通报, 1998, 25(3):133-136.
- [52] 成儒萍,肖炎农,黄永兵,等.耐多菌灵淡紫拟青霉对线虫的致病力及其在土壤中的存活[J].中国生物防治, 2010, 26(1):80-84.
- [53] 潘江禹,汪军,毛超,等.不同肥料对生防菌淡紫拟青霉 E7 定殖的影响[J].广东农业科学, 2012, 39(19):61-63.
- [54] 刘国坤,张绍升,潘东明,等.淡紫拟青霉 PL050705 菌株的根际定殖及对根际真菌群落结构影响[J].中国农学通报, 2009, 25(18):324-328.
- [55] 闫芳芳,曾庆宾,官宇,等.猪屎豆与淡紫拟青霉联合防治烟草根结线虫病的效果评价[J].中国农学通报, 2018, 34(9):136-140.
- [56] YANG F, ABDELNABBY H, XIAO Y N. Novel point mutations in  $\beta$ -tubulin gene for carbendazim resistance maintaining nematode pathogenicity of *Paecilomyces lilacinus*[J]. European Journal of Plant Pathology, 2015, 143:57-68.
- [57] 赵俊杰,王继雯,巩涛,等.淡紫拟青霉固体发酵条件初步研究[J].生物学通报, 2017, 52(5):51-55.
- [58] 潘沧桑,林竟.用啤酒厂废料生产淡紫拟青霉菌剂及防效试验[J].微生物学通报, 1997, 249(2):107-109.
- [59] 黄永兵,肖炎农,黄蓉,等.应用玉米秸秆生产淡紫拟青霉 36-1 菌株孢子[J].中国生物防治, 2007, 23(4):338-342.
- [60] DAWAR S, GHAFAR A. Screening of substrates for mass production of biocontrol agents[J]. Pakistan Journal of Botany, 2003, 35(3):409-414.
- [61] BAND D, ROUSSOS S, PANDEY A, et al. Development of a bionematicide with *Paecilomyces lilacinus* to control *Meloidogyne incognita*[J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2004, 118(1-3):81-88.
- [62] 汪军,杨腊英,毛超,等.淡紫拟青霉 E7 菌株固体放大发酵产孢培养基和工艺条件研究[J].热带作物学报, 2013, 34(10):2038-2045.
- [63] 肖顺,刘国坤,张绍升.用菌草培养食线虫真菌淡紫拟青霉[J].福建农林大学学报(自然科学版), 2008, 37(5):460-462.
- [64] 王曦苗,刘春秀,汪来发,等.淡紫拟青霉液体发酵条件的优化[J].四川农业大学学报, 2012, 30(4):410-414.

- [65] 周莲,谢小林,吴天福,等.淡紫拟青霉 M-1 固体发酵工艺优化及基于自动化种曲机的中试生产[J].中国生物防治学报,2019,35(5):793-804.
- [66] 邓嘉茹,孙龙华,毕可可,等.一株淡紫紫孢菌 12ID-1 的分离及其对埃及吹绵蚧的致病性[J].林业与环境科学,2019,35(3):63-70.
- [67] 谢钦铭,梁广文,陆永跃.淡紫拟青霉对荔枝蜡象的田间防治试验[J].武夷科学,2002,18(12):143-145.
- [68] 徐伟松,钟国华,李畅方,等.两种拟青霉菌提取物对菜蚜的控制作用[J].植物保护,2007,33(6):35-38.
- [69] 徐伟松,罗建军,麦燕玲,等.拟青霉菌代谢产物对菜粉蝶幼虫的生物活性[J].昆虫知识,2008,45(2):246-250.
- [70] ANGELO I C, FERNANDES E K K, BAHINENSE T C, et al. Virulence of *Isaria* sp. and *Purpureocillium lilacinum* to *Rhipicephalus microplus* tick under laboratory conditions[J]. Parasitology Research, 2012, 111(4):1473-1480.
- [71] CIARMELA M L, THEVENET P S, ALVAREZ H M, et al. Effect of *Paecilomyces lilacinus* on the viability of oncospheres of *Taenia hydatigena*[J]. Veterinary Parasitology, 2005, 131(1/2):61-64.
- [72] HOFSTATTER B D M, OLIVEIRA D S F A, SOUZA M F F, et al. Effect of *Paecilomyces lilacinus*, *Trichoderma harzianum* and *Trichoderma virens* fungal extracts on the hatchability of *Ancylostoma* eggs[J]. Revista Iberoamericana De Micologia, 2017, 34(1):28-31.
- [73] GOFFRE D, FOLGARAIT P J. *Purpureocillium lilacinum*, potential agent for biological control of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*[J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2015, 130:107-115.
- [74] LOPEZ D C, ZHU S K, EKRAMOS M J, et al. The entomopathogenic fungal endophytes *Purpureocillium lilacinum* (formerly *Paecilomyces lilacinus*) and *Beauveria bassiana* negatively affect cotton aphid reproduction under both greenhouse and field conditions[J]. PLoS One, 2014, 9(8):e103891.
- [75] HUBNER C R F, LELES R N, RODRIGUES J, et al. Efficacy of entomopathogenic hypocrealean fungi against *Periplaneta americana*[J]. Parasitology International, 2013, 62(6):517-521.
- [76] SCHAPOVALOFF M E, ALVES L F, FANTI A L, et al. Susceptibility of adults of the cerambycid beetle *Hedypathes betulinus* to the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae*, and *Purpureocillium lilacinum*[J]. Journal of Insect Science (Madison), 2014, 14(127).
- [77] 李芳,史怀,刘波,等.淡紫拟青霉对尖孢镰刀菌的拮抗作用与机制分析[J].植物保护学报,2005,32(4):373-378.
- [78] 史怀.生防菌淡紫拟青霉多糖的分离、纯化及结构分析[D].福建厦门:厦门大学,2007.
- [79] 李绍锋,杨民和.一株茶树内生淡紫拟青霉的鉴定及抗真菌活性研究[J].生物灾害科学,2012,35(1):45-49.
- [80] 王明祖,周华众,付艳平,等.36-1 菌对植物病原真菌的拮抗性[J].中国生物防治学报,1996,12(1):20-23.
- [81] YANG F, ABDELNABBY H, XIAO Y N. A mutant of the nematophagous fungus *Paecilomyces lilacinus* (Thom.) is a novel biocontrol agent for *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Microbial Pathogenesis, 2015, 89:169-176.
- [82] ABDUL M H, RIAD F W, ELERAKI S. Effect of single and mixture of antagonistic fungi on the control of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*[J]. Egyptian Journal of Agricultural Research, 1993, 71(1):91-100.
- [83] HASHEM M. Biological control of two phytopathogenic fungal species isolated from the rhizosphere of soybean (*Glycine max*)[J]. Czech Mycology, 2004, 56(3/4):223-238.
- [84] 叶田会,闫芳芳,张瑞平,等.永卫 168 与淡紫拟青霉联合防治烟草根结线虫病的效果评价[J].安徽农业科学,2020,48(4):132-133.
- [85] 魏雅洁,李小龙,彭旭云,等.淡紫紫孢菌 PLF-1 对感染尖刀镰孢菌百合种球的促生作用及其相关防御酶活性变化[J].生物资源,2020,42(1):143-150.
- [86] 韩娜,陶索娅,代文秀,等.淡紫拟青霉 A10 的促生特性及其发酵液对印度芥菜幼苗蓄积 Cs<sup>+</sup> 的影响[J].农业环境科学学报,2019,38(3):485-493.
- [87] 刘杏忠,罗科,张青文.淡紫拟青霉发酵液生理活性的初步鉴定(简报)[J].北京农业大学学报,1991,17(2):48,68.
- [88] 林茂松,沈纪冬,文玲,等.淡紫拟青霉代谢产物生理活性物质分析和生物测定[J].云南农业大学学报,1999,14(S1):70-74.
- [89] 夏汉祥,廖美德,周靖,等.淡紫拟青霉产类植物生长素的研究[J].西北农林科技大学学报,2011,39(3):97-102.
- [90] 杨婷.淡紫拟青霉产类植物生长素功能蛋白的研究[D].广州:华南农业大学,2016.
- [91] 李芳,黄素芳,刘波.淡紫紫孢菌对辛硫磷的降解效应[J].应用与环境生物学报,2006,12(1):104-107.
- [92] 叶和松.生物表面活性剂产生菌株的筛选及提高植物吸收土壤铅镉效应的研究[D].南京:南京农业大学,2006.
- [93] 杨媛.淡紫拟青霉代谢产物成分比较及其对番茄生长的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2019.
- [94] PUSHPLATA P, DEEPTI V, ALOK A, et al. Whole genome annotation and comparative genomic analyses of biocontrol fungus *Purpureocillium lilacinum*[J]. BMC Genomics, 2015, 16(1004).
- [95] 刘娟,朱春晓,肖雪琼,等.淡紫紫孢菌亲环蛋白 PI CYP6 互作蛋白的筛选[J].生物技术通报,2021,37(7):137-145.
- [96] WANG G, LIU Z G, LIN R M, et al. Biosynthesis of antibiotic leucinostatin in bio-control fungus *Purpureocillium lilacinum* and their inhibition on phytophthora revealed by genome mining[J]. PLoS Pathogens, 2016, 12(7):e1005685.
- [97] 张瑞福,沈其荣.抑病型土壤的微生物区系特征及调控[J].南京农业大学学报,2012,35(5):125-132.
- [98] COMPANT S, SAMAD A, FAIST H, et al. A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application[J]. Journal of Advanced Research, 2019, 19(SI):29-37.
- [99] FU L, PENTON C R, RUAN Y Z, et al. Inducing the rhizosphere microbiome by biofertilizer application to suppress banana Fusarium wilt disease[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 104:39-48.
- [100] 陈伟立,李娟,朱红惠,等.根际微生物调控植物根系构型研究进展[J].生态学报,2016,36(17):5285-5297.