

# 球毛壳菌对植物病原真菌和根结线虫的生物防治潜力

廖宏娟<sup>1</sup>, 张志斌<sup>1</sup>, 江玉梅<sup>1\*</sup>, 朱 筠<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>江西师范大学生命科学学院 江西省亚热带植物资源保护与利用重点实验室, 南昌 330022;

<sup>2</sup>江西科技师范大学生命科学学院 江西省生物加工过程重点实验室, 南昌 330013

**摘要:**球毛壳菌(*Chaetomium globosum*)隶属于子囊菌门、核菌纲、粪壳菌目、毛壳菌科、毛壳菌属真菌,广泛分布于空气、土壤等多种自然环境中,也是植物最常见的内生真菌之一。球毛壳菌能产生种类繁多的次级代谢产物,且其次级代谢产物具有抗真菌和杀线虫等多种生物活性,因而被制作成杀菌剂和杀线虫剂等生物农药,对植物病原真菌和根结线虫(*Meloidogyne* spp.)有良好的生物防治潜力。本文从球毛壳菌及其次级代谢产物抗植物病原真菌和杀根结线虫两个方面进行综述,并探讨球毛壳菌对植物病原真菌的生防机制,为植物病原真菌及根结线虫的综合治理和新型生物农药的开发提供参考。

**关键词:**球毛壳菌;生物防治;抗真菌活性;根结线虫;生防机制

中图分类号:Q936;S432

文献标识码:A

文章编号:1001-6880(2022)6-1076-14

DOI:10.16333/j.1001-6880.2022.6.021

## Biocontrol potential of *Chaetomium globosum* against plant pathogenic fungi and root-knot nematodes: a review

LIAO Hong-juan<sup>1</sup>, ZHANG Zhi-bin<sup>1</sup>, JIANG Yu-mei<sup>1\*</sup>, ZHU Du<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Protection and Utilization of Subtropic Plant Resources of Jiangxi Province, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China;

<sup>2</sup>Key Lab of Bioprocess Engineering of Jiangxi Province, College of Life Sciences, Jiangxi Science and Technology Normal University, Nanchang 330013, China

**Abstract:** *Chaetomium globosum* is a fungal species of Ascomycota, belonging to Ascomycota, Pyrenomycetes, Sordariomycetidae, Sordariales and *Chaetomium*. It is widely distributed in air and soil, and it is also one of the most common endophytic fungi in plants, which can produce a wide variety of secondary metabolites. These secondary metabolites have a variety of biological activities such as antifungal and nematocidal activities to be prepared into biocides, which have a good biological control potential against plant pathogenic fungi and root knot nematode (*Meloidogyne* spp.). In this paper, the biocontrol mechanism of *C. globosum* against plant pathogenic fungi and root knot nematodes was reviewed and discussed, in order to provide some references for the comprehensive management of plant pathogenic fungi and root knot nematodes and for the development of new biopesticides.

**Key words:** *Chaetomium globosum*; biological control; antifungal activity; root-knot nematode; biocontrol mechanism

现代农业生产带来的主要问题是农药和化肥滥用,引发了诸如耕地退化、农作物病虫害加重、生态条件恶化、农产品质量下降等严重后果,人类所食的食品中也不可避免地残留化学农药,危害人类健康。因此,全球正在不断减少在农产品上使用化学农药,

公众和科学界强烈希望寻求更安全和生态友好的替代品来防治农业中的植物病害。近年来,生物防治策略在控制植物病害方面受到广泛关注。生物防治是控制植物病害的有效替代方法,不仅可以解决农药带来的“3R”问题,还能满足人们对食品安全的需要<sup>[1]</sup>。

微生物防治是生物防治的一种,指利用微生物或其代谢产物来影响或抑制有害生物的方法,主要通过生物间的拮抗、竞争、溶菌、寄生等作用来抑制

收稿日期:2021-10-20 接受日期:2022-02-23

基金项目:国家自然科学基金(31760161);江西省自然科学基金(20202BABL203048);江西省教育厅项目(GJJ160314)

\*通信作者 Tel:86-015879106798; E-mail:leaf91626@163.com

病原菌的生长<sup>[2]</sup>,从而起到防治植物病害的作用,这被认为是最为安全、有应用前景和对生态友好的新方法。目前,可用于防治植物病害的微生物种类繁多,其中毛壳菌属(*Chaetomium* spp.)、木霉属(*Trichoderma* spp.)、胶荚菌属(*Gliocladium* spp.)、曲霉属(*Aspergillus* spp.)、芽孢杆菌属(*Bacillus* spp.)和假单胞菌属(*Pseudomonas* spp.)是对抗植物病原菌的主要拮抗微生物<sup>[3]</sup>。全球报道毛壳菌有300多个种,属于严格腐生型真菌,是公认的生产碳水化合物活性酶和抗生素的重要家族,它可以有效降解纤维素和有机物,并对土壤中的其他微生物产生拮抗作用<sup>[4,5]</sup>。球毛壳菌是毛壳菌中研究最早的生防菌之一,它作为生防菌防治植物病害的研究最早可以追溯到1954年。当时,Tveit和Moore研究发现,巴西某些作物如燕麦和大麦等谷物的种子被球毛壳菌侵染以后,会对维克多利长蠕孢(*Helminthosporium victoriae*)产生拮抗作用,并可使大麦和燕麦幼苗免受镰刀菌属(*Fusarium* spp.)病原菌的侵染<sup>[6]</sup>。此后,随着研究的不断深入,我们发现

球毛壳菌能有效提高植物的抗胁迫能力,对多种植物病害都具有非常良好的防治效果,其次级代谢产物种类繁多、结构新颖,具有抗真菌、杀线虫和抗病毒等生物活性,对植物病原真菌和根结线虫有可观的生物防治前景。

### 1 球毛壳菌对植物病原菌的抑制作用

球毛壳菌是毛壳菌属中研究得最多的生防菌,广泛分布于空气、土壤等多种自然环境中,也是常见的植物内生真菌,对植物病害起潜在的生防作用。由植物病原真菌引起的病害,约占植物病害的70%~80%,一种作物上可发现几种甚至几十种真菌病害,是造成农作物损失的主要原因之一。镰刀菌属(*Fusarium* spp.)、丝核菌属(*Rhizoctonia* spp.)、核盘菌属(*Sclerotinia* spp.)、链格孢属(*Alternaria* spp.)和刺盘孢属(*Colletotrichum* spp.)等是主要的植物病原真菌之一,可引起多种常见的植物病害,例如枯萎病、根腐病、立枯病和炭疽病。国内外许多研究表明,球毛壳菌与植物病原真菌对峙培养时,其菌丝会对植物病原真菌的生长产生抑制效果(见表1)。

表1 球毛壳菌抑制不同类型植物病原真菌

Table 1 *C. globosum* inhibits different types of plant pathogenic fungi

植物病原真菌属 Plant pathogenic fungi genus	植物病原真菌 Plant pathogenic fungi	抑制率 Inhibition rate (%)	参考文献 Ref.
镰刀菌属 <i>Fusarium</i>	尖孢镰刀菌 <i>F. oxysporum</i>	60.47 <sup>[1]</sup> 、34.03 <sup>[5]</sup> 、71.67 <sup>[11]</sup>	1,5,9-14
	腐皮镰刀菌 <i>F. solani</i>	50.38 <sup>[1]</sup> 、19.07 <sup>[15]</sup> 、31.44 <sup>[16]</sup>	1,15,16
	串珠镰刀菌 <i>F. moniliforme</i>	-	10
	拟分枝孢镰刀菌 <i>F. sporotrichioides</i>	-	17
	禾谷镰刀菌 <i>F. graminearum</i>	50.20 <sup>[16]</sup>	18,19
	<i>F. andiyazi</i>	53.12 <sup>[20]</sup>	20
丝核菌属 <i>Rhizoctonia</i>	立枯丝核菌 <i>R. solani</i>	27.54 <sup>[16]</sup> 、56.60 <sup>[20]</sup> 、88.72 <sup>[23]</sup>	9,10,15,16,18,20,23
核盘菌属 <i>Sclerotinia</i>	人参菌核病菌 <i>S. schinseni</i>	21.39 <sup>[15]</sup>	15
	核盘菌 <i>S. sclerotiorum</i>	73.80 <sup>[14]</sup> 、78.90 <sup>[19]</sup>	12,14,19
链格孢属 <i>Alternaria</i>	人参链格孢菌 <i>A. panax</i>	35.83 <sup>[15]</sup>	15
	白菜黑斑病菌 <i>A. brassicae</i>	-	18
	烟草赤星病菌 <i>A. alternata</i>	70.23 <sup>[20]</sup>	20
刺盘孢属 <i>Colletotrichum</i>	辣椒刺盘孢菌 <i>C. capsica</i>	51.42 <sup>[1]</sup>	1
	<i>C. gloeosporioides</i>	58.61 <sup>[20]</sup>	12,20
	其他 Other	茶轮斑病菌 <i>P. theae</i>	59.85 <sup>[1]</sup>
	猕猴桃软腐病菌 <i>Phomopsis</i> sp.	61.66 <sup>[1]</sup>	1
	人参锈腐病菌 <i>C. destructans</i>	-	12
	<i>P. sasakii</i>	-	12
	玉米大斑病菌 <i>S. turcica</i>	-	12

续表 1 (Continued Tab. 1)

植物病原真菌属 Plant pathogenic fungi genus	植物病原真菌 Plant pathogenic fungi	抑制率 Inhibition rate (%)	参考文献 Ref.
	甘薯长喙壳 <i>C. fimbriata</i>	-	12
	匍枝根霉 <i>R. stolonifera</i>	-	12
	白腐盾壳霉 <i>C. diplodiella</i>	-	12
	<i>M. phaseolina</i>	65 ~ 70 <sup>[14]</sup>	14
	白绢病菌 <i>S. rolfsii</i>	65 ~ 70 <sup>[14]</sup> , 21.96 <sup>[16]</sup>	14, 16
	灰霉病菌 <i>B. cinerea</i>	18.53 <sup>[15]</sup> , 51.60 <sup>[19]</sup>	15, 18, 19, 30
	苹果轮纹病菌 <i>M. kuwatsukai</i>	69.74 <sup>[23]</sup>	23
	苹果腐烂病菌 <i>Cytospora</i> sp.	78.46 <sup>[23]</sup>	23
	杨树腐烂病菌 <i>C. chrysosperma</i>	80.51 <sup>[23]</sup>	23
	杨树水泡溃疡病菌 <i>D. gregaria</i>	70.26 <sup>[23]</sup>	23
	大丽轮枝菌 <i>V. dahliae</i>	83.90 <sup>[31]</sup>	31
	小麦根腐病菌 <i>B. sorokiniana</i>	66.70 <sup>[32]</sup> , 71.40 <sup>[33]</sup>	32, 33

注：“-”表示抑制率未知。

Note: “-” means inhibition rate is unknown.

### 1.1 镰刀菌属

镰刀菌属是一类极具破坏性的大型丝状真菌，该属是最多样化和广泛分布的植物病原真菌之一<sup>[7]</sup>。它几乎可以侵染所有的农作物，引起许多观赏、粮食、药用和森林作物的枯萎和坏死症状，并在其生长发育和代谢过程中产生毒素危害作物，是农业上最难防治的植物病原真菌之一<sup>[7,8]</sup>。球毛壳菌可抑制多种镰刀菌，对镰刀菌引起的枯萎病和根腐病有很好的防治效果。

球毛壳菌对尖孢镰刀菌<sup>[1,5,9-14]</sup> (*F. oxysporum*)、腐皮镰刀菌<sup>[1,15,16]</sup> (*F. solani*)、串珠镰刀菌<sup>[10]</sup> (*F. moniliforme*)、拟分枝孢镰刀菌<sup>[17]</sup> (*F. sporotrichioides*)、禾谷镰刀菌<sup>[18,19]</sup> (*F. graminearum*) 和 *F. andiyazi*<sup>[20]</sup> 的生长有较好的抑制效果。尖孢镰刀菌能引起辣椒的枯萎病，Mo 等<sup>[1]</sup> 从土壤中分离出的球毛壳菌 LB010402 对尖孢镰刀菌的抑制率为 60.47%；此外，Mao 等<sup>[11]</sup> 从辣椒 (*Capsicum annuum*) 根际土中筛选球毛壳菌 LJ-S2L1，LJ-S2L1 能使尖孢镰刀菌菌丝隘缩或断裂，对尖孢镰刀菌抑制率为 71.67%，两项研究都表明球毛壳菌对辣椒枯萎病防治效果很好。国外也有类似的研究，Phong 等<sup>[5]</sup> 确认了尖孢镰刀菌是茶叶枯萎病和根腐病的病原菌，并发现球毛壳菌 CG05 可抑制尖孢镰刀菌的生长，抑制率为 34.03%，对其分生孢子产生的抑制率为 67.25%。腐皮镰刀菌可引发辣椒和人参根腐病，Mo 等<sup>[1]</sup> 和 Zhou 等<sup>[15]</sup> 研究表明，球毛壳菌 LB010402 和

球毛壳菌 FS-01 对腐皮镰刀菌的抑制率分别为 50.38% 和 19.07%，对辣椒和人参的根腐病防治效果较好；此外，Awad 等<sup>[16]</sup> 从黄瓜 (*Cucumis sativus*) 根际土壤中分离到的球毛壳菌对腐皮镰刀菌也有抑制效果，抑制率为 31.44%。拟分枝孢镰刀菌是马铃薯干腐病病原菌，Jiang 等<sup>[17]</sup> 研究发现，球毛壳菌 W7 对拟分枝孢镰刀菌抑制效果显著，可用于防治马铃薯干腐病。球毛壳菌 CDW7 是一株银杏 (*Ginkgo biloba*) 内生真菌，Zhao 等<sup>[19]</sup> 将该菌与禾谷镰刀菌对峙培养，CDW7 能抑制禾谷镰刀菌的生长，抑制率为 50.20%。Wu 等<sup>[20]</sup> 从药用植物山苍子 (*Litsea cubeba*) 中分离出球毛壳菌 SF22，该菌对 *F. andiyazi* 的抑制率为 53.12%。镰刀菌是常见的植物病原真菌，可引起植物枯萎病和根腐病等土传病害，造成严重的经济损失。综上认为，球毛壳菌对多种镰刀菌都有抑制效果，尤其是对尖孢镰刀菌的抑制效果最为显著。

### 1.2 丝核菌属

丝核菌的寄主范围非常广泛，会引起植物苗期立枯病和猝倒病，也引起禾谷类作物的纹枯病<sup>[21]</sup>。立枯丝核菌 (*R. solani*) 是丝核菌属主要的致病菌，危害禾本科、茄科、豆科和十字花科等 43 科 260 多种植物，造成水稻、玉米和马铃薯等作物产量严重减少及品质下降<sup>[22]</sup>。许多研究表明，球毛壳菌对立枯丝核菌有抑制效果<sup>[9,10,15,16,18,20,23]</sup>。Zhou 等<sup>[15]</sup> 从健康林下参 (*Panax ginseng*) 叶片中分离出球毛壳菌 FS-01，FS-01 能抑制立枯丝核菌的生长，抑制率为

24.37%,对立枯丝核菌引发的人参立枯病有一定防治效果。Awad 等<sup>[16]</sup>从黄瓜根际土壤中分离到球毛壳菌,该菌对立枯丝核菌抑制率为 27.54%。Wu 等<sup>[20]</sup>从药用植物山苍子中分离出球毛壳菌 SF22,该菌株对立枯丝核菌的抑制率为 56.6%。Liu 等<sup>[23]</sup>从健康毛白杨(*Populus tomentosa*)中分离出内生真菌球毛壳菌 ND35,ND35 对立枯丝核菌抑制率达 88.72%,且 ND35 的菌丝会形成吸器、附着枝等结构对立枯丝核菌进行重寄生,在显微镜下可观察到病菌的菌丝被缠绕、穿透、断裂等现象。立枯丝核菌是典型的腐生性极强的土传病原菌,主要引起植物的立枯病,球毛壳菌可作为该菌的生防菌。

### 1.3 核盘菌属

核盘菌可引起植物的菌核病,危害植物茎、叶和果荚,植物菌核病的病部呈水渍状病斑,表面产生棉絮状菌丝,严重时会导致全株枯死和腐烂。核盘菌(*S. sclerotiorum*)是核盘菌属的代表种,且多数植物的菌核病由核盘菌引起<sup>[24]</sup>。Zhang 等<sup>[12]</sup>从银杏新鲜树皮中分离到球毛壳菌 No. 05, No. 05 能抑制核盘菌的生长,抑制圈直径为 25.64 mm; Zhao 等<sup>[19]</sup>通过对峙培养测得球毛壳菌 CDW7 对核盘菌的抑制率为 78.9%。Kumar 等<sup>[14]</sup>将球毛壳菌 5157 与多种病原真菌对峙培养,发现 5157 菌株对核盘菌的抑制率最高,抑制率为 73.8%。Zhou 等<sup>[15]</sup>从健康林下参叶片中分离出球毛壳菌 FS-01,FS-01 对人参菌核病菌(*S. schinseng*)的对峙抑制率为 21.39%。菌核病是我国油料作物生产中主要病害之一,严重制约长江中下游地区油菜主产区的产业发展<sup>[25]</sup>。球毛壳菌能强烈抑制核盘菌,可用于防治核盘菌引起的菌核病。

### 1.4 链格孢属

链格孢菌在土壤中非常丰富,被认为是世界上最具侵略性的土壤传播病原菌之一<sup>[26]</sup>。大多数链格孢菌是腐生真菌,主要侵染叶片、果实和新梢,导致植株坏死、落叶、生长周期缩短以及果实腐烂,造成田间和产后巨大的经济损失<sup>[27]</sup>。Zhou 等<sup>[15]</sup>在健康林下参叶片中分离出球毛壳菌 FS-01,FS-01 对人参链格孢菌(*A. panax*)的抑制率为 35.83%,对人参链格孢菌引起的人参黑斑病有防治作用。Lan 等<sup>[18]</sup>从油菜(*Brassica campestris*)幼苗中获得球毛壳菌 YY-11,YY-11 对白菜黑斑病菌(*A. brassicae*)有抑制作用。Wu 等<sup>[20]</sup>研究发现,山苍子内生菌球毛壳菌 SF22 能有效抑制烟草赤星病菌(*A. alternata*),抑制率为 70.23%。

### 1.5 刺盘孢属

刺盘孢属又名毛盘孢属,是禾本科、果树、蔬菜等经济作物的寄生菌,会引起严重的炭疽病<sup>[28]</sup>。据报道,在热带、亚热带和地中海地区的出口水果的质量受刺盘孢菌影响最为严重,在最坏的情况下,刺盘孢菌会导致超过 80% 的经济损失<sup>[29]</sup>。Mo 等<sup>[1]</sup>从土壤中分离出球毛壳菌 LB010402,该菌可抑制辣椒刺盘孢菌(*C. capsici*),抑制率为 51.42%,能防治辣椒炭疽病。Zhang 等<sup>[12]</sup>研究发现,从银杏新鲜树皮中分离到的球毛壳菌 No. 05 对 *C. gloeosporioides* 的生长有抑制,抑菌圈直径为 27.18 mm。Wu 等<sup>[20]</sup>从药用植物山苍子中分离出球毛壳菌 SF22,SF22 菌株对 *C. gloeosporioides* 的抑制率为 58.61%。

### 1.6 其他植物病原真菌

Mo 等<sup>[1]</sup>从土壤中分离出的球毛壳菌 LB010402 对茶轮斑病菌(*Pestalotiopsis theae*)和猕猴桃软腐病菌(*Phomopsis* sp.)的抑制率分别为 59.85%、61.66%。Zhang 等<sup>[12]</sup>从银杏新鲜树皮中分离到球毛壳菌 No. 05,这株菌对人参锈腐病菌(*Cylindrocarpon destructans*)、*Pellicularia sasakii*、玉米大斑病菌(*Setosphaeria turcica*)、甘薯长喙壳(*Ceratocystis fimbriata*)、匍枝根霉(*Rhizopus stolonifera*)和白腐盾壳霉(*Coniothyrium diplodiella*)的生长有较强的抑制作用,抑菌圈直径分别为 20.70、22.07、28.21、27.90、22.21、27.90 mm。Kumar 等<sup>[14]</sup>发现球毛壳菌 5157 对 *Macrophomina phaseolina* 和白绢病菌(*Sclerotium rolfsii*)的抑制率在 65%~70% 之间。Awad 等<sup>[16]</sup>从黄瓜根际土壤中分离到球毛壳菌,该菌对白绢病菌的抑制率为 21.96%。灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)会引起植物的灰霉病,球毛壳菌 FS-01 和 CDW7 对其抑制率分别为 18.53%<sup>[15]</sup>和 51.6%<sup>[19]</sup>,球毛壳菌 YY-11<sup>[18]</sup>和 LB-2<sup>[30]</sup>对灰霉病菌生长也有一定抑制。Liu 等<sup>[23]</sup>从健康毛白杨中分离出球毛壳菌 ND35,ND35 对苹果轮纹病菌(*Macrophoma kuwatsukai*)、苹果腐烂病菌(*Cytospora* sp.)、杨树腐烂病菌(*Cytospora chrysosperma*)和杨树水泡溃疡病菌(*Dothiorella gregaria*)有显著的抑制效果,抑制率依次为 69.74%、78.46%、80.51%、70.26%。Zhang 等<sup>[31]</sup>从健康棉花(*Gossypium hirsutum*)植株上分离到的球毛壳菌 CEF-082 对引起棉花黄萎病的大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)的抑制率为 83.9%。Yue 等<sup>[32]</sup>和 Darshan 等<sup>[33]</sup>研究发现,球毛壳菌对引起小麦根腐病的 *Bipolaris sorokiniana* 有很强的抑制效果,抑制率分别为 66.7%、71.4%。

## 2 球毛壳菌次级代谢产物对植物病原真菌的抗真菌活性

由植物病原真菌引起的植物病害是造成作物损失的主要原因之一,几十年来,主要使用化学杀菌剂防治植物病害,但化学杀菌剂对生态和生物多样性构成巨大的威胁,并对人类健康造成不良影响。天然产物具有广泛的生物活性和环境友好属性,是最有前途的绿色杀菌剂来源。1929年,从青霉属(*Penicillium* spp.)真菌中鉴定出抗菌药物青霉素以来,化学家们一直致力于从微生物代谢产物中发现

新的生物活性物质。球毛壳菌已被公认为次级代谢物的高生产者,在医疗和农业应用中对人类有不可估量的用处<sup>[34]</sup>。自1976年Sekita等首次从球毛壳菌中分离到球毛壳菌素(chaetoglobosin)以来,世界各国的学者相继对该菌的天然产物及生物活性进行研究,已发现300多个结构新颖的活性次生代谢产物<sup>[35,36]</sup>。目前的研究表明,球毛壳菌素类(chaetoglobosins)和嗜氮酮类(azaphilones)是球毛壳菌次级代谢产物的主要类型,也是抗植物病原真菌的主要活性物质<sup>[36-39]</sup>(见表2)。

表2 球毛壳菌次级代谢产物抗植物病原真菌和根结线虫

Table 2 The secondary metabolites from *C. globosum* are against plant pathogenic fungi and root knot nematode

化合物类型 Compound type	序号 No.	化合物名称 Compound name	植物病原真菌或根结线虫 Plant pathogenic fungi or root knot nematode
球毛壳菌素类 Chaetoglobosins	1	Chaetoglobosin A	<i>S. turcica</i> <sup>[12]</sup> 、 <i>F. sporotrichioides</i> <sup>[17]</sup> 、 <i>M. miehei</i> <sup>[40]</sup> 、 <i>R. stolonife</i> <sup>[42]</sup> 、 <i>C. diplodiella</i> <sup>[42]</sup> 、 <i>S. sclerotiorum</i> <sup>[19,43]</sup> 、 <i>B. cinerea</i> <sup>[43]</sup> 、 <i>P. herbarum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>E. nigrum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>R. solani</i> <sup>[45]</sup> 、 <i>P. digitatum</i> <sup>[46]</sup> 、 <i>M. incognita</i> <sup>[85]</sup> 、 <i>M. javanica</i> <sup>[86]</sup>
	2	Chaetoglobosin C	<i>S. turcica</i> <sup>[12]</sup> 、 <i>M. miehei</i> <sup>[40]</sup> 、 <i>R. stolonife</i> <sup>[42]</sup> 、 <i>C. diplodiella</i> <sup>[42]</sup>
	3	Chaetoglobosin Vb	<i>B. cinerea</i> <sup>[41]</sup>
	4	Chaetoglobosin V	<i>B. cinerea</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>G. cingulata</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>A. solani</i> <sup>[41]</sup>
	5	Chaetoglobosin G	<i>B. cinerea</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>A. solani</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>F. graminearum</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>A. alternata</i> <sup>[41]</sup> 、 <i>R. stolonife</i> <sup>[42]</sup> 、 <i>C. diplodiella</i> <sup>[42]</sup>
	6	Chaetoglobosin D	<i>S. sclerotiorum</i> <sup>[19]</sup> 、 <i>R. stolonife</i> <sup>[42]</sup> 、 <i>C. diplodiella</i> <sup>[42]</sup>
	7	Chaetoglobosin E	<i>R. stolonife</i> <sup>[42]</sup> 、 <i>C. diplodiella</i> <sup>[42]</sup> 、 <i>P. herbarum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>E. nigrum</i> <sup>[44]</sup>
	8	Chaetoglobosin R	<i>R. stolonife</i> <sup>[42]</sup> 、 <i>C. diplodiella</i> <sup>[42]</sup>
	9	Chaetoglobosin B	<i>P. herbarum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>E. nigrum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>M. javanica</i> <sup>[86]</sup>
	10	Chaetoglobosin F	<i>P. herbarum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>E. nigrum</i> <sup>[44]</sup>
	11	Penochalasin G	<i>P. herbarum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>E. nigrum</i> <sup>[44]</sup>
嗜氮酮类 Azaphilones	12	Chaetoviridin A	<i>R. solani</i> <sup>[16]</sup> 、 <i>B. sorokiniana</i> <sup>[32]</sup> 、 <i>A. mali</i> <sup>[47]</sup> 、 <i>B. cinerea</i> <sup>[47,48]</sup> 、 <i>C. gloeosporioides</i> <sup>[47]</sup> 、 <i>F. oxysporum</i> <sup>[47]</sup> 、 <i>M. grisea</i> <sup>[47]</sup> 、 <i>P. ultimum</i> <sup>[47]</sup> 、 <i>P. reconditum</i> <sup>[47]</sup> 、 <i>S. sclerotiorum</i> <sup>[48]</sup> 、 <i>F. graminearum</i> <sup>[48]</sup> 、 <i>F. moniliforme</i> <sup>[48]</sup> 、 <i>V. dahliae</i> <sup>[49]</sup>
	13	Chaetoviridin B	<i>R. solani</i> <sup>[16]</sup> 、 <i>M. grisea</i> <sup>[47]</sup> 、 <i>P. ultimum</i> <sup>[47]</sup>
	14	Chaetomugilin A	<i>P. herbarum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>E. nigrum</i> <sup>[44]</sup>
	15	Chaetomugilin D	<i>P. herbarum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>E. nigrum</i> <sup>[44]</sup>
	16	Chaetoviridin E	<i>B. sorokiniana</i> <sup>[32]</sup>
其他类型 Other types	17	Gliotoxin	<i>F. sulphureum</i> <sup>[50]</sup> 、 <i>A. alternata</i> <sup>[50]</sup> 、 <i>C. sorghi</i> <sup>[50]</sup>
	18	Chaetoglobosin X	<i>E. turcicum</i> <sup>[51]</sup> 、 <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>cucumerinum</i> <sup>[51]</sup> 、 <i>C. lunata</i> <sup>[51]</sup> 、 <i>F. graminearum</i> <sup>[51]</sup> 、 <i>F. moniliforme</i> <sup>[51]</sup>
	19	Sch 210971	<i>S. sclerotiorum</i> <sup>[52]</sup>
	20	Flavipin	<i>F. flocciferum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>P. acucumerina</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>E. nigrum</i> <sup>[44]</sup> 、 <i>S. sclerotiorum</i> <sup>[53]</sup> 、 <i>F. graminearum</i> <sup>[53]</sup> 、 <i>R. solani</i> <sup>[53]</sup> 、 <i>P. capsica</i> <sup>[53]</sup> 、 <i>A. solani</i> <sup>[53]</sup> 、 <i>M. incognita</i> <sup>[85]</sup> 、 <i>H. glycines</i> <sup>[85]</sup> 、 <i>M. javanica</i> <sup>[86]</sup>
	21	Chaetogline A	<i>S. sclerotiorum</i> <sup>[55]</sup>
	22	3-Methoxyepicoccone	<i>M. javanica</i> <sup>[86]</sup>
	23	4,5,6-Trihydroxy-7-menthylphthalide	<i>M. javanica</i> <sup>[86]</sup>

## 2.1 球毛壳菌素类

经几十年的研究,球毛壳菌素类部分天然产物具有很强的抗真菌活性,对许多被真菌感染而导致的植物病害有良好的防治效果,化学结构见图1。球

毛壳菌素类属于细胞松弛素类(cytochalasans),它具有的吲哚基取代了原来细胞松弛素中苯基的位置,迄今已有60余种这类化合物从球毛壳菌中分离到,是球毛壳菌次级代谢产物中很重要的化合物<sup>[36]</sup>。

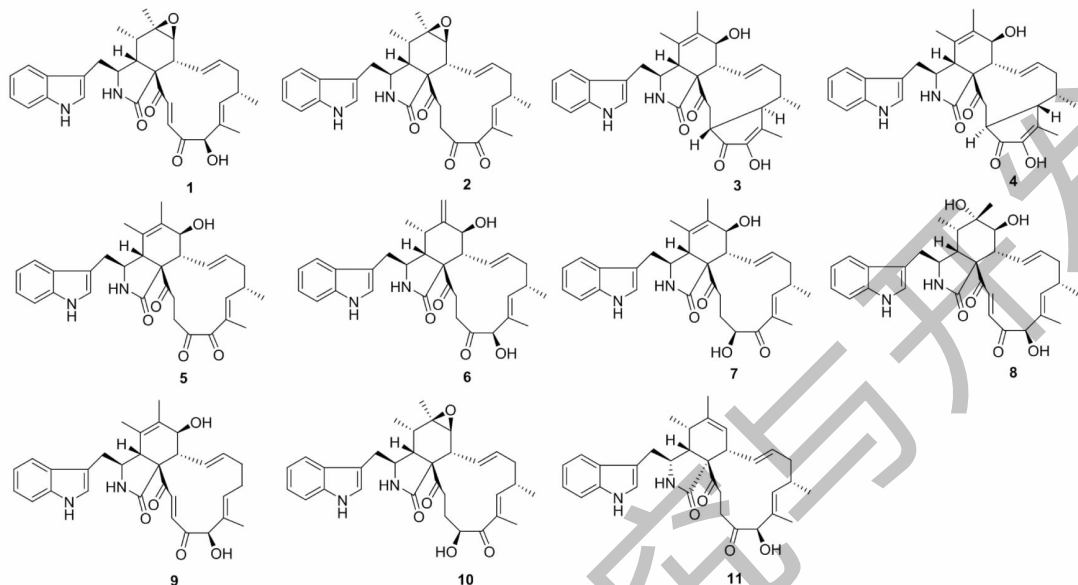


图1 球毛壳菌素类的化学结构

Fig. 1 The chemical structures of chaetoglobosins

2009年,Qin等<sup>[40]</sup>从银杏叶片中分离出球毛壳菌,并在其菌体粗提物中分离到 chaetoglobosin A(1)和 chaetoglobosin C(2),化合物1和2在10  $\mu\text{g}/\text{disc}$ 的剂量下,对米黑毛霉(*Mucor miehei*)的抑菌圈直径分别为25、15 mm。

2012年,Xue等<sup>[41]</sup>从球毛壳菌的乙酸乙酯粗提物中分离到 chaetoglobosin Vb(3)、chaetoglobosin V(4)和 chaetoglobosin G(5)。化合物3对灰霉病菌的最小抑菌浓度(MIC)为100  $\mu\text{g}/\text{mL}$ ;化合物4对灰霉病菌、*Glomerella cingulata*和番茄早疫病菌(*Alternaria solani*)的MIC值分别为100、100、25  $\mu\text{g}/\text{mL}$ ;化合物5对禾谷镰刀菌、灰霉病菌、番茄早疫病菌及烟草赤星病菌的MIC值为分别为50、100、25、25  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2013年,Zhang等<sup>[12]</sup>在球毛壳菌 No. 05 的发酵液中分离出 chaetoglobosin A(1)和 chaetoglobosin C(2),两种物质都对引发玉米叶枯病的玉米大斑病菌的生长有很强的抑制作用,其中化合物1对玉米大斑病菌的MIC值小于0.1  $\mu\text{g}/\text{mL}$ ,且在玉米叶片上喷洒100  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的化合物1对玉米叶枯病的防治效果为100%。同年,Zhang等<sup>[42]</sup>报道了从银杏内生真菌球毛壳菌 No. 04 的粗提物中分离出6种球

毛壳菌素,分别为 chaetoglobosins A(1)、C(2)、D(6)、E(7)、G(5)和R(8),6种化合物在浓度为20  $\mu\text{g}/\text{dish}$ 时,对匍枝根霉和白腐盾壳霉均具有显著的抑制活性,其中化合物1对这两种植物病原菌的抑制效果最好,半最大效应浓度( $\text{EC}_{50}$ )分别为0.6663、0.1073  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2014年,Zhang等<sup>[43]</sup>从侧柏(*Platycladus orientalis*)内生真菌球毛壳菌 ZH-32 的发酵液中分离到 chaetoglobosin A(1),该化合物对灰霉病菌和核盘菌的 $\text{EC}_{50}$ 分别为5.36、12.9  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2016年,Zhao等<sup>[19]</sup>从球毛壳菌 CDW7 中获得7种产物,其中 chaetoglobosins A(1)和 D(6)对核盘菌表现出较强的抑制活性,半抑制浓度( $\text{IC}_{50}$ )分别为0.35、0.62  $\mu\text{g}/\text{mL}$ ,阳性对照多菌灵的 $\text{IC}_{50}$ 值为0.17  $\mu\text{g}/\text{mL}$ ,他们的研究表明 CDW7 是一种有应用前景的菌核病生防菌。同年,Li等<sup>[44]</sup>从球毛壳菌的代谢物中分离出 chaetoglobosins A(1)、B(9)、E(8)、F(10)以及 penochalasin G(11),这5种化合物对草茎点霉(*Phoma herbarum*)MIC值分别为64、16、64、16、64  $\mu\text{g}/\text{mL}$ ,对黑附球菌(*Epicoccum nigrum*)抑制作用较强,MIC值分别为16、8.4、<1、<1  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2017年,Jiang等<sup>[45]</sup>用玉米秸秆固态发酵球毛

壳菌 W7, 获得的 chaetoglobosin A (**1**) 对立枯丝核菌具有较强的抑制作用,  $IC_{50}$  值为  $3.88 \mu\text{g}/\text{mL}$ 。同年, Jiang 等<sup>[17]</sup>还报道了球毛壳菌 W7 产生的 chaetoglobosin A (**1**) 对引起马铃薯干腐病的拟分枝孢镰刀菌有显著的抑制作用, MIC 值为  $9.45 \sim 10.50 \mu\text{g}/\text{mL}$ ,  $IC_{50}$  为  $4.344 \mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2021 年, Xue 等<sup>[46]</sup>发现球毛壳菌 QY-1 的发酵液能抑制指状青霉 (*Penicillium digitatum*) 的生长, 且 QY-1 产生的 chaetoglobosin A (**1**) 是抑制指状青

霉的主要物质, 对指状青霉的 MIC 值为  $6.25 \mu\text{g}/\text{mL}$ , 仅为阳性对照 bellkute MIC 值的一半左右。

## 2.2 嗜氮酮类

嗜氮酮类化合物是结构新奇的真菌源聚酮类次级代谢产物, 含有异色满 (isochromane) 和异喹啉骨架<sup>[36]</sup>。目前, 从毛壳菌属真菌中分离出的嗜氮酮类化合物已超过 80 个<sup>[36,37]</sup>, 大多数此类化合物都具有广泛的生物活性和应用前景, 具抗真菌活性的嗜氮酮类化合物的化学结构见图 2。

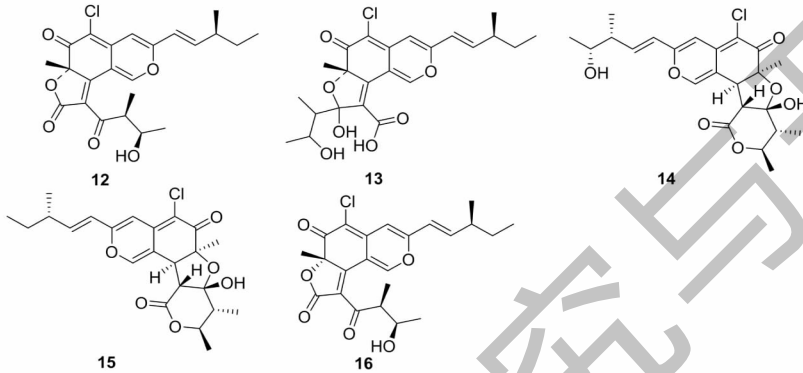


图 2 嗜氮酮类的化学结构

Fig. 2 The chemical structures of azaphilones

2005 年, Park 等<sup>[47]</sup>从稗草 (*Echinochloa crusgal-li*) 中分离到球毛壳菌 F0142, 从该菌培养液中分离到两种抗真菌物质, 分别鉴定为 chaetoviridin A (**12**) 和 chaetoviridin B (**13**)。化合物 **12** 对轮斑病菌 (*Alternaria mali*)、灰霉病菌、*Colletotrichum gloeosporioides* 和尖孢镰刀菌的 MIC 值都为  $33.3 \mu\text{g}/\text{mL}$ , 对稻瘟病菌 (*Magnaporthe grisea*) 和极腐霉 (*Pythium ultimum*) 的 MIC 值都为  $1.23 \mu\text{g}/\text{mL}$ 。在  $62.5 \mu\text{g}/\text{mL}$  浓度下, 化合物 **12** 对稻瘟病和小麦叶锈病 (*Puccinia recondita*) 的抑制率均在 80% 以上。化合物 **13** 对稻瘟病菌和极腐霉 MIC 值都为  $33.3 \mu\text{g}/\text{mL}$ 。化合物 **12** 对植物病原真菌的体外和体内抗真菌活性均高于化合物 **13**。

2013 年, Awad 等<sup>[46]</sup>从黄瓜根际土壤中分离到球毛壳菌, 在其乙酸乙酯提取物中获得 chaetoviridin A (**12**) 和 chaetoviridin B (**13**), 两种化合物对立枯丝核菌都有一定的抑制作用, 抑菌圈直径分别为 15 和 14 mm。

2016 年, Li 等<sup>[44]</sup>从球毛壳菌的代谢产物中分离出 chaetomugilin A (**14**) 和 chaetomugilin D (**15**), 对草茎点霉的 MIC 值都为  $128 \mu\text{g}/\text{mL}$ , 对黑附球菌的抑制作用较强, MIC 值分别为 8 和  $16 \mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2018 年, Yue 等<sup>[32]</sup>从球毛壳菌 22-10 的粗提物中分离得到 chaetoviridin A (**12**) 和 chaetoviridin E (**16**), 这两种化合物在  $100 \mu\text{g}/\text{mL}$  的浓度下, 对小麦根腐病菌的抑制率分别为 32.31 和 13.85%。同年, Yan 等<sup>[48]</sup>从球毛壳菌 CDW7 中分离到 chaetoviridin A (**12**), 化合物 **12** 在  $20 \mu\text{g}/\text{mL}$  浓度下对核盘菌、灰霉病菌、禾谷镰刀菌和串珠镰刀菌的抑制率分别为 97.8、69.1、77.0 和 59.2%。化合物 **12** 对核盘菌的  $EC_{50}$  值为  $1.97 \mu\text{g}/\text{mL}$ , 其阳性对照多菌灵的  $EC_{50}$  值为  $0.17 \mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2021 年, Zhang 等<sup>[49]</sup>从球毛壳菌 CEF-082 的代谢产物分离出 chaetoviridin A (**12**), 化合物 **12** 对引起棉花黄萎病的大丽轮枝菌具有较高的抑制活性。该化合物可引起大丽轮枝菌菌丝变形和细胞坏死, 增加细胞活性氧和一氧化二氮的产生, 抑制大丽轮枝菌的微菌核萌发, 增强棉花植株的防御反应, 对棉花黄萎病有良好的防治效果。

## 2.3 其他类型化合物

2011 年, Li 等<sup>[50]</sup>在银杏内生菌球毛壳菌 NM0066 的乙酸乙酯粗提物中分离出 gliotoxin (**17**) (结构见图 3), 该物质对硫色镰刀菌 (*Fusarium sul-*

*phureum*)、烟草赤星病菌和高粱紫斑病菌 (*Cercospora sorghi*) 具有较好的抗真菌活性,  $EC_{50}$  值分别为 68.5、36.8、59.8  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2012 年, Wang 等<sup>[51]</sup> 从药用植物温郁金 (*Curcuma wenyujin*) 叶片中分离到球毛壳菌 L18, 从 L18 菌株的粗提取物中分离出 chaetoglobosin X (**18**)。化合物 **18** 对玉米大斑病菌、黄瓜枯萎病菌 (*Fusarium oxysporum* f. sp. *Cucumerinum*) 和新月弯孢菌 (*Curvularia lunata*) 的 MIC 值都为 3.125  $\mu\text{g}/\text{mL}$ , 对禾谷镰刀菌和串珠镰刀菌的 MIC 值都为 6.25  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2013 年, Kumar 等<sup>[52]</sup> 从南非醉茄 (*Withania somnifera*) 中分离到球毛壳菌 EF18, 从其乙酸乙酯提取物中分离到能抑制核盘菌的生物活性化合物抗生素 Sch 210971 (**19**)。同年, Xiao 等<sup>[53]</sup> 从银杏内生真菌球毛壳菌 CDW7 的发酵液中分离到活性物质 flavipin (**20**), 化合物 **20** 对 5 种常见植物病原真菌:

核盘菌、禾谷镰刀菌、立枯丝核菌和番茄早疫病病菌有显著的抑制,  $EC_{50}$  值分别为 3.68、0.73、2.62、12.35  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2016 年, Li 等<sup>[44]</sup> 从球毛壳菌的代谢产物中也分离出 flavipin (**20**), 化合物 **20** 对柔毛镰刀菌 (*Fusarium flocciferum*)、*Plectosphaerella cucumerina* 和黑附球菌有一定的抑制作用, MIC 值都为 256  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。同年, Yin 等<sup>[54]</sup> 从球毛壳菌 Y-11 发酵液中分离出 C16 鞘氨醇和植物鞘氨醇, 化学式分别为  $\text{C}_{16}\text{H}_{35}\text{NO}_2$  和  $\text{C}_{18}\text{H}_{39}\text{NO}_3$ 。两种鞘氨醇混合液对芸薹根肿菌 (*Plasmodiophqra brassicae*) 休眠孢子的萌发有明显的抑制作用, 其 MIC 值小于 0.1  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。

2019 年, Yan 等<sup>[55]</sup> 从海洋鱼类内生真菌球毛壳菌 1C51 的次级代谢产物中分离出 8 种化合物, 其中的 chaetogline A (**21**) 对核盘菌有抑制作用,  $EC_{50}$  值为 10.3  $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。

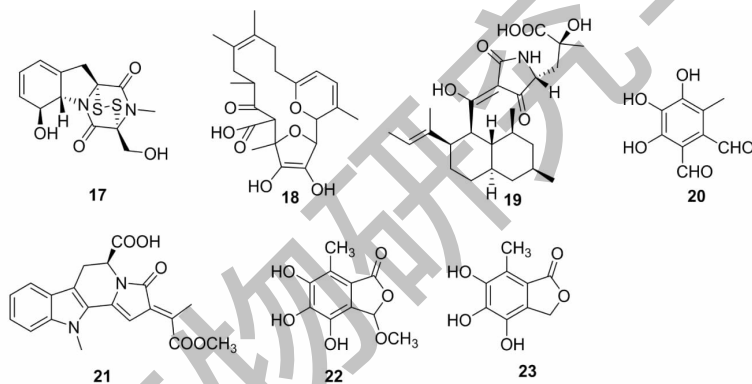


图3 化合物 17~23 的化学结构

Fig. 3 The chemical structures of compounds 17-23

### 3 球毛壳菌对植物病原真菌的生防机制

生物防治策略在全球蓬勃发展, 了解生物防治过程中的作用机制对于确定生物防治的有效性至关重要。早期研究表明, 球毛壳菌作为一种具有良好前景的生防真菌, 其抗植物病原真菌的机制可能有 7 种: 产生具有抗真菌活性的次级代谢产物、产生细胞壁降解酶、诱导植物自身产生系统抗性、促进植物生长发育、重寄生、竞争和协同拮抗。

#### 3.1 产生具有抗真菌活性的次级代谢产物

现在, 球毛壳菌属已经被公认为是结构多样性天然产物的重要源泉<sup>[35]</sup>, 球毛壳菌产生的代谢产物结构新颖, 种类繁多, 其中的球毛壳菌素类是被研究得最多的一类代谢产物, 能抑制多种植物病原真菌, 详见表 2。球毛壳菌素类属于细胞松弛素类, 细胞松弛素是由聚酮类和氨基酸聚合形成的一类具有异吡

啉酮联合大环骨架的化合物, 是首先应用于细胞骨架研究的药物<sup>[56]</sup>。细胞松弛素可与微丝的快速生长端形成高亲电性结合, 通过“封端”机制防止肌动蛋白单体 (globular actin) 的添加; 由于阻止了肌动蛋白单体添加到微丝, 就只发生解聚过程, 从而导致微丝的合成受到抑制<sup>[56]</sup>。微丝对细胞贴附、运动和分裂等许多细胞功能具有重要作用, 球毛壳菌素可通过抑制植物病原真菌的微丝的合成, 以达到杀菌的目的。

#### 3.2 产生细胞壁降解酶

细胞壁对于真菌的正常生活起着重要的作用, 球毛壳菌产生的细胞壁水解酶主要为葡聚糖酶和几丁质酶, 它们作用于植物病原真菌的细胞壁, 水解细胞壁的主要成分<sup>[9]</sup>。一些研究人员认为纤维素酶对生防效应有重要作用<sup>[57]</sup>, 而葡聚糖酶属于纤维素



酶类, Umikalsom 等<sup>[58]</sup>报道了生长快速的毛壳菌的培养滤液中的纤维素酶活性较高。在 Soyong 等<sup>[59]</sup>阐述的几种球毛壳菌生物防治机制中,几丁质酶作为单独的一类重要因素在生防中发挥着重要作用。因此,球毛壳菌产生的葡聚糖酶和几丁质酶对其生防效果有积极影响。

据报道,球毛壳菌 Cg-6 在体外表现出强烈的外切葡聚糖酶活性和内切葡聚糖酶活性,能有效抑制马铃薯晚疫病病菌,防治马铃薯晚疫病<sup>[60]</sup>。在此之前, Inglis 和 Kawchuk 认为由  $\beta$ -葡聚糖酶引起的细胞壁降解是球毛壳菌对 *Phytophthora ultimum* 这种病菌的作用方式之一<sup>[61]</sup>。Chen 等<sup>[9]</sup>在球毛壳菌的葡聚糖酶活测定试验中发现,在稻瘟病菌、立枯丝核菌和尖孢镰刀菌细胞壁诱导下的葡聚糖酶活性最高,间接反映了球毛壳菌产生的葡聚糖酶对这 3 种病原真菌的细胞壁有很好的水解作用。Darshan 等<sup>[33]</sup>通过分析球毛壳菌 Cg2 的转录组,推断出几丁质酶、葡聚糖酶和蛋白酶是球毛壳菌抑制小麦根腐病菌重要物质。此外, Jin 等<sup>[62]</sup>用表达序列标签 (EST) 途径鉴定出几丁质酶基因与球毛壳菌生物防治相关。值得注意的是,真菌细胞壁在结构和成分上都与植物细胞壁有明显的差异,因此,针对于真菌细胞壁的降解酶对植物以及动物均不会产生毒害作用,特别是来源于天然生物体内的活性物质<sup>[63]</sup>。

### 3.3 诱导植物自身产生系统抗性

球毛壳菌可激活植物一系列的物理或化学防卫反应,如提高植物体内多种防御酶的活性,诱导某些组织抗氧化能力的增强等,最终达到提高植物抗病能力的目的。Yin 等<sup>[54]</sup>研究表明,经球毛壳菌诱导处理后,油菜体内的苯丙氨酸解氨酶、过氧化物酶和多酚氧化酶等防御酶活性均比对照组明显提高,表明球毛壳菌能诱导油菜对芸薹根肿菌产生抗性。Zhang 等<sup>[64]</sup>发现球毛壳菌 CEF-082 能够调控棉花的多种代谢途径,并诱导棉花植株对大丽轮枝菌产生防御反应。Khalil 等<sup>[65]</sup>在番茄叶面施用球毛壳菌,使番茄早疫病的发病率降低了 37.6%,且病害严重程度为对照的 46.4%,球毛壳菌能诱导番茄固有的防御系统,使超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性显著提高。总之,球毛壳菌诱导植物自身产生系统抗性在植物病害的生物防治中有重要作用。

### 3.4 促进植物生长发育

球毛壳菌对植物有明显的促生作用,能够产生许多促进植物生长的代谢产物,比如赤霉素、吡啶乙

酸、麦角甾醇等物质,不仅能促进植物生长和发育,还有利于改善和提高土壤肥力。众多研究表明,从健康毛白杨中筛选出的球毛壳菌 ND35 具有促生作用,可以促进冬小麦苗期根系和植株发育,使小麦提前进入三叶期<sup>[66]</sup>;促进核桃实生苗生长,提高生物量<sup>[67]</sup>;促进板栗提前开花,提高花序数量<sup>[68]</sup>;促进黄瓜种子萌发和胚根生长<sup>[69]</sup>;显著增加黄瓜的株高和叶面积,同时提高黄瓜的产量<sup>[70]</sup>。Zhai 等<sup>[71]</sup>从丹参 (*Salvia miltiorrhiza*) 毛状根中分离出球毛壳菌 D38,并且发现 D38 是一种对丹参生长和代谢非常有益的内生真菌,对丹参酮和丹酚酸积累均有促进作用。Kumar 等<sup>[14]</sup>研究发现,球毛壳菌 5157 的发酵液能促进印度芥菜 (*Brassica juncea*) 种子萌发和幼苗生长。

### 3.5 重寄生

重寄生是自然界普遍存在的一种真菌与真菌之间的相互作用,指植物病原真菌寄生于植物体内,同时生防菌在植物病原真菌上寄生,重寄生作用是球毛壳菌重要的生防机制之一。在重寄生的过程中生防菌会产生不同的侵染结构,如附着胞、菌丝卷和钩状体等缠绕病原真菌,再通过机械侵入或分泌胞外细胞壁降解酶使寄主菌的细胞壁发生降解,从而进入到寄主菌体内,进而达到抑菌或杀菌的目的<sup>[63]</sup>。Liu 等<sup>[23]</sup>发现球毛壳菌 ND35 能产生吸器和附着枝等结构对立枯丝核菌和白绢病菌进行重寄生,在显微镜下可观察到病菌的菌丝被缠绕、穿透、断裂等现象。Lan 等<sup>[18]</sup>和 Ye 等<sup>[72]</sup>也发现球毛壳菌可通过穿透、卷曲、缠绕、贴附等方式侵入立枯丝核菌的菌丝进行重寄生,再通过相关酶的作用瓦解病原菌的细胞壁,最终致其死亡。

### 3.6 竞争

竞争作用是指拮抗微生物与病原菌竞争营养物质或生存空间,从而遏制病原菌的生长和繁殖<sup>[73]</sup>。毛壳菌的竞争优势表现在菌丝生长速度较快,能快速占领空间<sup>[63]</sup>,从而使病原菌难以找到侵染位点,也难以获得维持其自身生命活动的养料,进而达到防治植物病害的作用。Yue 等<sup>[10]</sup>实验研究发现,球毛壳菌可通过竞争作用抑制串珠镰刀菌、立枯丝核菌、尖孢镰刀菌和核盘菌的生长,且球毛壳菌对病原菌的抑制作用随着培养时间的延长逐渐增加,其菌丝会慢慢覆盖到病原菌上,导致病原菌的死亡。

### 3.7 协同拮抗

球毛壳菌有协同增效能力。Liu 等<sup>[74]</sup>使用以球

毛壳菌为主要成分的复合菌剂,在防治草莓黄萎病中取得良好效果。在此之后,Wei等<sup>[75]</sup>将球毛壳菌ND35与枯草芽孢杆菌J2组合,研究生防菌组合对黄瓜枯萎病的防治效果。结果显示,ND35处理对黄瓜枯萎病的防效为25.36%,J2处理对黄瓜枯萎病的防效为54.27%,ND35与J2组合处理对黄瓜枯萎病防效达到70.02%,这证明了生防菌组合对黄瓜枯萎病的防治效果高于单一生防菌防治效果。生防菌对植物病原菌的生防作用往往是多种机制共同作用的结果,不同生防菌的生防机制侧重不同。因此,合理的生防菌复配有利于增强球毛壳菌的协同拮抗作用,使其生物防治效果更佳。

#### 4 球毛壳菌及其次级代谢产物对根结线虫的杀线虫活性

根结线虫(*Meloidogyne* spp.)是一种分布广泛的专性植物寄生线虫,该属约包括98个种,它们寄生于绝大部分的维管植物中,在世界范围对多种农作物造成了巨大的危害<sup>[76,77]</sup>。根结线虫人类肉眼不可见,可通过带虫的土壤、植株及灌溉水进行传播。根结线虫的二龄幼虫(J2)可由植物根尖侵入根部维管束,分泌纤维素酶和果胶酶破坏植物细胞壁,诱导5~7个根细胞分化为巨大细胞形成专门的取食结构以供其生长所需,并在根上形成大小不等的瘤称为“根结”,也分泌有毒物质诱发寄主组织发生各种病理变化,从而造成病株矮小、萎蔫、叶变色、发育不良甚至提早枯死<sup>[78-81]</sup>。在中国常见的根结线虫有4种,分别为南方根结线虫(*M. incognita*)、爪哇根结线虫(*M. javanica*)、花生根结线虫(*M. arenaria*)及番禺根结线虫(*M. panyuensis*),其中以南方根结线虫为优势种<sup>[78,79]</sup>。根结线虫是全球农业生产中危害最大的线虫,化学防治是最常用的防治方法。然而,由于化学杀线虫剂对环境 and 健康产生许多负面影响,从而使一些有效的杀线虫剂如呋喃丹、二溴乙烷和二溴氯丙烷已被禁止使用,而其他的化学农药还不能很有效防治线虫病害<sup>[82,83]</sup>。因此,寻找绿色杀线虫剂来控制植物线虫病害成为近年来的关注热点。

球毛壳菌的某些次级代谢产物对根结线虫有强烈的杀线虫活性(见表2),有望成为新型杀线虫剂。2002年,Nitao等<sup>[84]</sup>从球毛壳菌中分离出favipin(20),该物质能抑制南方根结线虫和大豆包囊线虫(*Heterodera glycines*)的卵孵化及幼虫活动。2012年,Hu等<sup>[85]</sup>测定了球毛壳菌NK102、培养滤液和

chaetoglobosin A(1)对南方根结线虫的杀线虫活性,结果表明,NK102对二龄幼虫(J2)具有显著的排斥作用,培养滤液和300 μg/mL化合物1分别对J2作用72 h,J2的致死率均达到99.8%;在1 kg土壤中加入30 mg化合物1,土壤中虫卵数较对照显著减少63%,表明化合物1对南方根结线虫的繁殖有明显的负面影响。2019年,Babar等<sup>[86]</sup>对从云实(*Caesalpinia sepiaria*)叶片中分离出的球毛壳菌YSC5进行发酵,从YSC5的发酵液中获得5种已知化合物,并对爪哇根结线虫的二龄幼虫进行5种化合物的杀线虫活性测定。结果表明,chaetoglobosin A(1)、chaetoglobosin B(9)、favipin(20)、3-methoxyepicoccone(22)和4,5,6-trihydroxy-7-menthylphthalide(23)这5种化合物在200 μg/mL浓度下对J2期爪哇根结线虫的致死率分别为91.6、83.8、87.4、78.0、75.5%,72 h的半致死浓度(LC<sub>50</sub>)值分别为88.4、107.7、99.2、124.0、131.6 μg/mL。阳性对照噻唑磷(fosthiazate)72 h的LC<sub>50</sub>值为73.7 μg/mL,所以前3种化合物杀线虫效果较好,后2种化合物的杀线虫效果中等。在盆栽试验中,化合物1和20在200 μg/mL浓度下可以显著降低线虫的繁殖,并对植物生长有积极的影响<sup>[86]</sup>。利用内生真菌进行种子处理已被认为是防治植物寄生线虫的有效方法,自黄瓜幼苗分离的球毛壳菌Ch1001是可用于种子处理的有巨大生防潜力的菌株<sup>[87]</sup>。Yan等<sup>[88]</sup>使用球毛壳菌Ch1001对黄瓜种子进行处理,结果表明,以1×10<sup>7</sup>个孢子/mL/种子的剂量处理黄瓜种子,黄瓜幼苗根系活力强,防御酶活性高,南方根结线虫入侵率低。综上可知,球毛壳菌可作为有效防治根结线虫病害的生防菌,其产生的chaetoglobosin A和favipin对南方根结线虫和爪哇根结线虫具有很强的杀线虫活性,特别是chaetoglobosin A,有望成为新型杀线虫剂,应用于农业生产中。

#### 5 总结与展望

植物病原真菌及根结线虫引发的植物病害严重危害农作物的生产,生防菌及其次级代谢产物的应用是农业上防治植物病害的重要策略。球毛壳菌是毛壳菌属中研究得最多的生防菌,能有效抑制镰刀菌属、丝核菌属、核盘菌属、链格孢属和刺盘孢属等多种常见植物病原真菌。球毛壳菌素类、嗜氮酮类和flavipin是球毛壳菌抗植物病原真菌的主要活性物质,其中的chaetoglobosin A和favipin对我国优势根结线虫南方根结线虫和爪哇根结线虫的杀线虫效

果很强。球毛壳菌可能通过7种机制来防治植物病害:产生具有抗真菌活性的次级代谢产物、产细胞壁降解酶、诱导植物自身产生系统抗性、促进植物生长发育、重寄生、竞争和协同拮抗。

球毛壳菌有巨大的生物防治潜力,然而就球毛壳菌的生防应用而言仍然存在一些问题。首先,球毛壳菌及其代谢产物对环境条件依赖性强,对球毛壳菌及其代谢产物的研究大多在实验室的可控条件下进行,而在田间应用时会因多变的温度、湿度、pH值和等因素使其拮抗效果大打折扣,且田间残留的农药也会对球毛壳菌产生负面影响。其次,不同球毛壳菌菌株的生防效果存在很大差异,某些球毛壳菌菌株的选择性极强,往往只对一种或者少数几种病原菌有较好的防治效果。而田间有多种植物病原菌,若生防菌的抑菌谱过窄,也难达到理想效果。最后,球毛壳菌大规模发酵和产物纯化体系还不健全。因此,有必要进一步开展球毛壳菌的分离和筛选,评价球毛壳菌及其次级代谢产物在田间的实际生防效果,构建快速而有效的发酵和产物纯化体系,以便更好、更全面地开发和利用球毛壳菌。相信随着研究的深入和人们生态环保意识的逐渐提高,研制和开发更为高效、安全、环境友好型的生物农药一直是未来植物病害防治的一个趋势,球毛壳菌作为生防菌的前景也一定是美好的。

#### 参考文献

- Mo WD, et al. Screening and identification of antagonistic fungi in soil against *Fusarium oxysporum* in pepper [J]. *Guizhou Agr Sci* (贵州农业科学), 2019, 47(8): 66-70.
- Zhang L, et al. Biological control of plant pathogens with microorganism [J]. *Agrochem Res Appl* (农药研究与应用), 2011(6): 10-13.
- Sapna S, et al. Protein mapping of *Chaetomium globosum*, a potential biological control agent through proteomics approach [J]. *J Plant Biochem Biotechnol*, 2014, 23: 284-292.
- Hutchinson MI, et al. Genetics of mating in members of the Chaetomiaceae as revealed by experimental and genomic characterization of reproduction in *Myceliophthora heterothallica* [J]. *Fungal Genet Biol*, 2016, 86: 9-19.
- Phong H, et al. Antifungal activities of *Chaetomium* spp. against fusarium wilt of tea [J]. *Plant Prot Sci*, 2016, 52(1): 10-17.
- Tveit MT, et al. Isolates of *Chaetomium* that protect oat from *Helminthosporium victoriae* [J]. *Phytopathol*, 1954, 44: 686-689.
- Sharma M, et al. Mycovirus associated hypovirulence, a potential method for biological control of *Fusarium* species [J]. *Virus Dis*, 2018, 29: 134-140.
- Nguvo KJ, et al. Weapons hidden underneath: bio-control agents and their potentials to activate plant induced systemic resistance in controlling crop *Fusarium* diseases [J]. *J Plant Dis Prot*, 2019, 126: 177-190.
- Chen G, et al. Activity and fungal growth inhibition assay of  $\beta$ -1, 3-glucanase from *Chaetomium globosum* induced by pathogen cell walls [J]. *J Southwest For Univ* (西南林学院学报), 2010, 30(3): 50-53.
- Yue HM, et al. Study on analysis of biological control effect of two kinds of *Chaetomium* spp. on several pathogen [J]. *J Harbin Univ Commer; Nat Sci* (哈尔滨商业大学学报: 自然科学版), 2009, 25: 593-596.
- Liu TT, et al. Isolation and identification of coprophilous *Chaetomium* strain and its biocontrol effect against pepper *Fusarium* wilt [J]. *Chin J Biol Control* (中国生物防治学报), 2017, 33: 552-560.
- Zhang GZ, et al. Efficacy assessment of antifungal metabolites from *Chaetomium globosum* No. 05, a new biocontrol agent, against *Setosphaeria turcica* [J]. *Biol Control*, 2013, 64(1): 90-98.
- Fierro-Cruz JE, et al. Fungal endophytes isolated from *Protium heptaphyllum* and *Trattinnickia rhoifolia* as antagonists of *Fusarium oxysporum* [J]. *Rev Argent Microbiol*, 2017, 49: 255-263.
- Kumar R, et al. Chemo-profiling of bioactive metabolites from *Chaetomium globosum* for biocontrol of *Sclerotinia* rot and plant growth promotion [J]. *Fungal Biol*, 2021, 125(3): 167-176.
- Zhou CY, et al. Identification and optimization of fermentation conditions of an antagonistic endophytic fungus from mountain-cultivated ginseng [J]. *J Henan Agr Sci* (河南农业科学), 2020, 49(2): 104-110.
- Awad NE, et al. Bioassays guided isolation of compounds from *Chaetomium globosum* [J]. *J Mycol Méd*, 2014, 24(2): e35-e42.
- Jiang C, et al. Identification and characterization of the major antifungal substance against *Fusarium sporotrichioides* from *Chaetomium globosum* [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2017, 33(6): 108-116.
- Lan N, et al. Isolation, identification and anti-fungal action of endophytic fungi of rapeseed [J]. *J Huazhong Agr Univ* (华中农业大学学报), 2011, 30: 270-275.
- Zhao SS, et al. *Chaetomium globosum* CDW7, a potential biological control strain and its antifungal metabolites [J].

- FEMS Microbiol Lett,2017,364(3):fnw287.
- 20 Wu F, et al. Diversity estimation and antimicrobial activity of culturable endophytic fungi from *Litsea cubeba*(Lour.) Pers. in China[J]. Forests,2019,10(1):33-44.
- 21 Yang JH. Research progresses in the biocontrol of plant diseases caused by *Rhizoctonia* [J]. Hubei Agr Sci(湖北农业科学),2009,48:2581-2584.
- 22 Xu QQ, et al. Research progresses in phytotoxin produced by *Rhizoctonia solani* [J]. J Nucl Agr Sci(核农学报),2020,34:2219-2225.
- 23 Liu XG, et al. Testing on the antagonism of the dominant of endophytic fungl from *Populus tomentdosa*, *Chaetomium* ND35 in the laboratory[J]. Sci Silvae Sin(林业科学),1999(5):57-61.
- 24 Xia ST, et al. The notorious soilborne pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*:an update on genes studied with mutant analysis[J]. Pathog,2019,9(1):27-48.
- 25 Yang GG, et al. Research advances in pathogenesis of *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. Biotechnol Bull(生物技术通报),2018,34(4):9-15.
- 26 Jindo K, et al. Review;holistic pest management against early blight disease towards sustainable agriculture[J]. Pest Manage Sci,2021,77:3871-3880.
- 27 Wang RY, et al. Overview of *Alternaria alternata* membrane proteins[J]. Indian J Microbiol,2020,60:269-282.
- 28 Li CX, et al. Mycoviruses of *Colletotrichum* spp.: a review [J]. J South Agr(南方农业学报),2020,51(1):123-132.
- 29 Joshi R. A review on *Colletotrichum* spp. virulence mechanism against host plant defensive factors [J]. J Med Plants Stud,2018,6(6):64-67.
- 30 Liu CY, et al. Identification of the biocontrol strain LB-2 and determination of its antifungal effects on plant pathogenic fungi[J]. J Plant Pathol,2018,100(1):25-32.
- 31 Zhang Y, et al. Control effect of endophytic fungus *Chaetomium globosum* CEF-082 against *Verticillium* wilt in *Gossypium hirsutum*[J]. Acta Phytopathol Sin(植物病理学报),2016,46:697-706.
- 32 Yue HM, et al. The screening and identification of the biological control fungi *Chaetomium* spp. against wheat common root rot[J]. FEMS Microbiol Lett,2018,365(22):fny242.
- 33 Darshan K, et al. Transcriptome profiling provides insights into potential antagonistic mechanisms involved in *Chaetomium globosum* against *Bipolaris sorokiniana* [J]. Front Microbiol,2020,11:578115.
- 34 Aly AH, et al. Fungal endophytes; unique plant inhabitants with great promises [J]. Appl Microbiol Biotechnol,2011,90:1829-1845.
- 35 Sekita S, et al. Structures of chaetoglobosin A and B, cytotoxic metabolites of *Chaetomium globosum* [J]. Tetrahedron Lett,1973,14:2109-2112.
- 36 Niang HL, et al. Secondary metabolites from *Chaetomium globosum* and their bioactivities[J]. Nat Prod Res Dev(天然产物研究与开发),2018,30:702-707.
- 37 Xu GB, et al. Review on the secondary metabolites and its biological activities from *Chaetomium* fungi[J]. Nat Prod Res Dev(天然产物研究与开发),2018,30:515-525.
- 38 Zhang Q, et al. Chemical and bioactive diversities of the genus *Chaetomium* secondary metabolites [J]. Mini-Rev Med Chem,2012,12(2):127-148.
- 39 Chen JH, et al. Bioactivities and future perspectives of chaetoglobosins[J]. Evid-based Compl Alt,2020:8574084.
- 40 Qin JC, et al. Bioactive metabolites produced by *Chaetomium globosum*, an endophytic fungus isolated from *Ginkgo biloba* [J]. Bioorg Med Chem Lett,2009,19:1572-1574.
- 41 Xue M, et al. Chaetoglobosin Vb from endophytic *Chaetomium globosum*; absolute configuration of chaetoglobosins [J]. Chirality,2012,24:668-674.
- 42 Zhang GZ, et al. Antifungal metabolites produced by *Chaetomium globosum* No. 04, an endophytic fungus isolated from *Ginkgo biloba* [J]. Indian J Microbiol,2013,53(2):175-180.
- 43 Zhang WH, et al. Investigation on the antimicrobial ingredients of *Chaetomium globosum* ZH-32, an endophytic fungus from *Platyclusus orientalis* [J]. Chin J Pestic Sci(农药学报),2014,16:605-609.
- 44 Li W, et al. Anti-phytopathogen, multi-target acetylcholinesterase inhibitory and antioxidant activities of metabolites from endophytic *Chaetomium globosum* [J]. Nat Prod Res,2016,30:2616-2619.
- 45 Jiang C, et al. New production process of the antifungal chaetoglobosin A using cornstalks [J]. Braz J Microbiol,2017,48:410-418.
- 46 Xue YH, et al. Metabolite profiling reveals comprehensive effects of *Chaetomium globosum* on citrus preservation [J]. Food Chem,2022,369:130959.
- 47 Park JH, et al. Antifungal activity against plant pathogenic fungi of chaetoviridins isolated from *Chaetomium globosum* [J]. FEMS Microbiol Lett,2005,252:309-313.
- 48 Yan W, et al. New metabolites from endophytic fungus *Chaetomium globosum* CDW7 [J]. Molecules,2018,23(11):2873.
- 49 Zhang Y, et al. Antifungal activity of chaetoviridin A from *Chaetomium globosum* CEF-082 metabolites against *Verticillium dahliae* in cotton [J]. Mol Plant-Microbe Interact,2021,

- 34(7):758-769.
- 50 Li HQ, et al. Antifungal metabolites from *Chaetomium globosum*, an endophytic fungus in *Ginkgo biloba* [J]. *Biochem Syst Ecol*, 2011, 39:876-879.
- 51 Wang YH, et al. Bioactive metabolites from *Chaetomium globosum* L18, an endophytic fungus in the medicinal plant *Curcuma wenyujin* [J]. *Phytomed*, 2012, 19:364-368.
- 52 Kumar S, et al. Identification of antifungal principle in the solvent extract of an endophytic fungus *Chaetomium globosum* from *Withania somnifera* [J]. *SpringerPlus*, 2013, 2(1):37-47.
- 53 Xiao Y, et al. Antifungal screening of endophytic fungi from *Ginkgo biloba* for discovery of potent anti-phytopathogenic fungicides [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2013, 339(2):130-136.
- 54 Yin R, et al. Biocontrol effect of *Chaetomium globosum* and sphingosine on *Plasmodiophora brassicae* [J]. *J Huazhong Agr Univ (华中农业大学学报)*, 2016, 35(5):58-62.
- 55 Yan W, et al. Generation of indoles with agrochemical significance through biotransformation by *Chaetomium globosum* [J]. *J Nat Prod*, 2019, 82:2132-2137.
- 56 Liu L, et al. Effects of actin polymerization inhibitors on cytoskeleton [J]. *Chongqing Med (重庆医学)*, 2020, 49:654-659.
- 57 Chet I, et al. Mechanism of biocontrol of soil borne plant pathogen by rhizobacteria [J]. *Plant Soil*, 1990, 29:85-92.
- 58 Umikalsom MS, et al. Kinetics of cellulase production by *Chaetomium globosum* at different levels of dissolved oxygen tension using oil palm empty fruit bunch fibre as substrate [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 1998, 14:491-498.
- 59 Soyong K, et al. Application of *Chaetomium* species (*Ketomium*) as a new broad spectrum biological fungicide for plant disease control: a review article [J]. *Fungal Divers*, 2001, 7:1-15.
- 60 Shanthiyaa V, et al. Use of *Chaetomium globosum* for biocontrol of potato late blight disease [J]. *Crop Prot*, 2013, 52:33-38.
- 61 Inglis GD, et al. Comparative degradation of oomycete, ascomycete, and basidiomycete cell walls by mycoparasitic and biocontrol fungi [J]. *Can J Microbiol*, 2002, 48(1):60-70.
- 62 Jin HX, et al. Bioinformatics analysis of partial expression sequence tags of *Chaetomium globosum* [J]. *High Technol Lett (高技术通讯)*, 2004, 14(7):34-37.
- 63 Fu W, et al. Progress in antimicrobial mechanism of *Chaetomium* [J]. *Chin Agr Sci Bull (中国农学通报)*, 2012, 28(7):100-103.
- 64 Zhang Y, et al. Transcriptome analysis reveals the defense mechanism of cotton against *Verticillium dahliae* in the presence of the biocontrol fungus *Chaetomium globosum* CEF-082 [J]. *BMC Plant Biol*, 2020, 20(1):89.
- 65 Khalil MII, et al. Comparative evaluation of physiological and biochemical alteration in tomato plants infected by *Alternaria alternata* in response to *Trichoderma viride* and *Chaetomium globosum* application [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 2021, 115:101671.
- 66 Cong GQ, et al. Effect of the endophytic fungus *Chaetomium globosum* ND35 on the growth and resistance to drought of winter wheat at the seedling stage under water stress [J]. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 2015, 35:6120-6128.
- 67 Wang ZM, et al. Effects of *Chaetomium globosum* microbial fertilizer on growth of walnut seedlings [J]. *For Sci Technol (林业科技)*, 2017, 42(5):1-3.
- 68 Meng QG, et al. Influence of endophytic fungus *Chaetomium globosum* ND35 on growth and development of chestnut seedlings [J]. *J Anhui Agr Sci (安徽农业科学)*, 2010, 38:6258-6259.
- 69 Zhang R, et al. Effects of *Chaetomium globosum* ND35 on germination and radicle growth of cucumber seeds [J]. *North Hortic (北方园艺)*, 2020(23):1-9.
- 70 Xin YF, et al. Infection and colonization of *Chaetomium globosum* ND35 in cucumber and its effect on growth and yield of cucumber [J]. *J Jilin Agr Univ (吉林农业大学学报)*, 2013, 35:450-456.
- 71 Zhai X, et al. Endophyte *Chaetomium globosum* D38 promotes bioactive constituents accumulation and root production in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Front Microbiol*, 2018, 8:2694.
- 72 Ye LD, et al. Study on GFP-labeling and mycoparasitism in *Chaetomium globosum* [J]. *J Zhejiang Univ: Agr Life Sci (浙江大学学报:农业与生命科学版)*, 2007(2):119-124.
- 73 Zhang L, et al. Research progress on biological control of *Botrytis cinerea* [J]. *Mod Anim Husb (现代牧业)*, 2021, 5(2):55-60.
- 74 Liu SM, et al. Control effect of composite biological agent on verticillium wilt in strawberry in fields [J]. *Chin J Biol Control (中国生物防治)*, 2010, 26:501-503.
- 75 Wei YJ, et al. Effects of combination of *Chaetomium globosum* and *Bacillus subtilis* on defense enzyme activity of cucumber Fusarium wilt [J]. *Shandong Agr Sci (山东农业科学)*, 2019, 51(7):72-79.
- 76 Ahmad G, et al. Biological control: a novel strategy for the control of the plant parasitic nematodes [J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2021, 114:885-912.
- 77 Jones JT, et al. Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology [J]. *Mol Plant Pathol*, 2013, 14:946-961.

- 78 Liao JL, et al. Identification of species and race of root-knot nematodes on crops in southern China [J]. J Huazhong Agr Univ(华中农业大学学报), 2003(6):544-548.
- 79 Wang LF, et al. Investigation of root-knot nematodes in east China [J]. For Res(林业科学研究), 2001(5):484-489.
- 80 Shahid S, et al. Parasitic nematodes manipulate plant development to establish feeding sites [J]. Curr Opin in Microbiol, 2018, 46:102-108.
- 81 Kaloshian I, et al. Advances in plant-nematode interactions with emphasis on the notorious nematode genus *Meloidogyne* [J]. Phytopathol, 2019, 109:1988-1996.
- 82 Hao XR, et al. Evidence for epigenetic regulation of nematocidal natural product chaetoglobosin A biosynthesis in *Chaetomium globosum* NK102 [J]. J Microbiol(微生物学杂志), 2014, 34(5):27-33.
- 83 Peiris PUS, et al. Fungal biocontrol against *Meloidogyne* spp. in agricultural crops: a systematic review and meta-analysis [J]. Biol Control, 2020, 144:104235.
- 84 Nitao JK, et al. Isolation of flavipin, a fungus compound antagonistic to plant-parasitic nematodes [J]. Nematol, 2002, 4(1):55-63.
- 85 Hu Y, et al. Nematicidal activity of chaetoglobosin A produced by *Chaetomium globosum* NK102 against *Meloidogyne incognita* [J]. J Agr Food Chem, 2013, 61(1):41-46.
- 86 Babar K, et al. Nematicidal metabolites from endophytic fungus *Chaetomium globosum* YSC5 [J]. FEMS Microbiol Lett, 2019, 366(14):169-174.
- 87 Yan XN, et al. Potential use of cucumber (*Cucumis sativus* L.) endophytic fungi as seed treatment agents against root-knot nematode *Meloidogyne incognita* [J]. J Zhejiang Univ Sci(B), 2011, 12:219-225.
- 88 Yan XN, et al. Optimization of seed treatment dose of the cucumber endophytic *Chaetomium* Ch1001 strain for biological control of root knot nematode *Meloidogyne incognita* [J]. Chin Agr Sci Bull(中国农学通报), 2011, 27(22):263-267.

## EGCG 衍生的聚合物氧化产物增强 db/db 小鼠的胰岛素敏感性

2 型糖尿病 (T2D) 是一种以胰岛素抵抗为特征的代谢疾病。研究表明,肾素-血管紧张素系统 (RAS) 的功能障碍会促进胰岛素抵抗。除 RAS 外,含硒蛋白 P 的硒代半胱氨酸 (SELENOP) 和硫氧还蛋白相互作用蛋白 (TXNIP) 也与胰岛素抵抗密切相关。SELENOP 是一种源自肝脏的分泌蛋白,可诱导胰岛素抵抗、上调葡萄糖生成并导致高血糖症。TXNIP 的过表达会诱导胰腺  $\beta$  细胞凋亡并降低外周组织的胰岛素敏感性,而其缺乏会降低胰岛素抵抗并预防 T2D。表没食子儿茶素没食子酸酯 (EGCG) 是绿茶中含量最丰富的儿茶素,具有较强的抗糖尿病作用。EGCG 在中性或碱性 pH 环境中经历自氧化形成 EGCG 自氧化产物 (EAOP),目前关于 EAOP 的抗糖尿病活性还未见报道。

来自安徽农业大学茶叶与食品学院的张劲松及其团队探讨了 EAOP 对 db/db 小鼠胰岛素敏感性的影响。结果显示,EAOP 通过抑制肾素-血管紧张素系统 (RAS) 的有害肾轴、激活 RAS 的有益肝轴以及下调肝、肾 SELENOP 和 TXNIP 来缓解糖尿病症状。通过超滤离心将 EAOP 分成低、中、高三个分子量级 (<10 kDa、10~50 kDa、>50 kDa),只有高分子量级能够将空腹血糖稳定地控制在接近正常水平。其作用机制可能与 EAOP 通过在细胞表面包覆聚合物氧化产物,以防止胆固醇负荷,从而诱导 RAS 异常发挥抗 T2D 作用有关。此外,EAOP 可以在远低于细胞毒性的剂量下调节 RAS 和 SELENOP,提示其具有较高的安全性。EAOP 为发现基于天然多酚氧化的高活性聚合物氧化产物开辟了一条新途径,相关研究发表在《Redox Biology》杂志上。

胡乃华编译自: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2213231722000313>

原文标题: EGCG-derived polymeric oxidation products enhance insulin sensitivity in db/db mice