

张梦汉,刘畅,张慧芳,等. 棘孢木霉代谢产物哈茨二酮防治小麦赤霉病潜力分析[J]. 江苏农业科学,2026,54(1):148-155.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.01.020

# 棘孢木霉代谢产物哈茨二酮防治小麦赤霉病潜力分析

张梦汉<sup>1,2,3</sup>, 刘畅<sup>4</sup>, 张慧芳<sup>1,2,3</sup>, 陈捷<sup>5</sup>, 王思圣<sup>1,2,3</sup>, 齐利园<sup>1,2,3</sup>, 宋昊跃<sup>1,2,3</sup>, 吴长景<sup>4</sup>, 张福丽<sup>1,2,3,4</sup>

(1. 河南省作物高效生产与食品质量安全重点实验室/周口师范学院,河南周口 466001;

2. 河南周口农高区现代农业产业研究院,河南郸城 477150; 3. 河南周口农高区小麦技术创新中心,河南郸城 477100;

4. 周口师范学院生命科学与农学院,河南周口 466001; 5. 上海交通大学农业与生物学院,上海 200240)

**摘要:**生物防治已经被广泛应用于小麦病害防治中,木霉菌代谢产物生防挖掘是小麦病害防治的热点之一。分离并鉴定出棘孢木霉 CBS433.97 的代谢产物哈茨二酮,通过对接种赤霉病致病菌禾谷镰刀菌 PH-1 的小麦施加不同浓度哈茨二酮,研究其对小麦根数、根长和株高的影响,分析哈茨二酮对小麦赤霉病致病菌禾谷镰刀菌 PH-1 的防效,探究哈茨二酮防治小麦赤霉病的潜力。结果表明,哈茨二酮对小麦根生长具有促进作用,当哈茨二酮浓度为 0.25 mg/L 时,促进小麦根长增长 20.5%。此外,哈茨二酮具有防治小麦赤霉病的潜能,在小麦赤霉病致病菌禾谷镰刀菌 PH-1 的胁迫下,哈茨二酮浓度为 0.25 mg/L 时,多酚氧化酶(PPO)和过氧化物酶(POD)等小麦叶片防御酶活性分别提高 60.8% 和 21.2%,同时抗病相关基因 *Glu1*、*Chil*、*PR4* 和 *PR1.1* 的表达量分别是 CK 的 2.83、4.62、11.65、199.91 倍。综上所述,本研究从棘孢木霉 CBS433.97 代谢物中分离的哈茨二酮能够促进小麦生长并诱导小麦对赤霉病的抗性,具备生物农药开发的潜力,同时可为利用木霉菌代谢产物哈茨二酮防控小麦赤霉病提供理论依据。

**关键词:**棘孢木霉;哈茨二酮;小麦;赤霉病;生防潜力

**中图分类号:**S435.121.4<sup>+</sup>5 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)01-0148-08

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是地球上广泛种植的重要主粮作物,同时也是我国两大口粮作物之

一,因此,保障小麦可持续安全生产至关重要<sup>[1-2]</sup>。小麦病害严重制约小麦健康生长及产量增长,极端病害(如赤霉病)的流行可导致小麦减产 10%~30%,大流行时期甚至可能导致某些地区发生绝收事件<sup>[3-4]</sup>。近年来,伴随着全球气候变化、秸秆还田以及病菌抗药性增强等,小麦病害逐年加重,遏制病害、维护小麦生产安全刻不容缓<sup>[5]</sup>。

收稿日期:2025-01-14

基金项目:河南省科技研发联合基金(产业类)重大项目(编号:235101610015);河南省重大科技专项(编号:221100110700);河南省科技攻关项目(编号:242102111089);周口师范学院产学研合作项目(编号:51240180)。

作者简介:张梦汉(1996—),男,河南洛阳人,硕士,主要从事有益微生物资源挖掘与应用研究。E-mail:MHZhang2020@163.com。

通信作者:张福丽,博士,教授,主要从事有益微生物资源挖掘与应用研究。E-mail:zhangfl2007@126.com。

小麦赤霉病的防治方法主要有生物防治、化学防治、农业防治、物理防治和抗性育种等<sup>[6]</sup>。其中生物防治因其绿色、环境友好的特点已经被广泛应用于小麦病害的防治中<sup>[7]</sup>。木霉菌 (*Trichoderma*

[32]王坤庭,冯源,刘梦竹,等. 播种量和秧龄对机插籼粳杂交稻秧苗素质、产量和加工品质的影响[J]. 中国稻米,2024,30(3):91-97.

[33]杨松,贾一磊,王进友,等. 毯苗机插水稻稀播长秧龄农机与农艺相配套技术研究[J]. 中国稻米,2020,26(2):73-76,79.

[34]王冉,周桂香,李勇,等. 不同秧龄对杂交稻新两优香 4 产量的影响[J]. 安徽农业科学,2010,38(18):9438-9439.

[35]邵文娟,沈建辉,张祖建,等. 水稻机插双膜育秧床土培肥对秧苗素质和秧龄弹性的影响[J]. 扬州大学学报,2004,25(2):22-26.

[36]张桂莲,刘逸童,向超豪,等. 不同秧龄移栽对优质杂交晚稻产量和稻米品质的影响[J]. 杂交水稻,2017,32(5):66-70.

[37]马义虎,何贤彪,陈剑,等. 秧龄对浙东南地区优质稻产量和品质的影响[J]. 作物杂志,2023(3):116-125.

[38]周正春,周爱珠,张玉屏,等. 不同秧龄双季双抛对双季稻产量的影响[J]. 中国稻米,2013,19(2):35-36,38.

[39]石新玉,谢加华. 不同秧田播量与秧龄对杂交早稻产量及构成因素的影响[J]. 耕作与栽培,1997,17(S1):87-88,84.

[40]马均,孙永健,苟永成,等. 杂交稻钵形毯状育秧机插不同播种密度与秧龄研究[J]. 中国稻米,2011,17(3):11-14.

[41]詹文忠,梅少华,范向阳,等. 不同秧龄对早稻产量及其构成因素的影响[J]. 湖北农业科学,2012,51(18):3943-3945.

[42]黎银忠,方友斌,苗晓杰,等. 不同秧龄对晚稻产量的影响[J]. 安徽农业科学,2014,42(10):2885-2886.

spp.) 作为一种重要的生物防治真菌, 现已经占据全球超过 50% 的生物防治制品市场<sup>[8-9]</sup>。木霉菌通过在植物根系定植, 占据植物根际生态位形成生物屏障, 并分泌代谢产物, 直接或间接地提高植物对病原微生物的抵御能力<sup>[10]</sup>。Inch 等的研究表明, 多个哈茨木霉 (*T. harzianum*) 对禾谷镰刀菌 (*Fusarium graminearum*) 子囊壳的形成具有抑制作用, 同时还可以减少禾谷镰刀菌子囊盘的产生, 降低禾谷镰刀菌子囊数量<sup>[11]</sup>。Alukumbura 等的研究表明, 施用盖姆斯木霉 (*T. gamsii*) T6085 可以有效减轻禾谷镰刀菌所致赤霉病对小麦生长发育的影响, 同时降低小麦小穗和籽粒微生物组中病原菌的丰度, 并大幅减小秸秆中禾谷镰刀菌的丰度<sup>[12]</sup>。伴随着进一步研究发现, 哈茨木霉 T4 产生的哈齐诺吡啶酮和哈茨木霉 T5 产生的 6-PP(6-戊基-2H-吡喃-2-酮) 对致病菌具有广谱抗性后, 木霉菌代谢产物生防挖掘已经成为病害防治研究的热点<sup>[13-16]</sup>。

木霉菌分泌的代谢产物能够促进植物的生长, 提高植物抗氧化酶活性, 调控抗性关键基因表达, 激活植物防御系统, 进而提高植物对病原菌的抵御能力<sup>[17]</sup>。Hu 等研究发现, 绿色木霉代谢产物单倍半萜二乙酰胶质酸、二聚体倍半萜二位烯醇 H 及 2 种三聚体倍半萜三维烯醇 A 和 B 均对禾谷镰刀菌表现出强烈的抑制作用<sup>[18]</sup>。Li 等研究发现, 木霉 (*T. lixii*) R22 的脂质和萜类化合物均对小麦病原菌禾谷镰刀菌起拮抗作用, 且最小抑制浓度均不超过 100  $\mu\text{g}/\text{mL}$ <sup>[19]</sup>。宋昊跃等的研究表明, 棘孢木霉 (*T. asperellum*) CBS 433.97 代谢产物麦角甾醇可以促进禾谷镰刀菌胁迫下小麦幼苗生长, 提高多酚氧化酶 (PPO)、过氧化物酶 (POD) 等防御酶活性和 *LTP-1*、*Glu1*、*P5CS* 等防御基因表达<sup>[20]</sup>。本研究于 2020—2021 年在河南省周口市周口师范学院微生物实验室中, 对棘孢木霉发酵产生的代谢产物进行分离鉴定, 分析该物质促进小麦生长和提高小麦抵御赤霉病的潜能, 旨在为利用木霉菌防控小麦赤霉病和为建立有效的小麦病害防治策略提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

供试菌株为棘孢木霉 CBS433.97, 菌种保藏号为 ACCC30536, 购自中国农业微生物菌种保藏中心 (ACCC)。供试小麦品种为周麦 36, 由周口市农业

科学院提供。小麦赤霉病禾谷镰刀菌 PH-1 由周口师范学院植物遗传与分子育种重点实验室提供。棘孢木霉 CBS433.97 培养使用马铃薯葡萄糖液体基础培养基 (PD), 发酵使用大米培养基。马铃薯葡萄糖培养基: 马铃薯 40 g、葡萄糖 4 g, 用蒸馏水定容至 200 mL, 煮沸过滤, pH 值自然, 121  $^{\circ}\text{C}$  灭菌 30 min。大米培养基: 650 g 大米, 补水至 500 mL, 121  $^{\circ}\text{C}$  灭菌 30 min。

### 1.2 木霉种子液制备

取 28  $^{\circ}\text{C}$  恒温箱中倒置培养 3 d 的棘孢木霉 CBS433.97 的 PDA 培养基平板, 用直径为 6 mm 的打孔器打取菌块, 接种于含 PD 液体培养基的锥形瓶中, 28  $^{\circ}\text{C}$ 、自然光照、180 r/min 培养 7 d。用 4 层纱布过滤发酵液并制成  $2 \times 10^8$  个/mL 孢子悬浮液, 置于 4  $^{\circ}\text{C}$  冰箱保存备用。

### 1.3 发酵与提取分离

总浸膏萃取参考吴长景等的方法<sup>[21]</sup>, 于大米培养基中制备大量发酵物, 采用乙酸乙酯萃取、超声振荡后旋蒸的方法制取总浸膏。总浸膏化合物分离提取参考刘畅的方法<sup>[22]</sup>, 通过半制备型 HPLC 分离化合物并进行重结晶获得化合物单体。使用中国科学院微生物研究所安捷伦 6500 系列 Q-TOF LC/MS 系统测定化合物单体高分光谱, 使用 BrukeAvance III 500 核磁共振光谱仪测定化合物单体核磁共振谱。化合物单体溶剂采用氘代甲醇 ( $\text{CD}_3\text{OD}$ ), 化学位移值为  $\text{CD}_3\text{Cl}_3$ :  $\delta_{\text{H}}7.26$ ,  $\delta_{\text{C}}77.26$ 。核磁共振氢谱和碳谱数据使用 Mest Re Nova 分析测定结果。

### 1.4 哈茨二酮对小麦生长和抗病性的影响

#### 1.4.1 哈茨二酮促进小麦生长作用相关指标分析

温水浸泡籽粒饱满、大小均一的小麦种子 2 h, 然后将小麦种子均匀放置于无菌培养皿 (90 mm) 中, 底部铺滤纸, 每个培养皿放置籽粒 50 颗。将哈茨二酮用 50% 的二甲基亚砜 (DMSO) 配制成 5 mg/mL 的母液, 并将母液用蒸馏水稀释, 分别配制成浓度为 10、1、0.25 mg/L 的水溶液。在培养皿中分别添加浓度为 10、1、0.25、0 (CK) mg/L 的水溶液, 每个处理 6 个重复。室温、自然光照培养 72 h 后测量小麦根长、株高和根数。

#### 1.4.2 哈茨二酮诱导小麦抗病相关生理指标分析

将培养 72 h 的小麦苗移栽至盛有 200 g 土的花盆中, 生长 3 d 后在小麦苗胚轴中间滴加禾谷镰刀菌 PH-1 菌液 10  $\mu\text{L}$ , 菌液孢子数为  $2 \times 10^7$  个/mL。

接种 PH-1 菌液 7 d 后,测定小麦幼苗叶片多酚氧化酶(PPO)和过氧化物酶(POD)活性,以及小麦幼苗叶片游离脯氨酸和丙二醛(MDA)含量。同时将剩余部分小麦幼苗叶片置于-80℃冰箱保存备用。

1.4.3 哈茨二酮调控小麦抗病相关基因表达分析  
总 RNA 样品的 DNA 消化使用的是 Takara 公司

Recombinant DNase I (RNase-free) 试剂,总 RNA 的反转录采用的是普通的反转录方法,实时荧光定量 PCR 使用诺唯赞的 ChamQ SYBR qPCR Master Mix(Q311-02/03)试剂盒。每个处理 3 个重复。引物信息见表 1。采用  $2^{-\Delta\Delta C_T}$  计算各基因的相对表达量。

表 1 小麦抗病基因引物列表

基因名称	基因登录号	引物序列(5'→3')	大小(bp)	T <sub>m</sub> <sup>a</sup> (℃)
TaActin	AB181991.1	F:CACGTTCTACAACGAGCTCCG;R:GAACGGCCTGGATTGCGAC	155	60;60
TaLTP-1	DN551584.1	F:ACGTAGTACTCTCTCGCTGT;R:GTTGATCGACCACCTTCTTCTCA	148	59;59
TaP5CS	JQ063082	F:ACAGATGATAAACTAGCAGAGAC;R:AGACCTTCAACACCCACAG	167	54;56
TaChil	AB029934	F:GGGCTACTGCTTCAAGGAAGA;R:ACACTAGGTCTGGGTTGCTCA	147	57;58
TaPRI.1	AJ007348	F:ACTACGACTACGGGTCCAACA;R:TCGTAGTTGCAGGTGATGAAG	145	57;57
TaPR4	AF092123.1	F:ACACCGTCTTCACCAAGATCGACA;R:AGCATGGATCAGTCTCAGTGCTCA	181	60;60
TaGlu1	AF112965	F:ACGTACATTTTCGCCATGTTTC;R:CACAGACAGACGACTGGTTGA	154	56;56

注:T<sub>m</sub><sup>a</sup>为退火温度。

2 结果与分析

2.1 化合物结构鉴定

根据化合物物理性质及波谱数据鉴定棘孢木霉发酵液总浸膏中化合物为哈茨二酮(图 1 至图 3)。化合物物理性质及波谱数据如下:白色固体,正离子 ESI-MS  $m/z$ :300 [M+H]<sup>+</sup>,分子式为 C<sub>20</sub>H<sub>28</sub>O<sub>2</sub>,不饱和度为 7;<sup>1</sup>H NMR(500 MHz, MeOH-d<sub>4</sub>)δ: 2.68(<sup>1</sup>H, d, J = 16.3 Hz), 2.58(<sup>1</sup>H, dd, J = 11.2, 9.4 Hz), 2.54(<sup>1</sup>H, t, J = 13.7 Hz), 2.41(<sup>1</sup>H, d, J = 16.3 Hz), 2.22(<sup>1</sup>H, d, J = 7.9 Hz), 2.14(<sup>1</sup>H, overlapped), 2.13(<sup>3</sup>H, s), 2.10(<sup>1</sup>H, ddd, J = 16.5, 6.5, 1.5), 2.05(<sup>1</sup>H, d, J = 16.3 Hz), 1.99(<sup>1</sup>H, ddd, J = 14.2, 6.4, 1.3 Hz), 1.61(<sup>1</sup>H, dd, J = 14.2, 9.5 Hz), 1.56(s, <sup>3</sup>H), 1.52~1.45(<sup>1</sup>H, m), 1.15(<sup>3</sup>H, d, J = 7.2 Hz), 1.04(<sup>3</sup>H, s), 1.00(<sup>3</sup>H, s);<sup>13</sup>C NMR(125 MHz, MeOH-d<sub>4</sub>)δ: 217.54(C-3), 200.20(C-11), 150.48(C-9), 148.53(C-10), 60.84(C-12), 60.52(C-2), 54.22(C-14), 52.82(C-6), 50.67(C-13), 43.74(C-4), 41.06(C-1), 31.35(C-5), 30.88(C-7), 30.46(C-8), 27.38(C-15), 25.38(C-16), 23.72(C-17), 22.46(C-20), 21.25(C-18), 20.86(C-19)。

2.2 哈茨二酮对小麦幼苗生长的影响

由图 4 可知,哈茨二酮对 PH-1 处理下小麦幼

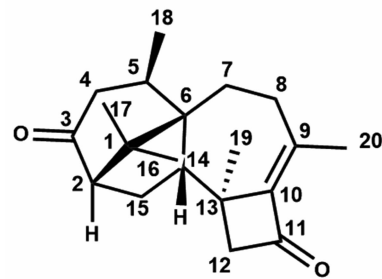


图 1 化合物结构式

苗根长的影响存在显著差异(P < 0.05),具体表现为哈茨二酮浓度为 0.25 mg/L 时,显著促进了小麦根长,根长增长 20.5%。在其他小麦幼苗生长指标中,尽管差异程度相对较小,但仍会引起差异。其中小麦幼苗株高对哈茨二酮的响应与根长相同,在浓度为 0.25 mg/L 时最高。可见,哈茨二酮对 PH-1 处理下小麦幼苗生长总体呈现促进状态,尤其是浓度为 0.25 mg/L 时。

2.3 哈茨二酮对小麦幼苗叶片抗性相关生理指标的影响

由图 5 可知,在 PH-1 处理下,小麦幼苗叶片抗性生理指标呈现不同的响应状态,其中 PPO 活性和游离脯氨酸含量均高于 CK。在小麦幼苗叶片 PPO 和 POD 活性方面,一致呈现出哈茨二酮浓度为 0.25 mg/L 时显著提高,分别提高了 60.8% 和 21.2%;特别是 PPO 活性,添加哈茨二酮的 3 个处理均显著高于 CK。此外,小麦幼苗叶片游离脯氨酸

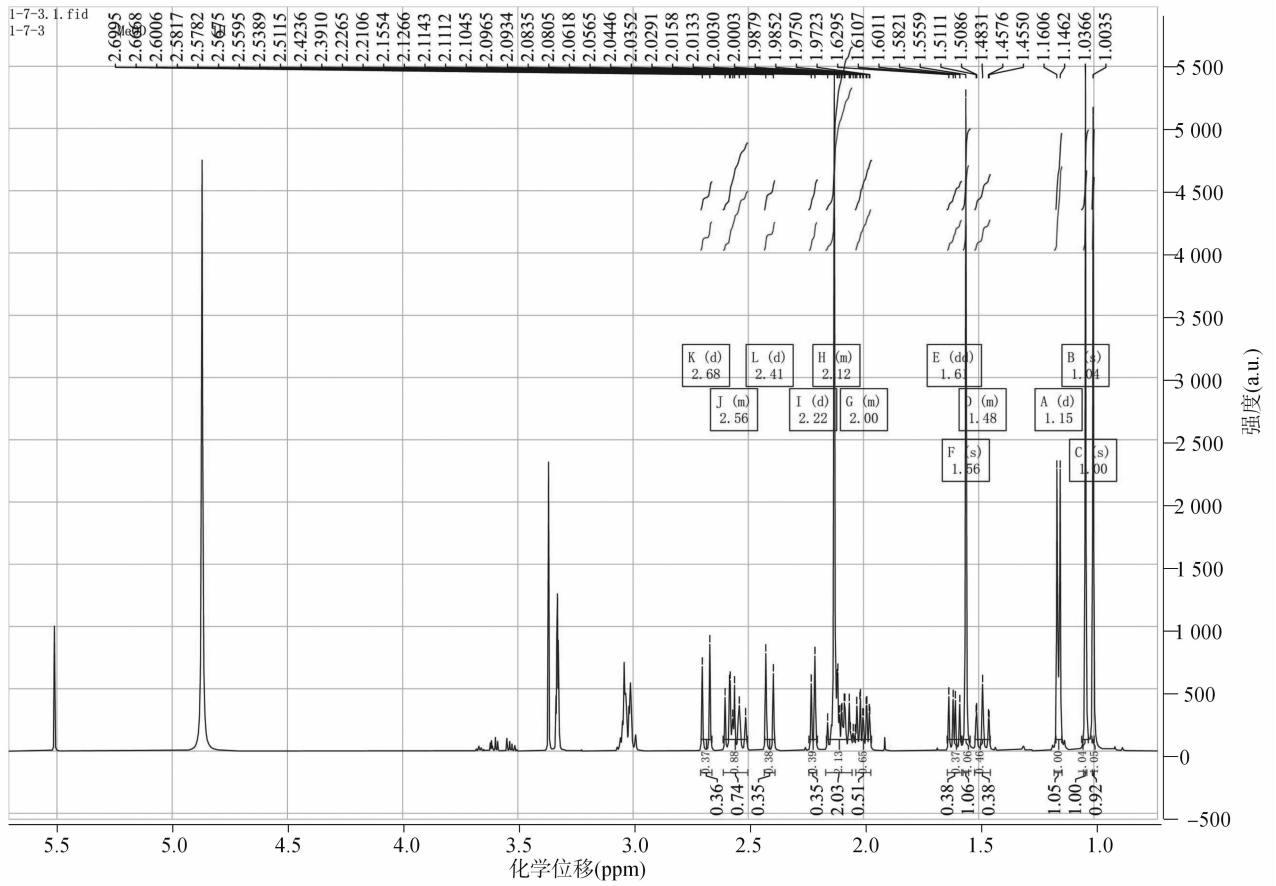


图2 化合物 <sup>1</sup>H NMR 谱图

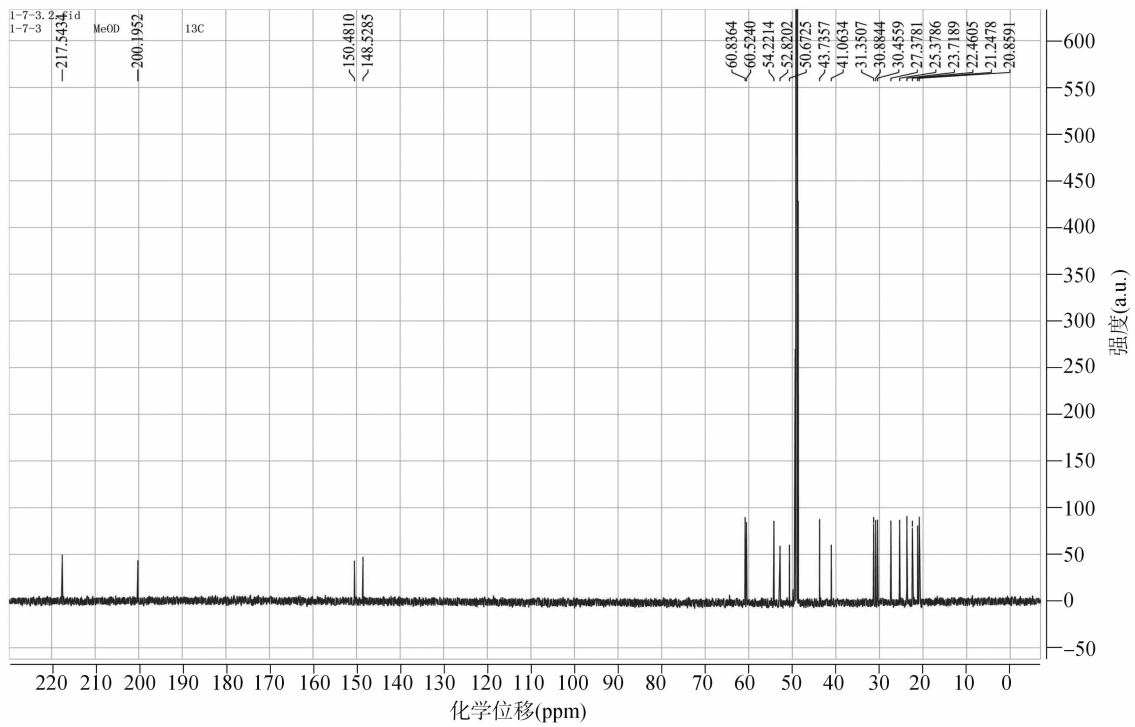
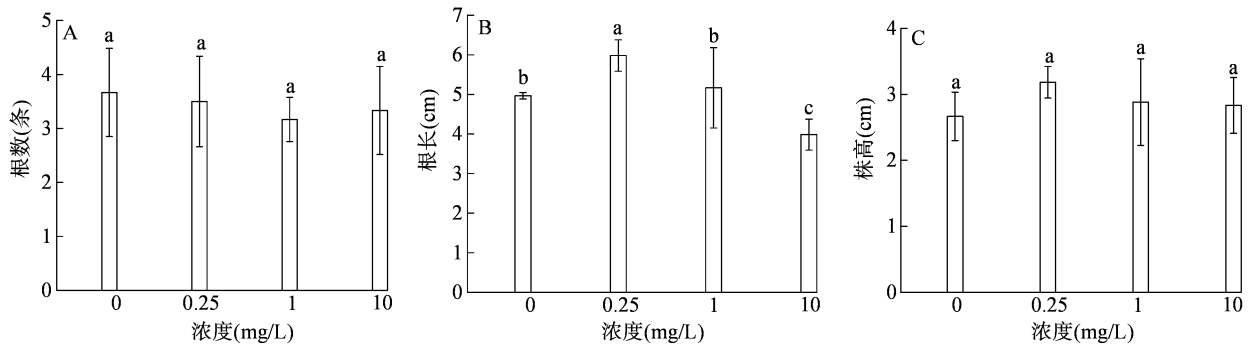


图3 化合物 <sup>13</sup>C NMR 谱图



柱形图上不同小写字母表示处理间在 0.05 水平下差异显著。图 5、图 6 同

图4 哈茨二酮对小麦幼苗生长的影响

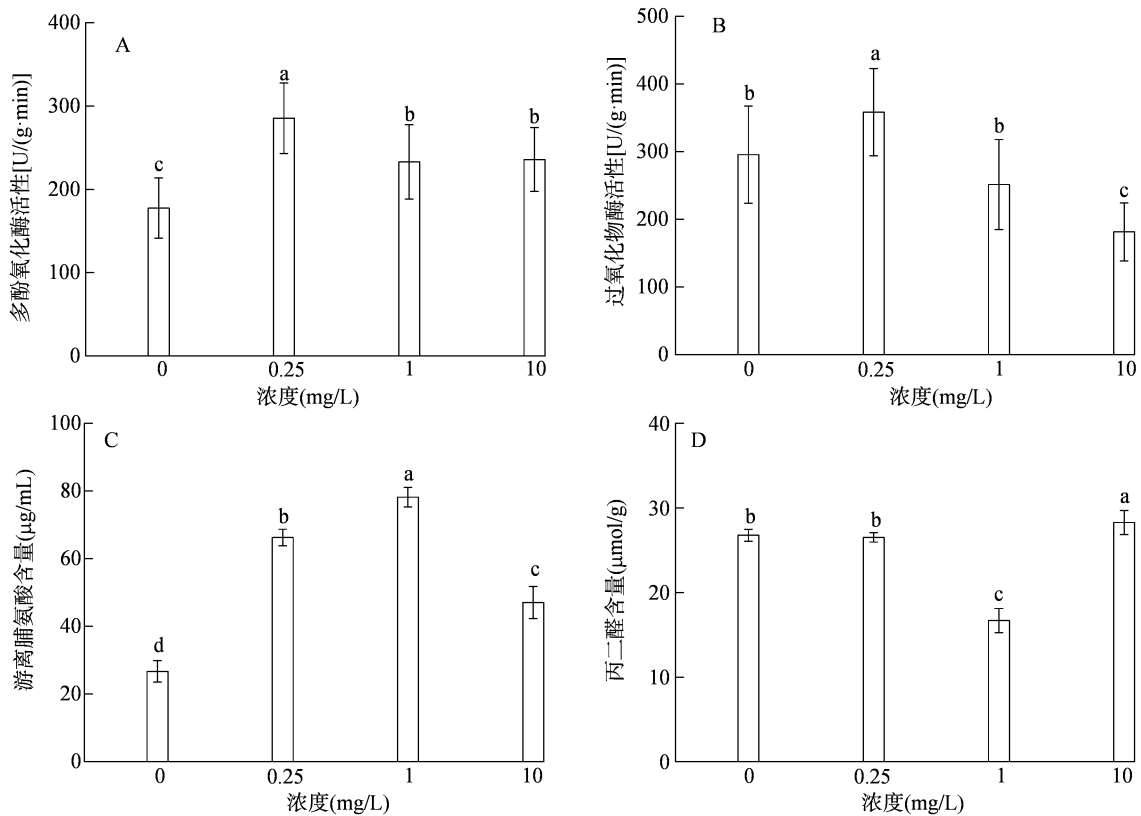


图5 哈茨二酮对小麦幼苗叶片抗性相关生理指标的影响

含量与 PPO 活性对哈茨二酮的响应表现一致,均显著高于 CK。同时,与小麦幼苗叶片 POD 活性相反,MDA 含量在哈茨二酮浓度为 10 mg/L 时最大,且与其他处理存在显著差异。

#### 2.4 哈茨二酮对小麦幼苗叶片抗病相关基因的影响

由图 6 可知,PH-1 处理下,小麦幼苗叶片抗病相关基因 *LTP-1* 和 *P5CS* 在添加哈茨二酮处理中表达量均有不同程度的下调,但是抗病相关基因 *PR1.1* 和 *Chi1* 的表达水平却有不同程度的提高,且均达到显著水平,特别是哈茨二酮浓度为 0.25 mg/L 时,分别是 CK 的 199.91 倍和 4.62 倍。此外,小麦

幼苗叶片抗病相关基因 *PR4* 和 *Glu1* 在哈茨二酮浓度为 0.25 mg/L 时,表达水平也均显著高于 CK,分别是 CK 的 11.65 倍和 2.83 倍。同时,在 PH-1 处理的小麦幼苗叶片中,抗病相关基因 *Chi1*、*PR4* 和 *Glu1* 表现出随哈茨二酮浓度的提高,表达量呈下降的趋势。

### 3 讨论与结论

本研究分离并鉴定了一种二萜化合物哈茨二酮,并对该化合物防治小麦赤霉病的潜力进行了分析。在过去的几十年中,木霉菌的多种代谢产物被分离和鉴定,如肽链、多酮、吡酮和萜类,同时被证

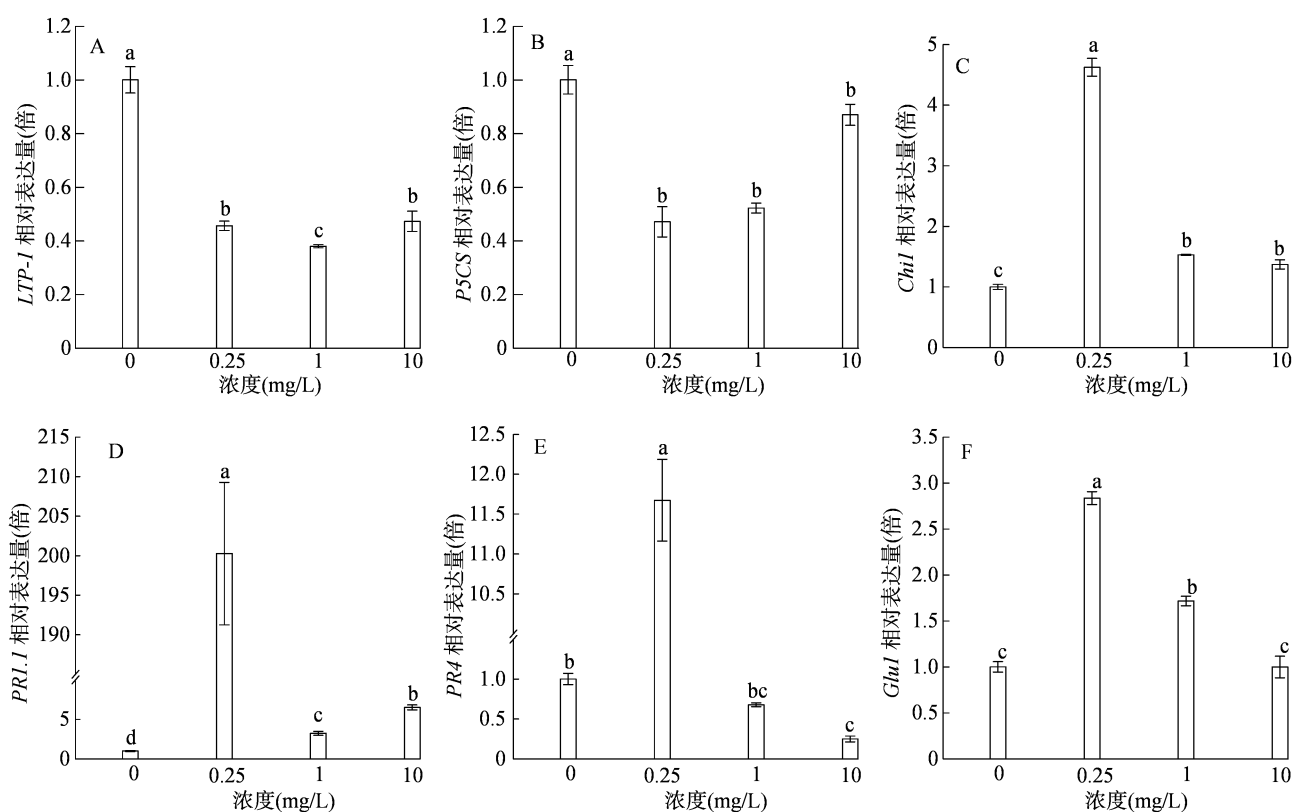


图6 哈茨二酮对小麦幼苗叶片抗病相关基因的影响

明与木霉菌关键抗菌潜力相关<sup>[23-29]</sup>。其中萜类因其资源丰富、结构多样、药理活性广泛而备受关注<sup>[30]</sup>。哈茨二酮自 1992 年于木霉菌中被鉴定以后,一直都是研究的热点之一<sup>[31-34]</sup>,但哈茨二酮对小麦赤霉病的防治潜力尚未见报道。

木霉菌的次生代谢产物可以促进植物生长,并诱导植物抗性化合物的产生<sup>[35]</sup>。哈茨木霉产的异哈进酸可以改善番茄种子萌发,促进番茄生长并诱导番茄植株产生抗病性<sup>[36]</sup>。本研究通过高效液相色谱和重结晶技术,从棘孢木霉 CBS433.97 的发酵液中分离得到一种二萜化合物,利用波普分析技术,经相关文献比对鉴定其为哈茨二酮。进一步的,本研究探索哈茨二酮对小麦幼苗的促生作用和对赤霉病的防治潜力。通过分析试验结果,发现哈茨二酮可以促进小麦幼苗株高和根长的增加,表明哈茨二酮对小麦幼苗生长具有促进作用。

活性氧(ROS)爆发是植物抵御病原菌侵害的第一道防线<sup>[37]</sup>。植物在面临病害等胁迫时,通过调节 PPO、POD 等防御酶活性,清除多余的过氧化物,维持植物内部氧自由基平衡,达到缓解损伤的目的<sup>[37]</sup>。本研究中,哈茨二酮在试验浓度下提高了小麦幼苗 PPO、POD 活性和 MDA 含量。Abdelkhalek

等在木霉促进番茄生长并诱导其对烟草花叶病毒抗性研究中,也发现伴随 PPO、POD 等防御酶活性提高的同时,MDA 等含量也会上升<sup>[38]</sup>。Anthony 等在感染镰刀菌香蕉的研究中也报道了类似结果<sup>[39]</sup>。Sobhy 等研究认为,MDA 含量的增加可能表明植物处于氧化应激状态,是病原体感染并造成植物细胞膜分解的前提标志物<sup>[40]</sup>。对于这一现象,Gill 等研究认为,受胁迫植物通过增加 PPO 等抗氧化酶活性来抵消 MDA 等对植物组织的氧化损伤,同时加强细胞壁厚度限制病原体的侵入<sup>[41-42]</sup>。本研究中,与 CK 相比,小麦幼苗叶片 MDA 含量受哈茨二酮影响较小,表明哈茨二酮能够提高小麦幼苗防御酶活性,减轻细胞氧化损伤,提高小麦幼苗对 PH-1 的抗性。

病程相关蛋白(PR)基因的表达与植物抗病性密切相关。*PR-1* 是植物早期防御反应的预测因子,也是植物系统获得性抗性(SAR)的信号分子,其通过调控病原体感染过程中水杨酸(SA)的合成,提高植物对生物胁迫的响应<sup>[38]</sup>。据观察,植物与病原菌接触后,会触发 SAR 机制<sup>[43]</sup>。在本试验中,木霉菌的代谢产物哈茨二酮提高了小麦幼苗在 PH-1 处理下 *PRI.1* 的表达量,且最高可提升约 200 倍。

Abdelkhalek 等在烟草花叶病毒感染的番茄中也发现木霉可以提高其 *PR-1* 的表达量<sup>[38]</sup>。研究表明,*PR-4* 和 *Chi1* 也通过诱导 SAR, 调控植物体内几丁质酶的合成, 降解真菌细胞壁, 参与植物免疫反应<sup>[44]</sup>。Gao 等的研究表明, 芥菜几丁质酶基因 *BjChi1* 可以抑制灰霉病菌生长<sup>[45]</sup>。Ali 等通过基因沉默, 发现 *CaChiIV1* 能够调控辣椒对疫霉菌的抗性<sup>[46]</sup>。Liu 等的研究表明, 辣椒中 *ChiIV3* 可作为信号调节器触发防御信号, 并上调 *PR* 基因的表达, 增强植物对疫霉菌的抗性<sup>[47]</sup>。此外, *Glu-1* 也能够通过调控属于 *PR-2* 蛋白的  $\beta-1,3$ -葡聚糖酶合成, 调控真菌细胞壁形成, 参与植物免疫调节<sup>[48]</sup>。本研究中, 哈茨二酮(特别是 0.25 mg/L 浓度处理)的小麦幼苗叶片中 *PR1*、*Chi1*、*PR4* 和 *Glu1* 的表达量均显著高于单独施用病原菌 PH-1 处理, 推测哈茨二酮防治小麦赤霉病的主要通路为 SAR 通路。

综上, 本研究对棘孢木霉 CBS433.97 的代谢产物哈茨二酮进行分离鉴定, 并通过与禾谷镰刀菌 PH-1 混合施用研究了哈茨二酮促进小麦幼苗生长和对小麦赤霉病的防治能力, 初步探索分析了哈茨二酮诱导小麦抗病性的机理, 可为木霉菌及其代谢产物防控小麦赤霉病和建立有效的小麦病害防治策略提供理论依据。

#### 参考文献:

- [1] IWGSC. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome[J]. *Science*, 2018, 361(6403): eaar7191.
- [2] 张爱民, 阳文龙, 李欣, 等. 小麦抗赤霉病研究现状与展望[J]. *遗传*, 2018, 40(10): 858-873.
- [3] 程顺和, 张勇, 别同德, 等. 中国小麦赤霉病的危害及抗性遗传改良[J]. *江苏农业学报*, 2012, 28(5): 938-942.
- [4] 刘万才, 刘振东, 黄冲, 等. 近 10 年农作物主要病虫害发生危害情况的统计和分析[J]. *植物保护*, 2016, 42(5): 1-9, 46.
- [5] 陈云, 王建强, 杨荣明, 等. 小麦赤霉病发生危害形势及防控对策[J]. *植物保护*, 2017, 43(5): 11-17.
- [6] 李兵, 梁晋刚, 朱育攀, 等. 我国小麦赤霉病成灾原因分析及防控策略探讨[J]. *生物技术进展*, 2021, 11(5): 647-652.
- [7] 陈文华, 殷宪超, 武德亮, 等. 小麦赤霉病生物防治研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2020, 48(4): 12-18.
- [8] Verma M, Brar S K, Tyagi R D, et al. Antagonistic fungi, *Trichoderma* spp.: panopoly of biological control[J]. *Biochemical Engineering Journal*, 2007, 37(1): 1-20.
- [9] Ketta H A, Hewedy O A E. Biological control of *Phaseolus vulgaris* and *Pisum sativum* root rot disease using *Trichoderma* species[J]. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 2021, 31(1): 96.
- [10] Alfiky A, Weisskopf L. Deciphering *Trichoderma* - plant - pathogen interactions for better development of biocontrol applications[J]. *Journal of Fungi*, 2021, 7(1): 61.
- [11] Inch S, Gilbert J. Scanning electron microscopy observations of the interaction between *Trichoderma harzianum* and perithecia of *Gibberella zeae*[J]. *Mycologia*, 2011, 103(1): 1-9.
- [12] Alukumbura A S, Bigi A, Sarrocco S, et al. Minimal impacts on the wheat microbiome when *Trichoderma gamsii* T6085 is applied as a biocontrol agent to manage *Fusarium* head blight disease[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 972016.
- [13] Ahluwalia V, Kumar J, Rana V S, et al. Comparative evaluation of two *Trichoderma harzianum* strains for major secondary metabolite production and antifungal activity[J]. *Natural Product Research*, 2015, 29(10): 914-920.
- [14] Song Y P, Fang S T, Miao F P, et al. Diterpenes and sesquiterpenes from the marine algicolous fungus *Trichoderma harzianum* X-5[J]. *Journal of Natural Products*, 2018, 81(11): 2553-2559.
- [15] Shi Z Z, Yin X L, Song Y P, et al. A new harziane diterpene, harziaketol A, and a new sterol, trichosterol A, from the marine - alga - epiphytic *Trichoderma* sp. Z43[J]. *Chemistry & Biodiversity*, 2023, 20(10): e202301099.
- [16] Tang X X, Liu S Z, Sun Y Y, et al. New cyclopentenoneacrylic acid derivatives from a marine - derived fungus *Trichoderma atroviride* H548[J]. *Natural Product Research*, 2021, 35(21): 3772-3779.
- [17] Luo Y, Zhang D D, Dong X W, et al. Antimicrobial peptaibols induce defense responses and systemic resistance in tobacco against tobacco mosaic virus[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2010, 313(2): 120-126.
- [18] Hu Z B, Tao Y W, Tao X Y, et al. Sesquiterpenes with phytopathogenic fungi inhibitory activities from fungus *Trichoderma virens* from *Litchi chinensis* Sonn[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2019, 67(38): 10646-10652.
- [19] Li C P, Shi Z Z, Fang S T, et al. Lipids and terpenoids from the deep - sea fungus *Trichoderma lixii* R22 and their antagonism against two wheat pathogens[J]. *Molecules*, 2023, 28(17): 6220.
- [20] 宋昊跃, 刘畅, 庞丽, 等. 棘孢木霉次级代谢产物麦角甾醇防治小麦赤霉病潜能分析[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(22): 133-139.
- [21] 吴长景, 崔承彬, 田从魁, 等. 产紫青霉 G59 的两株突变株新产抗肿瘤活性产物研究[J]. *国际药学研究杂志*, 2010, 37(2): 122-126.
- [22] 刘畅. 棘孢木霉 CBS 433.97 次级代谢产物分离及其生物活性分析[D]. 宜昌: 三峡大学, 2021.
- [23] Neuhof T, Dieckmann R, Druzhinina I S, et al. Intact - cell MALDI - TOF mass spectrometry analysis of peptaibol formation by the genus *Trichoderma/Hypocrea*: can molecular phylogeny of species predict peptaibol structures? [J]. *Microbiology*, 2007, 153(10): 3417-3437.
- [24] Baker S E, Perrone G, Richardson N M, et al. Phylogenomic analysis of polyketide synthase - encoding genes in *Trichoderma* [J]. *Microbiology*, 2012, 158(1): 147-154.
- [25] Salwan R, Rialch N, Sharma V. Bioactive volatile metabolites of

- Trichoderma*: an overview [M]//Secondary metabolites of plant growth promoting rhizomicroorganisms. Singapore: Springer Singapore, 2019; 87–111.
- [26] Jiang M H, Wu Z E, Guo H, et al. A review of terpenes from marine – derived fungi; 2015–2019 [J]. *Marine Drugs*, 2020, 18(6): 321.
- [27] Vizcaino J A, Sanz L, Basilio A, et al. Screening of antimicrobial activities in *Trichoderma* isolates representing three *Trichoderma* sections [J]. *Mycological Research*, 2005, 109(12): 1397–1406.
- [28] Vinale F, Marra R, Scala F, et al. Major secondary metabolites produced by two commercial *Trichoderma* strains active against different phytopathogens [J]. *Letters in Applied Microbiology*, 2006, 43(2): 143–148.
- [29] Song X Y, Shen Q T, Xie S T, et al. Broad – spectrum antimicrobial activity and high stability of *Trichokonins* from *Trichoderma koningii* SMF2 against plant pathogens [J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2006, 260(1): 119–125.
- [30] Bai B K, Liu C, Zhang C Z, et al. *Trichoderma* species from plant and soil: an excellent resource for biosynthesis of terpenoids with versatile bioactivities [J]. *Journal of Advanced Research*, 2023, 49: 81–102.
- [31] Ghisalberti E L, Hockless D C R, Rowland C, et al. Harziandione, a new class of diterpene from *Trichoderma harzianum* [J]. *Journal of Natural Products*, 1992, 55(11): 1690–1694.
- [32] Zhang F L, Feng T. Diterpenes specially produced by fungi: structures, biological activities, and biosynthesis (2010–2020) [J]. *Journal of Fungi*, 2022, 8(3): 244.
- [33] Liu L F, Wang Y, Chao R, et al. Chemical constituents of the deep – sea – derived fungus *Trichoderma simmonsii* ZEN3 and their chemotaxonomic significance [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2024, 114: 104827.
- [34] Shi T, Shao C L, Liu Y, et al. Terpenoids from the coral – derived fungus *Trichoderma harzianum* (XS – 20090075) induced by chemical epigenetic manipulation [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 572.
- [35] 郎剑锋, 张 强, 刘雯, 等. 玉米根围土壤中木霉菌的分离、鉴定及生防评价 [J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(15): 160–165.
- [36] Vinale F, Manganiello G, Nigro M, et al. A novel fungal metabolite with beneficial properties for agricultural applications [J]. *Molecules*, 2014, 19(7): 9760–9772.
- [37] 赵伶俐, 范崇辉, 葛 红, 等. 植物多酚氧化酶及其活性特征的研究进展 [J]. *西北林学院学报*, 2005, 20(3): 156–159.
- [38] Abdelkhalek A, Al – Askar A A, Arishi A A, et al. *Trichoderma hamatum* strain Th23 promotes tomato growth and induces systemic resistance against tobacco mosaic virus [J]. *Journal of Fungi*, 2022, 8(3): 228.
- [39] Anthony K K, George D S, Singh H K B, et al. Reactive oxygen species activity and antioxidant properties of *Fusarium* infected bananas [J]. *Journal of Phytopathology*, 2017, 165(4): 213–222.
- [40] Sobhy S E, Abo – Kassem E M, Sewelam N A, et al. Pre – soaking in weed extracts is a reasonable approach to mitigate *Fusarium graminearum* infection in wheat [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022, 41(6): 2261–2278.
- [41] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(12): 909–930.
- [42] Zhang P, Zhou M P, Zhang X, et al. Change of defensive – related enzyme in wheat crown rot seedlings infected by *Fusarium graminearum* [J]. *Cereal Research Communications*, 2013, 41(3): 431–439.
- [43] Hermosa R, Belén Rubio M, 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.
- [44] Lu Z X, Gaudet D, Puchalski B, et al. Inducers of resistance reduce common bunt infection in wheat seedlings while differentially regulating defence – gene expression [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2006, 67(3/4/5): 138–148.
- [45] Gao Y, Zan X L, Wu X F, et al. Identification of fungus – responsive cis – acting element in the promoter of *Brassica juncea* chitinase gene, *BjCHII* [J]. *Plant Science*, 2014, 215/216: 190–198.
- [46] Ali M, Gai W X, Khattak A M, et al. Knockdown of the chitin – binding protein family gene *CaChiVI* increased sensitivity to *Phytophthora capsici* and drought stress in pepper plants [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2019, 294(5): 1311–1326.
- [47] Liu Z Q, Shi L P, Yang S, et al. Functional and promoter analysis of *ChiIV3*, a chitinase of pepper plant, in response to *Phytophthora capsici* infection [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(8): 1661.
- [48] Niu J S, Liu J, Ma W B, et al. The relationship of methyl jasmonate enhanced powdery mildew resistance in wheat and the expressions of 9 disease resistance related genes [J]. *Agricultural Science and Technology*, 2011, 12(4): 504–508.