

DOI: 10.13376/j.cbls/2023115

文章编号: 1004-0374(2023)08-1052-08

绿僵菌对植物促生作用的研究进展

王华峰, 裴俊伟, 纪丽莲, 扶教龙, 白 净*

(苏州科技大学化学与生命科学学院, 苏州 215009)

摘 要: 绿僵菌作为一种广为人知的虫生真菌, 在农业绿色防控中担任重要角色, 是害虫综合治理的重要组成部分。近年来对绿僵菌的深入研究发现, 其也可作为植物内生菌, 通过介导昆虫植物碳氮元素交换、分泌代谢产物、诱导植物抗性等途径促进植物生长。本文以绿僵菌根际定植和对植物的促生效果以及分子机理为主要内容, 对已有文献进行回顾梳理, 并对目前研究局限和未来发展方向进行讨论, 为绿僵菌与植物互作研究提供理论参考, 同时为制备促生防虫于一体的新型生物制剂提供帮助。

关键词: 绿僵菌; 虫生真菌; 内生定植; 促生作用

中图分类号: S476 **文献标志码:** A

Research progress of *Metarhizium* in plant growth promotion

WANG Hua-Feng, PEI Jun-Wei, JI Li-Lian, FU Jiao-Long, BAI Jing*

(School of Chemistry and Life Sciences, Suzhou University of Science and Technology, Suzhou 215009, China)

Abstract: As well-known entomopathogenic fungi, *Metarhizium* spp. plays an important role in green crop pest control technique, and is an important part of integrated pest control. In recent years, it has been found that they are also endophytic fungi in plants. It promotes plant growth by mediating carbon and nitrogen exchange between insects and plants, secreting metabolite and inducing plant resistance. This paper focuses on rhizosphere colonization, the growth-promoting effect and mechanism of *Metarhizium* spp. on plants, and the limitations of present research and future development direction are also discussed, hoping to provide theoretical reference for the interaction between *Metarhizium* spp. and plants, and for the preparation of new biological agents which can promote plants and prevent pests.

Key words: *Metarhizium* spp.; entomopathogenic fungi; endogenous colonization; growth-promoting effect

如今在农业领域, 存在许多为了保护作物免受害虫侵害投入大量化学杀虫剂, 而破坏周围环境的现象。为了建立可持续发展的农业系统, 开发旨在减少化学杀虫剂投入的技术迫在眉睫。近年来, 人们试图减少使用化学防治方法, 利用微生物制剂防治植物病害, 促进植物生长。绿僵菌 (*Metarhizium* spp.) 作为一类备受关注的虫生真菌, 在害虫防治中发挥了巨大作用, 是害虫综合治理的重要组成部分, 可维持虫害防治效果, 为解决持续性虫害问题提供帮助。

作为研究应用最多的虫生真菌之一, 绿僵菌凭借无毒无害无残留、环境友好、害虫不会产生抗药性等优点, 在农业领域创造了巨大价值。它通过体

表入侵、体内繁殖、汲取营养、分泌毒素、种群传播等途径, 可使大约 200 多种昆虫感染致死。在过去的 100 多年里, 绿僵菌生物制剂不断推陈出新, 广泛应用于防治蝗虫和地下害虫, 同时在提高绿僵菌杀虫毒力、扩大应用范围等方面也取得了显著成效^[1-4]。

随着研究不断深入, 人们发现绿僵菌除了能够

收稿日期: 2023-04-03; 修回日期: 2023-05-12

基金项目: 江苏省自然科学基金青年基金项目(BK2021-0864); 苏州科技大学自然科学基金校级科研项目(国家自然科学基金培育项目)(XKZ2020005)

*通信作者: E-mail: baijing@mail.usts.edu.cn

感染并消灭目标害虫外, 还可以定植于植物根部^[5-6], 作为植物内生菌促进植物的生长, 图1总结了绿僵菌在植物根系定植及发挥促生作用的机制。如果能更好地了解绿僵菌对植物生长有何促进作用, 以及如何产生促进作用, 同时在促进共生关系的建立和提高促生效果等方面深入研究, 将有助于取得防治虫害和促进植物生长的双重效果, 在农业领域发挥更大的作用。因而, 本文对绿僵菌属促生作用的相关文献进行梳理整合并展开评述, 以期深入研究绿僵菌与植物互作提供帮助。

1 绿僵菌根际定植

目前, 已初步探明绿僵菌能定植于植物根部, 包括番茄^[7]、玉米^[7-8]、大豆^[8]、拟南芥^[7, 9]、柳枝稷^[10]、扁豆^[10]、花生^[11-12]等常见植物。绿僵菌可以利用植物根部分泌的蔗糖和棉籽糖等多糖类碳源物质进行腐生生活^[13-14], 而随着研究的深入, 人们发现绿僵菌存在寄生、腐生、植物共生等多种生活方式, 占据多种生态位。一项有关绿僵菌特殊病原体的研究显示, 实验中所有绿僵菌菌株都保留了与植物根关联的能力, 尤其是在单子叶植物中, 这种内生关联性更加明显^[15]。这表明, 尽管绿僵菌作为一种昆虫病原体而出现了分化, 但它仍然保留了在植物根部定植的能力。同时, 研究人员利用构建的

三种罗伯茨绿僵菌 (*Metarhizium robertsii*) 突变株 *Δmcl1* (对昆虫无毒害)、*Δmad2* (无定植能力)、*Δmrt* (根系分泌物利用能力低) 处理玉米后发现, *Δmcl1* 具有定植能力并且对玉米的生长促进效果与野生型相似, *Δmrt* 的根际种群数量和生长促进作用显著降低, 而 *Δmad2* 无法定植或影响植物生长^[16]。这表明根际定植是绿僵菌产生大部分有益作用的先决条件, 而失去昆虫致病能力对定植并无太大影响。绿僵菌在植物根部的定植是两者产生相互关系的前提, 对根际定植的研究有助于更好地了解绿僵菌促生机制。

在虫生真菌丰富的农业系统中, 绿僵菌对植物的内生定植并不是一种稳定的现象。在西西伯利亚的三个地点进行的土壤和植物器官的微生物群落分析以及马铃薯根和叶的宏基因组分析发现, 马铃薯根和叶内部组织中的真菌群落主要由植物病原真菌组成, 而包括罗伯茨绿僵菌、褐色绿僵菌 (*Metarhizium brunneum*) 在内的虫生真菌数量可以忽略不计^[17]。这一现象说明绿僵菌在马铃薯内部组织的定植只是偶尔发生, 这种不稳定性可能是与植物病原真菌的竞争造成的。虽然虫生真菌在自然条件下低水平定植, 但这并不能否定将真菌人工引入农业系统后对植物的益处, 进一步的研究可以关注绿僵菌处理后马铃薯植株的微生物群落。

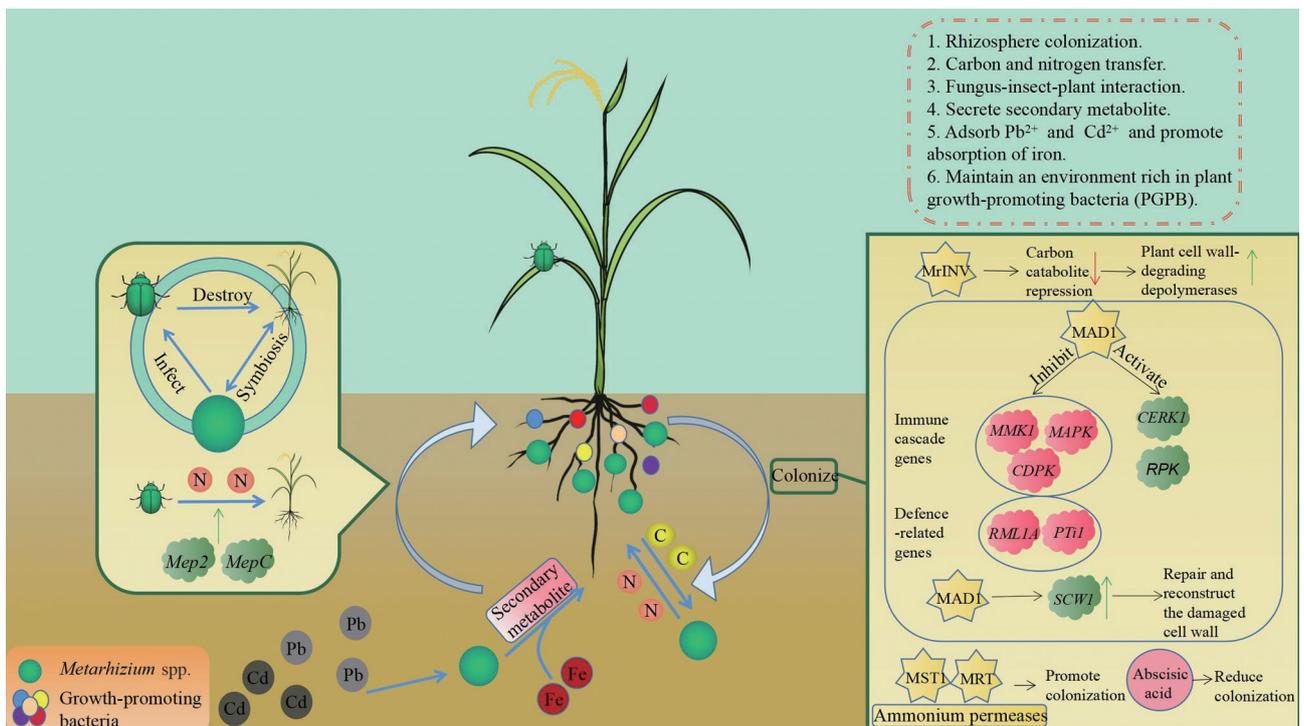


图1 绿僵菌根系定植及对植物促生的机制

作为第一个在真菌中被鉴定的棉子糖转运体, MRT (*Metarhizium raffinose* transporte) 对绿僵菌的根际定植能力具有重要作用^[13]。研究发现, *Mrt* 基因缺失的罗伯茨绿僵菌突变株在植物根系中生长不良, 根际定植能力显著降低, 但对昆虫的毒性没有变化, 这表明 *Mrt* 只参与了罗伯茨绿僵菌与植物的相互作用。之后又有研究发现了一种单糖转运体 MST1 (monosaccharide transporter 1), 它与 MRT 共同作用, 促进绿僵菌在植物根际的定植^[18]。以上研究结果进一步加深了对植物和真菌之间共生关系的理解。

诱导植物免疫抑制和细胞壁重建整合可能是绿僵菌与植物建立共生关系的重要步骤。绿僵菌的昆虫致病性与植物共生性存在内在关联, 黏附素 MAD1 (*Metarhizium* adhesin-like protein 1) 在其中发挥关键作用。研究发现, 在金龟子绿僵菌 (*Metarhizium anisopliae*) 与花生根互作早期, 其 MAD1 蛋白激活了花生根膜受体基因 *CERK1* 和 *RPK* 的识别响应, 抑制了花生免疫级联基因 *MAPK*、*CDPK*、*MMK1* 及防御相关基因如 *PTi1*、*RML1A* 的表达, 促进了金龟子绿僵菌在花生根组织的定植; 同时, MAD1 蛋白还可以诱导花生细胞壁整合基因 *SCW1* 表达上调, 修复与重建根受损细胞壁, 促进绿僵菌与花生建立共生关系^[19]。还有研究发现, 在接种了罗伯茨绿僵菌的大豆中, *PR1*、*PR2*、*PR3*、*PR4*、*HPL* 等免疫相关基因表达受到抑制, 且绿僵菌与茄腐镰刀菌 (*Fusarium solani*) 共同定植对这些基因的下调更显著^[20], 说明绿僵菌与镰刀菌存在拮抗作用, 并对绿僵菌定植有一定影响。在对小麦进行定植实验时也同样发现小麦免疫相关基因以及生长素、细胞分裂素和赤霉素等激素合成相关基因的表达显著下调, 且这种效应伴随着植物生长而减弱^[21]。

脱落酸 (abscisic acid, ABA) 作为一种抑制植物生长的激素, 在绿僵菌内生定植和镰刀菌致病性定植的差异反应中起着核心作用。通过植物激素分析发现, 与未接种的对照相比, 罗伯茨绿僵菌定植后大豆叶片中脱落酸和脱落酸代谢物显著减少, 而茄腐镰刀菌定植后大豆叶片中脱落酸总量显著增加; 同时, 与未施用脱落酸的对照相比, 外源施用脱落酸导致罗伯茨绿僵菌在大豆根的定植减少, 而茄腐镰刀菌的定植增加^[20]。

罗伯茨绿僵菌胞外转化酶 (*Metarhizium robertsii* extracellular invertase, MrINV) 在根际相互作用和根定植中也起关键作用。研究发现, 敲除 MrINV 抑

制了罗伯茨绿僵菌在蔗糖和根际分泌物中的生长, 但提高了其在柳枝稷和拟南芥根中的定植率^[14], 原因是碳分解代谢物阻遏 (carbon catabolite repression, CCR) 的减弱促进了植物细胞壁中解聚酶的产生, 进而促进了罗伯茨绿僵菌在植物根际的定植。

根际定植作为绿僵菌与植物互作的关键步骤, 是研究绿僵菌促生机制的重中之重。目前绿僵菌中存在许多未鉴定的基因可能在定植过程中起一定作用, 后续通过基因组挖掘、同源基因簇对比等分析能够更深入地了解绿僵菌的促生机制。

2 绿僵菌对植物的促生作用

近几年来, 绿僵菌与昆虫及植物宿主互作关系的相关研究已成为虫生真菌开发应用研究领域的新方向。绿僵菌作为昆虫与植物之间的协调者, 在生态环境和经济开发中有着极其重要的价值。在自然环境下, 绿僵菌与植物之间建立了复杂的共生关系, 从帮助植物抵抗虫害到促进植物生长发育, 绿僵菌成为了昆虫与植物沟通的桥梁, 这种三边关系为植物保护和农业发展提供了新的思路。目前绿僵菌在病虫害防治方面已有大量研究, 在促进植物生长方面的研究虽然起步不久、数量很少, 但呈不断上升的趋势 (图 2)。

绿僵菌在定植植物根部后使植物表现出更好的生长趋势, 包括株高、根长、营养物质含量、抗病性、抗逆性等诸多方面。接种了金龟子绿僵菌 LHL07 的大豆植物表现出枝条长度和叶面积的增加, 芽鲜干生物量、叶绿素含量、蒸腾速率、光合速率也明显增加; 与未接种的对照植物相比, 在氯化钠诱导的盐胁迫下, 接种大豆中脯氨酸含量升高, 超氧化物歧化酶和丙二醛含量降低, 表明盐诱导的氧化应激得到了有效缓解; 此外, 大豆中脱落酸的减少和茉莉酸含量的升高证实了接种金龟子绿僵菌 LHL07 的植物受盐胁迫影响较小^[22]。同时, 用三种金龟子绿僵菌菌株 Ma8、Ma10、Ma20 孢子悬浮液浇灌番茄幼苗, 14 d 后发现浇灌后的番茄株高、根长以及植株地上部、地下部干重均显著高于对照组^[23], 为揭示绿僵菌与植物之间的相互作用提供了重要数据。在美国马里兰州的无化肥、农药试验田中, 研究人员采用孢子包裹种子的方式, 将玉米与金龟子绿僵菌、罗伯茨绿僵菌、褐色绿僵菌一起种植, 发现玉米的叶圈、茎长、平均茎叶生物量都有明显的增加; 同时发现, 绿僵菌对玉米的主要影响是在早期营养生长期, 通过使玉米能够更早地生长, 来

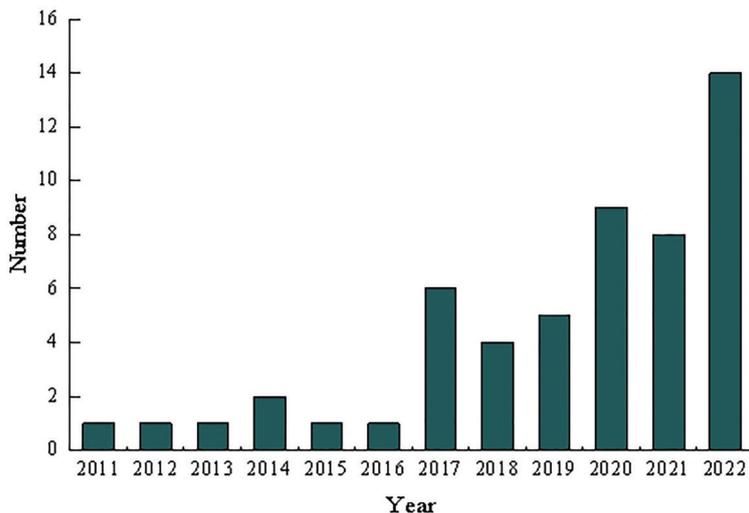


图2 绿僵菌对植物促生作用相关文献数量统计

提前对周围的生物和非生物胁迫产生抗性^[16]。

绿僵菌在与植物建立共生关系时,其孢子在植物根部的聚集可能对植物生长有一定帮助;并且绿僵菌不是随机分布在土壤中,而是在农业环境中应用时优先与植物根际结合。绿僵菌在根皮层细胞内以及细胞间隙以菌丝聚集体的形式出现,对植物生长有一定促进作用。在研究含有绿色荧光蛋白标记的罗伯茨绿僵菌对柳枝稷和扁豆根生长发育的影响时,发现植物根际聚集了大量绿僵菌孢子,一段时间后观察到荧光菌丝密集分布在植物根周围与内部;与对照植物相比,绿僵菌处理的植物根系生长更快,根毛密度增加,同时检测到柳枝稷和扁豆的根长、侧根数量明显增加^[10]。

另外,绿僵菌对植物的定植与促生效果存在一定的差异,这可能受到地理环境或植株种类的影响。在田间实验中,观察到罗伯茨绿僵菌的丰富度与豆科作物覆盖率呈正相关,与芸苔科作物覆盖率呈负相关,且随着混合谷物中黑麦比例的增加而增加,说明冬季作物覆盖有助于绿僵菌在植物根际的定植。同时研究发现,罗伯茨绿僵菌显著增加了奥地利冬豌豆和黑麦的高度和地上生物量,但不影响其叶绿素含量^[24]。

还有诸多研究表明,绿僵菌可以促进木薯^[25]、大豆^[26]、甜椒^[27]、花生^[28]、玉米^[29]等农作物的生长,表明绿僵菌具有作为农作物生物肥料的潜在优势。

3 绿僵菌对植物促生作用的机制

微生物与植物共生机制研究大多集中于根瘤菌和丛枝菌与寄主植物的共生,虫生真菌绿僵菌与寄

主互利共生的分子机制目前研究较少。目前研究发现绿僵菌对植物的促生作用主要受以下机制调控。

3.1 碳素氮素的转移

碳素氮素是植物生长必不可少的养分,在绿僵菌的存在下,植物从真菌-昆虫-植物三方互动中获取的氮比在土壤中多。在与宿主植物共生期间,绿僵菌可以将氮素从感染的昆虫转移到植物中以交换碳素,同时提供含氮养分和增强植物对害虫的抵抗力,促进植物健康生长。通过同位素标记法能够观察到被标记的¹⁵N从昆虫到扁豆和柳枝稷的转移^[30],而¹³C进入光合作用产物中,随后在根/内生菌复合体中转化为真菌特异性碳水化合物(海藻糖和几丁质)^[31],表明宿主植物之所以为绿僵菌提供光合作用产物,可能是为了交换在三方互动中昆虫来源的氮。同时,绿僵菌铵渗透酶有助于调节昆虫来源的氮向植物转移。根据丛枝菌根真菌的同源基因选取两种铵渗透酶基因(*MepC*和*Mep2*),对大麦根定植情况进行测定发现,*MepC*、*Mep2*基因的缺失促进了罗伯茨绿僵菌的根际定植,并且大麦中昆虫来源的氮掺入量显著增加,但对昆虫毒力无影响^[32]。

另外,土壤中碳和氮的有效性影响绿僵菌的定植和昆虫源性氮的转移。将D-葡萄糖和硝酸铵施用于土壤,发现罗伯茨绿僵菌在补充了葡萄糖的土壤中的定植率更高,而在补充了硝酸铵的土壤中定植率有所降低;同时,在两种不同培养条件下(纯肉汤培养和与植物根共培养),发现罗伯茨绿僵菌糖转运蛋白和氮转运蛋白编码基因差异表达^[33],表明绿僵菌在没有氮转移的情况下依旧可以维持根系

定植, 并且对植物生长有一定促进作用。

3.2 真菌-昆虫-植物互作

绿僵菌的内生性和昆虫致病能力可能存在一定关联。利用褐色绿僵菌分生孢子处理土壤后种植西红柿, 发现其通常比未经处理的对照有更多的线虫, 而绿僵菌产生的挥发性次级代谢产物可以吸引并杀死线虫, 使植物生长不受影响^[34]。

绿僵菌感染昆虫后的分解代谢过程对植物生长也可能产生一定影响。研究使用两种罗伯茨绿僵菌菌株 Mak-1 (可在昆虫尸体生产菌丝体和分生孢子) 和 P-72 (无法在昆虫尸体生产菌丝体和分生孢子), 使用 16S rRNA 基因测序对科罗拉多马铃薯甲虫幼虫的肠道和尸体微生物群落进行比较分析, 发现感染不会导致幼虫肠道细菌群落发生显著变化, 但被 P-72 菌株感染的幼虫中硝酸盐和铵盐含量增加; 同时, 与 Mak-1 菌株相比, P-72 菌株对植物的促生作用更强^[35]。相对于植物, 绿僵菌对昆虫有更强的适应性, 这种适应性差异可能会对真菌-昆虫-植物三方互作产生一定影响。

3.3 代谢分泌物

作为免疫系统的调节剂, 真菌产生的次生代谢物在与宿主的沟通中起着关键作用。绿僵菌能够分泌一种环状脂肽的代谢物, 称为绿僵菌素 (destruxins, DTXs)。研究发现, 在 4 种绿僵菌与大豆、玉米共培养的条件下检测到大量 DTXs, 包括 25 种 DTXs 类似物。同时发现, 在不同植物条件下, DTXs 产量存在显著差异^[36]。由于 DTXs 的生产需要能量消耗, 在植物培养中检测到的大量 DTXs 表明, 这些代谢物可能存在尚未定义的功能, 深入研究 DTXs 与植物之间的关联有助于提高绿僵菌生物防治剂使用的有效性和安全性。

绿僵菌可以通过分泌植物发育必需的某些生长激素激活植物免疫系统, 提高植物对病虫害的防御, 促进植物生长。生长素吲哚-3-乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA) 作为植物生长不可或缺的激素, 能够促进植物的生长发育。IAA 参与向性反应、细胞分裂、维管组织分化和根形成的启动, 可增加绿僵菌定植的根面积, 并促进植物对营养物质的吸收。研究发现, 罗伯茨绿僵菌或含有生长素的培养滤液可以促进拟南芥根系增殖, 激活 IAA 调节基因表达并修补 IAA 缺陷型 *rhd6* 拟南芥突变体的根毛缺陷; 同时, 底物喂养测定表明, 罗伯茨绿僵菌具有色胺和吲哚-3-乙酰胺色氨酸依赖性生长素生物合成途径; 另外, 研究还发现, 绿僵菌可以在昆虫角质层上分

泌 IAA, 但产生的量存在差异, 且与植物相互作用的程度也不同^[9]。

绿僵菌能够与不同植物形成根际或内生关系进行营养交换, 其中一种关键的植物免疫刺激代谢物哌啶酸 (pipecolic acid, PIP) 在促进植物生长的过程中发挥一定作用。研究发现, 一种可产生大量 PIP 的转基因罗伯茨绿僵菌菌株可以与拟南芥形成非选择性的根际关系: 不产生 PIP 的拟南芥突变体在绿僵菌接种后 PIP 水平升高, 同时植物抗毒素和脂肪族硫代葡萄糖苷通过 PIP 依赖和非依赖的方式选择性增加, 对植物病原菌和蚜虫的抗性也得到了加强^[37]。这些现象表明, 拟南芥可以吸收罗伯茨绿僵菌产生的 PIP, 揭示了真菌介导的促进植物抗生物胁迫的潜在机制。

真菌挥发性有机化合物 (fungal volatile organic compounds, VOCs) 作为生物杀虫剂的重要成分, 在一定程度上也能够促进植物生长。褐色绿僵菌产生的 VOCs, 包括 1-八烯-3-醇和 3-辛酮等, 不仅具有抗菌功能, 还对植物生长具有强烈刺激作用^[38-39]。虽然 VOCs 介导的生物刺激作用机制不明, 但绿僵菌衍生的挥发性有机物和生物刺激剂在农业中具有广泛的应用, 进一步的研究有助于开发新型植物刺激剂。

3.4 其他促生机制

虫生真菌对植物侧根的刺激作用是真菌和植物相互作用的初级阶段^[40]。在对高粱作物接种褐色绿僵菌后发现, 高粱加强了对铁的吸收利用, 叶绿素含量与含铁量有显著的提高, 高粱的根长及根的数量也有所增加^[41]。这表明绿僵菌能够促进植物对营养物质的吸收, 同时加强植物的光合作用。

同时, 环境因素也会对绿僵菌促生作用产生一定影响。研究表明, 绿僵菌常生活在金属污染严重的地区, 其可以作为重金属水溶液中铅 (Pb^{2+}) 和镉 (Cd^{2+}) 的有效生物吸附剂; 对金属的耐受性可以为绿僵菌与植物的共生关系增加额外的好处: 绿僵菌定植可以减少植物中镉的积累, 并通过提高植物镉外排能力和改变生理状态, 促进植物的生长和健康^[42-44]。研究发现, 在镉胁迫下, 罗伯茨绿僵菌定植减少了拟南芥芽和根中镉的积累, 减轻了镉引发的叶片黄化; 被定植的拟南芥通过增加过氧化氢酶、过氧化物酶和谷胱甘肽的产生以及上调参与螯合镉的多种异戊二烯化植物蛋白的表达, 增加对镉胁迫的耐受性^[45]。同时, 研究表明罗伯茨绿僵菌能够通过上调植物镉抗性蛋白 1 (plant cadmium resistance

protein 1, PCR1) 基因表达从而减少水稻幼苗中镉的积累, 增加叶绿素含量, 减轻氧化应激; 并且绿僵菌还通过提高水稻内源性 IAA、赤霉素 A3 和油菜素内酯激素水平, 促进水稻的生长和光合作用^[46]。后续可以通过模拟不同环境条件, 观察其他重金属离子的转移, 加深对绿僵菌促生机理的理解。

另外, 植物促生菌 (plant growth-promoting bacteria, PGPB) 广泛存在于植物根际之间, 不仅能帮助植物抵抗恶劣的生活环境, 同时也对植物的生长发育起到一定的促进作用, 已有文献对相关研究进行了综述^[47]。而绿僵菌可以维持富含大量植物促生菌的环境, 间接发挥作用, 促进植物对营养成分和矿物质的吸收^[5, 48]。

4 总结与展望

目前对于绿僵菌的虫害防治研究相对比较成熟, 而对于植物促生作用的研究才刚刚起步, 存在较多问题^[49]。首先, 研究植物范围有限, 目前主要集中在拟南芥、玉米、番茄和花生等常见植物, 并且对于其促生机理的研究也只是冰山一角。植物与菌根真菌或植物病原菌之间的互作研究可为绿僵菌与植物共生关系研究提供依据。免疫和共生都是植物在与微生物长期相互作用和共同进化后产生的适应性, 可能涉及共同的调控模式。其次, 不同绿僵菌菌株与不同植物之间的相互作用机制可能因为真菌定植位置、抗性诱导、对植物激素产生的影响等因素而不同, 需要多方位深入研究。

绿僵菌不仅是重要的虫生真菌, 同时也是植物内生菌, 具有防控虫害和促进植物生长的双重效果。近年来, 高通量技术的发展带动了多领域分子机制研究的突破^[50], 也为植物促生机制研究提供了技术支持^[51]; 后续的研究可以借助高通量组学平台, 采取多组学技术相结合的方法, 研究绿僵菌与植物互作中涉及的基因、蛋白质以及代谢产物, 从而综合研究其代谢通路。另外, 成像质谱技术的发展使得人们能够同时可视化观察从单一微生物菌落到复杂微生物群落的多个代谢产物的时空分布^[52], 为研究绿僵菌代谢产物对植物的影响提供了技术手段。

白僵菌与绿僵菌在农业领域应用相似, 有关白僵菌的研究已经相当成熟^[53-63], 因此可以作为参照对象。最近一篇有关工程真菌非核糖体肽 (nonribosomal peptides, NRPs) 生物合成的综述探讨了一些重新设计真菌 NRPs 装配线的关键示例^[64], 其中涉及到关于白僵菌的案例, 而绿僵菌也可以通过真菌 NRPs

的重编程和装配线工程化以产生新型生物活性小分子非天然产物, 从而促进绿僵菌促生机理研究。此外, 也可以对绿僵菌菌株进行诱变, 使其对特定植物起到更好的促生效果, 或将绿僵菌和与真菌相容的杀虫剂混合使用, 以减少化学农药的使用, 提高经济效益的同时对环境友好。未来应进一步加强绿僵菌促生作用分子机制的研究, 开发多种综合防治措施, 为扩大绿僵菌在农学领域的应用提供理论依据和支撑。

[参 考 文 献]

- [1] 白净, 裴俊伟, 黄文慧, 等. 一种提高罗伯茨绿僵菌杀虫毒力的方法和菌株及应用: 中国, 202210094603[P]. 2022-05-13
- [2] 彭国雄, 夏玉先, 金玉梅, 等. 一种高毒力蝗绿僵菌菌株及其构建方法: 中国, 202111666356.5[P]. 2022-05-18
- [3] 张凡, 刘宝睿, 赵海政, 等. 一种通过干扰基因提高绿僵菌杀灭德国小蠊的方法及其应用: 中国, 202111639-617.4[P]. 2022-05-17
- [4] 王正亮, 俞晓平, 付贤树. 一种提升生防真菌杀虫毒力的方法: 中国, 202011372999.4[P]. 2021-02-26
- [5] Hu S, Bidochka MJ. Root colonization by endophytic insect-pathogenic fungi. *J Appl Microbiol*, 2021, 130: 570-81
- [6] Hu G, St Leger RJ. Field studies using a recombinant mycoinsecticide (*Metarhizium anisopliae*) reveal that it is rhizosphere competent. *Appl Environ Microbiol*, 2002, 68: 6383-7
- [7] González-Pérez E, Ortega-Amaro MA, Bautista E, et al. The entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* enhances *Arabidopsis*, tomato, and maize plant growth. *Plant Physiol Biochem*, 2022, 176: 34-43
- [8] Baron NC, de Souza Pollo A, Rigobelo EC. *Purpureocillium lilacinum* and *Metarhizium marquandii* as plant growth-promoting fungi. *PeerJ*, 2020, 8: e9005
- [9] Liao XD, Lovett B, Fang WG, et al. *Metarhizium robertsii* produces indole-3-acetic acid, which promotes root growth in *Arabidopsis* and enhances virulence to insects. *Microbiology (Reading)*, 2017, 163: 980-91
- [10] Sasan RK, Bidochka MJ. The insect-pathogenic fungus *Metarhizium robertsii* (Clavicipitaceae) is also an endophyte that stimulates plant root development. *Am J Bot*, 2012, 99: 101-7
- [11] 刘少芳. 金龟子绿僵菌内生性及对花生生长促进作用[D]. 北京: 中国农业科学院, 2015
- [12] 王峰. 金龟子绿僵菌诱导花生根建立共生的研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2018
- [13] Fang WG, St Leger RJ. *Mrt*, a gene unique to fungi, encodes an oligosaccharide transporter and facilitates rhizosphere competency in *Metarhizium robertsii*. *Plant Physiol*, 2011, 156: 1549-57
- [14] Liao XG, Fang WG, Lin LC, et al. *Metarhizium robertsii* produces an extracellular invertase (MrINV) that plays a pivotal role in rhizospheric interactions and root

- colonization. PLoS One, 2013, 8: e78118
- [15] Moonjely S, Bidochka MJ. Generalist and specialist *Metarhizium* insect pathogens retain ancestral ability to colonize plant roots. Fungal Ecol, 2019, 41: 209-17
- [16] Liao XG, O'Brien TR, Fang WG, et al. The plant beneficial effects of *Metarhizium* species correlate with their association with roots. Appl Microbiol Biotechnol, 2014, 98: 7089-96
- [17] Tyurin M, Kabilov MR, Smirnova N, et al. Can potato plants be colonized with the fungi *Metarhizium* and *Beauveria* under their natural load in agrosystems? Microorganisms, 2021, 9: 1373
- [18] Dai J, Mi WB, Wu CC, et al. The sugar transporter MST1 is involved in colonization of rhizosphere and rhizoplane by *Metarhizium robertsii*. mSystems, 2021, 6: e0127721
- [19] 闫多子, 蔡霓, 王峰, 等. 绿僵菌黏附素MAD1体外表达及诱导花生响应的作用. 中国农业科学, 2021, 54: 744-53
- [20] Hu SS, Bidochka MJ. Abscisic acid implicated in differential plant responses of *Phaseolus vulgaris* during endophytic colonization by *Metarhizium* and pathogenic colonization by *Fusarium*. Sci Rep, 2021, 11: 11327
- [21] González-Guzmán A, Rey MD, Froussart E, et al. Elucidating the effect of endophytic entomopathogenic fungi on bread wheat growth through signaling of immune response-related hormones. Appl Environ Microbiol, 2022, 88: e0088222
- [22] Khan AL, Hamayun M, Khan SA, et al. Pure culture of *Metarhizium anisopliae* LHL07 reprograms soybean to higher growth and mitigates salt stress. World J Microbiol Biotechnol, 2012, 28: 1483-94
- [23] Garcfa JE, Posadas JB, Peticari A, et al. *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin promotes growth and has endophytic activity in tomato plants. Adv Biol Res, 2011, 5: 22-7
- [24] Ahmad I, Jiménez-Gasco MDM, Luthe DS, et al. Systemic colonization by *Metarhizium robertsii* enhances cover crop growth. J Fungi (Basel), 2020, 6: 64
- [25] Greenfield M, Gómez-Jiménez MI, Ortiz V, et al. *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* endophytically colonize cassava roots following soil drench inoculation. Biol Control, 2016, 95: 40-8
- [26] Russo ML, Pelizza SA, Vianna MF, et al. Effect of endophytic entomopathogenic fungi on soybean *Glycine max* (L.) Merr. growth and yield. J King Saud Univ Sci, 2019, 31: 728-36
- [27] Jaber LR, Alananbeh KM. Fungal entomopathogens as endophytes reduce several species of *Fusarium* causing crown and root rot in sweet pepper (*Capsicum annum* L.). Biol Control, 2018, 126: 117-26
- [28] Liu SF, Wang GJ, Nong XQ, et al. Entomopathogen *Metarhizium anisopliae* promotes the early development of peanut root. Plant Protect Sci, 2017, 53: 101-7
- [29] Liu YM, Yang YK, Wang B. Entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* play roles of maize (*Zea mays*) growth promoter. Sci Rep, 2022, 12: 15706
- [30] Behie SW, Zelisko PM, Bidochka MJ. Endophytic insect-parasitic fungi translocate nitrogen directly from insects to plants. Science, 2012, 336: 1576-7
- [31] Behie SW, Moreira CC, Sementchoukova I, et al. Carbon translocation from a plant to an insect-pathogenic endophytic fungus. Nat Commun, 2017, 8: 14245
- [32] Moonjely S, Zhang X, Fang WG, et al. *Metarhizium robertsii* ammonium permeases (MepC and Mep2) contribute to rhizoplane colonization and modulates the transfer of insect derived nitrogen to plants. PLoS One, 2019, 14: e0223718
- [33] Barelli L, Behie SW, Bidochka MJ. Availability of carbon and nitrogen in soil affects *Metarhizium robertsii* root colonization and transfer of insect-derived nitrogen. FEMS Microbiol Ecol, 2019, 95: fiz144
- [34] Khoja S, Eltayef KM, Baxter I, et al. Volatiles of the entomopathogenic fungus, *Metarhizium brunneum*, attract and kill plant parasitic nematodes. Biol Control, 2021, 152: 104472
- [35] Kryukov VY, Kabilov MR, Smirnova N, et al. Bacterial decomposition of insects post-*Metarhizium* infection: possible influence on plant growth. Fungal Biol, 2019, 123: 927-35
- [36] Barelli L, Behie SW, Hu SS, et al. Profiling destruxin synthesis by specialist and generalist *Metarhizium* insect pathogens during coculture with plants. Appl Environ Microbiol, 2022, 88: e0247421
- [37] Luo FF, Tang GR, Hong S, et al. Promotion of *Arabidopsis* immune responses by a rhizosphere fungus via supply of pipecolic acid to plants and selective augment of phytoalexins. Sci China Life Sci, 2022, 66: 1119-33
- [38] Hummadi EH, Cetin Y, Demirbek M, et al. Antimicrobial volatiles of the insect pathogen *Metarhizium brunneum*. J Fungi (Basel), 2022, 8: 326
- [39] Wood MJ, Kortsinoglou AM, Khoja S, et al. *Metarhizium brunneum* (Hypocreales: Clavicipitaceae) and its derived volatile organic compounds as biostimulants of commercially valuable angiosperms and gymnosperms. J Fungi (Basel), 2022, 8: 1052
- [40] Felten J, Kohler A, Morin E, et al. The ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* stimulates lateral root formation in poplar and *Arabidopsis* through transport and signaling. Plant Physiol, 2009, 151: 1991-2005
- [41] Raya-Díaz S, Sánchez-Rodríguez AR, Segura-Fernández JM, et al. Entomopathogenic fungi-based mechanisms for improved Fe nutrition in sorghum plants grown on calcareous substrates. PLoS One, 2017, 12: e0185903
- [42] Słaba M, Bernat P, Różalska S, et al. Comparative study of metal induced phospholipid modifications in the heavy metal tolerant filamentous fungus *Paecilomyces marquandii* and implications for the fungal membrane integrity. Acta Biochim Pol, 2013, 60: 695-700
- [43] Słaba M, Szewczyk R, Bernat P, et al. Simultaneous toxic action of zinc and alachlor resulted in enhancement of zinc uptake by the filamentous fungus *Paecilomyces marquandii*. Sci Total Environ, 2009, 407: 4127-33
- [44] Hussein KA, Hassan SH, Joo JH. Potential capacity of

- Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in the biosorption of Cd²⁺ and Pb²⁺. J Gen Appl Microbiol, 2011, 57: 347-55
- [45] Jiang XH, Dai J, Zhang X, et al. Enhanced Cd efflux capacity and physiological stress resistance: the beneficial modulations of *Metarhizium robertsii* on plants under cadmium stress. J Hazard Mater, 2022, 437: 129429
- [46] Jiang XH, Fang WG, Tong JH, et al. *Metarhizium robertsii* as a promising microbial agent for rice *in situ* cadmium reduction and plant growth promotion. Chemosphere, 2022, 305: 135427
- [47] 穆文强, 康慎敏, 李平兰. 根际促生菌对植物的生长促进作用及机制研究进展. 生命科学, 2022, 34: 118-27
- [48] Barelli L, Waller AS, Behie SW, et al. Plant microbiome analysis after *Metarhizium* amendment reveals increases in abundance of plant growth-promoting organisms and maintenance of disease-suppressive soil. PLoS One, 2020, 15: e0231150
- [49] 农向群, 王广君, 蔡霓, 等. 绿僵菌与植物的多重关系及其在植物保护中的应用潜力. 植物保护, 2022, 48: 22-30
- [50] Li Y, Mensah EO, Fordjour E, et al. Recent advances in high-throughput metabolic engineering: generation of oligonucleotide-mediated genetic libraries. Biotechnol Adv, 2022, 59: 107970
- [51] 李晴晴, 徐松, 赵维, 等. 根际微生物组介导的解淀粉芽孢杆菌FH-1对水稻的促生机制. 微生物学报, 2019, 59: 2410-26
- [52] 徐玉泉. 成像质谱在微生物代谢产物研究中的应用. 生物技术进展, 2014, 4: 7
- [53] Matthes D, Richter L, Müller J, et al. *In vitro* chemoenzymatic and *in vivo* biocatalytic syntheses of new beauvericin analogues. Chem Commun (Camb), 2012, 48: 5674-6
- [54] Pachoute J, Nascimento VL, De Souza DJ. *Beauveria bassiana* enhances the growth of cowpea plants and increases the mortality of *cerotoma arcuata*. Curr Microbiol, 2021, 78: 3762-9
- [55] Mantzoukas S, Lagogiannis I, Mpousia D, et al. *Beauveria bassiana* endophytic strain as plant growth promoter: the case of the grape vine *Vitis vinifera*. J Fungi (Basel), 2021, 7: 142
- [56] Sinno M, Ranesi M, Di LI, et al. Selection of endophytic *Beauveria bassiana* as a dual biocontrol agent of tomato pathogens and pests. Pathogens, 2021, 10: 1242
- [57] Macuphe N, Oguntibeju OO, Nchu F. Evaluating the endophytic activities of *Beauveria bassiana* on the physiology, growth, and antioxidant activities of extracts of lettuce (*Lactuca sativa* L.). Plants (Basel), 2021, 10: 1178
- [58] Ashmarina LF, Lednev GR, Tomilova OG, et al. Effect of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* on the development of faba bean (*Vicia faba*) diseases in the field conditions. Dokl Biochem Biophys, 2021, 499: 260-5
- [59] Russo ML, Scorsetti AC, Vianna MF, et al. Endophytic effects of *Beauveria bassiana* on corn (*Zea mays*) and its herbivore, *Rachiplusia nu* (Lepidoptera: Noctuidae). Insects, 2019, 10: 110
- [60] 费泓强, 隋丽, 朱慧, 等. 球孢白僵菌在玉米苗期的定殖及其对玉米生理生化特性的影响. 中国生物防治学报, 2016, 32: 721-7
- [61] 隋丽, 徐文静, 张正坤, 等. GFP标记的球孢白僵菌在玉米中的定殖. 中国生物防治学报, 2018, 34: 848-57
- [62] Qin X, Zhao X, Huang SS, et al. Pest management via endophytic colonization of tobacco seedlings by the insect fungal pathogen *Beauveria bassiana*. Pest Manag Sci, 2021, 77: 2007-18
- [63] Chang YM, Xia XY, Sui L, et al. Endophytic colonization of entomopathogenic fungi increases plant disease resistance by changing the endophytic bacterial community. J Basic Microbiol, 2021, 61: 1098-112
- [64] Zhang LW, Wang C, Chen K, et al. Engineering the biosynthesis of fungal nonribosomal peptides. Nat Prod Rep, 2023, 40: 62-88