

Trichoderma

Classification & Identification

木霉 分类与鉴定

Classification
and Identification
of Trichoderma

杨合同 / 著

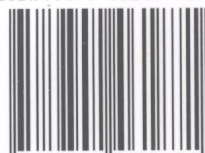


中国大地出版社



木霉分类与鉴定
Classification and Identification of Trichoderma
杨合同 / 著

ISBN 978-7-80246-187-1



9 787802 461871 >

定 价：156.00元

Trichoderma

Classification & Identification

木霉
分类

Classification
and Identification
of Trichoderma

与鉴定

杨合同 / 著

中国大地出版社

· 北 京 ·

内容提要

本书系统地总结了木霉的生物学、生态学、形态学和系统学特点,从形态特征、培养特征、分子特征等方面叙述了木霉的主要分类系统,对目前已经定名的 89 个木霉种类(其中 48 个种类具有相对应的有性型)以及 52 个无性型为木霉形态的肉座菌种类(无性型没有命名)提供了详细的描述,并有照片给予说明。各种按拉丁文学名排列,木霉种类在前,肉座菌种类在后,附录还提供了常见近似种类的检索表,以及本书所参考的文献。可供从事微生物学、植物病害生物防治等领域的人员以及相关专业的研究生参考使用。

图书在版编目(CIP)数据

木霉分类与鉴定/杨合同著. —北京:中国大地出版社,
2009. 2

ISBN 978-7-80246-187-1

I. 木… II. 杨… III. ①木霉属—分类②木霉属—鉴定 IV. Q949. 331

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2009)第 022315 号

责任编辑:张海风

出版发行:中国大地出版社

社址邮编:北京市海淀区学院路 31 号 100083

电 话:010-82329127(发行部) 82329120(编辑部)

传 真:010-82329024

网 址:www.chinalandpress.com 或 www. 中国大地出版社. 中国

印 刷:北京地大彩印厂

开 本:787mm×1092mm 1/16

印 张:25

字 数:590 千字

版 次:2009 年 3 月第 1 版

印 次:2009 年 3 月第 1 次印刷

印 数:1—1000 册

书 号:ISBN 978-7-80246-187-1/G·235

定 价:156.00 元

版权所有·侵权必究

目 录

第1章 木霉的生态学

1

- 1 木霉的重要性 (1)
- 2 木霉的地理分布 (1)
- 3 木霉的生存环境 (2)
- 4 木霉的生长发育条件 (3)
- 5 木霉的解磷作用 (3)
- 6 木霉对其他真菌的重寄生 (4)

第2章 木霉的生物学

7

- 1 木霉产生的抗菌代谢产物 (7)
 - 1.1 烷基吡喃酮类 (7)
 - 1.2 异腈类 (7)
 - 1.3 肽醇类 (8)
 - 1.4 二酮哌嗪类 (8)
 - 1.5 倍半萜烯类 (8)
 - 1.6 类固醇类 (8)
 - 1.7 聚酮类 (9)
- 2 木霉的水解酶 (10)
 - 2.1 几丁质酶 (10)
 - 2.2 葡聚糖酶 (13)
 - 2.2.1 β -1, 3-葡聚糖酶 (13)
 - 2.2.2 β -1, 6-葡聚糖酶 (14)
 - 2.2.3 α -1, 3-葡聚糖酶 (15)
 - 2.2.4 内切葡聚糖酶 (15)
 - 2.2.5 克隆的木霉葡聚糖酶编码基因 (16)
 - 2.3 蛋白酶 (16)
 - 2.4 纤维素酶、木聚糖酶和其他水解酶 (17)
- 3 木霉的染色体 (17)

第3章 木霉的形态学

19

- 1 木霉属的描述 (19)
- 2 木霉属的概念 (24)
- 3 木霉属的有性阶段 (27)

第4章 木霉的系统发育

36

- 1 木霉系统发育研究历史回顾 (36)
- 2 肉座菌/木霉系统发育关系 (38)
- 3 木霉系统发育树 (39)

第5章 木霉的分类系统

44

- 1 Rifai 集合种系统 (44)
- 2 Bissett 系统 (45)
- 3 Gams & Bissett 分类系统 (45)
- 4 木霉的属下分组 (46)
- 5 木霉属各组形态描述 (48)
 - 5.1 木霉属分组检索表 (48)
 - 5.2 各组形态特征 (48)
 - 5.2.1 木霉组 (Section *Trichoderma*) (48)
 - 5.2.2 厚基孢组 (Section *Pachybasium*) (49)
 - 5.2.3 肉座组 (Section *Hypocreanum*) (52)
 - 5.2.4 长枝组 (Section *Longibrachiatum*) (52)
 - 5.2.5 土星孢组 (Section *Saturnisporum*) (53)

第6章 木霉的种类鉴定

54

- 1 木霉种的概念 (54)
- 2 形态学鉴定方法 (56)
- 3 分子鉴定技术 (57)
- 4 应用 ITS 序列分析鉴定木霉的种类 (57)
 - 4.1 内转录间隔区 (ITS) 序列分析的特征和结构 (57)
 - 4.2 ITS 序列分析的应用原理 (58)
 - 4.3 ITS 序列分析的方法学 (58)

- 1 *Trichoderma aggressivum* Samuels & Gams (侵占木霉) (60)
 - 1.1 *Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum* Samuels & Gams
(侵占木霉侵占变种) (61)
 - 1.2 *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* Samuels & Gams
(侵占木霉欧洲变种) (62)
- 2 *Trichoderma arundinaceum* Zafari, Graf. & Samuels (苇状木霉) (63)
- 3 *Trichoderma asperellum* Samuels, Lieckfeldt & Nirenberg (棘孢木霉) (65)
- 4 *Trichoderma atroviride* Karsten/*Hypocrea atroviridis* Dodd, Lieckfeldt
et Samuels (深绿木霉/肉座菌) (66)
- 5 *Trichoderma aureoviride* Rifai/*Hypocrea aureoviridis* Plowr. & Cooke
(黄绿木霉/肉座菌) (69)
- 6 *Trichoderma austrokonigii* Samuels & Druzhinina/*Hypocrea austrokonigii*
Samuels & Druzhinina (澳洲康宁木霉/肉座菌) (70)
- 7 *Trichoderma brevicompactum* Kraus, Kubicek & Gams (短密木霉) (76)
- 8 *Trichoderma candidum* Chaverri & Samuels/*Hypocrea candida* Chaverri &
Samuels (雪白木霉/肉座菌) (78)
- 9 *Trichoderma caribbaeum* Samuels & Schroers (加勒比木霉) (80)
 - 9.1 *Trichoderma caribbaeum* var. *aequatoriale* Samuels & Evans
(加勒比木霉厄瓜多尔变种) (80)
 - 9.2 *Trichoderma caribbaeum* var. *caribbaeum* Samuels & Schroers
(加勒比木霉加勒比变种) (82)
- 10 *Trichoderma catoptron* Chaverri & Samuels/*Hypocrea catoptron* Berk. & Broome
(低头木霉/肉座菌) (85)
- 11 *Trichoderma ceraceum* Chaverri & Samuels/*Hypocrea ceracea* Chaverri &
Samuels (蜡座木霉/肉座菌) (87)
- 12 *Trichoderma ceramicum* Chaverri & Samuels/*Hypocrea ceramica* Ellis
& Everh. (陶瓷木霉/肉座菌) (88)
- 13 *Trichoderma cerinum* Bissett, Kubicek & Szakacs (蜡素木霉) (90)
- 14 *Trichoderma chlorosporum* Chaverri & Samuels/*Hypocrea chlorospora* Berk.
& Curtis (绿孢木霉/肉座菌) (91)
- 15 *Trichoderma chromospermum* Chaverri & Samuels/*Hypocrea chromosperma*
Curtis & Peck (色精木霉/肉座菌) (93)
- 16 *Trichoderma cinnamomeum* Chaverri & Samuels/*Hypocrea cinnamomea*
Chaverri & Samuels (肉桂色木霉/肉座菌) (95)

17	<i>Trichoderma citrinoviride</i> Bissett/ <i>Hypocrea schweinitzii</i> (Fr.) Saccardo (橘绿木霉/栗褐肉座菌)	(97)
18	<i>Trichoderma compactum</i> Yu & Zhang (致密木霉)	(101)
19	<i>Trichoderma crassum</i> Bissett/ <i>Hypocrea crassa</i> Chaverri & Samuels (厚木霉/肉座菌)	(103)
20	<i>Trichoderma cremeum</i> Chaverri & Samuels/ <i>Hypocrea crenea</i> Chaverri & Samuels (奶油木霉/肉座菌)	(105)
21	<i>Trichoderma croceum</i> Bissett (藏红木霉)	(106)
22	<i>Trichoderma crystalligenum</i> / <i>Hypocrea crystalligena</i> Jaklitsch (产晶木霉/肉座菌)	(108)
23	<i>Trichoderma cuneisporum</i> Chaverri & Samuels/ <i>Hypocrea cuneispora</i> Chaverri & Samuels (楔形木霉/肉座菌)	(113)
24	<i>Trichoderma dingleyae</i> / <i>Hypocrea dingleyae</i> Samuels & Dodd (丁莉亚 木霉/肉座菌)	(115)
25	<i>Trichoderma dorotheae</i> / <i>Hypocrea dorotheae</i> Samuels & Dodd (多罗西 木霉/肉座菌)	(117)
26	<i>Trichoderma effusum</i> Bissett, Kubicek & Szakacs (平展木霉)	(120)
27	<i>Trichoderma erinaceum</i> Bissett, Kubicek & Szakacs (猬木霉)	(122)
28	<i>Trichoderma estonicum</i> / <i>Hypocrea estonica</i> Chaverri & Samuels (爱沙尼亚 木霉/肉座菌)	(123)
29	<i>Trichoderma fasciculatum</i> Bissett (聚生木霉)	(125)
30	<i>Trichoderma fertile</i> Bissett (可育木霉)	(127)
31	<i>Trichoderma flavofuscum</i> / <i>Hypocrea virens</i> Chaverri, Samuels & Stewart (暗黄木霉/绿肉座菌)	(128)
32	<i>Trichoderma gamsii</i> Samuels & Druzhinina (盖姆斯木霉)	(130)
33	<i>Trichoderma gelatinosum</i> Chaverri & Samuels/ <i>Hypocrea gelatinosa</i> (Tode: Fr.) Fr. (明胶木霉/肉座菌)	(133)
34	<i>Trichoderma ghanense</i> Doi, Abe & Sugiyama (加纳木霉)	(135)
35	<i>Trichoderma hamatum</i> (Bon.) Bain. (钩状木霉)	(137)
36	<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai/ <i>Hypocrea lixii</i> Patouillard (哈茨木霉/ 黑甲肉座菌)	(139)
37	<i>Trichoderma helicum</i> Bissett, Kubicek & Szakacs (螺旋木霉)	(142)
38	<i>Trichoderma intricatum</i> Samuels & Dodd/ <i>Hypocrea intricata</i> Samuels et Dodd (交织木霉/肉座菌)	(144)
39	<i>Trichoderma konilangbra</i> Samuels, Petrini & Kubicek (长枝康宁木霉)	(147)

40	<i>Trichoderma koningii</i> Oudemans/ <i>Hypocrea koningii</i> Lieckfeldt, Samuels & Gams (康宁木霉/肉座菌)	(148)
41	<i>Trichoderma koningiopsis</i> Samuels, Suarez & Evans/ <i>Hypocrea koningiopsis</i> Samuels (拟康宁木霉/肉座菌)	(150)
42	<i>Trichoderma lacteum</i> Bissett/ <i>Hypocrea citrina</i> (Pers. : Fr.) Fr., Summa Veg. Scand. (乳白木霉/桔肉座菌)	(153)
43	<i>Trichoderma longibrachiatum</i> Rifai (长枝木霉)	(158)
44	<i>Trichoderma longipile</i> Bissett (长毛木霉)	(160)
45	<i>Trichoderma melanomagnum</i> Chaverri & Samuels/ <i>Hypocrea melanomagna</i> Chaverri & Samuels (巨黑木霉/肉座菌)	(161)
46	<i>Trichoderma minutisporum</i> Bissett/ <i>Hypocrea minutispora</i> Lu, Fallah et Samuels (微孢木霉/肉座菌)	(163)
47	<i>Trichoderma neokoningii</i> Samuels & Soberanis (新康宁木霉)	(166)
48	<i>Trichoderma nigrovirens</i> Chaverri & Samuels/ <i>Hypocrea nigrovirens</i> Chaverri, Samuels, Stewart & Umaña (黑绿木霉/肉座菌)	(168)
49	<i>Trichoderma oblongisporum</i> Bissett (矩孢木霉)	(169)
50	<i>Trichoderma ovalisporum</i> Samuels & Schroers (卵孢木霉)	(171)
51	<i>Trichoderma paucisporum</i> Samuels, Suarez & Solis (稀孢木霉)	(173)
52	<i>Trichoderma petersenii</i> / <i>Hypocrea petersenii</i> Samuels, Dodd & Schroers (彼得森木霉/肉座菌)	(175)
53	<i>Trichoderma phyllostachydis</i> Chaverri & Samuels/ <i>Hypocrea phyllostachydis</i> Chaverri & Candoussau (竹生木霉/肉座菌)	(178)
54	<i>Trichoderma piluliferum</i> Webster & Rifai/ <i>Hypocrea pilulifera</i> Webster & Rifai (洋大戟草木霉/肉座菌)	(179)
55	<i>Trichoderma pleuroticola</i> Yu & Park (侧耳木霉)	(180)
56	<i>Trichoderma pleurotum</i> Yu & Park (平菇木霉)	(182)
57	<i>Trichoderma polysporum</i> (Louk; Fr.) Rifai/ <i>Hypocrea pachybasioides</i> Doi (多孢木霉/厚基肉座菌)	(183)
58	<i>Trichoderma protrudens</i> Samuels & Chaverri (突梗木霉)	(186)
59	<i>Trichoderma pseudokoningii</i> Rifai/ <i>Hypocrea pseudokoningii</i> Samuels & O. Petrini (假康宁木霉/肉座菌)	(188)
60	<i>Trichoderma pubescens</i> Bissett (软毛木霉)	(191)
61	<i>Trichoderma reesei</i> EG Simmons/ <i>Hypocrea jecorina</i> Berk. & Broome (李氏木霉/红褐肉座菌)	(192)
62	<i>Trichoderma rogersonii</i> / <i>Hypocrea rogersonii</i> Samuels (罗杰氏木霉/肉座菌)	(196)

63	<i>Trichoderma rossicum</i> Bissett, Kubicek & Szakacs (俄罗斯木霉)	(199)
64	<i>Trichoderma saturnisporum</i> Hamill (土星孢木霉)	(200)
65	<i>Trichoderma scalesiae</i> Samuels & Evans (木雏菊木霉)	(202)
66	<i>Trichoderma sinensis</i> Bissett, Kubicek & Szakacs (中国木霉)	(203)
67	<i>Trichoderma sinuosum/Hypocrea sinuosa</i> Chaverri & Samuels (弯梗木霉/肉座菌)	(205)
68	<i>Trichoderma spirale</i> Bissett (螺旋木霉)	(207)
69	<i>Trichoderma stilbohypoxyli</i> Samuels & Schroers/ <i>Hypocrea stilbohypoxyli</i> Samuels & Lu (闪碳团木霉/肉座菌)	(209)
70	<i>Trichoderma stramineum/Hypocrea straminea</i> Chaverri & Samuels (草黄木霉/肉座菌)	(211)
71	<i>Trichoderma strictipile</i> Bissett/ <i>Hypocrea strictipilosa</i> Chaverri & Samuels (直毛木霉/肉座菌)	(213)
72	<i>Trichoderma strigosum</i> Bissett (硬毛木霉)	(216)
73	<i>Trichoderma stromaticum</i> Samuels & Pardo-Schulth/ <i>Hypocrea stromatica</i> Bezerra, Costa & Bastos (子座木霉/肉座菌)	(218)
74	<i>Trichoderma surrotundum/Hypocrea surrotunda</i> Chaverri & Samuels (球座木霉/肉座菌)	(221)
75	<i>Trichoderma taiwanense</i> Samuels & Wu (中国台湾木霉)	(223)
76	<i>Trichoderma tawa/Hypocrea tawa</i> Dingley (琼楠木霉/肉座菌)	(224)
77	<i>Trichoderma taxi</i> Zhang, Lin & Kubicek (紫杉木霉)	(226)
78	<i>Trichoderma thailandicum/Hypocrea thailandica</i> Chaverri & Samuels (泰国木霉/肉座菌)	(227)
79	<i>Trichoderma thelephoricola/Hypocrea thelephoricola</i> Chaverri & Samuels (革菌木霉/肉座菌)	(229)
80	<i>Trichoderma theobromicola</i> Samuels & Evans (可可木霉)	(230)
81	<i>Trichoderma tomentosum</i> Bissett (绒毛木霉)	(233)
82	<i>Trichoderma turrialbense</i> Samuels, Degenkolb, Nielsen & Graf (突里巴木霉)	(234)
83	<i>Trichoderma velutinum</i> Bissett, Kubicek & Szakaes (毛簇木霉)	(236)
84	<i>Trichoderma vinosum/Hypocrea vinosa</i> Cooke, Grevillea (酒色木霉/肉座菌)	(238)
85	<i>Trichoderma virens</i> (Miller, Giddens & Foster) Von Arx/ <i>Hypocrea virens</i> Chaverri, Samuels & Stewart (绿木霉/肉座菌)	(242)
86	<i>Trichoderma viride</i> Pers. / <i>Hypocrea rufa</i> (Pers.) Fr. (绿色木霉/红棕肉座菌)	(244)

87	<i>Trichoderma viridescens</i> (Horne & Williamson) Jaklitsch & Samuels/ <i>Hypocrea viridescens</i> Jaklitsch & Samuels (渐绿木霉/肉座菌)	(248)
88	<i>Trichoderma voglmayrii</i> Jaklitsch/ <i>Hypocrea voglmayrii</i> Jaklitsch (沃格玛 木霉/肉座菌)	(256)
89	<i>Trichoderma yunnanense</i> Yu & Zhang (云南木霉)	(259)
90	<i>Hypocrea albocitrina</i> Yoshim Doi (白桔肉座菌)	(261)
91	<i>Hypocrea albocornea</i> Yoshim Doi (白角肉座菌)	(262)
92	<i>Hypocrea alcalifuscescens</i> Overton (碱褐肉座菌)	(263)
93	<i>Hypocrea americana</i> (Canham) Overton (美洲肉座菌)	(265)
94	<i>Hypocrea andinensis</i> Samuels & Petrini (安迪恩肉座菌)	(268)
95	<i>Hypocrea atrogelatinosa</i> Dingley (黑胶肉座菌)	(270)
96	<i>Hypocrea aurantiistroma</i> Overton (橙黄肉座菌)	(271)
97	<i>Hypocrea aurantia</i> Henn. (网孢肉座菌)	(273)
98	<i>Hypocrea centristerilis</i> Yoshim Doi (中瘠肉座菌)	(274)
99	<i>Hypocrea clusiae</i> Chaverri & Samuels (藤黄肉座菌)	(275)
100	<i>Hypocrea cornea</i> Pat. (角质肉座菌)	(276)
101	<i>Hypocrea costaricensis</i> Chaverri & Samuels (哥斯达黎加肉座菌)	(277)
102	<i>Hypocrea eucorticoides</i> Overton (真伏革肉座菌)	(279)
103	<i>Hypocrea farinosa</i> Berk. & Broome (具粉肉座菌)	(281)
104	<i>Hypocrea flaviconidia</i> Chaverri, Druzhinina & Samuels (黄孢肉座菌)	(284)
105	<i>Hypocrea fomitopsis</i> Liu et Doi (拟层孔肉座菌)	(286)
106	<i>Hypocrea fulva</i> Penz. & Sacc. (茶色肉座菌)	(287)
107	<i>Hypocrea gyrosa</i> Theissen (扭曲肉座菌)	(288)
108	<i>Hypocrea hunua</i> Dingley (胡努瓦肉座菌)	(289)
109	<i>Hypocrea lacuwombatensis</i> Lu, Druzhinina & Samuels (袋熊湖肉座菌)	(290)
110	<i>Hypocrea macrospora</i> Dingley (巨孢肉座菌)	(292)
111	<i>Hypocrea megalocitrina</i> Yoshim Doi (巨柑肉座菌)	(293)
112	<i>Hypocrea microcitrina</i> Yoshim Doi (小桔肉座菌)	(296)
113	<i>Hypocrea mikurajimensis</i> Yoshim Doi (龙虾肉座菌)	(299)
114	<i>Hypocrea muroiana</i> Hino et Katum (北海道肉座菌)	(299)
115	<i>Hypocrea neorufa</i> Samuels, Dodd & Lieckfeldt (鲜红肉座菌)	(300)
116	<i>Hypocrea nigricans</i> (Imai) Yoshim Doi (黑肉座菌)	(302)
117	<i>Hypocrea novaezelandiae</i> Samuels & Petrini (新西兰肉座菌)	(303)
118	<i>Hypocrea orientalis</i> Samuels & Petrini (东方肉座菌)	(306)
119	<i>Hypocrea parapilulifera</i> Lu, Druzhinina & Samuels (类洋大戟草肉座菌) ...	(308)
120	<i>Hypocrea parmastoi</i> Overton (帕莫斯托肉座菌)	(310)

121	<i>Hypocrea patella</i> Cooke & Peek (膝状肉座菌)	(312)
122	<i>Hypocrea pezizoides</i> Berk et Br. (盘菌状肉座菌)	(313)
123	<i>Hypocrea platypulvinata</i> Yoshim Doi (平垫肉座菌)	(314)
124	<i>Hypocrea protocitrina</i> Yoshim Doi (原桔肉座菌)	(314)
125	<i>Hypocrea protopulvinata</i> Yoshim Doi (原垫肉座菌)	(315)
126	<i>Hypocrea pseudostraminea</i> Yoshim Doi (拟稻草肉座菌)	(317)
127	<i>Hypocrea rodmanii</i> Samuels & Chaverri (罗德曼肉座菌)	(320)
128	<i>Hypocrea rugulosa</i> Berk. & Cooke (细皱肉座菌)	(323)
129	<i>Hypocrea pulvinata</i> Fuckel (垫状肉座菌)	(324)
130	<i>Hypocrea semiorbis</i> (Berk.) Berk. (半球肉座菌)	(327)
131	<i>Hypocrea stellata</i> Lu, Druzhinina & Samuels (长刺肉座菌)	(329)
132	<i>Hypocrea substipitata</i> (Seaver) Chaverri & Samuels (高秆肉座菌)	(331)
133	<i>Hypocrea subsulphurea</i> Syd. in De Wildeman (亚硫磺肉座菌)	(332)
134	<i>Hypocrea sulawesensis</i> Yoshim Doi (苏拉维希肉座菌)	(334)
135	<i>Hypocrea subcitrina</i> Kalchbr. & Cooke, Grevillea (亚桔肉座菌)	(335)
136	<i>Hypocrea sulphurea</i> (Schwein.) Sacc. (硫磺肉座菌)	(336)
137	<i>Hypocrea tuberosa</i> Chaverri & Samuels (瘤状肉座菌)	(338)
138	<i>Hypocrea tropicosinensis</i> Liu (中国热带肉座菌)	(339)
139	<i>Hypocrea velenovskyi</i> (Moravec) Chaverri & Samuels (韦氏肉座菌)	(342)
140	<i>Hypocrea victoriensis</i> Overton (维多利亚肉座菌)	(342)
141	<i>Hypocrea virescentiflava</i> Speg. (生绿黄肉座菌)	(345)
附录: 木霉种类鉴定检索表		(347)
参考文献		(366)
致谢		(389)

第1章 木霉的生态学

1 木霉的重要性

木霉属 (*Trichoderma*) 真菌属于半知菌亚门 (Deuteromycotina)、丝孢纲 (Hyphomycetes)、丝孢目 (Hyphomycetales) 的粘孢菌类 (Gloiosporae), 其有性阶段为子囊菌亚门 (Ascomycotina)、肉座目 (Hypocreales)、肉座科 (Hypocreaceae) 的肉座菌属 (*Hypocrea*), 为世界性分布真菌, 一般生活在土壤中, 在土壤生物量中占有较大比例 (Nelson, 1982; Widden & Abitbol, 1980), 在腐烂的木材上也经常被发现 (Samuels, 1996; Klein & Eveleigh, 1998)。木霉所产生的纤维素酶、半纤维素酶、木聚糖酶、几丁质酶和蛋白酶等, 在食品、卫生、饲料、制浆、纺织、造纸、生物基因工程和环保等领域广泛应用, 因此是重要工业酶制剂的生产菌, 例如李氏木霉 (*T. reesei* = *H. jecorina*) (Kubicek & Penttilä, 1998) 是纤维素酶的生产菌; 有的木霉产生各种各样的抗生素 (Sivasithamparam & Ghisalberti, 1998), 有的通过与植物形成共生关系, 促进植物生长发育, 诱导并激发植物自身免疫功能, 因此可以作为植物病害的生物防治菌使用, 例如哈茨木霉 (*T. harzianum* = *H. lixii*)、桔绿木霉 (*T. atroviride* = *H. atroviridis*)、绿色木霉 (*T. viride*) 以及棘孢木霉 (*T. asperellum*) (Hjeljord & Tronsmo, 1998; 杨合同等, 1999)。最近发现长枝木霉 (*T. longibrachiatum*) 也是免疫缺陷哺乳动物包括人的机遇性病原菌 (Kredics *et al.*, 2003), 在室内污染物中也是常见的真菌 (Thrane *et al.*, 2001)。另外, 木霉在科学研究上也有重要价值, 对于木霉菌生活史的研究, 有助于查清子囊菌和半知菌之间的对应关系。可以说, 木霉与人类社会具有密切的关系, 研究木霉对于人类生活乃至社会发展具有重要意义。

2 木霉的地理分布

木霉属的真菌分布于所有纬度地区, 在土壤以及相关的有机物基质上均可发现木霉的存在。有些木霉种类分布十分广泛, 有些则局限于个别区域。Samuels (2006) 观察认为, *T. polysporum* 和 *T. minutisporum* 一般分布于较低温度的土壤中, 而 *T. viride* 在低温的北方地区比较少见, *T. aureoviride* 则仅局限于英国和北欧地区 (Lieckfeldt *et al.*, 2001)。有关 *T. koningii* 的报道很多, 说明该种分布广泛, 但是 Turner 等 (1997) 发现它是澳大利西亚地区的特有种。*T. reesei* 是著名的商业纤维素酶产生菌, 最近发现只有分离自太平洋所罗门群岛帆布材料上的一个菌株在分类学上是该种的真正成员。*H. jecorina* (Kuhls, 1996)



的分布局限于赤道附近狭窄的地域范围,而 Lieckfeldt (2000) 则曾经从巴西和法属圭亚那的天然基质上分离到过这个种。*T. stromaticum* (Samuels, 2000) 的分布范围可能是木霉属中最小的,仅仅发现于美洲的热带地区,与可可树 (*Theobroma cacao*) 或引起可可树丛枝病的病原菌 (*Crinipellis pernicios*) 有关,利用 *T. stromaticum* 制备的菌剂能有效地防治可可树丛枝病 (Sanogo, 2002)。Turner 等 (1997) 发现 *T. longibrachiatum* 分布于南北美洲、欧洲、东南亚和澳大利亚地区,而在非洲和印度则没有发现该种。有些种类例如 *T. harzianum* (Chaverri & Samuels, 2003) 和 *T. asperellum* 则为全球性分布的种类 (Samuels, 2006)。在中国北方发现的木霉种类 (孙军等, 2006a, b), 主要有拟康氏木霉 (*T. pseudokoningii*)、长枝木霉 (*T. longibrachiatum*)、绿木霉 (*T. virens*)、卷曲木霉 (*T. spirale*)、顶孢木霉 (*T. fertile*)、长孢木霉 (*T. longipile*)、钩状木霉 (*T. hamatum*)、绿色木霉 (*T. viride*)、康宁木霉 (*T. koningii*)、深绿木霉 (*T. atroviride*)、哈茨木霉 (*T. harzianum*) 和桔绿木霉 (*T. citrinoviride*); 在中国南方省份,除以上种类外,还有中国木霉 (*T. sinensis*)、棘孢木霉 (*T. asperellum*)、淡黄木霉 (*T. cerinum*) 和茸状木霉 (*T. velutinum*) (章初龙等, 2005); 作者 (未发表资料) 还从中国北方土壤中分离到平菇木霉 (*T. pleuroticola*) 的菌株。

3 木霉的生存环境

Klein 和 Eveleigh (1998) 对木霉的生态学特性进行过总结性描述。由于广泛存在于不同类型的土壤中,木霉很长时间以来被认为是土壤习居真菌 (Widden, 1979、1980; Wuczowsky *et al.*, 2003), 但是在后来的研究工作中发现,被水毁坏的建筑材料和室内灰尘 (Thrane, 2001) 以及医院临床材料中 (Chouaki, 2002) 也有木霉的踪迹,并且木霉的个别种类还有可能危害人类身体健康 (Larsen *et al.*, 1997; Tang *et al.*, 2003), 例如有人发现某些木霉种类与几例免疫缺陷病人的感染 (Kredics, 2003) 以及过敏反应有关 (Jaakkola, 2002), 其中最常见的种类是 *T. longibrachiatum* 和 *T. citrinoviride* (Kuhls, 1999), 这两个种的关系密切,同属于木霉的长枝组 (Section *Longibrachiatum*), 在 40℃ 都能够生长并且产生分生孢子 (Samuels *et al.*, 1998), 因此不难理解为什么它们是医院临床标本中发现的主要木霉种类。现在人们也发现木霉是植物的机遇性但不致病的共生菌 (Harman *et al.*, 2004), 它们能够侵入植物根的外表下数层组织,并激发植物产生对抗病原菌在局部和远距离处侵染的能力,即诱导植物产生抗病性。以前报道的木霉防治植物病害的机理包括重复寄生 (Chet *et al.*, 1998)、产生抗生素 (Howell, 1998) 和刺激植物生长等 (Bailey 和 Lumsden, 1998)。

木霉是比较典型的土壤真菌,但 Evans 等 (2003) 发现木霉以及其他一些土壤真菌,例如 *Clonostachys*、*Fusarium*、*Cylindrocarpon*, 以及一些尚未鉴定的担子菌种类,可以作为内生菌存在于健康可可树 (*Theobroma gileri*) 的荚果里面,与可可 (*Theobroma cacao*) 以及其他一些热带树木叶部的优势担子菌类内生菌 (例如 *Xylariaceae*、*Colletotrichum*、*Botryosphaeria*) 不同的是,这些菌在植物的地上部分可以产生孢子 (Arnold & Herre, 2003)。从可可属 (*Theobroma*) 的种类中经常分离到的木霉是 *T. harzianum*, 有时也会分离到 *T. spirale* (Samu-

els, 2006)。有些肉座菌种类对于基质具有选择性,但是多数木霉种类对于基质没有选择性,例如肉座菌 *H. latizonata* 可生活在鸟巢菌上, *H. avellanea* 则可生活在 *Collybia subnuda* 上等等,但是它们都不产生典型的木霉型无性型。*T. stromaticum* 及其有性型 *H. stromatica* 是比较特殊的例子,它们只发现于热带美洲的可可树上,而 *T. stromaticum* 最初则发现于由毛皮伞菌 (*Crinipellis pernicioso*) 引起的可可树 (*Theobroma cacao*) 丛枝病组织上 (Samuels, 2000)。

木霉可以在多种基质上生长,例如木材、纤维素、软木、几丁质、稻草、蘑菇以及植物根际环境中,甚至植物病原菌菌体上,也曾经在不锈钢、硅酸盐石块、柴油、合成橡胶、聚乙烯以及沥青等基质上发现木霉存活的踪迹 (Ghisalberti, 2002)。常见的碳源和氮源以及绝大多数无机营养源均可满足木霉生长繁殖的需求,大多数野生型木霉菌株不需要复杂的生长因子或者维生素来维持生长繁殖。许多木霉能够产生噬铁素,可以从低铁环境中攫取铁素营养。木霉为专性需氧菌,但是在氧分压很低的环境里面也能生长,并可被分离到,在酸性较强的土壤中木霉也能迅速繁殖。

4 木霉的生长发育条件

木霉的生长适温为 $20^{\circ}\text{C} \sim 28^{\circ}\text{C}$, 在 6°C 或 32°C 仍生长良好,它是一种嗜温真菌,在 37°C 条件下能生长,但在 48°C 条件下不能生长;木霉的生长要求较高湿度,其营养生长的相对湿度要求 92% 以上,孢子的形成需要 93% ~ 95% 的相对湿度,因而木霉在潮湿土壤中的生命力较干燥土壤中强。光照影响木霉的生长发育,黑暗条件下多数木霉可以正常生长发育,但光照可以促进分生孢子的产生,有研究发现 380nm 和 440nm 波长的光诱导产孢的能力最强,而 254nm 和 1100nm 以外波长的光则没有这种效果。木霉的最适生长 pH 值为 5 ~ 5.5, 在 pH 值为 1.5 或 9.0 的培养基上也能生长,但孢子在酸性条件比碱性条件下的萌发率更高。 CO_2 对木霉生长的影响取决于 CO_2 的浓度和培养基的 pH 值,在碱性基质中,高浓度的 CO_2 有利于木霉菌的生长。

木霉能够利用多种有机物作为碳源,较理想的是单糖、双糖、多糖、嘧啶、嘌呤和氨基酸等。绿色木霉在富含碳水化合物的培养基上大量产生酸类,用葡萄糖或淀粉作为碳源,该菌产生 60% ~ 80% 的柠檬酸。在缓冲介质中,铵是木霉菌最易利用的氮源,其他氮源如氨基酸、尿素、硝酸盐、亚硝酸盐也能维持其正常生长。以天冬门素为氮源生长特别好,含氮量低,会促进孢子形成,对高浓度硝酸盐的负影响由于硫酸镁的存在可以得到补偿。无机盐对木霉的生长很重要,对绿色木霉来说,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。

5 木霉的解磷作用

1998 年, Anusuya 等研究了 3 种木霉 *T. harzianum*、*T. pseudokoningii*、*T. viride* 对磷酸钙、磷酸石的降解,并与巨大芽孢杆菌 (*Bacillus megaterium*)、泡盛曲霉菌 (*Aspergillus awamori*) 作了对比,结果显示,3 种木霉对两种难溶磷酸盐都具有降解能力,且绿色木



霉 (*T. viride*) 降解效果最佳, 优于两株对照菌; 1999 年, Altomare 等发现, *T. harzianum* 菌株 T22 具有溶解不溶性或微溶性矿物质的能力, 可以通过螯合或降解作用来溶解金属氧化物, 促进植物对矿物质的吸收, 提高植物的生长量; 同年, Nasi 等研究发现基因工程菌 *Trichoderma reesei* 同时具有植酸酶及酸性磷酸酶活性; 2003 年, Sapatnekar 等从印度黑色土壤及堆肥中筛选到多种解磷真菌, 其中绿色木霉 (*T. viride*) 具有显著的解磷能力; 2005 年, Rudresh 等发现木霉菌 *T. viride*、*T. virens*、*T. harzianum* 等可以在液体培养条件下溶解难溶性磷酸盐; 2005 年, Gaber Zayed 等通过田间实验发现绿色木霉可以促进有机磷堆肥的成熟, 从而促进植物生长; 2006 年, Vanlada Sunantapongsuk 等发现绿色木霉可以拮抗几种植物病原真菌, 同时能够代谢生成少量蛋白酶及有机酸, 降解难溶的磷; 2007 年, 菅丽萍等从康氏木霉菌 (*T. koningii*) T30 及其 60 株 REMI (限制性内切酶介导的基因整合技术) 转化子中筛选出 3 株解磷作用较好的转化子, 并研究不同碳、氮源对转化子 TK~46 解磷作用的影响, 结果表明, 碳源对转化子解磷能力影响较小, 而氮源的作用较大, 其中转化子在解磷过程中最适氮源是氨态氮。作者 (未发表资料) 从山东省蔬菜地采集土壤样品 200 份, 从中分离的木霉基本上都具有解磷活性, 在琼脂平板上可以水解磷酸钙和植酸钙, 形成透明的水解圈, 这些种类主要是 *T. longibrachiatum*、*T. harzianum*、*T. citroviride* 和 *T. virens*。

6 木霉对其他真菌的重寄生

不同真菌之间的关系包括寄生关系 (parasites)、共生关系 (commensals) 和腐生关系 (saprobes)。一种真菌生长于另一种真菌上, 是自然界普遍存在的现象, 这种现象称为菌寄生现象 (mycoparasitism) 或重寄生现象 (hyperparasitism)。其中, 寄生的真菌被称为菌寄生菌或重寄生菌 (mycoparasite), 被寄生的真菌则称为寄主真菌 (mycohost)。木霉可以寄生许多其他种类的真菌, 是木霉可以作为植物病原菌生物防治因子的重要原因之一。

根据寄生方式和对寄主真菌影响的不同, 重寄生菌可划分为不同的类型。Jefries (1997) 和 Whipps 等 (1998) 根据寄生方式的不同将其分为活体营养重寄生菌 (biotrophic mycoparasites) 和死体营养重寄生菌 (necrotrophic mycoparasites), 前者是指只能从活的寄主真菌中获取营养的重寄生菌, 而死体营养重寄生菌只能从死的寄主真菌上获取营养; Barnett 和 Binder (1973) 以及 Lumsden (1981) 则根据对寄主真菌的不同影响将其划分为平衡型重寄生菌 (balanced mycoparasites) 和破坏型重寄生菌 (destructive mycoparasites), 前者对寄主真菌的影响很小或没有明显的破坏作用, 而破坏型重寄生菌则与之相反, 往往会杀死寄主真菌; 多数学者倾向于使用前一种分类方式。活体营养重寄生菌一般为平衡型重寄生菌; 死体营养重寄生菌的寄主专化性弱, 寄主范围较广, 又能通过酶和毒素的作用杀死寄主真菌, 对寄主真菌有很大的破坏作用, 所以常为破坏型重寄生菌。少数活体营养重寄生菌在寄生前期从活的寄主真菌中获得营养, 对寄主真菌的影响很小, 但在寄生的后期却又杀死寄主真菌并从死的寄主真菌中获取营养, 表现为破坏型。活体营养重寄生菌还可根据从寄主真菌中获取营养方式的不同分为内生型 (biotrophic internal mycoparasites)、吸器型 (biotrophic haustorial mycoparasites) 和接触型重寄生菌 (biotrophic con-