

# 提高木霉逆境适应性与生物防治效果的 基因工程研究进展\*

陈 勇 朱廷恒\*\* 汪 琨\*\* 崔志峰

(浙江工业大学生物与环境学院 杭州 310014)

**摘要** 木霉生存范围广、生长繁殖迅速,对其他真菌有一定的拮抗能力,并能促进植物生长、诱导植物对病原菌产生抗性,是迄今开发最成功的植物病害生防真菌。目前,运用基因工程的方法对木霉进行遗传改良,提高它对环境适应性及对致病菌的防治能力,已经取得了很大的进展,就近年来采用基因工程的方法对木霉进行改良的研究进行综述。

**关键词** 木霉 生物防治 基因工程

**中图分类号** Q789

木霉(*Trichoderma* spp.)是属于半知菌亚门丛梗孢科的丝状真菌,以分解植物残体等有机物进行腐生作为主要生活方式<sup>[1]</sup>。它生存范围广、能适应较广的温度和 pH 值范围;生长迅速、繁殖力强,能产生丰富的菌丝和大量的孢子。

木霉是一种常见的土壤习居真菌,由于生长迅速并能产生多种高活力的水解酶,能对其它生物包括活体真菌的细胞壁进行降解,因此木霉具有一定的生态竞争优势并具有寄生于其它真菌的能力。另外木霉还能产生抗生素抑制其他微生物的生长,特别是对一些植物病原真菌包括子囊菌、担子菌、卵菌等表现出显著的生长抑制作用<sup>[2,3]</sup>。因此,木霉在农业上常作为生物防治菌来进行植物病害、尤其是土传病害的防治。目前可用于生防的木霉有深绿木霉(*Trichoderma atroviride*)、哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*)、绿色木霉(*Trichoderma virens*)、棘孢木霉(*Trichoderma asperellum*)等<sup>[2]</sup>。

目前主要是采用喷撒化学农药的方法来防治植物病原菌,而大规模使用化学农药不仅破坏生态环境,还使一些植物病原菌产生了抗药性。天然木霉做成的活菌制剂,不仅环境友好,而且还能有效抑制植物致病

菌,再加上木霉还有促进植物生长、诱导植物产生对病原菌的抗性等优点<sup>[4,5]</sup>,因此将木霉开发成高效的生物农药将非常有利于农业生产。目前,已作为生物农药的木霉制剂已经在田间得到应用,如国外的“Ecohope”与“Ecohope-Dry”<sup>[6]</sup>、“哈茨™”等,国内的“特立克”等。

尽管在实验室条件下木霉显示出对多种病原菌有抑制作用,但将木霉实际用于田间防治时,效果却不理想。这主要是因为木霉对环境有一定的要求,包括田间接种的土壤类型、温度、湿度、酸碱度、重金属含量、杀虫剂的使用以及其它土壤微生物对木霉的抑制等,这些因素使得木霉的接种效果与接种之后的存活量变得不稳定,从而影响它在田间应用的防治效果<sup>[7]</sup>。为了增强木霉在田间应用的防治效果,许多研究致力于提高木霉环境适应能力和抗菌能力,本文就近几年在这两方面利用基因工程技术所取得的进展进行综述。

## 1 提高木霉适应性研究

在实际应用中,木霉不可避免地要面对一些不利环境,如高盐与高温等,这直接影响木霉生存。提高木霉对不利环境的适应能力对于木霉在生物防治上的应用来说意义重大。许多研究发现了与木霉抗逆能力相关的基因,如 *hog1* 基因与酵母中控制高渗反应的 *MAPK HOG1* 同源,将哈茨木霉中的 *hog1* 基因失活后,发现木霉对高渗透环境更加敏感,而且它对一些植物病原菌的拮抗能力下降,证明木霉的 *hog1* 基因同样与

收稿日期:2012-01-16 修回日期:2012-03-14

\* 国家自然科学基金(30871613)、浙江省重中之重开放基金(2011009)资助项目。

\*\*通讯作者,电子信箱:thzhu@zjut.edu.cn

渗透压反应有关<sup>[8]</sup>。Dim1 蛋白是一个与硫氧还蛋白 (TRX) 有类似结构的蛋白,而 TRX 类似结构的蛋白能调控氧化还原平衡,将木霉 *TvDim1* 基因失活后,转化子在含  $H_2O_2$  的 MM 培养基得到的菌丝干重比野生型低,而过表达 *TvDim1* 基因的转化子,同样培养条件下得到的菌丝干重比野生型高<sup>[9]</sup>。由此证明,*TvDim1* 基因不仅与木霉应对氧化环境反应有关,通过提高该基因的表达量还能提高木霉对氧化环境的适应能力。

与过表达内源基因相比,向木霉转入一个抗逆相关的外源基因同样能提高木霉抗逆能力。如通过农杆菌介导的方法向哈茨木霉转入 *SOD* 基因,在 40℃ 与在 2 mol/L NaCl 培养条件下时,野生型木霉对核盘菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) 几乎没有抑制能力,而含有 *SOD* 基因的木霉转化子仍然保持着对核盘菌的抑制能力,说明 *SOD* 基因可以提高木霉对盐与热的耐受能力<sup>[10]</sup>。Montero-Barrientos 等<sup>[11]</sup> 向绿色木霉转入一个小热休克蛋白 *hsp23* 并对该基因进行过表达,转化子经热击处理以后,比野生型的生长速度明显要高。之后,他又向哈茨木霉中转入一个热休克蛋白 *hsp70* 基因,得到相似的结果:*hsp70* 基因在 37℃ 或 41℃,以及在氧化压力、渗透压力的培养条件下表达量升高,木霉转化子在经过热击处理之后,得到比野生型更高的生物量,而当转化子的孢子经过热处理后,表现出更高的对氧化,渗透,盐的耐受能力<sup>[12]</sup>。

一些向农田喷撒的杀虫农药成份中含有重金属离子,这些重金属离子能影响木霉孢子萌发,菌丝生长,以及抗菌物质的分泌<sup>[7]</sup>,因此培育一些在重金属环境下仍能保持生长与抑菌能力的木霉将有利于木霉的实际应用。当高浓度的重金属离子存在时,木霉中的半胱氨酸 (Cys) 与谷胱甘肽 (GSH) 的浓度会发生变化<sup>[13]</sup>,细胞表面也会发生一些变化<sup>[14-15]</sup>。目前通过筛选得到的一些木霉菌株可以耐受高浓度的重金属离子,甚至能将重金属离子吸收<sup>[16]</sup>。另外,通过诱变等方法也获得了对重金属离子有抗性的木霉。Fu 等<sup>[17]</sup> 通过农杆菌介导的方法得到一株突变木霉,发现它对铜的耐受性以及铜的吸收能力有明显提高。

影响木霉应用的原因之一是田间接种木霉后存活量不足,因此可通过向田间喷洒大量的木霉孢子来弥补,有研究通过液体培养的方法来大规模生产木霉孢子<sup>[18]</sup>,这样既节约了成本,又弥补了固体培养产生的孢子不足,但这种方式得到的木霉孢子细胞壁较薄,抗逆能力差。木霉的厚垣孢子是抗逆能力极强的一类真菌

繁殖体,黄亚丽等<sup>[9]</sup> 通过构建形成厚垣孢子时的 c-DNA 突变体库来克隆厚垣孢子形成的相关基因,用于提高木霉孢子的抗逆性是一条可行的途径<sup>[19]</sup>。目前获得抗逆性孢子的主要方式是对具有抗逆能力的孢子进行筛选<sup>[20]</sup>。

## 2 提高木霉生防作用的相关研究

木霉的抑菌机制有:竞争作用,重寄生作用,抗生作用,诱导植物抗性、激发植物防御。竞争作用是由于木霉适应性强,生长与繁殖速度快,可以迅速抢占致病菌的生存空间和营养,达到抑制效果<sup>[21]</sup>。重寄生是指木霉对病原菌进行缠绕、穿透、最后溶解使得植物致病菌死亡<sup>[22]</sup>。抗生作用是指木霉能产生一些能抑制植物病原菌生长的次级代谢产物,抑制致病菌的生长<sup>[23]</sup>。诱导抗性是指木霉与植物相互作用过程中,产生与植物病原菌相似的定殖机制而引起植物的防御反应<sup>[24]</sup>。根据木霉的抗菌机制可以采用一些方法提高木霉的拮抗能力,这些方法包括突变、原生质体融合、基因工程改造等<sup>[25]</sup>。

### 2.1 提高木霉相关水解酶的表达

木霉含有许多降解细胞壁的水解酶基因,如几丁质酶 (chitinases)、纤维素酶 (cellulases)、木聚糖酶 (xylanase)、葡聚糖酶 (glucanase) 和蛋白酶 (proteinases) 等,其中起主要作用的是几丁质酶与  $\beta$ -1,3 葡聚糖酶,其中一些酶的基因表达受植物病原菌细胞壁的诱导<sup>[26]</sup>。

几丁质酶能分解病原菌细胞壁中的几丁质。在哈茨木霉 (*T. harzianum* Rifai TM) 中组成性表达几丁质酶基因 *chit36*,提高了几丁质酶表达量,与植物病原菌相互作用时发现木霉转化子对病原菌的抑制能力得到加强<sup>[27]</sup>。在深绿木霉 (*T. atroviride*) 中过表达一个内切壳多糖酶基因 *ThEn-42*,发现该酶在木霉拮抗作用中起重要作用,通过优化培养条件,获得了大量内切壳多糖酶并增加了抗菌物质的产量<sup>[28]</sup>。在哈茨木霉 (*T. harzianum* CECT 2413) 中过表达一个几丁质酶基因 *Chit33*,在含葡萄糖的培养基培养时,其胞外的几丁质酶活性较野生型相比提高了近 200 倍,而在含几丁质的培养基中则没什么差别,在两种培养条件下,木霉转化子对茄丝核菌 (*Rhizoctonia solani*) 的抑制效率明显高于野生型<sup>[29]</sup>。同样在 *T. harzianum* CECT 2413 中同时过表达 *Chit42* 与 *Chit33*,得到的转化子与野生型相比,木霉的几丁质酶活性提高,并增强了对 *R. solani*、灰霉

(*Botrytis cinerea*)、柑桔褐腐疫霉(*Phytophthora citrophthora*)的抑制能力。由于 *Chit42* 与 *Chit33* 少一个与几丁质的结合域,对 *Chit42* 与 *Chit33* 基因进行改造,加上一个里氏木霉纤维二糖水解酶 II 的结合区域(CBD)基因片段后,得到的转化子几丁质酶活性更高,对病原菌的抑制能力也更强<sup>[30]</sup>。

葡聚糖酶是木霉重寄生过程中的一个关键酶。通过诱变处理得到一个 *T. harzianum* CECT 2413 的突变体,它表达  $\beta$ -1,3-与  $\beta$ -1,6-葡聚糖酶的酶量是野生型的 2~4 倍,与病原菌相互作用时发现其抑菌活性明显比野生型高<sup>[31]</sup>。在绿色木霉中组成表达  $\beta$ -1,3-与  $\beta$ -1,6-葡聚糖酶基因 *TvBgn2* 和 *TvBgn3*,与野生型绿色木霉相比,转化子生长与产孢稍慢,但它所表达的  $\beta$ -1,3-与  $\beta$ -1,6-葡聚糖酶活性很高,并增强了对植物致病菌的抑制能力,研究还发现随着致病菌接种量的提高,转化子的抗菌能力也相应提高<sup>[32]</sup>。Migheli 等<sup>[33]</sup>向长枝木霉中转入一个编码  $\beta$ -1,4 内切葡聚糖酶的 *eglI* 基因,提高了内切葡聚糖酶的表达量,从而提高了转化子对终极腐霉抑制能力。

蛋白酶在对病原菌的寄生和降解作用中也起一定作用。增加哈茨木霉中蛋白酶基因 *prbI* 的拷贝数后,当与植物病原菌 *R. solani* 相互作用时 *prbI* 的表达量升高,液体培养条件下, *prbI* 受该菌的细胞壁诱导表达,当使用木霉转化子处理充满病原菌的土壤时,能显著减少 *R. solani* 对棉花的危害<sup>[34]</sup>。

木霉的一些其他酶同样具有抗菌活性,如从木霉中分离出的一个类枯草杆菌蛋白酶<sup>[35]</sup>。这些酶中的一些对病原菌具有选择性,如通过基因沉默的方法发现的单氧酶(monooxygenase)与几种特殊的病原菌相互作用有关<sup>[36]</sup>。通过提高木霉活性氧(ROS)合成过程中关键酶的表达也可以提高木霉的拮抗能力。木霉与植物致病菌相互作用中能合成活性氧(ROS),而 NADPH 氧化酶(NOX)是参与形成 ROS 的酶之一,过表达哈茨木霉的 *noxI* 基因后,当木霉与终极腐霉相互作用时,与野生型相比,转化子 ROS 产生量随着 *noxI* 基因表达量的提高而升高,转化子对终极腐霉抑制效率也随之提高,研究还发现同时表达量提高的有蛋白酶、纤维素酶、几丁质酶<sup>[37]</sup>。甘露糖基转移酶合成酶(DPM)是来自酿酒酵母的 O-糖基化途径中的一个关键酶,在木霉中过表达该酶的基因后得到的转化子显示有双倍的 DPM 合成活性,纤维素水解活性显著提高,对植物致病菌的抗真菌活性也明显提高<sup>[38]</sup>。

## 2.2 提高木霉的次级代谢产物分泌

木霉次级代谢产物包含多种不同的化学物质,目前已报道的木霉次级代谢产物有 300 多种<sup>[39]</sup>,可分为两类:一类是小分子质量非极性挥发物质,包括简单的芳香簇化合物,聚酮如吡喃酮,丁烯酸内脂,挥发性萜烯等<sup>[40]</sup>。另一类是大分子极性物质,如 peptaibols、类环缩二氨基酸类胶毒素与绿黏帚霉素等,它们在木霉与植物致病菌相互作用时直接起作用<sup>[39]</sup>。木霉次级代谢产物的产生与很多基因有关。如 *Thc1f1* 基因,参与木霉次级代谢产物 6-戊基-2H-吡喃-2-酮的合成,而该物质与木霉抑菌能力有关<sup>[23]</sup>。*tri5* 是抗菌物质木霉菌素(Trichodermin)合成过程中的一个关键酶基因,最新的研究表明在 *T. brevicompactum* 中过表达 *tri5* 时,能提高木霉菌素的产量,从而提高 *T. brevicompactum* 的抗菌能力<sup>[41]</sup>。合成这些次级代谢产物的基因受环境因素的调控,其中一些还受植物病原菌的诱导<sup>[42]</sup>。

## 3 讨 论

木霉是农业上重要的生物防治菌,有着化学农药所不具备的优点。实验室条件下,木霉能对多种植物病原菌产生拮抗作用。但由于受环境的影响,木霉不容易在不利环境下生长与繁殖,因此,必须选择一个有效的方法提高它的抗逆与抗菌能力。随着对木霉与植物、木霉与植物病原菌,木霉与环境相互作用机制的逐渐了解<sup>[42-43]</sup>,通过基因工程的方法对木霉进行改造,提高木霉对不利环境的适应性以及木霉的拮抗能力,是一条提高木霉生物防治能力、并在农业上大规模使用的有效途径。

## 参考文献

- [1] Schuster ASchmoll M. Biology and biotechnology of *Trichoderma*. Applied Microbiology and Biotechnology, 2010,87(3):787-799.
- [2] Benítez T, Rincón A M, Limón M C, et al. Biocontrol mechanisms of *Trichoderma* strains. International Microbiology, 2004,7(4):249-260.
- [3] Monte E. Understanding *Trichoderma*: between biotechnology and microbial ecology. International Microbiology, 2010,4(1):1-4.
- [4] Mathews L S, Hammer R E, Behringer R R, et al. Growth enhancement of transgenic mice expressing human insulin-like growth factor I. Endocrinology, 1988,123(6):2827.
- [5] Vinale F, Sivasithamparam K, Ghisalberti E L, et al. *Trichoderma*-plant-pathogen interactions. Soil Biology and Biochemistry, 2008,40(1):1-10.

- [ 6 ] Nagayama K, Watanabe S, Kumakura K, et al. Development and commercialization of *Trichoderma asperellum* SKT-1 ( Ecohope R ), a microbial pesticide. *Journal of Pesticide Science*, 2007,32 (2):141-142.
- [ 7 ] Kredics L, Antal Z, Manczinger L, et al. Influence of environmental parameters on *Trichoderma* strains with biocontrol potential. *Food Technology and Biotechnology*, 2003,41(1):37-42.
- [ 8 ] Delgado-Jarana J, Sousa S, Gonzalez F, et al. ThHog1 controls the hyperosmotic stress response in *Trichoderma harzianum*. *Microbiology-Sgm*, 2006,152:1687-1700.
- [ 9 ] Moran-Diez M E, Cardoza R E, Gutierrez S, et al. TvDim1 of *Trichoderma virens* is involved in redox-processes and confers resistance to oxidative stresses. *Current Genetics*, 2010,56(1):63-73.
- [10] Yang L M, Yang Q, Sun K N, et al. *Agrobacterium tumefaciens*-mediated transformation of SOD gene to *Trichoderma harzianum*. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2010,26(2):353-358.
- [11] Montero-Barrientos M, Cardoza R E, Gutierrez S, et al. The heterologous overexpression of hsp23, a small heat-shock protein gene from *Trichoderma virens*, confers thermotolerance to *T harzianum*. *Current Genetics*, 2007,52(1):45-53.
- [12] Montero-Barrientos M, Hermosa R, Nicolas C, et al. Overexpression of a *Trichoderma* HSP70 gene increases fungal resistance to heat and other abiotic stresses. *Fungal Genetics and Biology*, 2008,45(11):1506-1513.
- [13] Raspanti E, Cacciola S O, Gotor C, et al. Implications of cysteine metabolism in the heavy metal response in *Trichoderma harzianum* and in three *Fusarium* species. *Chemosphere*, 2009,76(1):48-54.
- [14] De Freitas Lima A, Ferreira De Moura G, Barbosa De Lima M A, et al. Role of the morphology and polyphosphate in *Trichoderma harzianum* related to cadmium removal. *Molecules*, 2011,16(3):2486-2500.
- [15] 沈薇, 杨树林, 李校堃, 等. 木霉 (*Trichoderma* sp.) HR-1 活细胞吸附 Pb ( II ) 的机理. *中国环境科学*, 2006. 26(1):101-105.
- Shen W, Yang S L, Li X K, et al. The mechanism of Pb(II) sorption by living cell of *Trichoderma* sp. HR - 1. *China Environmental Science*, 2006,26(1):101-106.
- [16] Errasquin E L, Vazquez C. Tolerance and uptake of heavy metals by *Trichoderma atroviride* isolated from sludge. *Chemosphere*, 2003,50(1):137-143.
- [17] Fu K H, Liu L X, Fan L L, et al. Accumulation of copper in *Trichoderma reesei* transformants, constructed with the modified *Agrobacterium tumefaciens*-mediated transformation technique. *Biotechnology Letters*, 2010,32(12):1815-1820.
- [18] Watanabe S, Kato H, Kumakura K, et al. Properties and biological control activities of aerial and submerged spores in *Trichoderma asperellum* SKT-1. *Journal of Pesticide Science*, 2006,31(4):375-379.
- [19] 黄亚丽, 蒋细良, 朱昌雄, 等. 木霉菌厚垣孢子形成相关基因的克隆及功能研究. *植物保护*, 2007,33(5):98-99.
- Huang Y L, Jiang X L, Zhu C X, et al. Cloning and functional analysis of the genes related to development of chlamydospores in *Trichoderma* spp. *Plant Protection*, 2007,33(5):98-99.
- [20] 袁素贤, 阚国仕, 陈红漫. 抗逆生防木霉筛选及其相关因子诱导. *安徽农业科学*, 2007,35(16):4716-4718.
- Yuan S X, Kan G N, Chen H M. Screen of stress tolerance biocontrol trichoderma strain and inducement of its relative factors. *Journal of Anhui Agri Sci*, 2007,35(16):4716-4718.
- [21] Harman G E, Howell C R, Viterbo A, et al. *Trichoderma* species-Opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology*, 2004,2(1):43-56.
- [22] Elad Y. Biocontrol of foliar pathogens: mechanisms and application. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 2003,68(4 Pt A):17.
- [23] Vinale F, Ghisalberti E L, Sivasithamparam K, et al. Factors affecting the production of *Trichoderma harzianum* secondary metabolites during the interaction with different plant pathogens. *Letters in Applied Microbiology*, 2009,48(6):705-711.
- [24] Velazquez-Robledo R, Contreras-Cornejo H A, Macias-Rodriguez L, et al. Role of the 4-phosphopantetheinyl transferase of *Trichoderma virens* in secondary metabolism and induction of plant defense responses. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2011,24(12):1459-1471.
- [25] Prabavathy V R, Mathivanan N, Sagadevan E, et al. Self-fusion of protoplasts enhances chitinase production and biocontrol activity in *Trichoderma harzianum*. *Bioresource Technology*, 2006,97(18):2330-2334.
- [26] 于新, 田淑慧, 徐文兴, 等. 木霉菌生防作用的生化机制研究进展. *中山大学学报(自然科学版)*, 2005,44(2):86-90.
- Yu X, Tian S H, Xu W X, et al. Progress in the biochemical mechanisms of biocontrol effect research with *Trichoderma*. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2005,44(2):86-90.
- [27] Viterbo A, Haran S, Friesem D, et al. Antifungal activity of a novel endochitinase gene ( chit36 ) from *Trichoderma harzianum* Rifai TM. *FEMS Microbiology Letters*, 2001,200(2):169-174.
- [28] Deng S, Lorito M, Penttilä M, et al. Overexpression of an endochitinase gene ( ThEn-42 ) in *Trichoderma atroviride* for increased production of antifungal enzymes and enhanced antagonist action against pathogenic fungi. *Applied Biochemistry*

- and Biotechnology, 2007,142(1):81-94.
- [29] Limon M C, Pintor-Toro J A, Benitez T. Increased antifungal activity of *Trichoderma harzianum* transformants that overexpress a 33kDa chitinase. *Phytopathology*, 1999,89(3):254-261.
- [30] Limon M C, Chacon M R, Mejias R, et al. Increased antifungal and chitinase specific activities of *Trichoderma harzianum* CECT 2413 by addition of a cellulose binding domain. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2004,64(5):675-685.
- [31] Rey M, Delgado-Jarana J, Benitez T. Improved antifungal activity of a mutant of *Trichoderma harzianum* CECT 2413 which produces more extracellular proteins. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2001,55(5):604-608.
- [32] Djonovic S, Vittone G, Mendoza-Herrera A, et al. Enhanced biocontrol activity of *Trichoderma virens* transformants constitutively coexpressing beta-1, 3- and beta-1, 6-glucanase genes. *Molecular Plant Pathology*, 2007,8(4):469-480.
- [33] Migheli Q, Gonzalez-Candela L, Dealessi L, et al. Transformants of *Trichoderma longibrachiatum* overexpressing the beta-1,4-endoglucanase gene *eglI* show enhanced biocontrol of *Pythium ultimum* on cucumber. *Phytopathology*, 1998,88(7):673-677.
- [34] Flores A, Chet I, Herreraestrella A. Improved biocontrol activity of *Trichoderma harzianum* by over-expression of the proteinase-encoding gene *prb1*. *Current Genetics*, 1997,31(1):30-37.
- [35] Yan L, Qian Y. Cloning and heterologous expression of SS10, a subtilisin-like protease displaying antifungal activity from *Trichoderma harzianum*. *FEMS Microbiology Letters*, 2009,290(1):54-61.
- [36] Carpenter M A, Ridgway H J, Stringer A M, et al. Characterization of a *Trichoderma hamatum* monooxygenase gene involved in antagonistic activity against fungal plant pathogens. *Current Genetics*, 2008,53(4):193-205.
- [37] Montero-Barrientos M, Hermosa R, Cardoza R E, et al. Functional analysis of the *Trichoderma harzianum* *nox1* gene, encoding an NADPH oxidase, relates production of reactive oxygen species to specific biocontrol activity against *Pythium ultimum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011,77(9):3009-3016.
- [38] Zembek P, Perlinska-Lenart U, Brunner K, et al. Elevated activity of dolichyl phosphate mannose synthase enhances biocontrol abilities of *Trichoderma atroviride*. *Mol Plant Microbe Interact*, 2011;110719115435002-110719115435002.
- [39] Szekeres A, Leitgeb B, Kredics L, et al. Peptaibols and related peptaibiotics of *Trichoderma*. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica*, 2005,52(2):137-168.
- [40] Reino J L, Guerrero R F, Hernandez-Galan R, et al. Secondary metabolites from species of the biocontrol agent *Trichoderma*. *Phytochemistry Reviews*, 2008,7(1):89-123.
- [41] Vinale F, Sivasithamparan K, Ghisalberti E L, et al. *Trichoderma*-plant-pathogen interactions. *Soil Biology & Biochemistry*, 2008,40(1):1-10.
- [42] Tijerino A, Cardoza R E, Moraga J, et al. Overexpression of the trichodiene synthase gene *tri5* increases trichodermin production and antimicrobial activity in *Trichoderma brevicompactum*. *Fungal Genetics and Biology*, 2011,48(3):285-296.
- [43] Druzhinina I S, Seidl-Seiboth V, Herrera-Estrella A, et al. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success. *Nature Reviews Microbiology*, 2011,9(10):749-759.

## Advances in Engineering of *Trichoderma* for Improvement of Adaption to Adverse Environment and Efficiency of Biological Control Against Plant Pathogen

CHEN Yong ZHU Ting-heng WANG Kun CUI Zhi-feng

(College of Biological and Environmental Engineering, Zhejiang University of Technology, Hangzhou 310014, China)

**Abstract** *Trichoderma* can survive in various environments and grow rapidly, it also can inhibit many phytopathogens, promote plant growth and induce the resistance of plants to the disease. *Trichoderma* has been the most successful biocontrol agent in plant disease control. Great efforts have been taken to improve their survival abilities and antifungal activities by genetic engineering. The recent achievements in the study of genetic engineering for *Trichoderma* were discussed.

**Key words** *Trichoderma* Biological control Genetic engineering