



王丽君,管圆圆,张佳琳,等.木霉菌及其效应蛋白在与植物互作机制中的作用研究进展[J].黑龙江农业科学,2023(5):95-100.

木霉菌及其效应蛋白在与植物互作机制中的作用研究进展

王丽君,管圆圆,张佳琳,官萌娇,李晓龙,赵培宝

(聊城大学 农学与农业工程学院,山东 聊城 252000)

摘要:木霉菌是一类资源丰富的生防真菌,同时木霉菌可与植物形成良好的互作关系,促进植物生长,诱导植物抗病性。加大对木霉与植物互作及生防机制的研究,有利于推广生物防治,减少化学农药的使用。本文通过介绍木霉菌的生物学特性、木霉菌与植物互作机制,进一步综述了木霉菌分泌的效应蛋白在与植物相互作用过程中的作用。

关键词:木霉菌;生物学特性;促生长;诱导抗病性;效应蛋白

过度使用化肥和农药在提高农业生产力和产量的同时,也带来了诸多生态问题,如污染环境、天敌杀伤和病虫抗药性等,并对人类健康产生了负面影响。生物肥料和生物农药的使用,能够满足农业生产所需的高产量和低生态影响的要求,而利用微生物防治植物病虫害是植物生物防治的重要途径。

木霉菌是目前广泛应用的一种重要的生防真菌,已被证明能有效控制多种根部和叶部植物病原菌,可用来防治黄萎病、根腐病、灰霉菌、十字花科细菌腐烂病等。同时木霉菌具有较强的定殖能力,能改善土壤中有益微生物的结构^[1]。木霉属的多种生活方式和较强的营养适应性使其成员能够占据广泛的生态位^[2]。一些物种已被证明能够与不同的寄主植物形成伙伴关系,作为有益的无毒共生体或内生菌^[3-5],寄主植物和木霉菌之间的共生关系为双方提供了益处。目前,木霉与植物互作的分子机制还有许多未知的问题,特别是木霉菌分泌的次生代谢物、分泌蛋白以及非编码RNA在木霉菌克服寄主防御而定殖及其诱导植物抗病性过程中所扮演的角色值得深入探究。

本文对木霉属的分类分布、生物学特性、木霉促进植物生长和木霉菌中效应蛋白在植物互作过程中发挥的作用等多个方面进行了介绍,重点阐述了木霉菌与植物互作过程,以更好地理解木霉

菌与植物互作机制,为今后木霉在生物防治中的研究和应用提供借鉴。

1 木霉属的分类、分布及生物学特性

木霉属(*Trichoderma* spp.)无性态属于半知菌亚门(Deuteromycotina)、丝孢纲(Deuteromycotina)、丝孢目(Hyphomycetales),其有性阶段为子囊菌门(Ascomycota)、肉座目(Hypocreales)、肉座科(Hypocreaceae)、肉座菌属(*Hypocrea* spp.)。Persoon于1794年建立了木霉属(*Trichoderma* spp.)。Rifai提出了“物种聚集”的概念,并根据产孢结构、孢子特征及生孢子的分枝形态将木霉属分为9个集合种^[6]:白色木霉(*T. piluliferum* Webster&Rifai agg.)、哈茨木霉(*T. harzianum* Rifai agg.)、钩状木霉(*T. hamatum* Bon. Bain. agg.)、康氏木霉(*T. koningii* Oud. agg.)、多孢木霉(*T. polysporum* (Linkex Pers.) Rifai agg.)、黄绿木霉(*T. aureoviride* Rifai agg.)、长枝木霉(*T. longibachiatum* Rifai agg.)、拟康氏木霉(*T. pseudokoningii* Rifai agg.)及绿色木霉(*T. viride* Pers. ex S. F. Gray agg.)。

木霉属是在多种生态系统中发现的多功能真菌,是一种世界性分布的真菌,主要存在于森林、坡沟、农田和草地等潮湿的环境中,土壤、枯枝落叶、腐木等植物残体,以及其他真菌的子实体都是其生长基质^[7]。虽然木霉属在所有纬度的土壤和其他有机物中都有分布,但不同种类分布区域不同,有些物种分布广泛,有些物种分布有限。例如在寒冷的北方地区,多孢木霉(*T. polysporum*)和微孢木霉(*T. minutisporum*)分布广泛,而绿色木霉(*T. viride*)分布罕见,一些木霉种类如哈茨木霉(*T. harzianum*)和刺孢木霉(*T. asperellum*)

收稿日期:2022-11-07

基金项目:山东省重点研发资助项目(2019GNC106018);山东省农业微生物重点实验室开放课题资助项目(SDKL2017015)。

第一作者:王丽君(1997-),女,硕士研究生,从事风景园林植物保护及病理学等研究。E-mail:1322066267@qq.com。

通信作者:赵培宝(1969-),男,博士,教授,从事植物病原菌与植物互作机制及病害生物防治等研究。E-mail:zhaopeibao@163.com。

在世界各地都有分布^[8]。

木霉菌落的表面颜色多呈绿色或黄绿色,生长迅速,形状呈不定型棉絮状或致密丛束状。分生孢子多为卵圆形,无色或绿色,簇生于小梗顶端^[9]。木霉生长的适宜温度在 20~28℃,在 6~32℃条件下均可正常生长。较高湿度的环境适合木霉生长,当空气相对湿度在 92%以上时,其营养生长良好,93%~95%时,适合木霉孢子的形成,因此潮湿土壤与干性土壤相比,潮湿条件下木霉生命力更强。若光照以对数比例增强可以促进木霉分生孢子的产生^[10],经日光处理 3 min 或经紫外光处理 10~30 s 后木霉诱导产孢效果更好。最适合木霉生长的 pH 为 5.0~5.5,在 pH 为 1.5~9.0 之间均能生长,但在酸性条件下木霉孢子的萌发率更高。木霉菌株能够利用多种有机物作为碳源和氮源,较理想的碳源是单糖、双糖、多糖、嘌呤、嘧啶和氨基酸等,最佳氮源为胺类^[11];镁离子能促进其生长,铜离子能促进分生孢子色素形成,铁离子对孢子的形成也很重要^[12]。

2 木霉菌对植物生长的影响

木霉属(*Trichoderma* spp.)存在于许多生态系统中。一些菌株通过其高度的拮抗性和真菌寄生潜力,在土壤或植物根部抑制植物病原体,从而降低植物病害的严重性^[13]。据报道,木霉通过诱导 ISR 或局部抗性来控制多种植物病原体,包括真菌、卵菌、细菌和病毒性病害^[5]。一些木霉菌根际活性菌株已被证明对植物有直接影响,提高了其生长潜力和养分吸收、肥料利用效率、种子发芽率和生长速率,并刺激了植物抵御生物和非生物损害的能力^[11]。

2.1 木霉对植物根部的定殖作用

木霉菌菌株存在于许多根系生态系统中,部分菌株能在植物根部定居,能促进植物生长并对植物提供抗感染保护。木霉与植物的互作可通过定殖植物的根部,建立与植物化学信号物质的通讯来实现^[14]。一些木霉菌物种已被证明可以有效地定殖于植物的根和芽,并建立分子对话,对植物产生积极影响^[11-15]。Mostafa 等^[16]在这方面进行了首次观察,报告称木霉菌可以提高棉花植株的鲜重和干重。20 多年后,Catsk 等^[17]报道生菜的分泌物对绿色木霉的分生孢子萌发产生有益的影响,表明真菌和植物相互受益。木霉菌的定殖促进了植物生长、生物量增加、种子发芽率提高、株高增加、根系发育、地上部干物质和叶数增加、作物产量增加和植物活力提高^[18]。定殖包括识别和黏附根、穿透植物、抵抗植物因入侵而产生有

毒代谢物的能力。木霉菌黏附在根表面的过程可以通过疏水蛋白和与细胞壁发育相关的扩张蛋白样蛋白介导^[19]。已有研究证明刺孢木霉菌产生的 I 类疏水蛋白 TasHyd I,可以通过增强其与根表面的附着^[20],保护菌丝尖端免受植物防御化合物的伤害,从而支持植物根的定植,以及一种具有纤维素结合域的扩张蛋白样蛋白质—Swollenin-TasSwo,能够识别纤维素并修改植物细胞壁结构,促进根部定植^[21]。在木霉菌渗透植物根系的早期阶段,抑制植物的防御对于成功的初始根系定植至关重要,这一阶段与植物病原菌入侵根结构的行为相比,木霉菌的行为具有相似性。然而,随着如活性氧爆发、植物合成水杨酸以及木霉菌诱导子样蛋白分泌等的发生,将木霉菌与病原体区分开来,这些过程在植物中诱导免疫,有助于抵抗后续植物病原体和昆虫的入侵^[22]。

2.2 木霉诱导植物防御

与动物不同,植物缺乏移动防御细胞和适应性体细胞免疫系统。相反,它们依赖于每个细胞的先天免疫和感染部位发出的系统性信号^[23]。植物在生长过程中必须承受来自入侵生物(如细菌、真菌或昆虫)的多种生物胁迫,这些胁迫会对生长产生负面影响并破坏重要的生理过程,因此植物进化出多种机制来抵消与此类胁迫相关的不利影响^[2]。两种研究最广泛的植物诱导防御机制分别是病原体诱导的系统获得性抗体(SAR)和由木霉等共生微生物触发的诱导系统性抗性(ISR)^[24-25]。诱导系统性抗性(Induced Systemic Resistance,ISR)是由植物根际促生细菌(Plant Growth-Promoting Rhizobacteria,PGPR)和促生真菌(Plant Growth-Promoting Fungi,PGPF)定殖植物根际,诱导植物对病原真菌、细菌、病毒等病原生物产生的广谱系统性抗性^[26]。已有大量文献记录了木霉菌对植物防御反应的增强和刺激作用^[27-29]。同时,一些木霉属物种,可以干扰宿主植物中的信号网络,以提高抗病性和抗逆性。Saxena 等^[30]用哈茨木霉(作为叶面喷雾剂)、刺孢木霉(作为种子处理)或二者联合施用处理辣椒,通过依赖于菌株和施用的方式重新编程植物防御网络,结果显示植物对真菌病原菌炭疽菌的防御和免疫力增强。

除了预先形成的物理和化学屏障外,植物还有一个能够检测到具有保守结构特征的结构域的免疫系统,这些特征是整個类别微生物的典型特征,但在其宿主中并不存在,即病原体或微生物相关的分子模式(分别为 PAMP 或 MAMP)。病原

体相关分子模式(PAMP)或微生物相关分子模式(MAMP)是指与植物健康、发育和生理学相关的致病或微生物效应物^[31]。ISR 激活是由 MAMP 触发的关键结果。最早发现的木霉菌 MAMP 被鉴定为一种诱导型木聚糖酶(Xyn2/Eix),由木霉菌产生,作为特定烟草和番茄品种中植物防御反应的有效激活子^[32]。木霉菌活性纤维素酶和热变性纤维素酶通过分别激活 SA 和 ET 信号通路诱导甜瓜防御^[33]。一些参与植物根定植的木霉菌蛋白也可以作为 MAMP 起作用。Swollenin-TasSwo 刺激黄瓜根和叶的防御反应,对真菌和细菌提供局部保护^[34]。SSCPs cerato-platanin 家族的直系同源物,来自绿木霉的 Sm1 和来自深绿木霉的 Epl1,在根定植期间积累在菌丝中,并在棉花和玉米中作为 MAMP 存在^[35]。

2.3 木霉菌促进植物生长

某些木霉菌能够对植物生长产生有益影响,常被用于防治病害或抑制病原,促进植物生长^[36],其中,常用的几种木霉包括长枝木霉(*T. longibranchiatum*)、哈茨木霉(*T. harzianum*)、绿色木霉(*T. aviride*)和康宁木霉(*T. koningii* Oud)等。早期研究表明,木霉菌促进萝卜、辣椒、黄瓜和番茄的生长^[37-38]。例如,用哈茨木霉菌液处理土壤后,对辣椒、玉米等植物发芽率和出苗率的提高有明显的促生作用^[39],拟康宁木霉菌株 Th003 对番茄种子萌发有促进作用^[40],刺孢木霉菌株 T203 诱导处理的黄瓜体积显著增大^[41]。

已有研究证明,木霉菌还可以增加根和作物产量、次生根的增殖、幼苗鲜重和叶面积。绿木霉通过产生生长素相关的机制来促进拟南芥的生长以及侧根的发育^[42]。此外,哈茨木霉可以溶解几种植物营养素,并且已证明,哈茨木霉对黄瓜根的定植可以提高植物对磷和铁的利用率,显著增加干重、茎长和叶面积^[43]。木霉介导的植物生长调节既可以是释放分子对植物的直接影响,也可以是木霉对周围环境的影响和改变的间接影响。例如,改变土壤微生物群落或降低土壤 pH,使植物更容易获得微量或宏量营养素^[44]。

3 蛋白质作为木霉菌与植物互作中的效应物分子

木霉菌具有适应性广、繁殖力强、养分利用率高、能改良根际环境、对植物病原真菌抑制活性强及促进植物生长效果好等特点^[45]。已有研究表明,木霉菌的存在不仅调节了植物产生的激素水平,而且木霉菌也可以通过自身的激素做出贡献,或为一些植物激素的合成提供中间体,这是木霉

菌与植物相互作用的益处之一^[46]。最近的研究证实,真菌能够激活植物的防御途径。然而,木霉菌是如何调节植物免疫应答,并建立有益的相互作用是目前需要解决的主要问题之一。而在木霉和植物之间的有益联系的建立过程中,效应物可能发挥着关键作用。第一个被提出作为效应物分子的是蛋白质,并在致病系统中被广泛研究。

3.1 疏水蛋白

疏水蛋白是真菌分泌的一种小分子量的具有中等至高水平疏水性的蛋白,是真菌界所特有的^[47]。绿木霉和深绿木霉基因组中包含了 17 个疏水蛋白序列,其中一些序列已被报道在木霉与植物的相互作用中表达上调^[48]。从刺孢木霉中克隆得到的一个疏水蛋白编码基因 *HFB2-6* 在 1% 杨叶粉处理下表达下调,而在 1% 杨根粉处理下表达上调,表明 *HFB2-6* 具有根系定殖功能^[49]。疏水蛋白编码基因 *TVHYDIII* 来自绿色木霉,当其过表达时可增强绿色木霉在植物根部的定殖,其缺失时则会导致绿色木霉在植物根部定殖的减少,表明 *TVHYDIII* 在绿色木霉定殖植物根部过程中起作用^[50]。同样,刺孢木霉中的 *TasHyd1* 也参与了黄瓜植株的定植过程^[20]。从长枝木霉中纯化的疏水蛋白 *HYTLO1* 可激活植物防御反应,促进植物生长。此外,敲除菌株显著降低了其拮抗活性和促进植物生长的能力,因此, *HYTLO1* 在与植物的相互作用过程中具有双重作用^[51]。

3.2 糖苷水解酶

糖苷水解酶数量众多,在细菌、真菌、植物种子和动物器官中普遍存在,是木霉分泌的一组更广泛的具有酶活性的蛋白质,其中一些已被鉴定并参与木霉与植物的相互作用。如木霉纤维素酶复合物在烟草、利马豆和玉米等植物中通过增加乙烯(ET)或茉莉酸(JA)途径可以有效触发植物诱导系统性抗性(ISR)^[52-53]。绿色木霉的木聚糖酶 Eix(乙烯诱导木聚糖酶)触发烟草植物 ET 生物合成和过敏反应,突出表明 ET 生物合成的诱导与 Eix 酶活性无关^[32]。将哈茨木霉中的纤维素酶 *Thph1* 和 *Thph2* 应用于玉米叶片时,可以观察到玉米叶片活性氧(ROS)的瞬时生成,以及玉米叶片胞质游离钙水平的短暂升高。而 *Thph1* 或 *Thph2* 缺失突变体不能激活玉米的免疫防御相关基因来保护叶片^[54]。

3.3 CFEM 与小分泌型富半胱氨酸蛋白(SSCPs)

小分泌型富半胱氨酸蛋白(SSCPs)构成了真菌蛋白质的一大类别。这些分泌的蛋白质在真菌

和宿主之间的相互作用中起着非常重要的作用。植物有益真菌木霉作为生物杀菌剂和植物生长促进剂在世界范围内被广泛运用,在保护寄主植物免受土壤和叶面病原体的侵害方面起着重要作用。在多种木霉中已有大量 SSCPs 被发现,其可以被分为功能蛋白家族,如疏水蛋白、糖基水解酶、角蛋白、CFEM 蛋白(常见于几种真菌胞外膜)以及具有未知功能的蛋白^[55]。

Lamdan 等^[56]在一项关于绿色木霉对玉米根系存在的蛋白质组学反应的研究中,检测到 29 个 SSCPs 的存在,其中 13 个 SSCPs 在根系存在时表达负调控,其中 4 个编码 SSCPs 的基因敲除实验表明,与野生型菌株相比,接种独立敲除菌株的植株显示了 ISR 活性的提高。这一结果表明,缺失 SSCPs 的突变体直接影响共生体的 ISR 能力,而不是通过定植间接影响。这 4 个 SSCPs 可能是降低植物防御水平的负效应因子。生物信息学预测表明,在深绿木霉和绿色木霉基因组中大量存在 SSCPs,其中一些包含 CFEM 结构域,该结构域存在于细胞表面蛋白中,在与其他生物体的相互作用中发挥重要作用^[57]。某些情况下,CFEM 蛋白参与植物防御负调控。在已有报道的生物信息分析中,有 32 个序列归为 CFEM;其中 *tacfem1* 基因在真菌与拟南芥共培养时表达上调,表明其在相互作用建立过程中可能起作用^[50]。此外,在绿色木霉中,SSCPs 的基因 ID 19757 在与玉米和番茄的相互作用中均表达上调,而 ID 17705 基因仅在玉米植物存在时表达上调,这使其成为进一步分析绿色木霉与玉米相互作用中有希望的候选基因^[58]。

4 结论与展望

随着农业生产的发展,一些传统做法使植物病害日趋严重。目前,化学防治是农业生产中植物病害防治的主要方法,包括化学灭菌剂、杀虫剂。虽然化学防治效果较好,但是由于人们不科学的使用和滥用,对环境造成了破坏性的影响,现代农业面临的挑战是以环境友好的方式实现高产。因此,需要迅速采取行动,寻找可持续的环保的解决方案。

众所周知,木霉属真菌是植物共生体,通过调节植物激素机制和几种次生代谢产物的产生,对植物生长、发育、作物产量和诱导植物防御反应发挥积极作用。此外,这些真菌是有效对抗植物病原体的真菌寄生菌,并保护植物免受其伤害。木霉还可用于废物、有机材料的分解和污染地区的解毒。已有研究发现木霉菌株可增加堆肥的营养

价值,因此,将木霉作为产品使用对于实现可持续农业的清洁环境具有重要作用。

木霉的效应物分子可能在成功定殖植物过程中起着关键作用,首先是通过建立最初的接触,其次是维持真菌与植物的相互作用。许多已在木霉和其他真菌共生体中确定的效应物分子,都在其致病对应物中有活性。木霉效应物分子的研究是一个相对较新的课题;然而,由于检测、识别和量化分子(蛋白质、次生代谢物和 RNA)的技术进步,科学界已经有了一个广泛的效应候选者目录。

木霉分泌蛋白质的机制和作用正在被广泛研究,在这巨大数量的潜在分泌蛋白中,已进行功能鉴定的占少数,得出了关于它们在附着、细胞壁成分的溶解和促进系统防御方面的作用信息。然而,关于木霉分泌的蛋白质如何被根部感知的数据仍未获得,除 EIX 外暂未有其他“激发子”蛋白质的受体被识别出来。目前也无证据表明这些蛋白质是否会在植物内部迁移,或者在哪里定殖。需要更多的研究来了解木霉与植物相互作用导致生长促进和诱导免疫的复杂性。同样,这些研究将有助于发掘真菌在促进农业增长方面的全部潜力。

参考文献:

- [1] URBANEK E, BODI M, DOERR S H, et al. Influence of initial water content on the wettability of autoclaved soils [J]. Soil Science Society of America Journal, 2010, 74(6): 2086-2088.
- [2] ALFIKY A, WEISSKOPF L. Deciphering *Trichoderma*-plant-pathogen interactions for better development of biocontrol applications[J]. Journal of Fungi, 2021, 7(1): 61.
- [3] MUKHERJEE P K, HORWITZ B A, HERRERA-ESTRELLA A, et al. *Trichoderma* research in the genome era[J]. Annual Review of Phytopathology, 2013, 51: 105-129.
- [4] HARMAN G E. Overview of Mechanisms and uses of *Trichoderma* spp. [J]. Phytopathology, 2006, 96(2): 190-194.
- [5] HARMAN G E, HOWELL C R, VITERBO A, et al. *Trichoderma* species—opportunistic, avirulent plant symbionts [J]. Nature Reviews Microbiology, 2004, 2(1): 43-56.
- [6] RIFAI M A. A revision of the genus *Trichoderma*[J]. Mycological Prpers, 1969, 116: 1-56.
- [7] DOI Y. Revision of the *Hypocreales* with cultural observations IV. The genus *Hypocrea* and its allies in Japan (1) General part[J]. Bulletin of the National Science Museum, 1969, 12: 693-724.
- [8] SAMUELS G J. *Trichoderma*: systematics, the sexual state, and ecology[J]. Phytopathology, 2006, 96(2): 195-206.
- [9] 王贺祥. 农业微生物学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2003: 340.
- [10] 李立平, 段德芳. 木霉生物学特性及拮抗作用研究进展 [J]. 植物医生, 2006(4): 4-6.

- [11] MACÍAS-RODRÍGUEZ L, GUZMÁN-GÓMEZ A, GARCÍA-JUÁREZ P, et al. *Trichoderma atroviride* promotes tomato development and alters the root exudation of carbohydrates, which stimulates fungal growth and the biocontrol of the phytopathogen *Phytophthora cinnamomi* in a tripartite interaction system[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2018, 94(9): fiy137.
- [12] 赵蕾, 宋家华, 杨合同, 等. 木霉菌生物学特性及拮抗机制研究概况[J]. 山东科学, 1996(2): 59-62.
- [13] VITERBO A, HORWITZ B A. Mycoparasitism[J]. Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi, 2010: 676-693.
- [14] SHORESH M, HARMAN G E, MASTOURI F. Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents[J]. Annual Review of Phytopathology, 2010, 48: 21-43.
- [15] MANGANIELLO G, SACCO A, ERCOLANO M R, et al. Modulation of tomato response to *Rhizoctonia solani* by *Trichoderma harzianum* and its secondary metabolite harzianic acid[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 1966.
- [16] MOSTAFA M A, GAYED S K. Effect of *Trichoderma* metabolites on growth of cotton plants[J]. Nature, 1952, 169(4296): 359-360.
- [17] CATSK A V, AFIFI A F, VANCURA V. The effect of volatile and gaseous metabolites of swelling seeds on germination of fungal spores[J]. Folia Microbiologica, 1975, 20(2): 152-156.
- [18] HARMAN G E, PETZOLDT R, COMIS A, et al. Interactions between *Trichoderma harzianum* strain T22 and maize inbred line Mo17 and effects of these interactions on diseases caused by *Pythium ultimum* and *Colletotrichum graminicola*[J]. Phytopathology, 2004, 94(2): 147-153.
- [19] HERMOSA R, VITERBO A, CHET I, et al. Plant-beneficial effects of *Trichoderma* and of its genes[J]. Microbiology, 2012, 158(1): 17-25.
- [20] VITERBO A D A, CHET I. *TasHyd1*, a new hydrophobin gene from the biocontrol agent *Trichoderma asperellum*, is involved in plant root colonization[J]. Molecular Plant Pathology, 2006, 7(4): 249-258.
- [21] BROTMAN Y, BRIFF E, VITERBO A, et al. Role of swollenin, an expansin-like protein from *Trichoderma*, in plant root colonization[J]. Plant Physiology, 2008, 147(2): 779-789.
- [22] MENDOZA-MENDOZA A, ZAID R, LAWRY R, et al. Molecular dialogues between *Trichoderma* and roots: role of the fungal secretome[J]. Fungal Biology Reviews, 2018, 32(2): 62-85.
- [23] JONES J D G, DANGI J L. The plant immune system[J]. Nature, 2006, 444(7117): 323-329.
- [24] DJONIVIC S, VARGAS W A, KOLOMIETS M V, et al. A proteinaceous elicitor Sm1 from the beneficial fungus *Trichoderma virens* is required for induced systemic resistance in maize[J]. Plant Physiology, 2007, 145(3): 875-889.
- [25] POCURULL M, FULLANA A M, FERRO M, et al. Commercial formulations 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]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 3042.
- [26] 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.
- [27] MARRA R, COPPOLA M, PIRONTI A, et al. The Application of *Trichoderma* strains or metabolites alters the olive leaf metabolome and the expression of defense-related genes[J]. Journal of Fungi, 2020, 6(4): 369.
- [28] BASIŁSKA-BARCZAK A, BŁASZCZYK L, SZENTNER K. Plant cell wall changes in common wheat roots as a result of their interaction with beneficial fungi of *Trichoderma*[J]. Cells, 2020, 9(10): 2319.
- [29] LOMBARDI N, CAIRA S, TROISE A D, et al. *Trichoderma* applications on strawberry plants modulate the physiological processes positively affecting fruit production and quality[J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 1364.
- [30] SAXENA A, MISHRA S, RAY S, et al. Differential reprogramming of defense network in *Capsicum annum* L. plants against *Colletotrichum truncatum* infection by phyllospheric and rhizospheric *Trichoderma* strains[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2020, 39: 751-763.
- [31] PEL M J C, PIETERSE C M J. Microbial recognition and evasion of host immunity[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(5): 1237-1248.
- [32] ROTBLAT B, ENSHELL-SEIJFFERS D, GERSHONI J M, et al. Identification of an essential component of the elicitation active site of the EIX protein elicitor[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2002, 32(6): 1049-1055.
- [33] MARTINEZ C, BLANC F, LE CLAIRE E, et al. Salicylic acid and ethylene pathways are differentially activated in melon cotyledons by active or heat-denatured cellulase from *Trichoderma longibrachiatum*[J]. Plant Physiology, 2001, 127(1): 334-344.
- [34] BROTRMAN Y, BRIFF E, VITEBO A, et al. Role of swollenin, an expansin-like protein from *Trichoderma*, in plant root colonization[J]. Plant Physiology, 2008, 147(2): 779-789.
- [35] DJONIVIĆ S, POZO M J, DANGOTT L J, et al. Sm1, a proteinaceous elicitor secreted by the biocontrol fungus *Trichoderma virens* induces plant defense responses and systemic resistance[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2006, 19(8): 838-853.
- [36] 张风革. 哈茨木霉诱变菌株 T-E5 及其生物有机肥对黄瓜生长的影响及机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [37] BAKER R, ELAD Y, CHET I. The controlled experiment in the scientific method with special emphasis on biological control[J]. Phytopathology, 1984, 74(9): 1019-1021.
- [38] CHANG Y C, CHANG Y C, BAKER R, et al. Increased growth of plants in the presence of the biological control agent *Trichoderma harzianum*[J]. Plant Disease, 1986, 70(2): 145-148.
- [39] 张旭东, 刘云龙, 张中义. 木霉生防菌对植物生长的影响[J]. 云南农业大学学报, 2001(4): 299-303, 312.
- [40] MORENO C A, CASTILLO F, GONZÁLEZ A, et al. Biological and molecular characterization of the response of

- tomato plants treated with *Trichoderma koningiopsis*[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2009, 74(2): 111-120.
- [41] YEDIDIA I, SHORESH M, KEREM Z, et al. Concomitant induction of systemic resistance to *Pseudomonas syringae* pv. lachrymans in cucumber by *Trichoderma asperellum* (T-203) and accumulation of phytoalexins[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(12): 7343-7353.
- [42] CONTRERAS-CORNEJO H A, MACÍAS-RODRÍGUEZ L, CORTÉS-PENAGOS C, et al. *Trichoderma virens*, a plant beneficial fungus, enhances biomass production and promotes lateral root growth through an auxin-dependent mechanism in *Arabidopsis*[J]. Plant physiology, 2009, 149(3): 1579-1592.
- [43] YEDIDIA I, SRIVASTVA A K, KAPULNIK Y, et al. Effect of *Trichoderma harzianum* on microelement concentrations and increased growth of cucumber plants[J]. Plant and Soil, 2001, 235: 235-242.
- [44] TANDON A, FATIMA T, SHUKLA D, et al. Phosphate solubilization by *Trichoderma koningiopsis* (NBRI-PR5) under abiotic stress conditions[J]. Journal of King Saud University-Science, 2020, 32(1): 791-798.
- [45] 胡娟, 何珊, 史红安, 等. 木霉菌应用研究进展[J]. 湖北工程学院学报, 2019, 39(6): 50-55.
- [46] GUZMÁN-GUZMÁN P, PORRAS-TRONCOSO M D, Olmedo-Monfil V, et al. *Trichoderma* Species: versatile plant symbionts[J]. Phytopathology, 2019, 109(1): 6-16.
- [47] BAYRY J, AIMANIANDA V, GUIJARRO J I, et al. Hydrophobins-unique fungal proteins[J]. PLoS Pathogens, 2012, 8(5): e1002700.
- [48] KUBICEK C P, HERRERA-ESTRELLA A, SEIDL-SEIBOTH V, et al. Comparative genome sequence analysis underscores mycoparasitism as the ancestral life style of *Trichoderma* [J]. Genome Biology, 2011, 12(4): 1-15.
- [49] HUANG Y, MIJITI G, WANG Z, et al. Functional analysis of the class II hydrophobin gene HFB2-6 from the biocontrol agent *Trichoderma asperellum* ACCC30536[J]. Microbiological Research, 2015, 171: 8-20.
- [50] GUZMÁN-GUZMÁN P, ALEMÁN-DUARTE M I, 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 Genetics, 2017, 18(1): 1-20.
- [51] RUOCCO M, LANZUISE S, LOMBARDI N, et al. Multiple roles and effects of a novel *Trichoderma* hydrophobin[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions; MPMI, 2015, 28(2): 167-179.
- [52] PIEL J, ATZORN R, GÄBLER R, et al. Cellulysin from the plant parasitic fungus *Trichoderma viride* elicits volatile biosynthesis in higher plants via the octadecanoid signalling cascade[J]. FEBS Letters, 1997, 416(2): 143-148.
- [53] HERMOSA R, RUBIO M B, CARDOZA R E, et al. The contribution of *Trichoderma* to balancing the costs of plant growth and defense[J]. International Microbiology, 2013, 16(2): 69-80.
- [54] SARAVANAKUMAR K, FAN L, FU K, et al. Cellulase from *Trichoderma harzianum* interacts with roots and triggers induced systemic resistance to foliar disease in maize[J]. Scientific reports, 2016, 6(1): 35543.
- [55] DRUZHININA I S, SHELEST E, KUBICEK C P. Novel traits of *Trichoderma* predicted through the analysis of its secretome[J]. FEMS Microbiology Letters, 2012, 337(1): 1-9.
- [56] LAMDAN N L, SHALABY S, ZIV T, et al. Secretome of *Trichoderma* interacting with maize roots: role in induced systemic resistance[J]. Molecular & Cellular Proteomics: MCP, 2015, 14(4): 1054-1063.
- [57] PÉREZ A, RAMAGE G, BLANES R, et al. Some biological features of *Candida albicans* mutants for genes coding fungal proteins containing the CFEM domain[J]. FEMS Yeast Research, 2011, 11(3): 273-284.
- [58] MORÁN-DÍEZ M E, TRUSHINA N, LAMDAN N L, et al. Host-specific transcriptomic pattern of *Trichoderma virens* during interaction with maize or tomato roots[J]. BMC genomics, 2015, 16(1): 1-15.

Research Progress on the Role of *Trichoderma* and Its Effector Proteins in the Mechanism of Interaction with Plants

WANG Lijun, GUAN Yuanyuan, ZHANG Jialin, GUAN Mengjiao, LI Xiaolong, ZHAO Peibao

(Agricultural Science and Engineering School, Liaocheng University, Liaocheng 252000, China)

Abstract: *Trichoderma* is a kind of biocontrol fungi with rich resources. At the same time, *Trichoderma* can form a good interaction relationship with plants, promote plant growth, and induce plant disease resistance. To increase the research on the interaction between *Trichoderma* and plant and the biocontrol mechanism is conducive to the promotion of biological control and reduce the use of chemical pesticides. In this paper, the biological characteristics of *Trichoderma* and the interaction mechanism between *Trichoderma* and plants were introduced, and the roles of effector proteins secreted by *Trichoderma* in the interaction with plants were further summarized.

Keywords: *Trichoderma*; biological characteristics; promote growth; induced disease resistance; effector protein